
Fisiología vegetal

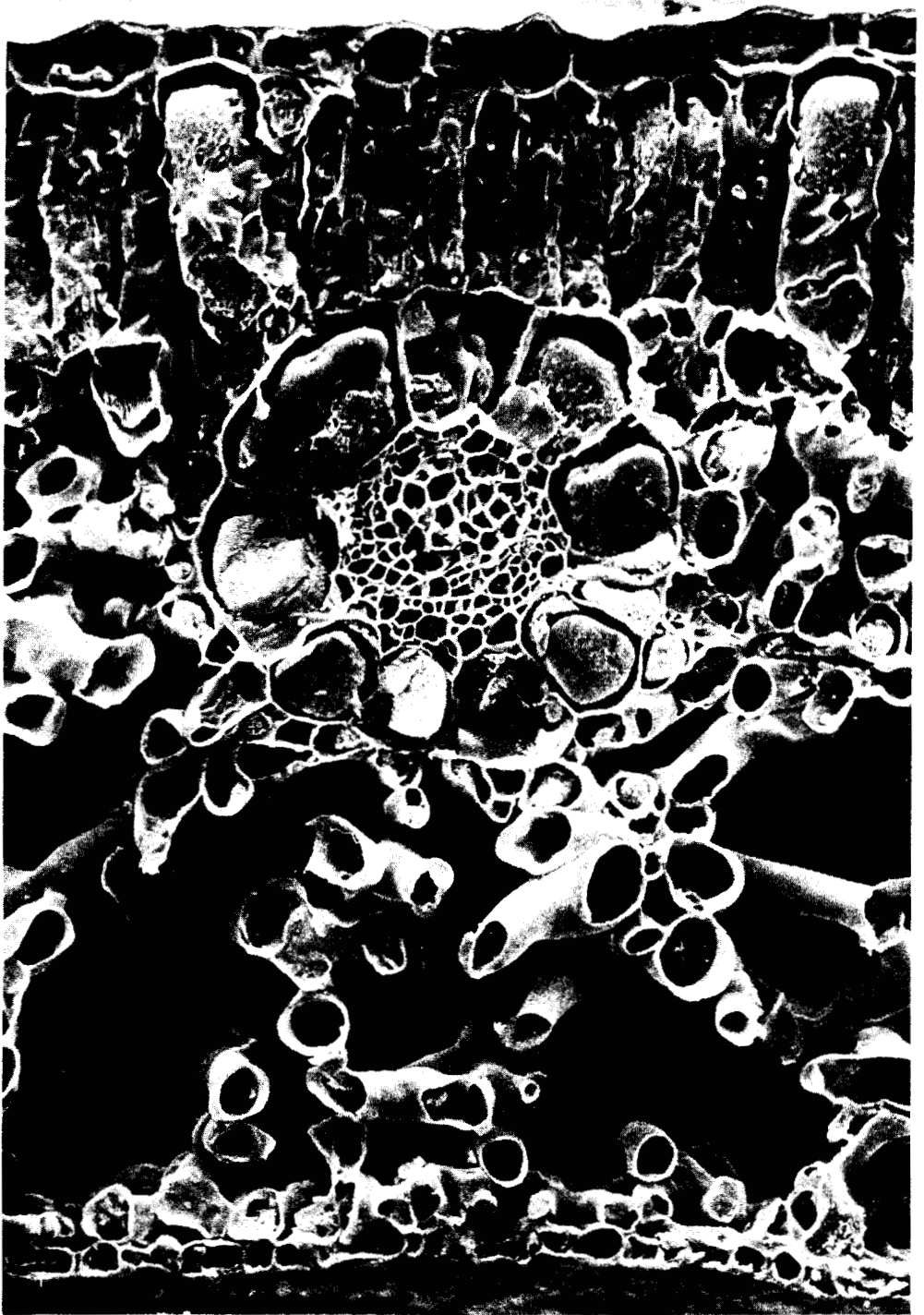


Ilustración. Hoja fotosintetizadora: una fábrica integral de carbono y oxígeno. Micrografía al microscopio de barrido de una sección transversal de *Euphorbia*, X650 (Fotografía original, cortesía del Dr. Graham Walker, DSIR, Nueva Zelanda).

1994
1977
de la Universidad

R.G.S. Bidwell,

Profesor de Biología, Queen's University, Kingston, Ontario, Canadá

164956

“Fisiología vegetal”

PRIMERA EDICIÓN EN ESPAÑOL



AGT EDITOR, S.A.



Título del original en inglés:

Plant Physiology

Copyright © 1979 (2a. edición) R.G.S. Bidwell

Copyright © 1979 (2a. edición) Macmillan Publishing Co., Inc.

Primera reimpresión 1990

Segunda reimpresión 1993

© A.G.T. Editor, S.A.
Progreso 202 - Planta Alta
México, D.F.

Traducción: *Guadalupe Gerónimo Cano y Cano*. Biólogo (UNANL), Maestro en Botánica Agrícola (UACH).

Profesor de planta a nivel de posgrado de: Parasitología y Botánica (ITM).

Manuel Rojas Garcidueñas. Biólogo (UNAM), M. en C. (Universidad de Minesota).

Profesor de planta a nivel de posgrado de: Fisiología Vegetal, Herbicidas y Fitorreguladores (ITM) y ex director del Depto. de Biología.

Reservados todos los derechos.

Ninguna parte de este libro puede ser reproducida, almacenada en un sistema de informática o transmitido de cualquier forma o por cualquier medio electrónico, mecánico, de fotocopiado, de grabación u otros métodos, sin previo y expreso permiso del propietario del Copyright.

Impreso y hecho en México

Printed and made in Mexico

ISBN: 968-463-015-8

164956

*Dedico este libro a mi esposa Shirley M.R. Bidwell,
sin cuyo estímulo, ayuda y
paciencia no hubiera podido escribirlo.*

R.G.S.B.

Prefacio

Este libro es un texto introductorio para estudiantes de fisiología vegetal o de botánica experimental a nivel profesional. Presenta los conceptos actuales sobre el funcionamiento de la planta, desembarazándolos (hasta donde es posible) de complejos procesos metabólicos o mecanismos bioquímicos. Éstos se ven en detalle, separadamente, en los primeros capítulos (Sección II) y se retoman en forma simplificada, o por referencias, conforme se requiera, posteriormente. Siempre que el material cubierto en los párrafos o capítulos sea tan complejo o controvertible como para exigir una revisión, se ofrece un resumen de él. Esta segunda edición ha sido reescrita en buena parte y puesta al día; suprimiéndose cierto material irrelevante, y se han clasificado y revisado un gran número de tópicos actualizándolos conforme a los modernos descubrimientos en fisiología vegetal.*

He tratado de presentar el material en un estilo interesante para que el texto sea fácil y se obtenga una visión general de las grandes áreas de la fisiología vegetal. El campo íntegro de la fisiología vegetal, junto con las necesidades básicas de bioquímica, se tratan con la profundidad suficiente a fin de que el libro sea útil tanto como un fundamento general así como texto de referencia para estudiantes de posgrado. Puede utilizarse en cursos cortos de fisiología vegetal, botánica experimental, bioquímica vegetal o desarrollo del vegetal, y el material puede ser adaptado conforme lo deseen los profesores.

La Sección I es primordialmente una revisión, pero los estudiantes deben estar seguros de su familiaridad con los fundamentos esenciales antes de seguir adelante. También sirve como una referencia concisa sobre la clasificación y descripción de las sustancias quimicobiológicas, de la estructura de la planta y de la célula, de las relaciones con el agua y otros tópicos relacionados. La Sección II cubre los procesos básicos del metabolismo vegetal. La Sección III está dedicada a la nutrición y metabolismo del organismo vegetal integral y sus relaciones con las fuentes de alimento internas y externas. Los procesos del desarrollo y determinismo de la planta se resumen en la Sección IV y la fisiología de organismos especializados, de situaciones especiales y de interrelaciones de las plantas, se describen en las Secciones V y VI.

*El autor se refiere a la segunda edición en inglés (N. del Ed.).

Este libro presenta tres divergencias con respecto a la estructura tradicional de los textos de fisiología vegetal. Primero, he incluido (Sección III, Cap. 15) una visión de conjunto de la nutrición de las plantas por el carbono que coloca los procesos integrales de fotosíntesis, fotorrespiración, respiración oscura y metabolismo del nitrógeno asociado, bajo una misma perspectiva: la de la propia planta. Puede ser leído y entendido por estudiantes que no se hayan empapado de los detalles del metabolismo presentados en la Sección II. La segunda novedad está en la Sección IV, que basa la descripción del desarrollo del vegetal en el propio ciclo de vida de la planta más que en las sustancias químicas y mecanismos que lo controlan. El punto de vista mecanicista se desarrolla en el Capítulo 23 en forma de resumen de la Sección IV. La tercera divergencia es la inclusión, en las Secciones V y VI, de discusiones sobre la fisiología de organismos especiales importantes y de asociaciones, tales como algas, patógenos, simbiosis, y los factores que afectan la distribución de los vegetales. La plantas se vuelven cada día más importantes para el hombre y sus relaciones, en particular cuando dependen de factores fisiológicos, son parte importante del estudio de la fisiología vegetal.

En un texto con el nivel del presente es imposible documentar todos los conceptos y los hechos que deben presentarse. Por otra parte, una lista de hechos, aunque se ligen por una narración aceptable, no es suficiente para un estudio efectivo. Por lo tanto, he provisto apoyos experimentales describiendo técnicas y experimentos reales en relación con algunas de las evidencias más importantes que se presentan. Espero que esto haga al texto interesante y legible y, al mismo tiempo, estimule el interés del estudiante en la base experimental de la fisiología vegetal.

No he usado referencias en el texto. Cada capítulo está seguido de una lista bibliográfica que incluye monografías, artículos y libros, ya que esto me parece más valioso que cualquier lista de referencias que pudiera dar. En el texto se mencionan varios científicos prominentes relacionados con hechos o conceptos específicos. He enfatizado la importancia de investigar lecturas estimulantes en publicaciones tales como el Treatise on Plant Physiology de F.C. Steward y los Annual Reviews of Plant Physiology. Estos y otros artículos recientes proveerán una excelente fuente de material de discusión en las clases o en seminarios.

Escribir un libro de fisiología vegetal es una tarea considerable. Ningún fitofisiólogo puede esperar conocer todos los tópicos, así que he tomado muy en cuenta las sugerencias y críticas de mis colegas y de los estudiantes para conservar el texto tan confiable como es posible. Deseo reconocer la ayuda de varios revisores que leyeron el manuscrito de este libro, por cuyo trabajo estoy en deuda con ellos. En particular soy deudor de A.T. Jagendorf, W.T. Jackson e I.A. Tamas que revisaron exhaustivamente la edición precedente. Muchas de las mejoras y correcciones se deben a su crítica detallada. Por último, por supuesto, la responsabilidad por lo que se ha incluido y lo que se ha omitido, es mía.

El producir un libro de texto es también un gran trabajo. Estoy muy agradecido a la Sra. Judy Bollen por mecanografiar parte del manuscrito y por su ayuda en organizar el material para las ilustraciones. También deseo expresar mi gratitud a los miembros de la editorial Macmillan Publishing Co., Inc., por su asistencia y aliento, y particularmente a Woody Chapman y Pat Larson cuya ayuda y apoyo fueron indispensables durante la escritura y producción de este libro.

R.G.S. Bidwell

Sumario

SECCIÓN I

INTRODUCCIÓN Y GENERALIDADES

Capítulos

1. Introducción	3
2. Fundamentos de química	9
3. La célula	45
4. Estructura y crecimiento de plantas superiores comunes	75

SECCIÓN II

METABOLISMO VEGETAL

5. Metabolismo energético	95
6. Respiración	117
7. Fotosíntesis	157
8. Metabolismo del nitrógeno	207
9. Polímeros y grandes moléculas	245

SECCIÓN III

SUELO, AGUA Y AIRE: LA NUTRICIÓN

DE LAS PLANTAS

10. El suelo y la nutrición mineral	265
11. Absorción y movimiento del agua	293
12. Absorción y transferencia de solutos	309
13. Transporte	327
14. La hoja y la atmósfera	349
15. Nutrición por carbono — Una síntesis	375

SECCIÓN IV
LA PLANTA EN DESARROLLO – EL FUNCIONAMIENTO
DETERMINISTA DEL VEGETAL

16. Interpretación del crecimiento y desarrollo	409
17. Reproducción sexual en las plantas superiores	439
18. Patrones de desarrollo	459
19. Organización en el espacio	483
20. Organización en el tiempo	507
21. Modelos de nutrición durante el desarrollo	549
22. Letargo, senescencia y muerte	569
23. Acción de las hormonas y reguladores del crecimiento	599

SECCIÓN V
FISIOLOGÍA DE ORGANISMOS ESPECIALES

24. Fisiología de los árboles	629
25. Fisiología de algas marinas	641
26. Parásitos y enfermedad	657
27. Simbiosis	673

SECCIÓN VI
FISIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS
COMUNIDADES VEGETALES

28. Fisiología de las plantas bajo tensión	687
29. Factores fisiológicos en la distribución de las plantas	703
30. Las plantas y el hombre	723

Índice de autores	747
Índice de nombres de plantas	755
Índice temático	762

Contenido general

SECCIÓN I			
INTRODUCCIÓN Y GENERALIDADES			
Capítulo 1 INTRODUCCIÓN	3	<i>Lactonas</i>	27
La fisiología vegetal	3	<i>Disacáridos y polisacáridos</i>	30
Las plantas y los animales	3	<i>Alcoholes azúcares, ácidos urónicos y ácidos azúcares</i>	30
Características de las plantas y de la vida vegetal que conducen a la fisiología especializada	5	Aminoácidos, péptidos y proteínas	34
Evolución	6	Ácidos nucleicos	40
La botánica aplicada y la economía	6	<i>Lecturas adicionales</i>	44
<i>Lecturas adicionales</i>	8		
Capítulo 2 FUNDAMENTOS DE QUÍMICA	9	Capítulo 3 LA CÉLULA	45
Soluciones	9	La teoría celular	45
<i>Soluciones de gas</i>	10	La célula y sus partes	46
<i>Concentraciones</i>	11	<i>Pared celular</i>	47
Ácidos y bases	12	<i>Membranas</i>	47
Amortiguadores	13	<i>Núcleo</i>	52
Coloides	14	<i>Retículo endoplásmico</i>	56
Enlaces químicos	16	<i>Aparato de Golgi y dictiosomas</i>	57
<i>Enlaces electrovalentes o iónicos</i>	16	<i>Ribosomas</i>	57
<i>Enlaces covalentes</i>	17	<i>Mitocondrias</i>	59
<i>Enlaces de hidrógeno</i>	18	<i>Plastidios</i>	59
<i>Fuerzas de atracción débiles</i>	18	<i>Glioxisomas y peroxisomas</i>	61
Oxidación y reducción	18	<i>Otras estructuras subcelulares</i>	61
Algunos compuestos orgánicos	19	<i>La vacuola</i>	62
Carbohidratos	25	El agua y las células	63
<i>Estereoisómeros</i>	26	<i>Potencial de agua</i>	63
		<i>Difusión</i>	64
		<i>Membranas diferencialmente permeables</i>	65
		<i>Osmosis</i>	65
		<i>Potencial osmótico y potencial de presión</i>	65
		<i>Medición de ψ_{π}</i>	67
		<i>Potencial de agua en las células</i>	68

<i>Movimiento de agua entre células</i>	70
<i>Imbibición</i>	71
<i>El método antiguo para explicar la ósmosis y el movimiento del agua</i>	71
Crecimiento de las células	72
<i>Lecturas adicionales</i>	73

Capítulo 4 ESTRUCTURA Y CRECIMIENTO DE PLANTAS SUPERIORES COMUNES 75

Germinación	75
El tallo	78
Raíces	83
Estructura de la hoja	86
Flores y frutos	87
Meristemos: patrones de crecimiento	91
<i>Lecturas adicionales</i>	91

SECCIÓN II METABOLISMO VEGETAL

Capítulo 5 METABOLISMO ENERGÉTICO 95

Reacciones de oxidación y reducción	95
Reacciones de hidrólisis	97
Producción de ATP	97
Una cadena de transporte de electrones	99
Medición de los cambios de energía	102
Compuestos de alta energía	106
Mecanismo de síntesis del ATP	106
Reacciones de transferencia de grupo	109
El concepto de "carga energética" y el control metabólico	111
Acción enzimática	113
<i>Lecturas adicionales</i>	115

Capítulo 6 RESPIRACIÓN 117

Introducción	117
Glicólisis	118
<i>Reacciones</i>	118
<i>Balance de energía</i>	118
Ciclo de Krebs	120

<i>Formación de acetil-coenzima A</i>	120
<i>Reacciones del ciclo</i>	120
<i>Balance de energía</i>	124
Vía accesoria de las pentosas	125
<i>Reacciones</i>	125
<i>Balance de energía</i>	127
Fermentación	127
Localización de los procesos	128
Movilización de los substratos	129
Reacciones de carboxilación	132
Ciclo del glioxilato	134
Control de la respiración	135
<i>Efecto Pasteur</i>	135
<i>Control de retroacción y alostérico</i>	136
<i>Control de cofactores</i>	136
<i>Reacciones laterales</i>	137
Otros sistemas respiratorios y oxidasas	138
<i>Fenoloxidasas</i>	138
<i>Oxidasa del ácido ascórbico</i>	139
<i>Catalasa y peroxidasas</i>	139
<i>Oxidasa del ácido glicólico</i>	140
<i>Participación de otras oxidasas en la respiración</i>	140
Respiración "alternativa"	141
Factores que afectan la respiración de los tejidos	141
<i>Cociente respiratorio y substratos de la respiración</i>	141
<i>Edad y tipo de tejido</i>	142
<i>Temperatura</i>	146
<i>Oxígeno</i>	147
<i>Dióxido de carbono</i>	148
<i>Sales</i>	149
<i>Heridas y estímulos mecánicos</i>	149
El estudio y medición de la respiración	149
<i>Medición de la tasa</i>	149
<i>Clarificación de los procesos</i>	151
<i>Enzimología</i>	154
<i>Lecturas adicionales</i>	156

Capítulo 7 FOTOSÍNTESIS 157

Introducción	157
Antecedentes históricos	159
Reacciones del transporte de electrones	162
<i>Luz</i>	162
<i>Pigmentos</i>	164
<i>Transporte de electrones</i>	168
<i>Evidencia experimental</i>	170
<i>La trampa de luz</i>	171
<i>Liberación de oxígeno</i>	173
<i>Relaciones estructurales</i>	173

<i>Síntesis del ATP</i>	176
<i>Balace de energía</i>	177
Reacciones del carbono: el ciclo de Calvin	177
<i>Introducción</i>	177
<i>Radioactividad y cromatografía</i>	178
<i>El ciclo de Calvin</i>	181
<i>Puntos de control</i>	185
<i>Balace de energía</i>	186
Otras vías fotosintéticas	186
<i>RuBP oxigenasa</i>	186
<i>Vía del glicolato</i>	186
<i>Fotorrespiración</i>	187
<i>Fotosíntesis C₄</i>	188
<i>Resumen de la fotosíntesis C₄: significación para las plantas que la poseen</i>	193
<i>Metabolismo ácido de las Crasuláceas</i>	196
<i>Fotosíntesis de otros compuestos</i>	198
<i>Formación de sacarosa y almidón</i>	198
Factores que afectan la fotosíntesis	200
<i>Temperatura</i>	200
<i>Oxígeno</i>	201
<i>Dióxido de carbono</i>	203
<i>Luz</i>	203
La evolución de la fotosíntesis	204
<i>Lecturas adicionales</i>	205

Capítulo 8 METABOLISMO DEL NITRÓGENO 207

Fijación del nitrógeno	207
<i>Fijación simbiótica del nitrógeno</i>	207
<i>Fijación no simbiótica del nitrógeno</i>	211
<i>Mecanismo de la fijación nitrogenada</i>	211
Reducción del nitrato	214
<i>Mecanismo de reducción del nitrato</i>	214
<i>La reducción del nitrato y el metabolismo</i>	215
Absorción de nitrógeno por la planta	216
<i>Nitrógeno inorgánico</i>	217
<i>Nitrógeno orgánico</i>	218
Aminoácidos	219
<i>Formación de nitrógeno orgánico</i>	219
<i>Transaminación</i>	220
<i>Transformaciones del carbono</i>	221

<i>Algunos esquemas metabólicos</i>	224
Amidas	225
<i>Síntesis</i>	227
<i>Metabolismo</i>	228
<i>Destino de la glutamina y la asparagina</i>	229
Proteínas	232
<i>Tipos de proteínas</i>	232
<i>Formación y desintegración de las proteínas</i>	233
<i>Producción cíclica de proteínas</i>	234
Péptidos	235
Purinas y pirimidinas	235
Alcaloides	242
<i>Lecturas adicionales</i>	244

Capítulo 9 POLÍMEROS Y GRANDES MOLÉCULAS 245

Polisacáridos	245
<i>Almidón</i>	245
<i>Inulina</i>	246
<i>Celulosa</i>	246
<i>Otros polisacáridos</i>	247
Lípidos	247
Clorofila	250
Isoprenoides	253
Compuestos fenólicos y aromáticos	255
<i>Aminoácidos aromáticos; ácido indolacético</i>	255
<i>Fenoles simples y lignina</i>	256
<i>Flavonas y antocianinas</i>	261
<i>Lecturas adicionales</i>	262

SECCIÓN III SUELO, AGUA Y AIRE: LA NUTRICIÓN DE LAS PLANTAS

Capítulo 10 EL SUELO Y LA NUTRICIÓN MINERAL 265

El suelo	265
<i>Textura y estructura del suelo</i>	265
<i>Agua edáfica</i>	267
<i>Nutrientes</i>	269
Nutrición mineral	272
<i>Composición química de las plantas</i>	272
<i>Macro y micronutrientes</i>	275
<i>Nutrientes esenciales</i>	275
<i>Medios de cultivo</i>	276
Macronutrientes	276

Calcio	278
Magnesio	279
Potasio	279
Nitrógeno	280
Fósforo	281
Azufre	281
Micronutrientos	283
Hierro	283
Manganeso	284
Boro	285
Cobre	285
Zinc	286
Molibdeno	286
Cloro	287
Clave para síntomas de deficiencias nutricionales	287
Elementos benéficos y tóxicos	288
Elementos benéficos	288
Sustitución	290
Elementos tóxicos	290
Elementos traza en plantas de importancia económica	290
Las enfermedades deficitarias y los efectos tóxicos en animales	290
Las plantas como indicadoras	292
Lecturas adicionales	292

Capítulo 11 ABSORCIÓN Y MOVIMIENTO DEL AGUA 293

Movimiento del agua	293
El problema de la pérdida de agua	293
Entrada del agua a las células	294
Espacio libre aparente	294
Entrada del agua a las raíces	295
La presión de la raíz	295
Apoplasto y simplasto	295
Mecanismo de absorción	296
Absorción de agua en plantas transpirantes	299
La ruta del agua a través de los tejidos	299
El ascenso de la savia	302
Las fuerzas necesarias	302
La cohesión y el agua	303
Tamaño de los vasos	304
Teorías alternativas	305
El flujo del agua	307
Resumen	307
Lecturas adicionales	308

Capítulo 12 ABSORCIÓN Y TRANSFERENCIA DE SOLUTOS 309

Mecanismos para el movimiento de solutos	309
Difusión	309
Características de la membrana y el soluto	309
Difusión y permeabilidad	311
Acumulación por difusión	311
Movimiento de iones	312
Problemas especiales	312
Antagonismo	312
Potencial electroquímico	313
Equilibrio de Donnan	313
El potencial de membrana	314
Transporte activo	314
Definición	314
Apoyo experimental para el transporte activo	317
Demostración y prueba del transporte activo	318
Balance de cargas	321
Mecanismos de transporte activo	321
Fuente de energía	321
Mecanismos posibles	322
Importancia del transporte activo	324
Lecturas adicionales	325

Capítulo 13 TRANSPORTE 327

Los problemas del transporte	327
Tejidos de transporte	328
Experimentos de anillado	328
Análisis de tejidos	328
Experimentos de rastreo	330
Resumen	333
Transporte en el xilema	335
Estructura del xilema	335
Transporte en el xilema	335
Transporte en el floema	336
Estructura del floema	336
Mecanismos transportadores del floema	336
Flujo de masas	338
Difusión y bombeo activados	339
Corriente citoplásmica	341
Difusión de interfase	341
Electroósmosis	342
Resumen	344
Control del transporte	344
Circulación	347
Lecturas adicionales	348

Capítulo 14 LA HOJA Y LA ATMÓSFERA 349

Las hojas	349
Intercambio de gases	353

<i>Difusión a través de los poros</i>	353
<i>Intercambio de gas a través de los estomas</i>	354
<i>Movimiento estomático</i>	357
<i>Factores que afectan el movimiento estomático</i>	359
<i>Mediciones de los estomas</i>	361
<i>Mecanismos de actividad estomática</i>	361
<i>Control de los estomas</i>	366
Pérdida de agua	366
<i>Gutación</i>	366
<i>Transpiración</i>	367
Transpiración	367
<i>Factores que afectan la transpiración</i>	367
<i>Control de la transpiración</i>	370
<i>Necesidad de la transpiración</i>	370
<i>Medida de la transpiración</i>	371
Intercambio de calor	372
Las plantas y las condiciones del tiempo	373
<i>Lecturas adicionales</i>	374

Capítulo 15 NUTRICIÓN POR CARBONO — UNA SÍNTESIS 375

Introducción	375
El ciclo fotosintético C₃	376
<i>Esquema de reacciones</i>	376
<i>Autocatálisis</i>	377
<i>Regulación</i>	377
<i>Localización de las actividades</i>	378
El ciclo C₂ — Fotorrespiración	378
<i>Medición del intercambio de CO₂</i>	378
<i>Características de la fotorrespiración</i>	379
<i>Reacciones del ciclo C₂</i>	382
<i>Ubicación de las actividades</i>	282
<i>Integración de los ciclos C₂ y C₃ — Oxígeno y fotorrespiración</i>	383
<i>Metabolismo del nitrógeno en el ciclo del C₂</i>	384
<i>Control de la fotorrespiración</i>	384
<i>Posibles funciones de la fotorrespiración</i>	386
El ciclo fotosintético del C₄	386
<i>Esquema de las reacciones</i>	386
<i>Localización de las actividades — Anatomía Kranz</i>	388
<i>Metabolismo del nitrógeno en el ciclo C₄</i>	390

<i>Integración y regulación del ciclo C₄</i>	391
Productividad e importancia ecológica de plantas C₄	392
<i>Ventajas del ciclo C₄</i>	392
<i>Obtención del CO₂ y conservación del agua</i>	393
<i>Concentración del CO₂</i>	393
<i>Fotorrespiración en plantas C₄</i>	393
<i>Efectos de la temperatura</i>	394
<i>Adaptación ecológica</i>	395
<i>Productividad</i>	395
El metabolismo ácido crasuláceo	396
<i>Esquema de las reacciones</i>	396
<i>Patrones del MAC</i>	398
<i>Control</i>	399
<i>Respiración y fotorrespiración en el metabolismo crasuláceo</i>	399
<i>Importancia ecológica del metabolismo crasuláceo</i>	400
Respiración oscura	400
<i>Papel de la respiración oscura</i>	400
<i>Integración de respiración y fotosíntesis</i>	401
<i>Control de la respiración por la luz</i>	403
Resumen	405
<i>Lecturas adicionales</i>	406

**SECCIÓN IV
LA PLANTA EN DESARROLLO — EL
FUNCIONAMIENTO DETERMINISTA
DEL VEGETAL**

Capítulo 16 INTERPRETACIÓN DEL CRECIMIENTO Y DESARROLLO	409
Introducción	409
El crecimiento y su medición	409
<i>Parámetros del crecimiento</i>	409
<i>Crecimiento versus desarrollo</i>	410
<i>Cinética del crecimiento</i>	411
<i>Medición del desarrollo</i>	416
Clases de control del desarrollo	416
<i>Control genético</i>	416
<i>Controles orgánicos</i>	418
<i>Auxinas</i>	421
<i>Giberelinas</i>	424
<i>Citocininas</i>	424
<i>Etileno</i>	426

Ácido abscísico	426
Sustancias hipotéticas del crecimiento	426
Controles ambientales	427
Nivel de acción de los controles	428
El nivel genético	428
Nivel bioquímico	429
Nivel celular	430
Nivel de organización	433
Distribución, formación, fraccionamiento y compartimentalización de los fitorreguladores	435
Iniciación de los eventos	437
Determinación rítmica	437
Lecturas adicionales	438
Referencias generales para la Sección IV	438

Capítulo 17 REPRODUCCIÓN SEXUAL EN LAS PLANTAS SUPERIORES 439

La generación gametofítica	439
El carpelo y la oosfera	439
La antera y el polen	440
Determinación sexual	441
Polinización y fertilización	442
Crecimiento del tubo polínico	442
Fertilización	443
Desarrollo del embrión	444
Capacidad de crecimiento	444
Crecimiento del embrión	444
Crecimiento del embrión in vitro	445
Embriogénesis en cultivos de células y tejidos	446
Totipotencialidad de las células de la planta	447
Circulación en un sentido en el desarrollo	450
Formación del fruto y semilla	451
Implantación del fruto	451
Desarrollo del fruto y de la semilla	451
Maduración del fruto	451
Germinación	454
Condiciones para la germinación	455
Movilización de las reservas	456
Nutrición de la plántula	457
Lecturas adicionales	458

Capítulo 18 PATRONES DE DESARROLLO 459

Desarrollo de la plántula	459
---------------------------	-----

Fotomorfogénesis	459
Iniciación de órganos en cultivo de tejidos	461
Desarrollo de la raíz	463
El meristemo terminal	463
Control del crecimiento radical	465
Diferenciación de los tejidos	466
Raíces laterales	467
Desarrollo del tallo	468
El meristemo terminal	468
Desarrollo del tallo	468
Primordios de las hojas	471
Diferenciación	473
Desarrollo de las hojas	477
Desarrollo floral	479
Lecturas adicionales	482

Capítulo 19 ORGANIZACIÓN EN EL ESPACIO 483

Dirección del crecimiento	483
Respuestas trópicas	483
Geotropismo	483
Percepción de la gravedad	484
Mecanismo de respuesta a la gravedad	486
Fototropismo	489
Percepción fototrópica de la luz	492
Tigmotropismo	493
Otros tropismos	493
La forma	494
Efectos correlativos	494
Otros factores	494
Dominancia apical	495
Respuestas násticas	497
Epinastia	499
Termonastia	499
Nictinastia	499
Seismonastia	500
Trampas	502
Movimientos foliares rápidos	503
Nutación	504
Lecturas adicionales	505

Capítulo 20 ORGANIZACIÓN EN EL TIEMPO 507

Introducción	507
La importancia de regular el tiempo	507
Maneras de medir el tiempo	508
Cómo funcionan los relojes biológicos	508
Acumulativo	508

<i>Oscilador</i>	508
<i>Interacciones</i>	510
<i>Ritmos extrínsecos</i>	511
Medición del tiempo para	
<i>floración</i>	511
<i>Fotoperiodo y vernalización</i>	511
<i>Descubrimiento del</i>	
<i>fotoperiodo</i>	512
<i>Interrupción de la noche y</i>	
<i>medición de la oscuridad</i>	515
<i>Sitio de la percepción</i>	516
<i>El fitocromo</i>	516
Mecanismo de acción del	
<i>fitocromo</i>	521
<i>Reacciones mediadas por el</i>	
<i>fitocromo</i>	522
<i>Localización celular del</i>	
<i>fitocromo</i>	522
<i>Intentos de explicación de</i>	
<i>la acción del fitocromo</i>	522
<i>Fitocromo activo e inactivo</i>	523
<i>Algunas ideas recientes</i>	523
<i>Reacciones de alta energía</i>	525
<i>La relación entre la</i>	
<i>floración y las respuestas</i>	
<i>rápidas</i>	526
Inducción floral	527
<i>Inducción y desarrollo</i>	
<i>floral</i>	527
<i>Percepción y transporte</i>	
<i>del estímulo floral</i>	527
<i>Inhibidores</i>	531
<i>Sustancias de crecimiento</i>	533
<i>Antesina</i>	534
<i>Cambios en el ápice del</i>	
<i>tallo</i>	536
<i>Fitocromo como</i>	
<i>cronómetro "reloj de</i>	
<i>arena"</i>	536
Procesos rítmicos	537
<i>Ritmos circadianos</i>	537
<i>Ritmos circadianos y</i>	
<i>fotoperiodo</i>	539
<i>La naturaleza del cronómetro</i>	
<i>oscilador</i>	540
Vernalización	541
<i>Inducción por frío</i>	541
<i>Interacciones con otros</i>	
<i>factores</i>	542
<i>Sitio de percepción del</i>	
<i>estímulo</i>	543
<i>Vernalina y giberelinas</i>	543
<i>Naturaleza del proceso de</i>	
<i>termo periodo</i>	544
Resumen: floración e inducción	
<i>floral</i>	546
<i>Lecturas adicionales</i>	547

Capítulo 21 MODELOS DE NUTRICIÓN DURANTE EL DESARROLLO 549

<i>Fotosíntesis y nutrición</i>	549
<i>El establecimiento de la</i>	
<i>fotosíntesis en la planta</i>	550
Modelos de nutrición en la	
<i>planta adulta</i>	552
<i>Modelos de asimilación</i>	552
<i>Modelos de exportación de</i>	
<i>las hojas</i>	554
<i>Formación del fruto</i>	556
<i>Formación de la madera</i>	557
Control del tráfico de nutrientes	558
<i>Control del transporte</i>	558
<i>Movimiento de los nutrientes</i>	
<i>al sitio de demanda</i>	558
<i>Dominancia apical y</i>	
<i>nutrición</i>	561
<i>Control hormonal del</i>	
<i>transporte</i>	562
<i>Control hormonal de la</i>	
<i>fotosíntesis</i>	565
<i>Lecturas adicionales</i>	567

Capítulo 22 LETARGO, SENESCENCIA Y MUERTE 569

Letargo	569
Causas del letargo	570
<i>Factores ambientales</i>	570
<i>Ácido abscísico</i>	571
<i>Interacción del ABA con</i>	
<i>otras sustancias del</i>	
<i>crecimiento</i>	573
Letargo de la semilla	576
<i>Tipos de letargo de la semilla</i>	576
<i>Exigencia de luz</i>	577
<i>Temperatura</i>	578
<i>Efectos de la testa de la</i>	
<i>semilla</i>	579
<i>Otros factores</i>	581
Letargo de los órganos	
<i>vegetativos</i>	582
<i>Longitud del día y letargo</i>	582
<i>Otros factores</i>	583
<i>Factores interactuantes</i>	584
<i>Rompimiento del letargo</i>	585
Senescencia y muerte	587
<i>Modelos del envejecimiento</i>	
<i>y la muerte</i>	587
<i>Aspectos metabólicos de</i>	
<i>la senescencia</i>	588
<i>Competencia por nutrientes</i>	
<i>en la senescencia</i>	590
<i>Efectos de los factores del</i>	
<i>desarrollo</i>	591

<i>Abscisión</i>	593
<i>Lecturas adicionales</i>	598

SECCIÓN V
FISIOLOGÍA DE ORGANISMOS
ESPECIALES

**Capítulo 23 ACCIÓN DE LAS
HORMONAS Y
REGULADORES DEL
CRECIMIENTO** 599

Introducción	599
Auxinas	600
<i>Síntesis, movimiento e inactivación</i>	600
<i>IAA y formación de etileno</i>	602
<i>Efecto de IAA sobre enzimas específicas</i>	602
<i>Auxinas y transporte</i>	603
<i>Efectos en la pared celular</i>	603
<i>Efectos sobre la síntesis de RNA y de proteína</i>	606
<i>Estructura y actividad</i>	607
<i>Receptores y sitios de enlace</i>	608
Giberelinas	608
<i>Síntesis y distribución</i>	608
<i>Alargamiento</i>	611
<i>Floración</i>	611
<i>Síntesis de enzimas</i>	611
<i>Mecanismo de acción</i>	612
Citocininas	612
<i>Distribución</i>	612
<i>Efectos</i>	613
<i>Prevención de la senescencia</i>	615
<i>Formación de enzimas</i>	616
<i>Las citocininas como constituyentes del RNA</i>	617
<i>Acción de la citocinina</i>	618
Ácido abscísico	619
<i>Efecto del ácido abscísico</i>	619
<i>Acción del ácido abscísico</i>	619
Etileno	620
<i>Efectos del etileno</i>	620
<i>Mecanismo de acción</i>	620
Otras sustancias que influyen el desarrollo	621
Interacción hormonal	622
Resumen de las acciones hormonales	624
<i>Auxinas</i>	624
<i>Giberelinas</i>	624
<i>Citocininas</i>	624
<i>Ácido abscísico</i>	625
<i>Etileno</i>	625
<i>Compuestos hipotéticos que causan la floración</i>	625
<i>Lecturas adicionales</i>	625

**Capítulo 24 FISIOLOGÍA DE
LOS ÁRBOLES** 629

Características especiales de los árboles	629
Asimilación	629
Formación de la madera	632
<i>Hormonas</i>	632
<i>Fotoperiodo</i>	632
<i>Agua</i>	632
<i>Temperatura</i>	633
<i>Asimilación</i>	633
<i>Madera de reacción y movimiento de orientación</i>	633
Morfología	635
<i>Forma de la copa</i>	635
<i>Plagiotropismo</i>	636
Consecuencias del crecimiento	636
<i>perenne</i>	636
<i>Metabolismo de tejidos perennes</i>	636
<i>Latencia</i>	636
<i>Recuperación de nutrimentos antes de la caída de la hoja</i>	638
Comunidades arboladas	638
<i>Lecturas adicionales</i>	639

**Capítulo 25 FISIOLOGÍA DE
ALGAS MARINAS** 641

Introducción	641
Productividad de las algas marinas	641
<i>Cadenas naturales de alimento</i>	641
<i>Uso económico de las algas</i>	642
Adaptaciones fisiológicas de las algas marinas	643
<i>Fotosíntesis</i>	643
<i>Crecimiento estacional</i>	646
<i>Absorción de nutrimentos</i>	647
Reacciones a factores ambientales	648
<i>Luz</i>	648
<i>Temperatura</i>	649
<i>Desecación</i>	649
<i>pH</i>	650
<i>Salinidad y potencial osmótico</i>	650
<i>Acción del oleaje</i>	651

SECCIÓN VI

FISIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN
DE LAS COMUNIDADES VEGETALES

Peculiaridades del metabolismo
y la bioquímica de las algas 651
Quimiotaxonomía 651
Pigmentos 651
Moléculas pequeñas 653
Compuestos de
almacenamiento 653
Algas calcáreas 654
Eliminación de impurezas 654
Feromonas 654
Lecturas adicionales 655

Capítulo 26 PARÁSITOS Y
ENFERMEDAD 657

Introducción 657
Infección 658
Organismos y enfermedad 658
Resistencia 658
Inmunidad 659
Estímulos para la infección 661
Invasión 661
Toxinas 662
Sustancias de crecimiento 662
Respuestas fisiológicas al
parasitismo 663
Respiración 663
Fotosíntesis 663
Metabolismo del nitrógeno 663
Translocación 664
Sustancias de crecimiento
y respuesta morfológica 664
Respuestas ante el ambiente 668
Lesiones 668
Interacción huésped-parásito 670
Lecturas adicionales 671

Capítulo 27 SIMBIOSIS 673

Tipos de simbiosis 673
Asociaciones 674
Micorrizas 674
Orquídeas 676
Líquenes 677
Asociaciones de líquenes 677
Interacciones metabólicas 680
Relaciones con el agua 681
Pigmentos 681
Simbiosis algas-invertebrados 682
Simbiosis de la fijación del
nitrógeno 683
Lecturas adicionales 684

Capítulo 28 FISIOLOGÍA DE
LAS PLANTAS BAJO
TENSIÓN 687

Introducción 687
Efectos de la tensión 687
Tipos de tensión 688
Resistencia a la tensión:
prevención y tolerancia 689
Medida del fortalecimiento 690
Sequía 690
Prevención y tolerancia a
la sequía 690
Consecuencias de la
deshidratación 691
Mecanismos de tolerancia
a sequía 691
Calor 692
Límites de tolerancia al
calor 692
Mecanismos de tolerancia
al calor 693
Baja temperatura y congelación 694
Enfriamiento y congelación 694
Teorías sobre resistencia al
enfriamiento 695
Fortalecimiento a la
congelación 696
Radiación 696
Condiciones del suelo 697
Altitud 698
Contaminación 699
Lecturas adicionales 702

Capítulo 29 FACTORES
FISIOLÓGICOS EN LA
DISTRIBUCIÓN DE LAS
PLANTAS 703

Introducción 703
Los factores fisiológicos en
ecología 703
Factores que afectan la
vegetación 705
Tipos de vegetación 705
Factores históricos 706
Factores geográficos 706
Lluvia 706
Humedad relativa 707
Temperatura 711
Viento 711

<i>Duración de la periodicidad y la estación</i>	712	<i>Administración del ambiente</i>	727
Factores que afectan la flora	713	Productividad y agricultura	728
<i>Climáticos</i>	713	<i>El uso de factores del crecimiento</i>	729
<i>Fisiográficos</i>	714	<i>Cronometria</i>	734
<i>Contaminación</i>	715	<i>Control del ambiente</i>	736
<i>Competencia</i>	717	<i>"El trabajo del sol en un campo de maíz"</i>	739
<i>Sucesión</i>	719	Adaptación y desarrollo de plantas para necesidades especiales	739
Mecanismos fisiológicos de la competencia	719	Las plantas y la contaminación	744
<i>Lecturas adicionales</i>	722	El papel del fisiólogo vegetal	744
Capítulo 30 LAS PLANTAS Y EL HOMBRE	723	<i>Lecturas adicionales</i>	745
Introducción	723	Índice de autores	747
Impacto del hombre sobre el paisaje	723	Índice de nombres de plantas	755
<i>Niveles de interacción</i>	724	Índice temático	762
<i>Modificación del ambiente</i>	724		
<i>Modificación por la agricultura</i>	725		

SECCIÓN I

INTRODUCCIÓN Y GENERALIDADES

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

LA FISIOLOGÍA VEGETAL

Las plantas germinan, crecen, se desarrollan, maduran, se reproducen y mueren. La fisiología vegetal es el estudio de esos procesos, del cómo y por qué cada planta se comporta de una manera propia y peculiar; es el estudio de la organización y operación de los procesos que ordenan su desarrollo y comportamiento. Cada planta es el producto de su información genética modificada por su ambiente, y cada parte u órgano vegetal se modifica adicionalmente por el estado fisiológico, o ambiente interno de la planta, del cual forma parte. La fisiología vegetal trata sobre la reciprocidad de todos estos factores en la vida de la planta.

LAS PLANTAS Y LOS ANIMALES

¿Por qué debemos estudiar la fisiología vegetal separada de la fisiología animal o de la fisiología celular? Las plantas y los animales han desarrollado un patrón o hábito de vida básicamente diferente. Los animales tienen un desarrollo y funciones definidos, y obran de acuerdo con las leyes del movimiento y las fuerzas, es decir mecánicamente, mientras que las plantas crecen y accionan sobre una base estructural. Los animales, en general, son móviles, deben buscar alimento y deben ajustarse a una estrecha gama de límites de tamaño con el fin de funcionar exitosamente; son (valga la comparación) como automóviles: si crecen demasiado o asimétricamente no logran accionar con éxito. La mayoría de las plantas son sedentarias y producen su propio alimento, ateniéndose a lo que puedan obtener dentro de los límites de su ambiente inmediato; no están limitadas por condiciones mecánicas o de tamaño: están construidas como las casas; pueden añadirse nuevas habitaciones continuamente (dentro de los límites de resistencia estructural) sin que surjan problemas. La planta puede crecer y desarrollarse durante toda su vida; algunas partes pueden degradarse y morir; otras pueden agregarse aquí y allá conforme se requiera. Los animales deben mantener su integridad mecánica; la planta no está bajo tal restricción. El animal puede moverse en su ambiente para buscar y obtener cosas que necesita para vivir y crecer, mientras que la planta puede crecer en su ambiente pero sólo en forma lenta y en grado restringido, ateniéndose a lo que está disponible en su cercanía.

Como resultado de este patrón estructural de crecimiento e inmóvil hábito de vida, las plantas enfrentan varios problemas especiales de consecución de alimento y sobrevivencia que han resuelto de diversas maneras. Deben soportar no sólo los cambios ambientales predecibles sino también variaciones impredecibles del tiempo y el clima. Por ejemplo, las plantas que viven en un desierto y carecen de un mecanismo específico de almacenamiento de agua, sólo pueden medrar durante e inmediatamente después de una lluvia. La nutrición orgánica, una importante preocupación de los animales, es un pequeño problema para la mayoría de las plantas porque son **autótrofas del carbono**, es decir, manufacturan todos los compuestos de carbono que necesitan del dióxido de carbono (CO_2). Sin embargo, sólo tienen acceso restringido a los suministros limitados de nutrientes inorgánicos presentes en el suelo pero han desarrollado un metabolismo especializado y altamente conservador de nitrógeno, fósforo, potasio y otros importantes elementos inorgánicos. Los animales son conservadores del carbono y lo ciclan en el interior de sus cuerpos, en tanto que despilfarran el nitrógeno. Las plantas se comportan exactamente del modo contrario, conservan nitrógeno y usan carbono libremente.

Al estar arraigadas en un sitio, tienen un problema especial con el agua. Lo mismo que los animales, ellas dependen del intercambio gaseoso para vivir. Necesitan de este intercambio para su principal actividad nutricia, la fotosíntesis, así como para la respiración. Una consecuencia inmediata del eficiente intercambio gaseoso es la pérdida de vapor de agua. Necesitan luz solar para vivir; el sol, al calentarlas, incrementa la pérdida de agua por evaporación. Han desarrollado ajustes muy finos que les permiten conservar agua y, al mismo tiempo, ejercer un eficaz intercambio gaseoso de oxígeno y dióxido de carbono.

Otra consecuencia del diseño no mecánico de las plantas consiste en que carecen de bombas y de sistema circulatorio cerrado. Alcanzan a veces una gran masa, crecen muy alto y, como los animales, deben transportar sustancias alimenticias, sustancias reguladoras y materias de desecho por todo su cuerpo. Asimismo, tienen que transportar enormes cantidades de agua, a menudo a grandes alturas. Al carecer de bombas mecánicas, las plantas poseen una variedad de dispositivos químicos y fisicoquímicos para mover fluidos y un perfeccionado sistema de cañerías en forma de tejidos especializados que les permite dirigir el transporte de nutrientes.

Las plantas difieren fundamentalmente de los animales en el proceso de desarrollo. Éstos efectúan la mayor parte de su desarrollo de una manera altamente coordinada durante un corto lapso de su existencia y, ya desarrollados, alcanzan una fase de estabilidad más o menos fija que puede durar largo tiempo. Aquéllas prosiguen su desarrollo durante el curso de toda su vida, y las diversas partes crecen, maduran y mueren, en muchos casos independientemente unas de otras. Obviamente, el sistema de controles que regula el desarrollo vegetal es totalmente distinto al de los animales. Éstos producen y responden a numerosas hormonas altamente específicas que afectan tejidos específicos en formas específicas. Las plantas reaccionan a unas cuantas hormonas generalizadas. Cada una de éstas afecta a todos o casi todos sus tejidos y pueden actuar en una u otra dirección según las diversas condiciones internas y ambientales de los tejidos afectados. El control del desarrollo vegetal es, entonces, el resultado de un complejo de factores hormonales, ambientales y nutricionales que interactúan entre sí y hacen posible la expresión de las características genéticas de la planta de la manera más efectiva bajo diversas circunstancias ambientales.

Finalmente, las plantas difieren de los animales en que carecen de sistema nervioso. Los animales, al actuar mecánicamente, necesitan nervios para un constante y preciso control de movimientos. Esto, luego de un prolongado periodo, ha permitido la evolución de un cerebro. Las plantas no necesitan nervios. Su comportamiento está principalmente expresado por sus patrones de crecimiento y desarrollo, procesos que son controlados por integración bioquímica y fisiológica, más que por la integración de los nervios y el pensamiento.

CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS Y DE LA VIDA VEGETAL QUE CONDUCEN A LA FISIOLOGÍA ESPECIALIZADA

1. Las plantas son principalmente inmóviles y sólo pueden penetrar y utilizar un espacio limitado de su medio.
2. La autotrofia del carbono les permite un irrestricto metabolismo carbónico.
3. La dependencia del suministro de minerales del suelo trae como consecuencia una nutrición mineral altamente conservadora, particularmente del nitrógeno.
4. Conforme las plantas evolucionaron hacia un hábito terrestre, también desarrollaron varios mecanismos que las protegen de la pérdida de agua y les permiten llevar a cabo el intercambio de gases, sin respirar.
5. El hábito terrestre requirió también la evolución de finos mecanismos para obtener y transportar agua.
6. El sistema de soporte estructural que se ha desarrollado en ellas —paredes celulares rígidas en vez de un esqueleto especializado— ha originado numerosos problemas. A pesar de sus paredes macizas, las células vegetales poseen un mayor grado de interconexión que las animales. Los contenidos celulares de las células adyacentes están a menudo en contacto íntimo a través de las conexiones citoplasmáticas.
7. Las plantas enfrentan serios problemas estacionales y se han desarrollado mecanismos medidores del tiempo, de modo que sus actividades se ajustan al patrón de cambios estacionales de su medio. Reproducción, producción de semillas, latencia, germinación, caída de hojas, etc., están determinadas por las estaciones.
8. Debido a su inmovilidad, no pueden ocultarse o buscar protección de los elementos. Han desarrollado medios especiales de protección contra los excesos del viento, la sequía, el frío, el calor y la luz.
9. Los requerimientos para la reproducción en organismos inmóviles han traído como consecuencia la evolución de una variedad de estructuras y mecanismos reproductivos. El control y la operación de éstos constituye uno de los más fascinantes capítulos del *libro* de la vida vegetal.
10. Los problemas de control y regulación de un organismo en permanente desarrollo requieren un conjunto de mecanismos fisiológico-bioquímicos que se han desarrollado en alto grado en las plantas.
11. La evolución y la adaptación de los organismos tienen lugar tanto en sentido fisiológico y bioquímico, como a través de cambios en la anatomía y la morfología. Las plantas dependen considerablemente de exitosos mecanismos fisiológicos o bioquímicos para sobrevivir y, en consecuencia, se ha desarrollado una fina y variada fisiología.

12. Las plantas no poseen sistema nervioso organizado pero cuentan, principalmente, con medios bioquímicos de comunicación entre sus partes. Esto se traduce en mecanismos fisiológicos más finos aún, que no tienen contraparte en los animales.

Todos estos problemas de la vida vegetal se estudian convenientemente desde el punto de vista fisiológico o bioquímico como si fueran dispositivos mecanicistas. Sin embargo, no se debe perder de vista el aspecto más importante de ellos: la organización fisiológica de todos estos procesos dentro del todo funcional de la planta y dentro de la relación de ella con su ambiente y con la comunidad en que vive. La base del éxito de la planta es la capacidad de competir en su ambiente; dependiendo esta capacidad, principalmente, de su evolución fisiológica y de su adaptación al medio.

EVOLUCIÓN

Las plantas han evolucionado continuamente y aún lo siguen haciendo. Los aspectos obvios de la evolución, aquellos que vemos y clasificamos, son la evolución del cuerpo y la forma, así como los hábitos de crecimiento y de vida. En ellas también ocurre la evolución de los procesos bioquímicos y fisiológicos, y es probable que gran parte de la evolución de los procesos bioquímicos haya tenido lugar muy tempranamente. Aun las plantas más primitivas poseen sistemas altamente competitivos de fotosíntesis, respiración, síntesis proteica y otros. Sin embargo, los mecanismos fisiológicos que controlan la forma y patrón de desarrollo debieron evolucionar paralelamente a los que coordinan el funcionamiento de todas sus partes. Tales procesos aún están evolucionando. Existen ciertos indicios recientes de que, aunque los procesos básicos de fotosíntesis y respiración no han cambiado por un largo periodo, algunos de los procesos subsidiarios y las interrelaciones bioquímicas entre ellos pueden estar sufriendo alteraciones considerables conforme las plantas modernas evolucionan, en respuesta a su medio en continuo cambio. Las que consiguen el éxito son aquellas que pueden operar más eficazmente bajo los más amplios rangos de condiciones ambientales. Desde el advenimiento del hombre, el éxito en las plantas incluye una máxima producción útil para el hombre, tanto bajo condiciones de cultivo como en el ambiente natural.

LA BOTÁNICA APLICADA Y LA ECONOMÍA

Los conceptos fisiológicos, y por tanto los fisiólogos, están llamados a resolver problemas de botánica económica y agricultura. La biología aplicada fue conceptualizada en un tiempo como una materia de segunda clase por los llamados biólogos "puros", quienes despreciaban los esfuerzos de la investigación encaminados hacia la solución de problemas económicos. Sin embargo, el tremendo éxito de tales estudios aplicados, el número de principios básicos que han surgido de estudios que se iniciaron como proyectos estrictamente aplicados y el reciente incremento en importancia social y económica de los problemas biológicos, particularmente el espectro de los déficits y agotamiento de alimentos, que ronda en gran parte del mundo actual, han elevado la biología aplicada a su actual nivel de prominencia.

Muchos problemas de investigación básica en biología aplicada están siendo estudiados ahora y muchos otros necesitan ser abordados.

Uno de los aspectos más importantes de la ciencia vegetal en el desarrollo de la botánica económica ha sido la genética. La selección y el mejoramiento han repercutido en el desarrollo de casi todas las actuales plantas cultivadas que muestran características deseables, tales como alta producción, atracción al gusto y la vista, resistencia a enfermedades y adaptación a un amplio rango de condiciones climáticas y ambientales. Sin embargo, estos rasgos generales y otros más específicos, como prendimiento de frutos, maduración temprana, etc., son expresiones de procesos fisiológicos. Se condujeron experimentos previos de genotecnia buscando rasgos deseables, intentando seleccionarlos y perfeccionarlos mediante mejoramiento genético. El éxito de tales programas se basó en la feliz coincidencia del experimentador que advirtió una característica valiosa, susceptible en realidad de seleccionarse y desarrollarse. Muchos de los más grandes triunfos fueron casualidades afortunadas o el disparo certero y fortuito procedente de miles de experimentos de "prueba y observa". Pero a medida que avanza el estudio de la fisiología vegetal se está llegando gradualmente a posibilitar la selección de los mecanismos fisiológicos o bioquímicos específicos que darán sus resultados en las mejoras deseadas y así determinar qué parte del complemento genético de la planta es la responsable. Cuando estas nuevas técnicas estén suficientemente perfeccionadas será posible dirigir programas de genotecnia sobre un plano totalmente nuevo, seleccionando las mejores combinaciones posibles de rasgos genéticos, con el fin de modelar un organismo casi perfecto, para cualquier conjunto dado de condiciones y circunstancias. Los típicos programas sobre plantas de cultivo que hoy están en marcha se encaminan a producir variedades con altas tasas de fotosíntesis, combinadas con bajas tasas de respiración (no solamente elevados índices metabólicos), que produzcan frutos de máximo provecho, que conviertan la proporción más grande de su carbono asimilado en fruto o semilla, en vez de hojas y tallos, que sean fuertes, que crezcan rápido y que resistan enfermedades.

Además de estos rasgos específicos, toda la estrategia de las plantas puede modificarse para aumentar su utilidad. Su altura y forma, la orientación de sus hojas hacia el sol, la regulación de su temporada de reproducción y su dependencia de la nutrición, son susceptibles de modificación y perfeccionamiento. Las modernas técnicas de fisiología celular permiten la producción de plantas a partir de células aisladas y aun (en grado limitado hasta ahora) la manipulación de material genético en células somáticas. Un avance experimental como éste requiere la más amplia aplicación del profundo conocimiento bioquímico, fisiológico y genético de las plantas.

Sin duda, la combinación de la fisiología vegetal con la genética es de la mayor importancia y, tal vez, vitalmente necesaria para el futuro del hombre. El alimento del mundo, cuyo abastecimiento es ahora peligrosamente bajo, a pesar de la revolución verde, deriva de las plantas. La industria forestal ha evolucionado recientemente, de un saqueo ciego de los recursos naturales, a un programa agrario efectivo y autorregulado. Los programas de mejoramiento arbóreo, en continua desventaja por el prolongado periodo de generación de los árboles, han sido enormemente apoyados por la elucidación de mecanismos fisiológicos, que permiten al experimentador obligar a los árboles a madurar sexualmente en 2 a 4 años, en vez de 10 a 15. La agricultura marítima llegará a ser una gran industria, que requerirá una comprensión enteramente nueva de los hábitos y patrones de crecimiento de las algas marinas.

Las plantas son los principales agentes que purifican nuestro cada vez más contaminado mundo, en el aire, sobre la tierra y en el agua. Las plantas también sufren a causa de la contaminación. Los programas de renovación urbana, de planeamiento citadino y del ambiente total han de incluir plantas; ya que son esenciales para cobertura y protección del suelo, concentración de agua, alimento y belleza, así como para la regeneración de la atmósfera. Las plantas comprenden cerca del 99% de la biomasa de nuestro planeta, reciclan una cantidad cercana al 0.1% del carbono total disponible en la biosfera cada año, son la fuente de muchas de nuestras medicinas y drogas y ejercen un tremendo impacto sobre el estado del tiempo y los sistemas meteorológicos, cambiando temperaturas, evaporando el agua y produciendo grandes cantidades de diversos productos químicos volátiles. Se cuentan entre los principales agentes alergénicos del mundo, como bien lo saben quienes sufren la fiebre del heno. En casi cualquier forma, la humanidad depende de ellas.

El conocimiento, la explotación y el control de las plantas llegarán a ser más y más importantes a medida que el tiempo transcurra. Sólo la cabal comprensión de su fisiología, bioquímica y genética, nos capacitará para dirigir con éxito el tremendo programa de biología económica necesario para el confort y aun para la sobrevivencia del hombre.

LECTURAS ADICIONALES

- Janick, J., R.W. Schery, F.W. Woods y V.W. Ruttan. *Plant science*. W.H. Freeman & Co., San Francisco. 1974.
- Handler, P. (ed): *Biology and the future of man*. Oxford University Press, Nueva York. 1970.
- Plant Agriculture (Selections from Scientific American). W.H. Freeman & Co. San Francisco. 1970.
- Tippo, O. y W.L. Stern: *Humanistic botany*. W.W. Norton and Co., Inc. Nueva York. 1977.

Capítulo 2

FUNDAMENTOS DE QUÍMICA

La fisiología se basa en conceptos físicos, químicos y biológicos, y utiliza los términos y sistemas de medida de estas ciencias. La fisiología vegetal es en sí misma una ciencia exacta y, por tanto, debe describirse y presentarse en términos precisos. Muchos estudiantes estarán familiarizados con los términos que se presentan en este capítulo, sin embargo, ¡no se confunda familiaridad con conocimiento! Se debe leer y cerciorar que se conoce exactamente lo que se lee y se debe meditar acerca de ello.

SOLUCIONES

Toda la materia viva depende del agua. El protoplasma está disuelto o disperso en ella. Casi todos los componentes de la célula se transportan en agua y casi todas las reacciones biológicas tienen lugar en solución acuosa. Las peculiares propiedades físicas, químicas y eléctricas de las soluciones y dispersiones de materia en agua proveen la base para la química y física del material viviente. Es importante entender claramente las propiedades de las soluciones.

Una solución consiste en dos componentes por lo menos: el soluto, el cual está disuelto en forma molecular por todo el solvente. La mayoría de las soluciones naturales son complejas en el sentido de que poseen más de un soluto. Dentro de amplios límites, sin embargo, los diversos solutos en una solución compleja se comportan independientemente unos de otros; cada uno actúa en la solución como si los demás no estuvieran allí. Las excepciones a tal comportamiento se advertirán posteriormente. Sin embargo, esta es una característica muy importante del comportamiento de las soluciones gas-agua, como luego se verá.

Las soluciones de importancia biológica incluyen gas en gas (las así llamadas "mezclas" de gases son realmente soluciones y se comportan como tales), gas en líquido, líquido en líquido y sólido en líquido. Los solutos pueden ser casi insolubles, ligeramente solubles, o muy solubles. Se dice que la solución es saturada a la concentración cuando por encima de la cual puede disolverse más soluto en ese solvente, es decir, cuando se forman capas o pequeñas gotas en una solución líquido-líquido o cuando ocurre cristalización o precipitación en una solución sólido-

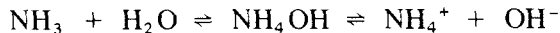
do-líquido. Pueden presentarse a menudo soluciones supersaturadas inestables como consecuencia de un enfriamiento moderado de la solución saturada, pero ellas son extremadamente susceptibles al choque y el exceso de soluto precipita o cristaliza repentinamente.

Probablemente, el agua es lo más cercano a un solvente universal y la mayoría de las sustancias químicas se disuelven en ella en cierto grado. La solubilidad de la mayoría de los compuestos aumenta conforme se incrementa la temperatura de la solución; sin embargo, la solubilidad de algunos compuestos, como la sal, es relativamente inafectada por la temperatura, mientras que la de otros, incluyendo las sales de calcio de algunos ácidos importantes, disminuye al aumentar la temperatura.

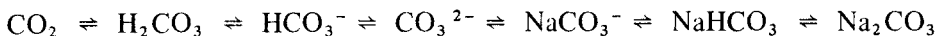
SOLUCIONES DE GAS. Las soluciones de gas en agua son de gran importancia biológica. Casi todo intercambio gaseoso necesita que el gas se disuelva en la solución celular antes de que llegue a los sitios de reacción, y el gas producido como consecuencia de la reacción generalmente se libera en una solución antes de escapar de la célula como gas.

Los gases de importancia biológica son ligeramente solubles, como el oxígeno (O_2), hidrógeno (H_2) y nitrógeno (N_2), o muy solubles, como el dióxido de carbono (CO_2), amoníaco (NH_3), dióxido de azufre (SO_2) y trióxido de azufre (SO_3). Los gases como el oxígeno son solubles solamente en un grado cercano al 0.001% bajo condiciones normales, mientras que gases como el CO_2 pueden ser 100 veces más solubles. La solubilidad de ambos tipos de gases es inversamente proporcional a la temperatura, un hecho de suma importancia para organismos acuáticos o sumergidos que dependen del O_2 disuelto para respirar. La solubilidad de un gas en agua es directamente proporcional a la presión de ese gas sobre el agua. De ahí se deduce que las solubilidades de varios gases en una mezcla son proporcionales a sus presiones parciales. Así, la cantidad de O_2 disuelto en una cantidad dada de agua sería la misma del aire (21% O_2) a presión atmosférica y la del O_2 puro a 21% de presión atmosférica. ¡La cantidad de CO_2 del aire disuelto en agua a la presión atmosférica sería igual a la del CO_2 puro a cerca de 0.23 mm Hg de presión (0.03 atm)!

La extrema solubilidad de gases como el CO_2 y el NH_3 resulta de su combinación con agua para formar un ácido o una base en solución, de acuerdo a las reacciones



El estado de los productos disueltos es, por supuesto, afectado por la acidez de la solución. Esto es particularmente cierto para el CO_2 , el cual puede existir en varios estados en solución según la concentración de los cationes



En una solución cada forma existe como una entidad separada y el balance entre ellas está determinado por la acidez. De esta manera la cantidad de CO_2 que entra en solución en un volumen dado de agua es proporcional no sólo a la presión

parcial del CO_2 en la fase de gas y a la temperatura, sino también a la acidez o alcalinidad del agua.

Una de las consecuencias de la extrema solubilidad del CO_2 en el agua es que se difunde en ésta muy rápidamente. El CO_2 difunde también en un semisólido como el agar, el cual se compone principalmente de agua, como si se tratara de ésta. Este hecho pasa a menudo inadvertido, pero los intentos para impedir el intercambio gaseoso taponando vasos con materiales similares al agar serán un fracaso. ¡El CO_2 los atraviesa como si no existiese ningún tapón!

CONCENTRACIONES. Los términos usados para expresar las concentraciones de soluciones son simples y poseen un significado exacto. Se deben usar con toda exactitud. Esto es particularmente importante para especificar con claridad las unidades que se utilizan y para indicar su significado si existiera alguna ambigüedad; póngase atención a las abreviaturas de los términos: éstas son frecuentemente mal empleadas; una fuente de error común en trabajos de precisión.

La forma más común de describir la concentración de una solución consiste en el número de moles de una sustancia en exactamente 1 litro de la solución a 20°C (1 mol de cualquier sustancia = 6.023×10^{23} moléculas; este es el número de Avogadro y es importante recordarlo ya que reaparecerá en el estudio de la energética y la fotosíntesis). La molaridad de la solución, por tanto, expresa el número de moles por litro de solución (*Nota:* No moles por litro de solvente). Una solución que contenga 2 moles/litro se llama 2 *M*. Es importante notar que la abreviatura *M* significa molar, no moles. Se refiere a la concentración, no a la cantidad. Este es un error frecuente que debe evitarse. Las soluciones que contienen una fracción de un mol por litro se expresan casi siempre como decimales (por ejemplo, 0.1 ó 0.05 *M* significa 0.1 ó 0.05 moles/litro) y no como fracciones comunes. Es importante advertir que las soluciones expresadas en términos de molaridad pueden ser aritméticamente diluidas. Si una solución 1 *M* se diluye a dos o diez veces su volumen, resulta una solución 0.5 *M* o 0.1 *M*.

Una segunda y a menudo confusa descripción de la concentración de una solución, se hace expresando el número de moles del soluto por 1,000 g de solvente, y esto se denomina la molalidad de la solución. La molalidad se utiliza en situaciones donde, por razones físicas o químicas, se desea expresar la razón de soluto a moléculas de solvente, por ejemplo, en la discusión de la presión osmótica. Así, 2 moles de una sustancia disueltos en 1 kg de agua (1 litro a 20°C) forman una solución 2 molal (*m*). Adviértase que 1 mol de un soluto en 1 kg de agua no tendrá un volumen de 1 litro; el volumen puede ser hasta 30% mayor o puede ser menor, según el soluto. Por esta razón no es posible formar una solución 0.5 *m* de una solución 1 *m* diluyéndola con un volumen igual de agua. Debe diluirse en un volumen de agua igual al volumen de agua de la solución.

El poder de la solución puede expresarse como sigue:

1. *Peso por peso unitario.* Ejemplo: 20% (p/p) de azúcar en agua significa 20 g de azúcar + 80 g de agua, o 20 g de azúcar por 100 g de solución.
2. *Peso por volumen unitario.* Ejemplo: 20% (p/v) de azúcar en agua significa 20 g de azúcar por 100 ml de solución (*Nota:* Esto tiene aproximadamente la misma concentración que una solución 19% p/p porque el azúcar en solución llena un espacio menor que los cristales de azúcar

seco. Así, la solución ocupa menos volumen que los volúmenes combinados de sus componentes.

3. *Volumen por volumen unitario*. (A menudo se usa para soluciones de líquido en líquido). Ejemplo: 80% (v/v) de alcohol en agua significa 80 ml de alcohol en 100 ml de solución (*Nota*: Esto sería totalmente distinto de 80 ml de alcohol mezclado con 20 ml de agua o de 80 g de alcohol mezclado con 20 g de agua, debido a la diferencia en gravedad específica de ambos líquidos y porque el volumen de la solución es algo inferior al de los dos líquidos por separado).

Las soluciones precisas de compuestos como el alcohol, se usan a menudo en precipitación diferencial de componentes de una mezcla para su aislamiento o purificación; se puede ver la tremenda importancia de especificar correctamente las unidades de las soluciones!

Las concentraciones de gas en solución pueden expresarse en la forma convencional, por la molaridad o por porcentajes de peso. Ellas a menudo se expresan en unidades algo informales como volúmenes de gas por volumen de solución; por ejemplo: 20 microlitros por litro (μ litro/litro) o 20 ppm (partes por millón), o como porcentajes de saturación. Naturalmente, estos términos se han de mencionar de acuerdo a las condiciones de temperatura y presión barométrica. Puesto que aquéllas pueden ser difíciles de reproducir, tales términos deberían evitarse. Las mezclas (esto es, soluciones) de gases se expresan usualmente en función del porcentaje de un componente del todo, sobre una base de volumen/volumen.

Los electrolitos son sustancias que se disocian o forman iones en solución. Las soluciones de electrolitos se describen de la manera usual, pero debe recordarse que muchas de las propiedades importantes de las soluciones, tales como el descenso del punto de congelación y potencial osmótico (véase Capítulo 3) no dependen de la concentración de moléculas en solución sino de la concentración de las partículas o iones. En consecuencia, el comportamiento de una solución depende no sólo de la concentración sino del poder electrolítico, o tendencia a ionizar, del soluto.

ÁCIDOS Y BASES

Las soluciones de ácidos y bases se expresan a menudo en función de la **normalidad**. Una solución 1 normal (abreviada 1 *N*) de un ácido contiene suficiente ácido para proveer un equivalente o 1 mol de ion hidrógeno (H^+) por litro de solución a 20°C. Igualmente, una solución básica 1 *N* contiene suficiente base para proveer 1 equivalente o 1 mol de ion hidroxilo (OH^-) por litro de solución a 20°C. Nótese que el ácido o la base no necesitan estar completamente ionizados; por lo tanto, el término *normal* se refiere a la concentración de la totalidad (esto es, asociados y disociados) de iones H^+ o OH^- y no a su concentración real en la solución. Es evidente que para un ácido que posee un ion H^+ reemplazable, una solución molar es también una solución normal. Sin embargo, una solución 1 *N* de $Ca(OH)_2$ (hidróxido de calcio), que contiene 2 iones OH^- por molécula, será solamente 0.5 *M*, y una solución 1 *N* de H_3PO_3 (ácido fosfórico), que contiene 3 iones H^+ por molécula, será solamente 0.33 *M*.

La concentración real de iones H^+ en solución, contraria a la totalidad de H^+ disponible se expresa casi siempre en función del pH. El pH es simplemente el

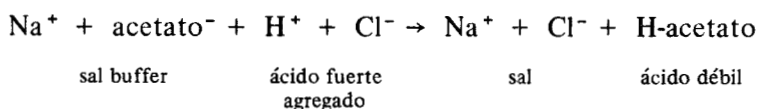
logaritmo negativo de la concentración del ion H^+ , expresada como su normalidad. Se ha determinado que el producto de las normalidades de H^+ y OH^- en agua pura a $20^\circ C$ es 10^{-14} . Debido a que la concentración de H^+ debe igualar la concentración de OH^- a neutralidad, la concentración de cada ion a la neutralidad es $\sqrt{10^{-14}}$ ó $10^{-7} N$. El logaritmo negativo de 10^{-7} es 7, así que el pH 7 representa la neutralidad. El pH de una solución 1 *N* de H^+ sería 0 (el log de 1 = 0) y el pH de una solución 1 *N* de OH^- sería 14 (puesto que la normalidad de H^+ en la solución sería 10^{-14}). La mayor importancia de este sistema de medida es que cada unidad que disminuye en pH indica un incremento de diez veces en contenido de ion H^+ . Así, un pH 6 es diez veces más ácido que un pH 7, y un pH 1 es 100,000 veces más ácido que un pH 6. Y no sólo eso, sino que el cambio de pH 3 a pH 2 representa un cambio 10,000 veces mayor en acidez que el cambio de pH 7 a pH 6.

AMORTIGUADORES

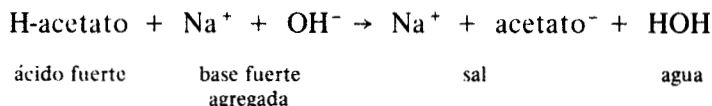
La acción de los amortiguadores se ilustra mejor con las siguientes reacciones de ácido clorhídrico (HCl) e hidróxido de sodio (NaOH) en agua (H_2O):

Para 9 ml de:	pH	Añadir 1 ml de:	pH resultante
A. Los cambios normales de pH esperados:			
1. H_2O	7	HCl <i>N</i>	1
2. H_2O	7	NaOH <i>N</i>	13
B. Solución de acetato de sodio es amortiguada junto al ácido y ácido acético es amortiguado en contacto con la base; el pH cambia sólo ligeramente.			
3. Acetato de sodio <i>N</i>	8	HCl <i>N</i>	7
4. Ácido acético <i>N</i>	3	NaOH <i>N</i>	4
C. Mezcla de acetato de sodio y ácido acético es amortiguada en contacto con la acción del ácido y la base:			
5. Acetato de sodio <i>N</i>	5	HCl <i>N</i>	4.7
6. Acetato de sodio <i>N</i> + ácido acético <i>N</i>	5	NaOH <i>N</i>	5.3
D. Solución de cloruro de sodio carece de capacidad amortiguadora:			
7. Cloruro de sodio <i>N</i>	7	HCl <i>N</i>	1
8. Cloruro de sodio <i>N</i>	7	NaOH <i>N</i>	13

La actividad de una sal amortiguadora depende del hecho de tratarse de la sal fuertemente disociante de un ácido débilmente disociante; esto es, el ácido acético es un ácido débilmente disociante y el acetato sódico es una sal con gran poder de disociación. La acción amortiguante de la sal en contacto con el ácido (ejemplo 3) se explica por lo tanto por la siguiente reacción:



La sal del ácido débil —el ácido acético— se disocia en solución. La adición de iones H^+ causa la inmediata producción de ácido acético, el cual no baja mucho el pH porque es débilmente disociante. De igual modo, una solución del ácido débil se amortigua en contacto con la base fuerte por la reacción



Una mezcla del ácido débil y su sal se amortigua en presencia de ácidos y bases en acción. Los amortiguadores existen en forma natural, generalmente basados en bicarbonato, fosfato o ácidos orgánicos débilmente disociantes y poseen la capacidad de mantener el pH dentro de límites extremadamente estrechos. El pH de un amortiguador depende del grado de ionización del componente ácido y de las cantidades relativas de éste y la sal. Los amortiguadores orgánicos modernos tales como el TRIS [tris (hidroximetil) aminoetanol] o TES [N-tris (hidroximetil) metil-2-aminoetano ácido sulfónico] poseen un amplio rango de control del pH y son usados frecuentemente para estabilizar el pH de sistemas delicados, tales como preparaciones de células libres y suspensiones de cloroplastos.

COLOIDES

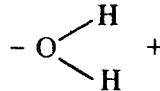
Las soluciones, en las que pequeñas moléculas están distribuidas en forma homogénea, cambian imperceptiblemente a coloides a medida que aumenta el tamaño molecular, o conforme conglomerados o agregados de moléculas (micelas) aumentan de tamaño; y los coloides derivan gradualmente hacia suspensiones o mezclas en las que la heterogeneidad es tan grande que las fases se separan espontáneamente. Los límites entre solución, coloide y mezcla son artificiales. Las micelas coloidales caen en general en el rango de 0.001 a 0.1 μ (micra) de diámetro y son normalmente ultramicroscópicas (es decir, invisibles al microscopio de luz, aunque pueden ser visibles con el microscopio de electrones). Las partículas son tan pequeñas que los coloides son estables y no sedimentan bajo condiciones normales, si bien las micelas más grandes pueden hacerlo a alta velocidad o ultracentrifugadas. Sin embargo, las partículas coloidales son mucho mayores que las partículas de soluto en una solución verdadera.

Los coloides se describen mejor por sus propiedades:

1. Las micelas son lo suficientemente grandes para dispersar la luz (el efecto Tyndall, que dispersa un haz de luz visible en un coloide), mientras que un haz luminoso es invisible en una solución verdadera.
2. Las partículas coloidales no atraviesan un filtro de membrana natural, como lo hacen las soluciones verdaderas.
3. Las partículas coloidales son mayores que las de una solución verdadera y por ello difunden más lentamente.
4. Las partículas coloidales interactúan con el solvente o unas con otras, alterando con frecuencia drásticamente las propiedades de una solución a baja concentración (por ejemplo, la solución puede gelificar).

Los coloides poseen varias propiedades especiales que se originan en el hecho de que el área superficial total de las micelas es muy grande. Si una esfera de material sólido de sólo 1 cm de diámetro se dispersara en un coloide al 1% con un tamaño micelar promedio, el área superficial total de todas las micelas en sólo 100 ml del coloide resultante sería aproximadamente el de un campo de fútbol. Esto significa que un área total enorme está disponible para generar fuerzas de carga-superficie de atracción o repulsión. Dado que la mayoría de las reacciones químicas ocurren en interfases, la reactividad de los coloides puede ser muy grande.

Algunas de las propiedades importantes de los coloides son el resultado de la adsorción. Las superficies de las micelas coloidales pueden estar cargadas eléctricamente, positiva o negativamente. Ellas, por tanto, tienden a atraer nubes de iones o moléculas polares de carga opuesta. En los coloides hidrofóbicos las partículas carecen de afinidad con el agua y permanecen en el estado coloidal, principalmente como resultado de la mutua repulsión electrostática de sus cargas iguales. Los coloides hidrofílicos, por otra parte, son fuertemente atraídos por el agua y están rodeados por capas de moléculas de agua orientadas. El agua, como muestra su fórmula estructural



es altamente polar, electropositiva en un extremo y electronegativa en el otro. Las capas de moléculas de agua polarizadas protegen ampliamente las micelas de un coloide hidrofílico contra la coalescencia y la precipitación. La mayoría de los coloides biológicos, como el protoplasma, parecen ser coloides hidrofílicos electronegativos; ellos también se caracterizan por una débil atracción química entre las micelas, que coadyuva a estabilizarlos.

Dos consecuencias importantes de la naturaleza de los coloides son su susceptibilidad para la precipitación y la coagulación, y su capacidad para formar geles. La coagulación es la destrucción irreversible de la estabilidad de un coloide. Cualquier agente que sustraiga las micelas de sus cargas protectoras o de sus capas de moléculas polarizadas causará la coagulación. Si las cargas se neutralizan por la adición de electrolitos, las partículas pueden entrar en coalescencia. El pH en el cual no existe ninguna diferencia de carga entre la superficie micelar y su medio circundante se llama punto isoelectrico. A este pH precipitan la mayoría de las soluciones hidrófobas o débilmente hidrófilas. Las soluciones fuertemente hidrófilas no coagulan tan fácilmente; se les debe remover su capa adsorbida de moléculas de agua polarizadas con un agente deshidratante, como el alcohol.

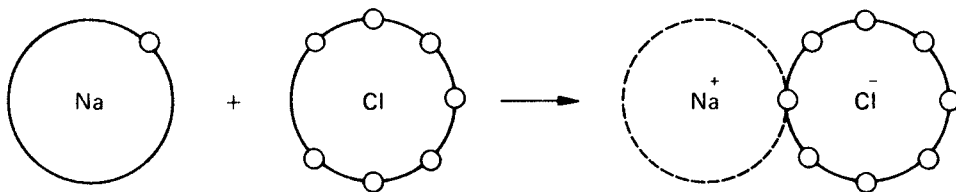
La formación de un gel es un proceso totalmente distinto al de la coagulación y no repercute en la destrucción del coloide. Un gel no es más que un estado diferente del coloide. En el gel las micelas se asocian de un modo suficientemente estable como para dar al coloide cierto grado de solidez, pero no tan fuertemente como para provocar la floculación o la coagulación. Muchos geles son reversibles. El concepto usual de gel supone una masa más o menos enmarañada de micelas fibrilares que sostienen la fase líquida en sus intersticios. Las micelas individuales estarían ligeramente adheridas en los puntos de intersección por fuerzas químicas débiles. La cantidad de agua que una estructura así podría retener es muy grande: un gel proteico como la gelatina retiene hasta 100 veces el peso de

su fase sólida y un gel de carbohidratos, como el agar, puede vincular hasta 700 veces su peso en agua.

La intensidad con la que un gel puede captar agua es sorprendente: el protoplasma puede resistir la remoción de agua con una fuerza de varios cientos de atmósferas ($1 \text{ atm} = 1.033 \text{ kg/cm}^2$). La imbibición de agua por una raíz en crecimiento es suficiente como para fisurar una roca o un adoquín (los pioneros usaban un truco para romper rocas, haciéndoles agujeros e insertando en ellos tapones de madera, que luego se humedecían). La fuerza retentiva de agua de los geles de polisacárido de las plantas marinas les permite soportar la exposición prolongada a condiciones secas entre las mareas, aunque estén expuestas a los excesos del viento y el sol. Los coloides de ciertos suelos arcillosos retienen agua con tal intensidad que éstos llegan a anegarse; muchas plantas no pueden crecer en esa arcilla empapada debido a que el oxígeno no puede entrar en cantidad suficiente para el normal metabolismo de la raíz. El agua retenida en un gel actúa principalmente como agua libre, y un gel es, de hecho, sólo un coloide más o menos rígido. Las sustancias que se disuelven en un suelo coloidal también se disuelven y difunden en un gel. Sin embargo, algo del agua del gel, las moléculas adsorbidas directamente en las micelas por fuerzas electrostáticas, no son libres y no pueden difundir o tomar parte en reacciones químicas o actuar como moléculas del solvente.

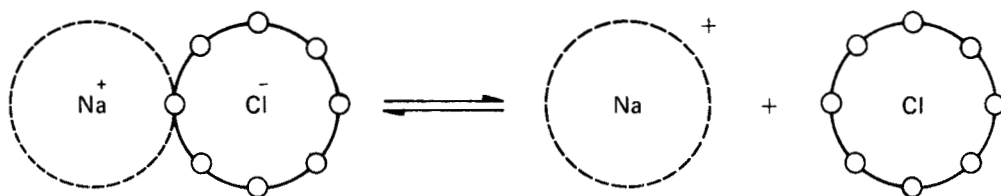
ENLACES QUÍMICOS

ENLACES ELECTROVALENTES O IÓNICOS. Éstos se forman entre elementos de los extremos opuestos de la tabla periódica. Usualmente un miembro del enlace posee una capa externa de electrones casi completa y el otro posee sólo uno o dos electrones en su capa externa. Todo átomo alcanza un estado más estable cuando el átomo que posee unos cuantos electrones externos cede uno o más al átomo poseedor de una capa casi completa. Por ejemplo, una reacción entre sodio y cloro puede esquematizarse

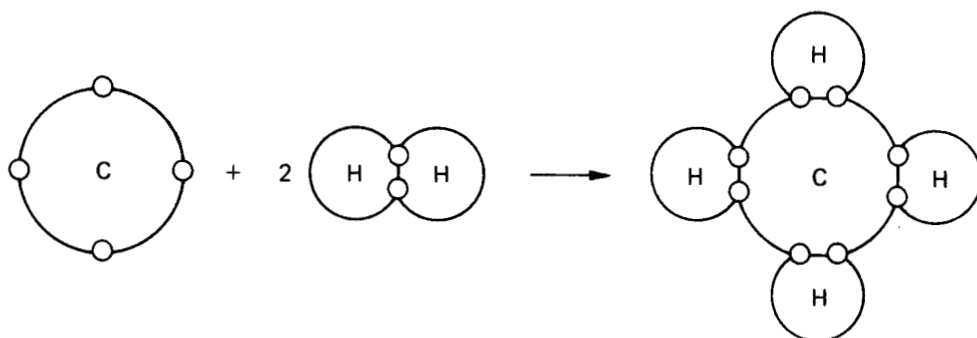


El sodio posee un electrón en su capa externa; el cloro posee siete. En el enlace iónico, el sodio ha cedido su electrón con lo cual se carga positivamente y logra una configuración estable, en tanto que el cloro ha aceptado el electrón, alcanzando carga negativa y también estabilidad. El enlace químico en sí se debe a la atracción electrostática entre los átomos de cargas opuestas de la molécula. Los elementos monovalentes transfieren un electrón en una unión química de este tipo; los elementos divalentes transfieren dos electrones, etcétera.

Los enlaces iónicos son no direccionales, es decir, no hay ángulo de ligamento fijo entre los dos miembros. Sin embargo, cada enlace posee una longitud de enlace característica que refleja la configuración de máxima estabilidad. Los enlaces iónicos se ionizan usual y prontamente como sigue



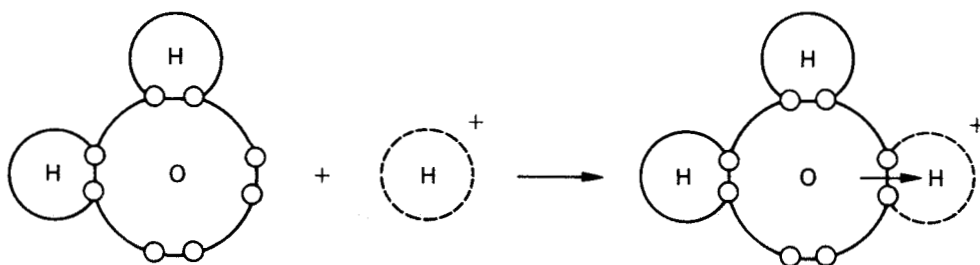
ENLACES COVALENTES. Éstos se forman compartiendo electrones para completar capas electrónicas externas en ambos miembros sin que ningún átomo llegue a cargarse. El ligamento de moléculas orgánicas es principalmente covalente. La combinación de carbono e hidrógeno para formar metano ilustra este tipo de enlace:



Tales enlaces se ionizan fácilmente, y esta es la razón de la gran estabilidad de los enlaces carbono-a-carbono o carbono-a-hidrógeno en las moléculas orgánicas.

Los enlaces covalentes son altamente direccionales: Los átomos miembros están libres para rotar sobre el eje del enlace, pero el ángulo de éste es relativamente fijo. En ciertas moléculas complejas, particularmente estructuras en anillo, los enlaces pueden “acombarse” u obligarse a salir de su ángulo natural. Tales compuestos están en una configuración forzada y son más reactivos que los de una configuración similar no forzada.

Un tipo especial de enlace covalente denominado **enlace coordinado**, se forma cuando una molécula dona dos electrones a otra para formar un par compartido. Los protones o iones de hidrógeno raramente se presentan libres en solución pero tienden a combinarse coordinadamente con moléculas de agua para formar iones hidronio, como sigue



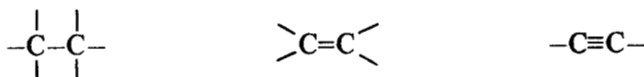
La flecha indica el tipo de enlace y el compuesto que provee el par electrónico apareado.

En el ejemplo (2-3) el oxígeno es reducido por el agua mientras el compuesto orgánico es oxidado, y viceversa.

Muchas reacciones biológicas de óxido-reducción involucran pares de electrones pero algunas se llevan a cabo por la transferencia de un solo electrón. La mayoría de las oxidaciones o reducciones biológicas son catalizadas por enzimas específicas.

ALGUNOS COMPUESTOS ORGÁNICOS

Las sustancias orgánicas son estructuras construidas esencialmente sobre un soporte de átomos de carbono, cuyo número fluctúa de uno a muchos y se clasifican fácil y frecuentemente por el número de átomos de carbono que contienen. Los átomos de carbono pueden unirse con uno, dos o tres enlaces covalentes denominados sencillos, dobles o triples, respectivamente. Éstos se representan como



Los compuestos saturados tienen un número máximo de hidrógenos, es decir, poseen sólo enlaces simples. Los compuestos insaturados contienen uno o más enlaces dobles o triples. Un compuesto insaturado ha sido oxidado; un saturado ha sido reducido. Las propiedades especiales de las moléculas orgánicas dependen de su tamaño, el número y tipo de átomos o grupos sustituidos que posean y el grado de insaturación de la molécula. Algunas estructuras básicas importantes se sumarizan en la Figura 2-1. Los grupos mayores de compuestos orgánicos se sintetizan a continuación:

Los **alcanos** son moléculas orgánicas simples, completamente saturadas

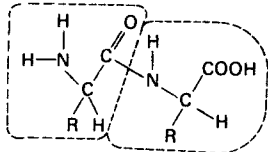
Metano: CH_4
 Etano: CH_3-CH_3
 Propano: $\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
 Butano: $\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$ o $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_2\text{CH}_3$

Existen isómeros de estos compuestos (es decir, compuestos que poseen la misma fórmula empírica pero diferente estructura).

n-Butano: $\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}_2\text{CH}_3$
 Isobutano: $\text{CH}_3-\underset{\text{CH}_3}{\text{CH}}-\text{CH}_3$ o $\text{CH}_3\text{CH}(\text{CH}_3)\text{CH}_3$

Los alcoholes poseen un grupo $-\text{OH}$ sustituido por un hidrógeno con la fórmula general ROH , donde R representa cualquier radical orgánico. Los alcoholes primarios poseen el grupo OH en el extremo de una cadena de carbono; los alcoholes secundarios o terciarios poseen el grupo OH unido a un carbono enlazado a otros dos o tres átomos de carbono.

Figura 2-1. Resumen de estructuras químicas de importancia biológica: algunos importantes compuestos de carbono de bajo peso molecular.

Ácido orgánico (ácido carboxílico)	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{R}-\text{C} \\ \\ \text{OH} \end{array}, \text{R}-\text{COOH}$
Aldehído	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{R}-\text{C}=\text{O} \end{array}, \text{R}-\text{CHO}$
Cetona	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{R}-\text{C}-\text{R}' \end{array}, \text{R}-\text{CO}-\text{R}'$
Alcohol	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{R}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{H} \end{array}, \text{R}-\text{CH}_2\text{OH}$
Amina	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{R}-\text{C}-\text{NH}_2 \\ \\ \text{H} \end{array}, \text{R}-\text{CH}_2\text{NH}_2$
Amino	$-\text{NH}_2$
Aminoácido	$\text{R}-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$
Amida	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{R}-\text{C} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}, \text{R}-\text{CONH}_2$
Péptido	
Imina	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{R}-\text{C}=\text{NH} \end{array}, \text{R}-\text{CHNH}$
Imino	$=\text{NH}$
Tiol (SH)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{R}-\text{C}-\text{SH} \\ \\ \text{H} \end{array}, \text{R}-\text{CH}_2\text{SH}$
Éter	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \\ \text{R}-\text{C}-\text{O}-\text{C}-\text{R}' \\ \quad \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}, \text{R}-\text{CH}_2-\text{O}-\text{CH}_2-\text{R}'$
Éster	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{R}-\text{C}-\text{O}-\text{R}' \end{array}, \text{R}-\text{COO}-\text{R}'$
Un carbón, C ₁	
Methane (methyl-)	CH_4 ($-\text{CH}_3$)
Metanol	CH_3OH
Formaldehído	$\text{H}_2\text{C}=\text{O}$

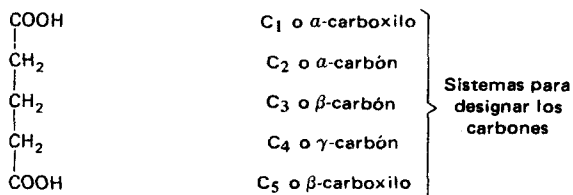
Continúa

Figura 2-1 (continuación)

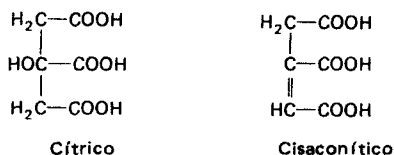
Ácido fórmico	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{HC} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$	
Dióxido de carbono, carbonato, bicarbonato	$\text{CO}_2, \text{CO}_3^{2-}, \text{HCO}_3^-$	
Dos carbonos, C₂		
Glicol	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CH}_2\text{OH}$	
Glicolaldehído	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHO}$	
Ácido glicólico	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{COOH}$	
Ácido glioxílico	$\text{CHO}-\text{COOH}$	
Ácido oaxálico, Oxalo-	$\text{COOH}-\text{COOH}, \text{—}\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C}-\text{COOH}$	
Ácido acético	CH_3-COOH	
Acetil, Aceto-	$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C}-\text{O}, \text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C}-$	
Etileno	$\text{CH}_2=\text{CH}_2$	
Vinil-	$\text{—CH}=\text{CH}_2$	
Tres carbonos, C₃		
Glicerol	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{OH}$	
Gliceraldehído	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}-\text{CHO}$	
Dihidroxiacetona	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CO}-\text{CH}_2\text{OH}$	
Ácido glicérico	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}-\text{COOH}$	
Ácido hidroxipirúvico	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CO}-\text{COOH}$	
Ácido pirúvico	$\text{CH}_3-\text{CO}-\text{COOH}$	
Ácido láctico	$\text{CH}_3-\text{CHOH}-\text{COOH}$	
Ácido enolpirúvico	$\text{CH}_2=\text{COH}-\text{COOH}$	
Ácido malónico	$\text{COOH}-\text{CH}_2-\text{COOH}$	
Cuatro carbonos, C₄		
	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_3 \end{array}$	$\left. \begin{array}{l} \text{C}_1 \text{ o carboxilo} \\ \text{C}_2 \text{ o } \alpha\text{-carbón} \\ \text{C}_3 \text{ o } \beta\text{-carbón} \\ \text{C}_4 \text{ o } \gamma\text{-carbón} \end{array} \right\} \text{Sistemas para designar los carbonos}$
	ácido butírico	
	Ácidos dicarboxílicos:	
Fumárico	$\text{COOH}-\text{CH}=\text{CH}-\text{COOH}$	
Succínico (Adviértase la simetría del ácido succínico)	$\text{COOH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$	
Semialdehído succínico	$\text{COOH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CHO}$	
Málico	$\text{COOH}-\text{CHOH}-\text{CH}_2-\text{COOH}$	
Oxaloacético	$\text{COOH}-\text{CO}-\text{CH}_2-\text{COOH}$	

Continúa

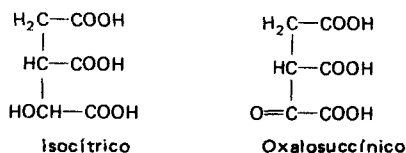
Figura 2-1 (continuación)

Cinco carbonos, C₅: Ácido glutámico

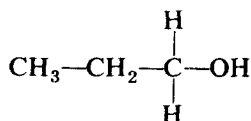
Derivados: ácido α -cetoglutámico
 ácido α -aminoglutámico (ácido glutámico)

Seis carbonos, C₆: Ácidos tricarbónicos

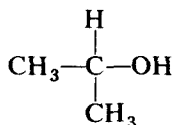
(Adviértase la asimetría del ácido cítrico)



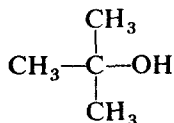
*También llamado ácido 2-oxoglutámico

Propanol primario o *n*-propanol

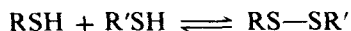
Propanol secundario o isopropanol



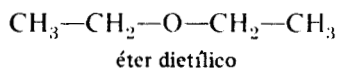
Butanol terciario



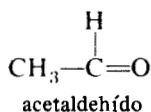
Los tioles son alcoholes de sustitución en los que el azufre reemplaza al oxígeno. Los tioles, o compuestos $-\text{SH}$, se encuentran con frecuencia y son importantes en moléculas biológicas porque son fácilmente oxidados a la forma $\text{S}-\text{S}$ (puente de disulfuro):



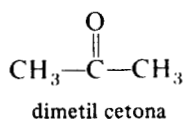
Los éteres son alcoholes en los que el H de un grupo OH es reemplazado por otro radical orgánico



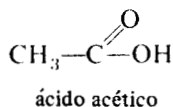
Los aldehídos son el resultado de la oxidación de alcoholes o de la reducción de ácidos. Contienen un átomo de oxígeno unido por un doble enlace, a un carbono terminal



Las cetonas son similares a los aldehídos, pero el =O está ligado a un carbono secundario, es decir, que posee dos enlaces con otros átomos de carbono

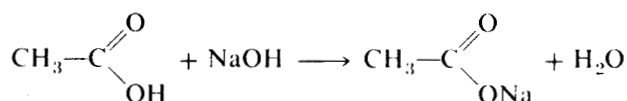


Los ácidos poseen un grupo carboxilo que puede resultar de la oxidación de un aldehído. Este es el estado de más alta oxidación posible para un átomo de carbono.



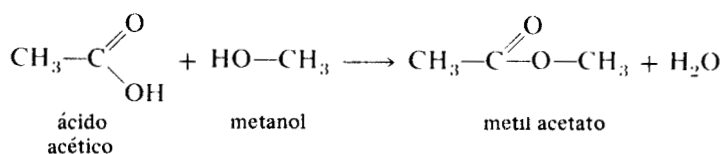
El H adherido al átomo de oxígeno es el hidrógeno ionizable o ácido.

Los ácidos orgánicos pueden formar sales exactamente de la misma manera que los ácidos minerales



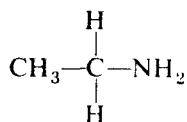
También forman numerosos compuestos de sustitución, como ésteres y amidas.

Los ésteres se forman por la reacción de un alcohol con un ácido.



Debe advertirse que, no obstante su apariencia, ésta no es una reacción ácido-básica para formar una sal. Los éteres no ionizan en forma apreciable y el mecanismo de reacción es distinto al de la formación de una sal.

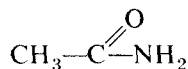
Las aminas poseen un grupo amino (—NH₂) que sustituye a un hidrógeno.



etilamina

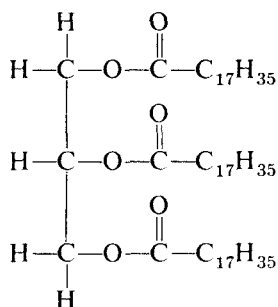
Las aminas, como los alcoholes, pueden ser primarias, secundarias o terciarias.

Las **amidas** se forman por la sustitución de un grupo amino por el OH de un grupo carboxilo

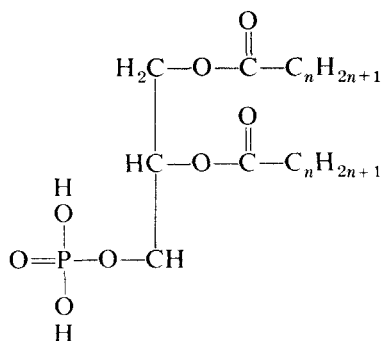


acetamida

Las **grasas** son un grupo importante de compuestos que poseen el triple alcohol (trihidroxilo) glicerol como soporte básico. Cada grupo alcohólico forma un enlace estérico con un ácido, usualmente una cadena recta ácida no sustituida llamada ácido graso

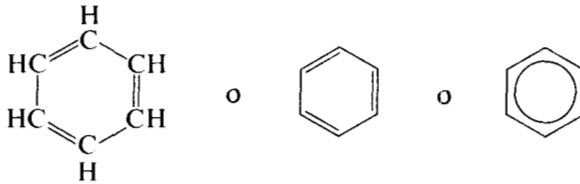
glicerol triestearato
una grasa

El triglicérido resultante debe su propiedad más importante (su carácter hidrófobo o lipófilo) a causa de las cadenas largas de residuos de ácidos grasos insustituídos. La longitud de la cadena y su grado de insaturación (el número de dobles ligaduras) afecta aún más el comportamiento químico de los ácidos grasos y grasas individuales. Se conocen varios glicéridos de posible sustitución. El grupo más importante es el de los fosfolípidos, que poseen una molécula de fosfato que esterifica uno de los grupos alcohólicos del glicerol, como se muestra:



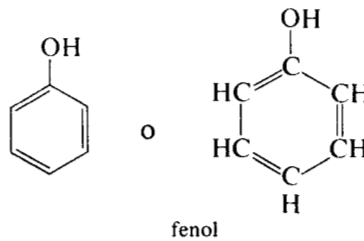
Esto forma una molécula con un extremo fuertemente polar. El grupo fosfato es fuertemente hidrofílico, mientras que las cadenas de carbono de los ácidos grasos son fuertemente lipofílicos. Estas moléculas son de gran importancia en la estructura de membranas, como se verá posteriormente.

Los compuestos cíclicos pueden ser totalmente saturados, o insaturados en diversos grados. El benceno, un anillo de seis carbonos, es una molécula insaturada de la máxima importancia que forma el soporte de muchos compuestos de importancia biológica. Convencionalmente se representa así

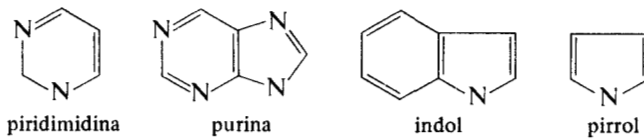


Las sustituciones se pueden hacer en cualquiera de los carbonos. Si se hacen dos o más sustituciones se numeran usualmente desde la posición que ocupa el más reactivo de los grupos.

Los fenoles constituyen un grupo importante de compuestos que poseen uno o más grupos OH sustituidos en uno o múltiples anillos bencénicos.



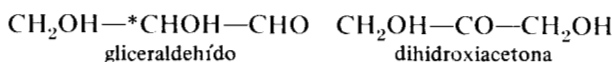
Los compuestos heterocíclicos son estructuras anilladas que poseen uno o más átomos de nitrógeno u oxígeno en el anillo. Algunos anillos heterocíclicos importantes son



CARBOHIDRATOS

Los azúcares poseen la fórmula $(CH_2O)_n$. Existen muchas estructuras posibles que poseen esta fórmula, pero sólo un número reducido de ellas son de importancia biológica. Además, hay varios azúcares cuyas fórmulas difieren por la pérdida de una molécula de oxígeno o una molécula de agua, o por la adición de grupos como sulfato o fosfato.

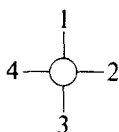
Los azúcares más simples, de importancia biológica, son las triosas.



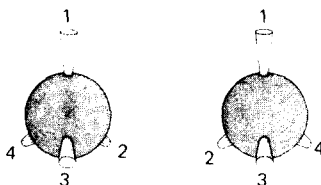
*Carbono ópticamente activo.

Ambos poseen la misma fórmula empírica; sin embargo, puede advertirse que el gliceraldehído es una aldosa, un azúcar que posee un grupo aldehído o =O terminal, mientras que la dihidroxiacetona es una cetosa, que posee un grupo cetónico o un =O secundario.

ESTEREOISÓMEROS. Muchas moléculas orgánicas son ópticamente activas, es decir que causan la rotación del plano de polaridad de la luz polarizada. La actividad óptica está dada por la existencia en la molécula de un átomo de carbono que posee cuatro grupos diferentes ligados a ella. Puede verse que el gliceraldehído posee uno de tales carbonos, el carbono medio o segundo, marcado con un asterisco. Es, por lo tanto, ópticamente activo, mientras que la dihidroxiacetona no lo es. Una consecuencia adicional de la posesión de ese carbono es que existen dos configuraciones espaciales posibles del gliceraldehído; ambas poseen la misma fórmula que se describió anteriormente, pero no son interconvertibles sin reacción química. Ello se debe a los enlaces covalentes que vinculan los átomos de esta molécula, que aunque puedan rotar, no pueden doblarse mucho. La fórmula correspondiente a la estructura del enlace de un átomo de carbono no se representa correctamente mediante

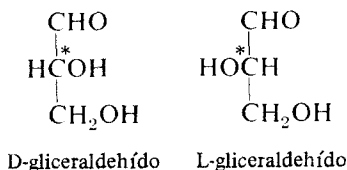


lo cual sugiere que todos los enlaces están en un plano a 90° unos de otros. De hecho, los enlaces son tridimensionales y el ángulo entre dos enlaces cualquiera es de 109° . El resultado es que para la estructura representada anteriormente, existen dos posibles configuraciones, y se ve que no pueden interconvertirse sin ruptura y reconstrucción de enlaces.



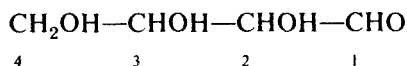
El azúcar más simple que posee isómeros ópticamente activos es el gliceraldehído. Una forma, rota la luz polarizada hacia la izquierda y se llama *levorrotatoria* (el prefijo L- se agrega al nombre para identificar este compuesto). La otra forma de gliceraldehído, rota la luz hacia la derecha y se denomina *dextrorrotatoria* (este compuesto se identifica mediante el prefijo D-).

Estos isómeros se escriben convencionalmente

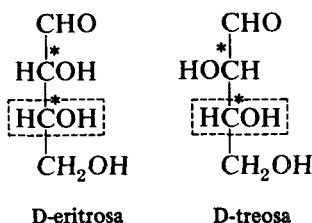


El D-gliceraldehído es la forma biológicamente importante. El ácido L-glicérico y los L-azúcares son, en general, relativamente de poca importancia biológica, rara vez se sintetizan, y usualmente no son metabolizados por los sistemas biológicos.

Los azúcares de cuatro carbonos, llamados tetrasas y con frecuencia abreviados azúcares C₄, poseen dos carbonos asimétricos en la serie aldosa y uno en la cetosa. Los carbonos de una molécula orgánica se numeran usualmente, a partir del extremo activo de la molécula; así, una tetrosa, con los carbonos numerados, se representaría como sigue:



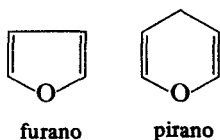
Convencionalmente las D-tetrasas y todos los D-azúcares poseen la misma configuración que el D-gliceraldehído en el penúltimo carbono; es decir, el OH se escribe a la derecha



Desafortunadamente, aunque los dos son azúcares, ambos no son dextro-rotarios. La D-treosa rota la luz hacia la derecha (+), pero la D-eritrosa, debido a su actividad óptica que resulta también de la configuración estérica del C-2, es levorrotatoria (-). Aunque la mayoría de los azúcares biológicamente importantes poseen la forma D, muchos son levorrotatorios. Los símbolos D- y L-, por tanto, aluden a la estructura más que a la actividad óptica de un compuesto.

Mientras que hay dos D-tetrasas en la serie aldosa, hay cuatro D-pentosas, ocho D-hexosas y dieciseis D-heptosas. La mayor parte de éstas se encuentran rara vez en la naturaleza. Las fórmulas estructurales y relaciones de las aldosas y cetosas biológicamente importantes se muestran en las Figuras 2-2 y 2-3.

LACTONAS. Los azúcares de las Figuras 2-2 y 2-3 se representan mediante fórmulas de cadena recta. Sin embargo, los azúcares que contienen cinco o más carbonos normalmente existen en estructura anillada. Dos estructuras básicas comunes son los anillos de furano (cinco miembros) y el pirano (seis miembros).



Las estructuras en anillo, o lactonas, se llaman furanosa o piranosa, respectivamente. Las fórmulas de la configuración Haworth o estereoquímica para la glucosa y fructosa se representan como se muestran en las siguientes fórmulas estructurales.

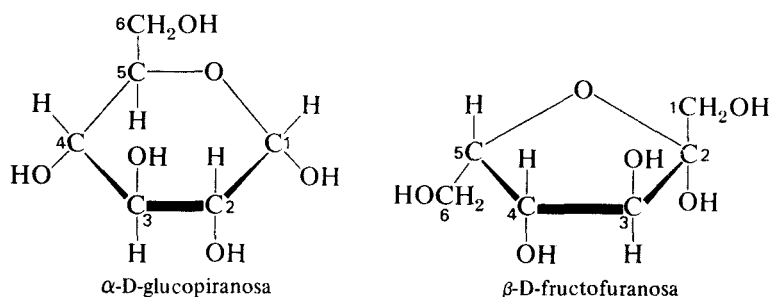


Figura 2-2. Aldozúcares importantes. La rotación de cada azúcar se muestra mediante (+) y (-) para compuestos dextrorrotatorios y levorrotatorios, respectivamente.

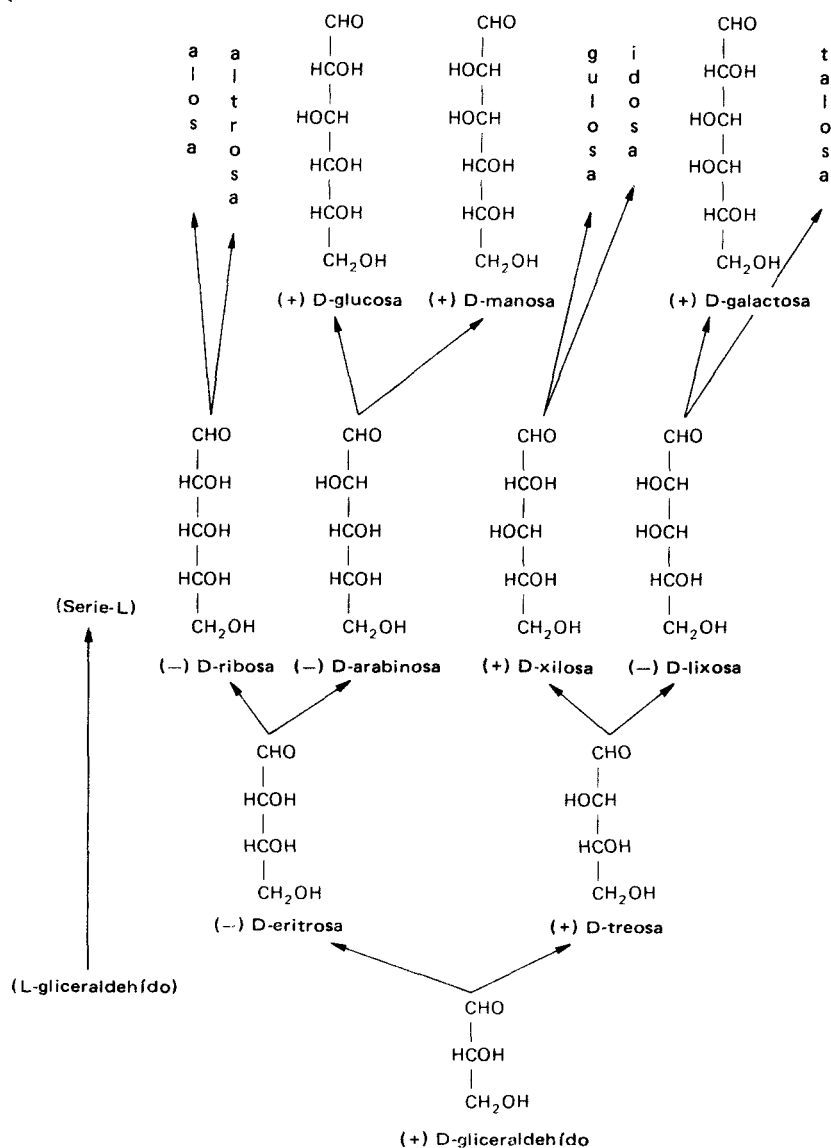
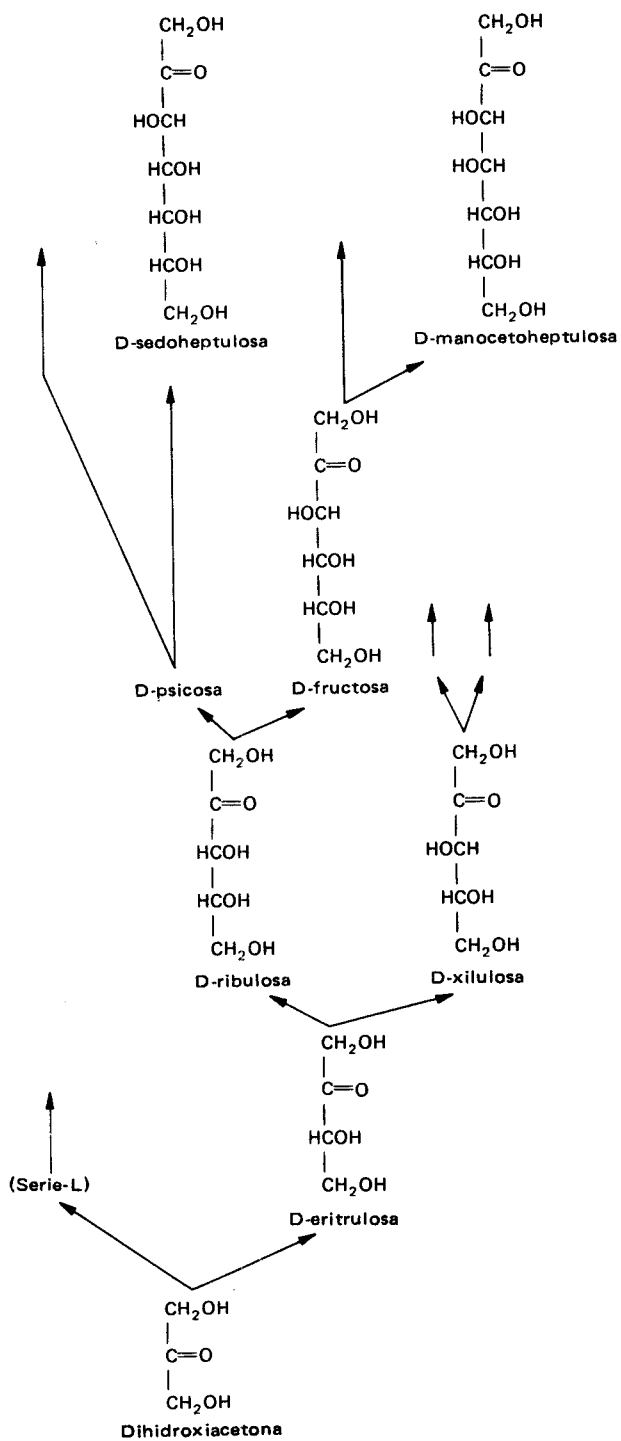
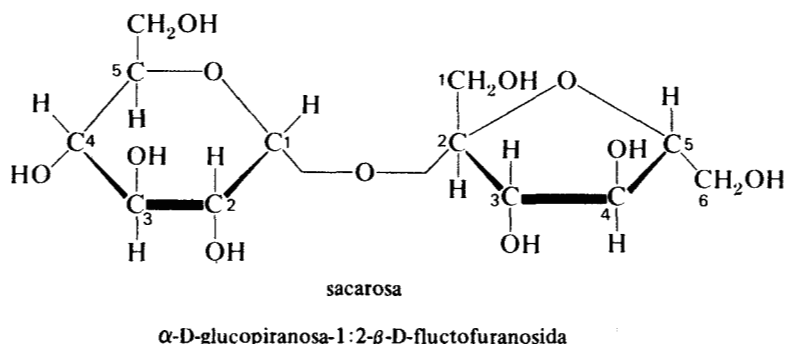


Figura 2-3. Cetoazúcares importantes.



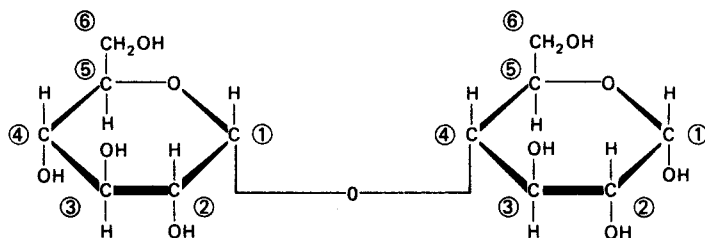
DISACÁRIDOS Y POLISACÁRIDOS. La glucosa y la fructosa se unen mediante un enlace anhidro (por eliminación de agua) para formar el importante disacárido sacarosa. La fórmula se muestra a continuación.



Adviértase que la estructura lactónica en anillo añade otro carbono asimétrico que previamente no se presenta en la glucosa en C-1 y en la fructosa en C-2. Las dos configuraciones posibles (en la glucosa, de los grupos H y OH; en la fructosa de los grupos OH y CH_2OH) se llaman α y β . En la sacarosa la glucosa está en la forma α y en la fructosa, en la forma β . El enlace está entre el C-1 de la glucosa y el C-2 de la fructosa, de manera que la molécula resultante puede describirse como α -D-glucopiranososa-1:2- β -D-fructofuranósida.

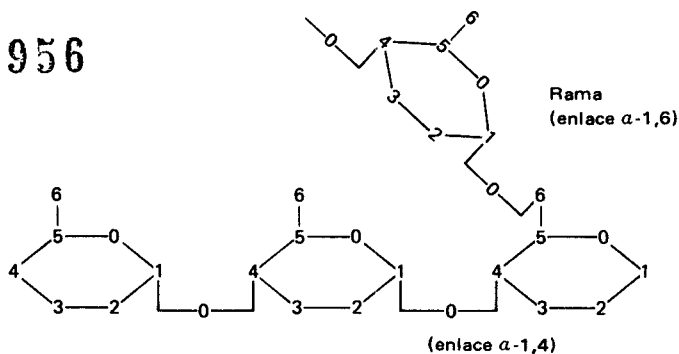
Otros importantes disacáridos son la maltosa (α -D-glucopiranososa-1:4-D-glucopiranosida) y la celobiosa (β -D-glucopiranososa-1:4-D-glucopiranosida). Éstos tienen relación con los polisacáridos vegetales más importantes, almidón y celulosa, como se muestra en la Figura 2-4. La diferencia importante entre estos dos polisacáridos se presenta a continuación. El almidón, un carbohidrato de reserva metabólicamente activo, está formado de largas cadenas de unidades de glucosa unidas mediante enlaces α -1:4 y cadenas laterales ocasionales unidas por enlaces α -1:6. La celulosa, un carbohidrato estructural metabólicamente inactivo está formado de largas cadenas de unidades de glucosa articuladas por enlaces β -1:4. Otros disacáridos y oligosacáridos de importancia biológica se enlistan en la Tabla 2-1 y los polisacáridos se resumen en la Tabla 2-2.

ALCOHOLES AZÚCARES, ÁCIDOS URÓNICOS Y ÁCIDOS AZÚCARES. El oxígeno aldehídico o cetónico de los azúcares puede reducirse en un alcohol, y producir alcoholes polihídricos como se muestra en la Figura 2-5. Los alcoholes polihídricos están con frecuencia en la naturaleza como azúcares de reserva, particularmente en plantas primitivas y frutos de plantas superiores. Los ácidos urónicos se derivan de hexosas por la oxidación del carbón sexto a un ácido. Ciertos ácidos urónicos importantes, localizados en compuestos estructurales y mucilaginosos de plantas se muestran en la Figura 2-5. La oxidación del primer carbón de la glucosa produce el ácido azúcar, el ácido glucónico. El fosfato que deriva del ácido glucónico es importante en el metabolismo respiratorio. La relación de la glucosa en sus formas reducidas y oxidadas se muestran en la Figura 2-6.

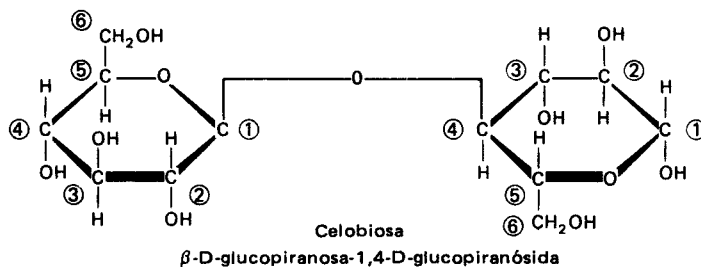


Maltosa
 α -D-glucopiranososa-1,4-D-glucopiranosida

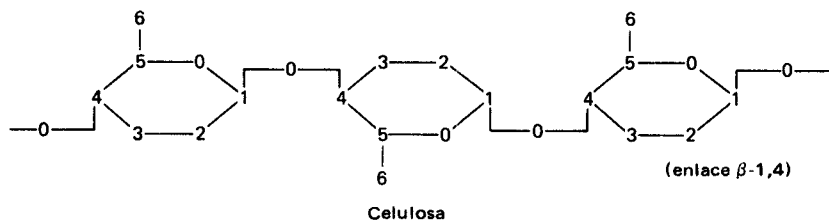
164956



Almidón



Celobiosa
 β -D-glucopiranososa-1,4-D-glucopiranosida



Celulosa

Figura 2-4. Estructuras de disacáridos importantes y su relación con los polisacáridos.

Figura 2-5. Estructuras de alcoholes polihídricos y ácidos urónicos comunes.

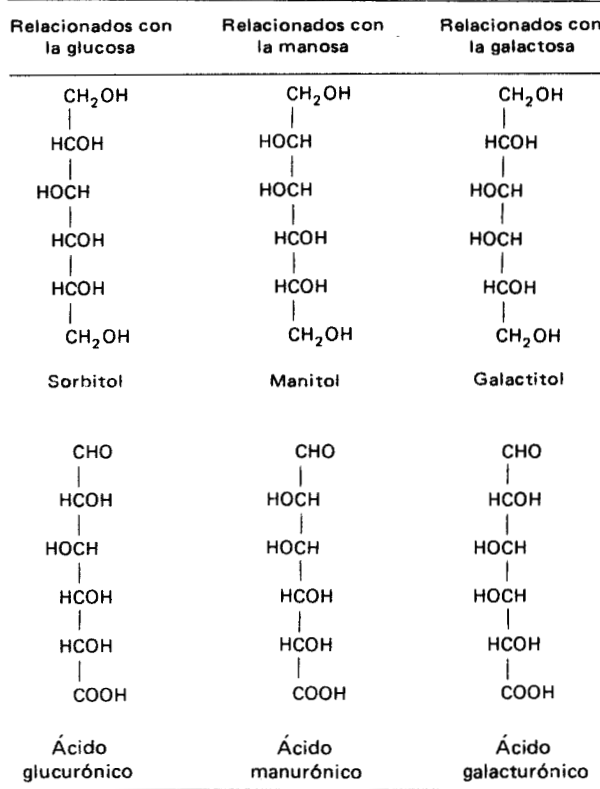


Tabla 2-1. Lista de oligosacáridos de importancia biológica.

DISACÁRIDOS

Glucosa + glucosa

- Maltosa (-glucosa-1:4-glucosa)
- Celobiosa (-glucosa-1:6-glucosa)
- Genciobiosa (-glucosa-1:6-glucosa)
- Trealosa (-glucosa-1:1-glucosa)

Galactosa + glucosa

- Lactosa (-galactosa-1:4-glucosa)
- Melobiosa (-galactosa-1:6-glucosa)

Glucosa + fructosa

- Sacarosa (-glucopiranososa-1:2- -fructofuranosa)
- Turanosa (-glucopiranososa-1:3- -fructopiranososa)

TRISACÁRIDOS

- Melezitosa (glucosa-1:3-fructosa-2:1-glucosa) turanosa + glucosa

- Gencianosa (glucosa-1:6-fructosa-2:1-glucosa) genciobiosa + fructosa o sacarosa + glucosa
- Rafinosa (galactosa-1:6-glucosa-1:2-fructosa) melobiosa + fructosa o sacarosa + galactosa

TETRASACÁRIDO

- Estaquiosa (galactosa:galactosa:glucosa:fructosa) rafinosa + galactosa

PENTASACÁRIDO

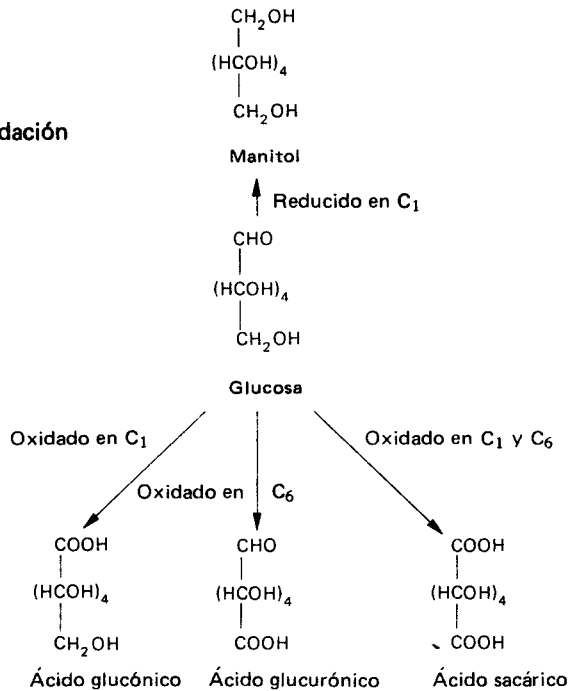
- Verbascosa (galactosa:galactosa:galactosa:glucosa:fructosa) estaquiosa + galactosa

ANHÍDRIDOS DE DI-, TRI- Y POLIFRUCTOSA

Tabla 2-2. Algunos polisacáridos importantes.

Tipos y ejemplos	Uso y fuente
<i>Homopolisacáridos</i> (un azúcar)	
Pentosana arabana, xilana	Estructural
Hexosanas glucanas almidón (-1:4-y -1:6-glucosa) celulosa (-1:4-glucosa)	Reserva Estructural
fructosanas inulina (1:2-fructofuranosa)	Reserva
galactosanas mananas	Estructural Reserva (nueces)
laminarina (-1:3-glucosa)	Reserva (algas marinas)
<i>Heteropolisacáridos</i> (más de un azúcar)	
Pentosanas, <i>vgr.</i> , araboxilana	
Hexosanas, <i>vgr.</i> , galactomanana	
Mixtos, <i>vgr.</i> , galactoarabana	
<i>Ácidos urónicos</i>	
Poliurónicos ácido péctico (1:4-D-ácido galacturónico)	Estructural
ácido algínico (ácidos gularónico y manurónico)	Estructural y reserva (alga marina)
<i>Azúcares más ácidos urónicos</i>	
Gomas y mucilagos vegetales	
<i>Otros derivados de azúcar</i>	
Quitina (2-acetilaminoglucosa)	Estructural (hongos)
Fucoidina (fucosa sulfatada)	Estructural (alga marina)
Agar y carragenina (galactosa sulfatada)	Estructural y reserva (alga marina)

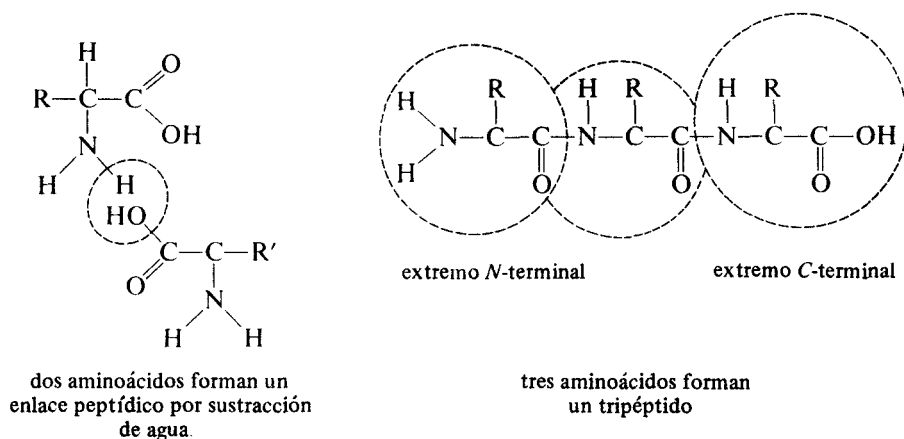
Figura 2-6. Productos de oxidación o reducción de la glucosa.



AMINOÁCIDOS, PÉPTIDOS Y PROTEÍNAS

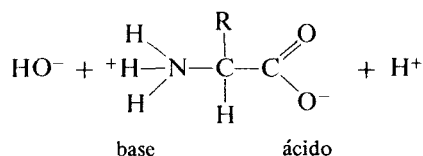
Aunque los carbohidratos constituyen un grupo mayor de polímeros estructurales y de reserva, el grupo de máxima importancia de polímeros biológicos es, sin duda, el de las proteínas. Estas moléculas son responsables de casi todas las propiedades de la vida, tal como la conocemos.

Existen unas cuantas clases de proteínas fácilmente distinguibles, y cada clase contiene un número enorme de compuestos individuales de alto peso molecular y gran complejidad química. Todas las proteínas poseen la misma estructura básica: son polímeros compuestos de gran cantidad de aminoácidos individuales ligados unos con otros mediante enlaces peptídicos, como se muestra



Los grupos R pueden fluctuar desde H en el aminoácido más simple, la glicina, a uno de los muchos radicales orgánicos más o menos complejos. Se sabe de la presencia de veinte o veintiún aminoácidos en las proteínas, así como dos amidas, glutamina y asparagina. Las plantas contienen muchos otros aminoácidos que se encuentran libres pero no se sabe si se integran a las proteínas. Un sumario de los aminoácidos importantes en una relación estructural aproximada se presenta en la Figura 2-7. Los 23 aminoácidos y amidas que comúnmente se encuentran en proteínas vegetales están marcados con un asterisco.

Todos los aminoácidos se comportan como ácidos y como bases, debido a que el grupo amino es una base fuerte y el grupo carboxilo, un ácido fuerte.

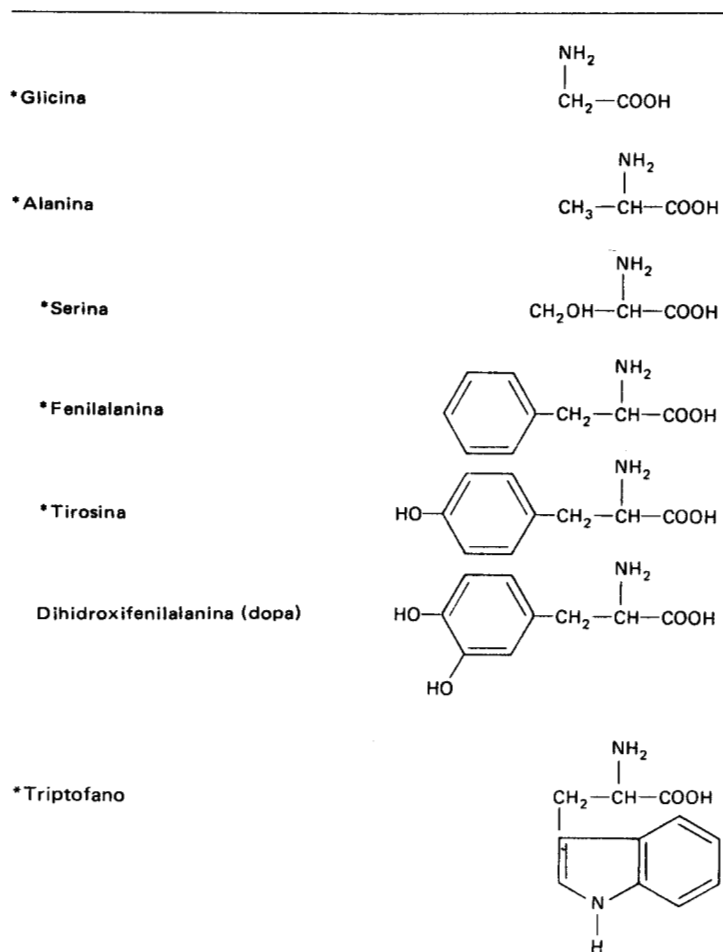


Ciertos aminoácidos, como arginina o lisina son más fuertemente básicos porque contienen grupos amino (NH₂) extras; otros, tales como el ácido aspártico y el ácido glutámico son más fuertemente ácidos debido a sus grupos carboxilos (COOH) adicionales. El pH, al cual la carga positiva neutraliza exactamente a la carga negativa, se llama punto isoeléctrico, o pK del ácido. Las proteínas también muestran un pronunciado punto isoeléctrico. En el pK, las proteínas son muy sen-

sibles a la precipitación porque no poseen la protección contra la aglomeración que da la presencia de la carga eléctrica.

La individualidad de cada molécula proteica está dada por su **estructura primaria**, que se define como los monómeros (o residuos) de aminoácidos específicos de los cuales se compone la proteína y el orden en que se disponen estos aminoácidos. Un polímero como la molécula proteica tiende a enrollarse y plegarse sobre sí mismo. Puesto que las proteínas poseen grupos NH_2 y grupos COOH que se repiten regularmente, tienden a formar enlaces de hidrógeno internos. Debido a la configuración de los enlaces y a la forma y tamaño de los monómeros, existe la tendencia a que se formen enlaces de hidrógeno entre el oxígeno de un residuo y el nitrógeno del cuarto residuo siguiente, a lo largo de la cadena. El resultado es que la cadena tiende hacia la formación de una hélice α , altamente estabilizada por enlaces de hidrógeno, como se muestra en la Figura 2-8. Esta configuración se denomina **estructura secundaria** de la proteína.

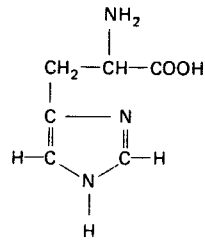
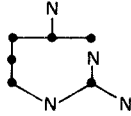
Figura 2-7. Estructura de aminoácidos comúnmente encontrados en plantas. Los que se sabe que ocurren en proteínas se indican con un asterisco (*).



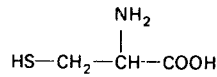
Continúa

Figura 2-7 (continuación)

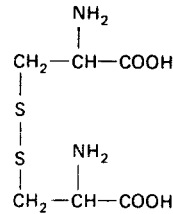
* Histidina
(Adviértase la relación con la arginina)



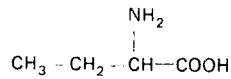
* Cisteína



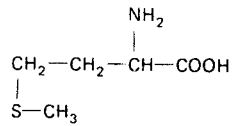
* Cistina



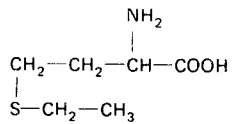
Ácido α -amino butírico



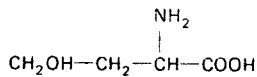
* Metionina



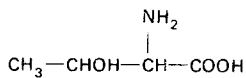
Etionina



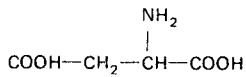
Homoserina



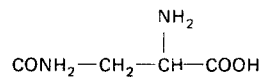
* Treonina



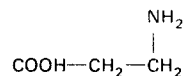
* Ácido aspártico



* Asparagina

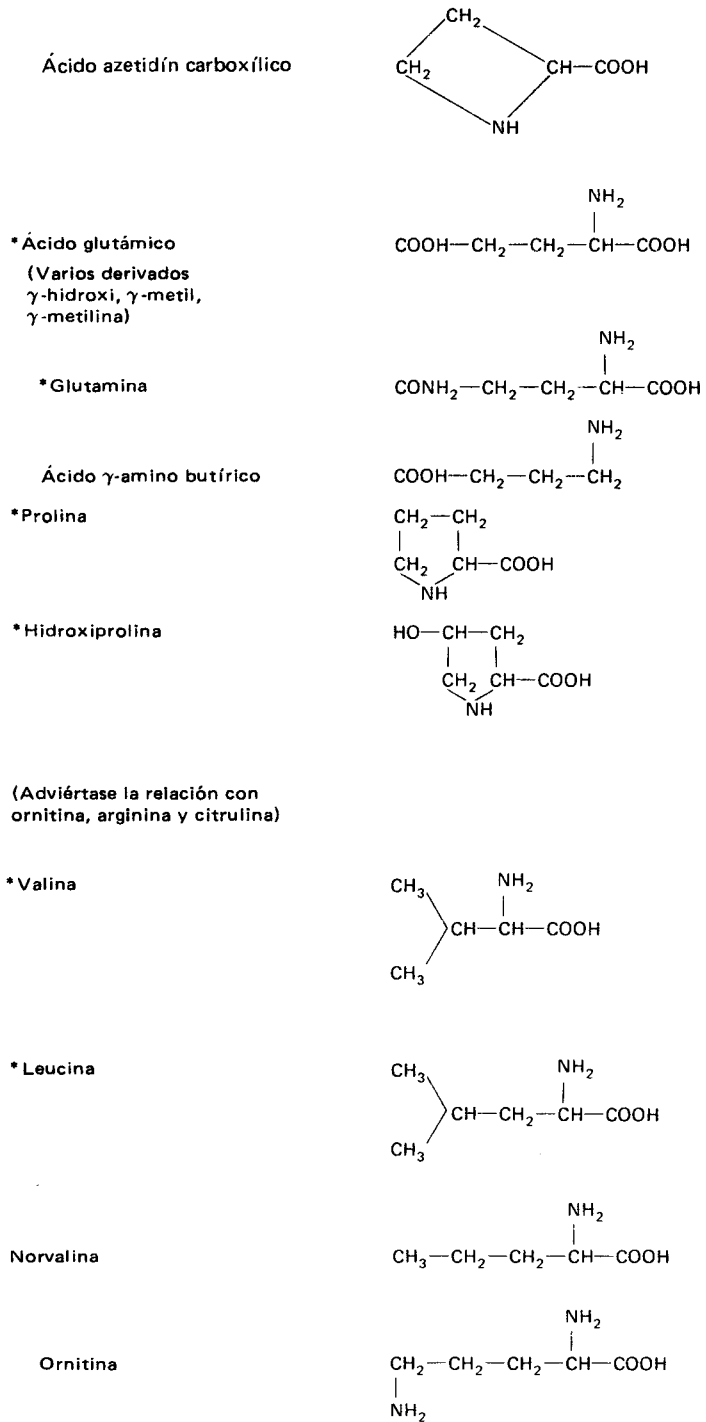


β -alanina



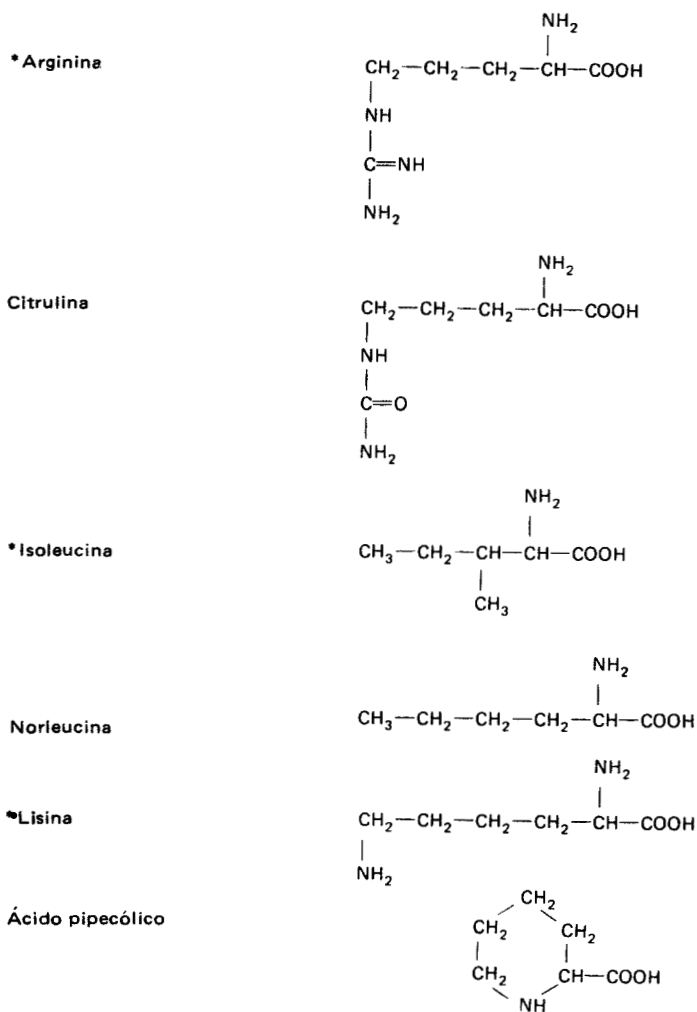
Continúa

Figura 2-7 (continuación)



Continúa

Figura 2-7 (continuación)



La forma helicoidal tiende a ser relativamente inelástica y rígida, así que las proteínas que poseen extensas hélices asumen usualmente una forma fibrosa. Además, la cadena de polipéptido puede plegarse y comprimirse en forma muy semejante a un filamento enmarañado. Con todo, estas estructuras comprimidas no son fortuitas; se forman con toda precisión y se mantienen unidas mediante numerosos y diferentes tipos de fuerzas de atracción, desde las débiles van der Waals y los enlaces de hidrógeno y enlaces covalentes como los puentes de disulfuro (—S—S—). La mayoría de tales ligamentos involucran las cadenas laterales de aminoácidos y constituyen lo que se llama estructura terciaria de la molécula de proteína. Se conoce la estructura primaria de numerosas proteínas. Las estructuras secundaria y terciaria son más difíciles de determinar y se han dilucidado en sólo unas pocas proteínas. Un ejemplo de una proteína cuya estructura completa es conocida, es la mioglobina, que se muestra en la Figura 2-9.

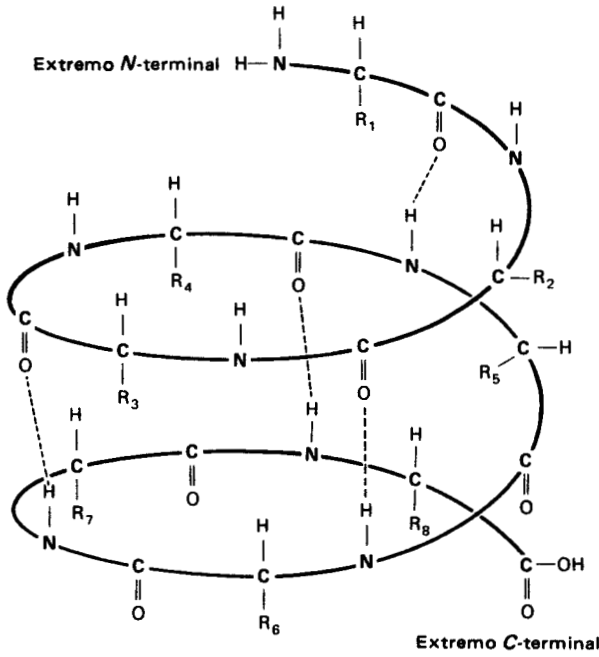


Figura 2-8. Diagrama de una hélice proteica, que muestra los enlaces de hidrógeno (líneas punteadas). Esto es en realidad un octopéptido (que contiene ocho aminoácidos). Una molécula de proteína contendría muchos más.

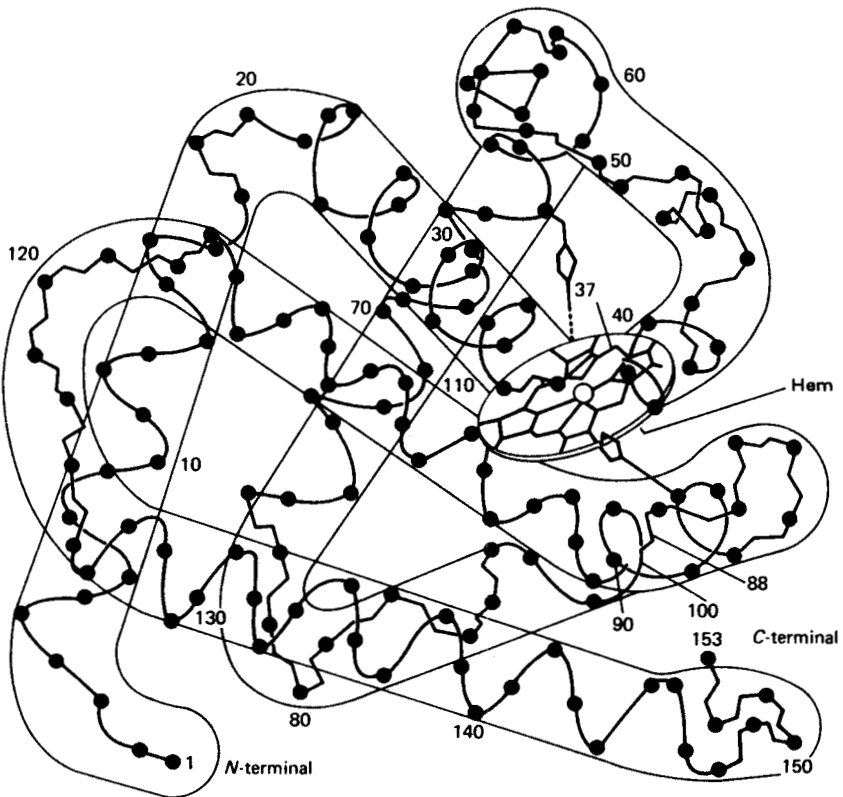


Figura 2-9. Estructura de la mioglobina, una molécula proteica que contiene 153 aminoácidos y un grupo hem.

ÁCIDOS NUCLEICOS

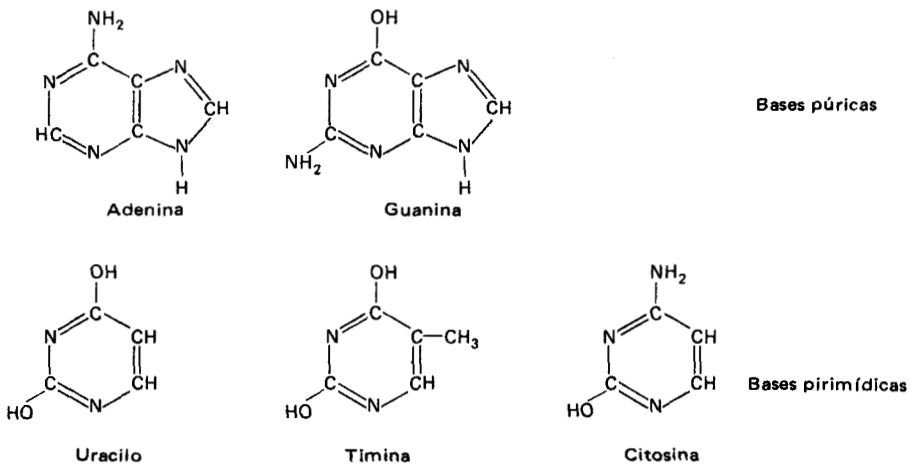
Los ácidos nucleicos son los últimos grupos mayores de compuestos biológicos que se examinarán. Estos son polímeros de nucleótidos, de la misma manera que las proteínas son polímeros de aminoácidos. Cada nucleótido consiste en una base y un azúcar esterificado con una molécula de ácido fosfórico. La combinación base-azúcar, sin el ácido fosfórico, se llama nucleósido. Existen dos azúcares, ribosa y desoxirribosa (carente de un átomo de oxígeno), y los nucleótidos que los contienen se denominan ribonucleótidos y desoxirribonucleótidos, respectivamente. El ácido ribonucleico (RNA) es un polímero de ribonucleótidos (poseedores del azúcar ribosa), mientras que el ácido desoxirribonucleico (DNA) es un polímero de desoxirribonucleótidos (poseedores del azúcar desoxirribosa). Las bases orgánicas son adenina, uracilo, citosina y guanina en el RNA; mientras que la adenina, timina, citosina y guanina ocurren en el DNA. Los monómeros se unen entre sí mediante enlaces estéricos con los grupos fosfatos del C-5 de un azúcar al C-3 del siguiente. La estructura de los ribonucleótidos y los desoxirribonucleótidos, así como el enlace de sus polímeros se muestran en la Figura 2-10.

Los ribonucleótidos son importantes en las principales reacciones de transferencia de energía del metabolismo celular. Un segundo y tercer grupo fosfato, pueden esterificarse sobre el primer grupo fosfato que se une al C-5 de la mitad ribósica del nucleótido. Una cantidad mayor de energía se requiere para la síntesis de estos ésteres fosfato, particularmente el tercero. Inversamente, se libera mucha energía en la hidrólisis de estos enlaces. Así pues, la energía de las reacciones de oxidación celular puede almacenarse en estos compuestos y transportarse a otras partes de la célula y ser liberada más tarde para las reacciones de síntesis o para desempeñar trabajos (ver Capítulo 5). Los más importantes ribonucleótidos son los de la serie adenosina: monofosfato de adenosina (AMP), difosfato de adenosina (ADP) y trifosfato de adenosina (ATP), que se muestran en la Figura 2-11. Los otros ribonucleótidos y desoxirribonucleótidos también producen ésteres di- o trifosfato. La formación del RNA y el DNA tiene lugar por la unión de los ésteres triples de los nucleótidos; eliminándose dos grupos fosfatos en la condensación de cada nucleótido.

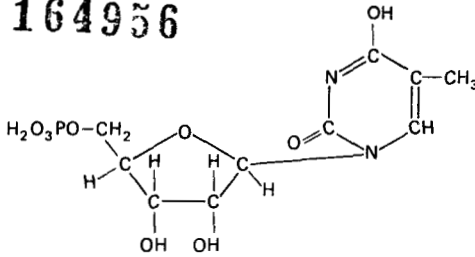
El DNA es el portador de la información genética de la célula. Los cordones paralelos del DNA están fuertemente unidos entre sí mediante enlaces de hidrógeno entre los grupos amino y carbonilo ($C=O$) de bases adyacentes de tal manera que una purina siempre se une con una pirimidina. La adenina siempre se enlaza a la timina y la citosina a la guanina. Estos pares de bases se llaman complementarios; se eslabonan solamente una a otra porque su tamaño y estructura molecular permiten un ajuste exacto sólo entre bases complementarias. La estructura así formada se arrolla luego en una doble hélice debido a la formación de enlaces de hidrógeno, como se muestra en la Figura 2-12. La doble hélice puede autoduplicarse con toda precisión porque las bases siempre se aparean del mismo modo, puesto que sólo las bases complementarias pueden hacerlo. Así es que cuando se forman dos nuevos cordones, usando cada uno de ellos la mitad de una doble hélice original como modelo, se forman dos copias exactas de la misma, como se muestra en la Figura 2-13. Este proceso ocurre durante la división celular.

La información contenida en el DNA es "leída" mediante la síntesis de un cordón de RNA, que es complementario respecto a la parte del cordón de DNA que forma su modelo (excepto que la adenina del DNA se complementa con el uracilo del RNA, en vez de la timina). Este proceso se ilustra en la Figura 2-14.

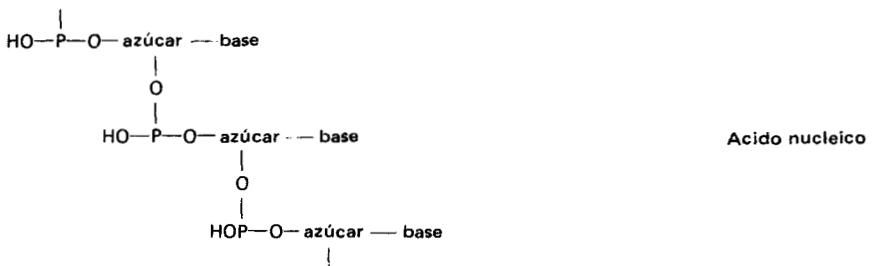
Figura 2-10. Estructura de componentes de ácidos nucleicos.



164956



fosfato	—	azúcar	—	base		
						Nucleótido
		azúcar		base		Nucleósido



El RNA así formado se llama **RNA mensajero (RNAm)**. La información genética está contenida en tripletes de nucleótidos, o **codones**, cada uno de los cuales codifica un aminoácido específico, como se muestra en la Figura 2-15.

Los detalles son los siguientes: Los codones son leídos por el **RNA soluble (RNAs)** de bajo peso molecular también conocido como **RNA de transferencia (RNAt)**. Cada RNAt posee un triplete de bases que complementa exactamente a un codón. Cada RNAt específico, poseedor de un codón específico, es capaz de combinarse con el aminoácido específico requerido por el codón. Así es que los

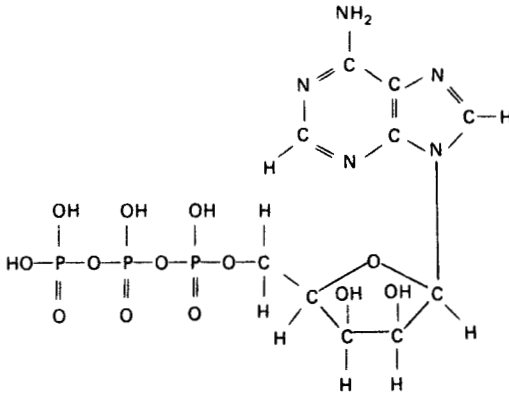


Figura 2-11. Adenosín trifosfato.

aminoácidos requeridos se alínean en la secuencia ordenada por el RNAm, donde en forma sucesiva se eslabonan químicamente y se liberan de los ácidos ribonucleicos de transferencia. El péptido resultante posee precisamente la secuencia de aminoácidos requeridos por la información genética del DNA original, conforme se trasmite por el RNAm y se lee por el RNAt. Aunque los aminoácidos, los ácidos ribonucleicos de transferencia y las enzimas que forman los complejos

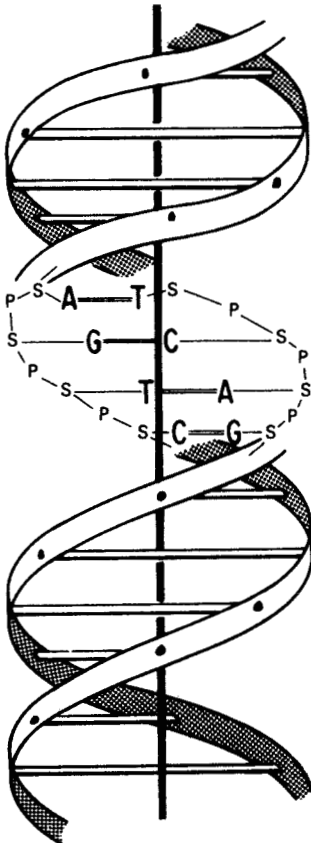


Figura 2-12. La doble hélice del DNA.

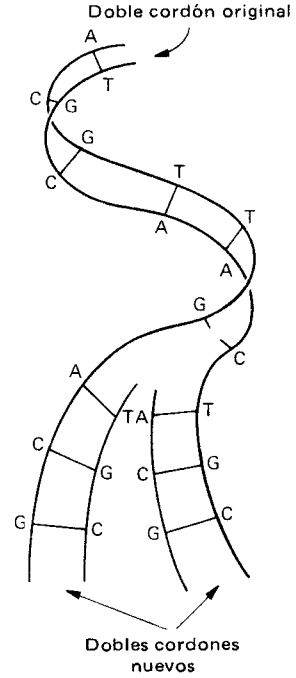


Figura 2-13. Duplicación del DNA.

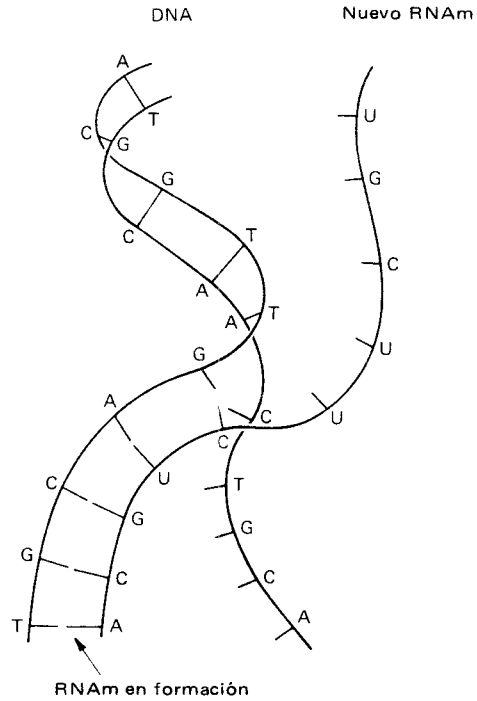


Figura 2-14. Transcripción del DNA.

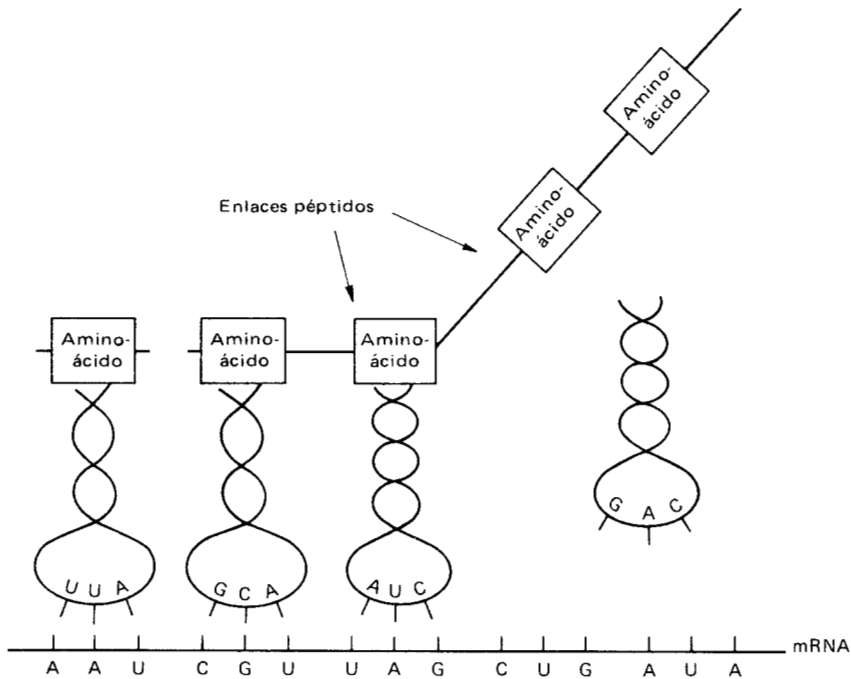


Figura 2-15. Los aminoácidos se alinean para articularse en proteínas mediante moléculas de RNAt que "leen" los codones del RNAm.

aminoácidos-RNAt están libres en el citoplasma, las enzimas y el dispositivo para el verdadero montaje de las proteínas están contenidos en partículas diminutas llamadas ribosomas (ver página 57). Se sostiene que los ribosomas se mueven a lo largo de los cordones de RNAm, leyendo la información (esto es, alineando los complejos aminoácidos-RNAt conforme se necesiten) y formando el polipéptido o la proteína, que luego se liberan. Los RNAt, habiendo entregado sus aminoácidos a la cadena peptídica, salen nuevamente para constituir otros complejos con moléculas de sus aminoácidos específicos, y están listos para entrar otra vez y entregar otro aminoácido a la cadena peptídica, conforme a las directivas del RNAm.

Este bosquejo de la síntesis proteica ha sido muy breve y sólo se intentó a manera de base para el estudio posterior de los mecanismos genéticos que controlan el metabolismo y el desarrollo. Si se tiene dificultad para comprender este aspecto de la bioquímica se pueden leer uno de los tantos excelentes textos introductorios sobre biología celular o molecular.

LECTURAS ADICIONALES

El material cubierto en este capítulo está tratado con mayor profundidad en textos actualizados de química orgánica o bioquímica.

Bronk, J.R.: *Chemical Biology*. Macmillan Publishing Co. Inc., Nueva York, 1973.

The Molecular Basis of Life (Readings from Scientific American). W.H. Freeman & Co., San Francisco, 1968.

Watson, J.D.: *The Molecular Biology of the Gene*. Benjamin. Menlo Park, Calif., 1970.

White, E.H.: *Chemical Background for the Biological Sciences*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, N.J., 1970. *Foundations of Modern Biology Series*.

Capítulo 3

LA CÉLULA

LA TEORÍA CELULAR

La mayoría de los sistemas biológicos están formados por unidades llamadas células. Cada célula es una entidad viva completa; la “biounidad” más pequeña capaz de mantener una existencia independiente. Este concepto (una de las doctrinas básicas unificadoras de la biología) fue elaborado por Schleiden y Schwann en 1839, más de 150 años después del primer reconocimiento evidente de la naturaleza celular de las plantas superiores, por Robert Hooke. La única excepción a este concepto son los virus, que no tienen capacidad de vida independiente, debido en gran parte a su lapso de vida, pues deben asociarse y vivir dentro de células a fin de reproducirse, así que no son, en el sentido más amplio, verdaderos organismos vivos.

Las células de los organismos más simples son capaces de realizar todas las actividades y manifestaciones vitales. En organismos más complejos las células pueden alcanzar un alto grado de especialización, para realizar solamente actividades específicas. Necesitan, por lo tanto, de la capacidad para comunicarse unas con otras, de manera que las actividades de grupos de células especializadas puedan coordinarse y los productos de un proceso metabólico de un grupo de ellas puedan transferirse a otro grupo para promover el metabolismo. Cada una de las células de un organismo multicelular porta inicialmente, y quizá por toda su vida, la totalidad de la información del organismo. Obviamente, no es posible extraer o utilizar toda esta información inmediatamente, por lo tanto, la célula debe tener algún sistema de selección y ciertas instrucciones externas que la habiliten para seleccionar la información apropiada.

Es evidente que el organismo influye sobre el patrón de desarrollo de las células individuales o, en otras palabras, el comportamiento de una de ellas es influenciado por las otras. Este es un hecho importante y básico en el estudio y comprensión de la fisiología vegetal. Para comprender el comportamiento de un organismo, deben conocerse íntimamente los detalles del comportamiento y capacidades de las células que lo constituyen. Inversamente, el estudio de las actividades y reacciones de una sola célula o de sus partes es una pretensión estéril, a menos que se la estudie en la perspectiva de todo el organismo del que es una parte y el cual controla y dirige su comportamiento y desarrollo.

Las células, y los organismos formados con ellas, pueden dividirse en dos tipos: las **procarióticas** (*pro*, antes; *karyotic*, que posee núcleo; por lo tanto, célu-

las que carecen de núcleo organizado o membrana nuclear) y las eucarióticas (*eu*, bueno; por lo tanto, células que poseen un núcleo bien definido separado del citoplasma por una membrana). Las bacterias y las algas verde-azules son procariotes y todos los organismos superiores son eucariotes. Las células procarióticas son pequeñas, cercanas a 1 μ de diámetro y muestran comparativamente escasa organización estructural. Las células eucarióticas son por lo regular mucho más grandes (10-100 μ o mayores) y poseen una compleja estructura interna, inclusive numerosos organelos de función específica. Aunque las células pueden llegar a ser más y más complejas con el transcurso del tiempo, es probable que sean tan simples y sencillas como la complejidad de su comportamiento lo requiera. Los sistemas biológicos tienden a menudo a seguir el principio de la "navaja de Occam": la manera más simple y directa de hacer algo es la más idónea. Las formas costosas (en términos de energía y material) y complicadas de hacer las cosas, no tienen la probabilidad de sobrevivir a la evolución como las más simples, para el mismo fin. Este razonamiento (realmente no merece ser calificado de "principio") ha sido útil en el estudio y comprensión de los complejos sistemas de control intercelular e intracelular de organismos pluricelulares.

LA CÉLULA Y SUS PARTES

En la Figura 3-1 se muestra una micrografía electrónica de una célula, junto a diagramas de una típica célula vegetal que muestra sus diversas partes. A estos diagramas se referirá toda la subsecuente discusión. Las células vegetales contienen plastidios de manera característica (aunque no siempre), y generalmente poseen una pared celular bien definida, que puede estar diversamente engrosada. Con excepción de esto y de la ausencia de un centrosoma en las células de las espermatofitas, las células vegetales no difieren sensiblemente de las animales.

El tamaño relativo de las partes celulares se muestra en la Tabla 3-1. Las cifras dadas allí son solamente aproximadas, pero sirven para dar una idea de las relaciones de tamaño de una célula y sus partes. Las unidades de medida que se usan se muestran en la Tabla 3-2.

Tabla 3-1. Relación del tamaño aproximado de las células y sus partes.

	Rango de tamaño usual aprox.
Célula	10 μ –10 mm
Núcleo	5–30 μ
Cloroplasto	2–6 μ
Mitocondria	0.5–5 μ
Peroxisoma	1 μ
Ribosoma	250 Å
Retículo endoplásmico	200 Å
Unidad de membrana	75 Å
Molécula proteica	20–100 Å

Tabla 3-2. Unidades con las que se miden el tamaño de células y partículas subcelulares.

1 milímetro (mm)	= 10 ³ micras (μ)
	= 10 ⁶ milimicras (m μ)
	o nanómetros (nm)
	= 10 ⁷ unidades Angström (Å)
1 μ	= 10 ³ m μ (nm)
	= 10 ⁴ Å
1 m μ (nm)	= 10 Å

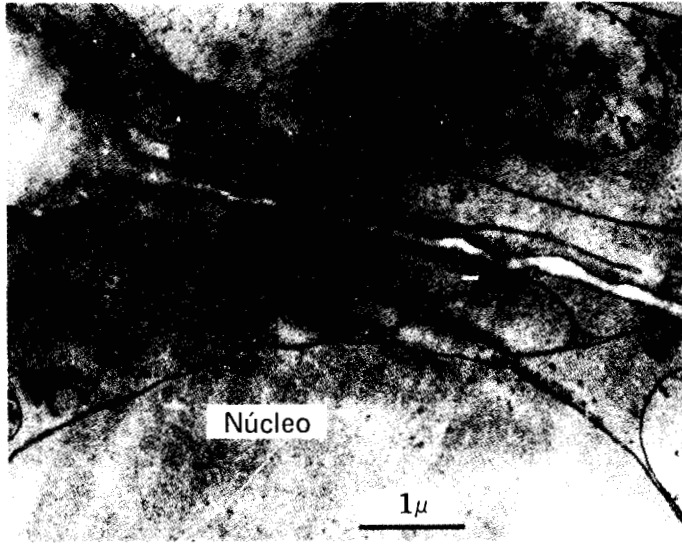
PARED CELULAR. La pared celular no funciona como barrera fisiológica, su función principal es mecánica; es soporte de la célula y estructuras pluricelulares e impide la ruptura de las membranas externas como resultado de las presiones hidrostáticas que se producen dentro de la célula. Además, las plantas carecen de mecanismos directos, tales como la fagocitosis, para hacer frente a organismos patógenos invasores que podrían penetrar a través de heridas y aberturas naturales. Es probable que la fuerte resistencia de las plantas a la infección de tales invasores se deba en gran parte a sus paredes celulares relativamente impenetrables.

La pared celular más delgada y simple de las plantas es la que encierra el protoplasma de las células meristemáticas, la **pared primaria**. Luego de la división celular se forma una pared primaria entre las dos células resultantes, la cual se desarrolla de la **placa celular** (que se muestra en la Figura 3-2), fina estructura formada por la coalescencia de muchas vesículas citoplásmicas que derivan del aparato de Golgi (ver página 57). El contenido de estas vesículas, que forman la **lámina media** de la nueva pared en formación, consiste, principalmente, de pectina y pectato de calcio, sustancias fundamentales de la lámina media. Cordones de citoplasma llamados **plasmodesmos** penetran usualmente la pared celular vía numerosos orificios o aberturas, de modo que los contenidos celulares de células adyacentes pueden, de hecho, estar en íntimo contacto. Se ha sugerido, asimismo, que elementos del retículo endoplásmico penetran la pared celular o se prolongan con la plasmalema, pero esto no se sabe en definitiva.

Tan pronto se forma la placa celular, la celulosa comienza a depositarse como largas y finas varillas, o microfibrillas, para formar la pared primaria, la cual está construida principalmente de celulosa. Al principio estas microfibrillas son usualmente **isotrópicas** (sin orientación preferente u ordenada) como se muestra en la Figura 3-3A. Sin embargo, las paredes continúan creciendo, tanto en área como en grosor, a medida que las células se alargan o dividen. El crecimiento de la pared celular determina que las microfibrillas se deslicen unas sobre otras y adquieran una orientación acorde con la dirección del crecimiento. Las fibrillas que se forman después se depositan usualmente bajo un patrón de alta orientación, como se ilustra en la Figura 3-3B.

Indudablemente, las microfibrillas de celulosa constituyen los principales elementos de fuerza y rigidez de las células, impidiendo que se hinchen, estallen o revienten a causa de la presión de sus contenidos, aunque ellas no son las únicas constituyentes de las paredes celulares. Las microfibrillas de celulosa están embebidas en un gel amorfo consistente en gran parte de polímeros distintos al almidón y la celulosa, principalmente pectinas y hemicelulosa junto con una pequeña cantidad de proteína. Conforme la célula madura, la pared engruesa y se depositan capas adicionales de microfibrillas celulósicas orientadas hasta que la célula llega a ser rígida. En muchas células se deposita masivamente celulosa casi pura (como en el algodón) o celulosa mezclada con otros componentes tales como ligninas y hemicelulosas (como en traqueidas y vasos).

MEMBRANAS. Todas las propiedades de las células vivas dependen en algún grado de las cualidades de sus membranas. Una célula está rodeada por una membrana que la separa de su ambiente y la capacita para controlar selectivamente la entrada y salida de sustancias. Asimismo, virtualmente todos los organelos subcelulares están formados de o circundados por membranas o partes de membranas y gran parte de la maquinaria enzimática celular está montada o asociada de una forma



A



C

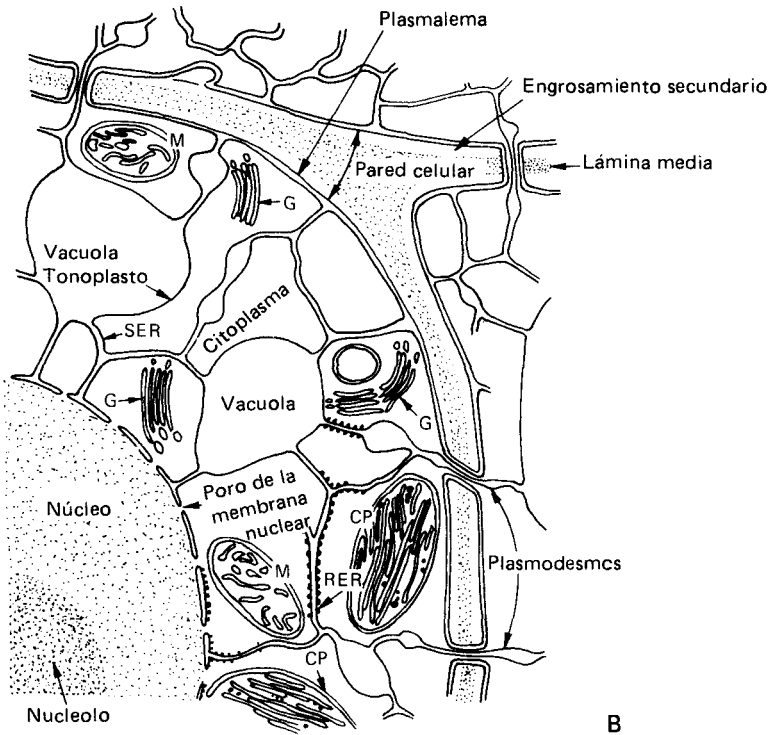


Figura 3-1. La célula vegetal.

A. Micrografía electrónica de una célula radical de *Vicia*.

B. Diagrama que muestra la ultraestructura de una célula. Código: CP, cloroplasto; SER, retículo endoplásmico liso; RER, retículo endoplásmico rugoso; G, aparato de Golgi; M, mitocondria.

C. Representación tridimensional de las partes de dos células vegetales. (Compárese con la Figura 3-1A, de la cual se dibujó este diagrama.) El retículo endoplásmico forma láminas fenestradas, muy ramificadas en todas las células y atraviesa de una célula a otra vía los plasmodesmos. Se muestran secciones a través de las mitocondrias (M), plastidios (P) y cuerpos de Golgi (G) y vistas transversales y superficiales de la membrana nuclear (NM).

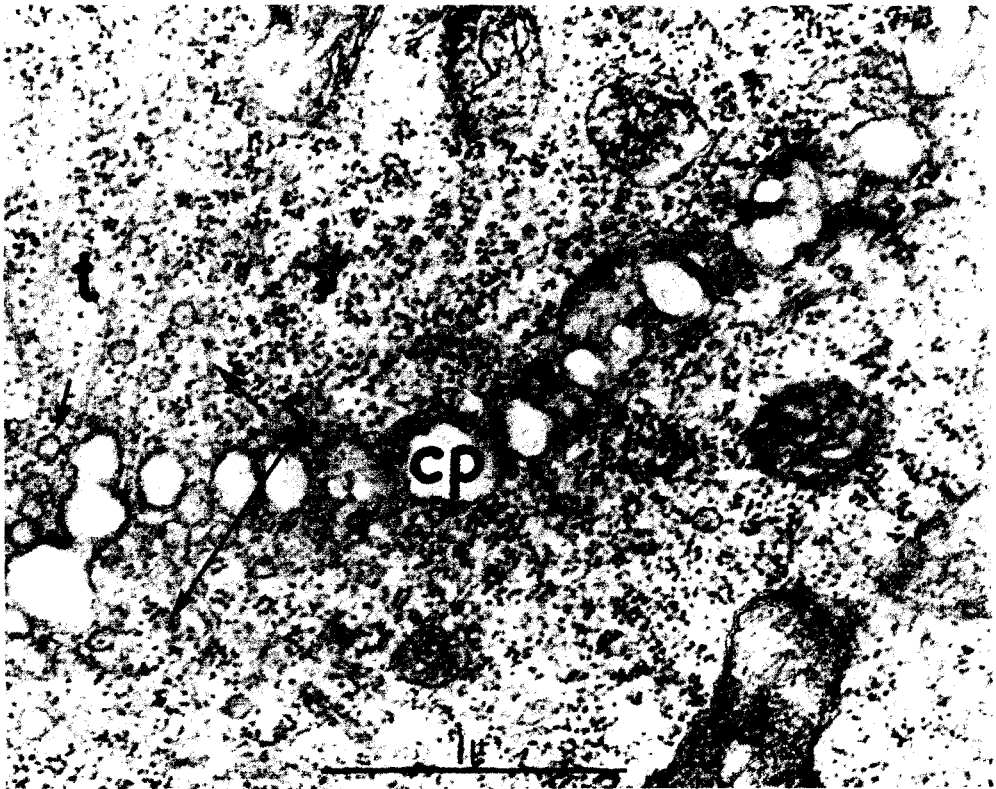
(A y C de F.A.L. Clowes y B.E. Juniper: *Plant Cells*. Blackwell Scientific Publications Ltd., Oxford, 1968. Utilizadas con permiso.)

u otra con membranas. En consecuencia, la fisiología de las membranas es de importancia central en la fisiología de las plantas.

La estructura de las membranas ha sido durante mucho tiempo un asunto de controversia debido a que es difícil imaginarse una barrera que permita el paso de ciertas sustancias e impida el de otras y, además, que permita el paso de ciertos materiales en un solo sentido. Se han hecho varias proposiciones, inclusive cribas de distintos tipos y mosaicos de compuestos lipofílicos e hidrofílicos. Parece probable ahora, que ciertas propiedades de las membranas resultan de su naturaleza química, otras de la existencia de poros que acaso actúan como cribas diferenciales y aun otras propiedades resultan de la existencia de mecanismos de transporte altamente especializados que mueven activamente ciertas sustancias en forma direccional a través de barreras celulares.

Figura 3-2. Micrografía electrónica de una placa celular en formación, de una hoja joven de trigo (*Triticum*). Se cree que numerosas y pequeñas vesículas formadas por el aparato de Golgi se fusionan para constituir las vesículas mayores (cp), y éstas finalmente se integran para formar la propia placa celular. Ésta se está desarrollando hacia la izquierda de la fotografía. Sobre el extremo izquierdo numerosos microtúbulos (t) parecen estar guiando las pequeñas vesículas de Golgi hacia su sitio (flecha). Estos microtúbulos son relativamente rectos, en tanto que los ya embebidos en la pared se han tornado sinuosos (S), y no existe ninguna señal de microtúbulos en la sección más antigua de la pared hacia la derecha.

(De F.A.L. Clowes y B.E. Juniper: *Plant Cells*. Blackwell Scientific Publications Ltd., Oxford, 1968. Utilizado con permiso. La micrografía fue suministrada originalmente por el Dr. J.D. Pickett-Heaps y el Dr. D.H. Northcote.)



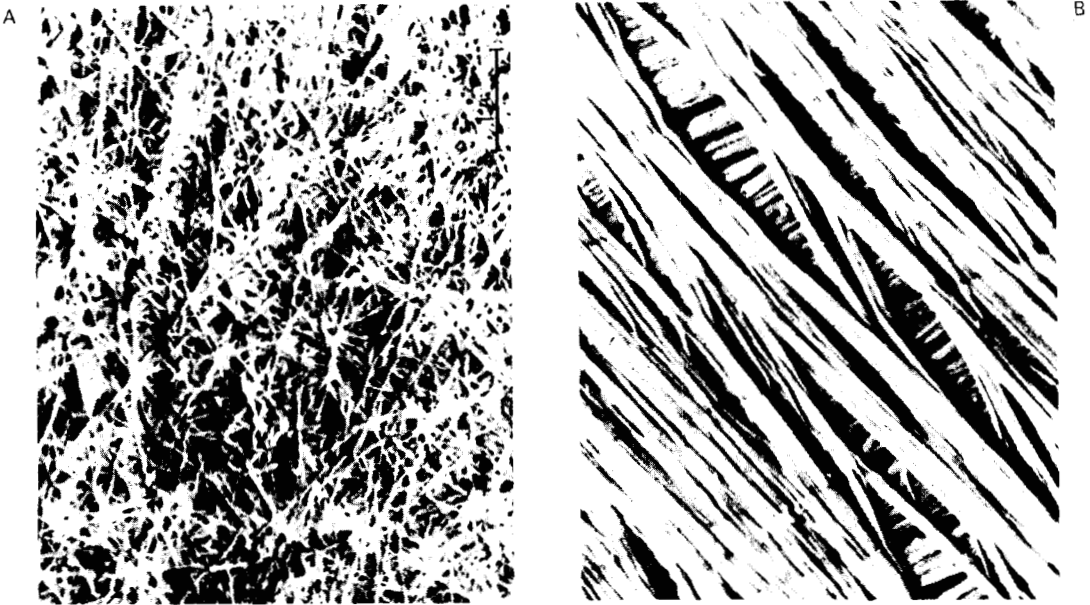


Figura 3-3. Disposición de las microfibrillas en las paredes celulares de *Valonia*, 12,000 X.

A. Microfibrillas de la pared primaria isotropas o dispuestas al azar.

B. Microfibrillas de la pared secundaria paralelas (anisótropas).

(De J. Bonner y J.E. Varner: *Plant Biochemistry*. Academic Press, Nueva York, 1965. Utilizadas con permiso. Fotografías cortesía del Dr. K. Mühlethaler, Zurich, Suiza.)

Se ha descubierto que la apariencia básica de las membranas es tan constante de organismo a organismo y de organelo a organelo que el concepto de “unidad de membrana” ha sido propuesto por J.D. Robertson y col. Las membranas dan la apariencia de una estructura de tres capas en las micrografías electrónicas (ver Figura 3-4); las dos capas externas son principalmente de proteína, y la capa interna de lípido. Los diagramas para ilustrar los conceptos actuales sobre la disposición molecular de las unidades de membrana, tal y como fue descrita por H. Davson y J.F. Danielli, se muestran en la Figura 3-5. Tal estructura sería extremadamente estable, soportada por fuerzas polares y por fuerzas de atracción como enlaces de hidrógeno y fuerzas de van der Waals; sin embargo, suficientemente flexible si se toma en cuenta el hecho de que tales membranas no son estructuras estáticas: son capaces de moverse, reventar o romperse, y reconstruirse para producir vesículas mediante pliegues que se remueven a presión.

Investigaciones más recientes han demostrado que la hipótesis de la unidad de membrana no es de validez universal. Ciertas membranas parecen estar compuestas por glóbulos de fosfolípidos revestidos de proteína en vez de dobles capas de lípido revestidas de proteína. Ciertas membranas son claramente asimétricas; poseen en un lado una capa proteica más gruesa que en el otro o parecen tener, en vez de capas, glóbulos de proteína. Se ha sugerido que las moléculas de proteína pueden penetrar la doble capa lipídica a intervalos, formando esencialmente “poros” hidrófilos, o que las proteínas, o cadenas de polipéptidos, pueden entremezclarse en el interior de la capa de lípidos.

En los Capítulos 5 y 12 se examinará cómo se involucran las membranas en reacciones de transferencia de electrones y de protones conducentes a la síntesis

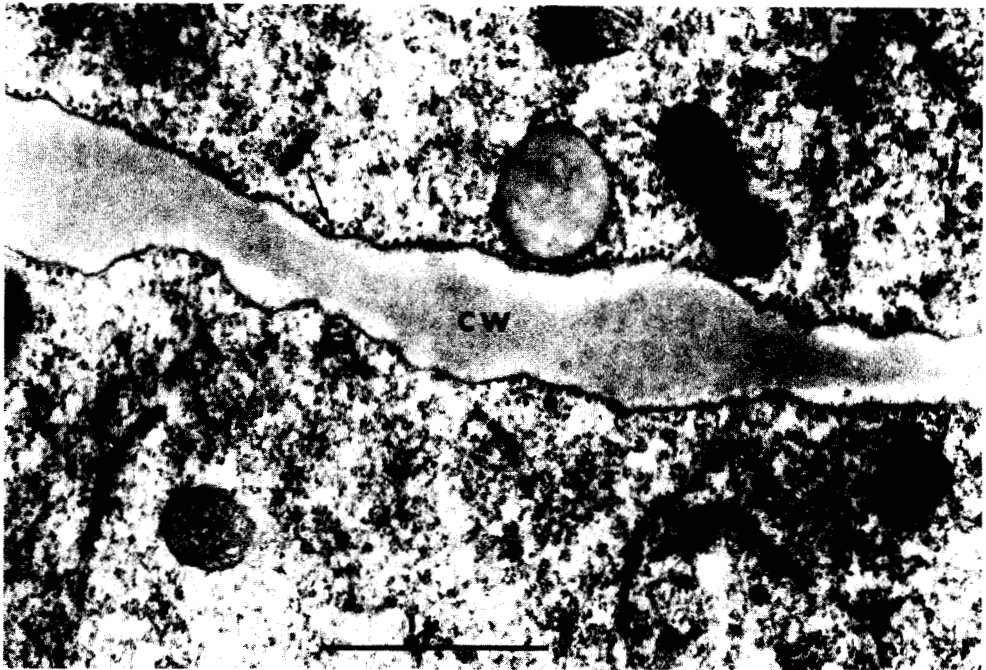


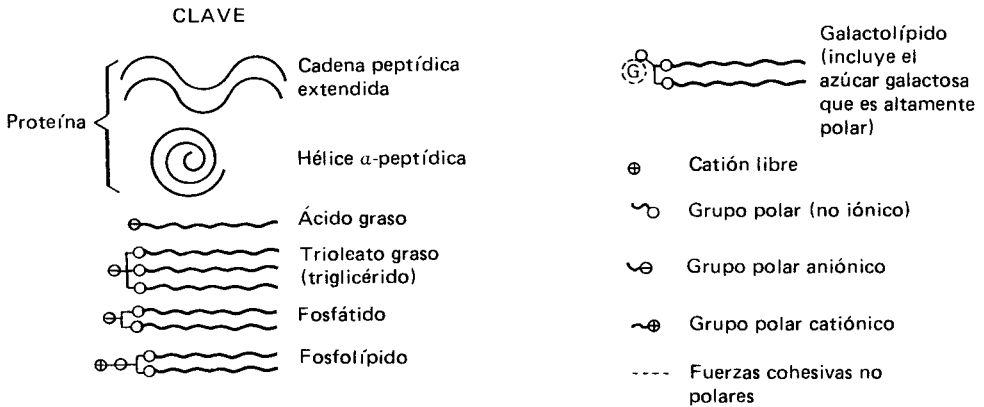
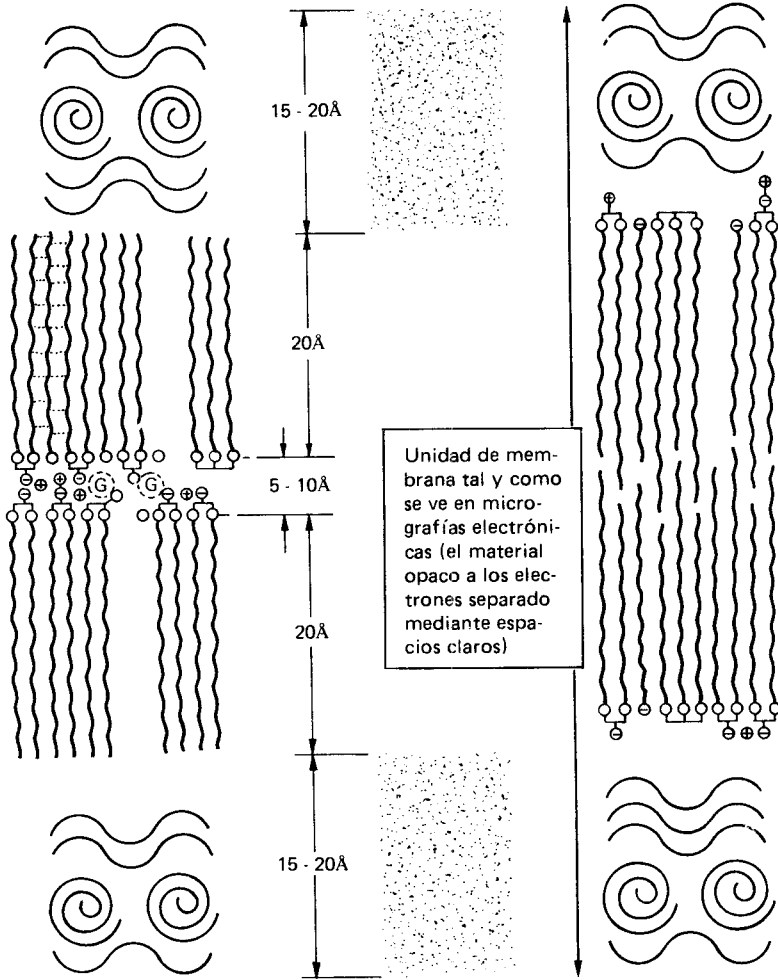
Figura 3-4. Micrografía electrónica de una pared celular (*Allium*) en sección transversal que muestra la capa doble de la membrana plasmática (nota: no una doble membrana), y microtúbulos alineados a lo largo de la membrana. (Micrografía electrónica cortesía del Dr. A.K. Bal, Departamento de Biología, Memorial University, Terranova.)

sis de ATP y al transporte iónico. Estas reacciones exigen que numerosas proteínas-enzimas de la cadena de transporte de electrones y otras estén específicamente orientadas en las membranas y en sus superficies internas y externas. El bioquímico norteamericano E. Racker describió un modelo de estructura de membrana, mostrado en la Figura 3-6, que satisface estos requisitos. Esta estructura puede relacionarse, en general, al arreglo que se presenta en la Figura 3-5, pero difiere de ella en que muestra la localización interna de ciertas moléculas de proteína. Sin embargo, la estructura exacta de varias membranas puede diferir en detalles que probablemente se relacionan con su función.

La mayoría de las estructuras subcelulares, tales como núcleo, mitocondrias o cloroplastos, están rodeadas por membranas dobles; sin embargo, la capa viva más externa del citoplasma —membrana celular o **plasmalema**—, así como la membrana interna que limita la vacuola —**tonoplasto**— se componen de unidades de membranas sencillas. Estas dos membranas controlan principalmente el intercambio de compuestos entre el citoplasma y el espacio extracitoplásmico fuera de la célula, y el interior de la vacuola. Ellas marcan los límites del material vivo de la célula. Esto no significa que el citoplasma no pueda ejercer su influencia más allá de los límites de sus membranas. Lo ejerce, evidentemente, puesto que es capaz de modificar los contenidos vacuolares y dirigir la síntesis de paredes celulares que se emplazan por fuera y encima de la plasmalema.

NÚCLEO. La estructura organizada más grande y notable en la mayoría de las células es el núcleo. Esta estructura contiene gran parte del material genético de

Figura 3-5. Dos interpretaciones de la estructura de las membranas celulares.



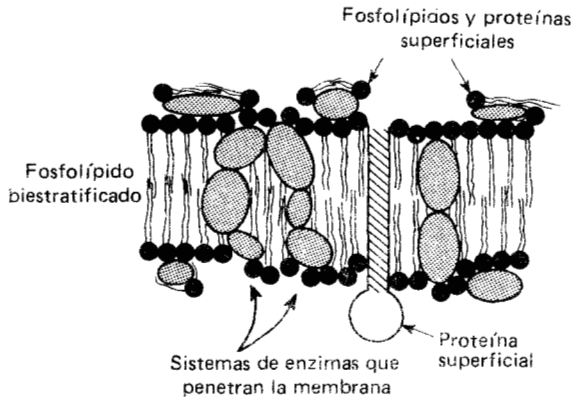
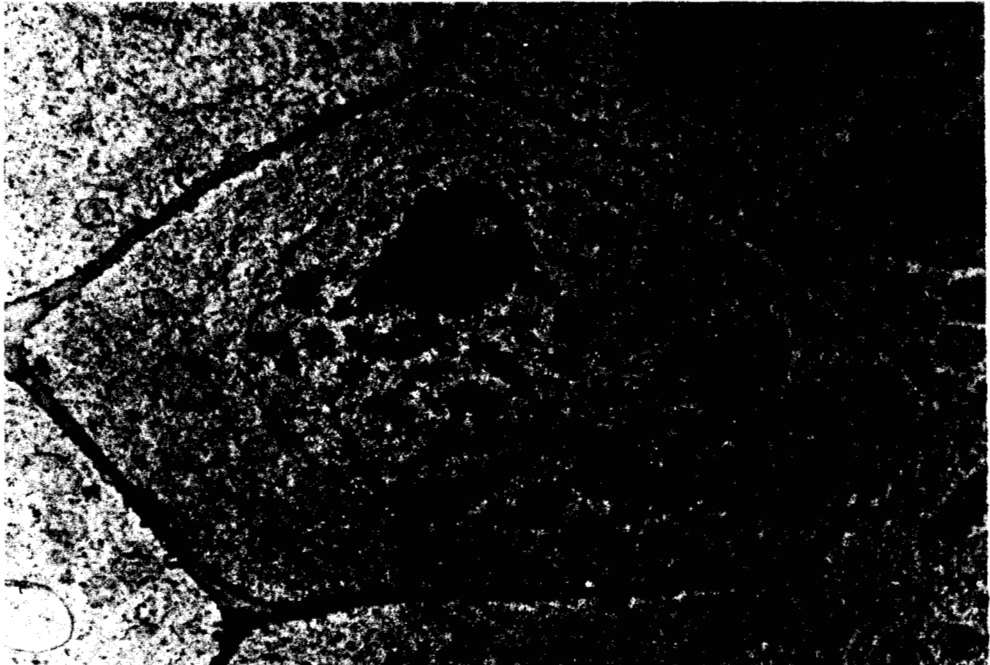


Figura 3-6. Modelo de estructura de membrana. (De E. Racker: *A New Look at Mechanisms in Bioenergetics*. Academic Press, Nueva York, 1976.)

la célula: los cordones de DNA, presentes en complejos de proteína que forman las nucleoproteínas. Éstas se presentan usualmente como filamentos de cromatina (Figura 3-7), pero durante la división celular se transforman claramente en cromosomas, o mejor dicho, en pares de cromosomas puesto que se duplican antes de que se inicie la división (ver Figura 3-8). El núcleo contiene usualmente de uno a cuatro nucleolos (Figura 3-7), cuerpos esféricos que se tiñen densamente y que parecen ser reservas de RNA, las cuales se supone son utilizadas durante la transcripción del mensaje del DNA de la cromatina. El núcleo está circundado por una doble membrana que posee numerosos poros pequeños

Figura 3-7. Micrografía electrónica de una célula del meristemo apical del trigo (*Triticum*) 10,000 X. El núcleo, que ocupa casi toda la célula, contiene cromatina y una gran nucleolo. (Preparación por el Dr. J. Mahon; micrografía cortesía de la Sra. E. Paton.)



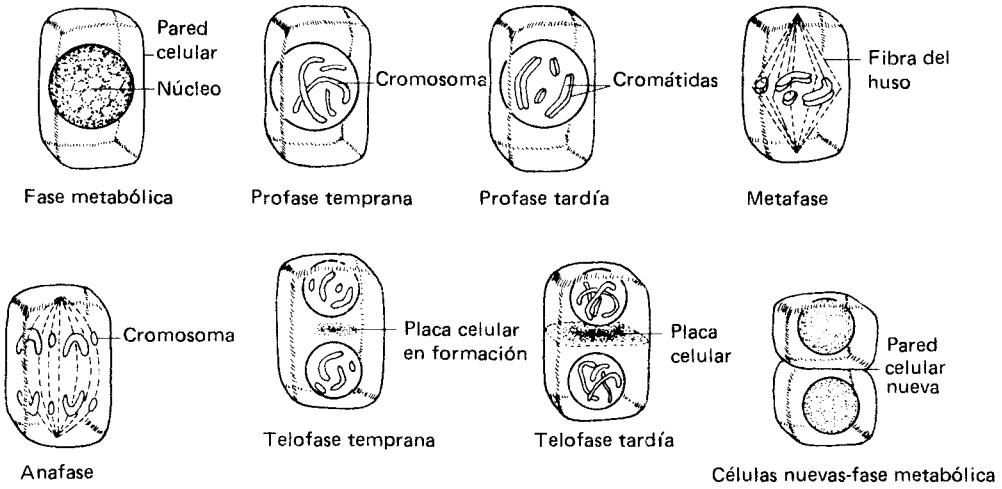


Figura 3-8. Diagrama de la mitosis en una célula vegetal. (De W.H. Muller: *Botany: A Functional Approach*, 3a. edición. Macmillan Publishing Co., Inc., Nueva York, 1974.)



Figura 3-9. Micrografía electrónica de parte de una célula de hoja de espinaca. La membrana nuclear con poros (P) está anastomosada al retículo endoplásmico rugoso (J). La célula también contiene mitocondrias (M) y un cloroplasto en desarrollo (C). (De F.A.L. Clowes y B.E. Juniper: *Plant Cells*. Blackwell Scientific Publications Ltd., Oxford, 1968. Utilizada con permiso.)

(Figura 3-1A). Se ha sugerido, aunque sin pruebas inequívocas, que grandes moléculas como las ribonucleoproteínas pueden atravesar los poros de la membrana nuclear, permitiendo con ello la salida del material informativo desde el núcleo al citoplasma. Aparentemente la membrana nuclear continúa en el retículo endoplásmico, el cual se conecta a su vez con la plasmalema (Figura 3-9), proporcionándose así una ruta entre el núcleo y el entorno de la célula. La significación de tales rutas no ha sido investigada exhaustivamente.

RETÍCULO ENDOPLÁSMICO. El retículo endoplásmico (RE) es una red de membranas que se ramifica por todo el citoplasma de la mayoría de las células en metabolismo activo. Consiste de dobles unidades de membranas, que a veces se separan para formar vesículas. Gran parte del retículo endoplásmico posee numerosos ribosomas (ver página 57), ya sea adheridos a él o unidos a su lado externo. Éste se llama **retículo endoplásmico rugoso** y cuando carece de ribosomas se llama **retículo endoplásmico liso**. Dado que los ribosomas son los sitios de síntesis proteica de la célula, es probable que esta asociación de ribosomas y retículo endoplásmico esté directamente comprometida con la síntesis de proteínas. El retículo endoplásmico desempeñaría el papel de conjuntar las subunidades para la síntesis proteica y distribuir los productos.

Se ha sugerido que el retículo endoplásmico se comunica con y probablemente a través de la plasmalema y la envoltura nuclear. Si ello fuera cierto, todas las partes de la célula, el núcleo incluido, pueden estar en íntimo contacto con un sistema de cavidades continuo con el exterior y con otras células. Las conexiones entre el retículo endoplásmico y la envoltura nuclear están ahora bien probadas (ver Figura 3-9), pero la asociación de la membrana nuclear con la plasmalema y con los contenidos de células adyacentes se apoya en evidencias menos claras. Las posibilidades de un sistema tal son enormes, pero no se sabe en qué medida el retículo endoplásmico funciona como un sistema para transferencia de material —o información— entre células. Una interpretación más reciente sugiere que el retículo endoplásmico realmente no se comunica con la plasmalema sino que desprende vesículas que se asocian a la membrana celular y en esa forma pasan a su través sus contenidos. Parece entonces que, eventualmente, habría continuidad entre el retículo endoplásmico y el exterior de la célula, pero no necesariamente una vía directa desde la envoltura nuclear hasta el exterior de la misma.

La formación de nuevas paredes celulares durante la división celular principia con la alineación de los microtúbulos (página 62) y continúa con la puesta en formación de las vesículas, derivadas aparentemente de los dictiosomas o del retículo endoplásmico. Estas vesículas contienen material de carbohidratos que se usan para formar la lámina media de la pared. Por lo tanto, el retículo toma parte activa en la formación de la pared celular.

Una consecuencia de la ramificación del retículo endoplásmico y su continuidad con la envoltura nuclear es que el citoplasma de la célula puede dividirse en pequeños compartimientos. Las divisiones no son absolutas porque el retículo es una membrana viva que puede reventar o romperse y reconstruirse, y porque puede haber orificios y grietas en los compartimientos. Éstos, sin embargo, pueden ser de gran importancia en el mantenimiento de diversos sistemas metabólicos dentro de una célula. Las divisiones impiden que los metabolitos de un sistema interfieran con los de otro; ya sea mediante un suministro excesivo de un metabolito indeseable o por el drenaje de algunos intermediarios que se necesiten.

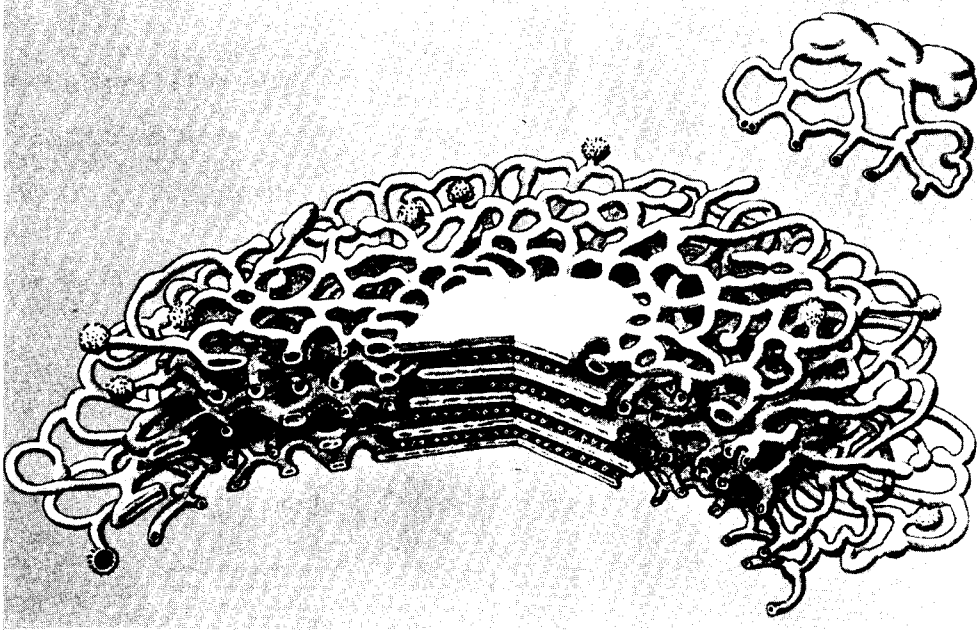


Figura 3-10. Interpretación diagramática de un dictiosoma vegetal o aparato de Golgi. El recuadro muestra una vesícula secretora en formación. (De H.H. Mollenhauer y D.J. Morré: Golgi apparatus and plant secretion. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17:27-46 (1966). Utilizada con permiso. Fotografía cortesía del Dr. H.H. Mollenhauer.)

APARATO DE GOLGI Y DICTIOSOMAS. Los dictiosomas son cuerpos en forma de plato constituido por varias capas de vesículas planas o cisternas compuestas de unidades de membrana (ver Figuras 3-1 y 3-10). Uno o muchos dictiosomas constituyen el aparato de Golgi de la célula. Los bordes de estas cisternas se ven frecuentemente globosos o hinchados y, evidentemente, dan origen a las vesículas que se separan de los bordes por una especie de estrangulación. El aparato de Golgi está fundamentalmente relacionado con la formación de la pared celular y es extremadamente importante como sistema principal de transporte de materiales hacia el exterior de la célula, vía las vesículas que se forman de las cisternas de los dictiosomas. La síntesis de los polisacáridos de la pared celular se inicia en el retículo endoplásmico pero se completa en los dictiosomas y luego se transporta al lugar de síntesis de la pared, mediante vesículas formadas por los dictiosomas. Así pues, el principal papel del aparato de Golgi parece ser la secreción y síntesis de polisacáridos.

RIBOSOMAS. Los ribosomas son pequeños cuerpos (150-250 Å de diámetro) que contienen la maquinaria para la síntesis proteica de la célula (ver página 39). Pueden estar libremente dispersos por todo el citoplasma pero a menudo se hallan asociados con el retículo endoplásmico, dándole una apariencia rugosa (ver Figuras 3-1, 3-4 y 3-9). La síntesis proteica ocurre en los ribosomas, y las nuevas proteínas formadas pueden liberarse al citoplasma o atravesar de algún modo la membrana del retículo endoplásmico.

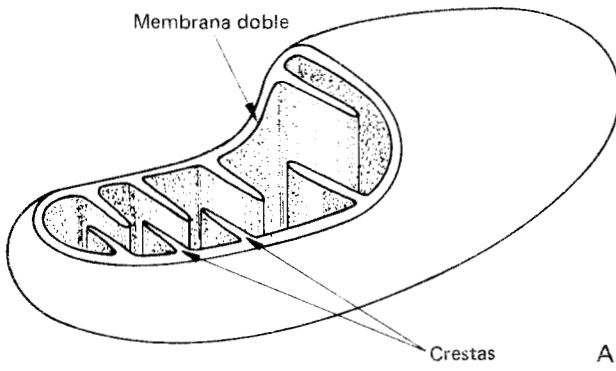
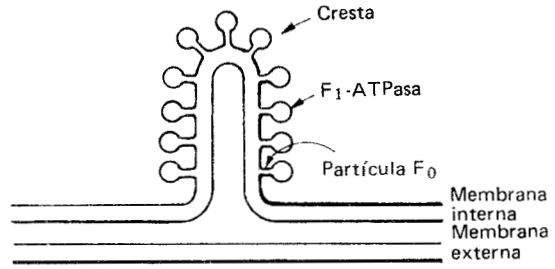
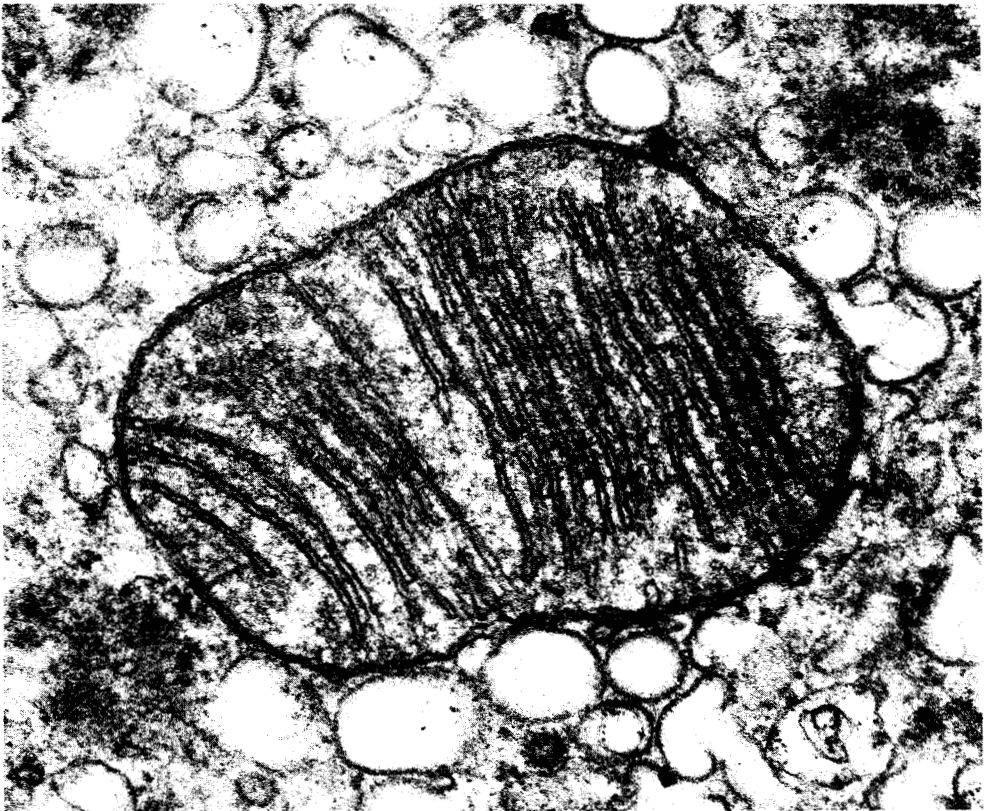


Figura 3-11. La mitocondria.
 A. Diagrama de una mitocondria.
 B. Diagrama de la estructura de la membrana mitocondrial.
 C. Micrografía electrónica de una mitocondria.
 (Fotografía original cortesía del Dr. G.P. Morris. Queen's University, Kingston, Ontario, Canadá.)



B



C

Se ha encontrado que organelos más grandes, tales como cloroplastos, mitocondrias y núcleos poseen ribosomas en su interior asociados a sus membranas internas.

MITOCONDRIAS. Estas estructuras grandes, generalmente ovales (alrededor de 4-7 μ de largo y 0.5-1 μ de diámetro) contienen gran parte de la maquinaria metabólica celular. Se presentan en gran número en células metabólicamente activas, pero no abundan en las seniles o en reposo. La mitocondria está formada por lo que parece ser una doble unidad de membrana normal. La capa interna de esta membrana está profundamente plegada hacia el interior para formar las crestas, membranas transversales que se emplazan más o menos oblicuamente en la mitocondria (ver Figura 3-11). Las membranas parecen tener pequeñas protuberancias de alrededor de 70 Å de diámetro, denominadas F_1 -ATPasa, adheridas a su superficie interna mediante pedúnculos de 30 Å de largo aproximadamente, llamados partículas F_0 . Estas estructuras están relacionadas con la síntesis de ATP, el compuesto de movilización energética de la célula. Las mitocondrias suministran la energía mediante la ruptura controlada de substratos respiratorios para la síntesis de gran parte del ATP celular, el cual se usa a su vez para llevar energía hacia las síntesis y reacciones que requieren de ella. Estos procesos se expondrán en detalle en el Capítulo 5.

Las mitocondrias poseen un cierto grado de autonomía, ya que contienen DNA. Las mitocondrias de las plantas tienen cordones de doble hélice bastante largos y es lo que explica la programación de la información de una porción considerable de su estructura. Sin embargo, se ha sugerido que el DNA mitocondrial puede estar solamente relacionado con la síntesis de ciertas proteínas (posiblemente estructurales) y que la mayoría de las proteínas enzimáticas probablemente esté programada por el DNA nuclear.

PLASTIDIOS. Estas estructuras están presentes en muchas células vegetales. Los más conocidos son los **cloroplastos**, que contienen los pigmentos fotosintéticos, principalmente clorofilas, y llevan a cabo la fotosíntesis. Los **leucoplastos** son incoloros, a menudo el lugar donde se desarrollan gránulos de almidón, denominándose en tales casos, **amiloplastos**. Los leucoplastos y cloroplastos son intercambiables y la naturaleza exacta del plastidio depende de la presencia o ausencia de luz. Los **cromoplastos** son plastidios especializados, a menudo de forma angular o irregular, que contienen pigmentos distintos a la clorofila y no están involucrados en la fotosíntesis. El característico color rojo de las bayas del fresno montañés y de los tomates se debe a cromoplastos que contienen caroteno.

Los cloroplastos son usualmente de 3-6 μ de diámetro y pueden ser muy numerosos en células fotosintéticas; sin embargo, se conocen algunos de forma esférica o discoide. Ciertas células algales contienen sólo uno o dos cloroplastos gigantes que casi la llenan, los cuales asumen muchas formas, desde la oval y la estrellada a la cinta en espiral de *Spirogyra*.

La estructura interna de los cloroplastos es altamente compleja, como se muestra en la Figura 3-12. Gran número de estructuras planas, saculiformes llamadas **tilacoides** (*thylakos*, bolsa) se esparcen en el **estroma** o sustancia fundamental. Cada tilacoide está limitado por una sola membrana, pero debido a lo aplanado de estas estructuras se ven como capas de doble membrana o **lamelas**. A intervalos más o menos frecuentes se localizan pilas de tilacoides densamente empaquetados, llamadas **grana**. Los tilacoides de los grana se conectan o conti-

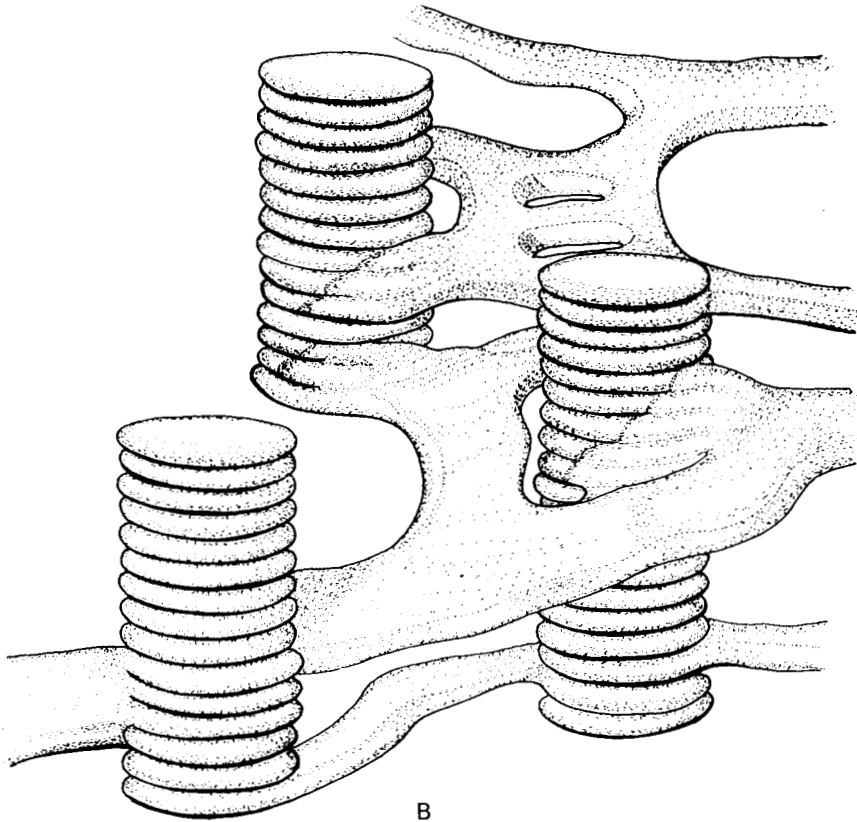


Figura 3-12. El cloroplasto.
A. Fotomicrografía electrónica de un cloroplasto de espinaca. (Cortesía del Dr. B.F. Grant. Micrografía cortesía de la Sra. E. Paton.)
B. Diagrama de los grana y de la estructura en calado de un cloroplasto.

núan con tilacoides intergranales, o del estroma, en uno o más puntos de sus márgenes. Las moléculas de clorofila y la maquinaria que atrapa la energía luminosa se localizan en los tilacoides, principalmente en los grana. Las enzimas que catalizan las reacciones del carbono de la fotosíntesis están presentes principalmente en el estroma.

Los cloroplastos se originan de cuerpos ameboides diminutos llamados **proplastidios**, que comienzan a desarrollar su estructura interna por invaginación de la capa interna de su doble membrana periférica, para formar vesículas. Éstas se unen y constituyen una estructura llamada **cuerpo prolamelar**. A la luz, el desarrollo del plastidio prosigue hacia la formación de tilacoides a partir del cuerpo prolamelar.

Éstos se fusionan para formar los grana y se tornan verdes. En la oscuridad, sin embargo, el sistema lamelar no se desarrolla, ni se forma clorofila. La luz es necesaria no sólo para la síntesis de clorofila sino también para la elaboración de la estructura interna de los cloroplastos.

Éstos contienen una importante cantidad de DNA y, evidentemente, son capaces de programar la síntesis a partir de sus propios componentes estructurales. La división de los cloroplastos parece ser un fenómeno común y los de células fotosintéticas probablemente se originan en la división de los ya existentes, así como de proplastidios. La cuestión de si los cloroplastos podrán surgir *de novo* no ha sido establecida en definitiva. Sin embargo, el consenso de la opinión actual es que los plastidios sólo se pueden formar de proplastidios o de otros plastidios. Si se eliminan los cloroplastos de un cultivo de células de *Euglena* por medios químicos, el cultivo nunca recobra sus cloroplastos o su capacidad de fotosíntesis.

GLIOXISOMAS Y PEROXISOMAS. Éstos son cuerpos microscópicos recientemente descubiertos, que ahora se han encontrado en muchas células vegetales. Son de alta densidad electrónica, habitualmente casi esféricos, de cerca de 1μ de diámetro y limitados por una sola membrana. Parecen ser esencialmente “unidades empaquetadas” de enzimas relacionadas con una secuencia específica de reacciones, del mismo modo en que las mitocondrias tienen relación con la oxidación en el ciclo de Krebs y síntesis del ATP, y los cloroplastos con la fotosíntesis. Los glioxisomas contienen la maquinaria enzimática de la vía del glioxilato del metabolismo graso, el cual es importante en la conversión de las grasas a azúcares (ver Capítulo 6, pp. 131 y 135). Este proceso se desarrolla principalmente durante la germinación de semillas almacenadoras de grasas. Los glioxisomas se localizan en gran cantidad en células de semillas como las de la higuera y parecen formarse a partir de vesículas derivadas del RE celular.

Los peroxisomas son esencialmente similares a los glioxisomas, pero contienen principalmente la maquinaria enzimática para la oxidación del glicolato producido en la fotosíntesis así como por otras reacciones que son parte del proceso de fotorrespiración (ver Capítulos 7 y 15, pp. 187 y 378). Ellos también contienen la enzima catalasa que desdobra la sustancia venenosa, peróxido de hidrógeno, formada durante la oxidación del glicolato. Los peroxisomas, localizados principalmente en las hojas de plantas superiores, se forman de los glioxisomas probablemente durante el desarrollo de la planta.

OTRAS ESTRUCTURAS SUBCELULARES. Además de los organelos descritos anteriormente, otras estructuras internas pueden a veces distinguirse en las células. Un

centrómero está presente en las células de plantas primitivas; está asociado al mecanismo de división celular y probablemente también a flagelos o cilios que están presentes en las células generatrices de esas plantas. La mayoría de las células contienen **microtúbulos**, cuyo diámetro es de alrededor de 200-300 Å, los cuales están vinculados a la síntesis de la pared celular y al transporte de materiales (ver Figuras 3-2 y 3-4). Los microtúbulos están involucrados en el movimiento o alineación de componentes celulares, como los cromosomas durante la división celular y las vesículas que contienen polisacáridos derivados del aparato de Golgi, destinados a la síntesis de la pared celular.

El microscopio electrónico también revela numerosos cuerpos ultramicroscópicos o gránulos cuya función se desconoce. Algunos de éstos pueden ser agregados de proteínas y enzimas que dirigen secuencias organizadas de reacciones metabólicas, similares a glioxisomas y peroxisomas.

LA VACUOLA. La vacuola es fisiológicamente importante para la célula por dos razones. Primera, provee un sitio de almacenamiento para materiales que no se requieren de inmediato y suministra un vertedero para desechos celulares y otras sustancias nocivas que las plantas carentes de sistema excretor deben almacenar internamente. Enzimas hidrolíticas o destructivas son segregadas al interior de la vacuola; allí degradan el material de desecho a sustancias simples que pueden reabsorberse por el citoplasma para su reutilización. Segunda, la vacuola funciona como la reserva de agua de la célula; mantiene su estructura y rigidez al actuar como un globo interno que, ejerciendo presión sobre la pared celular, impide que ésta se deforme o colapse. El mecanismo de ello se verá posteriormente, al principio de la página 68.

La membrana vacuolar, el **tonoplasto**, es obviamente de máxima importancia en el sistema de membranas de la planta. Esta típica unidad de membrana puede estar involucrada en la secreción de sustancias en el interior de la vacuola. Además, las vesículas del retículo endoplásmico o del aparato de Golgi son aparentemente capaces de unirse al tonoplasto e inyectar así sus contenidos directamente a la vacuola.

Ésta puede contener numerosas sustancias en solución; azúcares, sales, ácidos, compuestos de nitrógeno, compuestos complejos como alcaloides, glucósidos y pigmentos antocianicos. Pueden encontrarse también pequeñas gotas o emulsiones de grasas, aceites y otras sustancias inmiscibles en agua, así como taninos, polisacáridos diversos y proteínas. Depósitos de cristales son también frecuentes en vacuolas de células maduras, siendo los de oxalato de calcio los más comunes. La presencia de este complejo y altamente venenoso vertedero químico en las células vegetales, es una de las principales razones que explican el retraso de la bioquímica vegetal respecto a la animal. El aislamiento de proteínas, enzimas y organelos, o partículas subcelulares, se complica por el hecho de que, al reventarse la célula, las proteínas y organelos altamente sensibles se contaminan a causa de la vacuola, la cual contiene numerosos elementos con poder precipitante o desnaturalizante. El pH en las vacuolas es a menudo muy distinto al del citoplasma (el cual usualmente es de 6.8-8.0) y puede fluctuar desde un valor tan bajo como 0.9 hasta uno tan elevado como 9 ó 10, si bien los valores alcalinos son raros. El jugo celular ácido es común, generalmente como resultado de concentraciones moderadas de ácidos orgánicos como el cítrico, oxálico o tartárico. ¡Ciertas algas microscópicas tienen ácido sulfúrico 1 N en sus vacuolas, pero este es un caso extremo!

Las células inmaduras o en activa división no tienen la vacuola sencilla, grande y prominente, típica de las células maduras; contienen, en lugar de eso, varias vacuolas muy pequeñas dispersas por todo el citoplasma. Conforme la célula se desarrolla y madura, las pequeñas vacuolas se fusionan y expanden hasta que —en la mayoría de las células completamente desarrolladas— la gran vacuola central ocupa del 80 al 90% del volumen celular total.

EL AGUA Y LAS CÉLULAS

Este tema cubrirá los mecanismos básicos del movimiento del agua en las células y establecerá la base para el estudio del metabolismo y fisiología del agua de la Sección III.

POTENCIAL DE AGUA. El movimiento requiere energía. El agua, como todas las demás sustancias, no se mueve en contra de un gradiente de energía; debe moverse a favor de él, cediendo energía a medida que se mueve. Mientras que la energía pueda perderse como resultado del movimiento del agua, éste continuará. El equilibrio sólo se puede alcanzar cuando al acrecentarse el movimiento no repercute en una pérdida adicional de energía. Esto significa que el agua siempre se desplaza hacia la región de más baja energía, en un sistema. Es necesario comprender la naturaleza de la energía y los gradientes energéticos involucrados con el fin de calcular las fuerzas mediante las cuales se mueve el agua.

La **energía libre** se define como la energía disponible (sin cambio de temperatura) para realizar trabajo. El **potencial químico** de una sustancia bajo cualquier condición (esto es, pura, en solución, o como integrante de un sistema complejo) es la energía libre por mol de esa sustancia. (El potencial químico, por lo tanto, mide la energía con la cual reaccionará o se moverá una sustancia.

El **potencial de agua** es el potencial químico de ésta y es una medida de la energía disponible para reacción o movimiento. Bajo condiciones biológicas normales el potencial de agua es usualmente bastante alto sin que limite las tasas de reacción que involucran agua (por ejemplo, en reacciones hidrolíticas). Sin embargo, el movimiento del agua depende de su potencial, debido a que el movimiento neto de ésta es siempre de una región de potencial alto a otra de potencial bajo. El símbolo para el potencial hídrico es ψ ,* y tradicionalmente se ha medido en atmósferas (atm), bars, o dinas por centímetro cuadrado (dinas/cm²): 1 bar = 10⁶ dinas/cm² = 29.53 pulgadas Hg = 0.985 atm; 1 atm = 14.69 lb/pulgada² = 1.01 bars.

Un diferencial de potencial de agua ($\Delta\psi$) entre dos regiones, A y B, que posean potenciales de agua ψ_A y ψ_B se expresaría $\Delta\psi = \psi_A - \psi_B$. Si ψ_A es mayor que ψ_B , $\Delta\psi$ es positiva y el agua se moverá de A a B. Si el valor $\Delta\psi$ de la ecuación es negativo, el agua se moverá de B a A. Esto reafirma el principio expresado anteriormente: el agua se mueve de una región de alto potencial a otra de bajo potencial.

El potencial del agua pura es, por definición, cero.** La presencia de cualquier sustancia disuelta en agua *disminuye su potencial*, de manera que el *poten-*

*Es la letra griega psi. Una buena manera de recordar este símbolo es acordarse que psi también significa libras por pulgada cuadrada, una medida de presión.

**Esto se aplica solamente al agua libre, esto es, las moléculas de agua que no están ligadas o asociadas mediante fuerzas físicas o químicas son otras sustancias (como el agua de hidratación o agua coloidal). Ver Imbibición (página 71).

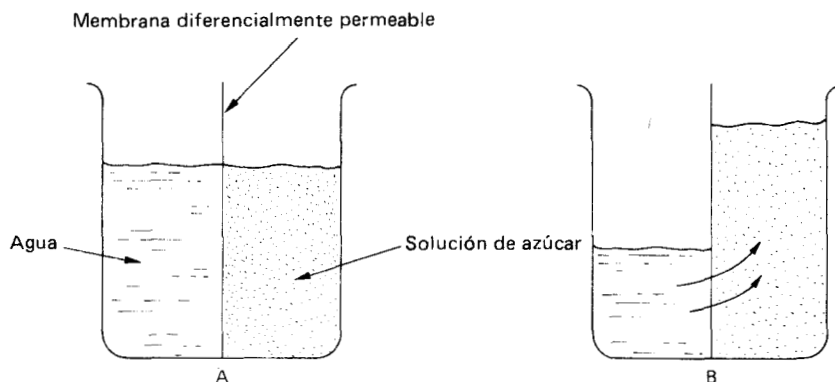
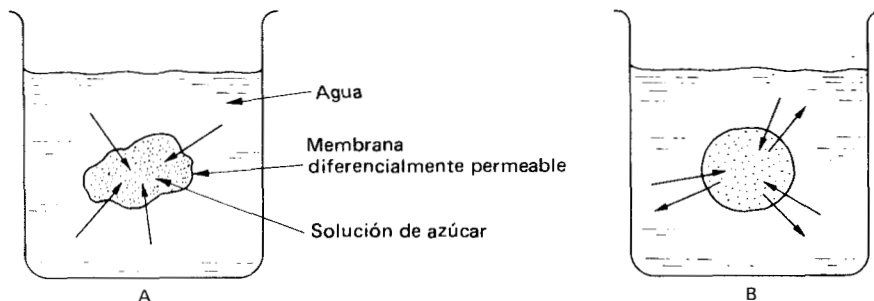


Figura 3-13. El movimiento de agua como resultado de la ósmosis. El agua difunde en un gradiente de potencial de una región de alto potencial (agua pura, $\psi_{\pi} = 0$) hacia una solución donde el potencial es más bajo (posee un valor negativo).

cial de agua de una solución es inferior a cero. Esta definición sólo es válida a presión atmosférica. La elevación o disminución de la presión alrededor de un sistema, automáticamente asciende o desciende el potencial de agua en exactamente la misma cantidad.

DIFUSIÓN. Las moléculas de gas, o de un soluto en solución, están en movimiento continuo y tienden a asumir una distribución uniforme por todo el espacio disponible. En consecuencia las moléculas se mueven de una región de potencial alto a otra de potencial bajo; el proceso se llama difusión. Así, por ejemplo, en una solución imperfectamente mezclada, las moléculas de agua difunden en gradiente, de la región de la solución más diluida (donde las moléculas de agua son de ψ más alto) a las regiones de solución más concentrada (donde poseen ψ bajo). Igualmente, las moléculas del soluto también difunden hacia abajo de los gradientes de concentración (esto es, de un área de alta concentración a otra más diluida) hasta que toda la solución sea perfectamente uniforme.

Figura 3-14. El agua se mueve por ósmosis hacia el interior de una "célula" artificial que contiene solución de azúcar (A) hasta que la célula se hincha de manera que sus paredes ejerzan presión sobre sus contenidos, expulsando el agua hacia afuera. En equilibrio (B) la presión del agua que ingresa por ósmosis es igual a la presión del agua que sale.



Las tasas de difusión son proporcionales a la energía cinética de las moléculas (su temperatura), su tamaño (la tasa de difusión es proporcional a la raíz cuadrada del peso molecular), la densidad del medio que atraviesan y el gradiente de concentración sobre el cual difunden. Cuando ocurre la distribución uniforme de las moléculas, se establece un **equilibrio dinámico** y cesa su movimiento neto (aunque existe movimiento continuo al azar o difusión de moléculas dentro del sistema en equilibrio).

MEMBRANAS DIFERENCIALMENTE PERMEABLES. Muchas membranas biológicas, en particular la plasmalema, el tonoplasto y las que rodean los organelos subcelulares, muestran la propiedad de **permeabilidad diferencial**, es decir, debido a su naturaleza física o química, las moléculas de agua las atraviesan fácilmente, en tanto que las moléculas de sustancias disueltas en agua no logran penetrar o lo hacen más lentamente que las moléculas de agua. Una membrana que es casi totalmente impermeable a las moléculas de soluto pero permeable ante el solvente se llama **membrana semipermeable**. La mayoría de las membranas biológicas, sin embargo, son diferencialmente permeables, más que semipermeables.

ÓSMOSIS. Supóngase que un vaso de precipitado o recipiente se separe en dos partes por una membrana diferencialmente permeable, como se muestra en la Figura 3-13A. Si se pone agua pura en un lado de la membrana y una solución de azúcar en el otro, el potencial de agua (ψ) en el lado que contiene agua pura será mayor que el del otro lado. El azúcar no puede difundir a través de la membrana, pero el agua sí. El agua difundirá desde el sitio de mayor ψ (agua pura) al de menor ψ (solución de azúcar) como muestra la Figura 3-13B. Esta difusión de agua a través de una membrana diferencialmente permeable de una región de alto potencial (agua pura o solución débil) a otra de bajo potencial (solución concentrada) se llama **ósmosis**.

POTENCIAL OSMÓTICO Y POTENCIAL DE PRESIÓN. Puesto que al difundir el agua hacia abajo de un gradiente potencial pierde energía, con ello se puede hacer un trabajo. Tal se sugiere en la Figura 3-13B por el hecho de que la ósmosis resulta en transferencia del agua a la solución concentrada, cuyo nivel sube en ese compartimento del recipiente.

Supóngase ahora que una solución de azúcar está en el interior de un saco o "célula" hecho de una membrana artificial diferencialmente permeable (puede hacerse de una fina película de sustancias tales como el celofán, colodión, etc.). La célula artificial se sitúa entonces en un recipiente con agua pura, como se muestra en la Figura 3-14A. El agua difunde al interior de la célula por ósmosis hasta que la célula llega a su condición de hinchamiento (**túrgida**) y sus paredes distendidas ejercen una presión sobre los contenidos celulares, como se muestra en la Figura 3-14B. La presión ejercida sobre el líquido por las paredes de una célula turgente se llama **presión de turgencia**. El agua penetra ahora a la célula por ósmosis contra un gradiente de presión, así que está haciendo un trabajo. (El potencial con que el agua pura difunde hacia una solución es el **potencial osmótico** de esa solución) y se llama ψ_{π} . Puesto que el agua difunde de alto potencial (cero en el agua pura) a bajo potencial, el potencial osmótico de una solución es siempre negativo. El potencial osmótico es, entonces, una medida de la presión real que puede generarse en una célula mediante difusión del agua por ósmosis.

La consecuencia de la presión de turgencia (Figura 3-14B) es que el agua está siendo literalmente exprimida de la célula. Esta es otra manera de decir que el agua difunde al exterior de la célula hacia abajo de un gradiente de presión. Así pues, el agua de la célula posee un **potencial de presión** positivo y mayor que el potencial de presión del exterior. El símbolo para el potencial de presión es ψ_p . El potencial de presión del agua a presión atmosférica es, por definición, cero. Por tanto, los valores de ψ_p pueden fluctuar desde negativos a altamente positivos.

Cuando el sistema de la Figura 3-14B está en equilibrio, el potencial de agua es igual en todas las partes del sistema, por tanto

$$\psi_{\pi} (\text{fuera}) = \psi (\text{dentro})$$

Pero el potencial del agua tiene dos componentes, potencial osmótico (ψ_{π}) y potencial de presión (ψ_p), de manera que, en equilibrio

$$\psi_{\pi} (\text{fuera}) + \psi_p (\text{fuera}) = \psi_{\pi} (\text{dentro}) + \psi_p (\text{dentro})$$

La solución externa en la Figura 3-14 es agua pura a presión atmosférica; por lo tanto, ambas ψ_{π} y ψ_p son cero. Así que, en equilibrio

$$-\psi_{\pi} (\text{dentro}) = \psi_p (\text{dentro})$$

Esta es otra manera de reafirmar el hecho de que la presión de turgencia que se desarrolla en la célula bajo estas condiciones es numéricamente igual, pero de signo contrario, al potencial osmótico del fluido contenido en ella. Si el fluido externo no es agua sino una solución (con una ψ_{π} inferior a cero), entonces la presión de turgencia se medirá por la diferencia entre el potencial osmótico dentro y fuera de la célula:

$$\psi_p = \Delta \psi_{\pi} (= \psi_{\pi} \text{ fuera} - \psi_{\pi} \text{ dentro})$$

Ahora podemos ver cómo se miden estas propiedades y de qué manera se pueden aplicar estos conceptos al estudio del agua en las células.

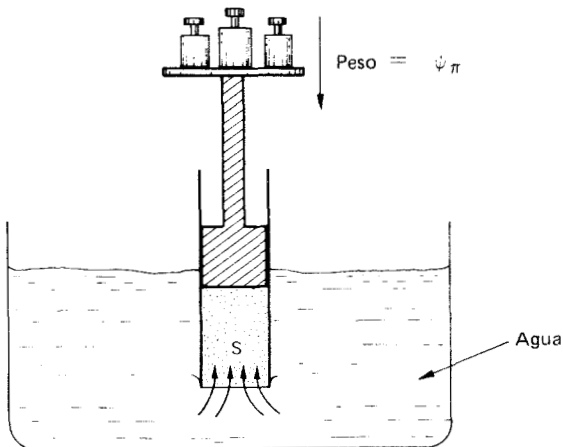


Figura 3-15. Aparato sencillo para medir el potencial osmótico (ψ_{π}) de la solución (S). Consiste en un cilindro, que posee un pistón deslizante hermético y una membrana diferencialmente permeable (o semipermeable) en el extremo, sumergido en agua pura ($\psi_{\pi} = 0$).

MEDICIÓN DE ψ_π . El potencial osmótico de una solución puede ser medido con un osmómetro (un dispositivo que mide la presión que se produce por ósmosis) como se muestra en la Figura 3-15. Pfeffer, usando este sistema determinó tempranamente que la presión que se produce (P) es proporcional a la concentración del soluto. La concentración puede expresarse como $1/V$ donde V es el volumen de la solución que contiene una cantidad dada de soluto.

$$P = \frac{k_1}{V} \quad k_1 = \text{una constante}$$

Van't Hoff observó que el sistema es sensible a la temperatura T (expresada en grados absolutos) porque la energía cinética de las moléculas es proporcional a la temperatura.

$$P = k_2 T \quad k_2 = \text{una constante}$$

Dado que estas ecuaciones describen las moléculas de soluto en libertad para difundir como si fueran un gas, las constantes k_1 y k_2 pueden ser reemplazadas por la constante de gases R , y las fórmulas pueden combinarse

$$P = \frac{RT}{V}$$

P es la presión que se produce en un osmómetro. Debido a que esto es igual y opuesto al potencial osmótico en equilibrio

$$\psi_\pi = -\frac{RT}{V}$$

Esta relación describe la ψ_π de una solución como si las moléculas del soluto fueran gases. Un mol de gas ocupa 22.4 litros en condiciones estándar de temperatura y presión (STP = 1 atm, 0°C). Pero en una solución 1 M , un mol de soluto ocupa 1.0 litro. Entonces, si fuera un gas, la presión del soluto sería 22.4 atm. De hecho, esta relación sólo es válida en soluciones diluidas porque otros factores complejos afectan el potencial osmótico de soluciones concentradas. Además, el potencial osmótico no es proporcional a la molaridad porque, conforme se incrementa la concentración del soluto, la concentración del solvente disminuye. Tal es la razón de que la molalidad (m) que describe las proporciones relativas de soluto y solvente se usa a menudo para describir soluciones osmóticas. Finalmente, nosotros hemos supuesto que el soluto no está ionizado, es decir, que hay solamente una partícula por molécula. La relación establecida anteriormente se refiere al número de partículas en solución, no al número de moléculas. Así que, una sustancia que se ioniza completamente en dos iones tiene un potencial osmótico doble que el de una sustancia no ionizada, y una sal que posee tres iones, tal como el sulfato de sodio (Na_2SO_4) tendría un potencial osmótico triple si se ionizara completamente.

El potencial osmótico real de una solución puede medirse en un osmómetro, pero también es posible medirlo por medios indirectos. Si una solución desconocida se coloca en una cámara cerrada bajo condiciones controladas, su potencial

de agua entrará en equilibrio con el potencial de agua del aire que está sobre la cámara. La humedad relativa (HR) del aire se mide con un higrómetro extremadamente sensible. El potencial de agua de la solución puede entonces determinarse mediante la fórmula

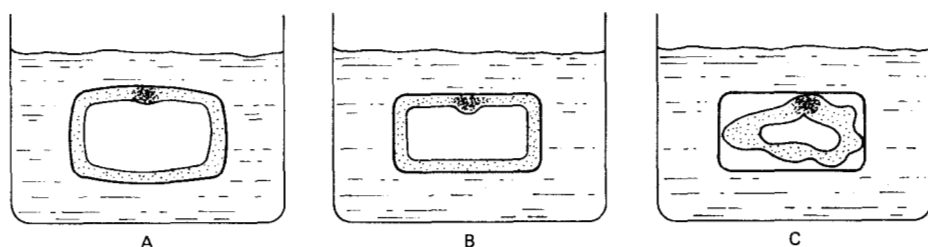
$$\psi \text{ bars} = -10.7 \log 100/\text{HR}$$

Si el experimento se hace a presión atmosférica, $\psi_P = 0$ y $\psi = \psi_\pi$. Un segundo método es determinar el descenso del punto de congelación de una solución. Una solución 1 *m* de una sustancia no ionizada posee un potencial osmótico teórico de 22.4 atm, y su punto de congelación es 1.86°C por abajo del agua pura. Por lo tanto

$$\psi_\pi = -22.4 \times \frac{\text{descenso del punto de congelación observado}}{1.86}$$

POTENCIAL DE AGUA EN LAS CÉLULAS. Los conceptos que hemos desarrollado con una célula artificial que contiene una solución de azúcar pueden transferirse directamente a una célula real, como se muestra en la Figura 3-16. Las membranas que rodean la célula son diferencialmente permeables, y la ósmosis tiene lugar a través de ellas. Si la célula se sitúa en una solución diluida o agua pura, cuyo ψ_π es muy alto (esto es, cercano a cero) el agua difunde al interior y la célula se pone túrgida como muestra la Figura 3-16A. La solución externa, cuya concentración de solutos es menor que la del jugo celular, se dice que es **hipotónica** (*hypo*, menor que). Si la célula se coloca en una solución cuya ψ_π es igual a la del jugo celular, la solución es **isotónica** (*iso*, lo mismo), no tiene lugar la difusión neta de agua y la célula es **flácida** o carece de turgencia (Figura 3-16B). Si la solución externa es más concentrada que el jugo celular, o **hipertónica** (*hyper*, más que) su ψ_π es menor que la del jugo celular y el agua difundirá al exterior. Puesto que la pared celular es relativamente rígida, el protoplasma se retrae de la pared a medida que se encoge y la célula llega a **plasmolizarse**, como se muestra en la Figura 3-16C. La plasmólisis no necesariamente daña en forma permanente a la célula. Si ésta se coloca de nuevo en una solución hipotónica recupera rápidamente el agua perdida y su turgencia mediante la ósmosis. Si el periodo y la severidad de la plasmólisis no son demasiado grandes, la célula probablemente no se dañe.

Figura 3-16. A. Célula en solución hipotónica: ψ_π afuera > dentro; el agua difunde al interior. B. Célula en solución isotónica: ψ_π afuera = ψ_π adentro; no hay movimiento de agua. C. Célula en solución hipertónica; la célula se plasmoliza: ψ_π afuera < adentro; el agua difunde al exterior.



Hemos visto que el potencial de agua de la célula tiene dos componentes, potencial de presión y de ósmosis, es decir

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_P$$

Cuando una célula se coloca en agua o una solución y llega a un equilibrio, el potencial de agua de la célula (ψ dentro) es igual al potencial de agua del exterior (ψ fuera).

$$\psi_{\pi} (\text{dentro}) + \psi_P (\text{dentro}) = \psi (\text{dentro}) = \psi (\text{fuera})$$

ψ (fuera) es también la suma de ψ_{π} (fuera), y ψ_P (fuera). A presión atmosférica, puesto que $\psi_P = 0$, entonces ψ (fuera) = ψ_{π} (fuera). De aquí que en equilibrio

$$\psi_{\pi} (\text{dentro}) + \psi_P (\text{dentro}) = \psi_{\pi} (\text{fuera})$$

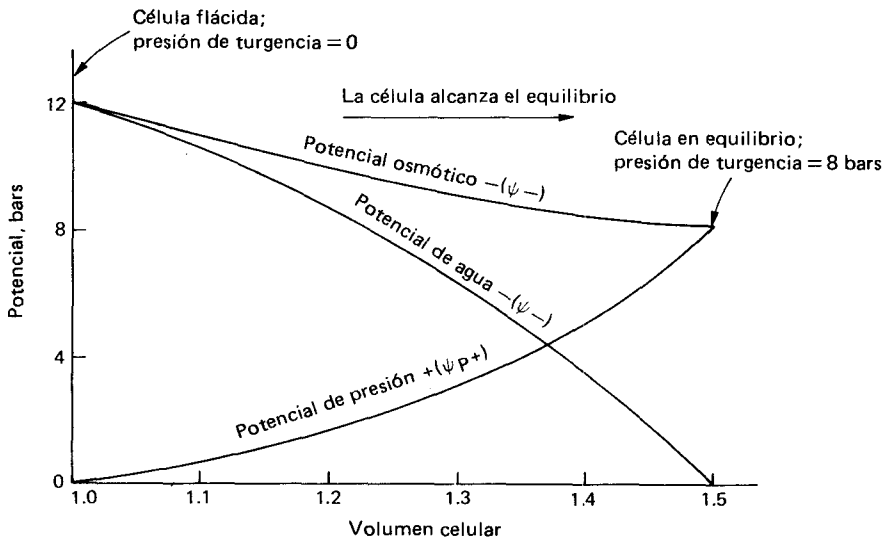
Esto puede expresarse como

$$\psi_{\pi} (\text{dentro}) = \psi_{\pi} (\text{fuera}) - \psi_P (\text{dentro})$$

lo cual da la presión osmótica en términos mensurables.

El potencial osmótico del jugo celular puede medirse por la depresión del punto de congelación o método de la humedad relativa. Sin embargo, son posibles los métodos simples directos, usando la relación anterior. Un método empleado a menudo es hacer una serie graduada de soluciones de concentración y potencial osmótico conocidos (la sacarosa o el manitol se usan a menudo para este propó-

Figura 3-17. El potencial de agua cambia en una célula inicialmente flácida conforme alcanza el equilibrio luego de colocarse en agua pura. Advuértase que los potenciales osmótico y del agua son valores negativos, en tanto que el potencial de presión es positivo.



sito). Pequeñas piezas de tejido se sitúan en cada solución y se examina microscópicamente luego que han tenido tiempo para alcanzar el equilibrio. A medida que las soluciones se hacen más fuertes las células se hacen menos y menos túrgidas hasta que algunas de ellas muestran signos de plasmólisis (esto es, **plasmólisis incipiente**). La solución a la que el 50% de las células* muestra ciertos índices de plasmólisis tiene aproximadamente el mismo potencial osmótico que el jugo celular, ya que a plasmólisis ψ_P (dentro) = 0, y

$$\psi_{\pi} \text{ (dentro)} = \psi_{\pi} \text{ (fuera)}$$

La presión de turgencia (ψ_P) de las células puede medirse ahora usando técnicas similares. Como en el caso anterior, se colocan en soluciones graduadas, piezas de tejido de longitud o peso cuidadosamente medidos, y el cambio de tamaño o peso se mide luego que el tejido alcanza el equilibrio. En la solución donde ningún cambio tiene lugar, el potencial de agua de la célula es igual al de la solución (puesto que nada de agua entra o sale), así que

$$\psi \text{ (fuera)} = \psi_{\pi} \text{ (dentro)} + \psi_P \text{ (dentro)}$$

Puesto que ψ_{π} (dentro) se conoce (habiendo sido determinado previamente), la ψ_P (dentro) puede calcularse de la relación

$$\psi_P \text{ (dentro)} = \psi \text{ (fuera)} - \psi_{\pi} \text{ (dentro)}$$

El razonamiento anterior no considera el hecho de que la pared celular no sea totalmente rígida, sino elástica, de manera que el volumen de las células aumenta conforme aumenta la turgencia. La relación resultante ψ , ψ_{π} , ψ_P y el volumen celular se ilustran en la Figura 3-17. Puede verse que el potencial osmótico del volumen celular del jugo celular, -12 bars en la célula flácida, aumenta por la dilución con agua alrededor de -8 bars conforme la célula se expande hasta cerca de 1.5 veces su tamaño en flacidez. En la célula completamente túrgida la presión de turgencia (o potencial de presión) es igual al valor negativo del potencial osmótico, 8 bars, y el potencial de agua del jugo celular se eleva de -12 bars (igual al potencial osmótico) en la célula flácida a 0 en la célula túrgida.

MOVIMIENTO DE AGUA ENTRE CÉLULAS. El agua entra y sale de una célula debido a diferencias en potencial de agua ($\Delta\psi$) entre la célula y su solución circundante. Igualmente, el agua puede moverse de célula a célula difundiéndose hacia abajo de un gradiente de potencial de agua entre ambas células. Así pues, la dirección del movimiento de agua y la fuerza con la que se mueve dependen del potencial de agua en cada célula y, en consecuencia, de la diferencia en potencial de agua entre ellas.

Esto puede ilustrarse mejor con un ejemplo: La célula A posee un potencial de presión (presión de turgencia) de 5 bars y contiene jugo con un potencial osmótico de -12 bars. La célula B tiene un potencial de presión de 3 bars y una solución interna cuyo potencial osmótico es -6 bars. Si estas dos células están

*Esto da un promedio aproximado de todas las células; algunas tienen una ψ_{π} mayor o menor que el promedio.

en contacto directo ¿hacia dónde se moverá el agua y con qué fuerza? El potencial de agua en cada célula puede describirse como sigue

$$\begin{aligned} \text{A: } \psi &= 5 - 12 &&= -7 \text{ bars} \\ \text{B: } \psi &= 3 - 6 &&= -3 \text{ bars} \\ \text{A - B: } \Delta\psi &= -7 - (-13) &&= -4 \text{ bars} \end{aligned}$$

El agua se moverá de la célula B a la célula A (hacia el potencial de agua inferior o más negativo) con una fuerza de 4 bars.

El valor de $\Delta\psi$ es importante porque es directamente proporcional a la tasa de movimiento de agua entre las células. Ésta se mueve en proporción directa a la fuerza que la impulsa, $\Delta\psi$, y al área de la membrana a través de la cual se mueve; y se mueve en proporción inversa a la resistencia de la membrana. Los factores área de membrana y resistencia son aproximadamente constantes para una célula dada; en consecuencia, la tasa (y, por tanto, también la cantidad en un tiempo dado) el movimiento de agua depende de la diferencia en potencial de agua, $\Delta\psi$, entre uno y otro lado de la membrana.

IMBIBICIÓN. El proceso de imbibición está activamente implicado en la absorción del agua bajo ciertas circunstancias. Se trata del movimiento de agua de un área de alto potencial a otra de bajo potencial, pero sin la ayuda de una membrana diferencialmente permeable. Asimismo, fuerzas de atracción, por lo regular químicas o electrostáticas, están implicadas en la imbibición. Los solventes se imbiben usualmente sólo en materiales con los que tienen afinidad; por ejemplo, agua en proteínas, y acetona en caucho. Las presiones que se generan por imbibición, causadas por el hinchamiento del imbibente, pueden ser muy grandes: la presión de imbibición de una semilla en germinación rompe la testa, y una semilla insertada a modo de cuña en una fisura de roca puede resquebrajar la roca con la presión de su imbibición de agua. La imbibición de agua por los materiales coloidales de las células, coadyuvan a que éstas soporten condiciones severas de sequía debido a la tenacidad con que se retiene el agua imbibida.

Puesto que el agua se mueve bajo la influencia de la imbibición, el potencial de agua (ψ) debe estar afectado por tales fuerzas. El término **potencial mátrico**, representado por ψ_M , se usa para calcular todas las fuerzas que causan la imbibición o retienen el agua en cualquier tipo de matriz. Así, el potencial de agua en una matriz (por ejemplo, un coloide, suelo, o retenida de cualquier manera por fuerzas de efecto superficial o imbibición) puede definirse como

$$\psi = \psi_\pi + \psi_P + \psi_M$$

EL MÉTODO ANTIGUO PARA EXPLICAR LA ÓSMOSIS Y EL MOVIMIENTO DEL AGUA. Hasta recientemente la ósmosis se explicaba a menudo en base a la difusión del agua de una región de alta concentración acuosa (por ejemplo, agua pura) a otra de baja concentración (por ejemplo, una solución). Sin embargo, esto no es correcto porque ciertas soluciones ocupan un volumen más pequeño que las del mismo peso de agua pura. Además, según el anterior concepto, una solución en una célula o en un osmómetro se consideraba como si fuera agua succionada al interior de la célula por una fuerza considerada como una presión negativa. Numerosos términos, comunes en la vieja literatura se produjeron para describir

estos conceptos, los que se han abandonado ahora en favor de la actual terminología, que se basa en conceptos termodinámicos más satisfactorios. Los términos antiguos se dan a continuación de manera que se puedan comprender si se encuentran en una lectura:

Término usado en este libro	Término antiguo equivalente
Potencial de agua (ψ)	Déficit de presión de difusión; presión de succión.
Potencial de presión (ψ_p)	Presión de turgencia; presión de la pared.
Potencial osmótico (ψ_π)	Presión osmótica; concentración osmótica (estos son términos positivos, iguales pero de signo contrario a ψ_π).

CRECIMIENTO DE LAS CÉLULAS

El crecimiento de las plantas se considerará después en la Sección IV, pero los mecanismos básicos del crecimiento celular se analizarán brevemente aquí. El crecimiento de las plantas tiene lugar mediante tres eventos que pueden ocurrir simultáneamente: división celular, agrandamiento celular y diferenciación celular, como se ilustra en la Figura 3-18.

La división celular (Figura 3-18A) comprende la duplicación del DNA nuclear, el apareamiento y duplicación de cromosomas y la separación de los dos núcleos hermanos. Durante la telofase, numerosas vesículas, derivadas probablemente del retículo endoplásmico y del aparato de Golgi, se alinean transversalmente en la célula, en el área del huso, y se unen para formar la placa celular, que es el principio de la nueva pared común. Los contenidos de esas vesículas se utilizan para producir las sustancias pécticas de la lámina media, la que eventualmente llega a atravesar la célula, completándose la separación de las dos nuevas células. La celulosa se deposita ahora en patrones regulares de microfibrillas, en cuya síntesis y disposición quizá intervengan vesículas del aparato de Golgi y microtúbulos. Durante y después de este proceso las células hermanas usualmente se agrandan, de manera que cada una alcanza el tamaño de la célula original por estiramiento de la pared celular existente y el depósito de nuevo material.

Una célula puede agrandarse de manera general (Figura 3-18B) sin cambios mayores en su forma y características, excepto que conforme madura desarrolla por lo regular una gran vacuola y la proporción de citoplasma disminuye grandemente. A este tipo de célula se le llama usualmente **parenquimática**, y es relativamente indiferenciada. La complejidad de la ultraestructura también puede disminuir. A medida que la célula se vuelve inactiva con la edad, puede perder la mayoría de sus mitocondrias y muchos otros componentes. Puede alcanzar un alto nivel de especialización, como las células fotosintéticas de la capa en palizada de la hoja (ver Capítulo 4), y su ultraestructura refleja su especialización; en el caso de la célula en palizada: una gran proliferación de cloroplastos.

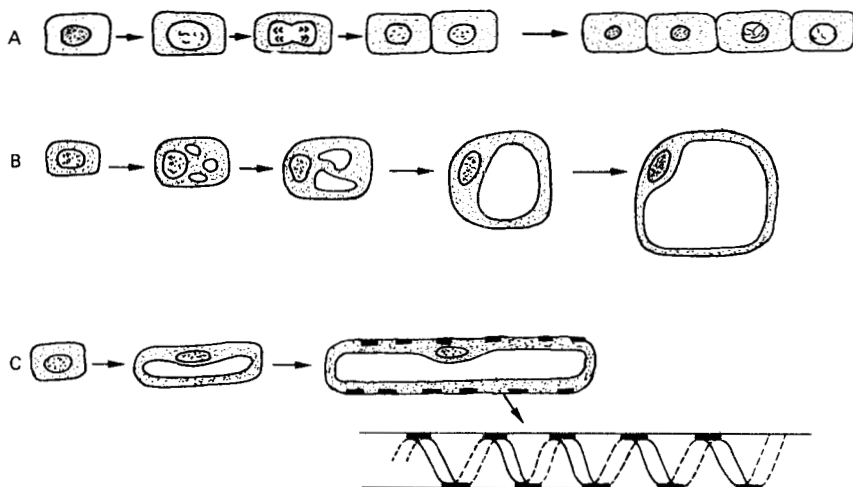


Figura 3-18. Diagramas que ilustran el crecimiento de la célula vegetal.
 A. Por división celular.
 B. Por agrandamiento celular.
 C. Por diferenciación celular.

La célula puede crecer, opcionalmente, con o sin división celular, de una manera altamente especializada. La ilustración de la Figura 3-18C representa en forma diagramática el crecimiento de un elemento de vaso. Aquí el crecimiento es en una sola dirección y entraña la modificación y diferenciación de la célula en una entidad morfológica enteramente distinta. Los procesos básicos son similares: estiramiento de la pared celular, depósito de numerosas capas de microfibrillas de celulosa orientadas, pérdida de gran parte de la complejidad subcelular, y desarrollo de una gran vacuola.

Un hecho sorprendente acerca de las células es que todas ellas parecen tener inicialmente ilimitada capacidad de crecimiento y diferenciación. Todas son al principio capaces de crecer en todas las formas características de la planta. No obstante sus distintas posiciones en ésta, y aunque estén dotadas con idéntica información a causa de su común origen genético, las células usan esta información de diferentes maneras para producir la gran cantidad de distintos tipos de células de una planta madura. Evidentemente las células se diferencian como resultado de su posición en la planta, ya que éste es el único rasgo que las distingue de sus hermanas, en su formación. Esta capacidad para reconocer y reaccionar a su ubicación en la planta es la base de la **organización**, propiedad de los organismos vivos que más impresiona. El concepto de organización es un tema central en el estudio sobre el crecimiento y diferenciación, en la Sección IV.

LECTURAS ADICIONALES

Los modernos textos de citología cubren el material de este capítulo con mayores detalles. Artículos sobre la estructura y función de varios organelos subcelulares aparecen con frecuencia en *Scientific American*, los *Annual Reviews of Plant Physiology and Biochemistry*, y como monografías.

- Clowes, F.A.L., y B.E. Juniper: *Plant Cells*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1968.
- Ledbetter, M.C. y K.C. Porter: *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag. Nueva York, 1970.
- The Living Cell* (Lecturas del *Scientific American*). W.H. Freeman & Co. 1965.
- Markham, R., R.W. Horne y R.M. Hicks (eds.): The electron microscopy and composition of biological membranes and envelopes. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, B268:1 - 159 (1974). Ver particularmente W.W. Franke: Estructura y bioquímica de la envoltura nuclear (pp. 67-93); L.F. LaCour y B. Wells: Poros nucleares en la profase de la meiosis en plantas (pp. 95-100); y D.H. Northcote: Sistemas de membrana de células vegetales (pp. 119-28).
- Preston, R.D.: *The Physical Biology of Plant Cell Walls*. Chapman & Hall. Londres. 1974.
- Pridham, J.B. (ed.): *Plant Cell Organelles*. Academic Press. Nueva York, 1968.
- Racker, E.: *A New Look at Mechanisms in Bioenergetics*. Academic Press. Nueva York. 1976.

164956

Capítulo 4

ESTRUCTURA Y CRECIMIENTO DE PLANTAS SUPERIORES COMUNES

Con el fin de que el estudio posterior sobre crecimiento, bioquímica y procesos fisiológicos de las plantas no adolezca a causa del uso de términos y conceptos desconocidos, se presenta aquí una breve descripción del crecimiento y la forma de las plantas típicas y sus partes sin ninguna consideración sobre la causalidad de las cosas. El análisis del crecimiento y desarrollo vegetal así como los factores que los controlan se considera con mayores detalles en la Sección IV.

GERMINACIÓN

La semilla es una estructura en reposo. Por lo regular está sumamente deshidratada, compuesta principalmente de tejido de reserva y rodeada por una cubierta esencialmente impermeable. Los procesos metabólicos están suspendidos o tienen lugar muy lentamente; la semilla está en una condición de vida interrumpida, debido principalmente a su carencia de agua y oxígeno. El proceso de germinación consiste en la absorción de agua, la reactivación del metabolismo y la iniciación del crecimiento. Unas cuantas cubiertas seminales son tan impermeables al agua que necesitan condiciones extremas para germinar. A la semilla del cafeto de Kentucky* (*Gymnocladus dioica*) se le deben hacer profundas muescas con una lima o tratarse con ácido sulfúrico antes de que germinen, y requieren de una exposición prolongada a la intemperie, la acción de hongos o bacterias del suelo, o aun mediante medidas tan drásticas como la exposición a un incendio forestal antes de que germinen en forma natural. Sin embargo, la mayoría de las semillas comienzan a germinar tan pronto como se humedecen, con tal que las condiciones de temperatura, luz y pretratamiento frío, sean las adecuadas (ver Capítulo 22).

La semilla contiene un embrión; uno de cuyos extremos, la radícula, formará la raíz de la planta; el otro extremo, la plúmula, formará el tallo y las hojas. El embrión también posee cotiledones u hojas seminales (uno en monocotiledóneas, dos en dicotiledóneas y muchos en gimnospermas), que pueden ser pequeños y ocupar sólo una pequeña parte de la semilla como en la mayoría de las monoco-

*Sucedáneo del café (N. del T.).

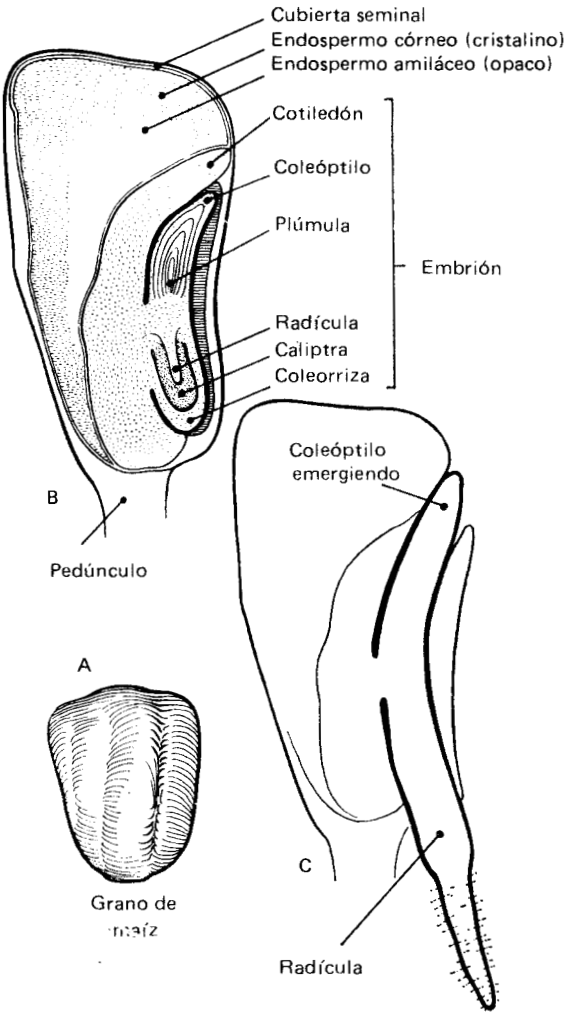
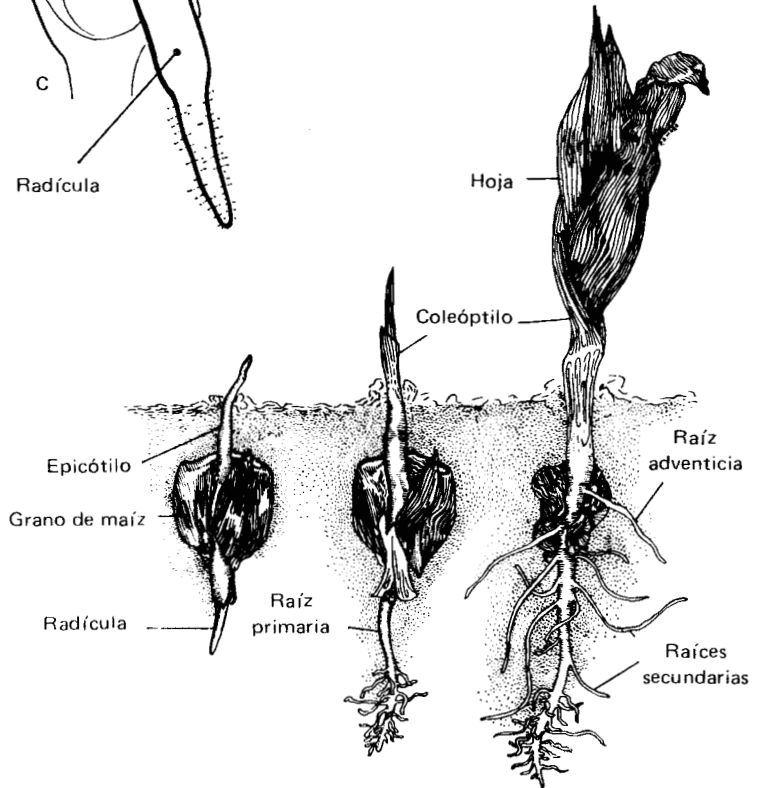


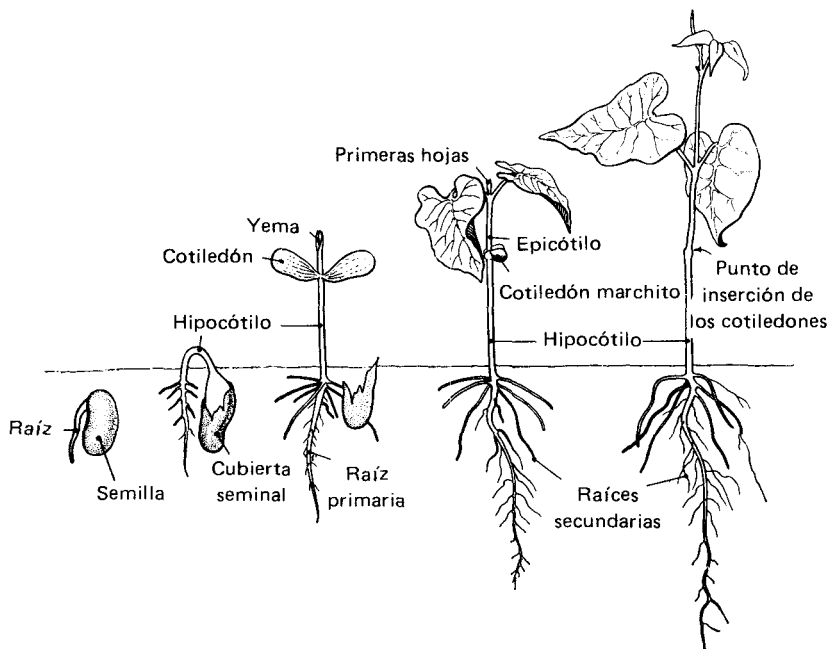
Figura 4-1. Germinación de una semilla de maíz (monocotiledónea). (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)



iledóneas, o ser bastante grandes y llenarla casi por completo como en el frijol y muchas otras dicotiledóneas. Al principio la semilla contiene mucho endospermo, el tejido nutritivo para el embrión. En algunas gran parte del endospermo puede permanecer después de la germinación, cuando se encarga de la nutrición del embrión en desarrollo. En este caso los cotiledones permanecen en la semilla y funcionan principalmente como órganos absorbentes, como en la mayoría de las monocotiledóneas. En otras semillas, particularmente las de gimnospermas y muchas dicotiledóneas, el proceso de absorción del endospermo termina antes de que la semilla se libere del fruto y todas las reservas nutritivas están presentes en los cotiledones. Éstos, en ese caso, pueden permanecer en la semilla durante la germinación y ser impulsados hacia arriba por el crecimiento del embrión y desarrollarse posteriormente en hojas más o menos normales y funcionales. •

La germinación de una plántula monocotiledónea, el maíz (*Zea mays*), se muestra en la Figura 4-1. La radícula crece hacia abajo a través de la hendidura cubierta seminal para producir la raíz primaria; mientras que el vástago, encerrado en su vaina protectora, el coleóptilo, crece hacia arriba. Cuando el coleóptilo alcanza la superficie del suelo, cesa de crecer y las hojas de la plúmula de reciente formación atraviesan su ápice y continúan creciendo. El sistema radical se desarrolla con la ocasional formación de ramas o raíces secundarias de la raíz primaria, y en muchas monocotiledóneas puede formarse un vigoroso sistema de raíces adventicias de la porción inferior del tallo. La parte del embrión y la plántula situada entre los cotiledones y la radícula se llama hipocótilo (*hypo*, bajo los cotiledones), y la plúmula y el tallo por encima de los cotiledones se llama epicótilo (*epi*, encima).

Figura 4-2. Germinación de una semilla de frijol (dicotiledónea). (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*. 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis 1970. Utilizada con permiso.)



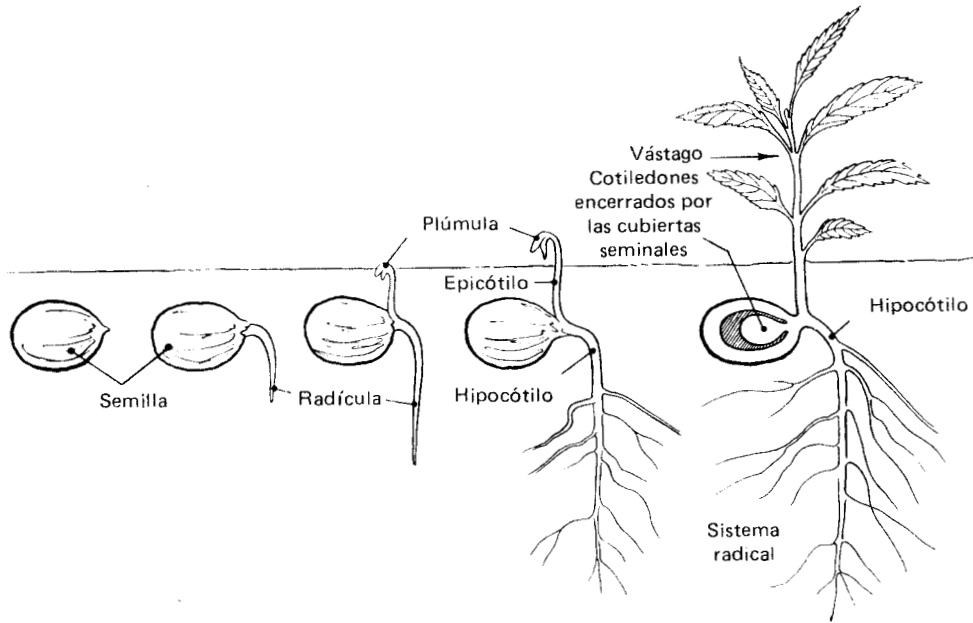


Figura 4-3. Germinación de una semilla de durazno (dicotiledónea). (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)

La germinación de una dicotiledónea típica, el frijol cultivado (*Phaseolus vulgaris*), se muestra en la Figura 4-2. El proceso es similar, excepto que los cotiledones se elevan por encima del suelo debido a una considerable prolongación del hipocótilo, y en vez de permanecer dentro de la semilla se tornan verdes y algo foliáceos. Sin embargo, conforme sus reservas se agotan, se marchitan y finalmente se caen, generalmente cerca del momento en que las primeras hojas de la planta llegan a una fase en que el mecanismo fotosintético se desarrolla por completo y la plántula ha llegado a su autosuficiencia. En algunas semillas, por ejemplo, boca de dragón (*Antirrhinum*), los cotiledones llegan a ser hojas normales en completo desarrollo que realizan fotosíntesis y funcionan durante gran parte de la vida de la planta. En otras, como la semilla de durazno (*Prunus persica*), cuya germinación se muestra en la Figura 4-3, los cotiledones permanecen en la semilla durante y después de la germinación. La plúmula de las dicotiledóneas no está protegida por un coleóptilo. En vez de ello la plúmula se abre paso a través del suelo en forma de “garfio”, denominándose plúmula en gancho (Figuras 4-2 y 4-3). De esta manera las delicadas hojas recién formadas, no se dañan.

EL TALLO

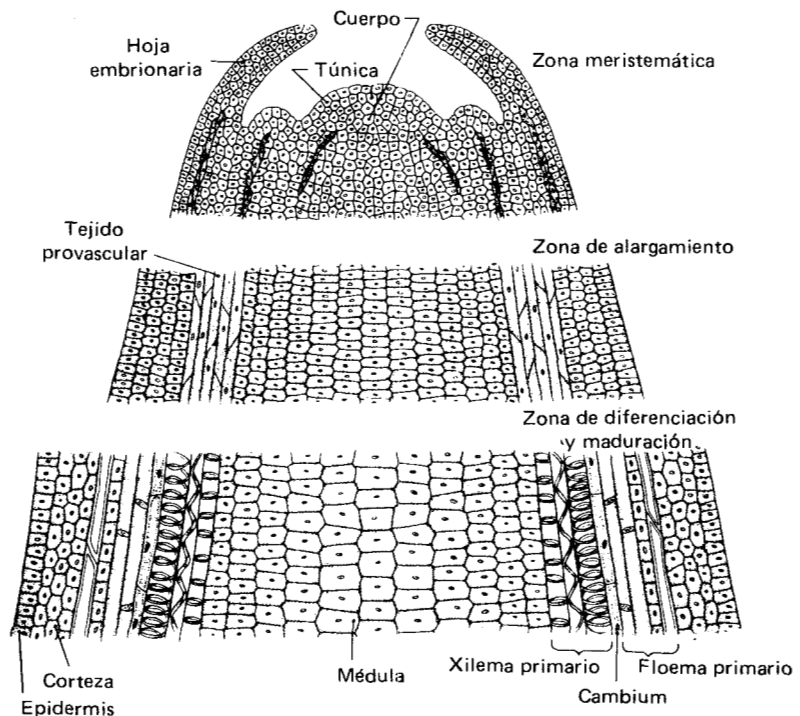
El ápice del vástago es una estructura en forma de domo, el meristemo, generalmente rodeado de hojas, escamas o ramas. El meristemo apical contiene un número de células relativamente pequeño, que da origen, por división, a todas las demás células de la porción aérea de la planta. Puede diferenciarse en áreas de

más o menos intensa división celular; sin embargo este tipo de diferenciación es más pronunciado en las raíces y se discute en la sección correspondiente.

La mayoría de los meristemos apicales contienen dos zonas principales: la **túnica**, con una o varias capas de células organizadas en hileras normales en la superficie del meristemo, y el **cuerpo**, una masa de células, dispuestas con menos orden, por abajo de la túnica. Las células de la túnica se dividen usualmente en planos perpendiculares a la superficie del meristemo, mientras que las células del cuerpo lo hacen en muchos planos diferentes. La túnica por lo regular da origen al tejido epidérmico; y el cuerpo, a la masa de tejido interno de tallos y hojas.

Las zonas de división celular, alargamiento y maduración se encuentran en la punta del tallo, pero no están claramente separadas. Ello se debe a que el meristemo produce no sólo el tallo, sino también hojas y ramas de vástago mediante excrescencias de tejido del margen del meristemo apical. Estas hojas crecen rápidamente hacia adelante del ápice y lo envuelven. La diferenciación del tejido vascular ocurre primero en las yemas foliares, formando rastros foliares. Por abajo de ellos, en la zona de alargamiento del tallo, se forma dentro de él un anillo de cor-

Figura 4-4. Sección longitudinal de un ápice de tallo. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*. 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis. 1970. Modificada de C.L. Wilson y W.E. Loomis: *Botany*, ed. rev.: 1957. The Dryden Press. Utilizada con permiso.)



dones provasculares. Los rastros foliares* se diferencian hacia abajo; los cordones vasculares, hacia arriba, y finalmente, se establecen conexiones. Conforme el tallo madura, los cordones provasculares se transforman en **haces vasculares**, compuestos de los principales elementos de conducción del tallo (Figura 4-4).

Los tallos de dicotiledóneas y monocotiledóneas poseen en común numerosas estructuras y tipos celulares, pero tienen ciertas diferencias en la disposición de sus tejidos (Figura 4-5). Ambas tienen una capa externa de **epidermis**, usualmente cubierta en su lado externo con una **cutícula cerosa**. El tipo principal de célula del material fundamental es el de **parénquima**; ésta es una célula grande, de pared delgada y relativamente indiferenciada. Por fuera de los haces vasculares está la **corteza**, compuesta usualmente de elementos parenquimatosos más pequeños y diferenciados, y en el interior se localiza la **médula** compuesta de células algo mayores y paredes más delgadas. Los haces vasculares de monocotiledóneas están dispersos (Figura 4-5). Cada haz vascular contiene células de **xilema** hacia el centro y de **floema** hacia afuera. El xilema está compuesto principalmente de células conductoras muertas, de pared gruesa, ya sean vasos (células grandes sin paredes transversas que forman estructuras tubulosas que corren a lo largo del tallo) o **traqueidas** (mucho menores en diámetro, con paredes terminales, y por lo regular con engrosamientos secundarios más acentuados). El xilema también puede contener **fibras** (parecidas a las traqueidas pero con extremos más largos y estrechos) que sirven principalmente de soporte estructural, y cordones o láminas de células parenquimatosas que penetran el tejido xilemático.

El floema está compuesto principalmente de células de diámetro grande y pared delgada con placas terminales características a manera de cribas, llamadas **elementos cribosos**, alineados extremo con extremo para formar **tubos cribosos**; éstos se asocian con pequeñas células parenquimatosas llamadas células acompañantes. Los vasos y las traqueidas mueren conforme maduran y pierden sus contenidos celulares, pero las células floemáticas, así como las de parénquima no especializadas de la corteza y la médula permanecen vivas y conservan algo de su integridad estructural. Los elementos cribosos pueden perder sus núcleos y sufrir amplias modificaciones en estructura (ver Capítulo 13), pero permanecen vivos y aparentemente son capaces de metabolizar.

Los haces vasculares están también frecuentemente rodeados parcial o totalmente de elementos fibrosos y todo el tallo puede tener cordones o un anillo de células parenquimatosas modificadas, con paredes fuertemente engrosadas en el floema.

La principal diferencia entre tallos monocotiledóneos y dicotiledóneos está en la organización de los haces y en la existencia de tejido meristemático en los haces de dicotiledóneas (Figura 4-5). Las monocotiledóneas poseen haces dispersos por todo el parénquima, cada uno de los cuales posee xilema hacia dentro y floema hacia afuera. El xilema que se forma primero, o **protoxilema**, está más cerca del centro y el xilema formado después, o **metaxilema**, está más próximo al floema. No se produce ninguna división celular una vez que los haces se forman. El engrosamiento secundario de tallos monocotiledóneos es raro y, cuando se presenta, se forman nuevos haces. Una gran parte de la maduración y diferenciación del tejido se presenta antes del alargamiento, en tallos de monocotiledóneas.

* Algunos prefieren traducir "leaf traces" como trazas foliares (N. del T.).

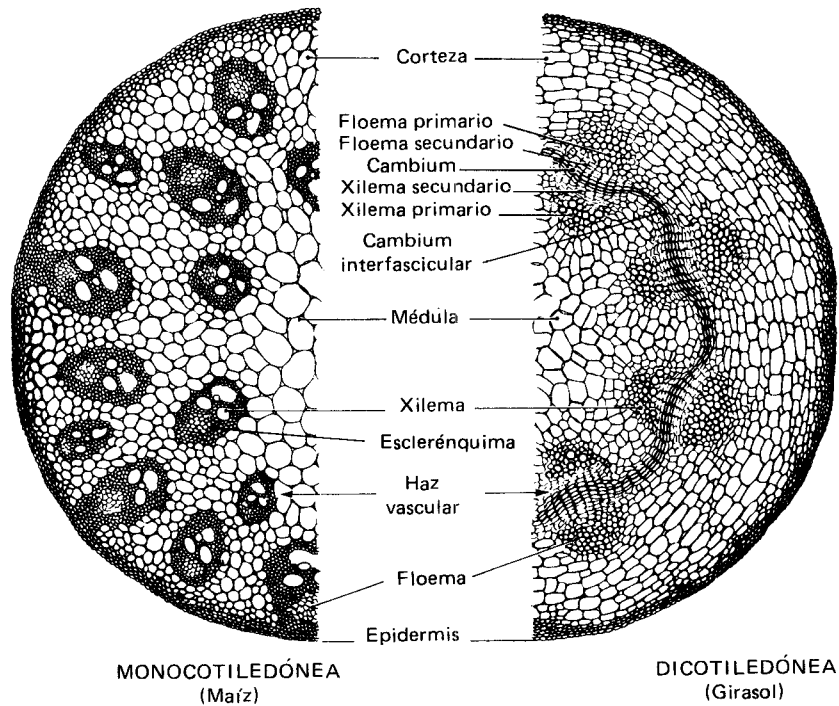


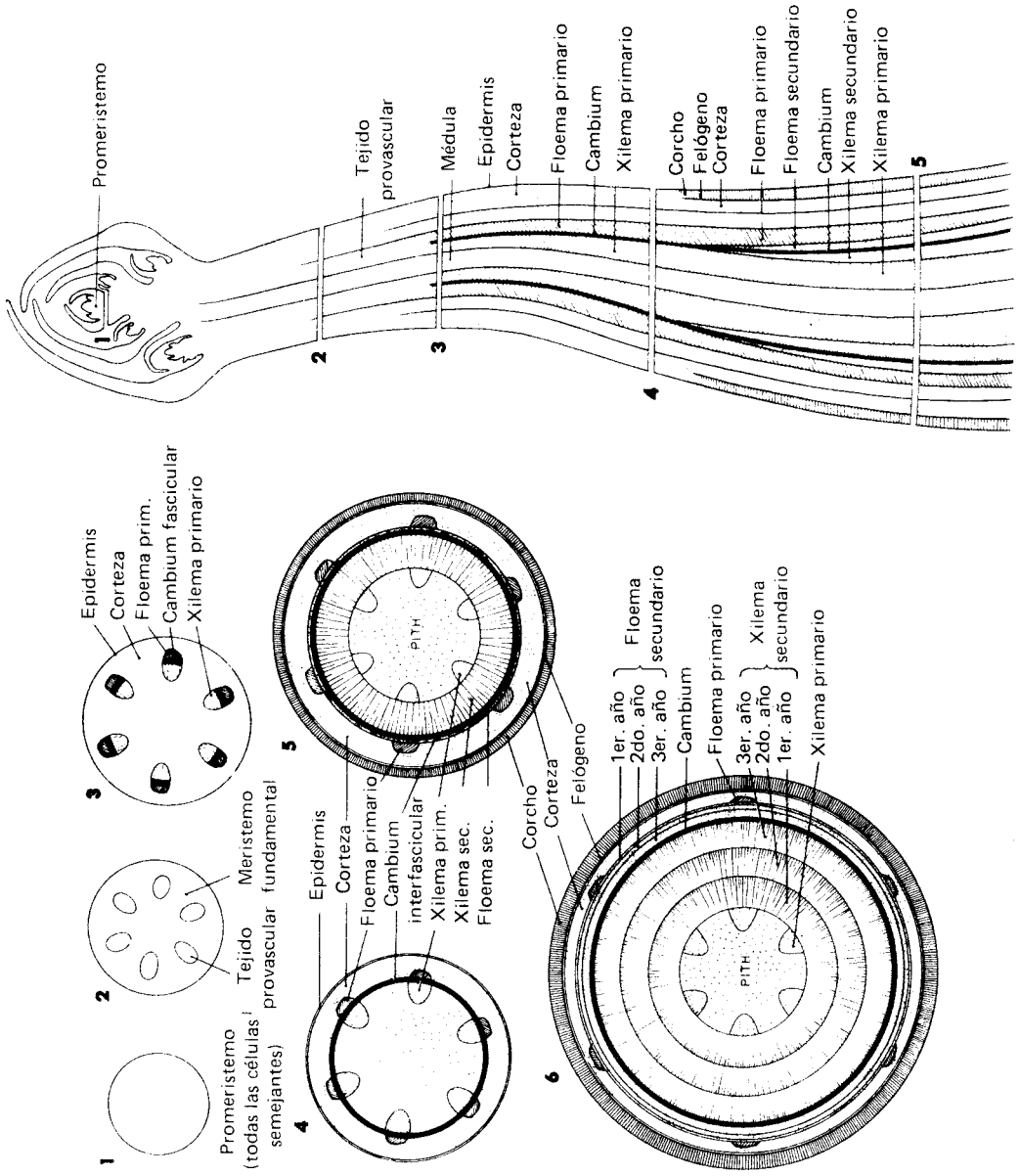
Figura 4-5. Sección transversa de un tallo de monocotiledónea y otro de dicotiledónea. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*. 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis. 1970. Utilizada con permiso.)

Los tallos de dicotiledóneas son más complejos y son capaces de crecimiento secundario casi invariablemente. Inicialmente los haces se disponen en círculo alrededor de un núcleo central de médula.

El xilema y el floema están separados por una capa de células capaces de dividirse llamada *cambium*. El crecimiento secundario tiene lugar a causa de este cambium mediante divisiones tangenciales a la circunferencia del tallo, dando origen a células nuevas de floema hacia el exterior y células xilemáticas nuevas hacia el interior. Posteriormente se produce cambium *interfascicular* (entre fascículo, entre haces) por rejuvenecimiento de células parenquimatosas entre los haces. Así se forma un círculo completo de cambium el que origina un anillo de xilema hacia dentro y otro de floema hacia afuera (Figura 4-5). Toda la sección central del tallo, inclusive el floema y todo lo existente en su interior se llama *estela*. La corteza externa y más tarde las capas exteriores de floema, dan origen periódicamente a cambium de corcho o *felógeno*, el cual produce células de corcho (*felema*) que constituyen principalmente la cáscara. Conforme el tallo aumenta en diámetro, la cáscara más antigua se desprende y se forma una cáscara nueva de corcho y capas aplastadas de floema viejo.

Las dicotiledóneas perennes (leñosas) pueden continuar engrosando durante largos periodos de tiempo mediante el crecimiento secundario (Figura 4-6). El xilema secundario se deposita en anillos anuales que contienen madera de primavera con células grandes, esta madera posee a menudo la mayor parte de los vasos en angiospermas leñosas, o especies de madera dura y madera de verano con células pequeñas. El tallo dicotiledóneo perenne rara vez conserva el tejido producido

Figura 4-6. Izquierda: secciones transversales de un tallo leñoso con crecimiento secundario. Estas secciones transversales pueden relacionarse con la sección longitudinal de la derecha. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición, The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)



por el floema por más de uno o dos años: el floema viejo muere y se desprende conforme el tallo se agranda. Las bases de las ramas están rodeadas de xilema nuevo, formándose nudos en la madera.

RAÍCES

Una raíz en crecimiento, primaria, secundaria o adventicia, puede dividirse, en general, en tres regiones: la **región meristemática**, donde tiene lugar la multiplicación celular, la **región de alargamiento y diferenciación** donde prosigue en menor grado la división celular y la **región de maduración** (Figura 4-7). El extremo de la raíz está protegido por la **caliptra**. El meristemo contiene frecuentemente una reserva de células embrionarias que se dividen con lentitud, el **centro quiescente**. La mayor parte de la división celular se traduce en crecimiento radical, y la regeneración de la caliptra tiene lugar alrededor de la periferia del centro quiescente, el que puede involucrarse en la formación del tejido organizador de la raíz en crecimiento. Columnas de células producidas por la región embrionaria se extienden longitudinalmente para producir la estructura característica de la raíz. Algunas células (por

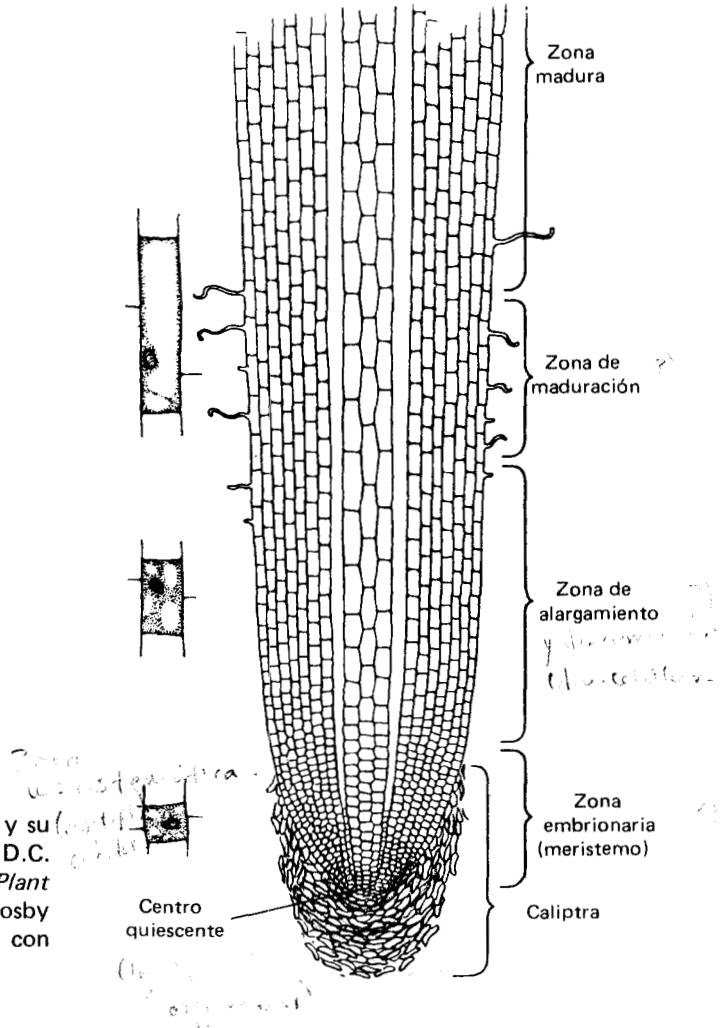


Figura 4-7. Diagrama de una raíz y su caliptra. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)

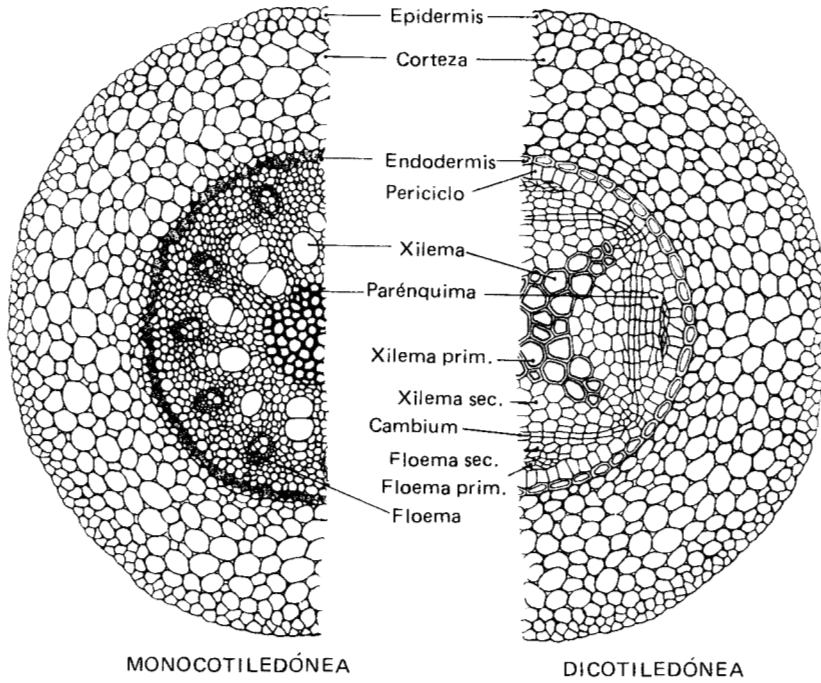
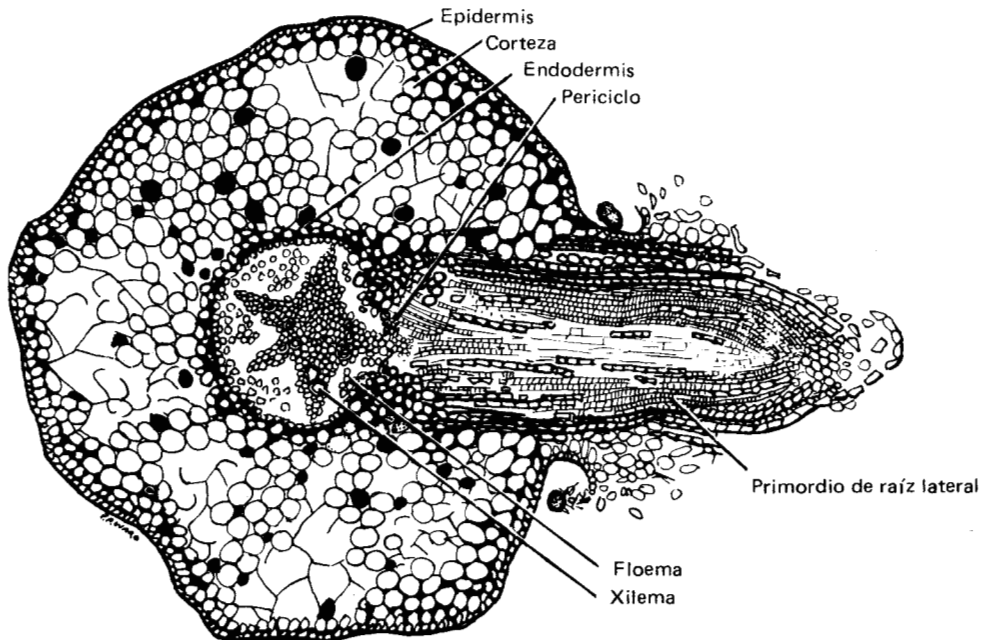


Figura 4-8. Diagrama de secciones transversales de raíces de monocotiledónea y dicotiledónea. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)

Figura 4-9. Origen de una raíz rameal (raíz lateral). (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)



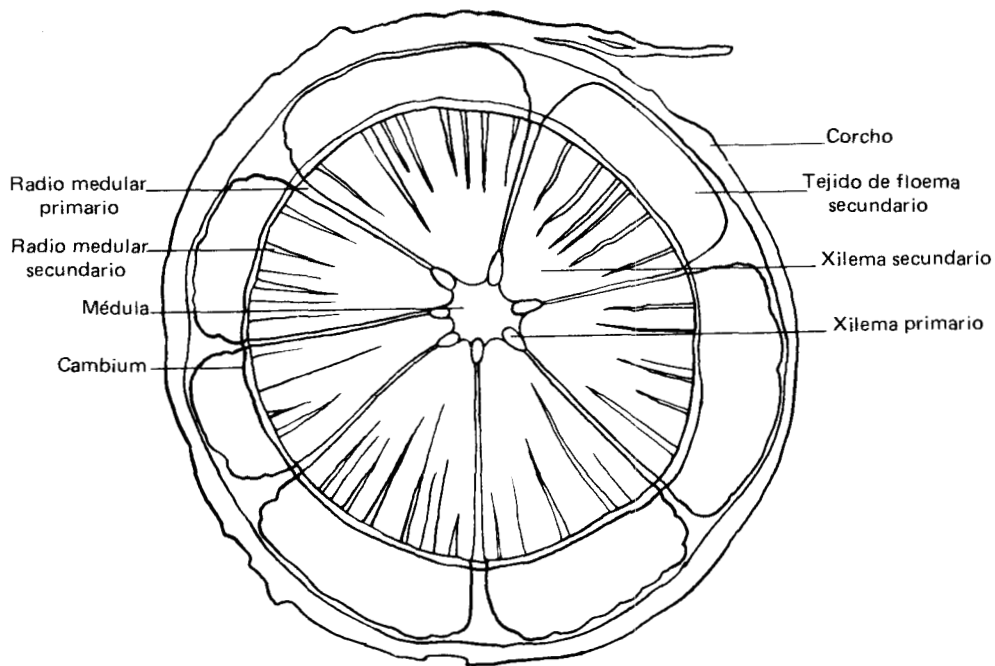


Figura 4-10. Crecimiento secundario en una raíz de dicotiledónea. Diagrama de un corte transversal de una raíz vieja de *Tilia europea*. (De A.C. Shaw, S.K. Lazell y G.N. Foster: *Photomicrographs of the Flowering Plant*. Longmans, Green and Co. Ltd., Londres, 1965. Utilizada con permiso.)

ejemplo, elementos de vaso) se alargan mucho más que otras (por ejemplo, células de corteza o epidermis) las que, por lo tanto, deben crecer por divisiones adicionales. Las regiones de división, alargamiento y maduración tienden a superponerse. La maduración de las células implica la formación de pelos radicales en ciertas células epidérmicas, la diferenciación de las células de la estela, el engrosamiento de las paredes de vasos conductores, y la diferenciación de la corteza en varias regiones.

Las estructuras generalizadas de una raíz de monocotiledónea y una dicotiledónea se muestran en la Figura 4-8. La parte central de la raíz es la estela, que contiene los tejidos conductores, xilema y floema, y ocasionalmente un núcleo central de médula. Las células del xilema y el floema son esencialmente idénticas a las que se encuentran en los correspondientes tejidos del tallo. Los tejidos por fuera de la estela son, principalmente, la corteza, formada por células parenquimatosas, y la epidermis.

En raíces de monocotiledóneas, cordones alternos de xilema y floema forman un anillo de tejido conductor alrededor del núcleo central de la médula (Figura 4-8). A diferencia de los tallos monocotiledóneos, el protoxilema es externo; la maduración avanza hacia el interior (metaxilema). Fuera de la estela, la corteza está limitada externamente por la epidermis e internamente por la endodermis.

La endodermis es importante en el proceso de absorción y transporte de agua debido a que sus paredes transversas están fuertemente suberizadas, de manera que el agua no puede atravesar la endodermis por los espacios intercelulares sino a través de las células (ver Capítulo 11). En algunas raíces viejas de monoco-

iledóneas se presenta un engrosamiento considerable de la pared en las capas externas corticales para formar parénquima lignificado: un tejido de sostén; sin embargo, en general se produce escaso crecimiento de diámetro en raíces de monocotiledóneas. Algunas raíces permanentes de monocotiledóneas pueden desarrollar tejido secundario mediante la formación de nuevos haces de tejidos conductores en la corteza, pero no por la adición de células nuevas al ya existente xilema o floema primario.

El arreglo es similar en raíces de dicotiledóneas, excepto que no existe médula y el xilema primario forma un núcleo sólido, en forma de estrella en sección transversa (Figura 4-8). El floema primario se emplaza entre los extremos de la estrella de xilema. Fuera del floema hay una capa de células, el periciclo, que retiene su actividad meristemática. El periciclo es importante porque sus células dan origen a raíces laterales, como se muestra en la Figura 4-9, un proceso que ocurre con mayor frecuencia en dicotiledóneas que en monocotiledóneas. La división celular en el periciclo forma un nuevo primordio radical que crece a través de la corteza, ya sea mecánicamente, abriéndose paso por la fuerza, ya sea enzimáticamente, por digestión de las células corticales frente a él. Los tejidos en la base de la raíz lateral forman conexiones vasculares con la estela de la raíz principal. El crecimiento secundario en dicotiledóneas se inicia con la formación de un cambium alrededor de la estrella de xilema, el cual produce nuevo floema hacia afuera y xilema hacia adentro (Figura 4-10). En muchas raíces, particularmente las reservantes y voluminosas de betabeles y nabos, pueden formarse capas adicionales de cambium en el floema o en la corteza dando origen a un engrosamiento secundario masivo. Las capas externas corticales se desprenden y se produce corcho o cáscara mediante un cambium de corcho que se origina en el floema. En raíces viejas, pueden originarse raíces rameales o secundarias de meristemas que desarrolla el floema.

ESTRUCTURA DE LA HOJA

Las hojas son básicamente tallos con extensiones laterales. Están usualmente preformadas en las yemas y una parte considerable del crecimiento visible es expansión celular más que multiplicación de células. Las hojas de dicotiledóneas normalmente crecen en longitud como resultado de la actividad de un meristemo terminal, y la extensión lateral del limbo se lleva a cabo por meristemas marginales a cada lado de la hoja.

En monocotiledóneas el meristemo original está en la base de la hoja, justo encima de la *lígula* o punto de inserción de la hoja. Esta es la razón de que las gramíneas puedan (¡y deban!) cortarse frecuentemente ya que las hojas continúan creciendo desde la base. La red de nervaduras foliar, generalmente paralela en monocotiledóneas y pinnatirramificada o palmatirramificada en dicotiledóneas, puede ser cerrada o abierta (es decir, que encierran o no zonas de tejido parenquimatoso). Las nervaduras continúan con la estructura vascular del tallo vía rastro foliar; están por lo general rodeadas por una vaina fascicular más o menos desarrollada, que puede ser muy importante en la fotosíntesis de ciertas plantas (ver Capítulos 7 y 14) y con frecuencia contiene masas de fibras lignificadas de esclerénquima que dan rigidez (Figura 4-11).

La lámina o limbo de la hoja está compuesta principalmente de parénquima,

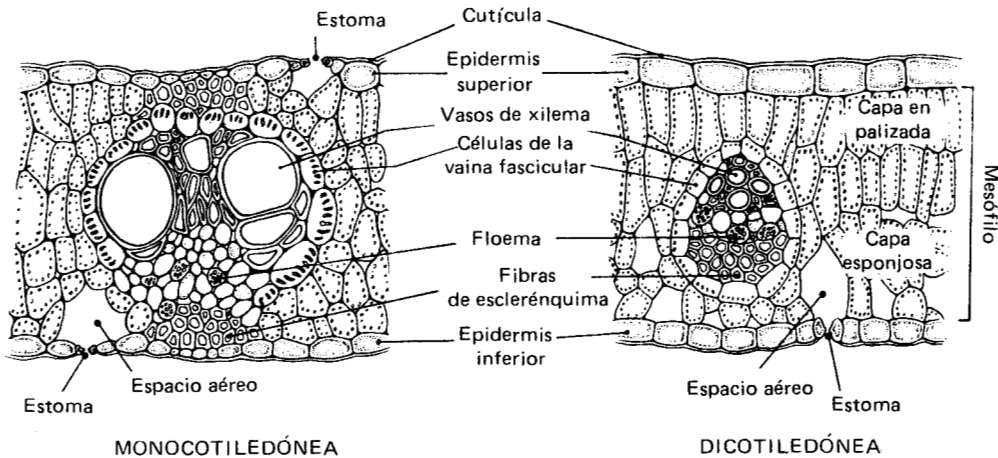


Figura 4-11. Diagrama de la sección transversal de una hoja de monocotiledónea y otra de dicotiledónea. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)

que es el mayor tejido fotosintético y contiene muchos cloroplastos, junto con una epidermis superior e inferior. Las células epidérmicas están protegidas por una cutícula suberizada o cerosa y usualmente carecen de cloroplastos. El parénquima de hojas de dicotiledóneas está arreglado en dos tejidos: una **capa en palizada**, con un grosor de una o dos células en ordenación compacta, y una **capa de parénquima esponjoso** con grandes espacios aéreos que lo atraviesan en todas direcciones (Figura 4-11). La hoja de monocotiledóneas carece de una capa en palizada bien definida; está formada principalmente de parénquima esponjoso con amplios espacios de aire.

Los espacios aéreos interiores de la hoja están directamente conectados con el aire externo a través de pequeños poros o **estomas**. Rodeando cada estoma hay dos células, las **células oclusivas** que abren y cierran el estoma mediante su expansión y contracción. A diferencia de las células epidérmicas, las células oclusivas contienen cloroplastos. El funcionamiento y la operación de los estomas se considerará en detalle en el Capítulo 14.

Las hojas muestran una diversidad impresionante de formas y pueden estar muy influenciadas en su desarrollo por factores ambientales como luz, contenido de dióxido de carbono, disponibilidad de agua, sumersión, edad de la planta, etc. Además, las hojas pueden modificarse de muchas maneras para formar zarcillos, agujijones, trampas para insectos, espinas, etcétera.

FLORES Y FRUTO

La floración marca el final del crecimiento del pedúnculo o tallo sobre el que nace la flor, puesto que la floración resulta de una modificación del meristemo terminal. Una flor es esencialmente un extremo caulinar con apéndices aglomerados, donde el eje longitudinal se ha reducido y los apéndices se han modificado de manera característica para producir sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Existe un gran número de variaciones sobre la estructura básica, pero el plan básico es simple, como se muestra en la Figura 4-12. Todas las estructuras que se muestran

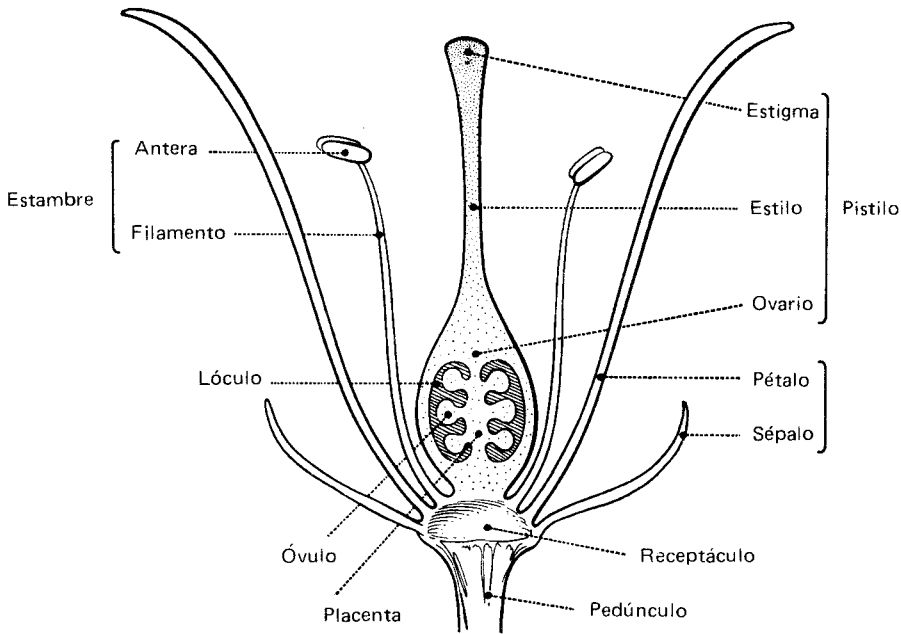


Figura 4-12. Anatomía de una flor. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)

en la Figura 4-12 son partes de la generación diploide o esporofito ($2N$) de la planta.

Dentro del óvulo* una célula madre de la megaspora sufre una división reductora para producir un núcleo oocelular, generalmente dos núcleos polares y por lo regular otros cinco núcleos que pueden migrar hacia el extremo opuesto del óvulo (núcleos antipodales) o permanecen junto al extremo micropilar (sinérgidas), como se observa en la Figura 4-13. Estos ocho núcleos representan la generación haploide considerablemente disminuida o gametofito femenino de las angiospermas.

Mientras tanto en la antera la célula madre de la microspora ha sufrido división reduccional para producir cuatro granos de polen que se transforman en gametofitos masculinos. En la germinación, tienen lugar divisiones nucleares que generarán la producción de un núcleo del tubo vegetativo, el que puede estar relacionado con el crecimiento del tubo polínico por el estilo hacia el ovario, y un núcleo generatriz que más tarde se divide para producir dos núcleos espermáticos (Figura 4-14).

Cuando el tubo de polen llega y penetra al ovario, los núcleos espermáticos se descargan en el interior del gametofito femenino. Uno de los cuales se une al núcleo oocelular para producir el cigoto diploide que se transforma en el embrión, la nueva generación esporofítica. El otro se une a los dos núcleos polares

*Primordio seminal (N. del T.).

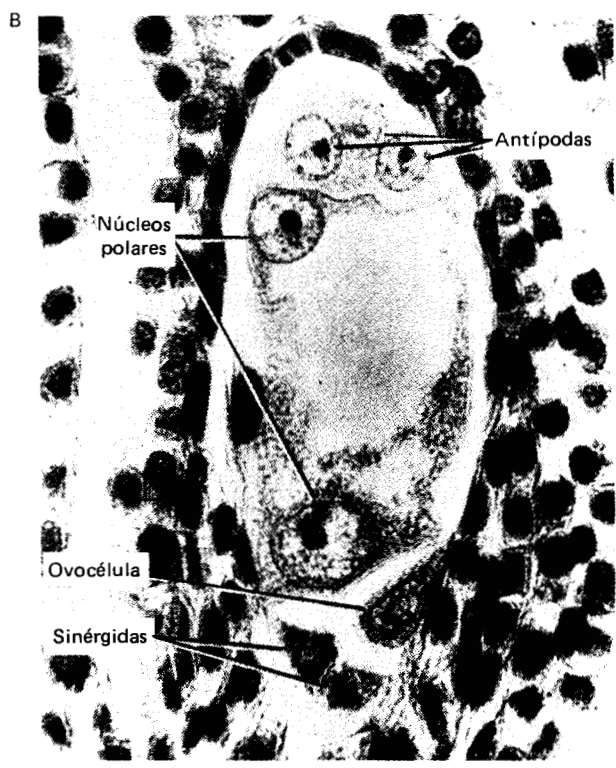
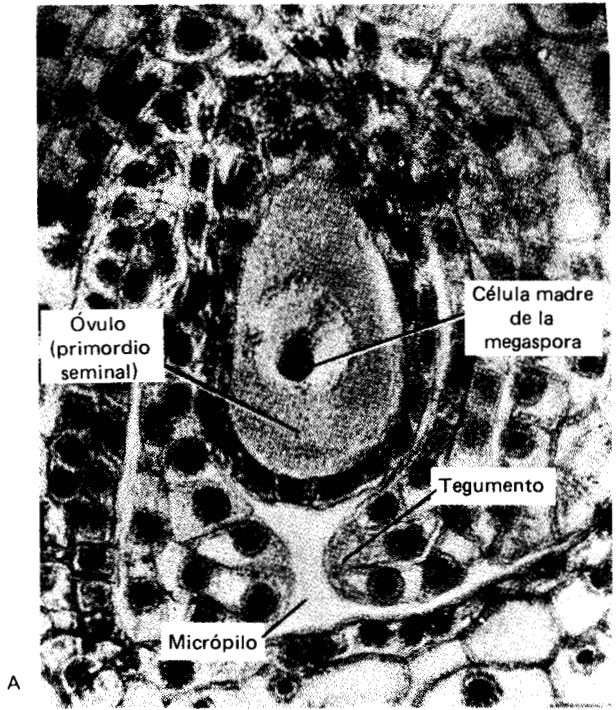


Figura 4-13. Sección transversa de un ovario de lirio que muestra la célula madre de la megaspóra (A) y el estadio tardío octonucleado (B). (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Por cortesía de George H. Conant, Triarch Inc., Ripon, Wis. Utilizada con permiso.)

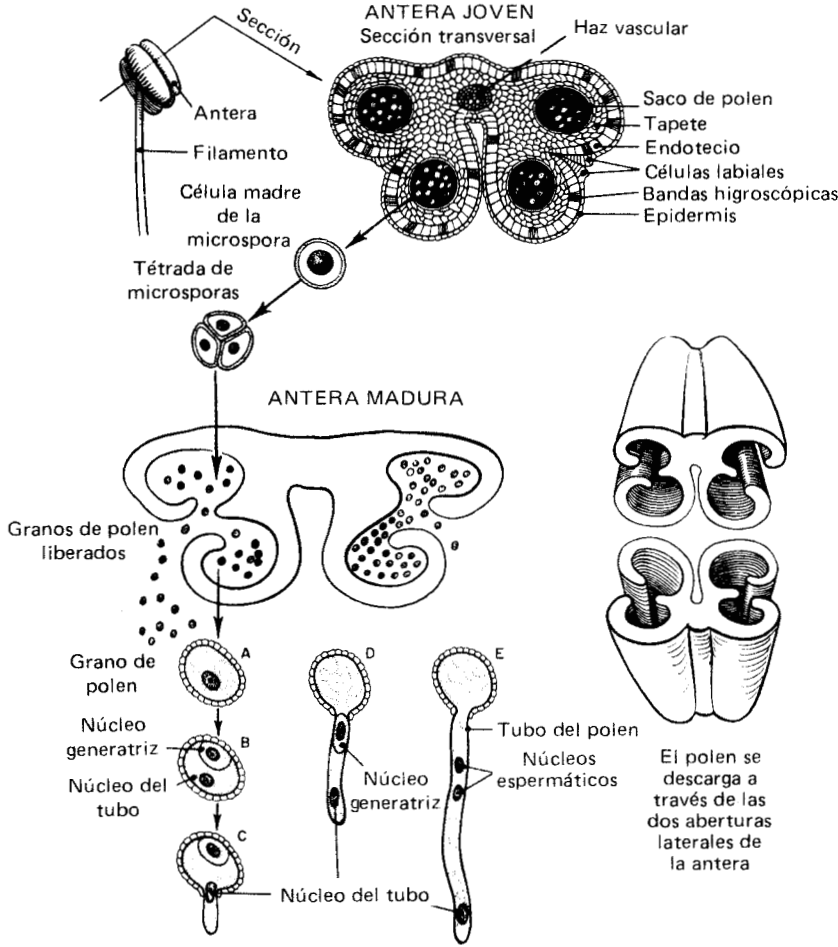


Figura 4-14. Microspora (grano de polen) y desarrollo del gametofito masculino. (De R.H. Arnett, Jr. y D.C. Braungart: *An Introduction to Plant Biology*, 3a. edición. The C.V. Mosby Co., St. Louis, 1970. Utilizada con permiso.)

para producir un tejido usualmente triploide que produce el endospermo. Los núcleos de las células sinérgidas y antípodas usualmente degeneran.

El desarrollo de diversos tejidos florales y del tallo de soporte (receptáculo) que sigue a la fertilización se traduce en la formación de un fruto que contiene una o muchas semillas. Los carpelos pueden producir, como en el tomate, una baya, y varias capas de la pared ovárica o sus tejidos circundantes pueden llegar a ser epidermoides o pétreos, como en el durazno o la pera. Asimismo, el extremo del pedúnculo o la base de las partes florales pueden involucrarse en la formación del fruto, como en la fresa (que posee frutos secos numerosos, pequeños y verdaderos, ocultos bajo la superficie de un fruto accesorio formado a partir del extremo del pedúnculo), la manzana (el ovario está rodeado por una producción carnosa del receptáculo) o el plátano (cuya cáscara se desarrolla a partir del tubo floral).

MERISTEMOS: PATRONES DE CRECIMIENTO

Los principales meristemos de la planta son las puntas de tallos, raíces y todos los órganos rameales en crecimiento, y éste es continuo durante toda la vida de la planta o sus órganos. Igualmente importantes son los cámbiumes de la raíz y el tallo, particularmente en plantas perennes, que llevan a cabo el crecimiento en grosor mediante los incrementos anuales de floema y xilema. Nuevas áreas de actividad meristemática, o cámbiumes, se forman a intervalos, usualmente en el floema, para producir y regenerar la cobertura epidérmica o cáscara del tallo y la raíz. Los nuevos meristemos que inician las raíces rameales se forman en el periciclo o en el floema de la raíz. Muchos órganos formados de las estructuras básicas del tallo, tales como hojas, pétalos, frutos y otros, desarrollan meristemos secundarios que funcionan independientemente del meristemo primario. Así, el limbo de una hoja se forma de meristemos laterales que llevan a cabo el crecimiento lateral de la hoja mucho después de terminarse la división celular que conduce a su crecimiento longitudinal.

Gran parte del crecimiento formal de una planta se realiza por la regulación de las actividades relativas de sus distintos meristemos. Es esta regulación, junto con la determinación del tipo de tejido que han de producir los meristemos individuales, lo que determina el patrón del desarrollo vegetal. Tal es la razón de la gran importancia que se atribuye a las actividades bioquímicas y fisiológicas de los tejidos meristemáticos y el por qué de tanta investigación dirigida hacia la comprensión del patrón metabólico y los mecanismos de control de los tejidos meristemáticos.

LECTURAS ADICIONALES

Textos generales sobre anatomía vegetal cubren este tema con mayor detalle.

Esau, K.: *Vascular Differentiation in Plants*. Holt, Rinehart & Winston. Nueva York, 1965.

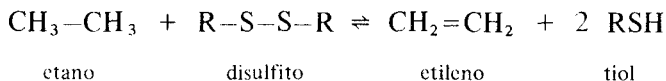
Salisbury, F. B. y R. V. Parke: *Vascular Plants: Form and Function*. Wadsworth, Belmont, Calif. 1965.

Steward, F. C.: *About Plants*. Addison-Welsey Publishing Co. Inc., Reading, Mass. 1966.

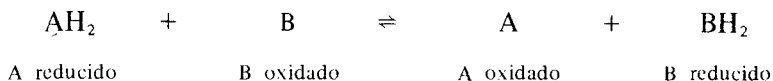
SECCIÓN II

METABOLISMO VEGETAL

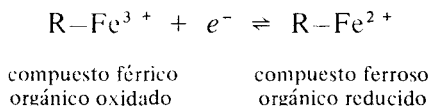
Las reacciones redox no necesitan que participe el oxígeno y en la mayoría de las reacciones redox biológicas no sucede así. Los sistemas con enlaces covalentes son capaces de ganar o perder electrones y iones hidrógeno, como en la reacción



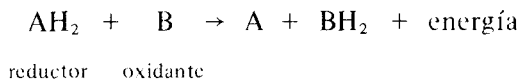
en la cual el etano se oxida y el disulfito se reduce. Este tipo de reacción puede generalizarse así:



donde A y B son metabolitos. De nuevo los iones hidrógeno acompañan a los electrones. Si una molécula contiene un átomo que puede sufrir un cambio de valencia (o sea una oxidación o reducción) esto puede llevarse a cabo por la adición o pérdida de un electrón sin el transporte de iones hidrógeno consiguiente en esta forma



Un oxidante tiene cierta afinidad por electrones (ésta se llama poder oxidante), en tanto que un reductor tiene una afinidad por ellos muchos más baja (su tendencia a perder electrones es su poder reductor). Por tanto, los electrones pierden energía potencial al pasar de un reductante a un oxidante. Si se hacen reaccionar un oxidante enérgico y un reductor enérgico la reacción redox se efectúa velozmente con gran liberación de energía.

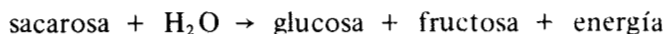


y la reacción se denomina **exergónica**. Una reacción que requiere o absorbe energía (por ejemplo lo opuesto de la reacción precedente) se denomina **endergónica** y no procede espontáneamente.

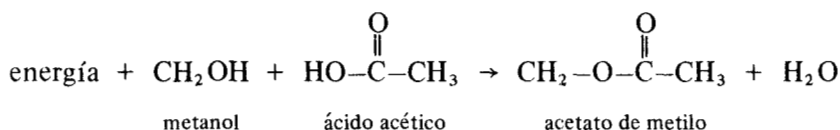
Si dos oxidantes (o dos reductores) de igual potencial se mezclan, no hay reacción porque ningún compuesto puede oxidar o reducir al otro. Para que proceda una reacción debe tenerse un potencial reductor u oxidante más alto que el otro. Posteriormente en este capítulo se verá la cuantificación y medida de los potenciales redox, el efecto de la concentración de los reactantes y la tasa y el punto al que llegan las reacciones bajo la influencia de tales potenciales y gradientes de concentración.

REACCIONES DE HIDRÓLISIS

La rotura de un enlace covalente por introducción de agua, llamada hidrólisis, libera una gran cantidad de energía de este modo.



Inversamente, la remoción de agua para formar un enlace anhidro por lo general requiere energía



Subsiguientemente los enlaces anhídrido pueden contener buena cantidad de energía, y un compuesto con uno de estos enlaces puede tener una energía potencial mucho mayor que los productos de su hidrólisis. Esta característica, junto con el amplio rango de potenciales de energía existente en los compuestos reductores y oxidantes proveen los medios químicos por medio de los cuales los organismos son capaces de extraer energía de su ambiente, almacenarla y usarla para efectuar síntesis y trabajos.

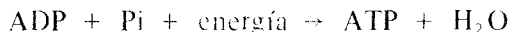
PRODUCCIÓN DE ATP

Un sistema biológico requiere energía para su construcción y mantenimiento. Todos los compuestos contienen energía potencial almacenada en los enlaces de su estructura que puede liberarse cuando aquéllos se rompen. Los sistemas biológicos obtienen energía por un rompimiento oxidativo controlado de los enlaces en moléculas energéticas y utilización de la energía resultante para hacer nuevos enlaces químicos o para efectuar trabajo útil. La oxidación incontrolada de un enlace carbono-carbono con transferencia directa de electrones al oxígeno (dando formación de agua) libera toda la energía del enlace como calor, que normalmente es inútil para los sistemas biológicos. Además, la cantidad de energía liberada es demasiado grande para que pueda manipularla un sistema biológico.

Los sistemas biológicos evaden esta dificultad transfiriendo los electrones en una serie de pasos cortos; cada paso es una reacción redox que libera una cantidad de energía suficientemente pequeña que puede ser empleada con éxito para la síntesis de nuevos enlaces o usada para efectuar trabajo. Así es que los electrones pasan de la molécula combustible original, que va a oxidarse, a una molécula transportadora de electrones, en estado de oxidación, la cual va a reducirse. A su vez este transportador pasa los electrones a otra molécula, que los pasa a otra, hasta que finalmente son pasados al oxígeno con formación de agua. Esta serie de transportadores de electrones se llama una **cadena de transporte de electrones**.

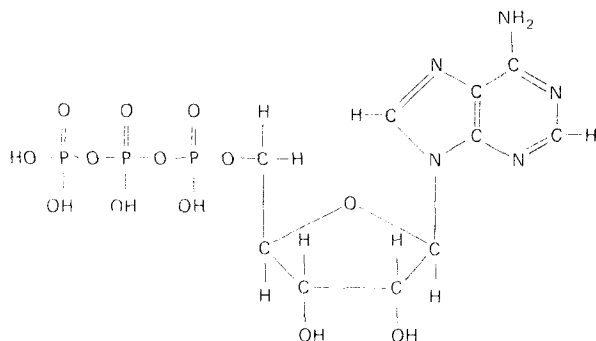
Cada miembro de la cadena de transporte de electrones se reduce cuando acepta electrones y se oxida cuando los pasa adelante. Cada miembro de la cadena es un reductor más débil que el anterior, o sea que puede ser reducido por los

miembros de la cadena precedentes pero reduce a los que le siguen. Así, conforme un electrón pasa de uno a otro miembro de la cadena de transporte de electrones se va perdiendo energía en cada etapa de la transferencia. Parte de esta energía se conserva al usarse para hacer nuevos enlaces en compuestos especializados que pueden usarse subsecuentemente para dirigir otras reacciones. Estos enlaces se denominan **enlaces de alta energía**. Uno de los más importantes de ellos es el enlace anhídrido fosfato-fosfato en el trifosfato de adenosina (ATP) mostrado en la Figura 5-1. Este compuesto se forma por la siguiente reacción endérgica:

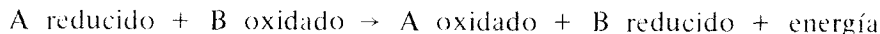


donde **P_i** significa **fosfato inorgánico**. Los enlaces de alta energía a menudo se escriben con el signo (~). Así, ~P significa un **enlace fosfato de alta energía**, como, por ejemplo, en el enlace del fosfato terminal del ATP (A—P—P ~ P).

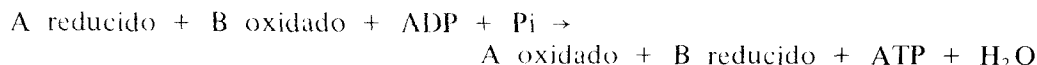
Figura 5-1. Estructura del trifosfato de adenosina (ATP).



Una reacción de transporte de electrones procede por una reacción exérgica como la siguiente:



Estas reacciones pueden juntarse acoplándose



de modo que la reacción exérgica empuja o dirige a la endérgica. En las reacciones de transporte de electrones la síntesis de ATP generalmente ocurre en reacciones **acopladas**, o sea en las que una reacción no puede proceder sin la otra. Si no hay difosfato de adenosina (ADP) o P_i utilizable, la oxidación de A no puede tener lugar, ya que se requiere ATP para posibilitar muchas reacciones de síntesis en la célula, convirtiéndose en ADP + P_i en el proceso, la oxidación celular puede estar controlada por la exigencia de síntesis de ATP. Si no están ocurriendo reacciones de síntesis no se utiliza ATP, no se forma ADP + P_i y las reacciones de oxidación no pueden efectuarse. Este mecanismo impide una

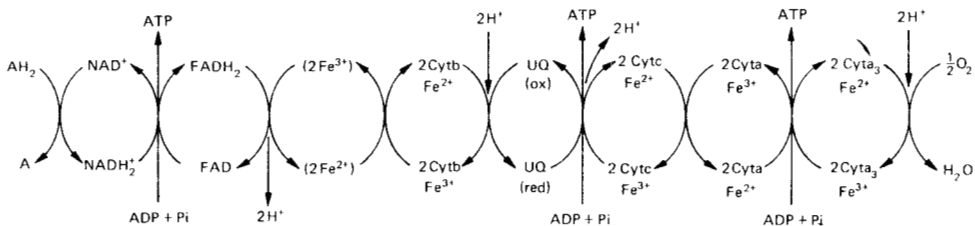
oxidación sin sentido de las reservas. Los mecanismos de acoplamiento se considerarán adelante (véase Reacciones de Síntesis y Transferencia de grupo, páginas 106 y 109).

UNA CADENA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La mayoría de las reacciones de oxidación que producen energía en la célula, están acopladas a un sistema de transporte de electrones bien definido que, según se ha descubierto, opera en la mayoría de los tejidos animales y vegetales en una u otra forma. Existe cierta variación en la naturaleza de algunos de sus miembros entre los grupos de organismos, pero el esquema general está tan extendido entre los sistemas vivos que puede ser considerado una de las secuencias de reacciones básicas de los organismos vivientes. Un esquema generalizado se muestra en la Figura 5-2.

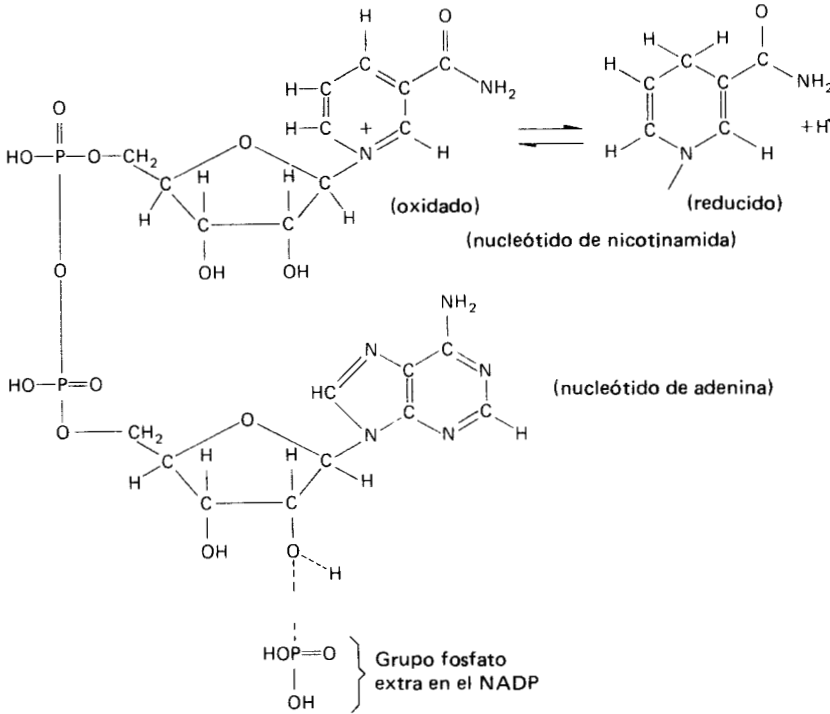
La sustancia que va a oxidarse (el sustrato) AH₂ reacciona primero con un nucleótido de piridina, generalmente el dinucleótido de nicotinamida adenina (NAD⁺) pero a veces con el fosfato de dinucleótido de nicotinamida adenina (NADP⁺)*. La estructura de estos nucleótidos se muestra en la Figura 5-3. Dos electrones y dos iones H⁺ son transferidos al NAD⁺ reduciéndolo a NADH + H⁺, a veces escrito como NADH₂⁺ o NADH₂. Luego el NADH₂⁺ transfiere dos electrones y dos iones H⁺ a una enzima flavina, sea el mononucleótido de flavina (FMN) o el dinucleótido de flavina adenina (FAD), reduciéndolo (Figura 5-4). La energía requerida para reducir al FAD es algo menor a la energía liberada por oxidación del NADH₂⁺, y el exceso es utilizado para sintetizar una molécula de ATP. A su vez el FADH₂ reduce una enzima que no ha sido bien caracterizada pero que contiene un hierro no-heme acoplado con grupos -SH (no mostrados en la Figura 5-4). Éste, a su vez, reduce dos moléculas de citocromo b enzima porfirínica con hierro, que es una transferasa de electrones (ver Figura 5-5, diagrama de un citocromo típico).

Figura 5-2. Esquema de una cadena de transporte de electrones. Dos electrones son transferidos en cada paso. AH es el sustrato que se oxida a A. 1/2 O₂ es el aceptor final de electrones que se reduce a H₂O. NAD⁺ (NADH) y FAD (FADH₂) son el dinucleótido de nicotinamida adenina y el dinucleótido de flavina adenina (oxidados y reducidos). UQ es la ubiquinona. Cyta, b, etc., son los pigmentos citocromo (Fe³⁺) y (Fe²⁺) es una enzima con hierro, desconocida en forma oxidada y reducida.



*NAD a veces se denomina nucleótido de difosfopiridina (DPN) o coenzima I. NADP se denomina a veces nucleótido de trifosfopiridina (TPN) o coenzima II.

Figura 5-3. Estructura del dinucleótido de nicotinamida adenina (NAD^+) y del dinucleótido de nicotinamida adenina fosfatado (NADP^+). La reducción a $\text{NADH} + \text{H}^+$ o $\text{NADPH} + \text{H}^+$ tiene lugar en la parte de la molécula que se indica.



La reducción y oxidación de citocromo se lleva a cabo por la adición o remoción de un electrón en la parte con hierro de la molécula, que pasa de valencia +2 a +3 y viceversa. El citocromo b reduce un compuesto fenólico a su correspondiente quinona, la ubiquinona (Figura 5-6); en este punto deben adicionarse iones hidrógeno así como electrones. Los iones hidrógeno no son, necesariamente, los mismos que se liberaron en la cadena al oxidarse el FADH_2 , el sistema es acuoso y siempre está presente un cierto número de H^+ . Los electrones de la ubiquinona van a reducir al citocromo c; de nuevo dos iones hidrógeno se liberan de la cadena de transporte de electrones. En este punto se libera energía suficiente, para sintetizar una segunda molécula de ATP por cada dos electrones transferidos. El citocromo c reduce al citocromo a que a su vez reduce al citocromo a_3 , generándose en este punto un tercer ATP por cada dos electrones transferidos.

El citocromo a_3 es el único miembro de la cadena de transporte de electrones del que se sabe que puede reaccionar con el oxígeno molecular. Los citocromos a y a_3 forman una asociación molecular llamada citocromo oxidasa que aún no ha sido separada químicamente. Las dos enzimas parecen operar independientemente, pero los experimentos han demostrado que pueden modificar mutuamente su acción química. Además del hierro presente en cada uno, estos dos citocromos se caracterizan por la presencia, en ambos, de un átomo de cobre. Los átomos de cobre también están involucrados aparentemente en el proceso de

Figura 5-4. Estructura del monocleótido de flavina (FMN) y del dinucleótido de flavina adenina (FAD). La reducción a FMNH₂ o FADH₂ tiene lugar en la parte de la molécula que se indica.

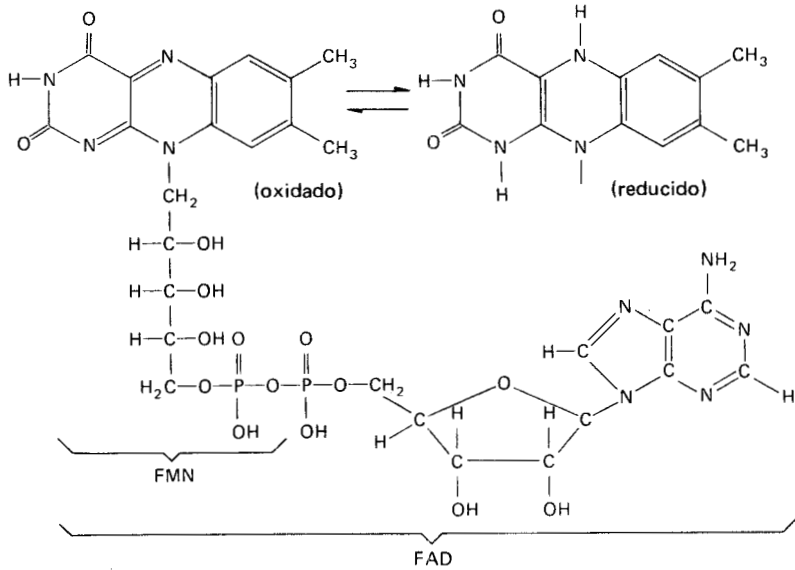
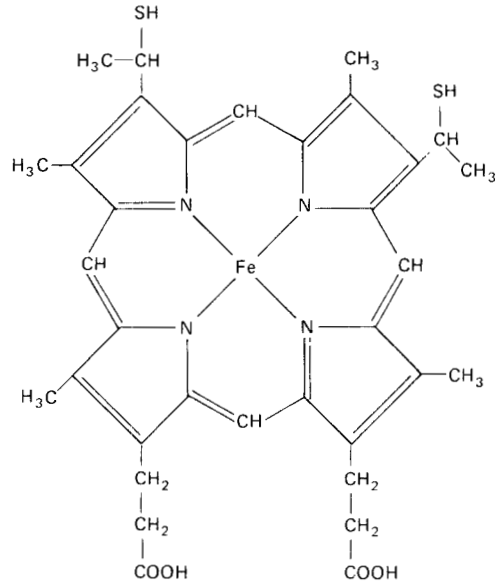


Figura 5-5. Estructura del anillo porfirínico del citocromo c, un citocromo típico. La porfirina se adhiere a su proteína probablemente por grupos SH y por interacción del átomo de hierro con los grupos reactivos de la proteína.

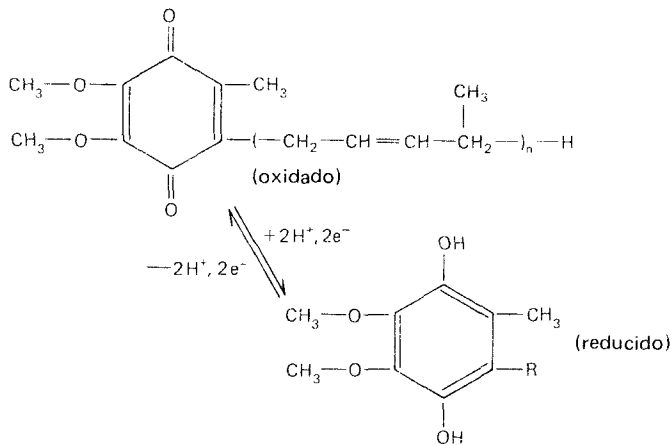


transporte de electrones. El exacto mecanismo de reacción del complejo citocromo a-a₃ con el oxígeno no se conoce todavía. Dos electrones son transferidos a un átomo de oxígeno (1/2 O₂) junto con 2H⁺ para hacer H₂O. Esto completa la transferencia de dos electrones desde el alto nivel energético que tenían en la molécula combustible AH₂ hasta el bajo nivel energético que tienen en el agua. Gran parte de la energía liberada por la oxidación de la molécula combustible

se conserva en las tres moléculas de ATP que se sintetizan durante el proceso de transferencia de electrones.

El sistema de transporte de electrones esquematizado opera en las mitocondrias. En las reacciones de fotosíntesis que atrapan y almacenan energía ocurren, básicamente, reacciones similares. Las modificaciones de estos sistemas, su control y operación, y sus relaciones con los procesos generales del metabolismo, así como la evidencia experimental en que se basan estas ideas, se consideran en el capítulo siguiente. Es necesario enfatizar que hay muchas vías alternativas por las que pueden pasar los electrones de los sustratos al oxígeno, pero la cadena de transporte de electrones por los citocromos es la única capaz de sintetizar ATP. Todos los otros sistemas desperdician la energía derivada de la oxidación del sustrato o la usan directamente para la reducción acoplada de otros sustratos. La cadena citocrómica es pues de máxima importancia en el metabolismo energético integral de la célula.

Figura 5-6. Ubiquinona. La quinona se convierte en fenol cuando se reduce. La cadena lateral (R) se compone de 6-10 unidades isoprenoides (ver Capítulo 9).



MEDICIÓN DE LOS CAMBIOS DE ENERGÍA

El método más conveniente de medir la energía de enlace utilizable es medir la **energía libre estándar** (o sea la cantidad de energía utilizable para efectuar un trabajo) al hidrolizar el enlace.

La reacción química



puede efectuar trabajo útil. Éste se mide por el cambio de energía libre estándar en la reacción, ΔG^0 , derivado de

$$\Delta G^0 = -RT \ln K$$

donde R = constante de los gases (1.99 cal/°C/mol); T = temperatura absoluta, y K = constante de equilibrio de la reacción cuando los reactantes están en actividad unitaria (esencialmente concentración molar). El valor ΔG^0 es útil para comparar las reacciones pero la energía utilizable real depende de la concentración (indicada por cuadratines) de los reactantes y puede determinarse por la ecuación

$$\Delta G = \Delta G^0 + RT \ln \frac{[C][O]}{[A][B]}$$

ΔG mide pues la energía libre útil bajo unas condiciones dadas, diferentes a las estándar (o sea reactantes a concentración molar). La energía libre estándar de la hidrólisis de varios compuestos importantes se muestra en la Tabla 5-1. La relación entre la constante de equilibrio de una reacción y la energía libre utilizable o requerida se muestra en la Tabla 5-2.

Para calcular los cambios de energía libre en las reacciones de oxidorreducción, es necesario medir la tendencia de las sustancias a dar o aceptar electrones. Esto se encuentra midiendo el potencial eléctrico del compuesto respecto a un electrodo de hidrógeno o actividad unitaria (pH 0). El potencial de oxirreducción estándar E_0 se mide con el potenciómetro usando la ecuación

$$E = E_0 - \frac{RT}{nF} \ln \frac{[\text{reducido}]}{[\text{oxidado}]}$$

donde E = el potencial observado en voltios; R = constante de los gases; T = temperatura absoluta; n = número de electrones transferidos y F = constante Faraday (23,000 cal/v). Por tanto $E = E_0$ cuando los reactantes están a la unidad o a igual concentración. El valor usado más comúnmente es el potencial de oxirreducción estándar a pH 7 (en lugar de pH 0), denominado E'_0 . Los valores E'_0 de varios compuestos biológicos importantes se dan en la Tabla 5-3.

El trabajo que puede efectuarse por una reacción de oxirreducción en términos de cambio en energía libre ΔG puede calcularse por la relación

$$\Delta G = -n F \Delta E_0$$

donde n = número de electrones transferidos y F = constante faraday. Puede verse que la síntesis de una molécula de ATP por medio de una reacción de oxirreducción con transferencia de dos electrones tal como la del citocromo b a citocromo c requeriría una ΔE_0 de 0.161 v:

$$\begin{aligned} -7,400 &= -2 \times 23,000 \times \Delta E_0 \\ \Delta E_0 &= 0.161 \text{ v} \end{aligned}$$

De hecho, puede verse en la Tabla 5-3 que la $\Delta E'_0$ de la transferencia del electrón citromo b-citocromo c es aproximadamente 0.2 v. Esta energía es más que suficiente para hacer una molécula de ATP. El residuo de energía no se conserva sino que se utiliza para desbalancear el equilibrio hacia la síntesis de ATP. En otras palabras, es utilizada para "hacer marchar la reacción" para acelerarla y llevarla hasta el final.

Tabla 5-1. Energía libre estándar de la hidrólisis a pH 7 ($-\Delta G^\circ$) de algunos compuestos importantes biológicamente.

Compuesto	$-\Delta G^\circ$ cal/mol
Acetilcoenzima A	10,500
ATP	7,400
Fosfatos (ligamento éster)	3,000
Azúcar (aldosa)-1-fosfato	5,000
Fosfoenol piruvato	13,000
Glutamina (amida)	3,400
Glicósido	3,000
Sacarosa	6,570
Difosfato de uridina glucosa	7,600

Fuente: H.R. Mahler y E.H. Cordes: *Biological Chemistry*. 2a. ed. Copyright 1966-1967 por Henry R. Mahler y Eugene H. Cordes. Con permiso de Harper & Row Publishers Inc.

Tabla 5-2. Relaciones entre la constante de equilibrio de una reacción (K) y el cambio en energía libre estándar en la reacción.

K	ΔG° cal/mol	Tipo de reacción
0.001	4089	Endergónica
0.01	2726	Endergónica
0.1	1363	Endergónica
1	0	
10	-1363	Exergónica
100	-2726	Exergónica
1,000	-4089	Exergónica

Tabla 5-3. Potenciales de oxirreducción estándar (E'_0) de varios compuestos importantes biológicamente.

Reacción	E'_0, v	Reacción	E'_0, v
O_2/H_2O	0.815	Oxaloacetato/malato	-0.17
Fe^{3+}/Fe^{2+}	0.77	Acetaldehído/etanol	-0.20
Cyt a, Fe^{3+}/Fe^{2+}	0.29	Riboflavina ox/red	0.23
Cyt b ₅ , Fe^{3+}/Fe^{2+}	0.02	Acido lipóico ox/red	-0.29
Ubiquinona ox/red	0.10	$NAD^+/NADH^+_2$	-0.32
Acido deshidro ascórbico/ ácido ascórbico	0.08	H^+/H_2	-0.42
Fumarato/succinato	0.03	Succinato/cetoglutarato	-0.67
FMN/FMNH ₂	-0.02	Acetato + CO_2 /piruvato	-0.70

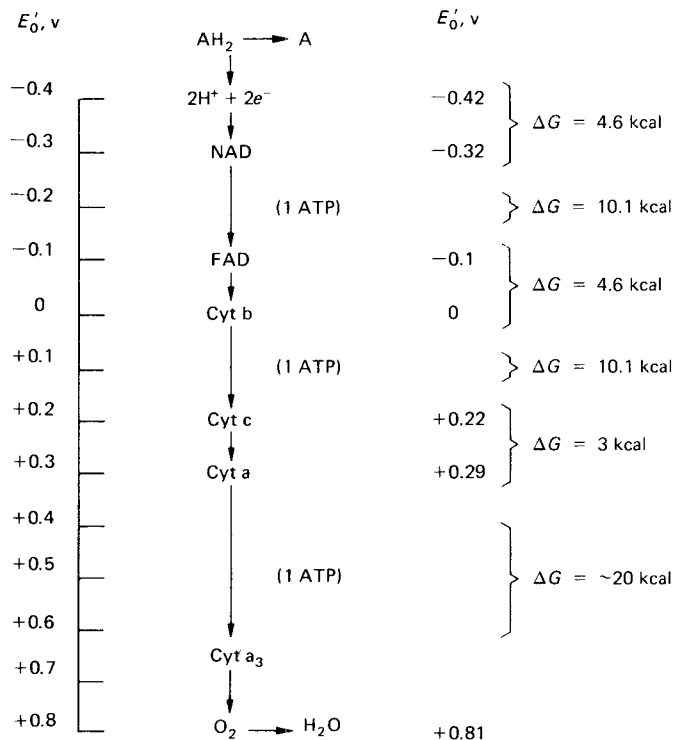
Fuente: H.R. Mahler y E.H. Cordes: *Biological Chemistry*. 2a. ed. Copyright 1966-1967 por Henry R. Mahler y Eugene H. Cordes. Con permiso de Harper & Row Publishers Inc.

Este concepto es muy importante en bioquímica. Como se dijo antes, la energía libre utilizable de una reacción depende de la concentración de los reactivos y de los productos, así como de la constante de la reacción. Cuanto mayor la concentración de los reactivos más rápida procederá la reacción; cuanto mayor la concentración de los productos, más lenta procederá la reacción. Una reacción que tiene una constante de equilibrio grande (ver Tabla 5-2) procederá casi hasta completarse a pesar de que la concentración de los productos sea alta y la de los reactivos baja. Una serie de reacciones puede formar una secuencia en la que uno o más de los productos de una reacción sirvan como reactivos de la siguiente. En una secuencia así, si una de las reacciones tiene una constante de equilibrio grande, es decir una reacción fuertemente exergónica, tenderá a dirigir toda la secuencia de reacciones. Así que la energía de la reacción fuertemente exergónica que en apariencia desperdicia realmente se utiliza para dirigir toda la secuencia de reacciones.

Muchas reacciones biológicas secuenciales contienen una reacción exergónica así, a menudo la hidrólisis de un enlace fosfato de alta o media energía por una fosfatasa. Esta reacción en la que se libera energía sirve para mantener a la secuencia de reacciones procediendo hacia adelante y le impide llegar a equilibrio cuando aún está presente una gran cantidad de sustrato sin reaccionar. Estas consideraciones pondrán de manifiesto que la dirección en la que procede una reacción no está gobernada solamente por su constante de equilibrio sino también por la concentración de los reactantes y los productos. Es pues posible que una reacción aparentemente desfavorable se use en un proceso biosintético, a pesar de su gran requerimiento de energía, acoplándola con otra reacción liberadora de energía.

Un modelo energético del sistema de transporte de electrones que ya se describió en este capítulo, se presenta en la Figura 5-7. Ahí se ven en perspectiva los componentes del sistema, mostrándose los puntos donde se utiliza la energía para hacer ATP y donde la energía se desperdicia o se utiliza para hacer que una reacción ocurra contra gradientes de concentración no favorables. Se hace evidente que la representación exacta de potenciales de oxidoreducción o de cambios en la energía libre es imposible, pues la concentración de los reactantes en los sistemas biológicos varía de una a otra situación. Por tanto el modelo en la Figura 5-7 es solamente una aproximación.

Figura 5-7. Niveles de energía aproximados de los intermediarios en la cadena de transporte de electrones. El cambio integral de energía libre de $E'_0 - 0.42$ v a $+0.81$ v, es de casi 56 kcal/mol para la transferencia de dos electrones. La síntesis de ATP requiere cerca de 7.5 kcal/mol.



COMPUESTOS DE ALTA ENERGÍA

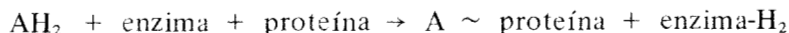
Ciertas moléculas como ATP son importantes para dirigir muchas de las reacciones metabólicas o de síntesis en los sistemas biológicos. Dado que estas moléculas esencialmente proveen la energía para que sucedan las reacciones, han sido clasificadas por F. Lipmann como compuestos de alta energía. Estos compuestos se caracterizan por una energía libre negativa de hidrólisis grande; o sea que al hidrolizarse rinden gran cantidad de energía. Los compuestos que solamente rinden una cantidad pequeña de energía se conocen como **compuestos de baja energía**. Como regla general los compuestos de alta energía rinden por lo menos 7,000 cal/mol o tienen un valor E'_0 de +0.3 v o menos.

Hay varios tipos importantes de compuestos de alta energía, y los más comunes de ellos contienen enlaces fosfato de alta energía, a menudo abreviado ~P. De éstos los más importantes son anhídridos del ácido fosfórico (P-P) tales como ATP, anhídridos carboxílicos fosfóricos tales como acetil fosfato (acetil-P) y enolfosfatos tales como el fosfoenol piruvato (PEP). Estos enlaces son esencialmente inestables; su hidrólisis por introducción de una molécula de agua, da por resultado la formación de uno o varios productos mucho más estables con una pérdida de energía. Otros enlaces importantes de alta energía son los tiolésteres de los cuales el de mayor importancia es la acetil-coenzima A (acetil-CoA). Ciertos ésteres de aminoácido pueden ser clasificados como compuestos de alta energía, tales como la S-adenosilmetionina (un donador del grupo/metilo) o la glucosauridina difosfato (un donador de glucosilo). La ΔG^0 de cada uno de estos compuestos se enlista en la Tabla 5-1. Muchos donadores de electrones tales como el NADH_2^+ , el NADPH_2^+ y el ácido lipoico, que tienen valores E'_0 bajos (Tabla 5-3) pueden clasificarse claramente como compuestos de alta energía. Todos estos compuestos son importantes en el metabolismo energético de la planta.

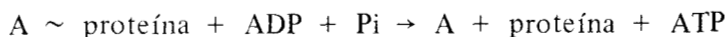
MECANISMO DE SÍNTESIS DEL ATP

¿Cómo se acopla la energía metabólica liberada en la cadena de transporte de electrones con la formación de ATP? Este interrogante ha desafiado a los científicos por décadas y aún no está clara la respuesta. Se han adelantado varias teorías y una de ellas, la teoría **quimiosmótica**, ha tenido general aceptación. Sin embargo, debe enfatizarse que no se conocen los detalles, algunos datos inconsistentes no se entienden aún y no se ha probado ninguna teoría sobre la síntesis del ATP.

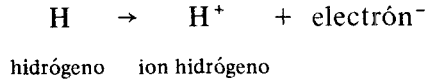
La hipótesis química de la síntesis del ATP involucra la formación de un enlace de alta energía con una hipotética proteína intermediaria al reducirse un miembro de la cadena respiratoria.



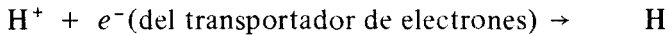
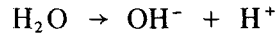
La energía del enlace proteína-substrato es luego usada para sintetizar ATP



La hipótesis quimiosmática, adelantada por el bioquímico británico P. Mitchell (residente en los Estados Unidos) es una modificación de ésta. La cadena respiratoria se usa para separar las cargas en la reacción



Las dos partículas cargadas se separan por lados opuestos de la membrana de la mitocondria mediante las enzimas transportadoras de electrones que, de acuerdo con la hipótesis, están arregladas de tal modo en la membrana interna de la mitocondria que transportan hidrógeno al exterior y electrones al interior. Como consecuencia los iones hidrógeno, separados de los electrones en las reacciones de transferencia de electrones, son pasados al exterior de la membrana interna de la mitocondria. Además, los átomos de hidrógeno transportados a través de la membrana deben derivarse del agua por las reacciones.



Como resultado de esto en el interior de la membrana interna se acumulan iones hidroxilo. Esta situación, y la manera según se cree, en que participan los diversos componentes transportadores de electrones se muestra en la parte superior de la Figura 5-8.

Debe recordarse que las reacciones que forman ATP a partir del ADP y Pi incluyen la remoción de una molécula de agua. La situación creada por las reacciones de transferencia de electrones y iones hidrógeno al organizarse en el espacio, en las ecuaciones anteriores genera un poderoso gradiente químico y potencial ya que los iones hidrógeno están en el exterior de la membrana interna de la mitocondria en tanto que los iones hidroxilo están en el interior. El exterior de esta membrana se carga positivamente en tanto que el interior se carga negativamente. Este potencial tiende a juntar fuertemente entre sí a los componentes del agua. Sin embargo, el gradiente no puede desplomarse por la simple formación de agua y liberación de calor porque la membrana interna de la mitocondria es esencialmente impermeable a los iones hidrógeno o hidroxilo. Sin embargo, hay vías por las que los iones hidrógeno pueden penetrar las membranas y es por las salientes de la membrana interna de la mitocondria que llevan la enzima ATPasa.

Como la mayoría de las enzimas la ATPasa es capaz de catalizar la reacción hacia adelante o hacia atrás de acuerdo con las condiciones existentes, y por tanto puede no sólo hidrolizar al ATP sino también sintetizarlo. Existe la hipótesis de que las partículas F_1 -ATPasa (ver página 58) se arreglan de forma que los iones hidrógeno puedan entrar por vía de las partículas F_0 , o salientes sólo cuando están presentes ADP y Pi. Bajo la influencia de un alto gradiente de potencial, dos intermediarios hipotéticos, X e I (uno de los cuales, al menos, se supone ser un sitio activo en la ATPasa) forman un enlace anhídrido que actúa removiendo el oxígeno de los grupos hidroxilo del Pi. El oxígeno se usa para hacer agua con los iones hidrógeno que vienen del exterior. Bajo la influencia del mismo gradiente, los iones hidrógeno del ADP y de los grupos hidroxilo del Pi dejan la F_1 -ATPasa en el interior, donde forman agua, combinándose con los grupos hidroxilo deriva-

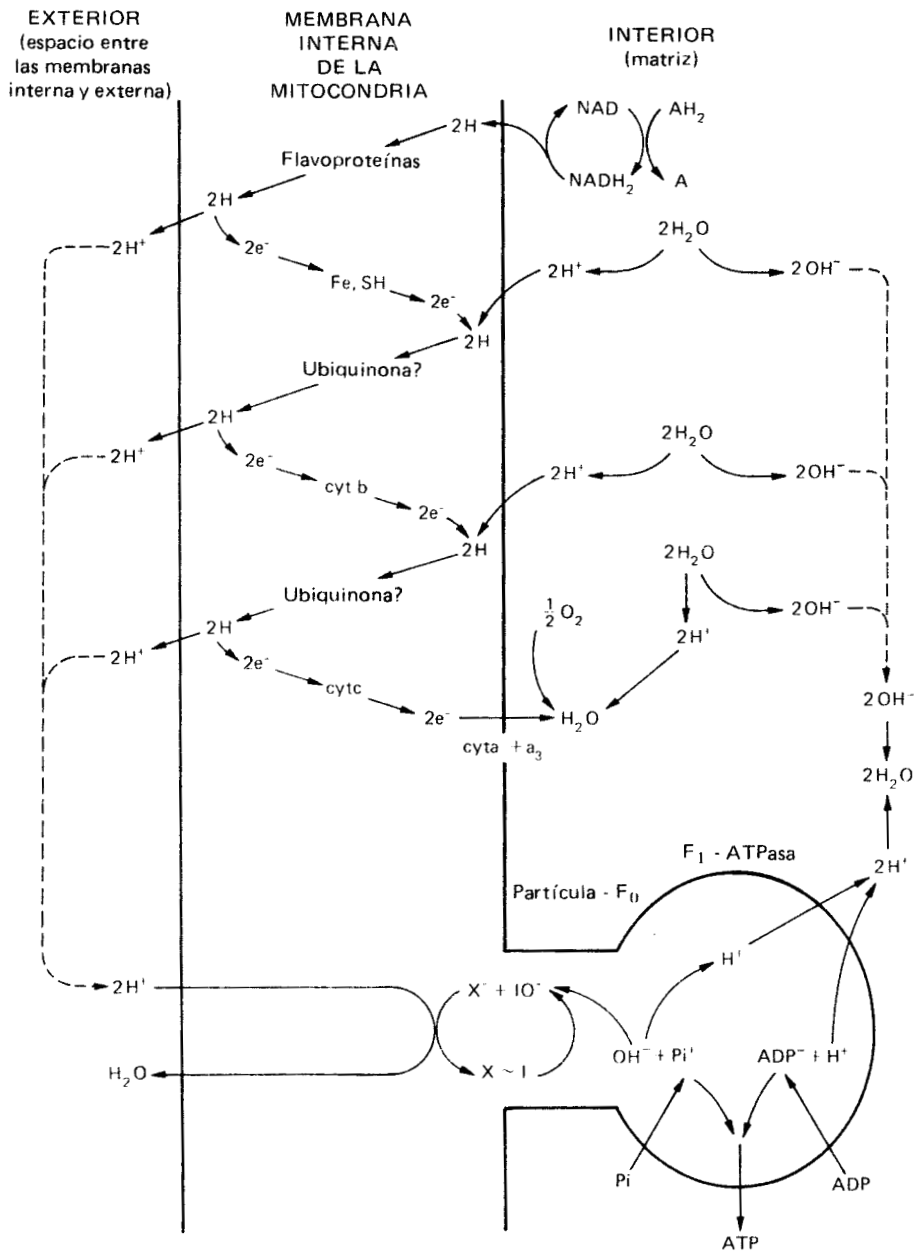


Figura 5-8. Diagrama esquemático de la membrana de la mitocondria mostrando cómo es que el sistema de transferencia de electrones, por el transporte alternado de protones + electrones o solamente de electrones, puede generar un gradiente protón-hidroxilo a través de la membrana (parte superior del diagrama). La parte inferior del diagrama muestra una vía hipotética por la que el gradiente puede utilizarse por medio de la ATPasa para hacer ATP. Existen otros posibles mecanismos.

dos del proceso de transporte de electrones descrito previamente. Los radicales ADP y Pi así formados se unen para generar ATP. Esta secuencia se muestra en el diagrama de la mitad inferior de la Figura 5-8.

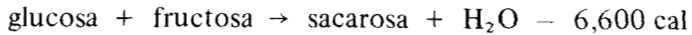
Es evidente que la acción de agentes desacopladores, compuestos que permiten proceder al transporte de electrones (a menudo a tasas muy aceleradas) sin la consiguiente formación de ATP, puede explicarse fácilmente con la hipótesis quimiosmótica. Se supone que su acción se deriva de su efecto sobre las membranas ya que las vuelven más permeables a los iones hidrógeno que pueden atravesarlas y entonces el gradiente colapsa con la formación directa y la pérdida de energía resultante. De modo similar, el acoplamiento del transporte de electrones al transporte de partículas cargadas (por ejemplo K^+ Ca_2^+) a través de membranas se explica fácilmente con esta hipótesis. En tanto el ion pueda permear la membrana, difundirá hacia abajo del gradiente electroquímico generado por el gradiente del ion hidrógeno, a través de la membrana. Este acoplamiento se se examinará con mayor detalle en el Capítulo 12 donde se considera el transporte de iones.

Es conveniente recordar que este esquema es aún hipotético. Sin embargo, parece concordar mejor con los datos experimentales que otras hipótesis alternativas y muchos bioquímicos creen que éste, o un esquema similar, provee la mejor explicación posible de la síntesis del ATP. Otros conceptos incluyen al intermediario de alta energía o hipótesis del acoplamiento químico y la hipótesis de las cargas apareadas móviles. La hipótesis del acoplamiento químico requiere intermediarios de alta energía que nunca se han aislado, y es difícil de explicar la acción de los desacopladores con esta hipótesis. La hipótesis de las cargas apareadas móviles requiere que los electrones se muevan a través de las membranas siguiendo canales específicos bajo la influencia del gradiente electroquímico formado por los transportadores de electrones y que iones cargados positivamente, encapsulados en moléculas proteicas especiales llamadas ionóforos, se muevan en canales o "túneles" paralelos, bajo la influencia de interacciones coulombicas entre los electrones cargados negativamente y los ionóforos cargados positivamente. Una vez más, las estructuras requeridas son hipotéticas y la evidencia que da base a esta hipótesis no es muy fuerte.

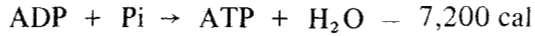
Una de las evidencias más claras en que se basa la hipótesis quimiosmótica es el hecho de que el gradiente de pH necesario puede demostrarse e inversamente, si se aplica un gradiente de pH a mitocondrias o cloroplastos aislados, tiene lugar la síntesis de ATP. Esta hipótesis requiere también membranas intactas y el completo aislamiento de los espacios interno y externo que rodean la membrana quimiosmóticamente activa, exigencias que deben cumplirse para que ocurra la fosforilación en la mitocondria o en el cloroplasto. El peso de la evidencia bioquímica parece estar hoy día en favor de la elegante y relativamente simple hipótesis quimiosmótica.

REACCIONES DE TRANSFERENCIA DE GRUPO

Es obvio que los compuestos de alta energía pueden reaccionar enérgicamente con un componente común de su ambiente, generalmente el agua. La formación de muchos enlaces químicos en la síntesis de moléculas biológicas y elementos estructurales requiere la eliminación de agua, como por ejemplo en la síntesis de sacarosa.

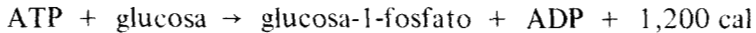


Tal como está escrita esta reacción no puede llevarse a cabo en los sistemas biológicos. Solamente ciertas reacciones pueden eliminar agua y formar enlaces anhídridos; la más común de ellas es la síntesis de ATP.



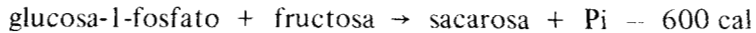
siendo suministrada la energía por las reacciones de transporte de electrones.

Una vez que se presenta la energía en un enlace anhídrido, puede ser conservada transfiriendo el grupo sin intervención del agua. Así la energía puede ser transferida a otra molécula al transferir el grupo.



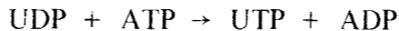
En este caso se transfiere el grupo fosfato. El éster de la glucosa-1-fosfato contiene ahora la mayor parte de la energía del enlace de alta energía del ATP (no toda la energía, 1,200 cal, se ha perdido, pero es suficiente para hacer que ocurra la reacción).

Una enzima del organismo *Pseudomonas*, la sacarosa fosforilasa, puede catalizar la siguiente transferencia de grupo (en este caso el transferido es el grupo glicosil).

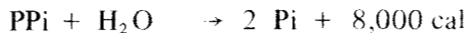
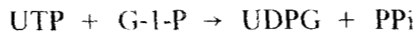


y aún queda almacenada mucha de la energía original, pero ahora se ha transferido al enlace anhídrido presente en la sacarosa. En esta forma la hidrólisis del ATP se ha acoplado a la síntesis de sacarosa.

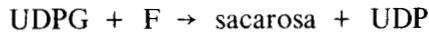
Realmente la síntesis de la sacarosa en las plantas superiores ocurre por una secuencia aún más interesante de transferencia de grupo que incluye a los nucleótidos UDP, UTP, y un nucleótido glicosil-sustituído, el difosfato de uridina glucosa (UDPG) en la secuencia siguiente



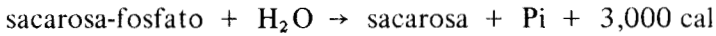
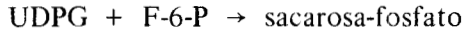
El ATP es resintetizado por las reacciones de transporte de electrones en otra parte cualquiera de la célula. El UTP reacciona entonces con la glucosa-1-fosfato (G-1-P) para generar la molécula donde se transfiere el glucosil UDPG y pirofosfato que es una molécula que consiste en dos fosfatos unidos por un enlace anhídrido (P ~ P), escrito PPI.



El pirofosfato se hidroliza a fosfato inorgánico con la liberación de una gran cantidad de energía. Esta reacción tiende a dirigir toda la secuencia hacia adelante. Luego el UDPG transfiere la porción glucosa a una molécula de fructosa para generar sacarosa.



Alternativamente, UDPG puede reaccionar con la fructosa-6-fosfato (F-6-P) para dar sacarosa-fosfato.



La hidrólisis de la sacarosa-fosfato rinde aún más energía, lo que hace posible la acumulación de altas concentraciones de sacarosa. Esta secuencia de reacciones, involucrando tanto reacciones de transferencia de grupo como reacciones exergónicas, permite efectivamente la síntesis y concentración de cantidades muy grandes de sacarosa, como las que se encuentran en la caña de azúcar y la remolacha y en las células de las plantas fotosintéticas. Nuevamente, a través de estados intermedios, la hidrólisis del ATP (y de G-1-P) se ha acoplado a la síntesis de la sacarosa.

El principio de conservación de la energía a través de las reacciones de transferencia de grupo es muy importante. Una vez que se hidroliza un enlace de alta energía, éste se degrada. Sin embargo, a veces es necesario hidrolizar dichos enlaces directamente para forzar a que las reacciones se presenten. Así que la energía de hidrólisis de un enlace de alta energía puede utilizarse para efectuar una reacción, a pesar de una concentración alta del producto. Las células contienen varias enzimas hidrolíticas que efectúan esto. Sin embargo, las células deben tener medios efectivos para impedir la acción indiscriminada de enzimas tales como fosfatasa (que hidroliza los fosfatos) o ATPasa (que ataca al ATP) que podrían destruir todo el substrato utilizable desperdiciándolo. Tales enzimas generalmente son secretadas en cuerpucillos o compartimientos celulares y solamente se liberan cuando se necesitan. La mayoría de las fosfatasas son altamente específicas; solamente están presentes en aquellos organelos donde se requieren con propósitos metabólicos pero quedan excluidas de los organelos donde las reacciones de síntesis requieren la presencia continuada de substratos fosforilados.

EL CONCEPTO DE “CARGA ENERGÉTICA” Y EL CONTROL METABÓLICO

Las células contienen una cantidad finita de compuestos que almacenan energía, particularmente los fosfatos de adenosina (AMP, ADP, ATP) que pueden estar presentes como compuestos de alta o de baja energía. Así puede decirse que una célula está “totalmente cargada” cuando todos sus adenilatos están presentes como ATP. Similarmente, cuando todos los ATP están hidrolizados hasta AMP la célula está “totalmente descargada”. Estos estados de energía son análogos a los estados de una batería electrolítica que puede estar cargada o descargada.

El nivel de carga de una célula puede calcularse por la expresión

$$\text{porcentaje de carga} = \frac{[\text{ATP}] + 1/2 [\text{ADP}]}{[\text{ATP}] + [\text{ADP}] + [\text{AMP}]} \times 100$$

Esto da un valor que representa el estado de energía de una célula comparada con su estado completamente cargado. La relación aproximada de las cantidades de ATP, ADP y AMP con el porcentaje de carga de una célula se muestra en la Figura 5-9.

Normalmente las células tienen cerca de un 80% de su carga total. Este nivel se mantiene por un mecanismo llamado **control de retroacción**. Retroacción significa que algún producto de una secuencia de reacciones influye en alguna de las reacciones que llevan a su producción, de modo que se puede mantener un nivel constante del producto. Un termostato casero es un control de retroacción. La cantidad de calor producido (por el horno) está influenciado por la cantidad de calor presente (indicada por la temperatura); según sea necesario se añade más o menos.

Los mecanismos de retroacción que mantienen el balance energía-carga en las células son los siguientes: ciertas reacciones que sintetizan ATP están influenciadas positivamente por la concentración de AMP, es decir la formación de ATP crece al aumentar la concentración de AMP. Algunas reacciones que utilizan ATP son influenciadas positivamente por la cantidad de ATP y negativamente por la cantidad de AMP presente (es decir, el aumento de ATP acelera su utilización y el aumento de AMP frena su producción). Así, el control es ejecutado no sólo por las cantidades absolutas de ATP y AMP presentes sino por sus concentraciones relativas. Otros controles de este tipo se exponen con mayor detalle en el Capítulo 6.

La operación del sistema de retroacción puede verse en la gráfica de la Figura 5-10. Cuando la relación ATP/AMP es muy baja, el gasto de energía celular es bajo y la célula está descargada. Las reacciones de síntesis de ATP tienen entonces una tasa alta, las reacciones que utilizan ATP son frenadas y la célula se va cargando. Cuando el nivel de carga se aproxima al 80%, las reacciones de síntesis de ATP disminuyen y las reacciones que utilizan ATP aumentan hasta que se llega a un balance cuando falta más o menos 20% para la carga total.

Pero además, las reacciones que generan o usan ATP pueden tener otras funciones. Una de las más importantes es la de proveer intermediarios para la síntesis de los componentes celulares. Es importante que se incorporen en este mecanismo de carga-balance algunos controles secundarios, o bien las reacciones de síntesis podrían suspenderse por completo en una célula totalmente cargada. Por lo tanto, muchas de esas reacciones son sensitivas también a las concentraciones de intermediarios resultantes de su operación (a menudo a varios pasos

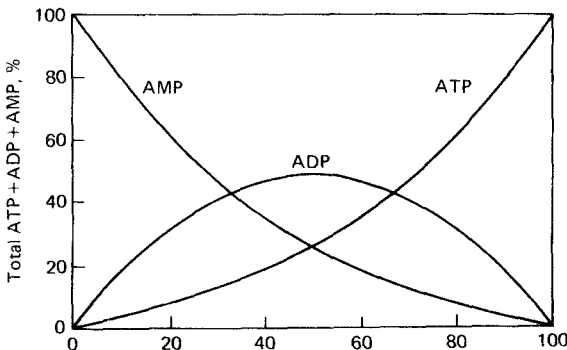
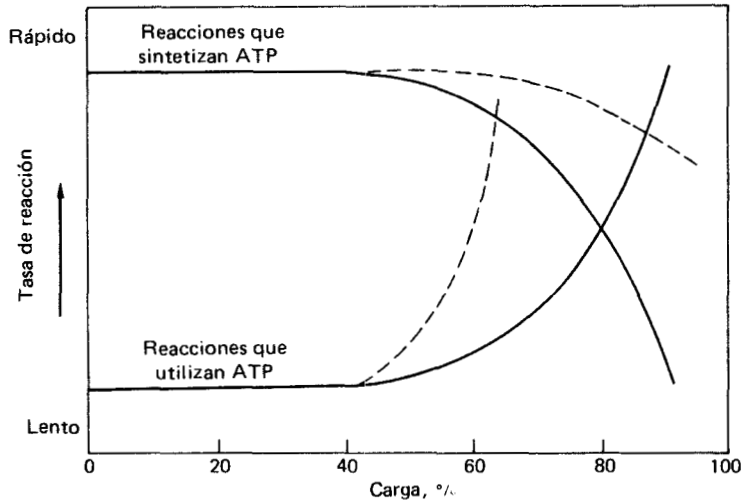


Figura 5-9. Relaciones entre las concentraciones de ATP, ADP y AMP (como porcentaje del adenilato total) y el porcentaje de carga de una célula.

Figura 5-10. Mantenimiento de la carga a un 80% por reacciones de control de retroacción. Las líneas punteadas muestran los sitios donde las reacciones llevan también a intermediarios necesarios, lo que se traduce en una tendencia a "sobrecargarse" o a "quedar bajo en carga".



de distancia). El efecto de esta sensibilidad es modificar la marcha de las reacciones de "carga" o "descarga" como lo muestran las líneas punteadas en la Figura 5-10, llevando a una tendencia de "sobrecarga" o "subcarga". Probablemente esta es la razón por la cual el balance de carga se mantiene normalmente cerca del 80%, esto es suficiente para una emergencia pero no tan alto como para impedir cierta flexibilidad de operación.

La importancia del concepto del control de retroacción en el mantenimiento de condiciones específicas en un sistema dinámico no puede exagerarse. Es el medio más importante para la regulación y control de las actividades de las células y organismos, y para el mantenimiento de condiciones apropiadas constantes dentro del organismo, en presencia de factores del medio ambiente externos en cambio continuo. Es el medio primordial con el que las plantas se protegen de estar enteramente a merced de las constantes de equilibrio de sus reacciones y de la concentración de sus metabolitos. Los controles de retroacción impiden el desperdicio en la oxidación de todos los substratos utilizables o la sobreproducción accidental de metabolitos indeseables. Son esenciales para el mantenimiento y balance de todas las actividades metabólicas de los organismos.

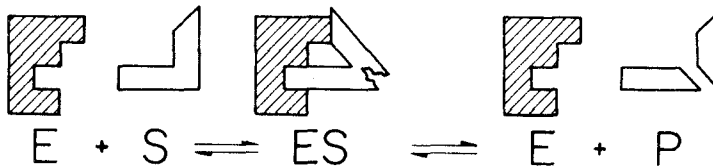
ACCIÓN ENZIMÁTICA

Las reacciones químicas corren en la dirección en que se libera energía. Sin embargo, la mayoría de las reacciones no proceden espontáneamente, aun en esa dirección, sin algún ingreso inicial de energía. Por ejemplo, aunque la madera arde con liberación de gran cantidad de energía, no lo hace espontáneamente sino que

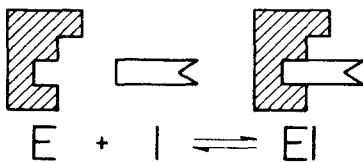
debe ser encendida. Antes que las moléculas puedan reaccionar entre sí se debe introducir una cierta cantidad de energía para activarlas; este requerimiento energético se denomina **energía de activación**. El ingreso de energía es necesario para hacer a las moléculas más reactivas, quizá por llevarlas a una asociación más cerrada o por llevarlas a cierto tipo de esfuerzo o stress. Ciertas sustancias llamadas **catalizadores** que no son consumidas en las reacciones, tienen el efecto de reducir la energía de activación, haciendo así más reactivas a las moléculas. Ya hemos mencionado las **enzimas**; son moléculas proteicas especiales de las células y organismos que actúan como catalizadores biológicos. Las enzimas funcionan reduciendo la energía de activación de las moléculas, facilitando así la ocurrencia de reacciones termodinámicamente posibles.

El mecanismo de acción enzimático se ilustra diagramáticamente en la Figura 5-11. La estructura de cada enzima está arreglada de modo que pueda enlazarse (por enlaces de hidrógeno, fuerzas iónicas y débiles fuerzas intermoleculares) con el sustrato. Al hacerlo así, el sustrato se activa quizá por mantenerse muy junto a otro sustrato o por estar bajo un esfuerzo (o sea distorsión molecular).

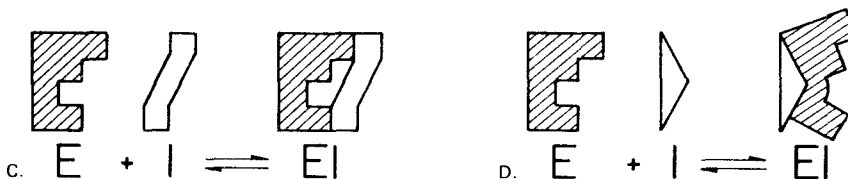
Figura 5-11. Representación diagramática de la acción e inhibición enzimática. De hecho, el "enganche" entre enzima y sustrato no es geométrico, como se muestra, sino el resultado de muchos puntos de interacción de fuerzas débiles de atracción, ligaduras de hidrógeno, etc. Debe recordarse que los tamaños relativos de las moléculas de enzima, de sustrato y de inhibidor no son, probablemente, como se muestran; la enzima puede ser cientos de veces más grande.



A. Acción de enzimas. E = enzima, S = sustrato, P = producto.



B. Inhibición por competencia por el sitio activo. Cuanto más fuertemente se liga E con I, tanto más difícil será disociar EI y más potente será el inhibidor I (o tóxico). I = inhibidor.



C y D. Inhibición por inactivación de la enzima sin involucrar al sitio activo. En C el sitio activo de la reacción está encubierto y en D está distorsionado por un inhibidor alostérico.

El sustrato reacciona y el producto es liberado de la superficie de la enzima como se muestra en la Figura 5-11A. La enzima queda sin cambio y libre para mediar la reacción de más moléculas de sustrato. Muchas enzimas son reversibles, o sea que pueden mediar una reacción, bien hacia adelante o hacia atrás, con tal que ello sea termodinámicamente posible. Debe reconocerse que una enzima no cambia la dirección de una reacción sino solamente su tasa.

Las enzimas pueden ser inhibidas por un veneno que se combine con el sitio reactivo de la enzima y compita así con el sustrato (Figura 5-11B). En este caso, si el complejo enzima-inhibidor se disocia, la inhibición puede superarse aumentando la concentración del sustrato. Por otra parte, el inhibidor puede formar un complejo en algún otro sitio de la molécula de enzima de modo que impida a ésta que se combine con el sustrato (Figuras 5-11C y D). Como el inhibidor y el sustrato no están compitiendo por el mismo sitio de reacción, este tipo de inhibición no puede ser suprimido añadiendo más sustrato. Hay también ciertas sustancias que activan a las enzimas haciéndolas más efectivas. Esta es la base del efecto alostérico, en el que una molécula diferente al sustrato reacciona en un sitio especial de la enzima diferente al sitio de reacción y causa un cambio conformacional (es decir, en la forma o estructura terciaria de la enzima) que activa o inhibe a ésta. En el control de retroacción del metabolismo se involucran muchos efectos alostéricos. Por ejemplo, el producto final de una secuencia de reacciones que incluye varios pasos y varias enzimas puede inhibir alostéricamente un paso precedente en su propia producción, así que la tasa de síntesis del producto final está controlada por la cantidad presente. Algunos ejemplos de este importante mecanismo se expondrán en el capítulo siguiente.

LECTURAS ADICIONALES

- Lehninger, A. L. *Biochemistry* Worth Publisher Inc. New York. 1970. Chaps. 8, 13, 14, 17.
Lehninger, A. L. *Bioenergetics*. W. A. Benjamin Inc. Menlo Park Calif. 1971.
Peunsner, L. *Concepts in Bioenergetics*. Prentice-Hall Inc. Englewood Califfs, N. J. 1974.
Westley, J. *Enzyme Catalysts*. Harper & Row. New York. 1969.

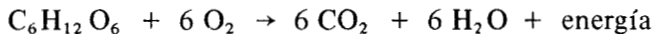
Capítulo 6

RESPIRACIÓN

INTRODUCCIÓN

Hasta ahora solamente se vio el flujo de energía. Pero los organismos también tienen masa, la que adquieren en las reacciones de síntesis y pierden en la respiración. Además, las reacciones por las que se transforma y utiliza la energía son químicas. El flujo de materiales en las síntesis y en la respiración es tan importante como el flujo de energía. En este capítulo se estudia el proceso integral de la respiración tal como ocurre en las células y órganos de las plantas. Se profundiza en las fuentes del carbono, el metabolismo intermediario y los sistemas de control que regulan la respiración. Más adelante (particularmente en los Capítulos 15 y 21) se examinarán con más detalle las relaciones entre la respiración y otros sistemas metabólicos y los esquemas respiratorios de la planta en desarrollo.

El proceso primario de la respiración es la movilización de compuestos orgánicos y su oxidación controlada para liberar energía para el mantenimiento y desarrollo de la planta. Considérense primero las reacciones del carbono resumidas en la ecuación



que representa la oxidación de una molécula de hexosa. Las reacciones del carbono en la respiración involucran dos procesos distintos. El primero, la glicólisis, es una serie de reacciones que constituyen la vía Embden-Meyerhoff-Parnass (EMP) (así llamada por tres de los principales científicos cuyo trabajo llevó a ponerlas en claro), que también es la base de la respiración anaerobia o fermentación. La vía EMP convierte una molécula de hexosa en dos moléculas de ácido pirúvico. Éstas son luego descarboxiladas, y el fragmento remanente de dos carbonos se oxida totalmente en el segundo de los dos procesos principales, el ciclo de ácidos tricarbónicos o ciclo del ácido cítrico, también llamado ciclo de Krebs por el famoso bioquímico británico Sir Hans Krebs, quien fue el primero en demostrar las reacciones. También se examina una importante vía del catabolismo de las hexosas que circunvala la vía EMP, la vía accesoria de la hexosa-monofosfato o vía accesoria de las pentosas.

GLICÓLISIS

REACCIONES. Las reacciones de la vía EMP de la glicólisis se esquematizan en la Figura 6-1, junto con las enzimas que catalizan cada reacción. El primer paso utiliza ATP para fosforilar la hexosa, una reacción por la hexokinasa (las **kinasas** son enzimas que adicionan un grupo fosfato; la hexokinasa fosforila a una hexosa). La glucosa-6-fosfato (G-6-P) resultante se convierte en su isómero fructosa-6-fosfato (F-6-P) por la fosfoglucoisomerasa (una **isomerasa** altera la estructura de un compuesto sin cambiar su fórmula). Una segunda molécula de fosfato de otro ATP es introducida subsiguientemente por la enzima fosfohexokinasa.

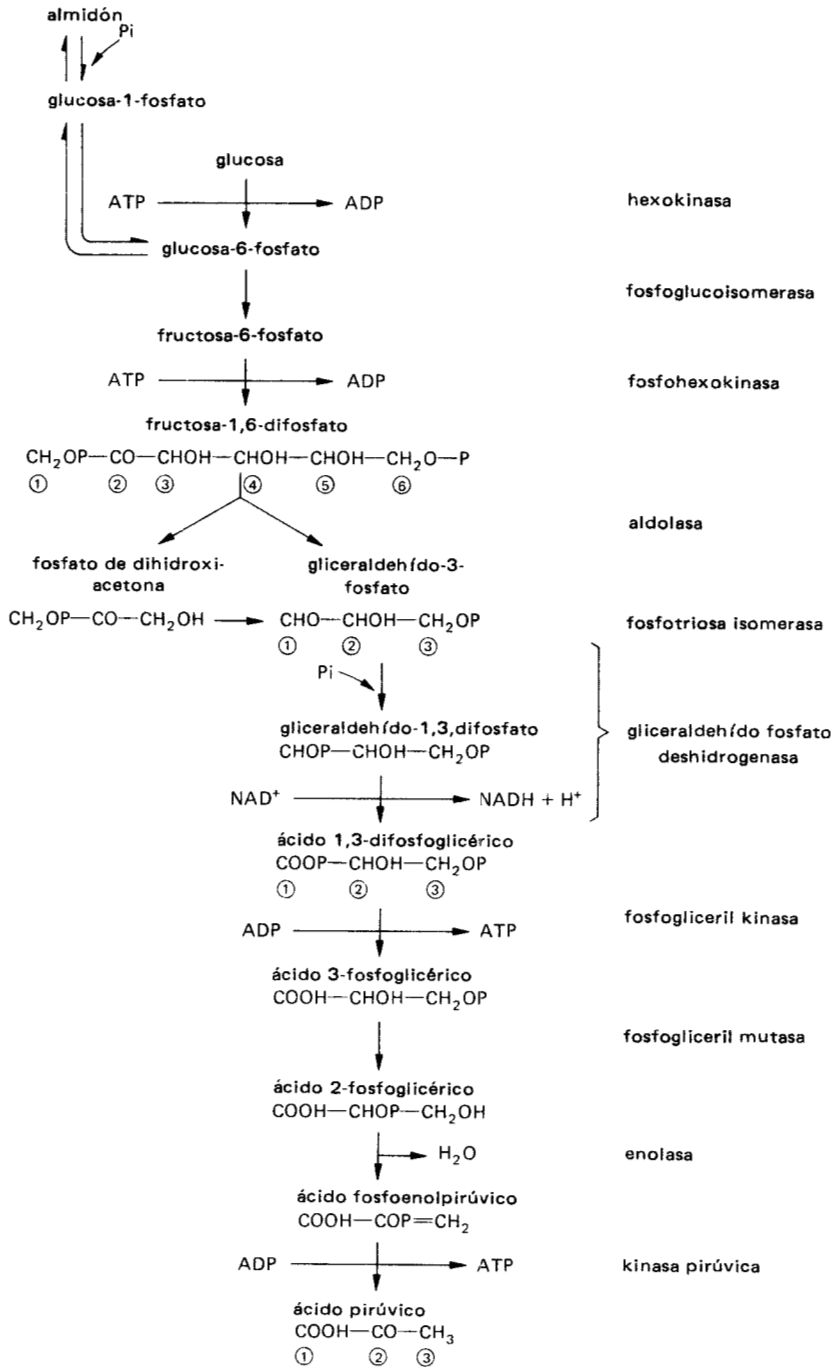
La fructosa difosfato (FDP) así formada sufre ahora una rotura catalizada por la aldolasa (una enzima que cataliza las reacciones entre, o produce compuestos aldehído-alcohol) fraccionándose en cetotriosa, fosfodihidroxicetona (DHAP) que contiene C₁, C₂ y C₃ de la hexosa original, y en aldotriosa 3-fosfogliceraldehído (GAP) que contiene los C₄, C₅ y C₆. Estos y los subsecuentes pasos de la glicólisis se ilustran con más detalle en la Figura 6-1 mostrando las relaciones entre los carbonos individuales de los intermediarios.

Las dos triosas son interconvertibles y hay un equilibrio a través de la acción de la enzima fosfotriosa isomerasa. La DHAP se convierte en GAP y este compuesto es luego oxidado por la fosfogliceraldehído deshidrogenasa formando ácido 1,3-difosfogliceraldehído (las **deshidrogenasas** remueven hidrógeno de los compuestos, oxidándolos). En esta reacción parte de la energía de oxidación se utiliza para reducir NAD⁺ a NADH + H⁺ (en adelante las formas oxidadas y reducidas del NAD y NADP se escribirán NAD-NADH y NADP-NADPH). El resto de la energía de oxidación se conserva por esterificación del fosfato inorgánico en el C₁ de la molécula de GAP formando un acilfosfato de alta energía.

En la reacción siguiente este grupo fosfato es transferido al ADP para generar ATP catalizado por la fosfoglicerilkinasa. El ácido 3-fosfoglicérico (PGA) resultante se convierte en ácido 2-fosfoglicérico por la fosfogliceromutasa (una **mutasa** cambia la posición del fosfato esterificado) y éste se convierte, por la remoción de una molécula de agua, en fosfoenolpiruvato (PEP) por la **enolasa**, una enzima que cataliza la conversión a la forma enólica y viceversa. Los enoles tienen una doble ligadura (-ene) y un grupo alcohol adyacente (-ol). La conversión de PEP a piruvato por la piruvatokinasa involucra la transferencia del grupo fosfato al ADP formando ATP. La energía para esta transferencia se deriva de la conversión del PEP, altamente reactivo e inestable, al ácido pirúvico más estable.

BALANCE DE ENERGÍA. El balance de energía de la glicólisis se determina fácilmente. En la conversión inicial de glucosa a FDP se consumen dos moléculas de ATP; pero en forma subsecuente se generan directamente dos en la oxidación de dos moléculas de fosfogliceraldehído y dos más se generan en la conversión de dos moléculas de PEP a piruvato. Esta síntesis directa del ATP es denominada **fosforilación del sustrato**. Por tanto, el balance neto es de dos moléculas de ATP sintetizadas por fosforilación del sustrato, por cada molécula de glucosa que se convierte en piruvato. Adicionalmente, durante la oxidación de dos moléculas de GAP a PAG, dos moléculas de NAD son reducidas a NADH. La reoxidación de cada molécula de NADH por el oxígeno a través de la cadena de transporte de electrones genera tres moléculas de ATP, lo que hace un total de seis moléculas de ATP más por molécula de glucosa. Así pues, la producción total neta de la

Figura 6-1. Reacciones y enzimas de la vía de glicólisis Embden-Meyerhoff-Parnass (EMP).

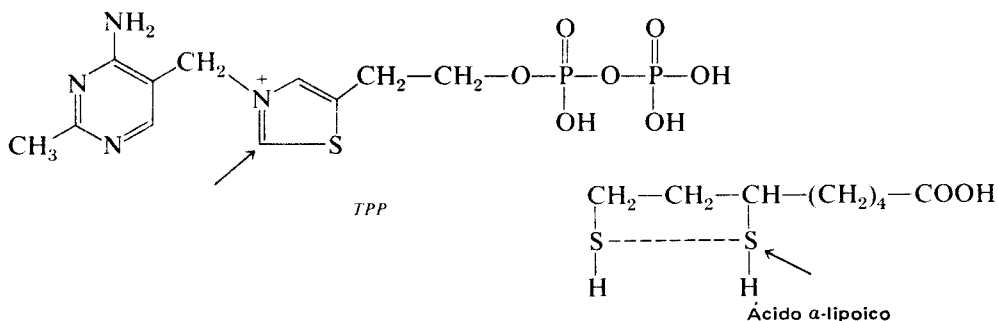


glicólisis en términos de intermediarios de alta energía por mol de glucosa catalizado es de 2 moles ATP + 2 moles NADH, u 8 moles ATP. Esto representa solamente unas 60 kcal/mol de glucosa, o cerca del 10% de la energía total utilizable de aquélla. En el proceso de conversión de la glucosa al piruvato algo de la energía liberada se pierde como calor, pero una proporción mayor de la energía de la glucosa queda todavía encerrada en las moléculas de piruvato y es liberada en las reacciones de oxidación del ciclo de Krebs.

CICLO DE KREBS

FORMACIÓN DE ACETIL-COENZIMA A. Las dos moléculas de piruvato que resultan de la glicólisis de una molécula de hexosa sufren a continuación una serie de reacciones que las convierten en un derivado del ácido acético, la acetil-coenzima A (acetil-CoA), en cuya forma entran al ciclo de Krebs. El agente para la transferencia de grupo, la coenzima A (CoA) participa en varias reacciones importantes incluyendo la descarboxilación del piruvato y el α -cetaglutarato en el metabolismo oxidativo y la oxidación de las grasas hasta acetato. La CoA está constituida por una molécula de la vitamina ácido pantoténico y una molécula de ATP. Su grupo activo —la ligadura que sirve para transferir grupos tales como los radicales acetilo— es el grupo SH que puede ser oxidado y reducido. La estructura de la CoA se muestra en la Figura 6-2.

La secuencia de reacciones que lleva a la formación de acetil-CoA se esquematiza en la Figura 6-3. En el primer paso el piruvato reacciona con la tiamina pirofosfato (TPP o cocarboxilasa) para formar un complejo acetaldehído-TPP y CO_2 . El complejo reacciona con el cofactor ácido α -lipoico en estado oxidado para formar un complejo acetil-ácido lipoico liberando al TPP. El complejo acetil-ácido lipoico reacciona con la CoA formando acetil-CoA y el ácido lipoico se ha reducido en esta reacción. El ácido lipoico es reoxidado por el NAD y el NADH así formado es reoxidado por el sistema de transporte de electrones por los citocromos, generando tres moléculas de ATP por molécula de piruvato oxidado. Las estructuras del TPP y del ácido α -lipoico se muestran a continuación. Los complejos se forman en los puntos marcados con flechas. El ácido α -lipoico oxidado tiene un enlace S—S (línea punteada); en la forma reducida se adicionan hidrógenos a los átomos de azufre.



REACCIONES DEL CICLO. La acetil CoA es el combustible del ciclo de Krebs, el sistema oxidativo que completa la conversión del carbono de los substratos respiratorios a CO_2 . La necesidad de un ciclo en lugar de una oxidación directa es doble.

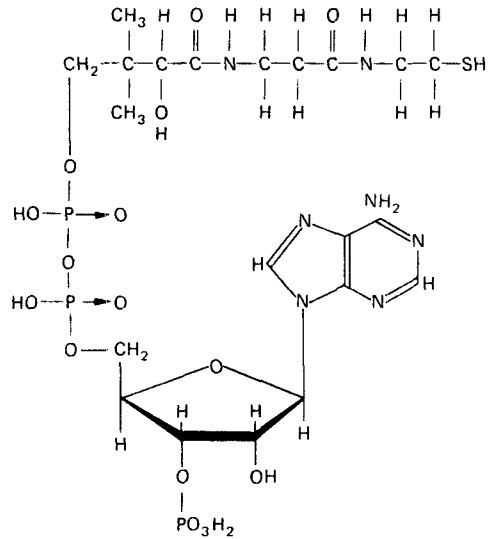


Figura 6-2. Estructura de la coenzima A (CoA). Las dos partes básicas de la molécula se derivan del ácido pantoténico (porción superior) y ATP.

Primero, la oxidación directa de acetato a CO_2 tendría que proceder por compuestos con un carbono y éstos son extremadamente reactivos y, por así decirlo, difíciles de manejar. Así que el acetato, en lugar de ser oxidado directamente, es adherido a un “mango”. La molécula mayor resultante es oxidada paso a paso hasta el tamaño del “mango” original, que entonces puede aceptar una nueva molécula de acetato para ser oxidada, y así sucesivamente. La segunda ventaja de un ciclo es que durante su operación se hacen muchos intermediarios más complejos, los cuales sirven como puntos de partida para la síntesis de otros componentes celulares. Esta función del sistema respiratorio se describe con ciertos detalles en la página 130.

Las reacciones del ciclo de Krebs se esquematizan en la Figura 6-4. Los detalles en las relaciones de los átomos de carbono se muestran en la Figura 6-20,

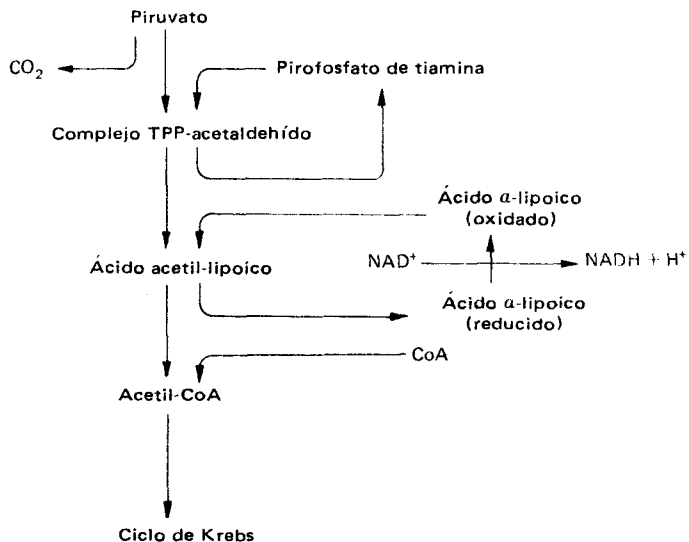


Figura 6-3. Conversión del piruvato a acetil-CoA (deshidrogenasa pirúvica).

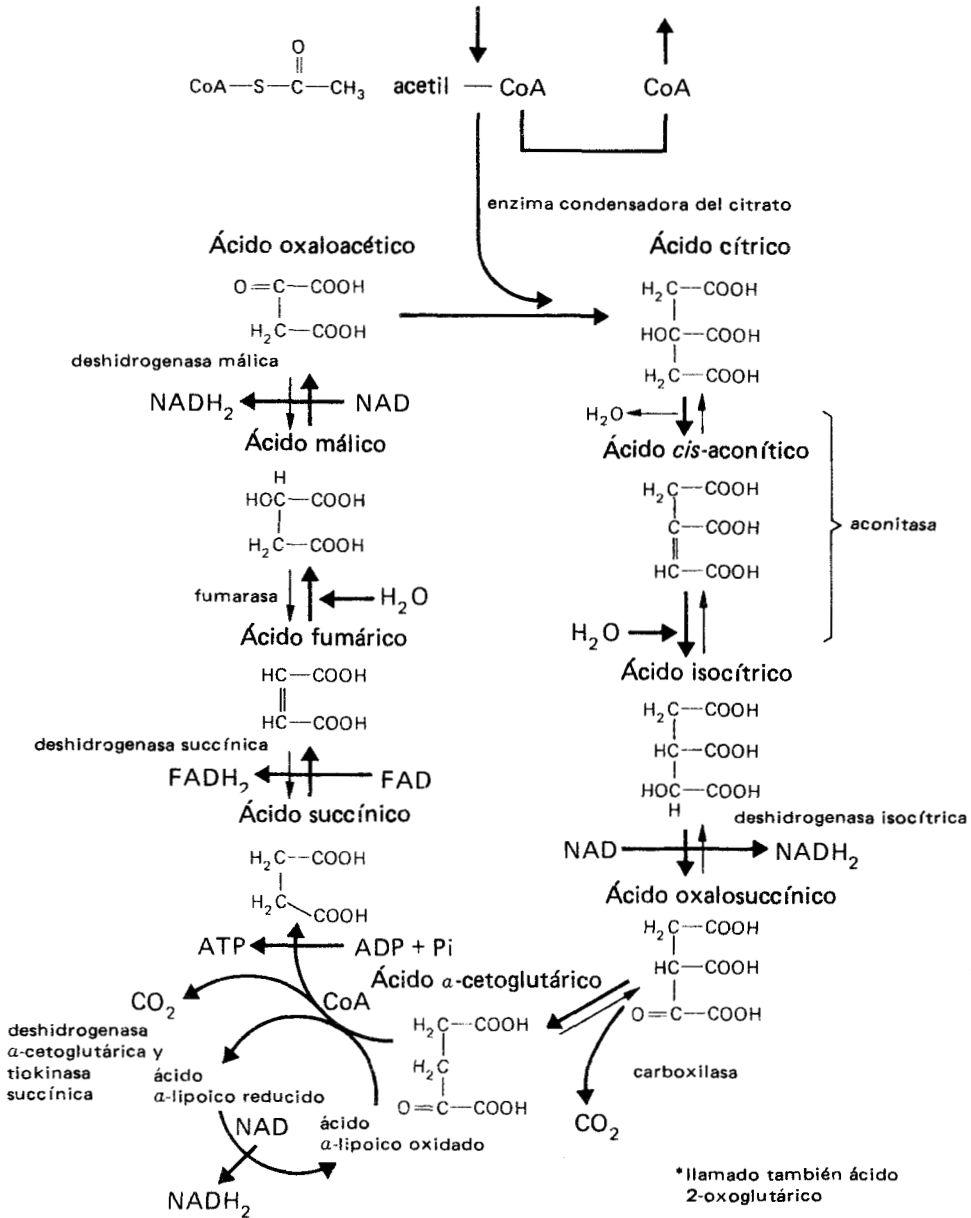


Figura 6-4. Ciclo de Krebs. Las reacciones reversibles se muestran por dobles flechas; las flechas gruesas indican la dirección en la operación normal del ciclo.

en la discusión sobre las investigaciones con indicadores ^{14}C . El primer paso en el ciclo es la adición del acetato de la acetil-CoA al oxaloacetato formándose citrato, el primer ácido tricarbóxico del ciclo. La siguiente serie de reacciones cambia al grupo OH del carbono intermedio del citrato al carbono siguiente, formándose isocitrato que puede ser oxidado luego a oxalosuccinato. Este cambio es necesario porque el grupo carbonilo debe estar junto a un carboxilo para las reacciones siguientes. A continuación, el grupo carboxilo central es removido dejando el α -cetoglutarato de cinco carbonos que es descarboxilado de modo

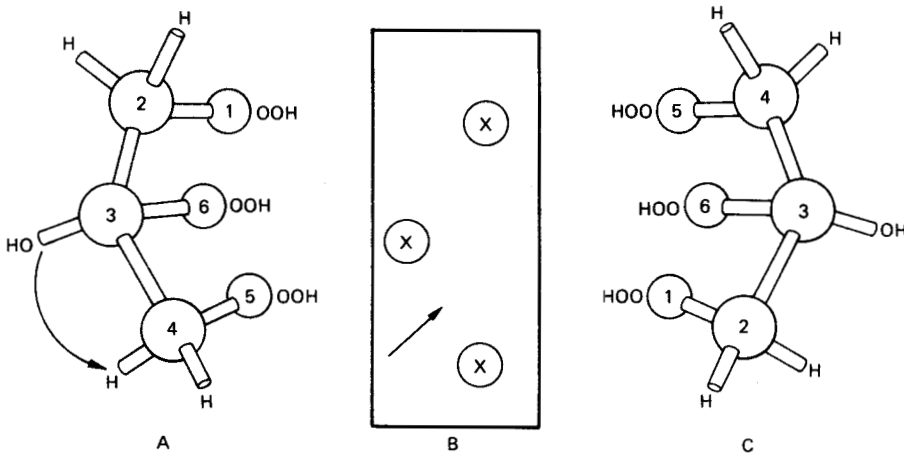
oxidativo dando succinato de cuatro carbonos. Las reacciones de los ácidos dicarboxílicos de cuatro carbonos completan los pasos oxidativos del ciclo y regeneran al ácido de cuatro carbonos con el que se empezó, el oxaloacetato.

Las reacciones individuales son las siguientes. La adición de acetato al carbonilo del oxalo acetato es efectuada por la enzima condensadora del citrato. Esta es una reacción típica importante y puede utilizarse para crear compuestos de cadena larga y de cadena ramificada por la reacción de la acetil-CoA con una variedad de compuestos carbonilo. El citrato así formado sufre ahora la remoción y reposición de una molécula de agua que cambia al OH del C₃, al C₄ de la molécula. Ambas reacciones, la remoción de agua para hacer ácido *cis*-aconítico y su reposición para hacer ácido isocítrico están catalizadas por la aconitasa. Este paso es el sitio de inhibición por el ácido fluoracético, un compuesto que se encuentra libre en grandes cantidades en la planta sudafricana "Gibflaar" (*Dichapetalum cymosum*). Por sí mismo el fluoroacetato no es inhibitorio pero forma fluoroacetil-CoA que reacciona con el oxaloacetato para dar fluorocitrato. Este análogo del citrato es un inhibidor competitivo de la aconitasa y bloquea el ciclo en este punto. Otro hecho importante de esta reacción es que el citrato se conduce como una molécula asimétrica al reaccionar con la aconitasa por adherirse en tres puntos a la enzima (los tres carboxilos forman un diseño asimétrico como se ve en la Figura 6-5). Por tanto, la oxidación siguiente está en el extremo de la molécula, opuesto al formado por los carbonos del acetato recién adicionados. Esto tiene importantes consecuencias en la investigación del ciclo y sus vías metabólicas asociadas por medio de indicadores radiactivos como se verá posteriormente (página 151).

El isocitrato es oxidado dando el cetoácido oxalosuccinato por la isocítrico deshidrogenasa que transfiere dos electrones y dos H⁺ al NAD; el NADH formado es reoxidado por la vía del sistema de transporte de electrones. El oxalo-

Figura 6-5. Estereoespecificidad de la aconitasa. El C₁ y C₂ del ácido cítrico se derivan de la acetil-CoA y el C₃-D₃ del oxaloacetato.

- A. Muestra una molécula de citrato orientada correctamente para un enlace en tres puntos, a través de los tres grupos carboxilo, a la superficie de la enzima.
- B. Las flechas muestran el sitio activo.
- C. Muestra una molécula de citrato orientada incorrectamente.



succinato es descarboxilado por una **carboxilasa** (una enzima que adiciona o remueve grupos carboxilo) dando ácido α -cetoglutárico* y CO_2 . Luego el ácido α -cetoglutárico es descarboxilado de modo oxidativo por una reacción irreversible dando ácido succínico y CO_2 . Esta reacción es similar esencialmente a la descarboxilación del piruvato. Requiere TPP y ácido lipoico oxidado formando succinil-CoA; la reacción está catalizada por la deshidrogenasa del ácido α -cetoglutárico. El ácido lipoico reducido así formado, reduce al NAD y se reoxida en el proceso. La succinil-CoA es convertida por la tiokinasa succínica en ácido succínico y CoA. En la reacción con **tiokinasa** la energía del enlace tioéster de la succinil-CoA se utiliza para convertir al $\text{ADP} + \text{Pi}$ en ATP.

La oxidación de succinato a fumarato por la deshidrogenasa succínica difiere de otras oxidaciones en el ciclo en que dos H^+ y dos electrones son transferidos directamente al dinucleótido de flavina adenina (FAD) —la coenzima de la deshidrogenasa succínica— más que al NAD (ver también Figura 6-21). El FADH_2 así formado reacciona con el sistema del citocromo de la manera usual; sin embargo, produce solamente dos moléculas de ATP en la transferencia de electrones al oxígeno. Este paso en el ciclo está fuertemente inhibido por el ácido malónico, un análogo de tres carbonos del ácido succínico, que inhibe a la enzima deshidrogenasa succínica ligándose a ella pero sin reaccionar.

El fumarato es convertido a malato por la adición de agua cerca de la doble ligadura, catalizada por la fumarasa. Este paso en el ciclo de Krebs no libera energía, pero prepara al ácido de cuatro carbonos para una oxidación con liberación de energía subsecuente (ácido málico a ácido oxaloacético). Las reacciones del succinato y fumarato, a diferencia de las del citrato y de los otros miembros asimétricos del ciclo, son simétricas; o sea que las enzimas involucradas no pueden distinguir entre los dos extremos de la molécula. Los carbonos derivados de cualquier extremo de la estructura original de la succinil-CoA se vuelven indistinguibles o se entremezclan en las reacciones siguientes. En el paso final del ciclo, el ácido málico es oxidado por la deshidrogenasa málica a ácido oxaloacético, reduciéndose el NAD en el proceso. Esto completa las reacciones del ciclo de Krebs.

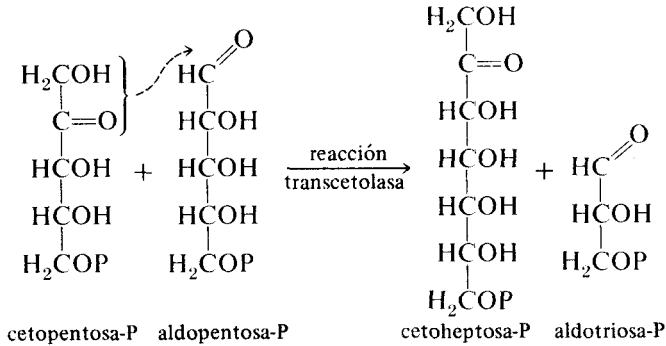
BALANCE DE ENERGÍA. Por cada molécula de piruvato oxidada a acetyl-CoA y por las tres oxidaciones ligadas al NAD en el ciclo, se llevan al oxígeno un par de electrones y un par de iones H^+ por la vía de la cadena de transporte de electrones, produciéndose tres moléculas de ATP en el proceso, haciendo un total de 12 ATP. Además, la oxidación del succinato ligada al FAD genera dos ATP más y la regeneración de CoA a partir de succinil-CoA genera un ATP. Por tanto, la síntesis total de ATP por cada vuelta de ciclo (la oxidación de una molécula de piruvato a CO_2 y H_2O) es de 15 ATP, o 30 ATP por molécula de glucosa. Se recordará que la glicólisis genera adicionalmente ocho moléculas de ATP por molécula de glucosa, llevando a 38 el total de moléculas de ATP que pueden generarse en la combustión completa de una molécula de glucosa a CO_2 y H_2O . El balance de la energía total es pues sumamente favorable al catabolismo, la energía recobrada como ATP representa solamente cerca de la mitad de la energía total de combustión de la glucosa. El resto se pierde como calor y se utiliza para operar el sistema, es decir, para mantener un balance de intermediarios favorables para que las reacciones puedan proceder con tasas eficientes.

*También llamado ácido 2-oxoglutárico.

VÍA ACCESORIA DE LAS PENTOSAS

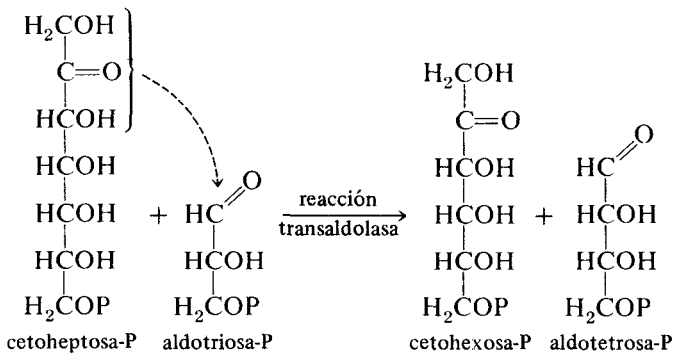
REACCIONES. Esta vía, conocida también como la **vía accesoria hexosamonofosfato** a la vía de **oxidación directa** del catabolismo de la glucosa, es una secuencia de reacciones que esencialmente convierten la glucosa en fosfato de triosa y CO_2 . Solamente se produce una molécula de CO_2 por cada molécula de glucosa; el resto de los carbonos sufren una complicada reorganización. El ciclo se muestra en la Figura 6-6 junto con las enzimas responsables de las reacciones. Algunas de éstas son similares o idénticas a las enzimas de la secuencia glicolítica.

Dos enzimas extremadamente importantes que se presentan tanto aquí como en la vía de reducción del carbono en la fotosíntesis (el ciclo de Calvin, descrito en el Capítulo 7), son la **transcetolasa** y la **transaldolasa**. La **transcetolasa** transfiere los primeros dos carbonos de una P-cetosa a una P-aldosa produciendo una nueva P-cetosa, que tiene dos carbonos más que la aldosa receptora, y una nueva aldosa que tiene dos carbonos menos que la cetosa donadora.



Hay dos reacciones **transcetolasa** en el ciclo. La primera convierte la **xilulosa-5-fosfato (Xu-5-P)** y la **ribosa-5-fosfato (R-5-P)** en la **sedoheptelosa-7-fosfato (S-7-P)** y **3-fosfogliceraldehído (GAP)**, y la segunda convierte la **Xu-5-P** y **entrosa-4-fosfato (E-4-P)** en **fructosa-6-fosfato (F-6-P)** y **GAP**.

La **transaldolasa** transfiere los tres carbonos superiores de una cetosa-P a una aldosa-P produciendo una nueva cetosa y una nueva aldosa más corta.



La reacción **transaldolasa** en la vía accesoria de las pentosas convierte la **S-7-P** y la **Xu-5-P** en **F-6-P** y **E-4-P**. El resultado neto de las reacciones **transcetolasa** y **transaldolasa** es la conversión de tres azúcares C_5 en dos azúcares C_6 y una

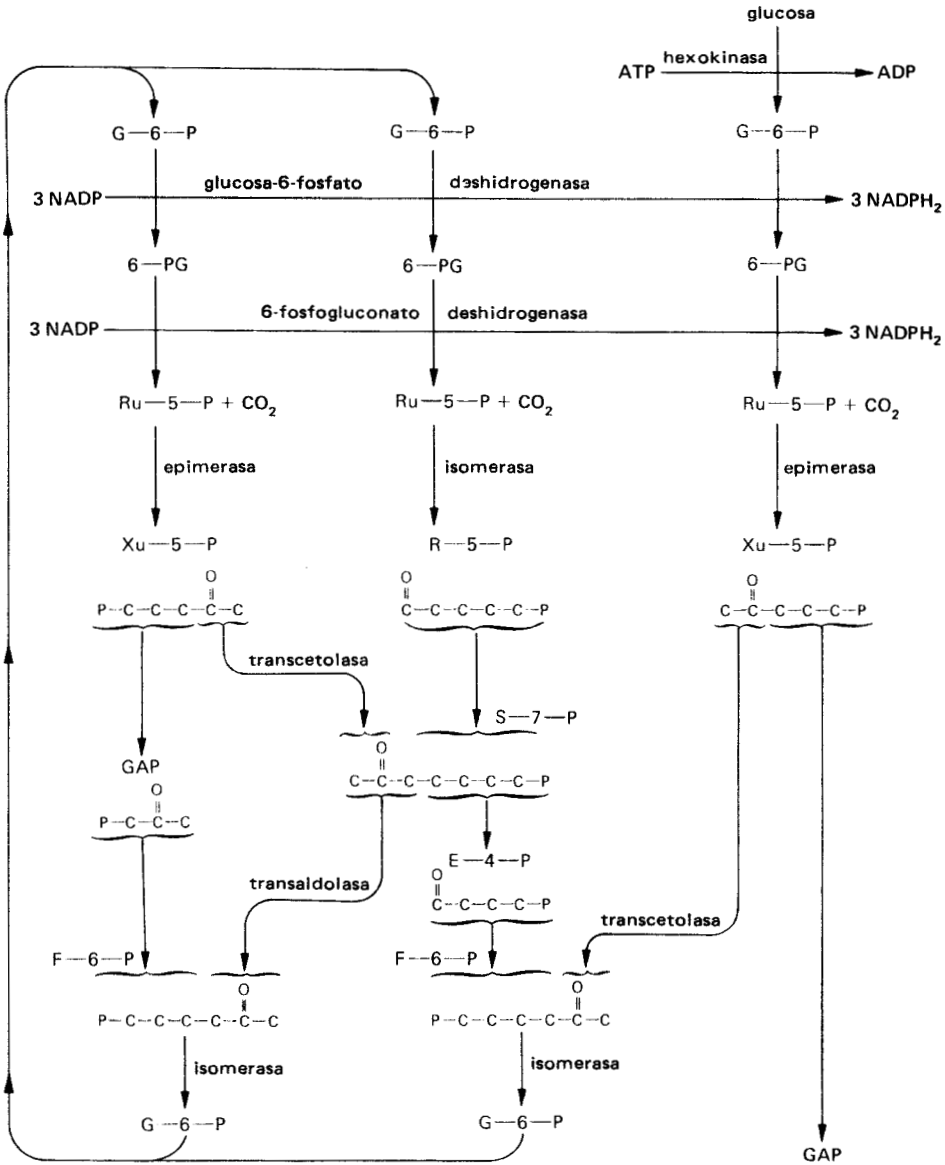


Figura 6-6. Vía accesoria de las pentosas. Todas las reacciones son reversibles excepto la fosforilación de la glucosa por la hexokinasa. Como se describe aquí, cada vuelta del ciclo convierte una molécula de glucosa en gliceraldehído fosfato más 3 CO₂.

C₃. Estas intrincadas reacciones se han diseñado de modo claro en la porción central de la Figura 6-6.

Otra enzima nueva es la ribulosa-fosfato epimerasa (las epimerasas cambian la configuración, es decir el plano de simetría de los compuestos) que altera la ribulosa-5-fosfato (Ru-5-P) en el C₃ convirtiéndola en xilulosa-5-fosfato (Xu-5-P). La fosforriboisomerasa convierte la Ru-5-P en su isómero ribosa-5-fosfato (R-5-P). Tienen lugar dos pasos oxidativos: la oxidación de G-6-P a 6-fosfogluconato por la G-6-P deshidrogenasa y la descarboxilación oxidativa del fosfogluconato a

Ru-5-P por la deshidrogenasa del ácido 6-fosfogluconico. Ambas deshidrogenasas están ligadas a la coenzima NADP que, a su vez, puede reducir al NAD por una transhidrogenasa. El NADH puede luego reducir la cadena de transporte de electrones y producir ATP. O bien el NADH puede utilizarse como agente reductor en varias reacciones de síntesis tales como síntesis de grasas.

Los productos de la oxidación son CO_2 y triosafosfato. Es posible que dos moléculas de triosafosfato se combinen por la acción con aldolasa (Figura 6-1) después de la isomerización de una molécula de GAP, el producto del ciclo, a DHAP. La FDP resultante puede convertirse en G-6-P que puede entonces volver a entrar al ciclo, así que la oxidación completa de hexosa a CO_2 puede producirse. De otro modo, probablemente mucho más común, el GAP producido puede entrar a la provisión de triosafosfatos de la célula y oxidarse a piruvato, y de aquí oxidarse en el ciclo de Krebs.

BALANCE DE ENERGÍA. Por cada molécula de CO_2 producida a partir de glucosa se reducen dos moléculas de NADP formándose seis moléculas de ATP, o 36 ATP por cada molécula de glucosa oxidada. Se necesita un ATP para fosforilar la glucosa inicialmente; por tanto, la ganancia neta es de 35 ATP por glucosa, lo que hace a esta vía de oxidación un poco menos eficiente que la glicólisis y el ciclo de Krebs (38 ATP por glucosa). Si el triosafosfato producido en la vía accesoria entra al proceso glicolítico, la energía recobrada es algo más alta: se producen 18 ATP en la producción de tres CO_2 , menos uno para la fosforilación inicial de la glucosa; la siguiente oxidación del piruvato produce 15 ATP más, dando un total de 37 moléculas de ATP por molécula de glucosa oxidada.

FERMENTACIÓN

En ausencia de oxígeno, las reacciones de oxidación del ciclo de Krebs no pueden ocurrir, y los organismos que derivan su energía del catabolismo de la glucosa tienen que descansar en la energía liberada en la glicólisis exclusivamente. Pero se presenta otro problema. El NADH que se forma durante la oxidación del GAP no puede reoxidarse por el oxígeno, de aquí que se necesite otro sistema para producir la continua provisión de NAD requerida para la operación de la glicólisis. Este problema se ha solucionado en varios organismos de dos modos importantes.

Una solución es la reducción de piruvato a lactato, catalizada por la deshidrogenasa del ácido láctico que convierte el NADH a NAD en el proceso. Este es el paso terminal en los sistemas animales, que a menudo lleva a cabo glicólisis y metabolismo oxidativo en sitios bastante distantes. La reacción es característica de algunos sistemas vegetales y de ciertas bacterias, por ejemplo *Lactobacillus*, que agría la leche por la producción de ácido láctico.

La segunda solución es la descarboxilación del piruvato a acetaldehído, catalizada por la alcohol-deshidrogenasa con la reoxidación del NADH. Estas reacciones se esquematizan en la Figura 6-7. Esta es la vía encontrada comúnmente en las levaduras, la fermentación alcohólica de los azúcares es una reacción muy importante (tanto sociológica como fisiológicamente). Es probable que los organismos masivos como los tubérculos de papa, que pueden estar faltos de oxígeno en su centro, dado el largo camino de difusión, puedan llevar a cabo fermentación alcohólica como también las semillas en germinación antes que se rompa la testa y permita la entrada de oxígeno.

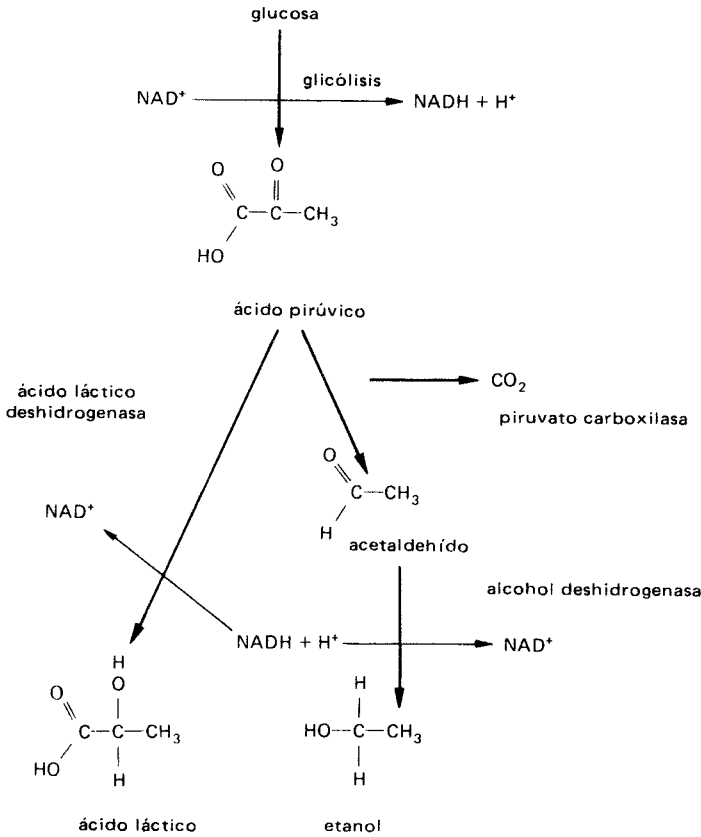


Figura 6-7. Vías de fermentación que llevan a la reoxidación del NADH.

Como resultado de la necesidad de reoxidar el NADH, la producción de energía de la conversión de una molécula de glucosa a dos moléculas de lactato o de etanol + CO₂ es muy pequeña: solamente dos moléculas de ATP (cerca de 15 kcal/mol) se producen, y esto es tan sólo un 2.5% de la energía total presente en la molécula de glucosa. Así es que la recuperación de energía de aquella por fermentación es extremadamente baja, y los organismos que descansan en la fermentación para la producción de energía deben consumir grandes cantidades de azúcar en el proceso.

LOCALIZACIÓN DE LOS PROCESOS

Las células pueden ser fraccionadas para separar los organelos subcelulares, generalmente rompiendo las células o tejidos seguido de una centrifugación cuidadosa. Como los organelos varían un tanto en sus densidades, pueden separarse solos o en grupo, los más pesados primero, controlando cuidadosamente la velocidad de la centrífuga o la densidad del líquido de suspensión. De otro modo, los organelos pueden ser separados en un gradiente de densidades. Se colocan con cuidado capas de líquidos de densidades crecientes a partir del fondo de un tubo de centrífuga

y los restos celulares se dispersan en la superficie. Todo el gradiente se centrifuga cuidadosamente de modo que no se mezclen las capas. Los diversos componentes de la célula giran a través de las capas de densidad ligera en el gradiente, hasta que alcanzan la capa de densidad igual a la suya propia y ahí se detienen. Es posible determinar enzimas específicas en las diversas capas del gradiente. Así es posible encontrar cuáles enzimas se asocian con cuáles partículas específicas u organelos celulares y cuáles están libres o solubles en el citoplasma.

Se ha demostrado que las enzimas de la secuencia glicolítica y de la vía accesoria de las pentosas están solubilizadas en su mayoría; es decir, no se asocian con ninguna partícula sino que están o bien libres en el citoplasma o tan sólo asociadas sin firmeza a las membranas citoplásmicas como el retículo endoplásmico. Las enzimas del ciclo de Krebs, por otra parte, están mayormente en la mitocondria, como también las enzimas de la fosforilación oxidativa. Esto significa que los productos de la glicólisis deben poder entrar y salir según se necesite. Por otra parte, no es probable que la membrana de la mitocondria sea totalmente permeable para los intermediarios del ciclo, pues de otro modo sería imposible mantenerlos en el interior a la concentración necesaria para la operación del ciclo. Por tanto, se necesita un cierto número de enzimas transportadoras para mover los compuestos hacia dentro y fuera de la mitocondria según se requiera. Estas enzimas pueden necesitar ATP para funcionar. Se estudian en el Capítulo 12.

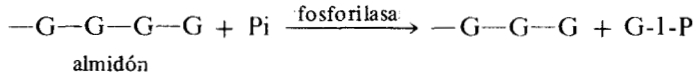
Así, la mitocondria constituye un sistema totalmente autosuficiente que efectúa, entre otras cosas, las reacciones energéticas básicas celulares. Muchos de los sistemas enzimáticos dentro de la mitocondria se asocian íntimamente de manera estructural. Como se vio en el Capítulo 5, las enzimas del sistema de transporte de electrones están firmemente empacadas y altamente estructuradas dentro de los pliegues de la membrana interna de la mitocondria, y en estrecha asociación física con las enzimas que sintetizan ATP. Tal asociación y estrecho ligamento es necesario para la eficiente transmisión de intermediarios, electrones y energía. Se conocen otros grupos de enzimas que están también ligados estructuralmente, formando complejos multienzimáticos. El grupo de enzimas que lleva a cabo la descarboxilación del ácido pirúvico constituye, según se ha demostrado, un complejo así en las bacterias, y también las enzimas similares que descarboxilan al α -cetoglutarato en las plantas y las enzimas asociadas con la síntesis de las grasas (Capítulo 9). Algunos otros grupos de enzimas están también estrechamente ligados en organelos (por ejemplo, las enzimas del ciclo del glioxilato que se encuentran en los glioxisomos de las semillas).

Hubo una tendencia a tomar este hecho como principio, y algunos fisiólogos han supuesto erróneamente que todos los mecanismos de reacción están asociados con organelos o con estructuras celulares organizadas. Por ejemplo, se pensó que las reacciones de fijación del nitrógeno estaban organizadas en nitrosomas y las reacciones primarias de la fotosíntesis en cuantosomas, ninguno de los cuales resultaron ser entidades reales. La generalización es un proceso importante en el desarrollo de la ciencia, pero estos ejemplos muestran que es en extremo peligroso y debe aplicarse con gran cuidado.

MOVILIZACIÓN DE LOS SUBSTRATOS

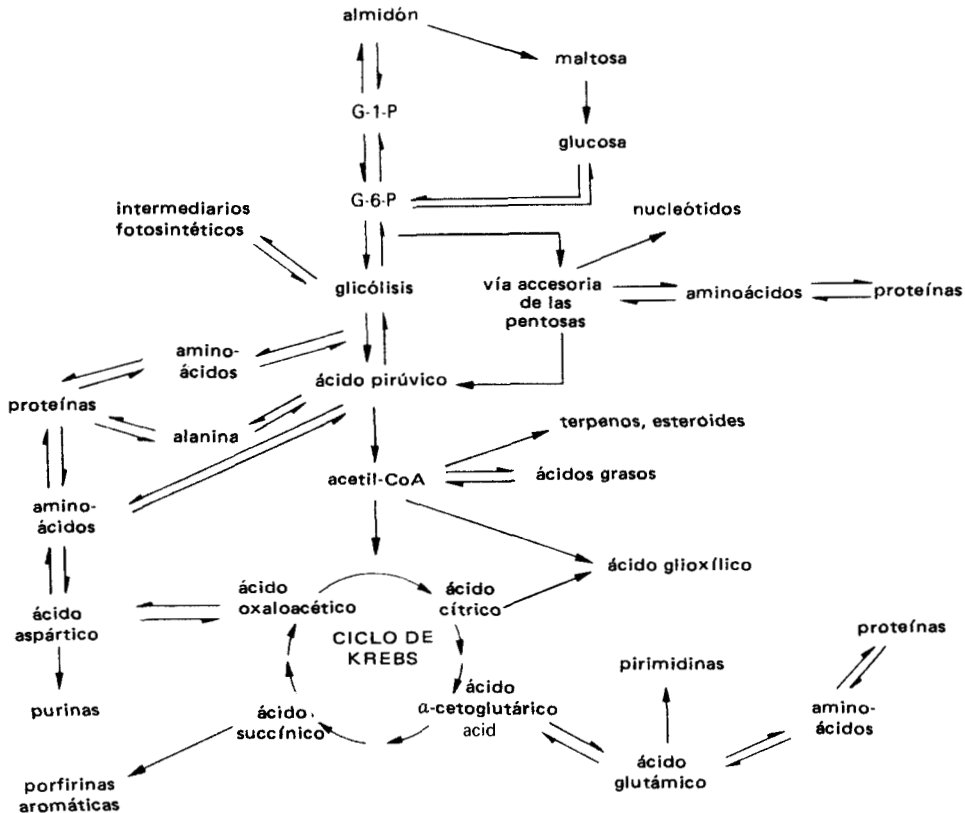
Los sustratos más generales de la respiración celular (ver Figura 6-8) son el almidón y polisacáridos relacionados con él, azúcares solubles como sacarosa, grasas

y proteínas. Bajo ciertas circunstancias, compuestos de bajo peso molecular tales como ácidos orgánicos o azúcares simples pueden llegar a acumularse. Pueden servir como sustratos respiratorios, pero simplemente entran al metabolismo respiratorio en los sitios apropiados y no se considerarán de aquí en adelante (ver Figura 6-8). El almidón es con frecuencia el mayor sustrato respiratorio y generalmente es degradado por reacción con la fosforilasa dando glucosa-1-fosfato (G-1-P).



La G-1-P puede ser convertida en G-6-P por la enzima fosfoglucomutasa y entrar a la secuencia glucolítica. Pero la amilofosforilasa puede atacar solamente dos enlaces α -1:4-glicósido, y los enlaces 1:6 de la amilopectina deben ser rotos por la llamada enzima-R (amilo-1,6-glucosidasa) que rinde moléculas de glucosa libre. Otros sistemas para la degradación del almidón son la α -amilasa y β -amilasa, ambas rinden el disacárido maltosa. La maltosa es hidrolizada a glucosa por la enzima maltasa, de amplia distribución. La α -amilasa ataca enlaces internos 1:4 en la molécula de almidón, rompiendo la cadena en fragmentos pequeños. La β -amilasa sólo ataca los ligamentos subterminales de la cadena liberando las dos hexosas terminales como maltosa.

Figura 6-8. Relaciones entre los intermediarios del metabolismo respiratorio y otras secuencias metabólicas.



Naturalmente, después del ataque de la amilasa quedan grupos restantes de glucosa impares; éstos contienen siempre tres residuos de hexosa, nunca uno. Si están presentes enlaces 1:6 ramificados, pueden quedar restantes varias dextrinas conteniendo hasta siete unidades de glucosa (arriba de dos a cada lado del enlace 1:6 residual). Éstas se llaman **dextrinas límite** y pueden servir como iniciadoras para la síntesis de nuevas moléculas del almidón (ver Capítulo 9). La degradación de almidón por la amilasa parece ser el sistema más comúnmente usado por las semillas para movilizar sus reservas; las hojas y las estructuras almacenadoras de almidón como los tubérculos de papa movilizan el almidón mayormente por reacción con la fosforilasa.

La entrada de sacarosa en el metabolismo respiratorio se produce probablemente sobre todo por medio de la enzima hidrolítica invertasa que está casi universalmente distribuida en los tejidos vegetales. La invertasa hidroliza a la sacarosa directamente dando una mezcla equimolar de glucosa + fructosa llamada de **azúcares invertidos** (la sacarosa es dextrorrotatoria, pero la mezcla de glucosa + fructosa es levorrotatoria, así que al hidrolizarse la dirección de la rotación queda invertida). El enlace glicosídico, que es el enlace energético de la sacarosa, se gasta para esta reacción. La enzima sacarosa fosforilasa, que convierte a la sacarosa en G-1-P y fructosa en *Pseudomonas* (ver página 110), no se encuentra en las plantas superiores.

Se ha trabajado poco sobre la degradación *in vitro* de otros polisacáridos en las plantas, pero se ha informado de enzimas hidrolíticas que degradan compuestos tales como inulina (polifruetosana) a disacáridos y monosacáridos; éstos pueden convertirse en G-6-P o F-6-P, entrando así al proceso glicolítico.

Otros substratos de la respiración son grasas y proteínas, aunque su uso no es tan general como el de la sacarosa o el almidón. Las grasas se degradan por el proceso conocido como β -oxidación, que corta las moléculas de ácido acético del extremo ácido de los ácidos grasos en forma de acetyl-CoA, la que puede entrar al ciclo de Krebs directamente. El mecanismo de reacción es complejo y no se han demostrado todos sus pasos en las plantas; sin embargo, su operación probable es la que se esquematiza en la Figura 6-9. El ATP se produce en la reoxidación del FADH y NADH que se reducen por la oxidación de los ácidos grasos. El glicerol que queda después de la oxidación de los residuos de ácido graso de la grasa, se fosforila por una kinaasa apropiada para formar glicerol fosfato; éste se puede oxidar luego a DHAP bajo cuya forma los carbonos pueden entrar directamente al proceso glicolítico. La degradación respiratoria de las grasas probablemente no es un fenómeno general sino que ocurre durante la germinación de ciertos tipos de semillas oleaginosas (ver Capítulo 17).

Las proteínas se usan frecuentemente como substratos de la respiración en las plantas. Esto puede ocurrir bajo condiciones de falta de alimento o durante la germinación de las semillas cuya reserva principal es proteína. Además, algunos tejidos y órganos sufren una continua destrucción y resíntesis de proteína. Esto puede ocurrir durante el crecimiento cuando hay un continuo cambio en los juegos de enzimas, desde las que dirigen las reacciones de crecimiento y desarrollo a las que dirigen reacciones características de tejidos maduros. El recambio de proteínas es característico también de ciertos tejidos y de cultivos de tejido. Este proceso y sus relaciones metabólicas se consideran más detalladamente en los Capítulos 8 y 15. En esta discusión es importante enfatizar que diversos intermediarios en el proceso respiratorio, particularmente en el ciclo de Krebs, forman los esqueletos de carbono de aminoácidos importantes y por reacciones inversas

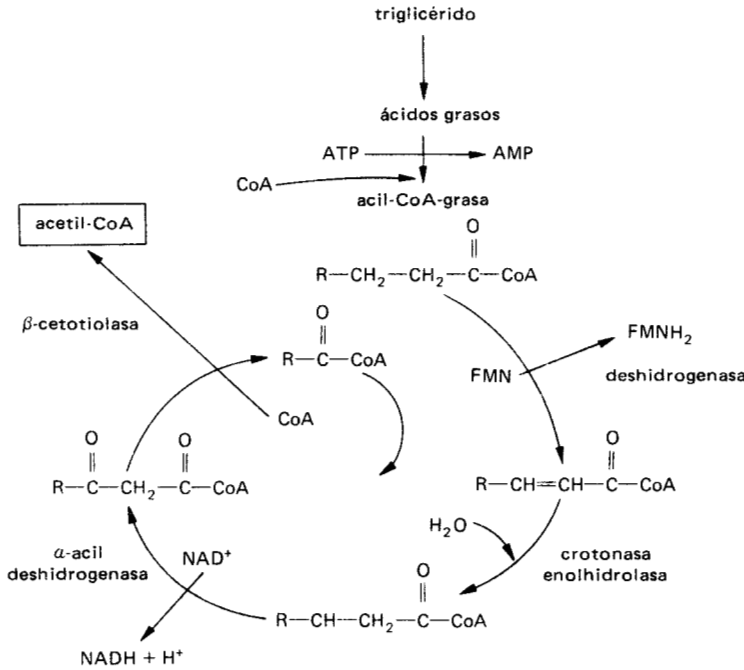


Figura 6-9. Ciclo de la oxidación de los ácidos grasos (β oxidación) con producción de acetil-CoA.

son puntos de entrada del carbono de las proteínas al metabolismo respiratorio. Los más importantes de ellos son los α -cetoácidos pirúvico, α -cetoglutarico y oxaloacético. Estos compuestos α -ceto pueden, por el proceso de transaminación (ver Capítulo 8), formar los aminoácidos alanina, glutámico y aspártico, todos ellos importantes en la síntesis proteica y como precursores de otros aminoácidos. Estas relaciones se muestran en la Figura 6-8.

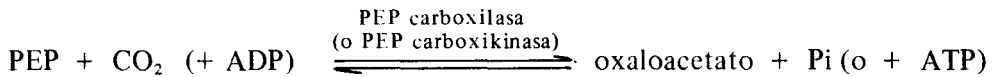
REACCIONES DE CARBOXILACIÓN

En una secuencia cíclica de reacciones como el ciclo de Krebs, una de las consecuencias es que por cada molécula de acetato oxidada se requiere una molécula de aceptor y solamente se regenera una. La tasa de las reacciones depende en parte de la concentración de los intermediarios; debe haber una reserva de oxaloacetato para iniciar las reacciones del ciclo. Si la concentración de intermediarios del ciclo cae a un nivel bajo, el ciclo se retarda o se detiene. Cada vez que sale del ciclo una molécula de oxaloacetato, de α -cetoglutarato o de cualquier otro intermediario hay una molécula menos de oxaloacetato utilizable para la subsecuente operación del ciclo.

Así pues ciertas reacciones son necesarias para recuperar a los intermediarios del ciclo, cuando son gastados en reacciones de síntesis. En estas reacciones los miembros del ciclo, o los compuestos que lo alimentan, son convertidos en nuevas moléculas de un determinado miembro del ciclo. Tales reacciones, llamadas **anapleróticas**, no contribuyen a la reserva energética de la célula sino que sirven para regenerar a los intermediarios del ciclo que puedan haber sido agotados.

Las reacciones de carboxilación que convierten un ácido de tres carbonos del proceso glicolítico en un ácido de cuatro carbonos del ciclo de Krebs, son importantes reacciones anapleróticas. Sin embargo, estas carboxilaciones tienen varias otras funciones en las plantas, incluso la síntesis de intermediarios en tejidos embrionarios o en tejidos que no tienen un mecanismo de fijación fotosintética del CO_2 . Esto se estudiará en el Capítulo 15.

La reacción de carboxilación más importante está catalizada por la PEP-carboxilasa y forma oxaloacetato.



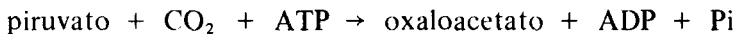
Esta reacción puede ser catalizada también por la enzima fosforilante PEP-carboxikinasa, en cuyo caso produce $\sim \text{P}$ en forma de ATP y procede más lentamente.

Se conocen por lo menos dos enzimas que pueden carboxilar al piruvato, formando un ácido de cuatro carbonos. Una de ellas es la enzima málica que cataliza la reacción entre piruvato y CO_2 para formar malato



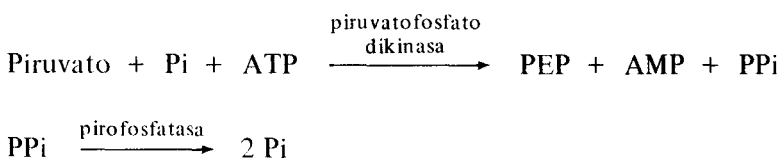
Pero ésta no es una reacción anaplerótica muy importante porque corre más fácilmente hacia atrás (descarboxilación). Igualmente, esta reacción es específica para el NADPH y por tanto probablemente no es mitocondrial. En la mitocondria está presente una enzima málica específica para el NAD pero su función casi exclusiva es descarboxilar el malato.

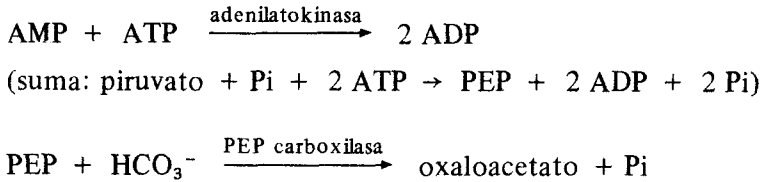
Una enzima encontrada en el tejido animal y también en *Pseudomonas* usa la energía de hidrólisis del ATP para acelerar una reacción que también carboxila al piruvato pero que produce oxaloacetato.



Todas estas reacciones regeneran intermediarios del ciclo de Krebs por carboxilación del piruvato (o del PEP) en lugar de descarboxilarlo, y en esta forma circunvalan las reacciones oxidativas del ciclo. Estas reacciones pueden ser importantes también en el metabolismo de síntesis bajo ciertas circunstancias, particularmente durante los principios del crecimiento de las plántulas y en el metabolismo de las raíces y aun de los tejidos verdes en ausencia de luz.

Una secuencia de reacciones un tanto especializada que lleva la carboxilación del fosfoenolpiruvato (PEP) se encuentra en los tejidos fotosintéticos de ciertas plantas. En esta secuencia de reacciones la energía de la hidrólisis del ATP y del pirofosfato se usa para dirigir la carboxilación por formación del substrato PEP, por una reacción fuertemente exergónica.





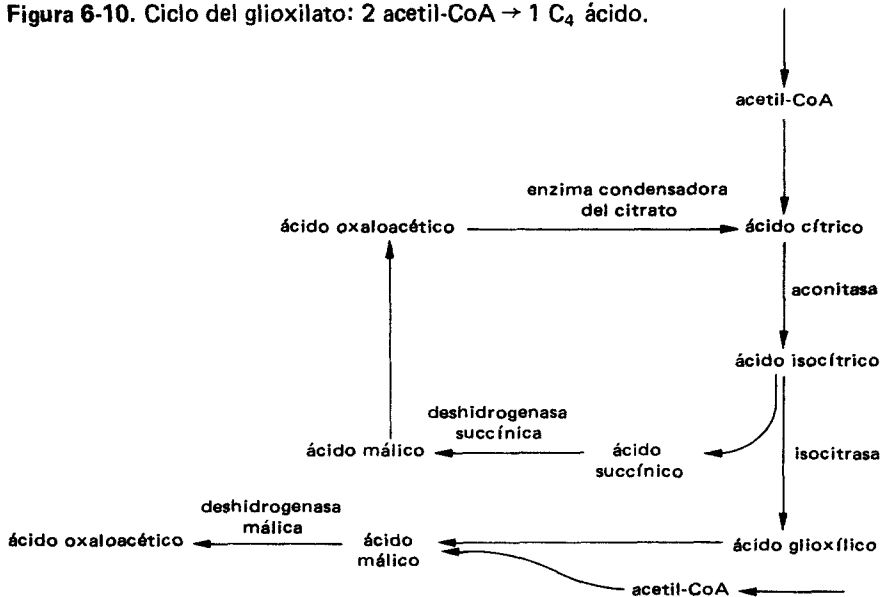
Esta secuencia de reacciones, en la que la formación del sustrato para la carboxilación es catalizada por la enzima piruvato, fosfato-dikinasa, se ve con más detalle en el Capítulo 7, página 192.

CICLO DEL GLIOXILATO

Otra vía anaplerótica importante es el ciclo del glioxilato, un ciclo interno que capacita para que una molécula de citrato y una molécula de acetil-CoA se conviertan, finalmente, en dos moléculas de oxaloacetato por las reacciones esquematizadas en la Figura 6-10. En este ciclo el paso importante es el rompimiento del isocitrato (formado por la operación normal de la enzima condensadora del citrato) en una molécula de succinato y una molécula de glioxilato por la enzima isocitratasa. El succinato se convierte en oxaloacetato por el proceso normal del ciclo de Krebs. El glioxilato forma el sustrato de una reacción de condensación con acetil-CoA, similar esencialmente a la reacción entre el oxaloacetato y la acetil-CoA. Esta reacción está catalizada por la enzima malato-sintetasa. Por esta reacción se forma una molécula de malato que puede luego oxidarse para dar una segunda molécula de oxaloacetato.

Aunque este ciclo es capaz de aumentar la concentración de oxaloacetato, hay poca evidencia de que opere ampliamente en tal sentido. Parece ser mucho más importante como un medio por el que la grasa que almacenan muchas semi-

Figura 6-10. Ciclo del glioxilato: 2 acetil-CoA → 1 C₄ ácido.



llas, como las de higuera o ricino, puede movilizarse y convertirse en azúcares, apropiados para transportarse a la porción en crecimiento del embrión. La acetil-CoA se forma por la β -oxidación de las grasas y es convertida a ácido oxaloacético por el ciclo del glioxilato en los glioxisomas. El ácido oxaloacético se descarboxila por la operación inversa de una PEP-carboxilasa produciéndose CO_2 y PEP. El PEP es luego reducido para formar PGA y yendo a la inversa del proceso EMP, se forma fructosa-1,6-difosfato. Ésta pasa a fructosa-6-fosfato por una fosforilasa (no por la acción inversa de una fosfohexokinasa), que a su vez puede convertirse en glucosa-1-fosfato que, con la fructosa-6-fosfato, forma el sustrato para la síntesis de la sacarosa. Así, el carbono que estaba almacenado como grasa en las semillas puede ser movilizado y convertido en azúcares, que es la forma normal de transporte del carbono en las plantas. La producción de azúcares a partir del PEP se denomina frecuentemente gluconeogénesis. Al considerar las reacciones de gluconeogénesis salta un hecho curioso. Es de la máxima importancia que la fosfohexokinasa que fosforila a la fructosa-6-fosfato y la fosfatasa que la desfosforila estén siempre separadas o reguladas cuidadosamente en la célula; de otro modo estas enzimas se acoplarían para efectuar una reacción cíclica que funcionaría esencialmente como una ATPasa efectiva, una situación sin duda desventajosa para la célula.

CONTROL DE LA RESPIRACIÓN

EFFECTO PASTEUR. Hace mucho tiempo que Pasteur advirtió que el proceso metabólico de las levaduras puede ser afectado por el oxígeno: bajo oxígeno favorece la fermentación en tanto que alto oxígeno inhibe la fermentación y estimula la respiración oxidativa y también promueve el uso del carbono de los azúcares para reacciones de síntesis. Este fue el primer reconocimiento de un sistema de control en el metabolismo; los fisiólogos y bioquímicos todavía discuten cómo funciona. Un probable mecanismo es la regulación de la relación ATP/ADP por el oxígeno. En ausencia del oxígeno el metabolismo oxidativo no puede ocurrir y la principal corriente de síntesis de ATP queda cortada. El metabolismo continuado de la célula utiliza todo el ATP y se produce una gran cantidad de ADP y P_i , lo cual estimula la fermentación. A causa de la limitada energía liberada (y ATP formado) en la fermentación, se utilizan cantidades mucho mayores de sustrato para sostener la misma tasa de reacciones de síntesis.

Los experimentos con dinitrofenol (DNP), un compuesto que desacopla la fosforilación oxidativa, confirman este punto de vista (desacoplar significa separar las reacciones del sistema del citocromo de las que hacen ATP de modo que no se sintetiza ATP durante la transferencia de electrones). Aunque el DNP no afecta directamente las reacciones glicolíticas estimula fuertemente la glicólisis reduciendo las cantidades de ATP y permitiendo una acumulación de ADP. El fisiólogo americano H. Beevers mostró que el DNP puede causar un cambio notable de la respiración hacia la fermentación, aun en presencia de oxígeno.

En ausencia de oxígeno el ciclo de Krebs no puede operar, así que sus intermediarios no están disponibles para las reacciones de síntesis. Tampoco hay piruvato disponible porque se requiere que se reduzca a lactato o etanol para reoxidar al NADH producido en la oxidación de los triosafosfatos. Además, muchas reacciones de síntesis que usan a estos intermediarios requieren metabolismo oxidativo. De aquí que bajo condiciones anaeróbicas muy poco, o nada,

del carbono del azúcar pueda utilizarse en síntesis celulares, en tanto que la presencia de oxígeno permite que esas reacciones ocurran.

CONTROL DE RETROACCIÓN Y ALOSTÉRICO. La respiración es un proceso exergónico (o exotérmico), es decir, libera energía. Por tanto, si no se ejerciera algún control la respiración procedería acelerada y continuamente hasta que todo el abastecimiento de sustrato se agotara. De hecho, funcionan diversos controles, encadenando o integrando las diversas fases del metabolismo celular. Consideraremos dos tipos principales de control: efectos alostéricos y control de retroacción. Los efectos alostéricos se ejercen cuando una molécula pequeña, a menudo no relacionada directamente con la reacción, puede promover o inhibir una reacción enzimática específica al combinarse en un sitio secundario, o alostérico, de la enzima. Los mecanismos de auto control involucran la inhibición o, con menor frecuencia, la estimulación de una reacción por uno de sus productos finales, a menudo como resultado de un efecto alostérico. También puede ocurrir en el control que un reactante afecte un paso metabólico posterior en el proceso. Esta situación no es tan común.

Los puntos de control en las vías metabólicas no son fortuitos. Por lo general una reacción temprana y otra tardía en la secuencia metabólica son fuertemente exotérmicas (es decir, tienen un fuerte cambio negativo en la energía libre) y son por tanto casi irreversibles. Esto impide la acumulación de sustratos o de intermediarios y las enzimas involucradas se denominan reguladoras y actúan en los sitios que requieren la regulación más obvia; del mismo tipo son las enzimas que median las reacciones en los sitios de la cadena metabólica de donde parte una ramificación. Algunos puntos de control se resumen en la Figura 6-11.

El primer regulador en la glicólisis es la fosfofructokinasa que fosforila a la F-6-P pasándola a FDP, utilizando al ATP como su donador. Esta enzima es inhibida alostéricamente por altas concentraciones de ATP y activada por el ADP y Pi. La inhibición por ATP impide que la reacción "se desboque" en presencia de altas concentraciones del sustrato, F-6-P, cuando la demanda de ATP es baja (o sea cuando está presente un exceso de ATP). La enzima también es inhibida por el citrato, el cual tiende a acumularse en presencia de exceso de ATP.

Las enzimas del ciclo de Krebs están bajo un control similar. La enzima aconitasa es inhibida por el ATP y el NADH y estimulada por el ADP; una preparación de *Neurospora* es inhibida por el α -cetoglutarato y estimulada por el citrato. Las reacciones anapleróticas están, como podría esperarse, bajo control alostérico. La piruvato-carboxilasa y la PEP-carboxilasa son activadas a veces (no siempre) por la acetil-CoA, un compuesto que se acumularía si se retardara el ciclo de Krebs, por la remoción de intermediarios que requieren reemplazo. La PEP-carboxilasa está bajo el control de un producto de su propia reacción: la carboxilación es inhibida por el malato que se forma fácilmente a partir del oxaloacetato resultante de la carboxilación del PEP.

CONTROL DE COFACTORES. Las reacciones respiratorias importantes están sujetas a un control precursor-producto a través de las relaciones entre NADH/NAD y ATP/ADP. La glicólisis y la fermentación se regulan básicamente por las exigencias de ATP y NADH de la célula, las reacciones de reducción de la fermentación (piruvato \rightarrow lactato o acetaldehído \rightarrow etanol) se dictan por la exigencia absoluta de NAD, que no puede provenir del NADH a través de la cadena de transporte de

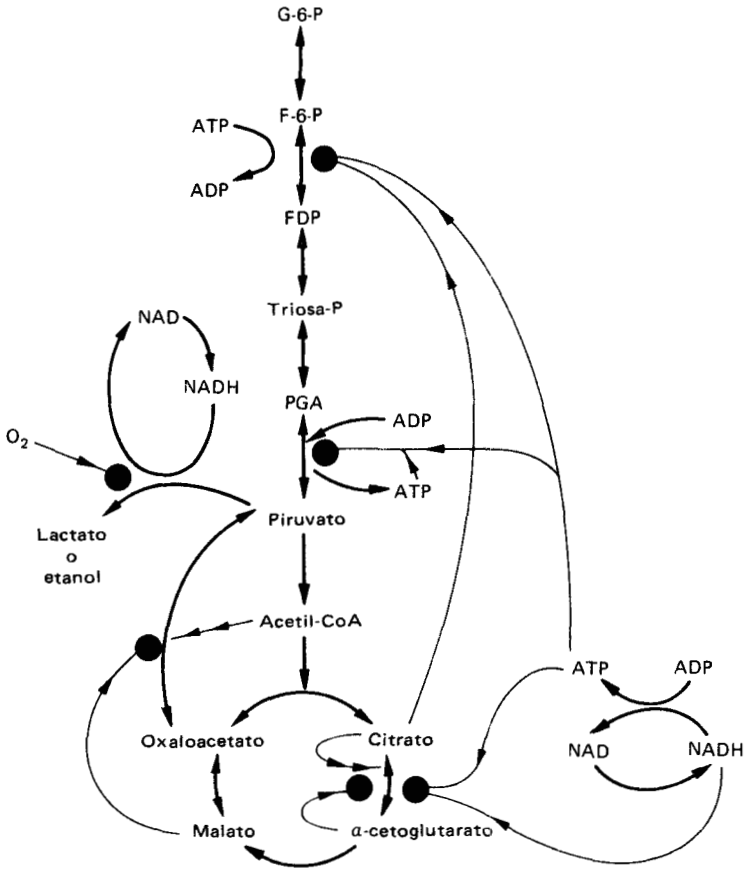


Figura 6-11. Esquema generalizado de la respiración mostrando algunos sitios de control por retroacción. Los niveles de ATP, ADP, NADH y NAD afectan, todos ellos, cualquier reacción en que dichos compuestos tomen parte (no se muestran todos para evitar confusiones). →estimula;→●inhibe.

electrones en ausencia de oxígeno. Dado que la oxidación del NADH en la mitocondria por la cadena de transporte de electrones está acoplada íntimamente a la formación de ATP (es decir que ADP y Pi son requeridos como substratos), todas las reacciones de oxidación del ciclo de Krebs están controladas por las necesidades celulares de ADP o NADH que abastecen de fuerza motriz a las reacciones de síntesis, crecimiento, absorción de sales, etc. En efecto, la tasa respiratoria está controlada por el nivel de carga energética de la célula, como se describe en el Capítulo 5 (página 111). La adición de DNP que desacopla la fosforilación oxidativa a menudo causa un súbito aumento en la producción de CO₂ porque todo el proceso oxidativo se libera de las restricciones impuestas por la exigencia de ADP y Pi como substratos obligados de las reacciones. La falla —bastante frecuente— del DNP en estimular la producción de CO₂ puede deberse a que la respiración está también bajo el control de otros sistemas, como ya se discutió.

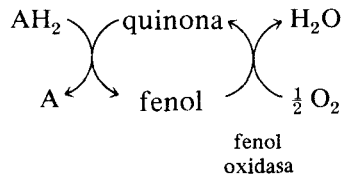
REACCIONES LATERALES. La tasa de respiración está afectada inevitablemente por las necesidades de intermediarios para la síntesis de la célula. Por tanto, la

utilización de los intermediarios afectará a las reacciones que se generan por acción de masas, aumentando la tasa total de la respiración. Ya que el metabolismo posterior de los intermediarios utilizados (por ejemplo de aminoácido a proteína) también requiere ATP o cofactores reducidos, ocurrirá un aumento posterior en la tasa respiratoria. Se puede ver así que la respiración está estrechamente integrada con las actividades que requieren energía y substratos en la célula. Todas las actividades metabólicas de las células y organismos se integran así. Sin tal integración prevalecería un caos metabólico en la compleja red de reacciones intermedias de la célula.

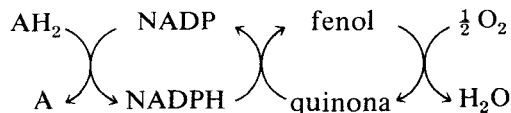
OTROS SISTEMAS RESPIRATORIOS Y OXIDASAS

FENOLOXIDASAS. Se conocen varias enzimas que oxidan a los fenoles dando quinonas. Dos de las más importantes son la monofenol oxidasa (tirosinasa) y la polifenol oxidasa (catecol oxidasa). Estas enzimas participan en la característica "reacción traumática" de las plantas y contribuyen a la respiración traumática convirtiendo los fenoles liberados en la herida a quinonas, que son tóxicas a los microorganismos, ayudando así a impedir la infección. El color café que se desarrolla a menudo rápidamente en la herida (por ejemplo cuando a un tubérculo de papa o una manzana se le hace un corte o se golpea) es un resultado de dicha reacción. Es evidente, por la rápida reacción que ocurre al herir, que tanto la enzima como su substrato, los cuales parecen ser solubles, deben haber estado apartados uno del otro en la célula normal, aprisionados en diferentes compartimientos celulares.

La fenoloxidasas puede acoplarse a la oxidación de los componentes de la célula en la forma siguiente

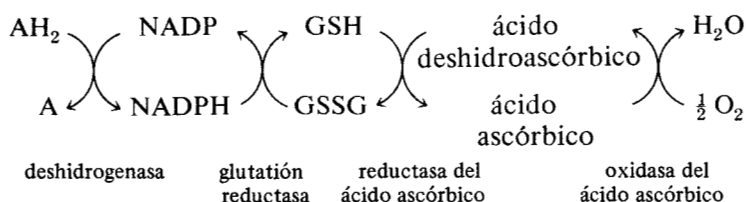


Aunque esta reacción puede ser activa en la senectud, normalmente no es importante en la respiración. Es posible que la oxidorreducción del fenol se acople a la oxidación del substrato por el NADP.



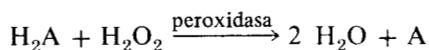
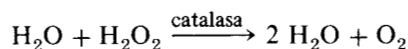
Las fenoloxidasas están involucradas en los cambios químicos de los precursores de la lignina y otros componentes químicos celulares. Las quinonas tales como la coenzima Q (ubiquinona) son importantes en la cadena de transporte de electrones de la respiración y fotosíntesis (Capítulo 7). Pero en esas circunstancias no reaccionan directamente con el oxígeno como en la reacción con la fenol oxidasa, pues esto haría un cortocircuito en la cadena de transporte de electrones impidiendo su buena operación como sistema de síntesis de ATP.

OXIDASA DEL ACIDO ASCÓRBICO. La oxidasa del ácido ascórbico o vitamina C es un componente común de las plantas. Puede oxidarse a ácido deshidroascórbico por la oxidasa del ácido ascórbico como se muestra en la Figura 6-12. La oxidasa del ácido ascórbico parece existir tanto como una enzima libre o como adherida a la pared celular. Esta oxidasa se asocia con diversas **enzimas redox** (es decir, que reducen un sustrato al tiempo de oxidar otro) como la oxidasa terminal, o sea la que transfiere los electrones al oxígeno. Está ligada a ciertas deshidrogenasas por el compuesto con SH **glutación** en la secuencia siguiente



donde GSH es el glutación reducido y GSSG el glutación oxidado. Esta puede ser una reacción importante en la producción de intermediarios reducidos para las síntesis celulares, por ejemplo para la oxidación de azúcares a ácidos o la descarboxilación de aminoácidos.

CATALASA Y PEROXIDASAS. Estas enzimas usan peróxido de hidrógeno, o sea agua oxigenada (H_2O_2) como sustrato. La catalasa normalmente actúa sólo destruyendo al H_2O_2 en tanto que la peroxidasa oxida también otros sustratos



Antiguamente se pensaba que la catalasa actuaba sólo como agente desintoxicante de enzimas tales como la oxidasa del ácido glicólico que produce H_2O_2 (ver Figura 6-12), pero se ha demostrado que también tiene actividad como peroxidasa. Se cree que la peroxidación de la hormona ácido indolacético es catalizada por la catalasa, por lo que puede tener un efecto regulador al controlar el contenido de IAA. Además, el NAD o el NADPH pueden ser oxidados por la peroxidasa, que puede ser muy importante en el control del metabolismo celular. Como la fenoloxidasa, estas enzimas pueden tener que ver con la biosíntesis de la lignina.

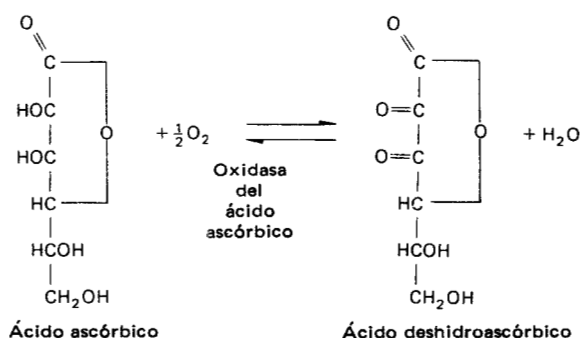
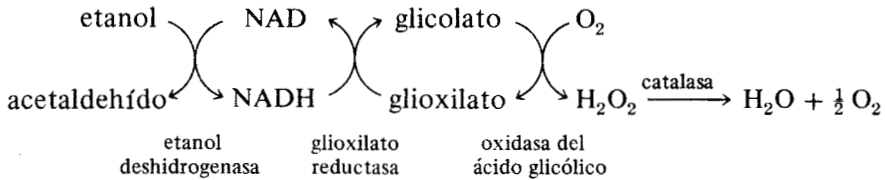


Figura 6-12. Acción de la oxidasa del ácido ascórbico.

OXIDASA DEL ÁCIDO GLICÓLICO. Esta enzima, de extrema importancia, cataliza la conversión de ácido glicólico en glioxilato. El producto de la oxidación no es H_2O sino H_2O_2 , lo que requiere la presencia de catalasa para convertirse en H_2O . La oxidasa del ácido glicólico puede ligarse a la oxidación de ciertos substratos, como el etanol, por medio de la glioxilato-reductasa en la forma siguiente:



La oxidasa del ácido glicólico puede ser importante en la síntesis de la glicina, la cual puede derivarse del glioxilato. Probablemente es importante en la fotorrespiración, el proceso de liberación de CO_2 por los tejidos fotosintéticos iluminados. La fotorrespiración no rinde energía útil como la respiración en la oscuridad y es un proceso totalmente diferente. Se verá en los Capítulos 7 y 15.

PARTICIPACIÓN DE OTRAS OXIDASAS EN LA RESPIRACIÓN. Las oxidasas ya descritas probablemente no participan en la respiración excepto en reacciones auxiliares. En primer lugar, no se ha visto que ninguna de ellas esté acoplada al sistema de transporte de electrones, que es el único modo efectivo por el que la célula puede generar ATP. En segundo lugar, la citocromo oxidasa tiene gran afinidad por el oxígeno (es decir, reacciona muy fácilmente), en tanto que las otras oxidasas no la tienen. En tercer lugar, los estudios hechos con sustancias tóxicas por lo general dan bases para pensar que la respiración se da generalmente a través de la citocromo oxidasa, que sufre toxicidad por el cianuro (CN) o por el monóxido de carbono (CO), siendo revertida por la luz la intoxicación por CO. Las oxidasas terminales posibles se muestran en la Tabla 6-1 que indica algunas de sus propiedades relevantes.

Las plantas viven en una atmósfera que contiene abundante O_2 así como diversos compuestos reductores poderosos. Ahora se sabe que la interacción química de estos compuestos puede producir radicales de oxígeno, o formas "excitadas", que serían extremadamente tóxicas por su gran capacidad de oxidación. Es posi-

Tabla 6-1. Algunas propiedades de las oxidasas terminales.

Enzima	Afinidad por el O_2	Acoplamiento con síntesis de ATP	Sensibilidad al CN	Sensibilidad al CO	Inversión del efecto por la luz
Fenoloxidasa	Media	-	+	+	-
Oxidasa del ácido ascórbico	Baja	-	+	-	
Oxidasa del ácido glicólico	Muy baja	-	-	-	
Citocromo oxidasa	Muy alta	++	+	+	+
Vía accesoria del citocromo	Alta	+	-	-	

ble que algunas de las oxidasas mencionadas anteriormente tengan importancia haciendo que la célula se deshaga del exceso del oxígeno, particularmente en la forma excitada. De hecho, es muy probable que estas enzimas efectúen diversas funciones en las células.

RESPIRACIÓN “ALTERNATIVA”

Aunque en la planta pueda tener lugar respiración insensible al CN o al CO hasta cierto punto (en algunos tejidos la respiración es insensible al CN casi por completo) el proceso de fosforilación oxidativa se afecta mucho. La eficiencia de una preparación o de un tejido en hacer ATP por medio de reacciones de oxidación, puede expresarse como la relación de moléculas de fosfato esterificado por átomo de oxígeno consumido denominándose la relación P/O. Cuando un tejido con respiración insensible al CN, como el espádice de *Arum*, se expone al CN, la tasa integral de la respiración no se afecta mucho, en tanto que la fosforilación declina notablemente; por tanto, la relación P/O decrece. Los datos del estudio espectrométrico de los citocromos (ver página 154) muestran que existe una vía alternativa. Los electrones son derivados directamente del citocromo al oxígeno por un citocromo b autooxidable (citocromo b_7) o bien por un citocromo a autooxidable especial. En cualquier caso los electrones pasan por circuito corto al oxígeno y evitan el sitio de fosforilación del citocromo a_3 (citocromo oxidasa) que es sensible al CN. La hipótesis alternativa es que la oxidasa del ácido glicólico participa en la respiración insensible al CN, pero no es atrayente a causa de la baja afinidad de la enzima por el oxígeno y porque no está acoplada con la síntesis de ATP.

Hay datos recientes que sugieren que la respiración alternativa, insensible al CN, es común en las semillas en germinación y tejidos de almacenaje, tales como las papas, y también durante el climaterio en los frutos en maduración y en las hojas en senescencia. La significación de esta vía respiratoria no está clara. Se ha sugerido que el cianuro es un subproducto normal del metabolismo y ya que no puede escapar de los tejidos con una cubierta impermeable, tales como las semillas, o de tejidos muy masivos, tales como los tubérculos de papa, su concentración aumentaría hasta un nivel inhibitorio de la cadena de transporte de electrones normal. La vía alternativa insensible al cianuro solucionaría el problema. Sin embargo la evidencia no es concluyente en modo alguno.

FACTORES QUE AFECTAN LA RESPIRACIÓN DE LOS TEJIDOS

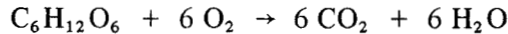
La fisiología de la respiración en cuanto proceso, está muy afectada por su relación con los otros procesos metabólicos, los requerimientos generales respecto al crecimiento y desarrollo, la disponibilidad de substratos apropiados y la situación física y fisiológica de la planta. Muchas de estas interrelaciones se tratarán en detalle en capítulos posteriores. No es apropiado examinar ahora todas las interrelaciones fisiológicas de la respiración; en lugar de ello se tratarán brevemente las respuestas básicas del mecanismo respiratorio a las condiciones ambientales externas e internas.

COCIENTE RESPIRATORIO Y SUBSTRATOS DE LA RESPIRACIÓN. En los comienzos del estudio de la respiración se reconoció que podían servir como substrato com-

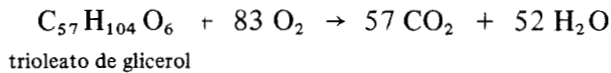
puestos con diferente grado de oxidación. Se creía que midiendo la cantidad de CO_2 producido por cada molécula de O_2 consumido, podría obtenerse alguna indicación sobre qué clase de sustrato se estaba oxidando. Esta relación expresada como

$$\frac{\text{moles de } \text{CO}_2 \text{ producido}}{\text{moles de } \text{O}_2 \text{ absorbido}}$$

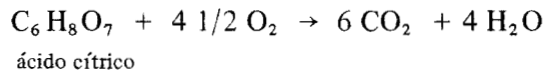
se denomina el **cociente respiratorio** o **CR**. Cuando el carbohidrato se oxida completamente por la relación general



el CR es $6 \text{CO}_2 / 6 \text{O}_2$ o sea 1.0. Cuando se oxidan grasas, proteínas u otros compuestos altamente reducidos el CR es menor que 1. Por ejemplo, en la oxidación del trioleato de glicerol



el CR es $57/83 = 0.69$. Cuando sirven como sustratos de la respiración compuestos que están parcialmente oxidados, el CR es mayor que 1, como en la oxidación del ácido cítrico.



en la cual el CR es $6/4 \frac{1}{2} = 1.33$. Así pues, el CR puede dar cierta indicación sobre qué clase de compuestos se oxidan o, al menos, sobre el estado de oxidación del sustrato.

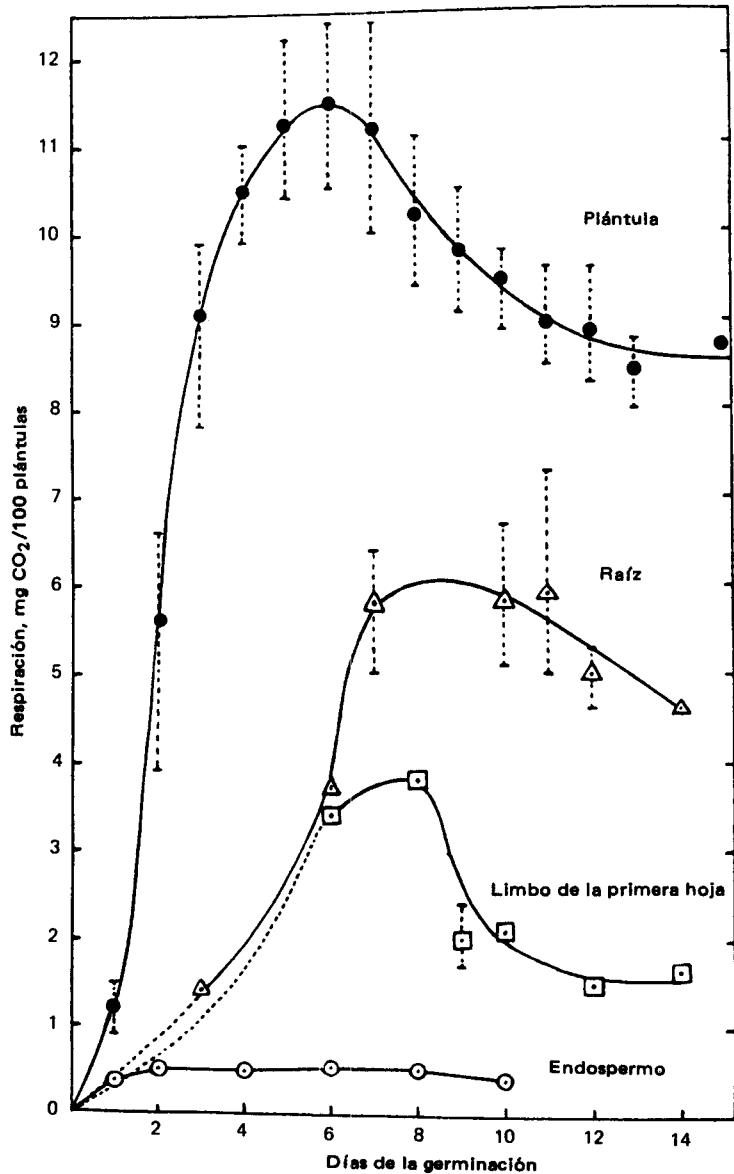
Pero muchas otras condiciones pueden producir grandes cambios en el CR. Por ejemplo, si ocurre fermentación en un tejido se causa un CR anormalmente alto, en tanto que la oxidación parcial de un sustrato puede dar absorción de O_2 y liberar cantidades altas de energía pero no CO_2 , lo que causará un CR anormalmente bajo. Igualmente, la retención de O_2 o de CO_2 en un tejido masivo puede dar valores experimentales que lleven al error. Inversamente, la inhabilidad del tejido para absorber O_2 (como en una semilla en germinación) puede producir fermentación con su alto CR característico.

Por tanto, aunque la composición química del sustrato puede a veces determinar al CR, este valor puede ser síntoma del proceso más que indicación del sustrato. Por esta razón el CR no tiene ya gran importancia en estudios de fisiología de la respiración excepto en situaciones bien entendidas y cuidadosamente controladas.

EDAD Y TIPO DE TEJIDO. De modo general, los tejidos jóvenes respiran más que los viejos, los tejidos en desarrollo más que los maduros y los tejidos que efectúan otras actividades metabólicas (como absorción de sales o de agua) más que los tejidos en descanso. Esto es consecuencia natural del hecho de que la respiración es el proceso que libera energía para todas las otras actividades celulares. Sin em-

bargo, ciertas condiciones modifican este concepto. La primera es que los substratos respiratorios cambian al madurar los tejidos, y el proceso general así como la eficiencia de la respiración cambian el desarrollo. Por ejemplo, la tasa respiratoria de las plántulas generalmente asciende rápidamente durante la germinación hasta una máxima durante un periodo de mayor crecimiento, luego cae conforme maduran los tejidos formados inicialmente (Figura 6-13).

Figura 6-13. Respiración de semillas de cebada en germinación (De B.F. Folkes, A.J. Willis y E.W. Yemm: The respiration of barley plants VIII, the metabolism of nitrogen and respiration of seedlings. *New Phytol.* 51:317-41 (1952). Usado con permiso.)



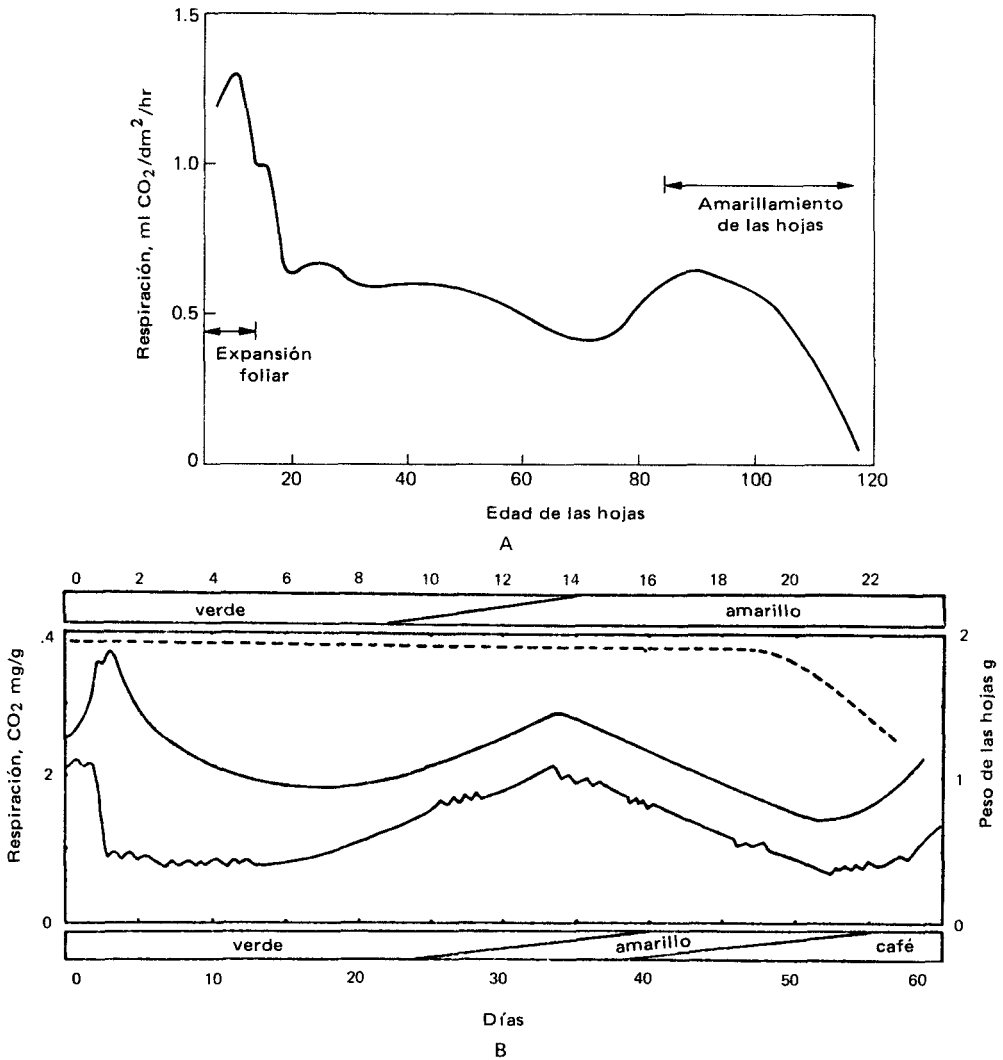


Figura 6-14. Respiración de las hojas.

A. Respiración de hojas de fresa adheridas a la planta. La producción de CO₂ se midió en una corriente de aire a 24.5°C. Las hojas fueron encerradas periódicamente en una cámara respiratoria durante 3 meses (De S.E. Arney: The respiration of strawberry leaves. *New Phytol.* 46:68-96 (1967). Con permiso.)

B. Pendientes de la respiración de *Tropaeolum majus* (línea superior seguida y escala del tiempo) y *Prunus laurocerasus* (curva inferior seguida y escala del tiempo). La línea punteada da el peso de la hoja del *Tropaeolum* con la ordenada a la derecha. (De W. O. James: *Plant Respiration*. The Clarendon Press. Oxford, 1953. Con permiso.)

Además, cuando se mide la tasa de respiración de un solo órgano, como una hoja, hay una curva característica durante su desarrollo (Figura 6-14). La respiración está a su máximo durante el crecimiento de la hoja, luego cae a un estado estable durante el periodo de maduración de la hoja. A menudo hay un breve ascenso, o *climaterio*, a un nivel más alto, lo que señala la implantación de procesos de degeneración irreversibles que marcan la senescencia y muerte del órgano. Generalmente la relación P/O (átomo de fósforo esterificados por átomo de

oxígeno absorbido) declina marcadamente durante y después del ascenso climático. En la hoja madura esto indica un rompimiento del sistema integrado de transferencia de energía.

Más tarde, en el proceso de senescencia las proteínas empiezan a romperse y forman el sustrato de la respiración. Puede haber un breve periodo final de alta producción de dióxido de carbono al colapsarse la organización y morir las células aunque esto se puede deber en parte a la rápida multiplicación de microorganismos endógenos o invasores.

Los diferentes tipos de tejido tienen diferentes tasas de respiración dependiendo de su actividad metabólica, la masa relativa de sus componentes no metabólicos o estructurales y su accesibilidad al oxígeno. En la Tabla 6-2 se da un resumen de las tasas respiratorias de varios tejidos. Las tasas de respiración de los tejidos metabólicamente inactivos, tales como escamas, tallos, hojas viejas y raíces, o tejidos masivos como frutos en estado de descanso, son menores que las tasas de tejidos en metabolización o crecimiento activo. Las tasas de los tejidos

Tabla 6-2. Tasas de respiración de algunos tejidos.

Tejido	Tasa de respiración, $\mu\text{moles O}_2/\text{hr}$	
	Por g peso fresco	Por g peso seco
Hombre		
en descanso	10	
corriendo	200	
Ratón		
en descanso	100	
corriendo	900	
Riñón		900
Cerebro		600
Bacterias		10,000
Semilla de cebada	0.003	
Plántula de trigo	65	
Hoja de trigo		
5 días	22	
13 días	8	
Hoja de laurel sano	9	
Hoja de laurel sin reservas	1.3	
Raíz de cebada	50	
Raíz de zanahoria	1	
Tubérculo de papa	0.3	
Manzana en desarrollo	10	
Manzana madura	0.5	
Planta entera de papa	5	
Semilla de chícharo		0.005
Plántula de avena		70
Ápice de raíz de tomate		300
Rodajas de betabel		50
Planta de girasol		60
Espádice de aroidea		2,000

que tienen una masa de células, material muerto no-metabólico, tales como tallos leñosos, pueden ser muy bajas. Sin embargo, la tasa por célula o por unidad de proteína de algunos componentes de tejidos, como tallos (es decir, las células de compañía de floema, del cambium o del parénquima), puede ser muy alta.

La respiración de órganos masivos como las papas puede ser muy afectada por la tasa de difusión del oxígeno. Las semillas en letargo pueden tener un intercambio de gases muy lento pero es improbable que esto sea realmente una respiración lenta; es más probable que represente un proceso de autooxidación y decadencia más que de metabolismo organizado.

TEMPERATURA. La respiración, como otros procesos enzimáticos, se ve afectada por la temperatura. Dentro de ciertos límites la tasa de las reacciones enzimáticas se duplica, aproximadamente por cada 10°C de elevación de la temperatura. Esto se expresa cuantitativamente por el valor Q_{10} dado por la expresión

$$Q_{10} = \frac{\text{tasa a } (t + 10)^{\circ} \text{C}}{\text{tasa a } t^{\circ} \text{C}}$$

Los valores de Q_{10} para la respiración están por lo general entre 2 y 3 a temperatura de 0 a 20°C. Por encima de esta temperatura a menudo el Q_{10} decrece, probablemente a causa de la limitación de oxígeno debido a la reducida solubilidad y lenta difusión de este gas. Al ir aumentando la temperatura por encima de 35°C puede haber una caída progresiva más y más rápida de la respiración debido a la destrucción de las enzimas por el calor y el rompimiento del mecanismo respiratorio (Figura 6-15). Cuando se aumenta de golpe la temperatura de la hoja, la tasa respiratoria aumenta rápidamente hasta que una elevación breve y brusca (el climaterio) marca el rompimiento de la organización celular y el desborda-

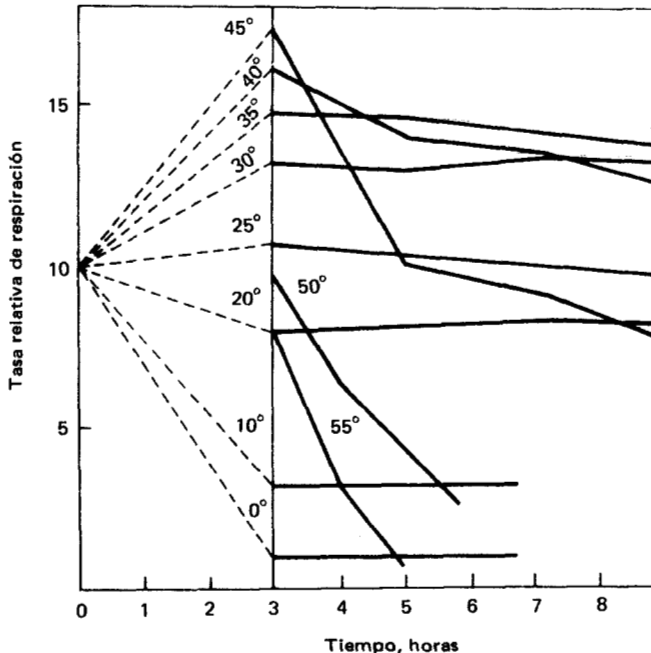


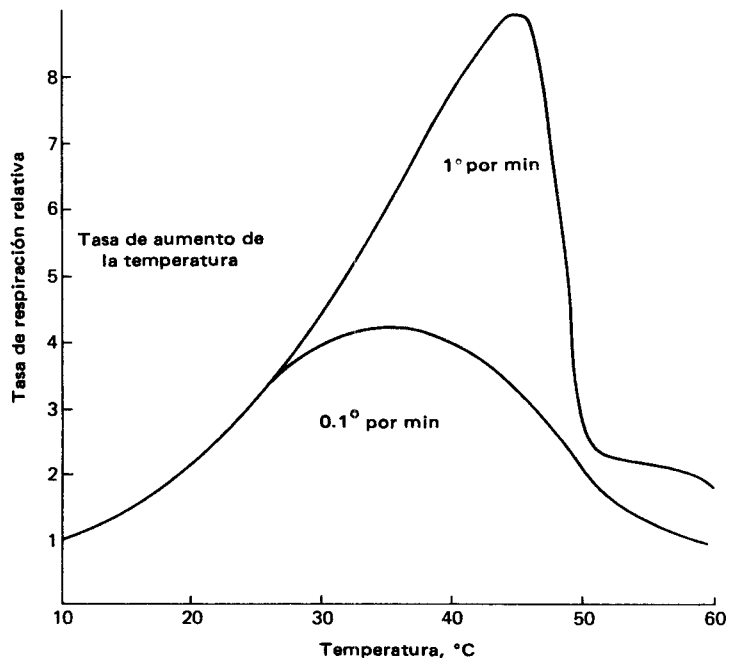
Figura 6.15. Efecto de la temperatura sobre la tasa de respiración de plántulas de chícharo (*Pisum sativum*) de 4 días. En el tiempo 0 la temperatura se cambió de 25°C a la demostrada en la figura (De R.M. Devlin: *Plant Physiology*. Publicada por Van Nostrand Reinhold Co. Copyright 1966-1969 por Litton Educational Publishing Inc. Nueva York, 1966. Usado con permiso.)

miento de las enzimas oxidativas con substratos. Entonces, aquéllas son inactivadas por el calor (Figura 6-16). Si la temperatura se eleva más lentamente, la inactivación por el calor precede al rompimiento de los tejidos y se presenta una falta de substratos que impide el brusco climaterio (Figura 6-16).

Este breve resumen indica las complejas interrelaciones que existen entre los diversos factores internos que afectan la respuesta de la respiración a la temperatura.

OXÍGENO. Se consideraron los efectos del oxígeno en la respiración y la fermentación y, claramente, la presencia del oxígeno es esencial para el metabolismo oxidativo. Sin embargo, el sistema oxidativo del citocromo tiene una alta afinidad por el oxígeno, y por lo tanto se satura aun a muy bajas presiones parciales de éste. En la Figura 6-17 se presentan datos de la hoja de soja que ilustran este hecho así como aquel en que, contrariamente a la respiración oscura, la fotorespiración se afecta mucho por la concentración de oxígeno. Por otra parte el oxígeno debe difundir a los sitios de oxidación. Las tasas respiratorias, particularmente en tejidos masivos, pueden estar limitadas frecuentemente por el abastecimiento de oxígeno por ser un tanto insolubles y difundir lentamente. Esto se muestra claramente en la Figura 6-18 en la que la tasa respiratoria de semillas intactas de chícharo en germinación es proporcional a la concentración de oxígeno (o sea a su tasa de difusión) en toda la escala de 0-100%, en tanto que la respiración de semillas con la testa (cáscara de la semilla) retirada se satura al 20% de oxígeno.

Figura 6-16. Efecto del incremento de temperatura sobre la tasa de respiración de hojas de trigo. (Datos del Laboratorio de Fisiología de no graduados, Universidad de Toronto 1962.)



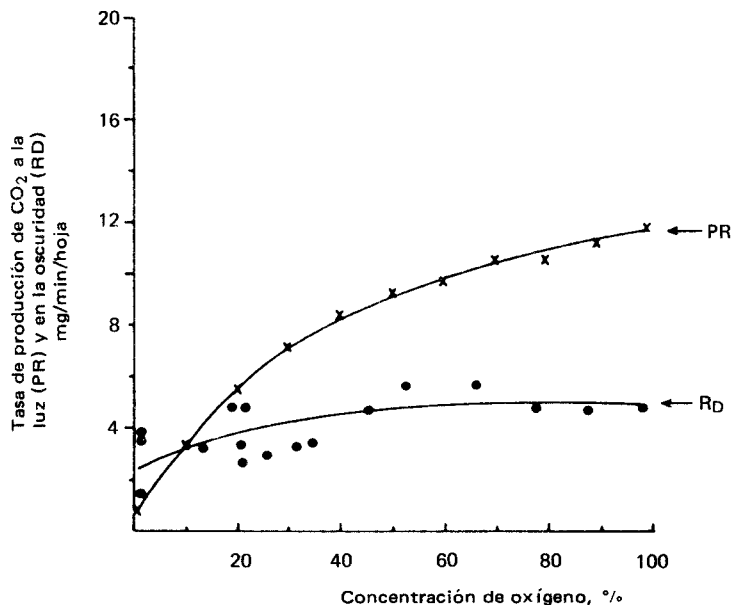


Figura 6-17. Efecto del oxígeno sobre la tasa de fotorrespiración (PR) y respiración en la oscuridad (RD) en hojas desprendidas de soja. (De M.L. Fowester, G. Krofkov y C.D. Nelson: *Plant Physiol.* 41:42-27 (1966). Usado con permiso)

DIÓXIDO DE CARBONO. Podría esperarse que el dióxido de carbono, siendo un producto final de la reacción, inhibiera la respiración en altas concentraciones. De hecho, la inhibe un poco pero sólo en concentraciones que exceden en mucho a las que normalmente se encuentran en el aire. No está claro el mecanismo de esta inhibición; de hecho pueden estar involucrados varios mecanismos diferentes. La respiración anaeróbica (o sea la producción de dióxido de carbono por fermentación) de las semillas de chícharo en germinación se inhibe cerca de 50%

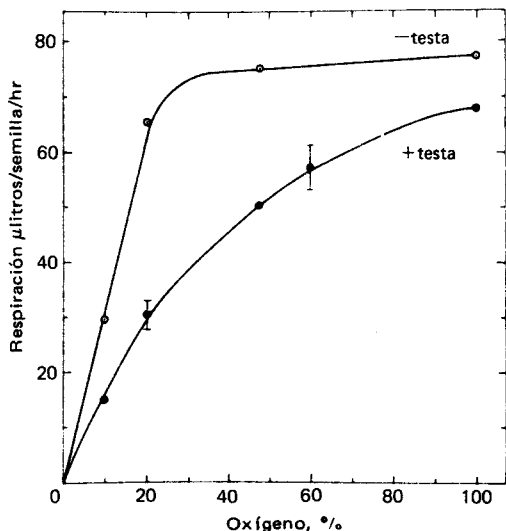


Figura 6-18. Efecto de la concentración de oxígeno en la respiración de semillas de chícharo. El quitar la testa permite al oxígeno difundir libremente en el interior de la semilla lo que no es posible con la testa intacta. (De E.W. Yemm: En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. IVA. Academic Press, Nueva York, 1965, pp. 231-310. Usado con permiso.)

por 50% de dióxido de carbono en el aire. Esto puede relacionarse con un mecanismo para mantener el letargo en las semillas, pero su modo de acción no está claro. El dióxido de carbono tiene un efecto inhibitorio sobre la succinooxidasa, pero éste afectaría solamente a la respiración aerobia que puede ser poco importante al iniciarse la germinación. Todos los pasos de descarboxilación en la respiración son reacciones que liberan una cantidad razonable de energía, así que no es probable que incluso una concentración relativamente alta del producto final (dióxido de carbono) tenga mucho efecto en las tasas de reacción. El dióxido de carbono tiene, sin embargo, un fuerte efecto sobre los estomas (ver Capítulo 14). Las altas concentraciones de dióxido de carbono generalmente causan el cierre de los estomas y el efecto inhibitorio que se ha observado en la respiración de la hoja bien puede deberse a este efecto.

SALES. Cuando las raíces absorben sales la tasa de respiración aumenta. Se ha ligado este aumento al hecho de que la energía se gasta en absorber sales o iones y este requerimiento se enfrenta aumentando la respiración. Este fenómeno llamado **respiración salina**, se discutirá en el Capítulo 12.

HERIDAS Y ESTÍMULOS MECÁNICOS. Se sabe, desde hace mucho tiempo, que la estimulación mecánica de los tejidos de la hoja causa un aumento en la respiración por un tiempo corto, generalmente de unos pocos minutos a una hora. La clase de estímulo parece ser importante. La compresión o tensión parecen tener poco efecto, doblar la hoja lo tiene más y el cortarla o fracturarla parece estimular al máximo la respiración. Los mecanismos son desconocidos. Se ha dicho que las ondas de sonido estimulan la respiración, entre otros procesos, pero no se ha dado una prueba rigurosa. El herir o romper los tejidos estimula mucho la respiración por tres razones. La primera es la rápida oxidación de los compuestos fenólicos que tiene lugar cuando la organización, que mantiene a estos substratos separados de sus oxidadas, se rompe. La segunda, son los procesos normales de glicólisis y catabolismo oxidativo que aumentan conforme la disrupción de la célula o células causa una mucho mayor accesibilidad de los substratos a la maquinaria enzimática de la respiración. Tercero, la consecuencia general de la herida es la reversión de ciertas células al estado meristemático, seguido por la formación de callo y la "curación" o reparación de la herida. Tales células y tejidos en activo crecimiento tienen tasas respiratorias muy superiores a las de los tejidos maduros o en descanso.

EL ESTUDIO Y MEDICIÓN DE LA RESPIRACIÓN

La respiración se ha estudiado de muchas maneras, usando diversas técnicas. El estudio de la respiración es básico para el conocimiento de la bioquímica y metabolismo de tejidos. Quedaría fuera del propósito de este libro tratar de exponer, aun esquemáticamente, todos los experimentos que fundamentan el conocimiento de la respiración dado aquí, pero sí es posible examinar brevemente algunos de los puntos de vista experimentales importantes y las técnicas que se han usado.

MEDICIÓN DE LA TASA. El método más fácil y efectivo de medir la respiración es medir el producto gaseoso o el substrato, dióxido de carbono u oxígeno. La medición cuantitativa de los volúmenes gaseosos por manometría ha sido una téc-

nica estándar desde el desarrollo del aparato de Warburg de Otto Warburg. Este aparato consiste en un conjunto de cámaras termoestabilizadas cuidadosamente en las cuales se colocan muestras del material vegetal. Estas cámaras están provistas de manómetros sensibles y todo el aparato se agita constantemente. El cambio de presión que resulta del intercambio neto de gases puede medirse durante un periodo de tiempo en cada manómetro, y luego se pone un álcali en el brazo lateral para que el dióxido de carbono producido en la respiración se absorba. El cambio de presión resultante se debe al dióxido de carbono producido, y la diferencia entre el cambio de presión debido al intercambio neto de gases y el que se debe a la absorción de dióxido de carbono es el resultado de la toma de oxígeno del aire.

Este sensible aparato y el desarrollado más recientemente **respirómetro**, que trabaja bajo el mismo principio pero tiene una presión constante ajustada por un instrumento cambiador de volúmenes operado micrométricamente en lugar de un manómetro, han producido muchos datos cuantitativos sobre la respiración tisular. Obviamente, la limitación de este aparato es que la necesidad de tener pequeñas cámaras selladas impide la utilización de muestras grandes u órganos adheridos como hojas y de plantas íntegras. Para mediciones menos sensibles, el dióxido de carbono puede ser absorbido en una solución alcalina y determinado gravimétricamente o por titulación.

Algunos instrumentos desarrollados recientemente permite una medición *continua* y sensible de las tasas de toma del oxígeno o producción del dióxido de carbono. El dióxido de carbono puede medirse con gran sensibilidad en una corriente gaseosa por medio del analizador de gases infrarrojo, que detecta al dióxido de carbono por su capacidad de absorber dichos rayos. La gráfica que muestra los cambios en la respiración de la hoja al elevarse rápidamente la temperatura, que se presenta en la Figura 6-16, se hizo utilizando un analizador infrarrojo de dióxido de carbono con una muestra de dos o tres hojas de trigo, lo que indica la sensibilidad y adaptabilidad de esta técnica.

Tanto la concentración de dióxido de carbono como la de oxígeno, sea en aire o en líquido, pueden medirse usando instrumentos polarográficos con electrodos que se parecen básicamente a los de pH. Este método permite mediciones continuas y sensibles del intercambio de gases por todos los tipos de tejidos bajo casi cualquier situación experimental y ha probado ser extremadamente valioso en la fisiología vegetal moderna. Un ejemplo específico del valor de este método polarográfico de medición de oxígeno, tan sensible, se muestra en la Figura 6-19. Es un trabajo de W.D. Bonner Jr.

Las mitocondrias del frijol mung (*Phaseolus aureus*) se suspenden en el medio apropiado siendo su tasa de absorción de oxígeno muy pequeña. Se añade un substrato con carbono (ácido málico) y la tasa de oxidación aumenta. Entonces se añade ADP (en el medio está presente Pi) e inmediatamente la tasa de oxidación aumenta más hasta que todo el ADP es convertido en ATP. Puede repetirse la adición de ADP, y cada vez se estimula la respiración hasta que el ADP se agota. El examen cuidadoso de los datos indica que por cada microátomo* de oxígeno consumido se utilizan cerca de 3 moles de ADN. Esto significa que la relación P/O de esta preparación es 3, que es el valor teórico esperando 3 ATP produ-

*Un microátomo es el número de microgramos equivalentes al peso atómico de la sustancia, así como un micromol es el número de microgramos equivalentes a su peso molecular: 2 átomos de O = 1 mol O₂.

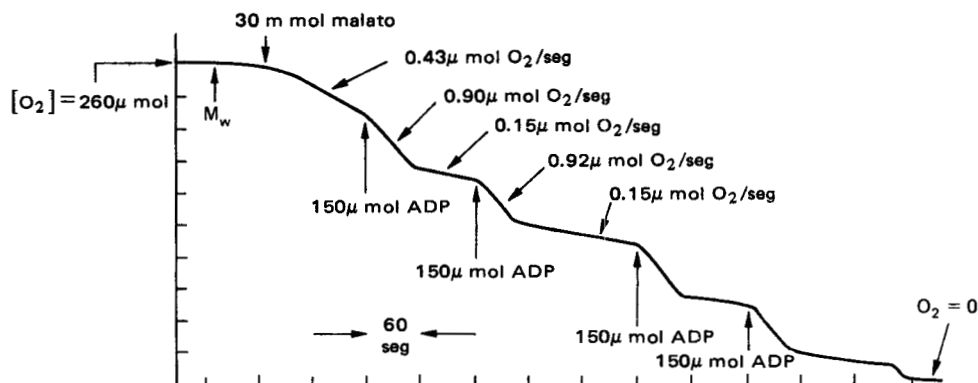


Figura 6-19. Traza polarográfica (electrodo de oxígeno) de la utilización del oxígeno por mitocondrias de frijol mung. La utilización de oxígeno en estado de equilibrio por las mitocondrias se muestra después de añadir malato y ADP a la suspensión. El control de la tasa de oxidación por el ADP es claramente evidente. La relación ADP/O equivalente a la relación P/O, calculada de la traza es cerca de 3 (Dato de W. Bonner Jr. J. Bonner y J.D. Varner: *Plant Biochemistry*. Academic Press. Nueva York, 1965. Con permiso.)

cidos por cada par de electrones transportados por el sistema de transporte de electrones del malato al oxígeno.

Para los fisiólogos siempre fue un problema la presentación de los datos cuantitativos de la respiración. En muchos casos, como en los experimentos presentados en las Figuras 6-16 a 6-19, la comparación de tasas bajo condiciones diferentes (por ejemplo de tensión de oxígeno) o en tiempos diferentes es importante. En tanto se use la misma muestra para todas las mediciones en una serie no se precisa medir con cuidado la cantidad absoluta de tejido requerida.

Sin embargo, debe hacerse alguna medición para propósitos de comparación. A menudo se usa el peso fresco, pero puede estar muy influenciado por el contenido en agua. El peso seco obvia esta dificultad pero el tejido se destruye y no siempre es posible medirlo. Además, el peso seco representa tan sólo la materia seca total, no la materia metabolizante total. Dos tejidos que tengan el mismo número de células metabolizantes igualmente activas pueden diferir ampliamente en el contenido de tejido fibroso o esclerenquimatoso, lo que revalidaría una comparación por peso seco. Se han hecho comparaciones sobre la base del nitrógeno total, proteína total o contenido en ácidos nucleicos tratando de sortear el problema, pero es evidente que tales prácticas están expuestas a la misma crítica.

Más aún, dado que presuponen que bien podría no haber relación entre la respiración y dichas cantidades, pueden llevar a error. Para estimar la actividad de sistemas específicos, han sido útiles las expresiones de la tasa de reacción en base a la concentración de la enzima específica o de los reactantes, pero el formidable análisis secundario que ello requiere impide el uso frecuente de este método. Probablemente la convención más simple es la más útil: por unidad de peso fresco o por unidad de peso seco (por ejemplo, por hoja) cuando es posible la medición en secuencia de la misma muestra.

CLARIFICACIÓN DE LOS PROCESOS. Antes del descubrimiento de los indicadores radioactivos se usaron muchas técnicas bioquímicas para determinar las vías de

las reacciones del carbono, incluso: 1) determinación de que las enzimas requeridas estaban presentes y operando a la velocidad requerida; 2) estudio de los sistemas parciales o reconstituidos, y 3) uso de inhibidores para bloquear puntos específicos en la secuencia de las reacciones. Pero estas técnicas rara vez dan una respuesta definida. Las enzimas pueden ser difíciles de aislar y sus actividades pueden cambiar o perderse en el proceso. Los sistemas reconstituidos pueden ser idénticos a los naturales o no serlo; el grado de asociación o de acoplamiento de las enzimas puede ser muy diferente *in vivo* e *in vitro*. Pueden emplearse diversos inhibidores específicos para determinar si están operando reacciones específicas. Por ejemplo, la oxidación del fosfato gliceraldehído a PGA se bloquea por la yodoacetamida, los arsenitos y los grupos tiol (SH). La conversión de PGA a PEP se inhibe fuertemente por el fluoruro. El ciclo de Krebs se bloquea por el fluoroacetato en el paso de la aconitasa, y por el malonato en la deshidrogenasa succínica. Pero los inhibidores rara vez son completamente específicos y la interpretación de los resultados obtenidos al usarlos es muy difícil. Así pues, aun con estas técnicas no era fácil probar que la vía que se investigaba era, necesariamente, la única o la normal.

El descubrimiento de los indicadores radioactivos y su utilización han posibilitado el estudio de las reacciones con mucha mayor precisión por: 1) estudios cinéticos de las formas por las que pasa un carbono marcado radioactivo a través de la secuencia de reacciones; 2) el uso de intermediarios marcados específicamente para determinar la conformación exacta y la distribución cuantitativa del carbono en el metabolismo, y 3) el uso de isótopos para clarificar el mecanismo de las reacciones individuales en una secuencia.

Un ejemplo del uso de intermediarios marcados es el uso del ácido pirúvico radioactivo para estudiar las reacciones, que van del ácido cítrico al α -cetoglutarato, en el ciclo de Krebs. El mecanismo de la reacción y la distribución del carbono marcado puede verse en la Figura 6-20. Se advierte que el piruvato marcado en su primer carbono (piruvato-1- ^{14}C) no puede pasar este carbono al ácido cítrico ni al α -cetoglutarato cuando entra al ciclo descarboxilándose porque el C-1 del piruvato pasa a CO_2 en la síntesis de la acetil-CoA. Pero el carbono del piruvato puede entrar al ciclo de Krebs después de su carboxilación, lo que llevaría a tener ácido cítrico marcado con ^{14}C a partir del piruvato-1- ^{14}C en el C_2 o C_3 del piruvato entraría al ciclo como resultado tanto de la descarboxilación como de la carboxilación del piruvato. Por tanto, comparando la cantidad de radioactividad que entra al ciclo del piruvato-1- ^{14}C y del piruvato-2- ^{14}C se evidenciarán las cantidades relativas de carbono del piruvato que entran al ciclo por estas dos vías, es decir, la importancia relativa de la carboxilación anaplerótica.

Se obtuvo aún más información con este sistema. La evidencia experimental demuestra que cuando se utiliza el piruvato-2- ^{14}C toda la radioactividad se encuentra en el β -carboxilo (C-5) del α -cetoglutarato. Esto demuestra claramente la especificidad estérica de la enzima aconitasa que actúa sobre el ácido cítrico (ver Figura 6-5). Si no fuera estereo específica, la radioactividad del C-2 del piruvato iría a parar a ambos carboxilos terminales del ácido cítrico y, consecuentemente, a ambos carboxilos del ácido α -cetoglutárico.

En experimentos con tejidos intactos se redistribuye una cierta cantidad de radioactividad. La radioactividad en el β -carboxilo del α -cetoglutarato se distribuye entre los dos carboxilos del ácido succínico (que es simétrico) y los siguientes ácidos de cuatro carbonos. De ahí vuelve a entrar al ciclo a marcar los carboxilos medio e inferior del ácido cítrico, introduciendo así una pequeña

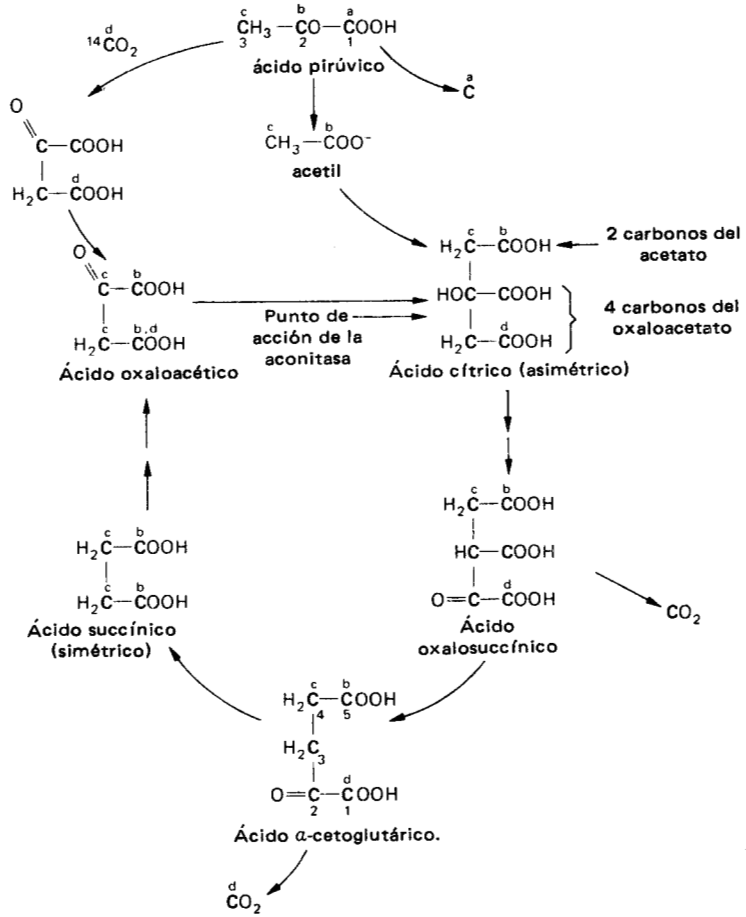


Figura 6-20. Ciclo de Krebs (algunos reactantes se han omitido en las flechas punteadas) mostrando la distribución de ^{14}C en varios intermediarios después de suministrar piruvato ^{14}C en a , b o c o $^{14}\text{CO}_2$ en d . Aquí se muestra el marcaje en solamente una vuelta del ciclo. Al seguir el metabolismo se dispersa el carbono radiactivo. Los átomos de carbono de algunos compuestos se numeran así C_1 , C_2 , etcétera.

cantidad de radioactividad en el β -carboxilo del α -cetoglutarato formado en las siguientes vueltas del ciclo. Pueden surgir ciertas dificultades en la interpretación de los datos porque las reacciones de los ácidos de cuatro carbonos del ciclo de Krebs son reversibles. Por lo tanto, las moléculas de ácido oxaloacético marcadas de modo asimétrico pueden quedar marcadas simétricamente por una reacción inversa, formando ácido fumarico o succínico y una reconversión subsecuente a ácido oxaloacético.

La derivación de ácido glutámico a partir del ácido α -cetoglutarico en el ciclo de Krebs, se ha demostrado *in vivo* por experimentos similares en los que la distribución de las marcas en el ácido glutámico concuerda con lo predicho por el α -cetoglutarato, después de suministrarse intermediarios como piruvato o acetato marcados específicamente. La cantidad de redistribución del ^{14}C encon-

trado en el ácido glutámico provee datos con los que se puede calcular cuánto carbono está siendo reciclado y qué porcentaje se destina a la síntesis del ácido glutámico.

Una modificación muy interesante de esta técnica es la determinación de la vía del catabolismo de la glucosa usando glucosa marcada específicamente. Se suministra glucosa marcada en C-1 o en C-6 a dos muestras idénticas de tejido y se mide la radioactividad del CO_2 exhalada por cada muestra. Si la glucosa se está catabolizando por la vía EMP, se producirá la misma cantidad de CO_2 tanto de la glucosa C-1 como de la C-6, porque ambos extremos de la molécula se trataron igual y la relación C-6/C-1 será 1. Pero si la glucosa se está catabolizando por la vía accesoria de las pentosas la relación C-6/C-1 será inicialmente mucho menor que 1. Esto sucede porque el C-1 de la glucosa se libera en la primera reacción en tanto que el C-6 se oxida mucho más tarde, después de la reacción cíclica de los productos de la primera oxidación. Si están operando ambas vías se obtendrán valores intermedios.

ENZIMOLOGÍA. No importa que los experimentos sean ingeniosos para dilucidar las vías de reacción efectuados con indicadores radioactivos; la prueba final de la existencia de una reacción yace en el aislamiento, o en la prueba de operación, de la maquinaria enzimática necesaria en los tejidos. Se aislaron o demostraron, más allá de la duda, muchas enzimas del metabolismo respiratorio en las plantas, usando los métodos estándar en bioquímica y se determinaron sus requerimientos específicos y sus cofactores. Muchas de ellas fueron localizadas en organelos específicos y se demostró que varias de las enzimas responsables del metabolismo respiratorio u oxidativo existen en diferentes formas, a veces con diversos cofactores, en diferentes lugares de la célula. Los estudios sobre la estructura primaria de las proteínas enzimáticas empiezan a indicar que algunas de sus similitudes pueden ser el resultado de evolución paralela o convergente, es decir que las enzimas han evolucionado a partir de fuentes diferentes, pero hoy realizan funciones similares. Otras enzimas representan sin duda el resultado de divergencia evolutiva bioquímica; es decir, dos enzimas distintas pueden haber evolucionado de un prototipo común, pero ahora cada una efectúa funciones similares o diferentes, bajo diferentes circunstancias o en diferentes lugares de la célula.

Una herramienta en extremo importante para estudiar la transferencia de electrones es el espectroscopio. Cada enzima capaz de oxidarse y reducirse tiene un espectro de absorción lumínica característico, que sufre un notable cambio cuando la enzima pasa de la forma oxidada a la reducida o viceversa. Por tanto las enzimas pueden ser reconocidas e identificadas por su espectro de absorción. Más aún, puede demostrarse que están tomando parte en reacciones específicas porque pueden reconocerse por su espectro diferencial, este es el cambio espectral que ocurre cuando un transportador de electrones pasa del estado de oxidación al de reducción, o viceversa. El espectro diferencial se obtiene sustrayendo el espectro de la enzima en estado de oxidación del que presenta en estado de reducción. Además de esto, algunas enzimas sufren un cambio de espectro característico cuando sufren una intoxicación (por ejemplo, por monóxido de carbono) y este cambio en el espectro puede correlacionarse con la actividad de la enzima. Es pues posible demostrar la participación de enzimas específicas en la cadena de transporte de electrones, y determinar sus posiciones en ella obteniendo los espectros diferenciales en: 1) la presencia o ausencia de substratos; 2) la presencia o

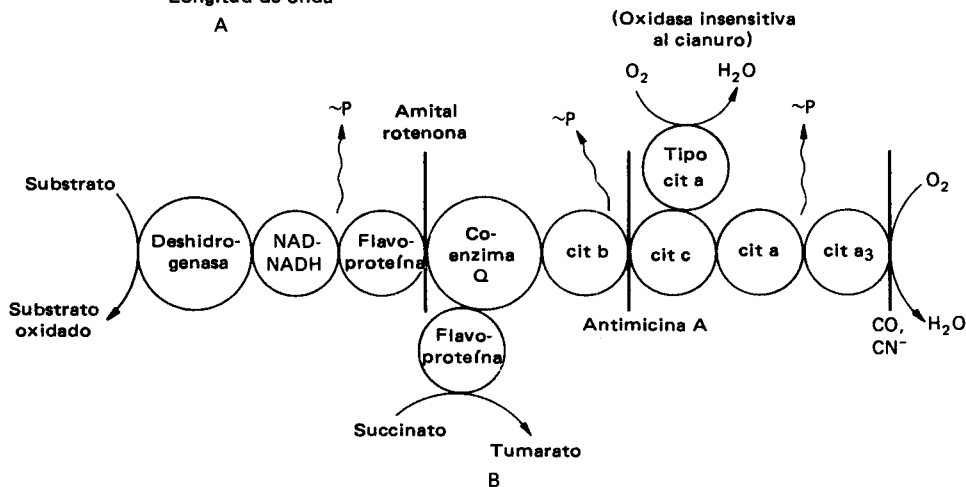
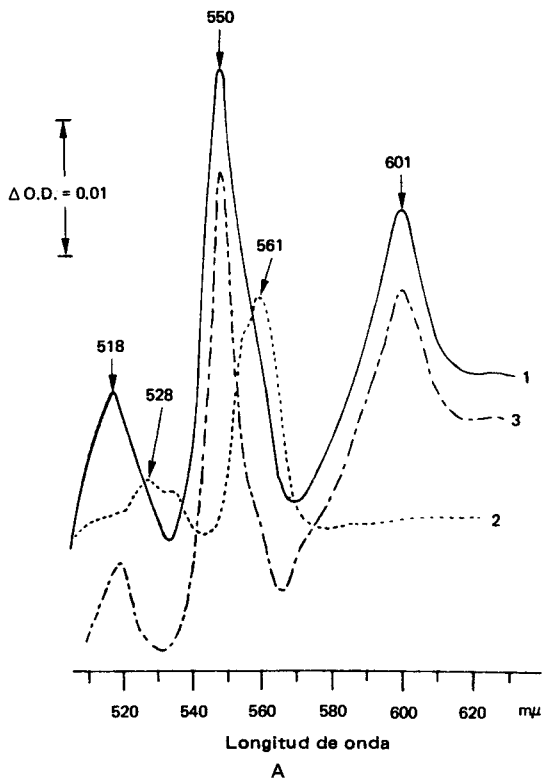


Figura 6-21. La cadena respiratoria de la mitocondria.

- A. Espectro diferencial de mitocondrias aisladas de la raíz de trigo. Estos espectros muestran cómo los citocromos a, b y c pueden separarse ópticamente. Curva 1 reducido menos oxidado.. Curva 2 substrato + antimicina A + aereación menos oxidado. En este espectro los componentes a y c están oxidados; solamente los componentes b están reducidos. Curva 3: succinato + antimicina A + CN⁻ menos substrato + antimicina A + aireación. Aquí los citocromos b reducidos se cancelan mutuamente y solo los componentes a y c aparecen en el espectro (De J. Bonner y J.E. Varner: *Plant Biochemistry* Academic Press Nueva York, 1965. Usado con permiso.)
- B. Diagrama de la cadena de transporte de electrones en la mitocondria mostrando los sitios de la fosforilación (~P) y la acción de los inhibidores. La oxidasa terminal inactiva al CN no se intoxica por lo que debe desviar los electrones antes que lleguen al citocromo c.

ausencia de oxígeno, o 3) la presencia o ausencia de inhibidores específicos cuyo sitio de acción se desconoce.

La Figura 6-21A, tomada del trabajo de W.D. Bonner Jr., presenta un ejemplo de cómo se usó esta técnica para examinar el sistema de transporte de electrones en las mitocondrias de la raíz de trigo. La curva 1 da un espectro diferencial compuesto (reducido menos oxidado) de los tres citocromos: a, b y c. El espectro del citocromo b se separa en la curva 2. Esto se obtiene poniendo el citocromo oxidado o reducido, añadiendo u omitiendo el sustrato y usando la antimicina a que bloquea la transferencia de electrones del citocromo b al citocromo c. Los espectros del citocromo a y c se cancelan porque se mantienen continuamente en estado de oxidación por la presencia de oxígeno. En la curva 3 el citocromo b es cancelado, manteniéndolo en estado de reducción usando antimicina A durante ambas partes de la medición del espectro diferencial. El espectro diferencial de los citocromos a y c se obtiene por el contraste del espectro inhibido con cianuro con el espectro en presencia de oxígeno.

La Figura 6-21B es una representación esquemática del sistema de transporte de electrones de la mitocondria con la posición marcada de algunos inhibidores bien conocidos. También se muestran la derivación insensible al cianuro y los sitios de síntesis del ATP ($\sim P$). Los datos en la Figura 6-21A deben examinarse con referencia a la Figura 6-21B

LECTURAS ADICIONALES

Artículos en el *Annual Review of Plant Physiology* sobre energética celular, función de las mitocondrias y respiración.

Para mayores detalles sobre las vías respiratorias y mecanismos enzimáticos pueden consultarse textos modernos de bioquímica.

Beevers, H.: *Respiratory Metabolism in Plants*. Row, Peterson & Co. Evanston, Ill., 1961.

Forward, D.F. The respiration of Bulky organs. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. IV-A. Academic Press. Nueva York, 1965.

Steward, F.C. (ed.). *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. 1-A. Academic Press. Nueva York, 1960.

Yemm, E.W.: The respiration of plants and their organs. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. IV-A. Academic Press, Nueva York, 1965.

Capítulo 7

FOTOSÍNTESIS

INTRODUCCIÓN

La manera de emprender el estudio de la fotosíntesis depende de cómo se la defina. Algunos de sus investigadores consideraron solamente las reacciones que realmente exigen quanta de luz, en tanto que otros examinaron todo el espectro de reacciones que resultan del estímulo inicial provisto por la luz. Se tomará la visión amplia y se considerarán todos los procesos del metabolismo que ocurren como resultado directo de la absorción de luz por el aparato fotosintético. Es evidente que debe haber interacciones entre el proceso anabólico de fotosíntesis y todos los demás procesos catabólicos y anabólicos celulares; éstos se considerarán en detalle en el Capítulo 15.

Básicamente, la fotosíntesis es la absorción de energía lumínica y conversión en potencial químico estable por la síntesis de compuestos orgánicos. Puede considerarse como un proceso de tres fases:

1. La absorción de la luz y retención de energía lumínica.
2. La conversión de energía lumínica en potencial químico.
3. La estabilización y almacenaje del potencial químico.

Al describir estas tres fases también se examinará la mecánica de la fotosíntesis, la naturaleza física del aparato subcelular en el que tiene lugar el proceso y la maquinaria química que se requiere.

La fotosíntesis es importante por muchas razones. Desde el punto de vista del hombre, su mayor importancia es su papel en la producción de alimento y oxígeno; por lo tanto se estudia a menudo en función de sus productos finales. Sin embargo, éstos son secundarios en el proceso integral.

Lo importante es el hecho de atrapar y transformar energía.

Vale la pena considerar una analogía sencilla. Cuando un quantum de luz golpea a un objeto —digamos una piedra negra— una molécula de la roca absorbe la energía del quantum. Esta molécula queda momentáneamente más energética; es decir que un electrón de la molécula toma una energía orbital más alta y éste es elevado a un nivel de energía más alto.

El electrón no queda largo tiempo en este nivel; casi inmediatamente cae de nuevo a su nivel primitivo (o estado basal) y la energía extra absorbida por la

molécula de roca es remitida de golpe como calor. Este proceso se ilustra en la Figura 7-1A.

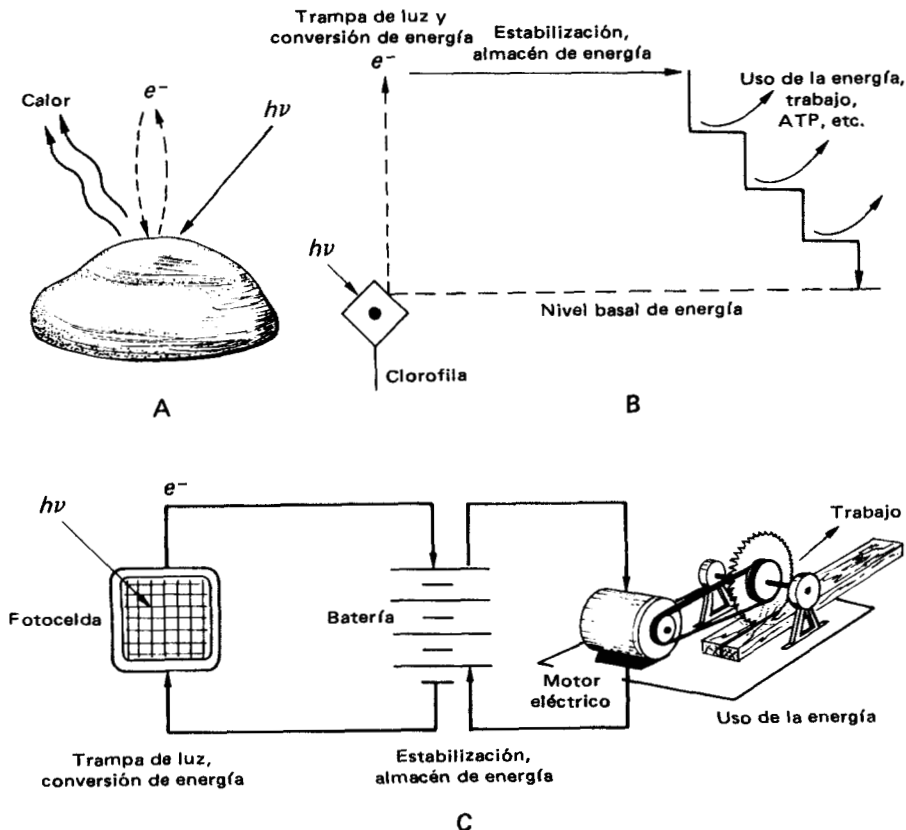
Cuando un quantum de luz golpea y es absorbido por una molécula de clorofila en una planta, la molécula se energiza y un electrón se eleva a un nivel de energía más alto, igual que en la roca. Pero en lugar de retornar al estado basal inmediatamente, el electrón permanece en el nivel energético alto, perdiendo como calor toda la energía absorbida al ser transferido a un compuesto aceptor de electrones apropiado. En el proceso, el compuesto que recibe el electrón se reduce y la energía que entra a la molécula de clorofila queda así atrapada y se convierte en potencial químico en un enlace reducido. El enlace inicial así formado puede ser muy inestable, pero se estabiliza por una serie de transformaciones químicas, de modo que la energía es almacenada y puede ser liberada más tarde en las reacciones de la respiración, como se ilustra en la Figura 7-1B. Así que la vida puede ser vista como una corriente eléctrica, la analogía se ilustra en la Figura 7-1C. El aparato fotosintético, los agentes de transferencia de electrones y la química del

Figura 7-1. Proceso de la fotosíntesis y una analogía eléctrica ($h\nu$ es el símbolo para un cuanto de luz o fotón).

A. La luz golpea una piedra y se convierte en calor.

B. La luz golpea una molécula de clorofila, su energía se convierte en potencial químico y se usa más tarde.

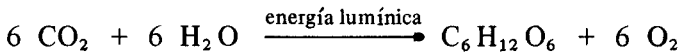
C. Analogía eléctrica de la fotosíntesis.



carbono son los alambres, baterías y motores eléctricos del sistema viviente. Existen, como los alambres y componentes de un circuito eléctrico, como un medio para transformar y conducir energía. Sin embargo debe recordarse que los organismos no están hechos sólo de energía. La razón de almacenar energía es que se use para llevar a cabo reacciones de síntesis de las sustancias que constituyen a las plantas y animales.

ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Las investigaciones en fotosíntesis presentan un desarrollo histórico ordenado que lleva a la comprensión actual del proceso. Aristóteles pensaba que la luz era necesaria para el crecimiento de las plantas, pero fue Stephen Hales, en 1727, el primero que reconoció con claridad que la luz es necesaria para el proceso por el cual las plantas adquieren nutrientes del aire (previamente se había pensado que las plantas obtienen sus sustancias solamente del agua y del suelo). Durante el periodo de 1790 a 1815 los experimentos de Priestley, Ingen-Housz, Senebier y De Saussure, establecieron que las partes verdes de las plantas absorben CO_2 de la atmósfera y producen O_2 cuando se iluminan, revertiéndose el proceso en la oscuridad. Pronto se reconoció que también absorben el agua y convierten la luz en materia orgánica. A mediados del siglo diecinueve, el filósofo alemán Mayer había reconocido la verdadera importancia de la luz en la fotosíntesis, y su indudable importancia para el mundo vivo como proveedora de la energía para todos los procesos biológicos. En el año 1900 la fotosíntesis se había estudiado extensamente y se conocía su base cuantitativa según la ecuación



Muchas investigaciones de aquella época se dirigieron a entender la reacción en términos de una reacción, mediada por la clorofila (quizá junto con otros pigmentos) del CO_2 con H_2O que condujera a formar carbono reducido que se polimerizaría en los azúcares, que como se sabe se forman en la fotosíntesis. Desafortunadamente ese concepto era erróneo. Se estaban haciendo preguntas no valaderas y por tanto muchos de los experimentos no produjeron más que resultados intrigantes que no podían interpretarse.

El basamento para una concepción correcta lo expuso el fisiólogo inglés F. Blackman en 1905, en su trabajo sobre las interrelaciones de los efectos de la luz y la temperatura en la fotosíntesis. Encontró que a altas intensidades lumínicas la tasa de la fotosíntesis varía con la temperatura (siendo $Q_{10} = 2$ ó 3) pero a bajas intensidades de luz no es afectada por aquélla ($Q_{10} = 1$), indicando que la tasa del proceso integral está limitada por una reacción que requiere luz (probablemente no enzimática) y no es termosensible. Por otra parte, cuando está saturada de luz, la tasa del proceso se limita por una reacción termosensible (por lo tanto, probablemente enzimática).

Experimentos posteriores indicaron que la porción de la fotosíntesis que es sensible a la temperatura también puede limitarse reduciendo la concentración de CO_2 , en tanto que la porción insensible a la temperatura no requiere CO_2 . Se concluye que la fotosíntesis consiste por lo menos de dos secuencias de reacciones, una no química que requiere de la luz por lo que se ha llamado reacción

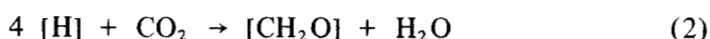
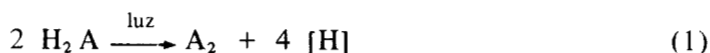
lumínica y la otra química, enzimática, que requiere CO_2 y no requiere luz, llamada reacción oscura o reacción de Blackman.

Los estudios con inhibidores o tóxicos del científico alemán O. Warburg y muchos otros, establecieron que estas dos reacciones son muy independientes. Los experimentos de muchos científicos particularmente Warburg y posteriormente los americanos R. Emerson y W. Arnold mostraron que la eficiencia de la fotosíntesis (la cantidad de fotosíntesis por unidad de luz) podía aumentarse mucho interrumpiendo la luz con periodos cortos de oscuridad. Esto mostró que el proceso lumínico es muy rápido en tanto que el oscuro es más lento. Con un breve fogueo la reacción lumínica forma su producto final en exceso, y puede usarse durante los intervalos oscuros siguientes para la fijación del CO_2 por las reacciones oscuras. Como estos intervalos no se podían alargar más que unos pocos segundos sin que se perdiera la habilidad de fijar CO_2 , se concluyó que los productos de la reacción lumínica son extremadamente lábiles y se descomponen rápidamente si no se usan de inmediato en la reacción oscura.

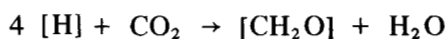
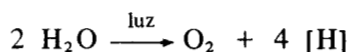
En 1924 el microbiólogo americano C.B. van Niel, propuso un mecanismo explicativo de la naturaleza dual de la reacción fotosintética, basado en sus observaciones sobre fotosíntesis bacteriana. Demostró que en ciertas bacterias el proceso podía representarse por



donde H_2A representa una sustancia reducida (el H_2O en las plantas) que dona electrones y iones H^+ para la reducción del CO_2 dando carbohidrato y H_2O . La fórmula CH_2O representa un solo átomo de carbono en forma de carbohidrato, no un compuesto específico. La reacción puede ser dividida en dos partes



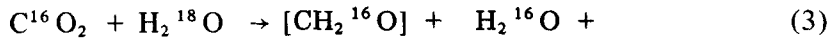
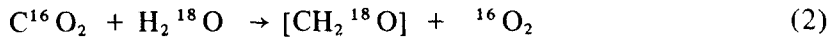
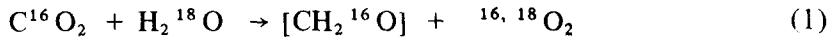
Van Niel sugirió que en lugar de reaccionar con el CO_2 como se postulaba anteriormente, el agua era un substrato del que se podían derivar iones H^+ y electrones para reducir al CO_2 como se muestra en estas dos ecuaciones:



No se conocía la naturaleza del reductante y era claro que la segunda reacción era compleja y probablemente involucraba varios pasos. Pero las implicaciones eran extremadamente importantes: la reacción lumínica es el rompimiento fotoinducido del agua, o fotólisis, para producir O_2 y poder reductor, y la reacción oscura es la utilización de este poder para reducir al CO_2 dando carbohidratos y agua.

La validez de esta concepción se estableció recién en 1941, cuando los científicos americanos S. Ruben y M.D. Kamen y sus colaboradores pudieron usar

oxígeno enriquecido isotópicamente, $^{18}\text{O}_2$, para establecer que todo el O_2 producido en la fotosíntesis se deriva del agua y nada de él viene del CO_2 . Las tres reacciones posibles se muestran a continuación:

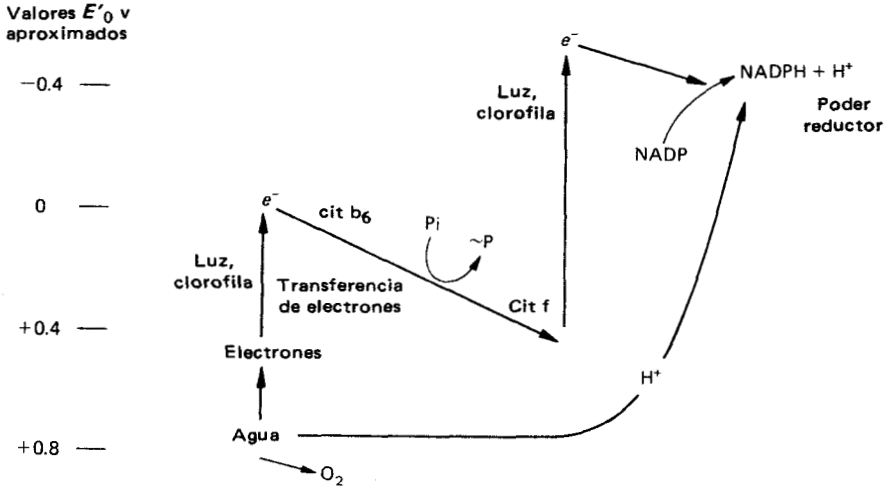


Se encontró que el O_2 producido en la fotosíntesis con H_2^{18}O tenía esencialmente el mismo contenido de ^{18}O que el agua usada, indicando que el oxígeno se deriva del rompimiento del agua como en la reacción (3) y no de una reacción del agua con el CO_2 .

Esta hipótesis se relacionó con el sistema biológico en 1937, por el trabajo del químico inglés R. Hill quien fue el primero en lograr tener una reacción parcial de la fotosíntesis en el cloroplasto *in vitro*. Sus preparaciones eran capaces de producir O_2 y simultáneamente reducir a los aceptores de electrones adicionados al iluminarse, un proceso que se ha llamado la reacción de Hill. Aunque Hill fue incapaz de acoplar esta reacción con la reducción del CO_2 , claramente representa el primer paso de la fotosíntesis o sea la reacción lumínica.

Mucho después, el grupo de M. Calvin en Berkeley, California, pudo al fin demostrar, usando $^{14}\text{CO}_2$, que las reacciones oscuras de la fotosíntesis pueden ocurrir verdaderamente en la oscuridad. Se demostró que una suspensión de algas era capaz de fijar al CO_2 durante un breve lapso en la oscuridad, después de haber sido iluminada, aunque la duración total del poder reductor en la oscuridad no era grande. En el periodo de 1955 a 1960 el fisiólogo americano D. I. Arnon y sus colaboradores encontraron que hay dos productos de la reacción a la luz, ATP y un agente reductor que después se demostró que era el NADPH, y que estos dos compuestos de alta energía se consumen en la reacción oscura causando la reducción del CO_2 . Arnon pudo demostrar que los componentes de la reacción a la luz, que llevan a la reducción del NADP y la producción de ATP (por fotofosforilación), están estrechamente ligados en el cloroplasto, pero que las enzimas de la reacción oscura son solubles y se escurren durante el aislamiento de los cloroplastos. Cuando estas enzimas se readicionan todo el proceso se lleva a cabo, aunque las tasas de reacción sean muy bajas. Durante la década pasada el grupo de Calvin, trabajando con $^{14}\text{CO}_2$, elucidó las reacciones del ciclo de reducción del carbono (ciclo de Calvin), en el cual el CO_2 es fijado y reducido a carbohidrato, usando NADPH y ATP generados en la reacción lumínica.

El paso más importante para dilucidar la naturaleza de la reacción lumínica fue dado por R. Hill y F. Bendall en 1960. Sugirieron que este proceso podría considerarse como un sistema de transporte de electrones en dos pasos, como se esquematiza en la Figura 7-2. En el primer paso los electrones del H_2O son elevados de su nivel estable a un nivel intermedio (causando la producción de O_2) y en el segundo paso se elevan al nivel reductor del H_2 , con la formación de NADP. La transferencia de electrones del nivel del primer paso al nivel inferior del segundo, un descenso en su potencial, podría tener lugar por la vía de un sistema de transporte de electrones convencional que incluyera dos citocromos

Figura 7-2. Esquema del sistema de transporte de electrones en dos pasos de la fotosíntesis.

conocidos localizados en el cloroplasto, el citocromo b_6 ($E'_0 = 0.0$ v) y el citocromo f ($E'_0 = +0.37$ v). La transferencia de electrones a través de estos componentes puede generar ATP de la manera usual (más que considerando la fosforilación oxidativa en la respiración). Los potenciales aproximados de los electrones en los diferentes estados del sistema se muestran en la Figura 7-2.

Se puede resumir lo expuesto hasta este punto, del modo siguiente: la energía de la luz, absorbida por la clorofila, se usa para sacar electrones del agua (causando la liberación de oxígeno) y para elevarlos por un proceso de transporte en dos pasos al nivel reductor requerido para reducir el dióxido de carbono. En el proceso el P_i se esterifica al ADP haciendo ATP que se usa, junto con el poder reductor generado, para llevar a cabo un ciclo de reacciones en las que el dióxido de carbono es fijado hasta carbohidrato. Se examinarán ahora con más cuidado los componentes del sistema, para desarrollar en detalle el modelo hoy aceptado.

Debe advertirse que los términos reacción "lumínica" y "oscura" no son realmente muy satisfactorios. La única reacción lumínica verdadera es la absorción de fotones. Todas las reacciones de transporte de electrones que siguen, y que se incluían en el concepto primitivo de reacción lumínica, son realmente oscuras ya que pueden ser energizadas químicamente y hacerlas ocurrir en la oscuridad. La reacción oscura es en realidad un gran número de ellas que no requieren luz. Algunas se activan por la luz; la mayoría, o ninguna, ocurre en las condiciones normales de oscuridad. Por estas razones deberíamos abandonar los términos de reacción lumínica y oscura y llamarlas reacciones del transporte de electrones y reacciones del carbono de la fotosíntesis.

REACCIONES DEL TRANSPORTE DE ELECTRONES

LUZ. Ya que las reacciones primarias de la fotosíntesis exigen la absorción de luz por los pigmentos, es necesario examinar algunas de sus propiedades básicas. La luz es energía electromagnética propagada en corpúsculos discretos llamados quanta o fotones. Como la energética de las reacciones químicas se describe por lo general en términos de kilocalorías por mol de los compuestos ($1 \text{ mol} = 6.02 \times 10^{23}$ moléculas), es necesario examinar algunas de sus propiedades básicas.

Figura 7-3. Energía cuántica de la luz a diferentes longitudes de onda.

Longitud de onda de la luz, $m\mu$	Color de la luz	Energía cuántica	
		kcal/mol	$E'_{0, \nu}$
350	Ultravioleta	80	3.5
450	Azul	60	2.6
550	Amarillo visible		
650	Rojo		
750	Infrarrojo		

10^{23} moléculas), la energía de la luz generalmente se describe en términos de kilocalorías por mol quantum o por einstein (1 mol quantum o 1 einstein = 6.02×10^{23} quanta).

Su color se determina por la longitud de onda (λ) de la radiación lumínica. A cualquier longitud de onda dada, todos los quanta tienen la misma energía. La energía (E) de un quantum es inversamente proporcional a la longitud de onda. Así, la energía de la luz azul ($\lambda = 420 m\mu$) es del orden de 70 kcal/einstein y la de la roja ($\lambda = 690 m\mu$) cerca de 40 kcal/einstein. El símbolo comúnmente usado para el quantum, $h\nu$, se deriva de esta relación. En cualquier onda de propagación la frecuencia (ν) es inversamente proporcional a la longitud de onda. Dado que $E \propto 1/\lambda$, por tanto $E \propto \nu$. La constante de Planck (h) convierte esto en una ecuación: $E = h\nu$. Así, $h\nu$, usado para designar un quantum, se refiere a su contenido energético.

La relación entre la energía de la luz, tanto como calorías por mol quanta (por einstein) y como valores $E'_{0, \nu}$, y la energía requerida para efectuar ciertas reacciones se muestra en la Figura 7-3. Puede verse que la energía de un quantum rojo es justamente la precisa para elevar un electrón de OH^- al nivel reductor del H_2 ; un quantum de ultravioleta (UV) contiene casi el doble de esta cantidad de energía. Así que en un quantum de luz hay energía suficiente (apenas la suficiente en un quantum rojo) para escindir el agua. Esto no quiere decir que tenga lugar dicha reacción, sino sólo que es termodinámicamente posible. De hecho la conversión de energía de una forma a otra invariablemente se traduce en la pérdida de parte de ésta al ambiente durante el proceso de conversión, ninguna máquina puede ser 100% eficiente.

La proporción de luz utilizable en la fotosíntesis ha sido un tema controvertido desde hace mucho tiempo y aún lo es. En el periodo de 1930 a 1950 se puso especial atención al requerimiento cuántico de la fotosíntesis, una medida de la eficiencia del proceso. Al principio se pensó que dado que 1 quantum lleva a cabo solamente una reacción molecular, el número de ellos absorbidos por molécula de O_2 producida indicaría el número de pasos en la reacción.

Por complejos experimentos, que requirieran condiciones controladas muy cuidadosamente, Warburg encontró un requerimiento cuántico de 4 quanta por molécula de oxígeno producida. Esto implica 1 quantum por $[\text{H}]$ derivado del agua, para la reducción del CO_2 . Se ve en la Figura 7-3 que la energía requerida para derivar del agua un equivalente de reducción es de cerca de 30 kcal/mol, y la energía utilizable que Warburg usó en sus experimentos es sólo de unos 40 kcal/einstein. Esta es una eficiencia del 75%, lo que es extremadamente alto para cualquier máquina capaz de interconvertir energía.

Los experimentos de Warburg no pudieron repetirse en otros laboratorios y hoy se acepta que se requieren por lo menos 8-12 quanta para reducir una molécula de CO_2 y producir una molécula de O_2 . El esquema representado en la Figura 7-2 satisface el requerimiento de un mínimo de 8 quanta por cada O_2 producido o CO_2 reducido, porque exige 4 ($e^- + \text{H}^+$) para reducir un CO_2 al nivel de carbohidrato y cada electrón transferido requiere 2 quanta. Esta formulación es la única que funciona y además, como se verá más adelante, está acorde con la evidencia.

PIGMENTOS. Hasta ahora el único pigmento mencionado que absorbe luz ha sido la clorofila. Inicialmente se reconoció al pigmento verde de las plantas como la sustancia responsable de la absorción lumínica en la fotosíntesis, capaz de absorber la luz roja y la azul, no la verde. Pero hace mucho que se sabe que hay otros pigmentos diferentes en las plantas, de diversos colores y que incluso la clorofila no es una sustancia simple sino un grupo de pigmentos interrelacionados. Se descubrió que algunas sustancias coloridas de las plantas están fuera de los cloroplastos, difundidas en el citoplasma o bien presentes en cuerpecillos especiales, a veces como plastos y a menudo de forma irregular o muy angular, llamados cromatóforos.

Los cloroplastos son el sitio de la fotosíntesis; por lo tanto los pigmentos fuera de los cloroplastos (notoriamente las antocianinas azules y rojas, las xantofilas amarillas y algunos carotenos rojo y naranja) no tienen que ver con la fotosíntesis. Además de la clorofila se encuentran en los cloroplastos varios pigmentos incluyendo algunas xantofilas y carotenos, y se han realizado muchos experimentos para determinar si toman parte en la fotosíntesis. Algunos de estos pigmentos se encuentran en grupos especiales de plantas, en tanto que otros tienen una distribución casi universal. Una lista de los pigmentos fotosintéticos más importantes con una información básica sobre ellos se presenta en la Tabla 7-1. La estructura química de algunos de esos pigmentos se resume en las Figuras 7-4 y 7-5.

La clorofila a está presente en todas las plantas fotosintéticas. La clorofila b está presente en la mayoría de las plantas verdes, en las algas verde-azul en su lugar hay ficocianina, en las algas pardas fucoxantina y en las algas rojas ficoeritrina. Las bacterias fotosintéticas tienen una clorofila que absorbe al rojo-lejano,

Tabla 7-1. Lista de los pigmentos fotosintéticos.

Pigmento	Dónde se encuentra	Luz absorbida
Clorofila a	Todas las plantas verdes	Roja y azul-violeta
b	Plantas verdes, ni algas rojas o verde-azul ni diatomeas	Roja y azul-violeta
c	Algas morenas. Diatomeas	Roja y azul-violeta
d	Algas rojas	Roja y azul-violeta
Protoclorofila	Plantas etioladas	Rojo cercano y azul-violeta
Bacterioclorofila	Bacterias púrpura	Rojo cercano y azul-violeta
Bacterioviridina	Bacterias verdes sulfurosas	Rojo cercano y azul-violeta
Ficocianina	Algas verde-azul, algas rojas	Rojo naranja
Ficoeritrina	Algas rojas y verde-azul	Verde
Carotenoides (carotenos y xantofilas)	La mayoría de plantas, bacterias	Azul, verde-azul

Figura 7-4. Fórmula gráfica de la clorofila a. Son posibles varios tautómeros (con diferente arreglo de los enlaces dobles). Los anillos numerales I a IV son anillos pirrólicos; el V es la ciclopentanona.

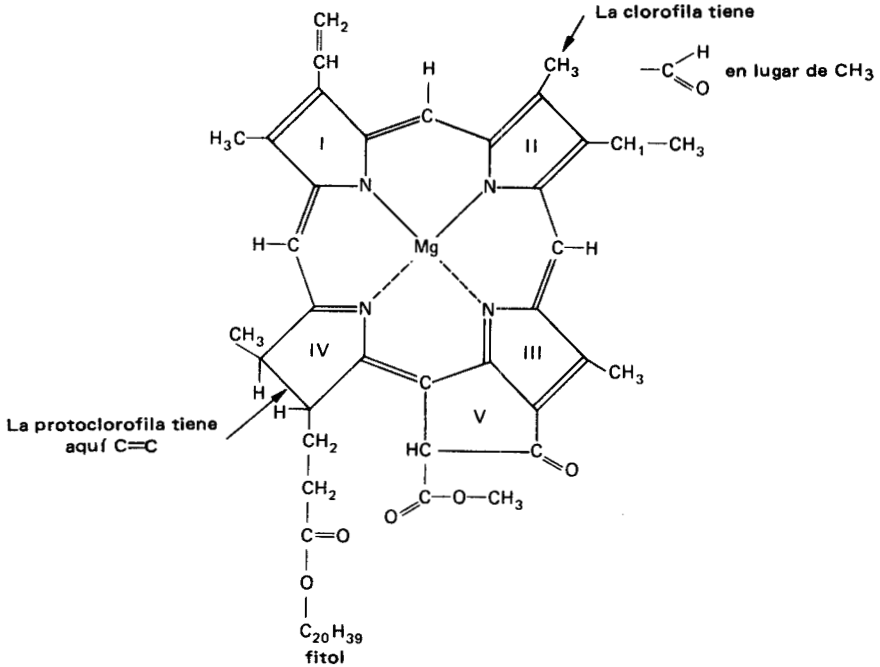
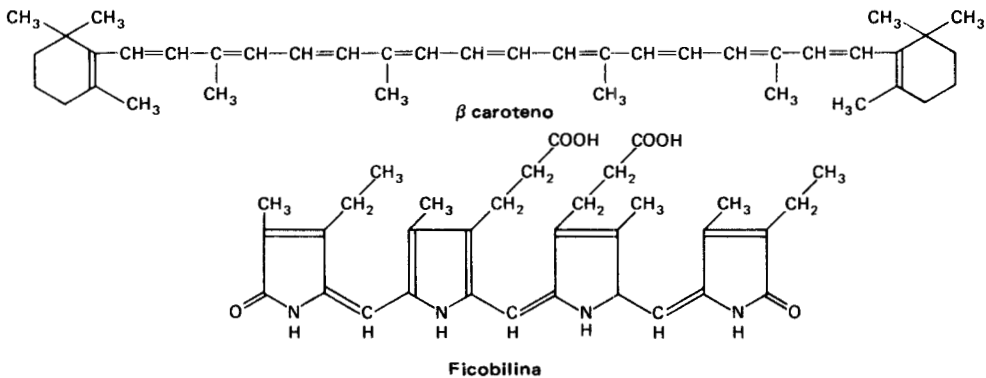


Tabla 7-5. Fórmulas de un caroteno y un pigmento de ficobilina. Compárese el núcleo de tetrapirrol *cíclico* de la clorofila con el núcleo de tetrapirrol *lineal* de la ficobilina.



la bacterioclorofila. Hay varios pigmentos carotenoides, uno o más de ellos está presente en casi todo órgano fotosintético.

En la Figura 7-4 se puede ver que la clorofila es un tetrapirrol y tiene un gran parecido con la estructura del heme y de los citocromos. La clorofila difiere de esas enzimas ferrosas en que contiene un átomo de magnesio que no parece

participar directamente en las reacciones de transferencia de electrones como lo hace el hierro del citocromo. La clorofila se caracteriza por un anillo de ciclo pentanona (V) con grupos laterales característicos en varios puntos. La identidad de dichos grupos da la identidad a las diversas clorofilas. El más importante de ellos es el éster de fitol adherido al anillo IV. Éste provee a la molécula de una larga cadena ("cola") lipofílica muy importante en la orientación y anclaje de las moléculas de clorofila en lamelas o laminillas del cloroplasto.

La clorofila tiene el potencial para diversos mecanismos de reacción en la absorción lumínica. Puede cambiar su contenido energético por resonancia de la estructura de sus enlaces coordinados (los enlaces alternos sencillos y dobles pueden resonar "cambiando lugares" una y otra vez), por reducción de uno de sus enlaces dobles, por reducción de la quinona (=O) en el anillo V, o por pérdida de un electrón en la estructura con dobles enlaces. Los experimentos con los isótopos del hidrógeno deuterio o tritio han indicado claramente que la clorofila no participa en las reacciones de transferencia de H o en óxido reducciones que involucren H. Al parecer la clorofila participa en las reacciones de transferencia de energía tanto por transporte de electrones (o sea oxidorreducción por ganancia y pérdida de un electrón), como por resonancia (una transferencia directa de energía; ver La trampa de luz, página 171).

La estructura química de los pigmentos accesorios ficobilina, ficocianina y ficoeritrina es similar a la de la clorofila en tanto que son tetrapirroles; difieren, sin embargo, por ser de estructura lineal en lugar de cíclica y no llevan un metal (Figura 7-5). Los carotenos, incluso la fucoxantina están muy relacionados con la vitamina A y básicamente son moléculas de cadena lipofílica larga con un grupo terminal más activo en cada extremo. Los procesos de síntesis de estos compuestos se consideran brevemente en el Capítulo 9. Los pigmentos porfirínicos requieren luz para su síntesis en la mayoría de las plantas; de ahí la apariencia descolorida o amarillo pálido de las hojas desarrolladas en la oscuridad, ahiladas o etioladas. El último paso en la síntesis de clorofila, la reducción de la protoclorofila a clorofila, se lleva a cabo a expensas de energía lumínica absorbida por la propia molécula de protoclorofila. La síntesis de la clorofila también se describe en el Capítulo 9.

La contribución de los diversos pigmentos a la fotosíntesis ha sido sujeto de intensa experimentación durante muchos años. Con el desarrollo de los métodos modernos de espectroscopía ha sido posible comparar el espectro de absorción de un organismo (o sea el espectro de la luz absorbida por el organismo total, que dependerá de la presencia y concentración de todos los pigmentos del organismo), con el espectro de acción de la fotosíntesis en el organismo. El espectro de acción de la fotosíntesis mide la efectividad para llevar a cabo la fotosíntesis de la luz de diversas longitudes de onda. Por un análisis del espectro de absorción se puede determinar qué pigmentos están presentes y su contribución relativa a la fotosíntesis comparándolos con el espectro de acción.

En la Figura 7-6 se muestran algunas curvas para el alga marina *Ulva* (especialmente apropiada para este estudio porque crece en capas uniformemente delgadas), junto con el espectro de absorción de los pigmentos principales. Puede verse que las curvas de acción y de absorción son bastante parecidas en buena parte del espectro, mostrando la contribución de las clorofilas y las ficobilinas a la fotosíntesis; sin embargo hay una clara discrepancia en el área del caroteno mostrando que éstos no son pigmentos fotosintéticos eficientes, como sí lo son las clorofilas y ficobilinas en este organismo. Hay evidencias de que los carotenos

pueden ser eficientes en algunas plantas pero no universalmente. Otras evidencias confirman su papel en la estabilización de la clorofila en los plastos y que impiden que la clorofila se destruya por autooxidación y por la luz.

Los pigmentos involucrados en la fotosíntesis son capaces de efectuar ciertas reacciones aunque se hayan extraído del cloroplasto. Pueden absorber luz y fluorescen, es decir, reemiten la energía lumínica absorbida como luz pero, necesariamente, de longitud de onda más larga (es decir de menor energía). Las soluciones de clorofila fluorescen dando rojo oscuro. Si las reacciones de la fotosíntesis se bloquean por sustancias tóxicas la fluorescencia ocurre *in vivo* porque la energía absorbida no puede utilizarse. El espectro de fluorescencia es característico del pigmento, así que es posible decir cuál pigmento es el que fluoresce y, de aquí, cuál ha sido activado. Además, los aceptores de energía (o sea substratos oxidados capaces de ser reducidos) pueden extinguir la fluorescencia demostrando la capacidad del pigmento para transferir la energía a dichos aceptores en lugar de remitirla como luz. Se puede hacer que las soluciones de clorofila catalicen reacciones al ser iluminadas, por ejemplo en la formación de polímeros a partir de un monómero, demostrando que la energía lumínica puede utilizarse para formar radicales libres. La transferencia de energía molécula a molécula se demuestra en una mezcla de clorofila a y clorofila b. El análisis del espectro de acción cuando la mezcla se ilumina con luz, que solamente puede ser absorbida por la clorofila a, muestra que la clorofila b ha sido obligada a fluorescer, lo que indica que la energía fue transferida de la clorofila a que la absorbió, a las moléculas de la clorofila b.

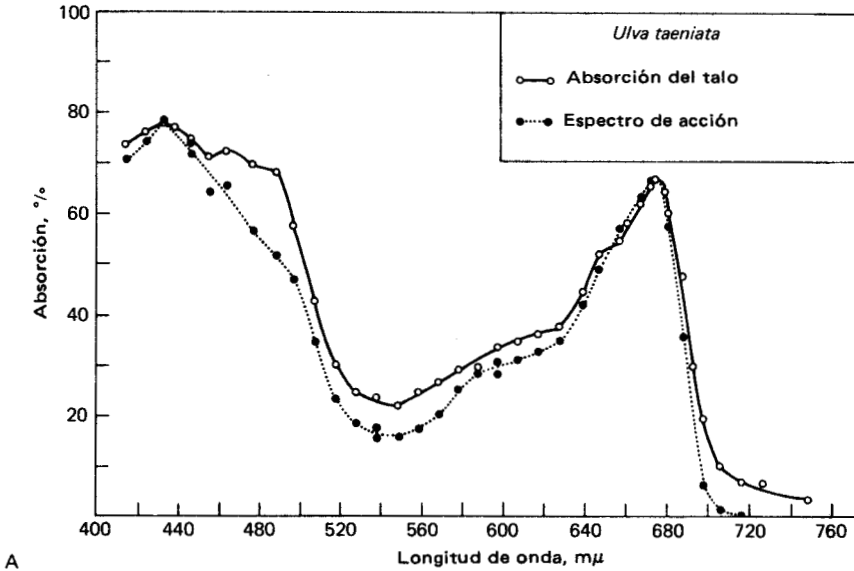
Hasta aquí no se consideró la eficiencia de las diferentes longitudes de onda de la luz en la ocurrencia de fotorreacciones. Parece que la luz azul de alta energía absorbida por la clorofila no se utiliza con eficiencia. El requerimiento básico es de un número específico de quanta, y la energía de los quanta (con tal que puedan ser absorbidos por la clorofila) no es importante. Los quanta rojos (40 kcal/einstein) son tan efectivos como los azules (70 kcal/einstein); la energía extra de los quanta azules se desperdicia. Aparentemente, si un quantum tiene la longitud de onda apropiada para ser absorbido, será efectivo. Pero una importante excepción a esto es la llamada caída del rojo —un decidido descenso en la eficiencia encontrado en el extremo del rojo— lejano en el espectro de absorción, generalmente sobre 685 nm, encontrado en muchos organismos.

Emerson encontró que la eficiencia de la luz roja de longitud de onda de cerca de 700 nm podía aumentarse por la adición de luz con longitud de onda más corta (650 nm). En otras palabras, la tasa de la fotosíntesis en luz de dos longitudes de onda juntas era mayor que la suma de las tasas, en cada una de las longitudes de onda separadamente. Este es el llamado efecto Emerson, en honor a su descubridor, y ha tenido importancia en la conformación de las ideas sobre las que se ha desarrollado el concepto moderno del mecanismo fotosintético. Evidentemente, la luz se absorbe separadamente por dos diferentes sistemas de pigmentos, uno de ellos se longitud de onda más larga que el otro, y el funcionamiento a satisfacción de la fotosíntesis requiere que ambos sistemas se activen. Por medio de un cuidadoso análisis espectral de dicho efecto, se ha encontrado que el sistema de longitud de onda más corta (llamado ahora fotosistema II), contiene además de algo de clorofila a, una buena cantidad de clorofila b y de pigmentos accesorios como ficobilinas. El sistema de longitud de onda larga (fotosistema I) tiene una mayor proporción de clorofila a y menos de los otros pigmentos. Es-

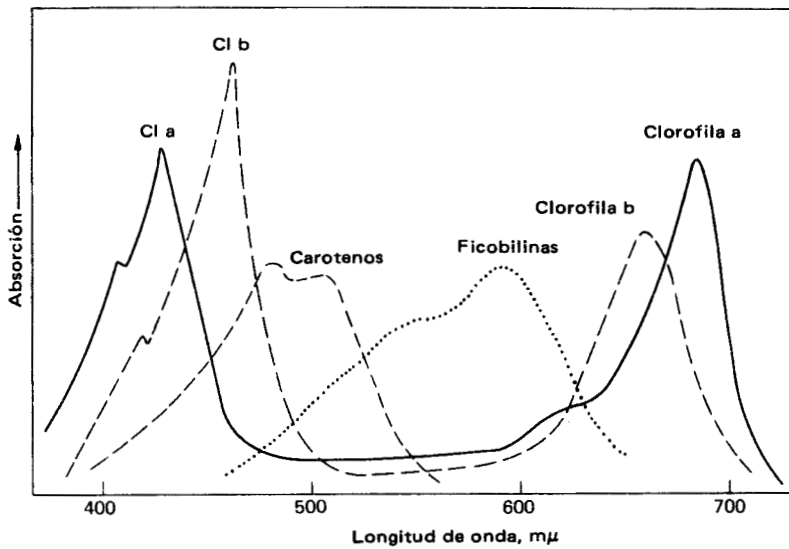
Figura 7-6. Comparación de los espectros de acción y de absorción de un organismo y del espectro de absorción de pigmentos fotosintéticos importantes.

A. Espectro de acción y espectro de absorción del alga verde *Ulva*. Nótese la discrepancia entre los espectros a 460 y 500 m μ (De F.T. Haxo y L. R. Blinks: *J. Gen. Physiol.* 43:404 (1950). Usado con permiso.)

B. Espectros de absorción de algunos pigmentos fotosintéticos.



A



B

tos dos sistemas de absorción lumínica se correlacionan con las dos absorciones de luz postuladas por Hill y Bendall (Figura 7-2). Ahora se considerará la explicación actual y algunas de las evidencias en que se basa.

TRANSPORTE DE ELECTRONES. La actual explicación de la fotosíntesis como un proceso de transporte de electrones se resume en la Figura 7-7. Cada uno de los

fotosistemas I y II son capaces de absorber quanta de luz. Cada uno contiene moléculas de clorofila especializadas, capacitadas para perder electrones y recuperarlos a partir de otra fuente diferente. Estos centros reactivos que se describirán en una sección posterior (La trampa de luz) contienen moléculas especializadas de clorofila a, que absorben a una longitud de onda más larga que la usual. El centro reactivo del fotosistema II absorbe luz de 680 nm y el pigmento se denomina P_{680} . El centro de reacción correspondiente del fotosistema I es P_{700} , y tiene una absorción máxima de, aproximadamente, 700 nm.

Los electrones son expulsados de los radicales hidróxilo y transferidos vía el P_{680} en el fotosistema II a un aceptor de electrones "Q" aún no conocido, que tiene un potencial (E'_0) de 0 a -0.1 v. De hecho "Q" puede representar varios factores o un conjunto de quinonas o compuestos tipo quinona interactuantes. Los electrones son pasados luego a la plastoquinona, que transfiere tanto los iones hidrógeno como los electrones, del modo como lo hace la ubiquinona en la cadena de transporte de electrones de la respiración. La plastoquinona pasa los electrones al citocromo b_{559} y al citocromo f que a su vez los pasa a la plastocianina, una enzima con cobre que tiene una E'_0 de cerca 0.4 v. Por cada par de electrones que desciende por esta cadena de transporte de electrones se genera una molécula de ATP a partir de ADP y Pi, de manera muy parecida a la fosforilación oxidativa. El proceso de fosforilación fotosintética se describirá en la página 162.

El fotosistema I transfiere su energía al P_{700} que tiene una E'_0 de cerca de 0.4 v. Como resultado el P_{700} transfiere un electrón a un aceptor no identificado llamado "x" que tiene un fuerte potencial negativo ($E'_0 = -0.5$ a -0.6 v). El P_{700} recupera su electrón de la plastocianina reoxidándola en el proceso. El fuerte reductor factor "x" reduce la ferredoxina ($E'_0 = -0.45$ v), una enzima con hierro no heme de amplia distribución en las plantas, que toma parte en las reacciones de reducción de las plantas sean fotosintéticas o no (ver Capítulo 8, Fijación del

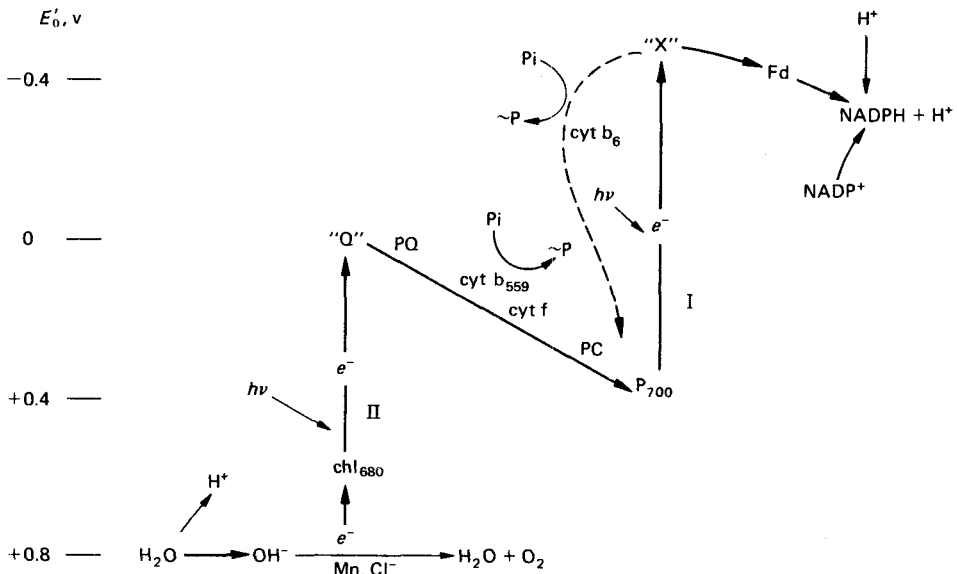


Figura 7-7. Modelo de la fotosíntesis. La línea punteada muestra el camino de los electrones en la fosforilación cíclica.

nitrógeno). La ferredoxina reduce el NADP a NADPH por medio de la NADP reductasa, una enzima flavoproteínica.

Es posible también que los electrones pasen de "x" o de la ferredoxina a la plastocianina y de ahí hacia atrás al P_{700} , yendo por una cadena de transporte de electrones que probablemente incluye un agente transportador de hidrógeno, así como el conocido citocromo b_6 . A esta transferencia de electrones se acopla una fosforilación. Como en este sistema los electrones siguen una vía cíclica del P_{700} y regresando a él a través de la ferredoxina, el proceso, que es capaz de generar ATP a expensas de la energía lumínica sin reducir al NADP se llama fosforilación cíclica. La generación de ATP durante la transferencia de electrones del fotosistema II al fotosistema I se llama fosforilación acíclica. Una tercera posibilidad es que los electrones puedan ser transferidos de regreso de la ferredoxina al oxígeno, reduciéndolo a H_2O . Es posible que este proceso pueda también involucrar a la cadena de transporte de electrones y hacer ATP. La base experimental para esta fosforilación pseudocíclica, como se denomina, no es tan firme como la de las fosforilaciones cíclica y acíclica.

EVIDENCIA EXPERIMENTAL. Una gran parte de la concepción expuesta no se ha comprobado y han surgido muchos tópicos de discusión. Posteriormente se considerarán algunas posibles alternativas. Sin embargo, dicho proceso ha tenido amplia aceptación y se sustenta en varios tipos de evidencias. Aunque los espectros de absorción de los fotosistemas I y II se sobreponen, el fotosistema I tiene su máximo mucho más dentro del rojo (aproximadamente a 690 nm) que el fotosistema II que tiene su máximo hacia 650-670 nm (o aún más bajo en las algas verde-azul). En consecuencia hasta cierto punto se puede energizar independientemente al fotosistema I o al II, usando un haz de luz monocromática de la longitud de onda apropiada. Esto se acopla con el análisis del estado de los componentes de la cadena de transporte de electrones por espectroscopía diferencial, para determinar si están reducidos u oxidados. Así, la iluminación de los cloroplastos con longitudes de onda cortas tiende a reducir la plastoquinona y los citocromos en tanto que las longitudes de onda largas tienden a oxidarlos.

Existen varios inhibidores específicos que bloquean la cadena en diferentes puntos. El uso combinado de estos inhibidores de luz activadora (luz actínica), de longitud de onda selecta, y de la espectroscopía diferencial ha clarificado mucho el proceso. El inhibidor 3(3,4-diclorofenol)-1,1-dimetilurea (DCMU), un herbicida selectivo, inhibe el fotosistema II. Cuando se ilumina el fotosistema I en presencia de DCMU, los citocromos se oxidan y no pueden ser reducidos por la luz que activa principalmente al sistema, como sucede en ausencia del DCMU. Esto demuestra que los citocromos normalmente se reducen por el fotosistema II y se oxidan por el fotosistema I, y así se ligan del modo que se muestra en la Figura 7-7. Otro método posible de estudio es porque el fotosistema II es capaz de fluorecer, y la extinción de la fluorescencia por compuestos oxidados (es decir, aceptores de electrones) se ha utilizado para estudiar al sistema.

Un tercer modo de enfocar el problema es por adición de donadores artificiales de electrones para reactivar sistemas con un intoxicante, o por la adición de componentes con un potencial conocido que pueden aceptar o donar electrones en puntos específicos de la cadena de transporte de electrones. Por ejemplo, la hipotética separación del sitio de fosforilación cíclica y del de fosforilación acíclica se basa en gran parte en la observación de que los donadores de electrones,

como fenazina metosulfato (PMS), 2,6-diclorofenolindo fenol (DPIP) o la propia ferredoxina, pueden catalizar la fosforilación con luz para el fotosistema I, en presencia de DCMU y en ausencia de oxígeno. Por otro lado, la fosforilación acíclica requiere de luz para ambos sistemas, presencia de oxígenos, y es inhibida por el DCMU.

Un cuarto modo de investigación sumamente importante, ha sido desarrollado por el fisiólogo americano R. P. Levine y sus asociados. Usaron mutantes del alga *Chlamydomonas* carentes de uno u otro de los componentes de la cadena de transporte de electrones. Así por ejemplo, un mutante carente del citocromo f puede reducir a la plastoquinona y al citocromo b con luz del fotosistema II, pero no puede reducir a la plastocianina ni al P_{700} . La luz del fotosistema I oxida a la plastocianina y al P_{700} pero no a la plastoquinona ni al citocromo b. Un mutante carente del citocromo f retiene la fosforilación cíclica, pero un mutante carente de plastocianina no la retiene; esto indica que la fosforilación cíclica transfiere electrones del nivel superior del fotosistema I hacia atrás a la plastocianina (Figura 7-7).

Una quinta técnica de estudio del sistema de transporte de electrones se basa en el descubrimiento de que cuando las membranas del cloroplasto se rompen con cuidado y se fragmentan, pueden separarse por centrifugación en partículas más o menos pesadas y ligeras. Las partículas pesadas contienen una proporción más alta de clorofila b, pueden liberar oxígeno y se intoxican con DCMU. Las partículas ligeras contienen una proporción mayor de clorofila a, pueden reducir al NADP y generar ATP, pero no liberan oxígeno. Se supone que las partículas pesadas representan al fotosistema II y las ligeras al fotosistema I. Los datos de este tipo de experimentos no son por completo claros y los resultados parecen depender considerablemente de la técnica exacta con la que se rompen los cloroplastos. Esto puede efectuarse forzando una suspensión de cloroplastos a través de un orificio diminuto ejerciendo una gran presión (la célula francesa de presión) o por ondas de sonido; pueden usarse varios productos humectantes o tensioactivos que ayudan a solubilizar las materias lípidas para coadyuvar en el rompimiento. Los fragmentos de cloroplasto no pueden llevar a cabo todas las reacciones fotosintéticas. A menudo requieren la adición de cofactores (a causa de la rotura o para reemplazar los cofactores lavados durante la preparación) y por lo general son incapaces de hacer ATP. Sin embargo, se ha progresado mucho en la identificación de las unidades funcionales con las estructuras visibles al microscopio electrónico (véase Relaciones estructurales, página 173).

Aunque se ha reunido una gran cantidad de evidencias experimentales sobre el funcionamiento del sistema de transporte de electrones en la fotosíntesis, muchas de ellas son difíciles de interpretar o conflictivas y es posible que aún no hayamos llegado a la definición final del sistema. El esquema presentado en la Figura 7-7 parece ser una hipótesis de trabajo útil.

LA TRAMPA DE LUZ. Para entender la naturaleza de la reacción física que atrapa la energía lumínica se requiere considerar la estructura del aparato fotosintético. Se ha empleado un gran esfuerzo en la búsqueda de una **unidad fotosintética**, es decir, una unidad bioquímica o biofísica capaz de completar las reacciones de la fotosíntesis. Se han hecho varios ensayos tratando de identificar alguno de los componentes estructurales del cloroplasto como dicha unidad completa en sí misma.

Pero actualmente se ha comprendido que éste era un propósito irrealiza-

ble porque la fotosíntesis completa requiere la coordinación de una serie de procesos que se distribuyen por toda la estructura organizada de la membrana del cloroplasto. Unas partículas pequeñas que podían verse en las micrografías electrónicas se denominaron *cuantosomas*, reflejando la hipótesis de que serían las unidades fotosintéticas. Pero ahora se sabe que son parte del sistema de síntesis del ATP y que el proceso completo del transporte de electrones en la fotosíntesis requiere la coordinación de algunas áreas de la laminilla o lamela subyacente.

Desde el comienzo se reconoció que si se rompen los cloroplastos en fragmentos pequeños, los pedazos mínimos capaces de efectuar la reacción de Hill contienen al menos varios cientos de moléculas de clorofila, y ahora parece ser que la reacción lumínica completa no ocurre en fragmentos que tengan menos de mil moléculas de clorofila. Más aún, los estudios con el inhibidor DCMU sugieren que se requiere una molécula de DCMU por 2,000 de clorofila para una completa inhibición. La inferencia es que con cada centro de reacción (el sitio donde se utiliza la energía lumínica para transportar electrones), se asocia un gran número de moléculas de clorofila. Por análisis cuidadosos se ha demostrado que el P_{700} , el citocromo f y el citocromo b están presentes en relación de una molécula de cada uno, por varios cientos de moléculas de clorofila a, lo que da base a la idea antedicha. Ya que el P_{700} es el pigmento transportador de electrones, parece que las otras moléculas de clorofila sirven como agentes que colectan la luz y la transfieren al P_{700} . Sería muy poco económico tener un sistema de transferencia de electrones completo asociado con cada molécula de clorofila, porque ésta quedaría tan oscurecida por la masa de todos los asociados del sistema que sería incapaz de funcionar absorbiendo la luz.

La trampa de luz del fotosistema I parece que consiste en un gran conjunto de moléculas de clorofila arregladas de modo que cada una pueda absorber luz y pasar la energía de excitación resultante de una molécula a otra hasta el centro de reacción (ver Figura 7-8). Los pigmentos accesorios también deben estar tomando parte. La energía es pasada por resonancia entre las moléculas adyacentes, no por una transferencia de electrones real. En alguna parte del conjunto hay un grupo

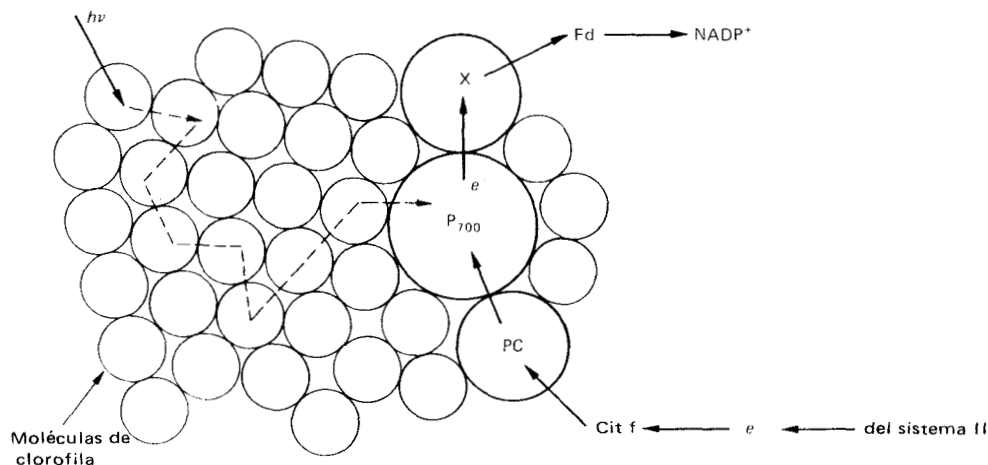


Figura 7-8. Posible estructura y función de la trampa de luz del fotosistema I. \longrightarrow indica transporte de electrones; $-\ - \longrightarrow$ indica transferencia de la energía de excitación.

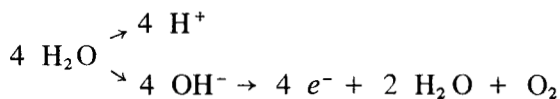
de moléculas de clorofila que, a causa de su orientación, absorben luz de longitud de onda más larga y permiten que se pierda como calor una pequeña cantidad de energía de excitación. Esto sirve para atrapar la energía de excitación que ya no puede escapar a los niveles más altos de energía de las moléculas de alrededor.

En el centro de este complejo hay una molécula de P_{700} (probablemente una molécula de clorofila en asociación especial con su componente de proteína) que se asocia con el citocromo f y con la plastocianina, así como el aceptor de electrones "x". La excitación pasa al P_{700} que lanza un electrón a "x", reduciéndolo y recuperando su electrón de la plastocianina, oxidándola.

La trampa de luz del fotosistema II es esencialmente similar, excepto que contiene un número de moléculas de clorofila b considerablemente mayor, así como una mayor proporción de pigmentos accesorios. El centro de reacción del fotosistema II, P_{680} , tiene un máximo de absorción ligeramente más corto que el del fotosistema I. El fotosistema II absorbe electrones del agua y los pasa a "Q" y a la plastoquinona.

La cinética de la fotosíntesis se ha estudiado también midiendo la resonancia de spin del electrón (ESR), una técnica que detecta los cambios en el paramagnetismo de los intermediarios fotoquímicos cuando se forman electrones no apareados durante los eventos fotoquímicos. Esta técnica se ha usado tratando de identificar donadores y aceptores primarios de electrones en ambos fotosistemas. Hay ciertas indicaciones de que un complejo de ubiquinona y un compuesto con hierro, fuertemente ligados, sirven como el aceptor de electrones primario en la fotosíntesis bacteriana. La identidad de los aceptores primarios de los fotosistemas I y II en las plantas no está clara aún. Experimentos recientes sugieren que el donador de electrones en el fotosistema II, el mecanismo que transfiere electrones del agua al P_{680} , pueda involucrar un complejo de quinonas o derivados quinónicos junto con manganeso. Pero se necesita aún mucha más experimentación.

LIBERACIÓN DEL OXÍGENO. El sistema de la fotosíntesis del que se sabe menos en el presente, es el mecanismo que produce oxígeno. Deben ocurrir cuatro reacciones de transporte de electrones, incluyendo cuatro moléculas de agua, para generar una molécula de oxígeno. Cómo se lleva esto a cabo no está claro, en vista de que los electrones se transportan separadamente. Se ha sugerido que una enzima "rompedora de agua" pueda contener una asociación de cuatro moléculas transportadoras de electrones (quizá clorofilas) orientadas de modo que la remoción de cuatro electrones del agua pueda dar la reacción total.



Parece que se requieren iones de manganeso y de cloro para la evolución del oxígeno, y la oxidorreducción reversible del manganeso podría estar relacionada con la liberación de oxígeno. Para la producción de oxígeno también se requiere CO_2 o bicarbonato (aparte de su papel como substrato de la carboxilación fotosintética). Los intermediarios y cofactores en esta reacción aún se desconocen.

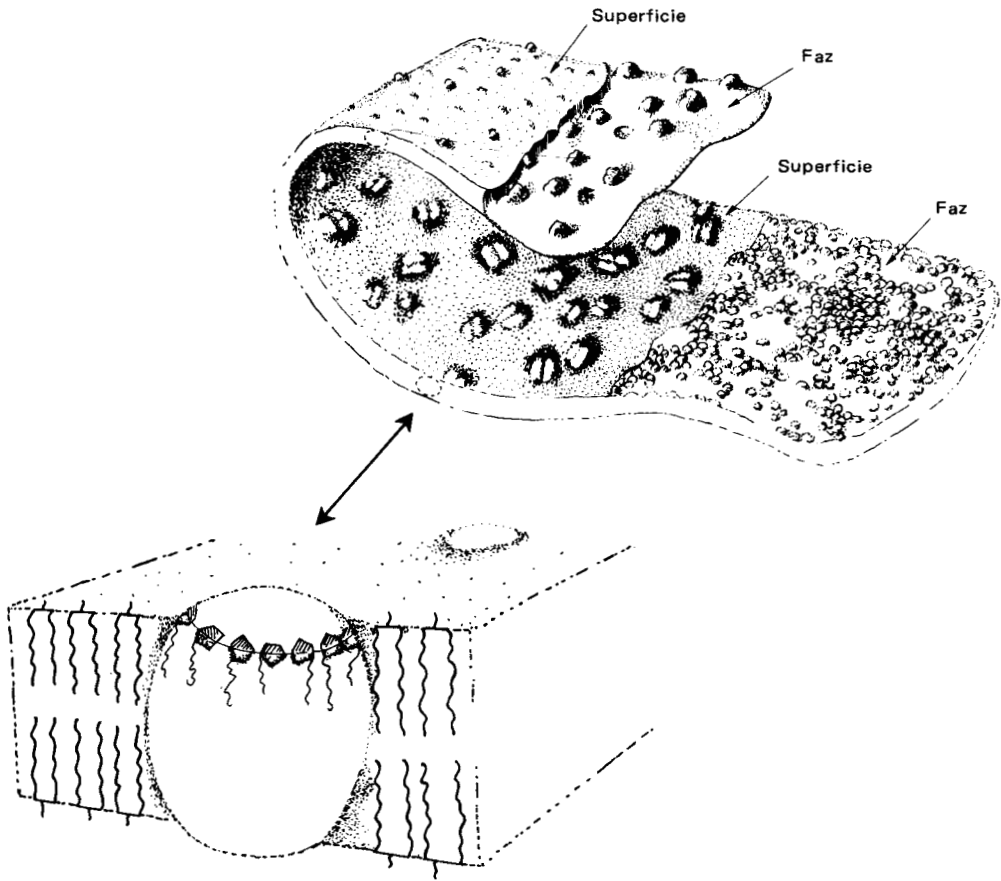
RELACIONES ESTRUCTURALES. La estructura integral del sistema laminar del cloroplasto (ver página 59) está bien definida ahora. La microscopía electrónica

de grabado por congelación ha provisto nuevos detalles sobre las membranas tilacoides. En este proceso las preparaciones son congeladas y luego astilladas con una cuchilla de microtomo. El tejido tiende a rajarse o hendirse a lo largo de líneas naturales de separación generalmente a lo largo de la superficie de las membranas. El sombreado de la preparación con metal provee entonces un retrato en relieve de la superficie interna o externa de la membrana. Una micrografía electrónica así preparada se muestra en la Figura 7-9A junto con un diagrama de interpretación (Figura 7-9B). Se ven muchas partículas de diferentes tamaños en las diversas superficies de la membrana. Algunas de ellas parecen estar relacionadas con agregados de enzimas o de transportadores de electrones asociados con los fotosistemas I y II, o con el factor acoplador de la ATPasa (ver el párrafo siguiente). La Figura 7-9C muestra un modelo hipotético basado en evidencia de microscopía electrónica y en los resultados de experimentos de subfraccionamiento, que muestra la localización de las partículas o de los agregados capaces de efectuar solamente la fosforilación cíclica, y de los agregados del fotosistema I y del II, capaces del transporte de electrones acíclico.

Figura 7-9. Estructura del cloroplasto.

- A. Micrografía electrónica de las fases y superficies de las laminillas (lamelas) de los grana sujeta a fractura bajo congelación $\times 100,000$.
- B. Interpretación diagramática de A. Los números se refieren a: 1) superficie exterior del tilacoide; 2) fractura plana inmediatamente por debajo de la superficie exterior; 3) fractura plana por debajo de la superficie interior del tilacoide, y 4) superficie interior del tilacoide. La magnificación muestra un posible arreglo de las moléculas de clorofila en las partículas (visibles en A) embebidas en la membrana del tilacoide.
- C. Representación diagramática de la estructura de los grana y de la distribución de los fotosistemas I y II (De Park, R.B. y P.V. Sane: *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22:395-430 (1971), y Anderson, J.M.: *Nature.* 253:536-537. Usados con permiso. Fotografía cedida gentilmente por el Dr. Park.)

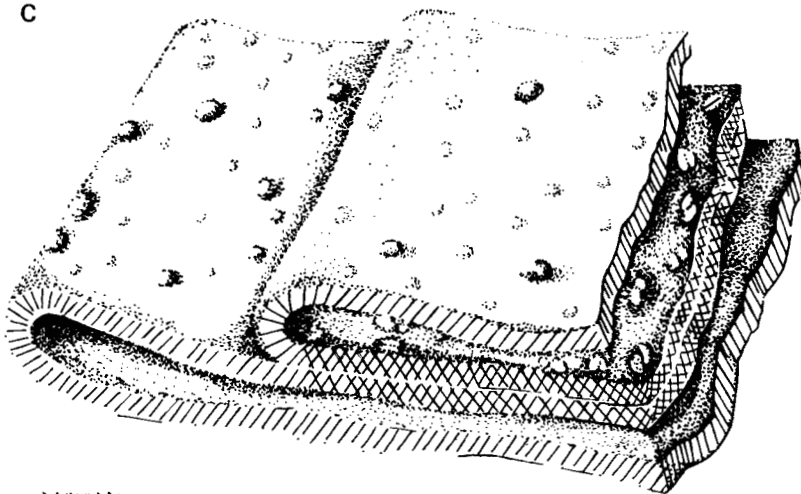




Molécula de clorofila

B

C



XXXXX Fotosistemas I más II - tilacoide del grana

////// Fotosistema I - tilacoide intergrana

SÍNTESIS DEL ATP. La hipótesis quimioosmótica de Mitchell está acorde con la evidencia que se tiene sobre la síntesis de ATP. Esencialmente, la formación de ATP por transporte de electrones cíclico o acíclico es similar a la síntesis del ATP en la mitocondria que resulta del transporte oxidativo de electrones (ver página 106). La transferencia de electrones y iones hidrógeno (protones) a través de la membrana tilacoide provee una separación de las cargas, éstas son conjuntadas de nuevo por la ATPasa y un factor acoplador (CF) que es identificable como una partícula que aparece en la superficie externa de la membrana (ver Figura 7-9). La Figura 7-10 muestra un modelo del sistema, dibujado según el trabajo del Dr. A. T. Jagendorf (Universidad de Cornell) y del Dr. N.E. Good (Universidad del Estado de Michigan). La exigencia crítica de este modelo, además de la organización espacial de los citocromos, es la movilidad de la plastoquinona, que verdaderamente transporta electrones y protones a través de la membrana del exterior al interior. Los fotosistemas I y II activan la separación de las cargas transportando los electrones al exterior. El factor acoplador opera de la misma manera que el F_0 y la F_1 -ATPasa de la mitocondria (ver Figura 5-8).

La evidencia en que se fundamenta esta concepción incluye el descubrimiento original de Jagendorf, de que elevando el pH externo de cloroplasto *in vitro* se induce la fosforilación en la oscuridad, y la observación de que existen gradientes de pH a través de los tilacoides en la luz requerida. Se ha encontrado que la fotooxidación de los donadores de hidrógeno (agua, catecol) induce la fosforilación, en tanto que la oxidación de los donadores de electrones, como el ferrocianuro, no lo hace. Por último, hay agentes desacopladores que permiten que pasen protones a través de la membrana, por una vía diferente a la del factor acoplador, aunque no afectan el transporte de electrones, e impiden la fosforilación por el transporte de electrones simultáneo.

Este modelo sugiere que pueden haber dos sitios de fosforilación —uno para cada fotosistema— ya que cada fotosistema causa la liberación de un par de protones por cada par de electrones transferido. Los experimentos recientes con el inhibidor dibromo-timo-quinona han permitido la separación de tilacoides intactos con las actividades de los fotosistemas I y II, y ha sido posible demostrar

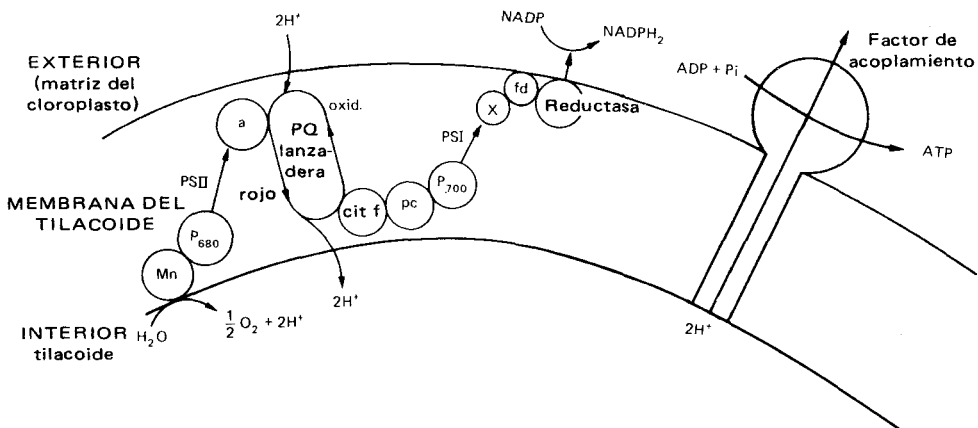


Figura 7-10. Modelo de la interpretación quimioosmótica de la fosforilación fotosintética en los cloroplastos, basada en ideas del Dr. N.E. Good y del Dr. A.T. Jagendorf. Este diagrama debe compararse con las Figuras 5-8 y 7-7.

que cada fotosistema es capaz de fosforilación. En cloroplastos preparados cuidadosamente, la producción de ATP se aproxima a los valores teóricos predichos para este modelo. Esto trae a discusión la necesidad de fosforilación cíclica. Sin embargo, es improbable que la fosforilación ocurra siempre con una eficiencia del 100% y es probable que también el ATP fotosintético sea utilizable por el citoplasma (ver Capítulo 15). De ser así, probablemente, la fosforilación cíclica tiene importancia, ya que las reacciones del carbono en la fotosíntesis requieren por lo menos 1.5 ATP por cada reductor equivalente (NADPH) utilizado. Este requerimiento es suficiente sólo para producir monosacáridos y se requiere ATP extra para la formación de sacarosa, almidón y otros compuestos hechos por el cloroplasto.

Una interesante confirmación experimental de la localización y participación del factor acoplador se tiene por técnica inmunológica. Se ha podido aislar el factor acoplador e inyectarlo a un conejo, causando la formación de un anticuerpo; cuando éste se adiciona a cloroplastos en suspensión el transporte de electrones continúa sin obstáculos pero se impide la síntesis de ATP. Esto demuestra dos cosas: que el factor acoplador inactivado por el anticuerpo toma parte, sin duda, en la fosforilación, y que debe localizarse en el exterior del tilacoide para que el antígeno pueda llegar a él.

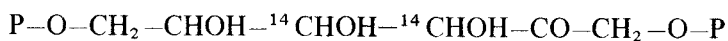
BALANCE DE ENERGÍA. Hemos visto que el modelo generalmente aceptado requiere cuatro quanta de luz roja (40 kcal/einstein) para producir una molécula de NADPH y uno o dos ATP. Así que el ingreso de energía es $4 \times 40 = 160$ kcal/mol, y la recuperación es de 51 kcal útiles por oxidación de 1 mol NADPH más 7-15 kcal por los ATP, lo que suma 35 a 40% del ingreso de energía. Las pérdidas de energía ocurren en la conversión de energía lumínica a potencial químico y en la estabilización de los pigmentos y de los intermediarios con alta energía (excitados); es decir, al "atrapar" la energía o el electrón migrante para que no recaiga al nivel de posición de que partió. Considerando la complejidad de la conversión éste es un nivel de energía notablemente alto.

REACCIONES DEL CARBONO: EL CICLO DE CALVIN

INTRODUCCIÓN. Las reacciones lumínicas dan por resultado la producción de poder reductor, que reduce al NADP, y la producción de ATP. En las reacciones oscuras estos productos se utilizan para reducir el CO_2 . Hasta el descubrimiento del carbono radioactivo sólo se podía tratar de adivinar los intermediarios y las transformaciones de la síntesis de azúcares. Cuando Calvin y sus colaboradores suministraron $^{14}\text{CO}_2$ a algas *Chorella* en suspensión, encontraron que el producto inicial más importante era el ácido 3-fosfoglicérico (PGA), de tres carbonos. Este producto fue aislado y degradado químicamente y se encontró que la mayoría del ^{14}C estaba en la posición carboxilos.



Un examen posterior de los productos de la fotosíntesis con $^{14}\text{CO}_2$ por breve tiempo reveló que la fructuosa-1,6-difosfato (FDP) formada al principio era radioactiva y al degradarla se encontró que contenía la mayoría de su radioactividad en los dos carbonos intermedios



Estas observaciones sugirieron: 1) que la síntesis de hexosa ocurre a la inversa de las reacciones de la glicólisis, y 2) que se requiere un modelo cíclico para la regeneración de un aceptor del CO_2 . Con el desarrollo de la cromatografía en papel y la combinación de este medio analítico y el uso del carbono radioactivo, todo el complejo proceso de reducción del carbono y regeneración del aceptor de CO_2 fue rápidamente esclarecido.

RADIOACTIVIDAD Y CROMATOGRFÍA. Estas herramientas han tenido tal impacto en fisiología vegetal que merecen ser examinadas brevemente. Los elementos radioactivos son idénticos químicamente a sus isótopos estables y difieren solamente en la masa de sus núcleos. Decaen proporcionalmente a su inestabilidad desintegrándose y emitiendo radiaciones, por lo general γ , o partículas β . Como estas radiaciones son ionizantes, pueden detectarse con los detectores de ionización, particularmente los contadores Geiger-Mueller o los contadores de cintilación o centelleo. El contador Geiger-Mueller detecta la producción de ionización en una cámara de iones especial, el tubo Geiger-Mueller, que tiene una ventana delgada a través de la cual penetran las radiaciones ionizantes. El contador de cintilación o centelleo detecta y cuenta los flashes de luz emitidos por un cristal o un líquido especial al absorber una radiación. La tasa de decaimiento de un isótopo se mide por su *vida-media*, que es el tiempo requerido para que decaiga la mitad de la sustancia cualquiera sea su cantidad (N.T.: este valor es diferente a la media vida que es el promedio de tiempo de decaimiento; en inglés se dice igual). Para isótopos de vida corta (por ejemplo ^{32}P con media-vida = 14 días) deben hacerse correcciones diarias para tomar en cuenta este decaimiento. El ^{14}C tiene una vida media de unos 6,000 años, así que no se necesitan hacer correcciones.

Dado que los átomos radioactivos son químicamente iguales a sus contrapartes estables, sufren las mismas reacciones químicas. Excepto por ciertos ligeros efectos que pueden ocurrir porque el ^{14}C es algo más pesado que el ^{12}C ; los átomos de carbono radioactivo se conducen precisamente de la misma manera que los no radioactivos, así que entran en todas las secuencias de reacciones y marcan a todos los compuestos que toman parte en el metabolismo normal del carbono. Si se suministra ^{14}C a una planta iluminada durante 5 segundos, los compuestos sintetizados durante esos 5 segundos, y solamente esos compuestos, serán radioactivos. Más aún, si se adiciona un nuevo átomo de carbono radioactivo a un compuesto no radioactivo preexistente, solamente dicho átomo será radioactivo. La presencia y posición del carbono radioactivo en la molécula puede determinarse degradando químicamente el compuesto, carbono por carbono, y probando la radioactividad de cada carbono independientemente. Usando esta técnica es posible detectar las transformaciones del carbono en el metabolismo. A su vez éstas deben correlacionarse con los tipos de reacciones involucradas y la naturaleza de las enzimas presentes, para lograr una comprensión completa del sistema metabólico.

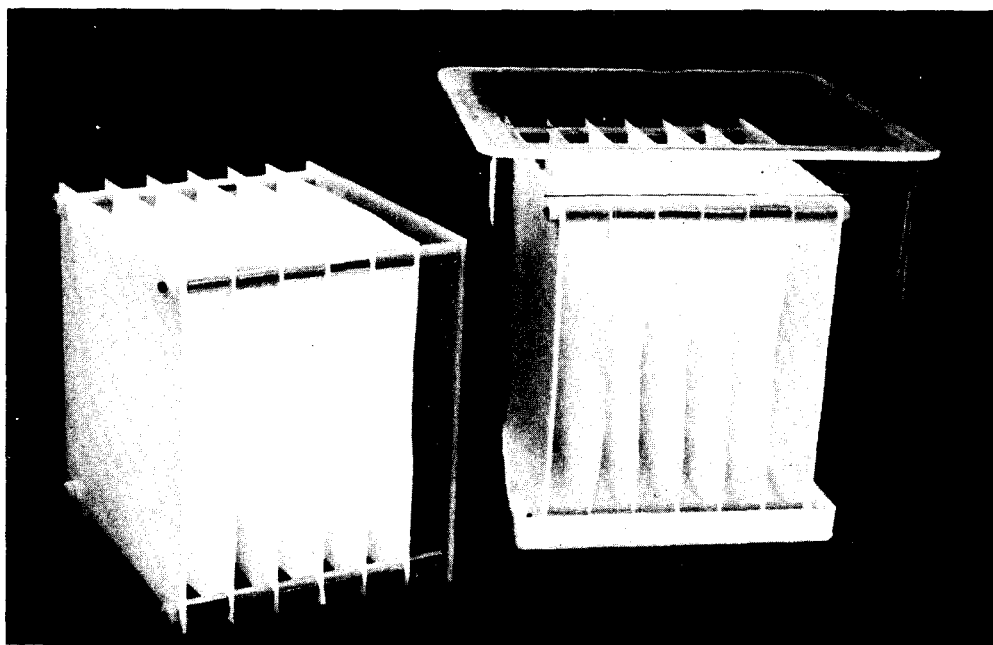
La cromatografía en papel es una técnica de separación de los componentes de una mezcla compleja de sustancias químicas, tal como los constituyentes solubles de una planta. Generalmente los tejidos vegetales se extraen con un solvente que mata todas las células y desnaturaliza las enzimas (comúnmente se usa etanol o metanol caliente) y el extracto se concentra. Luego se aplican unas

pocas gotas del extracto en la esquina de una hoja de papel filtro, por lo general de 20-50 cm por lado y una orilla se sumerge en un solvente orgánico apropiado. El solvente se mueve a través del papel por movimiento capilar. En el papel está presente una cierta cantidad de agua firmemente adherida e inmóvil. Las diversas sustancias se mueven con el solvente orgánico móvil a diferentes velocidades, dependiendo de su solubilidad relativa en la fase acuosa estacionaria, en la fase orgánica móvil del solvente, y hasta cierto punto de su absorción al papel. El resultado es que los componentes de la mezcla se separan en una hilera de manchas definidas.

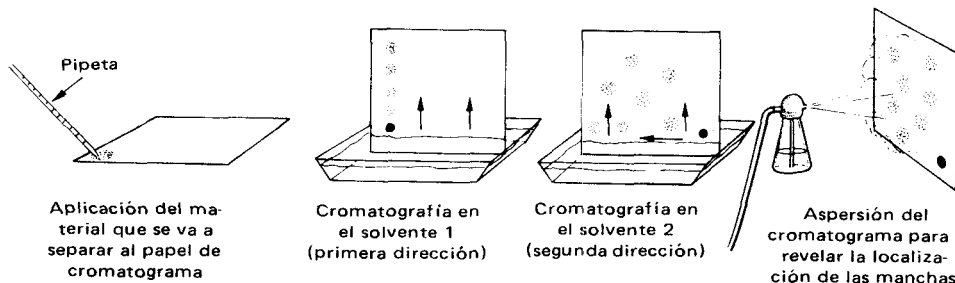
En las mezclas complejas la separación de todos los componentes puede quedar incompleta; entonces puede usarse un segundo sistema de solventes aplicado en ángulo recto con el primero, para resolver las manchas que habían quedado sin separarse. Los componentes pueden hacerse visibles asperjando el

Figura 7-11. Cromatografía en papel.

- A. Fotografía de una cuba cromatográfica en uso en el laboratorio del autor, y un bastidor de cromatogramas en papel a punto de utilizarse.
- B. Cómo se corre el cromatograma en dos solventes y se desarrolla. Los solventes pueden también correr hacia abajo en lugar de hacia arriba.



A



Aplicación del material que se va a separar al papel de cromatograma

Cromatografía en el solvente 1 (primera dirección)

Cromatografía en el solvente 2 (segunda dirección)

Aspersión del cromatograma para revelar la localización de las manchas

B

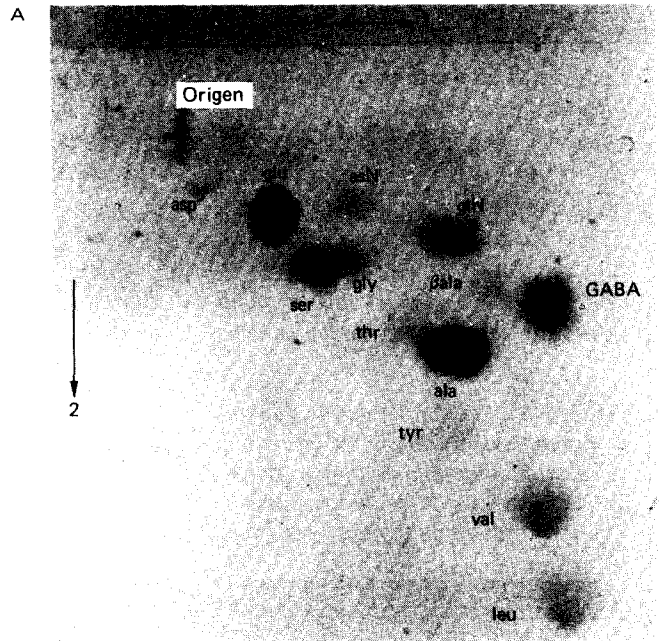
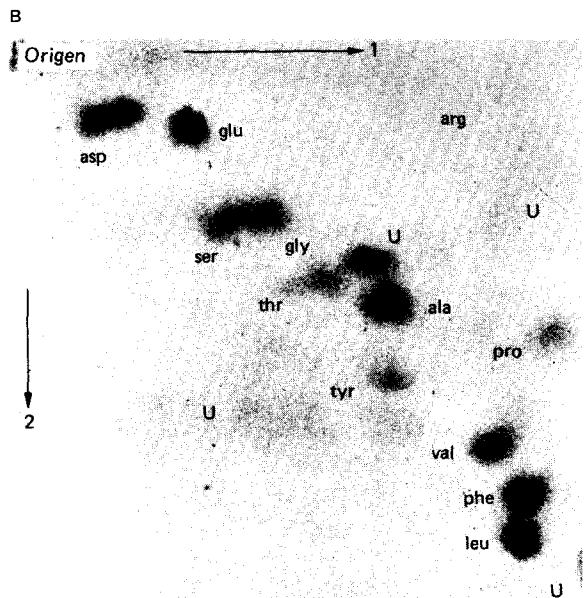


Figura 7-12. Cromatograma y radioautografía.

A. Fotografía de un cromatograma de extracto de hoja de trigo asperjado con el reactivo ninhidrina para revelar los aminoácidos.

B. Radioautografía de un cromatograma de hidrolizado de proteínas de hoja de trigo después de suministrar $^{14}\text{CO}_2$ durante 1 hr a la luz. Todos los productos que recibieron carbono de los de la fotosíntesis son radioactivos y pueden verse como manchas oscuras en la película de rayos X. Los cromatogramas se corrieron primero en una mezcla fenol-agua (1), luego en una mezcla propanol-acetato de etilo-agua (2). Los extractos se aplicaron en el origen. Código: ala, alanina; β ala, β -alanina; arg, arginina; asp, ácido aspártico; asN, asparagina; GABA, ácido γ -aminobutírico; glu, ácido glutámico; glN, glutamina; gly, glicina; leu, leucina; phe, fenilalanina; pro, prolina; ser, serina; thr, treonina; tyr, tirosina; U, desconocido; val, valina.



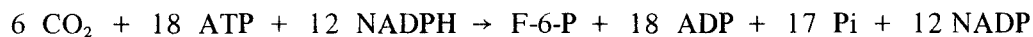
cromatograma con un reactivo que produzca derivados coloridos (por ejemplo, la ninhidrina reacciona con los aminoácidos dando un color azul o púrpura), y las manchas radioactivas pueden localizarse por radioautografía (llamada también autorradiografía). El cromatograma se coloca junto a una hoja de película para rayos X en un bastidor durante varias horas o días, dependiendo de la intensidad de la radioactividad. Las manchas radioactivas causarán un oscurecimiento en la película en el lugar sobre el que queden, de modo que la película registra, como en una fotografía, la posición y radioactividad de las manchas del cromatograma. En las Figuras 7-11 y 7-12 se muestran ilustraciones de aparatos típicos usados en la cromatografía en papel así como un cromatograma y una autorradiografía del extracto de una planta.

Por medio de estas técnicas es posible identificar a los compuestos presentes en una planta y, en experimentos con substratos marcados, determinar cuáles provienen de dicho substrato y en qué proporción. Las manchas individuales pueden recortarse y degradarse por técnicas microquímicas para obtener más información sobre las transformaciones metabólicas.

EL CICLO DE CALVIN. Las reacciones del ciclo reductivo del carbono en la fotosíntesis y las enzimas que las catalizan se muestran en la Figura 7-13. Como se esquematiza, las reacciones dan por resultado la síntesis de una molécula de triosa por la fijación de tres moléculas de CO_2 . La reacción puede resumirse



Para hacer hexosafosfato se requieren dos vueltas del ciclo. Una de las moléculas de GAP así formadas pasa a DHAP y las dos triosafosfato se unen por reacción con la aldolasa. La fructosa difosfato resultante se convierte en fructosa-6-fosfato por la fosfatasa. El resumen para la producción de una molécula de hexosafosfato sería entonces



Vale la pena seguir la secuencia de reacciones a través del ciclo en la Figura 7-13 para entender claramente las transformaciones sufridas por cada átomo de carbono. Por conveniencia, las moléculas de CO_2 adicionadas *de novo* están marcadas en la Figura 7-13 con un asterisco, así que se puede ver en cada vuelta del ciclo que sigue a la adición de ^{14}CO , tanto los lugares marcados como el sitio radioactivo. La peculiar manera en que queda marcada la RuBP* se debe a la mezcla de tres moléculas de Ru-5-P, dos de las cuales se marcan de modo diferente a la tercera.

El estudiante debe determinar la distribución de los puntos marcados en los compuestos clave después de que se introduce un segundo trío de $^{14}\text{CO}_2$ y comparar sus resultados con los obtenidos en un experimento real, que se anotan en

*RuBP (ribulosa bifosfato) es la forma de nomenclatura bioquímica que ha reemplazado al antiguo término RuDP (ribulosa difosfato). Es una distinción correcta (pero parece tonta). Un difosfato (como el ADP) tiene el segundo fosfato esterificado sobre el primero. Un bifosfato tiene dos fosfatos en dos carbonos separados. La RuBP se denomina a veces RuP_2 . Así deberían llamarse otros bifosfatos (FDP, SDP). Como la antigua y más familiar nomenclatura de estos compuestos todavía se utiliza ampliamente en la literatura, se ha mantenido en este capítulo.

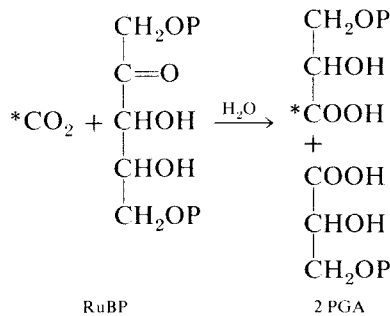
Tabla 7-2. Distribución de la radioactividad en los intermediarios del ciclo de Calvin, según un experimento en el que se suministró $^{14}\text{CO}_2$ durante 5.4 seg a un cultivo de *Scenedesmus obliquus*.

Átomo de carbono	Radioactividad en átomos individuales (%)			
	PGA	Fructosa	Sedoheptulosa	Ribulosa
1	82	3	2	11
2	9	3	2	10
3	9	43	28	69
4	—	42	24	5
5	—	3	27	3
6	—	3	2	—
7	—	—	2	—

Fuente: J.A. Bassham y M. Calvin: *The Path of Carbon in Photosynthesis*. Prentice-Hall Inc., Nueva Jersey, 1957. Utilizada con permiso.

la Tabla 7-2. La distribución de los puntos radioactivos no siempre es igual a la prevista. Se han encontrado ciertas asimetrías que se pueden explicar por rearrreglos causados por reacciones reversibles con la transcetolasa y la aldolasa, las que redistribuyen el ^{14}C en otros sitios. Debe notarse que aunque en el ciclo se produce una molécula de triosa por cada tres de CO_2 adicionadas, según se describe en la Figura 7-13, sería igualmente fácil arreglarlo para producir PGA, una pentosa, una hexosa o compuestos C_2 , todos los cuales son productos finales de la fotosíntesis.

Las enzimas y reacciones individuales son las siguientes: en la primera reacción una molécula del azúcar de cinco carbonos, ribulosa bifosfato (RuBP), se carboxila. Se forma un intermediario de seis carbonos que se hidroliza espontáneamente dando dos moléculas de ácido fosfoglicérico (PGA) así



Esta reacción fue una de las aclaradas primero por los estudios cinéticos de Calvin con $^{14}\text{CO}_2$ y cromatografía en papel. Se dejó que las células efectuaran la fotosíntesis hasta un estado estable usando $^{14}\text{CO}_2$, de modo que todos los intermediarios se saturaran con ^{14}C . Entonces se interrumpió el proceso oscureciendo las células, así se suspendieron los productos de la reacción lumínica y se detuvieron las reacciones de reducción. Sin embargo, la carboxilación pudo continuar dando como efecto la desaparición simultánea del aceptor de CO_2 y la aparición del producto de carboxilación. La gráfica de la Figura 7-14 muestra los

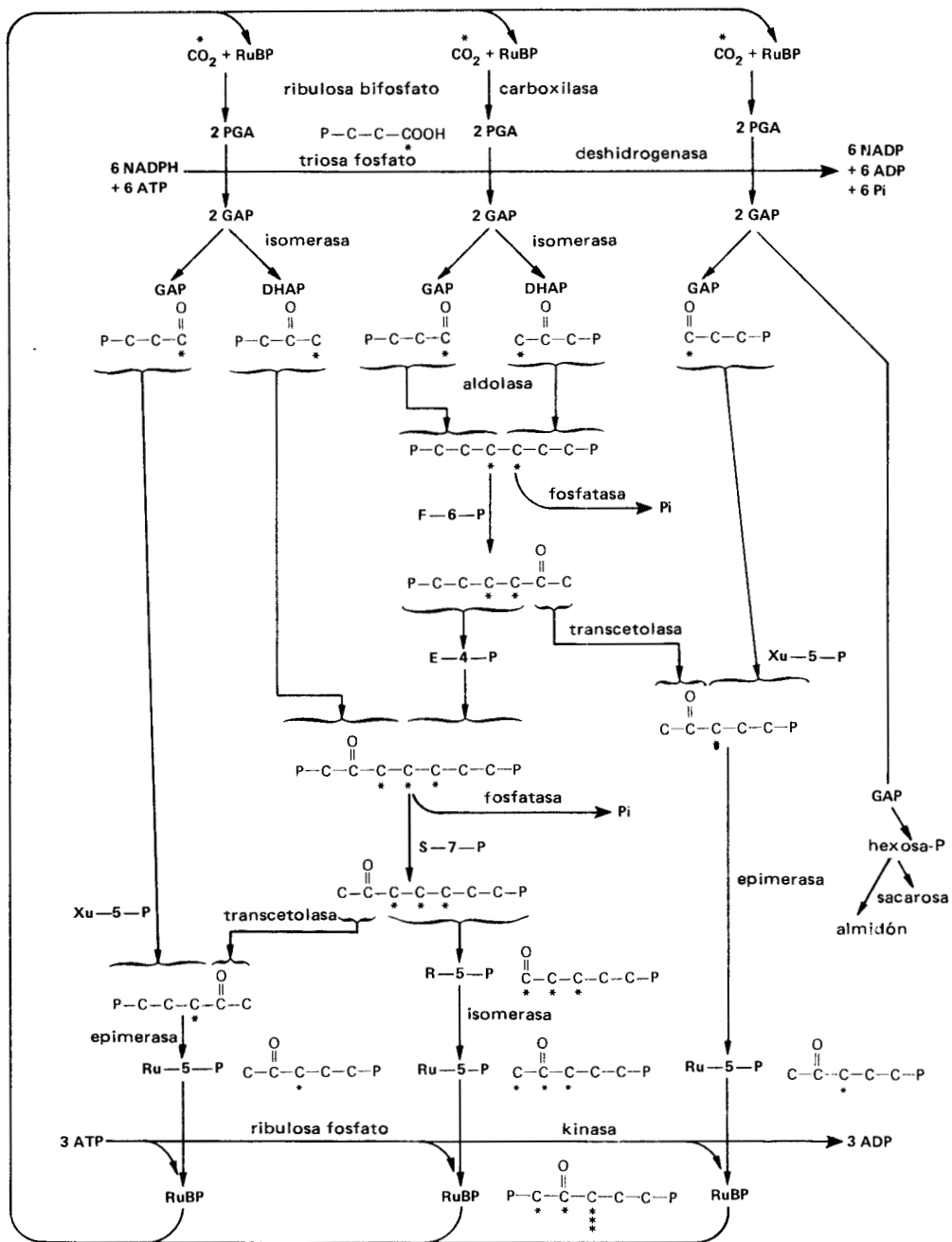


Figura 7-13. El ciclo de Calvin. Los grupos OH y H se han omitido para mayor claridad y solamente se muestran los grupos -O y -P. Si el dióxido de carbono radioactivo ($^*\text{CO}_2$) pasa por una vuelta del ciclo aparecerá el marcaje en la distribución mostrada.

ABREVIATURAS

RuBP = ribulosa bifosfato†
 PGA = ácido fosfoglicérico
 GAP = fosfogliceraldehído
 DHAP = fosfato de dihidroxiacetona
 FDP = fructosa difosfato†
 F-6-P = fructosa-6-fosfato

E-4-P = eritrosa-4-fosfato
 SDP = sedoheptulosa difosfato†
 S-7-P = sedoheptulosa-7-fosfato
 R-5-P = ribosa-5-fosfato
 Xu-5-P = xilulosa-5-fosfato
 Ru-5-P = ribulosa-5-fosfato

† Ver nota al pie de página 181.

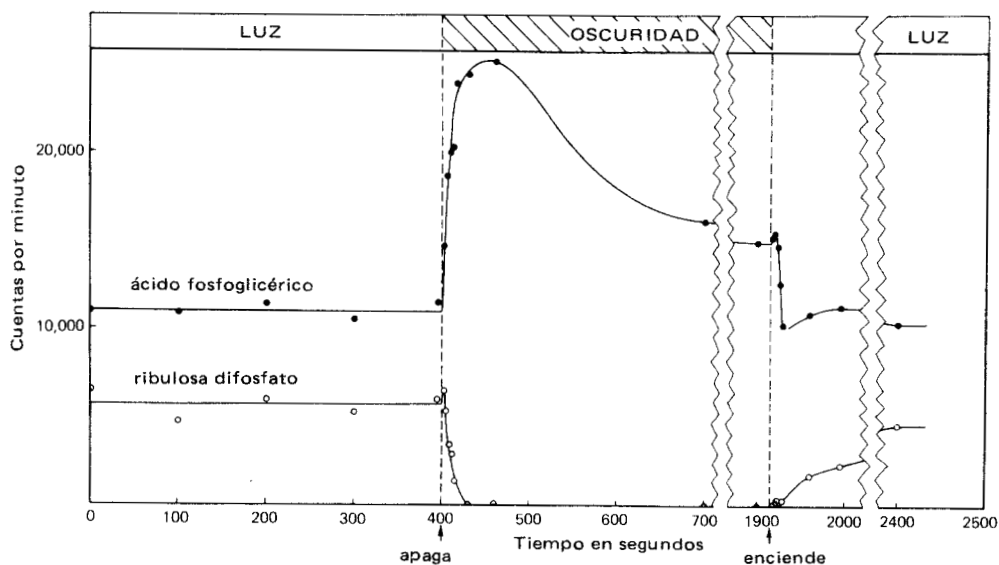


Figura 7-14. Cambios de la luz a la oscuridad en las concentraciones de PGA y RuBP (De J.A. Bassham y M. Calvin: *The Path of Carbon in Photosynthesis*. Copyright 1957. Con permiso de Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. Figura original cortesía del Dr. J.A. Bassham.)

resultados del experimento, de los que se concluye que la RuBP es el aceptor de CO_2 y el PGA es el producto de la carboxilación.

La enzima responsable de esta carboxilación, RuBP carboxilasa (RuBPcase, conocida también como carboxidismutasa) ha sido objeto de mucho estudio y muchas de sus características *in vivo* son bien conocidas. La enzima se aísla de las hojas fácilmente y parece ser la fracción proteica mayor en los tejidos fotosintéticos. Es posible aislar una proteína aparentemente pura (llamada fracción I) que tiene actividad como RuBPcase, pero que también tiene enzimas activas en otras reacciones del ciclo que pueden separarse solamente con gran dificultad. Se ha sugerido que la RuBPcase y algunas otras enzimas del ciclo están estrechamente asociadas entre sí, lo que explicaría la gran eficiencia de operación de este sistema enzimático. Las medidas hechas *in vitro* con bicarbonato dieron tasas de reacción muy bajas y sugirieron que la enzima requiere una concentración de sustrato extremadamente alta. Experimentos recientes del grupo del fisiólogo británico D.A. Walker indican que la afinidad de la enzima por su sustrato natural, CO_2 , es lo suficientemente alta para explicar la tasa de fotosíntesis *in vivo*. Hay cierta evidencia de que esta enzima se activa *in vivo* por la luz. Además, su síntesis requiere de ésta y no aparece en las ligas desarrolladas en la oscuridad sino hasta que se iluminan de tres a cinco horas.

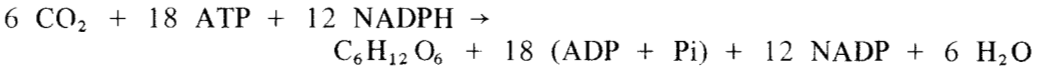
El PGA producido en la reacción por la RuBPcase se fosforila (se prepara para la reacción de reducción) por la fosfoglicerokinasa, si es el ATP el donador. El ácido 1,3-difosfoglicérico resultante se reduce por medio de una triosafosfato-deshidrogenasa específica para el NADPH dando 3 fosfogliceraldehído (GAP). Parte del GAP se convierte luego en dihidroxiacetonafofosfato (DHAP) por la triosafosfato isomerasa y de las dos triosas se sintetiza fructosadifosfato (FDP) por la aldolasa (ver página 118). Las reacciones de PGA a FDP son similares a la inversa de la secuencia glicolítica de FDP a PGA, excepto porque la triosafosfato deshidrogenasa se asocia en los cloroplastos al NADPH en tanto que la del cito-

plasma se asocia con el NAD. Pueden existir otras diferencias. Las dificultades que se tienen para conciliar la baja actividad *in vitro* de algunas de las enzimas con la alta actividad que se requiere *in vivo* para llevar la fotosíntesis, ha llevado a pensar que las enzimas puedan activarse en el cloroplasto, lo que las diferenciaría aún más de sus contrapartes en la glicólisis.

La conversión de FDP a fructosa-6-fosfato (F-6-P) se lleva a cabo por una fosfatasa que da fosfato inorgánico. La fosfatasa parece ser específica para los difosfatos de hidratos de carbono. Este es uno de los tres pasos "gastadores de energía" del ciclo, que aseguran que las reacciones seguirán adelante y no se detendrán temporal o totalmente por la producción masiva de intermediarios. La F-6-P sufre a continuación una reacción por la transcetolasa (ver página 125) que remueve los dos carbonos superiores como un derivado de glicol aldehído: el tiamina pirofosfato (TPP), dejando una tetrosa: la eritrosa-4-fosfato (E-4-P). La E-4-P se condensa con la DHAP por reacción con la aldolasa para formar la sedoheptulosa difosfato (SDP), que se convierte, por un segundo paso con liberación de energía, en seduheptulosa-7-fosfato (S-7-P) y Pi catalizando una fosfatasa. La S-7-P sufre una reacción por la transcetolasa en la que los dos carbonos superiores se separan como TPP-glicolaldehído, dejando la pentosa ribosa-5-fosfato (R-5-P). Ésta se convierte en ribulosa-5-fosfato (Ru-5-P) por la fotopentosa isomerasa. El TPP-glicolaldehído derivado de la F-6-P y F-7-P en la reacción catalizada por la transcetolasa se transfiere al GAP formando xilulosa-5-fosfato (Xu-5-P), que se convierte en R-5-P por la fosfopentosa epimerasa. La R-5-P pasa a Ru-5-P por una isomerasa y es fosforilada por la fosforribokinasa, con el ATP como donador, produciendo ribulosa bifosfato (RuBP) y ADP (una segunda reacción "preparadora" que dispone a la pentosa para su carboxilación). La utilización del ATP para hacer un enlace éter-fosfato de baja energía representa el tercer punto del ciclo en el que la energía se "gasta" para constituir un paso irreversible que mantiene la velocidad y la dirección en el ciclo.

PUNTOS DE CONTROL. Se han sugerido diversos mecanismos de control que pueden regular la operación del ciclo. En primer lugar, el ciclo es un sistema autocatalítico muy eficiente. Dado que el producto final (sea una triosa o una hexosa) es también un intermediario, es posible rearrreglar el ciclo de modo que produzca un gran número de moléculas iniciadoras (RuBP) de nuevas vueltas del ciclo (a expensas del producto normal). En esta forma el ciclo puede utilizarse para formar sus propios intermediarios e incrementar su propia velocidad de operación. Tal hecho podría ser necesario porque algunos intermediarios (por ejemplo, PGA, triosafosfato y glicolato) podrían salir del cloroplasto durante los periodos de oscuridad, y la concentración de los intermediarios se tornaría muy baja. Bajo estas circunstancias sólo podría operar con lentitud hasta que el nivel de los intermediarios subiera de nuevo. Puede impedirse el agotamiento del ciclo por otras reacciones de regulación, principalmente la activación de ciertas enzimas por la luz. Cuando la hoja está en la oscuridad algunos de los reactantes se inactivan (particularmente la carboxilasa, las dos fosfatasas y la Ru-5-P-kinasa). Finalmente, el balance en las síntesis de los diversos productos del ciclo (hexosas, pentosas, triosas, PGA, compuestos C) se mantiene por la regulación de varias reacciones del ciclo o por cofactores tales como ATP o ADP. En esta forma se mantienen el balance y la alta velocidad de las operaciones y el ciclo puede reaccionar rápida y fácilmente a la demanda de una variedad de productos que pueden necesitarse para el metabolismo, por otras partes de la célula.

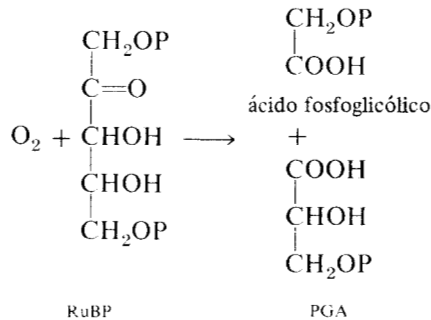
BALANCE DE ENERGÍA. Las reacciones del ciclo pueden resumirse



Los 18 ATP representan un total de cerca de 140 kcal y los 12 NADPH un total de cerca de 615 kcal. Por lo tanto, el ingreso de energía es de unas 755 kcal. La energía recuperada en la hexosa es de unas 670 kcal/mol, lo que representa una eficiencia de casi 90%. El 10% restante se utiliza en mantener el ciclo en movimiento. La secuencia de reacciones por las que las plantas estabilizan y almacenan el potencial químico derivado de la energía de la luz, es por lo tanto de una notable eficiencia. En buena parte, ésta es el resultante del efectivo sistema de autocontrol del ciclo de Calvin en el que las reacciones están alimentadas continuamente por sus propios productos, por lo que las concentraciones de intermediarios pueden aumentar rápidamente por medio de reacciones internas y mantenerse al nivel apropiado para la máxima operación del ciclo.

OTRAS VÍAS FOTOSINTÉTICAS

RUBP OXIGENASA. Recientemente se ha sugerido que la RuBPcase puede reaccionar tanto con el oxígeno como con el dióxido de carbono. Esta actividad de la RuBPcase convierte a la RuBP en una molécula de ácido fosfoglicólico y una molécula de PGA, en lugar de formar dos moléculas de PGA cuando se fija el CO_2 .



Los experimentos demuestran que el O_2 es un inhibidor competitivo de la actividad de la carboxilasa. Además, usando $^{18}\text{O}_2$ en reacción *in vivo* se forma glicolato marcado en el carboxilo final. Una activa fosfatasa convierte al P-glicolato en glicolato y Pi en la superficie del cloroplasto.

Se han sugerido otras transformaciones para llegar a glicolato, pero no se han aportado tantas pruebas. Es posible que la timina pirofosfato-glicol-aldehído (el fragmento C_2 de la reacción por la transcetolasa) pueda oxidarse y dar glicolato o que el producto de la carboxilación de la RuBPcase pudiera oxidarse dando CO_2 y glicolato. Sin embargo hasta ahora el peso de la evidencia se inclina por la oxigenación de la RuBP como la fuente principal de glicolato en el tejido fotosintético.

VÍA DEL GLICOLATO. Es claro que una oxidación en una secuencia de reducción como la fotosíntesis es un proceso inútil. La reacción por la oxigenasa puede ser

la consecuencia inevitable del hecho de que la RuBPCasa no hace clara distinción entre el CO_2 y el O_2 . Pero no se pierde todo el carbono que se desvía en esta reacción. El trabajo de muchos investigadores, particularmente N.E. Tolbert y sus colegas en la Universidad del Estado de Michigan, ha llevado a formular la vía metabólica del glicolato que se muestra en la Figura 7-15. Este es un mecanismo que permite rescatar carbono que, de otro modo, se perdería como glicolato reintroduciendo al cloroplasto tres cuartas partes de él en forma de ácido glicérico.

Deben advertirse cuatro puntos principales. El primero es que la vía del glicolato involucra tres lugares metabólicos distintos: cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias. Probablemente estos organelos se asocian estrechamente, de otro modo el espacio de difusión del carbono sería demasiado grande para que el proceso funcionara con efectividad. La evidencia experimental que llevó a entender que varios organelos deben estar involucrados fue obtenida principalmente en el laboratorio de Tolbert. Se centrifugaron cuidadosamente homogeneizados celulares a través de gradientes de densidad para separar sus constituyentes, y se localizaron las diversas enzimas del proceso en capas específicas en los tubos de centrifuga, que coincidían con la posición de los organelos específicos.

El segundo punto es que la reacción con la oxidasa del ácido glicólico produce H_2O_2 , que es intoxicante por ser un poderoso oxidante, y es destruida por la catalasa en los peroxisomas. La mayor parte de la catalasa está confinada en los peroxisomas, en las hojas que fotosintetizan y forman una enzima muy conveniente como señal, cuando se separan los peroxisomas por centrifugación. La oxidasa del ácido glicólico tiene una afinidad por el oxígeno más bien baja. Es inhibida selectivamente por el ácido α -hidroxipiridín-metano-sulfónico (HPMS) en cuya presencia se bloquea la oxidación del glicolato y el ácido glicólico aumenta en las hojas.

El tercer punto es la producción de glicina y serina por la vía del glicolato. Se ha encontrado que estos compuestos a menudo son productos iniciales de la fijación fotosintética del CO_2 ; a los pocos minutos de la fijación de ^{14}CO los radiocromatogramas de extractos de las plantas muestran a menudo una fuerte radioactividad en la serina y la glicina. Sin embargo, en ausencia de O_2 , que impide el metabolismo del glicolato al imposibilitar tanto su formación como su oxidación, no se forman glicina ni serina radioactivas. EHPMS también impide la formación de éstas.

FOTORRESPIRACIÓN. El cuarto punto que se deduce de la vía del glicolato es que por cada dos moléculas de glicolato que se oxidan se produce una molécula de CO_2 y se absorbe una de O_2 . La absorción de O_2 y producción de CO_2 a la luz por el tejido fotosintético se denomina fotorrespiración. La fotorrespiración es inhibida característicamente cuando se reduce la concentración de O_2 . Tal hecho es previsible, pues la función oxidativa de la carboxilasa no puede operar en ausencia de O_2 y la oxidación del glicolato requiere una concentración bastante alta de O_2 . El pH alto promueve la función de oxigenasa de la RuBPCasa, y la elevación del pH *in vitro* también aumenta la fotorrespiración. Además el CO_2 producido en la fotorrespiración por una hoja que está fijando $^{14}\text{CO}_2$ se torna radioactivo rápidamente al difundirse el ^{14}C a través de los intermediarios del ciclo de Calvin y entrar a la vía del glicolato. Finalmente, los inhibidores específicos de la oxidación del glicolato, como el HPMS, también inhiben la fotorrespiración. Toda esta evidencia experimental fundamenta la hipótesis de que la

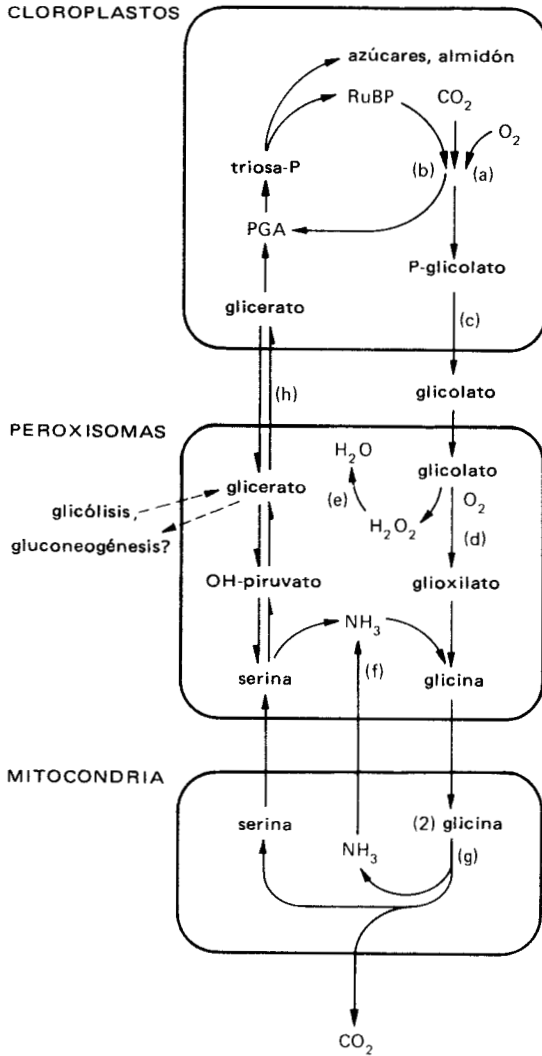


Figura 7-15. Reacciones de la vía del glicolato.
 a) RuBP oxigenasa } la misma enzima
 b) RuBP carboxilasa }
 c) Fosfatasa
 d) Oxidasa del ácido glicólico
 e) Catalasa
 f) Transaminasa
 g) Glicina descarboxilasa e hidroximetiltransferasa
 h) Regreso del carbono al cloroplasto
 Nótese que se requieren dos moléculas de glicina para hacer una serina en (g). El grupo amino sobrante probablemente vuelve a los peroxisomas para hacer más glicina en (f).

fotorrespiración proviene de la operación de las transformaciones de la vía del glicolato.

Es importante advertir, sin embargo, que la vía del glicolato no es un verdadero metabolismo respiratorio, pues no se asocia con transporte de electrones ni con producción de energía. Además, se conocen otras fuentes posibles de CO₂ por respiración a la luz. Igualmente, el oxígeno puede ser absorbido por diversas reacciones oxidativas a la luz. Así que los procesos conocidos colectivamente como fotorrespiración son complejos e involucran las interrelaciones de varios sistemas metabólicos, así como de varios organelos que se muestran en la Figura 7-15. El problema integral de las interrelaciones de la fotosíntesis, la respiración y la fotorrespiración se analizará en el Capítulo 15.

FOTOSÍNTESIS C₄. Los experimentos cinéticos con hojas, algas o cloroplastos aislados generalmente dan evidencias de reacciones secundarias de carboxilación. A menudo se encuentran pequeñas cantidades de ácido málico marcado en el

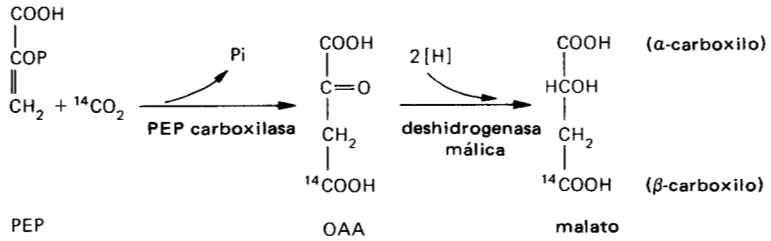


Figura 7-16. Reacción de β -carboxilación y reducción que conduce a malato marcado en el C-4 o β -carboxilo. La deshidrogenasa málica puede estar ligada al NADH o al NADHP.

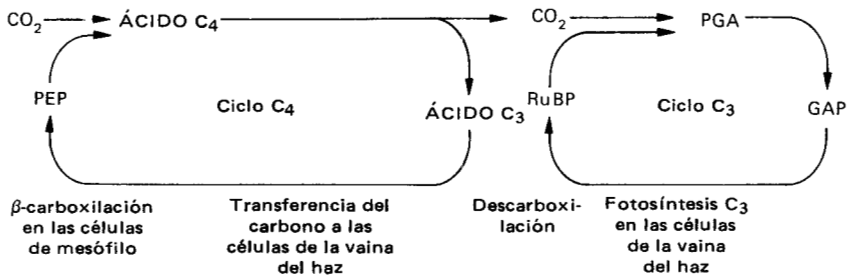
β -carboxilo (C-4) lo que sugiere que la fosforilación del fosfoenol piruvato (PEP) para formar ácido oxálico (OAA) puede ligarse con una reducción dependiente de la luz. Un ejemplo de este tipo de β -carboxilación se muestra en la Figura 7-16.

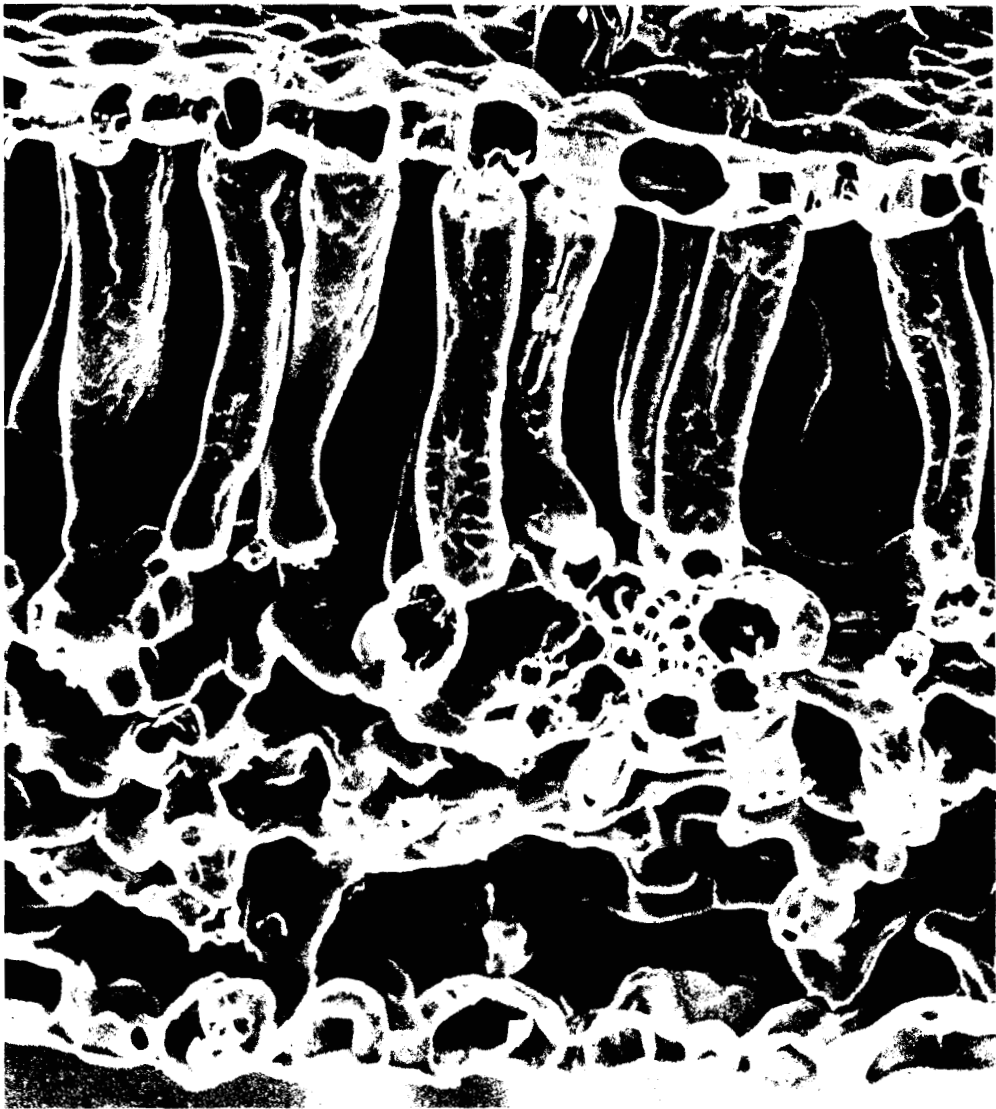
A mediados de la década del sesenta, los fisiólogos H.P. Kortschack y C.E. Hartt, trabajando en Hawai, advirtieron que en ciertas plantas el producto inicial más abundante de la fijación de ${}^{14}\text{CO}_2$ no era PGA, sino ácidos C_4 dicarboxílicos, los cuales se marcaban inicialmente en el β -carboxilo. Como resultado de una amplia experimentación de los fisiólogos australianos M.D. Hatch, C.R. Slack y otros, se propuso una vía cíclica de carboxilación basada en la reacción de β -carboxilación. Un esquema de esta vía se muestra en la Figura 7-17.

Las reacciones básicas de la fotosíntesis C_4 son las siguientes. Primero, hay una β -carboxilación en un lugar de la hoja, las células del mesófilo. Los ácidos C_3 formados por la β -carboxilación del PEP son transferidos a las células que envuelven a los haces vasculares de las hojas llamadas células de la vaina del haz. Ahí es descarboxilado y el CO_2 formado se fija por el ciclo de Calvin (fotosíntesis C_3). El ácido C_3 que se forma por la descarboxilación vuelve a las células del mesófilo y se reconvierte en PEP.

La característica especial de este ciclo fotosintético, es la separación de dos carboxilaciones. La mayoría de las plantas que tienen fotosíntesis C_4 tienen una anatomía especial de la hoja llamada tipo Kranz, mostrada en la Figura 7-18. En las plantas C_3 las células del parénquima se organizan en dos tejidos distintos, la capa empalizada y el parénquima esponjoso, y hay espacios aéreos conspicuos. En las hojas C_4 las venas están más juntas y cada una se rodea de una capa de células de la vaina del haz, que contienen gran número de cloroplastos. Éstas están rodeadas por las células del mesófilo que llenan los espacios aéreos casi por

Figura 7-17. Esquema del ciclo de Hatch y Slack en la carboxilación de la fotosíntesis C_4 .





A

completo haciéndolos mucho más reducidos, así que la distancia necesaria para que el CO_2 se difunda a los sitios de carboxilación es corta. Además, las células de mesófilo rara vez están a una distancia mayor de dos o tres células de las de la vaina del haz, así que la transferencia de los ácidos de uno a otro lugar no necesita atravesar gran distancia.

El relato completo de la fotosíntesis C_4 , que se muestra en la Figura 7-19, es bastante complicado porque se han encontrado diferentes variaciones en diversas plantas. El primer ácido estable que se forma es quizá el malato (el ácido oxaloacético —OAA— es inestable y se rompe al aislarlo, así que rara vez puede identificarse, a menos que se tomen precauciones especiales para protegerlo de la degradación). El malato requiere para formarse una reducción utilizando NADPH generado en la fotosíntesis, o aspartato que requiere transaminación (reacción e). El malato o el aspartato pueden ser transferidos a las células de la vaina del haz.



B

Figura 7-18. Micrografías al microscopio electrónico de barrido del tejido fotosintético de (A) una hoja C_3 (frijol, *Phaseolus vulgaris* x 420) y (B) una hoja C_4 (coquillos, *Cyperus rotundus* x 600). Nótese las conspicuas células de la vaina del haz, los pequeños espacios aéreos y la organización general que caracteriza a la anatomía de Kranz en la hoja C_4 (Fuentes: A, de J.A. Troughton y L.A. Donaldson: *Probing Plant Structure*. McGraw-Hill Book Co. Nueva York. 1972, usada con permiso. B, fotografía cedida gentilmente por el Prof. C.C. Black, Universidad de Georgia.)

Luego el malato es descarboxilado por la enzima málica, regenerando el NADPH requerido para su síntesis. El piruvato que queda después de la carboxilación es devuelto a las células de la vaina del haz.

Si el ácido C_4 es el aspartato, es reconvertido a OAA en las células de la vaina del haz. En algunas plantas es descarboxilado luego para formar PEP, el que es convertido en piruvato, una serie de reacciones que incluye la hidrólisis y síntesis, en secuencia, de ATP. En otras plantas el OAA es reducido a malato en las mitocondrias de las células de la vaina del haz utilizando NADH. El malato es descarboxilado por la enzima málica en las mitocondrias, regenerando NADH. Cuando el ácido C_4 móvil es el aspartato y la alanina es el ácido C_3 que retorna en lugar de piruvato. Esto impide que se concentre NH_3 en las células de la vaina del haz. Las plantas C_4 son clasificadas con frecuencia de acuerdo a la enzima que descarboxila el ácido C_4 como se ve en la Figura 7-19.

La regeneración del PEP es una reacción curiosa e interesante. La enzima **piruvato-fosfato-dikinasa** requiere ATP y Pi produciendo PEP, AMP y pirofosfato (PPi). El PPi se hidroliza dando 2 Pi por cada pirofosfato y el AMP reacciona con otra molécula de ATP para formar dos moléculas de ADP. En suma, dos moléculas de ATP pasan a ADP por cada molécula de PEP sintetizada. Esta reacción unitaria es fuertemente exotérmica y tiende a desplazarse con energía en dirección de la síntesis de PEP (ver también el Capítulo 6, página 133).

Por este examen y por la observación de la Figura 7-19 se advertirá que la fotosíntesis C_4 puede involucrar enzimas citoplásmicas (notablemente las propias enzimas de la carboxilación) así como enzimas de la mitocondria y del cloroplasto. En este sentido se parece a la vía del glicolato. Así es que la antigua idea de que la fotosíntesis se llevaba a cabo exclusivamente en los cloroplastos no puede seguir considerándose una verdad estricta. En esta vía, como en la del glicolato, las secuencias metabólicas exigen la colaboración de todas las partes de varias células localizadas en diversos lugares de la planta. La identificación de las distintas actividades enzimáticas en los organelos de las células de la vaina del haz o del mesófilo ha sido posible por el aislamiento selectivo de los tejidos, por la separación de los cloroplastos (los cloroplastos de la vaina del haz hacen almidón en tanto que los cloroplastos del mesófilo no lo hacen; por tanto los primeros son más densos y pueden separarse por centrifugación diferencial) y por el aislamiento de los organelos de células de diferentes tejidos que han sido separadas cuidadosamente por medios mecánicos.

P.W. Hattersley desarrolló en Australia una técnica interesante para demostrar la distribución de la RuBPcase. Primeramente aisló RuBPcase del cloroplasto, luego la inyectó a conejos para hacer suero anti RuBPcase. El antisuero del conejo se aplicó a cortes de hoja y luego se adicionó un antisuero de oveja (contra el suero de conejo) con un marcador fluorescente que marcó *in situ* a la RuBPcase. En la Figura 7-20 se puede ver que en una hoja C_3 la RuBPcase está distribuida en todas las células fotosintéticas, pero en una hoja C_4 está presente en las células de la vaina del haz casi exclusivamente.

Al parecer, los cloroplastos de las células de la vaina del haz en las plantas C_4 , particularmente en las que el ácido C_4 transferido es malato, carecen de grana organizados o tienen una estructura en los grana muy sencilla como se ve en la Figura 7-21. Esto puede relacionarse con el hecho de que las plantas en las que se transfiere malato tienen un requerimiento de síntesis de NADPH más bajo en los cloroplastos de la vaina del haz, porque la descarboxilación del malato genera

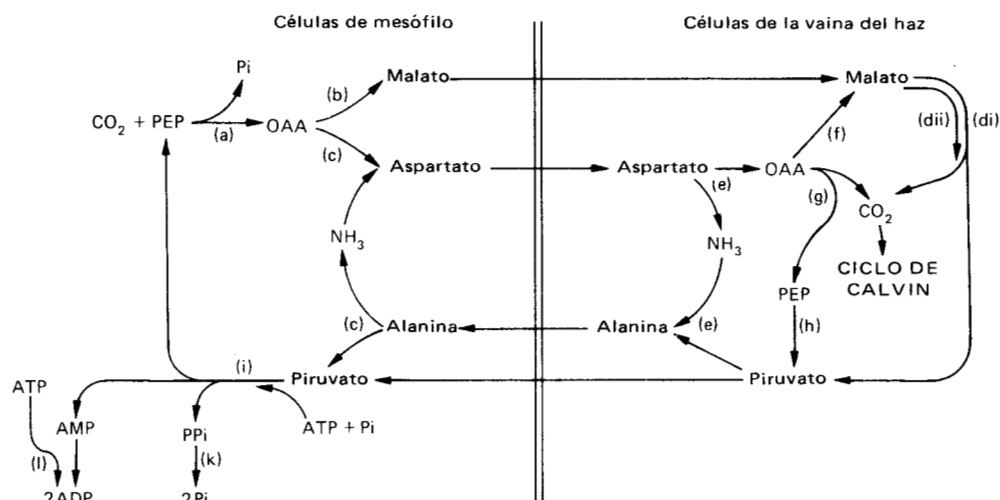


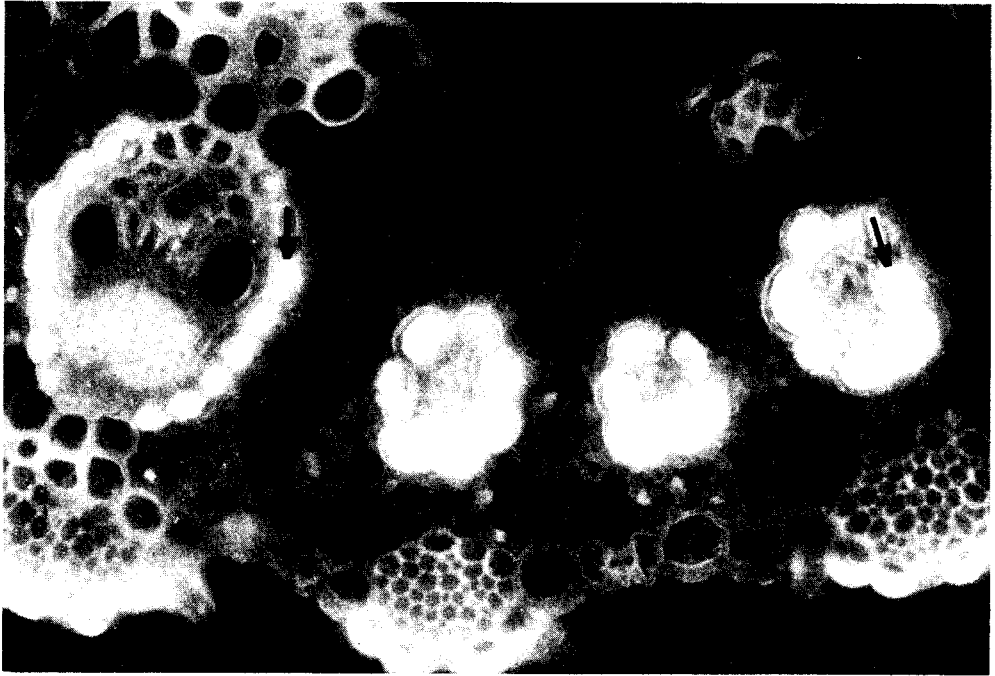
Figura 7-19. El ciclo Hatch y Slack y vías de fotosíntesis C₄ propuestas.

Reacción	Sitio	Notas	Luz activada
(a) PEP carboxilasa	citoplasma (probablemente)	el sustrato es bicarbonato	
(b) malato deshidrogenasa	cloroplastos	NADPH → NADP	+
(c) transaminasa	citoplasma		
(d) enzima málica	(i) cloroplastos	NADP → NADPH	++
	(ii) mitocondrias	NAD → NADH	
(e) transaminasa	mitocondria o citoplasma	NADH → NAD	
(f) deshidrogenasa málica	mitocondria	NADH → NAD	
(g) PEP carboxikinasa	mitocondria (probablemente)	ATP → ADP	
(h) kinasa pirúvica	citoplasma	ADP → ATP	
(i) piruvato fosfato dikinasa	cloroplastos		
(k) pirofosfatasa	cloroplastos	2ATP → 2ADP	+
(l) adenilato kinasa	cloroplastos		

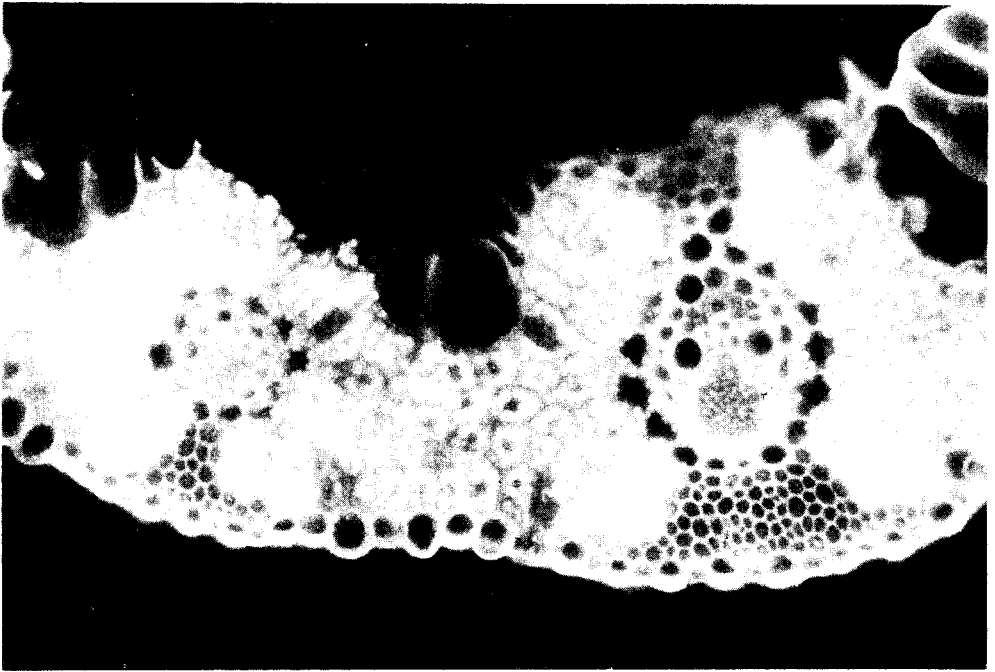
Nota: Las plantas C₄ a menudo se identifican en los tipos enzima NADP-málica, enzima NAD-málica o PEP carboxikinasa (PCK) dependiendo de su mecanismo de descarboxilación de los ácidos C₄.

NADPH. Así, una porción considerable de los requerimientos de NADPH, por el ciclo de Calvin, puede cubrirse con esta fuente. Se recordará que la operación de todo el sistema de electrones en la fotosíntesis, que es necesario para generar NADPH, parece requerir la aposición de dos o más tilacoides, es decir, la formación de grana. Por otra parte, la síntesis de ATP asociada al fotosistema I procede perfectamente bien en las membranas intergranales. Sin embargo, esta diferenciación entre los tipos de cloroplastos, no es enteramente clara. Es probable que las células de la vaina del haz de la mayoría de las plantas C₄ de hecho sean capaces de completar fotosíntesis del tipo C₃. El ciclo C₄ es en principio un artificio para aumentar la tasa de fotosíntesis.

RESUMEN DE LA FOTOSÍNTESIS C₄: SIGNIFICACIÓN PARA LAS PLANTAS QUE LA POSEEN. El conocimiento de la fotosíntesis C₄ está lejos de ser completo. Queda mucho por clarificar sobre la evolución del proceso y su significación para las plantas. La taxonomía de la fotosíntesis C₄ es interesante: las plantas C₄ se en-



A



B

Figura 7-20. Tinción con colorante fluorescente para localizar la RuBPcasea en el tejido fotosintético.

- A. Un pasto C_4 , *Digitaria Brownii*, en el que solamente las células de la vaina del haz son fluorescentes, x 380.
- B. Un pasto C_3 , *Danthonia bipartita*, en el cual fluorescen todas las células fotosintéticas x 240 (véase P.W. Hattersley, L. Watson y C.B. Osmond, *Aust. J. Plant Physiol.* 4:523-539 (1977) para los detalles de la técnica. Fotografías cedidas gentilmente por el Dr. Hattersley.)



Figura 7-21. Micrografía electrónica de los cloroplastos del pasto *Digitaria sanguinalis* x 16,000, mostrando cloroplastos sin grana de la vaina del haz (centro) y cloroplastos con grana en dos células de mesófilo vecinas (arriba). (Fotografía cedida gentilmente por el Prof. C.C. Black, Universidad de Georgia.)

cuentran en varios grupos de pastos y ciperáceas tropicales, y en varias familias de dicotiledóneas también se encuentran representantes. Un hecho curioso es que varias familias (y aun ciertos géneros) contienen individuos de tipo C_3 y C_4 . La inferencia es que la fotosíntesis C_4 ha surgido de manera independiente en varios grupos diferentes de plantas superiores, así que es un desarrollo evolutivo reciente.

Su significación tiene varios aspectos. Las plantas que poseen fotosíntesis C_4 son capaces de alcanzar tasas fotosintéticas muy altas y, a causa de la alta afinidad de la PEP carboxilasa por el CO_2 y de las reacciones en extremo exotérmicas de síntesis de PEP, son mucho más capaces que las plantas C_3 de absorber CO_2 a partir de concentraciones bajas. Esto quiere decir que pueden mantener altas tasas fotosintéticas cuando sus estomas se encuentran casi cerrados, lo que es una ventaja para las plantas que viven en climas secos y calientes.

Las plantas C_4 no pierden CO_2 por fotorrespiración, o bien carecen del metabolismo fotorrespiratorio o bien el CO_2 producido así (en las células de la vaina de los haces que es el sitio primario de la RuBPCasa) es fijado de nuevo por las células del mesófilo, así que no puede escapar.

La mayoría de las malezas agresivas y algunos de los cultivos más productivos son plantas C_4 . Se pueden encontrar varias listas de plantas C_4 en: R.H. Burris y C.C. Black (ed.), *CO₂ Metabolism and Plant Productivity*, citado al fin de este capítulo (página 205). No obstante, algunas plantas C_3 igualan a las C_4 en productividad y muchas plantas C_4 no son competitivas en todas las situaciones. Así es que el síndrome C_4 no confiere ventajas especiales automáticamente, ni es tampoco siempre "más eficiente" o "mejor" que la fotosíntesis C_3 , como se dice a menudo. De hecho, el punto quizás más importante de la fotosíntesis C_4 es que es *menos* eficiente; es decir, usa más energía lumínica para fijar CO_2 que la fotosíntesis C_3 . Esto quiere decir que las plantas C_4 , la mayoría tropicales o de origen tropical, usan algo del exceso de luz que reciben para operar el ciclo C_4 concentrando CO_2 en las células de la vaina del haz, donde puede ser fijado por el ciclo C_3 más rápidamente. En cierto sentido el ciclo C_4 es una bomba de presión de CO_2 . Quema mucho combustible (la energía utilizada para generar ATP para que actúe la piruvato fosfato dikinasa), pero si hay combustible disponible y es gratuito (luz), su uso dará una ventaja definitiva.

La fotosíntesis C_4 no es necesariamente una reacción secuencial absoluta o invariable. Las plantas se han caracterizado como "formadoras de aspartato" o "formadoras de malato" de acuerdo a su ácido C_4 , pero algunas de ellas pueden producir cualquiera o ambos de ellos en diferentes grados. Tampoco es preciso que el ciclo C_4 opere siempre ni es necesario que sea el único proceso primario de carboxilación; el ciclo C_3 puede seguir fijando CO_2 e incluso ser el principal sistema de carboxilación bajo las condiciones necesarias (alto CO_2 , baja iluminación, agua abundante). Las reacciones C_4 pueden utilizarse bajo ciertas condiciones para almacenar grandes cantidades de ácidos C_4 , que podrían usarse como fuentes de CO_2 para la fotosíntesis cuando, debido tal vez al cierre de los estomas por deficiencia severa de agua, el CO_2 de la atmósfera no es utilizable.

Se acostumbraba considerar a la fotosíntesis como un mecanismo absoluto, invariable; ahora está claro que no es así. La fotosíntesis C_4 es simplemente otro ejemplo de la gran variabilidad y adaptabilidad de las plantas a su ambiente. La mayoría de las plantas son capaces de efectuar cierta β -carboxilación. Las plantas C_4 han incrementado este proceso y lo han acoplado con una estructura anatómica que le confiere ventajas definitivas (aunque tal cosa no es invariable) para lograr una utilización de la energía lumínica más eficiente en la concentración de CO_2 en el lugar donde se necesita: el sitio de reducción del CO_2 .

METABOLISMO ÁCIDO DE LAS CRASULÁCEAS. Los primeros fisiólogos notaron que en ciertas suculentas de la familia *Crassulaceae* aumentaba marcadamente el conte-

nido ácido durante la noche, decreciendo durante el día. Más tarde se encontró que estas plantas absorben CO_2 en la oscuridad, pero frecuentemente no a la luz. Este esquema general de metabolismo fotosintético se llama **metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM)**; involucra la síntesis de ácido málico por carboxilación durante la noche y el rompimiento de dicho ácido durante el día con liberación de CO_2 para la fotosíntesis. Las plantas CAM son generalmente suculentas, poseen características xeromórficas (hojas reducidas, cutícula gruesa, estomas hundidos, etc.) y viven en climas áridos. Este tipo de metabolismo les permite efectuar fotosíntesis aun cuando sus estomas están firmemente cerrados durante el día por el calor y la sequedad, usando CO_2 que absorbieron durante la noche, más fresca y húmeda.

Las transformaciones metabólicas del CAM se esquematizan en la Figura 7-22. Una lista de plantas CAM se encuentra en R.H. Burris y C.C. Black (ed.), *CO₂ Metabolism and Plant Productivity* que se cita al final de este capítulo. En la oscuridad, los carbohidratos almacenados se convierten en PEP por la glicólisis, que se carboxila (PEP carboxilasa) dando ácido málico que se almacena en la vacuola. A la luz, el malato se descarboxila (por lo general por la enzima málica, en algunas plantas por la PEP carboxikinasa) para dar ácido pirúvico y CO_2 . El CO_2 se utiliza para la fotosíntesis C_3 normal. El ácido pirúvico se puede oxidar hasta CO_2 aumentando la provisión para la fotosíntesis, puede ser reconvertido a PEP o PGA y usarse para síntesis de azúcar o se puede reintroducir al ciclo fotosintético. El destino del ácido pirúvico no se conoce con certeza y probablemente sufre todas las reacciones posibles que sufre este metabolito central.

El CAM no es una vía obligatoria. Si los estomas se abren en el día, puede absorberse CO_2 y fijarse del modo usual. Por otra parte parece que el CAM está firmemente regulado por ritmos diurnos o por autocontrol alostérico de la PEP carboxilasa por el malato, se almacena en la vacuola, no ocurrirá una regulación sino hasta que la concentración del malato se torne tan alta que no pueda entrar más.

El CAM es similar a la fotosíntesis C_4 en muchos aspectos, excepto porque la β -carboxilación y la fotosíntesis C_3 están separadas en el tiempo, en lugar de estarlo en el espacio. A diferencia de la fotosíntesis C_4 , el CAM no les confiere altas tasas fotosintéticas a las plantas que lo poseen. De hecho, el CAM es muy

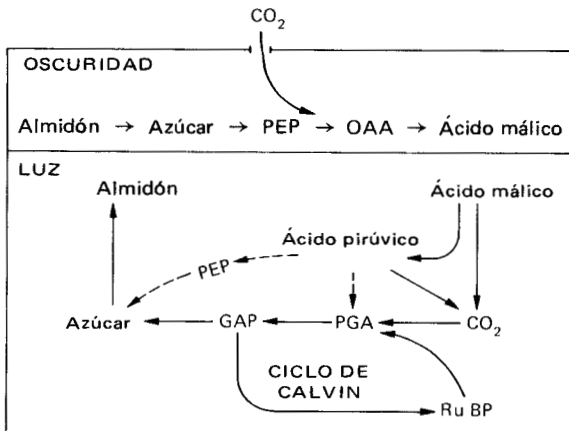


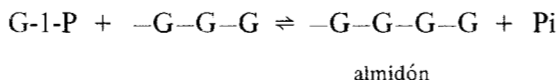
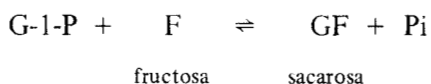
Figura 7-22. Esquema CAM. La reacción de carboxilación en la oscuridad es catalizada por la PEP carboxilasa. El malato es descarboxilado por la enzima málica o PEP carboxikinasa. Las vías no comprobadas se muestran con líneas punteadas.

ineficiente, pero permite que continúe la fotosíntesis bajo condiciones xéricas extremas.

FOTOSÍNTESIS DE OTROS COMPUESTOS. En el funcionamiento de los procesos metabólicos celulares (tales como el ciclo de Krebs o la glicólisis) se producen muchos compuestos al utilizar como sustratos los productos de la fotosíntesis que salen del cloroplasto al estar a la luz. Una proporción considerable de la síntesis proteica, que ocurre en las hojas, se efectúa en el cloroplasto y muchos de los aminoácidos que constituyen las proteínas de aquéllas se sintetizan más o menos directamente a partir de carbono recién fijado por la fotosíntesis. Al parecer estos aminoácidos se hacen tanto en el cloroplasto como en el citoplasma a partir de carbono que sale del cloroplasto. Parece probable que la mayor proporción de los lípidos de la hoja se forman a partir de glicerol y acetyl-CoA, derivados más o menos directamente de la fotosíntesis. El glicerol viene probablemente de la reducción de gliceraldehído fosfato, pero la fuente de acetyl-CoA no se conoce. Puede venir directamente por reducción del TPP-gliceraldehído o por glicólisis del PGA que ha salido del cloroplasto.

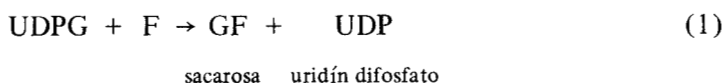
FORMACIÓN DE SACAROSA Y ALMIDÓN. No todos los productos de la fotosíntesis son utilizables de inmediato por las células. Una buena parte se almacena como almidón en los cloroplastos o en los amiloplastos y por mucho tiempo se reconoció que la formación de almidón era el punto final de la fotosíntesis.

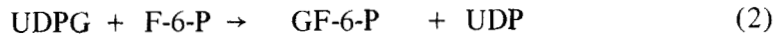
Otra alternativa de muchas plantas (principalmente monocotiledóneas) es almacenar los carbohidratos como sacarosa, ya sea en las células fotosintetizadoras o, como en la caña de azúcar, en las vacuolas de células especiales de almacenaje del tallo. Al principio se creía que tanto la sacarosa como el almidón se sintetizaban por reacción teniendo a la G-1-P como sustrato de una fosforilasa.



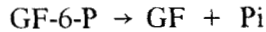
La síntesis de almidón por esta reacción requiere la existencia de una molécula precursora o "iniciadora" que sería maltosa o bien un polímero de la glucosa. En realidad es una reacción de alargamiento de la molécula. En las plantas superiores no se encuentra la sacarosa fosforilasa y el equilibrio de estas reacciones con fosforilasas es tal que se espera que la reacción vaya en dirección de su síntesis. El descubrimiento del sistema de transferencia uridín difosfato glucosa (UDPG) de los bioquímicos argentinos L.F. Leloir y C.E. Cardini señaló el camino para llegar a entender la síntesis de los oligosacáridos y polisacáridos por reacción de transferencia de glucosa.

Hay dos vías probables para la síntesis de sacarosa





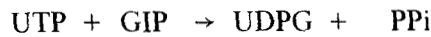
sacarosa fosfato



La segunda reacción forma sacarosa fosfato que por hidrólisis da sacarosa. Esta hidrólisis es en extremo exotérmica y por tanto esencialmente irreversible, probablemente es el recurso que permite la acumulación de grandes cantidades de sacarosa en ciertas hojas (por ejemplo, remolacha y muchas monocotiledóneas que no hacen almidón normalmente). La UDPG se hace así

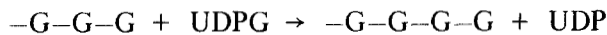


uridín trifosfato



pirofosfato

La hidrólisis del PPi rinde 8 kcal/mol, así que puede acoplarse para hacer que la reacción se dirija con mayor energía hacia la síntesis de sacarosa. La síntesis de almidón se lleva a cabo esencialmente por la misma secuencia de reacciones



almidón

o por una similar en la que el agente que transfiere al glucosil es la adenosín difosfato de glucosa (ADPG) en lugar de UDPG. Nuevamente, como para la fosforilasa, se requiere una molécula precursora o "iniciadora". Probablemente el ATP requerido para sintetizar UDPG o ADPG se deriva de la fosforilación cíclica de la fotosíntesis.

La fácil interconversión de F-6-P \rightleftharpoons G-6-P \rightleftharpoons G-1-P permite la rápida síntesis de sacarosa y almidón sin que aparezcan hexosas libres. Esto explica el descubrimiento inicial, de que suministrando glucosa ^{14}C a las hojas se obtiene rápidamente almidón y sacarosa marcados igualmente en ambas hexosas, pero la obtención de fructosa marcada libre es lenta. Igualmente, esto soluciona el problema que encararon los fisiólogos que iniciaron estos estudios al tratar de contestar la pregunta "¿qué azúcar (o almidón) es el primer producto de la fotosíntesis?"

Ahora lo más probable parece ser que las hexosas libres encontradas en pequeña cantidad en la mayoría de los tejidos fotosintéticos provengan de la hidrólisis del almidón o de la sacarosa y no sean sus precursores.

Una reflexión interesante sobre las dificultades de la bioquímica vegetal es que aunque se sabe bien que el cloroplasto es el sitio donde se forma el almidón, el sitio donde se sintetiza la sacarosa no se conoce con certeza. Esto es particularmente sorprendente porque la sacarosa es un producto bioquímico (caña de azúcar, remolacha) de máxima importancia y es la forma en que el carbono se transporta en las plantas. Aunque los cloroplastos de las plantas superiores pueden fotosintetizar aislados, con tanta efectividad como en las hojas, si se preparan cuidadosamente, parece que son incapaces de hacer sacarosa. Los experimentos, en los que se les suministra $^{14}\text{CO}_2$ a las hojas y los cloroplastos se aíslan en sol-

ventes no acuosos (para impedir que salga la sacarosa que es muy soluble en agua), sugieren que la sacarosa se elabora en la membrana del cloroplasto o en su exterior. Las hexosas y la sacarosa parecen no ser capaces de pasar la membrana del cloroplasto con facilidad, pero las triosas y otros compuestos de bajo peso molecular penetran sin dificultad.

Existen dos posibilidades principales: o bien la sacarosa o sacarosafosfato se elabora en los cloroplastos y se exporta rápidamente por un mecanismo de transporte activo (que podría desfosforilar a la sacarosa fosfato en la membrana del cloroplasto), o bien se elabora en el citoplasma adyacente a los cloroplastos a partir de triosafosfatos, para quienes la membrana del cloroplasto es muy permeable. Las triosafosfatos pueden reconvertirse fácilmente por glicólisis inversa a las hexosafosfatos, precursores en la síntesis de la sacarosa. La respuesta a este problema tan interesante e importante tendrá que aguardar a que se descubran mejores técnicas biológicas o bioquímicas.

FACTORES QUE AFECTAN LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis no requiere tener riguroso control interno de la tasa de las reacciones, como sucede con la respiración. De hecho, es una ventaja obvia para la planta que la fotosíntesis sea intensa cuando las condiciones son las correctas. Evidentemente las plantas deben ajustar su eficiencia integral a la máxima intensidad lumínica con que generalmente cuentan. Las plantas que viven a la sombra necesitan un sistema colector de luz de alta eficiencia porque deben desarrollar tasas de fijación de CO_2 máximas con bajas intensidades lumínicas. Las hojas situadas en lugares descubiertos requieren "trampas" de luz mucho menos eficientes, de otro modo absorberían excesiva energía lumínica y, consecuentemente, se calentarían mucho. Este control no está dado por ajustes bioquímicos sino por el esquema integral de desarrollo de la planta. La tasa de fotosíntesis también se relaciona con su condición fisiológica, la situación bajo la cual creció, su estatus nutricional, factores genéticos, el estado de sus estomas, etcétera.

Finalmente, diversos procesos secundarios —la carboxilación, el ciclo C_4 , el CAM, la vía glicolítica, así como la respiración en la oscuridad— inciden en el proceso fotosintético. La fotosíntesis neta o asimilación neta del CO_2 es una resultante de la tasa de fijación fotosintética de CO_2 integral o total y la pérdida de CO_2 por fotorrespiración y otras vías respiratorias. Cada uno de estos sistemas metabólicos puede reaccionar con todos los otros factores internos o externos de diferentes maneras. Por esta razón en el Capítulo 15 se considerará la fotosíntesis en el contexto del metabolismo nutricional de la planta como un todo, y en sus relaciones con otras transformaciones metabólicas del carbono. Ciertos factores específicos que afectan al proceso fotosintético se mencionarán aquí brevemente.

TEMPERATURA. Se mencionaron anteriormente las observaciones de Blackman sobre las interrelaciones de la intensidad lumínica y la temperatura. Éste encontró que aunque la absorción y la reacción lumínica no se afectan demasiado, las reacciones enzimáticas u oscuras dependen estrechamente de la temperatura. En

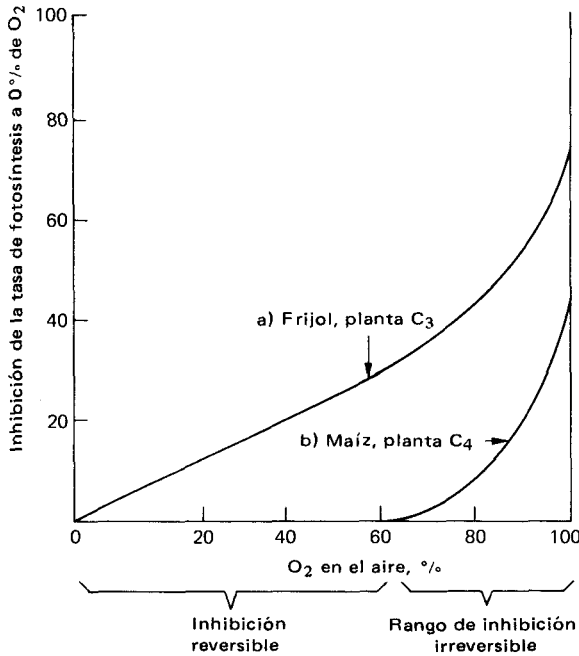


Figura 7-23. Efectos inhibitorios del oxígeno sobre la fotosíntesis (Datos de W.B. Levin y R.G.S. Bidwell.)

el ramo fisiológico entre 5 y 25-30°C la fotosíntesis tiene generalmente un Q_{10} aproximado de 2, como sería de esperarse.

Ciertos organismos pueden continuar fijando CO_2 en temperaturas muy extremas: algunas coníferas a $-20^\circ C$ y las algas que viven en manantiales calientes a más de $50^\circ C$; pero en la mayoría de las plantas la fotosíntesis cesa o declina rápidamente más allá de los límites fisiológicos mencionados anteriormente.

Muchos de los primeros experimentos sobre fotosíntesis se dirigieron a determinar las condiciones óptimas para tener tasas máximas, pero los resultados obtenidos eran conflictivos y difíciles de evaluar. Ello se debe a que, como se estudió, la fotosíntesis es un proceso en extremo complejo y el óptimo para un factor cualquiera es muy afectado por los niveles de los otros factores. Así, los efectos de la concentración de CO_2 , temperatura y luz sobre la fotosíntesis se relacionan todos entre sí y a su vez todos ellos dependen en mayor o menor grado de diversas características fisiológicas y anatómicas de la planta. De hecho, bajo condiciones de campo la temperatura no influye mucho en la tasa fotosintética, en un rango de 16 a $29^\circ C$ a menos que la intensidad lumínica sea suficientemente alta como para que las reacciones oscuras sean limitantes.

OXÍGENO. El oxígeno influye mucho en la fotosíntesis de diversos modos. Algunos transportadores de electrones de la fotosíntesis pueden transferir electrones al oxígeno, en particular la ferredoxina parece ser sensible al O_2 . Con luz brillante, mucho oxígeno causa un daño irreversible al sistema fotosintético probablemente por oxidación de los pigmentos. Los carotenos en los cloroplastos protegen a las clorofilas del daño por solarización, como se denomina.

La reacción de la RuBPCasa (oxigenasa) provee el sitio más importante para el efecto del O_2 sobre la fotosíntesis. Todas las concentraciones de oxígeno in-

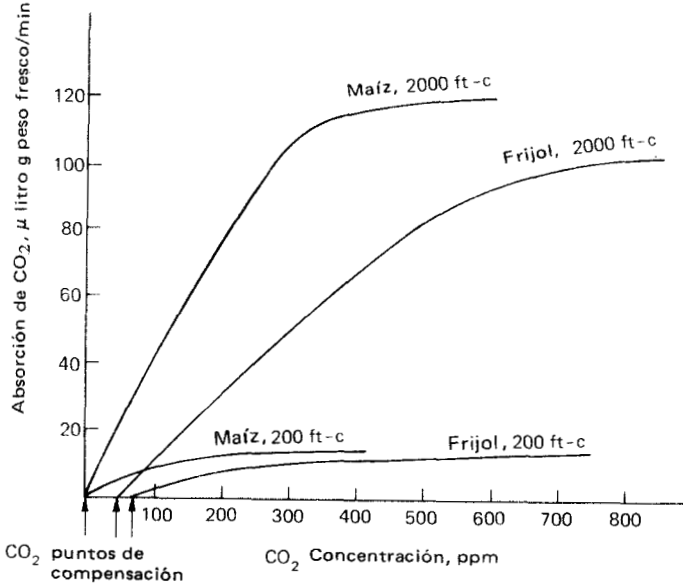


Figura 7-24. Efecto de la concentración de CO₂ en la fotosíntesis de una hoja C₃ (frijol, *Phaseolus vulgaris*) y de una hoja C₄ (maíz, *Zea mays*). (Datos de R.G.S. Bidwell.)

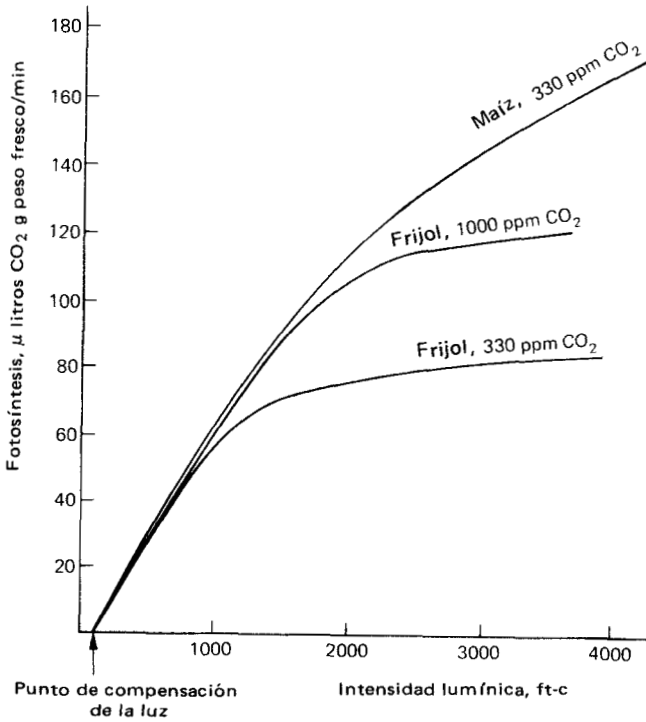


Figura 7-25. Efecto de la intensidad lumínica en la fotosíntesis de una hoja C₃ (frijol, *Phaseolus vulgaris*) y de una hoja C₄ (maíz, *Zea mays*). (Datos de R.G.S. Bidwell.)

hiben la fotosíntesis de las plantas C_3 de manera competitiva y reversible; con alto O_2 (80% o más) ocurre también una inhibición irreversible. Las plantas C_4 no liberan CO_2 en la fotorrespiración (ya sea porque no fotorrespiran o porque el CO_2 fotorrespirado es reabsorbido por el ciclo C_4) y su fotosíntesis no se afecta por el O_2 sino hasta alcanzar concentraciones muy altas que causan daño irreversible al sistema fotosintético. Una comparación entre los efectos del oxígeno en plantas C_3 y C_4 se muestra en la Figura 7-23.

DIÓXIDO DE CARBONO. Bajo condiciones de campo, la concentración del dióxido de carbono es con frecuencia el factor limitante de la fotosíntesis. La concentración de 0.033% (330 ppm) en la atmósfera está muy por debajo de la saturación con CO_2 para la mayoría de las plantas; algunas recién se saturan cuando alcanzan concentraciones de 10 a 100 veces mayores. Las curvas características de saturación con dióxido de carbono se ven en la Figura 7-24. Evidentemente la fotosíntesis es muy afectada por las bajas concentraciones de dióxido de carbono pero se relaciona más estrechamente con la intensidad lumínica en altas concentraciones. En concentraciones reducidas de dióxido de carbono las transformaciones del carbono pueden cambiar notablemente: se ha notado una producción de glicolato mucho más alta en bajas concentraciones de dióxido de carbono debido al aumento relativo del nivel de O_2 .

Conforme se reduce la concentración de CO_2 desciende la tasa fotosintética hasta que iguala exactamente a la tasa de fotorrespiración. En las plantas C_3 esto ocurre en una concentración de CO_2 de 50 ppm. La concentración de CO_2 a la que se iguala la absorción y liberación de dicho compuesto se denomina el punto de compensación de CO_2 (abreviado Γ). El punto de compensación de CO_2 en las plantas C_4 que no liberan CO_2 en la fotorrespiración es generalmente muy bajo, de 2 a 5 ppm de CO_2 . Las curvas características de CO_2 para las plantas C_3 y C_4 se muestran en la Figura 7-24.

LUZ. Como se podría esperar de un proceso que depende de la luz, la intensidad de ella afecta directamente la tasa de la fotosíntesis. Las gráficas de la Figura 7-25 muestran las curvas lumínicas características para hojas C_3 y C_4 . En ellas se ve que la fotosíntesis se satura bruscamente a la intensidad en la que las reacciones oscuras se tornan limitantes, como se advierte por el hecho de que una concentración alta de CO_2 permite un nivel de saturación lumínica superior al que se tiene con poco CO_2 . El punto, en el otro extremo en la gráfica, donde se igualan fotosíntesis y respiración y ya no hay intercambio neto de gases, se llama el punto de compensación lumínico. En general este punto es mucho más bajo en las plantas de sombra que en las de sol; por lo general cae en el rango de 20-100 bujías-pie.

La calidad de la luz también afecta a la fotosíntesis. Hemos dicho que la luz rojo lejano es ineficiente por sí misma en la fotosíntesis y requiere luz adicional de longitud de onda más corta para utilizarse con eficiencia. También se dijo que si la luz roja se suplementa con una fuente relativamente débil de luz azul, la tasa fotosintética puede aumentarse notablemente y los productos de fotosíntesis pueden ser afectados. El fisiólogo ruso A. Nichiporovitch observó que la producción de proteína se estimula con la luz azul y la de carbohidrato con la roja. Se ha sugerido que las enzimas ligadas a la flavina pueden activarse con la absorción de luz azul por medio de sus cofactores flavínicos de color amarillo, activándose entonces la síntesis de ciertos aminoácidos.

LA EVOLUCIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS

No se puede decir con certeza cómo evolucionó la fotosíntesis, pero es posible deducirlo siguiendo las ideas expuestas por Oparin y por Haldane. El resultado de tal especulación es útil porque sitúa los procesos básicos de la fotosíntesis en una nueva perspectiva. Se puede imaginar a los primeros organismos, viviendo en una "sopa química" orgánica, constituida por compuestos formados anteriormente como resultado de la irradiación con luz ultravioleta y descargas eléctricas sobre una atmósfera rica en carbono y nitrógeno, ambos en estado de reducción. Estos organismos primitivos vivían en un medio acuoso con una atmósfera en estado de intensa reducción, rodeados por todas las sustancias necesarias para su desarrollo. Las reacciones sintéticas requerirían tan sólo la absorción de los substratos necesarios, y la energía para la síntesis podría derivarse del rompimiento de compuestos muy reducidos en reacciones acopladas. Sin embargo, la provisión de los intermediarios requeridos pudo llegar a agotarse al poco tiempo, formándose entonces sistemas enzimáticos que utilizaban una parte de la energía presente en substratos no requeridos para la síntesis de intermediarios necesarios. En el proceso habría evolucionado un mecanismo de transporte de electrones para extraer la energía de los substratos y sintetizar los intermediarios de alta energía.

Eventualmente la provisión de electrones de alta energía se tomaría muy baja y se haría necesaria alguna manera de usar electrones de baja energía; en otras palabras, de adicionar ésta al sistema. Las enzimas del transporte de electrones, por su propia naturaleza, deben absorber luz y es de suponerse que el paso siguiente fuese el desarrollo de una de ellas capaz no solamente de transferir electrones, sino de utilizar la luz para promoverlos a un nivel energético superior.

Esto daría como resultado un sistema fotosintético similar al de algunas bacterias fotosintéticas que utilizan electrones de donadores de energía intermedia elevándolos a un alto nivel energético por la absorción de la luz, para las reacciones de síntesis. La evolución desde la fotosíntesis bacteriana hasta la fotosíntesis de las plantas superiores requirió solamente un paso más: la cooperación de dos reacciones de absorción de luz, acopladas por medio de la cadena de transporte de electrones de modo que los electrones de un donador universal, el agua, pudieran ser utilizados. En esta forma el sistema fotosintético queda liberado de cualquier necesidad de electrones reducidos del medio externo.

Por lo tanto, es probable que las reacciones de carboxilación y la síntesis de productos orgánicos a partir del dióxido de carbono hayan aparecido muy al principio de la evolución de los organismos, y la utilización de la energía lumínica para alguna manera de síntesis primitiva puede muy bien ser un desarrollo muy antiguo. Sin embargo, es probable que la evolución de la fotosíntesis tal como ocurre en las plantas superiores sea comparativamente reciente, por lo que es probable que la adición de oxígeno a la atmósfera también lo sea.

Se ha sugerido que durante el carbonífero, cuando el desarrollo de las plantas excedió al de cualquier otra época, la atmósfera terrestre contenía 5% de dióxido de carbono y solamente 5% de oxígeno. Esto, junto con el calor y la alta humedad prevalecientes en ese periodo, representan las condiciones ideales para el desarrollo vegetal. Las plantas de esa época nos proveen de carbón, de piedra y petróleo. Pero quizás nos dan también una lección: utilizaron sus recursos naturales (CO_2) para una proliferación y desarrollo de salvaje extravagancia y

contaminaron el ambiente con los desechos de su metabolismo (O_2).

¡Ni la ecología ambiental de la Tierra ni el Reino Vegetal llegaron jamás a recobrase de ello!

LECTURAS ADICIONALES

- Artículos sobre fotosíntesis, fotorrespiración y estructura y función del cloroplasto en *Annual Reviews of Plant Physiology* y *Annual Review of Biochemistry*.
- Bassham, J.A. y M. Calvin: *The Path of Carbon in Photosynthesis*. Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs, N.J. 1957.
- Burris, R.H. y C.C. Black (ed.): *CO₂ Metabolism and Plant Productivity*. University Park Press, Baltimore, Md. 1976.
- Calvin, M. y J.A. Bassham: *The Photosynthesis of Carbon Compounds*. W.A. Benjamin, Inc. Nueva York, 1962.
- Energy Conversion by the Photosynthetic Apparatus. *Brookhaven Symposia in Biology*, No. 19, 1967.
- Gibbs, M. (ed.): *Structure and Function of Chloroplasts*. Springer-Verlag, Nueva York, 1971.
- Govindjee (ed.): *Bioenergetics of Photosynthesis*. Academic Press, Nueva York, 1975.
- Gregory, R.R.P.F.: *Biochemistry of Photosynthesis*. John Wiley & Sons Ltd. Londres, 1971.
- Hatch, M.D., C.B. Osmond y R.O. Slatyer (ed.): *Photosynthesis and Photorespiration*. John Wiley & Sons Ltd. Londres, 1971.



Capítulo 8

METABOLISMO DEL NITRÓGENO

FIJACIÓN DEL NITRÓGENO

Aunque la atmósfera de la tierra tiene un 80% de nitrógeno, este elemento se encuentra a menudo en cantidades reducidas en los organismos, particularmente en las plantas, porque sólo ciertos microorganismos son capaces de asimilar el nitrógeno molecular convirtiéndolo en formas utilizables por ellas. De estos microorganismos hay cuatro tipos principales: microorganismos simbióticos, que viven en las raíces de ciertas plantas; ciertas bacterias del suelo de vida libre heterotrófica; bacterias fotosintéticas, y algunas algas fotosintéticas verde-azul. La importancia de la fijación de nitrógeno no puede ser sobrestimada: la mayor parte del nitrógeno orgánico que hay sobre la tierra proviene de este proceso. Se ha sugerido una cifra de 100,000,000 de toneladas por año. En Norteamérica el nitrógeno fijado probablemente excede por un factor de 3 ó 4 a la cantidad aplicada como fertilizante. Además de que el valor en el mercado del nitrógeno fijado (como leguminosa) es de 3 mil millones de dólares por año, en Estados Unidos este proceso (a diferencia de la fabricación comercial de fertilizante) no es contaminante. Es tan importante la fijación del nitrógeno que en la actualidad se dedica mucho esfuerzo en investigar cómo aumentar la eficiencia y las tasas de dicho proceso en cultivos que tienen esa capacidad, como las leguminosas. Además, algunos científicos están experimentando para producir, por selección y modificación genética, nuevas asociaciones simbióticas para que los cultivos importantes como cereales, que ahora no fijan nitrógeno, sean capaces de hacerlo. Si se tuviera maíz o trigo fijador de nitrógeno, el ahorro que se tendría en costo y esfuerzo al no fertilizar con el elemento sería inestimable.

FIJACIÓN SIMBIÓTICA DEL NITRÓGENO. La primera indicación de que las plantas pueden fijar el nitrógeno del aire se obtuvo en 1833 por Boussingault, quien demostró que las leguminosas pueden aumentar el contenido de nitrógeno del suelo. En 1886 los fisiólogos alemanes H. Hellriegel y H. Wilfarth demostraron que las bacterias que viven en los nódulos de las leguminosas eran las responsables del proceso; las plantas sin nódulos o que crecían en suelo esterilizado eran incapaces de fijar nitrógeno y no podían desarrollarse en un suelo deficiente de este elemento. Las leguminosas son el grupo principal de plantas que fijan nitrógeno simbióticamente siendo el simbionte una bacteria del género *Rhizobium*. Ciertas plantas

no leguminosas también tienen nódulos con microorganismos que pueden fijar nitrógeno. Por ejemplo: el aliso (*Alnus* spp.), el mirto de pantano (*Myrica gale*) y el *Hippophaë rhamnoides*. Los simbiontes que se encuentran en los nódulos de estas plantas probablemente no son bacterias sino Actinomycetos.

Algunas algas verde-azul que fijan nitrógeno se asocian simbióticamente con las plantas superiores incluyendo al helecho acuático *Azolla*, algunas herbáceas tropicales y algunas especies de cicadáceas (una conífera primitiva). En esta última, una especie de *Anabaena* invade las raíces de la planta que entonces invierte su polaridad geotrópica y crece para arriba, hacia la superficie del suelo donde el simbionte fijador de nitrógeno puede llevar a cabo su fotosíntesis (ver también el Capítulo 27, página 683).

El proceso de nodulación es muy interesante y se ha estudiado mucho. Al parecer, el primer paso es la producción por la raíz de una sustancia que parece contener hormonas induciendo a los pelos radicales a encorvarse tomando una forma retorcida. Es muy posible que en la invaginación y destrucción parcial de la pared celular del pelo radical tomen parte enzimas extracelulares producidas por la bacteria. Ésta invade al pelo radical y se mueve en el interior de la corteza formando una estructura filamentosa consistente en un material mucilaginoso del que va embebida la bacteria. Las células corticales se dividen estimuladas por el filamento infeccioso y de estas divisiones se forman células poliploides. Por lo general hay también algunas células tetraploides en la corteza de cualquier raíz diploide normal. La estructura del nódulo se forma por divisiones repetidas de las células poliploides. Las bacterias que infectan a las células del nódulo aumentan mucho en tamaño y en diversidad de forma y cesan de dividirse. Los bacteroides, como ahora se denominan, casi llegan a llenar las células infectadas. El nódulo crece por división de las células hospederas y llega a estar bien provisto de tejido vascular. En la Figura 8-1 se muestran diagramas que ilustran el proceso de infección; la apariencia típica de una leguminosa bien nodulada se presenta en la Figura 8-2.

El *Rhizobium* es específico, al menos, para el género de la leguminosa (se reconocen seis grupos diferentes). Para que la nodulación tenga éxito se necesita una fuerte inoculación de la bacteria. Los granjeros que practican la rotación de cultivos generalmente incluyen una leguminosa para mantener la fertilidad del suelo, y es práctica común inocular a la semilla o al suelo, al sembrar o poco después, con un cultivo del *Rhizobium* apropiado para asegurar el máximo beneficio de un cultivo fijador de nitrógeno. La nodulación y la fijación del nitrógeno son afectadas por el estatus de la planta respecto al elemento: es necesario que haya un nivel mínimo de nitrógeno en el suelo en la germinación para asegurar que las plantas sean vigorosas; de ahí en adelante la cantidad de nitrógeno fijado es inversamente proporcional a la cantidad de nitrógeno fijado utilizable. Un nivel apropiado de nutrición de carbohidratos, y por lo tanto de fotosíntesis, se necesita también para una fijación efectiva de nitrógeno ya que la energía para hacerlo se deriva de la respiración de los carbohidratos. El nitrógeno fijado en los nódulos se convierte en aminoácido rápidamente, proceso que requiere esqueletos de carbono que vienen de la actividad respiratoria. El nitrógeno orgánico se transfiere a la planta hospedera por el xilema, en principio en forma de asparagina en las leguminosas o de citrulina en el aliso.

Desde hace mucho tiempo se encontró que los nódulos efectivos contenían un pigmento rojizo llamado **leghemoglobina**, que es similar a la hemoglobina de los mamíferos. Este pigmento parece funcionar como un transportador de oxígeno.

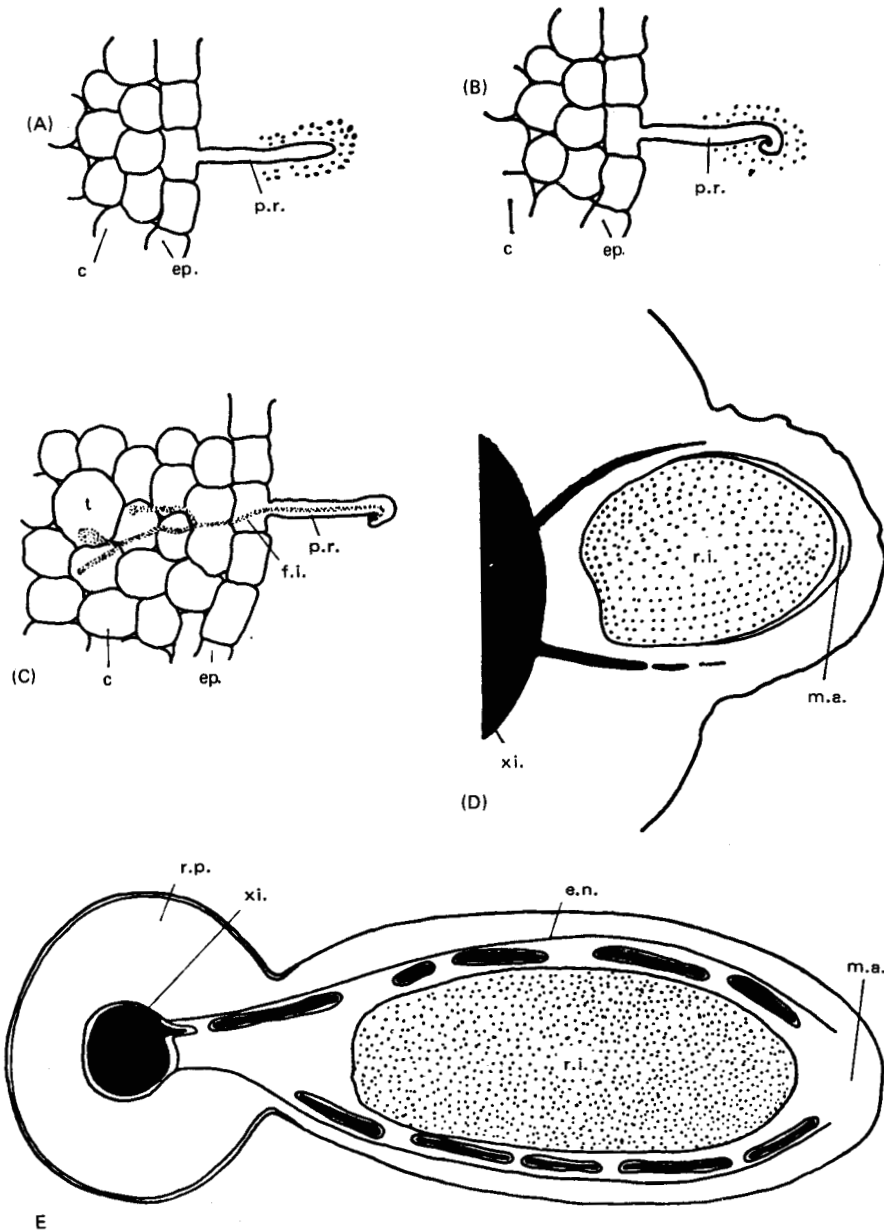


Figura 8-1. Iniciación y estructura de los nódulos en el chícharo.

A. Aglomeración de *Rhizobia* alrededor del pelo radical.

B. El pelo radical se encorva.

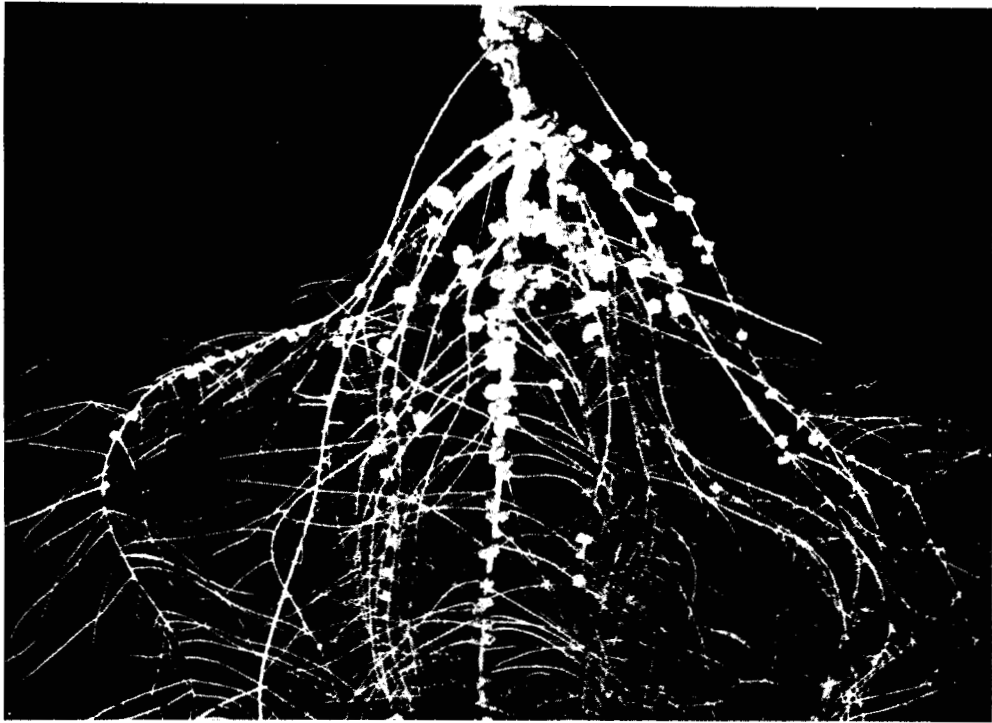
C. *Rhizobia* infecta al pelo radical y se mueve a través de él y de la corteza interna hasta que penetra en una célula tetraploide. Esto estimula la actividad meristemática.

D. Se distingue una región central infectada y un meristemo apical.

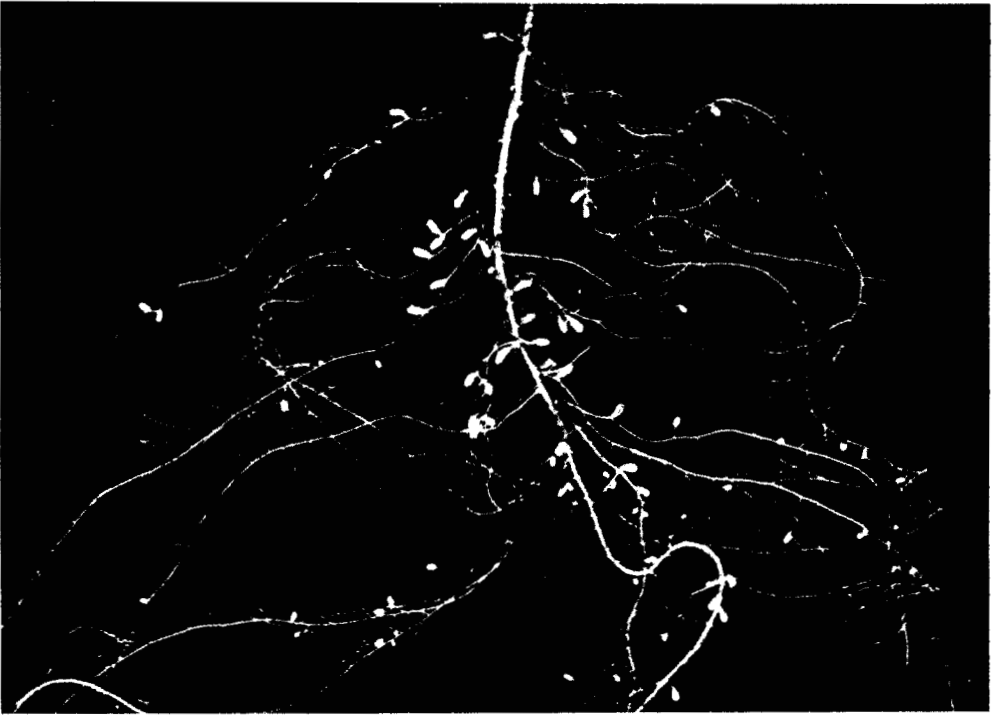
E. Corte longitudinal a través del módulo mostrando la región central infectada, el meristemo apical y la endodermis del nódulo.

Clave: m.a., meristemo apical; c., corteza; ep. epidermis; r.i., región infectada; f.i., filamento de infección; e.n., endodermis del nódulo; r.p., raíz primaria; p.r., pelo radical; t., célula tetraploide; xi., xilema.

(De W.D.P. Stewart: *Nitrogen Fixation in Plants*. Atholone Press. Londres, 1966. Con permiso.)



A



B

Figura 8-2. Apariencia típica de raíces noduladas de (A) soja y (B) trébol. (De W.D.P. Stewart: *Nitrogen Fixation in Plants*. Athlone Press, Londres. 1966. Usado con permiso.)

no en el proceso de fijación del nitrógeno en los nódulos. Probablemente es importante en el metabolismo oxidativo que provee la energía necesaria para la fijación del nitrógeno, pero también podría funcionar protegiendo de los efectos del oxígeno atmosférico a la enzima fijadora de nitrógeno que es sensible al oxígeno. No se encuentra en los fijadores de nitrógeno libres y parece ser un factor ventajoso más que esencial para la actividad de los nódulos.

FIJACIÓN NO SIMBIÓTICA DEL NITRÓGENO. El nitrógeno se fija en los microorganismos de vida libre de dos maneras importantes: como una reducción fotosintética del nitrógeno por las bacterias fotosintéticas o las algas verde-azul, y como un proceso no fotosintético que ocurre en ciertos microorganismos del suelo. Las algas fotosintéticas *Anabaena* y *Nostoc* pueden fijar el nitrógeno por una reacción esencialmente similar a la utilizada para fijar el dióxido de carbono.⁴

Diversas bacterias sulfurosas verde o púrpura, así como bacterias fotosintéticas no sulfurosas (por ejemplo *Rhodospirillum*, *Rhodopseudomonas*, *Chlorobium*, *Chromatium*), también pueden fijar nitrógeno usando energía lumínica. Estos organismos no derivan electrones del agua como las algas verde-azul, sino de un donador de electrones reducido como los sulfitos, los sulfuros, el hidrógeno o compuestos orgánicos (ver Capítulo 7, página 203). Muchos de estos organismos parecen ser además capaces de fijar nitrógeno en la oscuridad⁵ cuando se les provee de donadores de electrones apropiados en estado de reducción, de modo semejante a la fijación del nitrógeno por bacterias no fotosintéticas como *Azotobacter* o *Clostridium pasteurianum*. La fijación de nitrógeno en las formas fotosintéticas responde a la luz, mientras que en las no fotosintéticas se necesita un suministro de carbohidratos u otros compuestos orgánicos que provean el poder reductor para generar el ATP requerido. La fijación del nitrógeno se inhibe por el oxígeno, el hidrógeno y ciertos intoxicantes como el CO. En general la presencia de compuestos orgánicos nitrogenados o de NH_3 reduce fuertemente la fijación de nitrógeno molecular.⁶

MECANISMO DE LA FIJACIÓN NITROGENADA. Durante mucho tiempo no hubo progreso en el conocimiento del mecanismo de la fijación del nitrógeno o de los intermediarios del proceso, porque resultó muy difícil obtener extractos libres de células que fijaran nitrógeno. Entre las décadas de 1950 a 1960, J.E. Carnahan y su grupo, en los laboratorios de la Du Pont, aislaron los dos sistemas enzimáticos de *C. pasteurianum* y recién entonces se llegó a entender con claridad el proceso. Ha sido difícil encontrar los intermediarios nitrogenados porque están totalmente adheridos a las enzimas sin que se encuentren libres en las células y porque no existe un isótopo radioactivo satisfactorio del nitrógeno. El isótopo estable ^{15}N ha dado cierta información valiosa pero las técnicas de ensayo son complejas y menos sensitivas que las de otros isótopos radioactivos.

Las transformaciones y mecanismos de la fijación del nitrógeno aún no están totalmente entendidas. El amoníaco parece ser el producto final. Puede verse en la Figura 8-3 que los cultivos de *Azotobacter* utilizan el NH_3 de inmediato cuando se les suministra, pero tardan bastante tiempo en utilizar el nitrato (NO_3^-). Esto sugiere que el NH_3 es un compuesto nitrogenado que ocurre naturalmente, en tanto que el organismo tiene que adaptarse para poder utilizar nitratos. Cuando se suministra $^{15}\text{N}_2$, el $^{15}\text{NH}_3$ tiene el contenido más alto del isótopo, mayor que en la glutamina, la asparagina o los aminoácidos.⁷

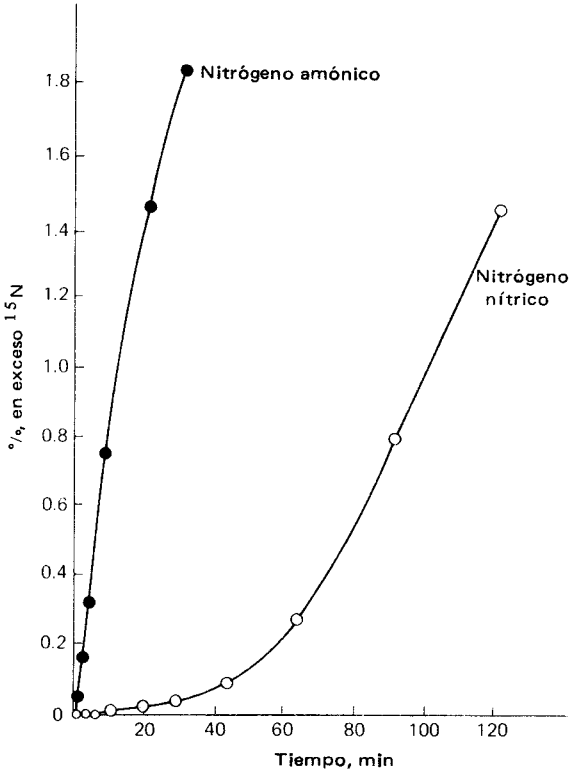
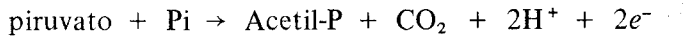


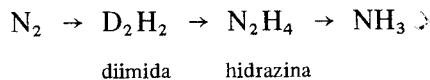
Figura 8-3. Absorción de nitrógeno marcado ^{15}N , amónico o nítrico por *Azotobacter vinelandii*. (De W.D.P. Stewart: *Nitrogen Fixation in Plants*. Athlone Press. Londres. 1966. Con permiso.)

La conversión de N_2 a NH_3 requiere la adición de seis electrones y seis iones hidrógeno por molécula de N_2 reducido. Esto se lleva a cabo por la transferencia del poder de reducción en la enzima nitrogenasa que cataliza la reacción. La fuente de electrones puede ser la transferencia respiratoria de éstos o la fotosíntesis en los fijadores de nitrógeno autótrofos o el fraccionamiento fosforoclástico (inserción de una molécula de fosfato) del piruvato.



La transferencia de electrones a la nitrogenasa en las plantas superiores no se entiende claramente, pero se piensa que es por medio del NADH y la ferredoxina, una enzima con hierro no-heme que también funciona en el transporte de electrones de la fotosíntesis (ver Capítulo 7). En varios microorganismos se conocen otros donadores de electrones, y se puede hacer funcionar a las preparaciones de enzimas aisladas con varios sistemas artificiales de donadores. El NADPH podría estar involucrado en la fijación fotosintética del nitrógeno.

La conversión, propiamente dicha, del N_2 al NH_3 tiene lugar en la superficie de la nitrogenasa, un complejo enzimático que parece contener molibdeno y hierro en su sitio activo. Parece que el N_2 se liga a ambos metales en el sitio activo y luego se reduce a NH_3 según la secuencia.



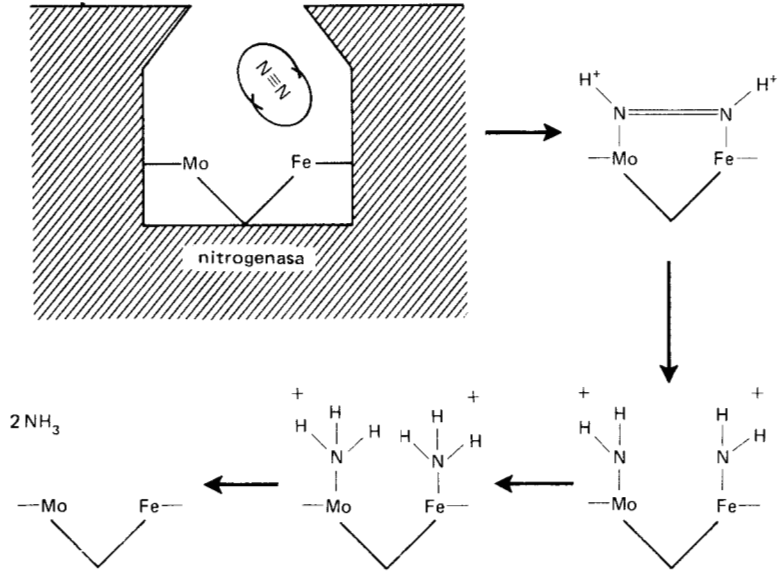
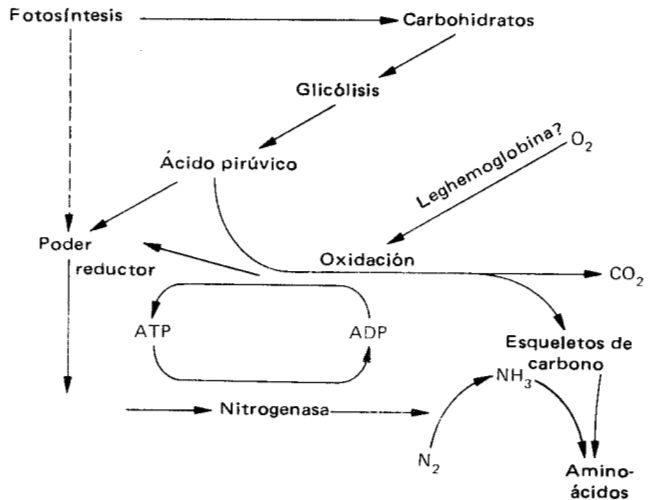


Figura 8-4. Sitio hipotético de reacción de la nitrogenasa. El sitio activo está en una hendidura de la superficie de la enzima, así que solamente pequeñas moléculas pueden tener acceso a él. El espacio entre los átomos de Mo y Fe es variable y acomoda al enlace de longitud cambiante entre los dos átomos de nitrógeno cuando se reducen. Los electrones pueden adicionarse simples o en pares. (Adaptado de R.C. Burns y R.W.F. Hardy: *Nitrogen Fixation in Bacteria and Higher Plants*. Springer-Verlag, Nueva York, 1975.)

Figura 8-5. Esquema del metabolismo asociado con la fijación del nitrógeno.



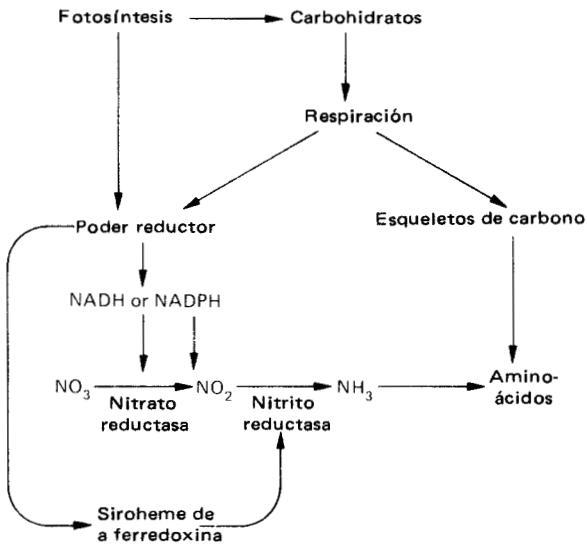


Figura 8-6. Un esquema general del metabolismo asociado con la reducción del nitrógeno.

Estos intermediarios no se encuentran libres, pues son lábiles y extremadamente tóxicos, sino adheridos al complejo enzimático. Por razones que no están claras, la reacción de reducción requiere la hidrólisis del ATP; el ATP requerido es generado por el metabolismo oxidativo (por ejemplo, por oxidación del piruvato en el ciclo de Krebs). Esto ocurre en los tejidos de los nódulos. La transferencia de O₂ puede ser facilitada por la leghemoglobina. Un modelo hipotético del sitio activo se presenta en la Figura 8-4 y un esquema generalizado de las reacciones de fijación del nitrógeno se da en la Figura 8-5.

La nitrogenasa es capaz de utilizar otros substratos que contengan enlaces triples además del N₂ (N≡N), incluyendo al N₂O, nitrilos tales como HC≡N o CH₃-C≡N, y alquinos como acetileno (CH≡CH) que se reduce a etileno (CH₂=CH₂). Esta última reacción provee de una magnífica prueba de campo y laboratorio de la reducción del N₂. La medición directa de la reducción del N₂ es imposible. La utilización de ¹⁵N (que es la prueba final de que el N₂ se ha reducido) es una técnica cara y dificultosa que requiere el uso de un espectrómetro de masa y no se adapta con facilidad para usarse en el campo. Pero la reducción del acetileno se mide fácilmente y con gran sensibilidad porque el etileno puede detectarse por bioensayos (Capítulo 23) o por la cromatografía de gases. Esto permite un rápido análisis tanto en el campo como en el laboratorio lo que es un desarrollo importante en la inacabable búsqueda de sistemas de cultivo más productivos.

Un punto importante que se pone de manifiesto en la Figura 8-6 es la relación entre la demanda de fotosintetizado y la fijación del nitrógeno. Si la planta fija mucho nitrógeno le faltará carbohidrato para su crecimiento y el resultado será igual que si le faltase nitrógeno: quedará desmembrada. Esto enfatiza la importancia de un balance bien regulado entre fotosíntesis, crecimiento y fijación de nitrógeno.

REDUCCIÓN DEL NITRATO

MECANISMO DE REDUCCIÓN DEL NITRATO. El NH₃ producido por la fijación del nitrógeno o por la fertilización se convierte rápidamente en nitrato por la acción

demasiado la capacidad fotosintética y las reservas de carbohidratos de la planta, dando como resultado un crecimiento vegetativo excesivo o desmedrado.

La reducción del nitrato es fuertemente estimulada por la luz. Las enzimas reductoras a menudo se han encontrado ligadas al NADPH. Pero, aunque se cree que la nitrato reductasa se localiza en los cloroplastos, se sabe que la nitrato reductasa está presente en el citoplasma. En muchas plantas el CO_2 y el nitrato compiten por el poder reductor, particularmente a intensidades lumínicas limitantes. En altas intensidades lumínicas es muy probable que la adición de nitrato a una célula u hoja en fotosíntesis aumente la evolución de oxígeno. Todas estas evidencias indican que la energía de reducción generada en la fotosíntesis se utiliza directamente para reducir los nitratos y nitritos. Esto no siempre es preciso pues muchas plantas reducen nitratos en la raíz y muchos organismos no fotosintéticos pueden reducir nitratos y nitritos. Además, esas reducciones pueden ocurrir en la oscuridad en los organismos fotosintéticos.

En algunos organismos se encontró que la reducción fotosintética del nitrato no se lleva a cabo en ausencia de CO_2 . Esto sugiere la necesidad de un metabolismo de los carbohidratos concomitante, aun cuando todo o parte del poder reductor se derive directamente del NADPH o de la ferredoxina reducidos en la fotosíntesis. Es posible que la reducción de los nitratos y nitritos requiera ATP, que podría derivarse de la respiración, además de requerir nucleótidos de piridina reducidos. Hay evidencias que indican que la reducción de los nitratos puede ser muy estimulada por la luz azul. Los pigmentos de flavina absorben luz azul y es posible que las flavinas se reduzcan fotoquímicamente, o que las enzimas flavoproteínas necesiten activarse por la luz para su máxima eficiencia operativa.

La nitrato reductasa es fuertemente inducida por la luz, por la presencia de nitrato y, en algunas plantas, por ciertas hormonas como el ácido giberélico y las citocininas. A diferencia de muchas enzimas, las que median la reducción de nitratos y nitritos no parecen inhibirse por su producto final, el NH_3 . Por otra parte el aumento de NH_3 en las células reduce la actividad de la nitrato reductasa porque inhibe la producción de NADPH o NADH.

Un esquema que resume el proceso de reducción del nitrato se presenta en la Figura 8-6, remarcando las posibles relaciones entre la fotosíntesis, la respiración y la reducción del nitrato.

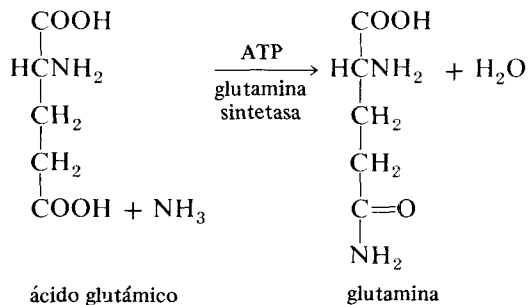
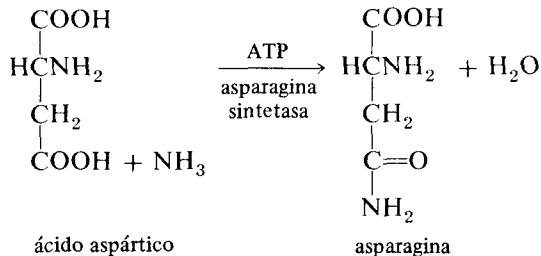
ABSORCIÓN DE NITRÓGENO POR LA PLANTA

Las plantas absorben nitrógeno en cuatro formas importantes: como nitrato, en forma amónica, como compuesto orgánico (por ejemplo, aminoácido) y como urea. El nitrato es la forma más abundante de nitrógeno utilizable y la fuente más importante para ellas. El amoníaco es a veces relativamente abundante, por ejemplo, donde está ocurriendo fijación de nitrógeno o en suelos húmedos anaerobios. Sin embargo, el amoníaco es tóxico, y su absorción en grandes cantidades puede imponer un esfuerzo severo al metabolismo de los carbohidratos que proveen los esqueletos de carbono para desintoxicarse. El nitrógeno orgánico, generalmente en la forma de aminoácidos, puede tornarse útil para las plantas debido a la muerte y putrefacción de la materia vegetal o animal. Bajo estas circunstancias las plantas compiten con las bacterias por el nitrógeno, que normalmente es convertido por éstas en nitrógeno molecular (N_2) o en nitrato en el curso de su

metabolismo. Normalmente el nitrógeno orgánico no constituye una fuente importante del elemento para las plantas. Igualmente, por lo general la urea no es importante, pero se ha encontrado que es un efectivo fertilizante que puede aplicarse en aspersión foliar. La urea se absorbe por las hojas y así puede aplicarse a bajo costo a los cultivos junto con los plaguicidas. En esta forma el desperdicio de fertilizante absorbido por malezas o que se lava en el suelo, problema importante hoy día en la fertilización nitrogenada (ver Capítulo 30), se reduce mucho.

NITRÓGENO INORGÁNICO. Las raíces absorben los nitratos y ahí son reducidos, o bien son llevados a reducirse en las hojas. Muchas plantas, como el tomatero, normalmente reducen los nitratos en la raíz, a menos que el suelo esté muy frío, entonces los transportan a la parte aérea de la planta. En otras plantas, como en los pastos, normalmente el nitrato es llevado a las hojas donde puede acumularse en grandes cantidades, y se reduce conforme se necesita. La reducción de los nitratos generalmente es más rápida durante el día que de noche a causa de la disponibilidad de substrato con carbono y del poder reductor de la fotosíntesis.

El amoníaco es usado por muchas plantas y en forma preferente por unas pocas. Las que son capaces de absorberlo en grandes cantidades incluyen muchas de suelos ácidos como *Rumex*, que pueden desintoxicarse del amoníaco formando sales amoniacales de ácidos orgánicos. Algunas otras, conocidas como **plantas amida** (remolachas, espinacas y calabacitas) son capaces de formar cantidades grandes de las amidas glutamina o asparagina. Estos compuestos se forman a partir de los aminoácidos dicarboxílicos correspondientes como se muestra a continuación.

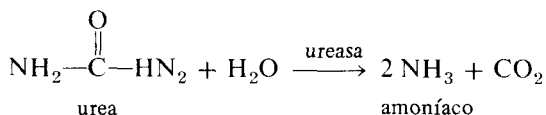


Los detalles de estas reacciones se describirán más adelante (página 227). La escarola o la remolacha, por ejemplo, pueden soportar concentraciones bastante altas de sales de amonio desintoxicándose del amoníaco por la elaboración de grandes cantidades de glutamina. Bajo circunstancias similares las hojas de trigo

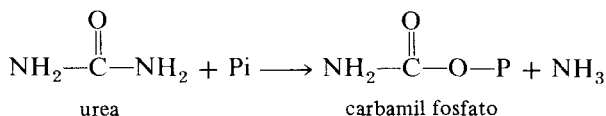
usan el carbono de los azúcares disponibles para elaborar asparagina. Las plantas que no acumulan glutamina pueden, no obstante, utilizar esta reacción para acumular nitrógeno orgánico transfiriendo directamente el nitrógeno de la amida al ácido cetoglutárico para hacer ácido glutámico. Esta reacción se describe en la página 220).

Cuando se suministran iones amonio (NH_4^+) y nitrato (NO_3^-) en solución nutritiva, algunas plantas toman el anión o el catión dependiendo del pH. Si la solución nutritiva es básica tomarán NH_4^+ eliminando H^+ al intercambiarlo, por lo que bajará el pH al formarse ácido nítrico (HNO_3) con el nitrato restante. Inversamente, si el pH es ácido, absorberán NO_3^- eliminando OH^- al intercambiarlo, por lo que subirá el pH al formarse hidróxido de amonio (NH_4OH). Las plántulas y plantas muy jóvenes tienden a absorber NH_4^+ en forma diferente, en tanto que las maduras absorben NO_3^- . Esto puede estar relacionado con la mayor abundancia de carbohidratos y poder reductor en la planta madura con activa fotosíntesis. Ciertas plantas como el arroz, que viven en suelos pantanosos anaerobios, requieren NH_3 o fertilizantes con nitrógeno orgánico reducido y no pueden vivir solamente con nitratos.

NITRÓGENO ORGÁNICO. En la década de 1940 se descubrió que la urea podía ser absorbida por las plantas directamente por la hoja tanto como por la raíz. Parece probable que la urea se hidrolice directamente hasta NH_3 y CO_2 por la reacción medida por la ureasa.



Las plantas a que se aplicó urea marcada con ^{14}C o $^{14}\text{CO}_2$ mostraron la misma distribución al incorporar el carbono. La urea puede incorporarse directamente (por ejemplo condensándose con la ornitina para formar arginina). También se ha sugerido que la urea puede convertirse directamente en carbamil fosfato, un precursor de las pirimidinas y del aminoácido citrulina.

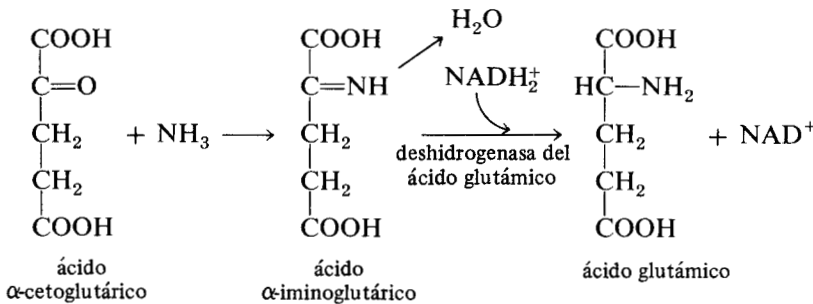


El nitrógeno orgánico en la forma de aminas o aminoácidos puede ser absorbido y utilizado y muchas plantas se benefician con su aplicación. Sin embargo, ciertos aminoácidos pueden ser tóxicos en cantidades grandes. Los cultivos de células o de embriones vegetales a menudo requieren fuentes de nitrógeno específicas, tales como asparagina, glutamina, glicina u otros aminoácidos. Las plantas carnívoras como la pingüícola, la atrapamoscas o las jarritas indudablemente utilizan los productos de degradación de las proteínas de los insectos que atrapan. En 1829 se advirtió que nutriendo diariamente a una planta atrapamoscas con tirillas de carne de res, se desarrollaba mucho mejor.

AMINOÁCIDOS

Los aminoácidos son los ladrillos con que se construyen las proteínas, y en las plantas tienen diversas funciones adicionales en la regulación del metabolismo y el transporte y almacenaje de nitrógeno (ver Capítulo 2, páginas 34-38 y Figura 2-7). Los aminoácidos pueden formarse: 1) directamente de amonio y los esqueletos de carbono apropiados; 2) por transaminación a partir de aminoácidos ya existentes, o 3) por modificaciones o cambios en el esqueleto de carbono de aminoácidos ya formados. Algunos aminoácidos comunes se forman por más de un camino y muchas de estas transformaciones aún no se conocen. Parece probable que se asocian vías metabólicas específicas con actividades o condiciones fisiológicas particulares de la planta, como el estado nutricional, el crecimiento o el desarrollo. Este punto se explicará más adelante en este capítulo (página 229). Se requieren muchas reacciones bioquímicas complejas para la biosíntesis y el metabolismo de los aminoácidos; consideramos aquí los principales.

FORMACIÓN DE NITRÓGENO ORGÁNICO. Hay dos vías principales de entrada del NH_3 a las uniones orgánicas. La primera es la vía de **aminación reductiva**; la segunda, la de la desaminación oxidativa. En esta vía la reacción importante es la formación de ácido glutámico a partir del cetoácido correspondiente, el α -cetoglutámico.* La reacción está catalizada por la deshidrogenasa del ácido glutámico. El primer paso es la aparente reacción espontánea del ceto ácido con el NH_3 para formar ácido α -iminoglutámico que luego es reducido al ácido α -amino bajo la influencia de la enzima.

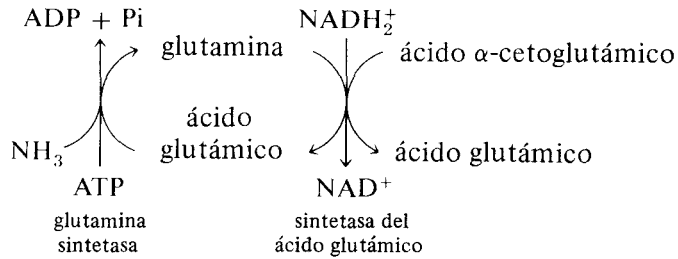


Esta es la única reacción de esta clase que ha sido bien comprobada. Se han sugerido reacciones paralelas que llevarían a la formación de alanina a partir de piruvato y de aspartato a partir del oxaloacetato. El fisiólogo ruso V.L. Kretovitch ha encontrado que ciertos tejidos y homogenizados vegetales responden energéticamente a la adición de piruvato y NH_3 sintetizando alanina, pero no puede desecharse la posibilidad de la aminación del α -cetoglutámico y su transaminación con piruvato.

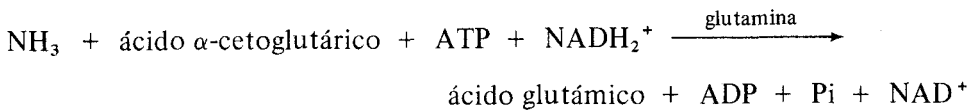
La vía de síntesis del grupo amino por la deshidrogenasa glutámica no es muy satisfactoria porque tiene una afinidad por el NH_3 más bien baja, y su tasa de reacción es lenta para un paso metabólico tan importante. Una enzima des-

*También llamado ácido 2-oxoglutámico.

cubierta recientemente, la **sintetasa del ácido glutámico**, resuelve estos problemas ya que tiene una alta afinidad por el NH_3 y reacciona con la velocidad requerida. Se acopla con la glutamina sintetasa para hacer ácido glutámico por la reacción siguiente:

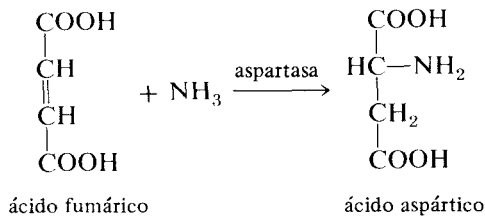


La fuente del poder reductor para la sintetasa del ácido glutámico puede ser el NADH como se ve, o ferredoxina en tejidos fotosintéticos. La reacción neta es la conversión de ácido α -cetoglutámico y NH_3 en ácido glutámico; se necesitan solamente pequeñas cantidades de glutamina.



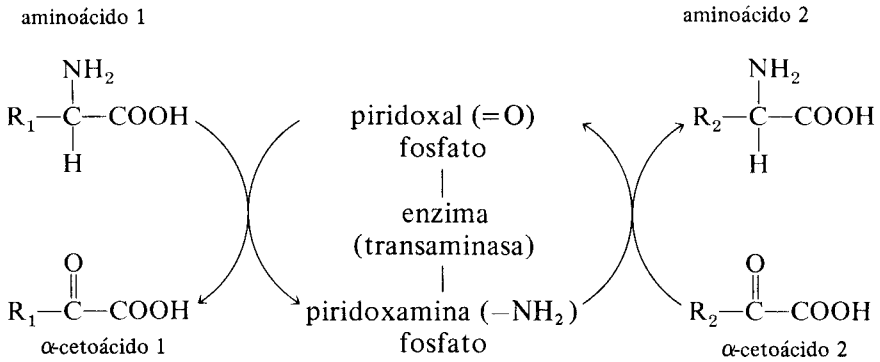
Esta secuencia se asocia con la fijación del nitrógeno y estas enzimas, más que la glutamato deshidrogenasa, se encuentran comúnmente en los organismos fijadores de nitrógeno.

El ácido aspártico puede sintetizarse por reacción de la **aspartasa** que adiciona NH_3 a la doble ligadura del ácido fumárico de manera análoga a la síntesis de malato por adición de agua a la doble ligadura del ácido fumárico.

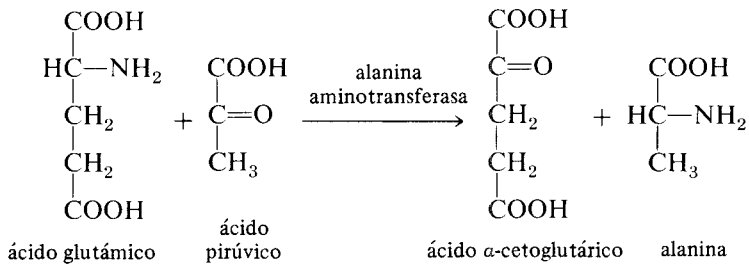


La reacción fue descubierta en las bacterias; se ha encontrado en las plántulas y hojas de las plantas verdes pero no parece probable que sea una vía importante de entrada del NH_3 en unión orgánica.

TRANSAMINACIÓN. En esta importante reacción, el grupo amino de un aminoácido es transferido a un cetoácido para formar un nuevo aminoácido. Las enzimas que catalizan esta reacción se llaman **transaminasas** o **aminotransferasas**. La coenzima de esta reacción es el **piridoxal fosfato** que participa en la reacción del modo siguiente:



Como ejemplo específico



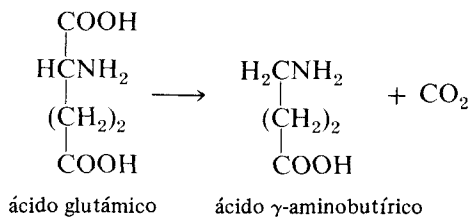
El resultado final es la transferencia del grupo amino del aminoácido 1 al cetoácido 2 con la formación de aminoácido 2. El donador del amino más generalizado es el ácido glutámico. Las transaminasas más activas de las plantas son las ácido glutámico-ácido acético (aspártico sintetasa) y la ácido glutámico-piruvato (alanina sintetasa, recién ilustrada). Algunas transaminasas son completamente específicas respecto al donador o aceptor de nitrógeno.

Dado que muchas de las enzimas no se han aislado en forma pura, no está claro cuál es exactamente su especificidad o si las enzimas no específicas de hecho son mezclas de enzimas. Se sabe que hay actividad de la transaminasa entre el ácido glutámico y al menos 17 ó 18 α-cetoácidos y se sospecha de varios otros incluyendo α-, β- y γ-cetoácidos. Por tanto es posible que todo un rango de aminoácidos pueda elaborarse por transaminación del ácido glutámico. El ácido aspártico y la alanina también son efectivos amino donadores y es probable que otros participen en menor grado. Se ha encontrado que el aminoácido no-proteico γ-aminobutirato es un activo donador en la transaminación.

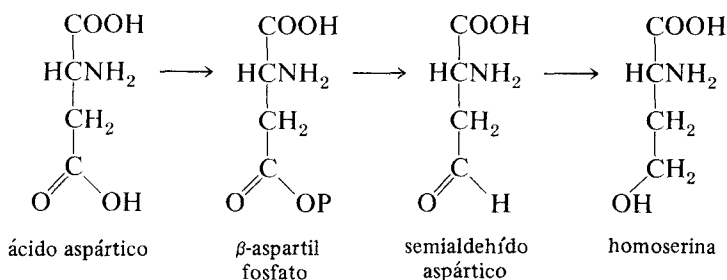
TRANSFORMACIONES DEL CARBONO. Muchos aminoácidos se forman de los aminoácidos preexistentes por modificación de su esqueleto de carbono básico o por la sustitución de varios grupos en su cadena de carbonos. La formación de ciertos aminoácidos requiere la síntesis de los α-cetoácidos apropiados, a menudo por reacciones similares o paralelas, antes que de la síntesis de aminoácidos por transaminación.

Los tipos característicos de las reacciones se enumeran a continuación.

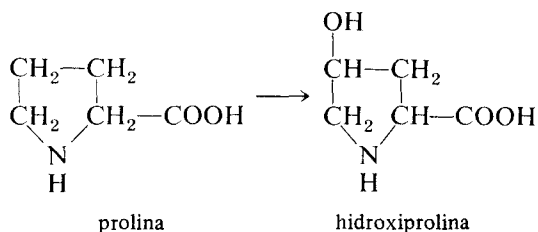
1. Descarboxilación: ejemplo



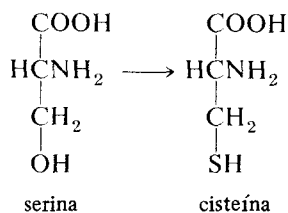
2. Reducción: ejemplo



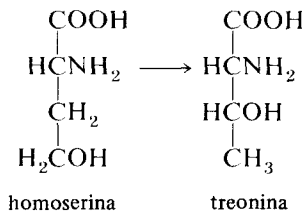
3. Oxidación: ejemplo



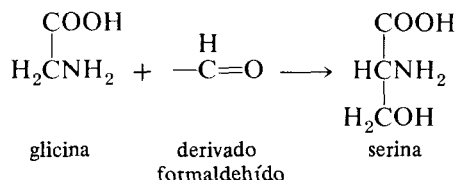
4. Sustitución: ejemplo



5. Transferencia interna de grupo: ejemplo

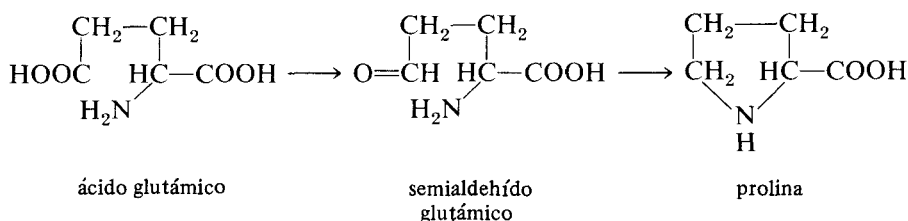


6. Condensación: ejemplo



Las condensaciones que involucran donadores tales como la acetil-CoA son importantes en la síntesis de varios aminoácidos de cadena larga o de cadena ramificada.

7. Formación de anillo: ejemplo



Estas son reacciones generalizadas y se conocen muchas secuencias paralelas que llevan a otros aminoácidos a sus precursores α -ceto.

La extensa investigación que se hizo ya hace tiempo en *Escherichia coli* por el bacteriólogo americano P.H. Abelson y sus colaboradores, mostró que en ese organismo hay grupos o "familias" de aminoácidos derivados de un precursor o "jefe de familia"; por diversas reacciones en ese organismo y subsecuentes experimentos mostraron que sucede lo mismo en las plantas superiores. Los experimentos típicos se han efectuado suministrando un aminoácido marcado con ^{14}C y determinando los compuestos que resultan marcados. Todos deben haber derivado del precursor suministrado. Los compuestos con actividades específicas superiores se derivan más directamente que los compuestos con actividades específicas inferiores.

Los puntos de ramificación en las cadenas se pueden detectar por experimentos de **competencia interna**. En esta técnica se suministra un precursor marcado en experimentos paralelos, sea solo o junto con el compuesto no marcado que se sospecha que está en el punto de ramificación o justamente antes. Todos los compuestos derivados de la ramificación que incluye el que se suministró sin marcar tendrán sus actividades específicas reducidas (es decir, estarán diluidos) en las muestras que recibieron del competidor no radioactivo. Esta técnica se ilustra en la Figura 8-7.

Las vías de síntesis de muchos grupos de aminoácidos se trabajaron en detalle y se conocen las reacciones con precisión. Otras se conocen sólo parcialmente o bien se conocen las transformaciones del carbono sin que se hayan estudiado *in vitro* las reacciones específicas. Ya que se pueden hacer los mismos aminoácidos por más de una vía por medio de diferentes intermediarios, la "rela-

ción familiar” a veces es ligeramente confusa. Las principales relaciones se presentan en la Figura 8-8. Debe reconocerse que bajo ciertas circunstancias y en ciertos organismos pueden tenerse esquemas algo diferentes. Sin embargo, los que aquí se muestran pueden considerarse generales. La importancia del concepto de “familia” es porque deben existir mecanismos bioquímicos de regulación que controlen el flujo del carbono hacia cada una de las diversas vías. La pérdida de balance de este sistema de regulación bioquímica trae consigo serios problemas en el metabolismo.

Las posibles secuencias de reacciones con los compuestos A, B y C son:

o bien (1) $A \rightarrow B \rightarrow C$

o bien (2) $A \begin{matrix} \nearrow B \\ \searrow C \end{matrix}$

Pregunta: ¿Cuál es la vía operativa?

Solución: Suministrar A radioactivo, con o sin suministro adicional de B no marcado.

Si (1) es cierto: la adición de B no marcado va a diluir la marcación que entra a C, y C tendrá una actividad específica más baja cuando se adiciona B no marcado.

Si (2) es cierto: la adición de B no marcado no afectará la radioactividad de C.

Figura 8-7. Experimento de competencia de isótopos para determinar una vía metabólica.

ALGUNOS ESQUEMAS METABÓLICOS. Por lo general los aminoácidos no toman parte en actividades metabólicas tan importantes como el ciclo de Krebs o la glicólisis, como es el caso de los ácidos orgánicos, porque la función especial de los aminoácidos en la célula es la transformación y metabolismo del nitrógeno, no de la energía. Sin embargo hay varias cadenas biosintéticas o metabólicas que incluyen compuestos nitrogenados, además de las vías de síntesis y degradación de aminoácidos. Ya se mencionó la síntesis de azúcar por la vía del glicolato, donde toman parte glicina y serina (ver página 186 y Figura 7-15). Se ha sugerido también que tanto el aspartato como el malato o el oxaloacetato pueden actuar como los ácidos C_4 transportadores de carboxilo en la vía fotosintética de Hatch y Slack (ver Figura 7-19). Otro sistema metabólico que incluye aminoácidos es el ciclo de la ornitina que fabrica urea en los animales (Figura 8-9). En las plantas también se conocen todas estas reacciones pero no está claro si en ellas funciona realmente el ciclo.

La metionina tiene relación con las reacciones de **transmetilación** en la síntesis de compuestos metilados (por ejemplo timina, fenoles metilados, alcaloides, lignina, etc.). El triptófano es un precursor de la hormona del crecimiento, el ácido indolacético, por pérdida de su grupo amino por transaminación y descarboxilación de la cadena lateral que pasa de piruvato a acetato. La prolina y la hidroxiprolina tienen una relación interesante. La hidroxiprolina no se forma en estado soluble en las plantas y es, de hecho, bastante tóxica. La prolina se incorpora primero en las proteínas y luego es convertida en hidroxiprolina tomando parte en las ligaduras internas por enlaces débiles que coadyuvan a establecer la estructura terciaria de las proteínas.

AMIDAS

Las dos amidas, glutamina y asparagina, juegan un papel central en el metabolismo del nitrógeno de las plantas. Tanto los grupos amino como los amido de la glutamina y asparagina se involucran en muchas reacciones específicas y generales del nitrógeno. Las amidas son compuestos importantes de almacenaje y transporte de nitrógeno pueden alcanzar concentraciones extremadamente altas bajo circunstancias apropiadas. La glutamina y la asparagina son homólogos que al parecer difieren solamente por un carbono en la cadena; sin embargo, no se comportan como tales. Se ha sugerido que la estructura química de la asparagina no está representada correctamente por la fórmula estructural usada comúnmente pero no hay datos experimentales que fundamenten otras alternativas.

Figura 8-8. Relaciones metabólicas de los aminoácidos. Las "familias" más importantes están encerradas por líneas punteadas y los compuestos principales de la familia están en negritas. Los aminoácidos están en mayúsculas y los otros compuestos en tipo común.

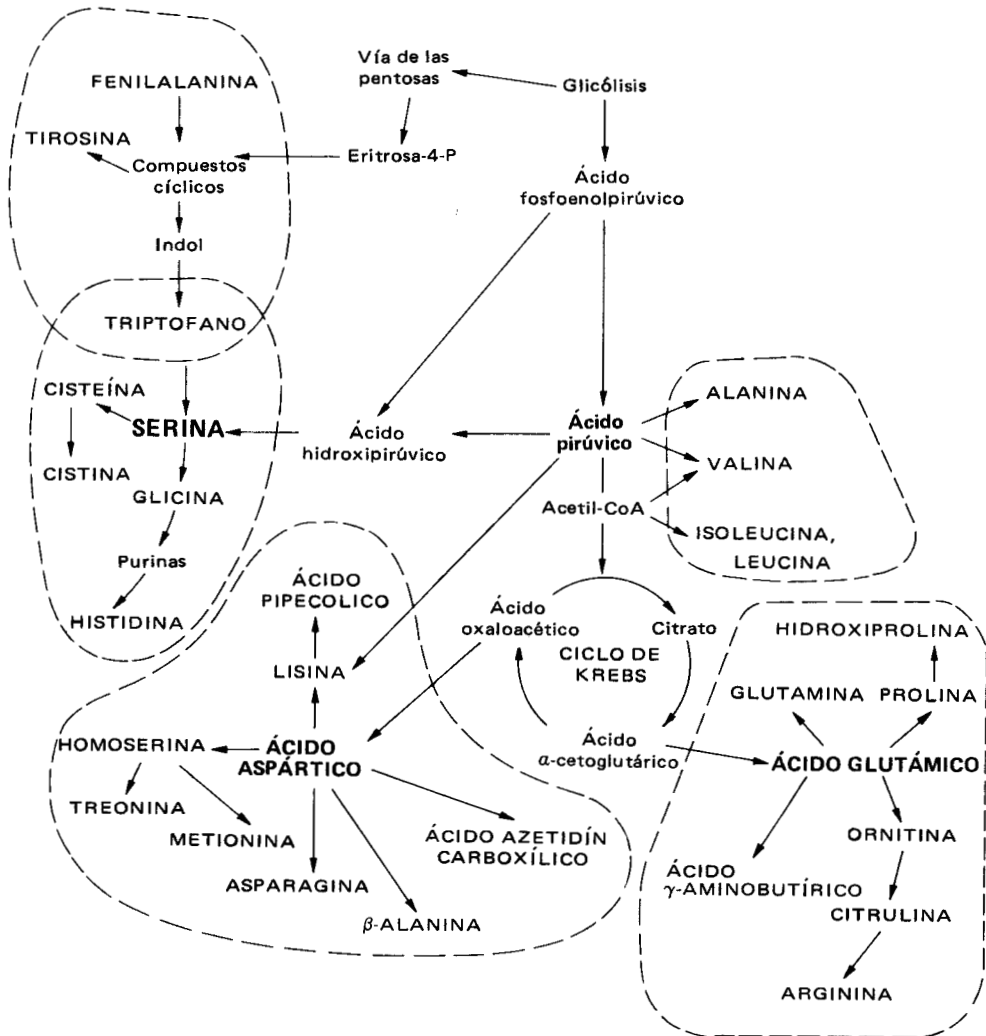
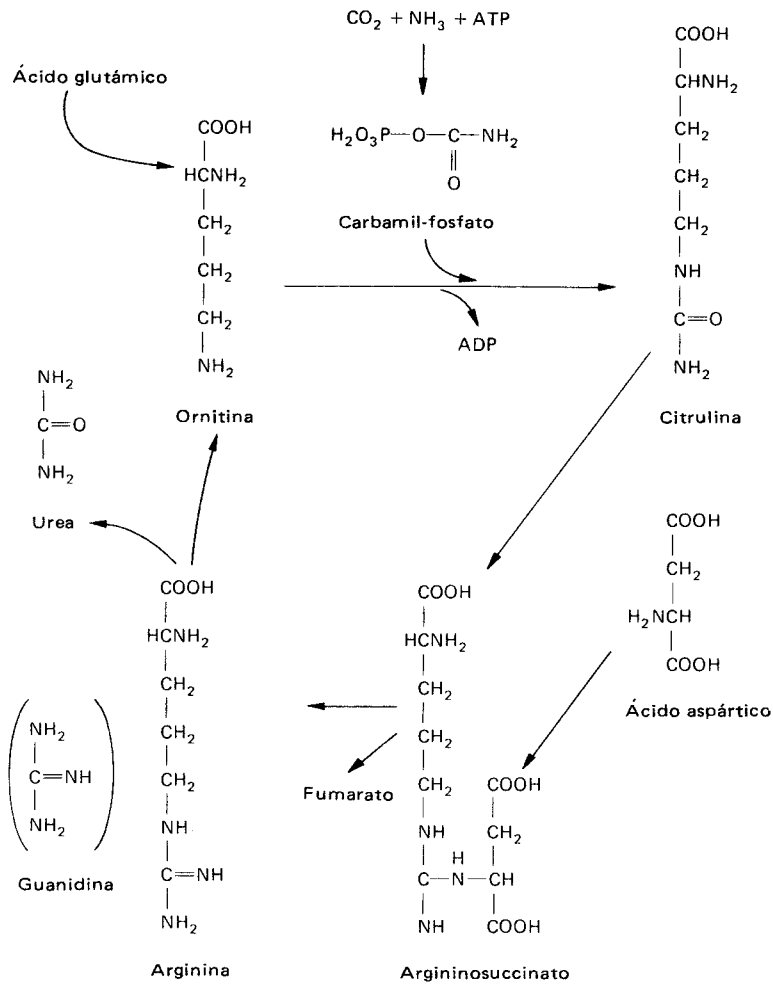
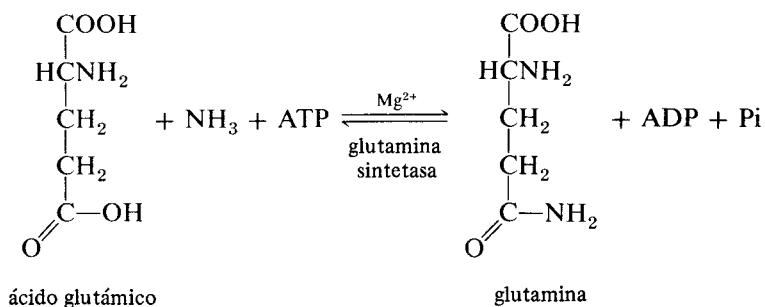


Figura 8-9. Ciclo de la ornitina.

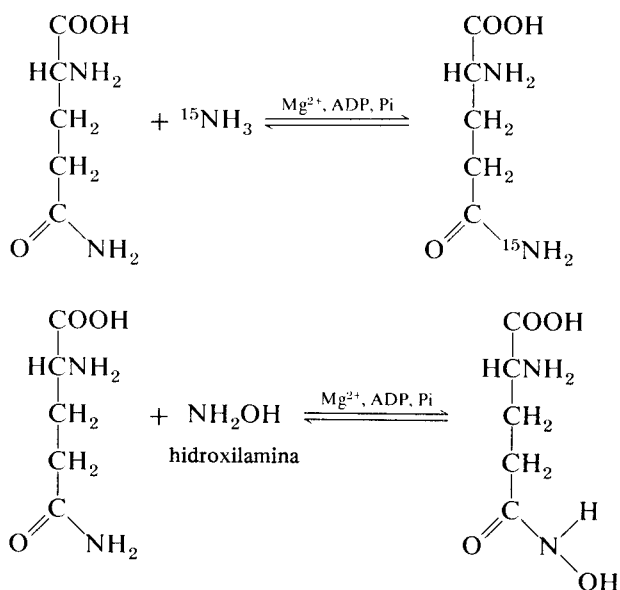


Sin embargo, la glutamina y la asparagina difieren ampliamente bioquímica y fisiológicamente, sin que esté clara la razón para ello. La asparagina es más bien insoluble en agua; la glutamina es muy soluble. La asparagina es estable y requiere calentarse en solución moderadamente ácida para hidrolizarse; la glutamina es muy inestable, se hidroliza lentamente a la temperatura del laboratorio y sufre total hidrólisis hasta ácido glutámico en agua hirviendo o en soluciones ácidas diluidas. La relación de la ninhidrina, utilizada para visualizar los aminoácidos en los cromatogramas y en los análisis cuantitativos por colorimetría, es muy diferente entre la asparagina y la glutamina. La glutamina libera dióxido de carbono y da color púrpura como la mayoría de los aminoácidos, en tanto que la asparagina no libera dióxido de carbono de inmediato y da color café similar al de la prolina y otros aminoácidos cíclicos. No hay una explicación satisfactoria para estas diferencias químicas pero podrían estar relacionadas con las diferencias biológicas entre las dos amidas.

SÍNTESIS. La glutamina proviene del ácido glutámico con NH_3 por la enzima glutamina sintetasa (como se colige del nombre, las *sintetasas* median las reacciones de síntesis). La energía para la síntesis se deriva de la hidrólisis del ATP y se requiere Mg^{2+} , Co^{2+} o Mn^{2+} . La reacción puede representarse como sigue.

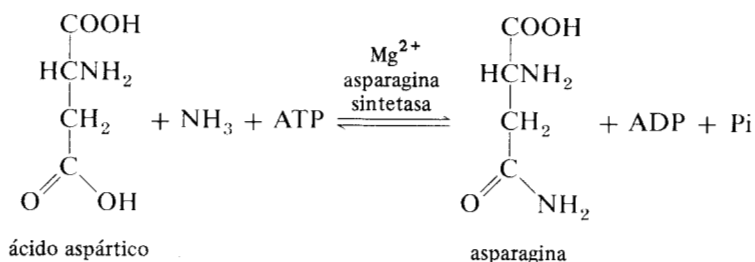


No se conoce el mecanismo exacto de la reacción, se ha sugerido un derivado enzimaglutamil sintetizado a través de un intermediario enzima-fosfato, pero la única evidencia que hay es la de la participación en la reacción del glutamil fosfato. La conversión enzimática de glutamina a ácido glutámico requiere ADP y Pi al igual que la reacción de transferencia del glutamil que reemplaza al grupo amida en la glutamina.



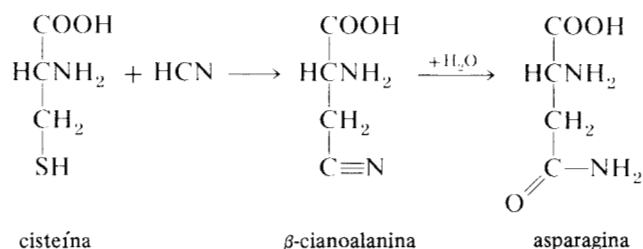
lo cual indica que la reacción $\text{ATP} \rightleftharpoons \text{ADP}$ está fuertemente ligada a la síntesis del enlace amida.

La enzima correspondiente que hace asparagina a partir del ácido aspártico ha sido difícil de encontrar e investigar. Los extractos libres de células, preparados a partir de plántulas de trébol o embrión de trigo catalizan la reacción,



pero la actividad enzimática es mucho menor que para la glutamina sintetasa. Hay suficiente evidencia, tanto por experimentos con isótopos utilizando como sustrato aspartato marcado específicamente, como estudiando el balance entre la pérdida de ácido aspártico y la aparición concomitante de asparagina, de que mucha asparagina se forma por otras transformaciones. Ahora se han demostrado otras vías adicionales.

Varias plantas, particularmente las que tienen un activo metabolismo de cianuro (CN) y alto contenido en cianoglicósidos, como el lino (*Linum usitatissimum*), sorgo (*Sorghum vulgare*), trébol (*Trifolium rapens*) y chícharo de olor (*Lathyrus odoratus*), son capaces de incorporar al HCN en la asparagina por la reacción



Se ha sugerido (sin verificación experimental) que la formación de asparagina por condensación $\text{C}_1 + \text{C}_3$ puede ser general.

METABOLISMO. En ciertas plantas, por ejemplo en semillas de trébol lupino en germinación, la asparagina se deriva en grandes cantidades directamente de las proteínas y de la amidación del ácido aspártico que viene de la hidrólisis proteica. Algo de ella puede provenir del ácido aspártico recién sintetizado a partir de los ácidos del ciclo de Krebs. Hay evidencia de que en las raíces del chícharo la asparagina se puede sintetizar a partir de los ácidos de cuatro carbonos que vienen de la carboxilación del piruvato o fosfoenol piruvato y, raramente, en circunstancias especiales (por ejemplo en hojas de trigo faltas de nutrientes) se puede derivar en grandes cantidades a partir de los productos metabólicos de los azúcares endógenos. Pero la mayor parte que se encuentra en las plantas parece venir de los productos de desintegración de las proteínas. Normalmente no se metaboliza con rapidez; cuando se introduce a la planta o a las células asparagina ^{14}C por lo general se metaboliza lentamente en comparación con los azúcares, aminoácidos y glutamina.

Como la asparagina, la glutamina puede derivarse también del ácido glutámico liberado en la desintegración de la proteína pero, a diferencia de aquélla, ocurre frecuentemente una síntesis masiva de glutamina a partir del carbono derivado de los carbohidratos almacenados o directamente de la fotosíntesis. El estímulo más común para la síntesis de glutamina es el suministro de nitrógeno, como amoníaco o como nitrato. Kretovitch ha demostrado que la respuesta al suministro de NH_3 en casi todas las plantas estudiadas, es la formación de glutamina aun en plantas ácidas como *Sedum* y en las que normalmente contienen asparagina. En contraste con la asparagina, cuando se suministra glutamina, ésta entra rápidamente al metabolismo celular presumiblemente vía ácido glutámico y ácido α -cetoglutárico. La glutamina es un donador de nitrógeno específico para diversas síntesis importantes. Es la fuente de átomos de nitrógeno para las posiciones 3 y 9 del anillo de la purina (ver página 238) y del nitrógeno de la amida del NAD y NADP. El nitrógeno de la amida también se usa para la síntesis de glucosamina y sus derivados, los monómeros de la quitina que son componentes de la pared celular de los insectos, muchos hongos y unas cuantas plantas superiores. El nitrógeno cíclico de los aminoácidos histidina y triptófano también se provee por la glutamina.

Quizás la reacción más importante de la glutamina es su participación en la conversión de NH_3 y α -cetoglutarato en ácido glutámico por las sintetasas de la glutamina y del ácido glutámico (página 220). En esta reacción la alta energía del nitrógeno de la amida se utiliza para ayudar a la conversión y transferencia del nitrógeno amídico (de la glutamina) en nitrógeno amínico (del ácido glutámico). No se ha encontrado una reacción análoga con respecto al nitrógeno amídico de la asparagina.

En las plantas se encuentran diversos compuestos relacionados con la glutamina. Derivados de la glutamina con grupos metil, metileno o hidroxil sustituidos en la posición gamma se encuentran comúnmente en las plantas y en ocasiones constituyen una proporción grande del nitrógeno soluble. Como la glutamina, estos compuestos parecen actuar como almacén de nitrógeno. No obstante, los experimentos han demostrado que por lo general no se metabolizan con rapidez. No se conocen derivados similares de la asparagina aunque se han encontrado ciertos derivados con el nitrógeno de la amida sustituido. La significación metabólica no se conoce aún.

DESTINO DE LA GLUTAMINA Y LA ASPARAGINA. Se pensaba antes que los papeles de estas dos amidas eran intercambiables en las diferentes especies de plantas. Ahora es claro que cada una realiza funciones especiales, aunque pueden superponerse en diferentes especies de plantas y bajo diferentes condiciones. El resultado es que nuestra comprensión de su metabolismo y su papel está lejos de ser completo. Ambas amidas juegan un papel en el transporte del nitrógeno. Parece que la asparagina es el compuesto importante involucrado en la movilización del nitrógeno almacenado como proteína en las semillas de plantas como el trébol lupino, pero en las plantas herbáceas y árboles en estado de crecimiento la glutamina es el compuesto de transporte de mayor importancia. Ambas amidas pueden acumularse como resultado de la presencia de exceso de nitrógeno, pero la acumulación de asparagina se asocia generalmente con la degradación de las proteínas en tanto que la glutamina es más probable que actúe en la movilización de nitrógeno para la síntesis proteica.

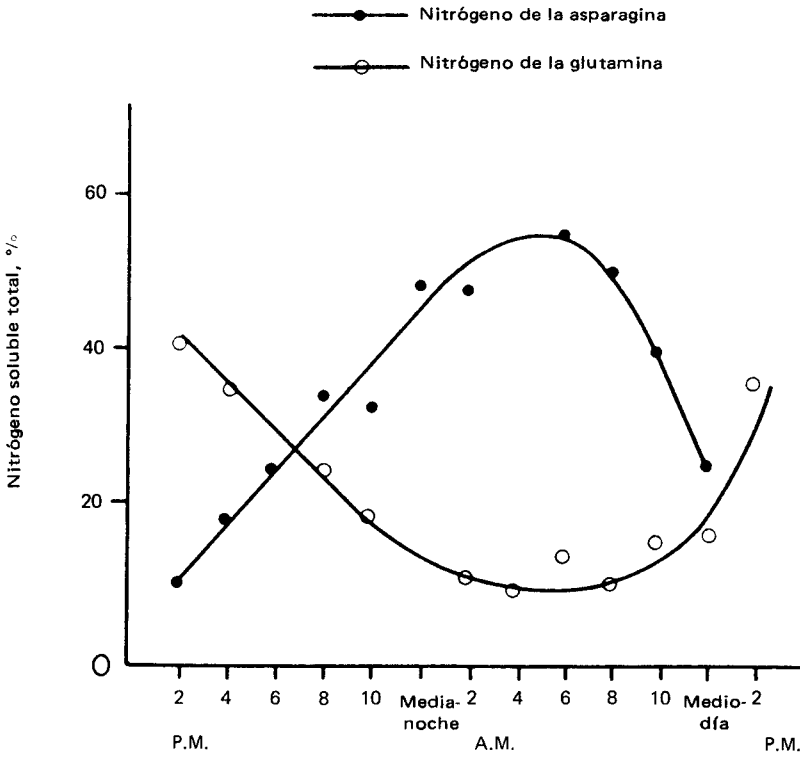


Figura 8-10. Variación diurna en la composición del nitrógeno soluble de las hojas de *Mentha piperita* L., desarrollada en días cortos. (De F.C. Stewart (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. IVA, Academic Press, Nueva York. 1965. Con permiso.)

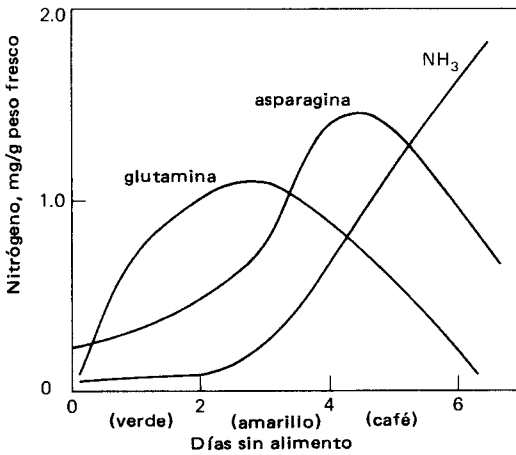


Figura 8-11. Cambios en la glutamina, asparagina y NH₃ en hojas de cebada durante la falta de alimento. (Redibujado de datos de E.W. Yemm: *Proc. Roy. Soc. Londres*. B123:243, 1937.)

Esta situación ha llevado al fisiólogo ruso D.N. Przhanishnikov, a la generalización de que la presencia de asparagina caracteriza a una planta enferma, en tanto que la de glutamina indica una planta saludable. Esta generalización toma asidero porque la asparagina se acumula en trigo infectado con soja o chahuistle y en otras plantas enfermas. De modo similar, F.C. Steward de la Universidad de Cornell, ha demostrado que si se afecta o inhibe el crecimiento por diversas razones en plantas intactas o en cultivos de tejidos (por ejemplo colocando a las plantas fuera de su fotoperiodo o suprimiéndoles un nutriente o un factor del crecimiento necesario) predomina la asparagina. Cuando se deja desarrollar normalmente la glutamina se torna la amida dominante. En el metabolismo de las hojas de menta la glutamina se asocia con la luz del día en tanto que la asparagina predomina en la oscuridad (Figura 8-10).

En otro trabajo, Steward ha demostrado que la glutamina predomina en las papas crecidas o desarrolladas en ambiente seco con calor ligero y días largos, en tanto que la asparagina es dominante en papas desarrolladas en condiciones climáticas más pobres. Una comparación de cultivares de papas inglesas, americanas, híbridas y desarrolladas en invernadero se muestra en la Tabla 8-1.

Puede verse que la proporción glutamina/asparagina es alta en las variedades americanas, condicionadas por el buen tiempo y excelentes condiciones de desarrollo, en tanto que esa proporción es mucho más baja en las variedades inglesas y en la variedad desarrollada en invernadero bajo condiciones climáticas

Tabla 8-1. Diferencias en la composición del nitrógeno soluble en varias cepas de tubérculos de papas.

Aminoácido g/g peso fresco	Cultivar americano (Sebago)	Cultivar americano	Híbrido padres ingleses y americanos	Cultivar inglés (Katahdin)	Cultivar desarrollado en invernadero: días cortos y frescos
Ácido aspártico	107	78	205	246	168
Ácido glutámico	178	134	190	276	431
Serina	66	67	53	42	29
Glicina	28	—	—	—	48
Asparagina	138	1,661	2,200	2,672	1,083
Treonina	100	54	43	76	81
Alanina	131	55	68	72	24
Glutamina	3,021	1,142	858	754	91
Lisina	63	42	30	66	72
Arginina	356	159	55	110	81
Metionina	83	66	—	—	—
Prolina	—	25	225	—	—
Valina	244	197	68	141	254
Leucinas	93	167	25	24	196
Fenilalanina	138	203	—	—	—
Tirosina	128	179	Trazas	Trazas	Trazas
Ácido amino- butírico	300	244	225	86	240

Fuente: F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. IV A. Academic Press, Nueva York, 1965. Usado con permiso.

mucho menos favorables. El fisiólogo británico E.W. Yemm, observó que conforme se van degradando las proteínas en hojas de cebada sin nutrientes, la glutamina se acumula rápidamente. Conforme avanza la inanición y las hojas empiezan a amarillear comienza la acumulación de asparagina y excede a la glutamina. Con la disrupción metabólica y la eventual muerte de las hojas por inanición, se rompe primero la glutamina y luego la asparagina liberando NH_3 libre (Figura 8-11). Sin embargo, se ha demostrado que en algunas plantas como en las leguminosas, la asparagina puede cumplir por completo el papel de la glutamina estando asociada con la transferencia de nitrógeno en reacciones anabólicas tales como la formación de proteínas de semillas.

Hay muchas observaciones similares que indican que los papeles principales de la asparagina y glutamina en las plantas son el transporte de nitrógeno, desintoxicación del amoníaco y almacenaje del nitrógeno y movilización para las síntesis. La asparagina parece asociarse con mayor frecuencia con la desintegración de las proteínas o las reacciones catabólicas, en tanto que la glutamina se asocia con las reacciones anabólicas y el crecimiento. El ácido glutámico y la glutamina también pueden relacionarse con la transferencia de nitrógeno que ocurre durante la degradación y resíntesis proteica, ya sea en la producción de proteínas o en la reconstrucción del complemento celular de proteínas estructurales y enzimáticas durante el desarrollo.

PROTEÍNAS

Las proteínas son la base de la vida, pues todas las reacciones de los sistemas vivos están catalizadas por proteínas enzimáticas. Su síntesis y estructura se describen en el Capítulo 2, páginas 34-38. Están hechas de secuencias de aminoácidos ligados entre sí por enlaces peptídicos (estructura primaria). El polipéptido se enrosca frecuentemente formando una α -hélice estabilizada por enlaces de hidrógeno (estructura secundaria), la que a su vez puede estar muy doblada y retorcida en una estructura terciaria tridimensional estabilizada por una variedad de fuerzas o enlaces débiles o fuertes.

La pérdida de la estructura terciaria o desnaturalización ocurre cuando los solventes, el pH, el calor u otros factores rompen el sistema de enlaces y la proteína puede coagularse o precipitarse, proceso que a menudo es irreversible. La pérdida de las propiedades enzimáticas acompaña casi siempre la desnaturalización, implicando que el sitio activo de las enzimas requiere los repliegues terciarios de la estructura primaria y secundaria.

TIPOS DE PROTEÍNAS. La clasificación de las proteínas usada comúnmente se basa más en su solubilidad que en su estructura química, pues aún no se conocen lo suficiente para plantear una clasificación basada en su estructura, por lo que el actual sistema es de uso universal.

A. Proteínas simples. Consisten solamente en aminoácidos.

Albúminas. Solubles en agua y soluciones acuosas de sales diluidas. Una clase importante de proteínas, muchas de las cuales tienen propiedades enzimáticas.

Globulinas. Insolubles o ligeramente solubles en agua y solubles en soluciones acuosas de sales diluidas. Las globulinas pueden salinizarse en las soluciones

acuosas por adición de sulfato de amonio y a un medio de la concentración de saturación. Son proteínas importantes como reserva y como enzimas.

Prolaminas. Insolubles en agua, solubles en etanol 50 a 90% en agua. Son proteínas altas en prolina que a menudo se encuentran como reserva en las semillas, como la zeína (maíz), gliadina (trigo) y hordeína (cebada). Algunas enzimas (como papaína) son prolaminas.

Glutelinas. Insolubles en solventes neutros pero solubles en ácidos o bases. La reserva proteica más importante en las plantas.

Protaminas. Proteínas de bajo peso molecular extremadamente ricas en arginina. Las protaminas se asocian con las proteínas nucleares, pero son muy comunes en las plantas.

Histonas. Como las protaminas, se caracterizan por su alto contenido de aminoácidos básicos. Son solubles en agua. Las histonas se encuentran por lo general en el núcleo de la célula y se asocian de algún modo con las nucleoproteínas. Pueden tener un papel específico como inhibidores o reguladores de genes.

B. Proteínas conjugadas. Estos productos contienen, además de su cadena polipeptídica, una sustancia diferente (llamada **grupo prostético**) que se adhiere a la cadena por medio de sales o enlaces covalentes. Se agrupan según su núcleo prostético.

Mucoproteínas. Combinaciones de proteína y carbohidrato, a menudo un polisacárido de hexosa o de pentosa. Las mucoproteínas animales contienen hexosamina, pero las de las plantas, no. Pueden ser componentes de las membranas.

Lipoproteínas. Complejos de proteína y una variedad de lipoides. Son las proteínas estructurales más importantes de las membranas.

Nucleoproteínas. Proteínas, a menudo protaminas o histonas, combinadas por medio de sales con los ácidos nucleicos. Existen ciertas dudas sobre la naturaleza de la asociación, la cual podría ser un artefacto de técnica de extracción.

Cromoproteínas. Un grupo importante y diversificado de proteínas que tienen varios pigmentos como grupo prostético. Casi todas son enzimas importantes. Son ejemplos la hemoglobina, los complejos clorofila-proteína, las proteínas carotenoides y las flavoproteínas.

Metaloproteínas. Muchas enzimas comunes tienen un metal en el grupo prostético asociado más o menos estrechamente con la porción proteica. El molibdeno de la nitrato reductasa es un buen ejemplo.

FORMACIÓN Y DESINTEGRACIÓN DE LAS PROTEÍNAS. La fuente de los aminoácidos para la síntesis proteica varía de un tejido a otro de acuerdo a la situación fisiológica del tejido en el que tiene lugar dicha síntesis. En las plántulas en desarrollo algunos aminoácidos son transportados de los tejidos de almacenaje en el endospermo o los cotiledones a los ápices en crecimiento. En este caso se derivan de la desintegración de las proteínas o del nitrógeno y el carbono de los carbohidratos almacenados. Otros aminoácidos se forman en las hojas o en el sitio de la síntesis proteica, derivándose el carbono sobre todo de productos de la fotosíntesis. Los ápices en crecimiento sintetizan algunos de sus aminoácidos partiendo del azúcar transportado de otras partes de la planta y pueden ser incapaces de usar dichos aminoácidos suministrados de modo exógeno. Otros aminoácidos se forman exclusivamente en las hojas o en las raíces y son transportados a los ápices del tallo o de la raíz en crecimiento. Las hojas parecen ser capaces de sintetizar la mayor parte de sus aminoácidos; sin embargo, algunos pueden hacerse en la

raíz partiendo del carbono exportado por las hojas como azúcar. Esto puede deberse a que el nitrógeno absorbido, una vez que se reduce a NH_3 , se convierte rápidamente en aminoácido y ésta es la forma en que se transporta de regreso a las hojas. Dentro de las células de la hoja algunos aminoácidos se forman directamente a partir de productos de la fotosíntesis, probablemente en los cloroplastos. Otros pueden formarse en el citoplasma del carbono derivado de productos de la fotosíntesis que salieron del cloroplasto. Los aminoácidos resultantes son entonces devueltos al cloroplasto donde se produce casi toda la síntesis proteica en la hoja.

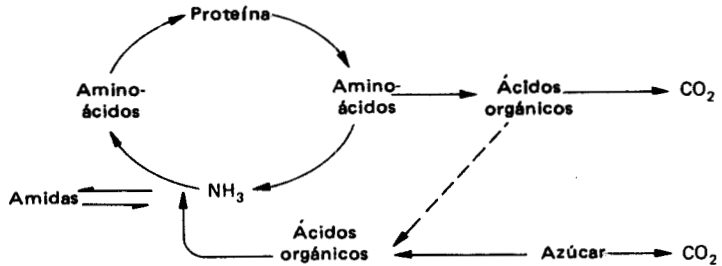
Gran parte de la síntesis proteica tiene lugar en los tejidos meristemáticos o en desarrollo. Los tejidos maduros pueden tener cierta producción de proteína, pero la velocidad de su síntesis declina notablemente durante la maduración. Aparentemente las hojas continúan sintetizando proteína, aunque con tasa reducida, hasta que llegan a la senescencia. En general las hojas desprendidas no muestran aumento en su contenido proteico; sin embargo, continúan mostrando producción de proteínas. Esto sugiere que de las raíces se deriva algún factor esencial para el incremento de aquéllas pero no para su síntesis; no se conoce la naturaleza de este factor o estímulo pero podría ser una citocinina o una sustancia relacionada. La aplicación de cinetina a las hojas desprendidas causa una movilización de los aminoácidos solubles, retarda la desintegración de las proteínas e induce ciertas síntesis.

La desintegración de las proteínas en las plantas está catalizada por enzimas proteolíticas de varias clases y no se conserva el enlace peptídico (o sea, no se hace ATP ni ningún otro compuesto con alta energía). Hay ciertos indicios de que los lisosomas, cuerpecillos que contienen enzimas proteolíticas y otras degradativas en las células animales también pueden estar presentes en los vegetales. En muchas células la vacuola principal tiene esta función. La degradación de las proteínas que ocurre durante su producción, tal vez no involucra los mismos procesos que la proteólisis casi general que ocurre en la senescencia o en la germinación de las semillas. Parece más probable que exista un mecanismo de desintegración más selectivo, quizá parcial.

PRODUCCIÓN CÍCLICA DE PROTEÍNAS. La idea de una producción cíclica de las proteínas probablemente se originó por I.P. Borodin en 1878, quien sugirió que las actividades protoplásmicas, como la respiración, requieren una continua desintegración y regeneración de proteína. Los primeros análisis no pudieron sostener ni refutar esta idea aunque fue tomada en consideración por muchos botánicos durante los 50 años siguientes. Los fisiólogos británicos F.G. Gregory y P.K. Sen, después de largos análisis de las interrelaciones de la respiración con el contenido de azúcar y con el metabolismo proteico en hojas de cebada, propusieron un modelo según el cual una buena parte de la respiración celular se sostiene por los aminoácidos derivados del ciclo de las proteínas como se presenta en la Figura 8-12. Este modelo se propuso antes de que se conociera que la respiración involucra un ciclo metabólico de ácidos orgánicos o que los esqueletos de carbono de los aminoácidos pueden derivarse de esta fuente, pero es claro que anticipó estas ideas.

Que la producción cíclica de proteínas pueda ocurrir de hecho, fue demostrado por H.B. Vickery y sus colaboradores en la Estación de Experimentación Agrícola de Connecticut, quienes encontraron que las hojas desprendidas pueden incorporar $^{15}\text{NH}_3$ a las proteínas en ausencia de síntesis neta de ellas. F.C. Steward y colegas, usando substratos marcados con ^{14}C mostraron que la producción cíclica de proteínas ocurre en cultivos de tejido de zanahoria y que su velocidad es

Figura 8-12. Metabolismo cíclico de las proteínas, propuesto por F.G. Gregory y P.K. Sen en 1937.



proporcional a la tasa de crecimiento y respiración. Más aún, fue posible, como lo preveía el modelo de Gregory y Sen, demostrar que los aminoácidos derivados de la desintegración de proteínas son oxidados hasta dióxido de carbono en su mayor parte, mientras que simultáneamente hay síntesis proteica a partir de aminoácidos recién formados con carbono del azúcar. La producción cíclica de proteínas también ocurre en las hojas, en estos órganos parece ser más bien un efecto directo de la diferenciación bioquímica durante el desarrollo. La producción cíclica es rápida en las hojas en desarrollo o en los cotiledones que pasan a órganos fotosintéticos pero decrece bastante en la madurez y cesa en la senectud. La relación con la respiración parece que se conecta más probablemente con el requerimiento de ATP para la síntesis de los enlaces peptídicos y esqueletos de carbono para la formación de aminoácidos.

PÉPTIDOS

Los péptidos pueden formarse como resultado de la síntesis parcial (o sea defectuosa) de las proteínas o por su degradación parcial. Unos pocos tejidos contienen cantidades altas de péptidos, pero no parecen tener una significación fisiológica importante. Sin embargo ciertos péptidos tienen un papel fisiológico importante como cofactores en las reacciones enzimáticas. Tienen por lo general sus propias vías de biosíntesis sin relación con el sistema ribosómico de síntesis proteica. El tripéptido glutatión, γ -glutamilcisteinilglicina, es un importante agente en la transferencia de hidrógeno asociado con varias enzimas redox. El glutatión se forma por la condensación del glutamato y la cisteína para formar γ -glutamilcisteína; el ATP se hidroliza a ADP y Pi en el proceso. Entonces se adiciona la glicina utilizándose una segunda molécula de ATP. Probablemente los aminoácidos se fosforilan antes de la formación de enlaces peptídicos. Otros compuestos importantes que contienen enlaces peptídicos son el ácido tetrahidrofólico (que tiene parte en las reacciones de transferencia de formil y metil) y el ácido pantoténico (una parte de la molécula de CoA). La auxina, ácido indolacético, puede inactivarse cuando se le da a la planta en exceso por conjugación con el ácido aspártico formando ácido indolacetilaspártico, un derivado peptídico inactivo.

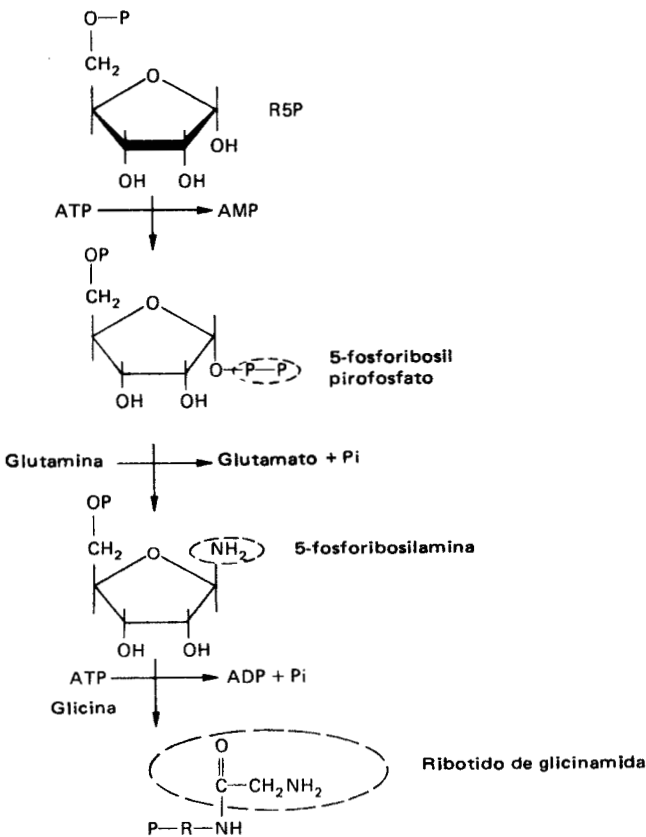
PURINAS Y PIRIMIDINAS

Las bases púricas y pirimídicas, componentes importantes de los ácidos nucleicos (Capítulo 2, páginas 40-44) se sintetizan a partir de componentes celulares simples, por complejas secuencias de reacciones. Las purinas y pirimidinas libres no

se sintetizan en esa forma. Las purinas se construyen sobre una molécula de ribosa-5-fosfato (R-5-P), formándose directamente nucleótidos de purina. La estructura pirimídica básica, el ácido orótico, se sintetiza directamente, luego se liga a la R-5-P y los otros nucleótidos pirimídicos se forman a partir de este ribósido. La síntesis de desoxirribósidos se lleva a cabo por la reducción del ribósido correspondiente. La R-5-P, los aminoácidos glutamina, glicina y aspártico, el carbamilmfosfato, el ATP, el CO₂ y los derivados del ácido tetrahidrofólico (THFA) son, todos ellos, donadores de carbono, nitrógeno y fósforo en síntesis químicas de gran elegancia y economía. Las reacciones que llevan a las purinas se esquematizan en la Figura 8-13 y las que conducen a las pirimidinas en la Figura 8-14.

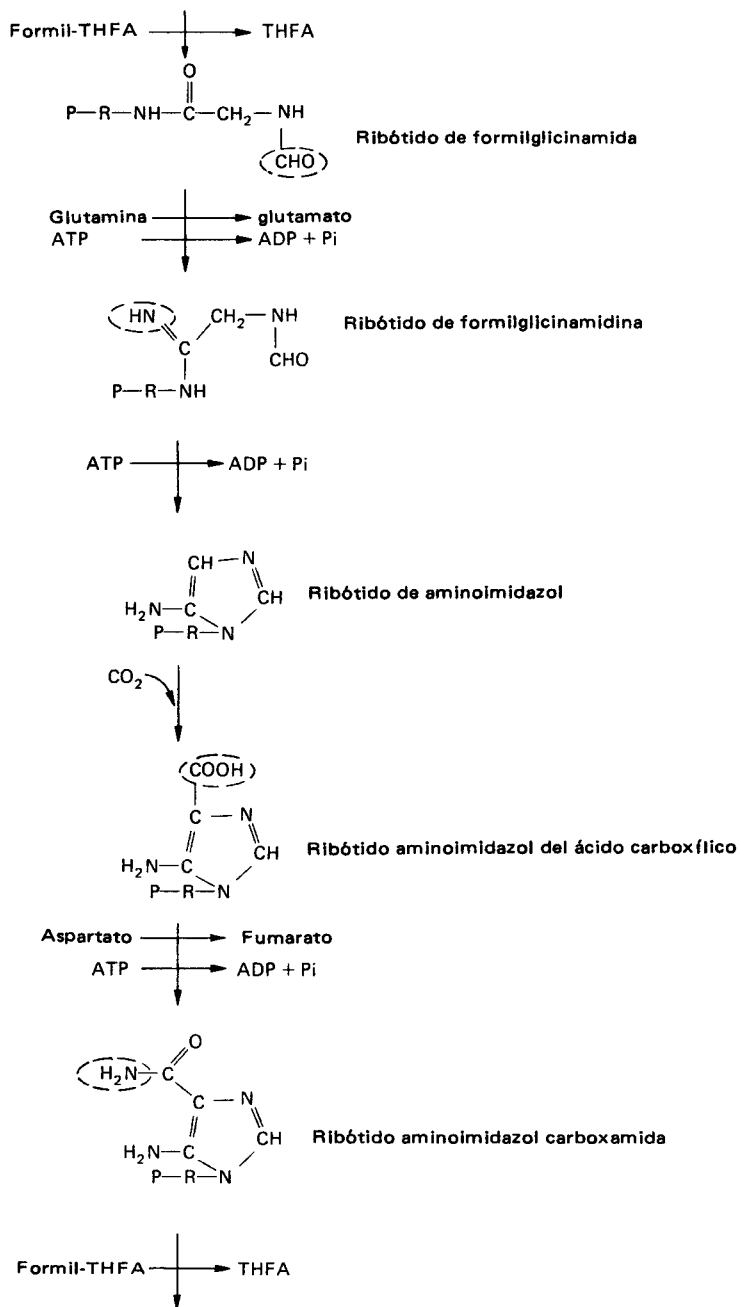
La R-5-P requerida se deriva probablemente del metabolismo de la vía accesoria de las pentosas o posiblemente de los intermediarios del ciclo de Calvin formados durante la fotosíntesis. Los aminoácidos vienen del conjunto de moléculas

Figura 8-13. Síntesis de las purinas, empezando por la ribosa-5-fosfato (R-5-P). Los productos finales de la síntesis están escritos en mayúsculas. Los nuevos átomos adicionados por cada reacción están encerrados con línea punteada.



Continúa

Figura 8-13. (continuación)



Continúa

Figura 8-13. (continuación)

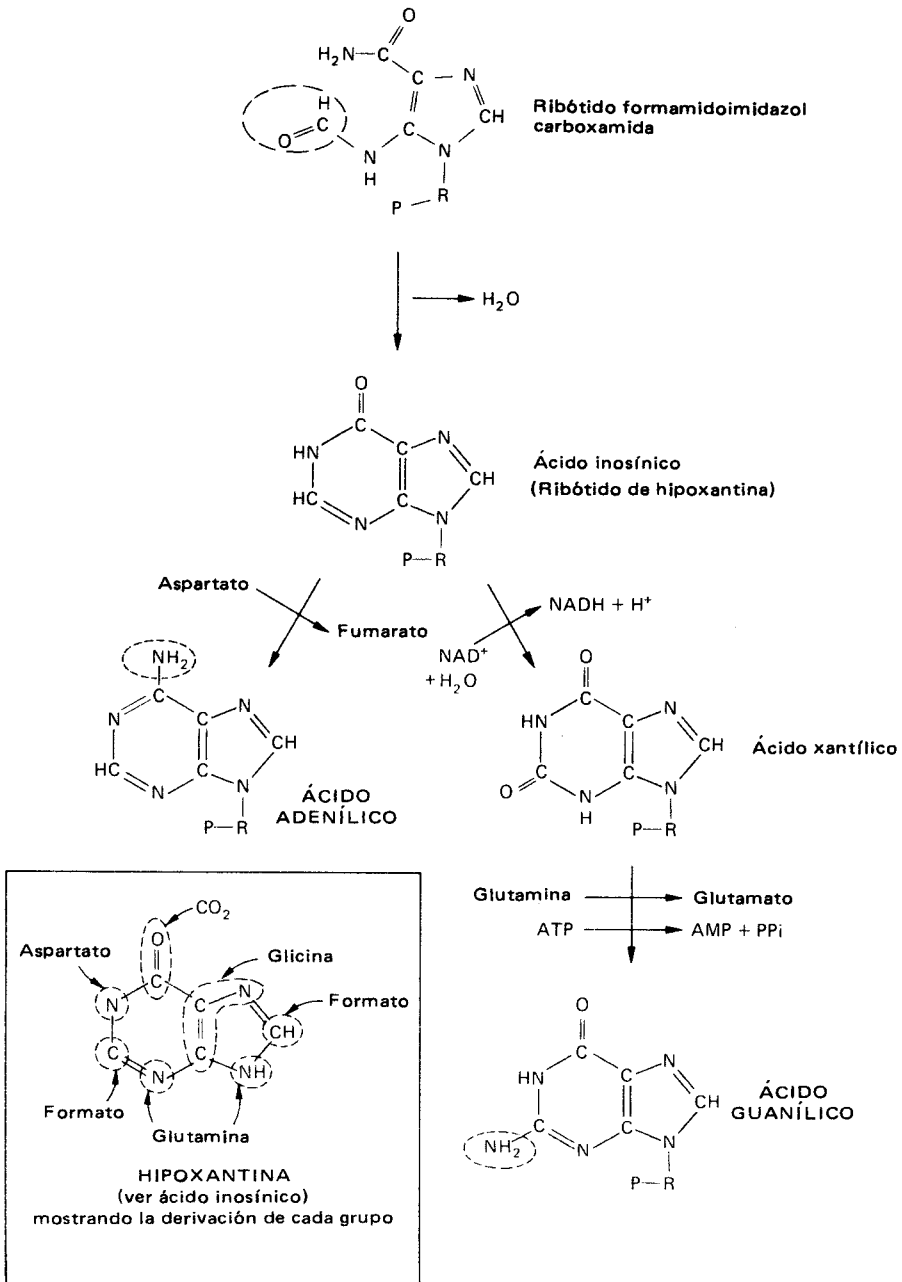
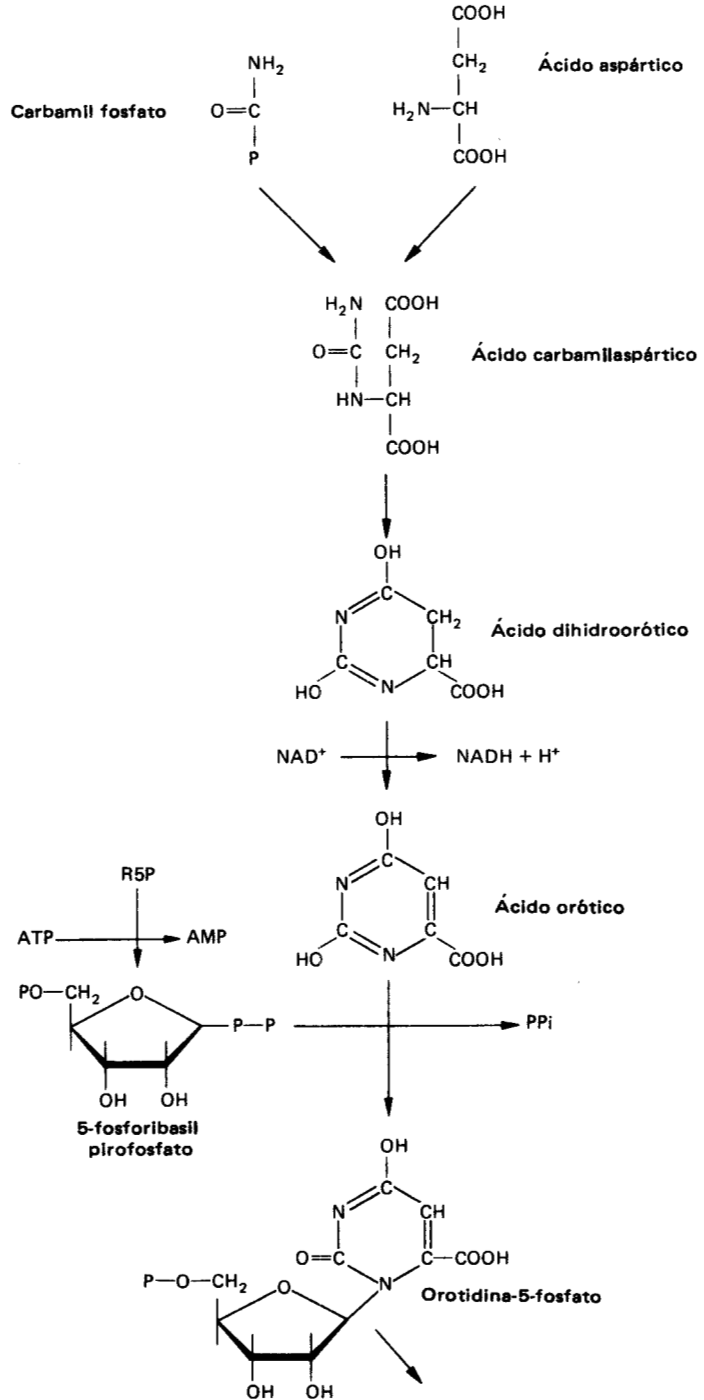
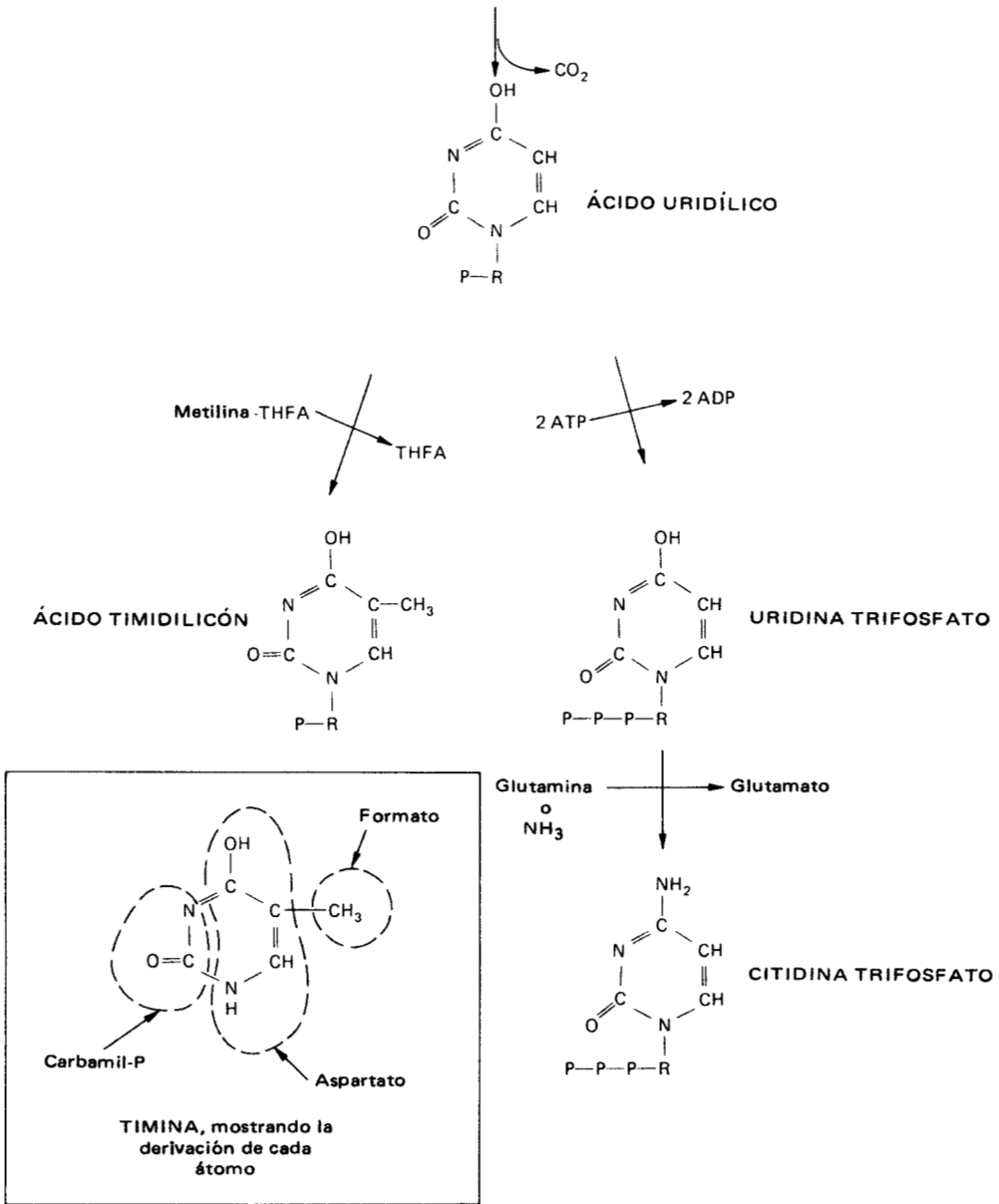


Figura 8-14. Síntesis de la pirimidina. Los productos finales de esta síntesis están escritos en mayúsculas.

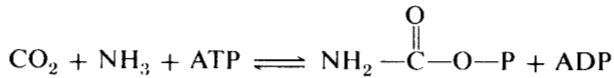


Continúa

Figura 8-14. (continuación)



derivadas del metabolismo respiratorio. El carbamifosfato se sintetiza probablemente en la reacción



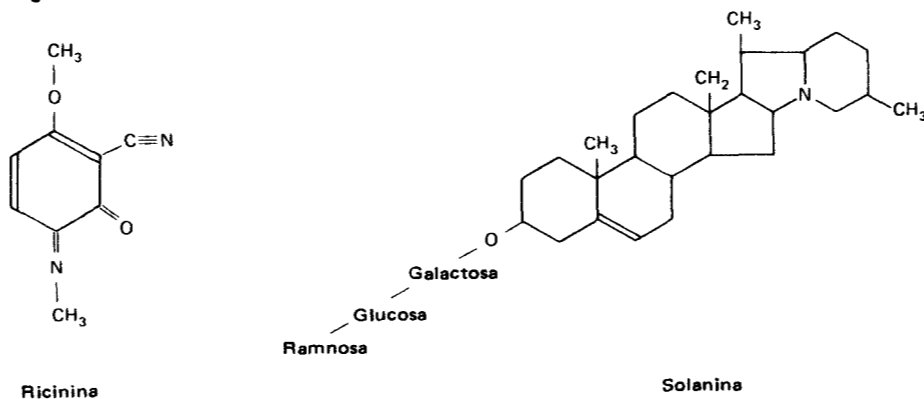
La desintegración de las purinas produce la formación de alantoína y ácido alantoico que finalmente son convertidos en urea y ácido glioxílico (Figura 8-15). Las pirimidinas se descomponen abriéndose el anillo para dar un β -ureido que se descompone probablemente en NH_3 y CO_2 , pero no se ha investigado el mecanismo de la relación en las plantas (Figura 8-16). Los ribósidos y particularmente los desoxirribósidos, que provienen del catabolismo del RNA y DNA son metabolizados rápidamente; si no fuese así su presencia en las células podría ser perjudicial para el metabolismo normal.

ALCALOIDES

Los alcaloides representan un grupo extremadamente heterogéneo de compuestos con uno o más átomos de nitrógeno generalmente en un anillo heterocíclico. Por su complejidad van desde simples aminas como la ricinina (Figura 8-17) hasta glicósidos esteroideos complejos como la solanina (mostrada también en la Figura 8-17). Se conocen más de 1,000 alcaloides en 1,200 especies vegetales. Probablemente la mayoría de las plantas contienen pequeñas cantidades de algún producto alcaloideo. Las que se sabe que contienen grandes o aun impresionantes cantidades de uno o más alcaloides, se encuentran distribuidas de modo errático en casi todos los grupos, excepto en las algas. Algunos alcaloides son generalizados en tanto que otros se conocen solamente en un género o en una especie. Unos pocos de los mejor conocidos, junto con las plantas de las que se derivan con mayor frecuencia se presentan en la Figura 8-18.

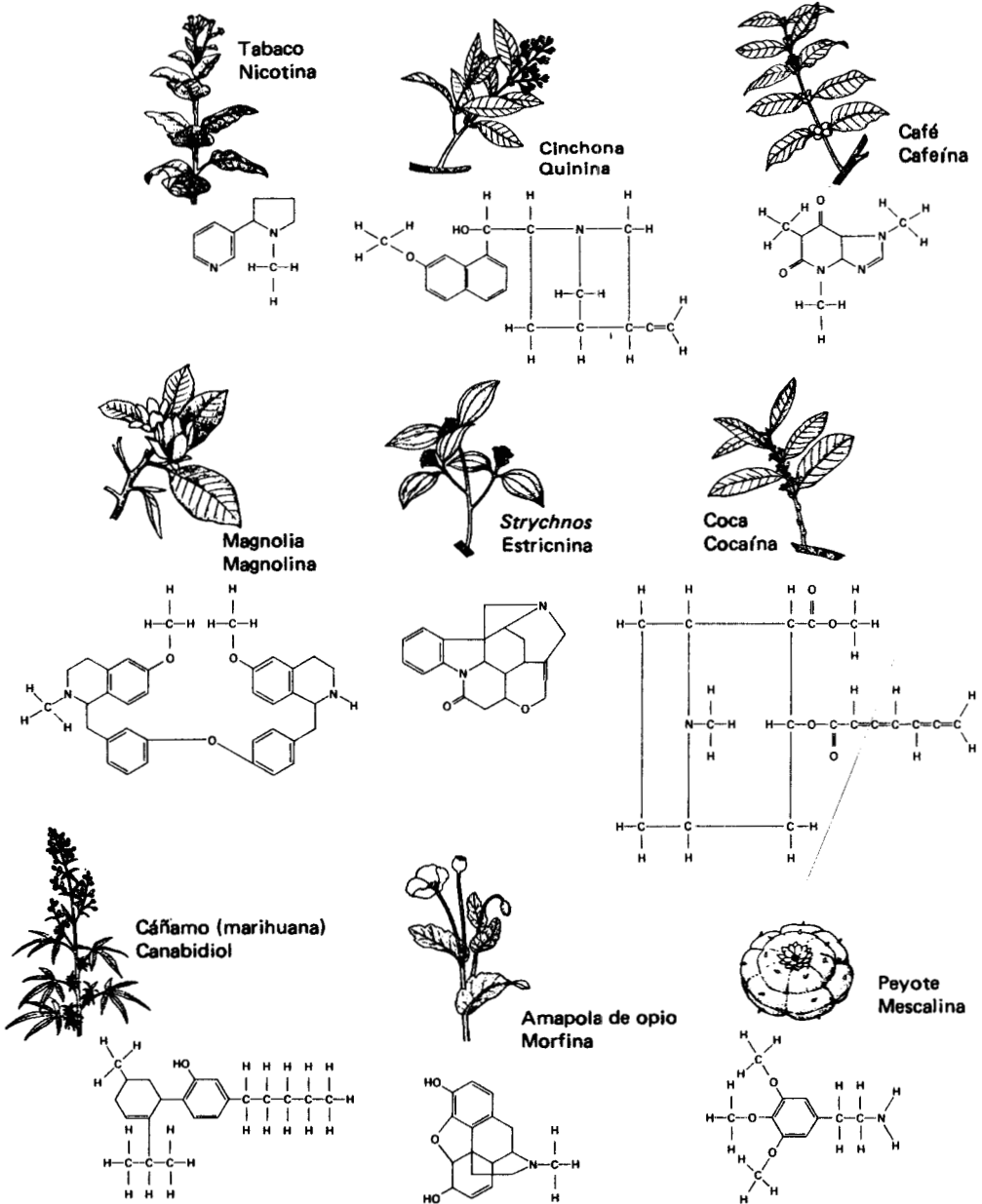
Los alcaloides son ampliamente conocidos por sus serios efectos en los animales; se conocen los efectos de la mayoría de los que se presentan en la Figura 8-10. Sin embargo hasta ahora no hay una visión general de su función en las plantas. Se ha sugerido que sirven como un mecanismo de protección, pero ciertas plantas alcaloideas, como el tabaco, son por lo menos tan susceptibles —y posiblemente aún más— a las plagas que muchas no-alcaloideas. Las plantas saprófitas y parásitas al parecer se desarrollan bien en las plantas alcaloideas. No es probable que los alcaloides formen compuestos nitrogenados de almacenaje efectivos, dado su contenido de nitrógeno, generalmente bajo, y la pequeña cantidad que se almacena. Normalmente las plantas alcaloideas son capaces de formar asparagina, glutamina o arginina, que son muy eficientes como desintoxicantes del amoníaco

Figura 8-17. Estructura de dos alcaloides.



o compuestos de almacenaje. Los alcaloides se encuentran frecuentemente en las partes jóvenes en activo crecimiento pero pueden localizarse en otros tejidos como en la corteza, en la raíz o en la hoja. Parece que a menudo se sintetizan en la raíz y se transportan a otra parte de la planta. En algunas plantas se ha encontrado que ocurre un activo metabolismo de los alcaloides. Tal vez puedan jugar algún papel en el metabolismo o en el control del desarrollo, pero no se encontró una relación obvia, y su papel en la biología de la planta no se conoce en el presente.

Figura 8-18. Plantas alcaloides. (De P.R. Ehrlich y P.H. Raven: *Mariposas y plantas*. Sci. Am. 216(6):106. 1967. Usado con permiso.)



LECTURAS ADICIONALES

- Artículos en el *Annual Review of Plant Physiology* bajo el encabezado "Nitrogen Metabolism".
Bidwell, R.G.S. y D.J. Durzan: Some recent aspects of nitrogen metabolism. En P.J. Davis (ed.)
Historical and Current Aspects of Plant Physiology. pp. 152-225. Cornell University Press.
Ithaca, N.Y. 1975.
- Boulter, D., R.J. Ellis y A. Harwood: Biochemistry of protein synthesis in plants. *Biol. Rev.*
47: 113-175. (1972).
- Burns, R.C. y R.W.F. Hardy: *Nitrogen Fixation in Bacteria and Higher Plants*. Springer-Verlag.
Nueva York. 1975.
- Chibnall, A.C.: *Protein Metabolism in the Plant*. Yale University Press. New Haven, Conn. 1939
(reimpreso 1964).
- Hewitt, E.J. y C.V. Cutting (eds.): *Recent Aspects of Nitrogen Metabolism in Plant*. Academic
Press, Nueva York. 1968.
- McKee, H.S.: *Nitrogen Metabolism in Plants*. Clarendon Press, Oxford. 1962.
- Nutman, P.S. (ed.): *Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants*. Cambridge University Press, Lon-
dres, 1976.
- Steward, F.C. y D.J. Durzan.: Metabolism of Nitrogenous compounds. En F.C. Steward (ed.):
Plant Physiology; a Treatise. Vol. IV-A. Academic Press, Nueva York. 1966.
- Stewart, W.P.D.: *Nitrogen Fixation in Plants*. The Athlone Press, Londres, 1966.
- Webster, G.C.: *Nitrogen Metabolism in Plants*. Row, Peterson, Co. White Plains, N.Y. 1959.

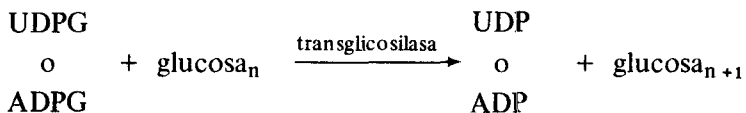
Capítulo 9

POLÍMEROS Y GRANDES MOLÉCULAS

En este capítulo se tratará brevemente el metabolismo y la formación de algunos de los polímeros más importantes de las plantas y de algunas sustancias complejas importantes que no se han mencionado previamente. En los textos de bioquímica puede encontrarse más información sobre la síntesis de otros compuestos orgánicos no analizados aquí. Aunque muchos de estos compuestos se encuentran en las plantas, su metabolismo se conoce solamente por estudios en bacterias o en sistemas animales y se presentará esquemáticamente. El propósito primario de este capítulo es presentar en forma breve algunas de las transformaciones más importantes como referencia.

POLISACÁRIDOS

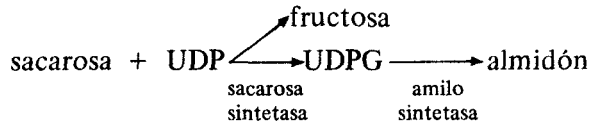
ALMIDÓN. Generalmente el almidón es degradado por la amilasa o por la fosforilasa (Capítulo 6) pero su síntesis se lleva a cabo por la transglucosilasa del uridín-difosfato de glucosa (UDPG) o el adeníndifosfato de glucosa (ADPG). Esta reacción



descubierta por el grupo de Leloir en Argentina, hace sólo enlaces α -(1:4). El ADPG parece ser uno de los donadores más efectivos de la mayor parte del material investigado. Esta reacción es estimulada alostéricamente por el producto primario de la fotosíntesis, el ácido fosfoglicérico (PGA), dando un efectivo control por retroacción que asegura la rápida formación de almidón a la luz. La síntesis de UDPG o ADPG se efectúa por la reacción



La G-1-P puede derivarse de la F-6-P producida en la fotosíntesis o de la sacarosa, el medio más usual de transporte del carbohidrato. También la sacarosa puede transferir residuos glicosil al almidón más directamente, por medio de la sacarosa sintetasa (Capítulo 7) en la forma siguiente



Un rasgo importante de esta enzima sintetizadora de almidón (a veces llamada amilosintetasa) es que requiere un aceptor primario de por lo menos dos glucosas (residuales), es decir, maltosa o un oligosacárido de maltosa. Lo mismo se cree que pasa con la fosforilasa, aunque se sabe de síntesis de amilosa *de novo* sin aceptor primario por la fosforilasa del músculo. Esto sugiere que la fosforilasa podría participar en la iniciación de la síntesis de almidón. Otra enzima que transfiere grupos es la enzima-D de la papa, que puede transferir grupos de dos o más unidades de glucosa de una cadena con ligaduras α -(1:4) a otra. Esta enzima puede efectuar la síntesis de cadenas largas si los residuos que quedan después de la transferencia son removidos. Todas estas enzimas añaden residuos de glucosa nuevos al extremo no reductor de la molécula aceptora.

Las ligaduras α -(1:6) que forman las ramificaciones en la amilopectina son sintetizadas por la enzima Q o "factor de ramificación" descubierta por C. Cori. Esta enzima puede transferir grupos de residuos de glucosa con enlaces α -(1:4) a la posición 6 de un residuo de glucosa en otra cadena similar, formando una ramificación por el enlace α -(1:6) recién formado. La longitud de la rama inicial es de cuatro unidades de glucosa, por lo menos. La molécula ramificada resultante puede continuar creciendo por ambos extremos no reductores gracias a la actividad de la fosforilasa o la amilosintetasa.

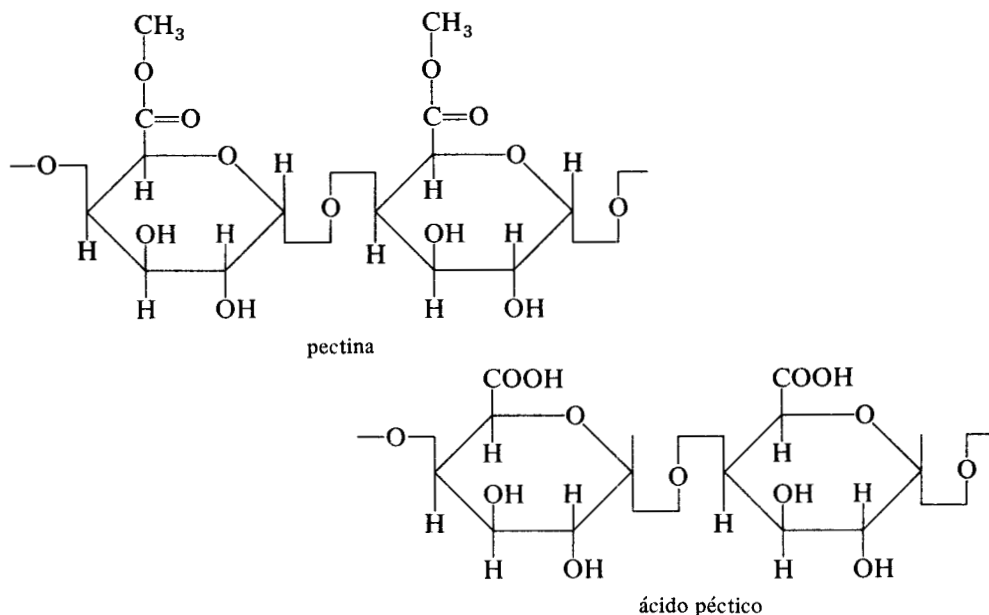
El mecanismo de la síntesis del almidón *in vivo* no se conoce todavía. Las mezclas de enzima Q y fosforilasa no producen una mezcla natural de amilosa y amilopectina sino tan sólo amilopectina, cuyo grado de ramificación es proporcional a la cantidad de enzima Q presente. La relación entre enzima Q y transglucosilasa UDPG o ADPG no está clara.

INULINA. La síntesis de esta polifruetosana β -(2:1) y la similar levana con enlace β -(2:6) no se conoce bien. Aparentemente las unidades de fructosa se transfieren a la posición 1 o a la 6 en la sacarosa que está siempre presente como terminal no reductora. Recientemente se aisló UDP-fructosa de los tubérculos de *Dahlia*, la que puede ser un intermediario. La inulina es una forma de almacenaje importante en las raíces y tallos de plantas tales como *Dahlia* y *Helianthus tuberosum*. Es interesante que estas plantas tiendan a dar almidón, no inulina, en sus hojas. Diversas plantas, especialmente monocotiledóneas, forman fructosanas en su tallo y hojas, por lo general de tipo levana. Sin embargo, en las espigas de los cereales se encuentran fructosanas del tipo de la inulina.

CELULOSA. La reciente investigación de W. Hassid, en California, demuestra que la celulosa se fabrica de modo análogo al almidón, pero el donador de unidades de glucosa es la guanosindifosfato de glucosa (GDPG) que forma enlaces β -(1:4). Las

preparaciones de *Lupinus albus* (trébol blanco) libres de células hacen celulosa a partir del UDPH-GDPG.

OTROS POLISACÁRIDOS. Otros polisacáridos, la mayoría estructurales (es decir, componentes de la pared celular) se forman por la enzima transglicosil a partir del derivado UDP o ADP apropiado. Éstos incluyen pectinas, ácido péctico, hemicelulosa y una variedad de xilenos, arabanos y diversos polisacáridos. Las sustancias pécticas incluyen ácido péctico, un ácido α -(1:4) poli-D-galacturónico que forma la lamela media de la pared celular, y pectinas que son similares esencialmente pero tienen los grupos carboxilo enmascarados por la formación de ésteres metílicos.



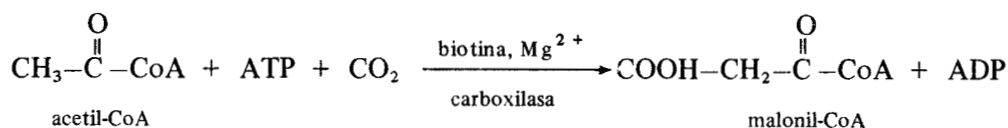
Frecuentemente pueden incluirse otros azúcares en la estructura de las sustancias pécticas. Las hemicelulosas representan un grupo de polisacáridos mal definidos, generalmente compuestos por varios azúcares diferentes y ácidos urónicos. Los detalles de su síntesis no se conocen. Probablemente se hacen por reacciones transglicosil, como las sustancias pécticas y los polisacáridos de las algas relacionados (Capítulo 2).

LÍPIDOS

Los lípidos de las plantas se dividen en tres grupos principales: las grasas y aceites presentes en su mayoría como reserva alimenticia; los fosfolípidos y glicolípidos, principalmente como componentes estructurales de las membranas, y las ceras que forman la capa exterior protectora o cutícula de la mayoría de las plantas.

La síntesis de los ácidos grasos es un proceso bastante complejo que primero se investigó en sistemas animales y microbianos. Dado que la mayoría de los ácidos grasos naturales consisten de números pares de átomos de carbono y su β -oxidación da por resultado la producción de acetil-CoA, se pensó primero que se formaban a la inversa del proceso de oxidación de acetil-CoA (ver página 132),

Figura 6-9); luego se descubrió que el CO_2 es no sólo un estimulante de la síntesis de ácidos grasos sino también un reactante necesario aunque no se convierta él mismo en grasa. Este hecho se explica por el descubrimiento de que la malonil-CoA, y no la acetil-CoA, es la principal donadora de carbono para la síntesis de ácido graso. La malonil-CoA se hace a partir de la acetil-CoA y CO_2 por medio de la carboxilasa.

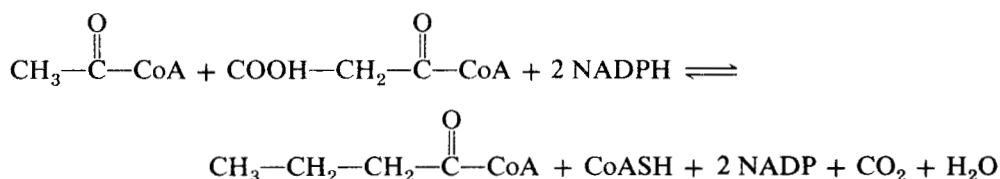


Esta reacción se inhibe con ácido palmítico, un ácido graso común, lo que provee un efectivo mecanismo de control por retroacción. La acetil-CoA requerida probablemente se deriva de la oxidación del piruvato. Pero esto ocurre en la mitocondria y la acetil-CoA no pasa la membrana mitocondrial.

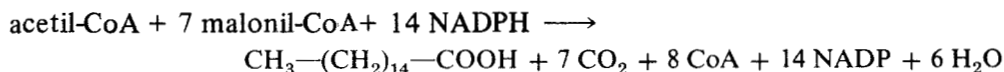
Es probable que la fracción acetato sea transferida a través de algún transportador a la CoA citoplásmica como ocurre en la mitocondria animal. De otro modo, la acetil-CoA podría sintetizarse a partir del citrato, que puede difundir fuera de la mitocondria, por un mecanismo similar a la reacción animal.



La malonil-CoA dona un grupo acetil en una reacción de reducción liberando CO_2 y CoA reducida; el aceptor es la acetil-CoA, o la CoA derivada o un ácido graso de carbonos pares en la forma siguiente

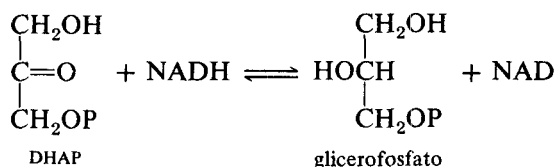


La CoASH se reduce a CoA. De hecho la reacción no es tan sencilla como aquí se presenta. La CoA derivada de los ácidos grasos que toma parte es transferida primero a una proteína especial denominada el **transportador acil-proteína** (ACP). Después de la condensación se forma de nuevo una CoA derivada del ácido de larga cadena resultante. La síntesis de ácido palmítico, un ácido graso saturado (sin dobles ligaduras), podría sumarse así



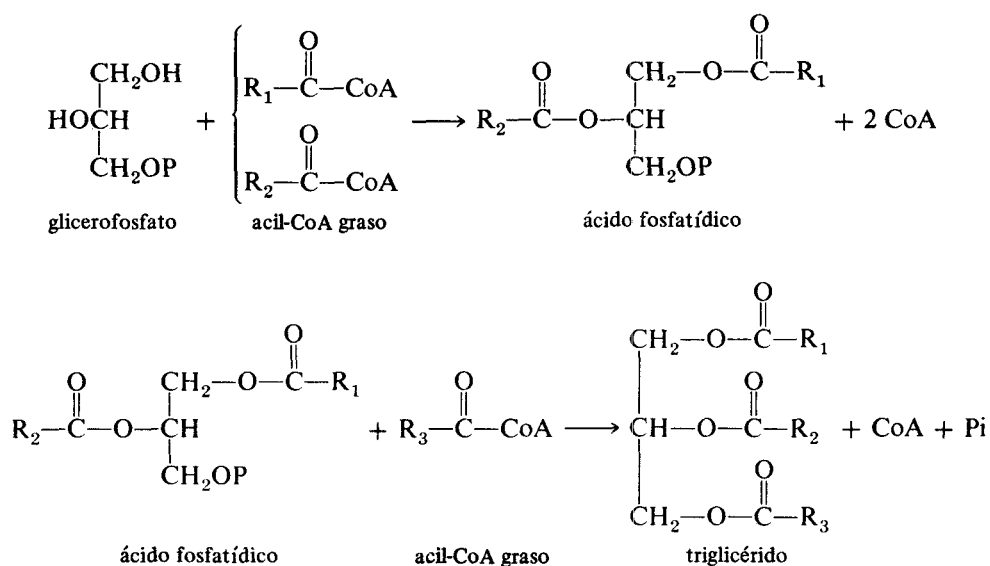
El intermediario en la síntesis de grasa subsecuente es probablemente la acil-CoA-grasa y no el ácido graso libre. La síntesis de ácidos grasos insaturados se lleva a cabo por reacciones de reducción quizás tomando parte la ferredoxina y el NADPH. Este proceso puede ocurrir en el cloroplasto y se activa con la luz.

El esqueleto de glicerol de los triglicéridos (Capítulo 2, página 24) probablemente se deriva del intermediario glicolítico dihidroxiacetona fosfato (DHAP) por reducción.



De otro modo, el glicerol puede formarse a partir de un intermediario no fosforilado y fosforilarse por la glicerokinasa siendo el ATP el donador.

El paso final en la síntesis de grasa es la combinación de tres ácidos grasos por enlaces estéricos con el glicerol fosfato en las reacciones siguientes:

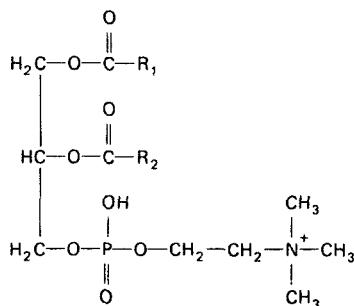


Los ácidos fosfatídicos intermediarios se usan en la formación de grasas sustituidas. Éstas incluyen a las **lecitinas**, **cefalinas** y derivados fosfatidil del glicerol e inositol, cuyas estructuras se muestran en la Figura 9-1. El primer paso en la síntesis de las grasas sustituidas es la fosforilación de la **colina** (para las lecitinas) o la **etanolamina** (para la cefalina). La colina o la etanolamina son luego transferidas al trifosfato de citidina formando un derivado de éste que transfiere la colina y etanolamina al ácido fosfatídico liberando monofosfato de citidina. Luego el nucleótido es refosforilado a expensas del ATP.

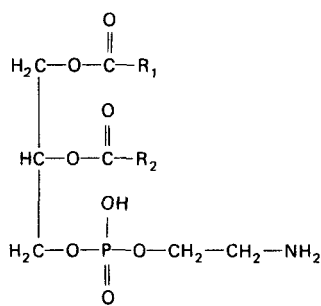
Otras grasas sustituidas incluyen a los **glicolípidos** y **sulfolípidos** (ver Figura 9-1). Estos compuestos se encuentran en los cloroplastos y en diversas regiones de la célula metabólicamente activas y pueden ser cofactores importantes en algunas reacciones metabólicas o de síntesis.

Las **ceras vegetales** son compuestos con largas cadenas de carbono, a menudo sólo hidrocarburos, a veces con grupos alcohol, aldehído o cetona. Gran parte de estas ceras se depositan en la superficie externa de la parte aérea de las plantas, protegiéndolas de la pérdida de agua, de la infección y de daños mecánicos a las células de la epidermis. La mayoría de las ceras vegetales que no tienen

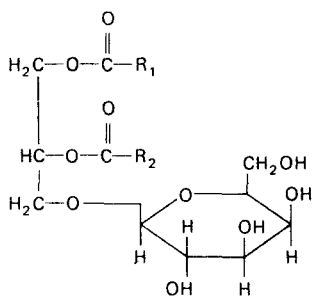
Figura 9-1. Algunos lípidos sustituidos.



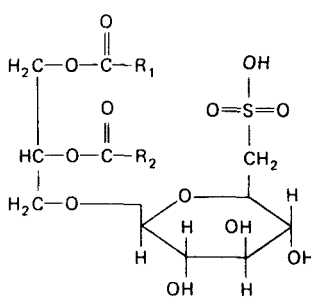
Una lecitina



Una cefalina



Un galactolípido



Un sulfolípido

oxígeno o que lo tienen en el grupo alcohol o cetona adherido a la cadena en algún sitio, poseen un número impar de átomos de carbono. Las que llevan un grupo activo con oxígeno (por ejemplo alcohol o ácido carboxílico) al final de la cadena poseen un número par de carbonos.

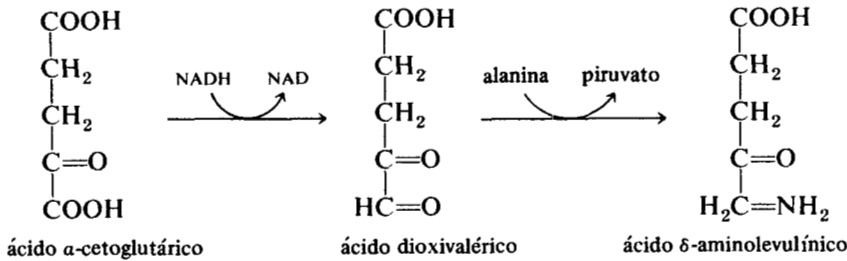
CLOROFILA

Ya se vio (Figura 7-4, página 165) la estructura de la clorofila. Las transformaciones en su biosíntesis fueron estudiadas en animales y bacterias y se presentan en la Figura 9-2. Los materiales iniciales son el ácido succínico, como succinil-CoA, y la glicina. Éstos se combinan para formar ácido- δ -amino-levulínico; dos moléculas de esta sustancia se condensan y forman **porfobilinógeno**, que contiene ya un anillo pirrol. Cuatro moléculas de porfobilinógeno se condensan luego para formar el **porfirinógeno** que tiene la estructura tetrapirrólica básica del núcleo porfirínico. El porfirinógeno sufre modificaciones para dar **protoporfirina IX**, que posee esencialmente la estructura de la clorofila pero le falta el átomo de Mg. Se introduce el Mg, se forma el anillo V de ciclopentanona y resulta la **protoclorofilida** que se conjuga con una proteína especial en el plasto, y se reduce por acción de la luz que absorbe dando **clorofilida a**.* Luego el grupo fitil se esterifica sobre el ácido propiónico en el anillo IV, dando clorofila a. Al parecer la clorofila

*El término *clorofilida* generalmente se aplica a una clorofila, a la que le falta el grupo fitil. Cuando le falta el átomo de Mg a veces se llama una clorofilina.

b se forma a partir de la clorofila a por oxidación del grupo metil en el anillo II formando aldehído.

Recientemente se propuso que el ácido δ -amino levulínico se elabora en las hojas de maíz y otras por una reacción mucho más simple que involucra la reducción de α -cetoglutarato y la transaminación del producto.

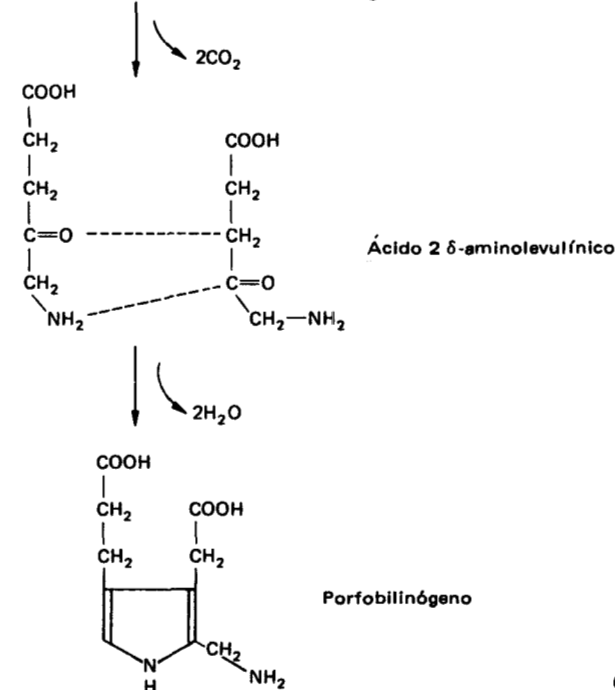


Esta síntesis se demostró en *Chlorella* y en una bacteria fotosintética, así como en maíz, frijol, cebada y pepino. Probablemente se produce en todas las plantas y puede tener una importancia mayor a la vía mencionada anteriormente.

El hierro es esencial para la síntesis del ácido δ -amino levulínico; la carencia del hierro determina una clorosis característica en los tejidos verdes. La síntesis de la clorofila a partir de protoclorofila o protoclorofilida requiere de luz en la mayoría de las especies. Las longitudes de onda más efectiva para esta transformación son 450 y 650 nm, que corresponden a la máxima absorción de la protoclorofila. Todos los pasos de la síntesis de la clorofila, a partir del ácido δ -aminolevulínico ocurren en el cloroplasto, el lugar de la síntesis de este ácido no se conoce.

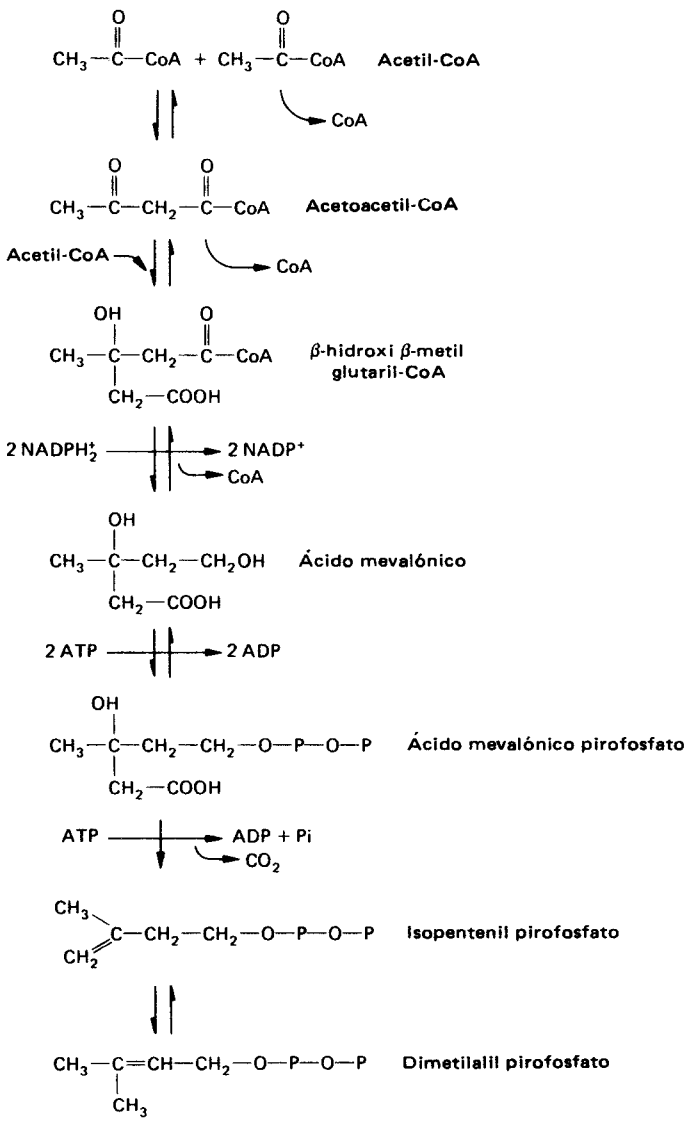
2 succinil-CoA + 2 glicina

Figura 9-2. Síntesis de la clorofila.



Continúa

Figura 9-3. Síntesis de los precursores terpénicos isopentenil pirofosfato y dimetilalil pirofosfato.



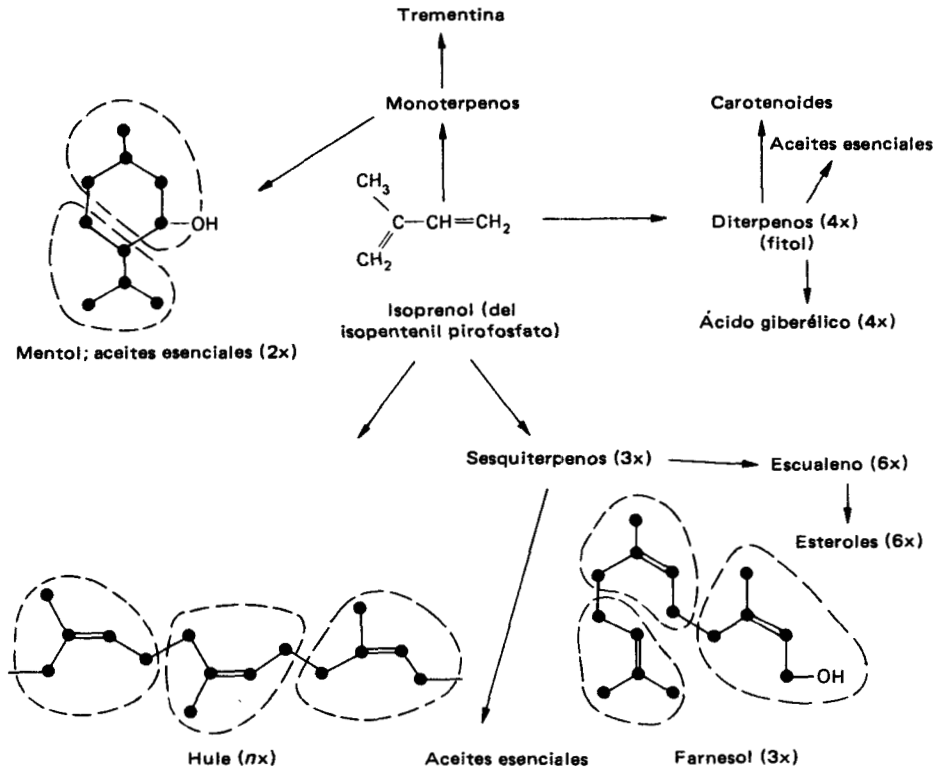
miento y del letargo se lleva a cabo por un “intercambiador” metabólico entre la síntesis de ácido giberélico y de ácido abscísico (ver Capítulos 22 y 23).

De los sesquiterpenos (unidades de tres isoprenos) derivan diversas hormonas animales, incluyendo la hormona juvenil de los insectos y de atracción sexual para el macho. Dado que los insectos parecen ser incapaces de elaborar sesquiterpenos probablemente obtienen los esqueletos de carbono para estos compuestos al alimentarse de las plantas. Similarmente, la vitamina A que muchos animales son incapaces de sintetizar se deriva del caroteno sintetizado por las plantas. Los esteroides, que a menudo tienen una seria influencia fisiológica sobre los animales, también derivan de los sesquiterpenos. Muchos de los compuestos que dan el

aroma y sabor característico de las plantas son aceites esenciales (esencia en sentido de perfume).

El hule y las gomas se cuentan entre los productos comerciales más valiosos de las plantas. El chicle es una interesante mezcla de isoprenoides formada por una variedad de isómeros del hule y triterpenoles, generalmente saborizados con monoterpenoles como el aceite esencial de menta.

Figura 9-4. Relaciones de los compuestos isoprenoides. (Las unidades isopreno están encerradas en un círculo; nx = número de unidades de isopreno.)



COMPUESTOS FENÓLICOS Y AROMÁTICOS

Todas las plantas contienen un número de compuestos de complejidad variable cuya unidad es el anillo bencénico. El anillo, o anillos, puede estar más o menos reducido y con muchos grupos de sustitución posibles. Muchas hormonas naturales y sintéticas son fenoles sustituidos o sus derivados. Ciertos aminoácidos, el grupo prostético de ciertas enzimas y la sustancia estructural lignina son compuestos fenólicos. La mayoría de los compuestos fenólicos se deriva de los intermediarios del metabolismo respiratorio a través del ácido shikímico, que se describe a continuación.

AMINOÁCIDOS AROMÁTICOS; ÁCIDO INDOLACÉTICO. La fenilalanina, la tirosina y el triptófano se forman por transformaciones del ácido shikímico ilustradas en la

Figura 9-5. Los compuestos de que se parte son el fosfoenol piruvato, derivado de la glicólisis, y la eritrosa-4-fosfato que puede derivarse del metabolismo fotosintético o también de la vía accesoria de las pentosas en la respiración. El primer intermediario estable de importancia que tiene un anillo bencénico es el ácido shikímico que da su nombre a esta vía de transformaciones. Una molécula adicional de ácido pirúvico se adhiere al C₃ para formar ácido corísmico. La cadena lateral piruvil se transfiere por un cambio interno al C-1 formando ácido prefénico. Este es un importante punto de ramificación que a través del ácido *p*-hidroxifenilpirúvico lleva a la tirosina.

El ácido corísmico provee el punto de ramificación para la síntesis del indol, que lleva al triptófano y al núcleo indol para el ácido indolacético, importante sustancia en el crecimiento vegetal (ver Figura 9-5). La cadena lateral se desprende y se adiciona nitrógeno para hacer ácido antranílico. Se forma un derivado fosforibosil pirofosfato (PRPP) (ver la síntesis de purina, página 236) que se convierte en el derivado glicerilfosfato del indol, el cual pasa a triptófano por reacción con la serina. El triptófano puede convertirse en ácido indolacético por dos caminos como se ve en la Figura 9-6. Una interesante salida lateral lleva a la serotonina, un factor importante en la transmisión de los impulsos nerviosos en el animal.

FENOLES SIMPLES Y LIGNINA. De los intermediarios en las transformaciones que llevan el ácido shikímico, de la fenilalanina o tirosina, se derivan diversos fenoles simples. Se incluyen los ácidos cinámico, cumárico, cafeico, ferúlico, protocateico, clorogénico y quínico, como se ve en la Figura 9-7. Están ampliamente distribuidos en las plantas pero sus funciones no son bien conocidas. Algunos tienen propiedades antibacterianas o antifúngicas y podrían tener un papel en la resistencia a las enfermedades en ciertas plantas. Además, en las plantas se encuentran muchos productos relacionados con ellos, llamados cumarinas, que llevan en su estructura un doble anillo (Figura 9-7). Estos compuestos o sus derivados a menudo son extremadamente tóxicos a los animales, por ejemplo el dicumarol originado de la cumarina en el trébol durante el almacenaje. Las cumarinas pueden formarse en las plantas en respuesta a la invasión de parásitos haciéndolas resistentes a la invasión.

Una enzima interesante en el metabolismo de los compuestos fenólicos es la **fenilalanina amoniliasa (PAL)** que cataliza la desaminación de la fenilalanina para dar ácido cinámico (Figura 9-7), un importante precursor de los compuestos flavonoides (mostrados en la Figura 9-10). Esta importante enzima cataliza la reacción de ramificación de la molécula, en la vía que lleva al ácido shikímico (Figura 9-5), abriéndola a un amplio rango de productos secundarios como ligninas, fenoles y cumarinas, así como flavonas y antocianinas. El interés radica en que la actividad de esta enzima es afectada por una gran variedad de factores externos e internos. Varía según el estado de desarrollo de la planta. Es estimulada por las lesiones, la infección y por el compuesto fitoregulator etileno (ver página 425). Estos factores están probablemente correlacionados: las lesiones y la infección a menudo estimulan la formación de etileno en los tejidos. Los compuestos fenólicos que se forman como resultado de la estimulación de PAL incluyen compuestos bactericidas potentes y los precursores de la lignina necesarios para reparar las heridas. Ciertas hormonas (notablemente el IAA) inhiben a PAL y su actividad se incrementa con alto contenido de carbono.

La faceta más estudiada del PAL es la activación por la luz, como se ve en

Figura 9-5. Biosíntesis de los aminoácidos aromáticos. Los productos finales de las transformaciones sintéticas están con mayúsculas.

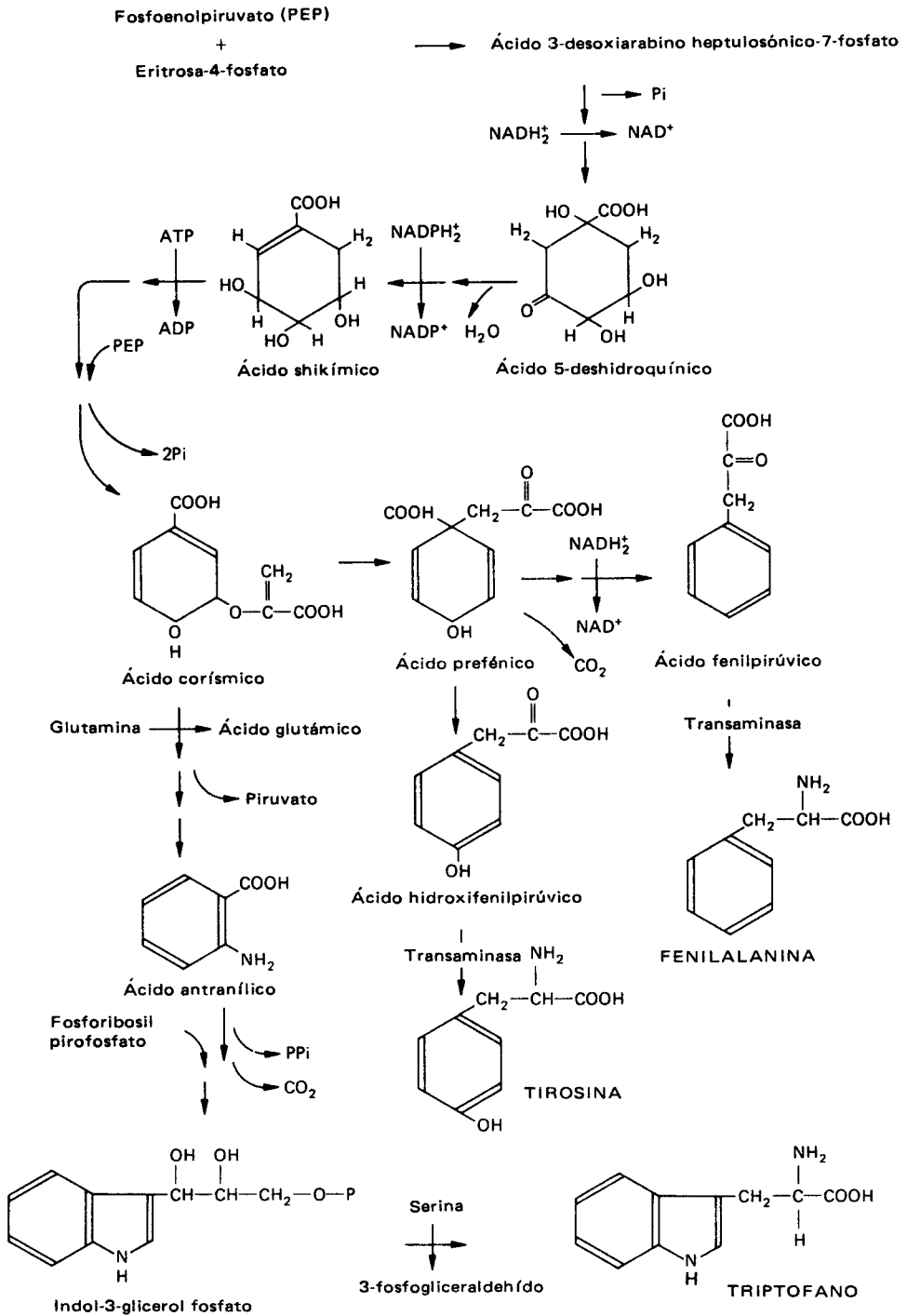
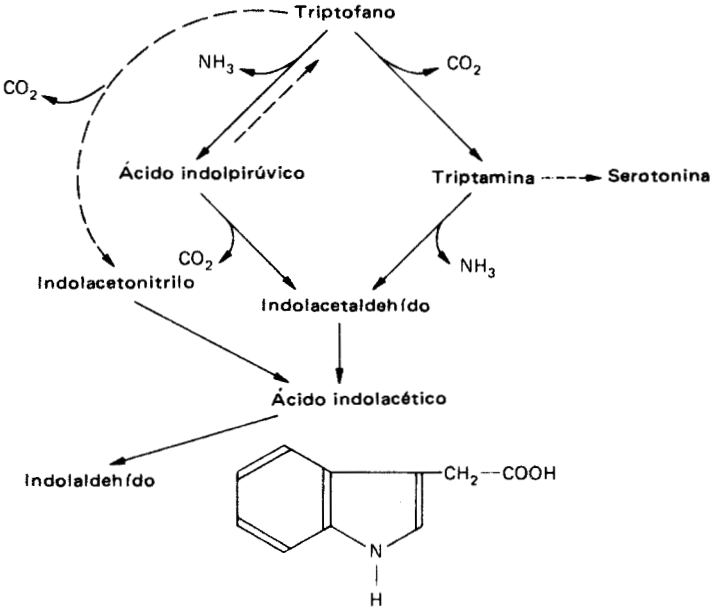
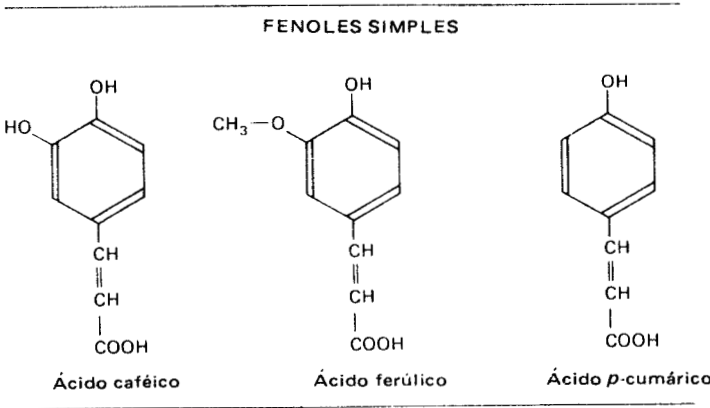


Figura 9-6. Transformaciones del indol. Las transformaciones de la triptamina y del indol piruvato ocurren en muchas plantas. La transformación del indolacetónitrilo se restringe a las *Brassicaceae* y grupos emparentados. (Ilustraciones, cortesía del Dr. F. Wightman. Universidad Carleton, Ottawa, Canadá.)



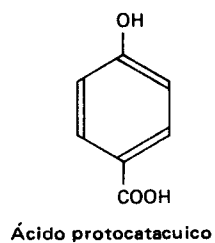
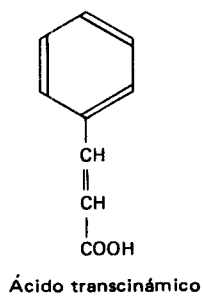
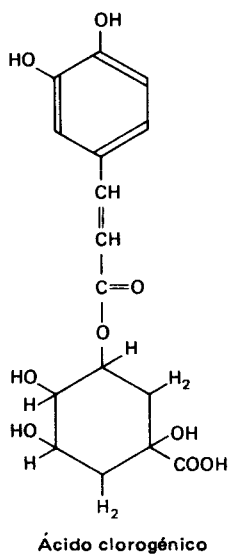
la Figura 9-8. Varios tratamientos de luz, además de la azul que se presenta en la Figura 9-8, activan a la enzima en un amplio rango de tejidos. La fase de retardo en la respuesta no se pudo explicar hasta ahora, pero puede relacionarse con una respuesta del fitocromo, un pigmento involucrado en la fotomorfogénesis (ver Capítulo 20). Tanto los datos como los puntos de vista sobre la naturaleza de la estimulación son conflictivos. Los inhibidores de la síntesis proteica impiden el

Figura 9-7. Fenoles simples y derivados.

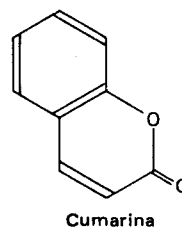
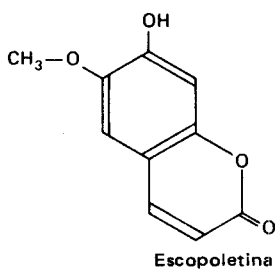


Continúa

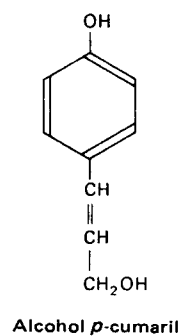
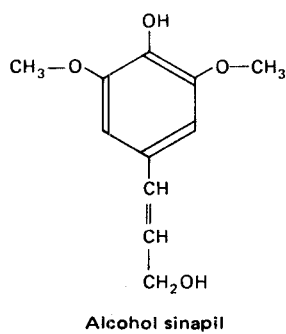
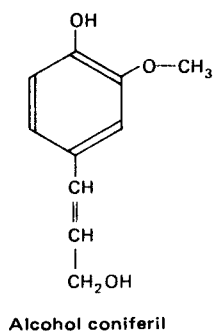
Figura 9-7. (continuación)



CUMARINAS



MONÓMEROS DE LIGNINA



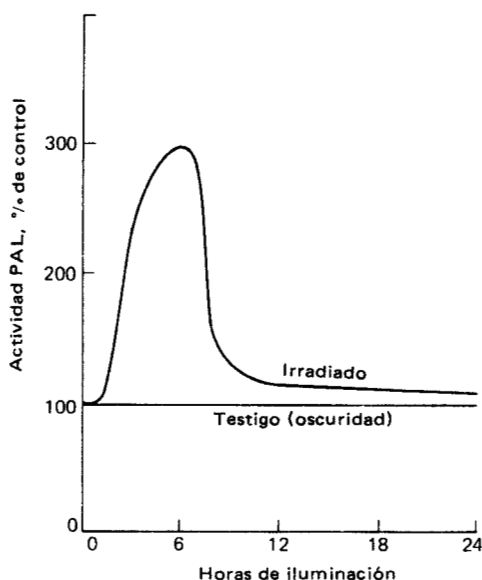


Figura 9-8. Efecto de la luz azul en la fenilalanina-amonioliasa (PAL) en el hipocótilo de pepinillo. (De datos H. Smith: *The biochemistry of photomorphogenesis*. En D.H. Northcote (ed.): *Plant Biochemistry*. Butterworths, Londres, 1976.)

incremento de PAL, lo que sugiere que la luz estimula su síntesis. Sin embargo, la enzima parece estar en un estado de continua síntesis y degradación (producción cíclica, ver página 234) y el efecto de la luz puede ser la inhibición de su desintegración, más que la estimulación de su síntesis. Los experimentos en los que el tejido se incubó con agua pesada (D_2O), durante la activación no mostraron mayor incorporación de D en la enzima en el tejido iluminado, que en el testigo en el oscuridad. Por lo tanto, la estimulación lumínica parece ser la activación de una enzima existente o la prevención de su destrucción. Otro fundamento para esta explicación es la rápida pérdida de actividad después de un tiempo aunque se continúe el tratamiento con luz, como se ve en la Figura 9-8. Los inhibidores de la síntesis proteica, aplicados cuando la estimulación está al máximo, previenen la pérdida subsecuente, lo que sugiere que el metabolismo proteico está involucrado tanto en la pérdida como en el incremento de actividad. Por ejemplo, los inhibidores de la síntesis proteica pueden inhibir igualmente la producción de activadores e inactivadores del PAL. Estas ideas se resumen en la Figura 9-9.

Es obvio que este sistema no está aún totalmente entendido. Sin embargo, en un ejemplo interesante de una enzima reguladora que controla las actividades relativas de los procesos metabólicos que intersectan sus vías de transformación. Por esta razón y porque es fácil de experimentar ha llegado a ser una de las enzimas vegetales más estudiadas.

Después de la celulosa, la lignina es la sustancia biológica más importante tanto en términos de su cantidad total en la Tierra como de su importancia estructural para el tejido leñoso o maderable. La lignina es extremadamente difícil de estudiar como compuesto químico porque no puede extraerse fácilmente sin que sufra una fuerte degradación. Sin embargo, los monómeros de la lignina pueden ser aislados y se ha encontrado que son principalmente alcoholes derivados de sustancias fenólicas simples, como por ejemplo alcoholes coniferil, sinapil y ρ -cumaril, mostrados en la Figura 9-7. Los monómeros de la lignina se arreglan al azar, aparentemente, por medio de un complejo sistema de enlaces mutuos. La

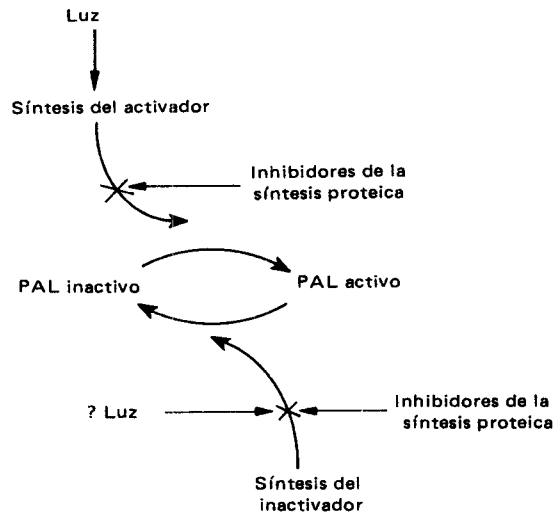


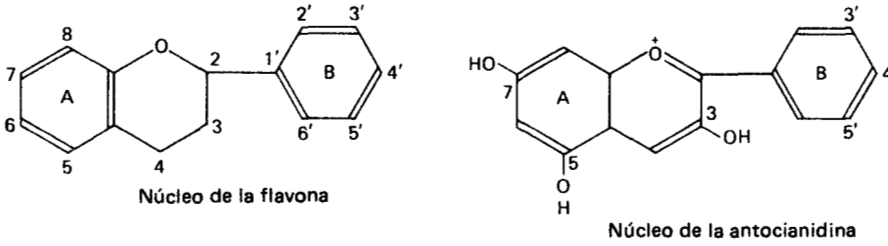
Figura 9-9. Posible mecanismo de activación de la fenilalanina amonía-liasa (PAL).

naturaleza de algunos de ellos es conocida pero no lo es el arreglo integral de la lignina natural característica. El hecho importante es que una cantidad masiva de carbono metabolizado es convertido en lignina por la vía del ácido shikímico. Esta vía tiene pues una importancia básica en la síntesis de muchos metabolitos importantes que incluyen compuestos tan diversos como los aminoácidos de las proteínas, hormonas y materiales estructurales de las plantas.

FLAVONAS Y ANTOCIANINAS. Estos compuestos se relacionan entre sí y son derivados de una estructura con triple anillo que se muestra en la Figura 9-10. El anillo B se deriva de la vía del ácido shikímico y el resto de la estructura parece derivarse por una condensación de unidades de acetyl-CoA probablemente a continuación de su conversión en malonil-CoA.

Las flavonas y antocianinas son interesantes porque tienen colores brillantes. Sin duda son un factor de atracción de los insectos hacia las flores, donde se encuentran principalmente. A menudo hay similitud entre las antocianinas de grupos de plantas emparentados entre sí y se han usado en la **quimiotaxonomía** (estudio de las relaciones entre los organismos basado en las similitudes o diferencias entre sus constituyentes o sus procesos químicos). El funcionamiento de las antocianinas se liga estrechamente con el desarrollo, y ciertas **leucoantocianinas** (sin color) actúan, según se sospecha, como hormonas del crecimiento en las semillas en desarrollo. Los factores del medio, incluyendo bajo nitrógeno o fósforo, causan un incremento en la formación de antocianinas en los tallos y hojas. Los característicos colores del follaje en otoño se deben a las antocianinas, y su producción se ve muy afectada por la temperatura. La formación de antocianina a menudo se acelera en tejidos viejos. Generalmente su síntesis aumenta con la luz, siendo la luz azul la más efectiva. Δ

Figura 9-10. Antocianidinas y antocianinas. Las antocianidinas se caracterizan por la sustitución en el anillo B.



Antocianidina	3'	4'	5'	Color
Pelargonidina	—	OH	—	Rojo
Cianidina	OH	OH	—	Rojo
Delfinidina	OH	OH	OH	Azul
Peonidina	OCH ₃	OH	—	Rojo
Petunidina	OCH ₃	OH	OH	Púrpura
Malvidina	OCH ₃	OH	OCH	Malva

Las antocianinas son glicósidos derivados en los hidroxilos 3, 5 ó 7 en el anillo A y el núcleo central.

3: Varios azúcares distintos, el más común glucosa, a menudo di o trisacáridos.

5: A veces glucosa, rara vez otros azúcares.

7: Rara vez glicosilados y en todo caso solamente por la glucosa.

LECTURAS ADICIONALES

Annual Review of Biochemistry y *Annual Review of Plant Physiology*.

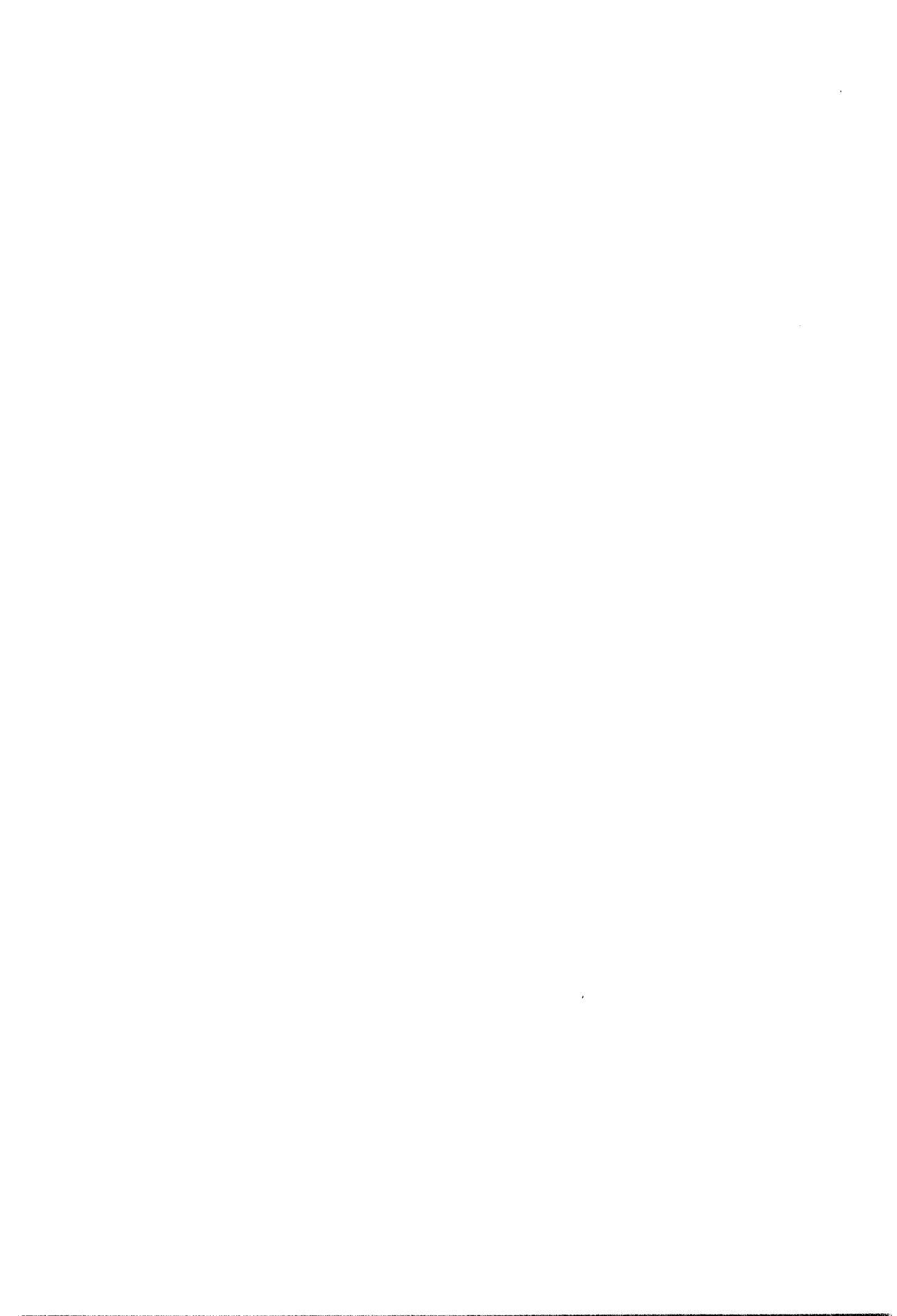
Bonner, J. y J.E. Varner (eds.): *Plant Biochemistry*. Academic Press, Nueva York. 1965. Cap. 13 y 21-28.

Pridham, J.B., y T.S. Swain: *Biosynthetic Pathways in Higher Plants*. Academic Press, Nueva York. 1965.

Robinson, T., *The Organic Constituents of Higher Plants*. Burgess Publishing Co. Minneapolis, Minn. 1967.

SECCIÓN III

SUELO, AGUA Y AIRE: LA NUTRICIÓN DE LAS PLANTAS



Capítulo 10

EL SUELO Y LA NUTRICIÓN MINERAL

EL SUELO

El suelo suministra soporte físico y anclaje para muchas plantas, así como nutrientes de diversas clases para la mayoría de ellas. Sin embargo, es mucho más que un soporte pasivo o un simple recipiente de agua y sales nutritivas; es un medio complejo que influye en la vida de la planta de muchas maneras, ya que las raíces no sólo viven en él sino que crecen a través suyo, y sus propiedades químicas y físicas pueden tener fuertes interacciones con las raíces vivas. El sistema suelo-raíz es un complejo viviente y dinámico cuyas interrelaciones se deben valorar antes de que pueda comprenderse la vida de la planta que crece en él.

TEXTURA Y ESTRUCTURA DEL SUELO. La textura del suelo se refiere al tamaño de las partículas individuales. Existen suelos con varias texturas, desde las arcillas extremada y finamente divididas hasta la arena gruesa, junto con variadas cantidades de materia orgánica. Las partículas del suelo se clasifican de acuerdo a su tamaño en: arena (2-0.02 mm de diámetro), limo (0.02-0.002 mm de diámetro) y arcilla (menos de 0.002 mm de diámetro). Una mezcla aproximadamente igual de estas tres se llama marga. Las partículas de arena son fragmentos de roca pequeños, a menudo no intemperizados y no interactúan fuertemente con agua o minerales. Las partículas de arcilla son suficientemente pequeñas para ser coloidales y muestran las propiedades de los coloides (ver página 14). Las partículas de limo son intermedias; sus superficies pueden ser lisas o no intemperizadas, a menudo están cubiertas con arcilla y así exhiben propiedades intermedias entre las de arena y arcilla. El agua se percola rápidamente a través de suelos arenosos y se evapora de ellos con facilidad. Los suelos arcillosos retienen el agua fuertemente. La capacidad de retención de agua también está muy afectada por la cantidad de materia orgánica presente. La relación entre la textura del suelo y la cantidad de agua que retiene se muestra en la Tabla 10-1.

La estructura del suelo se refiere a la organización de las partículas en terrones o agregados. En suelos arenosos los agregados son generalmente pequeños, de ruptura fácil y consisten a menudo de granos sencillos. Sin embargo, los suelos arcillosos o arenosos, particularmente los que contienen mucha materia orgánica, a menudo se organizan en grumos o migajones de 1 mm a varios de diámetro. Los buenos suelos tienen una estructura desmenuzable. Esto les confiere

Tabla 10-1. Relación entre textura y capacidad de retención de agua de los suelos.

Textura del suelo	Retención de agua, g/1,000 cc
Arena gruesa	40–100
Marga arenosa	100–175
Marga limosa	150–200
Marga arcillosa	175–225
Arcilla	175–250
Suelos estercolados y de turba	200–300

un área superficial grande y por ello buenas propiedades de retención de agua y buena aireación. La estructura del suelo puede dañarse o cambiarse por medios mecánicos (por ejemplo, el trabajo en tierras arcillosas cuando están demasiado húmedas produce terrones pesados y compactos). Las arcillas pesadas son particularmente inestables y tienden a **enfangarse**, con lo cual pierden su estructura y se tornan una masa sólida. Tales suelos son de aireación y drenaje pobres y generalmente no son muy productivos. Para usos agrícolas la estructura de los suelos arcillosos pesados debe reacondicionarse mediante la ruptura de los terrones y la adición de materia orgánica, lo cual coadyuva a impedir el anegamiento.

La materia orgánica (del 5 al 15% en la mayoría de los buenos suelos agrícolas) es importante para el mantenimiento de la estructura y capacidad retentiva de agua del suelo. Lo es también porque ayuda a la retención de nutrimentos que de otro modo podrían lavarse del suelo. Además, la materia orgánica ayuda a suministrar substratos para el metabolismo de los organismos del suelo que son increíblemente abundantes en la mayoría de los buenos suelos. El peso de la totalidad de organismos (bacterias, hongos, algas y animales invertebrados) en los primeros treinta centímetros de profundidad de los suelos es impresionantemente grande, y por lo general fluctúa entre 500-700 g/m² (equivalente a 5-7 toneladas/hectárea), pero en algunos puede ser superior a las 10 toneladas de tejido vivo por hectárea. Estos organismos son muy importantes en la producción y el mantenimiento de una buena estructura del suelo; además, incrementan la fertilidad mediante la disolución o liberación de nutrimentos ligados que de otro modo podrían no estar disponibles para las plantas. También, son de gran importancia en la fijación del nitrógeno y en otras relaciones simbióticas con las raíces de la plata (ver Capítulos 8 y 27). El suelo posee también una atmósfera limitada que puede contener de 10 a 20 veces más CO₂ que el aire, tal vez debido a las actividades metabólicas de los organismos que contiene. Esto podría ser un factor importante en la conocida actividad β -carboxilante de las raíces.

El complejo de eventos que conduce al desarrollo y formación de tipos específicos de suelos y la diversidad de sus composiciones están más allá del alcance de este libro. Sin embargo, es importante señalar que el origen, estructura y composición del suelo tienen una gran influencia en el grado de aireación y las relaciones de agua de los suelos, así como en el espectro, las cantidades y la disponibilidad de los minerales que contienen. Éstos, a su vez, son factores poderosos, determinantes del tipo de plantas que pueden crecer en el suelo y de los problemas fisiológicos que éstas enfrentan en su crecimiento.

AGUA EDÁFICA. El agua se presenta en el suelo de diversas formas y está sujeta a diversos tipos de *stress*. El agua es retenida en los suelos por fuerzas absorbentes o por presión hidrostática (es decir, por abajo de la tabla de agua). Tiende a dejar el suelo por evaporación, gravedad o absorción hacia el interior de las raíces. Puesto que el paso del agua a la raíz tiene lugar por ósmosis, debemos considerar el potencial osmótico del agua del suelo así como las diversas fuerzas que la retienen en él.

La forma más efectiva de examinar su movimiento en el suelo es considerar su potencial de agua, ψ (ver Capítulo 3). El agua difunde en el suelo como lo hace entre las células de una región de alto potencial a otra de bajo potencial. Los componentes del potencial de agua de un suelo son los mismos que los de una célula: potencial de presión (ψ_P), el cual incluye la acción de fuerzas de gravedad, potencial osmótico (ψ_π) de la solución del suelo, y el potencial mátrico (ψ_M), una expresión de las diversas atracciones químicas y físicas entre el agua y las partículas del suelo que se traduce en la retención de agua por los suelos. El potencial mátrico incluye la atracción capilar y las fuerzas intermoleculares que fijan agua de hidratación en los coloides del suelo. En suma, el potencial de agua se puede expresar en unidades de fuerza o presión como sigue:

$$\psi = \psi_P + \psi_\pi + \psi_M$$

El potencial mátrico y el osmótico interactúan fuertemente en los suelos debido a la absorción selectiva del agua o los solutos, por las partículas coloidales, así que su contribución exacta al potencial de agua del suelo es difícil de determinar.

Los términos *tensión de agua* o *potencial de agua* se han usado en el pasado para describir la *tendencia de un suelo a absorber agua*. Estos términos son equivalentes en valor, pero de signo opuesto a ψ , el cual describe apropiadamente el potencial de agua, más que una característica de la matriz.

El potencial de agua (ψ) de los suelos varía considerablemente. El valor de ψ en un suelo totalmente saturado de agua pura a presión atmosférica es cero. Sin embargo, el agua edáfica normalmente está presente como solución, y en este caso ψ sería inferior a cero en un valor igual al potencial osmótico de la solución. En el otro extremo de la escala, el potencial de agua de un coloide seco podría ser tan bajo como $-3,000$ bars ($3,166 \text{ kg/cm}^2$). Los valores más usuales fluctúan alrededor de -1 ó -2 bars en suelos normales. El potencial de agua puede medirse colocando suelo en un recipiente que posea una membrana porosa sostenida en su fondo y determinar la presión aplicada (mediante aire o centrifugación) que se necesite para forzar el agua a salir.

Cuando el suelo se ha humedecido por completo y se le permite drenar hasta que el movimiento capilar cese del todo, se dice que está a su *capacidad de campo*. Los suelos arcillosos que poseen un área superficial muy grande y un bajo potencial mátrico pueden retener mucha más agua que los suelos arenosos. La relación entre el potencial de agua y la cantidad de agua presente en los suelos típicos se muestra en la Figura 10-1. Se debe advertir que los suelos arcillosos retienen grandes cantidades de agua. Éstos se secan lentamente, pero el agua que permanece es retenida con gran tenacidad (es decir, su potencial de agua es muy bajo) y necesitan mucha fuerza para extraerla.

Cuando el potencial hídrico desciende demasiado, las plantas ya no son capaces de absorber el agua necesaria o de absorberla lo suficientemente rápido

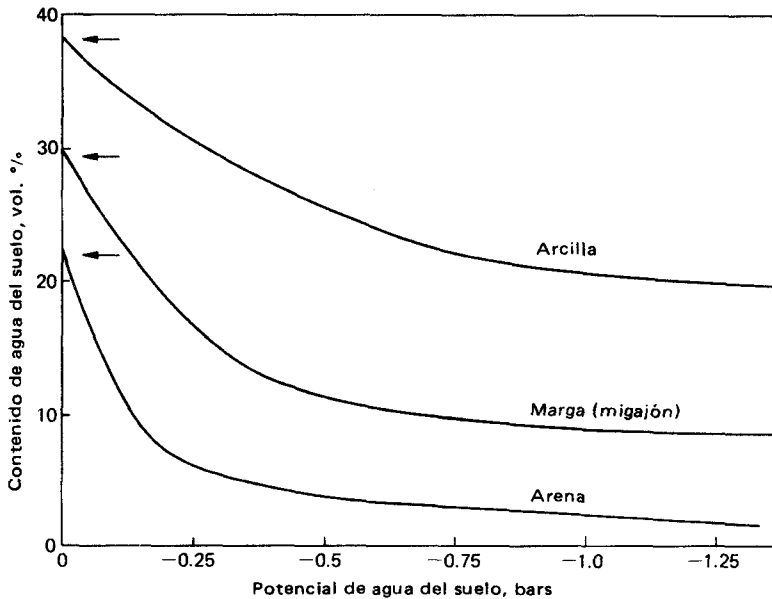


Figura 10-1. Relación entre contenido de agua y potencial de agua, o tensión de humedad del suelo, de los suelos. Las flechas indican la capacidad de campo de los suelos.

para reemplazar la que se pierde por transpiración. Es en este punto que las hojas empiezan a marchitarse. Si la pérdida de agua se detiene al colocar las hojas en una atmósfera saturada y ellas se recuperan, se dice que están en un estado de **marchitez incipiente**. Sin embargo, llega un momento en que el contenido de agua del suelo es tan bajo que las hojas no consiguen recuperarse de la marchitez aunque se coloquen en atmósfera saturada de agua. El contenido de agua del suelo en este punto se llama **porcentaje de marchitez permanente**. Se considera que es una constante del suelo, aunque varía ligeramente con la capacidad de la planta-prueba para absorber agua. Los valores promedio son alrededor del 1% para la arena, 3-6% para la marga y hasta 10% para la arcilla, lo que representa un potencial de agua de alrededor de -15 bars. El agua que se conserva en el suelo al porcentaje de marchitez permanente no está disponible para las plantas, y las que mantienen por mucho tiempo ese porcentaje mueren.

El agua puede presentarse en el suelo de varias formas: como agua de hidratación de coloides, como agua libre (a menudo en los espacios capilares del suelo) y como vapor. Cuando las raíces remueven el agua del suelo, más agua difunde hacia el sitio de absorción para su reemplazo. La resistencia al movimiento de agua es un fenómeno complejo pero, en general, es proporcional a la cantidad de agua presente en el suelo, al tamaño de los espacios o huecos entre las partículas del suelo y a la tenacidad con la que el agua se adsorbe sobre las partículas coloidales del suelo. Evidentemente el agua se mueve mucho más rápido en la arena que en la arcilla. Cuando el contenido de humedad del suelo desciende, el agua puede evaporarse y moverse a través de él como vapor. Por lo tanto, el potencial osmótico del agua edáfica puede llegar a ser un factor importante en su movimiento porque el sistema agua-aire-agua constituye una barrera semipermeable que permite el paso del agua pero no de sólidos disueltos. En general, el mo-

vimiento de agua a través del suelo es muy lento y llega a ser casi imperceptible en condiciones de porcentaje de marchitez permanente. Las plantas absorben no sólo el agua que se mueve hacia ellas como consecuencia del reducido potencial hídrico alrededor de las raíces, sino también el agua del suelo, que las raíces encuentran conforme crecen a través de él. El enorme y permanente crecimiento de las raíces es necesario para satisfacer este requerimiento, aunque naturalmente no pueden crecer hacia cada partícula del suelo llena o cubierta de agua, pues no habría suficiente agua para producir tal cantidad de raíces.

NUTRIMENTOS. Los nutrientes y otros compuestos se presentan en un estado dinámico en el suelo. Se añaden o remueven de manera continua mediante diversas vías, y la fertilidad de un suelo depende de las tasas relativas de adición y remoción de sustancias nutricias. Además, los elementos pueden retenerse con más o menos firmeza en el suelo, por enlaces químicos y físicos. Así pues, la fertilidad puede afectarse también por la facilidad o dificultad con que los nutrientes se absorben por la raíz, así como por su tendencia a permanecer o ser lavados del suelo por la lluvia o el movimiento de agua subterránea. Los iones disueltos en la fase suelo-agua están libremente disponibles para las raíces; los que están vinculados a partículas del suelo sólo están disponibles conforme entran en solución; de manera que la fertilidad de un suelo depende de la concentración de nutrientes en solución, no de los elementos nutritivos que contenga.

Puesto que las partículas de suelo se intemperizan y rompen continuamente, su composición y tasa de degradación afecta la fertilidad del suelo. Otros factores que afectan la cantidad y disponibilidad de nutrientes son pH, contenido de oxígeno y capacidad de intercambio iónico del suelo. Este último factor depende de la naturaleza del mineral y fragmentos de roca de los cuales está formado el suelo, y particularmente del tamaño de las partículas. Un fino suelo arcilloso contiene micelas coloidales con una enorme área superficial. Puesto que las superficies de los coloides generalmente están cargadas, pueden ser capaces de retener grandes cantidades de iones de modo más o menos firme. Además, el material orgánico presente en el suelo puede tener una gran capacidad de intercambio iónico. Ésta depende, naturalmente, de la disponibilidad y concentración de iones H^+ o OH^- ; asimismo, la tendencia de cualquier ion dado a ser absorbido depende en gran medida de la concentración de otros iones presentes.

La presencia de microorganismos en el suelo afecta fuertemente su fertilidad. Los microorganismos pueden ser nocivos al competir con las plantas por iones que se presentan en bajas concentraciones, porque muchos de estos iones llegan a estar disponibles en forma orgánica. Alternativamente, la actividad de los microorganismos puede afectar el intercambio iónico cambiando el pH del suelo, de manera que algunos elementos llegan a estar más disponibles para las plantas. Estos efectos pueden ser muy notables. La infestación microbiana del suelo puede aumentar considerablemente el crecimiento de las plantas al incrementar la disponibilidad de hierro, boro o molibdeno, por ejemplo.

Los iones pueden estar presentes disueltos en la solución del suelo, o vinculados por reacciones de intercambio iónico como **nutrientes intercambiables** en el **complejo de intercambio** de aquél. A su vez, pueden presentarse en la estructura molecular de las micelas, de las cuales está compuesto el suelo o estar muy firmemente unidos a él, de manera que **no sean intercambiables**.

Los niveles de iones en la solución del suelo se miden extrayendo muestras de agua y analizándolas. Ciertos iones, como sulfatos y cloruros, solamente

poseen una débil energía de enlace y por ello usualmente se presentan en grandes cantidades en esas soluciones. Otros, como los de calcio y magnesio pueden estar en cantidades grandes o pequeñas según la naturaleza de las partículas del suelo, a las que están absorbidos muy fuertemente. Los niveles de nutrimentos intercambiables en el complejo de intercambio se miden mediante percolación del suelo con acetato de amonio o ácido acético, los que desplazan los iones del complejo de intercambio. El ácido acético usualmente desplaza más micronutrimentos que el acetato de amonio, tal vez debido a su mayor solubilidad en soluciones ácidas. Las sustancias no intercambiables pueden medirse luego de una adecuada degradación química del suelo.

Los aniones y cationes quedan retenidos en el complejo de intercambio, lo que indica que el suelo es anfótero (que posee cargas negativas y positivas). La capacidad de intercambio catiónico es por lo regular mucho mayor y más importante que el intercambio aniónico. La capacidad de intercambio varía enormemente entre suelos, como se muestra en la Tabla 10-2, siendo más alta en los arcillosos y los de alto contenido orgánico. Las diferentes arcillas poseen diferentes estructuras cristalinas, las que afectan su capacidad de absorción iónica, así como su comportamiento ante la hidratación. Las partículas de caolinita están formadas de capas alternantes de sílice y alúmina que se mantienen juntas rígidamente. Sólo las superficies exteriores de las partículas están disponibles para la absorción de agua o intercambio iónico, así que la capacidad de intercambio y retención de agua de la caolinita es bastante baja y no se dilata mucho con la hidratación. Las partículas de montmorilonita, por otra parte, están compuestas de capas de alúmina intercaladas entre dos capas de sílice. Cada uno de estos "sandwiches" está laxamente unido al siguiente y el agua o los iones pueden enlazarse sobre todas las superficies que quedan entre los sandwiches, dentro de las partículas. Por lo tanto, la montmorilonita posee una gran capacidad para retener agua y minerales y sufre considerable hinchamiento con la hidratación.

La disponibilidad para la solución del suelo, y por lo tanto para las plantas, de elementos en el complejo de intercambio depende de su energía de ligamiento, una medida de la firmeza con la cual los iones están retenidos. El aluminio, el bario y el fósforo tienen alta energía de ligamiento y, en consecuencia, se presentan a bajas concentraciones en la solución del suelo. Los iones como el calcio, el potasio y el magnesio poseen energías de ligamiento intermedias, en tanto que el sodio y la mayoría de los aniones (cloruro, sulfato y otros) las tienen débiles y consecuentemente tienden a abundar en la solución del suelo. El fosfato constituye una

Tabla 10-2. Capacidad de intercambio catiónico de algunos suelos.

Tipo de suelo	Capacidad, mEq/100 g
Arcillas	
Caolinita	5-15
Montmorilonita	80-120
Humus	150-300
Porción arcillosa de marga	3-10
Porción orgánica de marga	10-20
Porción arenosa de marga	0-1

raíces desplazan los iones fosfato del complejo de intercambio, lo cual aumenta la disponibilidad del fosfato. Similarmente, el calcio que se añade a la solución del suelo en forma natural o mediante fertilización ("abono de cal") libera el magnesio y el potasio del complejo de intercambio por desplazamiento.

La remoción de iones del suelo por las raíces determina la liberación de más iones del complejo de intercambio. Así se mantiene un equilibrio dinámico entre la plata, el agua del suelo y el complejo de intercambio, con el resultado de que más nutrimentos llegan a estar disponibles para la raíz conforme se remueven, o mientras más agua se añade al suelo. Un cálculo de los fisiólogos austríacos M. Fried y H. Broeshart ilustra este punto. Un acre de maíz que produce 100 bushels de grano transpira alrededor de 10 pulgadas-acre de agua durante la estación de crecimiento. El cultivo requiere 25-50 libras de fósforo, 50-100 libras de calcio y magnesio y 100-200 libras de potasio. Las soluciones del suelo promedio contienen cerca de 20 ppm de fósforo, 40 ppm de calcio y magnesio, y 100 ppm de potasio. Siempre que estas concentraciones se mantengan en equilibrio con el complejo de intercambio del suelo, la cantidad de agua que atraviese la planta por transpiración contendrá lo suficiente de estos elementos para el crecimiento del cultivo.

Un sumario de los nutrimentos importantes del suelo se presenta en la Tabla 10-3, junto con algunas observaciones sobre su distribución y propiedades.

NUTRICIÓN MINERAL

Además de los elementos mayores de su estructura orgánica, carbono, hidrógeno y oxígeno, las plantas contienen una gran variedad de elementos en varias formas químicas. Evidentemente no se puede categorizar los constituyentes minerales de las plantas según el estado en que están presentes. Una porción considerable de minerales, particularmente nitrógeno, azufre y calcio, está presente como parte de la estructura orgánica. Algunos de los metales están presentes como componentes de enzimas y moléculas catalíticas. Otros minerales pueden estar presentes simplemente porque son absorbidos en forma no selectiva junto con agua del suelo y tienden a acumularse como sustancias iónicas disueltas o almacenadas (selenio, estroncio, sodio y potasio cuando existen en exceso), o como precipitados en el tejido (aluminio, silicio y calcio).

COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS PLANTAS. La precisa composición mineral de las plantas es de gran interés cuando se las considera como fuente de alimento, pues la ausencia o sobreabundancia de ciertos elementos pueden afectar su valor alimenticio. Sin embargo, con ciertas excepciones específicas, la composición de la planta refleja en gran medida la fertilidad del suelo sobre el cual se desarrolla, de manera que los análisis detallados de la composición de elementos de las plantas no son de gran valor, excepto para los científicos agrícolas. Además, esos datos son muy difíciles de obtener.

La técnica usual es convertir la planta en cenizas a altas temperaturas y luego analizarlas químicamente. La química es difícil, y muchos elementos, particularmente nitrógeno, azufre y cloro, forman compuestos volátiles, a menudo orgánicos y se pierden parcialmente. Un típico análisis de una planta de maíz se presenta en la Tabla 10-4. Puede verse que una gran proporción de la parte mine-

Tabla 10-3. Iones nutrientes del suelo.

Ion	Niveles ordinarios, ppm		Observaciones
	Solución del suelo	Complejo de intercambio	
Ca ²⁺	50–1,000	500–2,000	Usualmente abundante en suelos calizos, pero puede ser deficiente en suelos graníticos o arenosos. El encalado con CaO o CaCO ₃ corrige esta condición, además de la elevación del pH de suelos ácidos, incrementándose por tanto los suministros de K ⁺ y otros cationes por intercambio. El exceso de encalado podría dañar los suelos al reducir la disponibilidad de Fe, Mn, Zn, Cu y B.
Mg ²⁺	1–100	20–150	Alto en suelos calizos; bajo en los graníticos.
K ⁺	1–50	10–50	Tiende a fijarse en suelos arcillosos mediante absorción en la trama cristalina pero permanece en equilibrio con K ⁺ soluble.
Na ⁺	10–500	3–50	Ocasionalmente muy alto en suelos salinos.
Fe ²⁺	} 0.1–25	} 1–500	Tiende a entrar en complejo con materiales orgánicos. Más disponible en suelos ácidos.
Fe ³⁺			
Fe(OH) ₂ ⁺			
FeOH ²⁺			
Mn ²⁺	0.2–2	1–4,000	Más disponible en suelos ácidos. Los óxidos se precipitan convirtiéndose en disponibles por acción bacteriana.
Cu ²⁺	0.1	10–1,000	Muy firmemente enlazado en el complejo de intercambio.
Zn ²⁺	} 0.1–0.3	} 3–20	Más disponible en condiciones alcalinas. Puede estar firmemente enlazado en el complejo de intercambio. Tanto el Cu como el Zn forman fosfatos insolubles.
ZnOH ⁺			
ZnCl ⁻			
PO ₄ ³⁻	} 0.001–20	} 10–1,000	Fuertemente retenido en el complejo de intercambio. Cantidades considerables de P pueden retenerse en forma orgánica. Los fosfatos insolubles de Ca (en pH alto) o Al y Fe (en pH bajo) son sólo liberados lentamente.
HPO ₄ ²⁻			
H ₂ PO ₄ ⁻			
SO ₄ ²⁻	3–5,000	Bajo	La mayor parte del sulfato de los suelos se encuentra en la solución del suelo o en formas orgánicas. La contaminación atmosférica (SO ₂ y SO ₃) constituye una importante fuente de S para las plantas en áreas industriales.
Cl ⁻	10–1,000	0	Relacionado principalmente con la acumulación de la sal.
H ₂ BO ₃ ⁻	} 0.1–6	} Muy bajo	El encalamiento tiende a disminuir la disponibilidad de B.
HBO ₃ ²⁻			
MoO ₄ ³⁻	<0.001	Bajo	A diferencia del Mn, el Mo llega a ser más disponible en la forma oxidada en suelos alcalinos.

ral es silicio, un elemento que sólo se necesita en pequeñas cantidades, si no es que en nada, y más o menos el 16% del material vegetal no se determinó, lo cual indica las dificultades de este tipo de análisis. Una serie de datos más útil se presenta en la Tabla 10-5, la cual ofrece estándares en relación al estado de los nutrimentos.

Tabla 10-4. Análisis de una planta de maíz.

Elemento	Porcentaje de toda la planta	Elemento	Porcentaje de ceniza
O	44.4	N	25.9
C	43.6	P	3.6
H	6.2	K	16.4
Ceniza	5.8	Ca	4.0
		Mg	3.2
		S	3.0
		Fe	1.5
		Si	20.8
		Al	1.9
		Cl	2.5
		Mn	0.6
		No determinado	16.6

Fuente: Adaptado de E.C. Miller: *Plant Physiology*. Mc Graw-Hill Book Company. Nueva York, 1938.

Tabla 10-5. Estándares para clasificación de nivel de nutrimentos de los naranjos (*Citrus sinensis*) en base a concentración de elementos minerales en hojas de 4 a 7 meses de edad, ciclo de primavera, de ramas terminales no fructificantes.

Elemento*	Deficiente, inferior a	Rango bajo	Rango óptimo	Rango alto	Excesivo, superior a
Nitrógeno, %		2.2–2.4	2.5–2.7	2.8–3.0	3.0
Fósforo, %	0.09	0.09–0.11	0.12–0.16	0.17–0.29	0.30
Potasio, %	0.7	0.7–1.1	1.2–1.7	1.8–2.3	2.4
Calcio, %	1.5	1.5–2.9	3.0–4.5	4.6–6.0	7.0
Magnesio, %	0.20	0.20–0.29	0.30–0.49	0.50–0.70	0.80
Azufre, %	0.14	0.14–0.19	0.20–0.39	0.40–0.60	0.60
Boro, ppm	20	20–35	36–100	101–200	260
Hierro, ppm	35	35–49	50–120	130–200	250 ?
Manganeso, ppm	18	18–24	25–49	50–500	1,000
Zinc, ppm	18	18–24	25–49	50–200	200
Cobre, ppm	3.6	3.7–4.9	5–12	13–19	20
Molibdeno, ppm	0.05	0.06–0.09	0.10–1	2–50	100 ?
Sodio, %	†	–	< 0.16	0.17–0.24	0.25
Cloro, %	?	?	< 0.2	0.3–0.5	0.7
Litio, ppm	†	–	< 1	1–5	12

Fuente: P.F. Smith: Análisis foliar de cítricos. En N.F. Childers (ed.): *Fruit Nutrition*. Horticultural Publications. New Brunswick, N.J., 1966. Utilizada con permiso.

*En base a materia seca dado en porcentaje o partes por millón, como se indica.

†No se sabe que estos elementos sean esenciales para el normal crecimiento de los cítricos.

?Indica carencia de información respecto al valor.

tos de los naranjos, según el análisis foliar. Los elementos no esenciales no se incluyen en esta tabla.

MACRO Y MICRONUTRIMENTOS. En este estudio se introduce el concepto de macro y micronutrientes. Evidentemente, las plantas necesitan carbono, hidrógeno y oxígeno. Pero éstos están inevitablemente disponibles en los medios normales donde ellas crecen —aire y agua— y no serán tratados aquí. Ciertos elementos —calcio, magnesio, potasio, nitrógeno, fósforo y azufre— son requeridos por la planta en grandes cantidades y se llaman **nutrientes mayores** o **macronutrientes**. Otros, como el hierro, manganeso, boro, cobre, zinc, molibdeno y cloro, se requieren en pequeñas cantidades y se llaman **nutrientes menores**, **micronutrientes** o **elementos traza**. Otros pocos elementos son benéficos en el sentido de que mejoran el crecimiento de ciertas plantas pero no son absolutamente necesarios. Ciertos elementos pueden reemplazar parcialmente algunos nutrientes esenciales pero generalmente no en forma tan efectiva o completa.

NUTRIENTES ESENCIALES. Los primeros investigadores reconocieron un pequeño grupo de elementos —los macronutrientes y el hierro— como esenciales, debido a las dificultades para dirigir experimentos rigurosos. Las impurezas en los medios de cultivo, en las sales usadas, en los vasos y otros recipientes utilizados, dificultaron la detección de los micronutrientes requeridos, algunos de los cuales se necesitaban sólo en pequeñas cantidades. Hacia el final del siglo diecinueve el fisiólogo alemán J. von Sachs estableció la técnica del cultivo de plantas en agua, ahora llamada **hidroponía** que eliminó muchas de las dificultades debidas a las impurezas. No obstante, no fue sino hasta mediados del presente siglo que estuvieron disponibles sales, agua y recipientes de suficiente pureza para demostrar la naturaleza esencial de algunos micronutrientes.

En 1939 los fisiólogos norteamericanos D.I. Arnon y P.R. Stout propusieron los siguientes criterios de esencialidad para juzgar el estado exacto de un mineral en la nutrición de una planta:

1. El elemento debe ser esencial para el crecimiento o reproducción normales, los que no pueden proseguir sin él.
2. El elemento no puede ser reemplazado por otro elemento.
3. El requerimiento debe ser directo, es decir, que no sea el resultado de algún efecto indirecto como toxicidad relevante, causada por alguna otra sustancia.

Estos criterios son bastante estrictos y se precisa de cierta flexibilidad en su aplicación. La fisiología de las plantas, su composición y necesidades varían ampliamente según las circunstancias. Así que un elemento, acaso sea absolutamente esencial bajo ciertas circunstancias, en tanto que bajo otras condiciones puede ser imposible detectar la necesidad de él. Resulta extremadamente difícil demostrar la no esencialidad de un elemento. Algunos micronutrientes pueden requerirse a un nivel de unos cuantos cientos de átomos o menos, por célula, pero el más cuidadoso de los análisis posibles no podrá detectar el nivel de impureza en las soluciones del cultivo que aportaría esta cantidad. A menos que pueda demostrarse una deficiencia y que se corrija por la adición de un elemento, su esencialidad no puede probarse. Por otra parte, su no esencialidad no puede demostrarse sólo por la incapacidad de manifestar una deficiencia.

Tabla 10-6. Una solución nutritiva para plantas, usada en el laboratorio del autor.

Sustancia	Concentración milimoles/litro	Sustancia	Concentración mg/litro
Macronutrientos		Micronutrientos	
KNO ₃	5	H ₃ BO ₃	2.5
Ca(NO ₃) ₂	5	MnCl ₂ · H ₂ O	1.5
KH ₂ PO ₄	1	ZnCl ₂	0.10
MgSO	2	CuCl ₂ · 2 H ₂ O	0.05
		MoO ₃	0.05
Hierro, FeCl ₃ (+ quelato)	0.62		

MEDIOS DE CULTIVO. Puesto que Sachs reconoció la importancia de cultivar plantas en un medio no influenciado por algún material de soporte sólido o supuestamente inerte, los fisiólogos vegetales han estado cultivando plantas en soluciones nutritivas. Éstas tienen la ventaja adicional de suministrar condiciones conocidas con exactitud y reproducibles para el desarrollo de plantas experimentales. El requisito básico de un medio exitoso es que provea todos los nutrientes en cantidades adecuadas, que sean disponibles para la planta, y otras condiciones satisfactorias (pH, por ejemplo). Esto se logra generalmente con un medio de dos o tres partes, que se mezclan conforme se necesitan, ya que algunos nutrientes tienden a la inestabilidad y la precipitación si se conservan en reposo. El hierro se suministra a menudo como quelato (del latín "parecido a garfio", una sustancia química, por lo regular orgánica, que conserva o enlaza el hierro a otros átomos como si se tratara de un garfio) pues otros nutrientes lo precipitan muy fácilmente. A su vez una solución de hierro puede asperjarse sobre las hojas de plantas porque éste se absorbe fácilmente a través de las superficies foliares. El medio de cultivo también puede utilizarse en plantas que crecen en suelo o arena u otros soportes inertes, así como en sistemas hidropónicos. Las raíces de muchas plantas deben airearse cuando se desarrollan en medio acuoso, puesto que son muy sensibles a bajas tensiones de oxígeno. Un medio nutritivo típico que da buenos resultados en muchos tipos de plantas se muestra en la Tabla 10-6. Ciertas plantas tienen requerimientos especiales y el medio acaso deba modificarse para cultivar especies de peculiares exigencias.

MACRONUTRIENTOS

Se considerará ahora el papel de cada sustancia nutritiva en las plantas y las consecuencias de su deficiencia. Se debe poner énfasis en que muchos síntomas de deficiencia se manifiestan de diferente manera en diferentes plantas y que los niveles de sustancias que causan deficiencia pueden ser totalmente distintos según las especies. Algunas personas que han trabajado en este campo durante muchos años, desarrollan la destreza de reconocer deficiencias minerales en base a los síntomas visuales. Ello requiere larga experiencia y aun así no siempre es seguro. Tal es la razón de que esta discusión sea muy general. Una fotografía de plantas que sufren los efectos de varias deficiencias nutricionales se presenta en la Figura 10-3.

Los elementos pueden desempeñar tres papeles distintos en las plantas: electroquímicos, estructurales y catalíticos. El papel electroquímico incluye el



Figura 10-3. Efectos de deficiencias minerales en plantas de tabaco. (A) solución nutritiva completa. Las otras carecen de nitrógeno (B), fósforo (C), potasio (D), boro (E), calcio (F), magnesio (G). (Cortesía del Departamento de Agricultura de Estados Unidos.)

balance de concentraciones iónicas, la estabilización de macromoléculas, neutralización de cargas y otros. El papel estructural lo desempeñan elementos incorporados a la estructura química de moléculas biológicas o que se usan en la síntesis de polímeros estructurales (por ejemplo, calcio en la pectina y fósforo en los fosfolípidos). Los roles catalíticos corresponden a elementos involucrados en los sitios activos de las enzimas.

A veces estas categorías se superponen; por ejemplo, el magnesio forma una parte de la molécula de clorofila y por eso puede afirmarse que juega un papel estructural. Sin embargo, la clorofila es una molécula catalítica importante que requiere indispensablemente magnesio para su funcionamiento; por lo tanto, aunque el ion magnesio no está directamente implicado en la reacción de transferencia de electrones, puede afirmarse que desempeña una función catalítica en la planta.

CALCIO. Este elemento abunda en la mayoría de los suelos, y las plantas raramente muestran su deficiencia en condiciones naturales. Las soluciones nutritivas les suministran mucho calcio, pero recientemente se ha advertido que en realidad se desarrollan bien con concentraciones muy bajas, siempre que se hagan algunos ajustes en la composición del medio nutritivo.

Esto puede ser de gran importancia en la agricultura pues la aplicación de fertilizantes es costosa y el lavado de la sobrefertilización es una fuente mayor de contaminación. Las altas concentraciones de calcio, que tienden a precipitar muchas sustancias, pueden ser importantes al impedir los efectos tóxicos de otras sales que podrían estar presentes en exceso.

El calcio es importante en la síntesis de pectina de la lámina media de la pared celular. También está involucrado en el metabolismo o formación del núcleo y las mitocondrias. Así pues, es un elemento de extraordinaria importancia para la mayoría de las plantas por lo que una reducción severa determina el deterioro y muerte de éstas. Las regiones meristemáticas son las primeras afectadas porque una reducción de calcio impide la formación de nuevas paredes celulares, con lo que se imposibilita la división de las células. La división celular incompleta, o mitosis, sin formación de nuevas paredes se traduce en la producción de células plurinucleadas, lo que es típico de la deficiencia de calcio. Existen paredes celulares, particularmente en estructuras de soporte como tallos y pecíolos, que se tornan quebradizas o rígidas; ello obstaculiza la expansión de las células. La clorosis de las márgenes de hojas jóvenes, el "encorvamiento" de puntas foliares (la enfermedad "punta marchita") y la formación de raíces atrofiadas e incoloras son síntomas característicos de deficiencia de calcio. Los tubérculos de papa son pequeños y deformes y los frutos se desarrollan pobremente o están expuestos a enfermedades como la "pudrición apical del fruto" del tomate. Puesto que la mayor parte del calcio de la planta se inmoviliza una vez depositado, su deficiencia es más impactante en tejidos jóvenes; los tejidos viejos pueden resultar inafectados.

Se ha observado una interesante paradoja en limoneros cultivados en Rusia. A pesar de que estas plantas se cultivan en suelos fuertemente calcáreos, con frecuencia muestran síntomas de deficiencia de calcio y niveles anormalmente bajos de éste se localizan en las hojas. Esta paradoja se debe aparentemente al hecho de que en suelos fuertemente calcáreos, no hay hierro disponible, y la planta sufre de deficiencia de hierro. Una de las consecuencias de esta deficiencia es una reducción de la absorción del calcio. Así que, debido a este curioso mecanismo, un exceso de calcio se traduce en deficiencia de este nutrimento.

El calcio sólo es útil en funciones catalíticas menores, involucrándose (aunque por lo regular no exclusivamente) como activador de unas cuantas enzimas, como la fosfolipasa. Es probable que esta capacidad se requiera sólo en cantidades mínimas, así que probablemente nunca se desarrolle una deficiencia en esta función. Acaso tenga un importante papel como desintoxicante de ácido oxálico: cristales de oxalato cálcico se observan a menudo en las vacuolas de las células vegetales.

MAGNESIO. En los suelos, el magnesio es mucho menos abundante que el calcio, y la deficiencia de magnesio no es rara en plantas que se cultivan en suelos arenosos y algo ácidos. La mayoría de las plantas lo requieren en grandes cantidades, y el uso de fertilizantes de magnesio (caliza dolomítica triturada es uno de los mejores) se está extendiendo.

El magnesio desempeña importantes funciones en la planta. Parece estar implicado en la estabilización de partículas ribosómicas, al enlazar las subunidades que forman el ribosoma. Está involucrado en numerosas reacciones de diversa capacidad, en primer lugar puede servir para ligar enzima y sustrato, como por ejemplo en reacciones que implican transferencia de fosfato desde el ATP, en las que el magnesio actúa como un eslabón que vincula la enzima a su sustrato (Figura 10-4). En segundo lugar, puede servir para alterar la constante de equilibrio de una reacción mediante enlace con un producto, como por ejemplo en ciertas reacciones de quinasas. En tercer lugar, puede anexarse formando un complejo a un inhibidor enzimático.

El magnesio es un activador, mediante uno o más de estos mecanismos, de muchas reacciones de transferencia de fosfato (excepto fosforilasas), de enzimas implicadas en la síntesis de ácidos nucleicos y también de muchas enzimas que involucran transferencia de dióxido de carbono: reacciones de carboxilación y descarboxilación. Como tal, el magnesio es decisivo en las reacciones de metabolismo energético, así como en la síntesis de constituyentes del núcleo, cloroplasto y ribosoma. Finalmente, el magnesio constituye una parte integrante de la molécula de clorofila y es, por lo tanto, esencial en la fotosíntesis.

Los síntomas de deficiencia de magnesio son muy característicos. Se desarrolla clorosis entre las nervaduras foliares o pueden aparecer pigmentos brillantes de color rojo, naranja, amarillo o púrpura. Puesto que el magnesio es muy soluble y de rápido transporte por toda la planta, los síntomas de su deficiencia generalmente aparecen primero en las hojas maduras.

POTASIO. El potasio es requerido en grandes cantidades por las plantas y una deficiencia de este elemento puede ser frecuente en suelos ligeros o arenosos

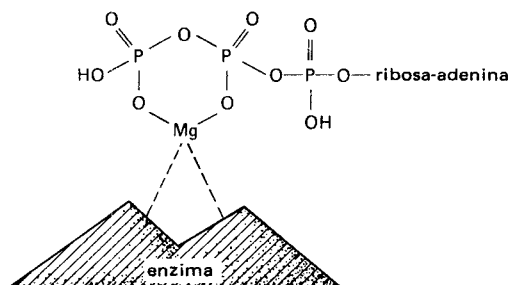


Figura 10-4. Posible papel del magnesio en el enlace del ATP a una enzima.

debido a su solubilidad y a la facilidad con la que puede lavarse de ellos. Por lo regular se presenta en cantidades suficientes en suelos arcillosos, donde está firmemente retenido. El potasio es el catión que prevalece en plantas y puede estar implicado en el mantenimiento del balance iónico de las células.

El potasio no parece tener función estructural en las plantas, pero desempeña numerosos papeles catalíticos, que en su mayoría no están claramente definidos; se desconoce, además, la naturaleza exacta de los grandes requerimientos de potasio. Muchas enzimas, por ejemplo varias de las implicadas en la síntesis proteica, no operan eficientemente en ausencia de potasio, aunque no parece enlazarse a ellas de la manera usual. Su efecto acaso se ejerza sobre la conformación proteica, determinando la exposición de los sitios activos. Sin embargo, esto no parece explicar la alta especificidad del potasio, el que puede ser reemplazado sólo ocasional e ineficazmente por el sodio. El potasio se necesita en grandes cantidades; por ejemplo, se requiere mucho más potasio que magnesio para la activación de una enzima dependiente. El potasio se enlaza iónicamente a la piruvato quinasa, que es esencial en la respiración y el metabolismo de carbohidratos; de manera que este elemento es muy importante en todo el metabolismo de las plantas.

La deficiencia de potasio generalmente se empieza a manifestar con una clorosis típicamente moteada de las hojas maduras que luego se distribuye a las jóvenes, pues éste elemento es muy móvil en las plantas. Se producen áreas necróticas a lo largo de los márgenes y en las puntas de las hojas, las que se enroscan de una manera característica y puede producirse un extenso ennegrecimiento o chamuscamiento de las hojas.

La deficiencia de potasio se manifiesta con frecuencia por hábitos de crecimiento en roseta, o achaparramiento. Otras consecuencias son la reducción del crecimiento caulinar, el debilitamiento del tallo y la baja resistencia a patógenos, de manera que las plantas deficientes, en especial cereales, fácilmente son acamadas (se tienden ante la intemperie) y atacadas por las enfermedades. Debido a la reducción de la síntesis proteica y el daño a la respiración, los compuestos de bajo peso molecular como aminoácidos y azúcares tienden a acumularse a niveles inusualmente altos, mientras que se reducen las proteínas y los polisacáridos.

NITRÓGENO. El metabolismo y los procesos de fijación del nitrógeno se han considerado en el Capítulo 8, y no es necesario que se traten aquí. El nitrógeno tiene un lugar especial en la nutrición no sólo debido a su elevado requerimiento por las plantas sino porque está casi completamente ausente de la roca madre de la cual se forman los suelos. La presencia de nitrógeno en el suelo es casi totalmente el resultado de la acción biológica, abono artificial o fertilización natural (resultante de las descargas eléctricas atmosféricas). Es probable que la mayoría de las plantas vivan en condiciones naturales en un estado de carencia de nitrógeno que, sin embargo, no es crítico debido a su gran adaptabilidad a amplios rangos de nutrición.

El nitrógeno es de extraordinaria importancia en las plantas porque es un constituyente de proteínas, ácidos nucleicos y muchas otras sustancias importantes. No parece poseer, sin embargo, ninguna función específica catalítica o electroquímica aparte del hecho de estar estructuralmente implicado en la mayoría de las moléculas catalíticas.

Una deficiencia de nitrógeno casi invariablemente se traduce en una palidez gradual o clorosis de las hojas maduras que llegan a tornarse amarillentas y se des-

prenden. Por lo regular no se presenta necrosis. La clorosis se extiende de las hojas maduras a las jóvenes, las que usualmente no muestran los síntomas característicos de deficiencia hasta que están muy avanzados en las partes viejas de la planta, lo que indica que el nitrógeno de las hojas maduras se moviliza y transporta a las partes jóvenes en crecimiento conforme se necesita. Un síntoma típico de deficiencia de nitrógeno es la producción de antocianinas en tallos, nervaduras foliares y pecíolos los cuales pueden volverse rojos o púrpuras. Las hojas jóvenes de plantas deficientes a veces son más erguidas y se extienden menos de lo normal; asimismo, la ramificación o ahijamiento se suprime debido al continuo letargo de yemas laterales.

Las plantas responden de varias maneras a suministros altos o bajos de nitrógeno. La sobreabundancia de nitrógeno causa con frecuencia una gran proliferación de tallos y hojas, pero determina una reducción de frutos en plantas de cultivo. Las papas reaccionan a la sobrefertilización nitrogenada produciendo vástagos grandes, verde-oscuros y de apariencia saludable pero de raíces escasas y tubérculos más pequeños. Un suministro de nitrógeno ligeramente reducido (aunque no a una disminución crítica), en relación al suministro de potasio y fósforo, da generalmente una producción mucho mayor de semilla y fruto de los cultivos agrícolas.

FÓSFORO. La absorción de fósforo ocurre como ion fosfato inorgánico monovalente o divalente. Gran parte del fosfato en la planta existe en forma orgánica pero es probable que se transporte principalmente en estado inorgánico. El fosfato se retiene firmemente en el complejo mineral del suelo en la misma forma que el potasio, y su absorción por las plantas tal vez sea obstaculizada por un exceso de calcio. Por lo tanto, la deficiencia de fósforo, aunque con frecuencia no lo bastante severa para causar síntomas morfológicos generales, tal vez no sea rara en la naturaleza. El fósforo, como el nitrógeno, es muy importante como parte estructural de muchos compuestos, principalmente ácidos nucleicos y fosfolípidos. Además, el fósforo desempeña una función indispensable en el metabolismo energético; la elevada energía de la hidrólisis del pirofosfato y diversos enlaces de fosfato orgánico se utilizan para impulsar reacciones químicas.

Como es de esperar, la deficiencia de fósforo afecta todos los aspectos del metabolismo vegetal y el crecimiento. Algunos resultados de una baja de fósforo, como el letargo de las yemas laterales, se deben en realidad a una resultante deficiencia de nitrógeno. Los síntomas de deficiencia de fósforo son: pérdida de hojas maduras, desarrollo de antocianinas en tallos y nervaduras foliares y, en casos extremos, desarrollo de áreas necróticas en diversas partes de la planta. Las plantas deficientes de fósforo son de lento desarrollo y a menudo achaparradas. Lo mismo que en la deficiencia de nitrógeno, los síntomas aparecen primero en las hojas maduras debido a la gran movilidad del fósforo pero, a diferencia de la deficiencia de nitrógeno, las hojas de plantas deficientes en fósforo tienden a tornarse verde oscuras o bien la clorosis se extiende a las nervaduras foliares, así como a las lamelas. También se pueden acumular carbohidratos solubles. Una de las características de la deficiencia es un gran incremento de la actividad de la fosfatasa; esto tal vez esté relacionado con la movilización y reutilización del fosfato disponible que tiene lugar bajo estas condiciones.

AZUFRE. El azufre se presenta como sulfato en la fracción mineral de muchos suelos, pero a menudo se presenta también en forma de azufre elemental o sulfu-

Los detalles de esta reacción no son completamente claros. El sustrato de la reducción tal vez sea el APS en vez del PAPS, y moléculas transportadoras desconocidas pueden estar involucradas en el paso reductor que produce sulfuro y su transferencia a la acetil serina.

La deficiencia de azufre raramente ocurre en la naturaleza, aunque se descubrió que la enfermedad "amarillamiento del té" se produce por la deficiencia de azufre. Se caracteriza por una clorosis general y un amarillar de las hojas que se inicia por lo regular en las hojas jóvenes, contrariamente a lo que ocurre con la deficiencia de nitrógeno. Los disturbios metabólicos que siguen a la deficiencia de azufre pueden ser muy intensos, principalmente porque la planta está imposibilitada para producir proteínas como resultado de una disminución de aminoácidos que contienen azufre. El nitrógeno soluble tiende a acumularse y los aminoácidos ricos en nitrógeno como la glutamina y la arginina alcanzan grandes concentraciones. La ruptura de la arginina puede incluso conducir la producción de urea y amoníaco a una seria carencia de azufre, una condición de las plantas poco común bajo otras circunstancias.

MICRONUTRIMENTOS

Los micronutrientes usualmente se utilizan en funciones catalíticas y sólo se necesitan en cantidades mínimas. Aunque son de amplia distribución en suelos, algunos micronutrientes están ausentes o en baja provisión en ciertas áreas del mundo, debido a que la roca madre de la cual se forma el suelo carece de ellos. Además, condiciones de pH del suelo, presencia de otros solutos y nivel de oxígeno, pueden afectar la solubilidad o la capacidad de la planta para absorberlos, de manera que no son raras las deficiencias. Las deficiencias de iones de micronutrientes específicos son responsables de muchas enfermedades vegetales típicas, de gran interés en sí mismas. Debido a dificultades experimentales, la naturaleza esencial de muchos micronutrientes y su relación con enfermedades específicas, a menudo bien conocidas, no se había establecido sino recientemente. En realidad, el estatus de varias sustancias como sodio, silicio, cloro y aluminio, aún no está claro.

HIERRO. Se requiere más hierro que ningún otro micronutriente, y se lo ha considerado como macronutriente, o como una categoría en sí mismo. Sin embargo, esta alta demanda puede estar relacionada con la fuerte tendencia del hierro para formar compuestos insolubles de varias clases en el suelo y la planta, que lo hacen inaprovechable o inútil. Los suelos alcalinos o calcáreos producen comúnmente plantas deficientes en hierro aunque éste abunde en los minerales del suelo, debido a la formación de óxidos o hidróxidos de hierro insolubles. Por lo tanto, el exceso de otros minerales puede causar deficiencia de hierro por precipitación de éste en formas inaprovechables. Por otra parte, también puede ocurrir toxicidad por hierro si los suelos en los que abunda se vuelven fuertemente ácidos.

La extraordinaria importancia del hierro se relaciona con dos hechos importantes: el hierro es parte del sitio catalítico de muchas enzimas óxido-reductoras importantes, y es esencial para la formación de clorofila, aunque no forma parte de la molécula. La importancia del hierro en proteínas heme (citocromos y citocromo oxidasa) de la cadena transportadora de electrones se deriva de su

capacidad de existir en forma oxidada o reducida; es decir, que puede adquirir o perder un electrón, sufriendo un cambio de valencia al hacerlo. Sin embargo, también está presente en varias enzimas oxidantes de importancia (por ejemplo, catalasa y peroxidasa), en las cuales no sufre cambios de valencia. Una de las consecuencias de su deficiencia es un incremento compensatorio en oxidasas no férricas cuya acción puede reemplazarse parcialmente con la de las enzimas respiratorias que contienen hierro. Este es un elemento que forma parte de varias enzimas sin grupo heme como algunas flavoproteínas y la ferredoxina, agente transportador de electrones de extraordinaria importancia. Además, puede estar estructuralmente involucrado en lípidos lamelares del núcleo, cloroplastos y mitocondrias y parece requerirse en la síntesis de proteínas de membranas. Se ha demostrado que se requieren mayores niveles de hierro en la división celular que en la respiración, lo cual indica sus funciones múltiples.

El papel que cumple en la síntesis de clorofila no está claro, y puede tener relación tanto en la síntesis de componentes estructurales de los cloroplastos como en la síntesis de la propia molécula de clorofila. Se ha encontrado que la cantidad de hierro suficiente para mantener el crecimiento de células de *Euglena* es más baja que la cantidad que demanda la síntesis de clorofila a un maximum. Asimismo, no está aparentemente involucrado de modo específico en aquellos pasos enzimáticos de la síntesis de clorofila que se han investigado. Tal vez la síntesis de esta molécula ocurre como parte de la síntesis total de la estructura del plastidio, la que se vería limitada en sí misma si no hubiera suficiente hierro disponible para producir la cantidad necesaria de citocromos, ferredoxina y otros compuestos férricos catalíticos o estructurales. Apoya este concepto el hallazgo de que la clorosis, resultante de la deficiencia de hierro, se caracteriza por la simultánea pérdida de clorofila y la desintegración de los cloroplastos. Esto es también consistente con el hecho de que el grado de clorosis en las hojas no guarda estrecha correlación con el contenido de hierro, a menos que éste se suministre a una tasa baja y constante.

Los síntomas de deficiencia de hierro son fácilmente reconocibles y muy específicos. La clorosis que se produce está restringida estrictamente a las hojas más jóvenes de las plantas en crecimiento, sin evidente achaparramiento o necrosis. La clorosis de plantas que se cultivan en suelos alcalinos o deficientes en hierro se remedia fácilmente asperjando una solución de hierro (usualmente hierro en complejo con un quelato, como el ácido etilendiaminotetracético, EDTA). La incipiente deficiencia de hierro en los árboles frutales del oeste de Estados Unidos y varios países mediterráneos solía tratarse, antes del descubrimiento de la eficacia de aspersiones foliares, insertando clavos de hierro en los troncos.

MANGANESO. El manganeso se presenta de diversas formas en el suelo, el ion manganeso reducido (Mn^{2+}) es la forma en que generalmente se absorbe. El manganeso, como el hierro, llega a ser deficiente en suelos oxidantes o alcalinos porque se convierte en formas inaprovechables.

El manganeso se involucra mucho en funciones catalíticas: es el metal activador de algunas enzimas respiratorias y de reacciones del metabolismo del nitrógeno y la fotosíntesis; se necesita para el funcionamiento de la nitrato reductasa, por cuya razón las plantas deficientes en manganeso requieren NH_3 . También se necesita para la operación de algunas enzimas en el metabolismo de la hormona ácido indolacético. El papel más importante del manganeso en la fotosíntesis reside en la secuencia de reacciones mediante las cuales se derivan electrones

del agua y se libera oxígeno. El manganeso también puede tener un papel estructural en los cloroplastos, los que se tornan susceptibles a la luz en su ausencia y finalmente pierden su estructura y se desintegran bajo condiciones de disminución extrema de manganeso. La estructura de mitocondrias y núcleos no parecen afectarse del mismo modo, lo que indica que el papel del manganeso en los cloroplastos, a diferencia del hierro, tal vez sea bastante específico.

Los síntomas de deficiencia de manganeso consisten en la formación de manchas necróticas sobre las hojas y necrosis de cotiledones de plántulas de leguminosas. La movilidad del manganeso es compleja y depende de las especies y de la edad de la planta, así que los síntomas pueden aparecer primero en hojas jóvenes o maduras. Las enfermedades deficitarias típicas son la "mancha gris" de la avena, los "amarillamientos moteados" de la remolacha azucarera y la "mancha fangosa" de los guisantes.

BORO. El boro está presente en pequeñas cantidades de la mayoría de los suelos pero su disponibilidad es a menudo muy pobre porque está ligado estrechamente a complejos de la estructura del suelo. La absorción del boro es muy baja en suelos con mucho calcio y el encalado tiende a reducir su absorción, lo que sugiere que el calcio induce al boro a participar en complejos o a precipitar en el suelo, o bien reduce la capacidad de las raíces para absorberlo.

El boro es un elemento cuya función en el metabolismo vegetal aún no se comprende con claridad, aunque es demostrable su papel esencial para el crecimiento de la planta. El transporte y la absorción de los azúcares se reducen mucho en ausencia de boro y se sugirió que el azúcar acaso se desplaza en forma de complejos de borato en la planta. Se encontró que los azúcares radioactivos se incorporan más rápidamente a través de la superficie foliar si se añaden al mismo tiempo pequeñas cantidades de borato; asimismo, la adición de boro incrementa el transporte de productos radioactivos de la fotosíntesis en $^{14}\text{CO}_2$. También se sugirió que el efecto del borato sobre el transporte quizás se deba a que entra en complejo con las membranas celulares. Los efectos característicos de su deficiencia, que por lo regular se traduce en muerte de meristemos y aborto de flores, pueden ser el resultado del transporte reducido de los azúcares hacia áreas de elevado metabolismo, que es donde más se necesitan. Existen, sin embargo, puntos de vista opuestos. El boro puede operar como un natural y necesario inhibidor vegetal, que controla la actividad enzimática dirigida a la producción de sustancias fenólicas tóxicas. También se ha sugerido que el boro puede estar involucrado en muchos aspectos de la diferenciación y el desarrollo celular.

Los síntomas de deficiencia de boro son muy característicos. Las hojas tienden a engrosar y oscurecerse, y los meristemos de vástagos y raíces mueren, dando a la planta una apariencia de atrofia y achaparramiento, como en la "enfermedad apical" del tabaco. Las aberraciones del desarrollo pueden determinar el depósito anómalo de tejido suberoso en árboles frutales ("mancha seca" y "sarna negra", o "corazón corchoso" de las manzanas). La desorganización metabólica conduce a la desintegración de células en órganos pulposos, dando origen a desórdenes tales como "pudrición del corazón" o "corazón acuoso" en el betabel y el nabo. Un efecto muy común de incipiente deficiencia de boro, que se encuentra a menudo en plantas cultivadas en suelos graníticos ácidos (los arándanos son especialmente susceptibles), es el aborto de flores y frutos en desarrollo.

COBRE. El cobre se presenta en pequeñas cantidades en casi todos los suelos, los cuales son continuamente reabastecidos por la intemperización de minerales que

contienen cobre. Está normalmente presente en el complejo de intercambio de los suelos donde está retenido firmemente pero disponible para las plantas, de manera que su deficiencia en la naturaleza es rara. Sin embargo, la fertilización excesiva con fosfatos puede reducir su disponibilidad al formarse precipitados insolubles, y las huertas frutales ocasionalmente sufren por deficiencia.

El cobre desempeña funciones exclusivamente catalíticas en las plantas, siendo parte de varias enzimas importantes como la polifenol oxidasa y la ácido ascórbico oxidasa. Está presente en la plastocianina de los cloroplastos, un componente importante del sistema transportador de electrones de la fotosíntesis, y puede estar involucrado en la reducción de nitritos.

La deficiencia de cobre causa necrosis en las hojas y les da una apariencia marchita y oscura. Las típicas enfermedades por deficiencia son el "reclamo" de las plantas cultivadas, en donde las hojas se arrollan apretadamente y se tornan blancas en las puntas, así como la "muerte regresiva" de los árboles frutales, donde las hojas se marchitan y caen, la corteza llega a ser áspera y fisurada, con exudación de sustancias gomosas.

ZINC. El zinc está ampliamente distribuido en los suelos, pero como muchos otros metales llega a ser menos aprovechable conforme aumenta el pH. El resultado es un cierto grado de deficiencia, muy generalizado, particularmente en huertos de cítricos en suelos neutros o alcalinos. El zinc tiene relación directa con la síntesis del ácido indolacético (IAA) y como tal su deficiencia puede causar cambios sustanciales en la forma y hábito de crecimiento de ciertas especies, produciendo plantas atrofiadas y de baja altura, con pobre desarrollo de la dominancia apical. Además, el zinc es un activador obligado de numerosas e importantes enzimas en las que se incluyen las deshidrogenasas del ácido láctico, ácido glutámico, alcohol y pirimidín nucleótido. El zinc parece estar implicado en la síntesis de proteínas, puesto que su deficiencia puede traducirse en un sustancial incremento de compuestos nitrogenados solubles.

Los síntomas de deficiencia de zinc incluyen atrofiamiento y reducción notable del tamaño de la hoja, que conduce a la "hoja pequeña" y la "roseta" de manzanos y durazneros, así como clorosis intervenal, que produce la "hoja moteada" y el "frenching" de los cítricos. Una carencia de zinc produce la enfermedad "yema blanca" del maíz y puede conducir a una considerable reducción de la floración y la fructificación así como achaparramiento y crecimiento radical pobremente diferenciado.

MOLIBDENO. El molibdeno se presenta en muy pequeñas cantidades en muchos suelos, pero a pesar de su escaso requerimiento por las plantas parece existir una deficiencia inicial generalizada. Se absorbe más fácilmente en suelos de pH elevado (a diferencia de la mayoría de los metales); de ahí que tienda a existir escasa disponibilidad en suelos ácidos, graníticos y arenosos. El papel más importante del molibdeno es el de la reducción de nitratos y fijación de nitrógeno; su deficiencia, particularmente en plantas con fijación simbiótica del nitrógeno, se traduce en una disminución del contenido de nitrógeno orgánico. Ello induce síntomas de deficiencia de nitrógeno, lo cual hace más difícil la detección de deficiencia del molibdeno. Sin embargo, el molibdeno tiene, evidentemente, otras funciones porque la mayoría de las plantas lo necesitan aunque se desarrollen en presencia de fertilizantes de amonio.

Los síntomas de deficiencia de molibdeno incluyen la marchitez moteada y marginal de las hojas, que produce la enfermedad "mancha amarilla" del fruto de los cítricos. La clorosis comienza en las hojas de mayor edad, como en la deficiencia de nitrógeno pero, a diferencia de las plantas deficientes en éste, los cotiledones permanecen con una apariencia verde y saludable. La "cola de látigo" es una enfermedad deficitaria de molibdeno, característica de coles y plantas afines, en las que las hojas jóvenes se distorsionan considerablemente debido a una nervadura central prolongada y limbos angostos, de exiguo desarrollo y generalmente rasgados.

CLORO. Hasta donde se sabe, el cloro es absorbido por la planta y permanece en ella en forma de ion. Si bien la deficiencia nunca ocurre en la naturaleza, en 1953 los fisiólogos norteamericanos T.C. Broyer, P.R. Stout y colegas, encontraron que es esencial para el crecimiento del tomate. En ausencia de cloro las plantas se marchitan, las raíces se atrofian y se reduce la producción del fruto. D.I. Arnon ha demostrado recientemente el imprescindible requerimiento de iones cloro en la fotosíntesis de cloroplastos aislados. Se supone que por lo menos parte de la necesidad de cloro de las plantas es consecuencia de tal requerimiento. Queda claro ahora que el requerimiento de este elemento es amplio y probablemente universal. Es interesante comentar, acerca de la dificultad para establecer la necesidad de un micronutriente, que Stout y Broyer dudaron de sus propios resultados (duda que fue ampliamente compartida), hasta ahora que se demostró el papel del cloro en la fotosíntesis.

CLAVE PARA SÍNTOMAS DE DEFICIENCIAS NUTRICIONALES*

	Elemento deficiente
a. Hojas maduras afectadas	
b. Efectos generalizados en toda la planta; hojas inferiores se secan y mueren.	
c. Plantas verde-claro, hojas inferiores amarillas, tornándose pardas al secarse; pedúnculos cortos y delgados.	Nitrógeno
c. Plantas verde oscuro; comúnmente aparecen colores rojo o púrpura; hojas inferiores amarillas, verde oscuras conforme se secan; pedúnculos cortos y delgados.	Fósforo
b. Efectos localizados, abigarramiento o clorosis; hojas inferiores no se secan pero se tornan abigarradas o cloróticas; márgenes foliares plegadas y retraídas.	
c. Hojas moteadas o cloróticas, a veces rojizas, puntos necróticos, pedúnculos delgados.	Magnesio
c. Hojas moteadas y cloróticas; puntos necróticos pequeños y entre las nervaduras o próximos a los ápices y márgenes, pedúnculos delgados.	Potasio

Continúa

Clave para síntomas de deficiencias nutricionales* (continuación)

	Elemento deficiente
c. Puntos necróticos grandes, eventualmente emplazados sobre las nervaduras, hojas gruesas, pedúnculos cortos.	Zinc
a. Hojas jóvenes afectadas	
b. Yemas terminales muertas; distorsión y necrosidad de hojas jóvenes.	
c. Hojas jóvenes encorvadas, luego mueren a partir de las puntas y los márgenes.	Calcio
c. Hojas jóvenes verde claro en la base, mueren desde la base; hojas retorcidas.	Boro
b. Yemas terminales permanecen vivas pero cloróticas o marchitas, sin manchas necrosadas.	
c. Hojas jóvenes marchitas, sin clorosis, extremo del tallo débil.	Cobre
c. Hojas jóvenes no marchitas; se presenta clorosis.	
d. Pequeñas manchas necróticas, las nervaduras permanecen verdes.	Manganeso
d. Manchas necróticas ausentes.	
e. Nervaduras verdes.	Hierro
e. Nervaduras cloróticas.	Azufre

* Adaptada de: *Diagnostic Techniques for Soils and Crops*. American Potash Institute. Washington, D.C. 1948.

ELEMENTOS BENÉFICOS Y TÓXICOS

Además de los elementos esenciales que se consideraron previamente, existen muchos informes en la literatura acerca de una vasta gama de elementos con efectos promotores del crecimiento que pueden reemplazar en parte a los elementos esenciales. Asimismo, en el suelo hay algunas sustancias que pueden ser tóxicas aun en pequeñas cantidades (naturalmente, cualquier sal es tóxica si se presenta en exceso).

ELEMENTOS BENÉFICOS. En éstos se incluyen el cobalto, el sodio, el selenio, el silicio, el galio y posiblemente otros.

Cobalto. Es necesario para algunos organismos, particularmente algas y otros microorganismos. Es un componente de la vitamina B₁₂ y diversos com-

puestos afines que actúan en el metabolismo de compuestos de un carbono (grupos metilo, formilo, formaldehído y carboxilo). Esta imprescindible necesidad de cobalto, sin embargo, es tan baja que no puede demostrarse con facilidad. Probablemente 1 parte en 10^{12} sea suficiente, lo que está más allá de los límites de purificación o cuantificación. El cobalto parece ser necesario para las bacterias implicadas en la fijación simbiótica del nitrógeno y muchos sistemas simbióticos fijadores del nitrógeno son incapaces de sobrevivir sin una suplementación de cobalto o de nitrógeno.

Sodio. Se ha descubierto su utilidad en el crecimiento de muchas plantas, particularmente las halófitas (que gustan de sales). Aquellas plantas que responden a él tienden a acumular grandes cantidades, mientras que otras, sin respuesta ante él, lo absorben muy poco. La halófita *Atriplex*, una planta del desierto, parece requerir sodio para una glucólisis eficiente. Algunas plantas se enfrentan con el problema de vivir en suelos ricos en sodio. Los mangles ejemplifican una solución a este problema; ellos no absorben sodio. Ciertas especies de *Atriplex*, por otra parte, absorben grandes cantidades de sodio pero no se presenta acumulación tóxica porque el sodio es nuevamente desechado por transporte activo hacia células glandulares especiales de las superficies foliares. Se ha demostrado recientemente que el sodio es un nutrimento esencial para plantas que poseen la vía fotosintética C_4 y la anatomía de Kranz. La razón de este requerimiento, o de su relación con la fotosíntesis C_4 , es desconocida.

Selenio. Ha suscitado mucho interés porque se comporta en algunas plantas como sucedáneo del azufre. Se forman aminoácidos que lo contienen, en forma parecida a la cisteína y la metionina, que inhiben la síntesis o las propiedades catalíticas de las proteínas. Por otra parte, ciertas plantas del género *Astragalus* (una leguminosa) acumulan grandes cantidades de este elemento y parecen tener un metabolismo de selenio bien desarrollado, no del todo semejante al del azufre. Ciertas plantas tienen una tolerancia considerable, o incluso una necesidad de selenio, y su presencia indica un alto nivel de este elemento en el suelo. Se ha propuesto que el efecto benéfico del selenio para ciertas plantas se debe, en realidad, a la anulación (mediante el selenio) de la toxicidad del fósforo a la cual estas plantas son susceptibles.

Silicio. Se requiere para el crecimiento de diatomeas cuya "concha" externa está compuesta de este elemento. Se ha descubierto que ciertos cereales, como el arroz y el maíz, se desarrollan mejor con suplementos de sílice; éste puede constituir hasta el 20% del peso seco de estas plantas. Se dice que el sílice reduce la transpiración y mejora la resistencia a los patógenos, acaso debido a que se deposita en las paredes celulares y las heridas. Sin embargo, el silicio no parece necesitarse en el metabolismo vegetal. Atenúa la deficiencia de fosfato porque el silicato se absorbe más firmemente que el fosfato, y desplaza a éste hacia la solución del suelo. La adición de silicato reduce también la toxicidad del hierro y el manganeso, presumiblemente por la precipitación de estos elementos.

Galio. Se ha demostrado su requerimiento, a niveles extremadamente bajos, por *Aspergillus niger* mediante cuidadosos experimentos del fisiólogo norteamericano R.A. Steinberg, pero no se ha intentado repetir sus experimentos delicados y meticulosos, y la necesidad del galio por plantas no se ha demostrado.

Vanadio. Es requerido en concentraciones muy bajas (0.01 ppm) por el alga verde *Scenedesmus* y posiblemente otros microorganismos. Puede actuar en la fijación del nitrógeno, reemplazando parcialmente al molibdeno en la nitrogenasa.

SUSTITUCIÓN. Se ha demostrado que ciertos metales reemplazan a otros en funciones específicas del desarrollo vegetal. Generalmente, el elemento reemplazante actúa con menos eficacia o sólo durante una parte del ciclo de vida. El bario y estroncio son capaces de sustituir, por lo regular no con mucha eficacia, el requerimiento extremadamente bajo de ciertos hongos y bacterias. El estroncio puede aliviar parcialmente los síntomas de deficiencia de calcio en el maíz pero no contribuye a la formación de pectatos como lo hace el calcio. Mediante aspersión foliar se mitiga una clorosis de durazneros cultivados en suelos pobres de estroncio y es posible que se identifique la necesidad de éste en ciertas plantas. El rubidio y el cesio pueden aliviar una disminución de potasio, al igual que el sodio, pero en forma muy limitada. El berilio es capaz de sustituir el magnesio en ciertos hongos y parcialmente en tomates. La adición de berilio estimula el desarrollo de ciertas plantas (ballico y kale) pero inhibe otras (frijol). El germanio puede aliviar temporalmente la deficiencia de boro incrementando la movilidad del que está disponible en la planta, y se ha demostrado que el vanadio reemplaza al molibdeno en la función fijadora de nitrógeno de *Azotobacter chroococcum*, pero no de otras especies. El alga *Scenedesmus* presenta una mejora en la fotosíntesis en presencia de vanadio, el que puede por lo tanto ser útil o necesario para el proceso.

ELEMENTOS TÓXICOS. Ciertos elementos, por ejemplo metales pesados como plata, mercurio, o plomo, pueden alcanzar altas concentraciones localizadas en el suelo (por ejemplo en escoriales mineros) y muestran un poderoso efecto tóxico. A veces surgen, bajo ciertas circunstancias, variedades genéticas resistentes que logran tolerar concentraciones muy altas de otros elementos tóxicos. Se sabe que el tungsteno es tóxico para organismos fijadores de nitrógeno debido a que inhibe por competencia la absorción del molibdeno. El germanio inhibe el metabolismo del silicio y puede ser tóxico para organismos que necesitan o utilizan silicio, como diatomeas, arroz o tabaco. El aluminio también es tóxico y puede inhibir el desarrollo de las plantas en circunstancias naturales porque tiende a precipitar dentro o alrededor de las raíces, donde interfiere la absorción del hierro y el calcio. El aluminio, asimismo, interfiere mucho en el metabolismo del fósforo, lo que determina la acumulación de cantidades grandes de fosfato inorgánico en las raíces, pero reduce su capacidad metabólica y de transporte.

ELEMENTOS TRAZA EN PLANTAS DE IMPORTANCIA ECONÓMICA

LAS ENFERMEDADES DEFICITARIAS Y LOS EFECTOS TÓXICOS EN ANIMALES. Los animales consumen plantas; de ahí se deduce que los animales que se nutren de plantas deficientes en un mineral específico pueden sufrir la deficiencia de ese mineral. Además, los minerales presentes en exceso en plantas alimenticias —si bien no afectan a éstas— pueden intoxicar a los animales que las consumen. Por ejemplo, ciertos suelos turbosos muy altos en materia orgánica, de ciertas partes del

mundo, son pobres en cobre y esta deficiencia se refleja en el ganado mediante diarrea acuosa, una forma aguda de esa enfermedad. La mayoría de los suelos mineralizados contienen abundante cobre; en ciertos suelos cupríferos las plantas pueden acumular entre 50 y 60 ppm de cobre, y los animales que las consumen pueden sufrir alteraciones en la sangre como hemólisis e ictericia, debido a envenenamiento de cobre. Al hombre parece que no le afecta. El excesivo molibdeno de ciertos suelos provoca la diarrea acuosa en las vacas cuando el contenido en el forraje se eleva a 20-100 ppm, muy superior en comparación a los 3 ppm o menos de las áreas pobres en ese elemento.

La deficiencia de cobalto que se presenta en ciertas áreas, particularmente de Australia y Nueva Zelanda, provoca languidez o agotamiento, enfermedad que sólo afecta a los rumiantes. El cobalto aparentemente es necesario para la síntesis de vitamina B₁₂ por la microflora del rumen. La enfermedad aguda conocida como "tambaleos de alpiste" se presenta cuando los rumiantes consumen plantas de *Phalaris tuberosa* deficientes en cobalto. En ausencia de suficiente cobalto para producir vitamina B₁₂, una poderosa neurotoxina, aparentemente derivada de un precursor en el *Phalaris*, se libera por las bacterias del rumen. El efecto es muy similar a la deficiencia de vitamina B₁₂ en humanos con anemia perniciosa. Al faltar la vitamina B₁₂ se forman sustancias neurotóxicas, en este caso por la microflora simbiótica.

Los habitantes de muchas partes del mundo sufren de bocio debido a la deficiencia de yodo, resultante del bajo contenido en este elemento en las plantas. Los alimentos marinos, particularmente algas, acumulan grandes cantidades de yodo y la gente que los consume (por ejemplo los japoneses) no sufren de bocio aunque vivan en lugares donde hay suelos deficientes en yodo. Este problema ha sido resuelto principalmente por el uso de sal yodada. El flúor es otro elemento que afecta al hombre; con una cantidad moderada de flúor (hasta 1 ppm en el agua para beber) se consigue una gran reducción de las caries dentales. Los suelos ricos en flúor, que existen en algunas áreas, producen plantas muy altas en flúor, y los animales que se nutren de ellas pueden padecer anomalías dentales y de otro tipo.

Un efecto tóxico interesante y significativo lo causa el selenio. Los suelos de una vasta área de las Grandes Llanuras de Norteamérica, desde Alberta hasta Arizona, son seleníferos, y el alto contenido de este elemento en plantas cultivadas en esos suelos causa la característica enfermedad alcalina extenuante de los animales de granja. Un contenido superior al 0.5 ppm en el suelo es potencialmente peligroso y se sabe de áreas con cifras superiores a 10 ppm donde el envenenamiento por selenio es severo. La cantidad de selenio en plantas forrajeras fluctúa usualmente entre 10 y 50 ppm bajo estas condiciones. Sin embargo, ciertas plantas que parecen tener un fuerte metabolismo de selenio y acaso lo necesiten, pueden acumular hasta 10,000 ppm de selenio de los mismos suelos. Si los animales se nutren de ellas, rápidamente desarrollan envenenamiento agudo por selenio, llamado tambaleos de ciego, y mueren, a menudo convulsivamente. Diversas especies de la leguminosa *Astragalus* y su género afín *Oxytropis* se han denominado cizaña loca debido a su efecto dramático sobre los animales que las consumen. Se han hecho intentos para disminuir la absorción de selenio por las plantas, adicionando azufre en exceso (con lo que se esperaría interferir el metabolismo del selenio), pero fracasaron porque los suelos seleníferos por lo regular ya son muy altos en azufre, el cual se deriva en gran medida del yeso. La intoxicación por selenio rara vez afecta al hombre porque los que lo acumu-

lan no se utilizan como alimento humano, y gran parte del selenio de los granos y plantas de cultivo se localiza en el afrecho y otras partes que se eliminan durante el proceso de beneficio para alimento humano.

LAS PLANTAS COMO INDICADORAS. Ciertas plantas se desarrollan solamente en suelos muy ricos en ciertos minerales específicos. Las así llamadas **plantas indicadoras** incluyen: *Merceya latifolia* (musgo de cobre), que sólo se desarrolla en suelos abundantes en cobre, y *Astragalus*, así como otros géneros (*Stanleya*, *Oonopsis* y *Xylorrhiza*), que parecen necesitar selenio y sólo se desarrollan en suelos ricos en tal elemento. La presencia o ausencia de otros elementos determina típicos cambios en el crecimiento vegetal que pueden coadyuvar al diagnóstico; por ejemplo, vástagos atrofiados y raíces engrosadas sugieren abundante hierro, manchas necróticas blancas indican excesivo cobalto, y se dice que altos niveles de boro inducen a un crecimiento de arbustos en forma redondeada y con producción de hojas grandes y verde-oscuras. Estas y otras características similares se han usado, particularmente en los primeros tiempos, por exploradores mineros como un primer signo de la existencia de minerales en el suelo que indicarían depósitos comerciales en las cercanías.

LECTURAS ADICIONALES

- Artículos en *Annual Review of Plant Physiology* bajo el encabezado "Nutrition and Absorption".
 Chapman, H.D. (ed.): *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. University of California, Davis, Division of Agricultural Science. 1966.
 Epstein, E.: *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York, 1972.
 Fried, M. y H. Broeshart: *The Soil-Plant System*. Academic Press, Nueva York, 1967.
 Gauch, H.G.: *Inorganic Plant Nutrition*. Dowden, Hutchinson & Ross, Mc., Stroudsburg, Pa., 1972.
 Kitchen, H. B. (ed.): *Diagnostic Techniques for Soils and Crops*. American Potash Institute, Washington, D.C. 1948.
 Russel, B.W.: *Soils conditions and Plant Growth*. Longmans, Green & Co., Nueva York. 1961.
 Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. III. Academic Press, Nueva York. 1963.

Capítulo 11

ABSORCIÓN Y MOVIMIENTO DEL AGUA

MOVIMIENTO DEL AGUA

EL PROBLEMA DE LA PÉRDIDA DE AGUA. La mayoría de las plantas terrestres necesitan sistemas eficientes para absorber y movilizar el agua. Ello se debe a que su nutrición fundamental es gaseosa y poseen un sistema de intercambio gaseoso muy eficaz. La consecuencia es la pérdida irrecuperable del agua transpirada a través de las hojas, que son órganos de intercambio de gases (ver Capítulo 14, página 353). El agua así perdida debe recobrase continuamente por absorción y transporte desde el suelo.

Gran parte del sistema hídrico de la planta, por lo tanto, puede conceptuarse como el resultado de un mal necesario. Sin embargo, algunas ventajas resultan del flujo continuo del agua a través de ella. El agotamiento del agua edáfica que rodea las raíces determina el acceso de solución fresca de las áreas circundantes del suelo y esto, sin duda, ayuda a la planta a extraer nutrimentos de volúmenes mucho mayores del suelo. La simple difusión, eventualmente redistribuye los nutrimentos hacia las áreas agotadas por la absorción radical, pero el arrastre de solventes del flujo de masa de la solución del suelo hacia las raíces acelera considerablemente el proceso. Una segunda e indirecta ventaja consiste en que se establece una corriente ascendente de agua en la que los solutos pueden moverse, y gran parte de la distribución de sales y otros solutos por toda la planta tiene lugar, sin duda, en el flujo de masa de la corriente transpiratoria. Una tercera ventaja es que la pérdida de agua permite a la planta cierto grado de control sobre su balance energético. Las hojas han de absorber energía de la luz solar que incide sobre ellas. A veces les puede ser imposible utilizar lo suficiente de esta energía en la fotosíntesis, así que la temperatura foliar puede llegar a ser peligrosamente alta. Bajo tales circunstancias, cierta energía puede disiparse por la evaporación del agua, y este proceso puede coadyuvar, por lo tanto, a deshacerse del exceso de energía.

El agua se mueve por la planta, penetrando principalmente vía las raíces y saliendo vía las hojas, en respuesta a un gradiente de potencial, el cual entonces debe disminuir continuamente desde el suelo hacia la atmósfera. En esencia, la planta actúa como eslabón en el sistema hídrico al permitir el flujo del agua hacia abajo de un gradiente de potencial, desde el suelo a la atmósfera. Parte del movimiento es mediante difusión, usualmente por ósmosis, y parte de él, mediante flujo de masa.

La participación de diversos procesos en el movimiento del agua se estudiará más adelante, en relación al movimiento del agua a través de diferentes tejidos. No todos los procesos se comprenden claramente. Además de la difusión pasiva del agua hacia abajo de un gradiente de potencial, se ha propuesto a menudo que lo que hace moverse al agua de un lugar a otro, contra un gradiente de potencial, es consecuencia de un gasto de energía metabólica. Sin embargo no se ha aportado una prueba clara de ese movimiento "activo". El movimiento mediante "bombeo" físico o mecánico, por lo tanto, parece improbable. Las fuerzas determinantes del movimiento pasivo del agua son, en última instancia, las que establecen gradientes de potencial, hacia abajo de los cuales puede difundir el agua. Muchas de estas fuerzas son ambientales y no están bajo el control de la planta. Otras, como por ejemplo el movimiento activo de iones de célula a célula, que pueden establecer un gradiente osmótico, son resultado de actividades metabólicas internas de la planta y por lo tanto serían internamente controladas.

Los problemas de transporte del agua en plantas muy primitivas y sumergidas, son relativamente simples y relacionados principalmente con el transporte de solutos orgánicos e inorgánicos. Ciertas plantas como los musgos, desarrollaron soluciones a los problemas de la sequía que dependen principalmente de la capacidad para sobrevivir a la desecación. Las plantas superiores, sin embargo, son incapaces de hacer esto y desarrollaron una diversidad de mecanismos que impiden la pérdida del agua e incrementan su absorción. Gran parte del estudio que sigue se dedicará al comportamiento de plantas superiores.

ENTRADA DEL AGUA A LAS CÉLULAS. El consenso de la opinión actual es que el agua entra a las células por ósmosis, es decir, por movimiento en favor de un gradiente de potencial. El concepto de absorción "activa" del agua, es decir, la transferencia de moléculas de agua a través de una membrana en contra de un gradiente de potencial o a una tasa acelerada, se ha invocado de tiempo en tiempo. Ciertos experimentos sugieren que el gasto de energía respiratoria puede ser necesario para la absorción del agua y esto se anticipó como evidencia de un proceso activo de absorción. Sin embargo, parece altamente probable que la necesidad de la energía respiratoria es indirecta y resulta de los siguientes hechos: 1) la absorción del agua requiere tejido vivo activo para mantener la organización de la estructura celular y subcelular, y 2) la energía se necesita para transportar solutos de célula a célula para crear los gradientes de potencial osmótico que movilizan el agua. En consecuencia, el movimiento activo del agua se define mejor como el resultado del movimiento de solutos con requerimientos de energía que origina la ósmosis.

Un significativo argumento en contra del bombeo metabólico activo o transporte de moléculas de agua lo expuso el fisiólogo norteamericano J. Levitt, quien demostró que la permeabilidad de las membranas al agua es tan grande que se requeriría gastar una increíble cantidad de energía para resolver significativamente el escape o retroflujo del agua alrededor de esa bomba.

ESPACIO LIBRE APARENTE. El agua difunde directamente del suelo al interior del espacio libre de las raíces. El espacio libre se define como la parte de la raíz o de tejido donde la solución que baña el tejido tiene acceso directo y libre. En la práctica este espacio no puede medirse con exactitud, pero una cercana aproximación es el espacio libre aparente (ELA), el cual se define en base a datos experimentales, como el valor expresado por la fracción

$$ELA = \frac{\text{soluto total en el tejido}}{\text{concentración del soluto de la solución circundante en la cual está bañado el tejido}}$$

cuando se alcanza el equilibrio de difusión. Evidentemente, este valor no puede obtenerse con absoluta precisión, pero mediciones aproximadas señalan que el ELA de las raíces está dentro del rango de 6-10% del volumen de tejido total. La medición directa indica que el agua que ocupa los espacios intercelulares y las paredes celulares del tejido radical incluyendo las vacuolas, constituye cerca del 7-10% del volumen del tejido. Esto sugiere que el ELA de las raíces es esencialmente las paredes de las células y los espacios intercelulares. El ELA no incluye las vacuolas que están separadas de los fluidos que circundan la célula por el citoplasma, y el sistema membranoso de la célula del plasmalema y el tonoplasto.

ENTRADA DEL AGUA A LAS RAÍCES

LA PRESIÓN DE LA RAÍZ. Si una planta se decapita y riegan sus raíces, el agua puede exudar del tallo seccionado. Si se inserta un manómetro al tallo seccionado, puede demostrarse que el agua exuda con una presión medible que ocasionalmente puede alcanzar hasta 2-3 bars (30-40 psi). Este fenómeno se denomina presión radical y se ha estudiado mucho como parte de las fuerzas que movilizan el agua desde las raíces a la porción aérea de la planta. Si bien esta presión es insuficiente para mover el agua hasta la copa de los árboles grandes, puede intervenir en el ascenso de la savia de ciertas especies. Sin embargo, puesto que la presión radical moviliza el agua en forma más bien lenta (es decir, el flujo es lento) y con seguridad la presión de la raíz desciende hasta cero cuando la pérdida de agua es máxima, es improbable que contribuya significativamente al movimiento total del agua en la planta. La importancia de la presión radical consiste en que suministra un mecanismo para llenar con agua los vasos del xilema de la planta. Esto puede ser muy importante para los bejucos cuyos vasos se vacían de agua durante el invierno. Además, la continuidad del agua a través del xilema de muchas plantas herbáceas puede romperse durante los días cálidos cuando disminuye el agua del suelo (véase página 267), y la presión radical producida durante la noche vuelve a llenar los vasos, de manera que el suministro de agua no se pierde permanentemente. A fin de comprender la presión de la raíz se examinarán las rutas y mecanismos del movimiento del agua hacia el interior y a través de la raíz.

APOPLASTO Y SIMPLASTO. En 1932 el fisiólogo alemán E. Münch, desarrolló el concepto de apoplasto y simplasto en las raíces, ilustrado en la Figura 11-1. El apoplasto consiste de todo el espacio de las raíces que es equivalente por lo general al espacio libre, es decir, las paredes de células y los espacios intercelulares, más el tejido de la estela que da libre acceso al agua, principalmente los vasos del xilema. Lo importante de destacar es que el apoplasto es discontinuo y está separado en dos regiones. Una es la corteza y los tejidos por fuera de la endodermis; la otra es el tejido de la estela, incluyendo los contenidos de los vasos conductores no vivos localizados por dentro de la endodermis. La endodermis provee la discontinuidad debido a la banda de Caspary, un engrosamiento altamente suberizado de las paredes celulares que impide el paso del agua del exterior al interior,

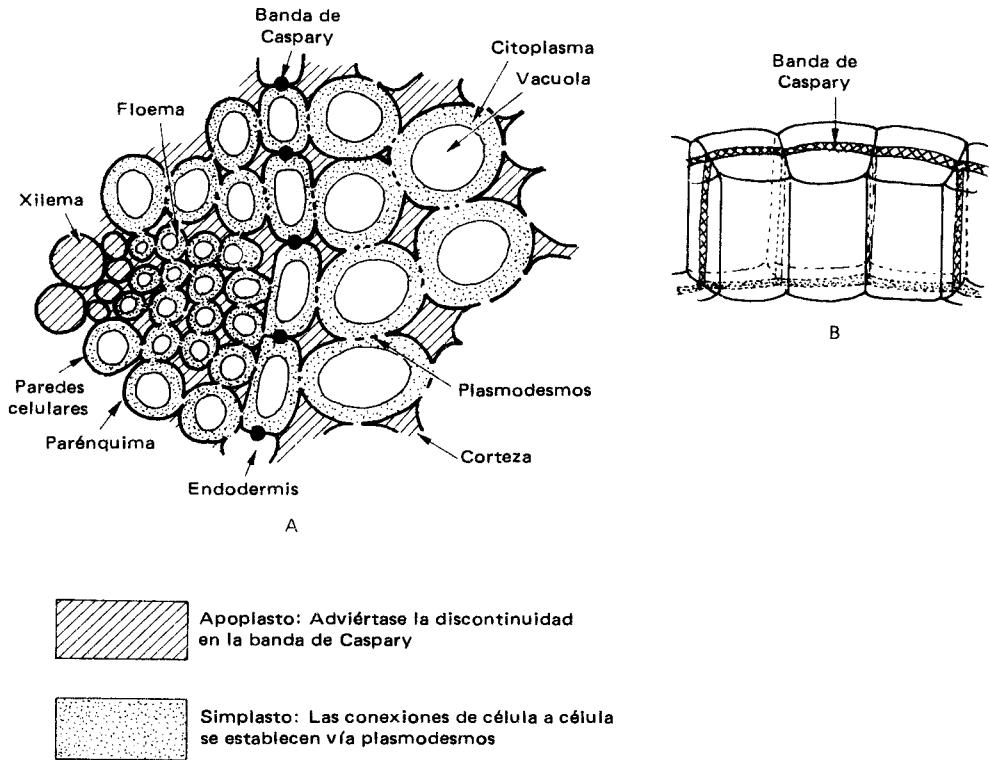


Figura 11-1. La estructura radical en relación al movimiento de agua.
 A. Diagrama de una sección transversal de una raíz para mostrar el concepto de apoplasto-simplasto.
 B. Diagrama de tres células endodérmicas (vistas desde el interior de la estela hacia fuera), que muestran la banda de Caspary.

o viceversa, a menos que atravesase las células, es decir, a través de las membranas celulares y el citoplasma. Así pues, puede conceptuarse la raíz como un osmómetro, en el que la endodermis fuera la membrana osmóticamente activa. Las sustancias disueltas, o soluciones, pueden difundir o fluir irrestrictamente vía el apoplasto por la corteza hacia la endodermis, pero para acceder a la estela deben atravesar las membranas diferencialmente permeables de la endodermis.

El simplasto consta de todos los protoplastos de las células, es decir, la porción de las células en el interior de los límites de la membrana diferencialmente permeable externa de la célula. Las vacuolas, por estar separadas del citoplasma por una segunda membrana diferencialmente permeable, tampoco pertenecerían al sistema. Debido a que los protoplastos están conectados de célula a célula vía pequeños cordones de citoplasma que penetran la pared celular, llamados **plasmodesmos**, el simplasto de toda la raíz puede considerarse como un solo sistema continuo.

MECANISMO DE ABSORCIÓN. El concepto de apoplasto-simplasto llevó en 1938, a los fisiólogos norteamericanos A.S. Crafts y T.C. Broyer, a la propuesta de un mecanismo de absorción y transporte del agua a la estela. La solución del suelo, que contiene iones disueltos, difunde hacia el interior de la porción externa del apoplasto (fuera de la endodermis). Los iones son absorbidos hacia el simplasto

desde la solución del suelo en el apoplasto por un proceso *activo* (considerado en el siguiente capítulo, página 314). Éstos son transportados activamente a través del simplasto de célula a célula vía conexiones intercelulares (plasmodesmos), pasan la endodermis y llegan al interior de la estela, donde son vertidos al apoplasto. Con esto abaten la concentración de iones en la porción cortical externa del apoplasto y elevan su concentración en el apoplasto de la estela. Esto establece un gradiente osmótico, puesto que el potencial de agua (ψ) es más alto que en la corteza que en la estela, y el agua difunde a través de la barrera osmótica endodérmica al interior de la estela. La difusión osmótica resultante del agua dentro de la estela es suficiente para establecer una significativa presión hidrostática en la estela, lo cual determina que el agua fluya hacia arriba, a los elementos de xilema del tallo. Tal mecanismo explica satisfactoriamente los fenómenos de presión radical.

Se debe reflexionar en la pregunta ¿por qué los iones han de absorberse hacia el interior del simplasto de la corteza, y luego salir de allí para incorporarse hacia el interior del apoplasto en la estela? La respuesta es, aparentemente, que la concentración de oxígeno es suficientemente alta en la corteza para permitir que el metabolismo genere la energía necesaria para la absorción activa de solutos. Este es el momento crítico en que la energía se gasta, que se origina el gradiente de potencial de agua a través de la endodermis, necesario para movilizar el agua y crear una presión hidrostática en la estela.

Se ha supuesto que la concentración de oxígeno en los tejidos más profundos de la raíz, específicamente en la estela, es más baja debido a la prolongada ruta de difusión y a la utilización del oxígeno en las partes externas de la raíz. Por lo tanto, la insuficiente energía producida metabólicamente está disponible para retener los iones en el simplasto de la estela contra un gradiente de potencial; como resultado, ellos fluyen al interior del apoplasto. Un informe reciente del laboratorio de P.J. Kramer, demuestra que la concentración del oxígeno es sin duda mucho más baja en el exudado del xilema, lo cual indica un gradiente de oxígeno relativamente grande en la raíz. Esto proporciona un plausible (aunque no comprobado) mecanismo de absorción de iones al simplasto en la corteza, donde el oxígeno, y por lo tanto la energía respiratoria, están disponibles para liberarse en el apoplasto de la estela donde el oxígeno es escaso.

Una segunda cuestión debe considerarse: ¿es la endodermis en realidad un verdadero "saco" osmótico como el que este mecanismo requiere? Puesto que la estela se desarrolla mediante crecimiento (división y alargamiento celular) por el extremo, es aparentemente de "extremo abierto". Sin embargo, se produce muy poca absorción de agua en la región de la raíz donde las células de xilema se están diferenciando. Además, las células jóvenes en diferenciación, destinadas a ser xilema, están llenas de citoplasma en este estadio, y por lo tanto no ofrecen una vía de escape de poca resistencia para el agua, como sucede en el xilema maduro de la raíz diferenciada. Así que el extremo "abierto" del saco endodérmico está esencialmente taponado. En algunas plantas pueden encontrarse ocasionalmente células de paredes delgadas en la endodermis. Estas células de paso, que se ven en la Figura 11-2, se encuentran a menudo frente a los vasos de xilema y parece que permiten el libre paso de soluciones desde la corteza hacia la estela. Sin embargo, sus paredes radiales siempre están fuertemente suberizadas; en consecuencia, probablemente no constituyan vías para el flujo de masa de solutos. Se presentan discontinuidades en la banda de Caspary donde las raíces laterales forman su conexión con la estela del tallo principal (Figura 11-2). Sin embargo, esto puede suministrar la nutrición de la raíz lateral recientemente desarrollada antes que su tejido vascular

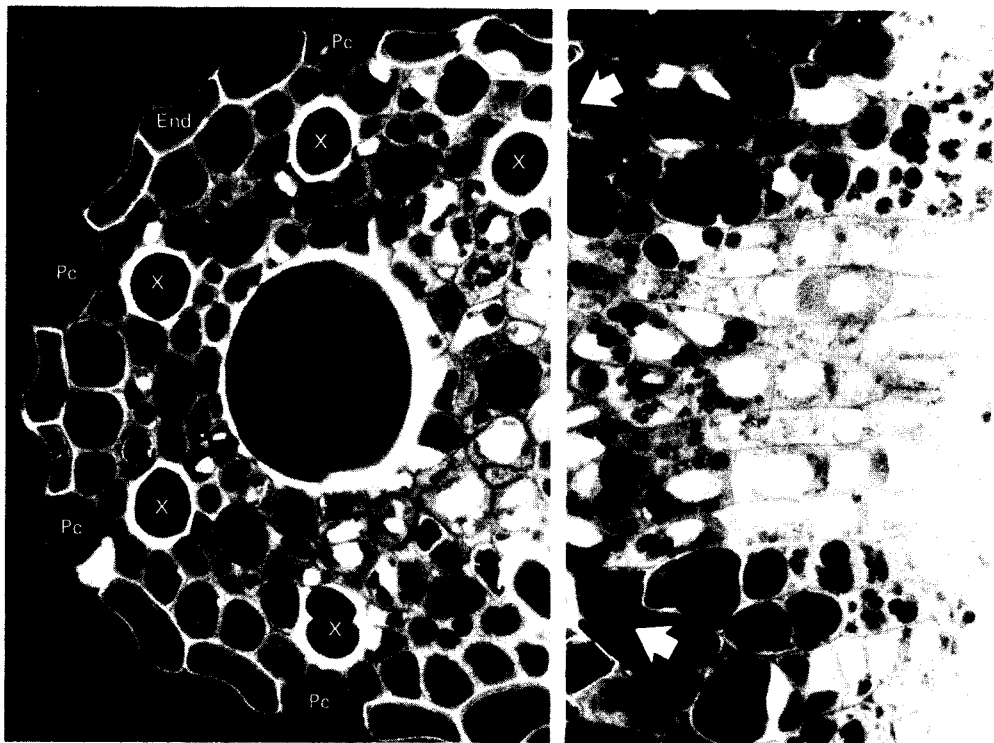


Figura 11-2. Sección transversal de la raíz principal de la avena (*Avena sativa*) que muestra una raíz rameal (derecha). El coloreo fluorescente permite que el citoplasma aparezca grisáceo a blanco; y las paredes celulares lignificadas o suberizadas, blanco brillantes. Son visibles la endodermis con sus paredes fuertemente suberizadas (End) y los vasos lignificados del xilema (X). Las células de paso (Pc) se pueden ver opuestas a los vasos de xilema, y las flechas indican discontinuidades en la endodermis próximas a la raíz rameal. (De E.B. Dumbroff y D.R. Pierson: *Can. J. Bot.*, 49: 35-38. (1971). Utilizada con permiso. Fotografía cedida amablemente por el Dr. Pierson.)

se conecte a la del tallo principal. De cualquier manera, teniendo en cuenta un cierto grado de escape, si no es excesivo, no se hace insostenible la teoría.

Se debe mencionar brevemente el efecto del potencial osmótico del agua edáfica sobre la absorción del agua y la presión radical. Puesto que el agua se mueve en favor de un gradiente de potencial desde el suelo al interior del xilema, es evidente que el potencial osmótico del agua edáfica tiene un efecto directo. Es posible detener por completo la exudación del agua por presión de la raíz a través de un tallo seccionado, colocando las raíces en una solución de potencial osmótico suficientemente fuerte, en cuyo punto el potencial de agua del xilema del tallo sea aproximadamente igual al potencial osmótico de la solución externa. El potencial osmótico de las células corticales de la raíz no es muy importante en este proceso. Sin considerar si el agua se mueve a través o alrededor de ellas, mientras el potencial de agua en el xilema sea inferior al del agua edáfica, ésta se moverá desde el suelo al xilema. Las plantas pueden, por lo tanto, absorber agua de soluciones cuyo potencial osmótico sea mayor que el de las células corticales o absorbentes, siempre que el potencial de agua del xilema sea suficientemente bajo (es decir, que tenga un valor negativo suficientemente alto).

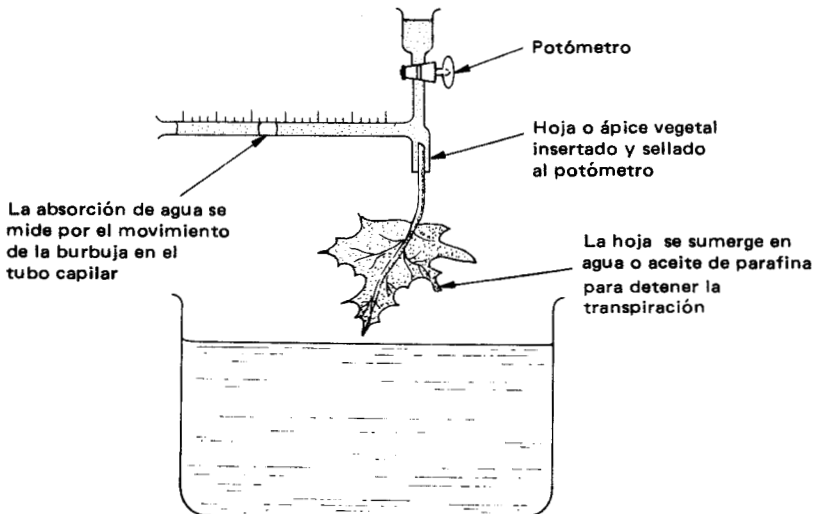
ABSORCIÓN DE AGUA EN PLANTAS TRANSPIRANTES. Cuando el agua se pierde por transpiración debe reemplazarse a través de las raíces. La pérdida de agua de las hojas significa que la cantidad de agua en la planta se reduce; consecuentemente su potencial es bajo (se torna fuertemente negativo) y el agua difunde hacia el interior de las raíces en favor del gradiente de potencial así producido. Las raíces no parecen contribuir activamente en el proceso. Por el contrario, acaso lo estorben. Si se remueven las raíces la absorción del agua por el vástago disminuye considerablemente. Al matar las raíces sumergiéndolas en agua hirviendo se reduce su resistencia, de manera que el agua puede succionarse mecánicamente a través de la planta más rápido que cuando las raíces están vivas; evidentemente ofrecen resistencia a la absorción. No obstante ello, son esenciales porque su gran superficie absorbente provee el contacto necesario entre la parte aérea de la planta y el agua del suelo. Si bien las raíces pueden entorpecer la absorción desde un recipiente de agua, son necesarias para el aprovechamiento de la que está finamente dispersa por todo el suelo.

La mayoría de las plantas necesitan oxígeno para producir un sistema radical lo suficientemente grande para absorber agua. Los suelos inundados pueden inhibir el desarrollo radical de manera drástica, debido a la carencia de oxígeno que, aun cuando el suelo tenga un excesivo suministro de agua, ésta se absorbe insuficientemente y la planta se marchita. Sin embargo, si bien las raíces son esenciales, operarían como un sistema pasivo a través del cual el agua se desplaza bajo la influencia del gradiente de potencial que se produce por su pérdida en las hojas.

LA RUTA DEL AGUA A TRAVÉS DE LOS TEJIDOS

Ahora se debe considerar este problema: ¿se mueve el agua realmente sólo en el apoplasto o también a través de las vacuolas de las células? Se ha sugerido que el agua se mueve a través de la corteza de la raíz por difusión osmótica de célula a

Figura 11-3. Aparato para medir la absorción de agua.



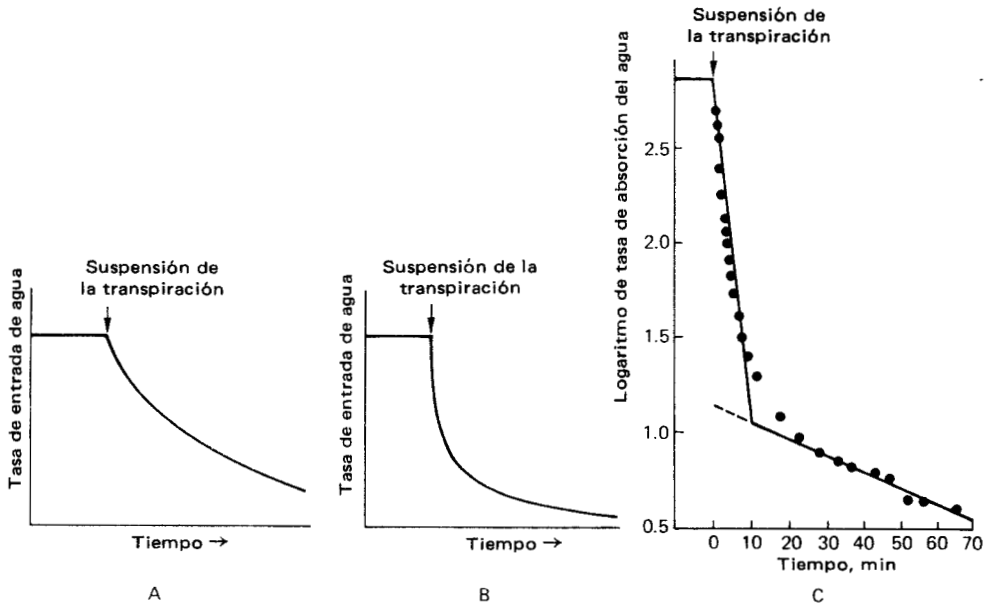


Figura 11-4. Resultados esperados (A y B) y reales (C) de un experimento sobre absorción de agua en hoja de *Pelargonium*. (Datos en C de resultados de P.E. Weatherly; En A.J. Rutter y F. H. Whitehead (eds.): *The Water Relations of Plants*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1963. Utilizados con permiso.)

célula, no por libre difusión a través del apoplasto. Tal sistema requeriría un gradiente de potencial de agua entre capas sucesivas de células, desde el exterior al interior de la corteza. Un gradiente de potencial osmótico no sería necesario, si la combinación de la presión de turgencia o hidrostática fuese tal que existiese un continuo gradiente de potencial de agua. Sin embargo el problema de regulación y mantenimiento de tal gradiente podría ser considerable.

El fisiólogo británico P.E. Weatherly, en Aberdeen, ha desarrollado un método experimental con referencia a este problema en los tejidos de hoja y tallo. Existen dos posibilidades: 1) el agua se mueve sólo a través de las regiones del espacio libre de las paredes de las células y espacios intercelulares (el apoplasto), o 2) se desplaza también a través de vacuolas de células. El experimento se realiza con el extremo de una planta bajo tensión de agua. Una planta de geranio (*Pelargonium*) se desprende por encima del suelo y se inserta a un potómetro, un mecanismo sensible para medir la absorción del agua, con las hojas en una atmósfera seca para promover la pérdida de agua, como se muestra en la Figura 11-3. Si las hojas se sumergen repentinamente en agua o aceite de parafina, la pérdida de agua cesa de inmediato y la tasa de absorción disminuye. Ahora bien, si toda o la mayor parte del agua de las células está implicada en el transporte, toda estará bajo tensión similar; en consecuencia, cuando cesa la pérdida de agua, su absorción disminuirá a una tasa estable hasta que se alivien las tensiones internas. El resultado experimental, medido con el potómetro, daría una curva como la que muestra la Figura 11-4A. Sin embargo, si el agua se está desplazando solamente en el apoplasto (aunque necesariamente en equilibrio con una importante cantidad de agua inmóvil de las vacuolas), resultará una curva diferente cuando se detenga la transpiración, como se muestra en la Figura 11-4B. Primero, habrá una caída repentina del flujo con-

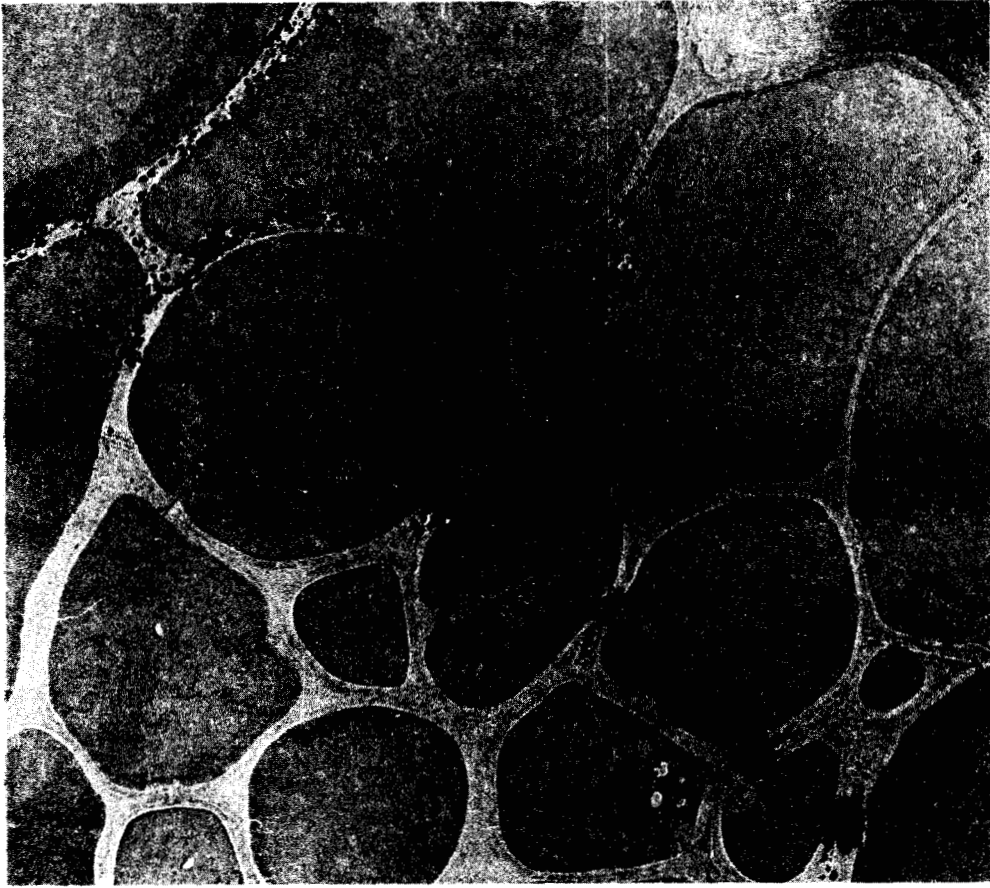


Figura 11-5A. Fotomicrografía electrónica de células del floema y una célula de la vaina fascicular (a la izquierda arriba) de hoja del algodónero (*Gossypium hirsutum*) en las cuales se han depositado cristales de azul de Prusia del agua que se mueve a través de la hoja. Los cristales del azul de Prusia pueden verse en la pared celular y el citoplasma pero no en las vacuolas o (en B, siguiente página) en la cutícula. (Fuente: T.O. Pizzolato, J.L. Burbano, J.D. Berlin, P.R. Morey y R.N. Pease: *J. Exp. Bot.*, 27, 145-61 (1976). Utilizada con permiso. Fotografía cedida amablemente por el Dr. Berlin.)

forme la tensión se atenúe. Ello ocurrirá más rápidamente, puesto que sólo un pequeño volumen de agua será necesario para elevar la tensión en el pequeño volumen del sistema de flujo. En consecuencia, puesto que el agua vacuolar debe estar finalmente en equilibrio con el agua en movimiento del apoplasto, ésta continuará entrando, pero con mayor lentitud, aliviando la tensión en las vacuolas con un equilibrio más lento. Esto determina la curva bifásica que se muestra en la Figura 11-4B. La Figura 11-4C muestra los resultados de un experimento real dirigido por Weatherly. Indica claramente que el agua en movimiento en el tejido del tallo y la hoja no es equivalente al agua total del sistema sino solamente a una pequeña proporción de ella. Así pues, la segunda posibilidad, la de que el agua se moviliza tanto a través del apoplasto como de las vacuolas, es probablemente la correcta.

En recientes experimentos, se dejaron transpirar hojas de algodón con sus

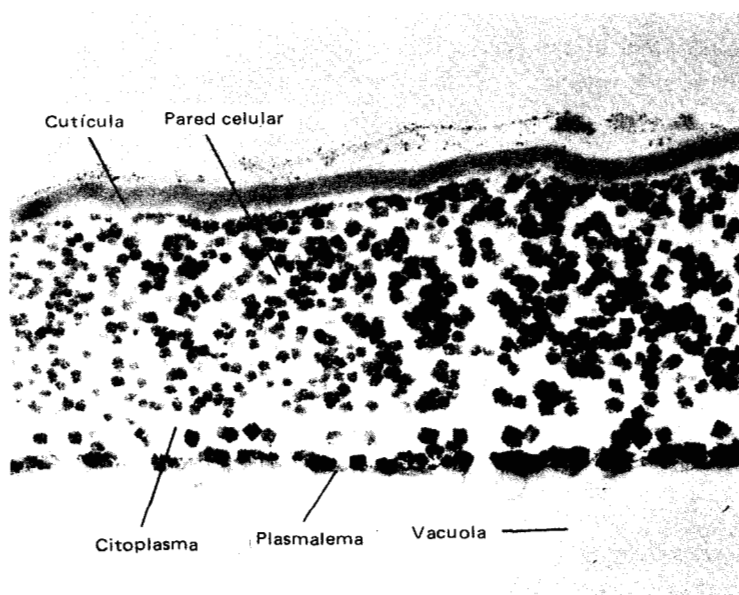


Figura 11-5B. Pared celular de una célula epidérmica de una hoja de algodónero tratada como en A pero mostrada a un aumento mucho mayor (Fotografía proporcionada amablemente por el Dr. J.D. Berlin, Texas Tech University.)

pecíolos en una solución de ferrocianuro de potasio; luego estas hojas se trataron con una solución de iones férricos que precipitaron el ferrocianuro como azul de Prusia, visible al microscopio óptico y en micrografías electrónicas. Los resultados de este estudio, en el que los depósitos de cristales de azul de Prusia mostraron las rutas y el flujo del agua, confirman que el agua se mueve principalmente a través del citoplasma y paredes celulares y no a través de vacuolas. Una típica micrografía electrónica se muestra en la Figura 11-5.

EL ASCENSO DE LA SAVIA

LAS FUERZAS NECESARIAS. El agua puede difundir de célula en célula hacia abajo de un gradiente y puede entrar al xilema con fuerza suficiente para generar altas presiones de 2-3 bars o aún mayores. No obstante, esta presión radical nunca es suficiente para elevar el agua a la copa de un árbol de gran altura, y con frecuencia puede ser demasiado baja en la mayoría de las plantas, en particular cuando la pérdida de agua es muy alta. Además, el flujo desde la presión radical no es lo suficientemente alto para explicar el movimiento de los volúmenes de agua que tiene lugar a través de un árbol. Ello requiere una presión de 10 bars (150 psi) para elevar el agua a 90 metros, altura de un árbol de gran tamaño, y se requiere mayor presión para vencer la resistencia en el tronco y mantener un flujo adecuado. Evidentemente, esta presión no puede suministrarse desde abajo puesto que las presiones de la raíz de tal magnitud nunca han sido medidas. La **capilaridad**, potencial mátrico de un sistema con vías estrechas, podría ser suficiente para elevar

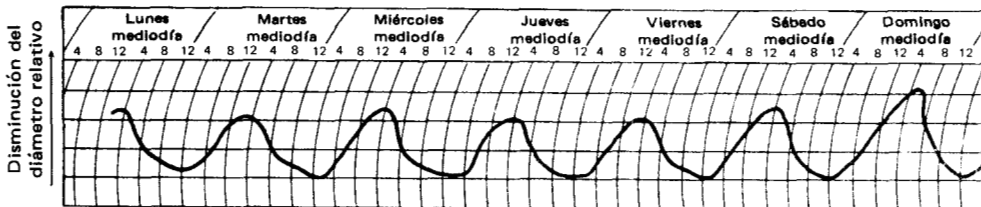
el agua a cortas distancias en los tallos, pero no a la altura o en las cantidades que se requieren.

La solución al problema descansa en la idea de que el agua se mueve en favor de un gradiente de potencial desde el suelo a la atmósfera, vía la planta. Ello significa que un potencial de agua muy bajo en la atmósfera, relativo al potencial de agua del suelo, suministra la fuerza que sube el agua de la planta a las hojas. En otras palabras, conforme el agua se evapora desde la superficie foliar, más agua se "jalada" hacia arriba por la tensión que así se crea.

A primera vista las fuerzas implicadas parecen increíblemente grandes. Parece imposible que las delicadas células de la hoja puedan soportar tensiones de 150 psi o mayores sin que se colapsen. Sin embargo, en razón de su pequeño tamaño, las células pueden tolerar tensiones mucho más grandes. El potencial de agua del aire es muy bajo: cerca del 50% de humedad relativa (HR) está muy próximo a 1,000 bars, o 15,000 psi, y es mucho más grande a HR baja.* La diferencia del potencial de agua ($\Delta\psi$) entre células foliares y atmósfera es con frecuencia muy grande, y la pérdida de agua de superficies celulares foliares genera una tensión tremenda en el interior de las células; ello se atenúa por el flujo de agua desde células internas, y finalmente desde el xilema de las venas foliares, así que la tensión se trasmite al agua del xilema.

LA COHESIÓN Y EL AGUA. Ahora el problema es ¿cómo puede el agua ser empujada hacia arriba en un sistema de tubos, como el xilema, a distancias mayores que la altura de una columna de agua sostenida por 1 atmósfera (atm) de presión (9.14 m)? Si se intentase levantar el agua de un tubo ejerciendo succión en su extremo superior, la columna se rompería y un vacío (o casi vacío lleno de vapor de agua) se formaría en el momento que la altura de la columna alcanzase cerca de 9 metros. La respuesta reside en el hecho de que las moléculas de agua tienen gran afinidad entre sí, y *delgadas columnas* de agua pueden soportar una tensión de hasta 1,000 atm sin que se rompan debido a las **propiedades cohesivas** de las moléculas. La teoría de que el agua puede ser empujada hacia lo alto de árboles grandes en largas columnas filiformes del xilema fue adelantada hacia 1894 y 1895 por varios científicos y elaborada por H. Dixon en Gran Bretaña, y O. Renner en Alemania, a principios del siglo veinte. Estas columnas normalmente no forman **vacíos** (rupturas) porque la propiedad cohesiva de las moléculas de agua es suficiente para impedir su separación o alejamiento de las paredes de los vasos.

Figura 11-6. Medición con dendrómetro del diámetro de un tronco de árbol. (De B.S. Meyer, D.B. Anderson y R.H. Böhning: *Introduction to Plant Physiology*. Por Litton Educational Publishing, Inc. Reimpreso con permiso de Van Nostrand Reinhold Company.)



* Conociendo la temperatura en grados absolutos (T) y la HR, el potencial de agua (ψ) del aire puede calcularse de la ecuación ψ (bars) = $-10.7 T \log (100/HR)$

La evidencia que sostiene la teoría de que el agua es empujada hacia arriba por la fuerza de la evaporación foliar es indirecta. Se ha demostrado claramente que el agua se desplaza en el xilema. Ello puede hacerse mediante inyección de colorantes, rastreadores radioactivos, o pequeños impulsos de calor en el interior de un tronco de árbol y siguiendo el movimiento del marcador. El hecho de que el agua del xilema esté bajo tensión puede observarse mediante cortes en el interior del tallo de una planta: el agua chasqueará dentro del xilema y si se añade agua a la superficie seccionada será llevada hacia el interior. Si se coloca un micrófono sensible contra el tallo de una planta, se podrá escuchar el chasquido de los cordones de agua de xilema, particularmente en días calurosos y secos. Las amplias interrupciones o vacíos pueden causar marchitez severa, debido a que una columna rota ya no puede transmitir a las raíces la tensión necesaria para elevar el agua. Se presupone que estos cordones interrumpidos se reconectan en la noche por la presión de la raíz, cuando disminuye la tensión causada por la evaporación de agua de las hojas.

Tal vez la evidencia más efectiva surge de mediciones con el **dendrómetro**, dispositivo consistente en un cinturón de metal cuya circunferencia exacta es variable y calculada mediante un fino instrumento, que mide el perímetro de un tronco de árbol. Puede demostrarse experimentalmente que una pieza de tubería de caucho se contrae en su periferia ante la succión, es decir, si sus contenidos están bajo tensión. Lo mismo se aplica a un tronco de árbol. Las mediciones del dendrómetro demuestran que la periferia de un árbol disminuye durante el día cuando son más altas las tasas de evaporación, lo que indica que los contenidos están bajo creciente tensión. En contraste, se incrementa en la noche cuando la evaporación disminuye y la tensión sobre el agua del tronco se reduce. Una típica medición de dendrómetro se muestra en la Figura 11-6.

Con esta teoría de movimiento de agua en los tallos surge el problema de que las interrupciones en la columna acuosa son el resultado de sequía excesiva, formación de burbujas gaseosas de gas disuelto y rupturas mecánicas. Estas rupturas deben, teóricamente, inactivar el cordón de xilema donde ocurren y reducir la capacidad del sistema para movilizar el agua. Muchas de esas rupturas suceden pero no parecen afectar seriamente el movimiento del agua. Presumiblemente cuando la tensión se relaja en la noche, la columna se reconecta de nuevo. Si los cortes se hacen en un tronco de árbol de modo que desaparezcan continuas columnas verticales de xilema, el agua aún puede ascender en zig-zag, si bien a una tasa reducida. Parece probable que el transporte lateral se produce como consecuencia de la difusión en el parénquima del xilema, el tejido vivo de la madera.

TAMAÑO DE LOS VASOS. Han surgido interrogantes sobre el tamaño de los vasos de xilema a través de los cuales debe fluir el agua. Se ha demostrado que en pequeños vasos la tasa de flujo del agua varía de acuerdo al cuadrado del radio del vaso (ley de Poiseuille). Las plantas con tallos largos y estrechos, como los bejucos, tienden a poseer vasos de gran diámetro que permiten altas tasas de flujo. Puesto que la tasa de flujo varía inversamente a la longitud, tal arreglo permite la transferencia del agua a través de largas distancias en un tallo de pequeño diámetro. Sin embargo, tales vasos están más expuestos a la ruptura de la columna de agua, y la gran presión radical de los bejucos puede estar asociada a la necesidad de volver a llenar vasos que se vaciaron debido a los vacíos o a las rupturas.

Por otra parte, los árboles que poseen un diámetro mucho más grande en relación a su longitud, tienden a poseer elementos conductores de xilema más

Tabla 11-1. Valores estimados para potencial de agua (ψ) y diferencia de potencial de agua ($\Delta\psi$) en un hipotético sistema suelo-planta-aire. La planta es un árbol pequeño, el suelo está bien irrigado y el aire está aproximadamente a 50% de humedad relativa, a 22°C ($\psi = -1,000$ bars)

	ψ , bars	$\Delta\psi$, bars
Agua edáfica	-0.5	
Raíz	-2	-1.5
Tallo	-5	-3
Hoja	-15	-10
Aire	-1,000	-985

pequeños. Esto significa que el agua puede ser impulsada a alturas mayores por fuerzas más grandes, y la reducción de la capacidad de transporte causada por vasos de pequeño diámetro es compensada por el diámetro agrandado del tronco y el número correspondientemente mayor de elementos conductores.

Los cambios extremos de temperatura son probablemente la causa de la formación de burbujas en el agua bajo tensión, y es probable que la congelación de ésta provoque la ruptura de la columna de agua porque los gases disueltos se separan de la solución en congelación. Esto puede explicar el por qué las plantas que viven en las zonas de frío atemperado o árticas, tienden a poseer tallas de vasos inferiores a las de plantas que viven en zonas tropicales. Los árboles de coníferas, que comúnmente medran en climas templados o árticos, carecen en absoluto de vasos y sólo poseen traqueidas de diámetro mucho más pequeño.

TEORÍAS ALTERNATIVAS. Se han aportado varias propuestas alternativas. Una consiste en que el agua asciende en los árboles principalmente como vapor. Empero, se sabe que la mayor parte del agua en el xilema está en estado líquido, no de vapor. Se han propuesto distintas formas de activos sistemas de bombeo pero no se han encontrado dispositivos mecánicos o bioquímicos que pudieran llevarlo a cabo. Parece improbable el transporte activo de agua en células vivas de árboles. En primer lugar la resistencia de las células vivas al flujo sería muy grande y aumentarían considerablemente las fuerzas que se requieren para movilizar grandes cantidades de agua. Si a una planta marchita se le cortan las raíces y su tallo se coloca en agua, se recobra con más rapidez que cuando las raíces de una planta intacta se colocan en agua. Esto demuestra la gran resistencia al transporte del agua por parte del tejido vivo y hace suponer que el agua se desplaza a través del tallo en tejido no vivo. La aplicación de venenos o frío como inhibidores metabólicos al tallo de un árbol también provoca poco o ningún efecto sobre el movimiento del agua, lo que refuerza el concepto de que las células muertas están implicadas en el transporte del agua y que no hay gasto de energía en su tallo.

En consecuencia, la posibilidad de que las células vivas contribuyan sustancialmente al movimiento ascensional del agua es bastante remota. La teoría de que el agua asciende en el xilema de las plantas grandes fundamentalmente bajo la influencia de las fuerzas de evaporación de las superficies foliares, parecería ser la

Tabla 11-2. Mediciones reales de potenciales de agua en el suelo y diferentes partes de árboles en distintos tiempos.

Especies	<i>Juniperus scopulorum</i> (enebro)			<i>Ulmus parvifolia</i> (olmo)			<i>Elaeagnus angustifolia</i> (olivo ruso)			<i>Acer glabrum</i> (arce)		
	17 despejado	18 noche	20 lluvia	12 despejado	16 despejado (+ irrigación)	17 noche	16 despejado	17 noche	16 despejado	17 noche	17 despejado	18 noche
Fecha, septiembre	17	18	20	12	16	17	16	17	16	17	17	18
Tiempo, hr	1.500	0.500	1.200	1.400	1.400	0.400	1.500	0.500	1.500	0.500	1.500	0.500
Condiciones	despejado	noche	lluvia	despejado	despejado (+ irrigación)	noche	despejado	noche	despejado	noche	despejado	noche
Temperatura, °C	18	10	12	27	16	7	16	7	16	7	16	7
ψ suelo, bars	-5.7	-6.0	-7.1	-4.6	-0.1	-0.1	-3.3	-3.3	-3.3	-3.3	-5.7	-6.0
ψ tronco, bars	-8.6	-6.6	-7.9	-7.0	-2.6	-2.6	-7.4	-3.7	-7.4	-3.7	-8.9	-6.8
ψ ramas, bars	-12.0	-9.4	-8.7	-7.6	-5.3	-4.1	-	-	-	-	-	-
ψ ramillas, bars	-21.8	-11.8	-12.2	-23.0	-16.8	-5.7	-17.7	-10.7	-17.7	-10.7	-25.2	-8.8
ψ hojas, bars	-40.0	-25.0	-	-24.5	-23.9	-10.7	-31.9	-17.6	-31.9	-17.6	-43.0	-32.2

Fuente: Datos de H.H. Wiebe, R.W. Brown, T.W. Daniel y E. Campbell: *Bioscience*, 20:226 (1970). Utilizados con permiso.

explicación más correcta. Una considerable dosis de evidencia sostiene este punto de vista, en tanto que las demás alternativas carecen de apoyo o parecen contravenir los hechos conocidos.

EL FLUJO DEL AGUA

El agua se mueve bajo la influencia de un gradiente en el potencial de agua (ψ) y su movimiento se dificulta por diversas resistencias al flujo que incluyen la viscosidad de la solución, la permeabilidad de las membranas y la resistencia al flujo en los pasajes estrechos. Considerando todas estas resistencias juntas, a un estado uniforme de tasa de flujo (F) en cualquier parte del sistema se referirá a estas cantidades como

$$F = \frac{\Delta\psi}{\text{resistencia}}$$

y para todo el sistema

$$F = \frac{\Delta\psi \text{ total}}{\text{suma de resistencias}}$$

En un sistema de estado uniforme la tasa de flujo es constante, de manera que es posible relacionar la resistencia de cualquier parte del sistema a la caída del potencial de agua a través de esa parte del sistema. Algunas medidas estimadas de potencial de agua en varias partes del sistema suelo-aire-agua de una planta se muestran en la Tabla 11-1. Puede advertirse que el valor más grande para $\Delta\psi$ corresponde al punto donde el agua abandona la hoja y se evapora hacia la atmósfera. Esto indica que la resistencia en este punto es mucho mayor que en cualquier otro lugar del sistema. Por tanto, este es el punto en el que debiera aplicarse el control efectivo del sistema. Los mecanismos de control y su operación se estudian en el Capítulo 14, en la sección sobre los estomas.

Algunos valores reales de mediciones de potenciales de agua del suelo y árboles bajo distintas condiciones y a diferentes horas del día se presentan en la Tabla 11-2. Puede observarse que los potenciales de agua, y por tanto las tasas de flujo, están directamente relacionadas a las condiciones de irrigación (las cuales afectan los potenciales de agua del suelo), la hora del día y condiciones atmosféricas (las cuales afectan el potencial de agua del aire). Por tanto, la tasa de flujo del agua a través de los árboles, que es directamente proporcional al diferencial de potencial de agua entre el aire y el suelo, varía con las condiciones externas cambiantes, y el balance hídrico de las plantas se ajusta automáticamente a las condiciones externas y al requerimiento para diferentes tasas de flujo.

RESUMEN

El proceso del movimiento de agua a través de la planta puede sintetizarse como sigue: el agua penetra al espacio libre o apoplasto de las raíces y se mueve por ósmosis para salvar la barrera impuesta por la banda de Caspary de la endodermis. El potencial osmótico se genera con la absorción de solutos desde la solución del

suelo por los protoplastos de las células corticales y el transporte de esos solutos vía el simplasto a través de la endodermis, que se continúa por su retorno al apoplasto dentro de la estela. En este proceso puede producirse cierta presión positiva en el xilema de la parte inferior del tallo, la cual puede ser suficiente para transportar agua lentamente hasta una altura considerable de aquél. Este puede ser el mecanismo mediante el cual se reparan las columnas de agua que se rompen o se rellenan los vasos xilemáticos vacíos. Sin embargo, la principal fuerza impulsora del movimiento ascensional del agua, es la evaporación de ésta de las superficies foliares. El agua asciende en el tallo, atraída hacia arriba por la tensión que produce su pérdida desde las hojas. La propiedad cohesiva del agua es suficiente bajo circunstancias normales, así las columnas de agua resisten la tensión del impulso ascensional que causan las fuerzas de evaporación.

LECTURAS ADICIONALES

- Artículos en *Annual Reviews of Plant Physiology* bajo el encabezado "Water Relations".
Slatyer, R.O.: *Plant Water Relations*. Academic Press, Nueva York. 1967.
Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. II. Academic Press, Nueva York. 1959.
Sutcliffe, J.: *Plants and Water*. St. Martin's Press, Inc. Nueva York. 1968.

Capítulo 12

ABSORCIÓN Y TRANSFERENCIA DE SOLUTOS

MECANISMOS PARA EL MOVIMIENTO DE SOLUTOS

Los solutos pueden movilizarse por difusión a través de canales que presentan barreras físicas, o pueden ser arrastrados mediante el flujo del solvente (fuerzas de arrastre de solvente). Sin embargo, si una barrera física, como una membrana o un material coloidal como el citoplasma, interfiere su libre paso, una diversidad de mecanismos puede implicarse en la transferencia del soluto a través de la barrera. Si ésta no es completa, la solución puede atravesarla o los componentes de la solución pueden difundir a través de ella. Sin embargo, es evidente que la tasa de difusión o de flujo se verá afectada por las propiedades de la barrera. Si ésta pertenece a un sistema viviente, como membrana o citoplasma, los solutos pueden atravesarla por difusión pasiva o por transporte activo (transporte activo es la transferencia efectiva de moléculas de un sitio a otro mediante algún proceso que requiera energía). La diferencia es que si las moléculas se mueven por difusión, lo hacen sólo en favor de un gradiente de potencial, en tanto que si lo hacen por transporte activo, parecen moverse en contra de ese gradiente.

Los solutos también pueden atravesar una membrana por medio de otros procesos. El material puede movilizarse por la formación de burbujas o vesículas sobre un lado de la membrana que descargan sus contenidos sobre el otro lado. Este proceso se denomina pinocitosis y es básicamente la descarga de pequeñas vacuolas a través de una membrana. La pinocitosis constituye un proceso no selectivo porque los solutos se mueven sólo como parte de la pequeña burbuja de solución, no independientemente. El transporte activo, por otra parte, puede ser altamente selectivo.

DIFUSIÓN

CARACTERÍSTICAS DE LA MEMBRANA Y EL SOLUTO. Las sustancias no electrolíticas (partículas sin carga) tienden a difundir a través de membranas a una tasa más o menos proporcional a su solubilidad en lípidos o solventes grasos, e inversamente proporcional a su tamaño molecular, como se muestra en la Figura 12-1. La dependencia en tamaño sugiere que las moléculas deben atravesar espacios o huecos, y que las membranas celulares son estructuras cribosas o compuestas de micelas o

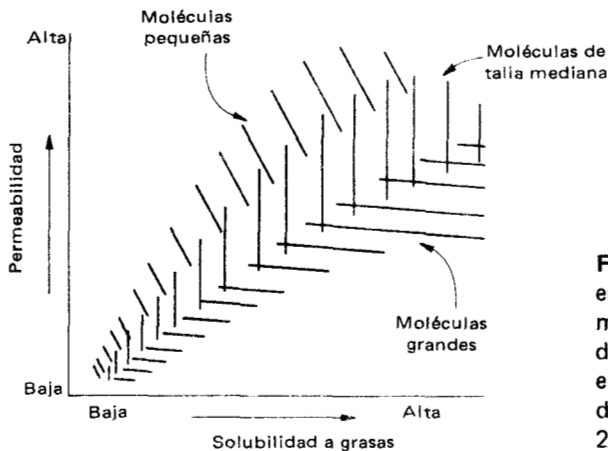


Figura 12-1. Relación aproximada entre solubilidad a las grasas, tamaño molecular y permeabilidad en células de *Chara*, de diversas sustancias no electrolíticas. (Modificada con datos de R. Colander: *Physiol. Plant.*, 2:302. 1943.)

pequeñas subunidades dispuestas en cierto patrón regular con espacios entre ellas. Sin embargo, el hecho de que la tasa de difusión de solutos varíe con su solubilidad a las grasas apoya los modelos de estructura de membranas (Capítulo 3, página 53) que indican una o más capas lipídicas. Es posible, empero, que una estructura compuesta, consistente de una doble capa discontinua, con poros de diverso tamaño, pudiera representar más correctamente el verdadero estado de cosas. El efecto de solubilidad de grasas podría resultar del movimiento de solutos, ya sea a través de la estructura, o a través de huecos o poros en ella, ordenados con grupos lipofílicos expuestos.

Las paredes celulares parecen ser permeables a la mayoría de los solutos, mientras que la permeabilidad de las membranas es mucho menor, de ahí que sea la sustancia celular viva la que afecta y controla el transporte de solutos al interior y hacia fuera de las células. Las paredes celulares y los espacios intercelulares que son permeables al agua son también esencialmente permeables a los solutos. Los gases disueltos se mueven con mucha más libertad; las células son casi tan permeables a los gases como al agua.

Sin embargo, las paredes celulares no tendrían mucha importancia en el transporte de solutos. Están perforadas por numerosos poros u orificios diminutos llamados **plasmodesmos** (ver Figura 3-1). La membrana citoplásmica externa (plasmalema) de células adyacentes está en íntimo contacto con cada plasmodesmo. Puesto que puede haber hasta 5×10^8 plasmodesmos por cm^2 , significa que las células contiguas poseen gran cantidad de canales a través de los cuales tiene lugar transporte activo o pasivo de sustancias sin que tengan que atravesar la pared celular. Por lo tanto, las propiedades de las membranas y su interacción con los solutos es la faceta más importante de la transferencia de solutos.

El estudio de la difusión de electrolitos y su transporte a través de membranas presenta problemas especiales. Generalmente los iones tienen una permeabilidad mucho menor que las partículas sin carga, porque ésta les dificulta penetrar una membrana con grupos activos o cargados que los repelen o atraen (y por lo tanto los inmovilizan). Como resultado de la carga, los iones tienden a rodearse de una capa importante de moléculas de agua, y esta envoltura de hidratación agranda su tamaño lo suficiente como para afectar la penetración a través de los poros de la membrana. Además, en general, los iones son fuertemente lipofóbicos, de ahí que posean tasas bajas de difusión. Finalmente, el movimiento y dis-

tribución de iones son afectados por el potencial eléctrico del sistema así como por su potencial químico. El movimiento de iones, por lo tanto, se considera por separado, junto con un estudio de los mecanismos por los cuales los iones o solutos pueden transferirse activamente a través de membranas.

DIFUSIÓN Y PERMEABILIDAD. La difusión de moléculas es su movimiento neto hacia abajo de un gradiente de energía libre o potencial químico. La tasa de difusión varía con el gradiente de potencial químico o la diferencia en actividad (en esencia equivalente a la concentración) a través de la distancia de difusión. En consecuencia, el flujo molecular a través de una membrana (J , el número de partículas que atraviesan un área dada de membrana en un tiempo dado) es proporcional a la fuerza de transporte, que es la diferencia de concentración sobre cualquier lado de la membrana (ΔC):

$$J = P \Delta C$$

donde P es un coeficiente de permeabilidad, que mide la capacidad para atravesar la membrana de la sustancia en cuestión. Sin embargo, la permeabilidad de una membrana es proporcional a la capacidad de movimiento de soluto para difundir a través de ella, e inversamente proporcional al grosor de la membrana. Consecuentemente, el flujo puede medirse mediante

$$J = \frac{D}{X} \Delta C$$

donde D es el coeficiente de difusión de una sustancia dada, a través de la membrana, y X es el espesor de la membrana. Esto demuestra que el grosor de la membrana es extremadamente importante. Puesto que los coeficientes de difusión de la mayoría de las sustancias son muy pequeños, se necesitan membranas lo más delgadas posible para transporte eficiente. De hecho, los valores de D son tan pequeños para muchos solutos que podrían no penetrar a la tasa necesaria a menos que esté en operación algún mecanismo de transporte activo.

ACUMULACIÓN POR DIFUSIÓN. El proceso de acumulación, que usualmente se produce dentro de la célula implica una concentración más alta de la sustancia sobre un lado de la membrana que sobre el otro. Dado que la fuerza motora de la difusión se origina en una diferencia de concentración, es imposible que se consiga la acumulación mediante simple difusión, ya que ninguna diferencia de concentración es posible en equilibrio. Sin embargo, si las condiciones dentro de la membrana son tales que el estado físico o químico de la sustancia se cambia al entrar, puede producirse alguna acumulación importante. Por ejemplo, si se suministra a las células el colorante vital rojo neutro, éste se acumula en su interior a una concentración que puede superar en 30 veces la concentración externa. Esto se debe a que el colorante se suministra a un pH alrededor de 8, al cual las moléculas no están disociadas. Al entrar en una célula cuya solución vacuolar tenga un pH cercano a 5.6 las moléculas de colorante se disocian. Puesto que las paredes celulares son impermeables a la forma iónica del colorante, éste no podrá difundir al exterior de nuevo, y se produce la acumulación. El proceso, sin embargo, no tiene lugar sin gasto de energía. El sistema celular, cualquiera que sea, aporta

la fuerza motora y sostiene el pH interno suficientemente bajo para mantener las moléculas de colorante en forma ionizada. De manera similar, si una molécula se precipita, adsorbe o cambia químicamente al entrar en una célula, puede ser concentrada sin que se necesite ningún proceso activo de transporte. Nuevamente, la propia célula suministra la fuerza impulsora que aporta la energía necesaria para inactivar las moléculas que acceden a su interior.

MOVIMIENTO DE IONES

PROBLEMAS ESPECIALES. El movimiento de iones y su transporte a través de membranas implican problemas especiales. Debido al gran tamaño de su envoltura de hidratación y a su escasa solubilidad lipídica, generalmente los iones presentan muy baja permeabilidad a través de las membranas. Las fuerzas que actúan sobre iones que incluyen gradientes de potencial eléctrico, o gradientes de potencial de carga, son lo más importante de esto, así que sus movimientos están influidos tanto por distribución de carga como por concentración. Además, el movimiento de un ion influye automáticamente sobre el patrón de carga del sistema, de modo que el movimiento de otros iones se ve afectado sin importar el signo de sus cargas. En consecuencia, el movimiento activo de iones puede llevarse a cabo por la generación de gradientes eléctricos, y viceversa.

ANTAGONISMO. Este es un fenómeno importante que puede proteger a las plantas de los efectos tóxicos de ciertos iones. Una planta que se coloca en una solución diluida de cloruro de potasio, acumulará iones de potasio rápidamente hasta alcanzar niveles tóxicos, y puede morir. Sin embargo, si en la solución hay cantidades ínfimas de calcio, la absorción de potasio se reduce considerablemente y no se presenta toxicidad. Se dice que el calcio *antagoniza* con la absorción de potasio. De manera similar, el calcio antagoniza con el sodio, y también el sodio o el potasio, agregados en pequeñas cantidades, antagonizan la absorción de calcio. Aparentemente los iones no han de estar relacionados (es decir, no están en el mismo grupo en la tabla periódica) para que sea efectivo el antagonismo. El sodio no interfiere la absorción del potasio, y el bario no se opone al calcio; en cambio, el sodio o el potasio serán antagónicos con respecto al bario o al calcio. Se cree que el calcio es necesario para la integridad estructural de las membranas. En su ausencia, los mecanismos selectivos de transporte se interrumpen y se incrementa la indiscriminada permeabilidad de la membrana. Esto podría ser la base del efecto antagónico del calcio.

Sólo se necesitan concentraciones pequeñas del ion antagonizante para que el antagonismo sea reversible. Por lo tanto, es improbable que el antagonismo opere al nivel de transportadores de iones específicos. Se ha propuesto que los elementos antagónicos pueden afectar la estructura coloidal de la superficie absorbente, ejerciendo así una influencia, pero las cantidades que se requerirían para cambiar efectivamente la permeabilidad de las membranas parecen ser demasiado grandes. No se ha adelantado ninguna otra explicación satisfactoria con relación al antagonismo. El proceso es de indudable valor en el campo. Muchos suelos poseen ciertos elementos en exceso, en particular potasio o calcio y con seguridad ocurrirían efectos tóxicos si algunos mecanismos de regulación, como el antagonismo, no se desarrollaran. Sin embargo, también existe un lado negativo: el exceso de algunos iones pueden interferir la incorporación de otros

iones necesarios e inducir, así, síntomas de deficiencia, aun cuando el ion necesario esté presente en cantidades suficientes en el suelo. En consecuencia, el exceso de sodio en el suelo acaso provoque deficiencia de calcio a través del antagonismo.

POTENCIAL ELECTROQUÍMICO. Al igual que las partículas no iónicas difunden hacia abajo de un gradiente de potencial químico, los iones difunden en favor de un gradiente de potencial electroquímico. Tal gradiente posee un componente químico y un componente eléctrico. Existe un gradiente de potencial químico si la concentración de un ion en un lado de una membrana es mayor que en el otro. Un gradiente de potencial eléctrico puede resultar de la presencia de iones o partículas cargadas, pero también de la carga sobre un lado de la membrana con respecto al otro (es decir, las cargas pueden estar asociadas con la superficie de la membrana o con algún componente fijo o no difusible sobre uno u otro lado de la misma).

Por lo tanto, puede existir una situación donde, por ejemplo, un catión esté más concentrado dentro de la célula que en el exterior, pero que el interior de la célula esté negativamente cargado con respecto al exterior. Así el ion tenderá a difundir hacia *fuera* y abajo del gradiente de potencial químico, pero tenderá a difundir hacia *dentro* y abajo del gradiente de potencial eléctrico. La dirección final del movimiento estará determinada por el componente del gradiente (eléctrico o químico) más acentuado.

La relación entre el electropotencial y el potencial químico se define por la ecuación de Nernst, que se ha derivado de las leyes básicas físicas y químicas

$$\Delta\epsilon = \frac{2.3 RT}{zF} \log \frac{a_i}{a_o}$$

donde $\Delta\epsilon$ es la diferencia electropotencial a través de la membrana y a_i/a_o es la diferencia de potencial químico, siendo la relación de actividad interna y externa (esencialmente la actividad es equivalente a la concentración molar). R es la constante del gas, F la constante de Faraday y z es la carga por ion, o valencia. Suponiendo una temperatura constante puede observarse que para cada ion

$$\Delta\epsilon = -K \log \frac{\text{concentración interna}}{\text{concentración externa}}$$

o, en otras palabras, el potencial electroquímico a través de una membrana varía de acuerdo al logaritmo de la razón de la concentración iónica en uno u otro lado de la membrana. Esta relación es extraordinariamente valiosa en el estudio del transporte activo (página 318).

EQUILIBRIO DE DONNAN. El equilibrio de Donnan es un fenómeno de acumulación de iones llamado así en homenaje a su descubridor: F.G. Donnan. Si existe una carga negativa de no difusión sobre un lado de una membrana (para simplificar puede decirse dentro de una célula), esto genera un gradiente de potencial a través de la membrana en favor del cual difunden los iones. El resultado es que, en equilibrio electroquímico, la *concentración* (potencial químico) de iones no necesariamente es igual dentro que fuera. Por lo tanto, como resultado de un des-

equilibrio eléctrico que se mantiene debido a cargas de no difusión, se establece un desequilibrio de concentración.

La ecuación que describe el equilibrio de Donnan establece que la razón de iones positivamente cargados, del interior al exterior, debe igualar la razón de iones negativamente cargados, del exterior al interior (los corchetes indican concentración).

$$\frac{[\text{iones positivos dentro}]}{[\text{iones positivos fuera}]} = \frac{[\text{iones negativos fuera}]}{[\text{iones negativos dentro}]}$$

La Figura 12-2 muestra una situación que representa una célula en la cual las cargas internas fijas están balanceadas por iones de potasio. La célula está situada en una solución de potasio (Figura 12-2B), y está inicialmente fuera de equilibrio con su solución circundante. Luego de alcanzar el equilibrio, como se ve en la Figura 12-2C, el potasio se ha concentrado dentro de la célula y el cloruro es excluido como resultado de la influencia de los cambios negativos permanentes en el interior. Este equilibrio del tipo Donnan puede concentrar las sustancias de una célula hasta más de 30 veces la concentración externa o del medio ambiente. La acumulación de zinc por las raíces, por ejemplo, se debe principalmente a la formación de un equilibrio de Donnan así como a la formación de derivados de zinc estables o no ionizados dentro de la célula.

EL POTENCIAL DE MEMBRANA. Se ha determinado que la mayoría de las membranas biológicas tienen un potencial o diferencia de carga de un lado a otro; en general el lado interior de las células es negativo con relación al exterior. Tales potenciales de membrana influyen sobre el flujo de iones, pero de hecho pueden establecerse por una difusión desigual de iones. Un potencial se forma, por ejemplo, si existen cargas fijas sobre uno de los lados de la membrana. De la misma forma, pueden resultar en un potencial, como muestra la Figura 12-3, tasas desiguales de difusión de los componentes iónicos de una sal a través de la membrana, tasas desiguales de difusión de diferentes iones en lados opuestos de la membrana, o transporte activo de una partícula cargada, ion, o electrón. Cualquiera sea la fuente de potencial, ésta afecta el gradiente de potencial electroquímico a través de la membrana y, por lo tanto, la difusión de iones. Es posible, además, que los potenciales eléctricos o gradientes de potencial de las plantas sean importantes en el establecimiento de patrones de desarrollo (ver Capítulos 19 y 20, páginas 488, 522). Hasta ahora la fisiología y la generación de potenciales no se han estudiado tan intensamente en las plantas como en los animales.

TRANSPORTE ACTIVO

DEFINICIÓN. El transporte activo es la transferencia de iones o moléculas a tasas o cantidades que parecen contravenir las leyes de difusión y equilibrio electroquímico. Ello sólo puede conseguirse mediante inversión de energía. Por lo tanto, el transporte activo puede definirse como el movimiento de iones contra un potencial electroquímico mediante el uso de energía derivada del metabolismo. Es la participación del metabolismo como fuerza impulsora de transporte.

Uno de los problemas inherentes al concepto de transporte activo es que el

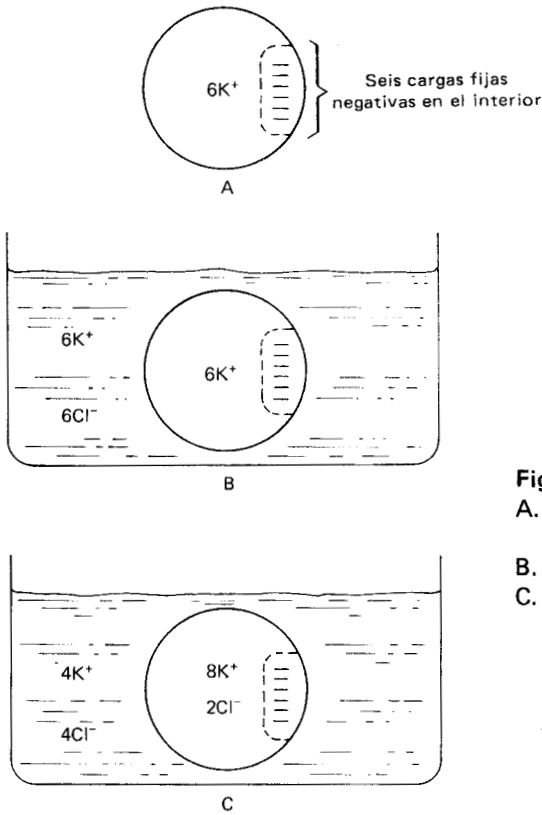


Figura 12-2. Equilibrio de Donnan.

- A. Célula con cargas fijas neutralizadas por iones K⁺.
- B. Célula situada en una solución de KCl.
- C. El equilibrio de Donnan se ha establecido. El K⁺ se ha acumulado dentro de la célula, el Cl⁻ se ha excluido.

$$\frac{(K_1^+)}{(K_0^+)} = \frac{(Cl_0^-)}{(Cl_1^-)} \quad \therefore \frac{8}{4} = \frac{4}{2}$$

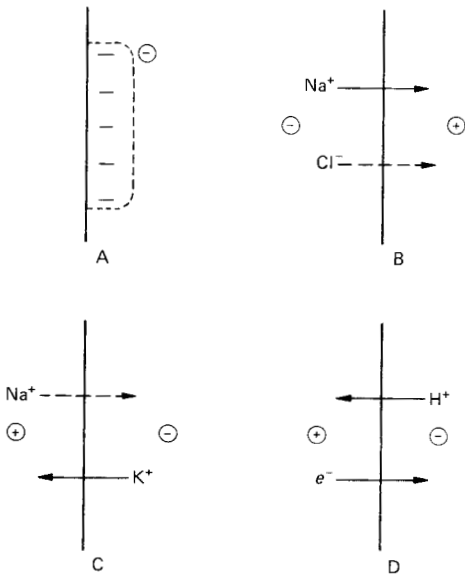


Figura 12-3. Potencial de membrana.

- A. Las cargas fijas dan por resultado una carga negativa en el lado derecho de la membrana.
- B. Tasas desiguales de difusión de aniones y cationes resultan en carga positiva en el lado derecho de la membrana.
- C. Tasas desiguales de difusión de iones de igual carga dan por resultado una carga negativa en el lado derecho de la membrana.
- D. Transporte activo de cargas o iones: Aquí dos procesos coadyuvan a la formación de una carga negativa en el lado derecho de la membrana.

aporte de energía puede ser totalmente extraño al proceso real del transporte, y el grado de esa condición extraña habrá de determinar si el proceso se considera activo o pasivo. Por ejemplo, aun para establecer un equilibrio de Donnan, una concentración química pasiva de iones en favor de un gradiente de potencial electroquímico, requiere, en esencia, un gasto de energía metabólica para establecer y mantener el sistema, así como las cargas fijas que hagan posible la concentración de Donnan. Igualmente, los solutos pueden ser transportados activamente a través de una membrana y, como consecuencia, el agua se difundirá a través de la membrana por ósmosis. Sin embargo, el mecanismo por el que se desplaza el agua es esencialmente pasivo, por debajo de un gradiente de potencial. En este caso, el término "activo" puede, entonces, aplicarse a la transferencia de solutos pero no a la transferencia de agua.

El fisiólogo vegetal norteamericano J. Levitt ha establecido cuatro criterios para caracterizar el transporte activo:

1. Que la tasa de transporte supere la que se prevé para la permeabilidad y el gradiente electroquímico.
2. Que el estado estable final del potencial electroquímico no esté en equilibrio en la región de transporte.
3. Que exista una relación cuantitativa entre el grado de transporte y el de energía metabólica invertida.
4. Que el mecanismo de transportación dependa de la actividad celular.

A menudo puede haber confusión porque los investigadores no examinan críticamente el sistema para determinar si la acumulación no resulta de algún proceso no activo como un equilibrio de tipo Donnan, o de la formación de algún derivado electroquímico inactivo (por ejemplo, precipitado, iones de una partícula sin carga, un derivado químico, etc.). Muchos de los así llamados procesos activos pueden finalmente reconocerse como pasivos. Obviamente, es difícil o imposible estudiar iones que formen derivados de componentes celulares, o se absorban con facilidad a ellos, tales como fosfato o hierro. En consecuencia, el estudio del transporte activo es bastante difícil.

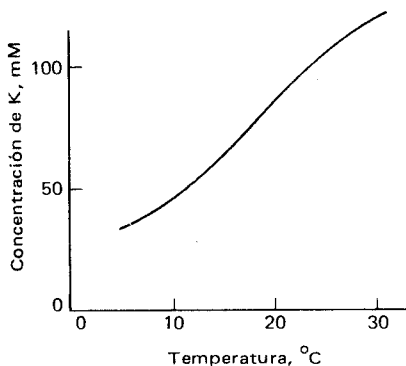


Figura 12-4. El efecto de la temperatura sobre la absorción de K^+ por las raíces de cebada. (De datos de D.R. Hoagland y T.C. Broyer: *Plant Physiol.* 11:471-507. 1936.)

APOYO EXPERIMENTAL PARA EL TRANSPORTE ACTIVO. Una de las técnicas recientes más importantes que ha permitido a los fisiólogos atacar estos problemas consiste en el uso de isótopos de iones no naturales como el bario y el rubidio. Los isótopos son rastreados fácilmente, son susceptibles de ser medidos en pequeñas cantidades y las condiciones se simplifican por la presencia de grandes depósitos celulares de los iones en cuestión. La situación puede complicarse porque muchos de los sistemas de transporte son bastante específicos en cuanto a iones pero usualmente son capaces de transportar iones estrechamente relacionados. Así, un sistema transportador de potasio puede transportar rubidio, y el rubidio radioactivo ha sido muy utilizado para estudiar el sistema transportador de potasio.

Los primeros experimentos sobre transporte activo incluyeron estudios sobre los efectos de varios factores de importancia en el metabolismo. Inicialmente se descubrió que la acumulación de potasio estaba fuertemente afectada por la temperatura (Figura 12-4) y el oxígeno (Figura 12-5), factores ambos que inciden en el metabolismo. La adición del azúcar, substrato respiratorio, también estimula la incorporación iónica por las raíces (Figura 12-6). Finalmente, la absorción iónica es proporcional a la tasa misma de respiración, tal y como se mide mediante la absorción de O_2 y la evolución del CO_2 (Figura 12-7). Todos estos datos y los resultados de muchos experimentos similares sugieren claramente que en el transporte de los iones en cuestión interviene la energía metabólica liberada en el proceso de respiración.

Figura 12-5. El efecto del oxígeno sobre la absorción de K^+ por raíces de cebada. (De datos de D.R. Hoagland y T.C. Broyer: *Plant Physiol.*, 11:471-509. 1936.)

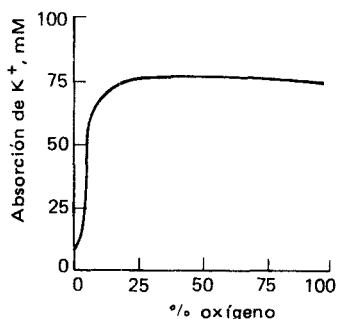
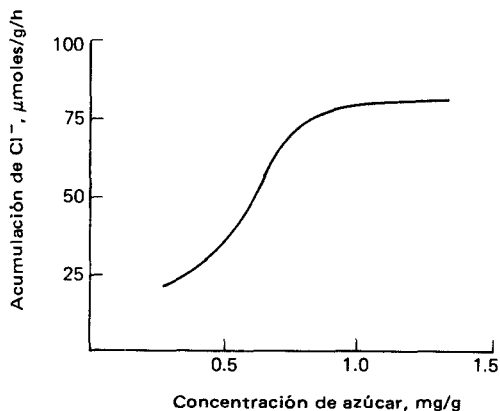


Figura 12.6. El efecto de los niveles de hexosa en los tejidos sobre la absorción de Cl^- por raíces de cebada. (De datos de M.G. Pitman, J. Mowat y H. Nair: *Aust. J. Biol. Sci.*, 24:619-31. 1971.)



La adición de sales o iones a las raíces y otros tejidos usualmente determina un claro incremento de la respiración. El incremento por encima del nivel fundamental de respiración se conoce como **respiración de sales**. La inferencia consiste en que la respiración de sales representa la acentuación metabólica necesaria para generar energía para el transporte activo de iones. Desafortunadamente la relación no siempre es lineal y la respiración de sales continúa aun después de que las sales son removidas. En consecuencia, la respiración de sales no ofrece muchos indicios útiles en relación al acoplamiento de la respiración y el transporte iónico.

DEMOSTRACIÓN Y PRUEBA DEL TRANSPORTE ACTIVO. Si bien los datos presentados son muy sugestivos, se necesita una evidencia cuantitativa más rigurosa de la existencia del transporte activo y una manera de determinar inequívocamente si está teniendo lugar en una situación dada. Anteriormente se presentó la ecuación de Nernst, que relaciona la diferencia electro-potencial de una membrana con la actividad química de la sustancia

$$\Delta \epsilon = - \frac{2.3RT}{zF} \log \frac{a_i}{a_o}$$

Esto puede simplificarse incorporando valores numéricos a las constantes y suponiendo una temperatura de aproximadamente 20°C.

$$E(\text{mv}) = - \frac{58}{z} \cdot \log \frac{\text{conc. dentro}}{\text{conc. fuera}}$$

o mediante un reordenamiento

$$\log \frac{\text{conc. dentro}}{\text{conc. fuera}} = - \frac{E(\text{mv})z}{58}$$

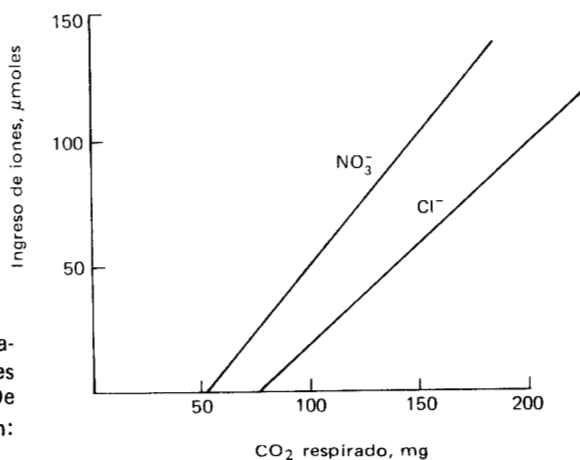


Figura 12-7. Relación entre la respiración de tejidos y la absorción de iones NO₃⁻ y Cl⁻ por las raíces del trigo. (De datos de H. Lundegardh y H. Burström: *Biochem. Z.*, 277:223-49-49, 1935.)

La constante numérica 58 ascendería a 59 con una temperatura de 25°C. z representa la carga de valencia de la partícula en cuestión, negativa para un anión y positiva para un catión. El valor de z para el sodio o el potasio sería 1; para el calcio o el bario, 2; para el cloro, -1; y para el sulfato, -2.

A condición de que se establezca un genuino equilibrio, y que los iones puedan movilizarse a ambos lados de una membrana, esta expresión puede utilizarse para determinar con toda claridad si ha tenido lugar una acumulación activa o la expulsión de un ion. Primero, se debe establecer que los iones en cuestión están realmente libres de movimiento hacia cualquier dirección de la membrana; los isótopos radioactivos han probado ser muy útiles para hacer esto. Luego es necesario medir la diferencia de carga de la membrana, usando un voltímetro sensible y microelectrodos, lo que de ninguna manera constituye un procedimiento fácil. Finalmente, se debe medir la concentración de los iones dentro y fuera de la célula lo cual requiere una microquímica sofisticada. Si estos valores no están acordes con la ecuación de Nernst, entonces debe haber ocurrido transporte activo.

Dos series características de datos se muestran en las Tablas 12-1 y 12-2. En la Tabla 12-1 se midieron los valores electropotenciales de las raíces comparados con los de la solución, y a partir de esto, conociendo las concentraciones externas se calcularon los valores de las concentraciones internas de varios iones. Los valores calculados se comparan en la Tabla 12-1 con los valores reales. Puede observarse que en las raíces de chícharo, el K^+ no se transportó activamente; Na^+ ,

Tabla 12-1. Determinación de transporte activo o pasivo mediante la ecuación de Nernst.

	Raíz de guisante ($E = -110$ mv), μ moles/g tejido		Raíz de avena ($E = -84$ mv), μ moles/g tejido	
	Valores pronosticados	Valores medidos	Valores pronosticados	Valores medidos
K^+	73	75	27	66
Na^+	73	8	27	3
Mg^{2+}	1,350	1.5	175	8
Ca^{2+}	5,400	1	700	1.5
NO_3^-	0.0272	28	0.0756	56
Cl^-	0.0136	7	0.0378	3
$H_2PO_4^-$	0.0136	21	0.0378	17
SO_4^{2-}	0.000047	9.5	0.00035	2

Fuente: Datos de N. Higinbotham, B. Etherton, y R.J. Foster: *Plant Physiol.*, 42:37, 1967. Utilizados con permiso.

Se permitió a las raíces equilibrarse en soluciones de composición conocida durante 24 horas a 25°C, luego se analizaron. Los valores pronosticados se obtuvieron de la ecuación de Nernst.

$$\log \frac{\text{conc. dentro}}{\text{conc. afuera}} = - \frac{Ez}{59}$$

El cálculo para K^+ en raíces de guisante (concentración externa = 1μ mol/ml):

$$\log \frac{C_i}{C_o} = - \frac{110 \times 1}{59} = 1.865$$

antilog. 1.865 = 73, concentración pronosticada en el interior = 73μ moles/g.

Tabla 12-2. Transporte activo y pasivo de iones en células de *Nitella*.

Ion	ΔE calculada (mv) para concentraciones iónicas observadas		ΔE medida (mv)	
	Plasmalema	Tonoplasto	Plasmalema	Tonoplasto
Na ⁺	-66	+39		
K ⁺	-178	-12	-138	-18
Cl ⁻	+99	-23		

Fuente: Datos de R.M. Spanswick y E.J. Williams: *J. Exp. Bot.*, 15:193-200, 1964. Utilizados con permiso.

Interpretación: Puede concluirse que Na⁺ se excreta a través de la plasmalema porque la ΔE medida es más positiva que el valor calculado. El Na⁺ se secreta al interior de la vacuola a través del tonoplasto porque la ΔE es más negativa que la calculada. K⁺ y Cl⁻ se absorben en forma activa a través de la plasmalema porque la ΔE medida para K⁺ es más positiva que la calculada y la ΔE medida para Cl⁻ es más negativa que la calculada. K⁺ y Cl⁻ probablemente no se desplazan en forma activa a través del tonoplasto en grado considerable.

Mg²⁺ y Ca²⁺ se excluyeron en forma activa, en tanto que todos los aniones fueron absorbidos activamente. Los resultados con raíces de avena fueron similares, excepto que ocurrió una pequeña acumulación de K⁺. Una situación experimental distinta se muestra en la Tabla 12-2, donde los potenciales en las membranas de células de *Nitella* se calcularon a partir de concentraciones observadas de iones internos y externos y luego se compararon con los potenciales reales medidos. Puede verse que los iones Na⁺ fueron excluidos de la célula en forma activa y transportados activamente a través del tonoplasto al interior de la vacuola. Tanto el K⁺ como el Cl⁻ se transportaron activamente al interior de la célula, pero ninguno de ellos se transportó en forma activa a la vacuola en cantidades significativas. Un diagrama interpretativo de los datos de la Tabla 12-2 se muestra en la Figura 12-8.

Comúnmente los sistemas de transporte activo que expulsan sodio se encuentran en plantas. Al parecer, muchas raíces absorben iones activamente; los cationes difunden junto con ellos hacia abajo del gradiente de potencial que así se forma. La absorción activa de K⁺ parece ser tan común como lo es la expulsión de Ca²⁺ y Mg²⁺. Además de los iones, se presenta el transporte activo de

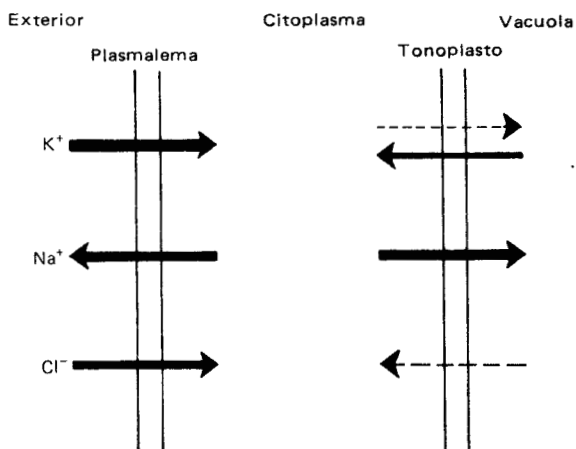


Figura 12-8. Transporte activo de iones a través de la membrana celular de células de *Nitella* como queda demostrado por los datos de la Tabla 12-2. El transporte activo se muestra mediante flechas continuas, la anchura indica la intensidad del transporte; el transporte pasivo se muestra por medio de flechas discontinuas.

numerosas sustancias. Los azúcares y otros compuestos orgánicos para los cuales las membranas son relativamente impermeables (en la medida que tales sustancias pueden utilizarse para plasmolizar las células) son, no obstante, rápidamente absorbidas si las células están aireadas y metabolizando. El transporte activo ocurre a través de muchas membranas intercelulares, hacia adentro y hacia afuera de mitocondrias, cloroplastos y otros organelos, así como a través del retículo endoplásmico y demás membranas celulares.

BALANCE DE CARGAS. Es evidente que, dado que no ocurren considerables diferencias de potencial y se mantiene una aproximada neutralidad eléctrica sobre la membrana, el movimiento de aniones y cationes debe ser aproximadamente equivalente. En forma alternada, por cada anión o catión que acceda al interior, debe salir un ion de igual carga. Se ha considerado que los iones H^+ se utilizan como contra-iones, los que se transportan activamente, estableciéndose con ello un gradiente electropotencial hacia abajo del cual difunden otros iones. El malato parece ser un contra-ion efectivo, puesto que a menudo es metabólicamente producido al mismo tiempo que está teniendo lugar la secreción de cationes hacia el interior de la vacuola, manteniéndose así un equilibrio de cargas. Es evidente que por este mecanismo tanto el pH como el equilibrio de cargas deben mantenerse dentro de la célula.

MECANISMOS DE TRANSPORTE ACTIVO

FUENTE DE ENERGÍA. La disminución de energía libre (ΔG°) necesaria para transferir 1 mol de soluto contra una barrera de concentración diez veces mayor ($C_2/C_1 = 10$) puede calcularse a partir de la relación

$$\Delta G^\circ = 2.303RT \log \frac{C_2}{C_1}$$

donde R es la constante de gases, 1.987 cal/(mol) (grado), y T es la temperatura, 293° A. Por tanto

$$\Delta G^\circ = 2.303 \times 1.987 \times 293 \times 1 = 1,340 \text{ cal/mol}$$

Ahora la hidrólisis de 1 mol de ATP produce más de 7 kcal/mol; así hay suficiente energía de la hidrólisis de una molécula de ATP para transportar uno o más iones o partículas aun contra un importante gradiente de concentración. De hecho es probable que la relación sea un ATP por ion transportado ya que es difícil imaginar mecanismos mediante los cuales la energía de un ATP pueda determinar la transferencia de más de una carga o partícula.

Recientemente se ha logrado aclarar que los iones pueden transferirse a través de membranas mediante sistemas que derivan energía directamente de sistemas de membranas transportadoras de electrones. El fisiólogo sueco H. Lundegardh, expresó esta idea por primera vez hace muchos años y sugirió que el sistema citocrómico podría ser usado para transferir iones a través de membranas, siendo la energía suministrada directamente por la oxidación de intermediarios respiratorios. Si bien probablemente incorrecta tal y como se expuso, esta idea se adelantó

no obstante al desarrollo de la hipótesis de Mitchell de la síntesis de ATP (ver Capítulo 5, página 106, y Capítulo 7, página 176). Las ideas de Mitchell se adaptan excelentemente al transporte de iones, como se verá en la siguiente sección.

Los usos alternativos de la energía del ATP por hidrólisis pueden ser a través de una ATPasa que opere de tal modo que produjera un gradiente de pH sobre una membrana, hacia abajo del cual podrían difundir partículas cargadas o ionizadas. Principalmente como consecuencia de estudios acerca de membranas animales, se cree asimismo que la ATPasa podría catalizar por sí misma un transporte directo de iones potasio, o una bomba de intercambio de iones sodio-iones potasio.

Se verán ahora en detalle algunos modelos de transferencia de iones y solutos.

MECANISMOS POSIBLES. Probablemente hay varios mecanismos que transfieren solutos a través de membranas y diferentes sistemas que acaso operen en distintos sitios. No todas las membranas contienen las enzimas transportadoras de electrones. Éstas son bien conocidas en mitocondrias y cloroplastos pero no han sido localizadas en otras membranas celulares, como el tonoplasto o la plasmalema. No está claro exactamente cómo estas membranas efectúan el transporte activo. Tal vez el metabolismo respiratorio se hace por mitocondrias adyacentes, y la energía así liberada en forma de ATP puede utilizarse por sistemas de transporte intermediarios de la ATPasa localizados en las membranas celulares.

Actualmente, las principales hipótesis que parecen relevantes son:

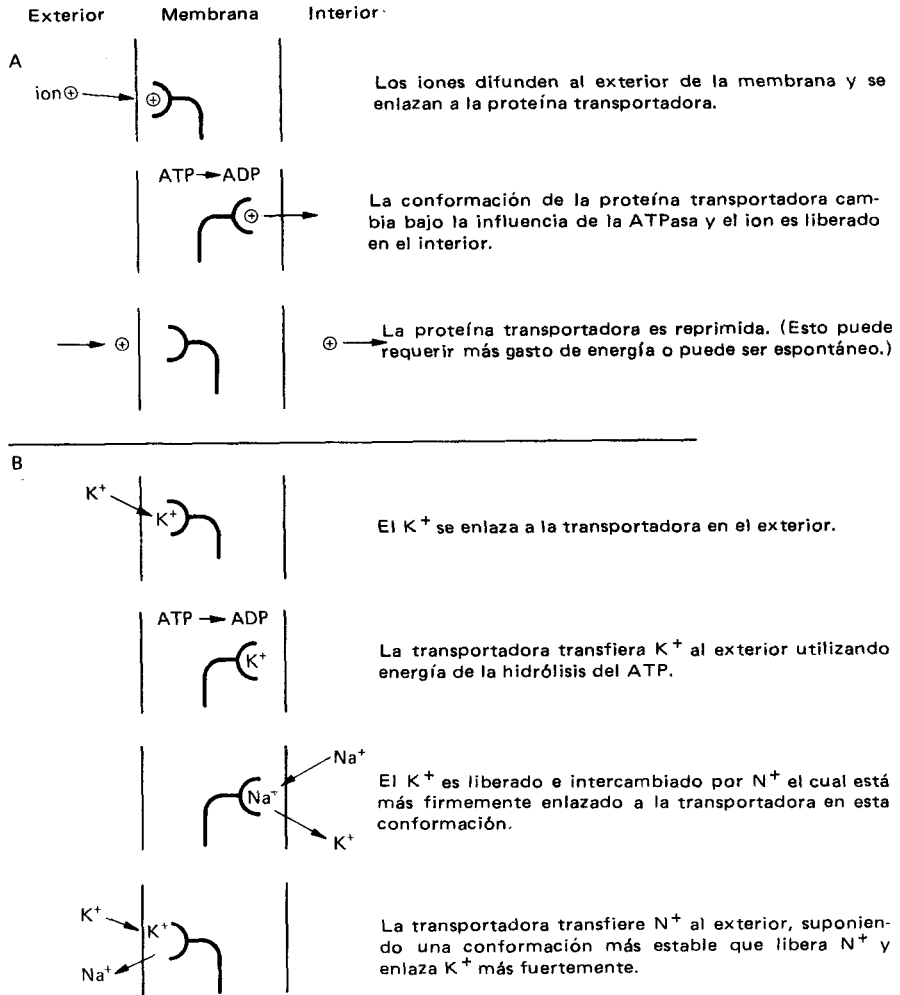
1. Transporte mediante una proteína transmisora, posiblemente ATPasa.
2. Transporte hacia abajo de un gradiente electroquímico generado por transporte de electrones.
3. Transporte hacia abajo de un gradiente de pH producido por el sistema transportador de electrones o la ATPasa.

El transporte por moléculas transmisoras se muestra en el diagrama de la Figura 12-9A.

La energía de la hidrólisis del ATP se utiliza para cambiar la conformación de la proteína transmisora (que puede ser la misma ATPasa), de manera que el ion se recoge en un lado de la membrana y se descarga en el otro. La alternancia de carga y descarga puede tener relación con la fuerza de enlace entre ion y transportador, la cual podría diferir de una conformación a la otra. Alternativamente, podría efectuarse mediante cambios en sitios de la superficie de la membrana a través de la cual debe pasar el ion. El sistema transportador ATPasa de membranas animales ha demostrado intercambiar Na^+ por K^+ y se han presentado evidencias de un sistema transportador de membrana (Na^+ , K^+)-ATPasa similar en las plantas, como se muestra en la Figura 12-9B. Puesto que existen evidencias suficientes de que la plasmalema y posiblemente el tonoplasto contienen ATPasa que podría efectuar transporte intermediario de este tipo, parece más probable que éste sea el mecanismo mediante el cual los iones se transportan activamente dentro y fuera de las células.

Debe advertirse que el transporte activo de cationes establece automáticamente un gradiente de cargas bajo el cual se difunden los iones. La permeabilidad diferencial de la membrana o del sitio de penetración de iones permitiría cierto grado de selectividad de transporte iónico. La selectividad del transporte catiónico se debería al enlace selectivo de la ATPasa o penetración selectiva del ion desde el exterior al sitio de enlace del transportador.

Figura 12-9. Modelos de posibles sistemas transportadores de iones: A. Un transportador de iones impulsado por el ATP respiratorio. B. Un sistema transportador de (Na⁺, K⁺)-ATPasa.



El segundo y tercer mecanismos dependen de la hipótesis quimiosmótica de Mitchell, descrita en los Capítulos 5 y 7 e ilustrada en las Figuras 5-8 y 7-10, La Figura 12-10 muestra de qué manera este esquema puede vincularse al transporte iónico. El sistema transportador de electrones podría utilizarse para generar un gradiente de protones que impulsaría el transporte de aniones o cationes, como se muestra en la Figura 12-10A. Este sistema podría operar en mitocondrias donde se sabe que el sistema transportador de electrones se localiza en las membranas que rodean esos organelos. Sin embargo, no parece probable que ocurra en otras membranas celulares carentes de enzimas transportadoras de electrones.

El sistema esquematizado en la Figura 12-10B muestra como la ATPasa podría generar un gradiente de protones bajo el cual podrían moverse los iones. Tal sistema podría funcionar en cloroplastos y mitocondrias, así como en otras membranas, con la organización espacial necesaria de la ATPasa. Una posibilidad adicional es que el transporte activo de iones K⁺ mediante un sistema transportador ATPasa podría utilizarse por un sistema de intercambio para generar un

gradiente de protones que permitiese entonces el transporte de otros iones usando la fuerza motora generada por la ATPasa transportadora de K^+ .

Debe evitarse que cuando los protones (H^+) o los iones hidroxilos (OH^-) son transportados a través de membranas forman agua inmediatamente. En consecuencia, cuando los cationes son transportados en forma de contraiones para H^+ , los aniones también deben difundirse de modo pasivo a fin de satisfacer el desequilibrio de cargas. De manera similar, el transporte activo de aniones por intercambio de OH^- requiere del movimiento simultáneo de cationes. Por lo tanto, acoplado directamente el gradiente de protones, ya sea el transporte de cationes o de aniones, se puede establecer un movimiento neto de cationes y aniones al exterior o al interior de las células o de los organelos, como se ilustra en la Figura 12-10C.

El hecho de que los sistemas de transporte activo de ciertos iones puedan saturarse independientemente sugiere que hay transportadores específicos o sitios de enlace específico para ciertos iones. Sin embargo, muchos iones interactúan y parecen competir por el mismo sitio de enlace. Usando raíces de maíz, el fisiólogo norteamericano E. Epstein ha demostrado que K^+ , Cs^+ y Rb^+ compiten entre ellos; pero Na^+ y Li^+ poseen sitios diferentes y que también los cationes divalentes Ca^{2+} y Mg^{2+} son absorbidos en sitios separados. Debe notarse que la competencia de iones por transporte activo es un fenómeno diferente al antagonismo, puesto que para la competencia se requieren grandes concentraciones de iones usualmente similares, mientras que se necesitan concentraciones extremadamente bajas de un ion enteramente distinto para causar antagonismo.

Hay evidencias de que pueden existir dos mecanismos para el movimiento de algunos iones. Uno, denominado Sistema I está aparentemente localizado en la plasmalema y absorbe iones de soluciones muy diluidas. Parece probable que el emplazamiento del Sistema II sea también la plasmalema, aunque no se puede asegurar. El sistema II moviliza los iones con mucha rapidez desde soluciones más concentradas. Algunos fisiólogos han sugerido que en realidad hay un solo sistema que es afectado por cambios de fase en las membranas cuya causa es la diferencia de concentraciones iónicas. Este problema no ha sido resuelto hasta ahora.

IMPORTANCIA DEL TRANSPORTE ACTIVO. El transporte activo es necesario para las células vivas porque algunas sustancias deben concentrarse y otras excluirse. Además, las concentraciones necesarias para el metabolismo, crecimiento y acaso también para la activación de sistemas enzimáticos deben mantenerse a menos que los iones sean bombeados activamente al interior para reemplazar a los que se fugan continuamente mediante difusión. En la mayoría de los organismos es necesaria una bomba de sodio porque los niveles de sodio en el ambiente son demasiado altos. El sodio no puede mantenerse en el exterior sólo por barreras de permeabilidad; si fuera posible alguna difusión en cualquier grado, eventualmente debería alcanzarse un equilibrio y las concentraciones internas igualarían a las externas, a menos que una bomba estuviera en funcionamiento.

El transporte activo también puede ser importante como dispositivo electrogénico. Por el momento, se ha encontrado escasa evidencia de que las plantas posean complejos sistemas electrónicos como los nervios animales, cuyos impulsos se producen mediante bombas de iones. Sin embargo, los fluidos como el agua tienden a desplazarse por tubos estrechos cuyas paredes y extremos tienen un diferencial de carga (el proceso de electroósmosis), y es posible que bombas

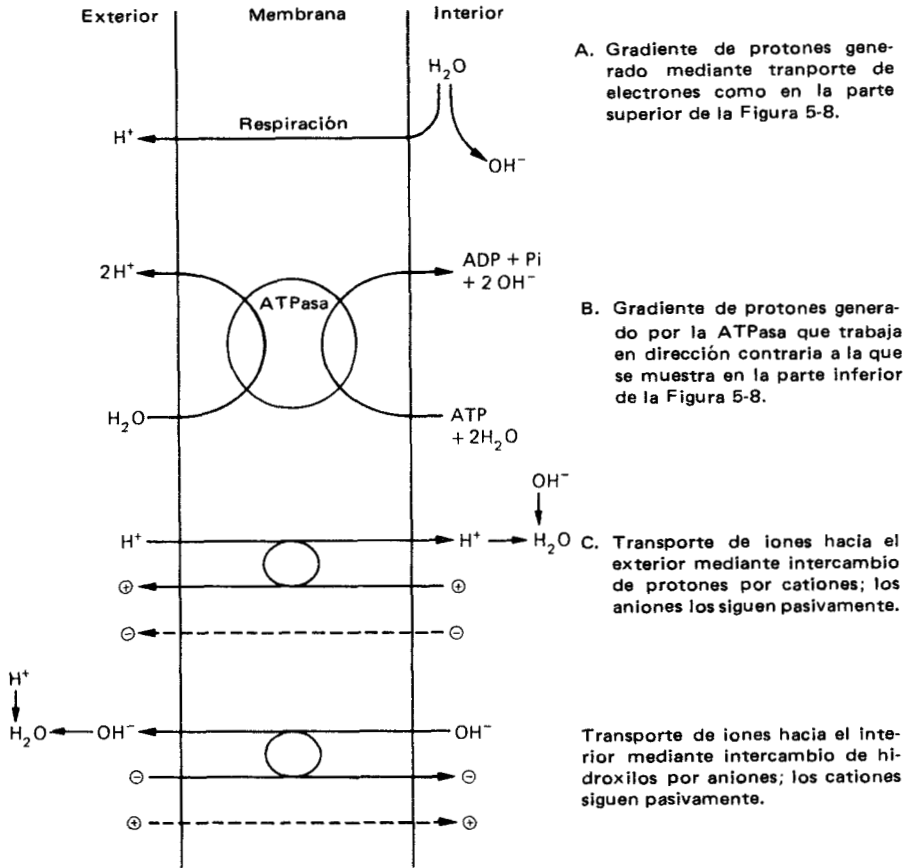


Figura 12-10. Esquemas de transporte de iones (C) a través de membranas, acoplado al transporte de electrones (A) o la ATPasa (B).

iónicas puedan estar implicadas en el proceso de movimiento del agua (y solutos) (ver Capítulo 13, página 339). Es posible, además, que gradientes de potencial eléctrico participen en los fenómenos del desarrollo en algunas plantas, y si así fuera, su establecimiento y mantenimiento pueden ser de importancia (ver Capítulos 19 y 20).

LECTURAS ADICIONALES

Artículos en *Annual Reviews of Plant Physiology* bajo el encabezado "Nutrición y Absorción", y en *Current Topics in Membranes and Transport*, Academic Press, Nueva York, 1970 y 1971.

Baker, D.A. y J.L. Hall (eds.): *Ion Transport in Plant Cells and Tissues*. North-Holland/American Elsevier Publishing Companies, Amsterdam y Nueva York, 1973.

Bowling, D.J.F.: *Uptake of ions by Plant Roots*. Chapman and Hall, Londres, 1976.

Briggs, G.E., A.B. Hope y R.N. Robertson: *Electrolytes and Plant Cells*. Blawell Scientific Publication, Oxford, 1961.

Schutte, K.: *The Biology of the Trace Elements*. J.B. Lippincott Co., Filadelfia, 1964.

- Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. II. Academic Press, Nueva York, 1962.
- Wardlaw, I.F. y J.B. Passioura (eds.): *Transport and Transfer Processes in Plants*. Academic Press, Nueva York, 1976.
- Zimmermann, U. y J. Dainty (eds.): *Membrane Transport in Plants*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlin, 1974.

Capítulo 13

TRANSPORTE

LOS PROBLEMAS DEL TRANSPORTE

El inconveniente de estudiar el transporte en forma experimental reside principalmente en la dificultad del análisis de un sistema cinético. Es fácil determinar, ya sea por medición directa o mediante inferencia, que una cantidad dada de material se desplaza de un sitio a otro en un tiempo dado. Averiguar qué es lo que está en movimiento, dónde o en qué tejido se mueve; a qué velocidad va y por cuál medio, es el problema. El flujo de material puede ser continuo o discontinuo en tiempo y espacio. La tasa de flujo es el resultado de la velocidad de movimiento de las moléculas individuales y de la cantidad de material que se mueve en un tiempo dado. Estos parámetros a su vez pueden ser afectados por el tamaño (particularmente el área en sección transversal) del tejido transporte, o relacionarse con el mismo; un valor que es extremadamente difícil o imposible de medir.

A menudo ni siquiera resulta claro qué se está transportando (por ejemplo, en experimentos del rastreador ^{14}C , donde la naturaleza química de pequeñas cantidades de radioactividad en movimiento pueden ser difíciles de determinar) o en cuál tejido está teniendo lugar el movimiento. La forma en que el sistema de transporte se carga y descarga no está clara; tampoco lo está la naturaleza del sistema de señales que controla los patrones de tráfico de sustancias que se mueven en las plantas. Se han producido numerosos datos contradictorios y varias teorías que describen los procesos de transporte ya están en consideración. No es posible desenredar de inmediato una madeja tan intrincada de contradicciones. Se considerarán brevemente los fenómenos básicos y algunas explicaciones que se han ofrecido.

Las tasas y velocidad de transporte pueden ser muy grandes. Los fisiólogos norteamericanos A.S. Crafts y O. Lorentz midieron la cantidad de material orgánico de una calabaza madura. Conociendo el área transversal del tejido transportante del tallo y la concentración del soluto, calcularon que una velocidad promedio de transporte de 110 cm/hr se tendría que haber mantenido durante el crecimiento de la calabaza. Evidentemente, las velocidades máximas debieron ser mucho mayores. Rastreadores que se inyectan en la corriente de transportación normalmente se desplazan a velocidades de 100-200 cm/hr; se han medido velocidades aproximadamente diez veces superiores a estas cifras para peque-

ñas cantidades de carbón fotoasimilado en la soja, por el fisiólogo canadiense C.D. Nelson.

En la mayoría de los tejidos se pueden mover más o menos lentamente, de célula a célula, cantidades pequeñas de sustancias por difusión o transporte activo. No se considerará este proceso en la presente discusión, sino que se centrará la atención en el movimiento de materiales a largas distancias en tejidos transportadores bien definidos.

TEJIDOS DE TRANSPORTE

EXPERIMENTOS DE ANILLADO. Desde hace mucho tiempo, en 1671, los científicos ingleses Thomas Brotherton y Robert Hooke (quien descubrió las células), dirigieron experimentos de anillado, los cuales demostraron que las sustancias nutricias que las plantas recibían del aire eran transportadas hacia abajo por la corteza, mientras que los nutrimentos provenientes del suelo se movían hacia arriba por la madera. En esencia, los árboles completamente anillados continuaron creciendo en diámetro por algún tiempo, y las ramas continuaron su desarrollo en la región por encima del nivel del anillamiento. Eventualmente los árboles morían por carencia de nutrición de las hojas hacia las raíces. Estos experimentos se han repetido y refinado mediante el uso de vapor o sustancias narcóticas para matar o inhibir el floema. La principal conclusión aún permanece: la savia o el agua de transpiración que contiene sales inorgánicas se mueve hacia arriba en la madera muerta o tejido de xilema, y el transporte de materias orgánicas tiene lugar en la corteza viva, hacia abajo, de las hojas a las raíces, y se metaboliza por la corteza o el floema. Se necesita alguna modificación de estas generalizaciones y hay excepciones, pero el concepto básico ha permanecido esencialmente inalterado durante 300 años.

ANÁLISIS DE TEJIDOS. Es posible extraer savia de las traqueidas o vasos de xilema mediante centrifugación, puesto que las células de xilema carecen de paredes transversales; esta savia se ha sometido al análisis químico. La savia de los tubos cribosos es mucho más difícil de obtener en forma pura debido a las limitaciones anatómicas del floema y porque las células deben vaciarse individualmente. Además, es difícil extraer jugo celular no contaminado con el citoplasma, y la presencia de una proporción relativamente grande de células parenquimatosas floemáticas no conductoras hace imposible la obtención de savia pura mediante maceración.

Sin embargo, el descubrimiento de que los áfidos poseen la habilidad de insertar su probóscide específicamente en el lumen de tubos cribosos ha suministrado una herramienta valiosa. Debido a que el contenido de los tubos cribosos está bajo presión, fluyen al cuerpo del áfido sin ningún esfuerzo por parte del insecto. Si se corta la probóscide, la savia del floema continúa fluyendo a través de ella por largos períodos, hasta por varios días, y se pueden coleccionar cantidades considerables esencialmente puras. Esta savia puede analizarse en tipos y cantidades de constituyentes químicos por medio de técnicas químicas y cromatográficas. Los análisis de savia de vasos y savia de floema se muestran en la Tabla 13-1.

Si bien tales análisis no son comparables, pues se hicieron de diferentes especies en diferentes tiempos, enfatizan el hecho de que la savia del xilema posee una baja concentración de sales principalmente inorgánicas, mientras que la del floema posee concentraciones mucho más elevadas de sólidos totales, de los

Tabla 13-1. Análisis de la savia de los vasos de un peral y del exudado del floema de *Robinia pseudo-acacia*.

Sustancia	Concentración en la savia, mg/litro	
	Xilema	Floema
Ca	85	720
Mg	24	380
K	60	950
SO ₄ ²⁻	32	—
PO ₄ ³⁻	25	—
Azúcares*	—	200,000
N, orgánico	—	425
N, inorgánico	—	135

Fuente: Datos nuevamente calculados de F.G. Andersen: *Plant Physiol.*, 4:459-76, 1929; y C.A. Moose: *Plant Physiol.*, 13:365-80, 1938.

*Principalmente sacarosa.

cuales el grueso está constituido por compuestos orgánicos. Es importante notar que la concentración de sales inorgánicas de la savia floemática fue alrededor de diez veces más alta que la de la savia del xilema. Las concentraciones no necesariamente reflejan la cantidad transportada, puesto que la velocidad de transportación puede ser muy diferente en los dos tejidos.

Es evidente que la temprana conclusión de que las sustancias inorgánicas se mueven sólo por el xilema no es estrictamente correcta. Asimismo, el xilema puede contener a veces (particularmente en árboles durante la primavera) cantidades considerables de azúcares y otros compuestos orgánicos. El flujo primaveral de la savia —el ejemplo más conocido es el de los arces— es influido y acaso causado principalmente por la adición de grandes cantidades de azúcar a la savia de xilema. El azúcar baja considerablemente el potencial osmótico de la savia y determina la absorción de agua. La consecuencia es el movimiento de la solución a todas las partes del árbol por la presión hidrostática así generada. Además, los compuestos orgánicos nitrogenados, parecen moverse hacia arriba en el xilema de los árboles, aunque son transportados más comúnmente en el floema de plantas herbáceas.

La naturaleza de las sustancias orgánicas del floema es interesante. Los compuestos de nitrógeno incluyen a menudo aminoácidos y las amidas glutamina y asparagina. Ocasionalmente se transportan otros compuestos nitrogenados en grandes cantidades; en las plántulas del guisante el lugar de las amidas parece estar ocupado por el aminoácido no proteico homoserina. El azúcar de transportación más común parecer ser la sacarosa. Los azúcares reductores (glucosa y fructosa) rara vez se encuentran. Sin embargo, los oligosacáridos a base de sacarosa se encuentran frecuentemente como importantes azúcares de transportación. La rafinosa (un trisacárido), la estaquiosa (un tetrasacárido) y la verbascosa (un pentasacárido) parecen ser propias de cierta cantidad de plantas. Tales oligosacáridos son esencialmente sacarosa con adicionales unidades de galactosa vinculadas mediante enlaces glucosídicos. Parece que la sacarosa se utiliza en el transporte, en lugar de los monosacáridos porque el azúcar no reductor se transporta con mayor facilidad y es menos propenso a "colgarse" por adsorción. Se desconoce la razón por la cual algunas plantas utilizan los oligosacáridos.

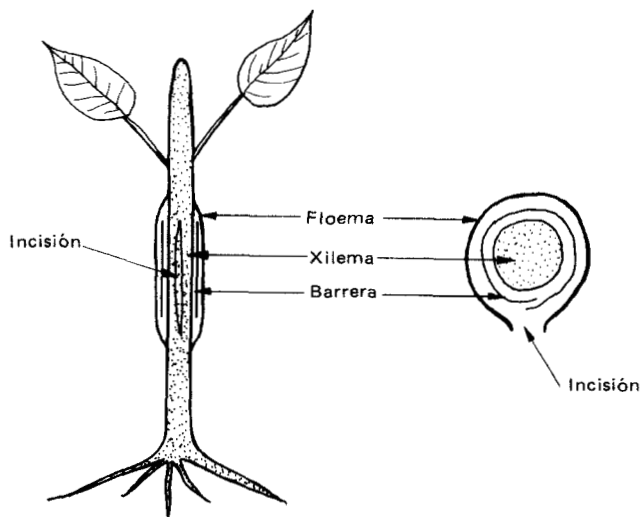


Figura 13-1. Preparación para un experimento sobre transporte.

EXPERIMENTOS DE RASTREO. El descubrimiento de rastreadores radioactivos de muchos elementos comunes ha aportado una herramienta de extraordinario valor en la medición de velocidades, tasas y rutas de transporte. Ha habido versiones muy elaboradas de los primeros experimentos de anillado, dirigidos por varios grupos de investigación.

El tipo de experimento más informativo ha consistido en separar el floema del xilema en el tallo (el tejido se rompe con facilidad y la corteza se separa a lo largo de la línea de separación natural del cambium). Esto puede hacerse practicando una incisión en la corteza, luego insertando una hoja de papel encerado u

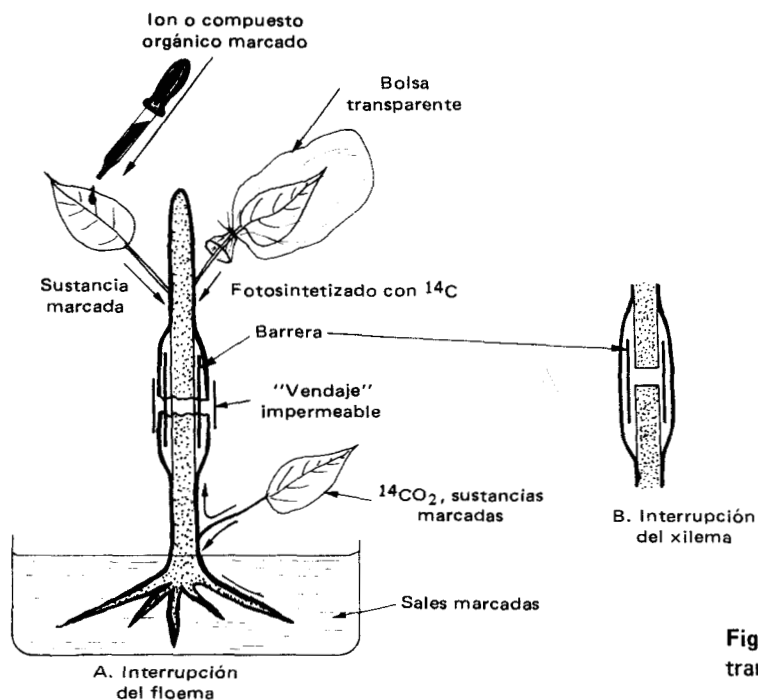


Figura 13-2. Experimentos de transporte.

otro material similar de manera que forme una barrera cilíndrica alrededor del tallo entre xilema y floema, como se muestra en la Figura 13-1. Esto impide cualquier transporte lateral entre ambos tejidos. Luego pueden aplicarse los rastreadores radioactivos ya sea por encima o por debajo del área de operación, y el xilema o el floema pueden interrumpirse independientemente si fuera necesario.

Se pueden suministrar varias sustancias a las hojas, como soluciones de iones radioactivos, en forma de compuestos orgánicos marcados con ^{14}C , o bien como $^{14}\text{CO}_2$ que se convierte por la fotosíntesis en sustancias orgánicas de transporte normal, como se ilustra en la Figura 13-2. Como alternativa, se pueden suministrar a las raíces substratos marcados. Después de un periodo de tiempo apropiado puede seccionarse la planta en pequeños segmentos y determinarse las sustancias transportadas marcadas en los diversos tejidos de la planta en varios niveles por encima o debajo de la zona "operada". Una comparación de los resultados con plantas intactas (testigos), plantas con floema seccionado y plantas con el xilema cortado, suministrará información acerca del curso del movimiento de ascenso o descenso de diversas sustancias. Además, se puede estudiar el transporte lateral de un tejido a otro.

Merecen examinarse en detalle dos experimentos clásicos. En el primero, P.R. Stout y D.R. Hoagland separaron la corteza de la madera en un corto tramo de un vástago de sauce con papel encerado ("bandeado") y suministraron potasio radioactivo (^{42}K) a las raíces, como se muestra en la Figura 13-3. Los resultados, que se muestran en la Tabla 13-2, señalan que el ^{42}K ascendió por el xilema.

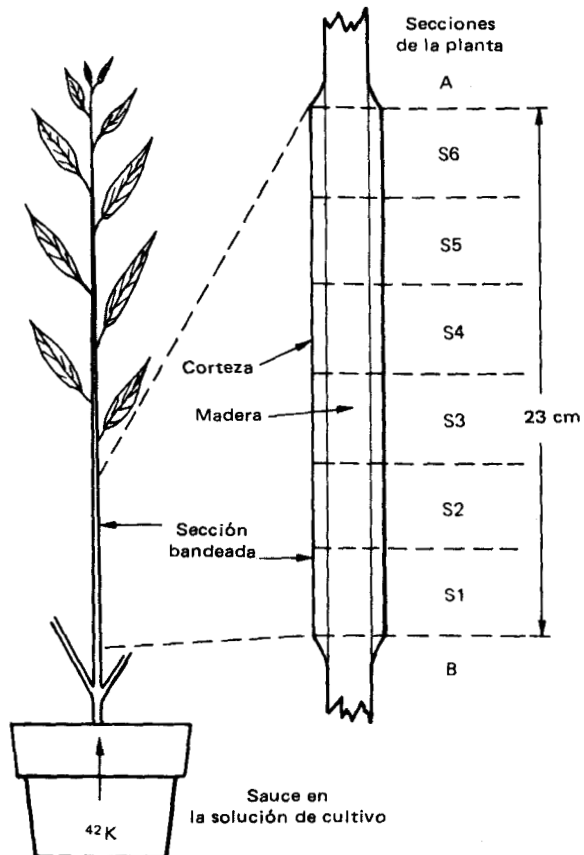


Figura 13-3. Un experimento en translocación ascendencial de potasio radiactivo (^{42}K). (De P.R. Stout y D.R. Hoagland: *Am. J. Bot.* 26:320, (1934). Utilizada con permiso.)

Tabla 13-2. Distribución de ^{42}K en secciones de sauce (*Salix lasiandra*) después de 5 horas de absorción.

Sección	^{42}K en cada sección, ppm			
	Planta bandeada		Planta testigo	
	Corteza	Madera	Corteza	Madera
A	53	47	64	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
S4	0.7	112	87	69
S3	0.3	98		
S2	0.3	108		
S1	20	113		
B	84	58	74	67

Fuente: Datos de Stout y Hoagland, ver Figura 13-3.

Figura 13-4. Un experimento en translocación descendencial de fósforo radiactivo (^{32}P). (De O. Biddulph y J. Markle: *Am. J. Bot.*, 31:65. (1944). Utilizada con permiso.)

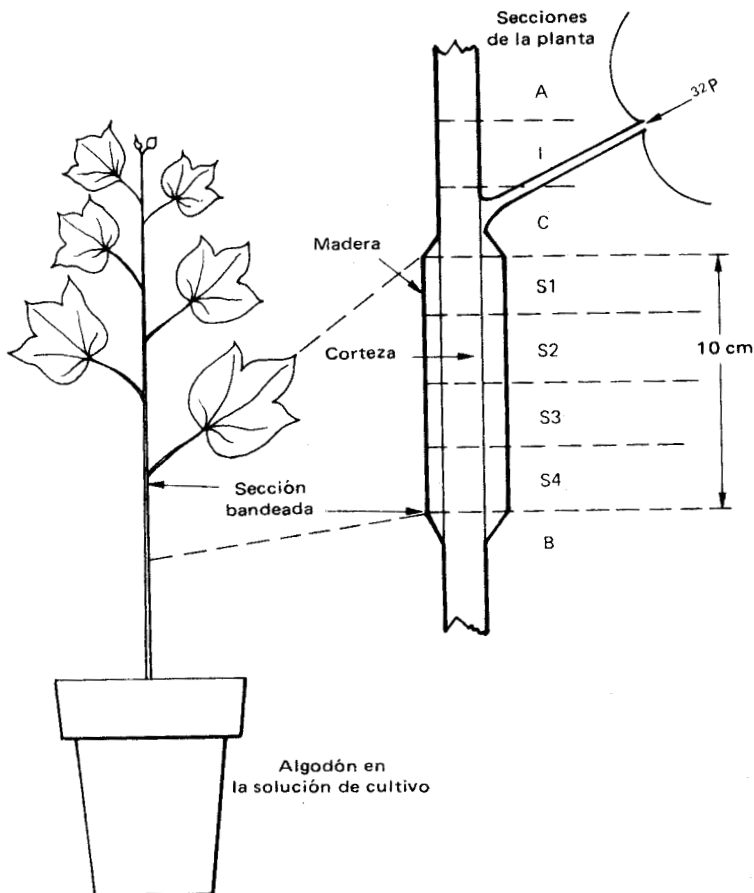


Tabla 13-3. Distribución de ^{32}P en secciones de un tallo algodónero, 1 hora después de la aplicación de $^{32}\text{PO}_4$ a la hoja.

Sección	$^{32}\text{PO}_4$ en cada sección, μg			
	Planta bandeada		Planta testigo	
	Corteza	Madera	Corteza	Madera
A	1.11			
1	0.458	0.100	0.444	
C	0.610			
S1	0.544	0.064	0.160	0.055
S2	0.332	0.004	0.103	0.063
S3	0.592	0.000	0.055	0.018
S4	0.228	0.004	0.026	0.007
B	0.653		0.152	

Fuente: Datos de Biddulph y Markle, ver Figura 13-4.

Cuando el floema y el xilema estuvieron en contacto normal, arriba y abajo de la zona bandeada o en la planta testigo (sin bandear), ocurrió transporte lateral del xilema al floema y éste contenía tanto ^{42}K como aquél. Sin embargo, cuando estos tejidos estuvieron separados la cantidad de radioactividad en el floema era extremadamente pequeña, señal de escaso movimiento hacia arriba y abajo del potasio en el floema.

En el segundo experimento, O. Biddulph y J. Markle suministraron fósforo radioactivo (^{32}P) como fosfato ($^{32}\text{PO}_4$) a la hoja y siguieron su movimiento hacia abajo utilizando la misma técnica. Los resultados, que se muestran en la Figura 13-4 y en la Tabla 13-3, indican que el fosfato se mueve hacia abajo por el floema, no por el xilema, y es también capaz de moverse lateralmente desde el floema hacia el xilema.

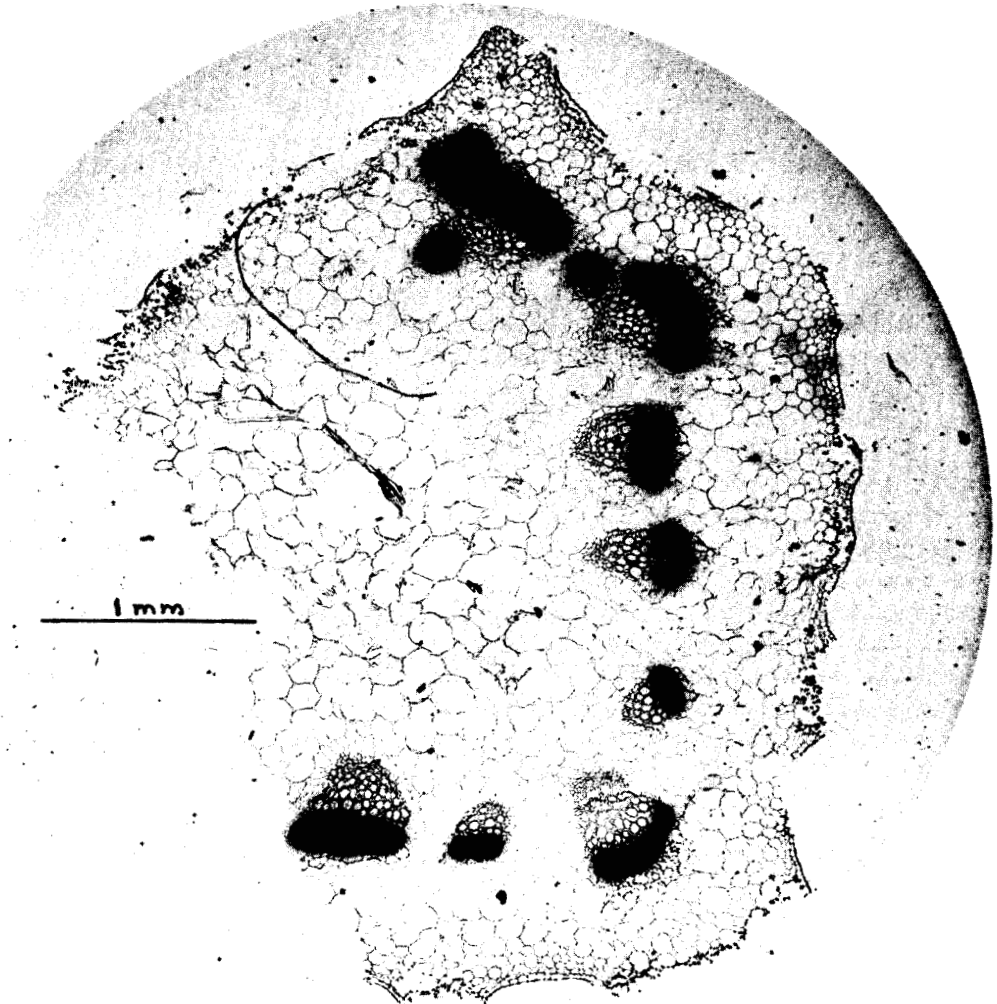
Se ha demostrado la utilidad de la técnica de micro-radio-autografía en el estudio del transporte. Los rastreadores se suministran a la planta, luego se obtienen delgadas secciones del tallo e inmediatamente se fijan mediante congelación o tratamiento químico; se esparce luego una delgada capa de emulsión fotográfica sobre la sección de tejido, en una laminilla de vidrio, y el "sandwich" resultante se deja en la oscuridad hasta que se forma una imagen sobre la película con los rastreadores radioactivos presentes. La película se revela cuando todavía está adherida al espécimen sobre la laminilla, y el examen microscópico permite localizar la radioactividad en los tejidos, o aun en las células del espécimen. Una típica autorradiografía del pecíolo de una hoja de remolacha luego del suministro de $^{14}\text{CO}_2$ a la hoja se muestra en la Figura 13-5. Se puede ver claramente que el oscurecimiento de la película resultante de la presencia de la sustancia fotosintetizada con ^{14}C marcado, transportada desde la hoja, está asociado al tejido del floema. En otras palabras, los productos orgánicos de la fotosíntesis fueron transferidos al floema.

RESUMEN. Las conclusiones generales que se pueden lograr acerca de las rutas y tejidos de transporte son las siguientes:

1. Las sales y sustancias inorgánicas se mueven hacia arriba en el floema.
2. Las sales y sustancias inorgánicas se mueven hacia abajo en el floema.

3. Las sustancias orgánicas se mueven hacia arriba y abajo en el floema.
4. El nitrógeno orgánico puede ascender por el xilema (en árboles, por ejemplo) o el floema (plantas herbáceas).
5. Los compuestos orgánicos como el azúcar pueden estar presentes en la savia del xilema en grandes concentraciones durante la primavera cuando la savia asciende en los árboles antes de que broten las hojas.
6. El transporte lateral de solutos ocurre desde un tejido a otro, presumiblemente por mecanismos normales de transferencia (difusión, transporte activo, etcétera).
7. Existen casos de excepción en estas generalizaciones.

Figura 13-5. Radioautografía de sección transversa de tallo, posterior a la fotosíntesis. (Reproducida mediante permiso del National Research Council of Canada, de *Can. J. Bot.*, 43:269-80. (1965). Fotografía cortesía del Dr. D.C. Mortimer, N.R.C., Ottawa, Canadá.)



TRANSPORTE EN EL XILEMA

ESTRUCTURA DEL XILEMA. El tejido conductor del xilema consiste principalmente de vasos y traqueidas, o sólo de traqueidas, como en las coníferas. Cuando estas células son funcionales están muertas, y por lo regular forman parte de un sistema de tubos continuamente abiertos a través del tallo. Los vasos pierden sus paredes terminales y las traqueidas desarrollan amplias áreas de perforaciones sobre las paredes situadas entre las células no obstruidas por membranas vivas. Tal hecho ha confundido a menudo a los constructores de embarcaciones, el encino rojo es el menos adecuado para construir las ya que se puede succionar agua a través de los amplios vasos de xilema de esa madera ¡como a través de una paja! Por fortuna para los constructores, los depósitos que taponan con tanta efectividad los vasos viejos de xilema, normalmente se forman en muchas otras maderas. Algunos vasos o traqueidas, si bien carecen de vida, están en íntimo contacto con células vivas del xilema y radios del parénquima leñoso. Por lo tanto, ya sea mediante mecanismos metabólicos o fisicoquímicos, pueden participar en el control de los contenidos de la corriente de transporte del xilema.

Entre las traqueidas y los vasos de la mayoría de los tallos se intercalan láminas o bloques de tejidos parenquimatosos, éstos parecen funcionar principalmente en el movimiento transversal u horizontal de solutos, así como en la remoción o adición de solutos a la corriente de transporte del xilema.

TRANSPORTE EN EL XILEMA. Puesto que el xilema constituye un sistema transportador de agua de extremos abiertos, esencialmente con movimiento en una sola dirección, parece probable que los solutos se movilicen pasivamente en él por arrastre de solventes. Los solutos necesitan no moverse a la misma tasa del agua, ya que sus movimientos pueden estar influidos por la adsorción a las paredes de los vasos o por difusión hacia abajo de un gradiente de potencial dentro del sistema de flujo. A condición de que algún sistema de transporte activo esté disponible para transferir solutos al apoplasto del xilema, en otras palabras, cargar la corriente de translocación en el fondo, no se necesita ninguna fuerza motora que no sea el agua para movilizarlos al extremo superior del sistema de xilema abierto. En este punto los solutos podrían removerse por transporte activo o por difusión, según la concentración de los solutos de las células foliares y sus requerimientos.

El trabajo del fisiólogo norteamericano W. Lopushinsky apoya este concepto. Él aplicó presión a la solución circundante de la raíz de plantas de tomate decapitadas y encontró que al aumentarse la presión se incrementaba el transporte de iones radioactivos en la solución del xilema. Sin embargo, el incremento en la transferencia de solutos no fue igual al incremento de flujo del solvente (agua), lo que sugiere un proceso selectivo en la absorción o parte transportadora radical del proceso.

Experimentos con plantas enteras apoyan el concepto de que el incremento de transpiración provoca generalmente un incremento en absorción y transporte de sales. No está claro si ello resulta solamente de un arrastre de solventes incrementado o porque se establecen gradientes de difusión más acentuados entre las soluciones del suelo y la estela, las que incrementarían las tasas de difusión de solutos. Sin embargo, no parece una buena razón para rechazar la idea según la cual los solutos se mueven pasivamente en el mismo xilema transportados por éste y difundiendo a través de la corriente de transpiración.

TRANSPORTE EN EL FLOEMA

ESTRUCTURA DEL FLOEMA. El floema es un tejido mucho más complejo que el xilema. Su anatomía exacta es aún materia de conjetura, porque su fina estructura parece ser extraordinariamente delicada y cambia o se destruye durante su preparación para exámenes microscópicos. Cuando los tallos o los pecíolos se seccionan, pueden sufrir serios cambios estructurales como resultado de la agitación hidráulica de los contenidos del floema. Por tanto, se han hecho estudios con floema de *callus* o de plantas agotadas, donde no ocurre transporte y la agitación se reduce al mínimo. Sin embargo, en este caso el floema podría no estar en condiciones normales. Se ha obtenido cierto éxito con el congelamiento ultrarrápido de secciones, y han sido posibles algunas observaciones con microscopio utilizando tejidos vivos.

Los principales componentes del floema son los tubos cribosos, hileras de células individuales dispuestas longitudinalmente llamadas **elementos cribosos**, separados mediante paredes terminales perforadas que se denominan **placas cribosas**. Además hay pequeñas células parenquimoides de orientación longitudinal entre los tubos cribosos llamadas **células acompañantes**. Éstas están vivas evidentemente y contienen el complemento normal de organelos e inclusiones celulares. El estado de los elementos cribosos no es claro; a diferencia de los elementos del xilema, los elementos cribosos maduros parecen contener **protoplasma vivo**, pero carecen de núcleo. Los elementos cribosos pueden plasmolizarse, lo cual indica la presencia de membranas diferencialmente permeables, pero no poseen tonoplasto. Gran parte del protoplasma se presenta en forma de **proteína-P**, una proteína fibrilar cuya estructura y función son objeto actualmente de un intenso estudio entre los fisiólogos vegetales.

Las preparaciones microscópicas del floema muestran generalmente las placas cribosas taponadas con masas proteínáceas denominadas en un principio **cuerpos viscosos**. Estudios más recientes sugieren que en tejidos vivos las placas cribosas están abiertas y sin tapones, o bien parcialmente taponadas con cordones o fibrillas de proteína-P que están íntimamente relacionadas con el proceso de transporte. La Figura 13-6 muestra una micrografía electrónica de una placa cribosa; algo del retículo endoplásmico y microfibrillas son claramente visibles y los poros parecen estar completamente destapados. Esta cuestión no se ha dilucidado definitivamente; otras micrografías muestran las placas cribosas obstruidas en forma característica por depósitos de carbohidratos (calosa) o por proteínas. Sin embargo, el peso de la evidencia reciente sugiere que por lo menos algunas de las placas cribosas de un tallo en translocación están libres de obstrucciones.

MECANISMOS TRANSPORTADORES DEL FLOEMA. Existen varios mecanismos posibles mediante los cuales podría tener lugar el transporte por el floema. Algunos experimentos apoyan a unos o a otros. Surgen algunas evidencias para excluir uno u otro sistema, pero la implicación completa o significado de la evidencia experimental en esta área difícil y complicada suele ser oscura. El problema no se ha resuelto hasta ahora; probablemente el transporte del floema posea numerosos mecanismos o acaso operen diferentes mecanismos en distintos tiempos o en diferentes tejidos de la misma planta.



Figura 13-6. Micrografía electrónica (X 25,000) de una placa cribosa funcional de un pecíolo de soja (*Glycine max*). El tejido se congeló rápidamente a -170°C antes de fijación y tinción con acetato de uranilo y citrato de plomo. Adviértase los cordones de proteína fibrilar suspendidos de la placa cribosa, así como la placa de citoplasma alrededor de las paredes del tubo criboso. (De D.B. Fisher: *Plant Physiol.*, 56:555-69. (1975). Utilizada con permiso. Fotografía cedida amablemente por el Dr. Fisher.)

Las cinco principales teorías en relación al transporte del floema son:

1. flujo de masa;
2. difusión y bombeo activados;
3. corriente citoplásmica;
4. difusión interfásica, y
5. electroósmosis.

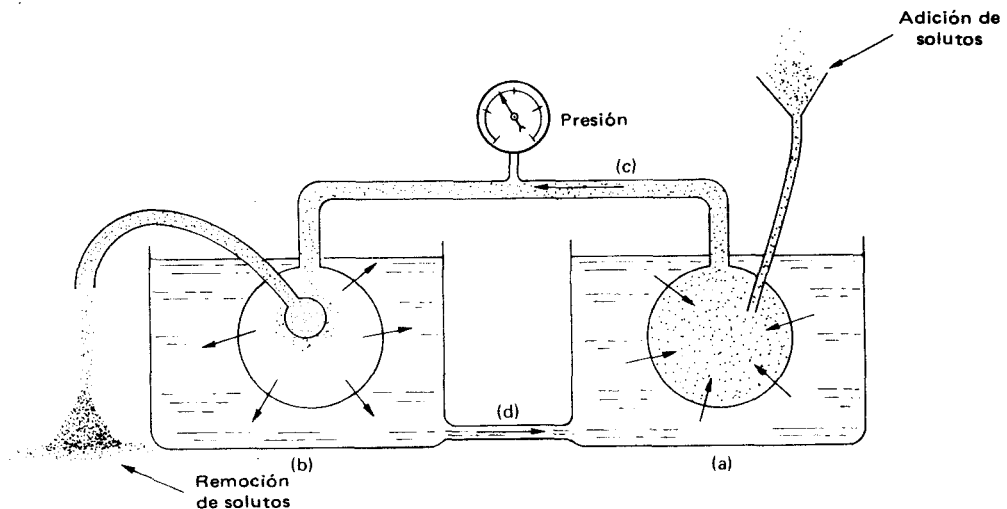
Se examinarán en orden. Debe reconocerse que, aunque los conceptos básicos de algunas de estas ideas parezcan ser contradictorios o mutuamente excluyentes, es posible —o aun probable— que no exista solución “correcta” al problema del transporte del floema.

FLUJO DE MASAS. En 1931, en Alemania, E. Münch propuso para explicar el transporte del floema de los solutos desde las hojas hasta las raíces un sistema de flujo, el cual incluye la circulación del agua. Los modelos del sistema a base de osmómetros y una planta idealizada, se muestran en las Figuras 13-7 y 13-8. La fotosíntesis determina la producción de una gran cantidad de azúcares que son transferidos activamente al interior de células de floema de las nervaduras foliares; como resultado de ello el potencial osmótico del floema llega a ser muy bajo (negativo), y el agua penetra del apoplasto o tejido xilemático mediante ósmosis. La presión hidrostática así producida en el floema obliga a la savia de éste a descender hacia las raíces por los tubos cribosos. Algo de agua o solutos puede filtrarse en el recorrido, pero el grueso de la solución es conducida hacia la raíz; aquí los solutos son descargados de la corriente de translocación del floema, por transporte activo, con lo cual aumenta el potencial osmótico de la solución remanente del floema. Como respuesta, el agua difunde al exterior desde el floema y asciende de regreso a las hojas siguiendo el gradiente de potencial de agua del xilema. El efecto neto es una circulación de agua; las fuerzas impulsoras para dicha circulación son suministradas por la adición activa de solutos en la hoja por fotosíntesis, y su remoción activa por las raíces. De hecho, la circulación no siempre es necesaria y puede no ocurrir si se remueve suficiente agua del sistema como resultado del crecimiento o la transpiración.

La principal observación acerca de esta teoría consiste en que requiere una presión hidrostática positiva en el floema y, por lo tanto, un aporte permanente

Figura 13-7. Un sistema de osmómetro doble que ilustra la hipótesis de flujo de masas.

Los solutos (por ejemplo azúcares producidos en la fotosíntesis) se añaden al osmómetro (a), de manera que el agua difunde al interior del bulbo (a) por ósmosis. La presión hidrostática que así se genera fuerza a salir al agua del bulbo (b), y la solución del bulbo (a) fluye a lo largo de la ruta (c) hacia el bulbo (b). Los solutos son removidos del bulbo (a), de manera que su potencial osmótico es siempre mayor que el del bulbo (b). Como resultado, el agua se desplaza continuamente al interior del bulbo (a), retornando hacia (a) vía ruta (d). Los solutos que se añaden al bulbo (a) son transportados con el agua a lo largo de la ruta (c) al bulbo (b), donde son removidos.



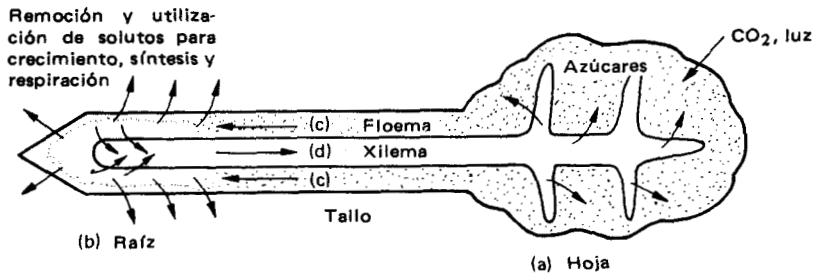


Figura 13-8. Diagrama del sistema de flujo de masas en una planta: (a) hoja, (b) raíz, (c) floema y (d) xilema conforme a la Figura 13-7.

de azúcares en las hojas susceptibles de utilizarse para producir la presión. Ciertamente, la savia del floema posee una presión positiva. Si se corta el estilete de un áfido en el momento de alimentarse, la savia del floema continúa fluyendo del estilete por algún tiempo como resultado de la presión interna. El análisis de la savia orgánica ha demostrado que posee sin duda una alta concentración de azúcar, tal y como lo requiere la teoría. Un argumento muy fuerte en favor de la hipótesis del flujo de masas es que sustancias de crecimiento o partículas virales aplicadas a las hojas se transportan con rapidez si la hoja se ilumina pero no ocurre lo mismo en la oscuridad. Sin embargo, si a la hoja en la oscuridad se le suministra azúcar, tiene lugar el transporte de ese material adicionado. Ello sugiere que los azúcares, sean producidos por la fotosíntesis o suministrados en la oscuridad, son utilizados para producir los gradientes necesarios para accionar el flujo de masas.

La segunda observación importante a esta teoría es que precisa de baja resistencia a la difusión a lo largo de la ruta del transporte, esto es, las placas cribosas no han de estar taponadas. Los que proponen esta teoría citan evidencias como la micrografía electrónica de la Figura 13-6 en apoyo del flujo de masas. Empero, numerosos estudios muestran un alto grado de organización de los constituyentes del elemento criboso y fuerte evidencia de cordones de proteína u otras estructuras a través de las placas cribosas y en ellas. Estos estudios evidentemente se contradicen con la hipótesis del flujo de masas.

Otro problema es que el movimiento podría tener lugar en una sola dirección y a un tiempo en el floema. Existen numerosos experimentos que señalan claramente que las distintas sustancias pueden moverse en sentido contrario al mismo tiempo en el tejido del floema, además de que distintas sustancias pueden movilizarse simultáneamente en la misma dirección pero a velocidades marcadamente diferentes. Tales hechos son incompatibles con la hipótesis en cuestión tal y como se ha esquematizado. Sin embargo, es posible que diferentes haces vasculares o aun distintos elementos cribosos podrían interactuar simultáneamente en el transporte a base de flujo a presión en sentidos opuestos. Ello sólo precisaría de carga y descarga controladas de los solutos apropiados desde extremos opuestos del mismo tubo criboso. La teoría no requiere que todos los tubos cribosos transporten a la misma velocidad, así como en la misma dirección y al mismo tiempo.

DIFUSIÓN Y BOMBEO ACTIVADOS. Se ha observado que la distribución de un soluto a lo largo del tallo poco después de su suministro en el punto de partida (medido usualmente con radioactividad luego de suministrar una sustancia marcada) es

una función logarítmica de la distancia desde el punto de origen, como se muestra en la Figura 13-9. Tal es el patrón esperado resultante de la difusión, pero no del bombeo o de mecanismos de flujo. Los fisiólogos británicos T.G. Mason y D.J. Maskell observaron en la década de 1930 que la tasa del transporte variaba conforme al gradiente de concentración de sacarosa del floema. Estos hechos no son compatibles con el flujo de masas, e indujeron a Mason y Maskell a proponer que alguna propiedad no determinada del protoplasma reduce la resistencia a la difusión. Ellos sugirieron que el movimiento de soluto es, por lo tanto, esencialmente similar a la difusión normal, pero que se activa o incrementa en magnitud conforme al resultado de la resistencia que disminuye.

Diversos mecanismos de bombeo o peristálticos se han propuesto recientemente a medida que se acopia más información (a veces se cree que errónea) acerca de elementos cribosos. El principal punto sobre tales mecanismos es la idea de que existen "estaciones" de bombeo emplazadas a intervalos a lo largo de los tubos cribosos, con inversión de energía del metabolismo de las células acompañantes o de los mismos tubos cribosos. Ninguna de estas hipótesis ha sido totalmente aceptada pero ello puede atribuirse a su novedad así como a la dificultad para aportar evidencias.

Datos recientes sugieren que la proteína-P de los elementos cribosos posee muchas características de la actina, una proteína contráctil implicada en diversos sistemas citoplásmicos animales, entre los cuales se incluyen el músculo, movimiento ameboides y corriente citoplásmica. Se ha sugerido que los microtúbulos o cordones de proteína se prolongan a través de los poros de las placas a distancias de hasta varios elementos cribosos. Ellos acaso estén implicados en la transferencia de solutos, de diversas maneras. Tres fisiólogos británicos, R. Thaine, M.J. Canny y E.A.C. MacRobbie, han preparado modelos en relación a estos conceptos, los cuales difieren en la forma en que los solutos se movilizan. Según la hipótesis de Thaine, los solutos son bombeados a través de cordones o túbulos. En el modelo

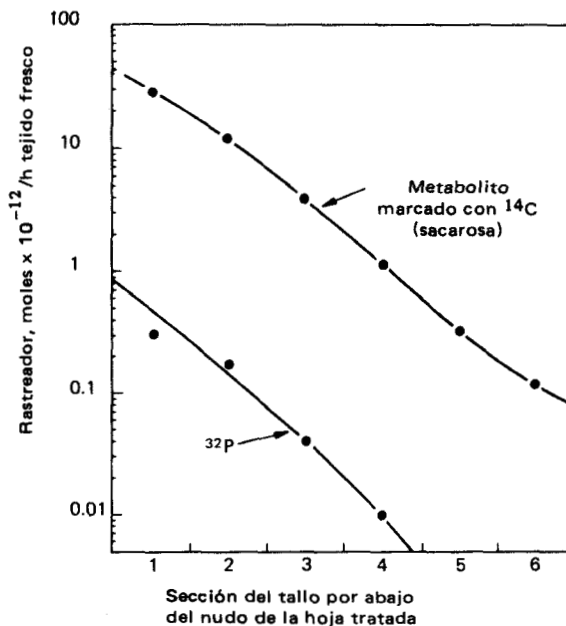


Figura 13-9. Movimiento de rastreadores (^{32}P y sacarosa- ^{14}C) en una planta de frijol a través del tallo 15 minutos después de la aplicación de $\text{H}_2\text{ }^{32}\text{PO}_4^-$ y $^{14}\text{CO}_2$ a la hoja. La sacarosa- ^{14}C se formó con $^{14}\text{CO}_2$ en la hoja mediante fotosíntesis. (Adaptada con datos de O. Biddulph: en F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. II, Academic Press, Nueva York, 1959, p. 591. Utilizada con permiso.)

de Canny los cordones mismos se mueven en sentidos opuestos por distancias de varias células, conduciendo materiales hacia arriba y abajo. Los solutos difunden hacia el interior o hacia afuera de los cordones según la concentración relativa en la vacuola (fase estacionaria) y los cordones en movimiento. Por lo tanto, un cordón que ascendiese a través de una región de baja concentración de azúcar a otra de alta concentración cedería inicialmente azúcar a la savia. Un cordón en movimiento hacia abajo lo captaría al principio y movería el azúcar hacia abajo del área de baja concentración. El resultado será una tasa de difusión de azúcar considerablemente incrementada, desde el área de alta concentración a la de baja concentración. En el modelo de MacRobbie, los túbulos de proteína son, de hecho, contráctiles y mueven los solutos mediante contracciones peristálticas. El fisiólogo canadiense D.S. Fensom ha elaborado este concepto en base al examen microscópico de cordones floemáticos vivos del tallo de *Heracleum* (cow parsnip*) y mediante experimentos bioquímicos que indican la participación de proteínas similares a la actina.

CORRIENTE CITOPLÁSMICA. El botánico holandés H. de Vries, propuso en 1885 que la corriente citoplásmica o ciclosis podría ser un mecanismo de transporte activo, y la idea ha sido desarrollada por el fisiólogo norteamericano O.F. Curtis. Este concepto posee numerosas cualidades que llaman la atención, ya que las sustancias se movilizarían esencialmente hacia abajo de gradientes de difusión, sólo que a tasas incrementadas por el flujo del citoplasma; así que algunas sustancias podrían moverse a diferentes velocidades, y aun en sentidos opuestos de un mismo tubo criboso, si se diera el caso (ver Figura 13-10).

Se ha observado que las tasas de la ciclosis son afectadas por cambios de temperatura y otros factores que afectan el metabolismo de la misma forma que las tasas de transporte; se han advertido, asimismo, tasas muy altas de ciclosis en ciertas células del floema. Sin embargo, la evidencia experimental demuestra que conforme maduran los elementos cribosos la tasa de corriente citoplásmica en ellos disminuye y finalmente cesa por completo. Además, se ha observado que en las células parenquimatosas la ciclosis incrementa la tasa de translocación del ion Cl^- , lo que, de hecho, es independiente de las tasas de la corriente. El concepto de corriente citoplásmica es incompatible con las hipótesis de difusión activada o de bomba metabólica, ya que éstas requieren organización estructural del citoplasma de floema, en tanto que las teorías que implican ciclosis requieren movilidad total del citoplasma. Con excepción del modelo especializado de Canny (ver sección anterior) la hipótesis de la ciclosis se ha descartado en general, en base a estas razones y a fundamentos de la energética.

DIFUSIÓN DE INTERFASE. Las sustancias que bajan la tensión superficial en la barrera que separa dos líquidos inmiscibles, o entre un líquido y un gas, se distribuyen con rapidez por toda el área de la barrera. En realidad la sustancia difunde hacia abajo de un gradiente de potencial, de la región de baja tensión superficial a la de alta tensión superficial. Un ejemplo es la rápida dispersión de una delgada capa de gasolina por una superficie de agua, siendo el límite en este caso el agua-aire. La difusión en el límite de un sistema de este tipo puede ser 50,000 veces más rápida que la difusión a través de cualquiera de ambos componentes del sistema

*N. del T. Especie de chirivía; fam. umbelíferas.

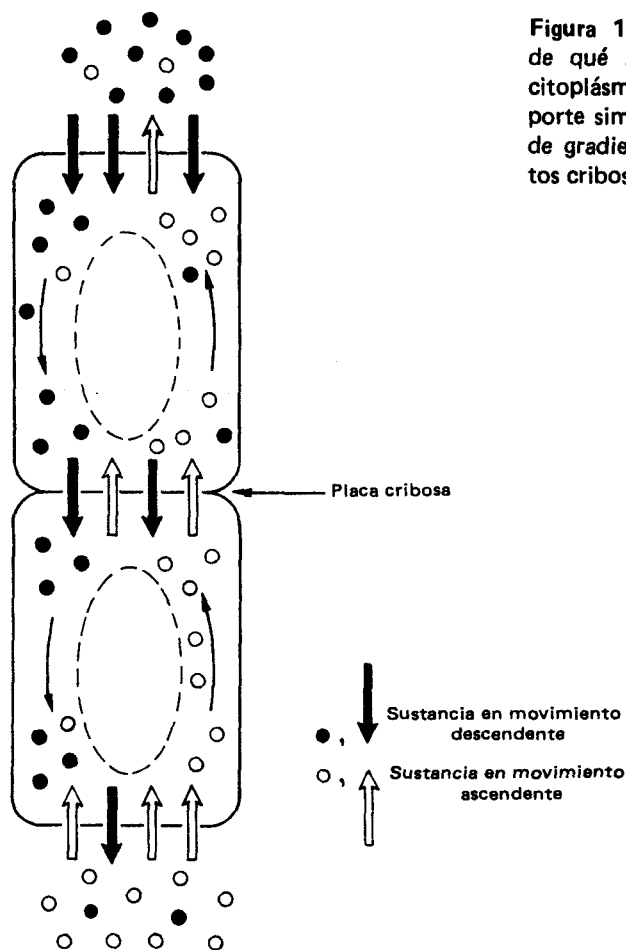


Figura 13-10. Diagrama para ilustrar de qué manera la ciclosis (corriente citoplásmica) podría resultar en transporte simultáneo de dos vías a lo largo de gradientes de difusión, en elementos cribosos del floema.

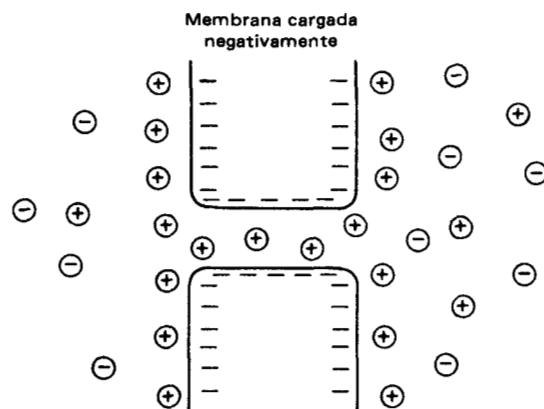
de límites. La posibilidad de que el citoplasma de los elementos del floema contenga límites de tal naturaleza, o que la vacuola del citoplasma ofrezca un eficiente sistema de límites, ha sido propuesta por el fisiólogo holandés J.H. van den Honert. Tal mecanismo explicaría el transporte extremadamente rápido de pequeñas cantidades de productos de fotosíntesis, observado por Nelson. Los gradientes de difusión se mantendrían por la adición activa y remoción de solutos de las capas colindantes mediante transporte activo. Sin embargo, esa posibilidad ha sido objetada en el sentido de que un área suficiente de capa limítrofe podría existir en células de floema para que la difusión interfásica se envuelva en el transporte de grandes cantidades de material. El reciente descubrimiento de que los elementos cribosos contienen un importante número de cordones proteináceos longitudinalmente orientados, ha revivido una vez más la posibilidad de que esta teoría sea correcta, pero hasta el momento no hay ninguna evidencia clara de la existencia de tal tipo de mecanismo.

ELECTROÓSMOSIS. Si una membrana portadora de cargas fijas se cubre con una solución salina por sus dos lados y se le aplica un potencial eléctrico, las sales y el agua difundirán a través de ella como consecuencia de la electroósmosis. Este pro-

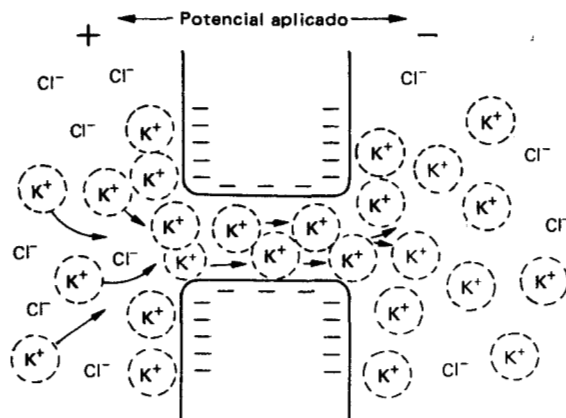
ceso requiere condiciones bastante especializadas, como se muestra en la Figura 13-11A. Los poros han de ser pequeños y cubiertos con cargas fijas (cargas negativas se muestran en la Figura 13-11A). Puesto que hay cargas fijas negativas en los poros, los cationes se moverán dentro de los espacios de los poros. Si los poros son suficientemente pequeños, los aniones serán repelidos y no entrarán. Ahora bien, cuando se aplica una diferencia de potencial sobre la membrana, los cationes la atravesarán bajo su influencia, transportando agua y moléculas de azúcar con ellas en envolturas de hidratación y mediante arrastre de solventes. El movimiento será en una sola dirección porque los aniones, al ser repelidos por las cargas de los poros, no los atravesarán; sólo los cationes se movilizarán. Mediante tal sistema puede mantenerse un sustancial flujo de solutos.

El fisiólogo británico D.C. Spanner ha propuesto un modelo basado en la electroósmosis por el cual la fuerza electroimpulsora se produce por el transporte

Figura 13-11. Diagrama para ilustrar la electroósmosis.



A. Distribución de partículas ionizadas dentro y alrededor de un pequeño poro de una membrana portadora de cargas negativas fijas.



B. Un potencial eléctrico se aplica a una membrana cargada negativamente e inmersa en una solución de KCl. El K^+ (pero no el Cl^-) se mueve a través del poro causando electroósmosis. Las envolturas de hidratación de iones K^+ se muestran con líneas discontinuas.

activo de los iones de potasio de la parte posterior y en torno de las placas cribosas (tal vez vía células acompañantes). El retorno de iones K^+ a través de los poros de la placa cribosa establece un flujo electrosmótico que podría impulsar el transporte, como se muestra en la Figura 13-11B. El principal problema de esta hipótesis es el gran requerimiento de energía para mover el K^+ , así como el hecho de que no admite el movimiento bidireccional del movimiento selectivo de distintas sustancias a diferentes tasas.

RESUMEN. La evidencia disponible actualmente tiende a apoyar el modelo de transporte de flujo de masas o a presión, con mayor intensidad que a los otros modelos.

Sin embargo, existen pocas dudas de que ciertos componentes del transporte del floema pueden activarse o conducirse por otros mecanismos o bombas. Es posible que mientras algunos compuestos estén siendo transportados por el sistema de flujo de masas en algunas partes del floema, otros estén siendo bombeados activamente, o movilizados por difusión activada, electroósmosis, o ciclo-sis, en otras regiones del floema.

Las principales preguntas que han de contestarse antes de que el transporte se comprenda con toda claridad se relacionan con la resistencia (o taponamiento) de las placas cribosas, la naturaleza y papel de las proteínas-P, y los sitios de gasto de energía. El flujo de masas requiere contribución de energía sólo en los sitios de carga y de descarga, así como placas cribosas libres de obstrucciones. Tal hipótesis no le asigna ningún papel a las proteínas-P o a las células acompañantes. Los modelos de difusión activada o de bombeo así como el flujo de masas por electroósmosis requieren gasto de energía a lo largo de los tubos cribosos, proceso en el cual las células acompañantes pueden tomar parte activa. Ellos también requieren niveles cambiantes de organización de los contenidos en el elemento criboso y usualmente de las placas cribosas.

Fensom ha sugerido que el transporte avanza simultáneamente por dos, tres o aun cuatro vías. Según su punto de vista, la principal fuerza impulsora está constituida por microtúbulos contráctiles, si bien una cantidad variante de flujo de masa tiene lugar en los contenidos del elemento criboso por fuera de los microtúbulos. Fensom también contempla la posibilidad de un componente electrosmótico menor y sugiere que la difusión de interfase de ciertos compuestos, además de azúcares, podría también tener lugar. Esta hipótesis tiene ciertos puntos atractivos, particularmente el que resuelve las dificultades de los datos, en apariencia excluyentes, que apoyan uno u otro modelo. Explica la observación experimental en la que diferentes sustancias (por ejemplo azúcares con ^{14}C y ^{42}K) se mueven en distintas direcciones y a diferentes velocidades cuando se inyectan o se aplican simultáneamente a los tubos cribosos. Quizá la conclusión más interesante alcanzada hasta ahora es la importancia relativa o prevalencia de las diversas vías de transporte bajo condiciones específicas de las plantas.

CONTROL DEL TRANSPORTE

Es importante reconocer que los patrones de transporte no son casuales sino altamente direccionales. Existen relaciones bien definidas entre fuentes y vertederos del transporte y la dirección de éste parece estar bajo un control preciso. El tema completo de los patrones de tráfico del transporte se considerará en el Capítulo 21, pero unas cuantas observaciones son necesarias aquí.

Cualquier mecanismo de transporte de flujo de masa o difusión requiere un gradiente de concentración de solutos desde la fuente al vertedero; puede, por lo tanto, controlarse por la demanda de éste, lo cual crea un gradiente mediante la descarga, o por el suministro de la fuente, lo que origina un gradiente de carga. Tanto uno como otro factor puede ser operante. Hay mucha controversia en este momento acerca de si la carga (o la fotosíntesis) se controla vía el transporte mediante la demanda del vertedero. Otras alternativas incluyen cierta clase de señales del vertedero en forma de hormonas o de fenómenos eléctricos. Puesto que en esencia, el crecimiento y los requerimientos del vertedero concluyen en la fotosíntesis, la tasa de ésta puede controlar el transporte sin la intervención de mecanismos específicos.

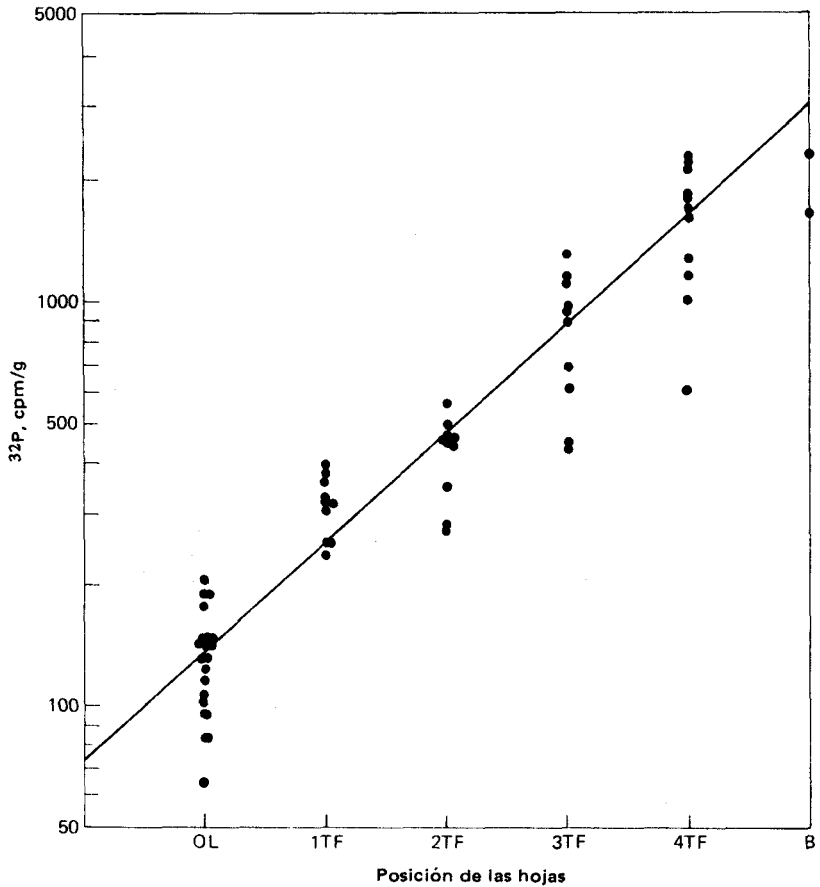
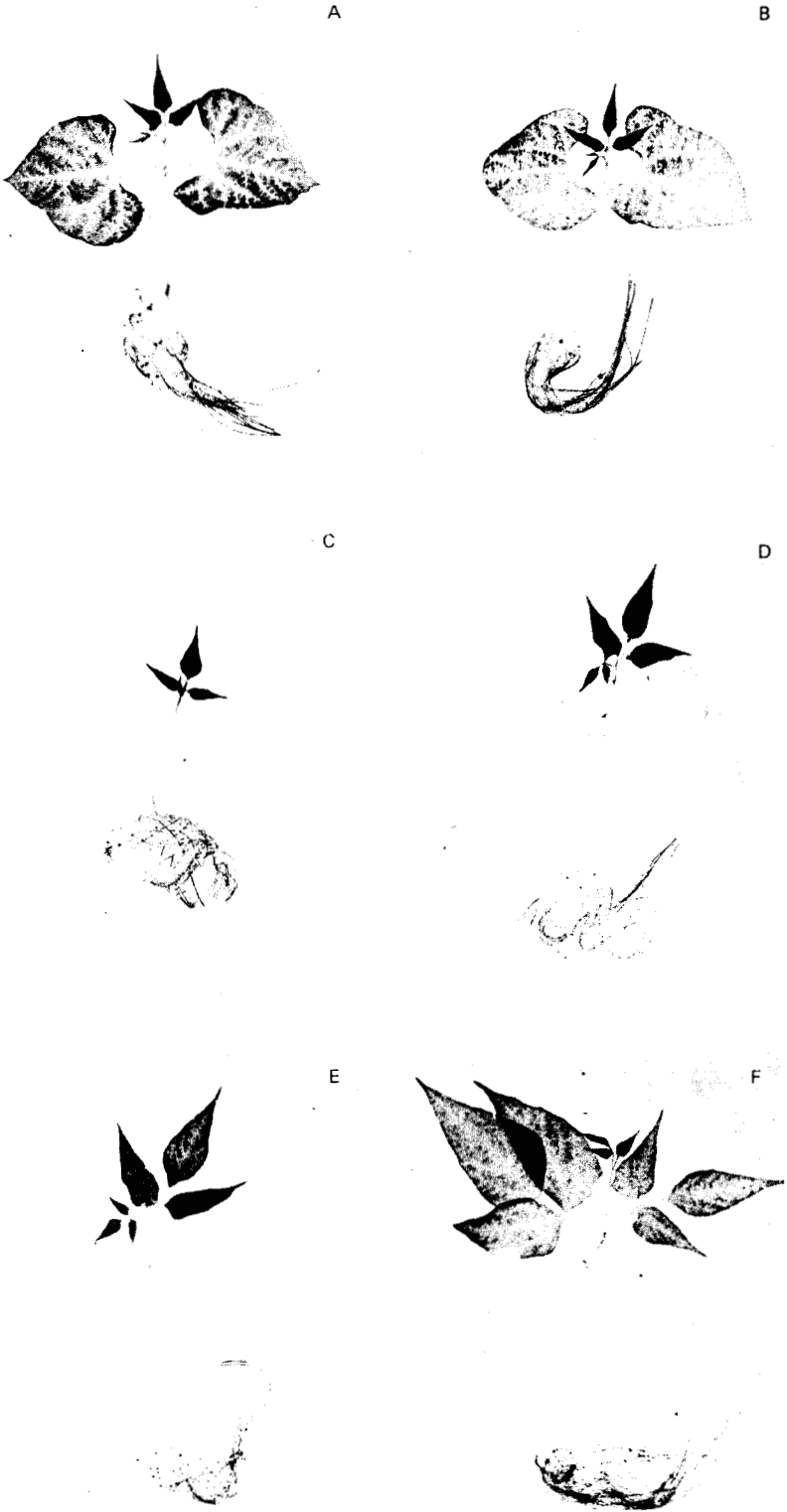


Figura 13-12. Cantidades de ^{32}P que se mueven en el interior de las hojas en varias posiciones del tallo de frijol "riñón rojo" (*Phaseolus vulgaris*). El ^{32}P se absorbió como fosfato de la solución nutritiva durante un intervalo de 4 días. Los datos corresponden a las hojas de diez plantas todas cultivadas en el mismo recipiente. Las hojas de mayor edad (opuestas) están a la izquierda (OL); la progresión es hacia hojas más jóvenes, a la derecha, de la primera a la cuarta hoja trifoliada (1TF-4TF). Dos hojas muy pequeñas se muestran en B. (De O. Biddulph: en F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. II. Academic Press, Nueva York, 1959. Utilizada con permiso.)



Existen, sin embargo, muchos indicios (expuestos con más detalle en el Capítulo 21) de que la distribución de material por toda la planta no tiene lugar sólo en base a la avidez de vertederos, sino que forma parte de todo el sistema que correlaciona y coordina el crecimiento de las partes de la planta. La naturaleza del mecanismo de crecimiento correlativo es compleja y tiene relación con la actividad hormonal (ver Capítulo 19), pero resulta bien claro que en el movimiento nutricional intervienen en cierta medida los requerimientos del crecimiento de diversas partes de la planta. Los simples mecanismos de carga y descarga en base a la demanda impuesta por los gradientes de difusión probablemente serían adecuados para explicar las tasas de transporte diferentes y simultáneas y el sentido de desplazamiento de los diversos compuestos. Sin embargo, acaso estén implicados otros mecanismos de mayor sofisticación.

CIRCULACIÓN

Hay evidencia de ciertos patrones de circulación de agua y solutos en las plantas. Como se vio, una cierta cantidad de circulación de agua es posible —si bien no absolutamente necesaria— en un sistema de transporte a presión en el floema. Parece probable que la cantidad de agua que circula así es mucho menor que la que normalmente atraviesa la planta en la corriente transpiratoria.

La circulación de iones puede ocurrir como parte de un sistema de transporte activo o en un sistema electrogénico o electroosmótico. Además, muchos elementos sufren circulación metabólica a través de la planta. Ello resulta de su transporte inicial a los tejidos jóvenes en crecimiento activo, como se muestra en la Figura 13-12. Conforme los tejidos maduran, los elementos son removidos de los tejidos donde se localizaban originalmente y movilizados hacia los tejidos jóvenes en desarrollo. Un ejemplo de esto puede verse en la Figura 13-13, que muestra cómo el sulfato radioactivo aplicado a las raíces se moviliza primero a las primeras hojas y a la primera hoja trifoliada del frijol, después a la segunda hoja trifoliada y finalmente a la tercera, no quedando absolutamente nada en las primeras hojas.

También tiene lugar la circulación del carbono. Los compuestos orgánicos formados en la fotosíntesis se mueven hacia las raíces y cierta cantidad se combina químicamente con el amoníaco y retorna a las hojas o extremos en crecimiento como compuestos nitrogenados orgánicos. Estos y otros aspectos del movimiento nutricional de toda la planta se verán con mayor detalle en el Capítulo 21.

Figura 13-13. Una secuencia de seis autorradiogramas que muestra el destino de una alícuota de ^{35}S absorbido como $^{35}\text{SO}_4$ durante un periodo de absorción de 1 hora, después del cual, las plantas en la solución nutritiva con el rastreador, se transfirieron a una solución normal (no radiactiva) donde permanecieron durante los siguientes periodos: A, 0 hr; B, 6 hr; C, 12 hr; D, 24 hr; E, 48 hr, y F, 96 hr. La mayor parte del ^{35}S , que se movilizó directamente al interior de las hojas maduras se removió dentro de 12-24 hr. Se movilizó predominantemente a las hojas más jóvenes próximas al ápice caulinar, donde permaneció. (De O. Biddulph: *Plant Physiol.*, 33: 295. (1958). Utilizada con permiso. Fotografía cortesía del Dr. Biddulph.)

LECTURAS ADICIONALES

Artículos en *Annual Reviews of Plant Physiology*, bajo el encabezado "Translocation".

Aronoff, S., J. Dainty, P.R. Gorham, L.M. Srivastava, y C.A. Swanson: *Phloem Transport*.

Plenum Press, Nueva York, 1975 (Esta es una fuente informativa particularmente interesante y útil, constituida por una serie de discusiones libres entre ponentes y antagonistas de las diversas teorías sobre el transporte del floema).

Canny, M.J.: *Phloem Translocation*. Cambridge University Press, Nueva York, 1973.

Crafts, A.S., y C.E. Crisp: *Phloem Transport in Plants*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 1971.

MacRobbie, E.A.C.: Phloem Translocation-facts and mechanisms: a comparative survey. *Biol. Rev.*, 46:429-81 (1971).

Peel, A.J.: *Transport of Nutrients in Plants*. John Wiley & Sons, Nueva York, 1974.

Richardson, M.: *Translocation in Plants*. St. Martin's Press, Inc. Nueva York, 1968.

Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. II. Academic Press, Nueva York, 1969.

Wardlaw, I.F., y J.B. Passioura (eds.): *Transport and Transfer Processes in Plants*. Academic Press, Nueva York, 1976.

Capítulo 14

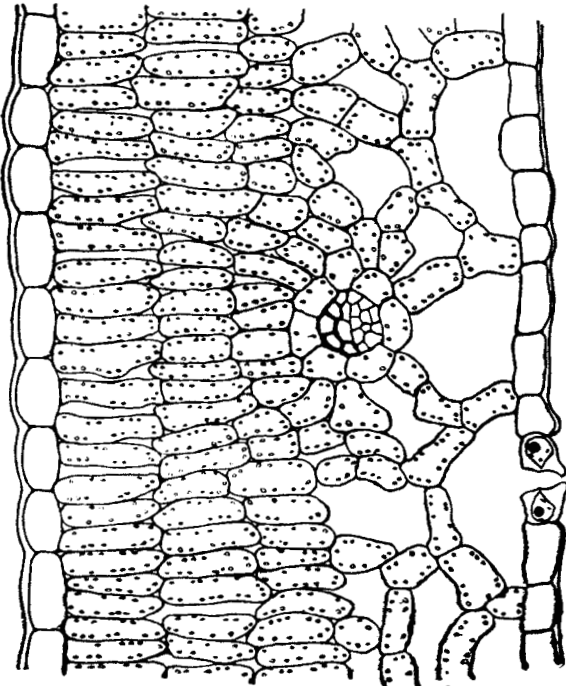
LA HOJA Y LA ATMÓSFERA

Una vez que el agua ingresa a la raíz y asciende en el tallo, la planta debe deshacerse de ella. Como se vio, la fuerza motora del movimiento ascensional del agua procede de su evaporación desde las hojas a la atmósfera. De hecho, el problema no es tanto deshacerse del agua sino impedir que se pierda a tasas y cantidades que podrían ser nocivas para la planta.

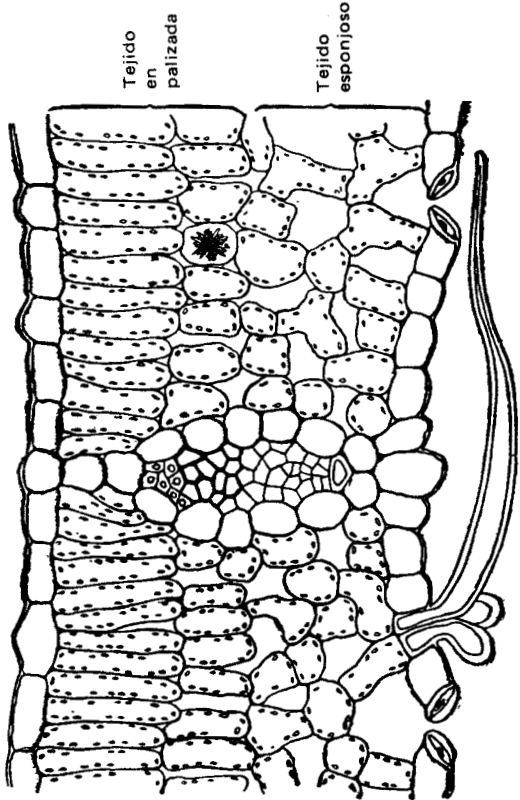
LAS HOJAS

La apariencia y anatomía de las hojas típicas (ver Capítulo 4) reflejan su capacidad para el intercambio gaseoso y la absorción de la radiación. Una estructura que absorba la radiación necesita ser ancha y delgada, y orientarse en ángulos rectos hacia la fuente de radiación para alcanzar su máxima eficiencia. Del mismo modo, para un intercambio de gases eficiente se requiere una lámina delgada que ofrezca el máximo de área por unidad de peso. Lo único que limita la delgadez de la hoja es la necesidad de poseer algo de tejido de almacenaje y de soporte, así como sistemas de transporte. Sin embargo, un intercambiador de gases eficaz es también un evaporador eficiente. Por lo demás, una estructura en forma de hoja sin ninguna cubierta protectora se secaría rápidamente. La epidermis con su cutícula protege a la hoja de la desecación, pero también reduce el intercambio gaseoso a niveles muy bajos. El sistema de pequeños poros o estomas, a través de los cuales difunden los gases, así como los pasadizos aéreos dentro de la hoja, son sorprendentemente eficaces para el intercambio de dióxido de carbono, en tanto que reducen la evaporación, como luego se verá.

Las hojas de numerosas plantas también se modifican de manera que les permite almacenar alimento y agua o desempeñar otras funciones (por ejemplo zarcillos, espinas, etc.) las cuales no se estudiarán. La función fundamental de una hoja normal es la manufactura y exportación de alimento. Puesto que éste se produce en células parenquimatosas, debe colectarse y transportarse. Las hojas son muy vascularizadas; las nervaduras principales se subdividen en numerosas y diminutas nervaduras que se ramifican en diversos patrones por todo el tejido foliar, de manera que ninguna célula parenquimática está más allá de unas cuantas

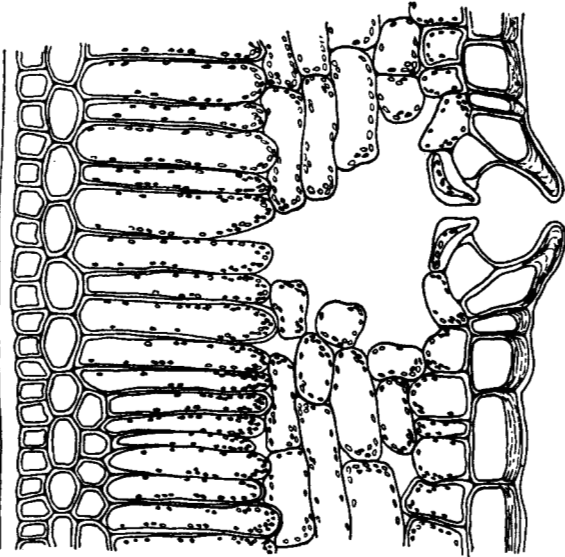


(A)

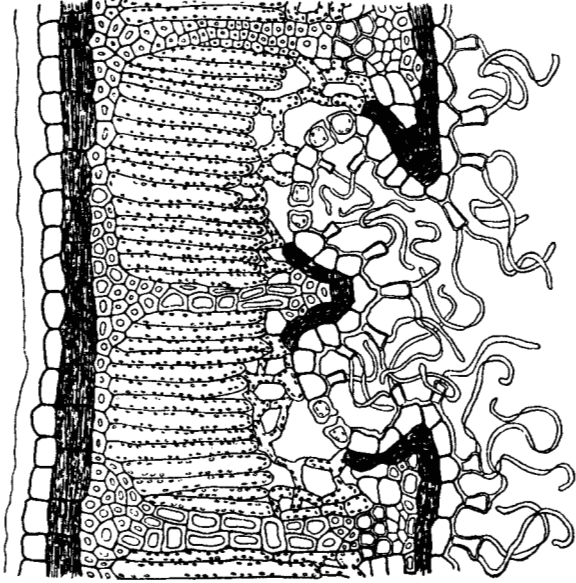


(B)

Figura 14-1. Diagramas de estomas. (A) Una hoja normal, manzano; (B) pelos, roble; (C) un estoma hundido, *Cycas* sp. y (D) un estoma hundido con pelos en la cripta estomática, *Banksia* sp. (De A.J. Eames y L. H. Mac Daniels: *Introduction to Plant Anatomy*. Mc Graw-hill Book Co., Nueva York, 1925. Utilizada con permiso.)

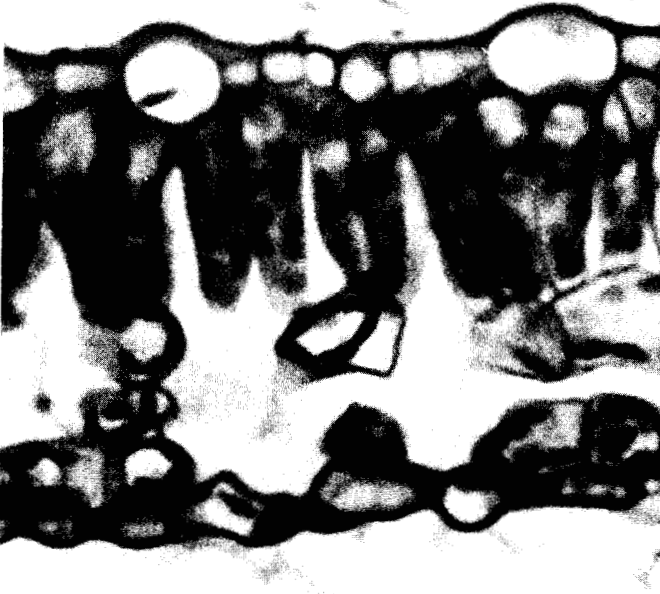


(C)



(D)

A



B



Figura 14-2. Sección transversal de (A) una hoja de sombra y (B) una hoja de sol de arce (*Acer*). Adviértase el agrandamiento de la capa en palizada, el principal tejido fotosintético y el gran incremento del número de cloroplastos en las hojas de sol.

células de una nervadura. Los haces están incluidos en vainas de células parenquimatosas; esa vaina fascicular parece estar implicada en el transporte de alimento desde las células foliares al haz vascular y, en ciertas especies, también en los estadios finales de la fotosíntesis (ver página 388).

Las hojas se adaptan de diversas maneras a condiciones ambientales particulares. En casos extremos, como en algunos cactus del desierto, las hojas desaparecen totalmente como órganos de fotosíntesis, función que está a cargo del tallo. Sin embargo, en plantas que poseen hojas normales, se pueden producir amplias variaciones. Las modificaciones de las especies incluyen una diversidad de mecanismos que reducen la pérdida de agua en plantas xeromórficas: pelos superficiales, estomas hundidos, arrollamiento de los limbos, etc. (ver Figura 14-1). Aun en una sola especie, o en una misma planta, pueden ocurrir considerables variaciones en respuesta a situaciones ambientales y fisiológicas. Las hojas que se desarrollan a la sombra tienden a ser más delgadas con una pequeña capa en palizada (células parenquimatosas principales responsables de la fotosíntesis) y espacios de aire grandes y bien desarrollados. Las hojas de sol, en cambio, tienden a poseer una capa empalizada más gruesa y compleja, lo cual mejora su capacidad para atrapar la luz, pero carecen de espacios aéreos bien desarrollados (Figura 14-2). Se presentan otras modificaciones menos notorias, que se tratan con más detenimiento en el estudio subsiguiente.

INTERCAMBIO DE GASES

DIFUSIÓN A TRAVÉS DE LOS POROS. A los primeros fisiólogos les extrañaba que los gases parecían difundir libremente hacia fuera y hacia dentro de las hojas no obstante el hecho de que sus superficies estuviesen cubiertas con una cutícula impermeable perforada solamente por poros diminutos. Debido a que los poros, o estomas, representan no más del 0.1% de la superficie foliar, podría esperarse que la difusión fuera extremadamente baja. Sin embargo, los experimentos demuestran, por el contrario, que los gases pueden entrar y salir con gran rapidez. Además, pronto se puso en claro que sin duda el gas atraviesa los estomas, puesto que se produce escaso intercambio gaseoso a través de las superficies foliares carentes de estomas. La mayor parte de la cutícula parece ser relativamente impermeable al oxígeno, dióxido de carbono y agua, los principales gases en estudio.

Puesto que, al parecer, no hay bombas en las hojas, los gases han de entrar y salir por difusión. Cierto efecto de bombeo puede resultar cuando las hojas se pliegan o se doblan, como en un fuerte viento, aunque tales condiciones no son necesarias para alcanzar tasas altas de intercambio gaseoso. Es evidente que el proceso importante es la difusión, así que la fuerza motora debe ser un gradiente de potencial químico. Aquí hay un dilema que se debe tener presente durante el análisis. El gradiente de concentración por debajo del cual el CO_2 difunde al interior de la hoja es más bien somero. La concentración externa del CO_2 en el aire es de 0.03%; la interna (en la superficie de las células foliares) no puede ser inferior a 0. El gradiente resultante, en consecuencia, no puede ser mayor de 0.03%/d, donde d representa la longitud del recorrido por la difusión. El gradiente de difusión para el vapor de agua es, sin embargo, extremadamente acentuado. El aire a 21°C y 50% de humedad relativa contiene alrededor de 10 g/m^3 de H_2O o cerca de 1.25% de H_2O . El aire saturado, que podría existir sobre la superficie celular, contendría 2.5% de H_2O y se establecería un gradiente de 1.25%/d. Este

es un gradiente 40 veces más alto. Asimismo, la concentración del agua en el interior de las células está muy próxima a los 1,000 g/litro (ψ cercano a 0 bars), mientras que la del aire a 50% de humedad relativa es de 0.125 g/litro (ψ alrededor de $-1,000$ bars), lo cual da un gradiente de potencial de aproximadamente $-1,000$ bars/d. El gradiente de potencial de CO_2 de la concentración 0 a la atmosférica es 0.0003 bars/d. Por consiguiente, puede notarse que las fuerzas que determinan la difusión del vapor de agua al exterior son mucho mayores que las que movilizan el CO_2 al interior de la hoja. Con todo, la planta absorbe CO_2 a una tasa máxima mientras al mismo tiempo la tasa de pérdida de agua se reduce al mínimo.

Los gradientes de difusión del oxígeno son más difíciles de medir; debido a su baja solubilidad en agua, el oxígeno probablemente difunde al exterior de las células fotosintetizantes con gran rapidez. Los pequeños incrementos en la concentración del oxígeno no afectan mayormente los procesos metabólicos, de manera que la tasa exacta de difusión del oxígeno probablemente no sea tan importante para los tejidos, como para las hojas. Acaso sea un importante factor limitante en la respiración de ciertos tejidos voluminosos.

INTERCAMBIO DE GAS A TRAVÉS DE LOS ESTOMAS. Hacia al año 1900 el fisiólogo inglés F.F. Blackman, y en forma independiente H.T. Brown y F. Escombe, observaron que la difusión de CO_2 a través de las hojas estaba en estrecha correlación con la presencia y número de estomas. En la Tabla 14-1 se presentan algunas cifras que muestran que la difusión del CO_2 tiene lugar usualmente sólo a través de las superficies foliares que poseen estomas y aproximadamente en proporción al número de estomas presentes. La conclusión parece obvia: el CO_2 difunde prin-

Tabla 14-1. Relación entre la distribución de estomas y el CO_2 transferido.

Planta	Proporción de estomas superficie superior/inferior	CO_2 transferido superficie superior/inferior
<i>Catalpa bignonioides</i>	0/100	0/100
<i>Nerium oleander</i>	0/100	3/100
<i>Hedera helix</i>	0/100	4/100
<i>Prunus laurocerasus</i>	0/100	0/100
<i>Polygonum sacchalinese</i>	0/100	6/100
<i>Ampelopsis hederacea</i>	0/100	3/100
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0/100	8/100
<i>Nuphar advenum</i>	100/0	100/0
<i>Alisma plantago</i>	100/74	100/74
<i>Iris germanica</i>	100/100	100/95
<i>Colchicum speciosum</i>	100/119	100/75
<i>Senecio macrophyllus</i>	100/126	100/92
<i>Rumea alpinus</i>	100/144	100/269
<i>Tropaeolum majus</i>	100/200	100/265
<i>Helianthus tuberosus</i>	100/240	100/273
<i>Populus nigra</i>	100/575	100/375

Valores calculados con datos de F.F. Blackman, H.T. Brown y F. Escombe; cortesía del Profesor G. Krotkov, Queen's University, Kingston; datos también de R.G.S. Bidwell y W. Levin.

principalmente a través de los estomas. Brown y Escombe calcularon que tomando en cuenta el área de todos sus estomas cuando están completamente abiertos, una hoja en fotosíntesis absorbe cerca de 70 veces más CO_2 por unidad de área de poros estomáticos que un plato abierto de N NaOH, uno de los absorbentes más fuertes de CO_2 que se conocen. Consideraron que esta eficiencia extraordinariamente alta debía estar relacionada con el tamaño de los poros, y lo probaron de la siguiente manera.

Una serie de recipientes que contenían un absorbente de CO_2 se cubrió con una tenue membrana que poseía una perforación cuyo tamaño se midió cuidadosamente. Se midió la tasa de difusión a través de dicha perforación, con los resultados que muestra la Tabla 14-2. Conforme la abertura disminuía en tamaño, su eficiencia en términos de difusión por unidad de área se incrementaba. La difusión, de hecho, variaba aproximadamente en relación al diámetro del poro, no en relación a su área. También midieron la eficiencia de numerosos poros pequeños en comparación con la de uno solo de ellos, con los resultados que muestra la Tabla 14-3. Encontraron que si los poros estaban separados por lo menos por 10 diámetros, se mantenía una alta eficiencia. Si los poros se emplazaban con más proximidad entre ellos, la eficiencia disminuía.

Brown y Escombe desarrollaron la idea de que las moléculas de gas difunden a través de pequeños poros de una membrana siguiendo un patrón similar al esquematizado en la Figura 14-3A. Las moléculas de gas difunden a través del poro formando una envoltura de difusión: las moléculas momentáneamente alcanzan una alta concentración en la abertura pero se dispersan de nuevo en una envoltura o cápsula de difusión sobre el otro lado (Figura 14-3A, D). Por lo tanto, los pequeños poros espaciados son extraordinariamente eficaces en relación a su área. En un vaso abierto (Figura 14-3C) o en uno que posea un septo con sus perforaciones muy próximas entre sí (Figura 14-3B), las cápsulas de difusión se superponen y por ello no logran constituirse. Por lo tanto el sistema es menos eficiente sobre una base de área.

Los poros tienden a permitir en general el paso del gas proporcionalmente a su *diámetro* en vez de su *área* (Tabla 14-3) porque el factor importante es en realidad la *circunferencia* de los poros (los cuales están linealmente relacionados al diámetro), y no al área (que tiene una relación exponencial al diámetro). Esto se atribuye a que las moléculas pueden difundir normalmente a través (en ángulos

Tabla 14-2. La difusión del CO_2 a través de una pequeña abertura.

Diámetro de abertura, mm	Difusión de CO_2		Difusión relativa de CO_2	Área rel. de abertura	Diámetro relativo de abertura	Eficiencia: difusión por unidad de área
	$\mu\text{g}/\text{hr}$	$\mu\text{g}/(\text{hr})(\text{cm}^2)$ de abertura				
22.7	238	58.8	1.00	1.00	1.00	1.00
12.1	101	89.1	0.42	0.28	0.53	1.50
6.03	62.5	219	0.26	0.07	0.26	3.70
3.23	39.9	486	0.16	0.023	0.14	7.0
2.12	26.1	825	0.10	0.008	0.093	12.5
2.00	24.0	763	0.10	0.007	0.088	14.2

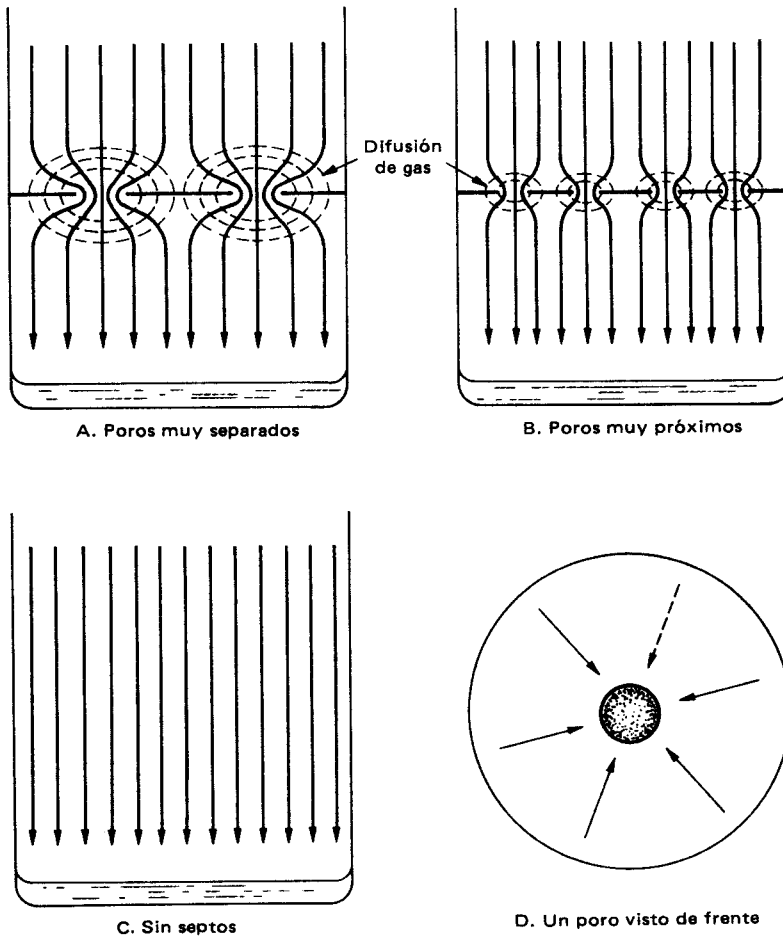
Cálculos en base a datos de H.T. Brown y F. Escombe; cortesía del Profesor G. Krotkov, Queen's University, Kingston.

Tabla 14-3. La difusión del CO₂ a través de un septo multiperforado.

Separación de aberturas, diámetros	$\frac{\text{Área de poros}}{\text{Área de tubo abierto}} \times 100$	$\frac{\text{Difusión en septo}}{\text{Difusión en tubo abierto}} \times 100$	Eficiencia: difusión por unid. de área
2.63	11.3	56.1	5
5.26	2.82	51.7	19
7.8	1.25	40.6	31
10.5	0.70	31.4	45
13.1	0.45	20.9	46
15.7	0.31	14.0	45

Cálculos en base a datos de H.T. Brown y R. Escombe; cortesía del Profesor G. Krotkov, Queen's University, Kingston.

Figura 14-3. Difusión de gas a través de septos perforados o membranas dentro del filtro absorbente. A. Poros muy separados; B. Poros muy próximos; C. Sin septos; D. Un poro visto de frente.



rectos) del poro y en tal caso la difusión es proporcional al área de poros; asimismo ellas pueden “desbordarse” por los márgenes del poro, en cuyo caso la difusión es proporcional a la magnitud del borde, o circunferencia, del poro. En los poros grandes el factor área es de mucha importancia pero en poros pequeños, como los estomas, la circunferencia es relativamente mucho mayor y la difusión es más cercanamente proporcional a la circunferencia que al área. Así que, mientras más pequeño sea el poro, más eficiente es su difusión, por unidad de área. Debido a que la forma de los poros estomáticos no es redonda sino oval, la relación a la circunferencia no es exacta, pero es una buena aproximación, y se requiere un amplio análisis matemático para acceder a una mejor.

Las consecuencias de este arreglo de poros pequeños y ampliamente espaciados en la superficie de las hojas son muy importantes. Debido a que el dióxido de carbono se presenta sólo en cantidades extremadamente pequeñas, forma cápsulas de difusión en ambos lados de la membrana (epidermis) que cubre la hoja, de modo que su difusión es de máxima eficiencia. En otras palabras, el movimiento del bióxido de carbono está sólo mínimamente obstaculizado por la barrera de difusión que es la epidermis. El vapor de agua, por otra parte, está normalmente próximo a la saturación dentro de la hoja, de manera que no se forman cápsulas de difusión en el interior. Además, el efecto del viento se reduce considerablemente porque las corrientes de aire no logran alcanzar la superficie de evaporación, remover el agua y acentuar con ello el gradiente de difusión. Por lo tanto, el sistema es marcadamente eficaz: ofrece una resistencia a la evaporación del agua muy importante, en tanto que permite altas tasas de absorción de dióxido de carbono.

MOVIMIENTO ESTOMÁTICO. Un típico estoma se presenta esquematizado en la Figura 14-4. Las células oclusivas, a diferencia de otras células epidérmicas, contienen cloroplastos y poseen un curioso engrosamiento sobre sus superficies adyacentes. Cuando la presión de turgencia dentro de la célula oclusiva aumenta y las células se tornan túrgidas, asumen la forma de un plátano, con las paredes engrosadas separadas para formar un poro o abertura. Ello se debe a que conforme las células adquieren turgidez tienden a expandirse en toda dirección; en consecuencia, a medida que se alargan son forzadas a adquirir la forma de plátano porque las paredes engrosadas no pueden dilatarse. Cuando disminuye la presión de turgencia, las células oclusivas se tornan flácidas, las paredes engrosadas se aproximan y los poros se cierran. Las células oclusivas también poseen bandas engrosadas que forman una trama que irradia hacia el exterior desde el poro, alrededor de su circunferencia; impiden el agrandamiento transversal de la célula oclusiva, así que deben alargarse y combarse cuando se eleva su presión de turgencia. Esto determina la apertura del poro cuando aumentan sus presiones de turgencia, y el cierre cuando disminuyen.

Se encuentran estomas de varios tipos y formas, como se muestran en la Figura 14-5, pero los fundamentos de sus movimientos son los mismos. Los estomas se abren cuando el agua difunde por ósmosis al interior de las células oclusivas desde las células epidérmicas circundantes, las cuales pueden ser indiferenciadas (Figura 14-5B, C, D) o células subsidiarias especializadas (Figura 14-5A, E). Al acentuarse la presión de turgencia en las células estomáticas las induce a hincharse y los estomas se abren. El potencial osmótico puede originarse por varios y diferentes agentes o mecanismos: el bombeo activo de iones potasio (acompañado por contraiones cloruro o ácidos orgánicos), la síntesis de azúcares o ácidos

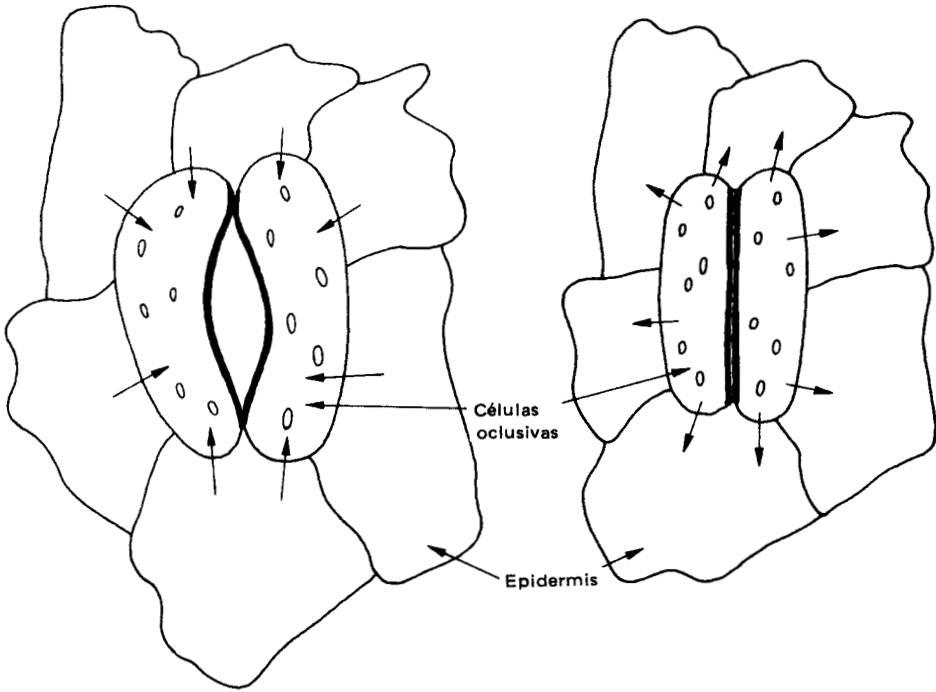


Figura 14-4. Diagrama de un estoma. Las flechas señalan la dirección del movimiento de agua.

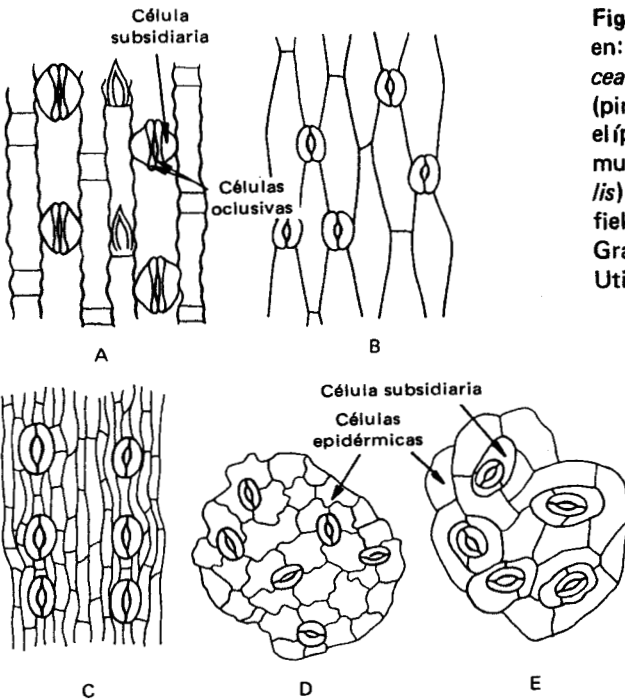


Figura 14-5. Disposición de estomas en: (A) *Graminae* (Maíz); (B) *Liliaceae* (cebolla); (C) *Gymnospermae* (pino); (D) plantas con estomas elípticos (*Vicia faba*); (E) plantas muy suculentas (*Sedum spectabilis*). (De H. Meidner y T. A. Mansfield: *Physiology of Stomata*. Mc. Graw-Hill Co. Nueva York. 1968. Utilizada con permiso).

orgánicos en las células oclusivas, o la hidrólisis del almidón a azúcares. Se estudiarán estos mecanismos y se intentará lograr un entendimiento de la forma en que los estomas se controlan, luego de examinar los efectos de varios parámetros ambientales.

FACTORES QUE AFECTAN EL MOVIMIENTO ESTOMÁTICO. Los estomas constituyen evidentemente un mecanismo homeostático que regula las problemáticas demandas de absorción creciente del CO_2 , así como la decreciente pérdida de agua. Se puede esperar, por lo tanto, encontrar controles de tipo retroalimentación mediante los cuales el agua y el CO_2 determinan la apertura y cierre de los estomas, respectivamente. Se habrá de esperar que cuando el CO_2 es muy alto, los estomas tiendan a cerrarse minimizando así la pérdida de agua sin comprometer la fotosíntesis. Por otra parte, el bajo CO_2 determinaría la apertura estomática al incrementar el suministro de dicho gas para la fotosíntesis. Puesto que la excesiva pérdida de agua podría causar un daño mucho más severo que la reducción temporal de la fotosíntesis, se esperaría encontrar un control extralimitado que cerraría los estomas al descender los suministros de agua. Además, como la fotosíntesis sólo opera a la luz, se debería esperar que los estomas se abran con la luz y se cierren con la oscuridad. Constituye un triunfo de la lógica de los procesos mentales el que estas predicciones que se acaban de hacer sean correctas.

El agua. Parece haber dos tipos principales de control estomático del agua. El primero, denominado control hidropasivo, resulta del efecto sobre los estomas de todo el potencial de agua de la planta. Su efecto es usualmente rápido y completo. Cuando se alcanza el potencial hídrico foliar crítico (el cual varía entre plantas; es -8 a -11 bars en el frijol y puede estar por debajo del punto de marchitez) los estomas se cierran herméticamente, y por lo regular no se abren sino hasta que el potencial de agua de la planta ha recobrado su nivel de operación normal. Este mecanismo protege a las plantas del daño producido por la extrema reducción de agua.

El control hidroactivo comprende la medición del potencial hídrico por la planta, la detección de una reducción de agua y la operación de un mecanismo o movimiento específico que cierre los estomas. Uno de tales mecanismos de control hidroactivo está bajo la influencia de la hormona ácido abscísico (ABA), cuya forma de operar se considerará en la siguiente sección. La secuencia del control hidroactivo del ABA es la siguiente: cuando existe agua en abundancia no se forma ABA y los estomas están abiertos; cuando se produce una ligera reducción del agua (demasiado escasa para determinar el cierre estomático hidropasivo), se forma una pequeña cantidad de ABA y los estomas se cierran ligeramente. Al mismo tiempo la acción del ABA hace a los estomas mucho más sensibles a las necesidades del CO_2 , así que la fotosíntesis no precisa ser obstaculizada. Al producirse un severo déficit de agua (si bien todavía inferior al necesario para el cierre hidropasivo) se forman grandes cantidades de ABA y los estomas se cierran.

El mecanismo por medio del cual la disminución del potencial hídrico determina la síntesis de ABA no se conoce; la respuesta es muy rápida y el ABA acaso se forme en un lapso tan corto como 7 minutos en las hojas bajo marchitez. Cuando se suministra agua a las hojas marchitas, se detiene de inmediato la síntesis de ABA. No obstante, aunque no todo el ABA desaparezca inmediatamente, los estomas se reabren por lo regular; tampoco se conoce el mecanismo. Es posible que el ABA pudiera estar confinado o encerrado en tales condiciones

en un sitio de la célula donde ya no es activo. Datos recientes de P.E. Kriedemann y asociados, en Australia, sugieren que el ácido faseico, un compuesto estrechamente relacionado al ABA pudiera ser el responsable; causa el cierre de estomas e inhibe la fotosíntesis; se forma en hojas que han estado expuestas a la sequía y puede subsistir aun después de la desaparición del ABA.

Dióxido de carbono. El CO_2 tiene un marcado efecto sobre los estomas. Las bajas concentraciones de CO_2 promueven la apertura estomática, y las altas causan el cierre rápido a la luz o a la oscuridad. Como es de esperarse, si los estomas son forzados a cerrarse mediante tratamiento a las hojas de un alto CO_2 , no podrán ser forzados a reabrirse simplemente arrojando aire libre de CO_2 sobre la hoja, debido a la alta concentración del CO_2 atrapado ya en el interior de la hoja. Sin embargo, la exposición a la luz bajo estas condiciones pronto causará la apertura, porque el CO_2 del interior de la hoja es consumido en la fotosíntesis. Por lo tanto se han desarrollado mecanismos de control que previenen eficientemente a los estomas contra la indebida inhibición de la tasa fotosintética, mientras el agua no sea limitante, pero los cierran con el fin de impedir la innecesaria pérdida de agua cuando la fotosíntesis no puede operar debido a la ausencia de luz. La presencia de cutícula, relativamente impermeable al CO_2 , sobre el exterior de las células oclusivas y epidérmicas garantiza que los estomas reaccionen a la concentración del CO_2 dentro de la hoja, donde realmente importa, más que en el exterior.

Luz. Un fuerte factor de control es la luz. Los estomas normalmente se abren a la luz y se cierran en la oscuridad. Cuando una hoja en la oscuridad se ilumina, normalmente la fotosíntesis no se inicia ni alcanza su tasa máxima por algunos minutos. Ello puede atribuirse, por lo menos parcialmente, al tiempo de retraso en la apertura estomática. La cantidad de luz necesaria para que se abran los estomas varía entre especies. Algunas, como el tabaco, necesitan sólo bajas intensidades luminosas, del orden de 2.5% de la luz plena del día; otras pueden requerir casi la luz plena y directa del sol para la completa apertura. Los estomas se cierran usualmente a intensidades luminosas por debajo del punto de compensación. Se sabe de ciertas excepciones: los estomas de plantas que muestran CAM se abren de noche y se cierran durante el día. Esto armoniza con su tendencia a absorber dióxido de carbono y almacenarlo en forma de ácidos orgánicos en la noche, luego lo reducen mediante fotosíntesis durante el día (ver página 197, Capítulo 7).

Al parecer la luz tiene una función doble. El espectro de acción del efecto luminoso sobre los estomas ofrece algunas pistas: parece ser en esencia el de la fotosíntesis, con una adicional sensibilidad a la luz azul. Unas cuantas plantas carecen de espectro fotosintético y sólo son sensibles a la luz azul. El componente fotosintético puede deberse muy bien a la fotosíntesis en las células oclusivas (las cuales, a diferencia de otras células epidérmicas, poseen cloroplastos). Esto afectaría la apertura estomática de tres maneras. Primero, la fotosíntesis reduce la concentración de CO_2 , que es un poderoso estímulo para la apertura de los estomas. Segundo, las sustancias osmóticamente activas como los azúcares son producidas en la fotosíntesis, lo cual coadyuva a abatir el potencial hídrico de las células oclusivas. Tercero, la fotofosforilación podría suministrar el ATP necesario para conducir los bombeos transportadores de iones que movilizan el K^+ u otras sustancias al interior de las células oclusivas. El componente de luz azul acaso se relacione con un control fotoactivo distinto, posiblemente a través del pigmento

fitocromo, que se sabe que interviene en otros movimientos de las plantas causados por cambios osmóticos conductores de K^+ (ver Capítulo 20, página 526). Se sabe que el fitocromo absorbe la luz azul. Los estomas de algunas plantas también pueden reaccionar al rojo y rojo lejano alternativamente, otra característica de mecanismos intervenidos por el fitocromo.

Temperatura. Parece que la temperatura influye sobre la apertura estomática, pero su efecto no es tan claro como el de la luz. En general, al incrementar la temperatura se acentúa la abertura de los estomas, mientras el agua no llegue a ser limitante. Esto parece ser un mecanismo protector contra el calentamiento ya que la evaporación del agua transpirada ejerce un efecto refrescante. De acuerdo con esta idea, los estomas de algunas plantas (en particular las del desierto) se tornan insensibles al CO_2 a temperaturas elevadas. Así pues, la planta se protege contra el recalentamiento, a pesar de la actividad fotosintética. Si así no fuera, los estomas podrían cerrarse ante el calentamiento debido a la elevación del contenido de CO_2 resultante de la respiración excesiva y de la fotosíntesis emperadora del calentamiento. En el otro extremo de la escala, los estomas de algunas plantas no se abren a temperaturas muy bajas, aun ante la luz intensa.

Los demás factores que afectan a los estomas, como el viento, están generalmente relacionados a una combinación de los factores previamente mencionados.

MEDICIONES EN LOS ESTOMAS. La interacción de factores y los problemas en la eficiente medición de la apertura estomática han producido obstáculos para la obtención de una clara comprensión de los mecanismos estomáticos. Los estomas se miden frecuentemente mediante una observación microscópica directa, pero es difícil mantener condiciones experimentales. Otras técnicas incluyen el goteo de líquidos, como soluciones colorantes o aceites sobre hojas y la medición de sus tasas de penetración; o la aplicación de una película de una sustancia de establecimiento rápido como el colodión o el caucho de silicón para formar una copia de la superficie foliar con la cual hacer subsecuentes mediciones directas. Tanto una técnica como la otra son objeto de críticas en el sentido de que el fluido de penetración añadido o la película pueden causar cambios en el ambiente de los estomas; sin embargo, han producido resultados útiles.

El más frecuente de los métodos ha sido el uso de un porómetro. Un pequeño vaso se adhiere a una superficie foliar y se aplica una débil succión. La tasa de flujo del aire a través de la superficie foliar al interior del vaso puede medirse con precisión y es proporcional al grado de apertura estomática. Sin embargo, la relación entre el flujo del aire y la apertura estomática es compleja y casi con seguridad varía con los distintos grados de apertura estomática. Además, las condiciones dentro del vaso del porómetro, como concentración de CO_2 , humedad relativa y temperatura, pueden cambiar rápidamente y afectar la apertura de los estomas. Por lo tanto, aun esta técnica sencilla tiene sus limitaciones.

MECANISMOS DE ACTIVIDAD ESTOMÁTICA. Como ya se mencionó anteriormente el movimiento de los estomas es resultado de la cambiante presión de turgencia en las células oclusivas. Esto es causado por cambiantes potenciales hídricos de las células oclusivas relativos a las células circundantes. El problema es, entonces, descubrir el mecanismo que permite a la planta detectar situaciones ambientales que requieran la apertura o cierre de estomas así como los mecanismos mediante los cuales se llevan a cabo los cambios de potencial hídrico necesarios. Un mo-

delo de las formas con las que este sistema podría controlarse se muestra en la Figura 14-6. Deberán examinarse numerosas observaciones relacionadas con los hechos delineados en la sección anterior, los cuales están considerados en el modelo de la Figura 14-6.

La fotosíntesis parece ser necesaria para la apertura estomática. En hojas etioladas, cuando las células oclusivas carecen de clorofila, no tiene lugar ninguna actividad estomática bajo la influencia de la luz. Además, el espectro de acción de los estomas es a menudo el de la fotosíntesis. Veremos como el DCMU, que específicamente inhibe la fotosíntesis, también inhibe el movimiento estomático. Incluso en plantas crasuláceas, en las cuales los estomas se abren en la oscuridad, el movimiento de estomas es proporcional a la fotosíntesis antes del periodo de luz. Si bien la apertura estomática depende del movimiento del agua, está a menudo relacionada con la concentración del dióxido de carbono, y se han propuesto mecanismos en los que el control de estomas por el dióxido de carbono y la luz están relacionados con la fotosíntesis.

A continuación, se deben considerar los factores que afectan los reguladores osmóticos. Se observaron importantes cambios del pH de las células oclusivas entre la luz y la oscuridad, y se encontró que hojas en flotación sobre soluciones de alto o bajo pH causan la apertura y cierre de estomas, respectivamente. Hace muchos años se observó que el pH afecta la reacción fosforilasa-almidón:

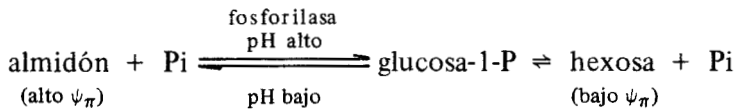
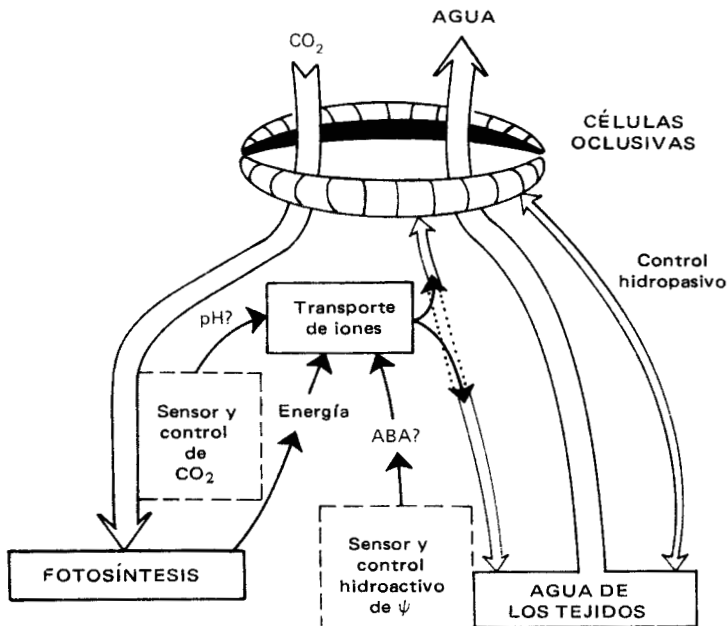


Figura 14-6. Modelo de posibles sistemas de control estomático. (Modificada de K. Raschke: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26:309-40, 1975.)



El cambio hacia condiciones más básicas promueve la hidrólisis del almidón; condiciones de mayor acidez promueven su síntesis. Esto resultaría en una disminución o un aumento del potencial osmótico (ψ_{π}), resultante del ascenso o descenso del pH, respectivamente. Se ha observado con frecuencia y está muy bien documentado que el almidón desaparece cuando las hojas poseen un bajo potencial hídrico y los estomas están cerrados, y por lo regular se presenta abundante almidón en las células oclusivas de estomas abiertos.

Estos datos dieron origen a la original "teoría clásica" que se apoya en el efecto del pH sobre el almidón-fosforilasa. Escaso CO_2 (el resultado de la fotosíntesis a la luz) determina ascenso de pH (puesto que el CO_2 está en equilibrio con ácido carbónico, H_2CO_3), el cual a su vez causa la hidrólisis del almidón, producción de glucosa y un inferior o más negativo potencial osmótico en las células oclusivas. El agua se mueve al interior de estas células por ósmosis, y los estomas se abren. La oscuridad invierte esta situación; la fotosíntesis cesa, la respiración eleva el nivel del CO_2 y el H_2CO_3 , el pH disminuye, el azúcar se convierte en almidón y el potencial osmótico se eleva. Esto se traduce en el cierre de los estomas. El fisiólogo norteamericano J. Levitt ha sugerido que la acidificación en la oscuridad acaso resulte de la formación de ácidos orgánicos mediante fijación oscura del CO_2 , ya que el cambio de acidez que podría ser causado por cambios en la presión parcial de CO_2 sobre el rango normal, es muy bajo. El potencial osmótico también disminuiría a la luz simplemente como consecuencia de la producción fotosintética de azúcares en las células oclusivas. Estas ideas se muestran a la izquierda del diagrama de la Figura 14-7.

Una alternativa posible, por el momento aceptada más ampliamente que la teoría clásica, es que las condiciones osmóticas pueden regularse mediante bombas activas de iones. Muchos investigadores apoyan este concepto. El fisiólogo japonés M. Fujino observó que las células oclusivas de estomas abiertos en la luz contienen concentraciones mucho mayores de K^+ que las de los estomas cerrados en la oscuridad. Esto puede visualizarse con colorantes específicos de K^+ , como muestra la Figura 14-8. Los iones K^+ son indudablemente bombeados (no movilizadas pasivamente), esto está apoyado por el hecho de que la adición de ATP a bandas epidérmicas que flotan en una solución de KCl incrementan considerablemente la tasa de apertura estomática en la luz. Ello sugiere que el ATP opera la bomba de iones, lo cual podría producirse mediante fotosíntesis. Los análisis recientes con un dispositivo muy sensible, el microprobador de haz de electrones,* han demostrado que ocurren flujos de K^+ en estomas abiertos o cerrados, y junto con sus contraiones son lo suficientemente grandes para explicar los potenciales osmóticos requeridos para abrir y cerrar los estomas. Este esquema está representado por los diversos e hipotéticos mecanismos que se muestran a la derecha en el diagrama de la Figura 14-7.

La relación muy fuerte entre el pH y la apertura-cierre de los estomas sugirió otra hipótesis que interrelaciona los efectos de la luz y el CO_2 mediante el pH; éste es usualmente alto, o básico, en estomas cerrados. Ahora parece impro-

*Un microprobador electrónico es un instrumento que irradia el tejido con un haz de electrones extremadamente fino (5μ o menos de diámetro); como resultado diversos iones o elementos del tejido emiten una radiación secundaria característica, y la presencia y cantidad del elemento o ion puede determinarse midiendo la cantidad de tal radiación secundaria. Mediante el uso de un microprobador electrónico es posible medir, por ejemplo, la distribución y cantidad de potasio en una sola célula o aun en una parte de ella.

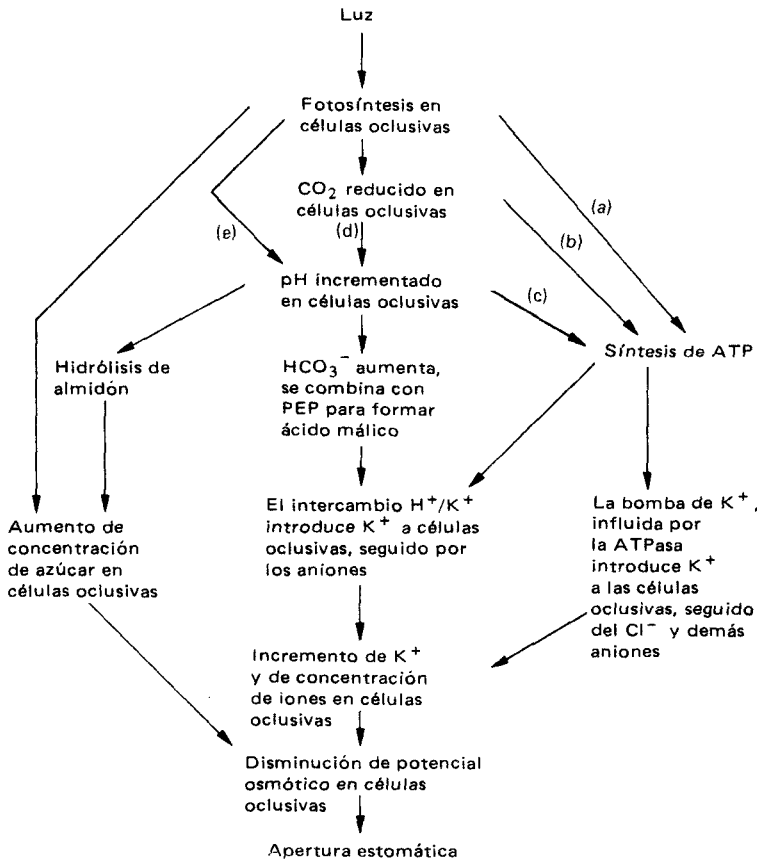


Figura 14-7. Diversos mecanismos hipotéticos de apertura estomática. La síntesis de ATP podría realizarse mediante fosforilación fotosintética (a) acentuada por escaso CO_2 (b) o por el incremento de ΔpH entre cloroplastos y citoplasma (c). Otro posible mecanismo en (b) resultaría del aumento en producción de ácido glicólico (causado por escaso CO_2) el cual podría oxidarse luego por una reacción acoplada al NAD. La reoxidación del NADH produciría ATP. La disminución del pH resultaría del agotamiento del CO_2 (d) o el transporte de H^+ resultante de la foto fosforilación fotosintética incrementada (e). (Ver J. Levitt: *Planta*, 74: 101-18 (1967) y *Protoplasma*, 82: 1-17, (1974); 1. Zelitch: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 20: 329-35 (1969); K. Rasche: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26:309-40, 1975.)

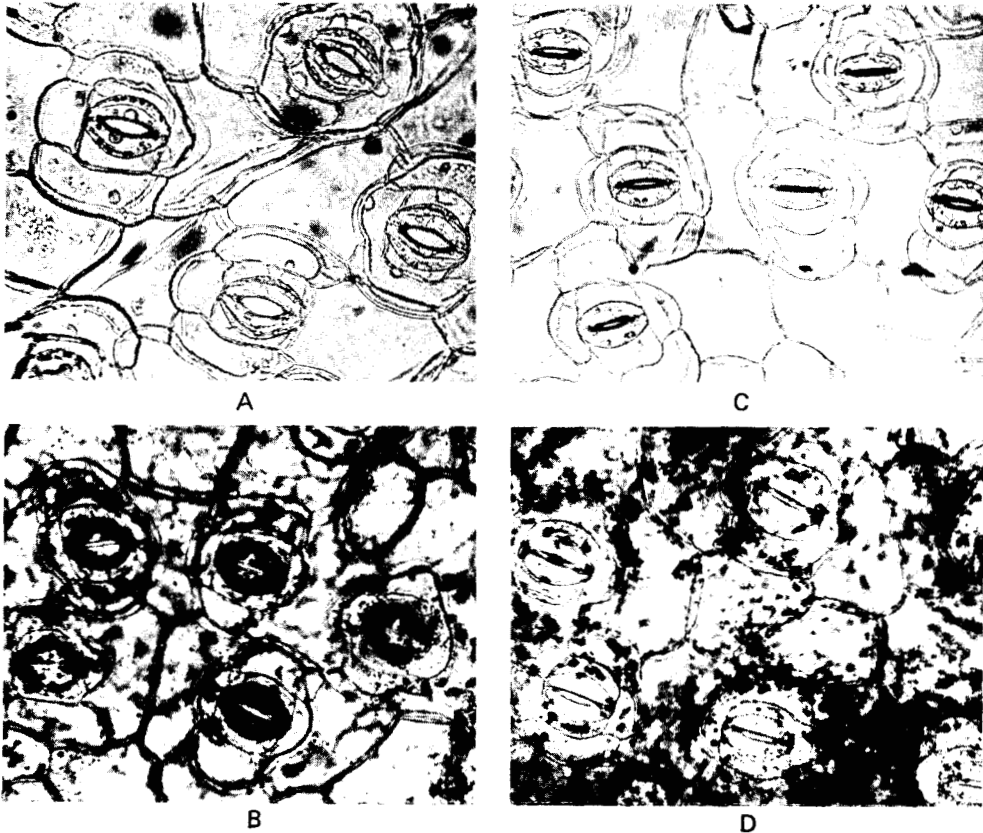
bable que el sistema CO_2 /bicarbonato/ácido carbónico afecte marcadamente el pH conforme la concentración de CO_2 suba o baje. Sin embargo, conforme se consume el CO_2 , el pH asciende un poco, y el resultado es la rápida conversión de gran parte del CO_2 restante en bicarbonato. El bicarbonato es el substrato de la fosfoenol-piruvato carboxilasa (PEP carboxilasa), la cual produce ácido málico. La formación de este ácido produciría protones que pudieran operar en una bomba de intercambio de protones K^+ conductora de ATP movilizandolos al interior de células subsidiarias o epidérmicas y K^+ dentro de células oclusivas. El pH incrementado de las células oclusivas también podría lograrse al aumen-

tar el transporte de protones fotosintéticos en los cloroplastos de las células oclusivas, conforme la concentración de CO_2 disminuya y se acentúe la fotofosforilación (ver Capítulo 5, página 107 y Capítulo 7, página 176). Estos esquemas hipotéticos también están incorporados en la Figura 14-7.

Parece claro, no obstante ser impelidos, que una bomba de K^+ es responsable del transporte de iones K^+ hacia el interior y hacia el exterior de las células oclusivas y esto a su vez produce el cambio de potencial osmótico que abre y cierra los estomas. La hipótesis clásica es aún aceptada y parece probable que este mecanismo funcione bajo ciertas circunstancias. Sin embargo, la fácil demostración de los flujos de K^+ , el hecho de que algunas células estomáticas carezcan de almidón y que aun cuando el almidón se hidrolice es difícil demostrar la presencia de azúcares, hace que todo esto se vuelva en contra de la aceptación general de la hipótesis clásica.

Hasta ahora no existe una explicación clara de la manera en que se manejan los sistemas de control mediante mecanismos de percepción detectores de los

Figura 14-8. Fotografía de los estomas de una hoja de *Commelina communis* (A) y (B) en la luz, (C) y (D) después de un tratamiento con ácido abscísico. (A) y (C) no están teñidos, (B) y (D) teñidos para revelar el potasio. Los estomas están abiertos (A) y las células oclusivas llenas de K^+ (B) en la luz. El ABA determina el cierre de los estomas (C) y el movimiento del K^+ al interior de las células epidérmicas circundantes (D). (Fuente: T.A. Mansfield y R.J. Jones: *Planta*, 101: 147-58. (1971), en O.V.S. Heath: *Stomata*. Oxford University Press, Londres, 1975. Utilizada con permiso. Fotografía cedida amablemente por el profesor Mansfield.)



parámetros ambientales que requieren apertura o cierre de estomas. Parece probable que el efecto de luz actúe fundamentalmente mediante su influencia sobre la concentración del CO_2 como resultado de la fotosíntesis, aunque no podemos descartar la posibilidad de una bomba impulsora de K^+ sensible al fitocromo. El CO_2 parece ser uno de los dos principales factores de control y, junto con la luz, acaso opere de algún modo por un mecanismo sensible al pH. El mecanismo hidroactivo opera de varias formas, no comprendidas aún, mediante síntesis y destrucción o compartimentización de la hormona del ácido abscísico.

CONTROL DE LOS ESTOMAS. Los mecanismos de control estomático están adaptados para conservar la integridad de la planta en un ambiente esencialmente hostil. En consecuencia, la respuesta primaria es al agua, puesto que controlar su pérdida es de máxima importancia para la sobrevivencia. Una respuesta secundaria en base a la concentración del CO_2 satisface los requerimientos de síntesis de la hoja. Puesto que la necesidad de conservar el agua es más importante, y opuesta a la necesidad de la fotosíntesis, es necesario que el control de la pérdida de agua supere al de la fotosíntesis. Las plantas han desarrollado un circuito controlador retroalimentante de numerosas entradas, esencialmente igual a un moderno sistema electrónico de control ambiental. Tal sistema es un requisito previo indispensable en las plantas para invadir con éxito los hábitats terrestres.

Los estomas también parecen estar bajo algún tipo de control intrínseco por parte de la planta. En muchas plantas el ritmo diurno de apertura-cierre estomático se prolonga por algunos días bajo condiciones constantes. Ello está presumiblemente relacionado al hecho de que muchos aspectos del comportamiento vegetal presentan patrones temporales específicos (ritmos de actividad); éstos se discuten con más detalle en el Capítulo 20. Muchos de estos fenómenos, lo mismo que el de los estomas, son movimientos rápidos de la planta o de sus partes realizados por el transporte de iones K^+ de una célula —o grupo de células— a otra. La mayoría de estos mecanismos están bajo el control del fitocromo. El control integral de tales movimientos rítmicos de las plantas se tratará en el Capítulo 20.

PÉRDIDA DE AGUA

La pérdida de agua, como hemos visto, es inevitable en órganos fotosintéticos pero su regulación es esencial para el bienestar de toda la planta. Se examinará, por lo tanto, el proceso de pérdida de agua con cierto detalle.

GUTACIÓN. La pérdida de agua líquida a través de la superficie foliar (a menudo a través de estructuras especializadas llamadas hidátodos) se denomina gutación. Ésta tiene lugar generalmente durante la noche, particularmente con tiempo húmedo, cuando se reduce la transpiración. La gutación es usualmente consecuencia de la presión radical, aunque parece ser que el agua es exhudada por ciertas estructuras glanduliformes mediante presiones hidrostáticas producidas osmóticamente que acaso se generan dentro de las células foliares de las propias glándulas.

La cantidad de agua que se pierde por gutación no es grande, por lo regular son apenas unas gotas sobre la lámina de la hoja. Sin embargo, grandes cantidades de agua se pueden perder en plantas tropicales. El fluido de gutación contiene a menudo tanto compuestos orgánicos (como glutamina y azúcar) como sales in-

órganicas (sales de calcio, potasio y magnesio, a menudo en forma de nitratos pero también como sulfatos o cloruros). Ocasionalmente las hojas jóvenes más sensibles se dañan por el efecto deshidratante del fluido de gutación, el cual expone a la hoja a soluciones altamente concentradas. Por lo demás, la gutación parece tener escaso significado en la regulación hídrica de las plantas.

TRANSPIRACIÓN. La mayor parte del agua que pierde la planta se evapora de las superficies foliares por el proceso de la transpiración, la cual consiste esencialmente en la evaporación del agua de las superficies celulares y su pérdida a través de las estructuras anatómicas de la planta (estomas, lenticelas, cutícula). La pérdida total de agua por transpiración puede ser muy grande. La pérdida diaria de agua de una planta tropical, grande y bien regada, como la palmera, puede alcanzar los 500 litros. Una planta de maíz puede perder entre 3 y 4 litros/día, mientras que un cacto arbóreo del desierto pierde menos de 25 ml/día. Se ha calculado que más del 99% del agua absorbida por una planta de maíz durante su crecimiento se pierde por transpiración. El agua que pierde un campo de maíz en crecimiento podría ser del orden de 8-11 pulgadas de agua por acre durante la estación de crecimiento, y la pérdida en un bosque de árboles de madera dura puede ser el doble de esa cantidad.

La pérdida de agua a través de la epidermis de la planta, la cual está por lo regular cubierta con una cutícula, se llama *transpiración cuticular*. En ciertas plantas, puede perderse agua en cantidades bastante considerables por esta vía. Cerca del 5-10% de la pérdida de agua en zonas templadas se produce a través de la cutícula; valores mucho más pequeños se encuentran en plantas de desierto o xerófitas, mientras que las plantas tropicales que crecen normalmente en climas húmedos tienden a transpirar más vigorosamente a través de la epidermis. La cutícula no es, aparentemente, una capa lisa o amorfa sino que posee una compleja ultraestructura con poros o pasadizos que permiten la transferencia de gas. Aparentemente, el contenido de agua afecta la ultraestructura de la cutícula. Cuando las células se deshidratan, la cutícula superpuesta se torna menos permeable al agua.

Cantidades pequeñas de agua se pierden a través de la corteza de árboles, en particular a través de lenticelas. Si bien la *transpiración lenticular* tiene normalmente poca importancia, puede ocurrir una lesiva pérdida de agua por esta vía en árboles perennifolios durante el invierno. Si la humedad del suelo es pobre podría producirse *stress* de humedad y lesiones debido a la desecación.

La mayor parte de la pérdida de agua que ocurre en las plantas tiene lugar a través de los estomas de las hojas. Este proceso está bajo el control de la planta, aunque impuesto por las condiciones del medio, y representa uno de los puntos principales de interacción entre la planta y su ambiente. Debido a la capacidad de la planta para controlar la transpiración estomática, sus tasas de pérdida de agua son a menudo muy distintas de tasas comparables de evaporación de un plato abierto o dispositivos especiales para medir las tasas de evaporación llamados *atmómetros*.

TRANSPIRACIÓN

FACTORES QUE AFECTAN LA TRANSPIRACIÓN. Puesto que la mayor parte de la transpiración se produce vía los estomas, el grado de apertura estomática es un

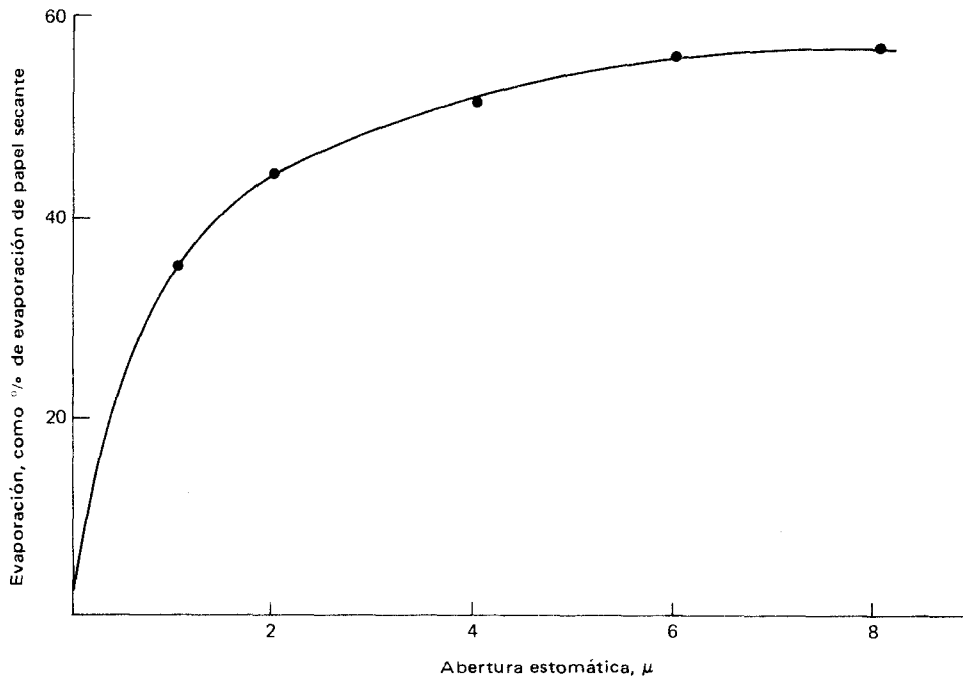


Figura 14-9. Tasa de transpiración, tal y como es afectada por la apertura estomática. El hecho de que se encontraran curvas casi idénticas (no mostradas) bajo condiciones determinadas de que las tasas de evaporación del papel secante fluctúen de 4 a 24 mg/(hr)(cm²), demuestra que los estomas afectan la transpiración por igual bajo diversas condiciones de humedad. (Datos recalculados de M.G. Stalfelt: *Planta*, 17:22, 1932.)

factor de importancia primordial en su control. Los datos graficados en la Figura 14-9 muestran que la transpiración es afectada por la apertura estomática bajo condiciones que difieren ampliamente. Así que las condiciones que influyen sobre la apertura estomática (página 359) también afectan la transpiración, particularmente cuando los estomas están casi cerrados (menos de 2 μ , en la Figura 14-9).

El contenido de agua de la planta puede afectar la transpiración de dos maneras: indirectamente, afectando la apertura estomática, y directamente, afectando el gradiente de concentración de vapor desde las superficies celulares de la hoja al aire. No está claro si pequeños cambios en el potencial hídrico de las hojas influyen en la transpiración directamente o sólo por el efecto ejercido sobre la apertura estomática. Parece probable que los estomas respondan a pequeños cambios de potenciales de agua que no afectan materialmente la presión del vapor de agua en el interior de paredes celulares. Sin embargo, la deshidratación severa sin duda reduce la evaporación desde las paredes al interior de los espacios intercelulares.

El contenido de agua o humedad del aire tiene un marcado efecto sobre la transpiración porque modifica el gradiente bajo el cual difunde el vapor de agua. La temperatura afecta enormemente la presión del vapor de agua necesaria para saturar el aire, como se muestra en la Tabla 14-4. Los espacios intercelulares de plantas que no están bajo *stress* de agua probablemente están la mayor parte del tiempo próximos a la saturación, mientras que la humedad del aire cir-

Tabla 14-4. Relación entre la humedad relativa (HR) y la presión de vapor de agua en el aire a distintas temperaturas.

Temperatura, °C	Presión de vapor, mm Hg, a			
	10% HR	50% HR	70% HR	Saturación (100% HR)
10	0.92	4.60	6.45	9.21
20	1.75	8.77	12.28	17.54
30	3.18	15.91	22.27	31.82
40	5.53	27.66	38.72	55.32

cundante fluctúa alrededor de un valor mucho más bajo, por lo regular entre 30 y 80% de humedad relativa (HR). Así pues, un cambio de temperatura modificará considerablemente el gradiente de presión de vapor del interior al exterior de una hoja, como se muestra en la Tabla 14-5. Incluso si la presión de vapor del aire alcanza un nuevo equilibrio a una humedad relativa constante, ocurre un cambio sustancial en el gradiente de presión de vapor. Un cambio mucho mayor ocurre en caso de que el contenido de agua del aire permanezca constante.

La velocidad del viento ejerce un marcado efecto sobre la transpiración porque influye sobre el gradiente de vapor de agua próximo a la superficie foliar. Normalmente existe una **capa límite** en la superficie de la hoja: una capa de aire no alterada a través de la cual el agua debe difundir desde la hoja a la atmósfera exterior. Mientras más delgada sea la capa límite, más acentuado es el gradiente de presión de vapor y, por consiguiente, más rápida la transpiración. El viento, al perturbar la capa límite, incrementa la transpiración. Empero, esto constituye por lo regular un efecto secundario. Conforme los tejidos se secan, los estomas se cierran, limitándose así la transpiración. El efecto del viento parece ser máximo a velocidades por abajo de 2 m/seg (5 m/p/h) (Figura 14-10). Ello se debe presumiblemente a que las velocidades leves alteran la capa límite sin que se cierren los estomas; las velocidades altas son suficientemente desecantes como para cerrarlos.

Tabla 14-5. Efecto de la temperatura fluctuante sobre el gradiente de presión de vapor (Δ PV) entre la hoja y el aire.

	Temp. °C	PV sat'n (interior de hoja), mm Hg	PV aire a 50% HR, mm Hg	Δ PV de la hoja al aire, mm Hg
A*	10	9.21	4.60	4.61
	20	17.54	8.77	8.77
	30	31.82	15.91	15.91
B†	10	9.21	8.77	0.44
	20	17.54	8.77	8.77
	30	31.82	8.77	23.05

* La presión de vapor de aire a HR constante; es decir, a diferente contenido de agua en cada temperatura.

† Contenido de vapor de agua del aire constante a un valor de 50 por ciento de HR a 20°C; es decir, el contenido de agua permanece constante sin considerar la temperatura.

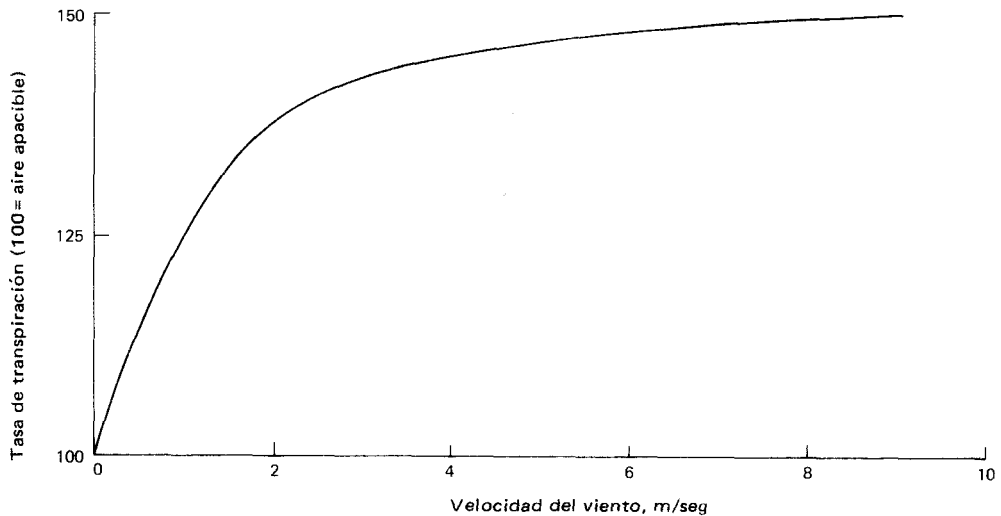


Figura 14-10. El efecto de la velocidad del viento sobre la pérdida de agua por transpiración, de una hoja de geranio. (Datos de una práctica de laboratorio a nivel de pre-grado, Departamento de Botánica, Universidad de Toronto, 1961.)

CONTROL DE LA TRANSPIRACIÓN. El control de la transpiración se consigue principalmente a través del control estomático. Sin embargo, se han desarrollado numerosas y notables modificaciones anatómicas y conductuales limitantes de la transpiración; las más obvias incluyen la reducción del tamaño de la hoja, disminución del área superficial por unidad de masa y una diversidad de modificaciones superficiales localizadas en plantas que se desarrollan en condiciones xéricas. Estas últimas incluyen: estomas hundidos, disminución del tamaño y número estomáticos, así como la presencia de pelos epidérmicos (Figura 14-1), los cuales son eficientes como los estomas hundidos, cuando la planta está sometida a fuertes vientos, puesto que evitan el disturbio de la capa limítrofe y la consecuente reducción de la ruta de difusión del vapor de agua. Los mecanismos que abaten la transpiración bajo condiciones de *stress* de agua incluyen la caída, el arrollamiento y el rizado o plegamiento de las hojas. Debe enfatizarse que estas respuestas no alivian un severo *stress* de humedad a menos que el agua aún esté disponible en el suelo. Ciertamente, para cuando tales reacciones ocurran, la planta acaso ya esté sufriendo daños por sequía. Sin embargo, sirven para prevenir daños adicionales y más severos debido a la desecación externa.

NECESIDAD DE LA TRANSPIRACIÓN. Como hemos mencionado anteriormente, la transpiración debe ocurrir en organismos que dependen del intercambio de gases y de la incidencia energética para su nutrición principal; no obstante el proceso posee algunos efectos laterales. El flujo del agua a través de la planta impulsado por la transpiración suministra un sistema transportador de minerales desde el suelo (Capítulo 13). Además, la constante remoción de agua del suelo tiene el efecto de movilización de nutrimentos del suelo y su transporte hacia las raíces, lo cual capacita a la planta para horadar un gran volumen de suelo sin que sea preciso un crecimiento radical completo a través de él.

Otro efecto benéfico posible de la transpiración es el eficaz enfriamiento de

la hoja. El calor de evaporación del agua está próximo a las 600 cal/g; esta magnitud de pérdida calórica puede ayudar a mantener temperaturas fisiológicamente eficientes a plena luz solar. Sin embargo, la reducción real de temperatura por la transpiración es normalmente del orden de 2-3°C. La pérdida de temperatura por radiación y convección parece ser más eficiente para mantener frescas las hojas, excepto bajo condiciones especiales (ver página 372).

Se ha sugerido que la transpiración es necesaria para el crecimiento normal de las plantas. Algunas plantas parecen desarrollarse con más lentitud al 100% de humedad relativa, en tanto que otras sobreviven normalmente bajo tales condiciones. Sin embargo, debe advertirse que la transpiración se produce aun en el aire saturado, porque la temperatura foliar ante la luz solar es usualmente algo mayor que la temperatura del aire circundante. Por lo tanto, el interior de la hoja tendrá normalmente una presión de vapor más alta que el aire que la rodea, aun a 100% de humedad relativa.

MEDIDA DE LA TRANSPIRACIÓN. La transpiración puede medirse determinando la pérdida de agua de una planta en una corriente de aire monitoreada o midiendo la pérdida de peso de un sistema suelo-planta cerrado. La absorción del agua por una hoja o el ápice de una planta en transpiración puede medirse con un **potómetro**, el cual mide la tasa de remoción de agua de un reservorio (ver Figura 11-3).

El contenido de agua de una corriente de aire puede medirse por varios dispositivos tales como: **psicrómetros** (termómetros de bulbos secos y húmedos), **higrómetros** (una fibra, a menudo un cabello, que se expande o contrae ante los cambios de humedad), **analizadores infrarrojos** (los cuales miden el vapor de agua directamente por su absorción característica o su radiación infrarroja), o mediante el uso de desecantes, absorbentes de agua que pueden pesarse. Todos estos métodos requieren el uso de un recipiente cerrado que puede ser desde una cubeta de laboratorio hasta una gran tienda de plástico utilizada en el campo. Naturalmente, es muy importante que las condiciones ambientales dentro de la cubeta se controlen con toda precisión y, si se hacen mediciones de campo, han de ser lo más idénticas posibles a las condiciones naturales.

Las mediciones precisas de la transpiración vegetal bajo condiciones naturales (es decir, en condiciones abiertas) pueden hacerse siempre y cuando las raíces y el suelo se encierren en un tiesto o bolsa impermeable. La planta completa más su medio pueden pesarse, y la pérdida de agua puede medirse directamente como pérdida de peso. Este método se ha extendido a operaciones de campo mediante el uso de balanzas muy grandes llamadas **lisímetros**. El método del pesaje puede usarse para medir la respuesta de una sola hoja con gran sensibilidad; sin embargo, existen dudas acerca de la validez de extender los resultados obtenidos con una hoja desprendida, a toda la planta.

El método del potómetro para medir la transpiración es simple y directo. Por lo regular la parte vegetal separada se sella dentro de un pequeño recipiente lleno de agua que posee un tubo capilar de acceso calibrado. Una burbuja de aire se introduce al interior del capilar y la tasa de su movimiento mide la tasa de absorción de agua. Si la planta está en condiciones estables, es decir, perdiendo agua a la misma tasa que la absorbe, la tasa de transpiración es equivalente a la tasa de absorción de agua. Desafortunadamente este método no puede utilizarse en plantas intactas a menos que se desarrollen en soluciones nutritivas; el que la raíz esté totalmente sumergida es una condición aceptable experimentalmente.

INTERCAMBIO DE CALOR

La hoja gana o pierde calor por tres vías principales: la radiación (transferencia directa del calor hacia o desde objetos circundantes), la convección (calentamiento o enfriamiento del aire ambiental) y el intercambio de calor latente (la energía utilizada para evaporar o condensar el agua). Pueden producirse cantidades mínimas de calor mediante la actividad metabólica, pero éstas normalmente no son suficientemente grandes para tener importancia. Este factor, sin embargo, no puede ignorarse siempre. El calor de las semillas en germinación y las altas temperaturas alcanzadas por los espádices de *Arum* se deben a la actividad respiratoria. Este factor puede ser de importancia en la sobrevivencia de plantas desérticas de hojas carnosas, las células están sometidas a temperaturas de congelación durante la noche.

Las hojas están sometidas a la radiación de un amplio espectro, pero no absorben toda la radiación que cae sobre ellas. Su color verde se debe a que reflejan o transmiten la luz verde ($\lambda = 500\text{-}600\text{ nm}$) del rango visible. De hecho, sólo cerca de la mitad de la luz visible incidente se absorbe. Las plantas no absorben mucho de la luz infrarroja de onda corta (es decir, la radiación infrarroja cuya longitud de onda es sólo ligeramente mayor que la luz visible, en el rango de $700\text{ a }2,000\text{ nm}$). Sin embargo, todos los objetos despiden radiaciones infrarrojas de onda muy larga (superiores a los $2,000\text{ nm}$) o calor, y la planta puede absorber una gran cantidad de calor de su entorno.

Naturalmente, la planta también irradia energía; cuando la cantidad de energía radiante que abandona la hoja es mayor que la cantidad que penetra en ella, su temperatura desciende. Durante una noche clara es muy posible para una hoja irradiar suficiente energía —esencialmente al espacio exterior— y que su temperatura descienda por debajo de la del aire circundante, el cual absorbe o emite muy poca energía por radiación. Cuando esto ocurre, el agua del aire se condensa sobre la hoja, provocando, en las noches claras, el familiar fenómeno de la formación del rocío o la escarcha.

La convección y conducción del calor hacia y desde las hojas constituye un fenómeno complejo. La cantidad y dirección del calor transferido depende de la temperatura relativa de la hoja y el aire. Sin embargo, la eficacia de la transferencia de calor depende también del grosor de la capa limitante, y ello está determinado por el tamaño, forma y orientación de la hoja así como por la velocidad del viento. Por lo tanto la eficiencia de la transferencia de calor será mucho mayor y la temperatura foliar se aproximará rápidamente a la temperatura del aire, bajo condiciones que produzcan una tenue capa limítrofe. El pequeño tamaño de las hojas, en particular las voluminosas como las agujas de coníferas, y las altas velocidades del viento producen una capa limitante más delgada, de aquí el más rápido intercambio de calor por convección.

La pérdida de calor por transpiración puede ser muy grande, hasta del 50% de la pérdida total hacia el ambiente. Es verdad que si la transpiración se detiene y la temperatura foliar se eleva, se pierde más calor por el incremento de la radiación y la convección resultantes; sin embargo, es probable que la transpiración pueda significar la diferencia entre la sobrevivencia y el daño por calor o la muerte de algunas hojas. Por ejemplo, se ha reportado que las temperaturas de hojas de *Citrullus colocynthis* que crece en un oasis del norte de África era hasta 15°C por debajo de la temperatura del aire (50°C) debido a la transpiración. Este efecto de la transpiración coincide con la observación de que a temperaturas altas los esto-

mas tienden a abrirse y a permanecer abiertos a pesar del aumento de concentración del CO_2 que resultaría del daño por calor o reducción de fotosíntesis, así como respiración considerablemente acelerada.

LAS PLANTAS Y LAS CONDICIONES DEL TIEMPO

Las plantas interactúan con el tiempo; su capacidad para desarrollarse depende del clima y los extremos de diversas condiciones ambientales (Capítulo 28). El crecimiento vegetal se ve afectado en forma directa por condiciones de temperatura, luz (cobertura de nubes), viento, humedad y precipitación. No solamente los valores absolutos sino su periodicidad son importantes en la determinación de la capacidad de las plantas para sobrevivir o prosperar. Varios aspectos de este tema se considerarán con más profundidad en los Capítulos 16, 22 y 28.

Las plantas también afectan las condiciones del tiempo de muchas maneras. Un cerrado grupo de plantas aumenta considerablemente la profundidad de la capa limítrofe entre el suelo y las masas de aire en movimiento. De esa manera se incrementa la importancia de la planta como parte de la vía transportadora del agua desde el suelo al aire. Las plantas, como hemos visto, controlan su tasa de pérdida de agua en grado muy considerable. Como resultado, la tasa de transferencia del agua desde el suelo a las masas de aire está sustancialmente afectada por la transpiración. Las masas de aire que contribuyen al estado atmosférico local tienen posibilidad de cubrir grandes distancias trasladándose hacia regiones arboladas o llanuras densamente cubiertas de plantas. De ahí se desprende que las condiciones de tiempo en cualquier localidad dada acaso dependan en grado sorprendente de la naturaleza y del comportamiento de las plantas de las regiones sobre las que el aire se ha desplazado. Por lo tanto, los fenómenos atmosféricos precedentes o distantes, como lluvia, alta temperatura, etc., que no contribuyen en forma directa al patrón usual de tiempo, pueden no obstante afectarlo mucho mediante su influencia sobre el comportamiento de las plantas.

Numerosas condiciones locales pueden también depender en gran medida de las plantas. La neblina, la niebla o aun la precipitación pueden ocurrir en densos bosques bajo condiciones adecuadas, particularmente cuando el aire está saturado o cerca de la saturación y por lo regular relativamente fresco. Las hojas absorben calor de su ambiente: del suelo, de los troncos de árboles, o de la energía radiante que penetra del sol. Esto las calienta, incrementa su transpiración y se forma una capa limítrofe de aire más caliente y saturado. Conforme esta capa limítrofe de aire difunde o es removida de la superficie foliar, se enfría y el agua se condensa, causando precipitación.

Es muy conocido el efecto refrescante de la vegetación sobre el aire caliente debido a la absorción de energía en la evapotranspiración, y el efecto de la vegetación en la elevación de la humedad relativa del aire (más evidente en regiones tropicales o en tiempo cálido y tranquilo). Las plantas pueden también afectar las condiciones de tiempo mediante el desarrollo de sustancias volátiles. Una cantidad considerable de "contaminación" aérea es provocada por nubes de terpenos y otras sustancias orgánicas volátiles liberadas por árboles, particularmente en temperaturas altas. Estas sustancias forman bruma y suministran los núcleos para gotitas de agua y provocan con ello la formación de nubes. Es muy probable que la amplia modificación del tiempo tenga lugar debido a los efectos de productos vegetales volátiles que ingresan a la atmósfera.

LECTURAS ADICIONALES

Artículos en *Annual Reviews of Plant Physiology*.

Heath, O.V.S.: *Stomata*. Oxford Biology Readers. No. 37, Oxford University Press, Londres, 1975.

Kramer, P.J.: Transpiration and the water economy of plants. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. II. Academic Press, Nueva York, 1959.

Lemon, E.: Micrometeorology and the physiology of plants in their natural environment. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. IVA. Academic Press, Nueva York, 1965.

Lemon, E., D.W. Steward y R.W. Shawcroft: The sun's work in a corn field. *Science*, 174:371-78. 1971.

Levitt, J.: Physiological basis of stomata response. En O.L. Lange, L. Kappen, E.D. Schulze (eds.): *Ecological Studies Analysis and Synthesis*, Vol. 19 *Water and Plant Life*. Springer-Verlag, Berlin. 1976.

Lowry, W.P.: *Weather and Life*. O.S.U. Book Stores, Inc., Corvallis, Oregon, 1968.

Munn, R.E.: *Descriptive Micrometeorology*. Academic Press, Nueva York, 1966.

Shaw, R.H. (ed.): *Ground Level Climatology*. American Association of the Advancement of Science, Washington, D.C., 1967.

Capítulo 15

NUTRICIÓN POR CARBONO UNA SÍNTESIS

INTRODUCCIÓN

La fotosíntesis parece ser, en muchos aspectos, el proceso inverso de la respiración. Las enzimas del ciclo de Calvin son similares a muchas de las que participan en la glucólisis y la vía lateral pentosa fosfato. La mayoría de los pasos de la fotorrespiración y el ciclo fotosintético C_4 son comunes a los pasos del metabolismo oscuro del carbón o del nitrógeno. Las posibilidades de una confusión metabólica se reducen considerablemente por el hecho de que las enzimas de vías diferentes, si bien a menudo similares, rara vez son idénticas, así que pueden ser controladas independientemente. Sin embargo, el metabolismo total de la célula fotosintética en respiración parece ofrecer considerable potencial de interferencia bioquímica.

Durante cierto tiempo se pensó que respiración y fotosíntesis eran procesos enteramente distintos. Luego se comprendió que muchas de las secuencias metabólicas eran las mismas, pero se reconoció que estaban separadas en el espacio. El arreglo básico parecía simple: la respiración tenía lugar en el citoplasma y las mitocondrias y la fotosíntesis estaba confinada a los cloroplastos. Todo estaba nítidamente separado, aun cuando ambos procesos envolvían los mismos tipos de reacciones y los mismos reactivos. Por lo tanto no había necesidad de mecanismos reguladores para mantener los procesos separados.

Ahora, sin embargo, se ha empezado a comprender que toda la célula está implicada tanto en la respiración como en la fotosíntesis, y que varios organelos y aun varias células pueden estar implicados en la totalidad de cada proceso. Alguna vez se pensó que la fotosíntesis constituía una simple vía de reducción del carbono, ahora se sabe que es mucho más compleja; implica varias y diferentes vías y secuencias metabólicas posibles, así como diferentes enzimas carboxilantes. La integración y regulación de todas las actividades celulares componen un tema vastamente complejo que va más allá del alcance de este libro. Ciertamente, cuando sea totalmente comprendido, se conocerá la totalidad del metabolismo. Sin embargo, cierto panorama del tema es esencial para el estudio de la fisiología vegetal.

El objetivo principal de este capítulo es expresar en perspectiva las líneas principales del metabolismo del carbono y el nitrógeno que constituyen conjuntamente la totalidad integrada de la fotosíntesis, fotorrespiración y respiración. Se examinarán también los procesos de intercambio de gas (en particular del CO_2)

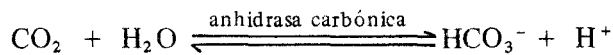
en las hojas, las técnicas para su medición y estudio, así como algo de la metodología que ha conducido a la actual comprensión del metabolismo foliar.

Una cosa ha de enfatizarse: aún no se sabe todo acerca del tema. Existe una gran probabilidad de nuevos e importantes descubrimientos y muchas de las ideas actuales acaso resulten erróneas. Gran parte del metabolismo que tiene lugar en las hojas (como la fotorrespiración) parece ser inútil, e incluso deletéreo. Los científicos tienden a plantearse preguntas: "¿por qué la hoja fotorrespira con tanto despilfarro?, ¿por qué, si éste es un proceso no saludable o aun nocivo, no se ha perdido por evolución?". Discurren entonces ingeniosas razones del por qué las hojas se comportan como lo hacen. El hecho de que los científicos argumenten aún sobre el por qué las hojas hacen esto o aquello indica claramente que todavía no se ha comprendido realmente el metabolismo o el comportamiento de la hoja. De modo que esta explicación puede contener omisiones y errores inadvertidos que sólo podrán corregirse mediante la investigación continua y la comprensión a través de la experimentación.

El proceso de fotosíntesis se consideró en detalle en el Capítulo 7, y la respiración en el Capítulo 6. La integración completa de fotosíntesis y respiración dentro de los patrones del desarrollo vegetal se considerarán en el Capítulo 21. Aquí se revisarán brevemente los puntos principales del metabolismo fotosintético y su integración con la fotorrespiración y con la respiración oscura.

EL CICLO FOTOSINTÉTICO C₃

ESQUEMA DE REACCIONES. Un esquema del ciclo de Calvin, conveniente para el estudio que sigue, se muestra en la Figura 15-1. Los detalles de las reacciones se muestran en la Figura 7-13. El CO₂ difunde desde el exterior de la hoja a través de los estomas al interior de los espacios intercelulares y es absorbido por todas las superficies celulares. Luego difunde (ya sea como CO₂ o como ion bicarbonato, HCO₃⁻) a través de las células del mesófilo hasta que alcanza los cloroplastos, en su mayor parte de la capa empalizada. En este punto, puesto que el sustrato de la carboxilasa es CO₂, cualquier bicarbonato puede ser retroconvertido a CO₂, una reacción en la que participa la anhidrasa carbónica como sigue:



Esta reacción se produce espontáneamente, pero se acelera considerablemente por la anhidrasa carbónica.

La enzima carboxilante del ciclo de Calvin es la ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBPcase). Los productos de la carboxilación se reducen y se encauzan

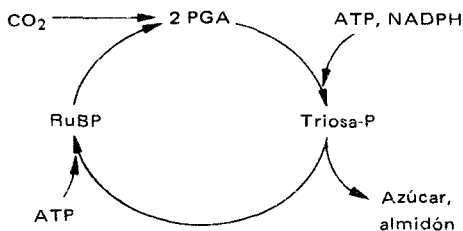
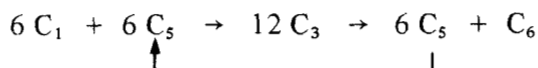


Figura 15-1. Esquema del ciclo C₃.

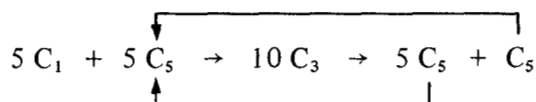
hacia la reestructuración de los substratos de carboxilación, RuBP, y a los azúcares o almidón. La estequiometría es tal que por cada CO_2 fijado se forman dos moléculas C_3 . Los carbonos se reacomodan de modo que por cada seis moléculas C_3 que se forman, una se convierte en el producto final: carbohidrato, y cinco se utilizan para regenerar el aceptor del CO_2 . El ciclo, por lo tanto, puede representarse (comenzando con seis moléculas de CO_2) para formar una molécula de producto final de hexosa como sigue:



Esto constituye una versión abreviada del ciclo mostrado en la Figura 7-13. La identidad de los intermediarios se localizará en tal figura.

AUTOCATÁLISIS. El ciclo tal como se dibuja en el esquema anterior funciona bien en tanto exista suficiente RuBP disponible. De no ser así (por ejemplo, si el RuBP abandona los cloroplastos o es desintegrado metabólicamente durante un periodo prolongado de oscuridad) la planta estará en dificultades. Esto se debe a que las tasas de reacción dependen de las concentraciones de los reactivos. Si no hay suficiente RuBP la reacción de carboxilación avanzará muy lentamente. A menos que pueda formarse más RuBP no se podrá lograr que la reacción avance con mayor rapidez.

Un examen de las reacciones del ciclo de Calvin demuestra que es posible reacomodar las moléculas producto de tal modo que también se conviertan en RuBP. Usando el esquema simplificado, el ciclo puede entonces alterarse como sigue:



En otras palabras, el ciclo se ha modificado para producir una molécula adicional de RuBP como un producto final, en lugar de una molécula de hexosa. Por lo tanto, el ciclo puede describirse como **autocatalítico**, lo que quiere decir que en este arreglo formará continuamente la concentración de sus propias sustancias intermediarias y, por ello, la tasa de su reacción.

La naturaleza autocatalítica del ciclo de Calvin es muy importante porque permite la regulación simple y rápida de las tasas fotosintéticas. Debido a ello no hay necesidad de producir mecanismos para proteger el suministro necesario de los intermediarios del ciclo durante periodos no operativos, lo que podría ocurrir por carencia de CO_2 (como cuando los estomas se cierran por la noche durante el *stress* de agua) o de luz. De hecho podría permitírsele al ciclo "abatirse" por inversión del proceso catalítico, convirtiendo sus intermediarios en productos finales (durante periodos de carencia de CO_2 , por ejemplo) sin que peligré. La autocatálisis es una característica de máxima importancia de una secuencia de reacciones como la fotosíntesis que es intermitente y precisa apresurarse a alta velocidad cuando las condiciones son convenientes.

REGULACIÓN. Puesto que el CO_2 a su concentración normal en el aire (0.03%) parece limitar la fotosíntesis bajo condiciones normales, pareciera innecesaria la

regulación de su ciclo. Sin embargo, sería necesario mantener en la oscuridad el suministro de un aceptor de CO_2 para que la fotosíntesis se inicie rápidamente ante la iluminación. Puesto que la carboxilación del RuBP no requiere energía luminosa y la concentración del CO_2 es normalmente alta en la oscuridad debido a la respiración, es necesario un mecanismo de regulación para impedir que la carboxilación prosiga en la oscuridad y todo el RuBP se consuma. Tal requerimiento es conveniente por la necesidad de luz para activar la carboxilasa, que rápidamente se inactiva en la oscuridad. La activación luminosa puede estar relacionada con la necesidad e iones Mg^{2+} para mantener la actividad de la carboxilasa. Ante la iluminación el Mg^{2+} se mueve desde los tilacoides al estroma de los cloroplastos (donde se localiza la carboxilasa) en intercambio de protones que ingresan a los tilacoides.

Ciertos datos sugieren que algunos intermediarios del ciclo de Calvin pueden regular la actividad de la RuBPCasa pero la evidencia no está clara. Las fosfatasa que atacan el difosfato de fructosa y el difosfato de sedoheptulosa probablemente sean candidatas para la regulación puesto que catalizan vigorosamente reacciones exergónicas, y se ha encontrado que Mg^{2+} , un compuesto reductor, y el substrato de la reacción activa todas estas enzimas. Otras enzimas del ciclo pueden activarse por la luz, mediante la carga energética (relativas concentraciones de ATP, ADP y AMP, descritas en el Capítulo 5, página 111), o por diversos metabolitos pequeños.

Ciertamente, puesto que el ciclo puede ajustarse para producir varios productos finales (incluso fosfato de hexosa, fosfato de triosa, fosfoglicolato y el aceptor del CO_2 , RuBP), sus actividades deben regularse internamente para balancear los productos finales contra las necesidades de la célula. No está claro exactamente cómo se lleva a cabo esto, y constituye una de las importantes áreas de estudio abiertas a los fisiólogos vegetales de la actualidad.

LOCALIZACIÓN DE LAS ACTIVIDADES. Todas las reacciones del ciclo de Calvin se llevan a cabo en el cloroplasto. El dióxido de carbono penetra al cloroplasto y los productos finales (principalmente triosa o hexosa) deben salir de éste. En general, los intermediarios del ciclo de Calvin no atraviesan fácilmente la envoltura del cloroplasto. El sitio de síntesis de la sacarosa es aún una especie de enigma; los cloroplastos aislados no pueden fabricar sacarosa, pero su síntesis está asociada con los cloroplastos. Recientemente se ha propuesto que esa síntesis tiene lugar en el citoplasma en el exterior de la envoltura cloroplástica o cerca de ésta, a partir del carbono fotosintético que difunde o es llevado hacia fuera del cloroplasto. Sin embargo, todas las reacciones del ciclo están confinadas al cloroplasto.

EL CICLO C_2 - FOTORRESPIRACIÓN

MEDICIÓN DEL INTERCAMBIO DE CO_2 . Hace algunos años el fisiólogo norteamericano J.P. Decker observó una breve acentuación de la respiración en hojas no iluminadas, fenómeno que dependía del oxígeno y que estaba directamente relacionado con la intensidad de la fotosíntesis previa. Propuso que lo que había estado midiendo era la parte final de un proceso respiratorio que ocurría a la luz y que era distinto al de la respiración en la oscuridad; lo denominó **fotorrespiración**, pero no pudo publicar sus hallazgos en una revista científica bien conocida ¡porque el editor no creyó que tal fenómeno pudiera existir! Recién algunos años después se aceptó el término y la idea de la fotorrespiración.

Al principio se observó la fotorrespiración midiendo el CO_2 liberado a la luz en una corriente de aire libre de CO_2 . Sin embargo, la fotorrespiración parece estar en estrecha conexión con la fotosíntesis y quizás se afecte por la ausencia de ésta en el aire libre de CO_2 . Ahora puede hacerse mediciones con la concentración normal (o cualquiera) de CO_2 usando dos isótopos de carbono. La técnica del doble isótopo para medir el intercambio del CO_2 se desarrolló al unirse los esfuerzos de científicos de Canadá y Singapur (C.S. Hew) que trabajaron en los laboratorios de G. Krotkov y R.G.S. Bidwell.

En esencia, una hoja iluminada (cultivada en aire normal y formada enteramente de compuestos que contienen ^{12}C) se expone a una mezcla de $^{12}\text{CO}_2$ y $^{14}\text{CO}_2$ en una corriente de gas. La hoja no discrimina entre los dos isótopos (excepto en forma muy pequeña debido a la masa ligeramente mayor del $^{14}\text{CO}_2$) y absorbe tanto uno como el otro en proporción a su relativa abundancia en la corriente de gas. Sin embargo, puesto que la hoja está estructurada (inicialmente) sólo de ^{12}C emite $^{12}\text{CO}_2$ en la respiración. Por lo tanto la absorción de $^{14}\text{CO}_2$ de la corriente de gas reflejará la tasa total de fotosíntesis (llamada indistintamente fotosíntesis bruta o fotosíntesis total). Por otra parte, la absorción del $^{12}\text{CO}_2$ de la corriente gaseosa reflejará la tasa de fotosíntesis menos la tasa de respiración (generalmente denominada fotosíntesis neta o fotosíntesis aparente). La diferencia entre fotosíntesis total y neta representa la producción de CO_2 por fotorrespiración y otros procesos respiratorios que pudieran estar en acción. Esta técnica está ilustrada en forma de diagrama en la Figura 15-2. La abundancia de $^{12}\text{CO}_2$ y $^{14}\text{CO}_2$ en la corriente de flujo de gas se mide independientemente: el $^{12}\text{CO}_2$ por un analizador de gas infrarrojo (el cual mide la concentración de CO_2 mediante absorción infrarroja) y el $^{14}\text{CO}_2$ mediante contadores Geiger-Müller o una cámara de ionización.

Se han desarrollado técnicas similares mediante el uso de un espectrómetro de masas para diferenciar el intercambio de $^{16}\text{O}_2$ y $^{18}\text{O}_2$ en el intercambio del oxígeno fotosintético y el respiratorio, así como para medir el isótopo de carbono no radioactivo: $^{13}\text{CO}_2$. Debe advertirse que todas estas técnicas adolecen del problema de que la hoja reutilice algo del CO_2 o del O_2 antes de que escape a la atmósfera exterior, y el grado de su reciclaje, así denominado, posiblemente dependa de la estructura foliar interna, las resistencias que se presentan al paso del CO_2 , el grado de abertura estomática y la actividad de la carboxilasa del momento. Por tales razones aún es difícil estimar una tasa real de fotorrespiración. Sin embargo, se ha investigado este fenómeno con más bases y se está empezando a comprender la aparente contradicción relativa de que las hojas realmente expelen CO_2 al mismo tiempo que lo absorben en la fotosíntesis.

CARACTERÍSTICAS DE LA FOTORRESPIRACIÓN. La fotorrespiración es sensible al oxígeno de una manera totalmente distinta a la respiración en la oscuridad, como se muestra en la Figura 15-3. La fotorrespiración presenta una afinidad mucho menor por el oxígeno y aparentemente se satura a una concentración extremadamente alta de este gas, en tanto que la respiración oscura se satura a niveles muy inferiores de O_2 . La tasa de fotorrespiración es usualmente mayor que la de respiración oscura, pero se han registrado tasas más bajas. De manera característica, el substrato de la fotorrespiración es distinto al de respiración en oscuridad y parece derivarse de sustancias fotosintéticas recién formadas. Por lo tanto, si a una hoja se le provee de $^{14}\text{CO}_2$ y luego se emplaza en aire libre de CO_2 , la radioactividad

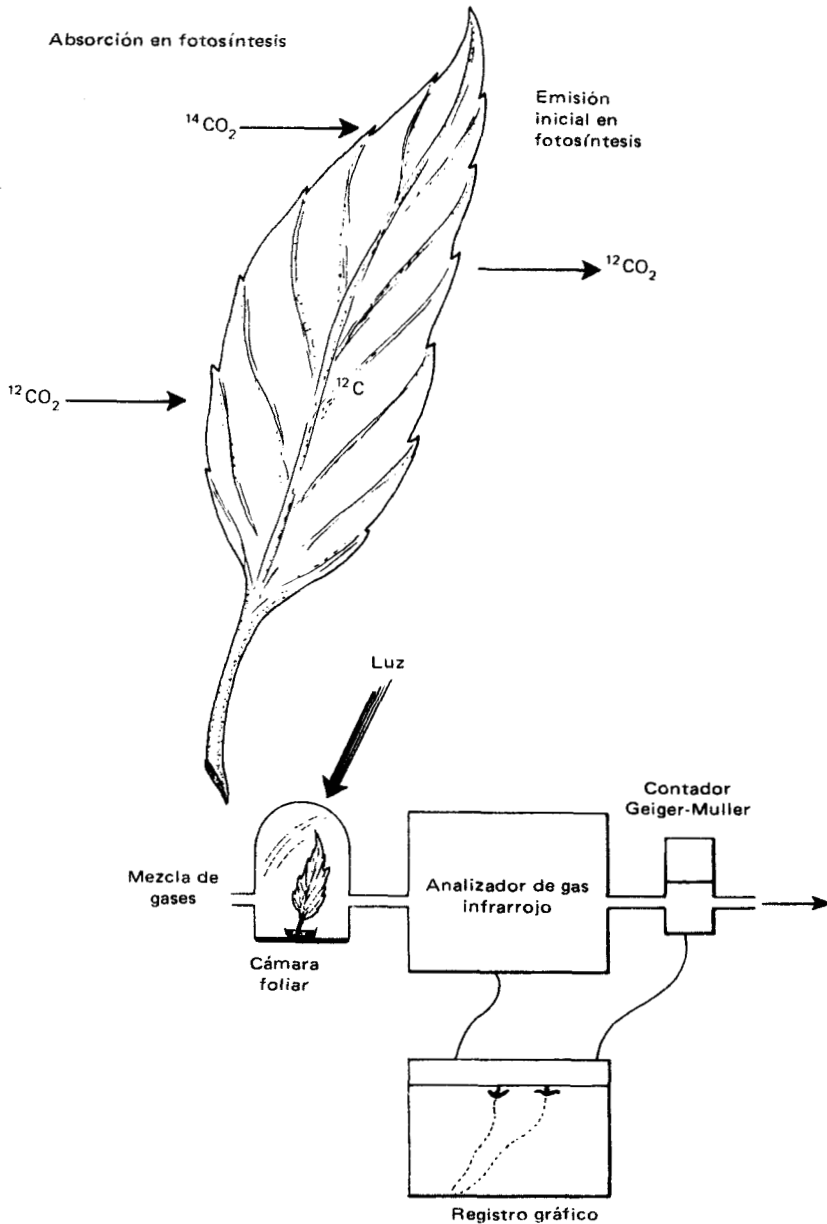


Figura 15-2. Método del doble isótopo para medir el intercambio de gases. La absorción inicial de $^{14}\text{CO}_2$ supera la del $^{12}\text{CO}_2$ a causa de la tasa de expulsión del $^{12}\text{CO}_2$ en la fotorrespiración. El $^{14}\text{CO}_2$ mide la fotosíntesis total; el $^{12}\text{CO}_2$ mide la fotosíntesis neta; la diferencia entre ambos da la medida de la fotorrespiración.

específica medida (proporción relativa de ^{14}C) del CO_2 respirado es alta y próxima al $^{14}\text{CO}_2$ suministrado. Si las luces se apagan, se libera CO_2 de una actividad específica baja (es decir, derivado con anterioridad de substratos almacenados formados previamente al suministro del $^{14}\text{CO}_2$). Los resultados de un típico experimento que demuestra tal hecho se muestra en la Figura 15-4.

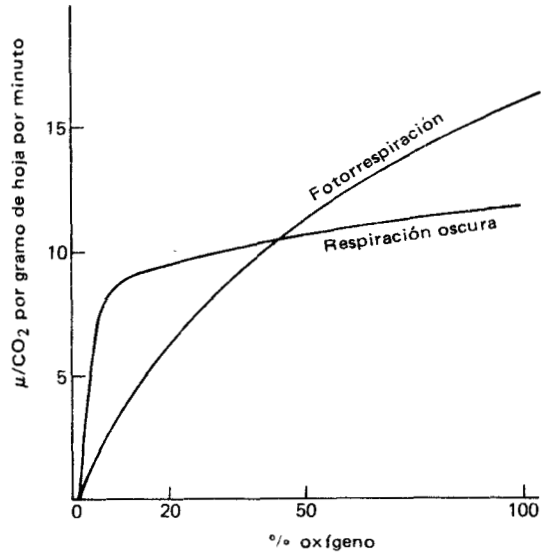
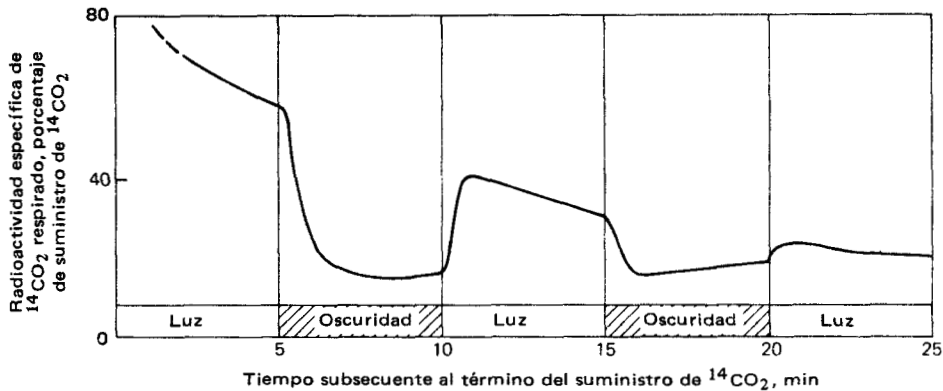


Figura 15-3. Sensibilidad al oxígeno de la respiración oscura y la fotorrespiración.

La fotorrespiración difiere, por lo tanto, de la respiración oscura normal (la cual puede operar también a la luz) al ser sensible al oxígeno y poseer distintos substratos obtenidos de fotosintatos recientes. Las tasas de fotorrespiración son normalmente cercanas a la quinta o cuarta parte de la tasa de fijación de CO_2 . Por ello, este proceso es de gran importancia en la economía del carbono en la planta y fue muy estudiado durante la década de 1960.

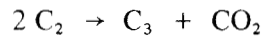
Un interesante punto acerca de la fotorrespiración que se tratará en detalle posteriormente (página 363) es que las plantas poseedoras del ciclo C_4 aparentemente no fotorrespiran; no liberan o intercambian CO_2 a la luz como lo hacen las

Figura 15-4. Radioactividad específica del CO_2 respirado de una hoja de frijol después de 15 minutos de fotosíntesis en $^{14}\text{CO}_2$. El CO_2 fotorrespirado (en luz) tuvo alta pero decreciente radioactividad específica, mientras que el CO_2 respirado en la oscuridad mostró baja pero creciente radioactividad específica. La oscilación de radioactividad específica de alta a baja a la luz o la oscuridad indica que los substratos de la respiración a la luz (alta radioactividad específica) estuvieron separados y fueron distintos a los substratos de la respiración oscura (baja radioactividad específica). (Datos de W.B. Levin y R.G.S. Bidwell.)



plantas C_3 , y su intercambio de O_2 es muy reducido. Si realmente carecen de fotorrespiración (esto es, carecen de reacciones de fotorrespiración) o su sistema fotosintético impide que se manifieste ese proceso (es decir, liberación de CO_2 a la luz) se discutirá posteriormente.

REACCIONES DEL CICLO C_2 . Los experimentos del fisiólogo norteamericano I. Zelitch demostraron que el sustrato de la fotorrespiración es probablemente el ácido glicólico. Este ácido de dos carbonos es producido con toda probabilidad por la función oxigenasa de RuBPCasa. Su metabolismo subsiguiente, descrito en detalle en la Figura 7-15, implica enzimas peroxisómicas y mitocondriales para alcanzar la reacción neta

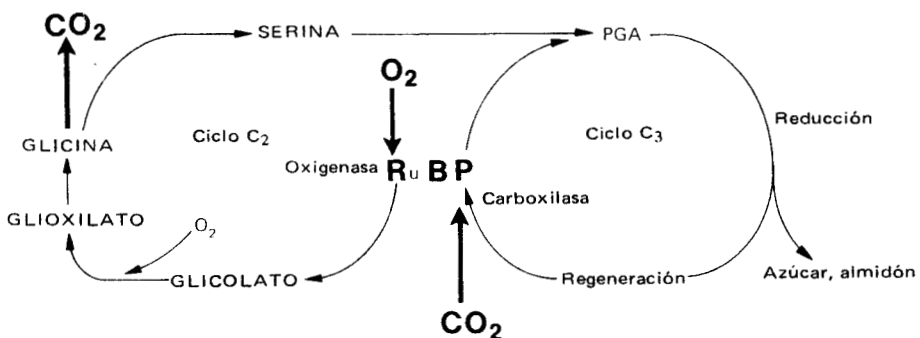


No se sintetiza nada de ATP, NADPH o NADH en la secuencia de reacciones. Su función principal parece ser la recuperación, en el ciclo C_3 , del carbono perdido por la reacción de la oxigenasa. La integración de los ciclos C_2 y C_3 , así como la razón de llamar a la vía metabólica respiratoria ciclo C_2 , se muestra en la Figura 15-5.

Se han sugerido varias secuencias alternativas; éstas incluyen la oxidación total del glioxilato a CO_2 y la conversión del ácido glicérico formado en el ciclo C_2 a azúcares en el citoplasma, en vez de su reingreso al ciclo C_3 . Sin embargo, hay muchas evidencias en favor del perfil general del ciclo C_2 —incluso estudios de rastreo con $^{18}O_2$ y $^{14}CO_2$, estudios de enzimas individuales y la localización de actividades en organelos específicos— que se muestra en la Figura 15-5.

UBICACIÓN DE LAS ACTIVIDADES. Ahora resulta muy claro que el primer paso oxidativo del ciclo C_2 , que conduce a la formación de glioxilato, tiene lugar en el cloroplasto. El segundo paso oxidante, la oxidación del glioxilato, ocurre en los peroxisomas; asimismo, la descarboxilación de la glicina y la síntesis de la serina se producen en las mitocondrias. Por lo tanto, el carbono que circula en el ciclo C_2 viaja de cloroplasto a peroxisoma, de allí a mitocondrias y regresa. Pruebas

Figura 15-5. Integración de los ciclos C_3 y C_2 . El ciclo C_2 se llama así porque el producto de la RuBP oxigenasa es un compuesto C_2 , como son el glioxilato y la glicina. (Adaptada de G.H. Lorimer, K.C. Woo, J.A. Berry y C.B. Osmond: *Photosynthesis 77: Proceedings of the IV International Congress of Photosynthesis*. (D.O. Hall, J. Coombs y T.W. Goodwin, eds.), The Biochemical Society, Londres, 1978.)



recientes sugieren que el carbono no viaja sinuosamente en forma libre alrededor de la célula sino que se desplaza a través de organelos muy próximos entre sí, lo que podría tal vez mantenerlos juntos en algún tipo de laxa asociación en el citoplasma.

INTEGRACIÓN DE LOS CICLOS C_2 Y C_3 —OXÍGENO Y FOTORRESPIRACIÓN. El diagrama de la Figura 15-5 muestra cómo están conectados ambos ciclos; no muestra, sin embargo, la razón (matemática) de actividades de los dos ciclos. Se ha sugerido que la fotorrespiración y la fotosíntesis están vinculadas en una estequiometría fija, pero, en realidad, se ha demostrado que las tasas de fotosíntesis y respiración varían independientemente durante el día y durante la ontogenia de la planta, o son afectadas por separado por su estatus fisiológico. Además, las tasas de fotosíntesis y fotorrespiración son afectadas fuertemente por concentraciones relativas de O_2 y CO_2 en el cloroplasto.

Esto se comprende porque la enzima carboxilante del ciclo de C_3 es también la oxigenasa del ciclo de C_2 . En otras palabras, el CO_2 y el O_2 compiten como sustratos para la enzima RuBPCasa. Desde el punto de vista de la planta fotosintetizante, el oxígeno es un inhibidor competitivo de la fijación de CO_2 . Conforme la concentración de oxígeno disminuye, la actividad de la oxigenasa y del ciclo de C_2 baja y cesa totalmente a niveles de O_2 por debajo de 2-5%. Inversamente, conforme aumenta la concentración del CO_2 , la actividad proporcional de la carboxilasa y el ciclo del C_3 se incrementa. Este efecto se ilustra en la Figura 15-6. A niveles muy altos de O_2 , el daño oxidativo a los fotosistemas causa la pérdida irreversible de la actividad fotosintética, pero a niveles por debajo, de alrededor del 70%, el efecto del O_2 es una inhibición reversible de la fijación del CO_2 .

El efecto del O_2 sobre la fotorrespiración ha sido cuidadosamente estudiado. Puesto que el O_2 causa una pérdida de CO_2 fotorrespirado, lo cual reduce la fotosíntesis, resulta claro que en ausencia de O_2 la productividad de las plantas debería incrementarse considerablemente. Se ha demostrado que las plantas crecen mucho más rápido en un nivel bajo de O_2 , pero desafortunadamente se necesita O_2 para el normal desarrollo vegetal y para la producción de semillas, de manera

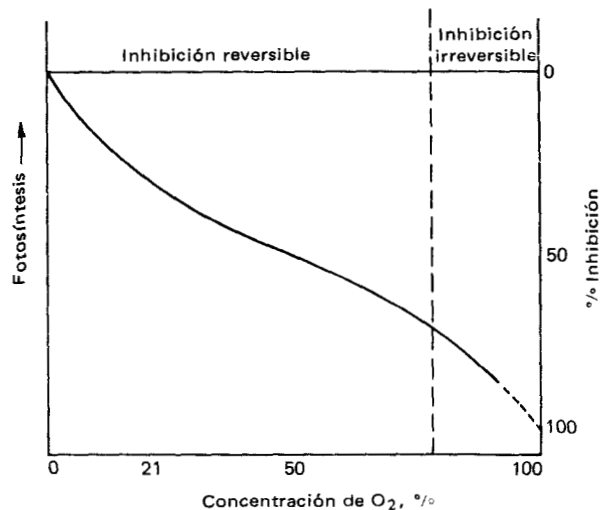


Figura 15-6. Efecto de la concentración de oxígeno sobre la tasa de fotosíntesis de una hoja de frijol.

que la productividad (en términos de semilla o fruto) se reduce mucho aun cuando la planta alcance mayor crecimiento.

METABOLISMO DEL NITRÓGENO EN EL CICLO DEL C₂. Puesto que la glicina y la serina se interconvierten en la fotorrespiración, es esencial una transaminasa para la operación del ciclo de C₂ que, como se esperaba, se ha localizado en los peroxisomas. Sin embargo, la descarboxilación de la glicina en las mitocondrias libera NH₃ y se requieren grupos amino adicionales para la síntesis de glicina en peroxisomas porque son necesarias dos moléculas de glicina por cada molécula de serina producida. Por lo tanto, se necesita algún medio para transportar NH₃ desde las mitocondrias y entregarlo a los peroxisomas en forma de nitrógeno aminado.

El trabajo reciente del grupo asociado a C.B. Osmond, de Australia, demuestra que se producen grupos amino en cloroplastos, utilizando ATP producido a la luz, a través de la operación del sistema glutamina sintetasa-ácido glutámico sintetasa descrito en el Capítulo 8 (página 219). El ácido 2-oxoglutámico* se convierte en ácido glutámico en los cloroplastos, el cual se transfiere luego a las mitocondrias. Allí sufre transaminación con glioxilato para formar glicina, y el ácido 2-oxoglutámico resultante es devuelto al cloroplasto. Se ha demostrado que son apropiados los sistemas enzimáticos de cloroplastos o peroxisomas, que se necesitan para estas reacciones.

Estos dos ciclos del metabolismo del nitrógeno se muestran en la Figura 15-7. Se advierte de inmediato que la movilización de metabolitos entre organelos debe ser más intensa aún que lo que se imaginaba previamente. Resulta claro, asimismo, que el metabolismo fotorrespiratorio ejerce demandas adicionales de la economía energética de la planta, ya que el ATP fotosintético se necesita para conducir la reacción glutamina sintetasa. Por lo tanto, se requiere un ATP adicional por CO₂ liberado, además de la energía reductora y el ATP necesarios para operar el ciclo del C₃. Esto significa que la fotorrespiración parece un despilfarro aún mayor del que se pensaba.

Debe advertirse que en tanto el ciclo nitrogenado serina-glicina es probablemente muy hermético (es decir, no muchas moléculas de intermediarios se vinculan o desvinculan a él), el ciclo del ácido glutámico no lo es. Es muy probable que gran parte del NH₃ producido en la descarboxilación de la glicina se utilice para cubrir las demandas de nitrógeno de la célula. Ello significa que debe producirse nuevo NH₃ mediante reducción nitrato-nitrito, una demanda adicional sobre la producción de energía fotosintética. También es evidente que los controles metabólicos son necesarios para regular la distribución de productos disponibles de la reacción luminosa fotosintética entre los requerimientos para la reducción del carbono, reducción de nitratos y síntesis de glutamina. Esto enfatiza aún más la estrecha cooperación que se necesita entre todas las fases del metabolismo celular, en los diversos procesos que ahora se sabe están asociados a la fotosíntesis.

CONTROL DE LA FOTORRESPIRACIÓN. Se han hecho grandes esfuerzos en la investigación para encontrar modos de eliminar las reacciones de "despilfarro" de la fotorrespiración en plantas cultivadas. Los programas de mejoramiento no han tenido éxito; ha sido difícil hallar variedades de fotorrespiración consistentemente baja y alta fotosíntesis, o resultan decepcionantemente pobres en productividad

*Ácido 2-oxoglutámico es un nuevo nombre (químicamente más preciso) para el ácido α -cetoglutámico.

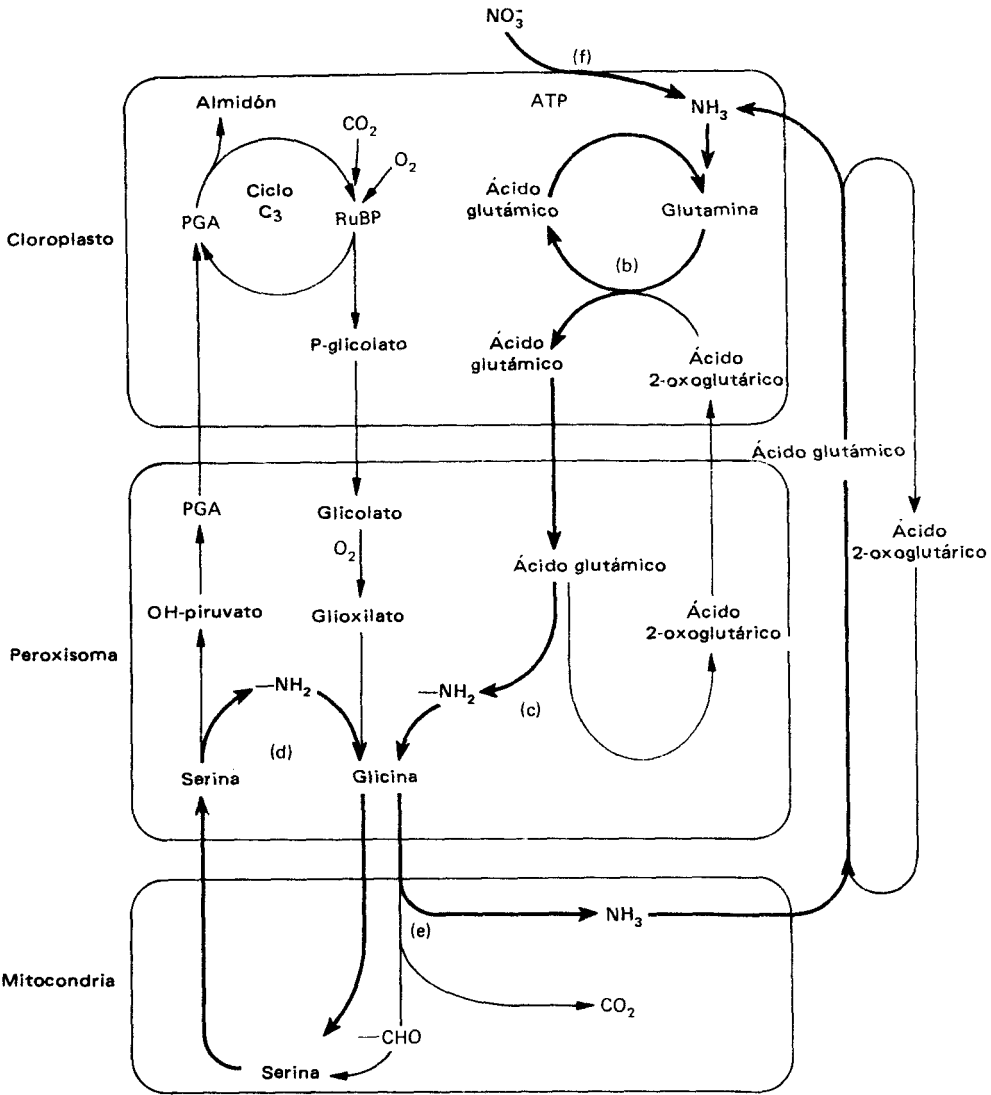


Figura 15-7. Los ciclos del nitrógeno asociados al ciclo fotorrespiratorio C₂.

- a) glutamino sintetasa
- b) ácido glutámico sintetasa
- c) ácido glutámico-glicina transaminasa
- d) serina-glicina transaminasa
- e) glicina decarboxilasa
- f) nitrato/nitrito reductasa

fruto/semilla. Se han encontrado algunas sustancias químicas que abaten la fotorrespiración inhibiendo el ácido glicólico oxidasa; sin embargo, tales venenos son caros y tienden también a inhibir la fotosíntesis. Actualmente en varios laboratorios están en marcha proyectos para seleccionar plantas de alta fotosíntesis y pobre fotorrespiración, mediante mejoramiento genético, fusión celular, selección de cultivo de tejidos, y mediante control químico.

POSIBLES FUNCIONES DE LA FOTORRESPIRACIÓN. Muy recientemente se pensaba que ya que la fotorrespiración es aparentemente una pérdida ruinosa de carbono fotosintético, debiera ser un proceso inútil e inevitable causado por los efectos envenenadores del oxígeno. Algunos fisiólogos opinan que este punto de vista altamente teleológico pudiera no ser correcto. Sin embargo, los argumentos en relación a un papel útil de la fotorrespiración no son concluyentes y tienden a ser más teleológicos aún.

Se ha argumentado que si la fotorrespiración fuera totalmente inútil o nociva se habría perdido durante los prolongados periodos de tiempo evolutivo. Por otra parte, la oxigenasa característica de la RuBPCasa pudiera ser ineludiblemente inherente a la naturaleza de la carboxilasa. Se ha alegado también que la fotorrespiración es innecesaria porque las plantas C_4 no fotorrespiran. No obstante, este es un tema debatible, como se verá posteriormente.

Se han sugerido posibles roles benéficos para la fotorrespiración. Las algas no poseen ácido glicólico oxidasa como las plantas superiores, pero tienen en vez de ello un ácido glicólico deshidrogenasa ligado al NAD. Por lo tanto, el metabolismo del glicolato en las algas pudiera conducir a la formación de ATP como en la respiración oscura. Sin embargo, ahora parece, luego de una considerable controversia sobre el tema, que las algas no muestran fotorrespiración normal.

La fotorrespiración parece incrementarse durante la rápida translocación de fotoasimilados, por ejemplo, durante el temprano desarrollo de una nueva hoja o botón floral, o bien durante el "pegamiento" del fruto. Bidwell ha sugerido que la fotorrespiración está de algún modo asociada a la transferencia o formación de azúcares en el sitio de carga para el transporte. Otro punto de vista radica en el hecho de que la fotorrespiración mantiene la concentración del CO_2 cuando los estomas se cierran en razón del *stress* de agua. Esto podría tener dos clases distintas de efectos positivos; primero, la RuBPCasa requiere CO_2 para su activación; en ausencia de CO_2 se torna inactiva y la fotorrespiración podría suministrar suficiente CO_2 para mantenerla en estado activo, de manera que la fotosíntesis se reanudara de inmediato ante la apertura estomática. Alternativamente, el CO_2 producido por la fotorrespiración podría servir igualmente para mantener en marcha el ciclo del C_3 y mantener los niveles de los intermedios. Esto también serviría para mantener el ciclo disponible de manera que la fotosíntesis pudiera proseguir de inmediato cuando los estomas se abrieran. Finalmente, la fotorrespiración podría ser útil en razón de su despilfarro; es decir, podría servir para disipar la energía no requerida en ocasiones en que la intensidad luminosa sea demasiado alta, por ejemplo, cuando los estomas están cerrados y exista pobre suministro de CO_2 .

Estas son meras proposiciones. Por el momento no se puede decir por qué las plantas fotorrespiran o por qué (si es un proceso nocivo) la fotorrespiración no se ha perdido en el transcurso de la evolución. Existen muchas preguntas acerca del fenómeno que aún esperan respuesta: las rutas metabólicas no se conocen con exactitud, aún hay preguntas sobre la naturaleza y fuente de los substratos, su tasa o intensidad real es difícil de medir y, en el mejor de los casos, se está conjeturando acerca de su papel funcional.

EL CICLO FOTOSINTÉTICO DEL C_4

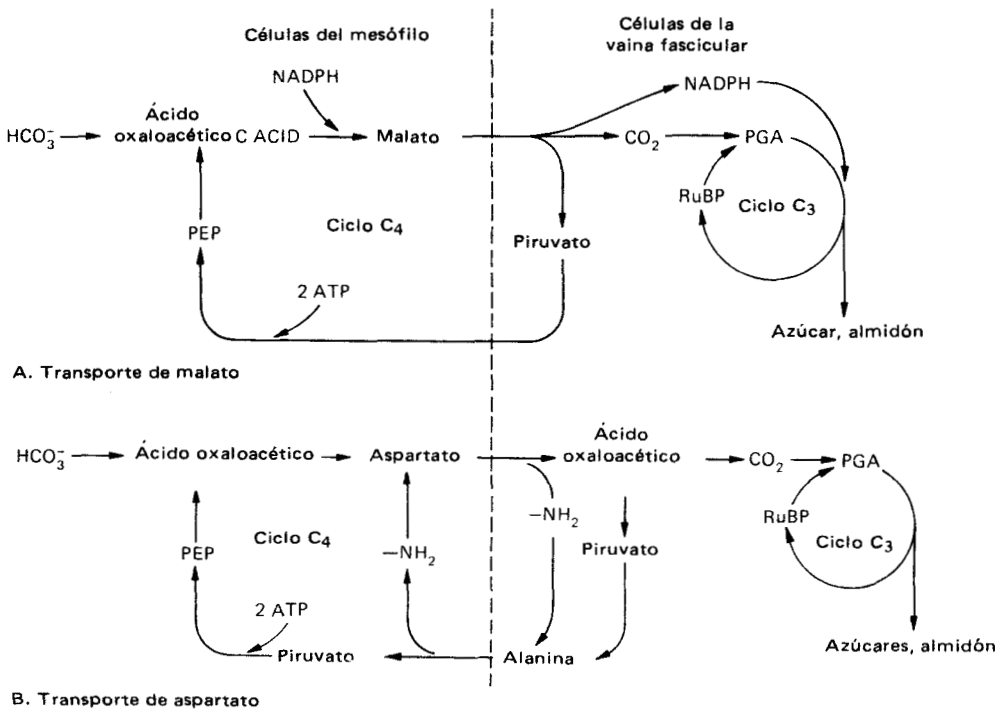
ESQUEMA DE LAS REACCIONES. Las reacciones de las diversas alternativas posibles del ciclo del C_4 se presentan en detalle en la Figura 7-19. Aquí se considerarán

las implicaciones fisiológicas del ciclo. Un esquema simplificado se muestra en la Figura 15-8 como una base para este estudio.

Como ahora se sabe, diferentes fases del ciclo C_4 tienen lugar en distintas partes de la hoja. El principal logro del ciclo parece ser atrapar el CO_2 en las células del mesófilo próximas a los estomas y luego transferirlo en forma de β -carboxilo de un ácido C_4 a las células de la vaina fascicular dentro de la hoja, donde puede liberarse nuevamente como CO_2 , para fijarse y reducirse mediante el ciclo C_3 . La separación de los dos mecanismos fijadores de CO_2 y la naturaleza especial de la enzima carboxilante del C_4 son puntos claves en el ciclo del C_4 .

La reacción importante es la de la enzima carboxilante: fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP carboxilasa). Su emplazamiento en la célula no se conoce con certeza pero se cree que es en el citoplasma. El punto clave respecto a esta enzima, y el punto principal que la hace distinta a la RuBPCasa es que utiliza iones bicarbonato (HCO_3^-) en vez de CO_2 como sustrato. Posee una afinidad algo mayor hacia el bicarbonato, que la RuBPCasa por el CO_2 , así que puede mantener altas tasas de reacción en bajas concentraciones de CO_2 . Mucho más importante, sin embargo, es que una carboxilasa que utiliza bicarbonato no es sensible al O_2 . El uso de esta enzima, en consecuencia, libera la reacción de carboxilación fotosintética del efecto tóxico del O_2 . Además, como el efecto del O_2 sobre la RuBPCasa es competitivo, el de la carboxilasa se torna menos y menos efectivo conforme declina la concentración del CO_2 debido al incremento de la razón O_2/CO_2 . La PEP carboxilasa no sufre por este efecto; como resultado, las plantas poseedoras del ciclo C_4 pueden absorber CO_2 con mayor eficiencia que las plantas C_3 en niveles bajos de CO_2 .

Figura 15-8. Diagrama de los esquema operativos del ciclo C_4 de la fotosíntesis.



El producto de la carboxilasa es el ácido oxaloacético. Este ácido C_4 inestable se convierte rápidamente por reducción o transaminación a malato o aspartato, los cuales se transportan luego a los cloroplastos de la vaina fascicular. Allí el ácido C_4 se descarboxila por uno o varios mecanismos (ver Figura 7-19) y el CO_2 así liberado se fija mediante la RuBPCasa en el ciclo de Calvin de la manera usual. El ácido C_3 que permanece después de la descarboxilación, ya sea piruvato o alanina, es devuelto a las células del mesófilo y retroconvertido a PEP por el piruvato, fosfato dikinasa, una reacción que precisa dos moléculas de ATP.

La operación del ciclo C_4 posee un requerimiento energético adicional de dos ATP por CO_2 fijado por arriba del requerimiento del ciclo de Calvin. La energía reductora necesaria para convertir el ácido oxaloacético a malato se regenera durante la descarboxilación del malato, así que no se contabiliza como un requerimiento extra del ciclo C_4 . Se considera en general, que las ventajas del ciclo sobrepujan la desventaja del requerimiento de una inversión extra de energía.

Las características especiales que deberían notarse son: 1) la separación de las carboxilaciones de C_4 y C_3 ; 2) la participación de los compuestos nitrogenados, y 3) la amplia variedad de mecanismos de reacción utilizados por diferentes plantas para llevar a cabo el mismo resultado básico.

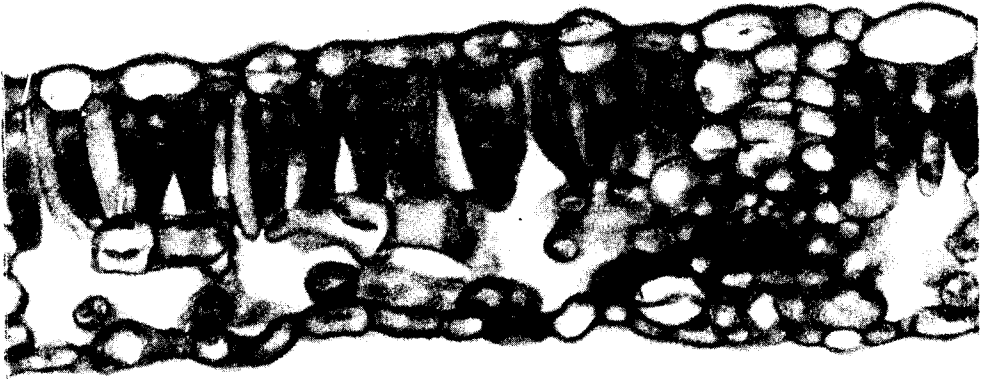
LOCALIZACIÓN DE LAS ACTIVIDADES—ANATOMÍA KRANZ. Se advirtió con anterioridad que se pueden distinguir plantas C_4 porque poseen nervaduras verde oscuras en sus hojas. El arreglo especializado de los tejidos que casi invariablemente acompaña la actividad C_4 (sólo una o dos excepciones se han reportado y su significado no está claro todavía) se denomina anatomía Kranz. Se caracteriza por pequeños espacios intercelulares, nervaduras frecuentes y un pronunciado anillo de células de la vaina fascicular alrededor de cada haz, las cuales están dotadas de cloroplastos en abundancia (Figura 15-9).

En algunas plantas (especialmente en el maíz, *Zea mays*) los cloroplastos de la vaina fascicular muestran un desarrollo pobre y carecen de grana, como se ve en la Figura 15-10. Los tilacoides de los grana parecen requerirse para la cooperación eficaz de los dos fotosistemas, y los cloroplastos sin grana son a menudo deficientes en el fotosistema II. Esto significa que en los cloroplastos carentes de grana la producción de energía de reproducción y de oxígeno son muy reducidos, si bien la producción de ATP mediante fosforilación por lo regular no se afecta.

La presencia de cloroplastos sin grana de la vaina fascicular se correlaciona con la presencia de un tipo de enzima NADP-málica del ciclo C_4 (reacción *di*, en la Figura 7-19), en la cual al descarboxilación del malato conduce a la formación de NADPH en los cloroplastos de la vaina fascicular. El ciclo de Calvin requiere dos NADPH por cada CO_2 fijado. Por lo tanto, se necesitan cloroplastos de la vaina fascicular para producir sólo la mitad de la cantidad de energía de reducción que normalmente se necesita; la otra mitad es suministrada por el ciclo de Calvin.

El tipo de enzima NADP málica del ciclo C_4 en combinación con el dimorfismo cloroplástico, representa el nivel más alto de desarrollo evolutivo en fotosíntesis. No solamente existen células y organelos especializados para desempeñar partes específicas de las relaciones fotosintéticas, sino que además la reducción del transporte no cíclico de electrones asociada al bajo requerimiento de NADPH reduce la producción de O_2 en cloroplastos sin grana de la vaina fascicular. Puesto que ésta es la localización de la RuBPCasa, la cual está envenenada con O_2 , se gana un incremento extra en la eficiencia operativa.

Numerosos estudios han demostrado que el ciclo C_4 siempre está asociado



A



B

Figura 15-9. Sección transversal de (A) una hoja C_3 (*Acer*, arce) y (B) una hoja C_4 (*Zea mays*, maíz). Adviértase el parénquima esponjoso laxamente estructurado y las capas clorofílicas en palizada de la hoja C_3 , en comparación con el mesófilo denso, pequeños espacios aéreos y la destacada vaina fascicular clorofílica de la hoja C_4 .

a la anatomía Kranz. Existen especies C_3 y C_4 en el género *Atriplex* y sus cruza producen plantas intermedias. Algunos híbridos parecen ser plantas normales C_3 , algunos son intermedios en su anatomía, y otros poseen lo que parece ser anatomía Kranz normal, pero no poseen un ciclo C_4 . Evidentemente, la organización necesaria para la fotosíntesis C_4 es muy precisa. La mayoría de las plantas poseen PEP carboxilasa y la mayoría de ellas fijan algo de CO_2 mediante esta reacción. Sin embargo, carecen de la organización cooperadora necesaria para la efectiva operación de un ciclo C_4 . El punto a enfatizar es que la evolución de la fotosíntesis C_4 precisó no de la evolución de nuevas enzimas o nuevas vías metabólicas sino de una apropiada coordinación del metabolismo de varios organelos en diferentes

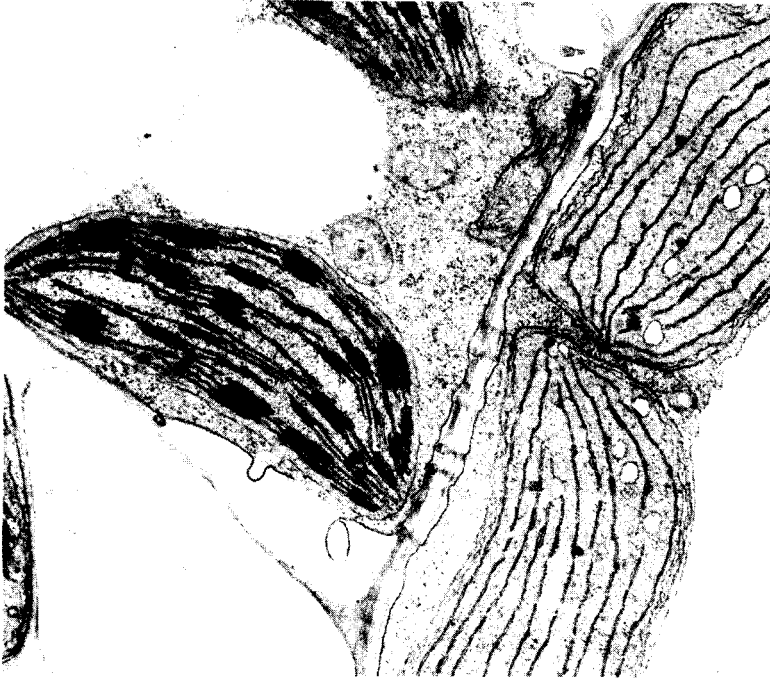


Figura 15-10. Micrografía electrónica de cloroplastos de la hoja del maíz (*Zea mays*) que muestra porciones de una célula del mesófilo (izquierda) y una célula de la vaina fascicular (derecha). El cloroplasto del mesófilo posee muchos grana mientras que los cloroplastos de la vaina fascicular carecen de ellos. Adviértase los plasmodesmos entre las células. (Fotografía cedida amablemente por el Dr. C.R. Stocking, University of California, Davis, de una preparación por S. Larson.)

células para producir un sistema metabólico coordinado para toda la planta, que superara bajo condiciones apropiadas los mejores esfuerzos posibles de los sistemas más simples.

METABOLISMO DEL NITRÓGENO EN EL CICLO C_4 . El metabolismo del nitrógeno del ciclo C_4 es menos amplio que el del ciclo C_2 , pero igual es importante. Las transaminasas necesarias se han demostrado en el mesófilo o en cloroplastos de la vaina fascicular, tal y como se requiere en plantas transportadoras de aspartato, y las enzimas parecen ser adecuadas para el intenso tráfico metabólico en que intervienen.

Se ha preguntado cuál pudiera ser la razón por la que los compuestos de nitrógeno deben involucrarse en el metabolismo del ciclo C_4 o en el metabolismo C_3 . Puede ser que los compuestos sean idóneos en términos de los cambios de energía libre asociados con el metabolismo que se requiere. Por ejemplo, no se conoce ninguna reacción de hidroxipiruvato igual a la serina hidroximetil transferasa del ciclo C_2 , así que el glioxilato podría no convertirse directamente a hidroxipiruvato. Podría tener lugar vía glicina y serina. El mismo argumento es insostenible en relación al ciclo C_4 puesto que no ocurre una reacción libre de nitrógeno; por el contrario, se ha sugerido que ciertas plantas no han hecho los ajustes necesarios

para ocuparse en la síntesis y utilización del NADHP asociadas a la transferencia del malato, o bien los compuestos aminorados son más fácilmente transportables en razón de su menor reactividad. Acaso no exista una buena razón. Tal vez ciertas plantas lo hacen de un modo y otras de otro debido a accidentes evolutivos.

INTEGRACIÓN Y REGULACIÓN DEL CICLO C_4 . Como es de suponer, un sistema metabólico tan complejo y altamente ordenado como la fotosíntesis C_4 , posee varios pasos controlados. Los ácidos C_4 aspartato y malato actúan como inhibidores por retroalimentación sobre la PEP carboxilasa. La carboxilasa misma está regulada estrechamente por la luz, su actividad depende de la intensidad de iluminación de tal manera que la tasa de β -carboxilación es proporcional a la demanda de CO_2 por la RuBPcase.

Debe recordarse que el ciclo C_3 es autocatalítico; es decir, puede servir para formar la concentración de sus propios intermediarios. El ciclo C_4 carece de esta propiedad. No obstante, compuestos C_3 como PEP y piruvato son móviles y demandados por células metabolizantes. Como consecuencia, si el ciclo C_4 se detiene debido a la oscuridad o carencia de CO_2 , existe el peligro de que los intermediarios se pierdan y conviertan el ciclo en lento e ineficiente cuando las condiciones carboxilantes prevalezcan de nuevo. Parece que esta dificultad se supera por la capacidad del ciclo C_3 para perder intermediarios C_3 (tal vez producidos mediante catálisis), los cuales pueden entonces ser desviados hacia las células de la vaina fascicular y alimentar el ciclo C_4 .

Los datos que ilustran este punto se muestran en la Figura 15-11, tomados de una práctica para estudiantes en el laboratorio del autor. Hojas iluminadas de maíz (*Zea mays*) se alimentaron con $^{14}CO_2$ durante un tiempo breve y luego se expusieron al $^{12}CO_2$ (un experimento de pulso-rastreo del tipo que ha suministrado importantes datos acerca de la cinética y operación del ciclo C_4). Los impulsos radioactivos de los intermediarios de los ciclos C_3 y C_4 se midieron a intervalos durante el pulso y el rastreo. La rápida manifestación de radioactividad en los ácidos C_4 y su transferencia al PGA y a los intermediarios del ciclo de Calvin durante el pulso del $^{14}CO_2$ puede verse con claridad. Además se puede advertir la forma en que el $^{12}CO_2$ persigue el $^{14}CO_2$ fuera del C_4 y luego a los intermediarios del ciclo C_3 . Se puede notar también el comportamiento de los compuestos C_3 del ciclo C_4 ; piruvato y alanina. Si el $^{14}CO_2$ se transfiriera sólo mediante la reacción de β -carboxilación y la descarboxilación, y el ciclo fuera hermético (es decir, que ningún compuesto se le saliera o anexara), entonces estos compuestos C_3 nunca debieran adquirir radioactividad. El hecho de que sí lo hicieran indica que estaba ingresando carbono nuevo al ciclo C_4 , presumiblemente por pérdida del ciclo C_3 .

Los datos recientes, a estudiarse posteriormente en la sección sobre la respiración oscura de este capítulo, demuestran que los ácidos C_4 sintetizados por el ciclo de Krebs pueden utilizarse también para proveer al ciclo fotosintético C_4 . Por lo tanto, parece que la ausencia de autocatálisis no es un serio inconveniente para la operación del ciclo fotosintético C_4 .

Debe producirse la regulación de la integración de los intermediarios C_3 , pero los detalles aún no han podido lograrse. Sin embargo, se sabe que el ciclo C_3 puede ejercer un efecto regulador sobre el ciclo C_4 mediante la estimulación de la PEP carboxilasa por la glucosa-6-fosfato. Éste es un producto del ciclo C_3 que conduce a la formación de almidón, y su activación de la PEP carboxilasa ten-

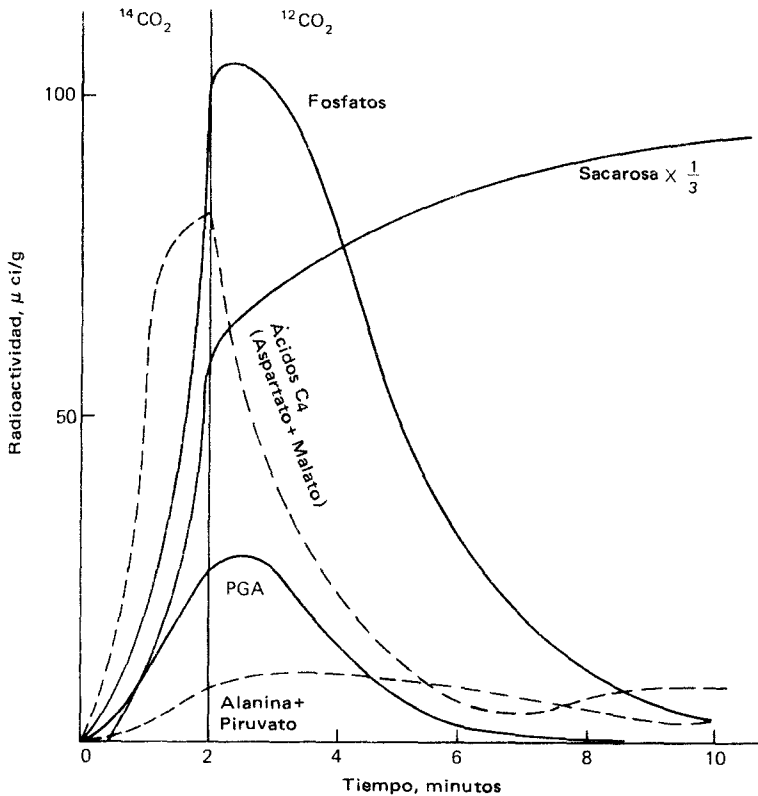


Figura 15-11. Experimento de pulso-rastreo con hojas de maíz, en el laboratorio del autor. Los compuestos asociados al ciclo C_3 son líneas continuas; los del ciclo C_4 son líneas discontinuas.

dería a impedir la pérdida de PEP para otras reacciones, incluso para la síntesis de almidón.

La regulación del ciclo C_4 también se lleva a cabo por el nivel de carga energética de la célula, lo cual puede hacerse mediante efectos alostéricos de adenilatos o a través del efecto directo del ATP, ADP y concentraciones de AMP sobre el piruvato, reacción fosfato dikinasa que regenera PEP. Existen casi con seguridad otros pasos regulados en la fotosíntesis C_4 ya que la integración de esta compleja secuencia metabólica los necesita. Una importante área de investigación en el futuro será descubrir y poner en claro estos mecanismos de control.

PRODUCTIVIDAD E IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE PLANTAS C_4

VENTAJAS DEL CICLO C_4 . El ciclo C_4 tiene dos ventajas diferentes: un mecanismo más eficiente de obtención del CO_2 y un mecanismo para transportarlo al sitio del ciclo de reducción fotosintética. Se verá que estas ventajas sobrepujan el costo de incremento energético del ciclo C_4 bajo ciertas circunstancias. Sin embargo, el metabolismo C_4 no siempre es ventajoso, y numerosas plantas C_3 poseen tasas de productividad tan altas como las plantas C_4 bajo circunstancias adecuadas.

OBTENCIÓN DEL CO₂ Y CONSERVACIÓN DEL AGUA. La PEP carboxilasa posee una afinidad algo mayor por el CO₂ que la RuBPcase. Sin embargo, se ha calculado que la RuBPcase es adecuada bajo condiciones normales, en su cantidad y en su afinidad por el CO₂, por las elevadas tasas de fotosíntesis que se han observado. Por lo tanto, el ciclo C₄ ofrece una ventaja, especialmente cuando la concentración ambiental de CO₂ es muy baja. Esto ocurre cuando los estomas están casi cerrados como resultado del *stress* de agua. Entonces, el ciclo C₄ puede mantener tasas altas de fotosíntesis aun cuando la concentración de CO₂ dentro de la hoja descienda a niveles demasiado bajos como para que la fotosíntesis C₃ se reduzca severamente. El síndrome C₄ se ha desarrollado primariamente en plantas tropicales que ocupan hábitats secos y necesitan por ello conservar el agua. Bajo tales condiciones altas tasas de crecimiento y productividad confieren una ventaja decisiva. Asimismo, las plantas C₄ alcanzan rápidas tasas de fotosíntesis y crecimiento bajo las altas intensidades luminosas de los trópicos, las que saturarán mucho más a las plantas C₃. Pueden utilizar eficientemente la luz a intensidades que serían ruinosas para plantas C₃.

CONCENTRACIÓN DEL CO₂. En hojas C₃, el CO₂ tiene que difundir hacia abajo de un somero gradiente de concentración desde fuera de la hoja al sitio de la carboxilasa en los cloroplastos de las células fotosintéticas. En plantas C₄, la anatomía Kranz suministra una vía corta para la difusión del CO₂ porque los espacios subestomáticos son pequeños y el CO₂ sólo necesita difundirse hacia el citoplasma de células mesofílicas. Los ácidos C₄ que transportan CO₂ a las células de la vaina fascicular difunden hacia abajo de gradientes más pronunciados mantenidos por los diferenciales de concentración en sus sitios de síntesis y descarboxilación. El resultado neto es que la concentración de CO₂ en los cloroplastos de la vaina fascicular de una planta C₄ puede ser del orden de 200-500 ppm. En una planta C₃ la concentración de CO₂ dentro de los espacios foliares está por lo regular en el punto de compensación (alrededor de 50 ppm) y se piensa que es mucho más baja su concentración sobre la superficie del cloroplasto. Por lo tanto, el ciclo C₄ sirve para mantener un nivel de CO₂ suficientemente alto dentro de las células de la vaina fascicular para que la RuBPcase trabaje a la máxima velocidad. La elevada concentración de CO₂ produce una ventaja adicional: incrementa considerablemente la relación CO₂/O₂ en el sitio de la carboxilasa, con lo que se reduce el efecto del oxígeno sobre la fotosíntesis y disminuye marcadamente la fotorrespiración. Estos puntos se ilustran en la Figura 15-12, la cual muestra tasas de fotosíntesis graficada contra concentraciones de CO₂ para dos plantas C₄ que poseen diferentes tasas de fotosíntesis y una planta C₃ estrechamente relacionada a una de las plantas C₄.

FOTORRESPIRACIÓN EN PLANTAS C₄. La RuBPcase de las plantas C₄ no es diferente a la de las plantas C₃ y es sensible al O₂ de la misma manera. No obstante las plantas C₄ no muestran fotorrespiración detectable. Las hojas C₄ poseen peroxisomas y enzimas de la vía glicolato, aunque a veces en cantidades limitadas. Los estudios con rastreadores demuestran que las plantas C₄ pueden metabolizar glicolato pero el ¹⁴C pasa normalmente en menor cantidad, a través de glicina y serina durante la fotosíntesis con ¹⁴CO₂ en plantas C₄, que en plantas C₃. Ahora está generalmente aceptado (si bien no demostrado en forma definitiva) que las plantas C₄ pueden poseer las reacciones de la fotorrespiración, pero éstas avanzan sólo muy lentamente debido a la alta relación CO₂/O₂ en las células de la vaina

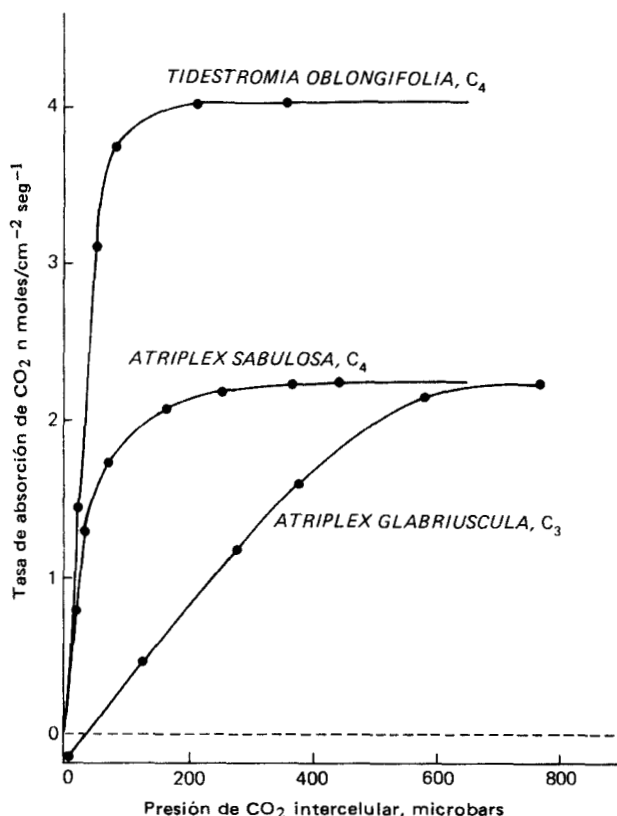


Figura 15-12. Fotosíntesis como una función de la concentración de CO₂ en los espacios intercelulares, en especies C₃ y C₄ cultivadas bajo un régimen térmico de 40°C día/30°C noche. Las mediciones se hicieron a temperatura foliar de 40°C, intensidad lumínica de 160 nanoeinstein cm⁻² seg⁻¹ y una concentración de O₂ de 21%. (Los microbars (presión parcial) de CO₂ son aproximadamente intercambiables a partes por millón (ppm) de CO₂). Nótese que las plantas C₄ alcanzan las tasas máximas de fotosíntesis a concentraciones mucho más bajas de CO₂ que la planta C₃. El punto de compensación de la planta C₃ está alrededor de 40 ppm de CO₂, mientras que el de las plantas C₄ es 0, lo que demuestra que no pierden CO₂ por fotorrespiración. (De O. Bjorkman, H. Mooney y J. Ehleringer: *Carnegie Inst. Wash. Year Book.* 760-61 (1975). Utilizada con permiso.)

fascicular. Cuando a plantas C₃ se les provee de una mezcla CO₂/O₂ equivalente a la calculada para las células de la vaina fascicular de plantas C₄, también muestran elevadas tasas de fotosíntesis y tasas muy bajas de fotorrespiración. Además, cualquier CO₂ que pudiera producirse por fotorrespiración en plantas C₄ es atrapado y reutilizado por el sistema carboxilante C₄ y así no difunde al exterior de la hoja.

EFFECTOS DE LA TEMPERATURA. Numerosas plantas C₄ son tropicales y muchas poseen rangos de temperaturas óptimas demasiado altos para la fotosíntesis y el crecimiento. Sin embargo, algunas plantas C₃ poseen también la adaptación para altas temperaturas y unas cuantas plantas C₄ carecen de ella. Así que puede concluirse que la adaptación a la temperatura alta no acompaña automáticamente al ciclo C₄, si bien ambos a menudo están vinculados. Este punto se ilustra en la Figura 15-13, que muestra la fotosíntesis de las tres plantas ilustradas en la Figura 15-12, pero tal y como son afectadas por la temperatura (ambas muestran datos del laboratorio de O. Björkman de la Carnegie Institution of Washington). La curva mostrada por *T. oblongifolia* es típica de plantas C₄ de temperaturas altas. Las dos especies de *Atriplex* son características de un régimen de temperaturas bajas. Sus respuestas fotosintéticas ante la temperatura son muy similares, aunque una es planta C₄ y la otra es planta C₃.

Cierta adaptación a temperaturas altas es conferida por el ciclo C₄ porque la fotorrespiración depende mucho de la temperatura y su tasa se incrementa pro-

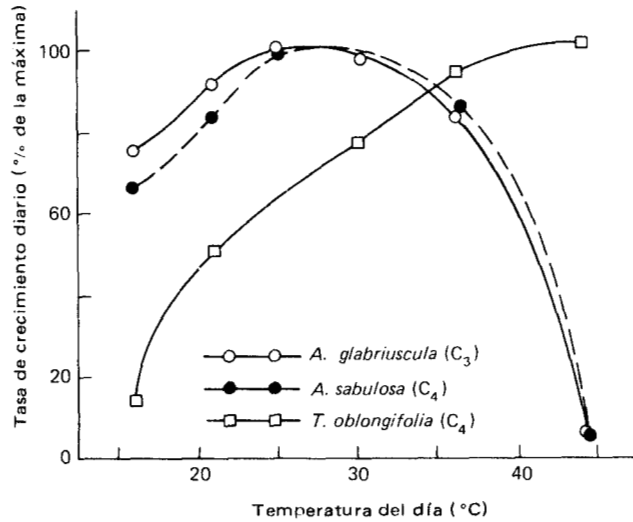


Figura 15-13. Crecimiento relativo diario como una función de la temperatura del día en *Atriplex glabriuscula*, *A. sabulosa* y *Tides tromia oblongifolia*. Las tasas de crecimiento se midieron como aumento diario en gramos por gramo del peso seco total de la planta. Advértase que una planta C₄ es de adaptación de la temperatura pero la otra se comporta exactamente como una planta C₃ con respecto a la temperatura. (De O. Björkman, B. Marshall, M. Nobs, W. Ward, F. Nicholson y H. Mooney: *Carnegie Inst. Wash. Year Book*, 73:757-67. (1974). Utilizada con permiso.)

porcionalmente más a alta temperatura que el aumento de la tasa de fotosíntesis. Por lo tanto, las plantas enfrentan un porcentaje de pérdida de carbón fijado cada vez mayor debido a la fotorrespiración, con el incremento de la temperatura. Las plantas C₄, que no pierden CO₂ por fotorrespiración, no enfrentan este problema.

ADAPTACIÓN ECOLÓGICA. Las plantas C₄ pueden mantener tasas fotosintéticas altas bajo condiciones deficitarias de agua que detendrían la fotosíntesis de las plantas C₃. Esta parece ser la principal ventaja del síndrome C₄ y permite crecer con mayor eficiencia en situaciones donde son comunes alta luminosidad y baja humedad. En bajas intensidades de luz el ciclo C₄ no confiere ventajas debido a su necesidad de energía luminosa adicional. Del mismo modo, cuando los estomas están abiertos a plenitud, muchas plantas C₃ muestran tasas de fotosíntesis y crecimiento tan altas como las de plantas C₄. Finalmente, la tasa fotosintética en ambos tipos de plantas está limitada por la cantidad y rendimiento de la RuBPcase, que controla la fijación y reducción del carbono.

PRODUCTIVIDAD. Debido a que ciertos cultivos C₄ figuran entre los más productivos del mundo (por ejemplo maíz, caña de azúcar) se aduce con frecuencia que la fotosíntesis C₄ confiere un alto nivel de productividad. Esto no es estrictamente cierto; muchas plantas C₃ son tan productivas como las mejores plantas C₄, y muchas plantas C₄ son considerablemente inferiores. De hecho, si los cultivos

Tabla 15-1. Tasas de productividad máxima alcanzadas por algunas plantas de cultivo bajo condiciones óptimas.

Planta	Producción (g/m ² /día)	Tipo de fotosíntesis
Girasol	68	C ₃
Pasto elefante	60	C ₄
Trigo	57	C ₃
Tule (<i>Typha</i>)	53	C ₃
Maíz	52	C ₄
Caña de azúcar	38	C ₄
Papa	37	C ₃
Remolacha	31	C ₃
Soja	17	C ₃

principales del mundo se citan en orden de productividad, se encontrará poca relación con su mecanismo fotosintético, como se muestra en la Tabla 15-1.

Esto no significa necesariamente que el ciclo C₄ no sea ventajoso. Los cultivos generalmente se desarrollan bajo condiciones que son por lo menos favorables y usualmente alcanzan su condición óptima. El punto importante es que bajo condiciones óptimas tanto las plantas C₃ como las C₄ se limitan en la fotosíntesis por la actividad de su RuBPCasa y bajo condiciones óptimas esta enzima es capaz de manejar el carbono a tasas consistentes, con tasas máximas de la fotosíntesis alcanzable. Por lo tanto, el factor que limita la productividad de los cultivos probablemente no sea la presencia o ausencia de fotosíntesis C₄, sino algunos otros factores intrínsecos, como la cantidad de RuBPCasa, la resistencia estomática o la eficiencia de conversión del carbono fijado en la producción.

Sin embargo, no se debe sacar la conclusión de que la fotosíntesis C₄ no es ventajosa para las plantas de cultivo que la poseen. Por el contrario, las plantas que poseen síndrome C₄ pueden cultivarse en lugares donde su productividad sería muy baja si no fuera C₄. Por ejemplo, se derivaría escasa ventaja del ciclo C₄ para las plantas que normalmente se desarrollan en tierra húmeda o luminosidad reducida. Pero si poseen fotosíntesis C₄ podrían cultivarse en suelo seco y en áreas más tropicales donde la luz solar es más intensa y la temporada de crecimiento más prolongada. Tales factores se combinarían para producir rendimientos mucho mayores. Por esta razón los científicos de laboratorios de investigación agrícola y fisiológica están estudiando actualmente esa posibilidad, a través de la genética tradicional, ingeniería genética o biología celular, o bien transfiriendo la fotosíntesis C₄ a valiosas plantas cultivadas que ahora no la poseen.

EL METABOLISMO ÁCIDO CRASULÁCEO

ESQUEMA DE LAS REACCIONES. El metabolismo ácido crasuláceo (MAC) se caracteriza por la fijación del CO₂ durante la noche mediante β -carboxilación del PEP para formar malato, y su descarboxilación durante el día para producir CO₂, el cual se fija mediante el ciclo C₃. La fuente del PEP en la noche es el almidón;

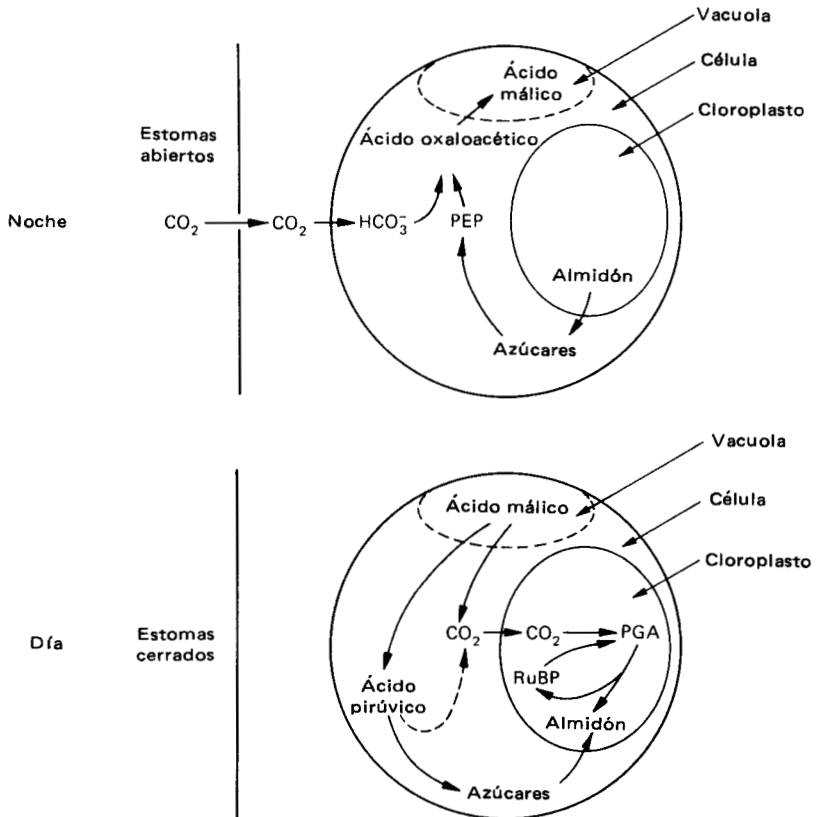
éste se forma durante el día, así que el contenido de almidón tiende a ser una función recíproca de la acidez en plantas MAC. La reacción básica está esquematizada en la Figura 15-14. Los detalles de la reacción se consideraron en el Capítulo 7 (Figura 7-22). El MAC por lo tanto, permite a las plantas operar bajo condiciones extremadamente secas cuando los estomas deben permanecer cerrados todo el día con el fin de conservar el agua.

Se presentan dos hechos. Primero, el mecanismo estomático debe estar vinculado estrechamente al metabolismo fotosintético, puesto que el MAC requiere que los estomas estén abiertos de noche y generalmente cerrados durante el día. El segundo es que en el MAC hay una integración estrecha entre aspectos del metabolismo celular (interconversión de almidón y ácidos, gluconeogénesis) y la fotosíntesis. Estos hechos implican la precisa regulación del metabolismo.

Sin embargo, no basta con mantener condiciones constantes. Las alternancias de los patrones metabólicos del día y la noche requieren niveles muy diferentes de actividad enzimática y metabolitos a diferentes horas del día.

Para complicar aún más la situación, el MAC no es simplemente una alternancia de patrones diurnos y nocturnos. Existen varias fases metabólicas, cada una caracterizada por distintas actividades y hay también cambios a largo plazo en patrones de MAC conforme avanzan las estaciones. Asimismo, ciertas plantas muestran MAC sólo en ciertas épocas de su ciclo de vida, o en ciertas temporadas del año, o bajo la influencia de ciertas condiciones como salinidad o *stress* de agua.

Figura 15-14. Diagrama simplificado del MAC (metabolismo ácido crasuláceo).

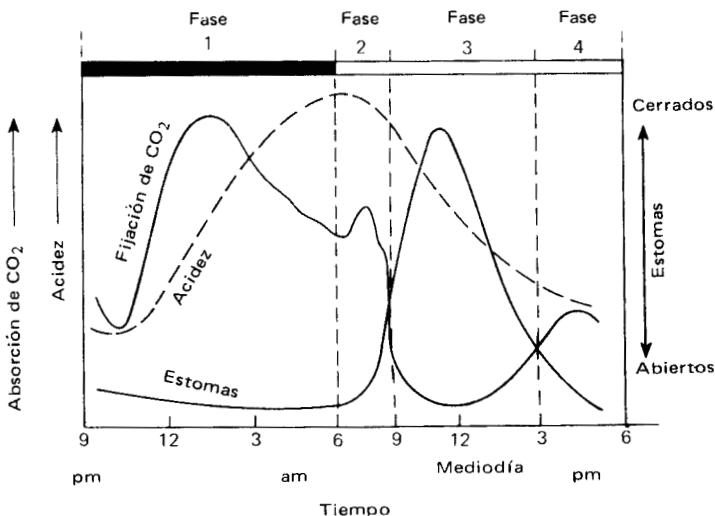


Muchos aspectos del MAC no están claros aún, y al igual que la fotosíntesis C_4 , se localizan diferentes patrones en diferentes plantas. El fisiólogo australiano C.B. Osmond ha hecho un detallado estudio de una típica planta MAC, *Kalanchoe daigremontiana*, y aquí se examinarán brevemente los patrones y controles metabólicos que ésta presenta.

PATRONES DEL MAC. La Figura 15-15 muestra absorción de CO_2 , contenido de ácido málico y comportamiento estomático de *K. daigremontiana*. El patrón se divide en cuatro fases. En la fase 1, durante la noche, el CO_2 es absorbido activamente y fijado por la PEP carboxilasa para formar ácido málico, el cual se acumula; los estomas están totalmente abiertos. Cuando se prende la luz se recoge un poco de CO_2 , lo cual constituye la fase 2. La fase 3 comienza con el cierre de los estomas, el cese de la asimilación del CO_2 y el principio de la desacidificación. Esta fase puede continuar bien durante el día, cuando (la hora exacta depende de condiciones externas) los estomas posiblemente se abran y la fijación del CO_2 se reanuda, pero ahora en dependencia de la RuBPCasa y el ciclo C_3 de la fotosíntesis; esto constituye la fase 4, que puede durar hasta la oscuridad y la reiniciación de la fase 1.

La fijación del CO_2 en las fases 1 y 2 es insensible a la concentración de O_2 , lo que demuestra que la PEP carboxilasa es la vía principal de fijación de CO_2 en esos periodos. En estudios con hojas de las que se ha desprendido la epidermis (y los estomas cerrados), se encontró que la fijación de CO_2 en las fases 3 y 4 es inhibida por competencia mediante el oxígeno y posee un punto de compensación del CO_2 de alrededor de 50 ppm de CO_2 . Esto demuestra que la fijación en estas fases es por medio de la RuBPCasa. Estudios de cinética con $^{14}CO_2$ demuestran la transferencia del carbono al malato en la oscuridad y su transferencia al ciclo C_3 con luz de día. Estos y muchos experimentos similares han confirmado los esquemas básicos de las reacciones mostradas en la Figura 15-14.

Figura 15-15. Patrones del MAC. (Modificada de datos de C.B. Osmond, en R.H. Burris y C.C. Black (eds.): *CO₂ Metabolism and Plant Productivity*. University Park Press, Baltimore, 1976.)



Los requerimientos importantes del MAC son, por lo tanto, mecanismos que permiten la regulación de las carboxilasas y descarboxilasas del metabolismo asociado a la producción y utilización de componentes C_3 . Además, el mecanismo estomático necesita de una estrecha regulación.

CONTROL. Se han presentado numerosas hipótesis en relación al control del MAC, basadas en diversos factores. La PEP carboxilasa y la malato deshidrogenasa poseen tales coeficientes de temperatura que la temperatura alta favorece la descarboxilación del malato y la temperatura baja favorece su síntesis. Si bien es cierto que muchas plantas MAC viven en ambientes desérticos donde el tiempo sin duda es cálido en el día y frío en la noche, se ha demostrado que el MAC funciona igualmente bien, bajo temperatura constante. En consecuencia, aunque la temperatura posiblemente afecte al MAC, es improbable que sea el factor de control final.

Modelos alternativos sugieren que el metabolismo crasuláceo es regulado por competencia, ya sea por el CO_2 o por estructuras C_3 . Las conocidas diferencias en actividad y afinidad para el CO_2 de la PEP carboxilasa y la RuBPCasa, sin embargo, hacen improbable la competencia entre ellas, como mecanismo de regulación. Además, se necesitan mecanismos para impedir la competencia unilateral entre ambas carboxilasas. El modelo de competencia C_3 depende del hecho de que el PEP del ciclo C_4 y el PGA del ciclo C_3 son interconvertibles. Por lo tanto, las estructuras C_3 podrían desviarse hacia el ciclo C_3 en la luz, controlando así el suministro del PEP. Sin embargo, el metabolismo crasuláceo es marcadamente periódico y continúa pasando por sus diversas fases aunque la planta se someta a luz continua. Esto quiere decir que el MAC posee un fuerte ritmo endógeno (para un estudio adicional de los ritmos, véase Capítulo 20). Así que, aun ante la luz continua, donde el ciclo C_3 sería continuamente activo, la alternancia de acidificación y desacidificación (de β -carboxilación y carboxilación de C_3) continúa.

Existe la posibilidad de que algún mecanismo desconocido como un controlador rítmico (es decir un reloj biológico) regule el metabolismo crasuláceo. Desafortunadamente, tal modelo no ayuda a su comprensión hasta que los enigmas de los relojes biológicos sean resueltos. Esto no ha sucedido hasta ahora.

Sin embargo, otro modelo sugiere que la PEP carboxilasa, la enzima carboxilante más activa y eficaz, esté regulada mediante su producto que es el control retroalimentante del malato. A fin de lograr una alta producción de malato en las fases 1 y 2 seguida por el control repentino de la PEP carboxilasa en la fase 3, se necesita postular que al malato, almacenado principalmente en vacuolas, se le permita fluir súbitamente al citoplasma al principio de la fase 3. Existen situaciones paralelas en las que pequeños cambios en presión de turgencia (afectadas por la síntesis de malato) a ciertos niveles críticos propician o determinan cambios en la permeabilidad de las membranas. Sin embargo, tal modelo, lo mismo que los otros que se mencionaron, no ha sido demostrado hasta ahora.

RESPIRACIÓN Y FOTORRESPIRACIÓN EN EL METABOLISMO CRASULÁCEO. Las plantas MAC respiran normalmente, y se ha sugerido que gran parte del compuesto C_3 que permanece luego de la descarboxilación del malato en la fase 3 se agota en el ciclo de Krebs, produciéndose así más CO_2 para la fijación C_3 . Sin embargo, muchos fisiólogos opinan que ésta no es una reacción importante, en parte porque en numerosas plantas las tasas de respiración oscura disminuyen sustancialmente a la luz (ver página 403). Es más probable (pero no seguro aún)

que el piruvato que se forma de la descarboxilación del malato se utilice en reacciones gluconeogénicas que conducen a la formación de almidón.

Con toda probabilidad la fotorrespiración prosigue en plantas MAC a la luz, como demuestra el hecho de que cuando se desprende la epidermis (con lo que la resistencia estomática se suprime) ellas muestran un punto de compensación de alrededor de 50 ppm, típico de plantas C_3 normales. El ^{14}C atraviesa por glicolato, glicina y serina durante el suministro a la luz de $^{14}CO_2$, y la fase 3 o fijación de 4 CO_2 se inhibe por el O_2 . Naturalmente, puesto que los estomas están normalmente cerrados a la luz no se desarrolla CO_2 . En cambio cualquier cantidad de CO_2 producido en la fotorrespiración se volvería a fijar.

IMPORTANCIA ECOLÓGICA DEL METABOLISMO CRASULÁCEO. A diferencia de la fotosíntesis C_4 , el MAC no confiere tasas elevadas de fotosíntesis a las plantas que lo poseen. Sin embargo, al igual que el ciclo C_4 confiere ventajas decisivas bajo condiciones especiales. Si bien el ciclo C_4 permite altas tasas de fotosíntesis bajo condiciones de sequía, el MAC permite la fotosíntesis y la sobrevivencia ante condiciones de extrema desecación. Muchos cactus y otras plantas desertícolas poseedoras de MAC pueden sobrevivir largos periodos bajo tales condiciones extremas en que no tiene lugar en absoluto ninguna fijación neta de CO_2 . Otras plantas perderían CO_2 por respiración, pero las plantas MAC recuperarían (refijarían) todo el que perdieran. Por lo tanto, si bien no logran crecer, pueden sobrevivir mientras otras plantas estarían moribundas. En consecuencia, aunque el interés no es tan grande como el de la fotosíntesis C_4 , se han dedicado algunos esfuerzos para implantar en plantas de cultivo la capacidad del MAC para dirigir la fotosíntesis más allá de los estomas cerrados. No se sabe si ello se logrará.

RESPIRACIÓN OSCURA

PAPEL DE LA RESPIRACIÓN OSCURA. Recientemente los botánicos, y los científicos agrícolas en particular, han dirigido su atención hacia la cuestión de por qué las plantas respiran, y si se pudiera eliminar algún metabolismo respiratorio de la planta por inútil e innecesario. Este punto de vista obliga a examinar la pregunta: ¿para qué es la respiración? En el Capítulo 6 se trató principalmente el papel de la respiración como proveedora de energía y energía de reducción (ATP, NADH, NADPH) por una parte, e intermediarios para el metabolismo de síntesis, por otra.

Otra forma de ver esto es considerar que la respiración procura dos tipos de procesos distintos en la planta: mantenimiento y crecimiento. El mantenimiento se relaciona fundamentalmente con la regeneración y la restauración, así como la operación de todos los sistemas necesarios para el normal funcionamiento de la planta; éstos incluyen reciclado, transporte, mantenimiento de gradientes de todo tipo, demandas de controles operativos, sistemas de señales, etc. El crecimiento es principalmente síntesis y acopio de todos los materiales y sistemas operativos que constituyen la planta.

Crecimiento y mantenimiento son procesos totalmente distintos, el científico agrícola norteamericano K.L. McCree ha demostrado cómo pueden cuantificarse independientemente. El mantenimiento de la respiración es claramente una función del tamaño de la planta (al menos en plantas herbáceas carentes de grandes masas de tejido metabólicamente inerte), así que puede representarse como cW , donde c es una constante y W el peso seco de la planta. La respiración del creci-

miento, sin embargo, depende sólo del nuevo crecimiento producido actualmente por la planta, el cual se mide mejor en base a la tasa neta de fotosíntesis. Así pues, la respiración de crecimiento puede representarse como kP donde k es otra constante y P es la tasa de fotosíntesis. Entonces la ecuación para la respiración es:

$$R = kP + cW$$

Es posible obtener valores experimentales para k y c . Por ejemplo, las plantas pueden estar en inanición por 48 horas, después de lo cual el crecimiento realmente se detiene y sólo permanece la respiración de mantenimiento (cW), de la cual c puede calcularse. Alternativamente, la planta puede ser provista brevemente con $^{14}\text{CO}_2$ a la luz, y la cantidad de ^{14}C remanente en la planta después de 24 horas da el valor de k , la proporción del carbono que se ha utilizado en el crecimiento. Los cálculos de k en base a requerimientos de energía para producir una cantidad conocida de cuerpo vegetal concuerdan muy de cerca con valores experimentales obtenidos de k que indican que el 25-30% de carbono absorbido se utiliza en la respiración de crecimiento. La respiración de mantenimiento es mucho más baja y está por lo general en el rango de 1-4% del peso seco de la planta. Estos datos dan valores de 0.25-0.30 para k , y 0.01-0.04 para c en la ecuación anterior.

Evidentemente la respiración necesaria para sostener el crecimiento es el componente más grande de la respiración total; esto es lo que ha de investigarse en relación a cualquier mejora notable en eficiencia de crecimiento de los cultivos. Los fisiólogos de cultivo han especulado con que algo de la respiración de crecimiento pudiera utilizarse para formar mecanismos metabólicos o reguladores, o bien partes de la planta innecesarias en cultivos que se mantienen en base a la agricultura. Este enfoque requiere la aplicación de principios de ingeniería genética más que de fisiología vegetal o conjuntos a éste. Puesto que las eficiencias de conversión total calculadas para plantas de cultivo (gramos de carbono convertidos en planta por gramos de carbono fijados en fotosíntesis) son bastante altas, del orden de 70-75%, tal vez no pueda conseguirse un mejoramiento considerable. De hecho, dado que la respiración es una medida de la actividad metabólica, una respiración alta es característica de una planta saludable. Debe advertirse que a medida que la planta logra la madurez su respiración de crecimiento se torna más pequeña y su respiración de mantenimiento constituye entonces una proporción mayor de la total. En ese punto, la respiración de mantenimiento llega a ser un objetivo más meritorio para estudios sobre la eficiencia de la utilización del carbono en plantas de cultivo.

INTEGRACIÓN DE RESPIRACIÓN Y FOTOSÍNTESIS. El fisiólogo británico J.A. Raven analizó datos de laboratorio para calcular cuánto de la demanda energética de la célula para crecimiento y mantenimiento puede aportarse directamente del ATP fotosintético y de la energía de reducción en la luz, y cuánto se suministra por la respiración tipo oscura que prosigue a la luz. De tal manera, posibles puntos de interacción entre fotosíntesis y respiración se muestran en la Figura 15-16. Se debe notar que la fotorrespiración no puede considerarse como un proceso respiratorio en este contexto, puesto que no produce energía utilizable. Es importante no confundir las manifestaciones de respiración (producción de CO_2 , absorción de O_2) con el proceso de respiración (la oxidación de sustratos para producir energía útil).

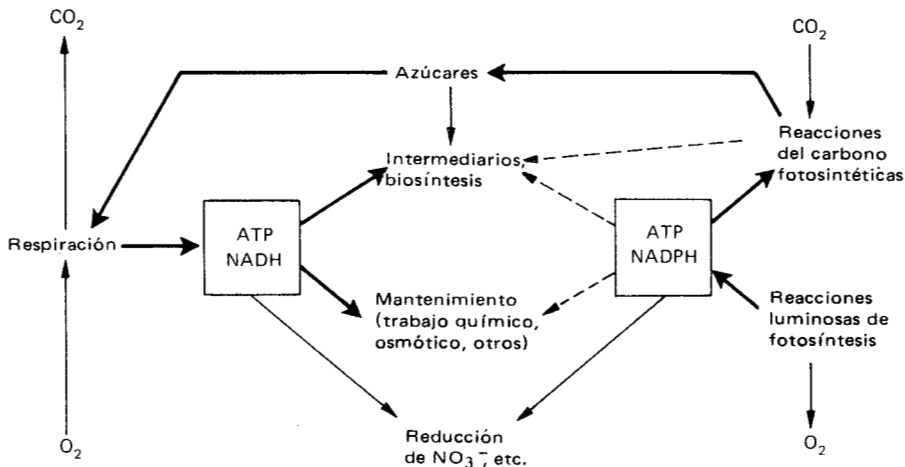


Figura 15-16. Vías alternativas del suministro de ATP y reductor, en plantas. Las flechas continuas representan vías oscuras o luminosas convencionales; flechas discontinuas indican utilización directa de productos fotosintéticos en reacciones celulares. (Modificada y adaptada de J.A. Raven: *Ann. Bot.*, 40:587-602, 1976.)

Muchas algas pueden cultivarse en la oscuridad en una fuente de carbono —es decir, heterotróficamente— así como mediante fotosíntesis. Raven examinó la eficiencia de conversión durante la respiración (que puede expresarse como C/CO_2 , la relación de carbono incorporado en la materia vegetal por CO_2 producido en la respiración) de varias algas. Encontró que C/CO_2 era siempre mucho mayor cuando los organismos se cultivaban fotosintéticamente que cuando el cultivo era heterótrofo, como se muestra en la Tabla 15-2. Los valores de crecimiento fototrófico promediaron más del doble que los valores correspondientes a crecimiento heterotrófico.

Tabla 15-2. Relaciones C/CO_2 con respecto al crecimiento heterotrófico (oscuridad, glucosa) o fototrófico (luz, CO_2) de algas. Las relaciones indican la magnitud de crecimiento (como carbono) alcanzado por una cantidad dada de respiración (como CO_2). Las algas cultivadas de manera fototrófica alcanzan valores más altos porque el ATP fotosintético o la energía de reducción coadyuvan a su crecimiento, así que se requiere menos respiración.

Organismo	Relación C/CO_2	
	Heterotrófo	Fotótrofo
<i>Chlorella</i> spp.	0.8–1.8	4.0–6.7
<i>Euglena gracilis baccularis</i>	2.5	3.3–5.0
<i>Euglena gracilis</i> , cepa Z	2.0	2.9–3.3
Promedio de varias algas	1.3	3.6

Fuente: Adaptada y modificada de J.A. Raven: *Ann. Bot.*, 40:586-607, 1976.

Esto demuestra que una parte importante de la energía necesaria para el crecimiento se puede derivar directamente de la luz; en las algas desarrolladas en la oscuridad toda la energía se habrá tenido que derivar de la respiración. Asimismo, los valores C/CO₂ encontrados en la luz fueron a menudo mayores que los valores calculados para el crecimiento conocido y eficiencia respiratoria de los organismos, lo que demuestra que parte de la energía debe haber procedido de una fuente distinta a la respiración. Análisis similares en plantas superiores son más difíciles de hacer y los resultados son más difíciles de interpretar. Sin embargo, parece probable que algo de los requerimientos de crecimiento y mantenimiento de plantas superiores puede también encontrarse por la producción fotosintética de ATP y reductores.

Estas ideas sugieren que, bajo condiciones en que la luz no es limitante, el exceso de energía luminosa puede utilizarse directamente en forma de ATP o de reductor para el crecimiento y mantenimiento del cuerpo vegetal. Evidentemente, esto exige que la luz esté en exceso y que no existan otras demandas directas como reducción de nitratos o fijación de nitrógeno (señaladas en la Figura 15-16) que compitan por la energía fotosintética. Esto sugiere también que la regulación de este aspecto del metabolismo fotosintético debe ser importante. Existen ciertos indicios de que tales controles funcionan a través de la demanda de ATP más que a través de su suministro (es decir, su concentración). Esto sugiere que los controles pueden ejercerse por algún sistema alternativo de señales, pero poco se conoce de esto en la actualidad.

Se necesita, por supuesto, que el ATP y la energía reductora de la fotosíntesis (es decir, formada en los cloroplastos) estén disponibles para el citoplasma e incluso para las células adyacentes. El ATP y el ADP pueden penetrar la membrana del cloroplasto, así que esto no parece ser un problema. El NADPH, por otro lado, no puede atravesar la barrera del cloroplasto y, en todos los casos, el reductor necesario para muchas síntesis celulares es el NADH. Sin embargo, se han propuesto varias lanzaderas reductoras, las cuales permitirían equivalentes de reducción desde los cloroplastos al citoplasma. Algunas de éstas se ilustran en la Figura 15-17, donde se muestra como el NADPH del cloroplasto puede utilizarse vía el sistema de lanzadera, para generar NADH en el citoplasma. Es evidente que la exportación de energía fotosintética en forma de potencial químico a distintas partes de la célula, o a células adyacentes, puede proseguir conforme se necesite.

CONTROL DE LA RESPIRACIÓN POR LA LUZ. Los primeros investigadores se interesaron en el problema de saber si las plantas respiran a la luz, una pregunta que no pudo contestarse inequívocamente sino hasta la utilización de isótopos. Ahora se sabe ciertamente que las plantas respiran a la luz, y la fotorrespiración es un fenómeno aceptado y verificado. Sin embargo, aún existe controversia acerca de si la *respiración oscura* continúa a la luz en adición a la fotorrespiración y si así fuera, a qué nivel.

El examen anterior sugiere razones de por qué la respiración oscura debe proseguir aun bajo la luz. Pudiera haber una necesidad continua de ATP y energía de reducción para la síntesis que no se satisface enteramente por la fotosíntesis, particularmente si la luz es baja o limitante. Muchas de las estructuras carbónicas que se utilizan para sintetizar la sustancia del cuerpo de la planta en crecimiento se derivan de las vías respiratorias. Éstas incluyen intermediarios para la síntesis de lípidos isoprenoides, proteínas, lignina y varios polisacáridos, cuyos monómeros son otros azúcares además de la hexosa. Finalmente, acaso también existan

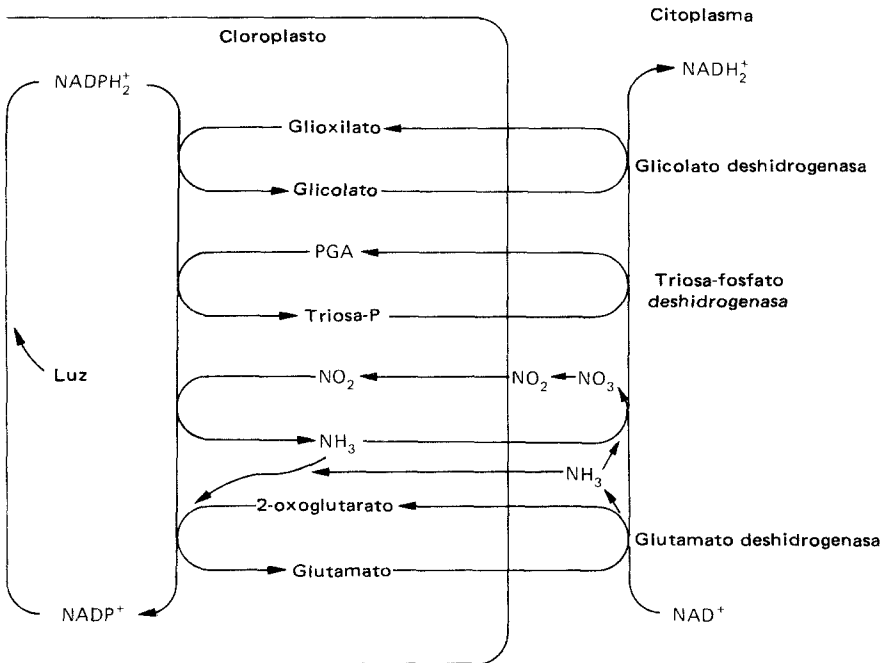


Figura 15-17. Movimientos metabólicos alternativos que podrían llevar a cabo la transferencia de energía reductora fotosintética hacia el citoplasma.

células no fotosintéticas en el cuerpo de la planta que no tienen acceso (o es insuficiente) a productos intermediarios de fotosíntesis para su mantenimiento y crecimiento.

A pesar de esto, los datos de tasas de respiración oscura en tejidos fotosintéticos muestran frecuentemente un decremento acentuado de respiración en la luz. Datos de este tipo que se muestran en la Figura 15-4 sugieren que la respiración oscura es minimizada considerablemente en la luz y se ha calculado que en hojas de frijol la respiración oscura puede reducirse ante la iluminación a 25 ó 30% de su tasa oscura. Los datos sobre hojas de girasol, por otra parte, indican que la respiración oscura es poco afectada por la luz, la fotorrespiración es un componente "añadido" de la respiración a la luz. Los datos de Raven (Tabla 15-2) sugieren que las demandas de energía respiratoria son satisfechas en gran medida por la fotosíntesis pero otros resultados indican que las algas pueden, bajo ciertas condiciones del crecimiento, mostrar una elevada tasa de respiración oscura ante la luz.

La naturaleza del control luminoso que reduce o suspende la respiración oscura, cuando ello ocurre, no se comprende con toda claridad. La respiración está indudablemente controlada por la carga energética de la célula (cantidades relativas de ATP, ADP y AMP, ver página 112), y también por la relación $NADH/NAD$. Por lo tanto, es probable que el ATP generado a la luz o la energía de reducción que se vierte dentro del citoplasma tenga un efecto controlador sobre la respiración. Varios investigadores han implicado tanto al ATP fotosintético como a la energía reductora de fotosíntesis como agentes controladores. En verdad, aún no se puede comprender claramente las condiciones bajo las cuales el control luminoso de la respiración tiene lugar, o la naturaleza de los mecanismos de control.

Se han hecho varias investigaciones en las pasadas dos décadas sobre la cuestión de la actividad del ciclo de Krebs a la luz. Se pensó inicialmente que este ciclo era suspendido principalmente por la generación de energía reductora que mantendrían los cofactores del piridín nucleótido del ciclo en la forma reductora. Sin embargo, investigaciones recientes con inhibidores específicos del metabolismo del ciclo de Krebs mitocondrial, y el uso de intermediarios de este ciclo marcados con ^{14}C como sustratos, han demostrado que el ciclo es activo en la luz. Parece existir un breve periodo en que la actividad del ciclo se reduce en iluminación y luego la reanuda a plena velocidad.

RESUMEN

Los puntos claves discutidos en este capítulo son la integración del metabolismo entre los distintos organelos, células y partes de plantas, tanto entre sí como en su totalidad, y entre diferentes procesos del metabolismo del carbono y el nitrógeno. Esta integración de procesos metabólicos ha permitido la evolución de estrategias metabólicas más grandes, complejas y eficientes que fueran posibles aun con las secuencias relativamente complejas del ciclo de Krebs, el ciclo de Calvin y sistemas similares. Ello a su vez ha permitido la integración de requerimientos para el control de la pérdida de agua concomitante con la necesidad de admitir cantidades máximas de dióxido de carbono, como en el metabolismo ácido crasuláceo y el síndrome fotosintético C_4 . Por estas vías las plantas han podido optimizar el uso de recursos materiales disponibles, libres (CO_2 , H_2O , minerales) y energía (luz) para producir resultados máximos congruentes con condiciones de operación. Muchas horas de ansiedad se han invertido en grandes empresas con cartas de producción, estadísticas y computadoras para alcanzar esta meta, que las plantas han alcanzado por selección natural.

Lo que ha llegado a ser evidente es que las estrategias de crecimiento, desarrollo, producción y reproducción que mejor se ajustan a la planta en la naturaleza, y que han sido fijadas genéticamente durante prolongadas etapas de la evolución, acaso no sean las mejores para las plantas de cultivo. Ciertamente, la estrategia de las plantas silvestres consiste, en general, en alcanzar su tamaño con rapidez durante la primavera y principios del verano, a fin de reclamar el máximo territorio (minerales y agua) y espacio (luz); luego han de almacenar un exceso de minerales para hacer frente a las necesidades del periodo reproductivo. Finalmente, deben producir la cantidad adecuada (no necesariamente la máxima) de semilla, lo suficientemente tarde en la temporada para asegurar la sobrevivencia hasta el siguiente año. Las plantas agrícolas no tienen esa necesidad; están espaciadas, fertilizadas y no están bajo la compulsión impuesta por las semillas para sobrevivir; mientras más temprano las produzcan, mejor. Como resultado, la atención de los científicos agrícolas se está dirigiendo cada vez más al problema de producir plantas mediante ingeniería genética para desarrollar una estrategia de crecimiento y reproducción que se ajuste mejor a la práctica agrícola que a la sobrevivencia en estado silvestre. Es probable que los resultados futuros de este tipo de investigación tendrán mucho más impacto en la agricultura que el solo mejoramiento de tasas fotosintéticas o la atenuación de la respiración no deseada.

LECTURAS ADICIONALES

- Burris, R.H. y C.C. Black: *CO₂ Metabolism and Plant Productivity*. University Park Press, Baltimore, Md., 1976.
- Cooper, J.P.: *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra, 1975.
- Hatch, M.D., C.B. Osmond, y R.O. Slatyer: *Photosynthesis and Photorespiration*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York, 1971.
- Sestak, Z., J. Catsky, y P.G. Jarvis: *Plant Photosynthetic Production*. Dr. W. Junk N.V., La Haya, 1971.
- Zelitch, I.: *Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity*. Academic Press, Nueva York, 1971.

SECCIÓN IV

LA PLANTA EN DESARROLLO EL FUNCIONAMIENTO DETERMINISTA DEL VEGETAL



Capítulo 16

INTERPRETACIÓN DEL CRECIMIENTO Y DESARROLLO

INTRODUCCIÓN

El crecimiento y el desarrollo son una combinación maravillosa de muchos eventos a diferentes niveles, desde el nivel biofísico y bioquímico hasta el organismo, que dan como resultado la producción integral de un organismo. Es un tópico muy complejo y existen muchas maneras de considerarlo. Algunos textos y monografías recientes lo tratan desde el punto de vista de los mecanismos y agentes del desarrollo. Aquí se hará énfasis en la planta y su funcionamiento tratando los mecanismos del desarrollo conforme se vayan presentando. En este capítulo se examinarán los conceptos de crecimiento y desarrollo y su control de una manera general. Se seguirá en los Capítulos 17 a 22 con un detallado examen de varios sucesos del crecimiento y desarrollo vegetal. Luego, en el Capítulo 23 se hará un resumen de la Sección IV desde un punto de vista mecanicista, revisando las sustancias de crecimiento más importantes, su modo de acción y los tipos de procesos que controlan.

No es posible cubrir todos los aspectos del desarrollo y su control. La literatura primaria sobre este tópico es inmensa, y aún falta mucho por descubrir. La comprensión sobre el desarrollo aumenta rápidamente pero aún hay muchas áreas en estudio o francamente desconocidas. Por esta razón habrá que dejar sin respuesta muchas preguntas, a menudo ni siquiera hay seguridad sobre qué preguntas son pertinentes.

EL CRECIMIENTO Y SU MEDICIÓN

PARÁMETROS DEL CRECIMIENTO. El Diccionario de la Real Academia define el término crecimiento como “tomar aumento natural los seres orgánicos” y el término desarrollo como “acrecentar, dar incremento a una cosa del orden físico, intelectual o moral”. Aquí se separarán arbitrariamente los conceptos de crecimiento y desarrollo reservando el término *crecimiento* para denotar aumento en tamaño, dejando fuera cualquier concepto cualitativo tal como “desarrollo total” o “maduración” que claramente carecen de relación con un proceso de aumento o incremento. Sin embargo, aun el simple concepto de aumento en tamaño presenta dificultades porque hay diversas formas de medirlo. El crecimiento puede

medirse como longitud, grosor o área; a menudo se mide como aumento en volumen, masa o peso (ya sea peso fresco o seco). Cada uno de estos parámetros describe algo diferente y rara vez hay una relación simple entre ellos en un organismo en crecimiento. Esto sucede porque el crecimiento a menudo ocurre en direcciones diferentes a distintas tasas, quizás ni siquiera relacionadas, así que una simple relación lineal área-volumen no persiste en el tiempo.

Este problema, la dificultad de definir crecimiento y tamaño, se enfatiza más por el hecho de que es muy probable que durante ciertas clases de crecimiento, uno de los parámetros aumente en tanto que otro decrece. Por ejemplo, durante la germinación de la semilla ocurre una absorción de agua inicial no acompañada por ningún crecimiento significativo: hay un incremento en volumen y en peso fresco pero no en peso seco. Posteriormente la plántula aumenta mucho en longitud (crece) pero hay un descenso neto en el peso seco. No obstante, conforme a cualquier definición, tuvo lugar un crecimiento.

Estos son ejemplos extremos; pero hay situaciones intermedias en las que es muy difícil determinar intuitivamente si ha ocurrido crecimiento o no. Un ejemplo es el aumento en tamaño debido a absorción de agua que puede ser permanente o temporal, o la división celular que da lugar a un gran aumento en el número de células sin que ocurra un cambio mayor en la forma o masa. El primer caso puede ser una manifestación fisiológica diferente al crecimiento; el segundo probablemente puede considerarse como desarrollo (ver la sección siguiente). No parece haber hasta hoy una solución aceptable a este dilema, pues el crecimiento, el desarrollo y los meros cambios de tamaño (debidos a la absorción de agua u otros materiales inertes) frecuentemente se superponen. Estos procesos se confunden el uno con el otro y pueden ocurrir separados o juntos en cualquier combinación.

Consecuentemente, cuando se use, se tiene que definir el término *crecimiento* sin confundirlo con desarrollo como sucede cuando se dice que un joven está muy "desarrollado" queriendo indicar que ha crecido mucho. Cada acepción de la palabra *crecimiento* involucra conceptos diferentes y debe definirse explícitamente; así en fisiología vegetal se usa como aumento de peso o longitud u otro parámetro mensurable. Por otra parte, se la puede eludir usando términos tales como "incremento" o "alargamiento" que no llevan las implicaciones fisiológicas de crecimiento. Estos términos también pueden ser válidos cuando se piensa que no ha ocurrido crecimiento, tal como generalmente se entiende; un ejemplo sería el aumento en peso por células que absorben agua pero que no se dividen ni sufren otro cambio.

CRECIMIENTO VERSUS DESARROLLO. El desarrollo puede definirse como cambio ordenado o progreso, a menudo (aunque no siempre) hacia un estado superior, más ordenado o más complejo. En tal forma el desarrollo puede tener lugar sin que haya crecimiento y el crecimiento sin desarrollo, pero a menudo los dos están combinados en un solo proceso. Así sucede sobre todo cuando cierto grado de rigidez impide el desarrollo de una forma a otra, sin la adición de nuevo material para efectuar el cambio. Aquí no puede ocurrir desarrollo sin crecimiento concomitante y ambos son parte de un mismo proceso. Esto subraya el problema de analizar y entender las causas del crecimiento y del desarrollo; puede ser que aparezcan separados y distinguibles o ambos pueden provenir de un mismo estímulo. A su vez, esto trae problemas en el análisis matemático del crecimen-

to, pues el progreso ordenado de éste puede verse perturbado de modo imprevisible por fenómenos de desarrollo. Esta consideración se examinará en la sección siguiente.

El desarrollo implica cambio y los cambios pueden ser graduales o abruptos. Ciertos eventos importantes del desarrollo tales como germinación, floración o senectud, aparecen súbitamente como un importante cambio en la vida o en el esquema de crecimiento de la planta. Otros procesos del desarrollo continúan en forma más o menos lenta o gradualmente durante toda la vida de la planta o parte de ella. La mayor parte de la Sección IV tratará sobre el desarrollo en términos de *dónde* ocurre en la planta, *qué clase* de crecimiento ocurre (es decir, los cambios en la forma y composición que resultan del desarrollo) y *cuánto* crecimiento ocurre.

CINÉTICA DEL CRECIMIENTO. Se ha considerado durante mucho tiempo que si se pudiera describir exactamente el crecimiento de un órgano u organismo por medio de una fórmula o de un modelo matemático, se tendría una explicación del patrón de crecimiento. Si tal modelo (que no necesitaría describir el crecimiento total del organismo) fuera incompleto podría usarse para comprobar hipótesis sobre factores desconocidos o sospechosos, y si fuera completo podría usarse para comprobar su propia validez comparando experimentalmente los efectos de perturbaciones específicas en el modelo y en un organismo vivo. Desafortunadamente los procesos de crecimiento y desarrollo son tan complejos que una formulación satisfactoria con dichas posibilidades probablemente está muy lejana aún.

Se han hecho varios ensayos de describir el crecimiento en términos matemáticos. Muchos de ellos no han tenido éxito en varios aspectos pues han descrito el crecimiento con precisión tan sólo por un corto tiempo, generalmente cuando no está ocurriendo un cambio de importancia en el desarrollo. Tales ensayos no aumentan los conocimientos sobre las causas del desarrollo. Pero recientemente se han elaborado varios modelos matemáticos para el crecimiento de plantas cultivadas importantes, que aplican parámetros de ambiente (luz, temperatura, agua, etc.) a un modelo de crecimiento simple para partes individuales de la planta (raíces, hojas, tallos). La contribución de cada una de las partes para con las otras (o interdependencia de ellas) se aplica también. Han resultado algunos modelos del crecimiento vegetal muy interesantes que relacionan el crecimiento actual con las capacidades fisiológicas o bioquímicas (tales como fotosíntesis, respiración, transporte) de las partes en desarrollo. Estos modelos han sido muy usados en programas de mejoramiento por hibridación, para diseñar plantas mejor adaptadas a los factores ambientales particulares y para programar aplicaciones más eficientes de fertilizantes y de agua. Hasta el presente no han contribuido de modo importante a un entendimiento del desarrollo y su control, pero quizás se logrará esto cuando se refinan y mejoren.

No obstante, es valioso hacer un breve análisis matemático de los aspectos simples del crecimiento porque al hacerlo se revela claramente la naturaleza de algunos de los factores que lo gobiernan (al crecimiento, no a la diferenciación). En la Figura 6-1 se presenta un modelo típico de crecimiento de una planta anual. Puede dividirse en tres fases: 1) fase logarítmica o exponencial; 2) fase linear, y 3) fase de declinación de la tasa de crecimiento llamada envejecimiento o senilidad. La tasa de crecimiento se muestra en la Figura 16-2. Se incrementa

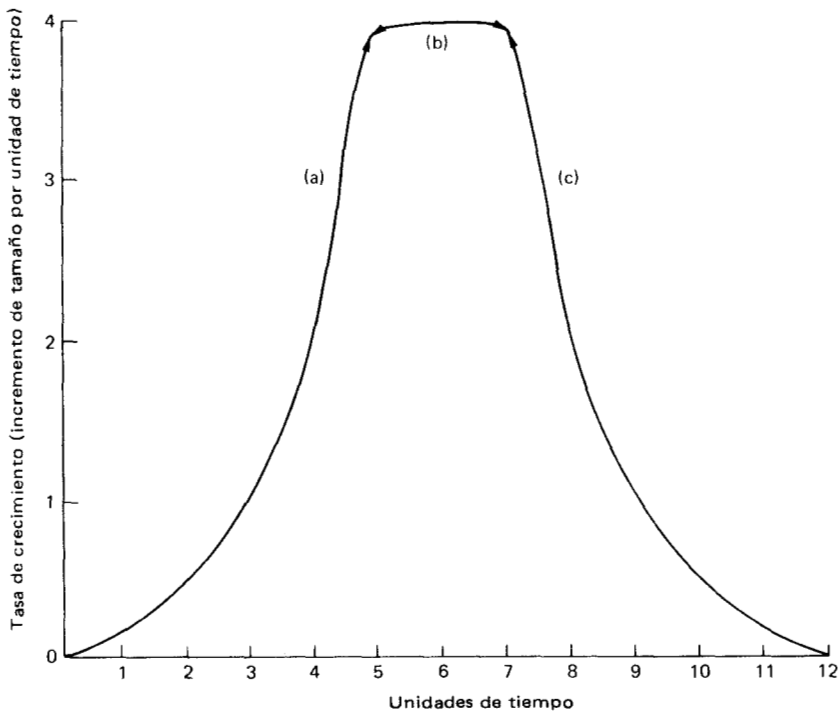
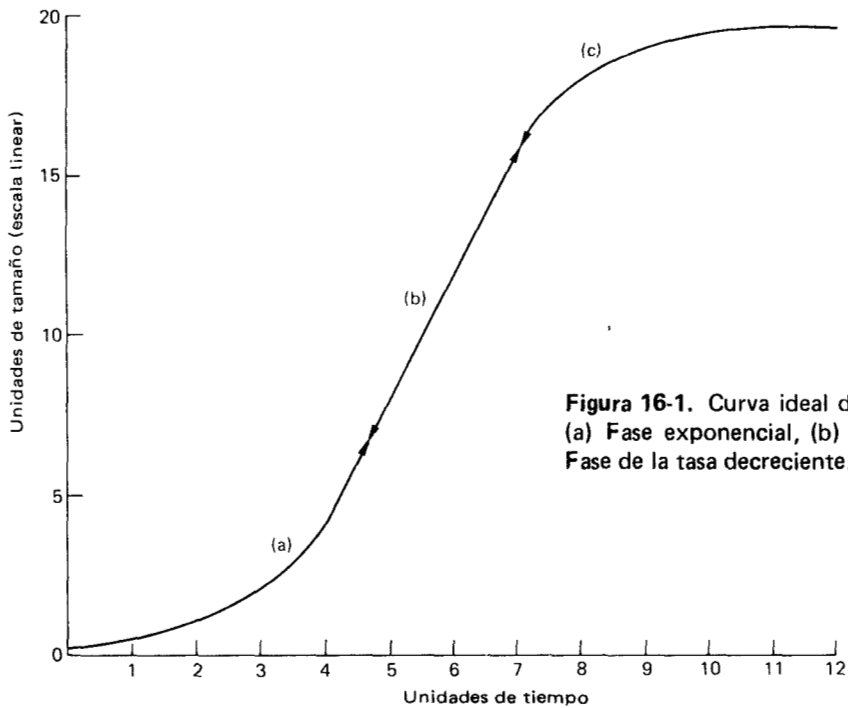


Figura 16-2. Curva de la tasa del crecimiento derivada de la Figura 16-1. (a) Fase exponencial (b) Fase lineal (c) Fase decreciente.

Nota: Esta es una curva ideal. En muchas plantas la fase lineal puede ser muy breve, no es preciso que ocurra en el ápice de la tasa de crecimiento y algunas plantas pueden tener curvas disformes con varios ápices y fases lineales.

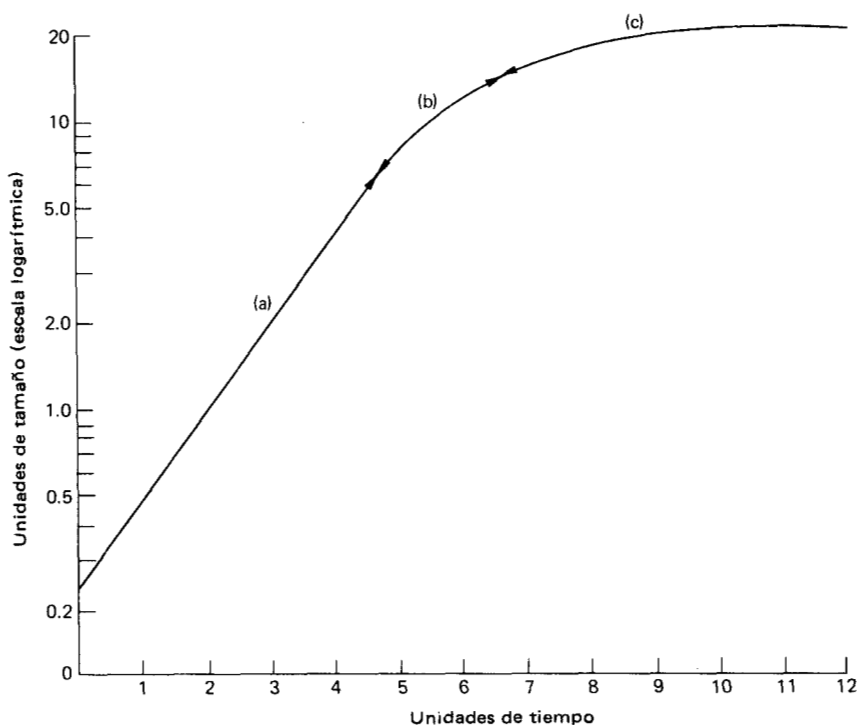


Figura 16-3. Expresión logarítmica de la curva del crecimiento de la Figura 16-1. (a) Fase exponencial (b) Fase linear (c) Fase decreciente.

cotinuanente durante la fase exponencial, es constante durante la fase linear y declina hasta llegar a cero durante la senilidad. Las curvas en las Figuras 16-1 y 16-2 están idealizadas, habiéndose suprimido las perturbaciones causadas por la variación ambiental y los eventos del desarrollo. Por otra parte, muchas plantas presentan una curva del crecimiento bastante diferente. Una u otra de las fases pueden intensificarse o aun suprimirse y la tasa del crecimiento puede fluctuar notablemente al paso del tiempo, presentando inflexiones, mesetas y agudas pendientes en su curva. Pero tales variaciones generalmente se deben a los eventos del desarrollo y son muy difíciles de tratar en términos matemáticos simples.

El análisis de la fase logarítmica es relativamente simple. Si cada célula (o una proporción fija de células) de una colonia o un organismo se divide en dos, a intervalos regulares y las células hijas crecen al tamaño de la célula original, la colonia u organismo aumenta conforme a la ley del interés compuesto:

$$Mt_2 = Mt_1 e^{r(t_2 - t_1)}$$

en la que M = masa, t_1 = tiempo inicial, t_2 = tiempo final, e = base de los logaritmos naturales, y r = tasa del crecimiento. Esta ecuación puede reescribirse así:

$$2.303 \log (\text{aumento en tamaño}) = r \times \text{intervalo de tiempo}$$

y al graficar en escala logarítmica se tiene una línea recta como se muestra en la Figura 16-3.

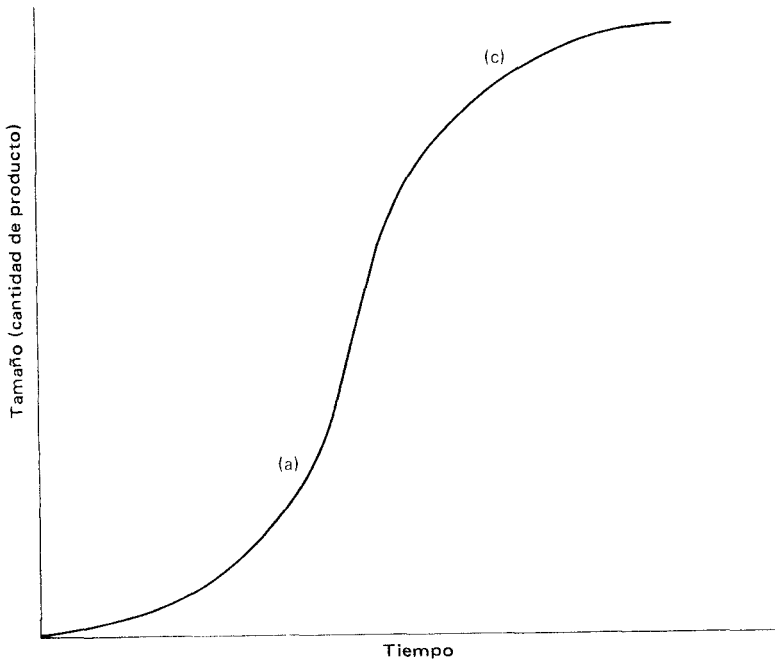
Esta situación se obtiene de un cultivo de organismos unicelulares, como las

bacterias, o del crecimiento de una masa de células que aumenta en todas direcciones. Evidentemente, esto debe terminar en el cultivo bacteriano cuando se agote uno o varios nutrientes, cuando un desecho tóxico se acumule. Entonces el cultivo pasará rápidamente a la fase de senilidad y no mostrará para nada una fase lineal. En una masa de tejido o en una planta la situación es más compleja. Conforme aumenta la masa celular los nutrientes del medio se van haciendo menos accesibles a las células del centro de la masa y la presencia de las células exteriores entorpece la división de las células del medio. Entonces la tasa de crecimiento cae, probablemente haciéndose proporcional a una función geométrica (por ejemplo el área o la masa). Finalmente, una vez más, el crecimiento se verá limitado por la carencia de substrato o por la acumulación de desechos y la fase de senilidad se iniciará.

Pero la mayoría de las plantas superiores no siguen este modelo de crecimiento por largo tiempo; muy pronto desarrollan un modelo de crecimiento meristemático. El crecimiento tiene lugar solamente en sitios discretos y es esencialmente unidimensional, o aumenta en longitud. Es claro que cuando el crecimiento ocurre en uno o más meristemas de tamaño constante da por resultado una función lineal; es decir, la tasa es constante y no está en relación con el tamaño del organismo. Esta es la fase lineal del crecimiento descrita por el fisiólogo alemán del siglo diecinueve, J. Sachs, como la *gran fase* del crecimiento (b en Figuras 16-1 a 16-3). La expresión para este tipo de crecimiento

$$Mt_2 = Mt_1 + r(t_2 - t_1)$$

Figura 16-4. Expresión de una reacción monomolecular autocatalítica (a) Fase de tasa de incremento exponencial (b) Fase de tasa de decremento exponencial. No hay fase lineal.



no contiene términos para el tamaño inicial o final, así que no pueden hacerse predicciones basándose en ella.

Algunas curvas de crecimiento se parecen a la expresión cinética de una reacción monomolecular autocatalítica cerrada; una reacción en la que uno de los productos la acelera o cataliza. La expresión para este tipo de reacción es

$$\log \frac{M_t}{M - M_t} = K(t - t_{1/2})$$

donde M_t = masa en el tiempo t , M = masa final, y $t_{1/2}$ es el tiempo requerido para alcanzar la mitad del tamaño final. La curva producida por esta relación se aproxima a la curva del crecimiento (Figura 16-4). Dato que se relaciona con el tamaño presente y el tamaño final del organismo, la curva puede usarse para predecir o interpretar el crecimiento. La expresión puede expresarse también como

$$\frac{dm}{dt} = Km(M - m)$$

donde m representa el tamaño presente, y M el tamaño final. Esta expresión predice una alta tasa de crecimiento (dm/dt) cuando m es pequeña y aumenta rápidamente al aumentar m . Pero conforme el organismo se aproxima a su tamaño final ($m = M$) el crecimiento cae hasta cero.

Desafortunadamente la similitud entre esta expresión y la curva de crecimiento de la planta no arroja mucha luz sobre el proceso de crecimiento. Se sabe que el crecimiento está limitado por muchas reacciones, no por una. Además, no importa con qué cuidado se sigan adicionando todos los posibles reactantes (mejorando las condiciones de crecimiento y manteniéndolas tan perfectas como sea posible), en los organismos hay limitaciones inherentes a su crecimiento que les impiden llegar al tamaño final predicho por la ecuación. No es posible lograr con sobrealimentación que un ratón sea tan grande como un elefante o que una margarita sea tan alta como una encina. Además, la ecuación no predice crecimiento lineal.

Se ha desarrollado una amplia variedad de expresiones matemáticas para simular partes de la curva de crecimiento en plantas completas o en algunos órganos específicos. Hasta hoy no han contribuido mucho a la comprensión de los procesos que gobiernan el desarrollo. Sin embargo, han sido muy útiles en la clarificación de los papeles de los factores del crecimiento y de los nutrientes en las plantas en crecimiento. Cuando un factor es limitante, intuitivamente se esperaría que el crecimiento se limitara por su suministro. De modo similar, si está presente en exceso se esperaría que el crecimiento se aproximara a su tasa máxima. Pero el suministro de un factor esencial a menudo varía en un rango muy estrecho entre estos límites, dos o varios factores pueden variar de diferentes maneras simultáneamente. Entonces lo único que puede determinar con seguridad el verdadero papel del factor o factores en cuestión es un análisis matemático del crecimiento en términos de un modelo matemático que a menudo debe ser desarrollado para la situación particular. Este tipo de tratamiento es a menudo difícil y a veces poco provechoso. De todos modos los fisiólogos vegetales no deberán cesar en sus esfuerzos. Actualmente se hacen avances importantes y finalmente, si se llega a una comprensión completa del crecimiento y desarrollo, se los podrá describir en términos matemáticos.

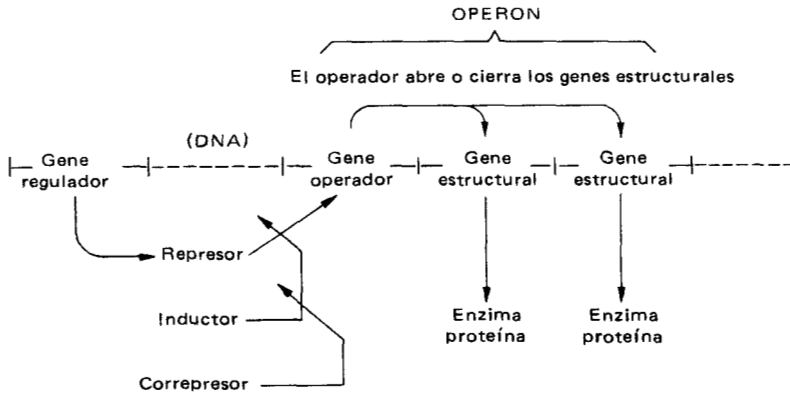


Figura 16-5. Modelo del mecanismo propuesto por Jacob y Monod para el control de la síntesis de proteínas.

MEDICIÓN DEL DESARROLLO. No es fácil medir el desarrollo pues tiende a producirse por una serie de eventos más o menos discretos. Esto hace que una evaluación del *¿cuánto?* sea difícil. Por ejemplo, una planta puede haber floreado, o no. Si (como el tulipán holandés) produce solamente una flor, la pregunta de cuánto no puede contestarse. Similarmente, la pregunta *¿cuándo?* es a menudo difícil de responder porque los eventos del desarrollo pueden haberse iniciado mucho antes de que sus manifestaciones externas se hagan visibles. Finalmente la pregunta de *¿qué ha pasado?* es esencialmente cualitativa, lo que siempre es sumamente difícil de evaluar en términos cuantitativos.

Como resultado, las observaciones naturales y experimentales sobre el desarrollo frecuentemente se tienen que expresar en términos de respuesta promedio o grado de respuesta. Esto quiere decir que un gran número de respuestas individuales o instancias deben analizarse estadísticamente para poder determinar la significación de las diferencias inducidas observadas experimentalmente. Por esta razón el diseño y la planeación de los experimentos es más importante en los estudios sobre el desarrollo que casi en cualquier otro aspecto de la fisiología vegetal.

CLASES DE CONTROL DEL DESARROLLO

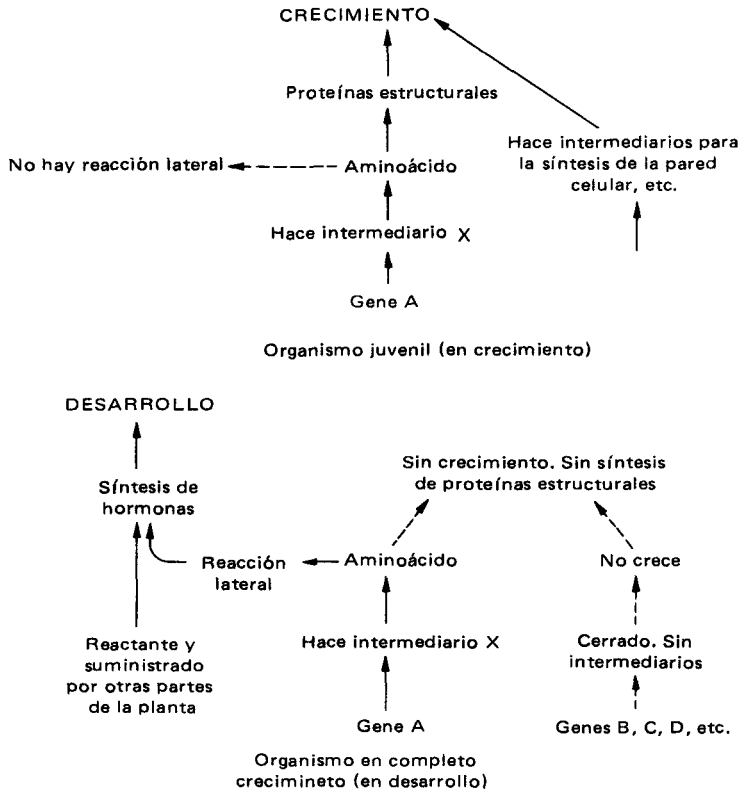
CONTROL GENÉTICO. Toda la información que finalmente es responsable de las actividades de crecimiento y desarrollo de las células está almacenada en su juego genético. La mayor parte de esta información está almacenada en el núcleo pero algunas características se heredan citoplásmicamente indicando que cierto material genético es extranuclear. En particular algunos organelos, como cloroplastos y mitocondrias, tienen cierto grado de independencia genética y se sabe que almacenan en sí mismos algo de la información genética. Cada célula recibe un juego completo de su información genética original al dividirse, así que el problema es de selección de información. En determinado momento en el ciclo de vida de un organismo en desarrollo debe seleccionarse la información apropiada en todas las células que están sufriendo división, crecimiento o desarrollo, de modo que cada órgano en cada parte de la planta se desarrolle con su modalidad

propia. Toda la información irrelevante o innecesaria debe ser ignorada (es decir, suprimida o almacenada de manera inaccesible).

Hay dos puntos que deben ser considerados: la desrepresión del gene o información apropiada y la capacidad de la célula de obedecer. La desrepresión de la información implica la activación de genes para hacer RNAm que programará la síntesis de las enzimas específicas necesarias (ver Capítulo 3). Evidentemente, el desarrollo exige que los genes se activen en una secuencia apropiada; es decir, deben estar programados de modo que cada paso en el desarrollo active al siguiente.

Los científicos franceses F. Jacob y J. Monod propusieron un mecanismo general para efectuar lo anterior, como se ve en la Figura 16-5. Someramente propusieron la existencia de genes estructurales (que programan el RNAm para enzimas específicas) solos o en grupos, cada uno en combinación con un gene operador que funciona manteniendo al gene estructural en estado activo o abierto, o en estado inactivo o cerrado. La combinación del gene estructural y el gene operador se denomina operón. Un gene regulador separado (no es parte del operón) forma una molécula reguladora (una proteína) llamada represor que mantiene al gene operador cerrado inactivando al operón. La presencia o adición de

Figura 16-6. Modelo hipotético que muestra cómo la misma célula puede reaccionar diferentemente a la activación de un solo gene (gene A) en un organismo juvenil (en crecimiento) o en un organismo con crecimiento completo (desarrollo).



una molécula llamada inductor que se combina con el represor o que lo inactiva permite al gene operador pasar al estado abierto activando al operón. Otra molécula denominada correpresor puede actuar para cerrar al gene, activando al represor de modo que el operón se cierre y el regulador se inactive. Las moléculas inductoras y correpresoras pueden ser simples metabolitos relacionados con reacciones específicas o secuencias metabólicas.

No es difícil imaginar que alguna actividad metabólica de la célula relacionada con el crecimiento (por ejemplo, la síntesis de la pared celular) produzca moléculas que además de ser intermediarias en la síntesis de la pared celular puedan actuar como inductoras de los operones que programan la formación de RNAm sintetizando enzimas. A su vez, éstas podrían producir intermediarios que inducirían la síntesis de componentes estructurales. En algún momento cierto intermediario o un producto de la actividad metabólica podría actuar también como un correpresor de un operón anterior involucrado en la secuencia y así terminar el proceso de crecimiento. De esta forma, un esquema ordenado de activación y represión puede asegurar el proceso ordenado de crecimiento y diferenciación, como resultado de la programación de secuencias de operones por simples moléculas o intermediarios de varios procesos de crecimiento.

Debe enfatizarse que jamás ha salido a la luz una secuencia completa así, la descripción anterior representa solamente un mecanismo posible. Se conocen ejemplos específicos de inducción y represión enzimática particularmente en el control del metabolismo microbiano, pero no se conocen los mecanismos exactos que programa el crecimiento y el desarrollo vegetal. Se ha sugerido que ciertas hormonas o compuestos de tipo hormonal pueden actuar activando a las enzimas, y también que proteínas del tipo llamado histonas pueden actuar de modo específico enmascarando genes u operones. Pero los detalles de operación de estas sugerencias no están claros.

La capacidad de la célula de reaccionar a la información genética puede dar cierta secuencia de orden o regulación. Así, la activación de un operón específico o de un grupo de operones en un estadio del desarrollo celular podría llevar a un modelo de desarrollo. En otro estadio de la vida de la célula, la activación del mismo operón podría llevar a una reacción en el desarrollo totalmente diferente. Es posible imaginar cambios en los tipos de reacción a las órdenes de un gene o grupo de genes conforme se desarrolla la célula como en el ejemplo de la Figura 16-6. De esta forma no sería necesario tener un programa completo para cada paso del desarrollo del organismo o controles para cada información genética particular llevada por la célula. Simplemente se requiere que los genes con los que es capaz de reaccionar la célula en un momento dado, estén bajo control en ese momento. Debe reconocerse que la exposición anterior es puramente hipotética; la naturaleza de los programas de desarrollo a nivel genético y su funcionamiento todavía no se conocen.

CONTROLES ORGANÍSMICOS. Gran parte del desarrollo de las plantas está mediado por estímulos generados en el interior de sus órganos o como resultado de la organización que han alcanzado. Por ejemplo, una célula aislada de un órgano vegetal en desarrollo y cultivada *in vitro*, generalmente se divide y crece como lo haría *in vivo*. Pero en cultivo generalmente se tiene un crecimiento tumoral que da una masa informe de células en tanto que en el tejido intacto se tendría la producción de una hoja, raíz o tallo según lo dicte la posición de la célula

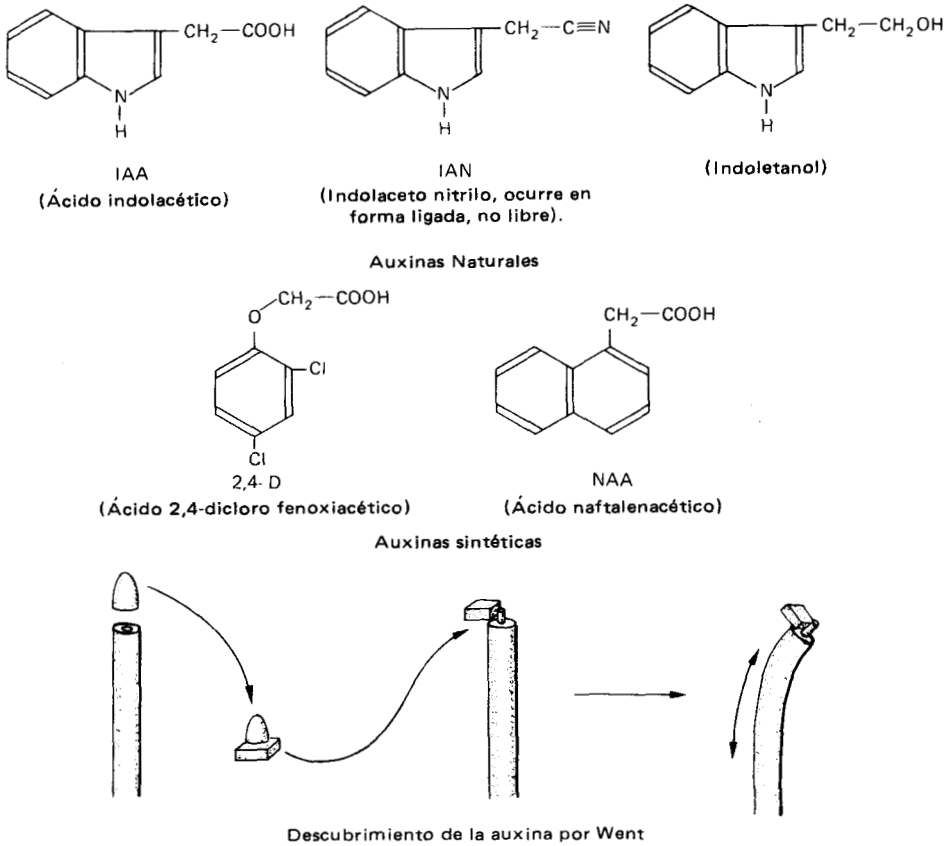


Figura 16-7. Algunas auxinas naturales y sintéticas y una representación gráfica de un experimento de Went demostrando la presencia de una sustancia (la hormona IAA) que puede difundirse del ápice del coleóptilo a un bloque de agar y causar alargamiento en el coleóptilo.

en el organismo. Así, esta clase de control es un resultado, a la vez que una causa, del crecimiento organizado. La proximidad de células o grupos de células —tejidos u órganos— permite la transferencia de metabolitos y otros compuestos, de modo que las reacciones metabólicas pueden estar influenciadas por los gradientes de los metabolitos que gobiernan el metabolito celular según su posición en el organismo.

Además, el desarrollo puede ser afectado o controlado por **hormonas**, compuestos que se sintetizan en un lugar del organismo y se transportan a otro, donde actúan regulando el crecimiento, desarrollo y metabolismo de modos específicos y a muy bajas concentraciones. Generalmente el efecto de las hormonas es indirecto y son activas en pequeñísimas cantidades; por lo tanto, el efecto de los metabolitos, nutrientes y compuestos análogos, ya sea directamente sobre el metabolismo o indirectamente como inductores o correpresores, no constituye una acción hormonal. En realidad es muy difícil definir el término **hormona vegetal** con precisión. Muchas sustancias de tipo hormonal pueden actuar en su lugar de de síntesis, actuar al parecer de modo no específico o actuar (como lo hacen algunos metabolitos) a nivel genético como inductores o represores. A menudo se prefiere el término **fitoregulator** refiriéndose a compuestos naturales o sintéticos

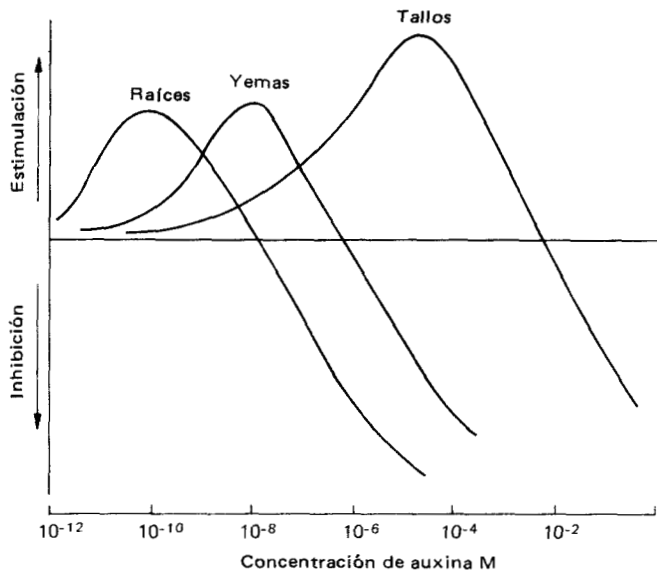


Figura 16-8. Acción diferencial del IAA sobre las raíces, yemas y tallos conforme a K.V. Thimann.

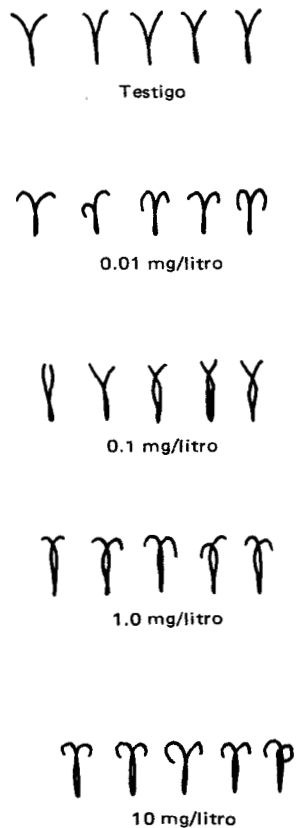


Figura 16-9. Prueba del chícharo o guisante para el IAA. Secciones cortas de tallo del tercer entrenudo de plantas de chícharo se parten con una navaja de rasurar y se incuban en un platillo con la solución hormonal. Las partes cortadas se incurvan, estando la curvatura en relación con la concentración de IAA como se muestra en la figura.

que inducen respuestas en el crecimiento, el desarrollo o el metabolismo. En general estas sustancias no son metabolitos en el sentido de que no son intermedios ni productos en las vías de transformación que controlan, y son activas a concentraciones muy bajas.

Se conocen varias clases de hormonas, algunas son sustancias *promotoras* del crecimiento y desarrollo, y otras son *inhibidoras*. Se postula además la existencia de varias hormonas en base a experimentos cuyos resultados no parecen poder interpretarse sin la implicación de estímulos aún no conocidos. Se describirán brevemente los principales grupos de hormonas sin que, por ahora, se analice su modo de acción.

AUXINAS. La presencia de una sustancia de crecimiento que afecta el alargamiento de los coleóptilos de avena fue intuita por Charles Darwin, al final del siglo diecinueve. Fritz Went, en Holanda en 1920, efectuó experimentos que probaron definitivamente la existencia de una sustancia difusible que estimula el alargamiento celular, y en la década de 1930 se conoció la estructura e identidad de la auxina: el ácido indolacético (abreviado IAA). En la Figura 16-7 se muestra una representación de los experimentos típicos que llevaron al descubrimiento del IAA, así como las estructuras de auxinas importantes, naturales o sintéticas.

La auxina se sintetiza característicamente en el ápice del tallo (en el meristemo terminal o cerca de él) y en tejidos jóvenes (por ejemplo, hojas jóvenes) y se mueve principalmente hacia abajo del tallo. Tiende pues a formar un gradiente desde el ápice del tallo hasta la raíz. Sus actividades incluyen tanto estimulación (principalmente alargamiento celular) como inhibición del crecimiento, y la misma célula o estructura puede exhibir respuestas opuestas dependiendo de la concentración de IAA. Además, los diferentes tejidos responden a concentraciones muy diferentes: las raíces son estimuladas a concentraciones inferiores a las que estimulan los tallos, en varios órdenes de magnitud. Una generalización de estos hechos, tal como se presentan generalmente, se muestra en la Figura 16-8.

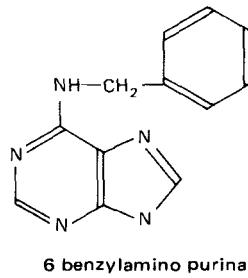
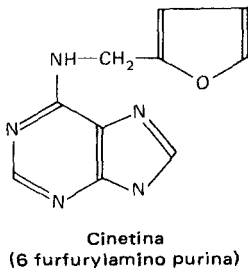
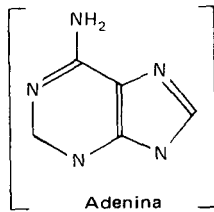
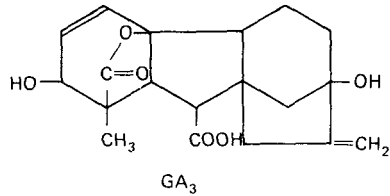
Como resultado de estos patrones de actividad, el gradiente de IAA encontrado en las plantas puede producir gran variedad de efectos en el desarrollo, desde la supresión de yemas laterales o tallos secundarios, a la estimulación del alargamiento del tallo o raíz en diferentes partes de la planta. Además, la auxina, actuando sola o en concierto con otras hormonas, estimula o inhibe otros eventos, que van desde las reacciones enzimáticas individuales hasta la división celular y formación de órganos. Así que sus efectos son muchos y diversos, y uno de los mayores problemas en fisiología vegetal es llegar a entender cómo una molécula pequeña y relativamente simple como el IAA puede tener tantos efectos diferentes y cómo se coordina esta aparente confusión de efectos misceláneos con el control ordenado del crecimiento y desarrollo.

Uno de los grandes problemas con las hormonas es su ensayo. Por lo general están presentes en cantidades minúsculas y son muy difíciles de detectar o caracterizar químicamente. Se han desarrollado muchos bioensayos para las auxinas. En uno de ellos se mide el grado de curvatura en el coleóptilo de avena después de la aplicación asimétrica de cubos de agar con extractos o sustancias de difusión de una planta, utilizando los fenómenos observados por Darwin, y empleados por Went en sus experimentos. Otros ensayos utilizan el efecto estimulante de la auxina en el alargamiento de pedazos de coleóptilo o secciones de tallo (generalmente de los epicótilos de plántulas etioladas de chícharo) o el enroscamiento de

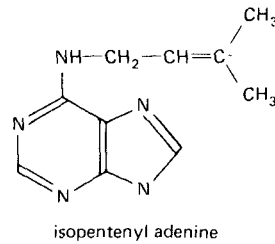
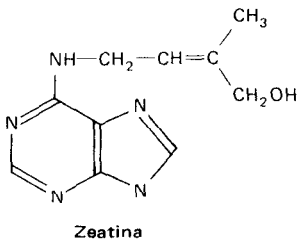


Figura 16-10. Efecto del ácido giberélico en el crecimiento de (A) chícharo enano y (B) frijol. En cada fotografía las plantas de la derecha se trataron con una gota de solución de ácido giberélico poco después de la emergencia. Las plantas tratadas con ácido giberélico tienen igual número de entrenudos y hojas pero los tallos están mucho más alargados.

Figura 16-11. Ácido giberélico. Otras giberelinas tienen varias cadenas laterales sobre el mismo núcleo.



Citocininas sintéticas



Citocininas naturales

Figura 16-12. Algunas citocininas. Todas son derivados de la adenina.

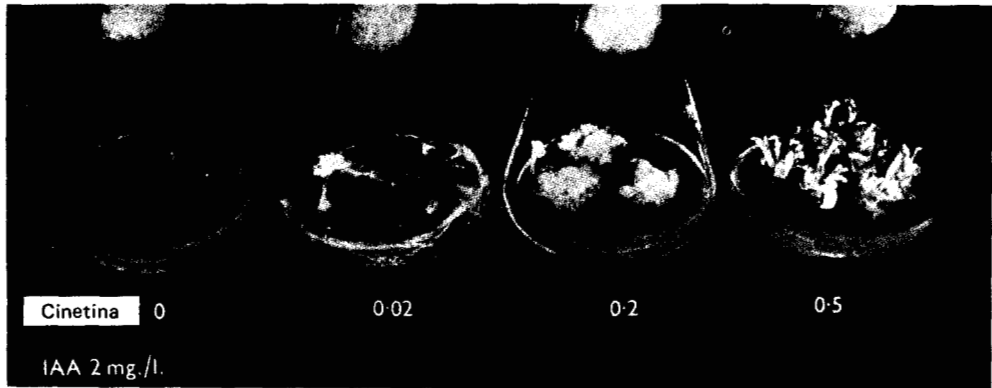


Figura 16-13. Efecto de diferentes concentraciones de cinetina en el crecimiento y desarrollo de tejido del callo de médula de tabaco en presencia de 2 mg/l de IAA. Sin cinetina hay poco crecimiento. Con niveles bajos se desarrollan raíces. Con niveles intermedios continúa un crecimiento desorganizado. Con niveles altos se desarrollan yemas y tallos. (De F. Skoog y C.O. Miller, en *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 11:118-31. 1957. Utilizado con permiso.)

los extremos de secciones hendidas de tallo de chícharo (Figura 16-9). Las auxinas pueden separarse por cromatografía y detectarse por bioensayo de extractos sacados de un cromatograma o por reacciones químicas. Los procedimientos cromatográficos son muy favorables porque los bioensayos frecuentemente no son específicos y no distinguen entre IAA y otras sustancias que tengan actividad auxínica o similar a la de la auxina.

GIBERELINAS. Estos compuestos se descubrieron cuando se encontró en el Japón que los extractos de un hongo patógeno (*Gibberella fujikuroi*) que ataca al arroz duplican los síntomas de la enfermedad. La característica de ésta es el alargamiento excesivo de los entrenudos que causa el acame o vuelco de los tallos, y la acción principal de las giberelinas es promover el alargamiento. Muchas plantas enanas o "achaparradas" (por ejemplo, mutantes enanos de maíz, chícharo o frijoles enanos o "achaparrados") crecen altas cuando se les suministran cantidades minúsculas de giberelina, como se ve en la Figura 16-10. Las giberelinas también toman parte en la floración y el "encañe" que la precede en las plantas con hábito de roseta, en ciertas fases de la germinación de la semilla, en el rompimiento del letargo y en varios efectos formativos. También interactúan en sus efectos con otras hormonas. A diferencia de las auxinas, las giberelinas parecen moverse libremente por toda la planta y su patrón de transporte y de distribución no es polar como el de la auxina.

Ahora se conocen muchas giberelinas; todas tienen la misma estructura básica del ácido giberélico (GA_3 , Figura 16-11), pero difieren en la naturaleza de varias cadenas laterales o sustituciones. Las hay diferentes en las diversas plantas, y aunque muchas de ellas producen resultados similares se conocen varios efectos específicos según la especie o el compuesto.

CITOCININAS. Durante muchos años se supo que para que se dividan las células en cultivos de tejidos u órganos se necesitan sustancias solubles de varios orígenes. En la década de 1950 las investigaciones de F. Skoog llevaron al aislamiento de un

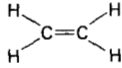


Figura 16-14. Etileno, y una ilustración de la apinastia resultante de someter al gas la parte central de una planta de tomatero con 100 ppm de etileno.

producto de degradación no natural del DNA animal con dicho efecto. El compuesto, 6-furfurilaminopurina, fue denominado *cinetina*. Otros compuestos sintéticos como la 6-benzilaminopurina también estimulan la división celular y se les ha llamado *cininas* o *kininas*. Pero este término tiene otras connotaciones en la fisiología animal y el aceptado ahora para esta clase de hormonas es *citocinina* (una hormona que estimula la citocinesis). Parece probable que existan muchas citocininas naturales; se han aislado e identificado tan sólo unas pocas. Una de

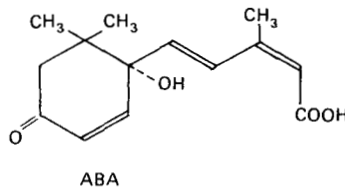


Figura 16-15. Ácido abscísico, ABA.

éstas es la *zeatina* (extraída del endospermo del maíz, *Zea mays*), que parece tener una amplia distribución entre las plantas. Su estructura, junto con la de algunas citocininas sintéticas se muestra en la Figura 16-12.

Las citocininas no parecen ser tan móviles en la planta como las giberelinas y las auxinas. Además de estimular la división celular median un amplio rango de respuestas. En presencia de la auxina diversas concentraciones de cinetina provocan crecimiento de radículas, talluelos o bien crecimiento completamente desorganizado en el cultivo de tejido de la médula del tabaco (Figura 16-13). Quizás en relación con su efecto sobre la división celular, las citocininas también impiden la senilidad en tejidos que empiezan a envejecer. Muchos de los bioensayos que se han desarrollado utilizan este aspecto de su actividad; cuando se aplican a hojas desprendidas impiden la pérdida de clorofila, lo que puede detectarse y medirse fácilmente. Otros bioensayos dependen de sus efectos sobre la estimulación del crecimiento en cultivo de tejido o de callo de diversas plantas.

ETILENO. El etileno es un compuesto simple, gaseoso, que provoca un amplio rango de respuestas en las plantas (Figura 16-14). Se produce en las hojas, donde actúa enérgicamente induciendo o promoviendo senilidad, y en los frutos, donde afecta en gran medida el proceso de maduración. El etileno también causa o reproduce muchos de los efectos de formación de la auxina. Su síntesis es fuertemente estimulada por ésta y se ha sugerido que muchos de los efectos de malformación de la auxina, particularmente en la raíz, se deben realmente a la producción de etileno causada por el estímulo auxínico. También puede afectar o interferir con la respuesta normal a la auxina, así que es posible que haya complejas interacciones de ambas sustancias de crecimiento.

ÁCIDO ABCSÍCSICO. A pesar de su nombre este compuesto parece tener más participación en el mantenimiento del letargo que en la abscisión de las hojas. Fue descubierto independientemente por el fisiólogo británico P.F. Wareing y su grupo, y por un grupo americano bajo la dirección de F.T. Addicott; le llamaron *dormina* y *abscisina II*, respectivamente. El ácido abscísico (ABA), como se denomina ahora, parece inducir el letargo en las plantas perennes y en los árboles, y causa o mantiene el letargo en muchas semillas. El ABA parece contrarrestar el efecto de la giberelina en algunas plantas y su estructura es algo similar a la de dicha hormona (Figura 16-15). También induce el cierre de los estomas.

SUSTANCIAS HIPOTÉTICAS DEL CRECIMIENTO. En varios aspectos del desarrollo vegetal se requieren al parecer, o bien se han propuesto, muchas clases diferentes de hormonas e inhibidores, que jamás se han aislado y cuya existencia no se ha comprobado plenamente. Muchos experimentos indican la existencia de una *hormona de floración*, o *florigen*, pero aún no se ha aislado. El análisis de las yemas de los árboles en desarrollo o en letargo, muestra por lo general un conjunto de sustancias que pueden separarse por cromatografía y actuar en los bioensayos como estimulantes o como inhibidores. Una gran variedad de compuestos naturales actúan como inhibidores del crecimiento *in situ* o sobre otras plantas al ser extraídos. Si todos estos productos pueden (o deben) ser clasificados como hormonas no merece ser discutido. Incluso es difícil determinar si todos o algunos de ellos toman parte realmente en el desarrollo normal. Parece muy probable, sin embargo, que eventos tan complejos y precisos como la floración requieran o in-

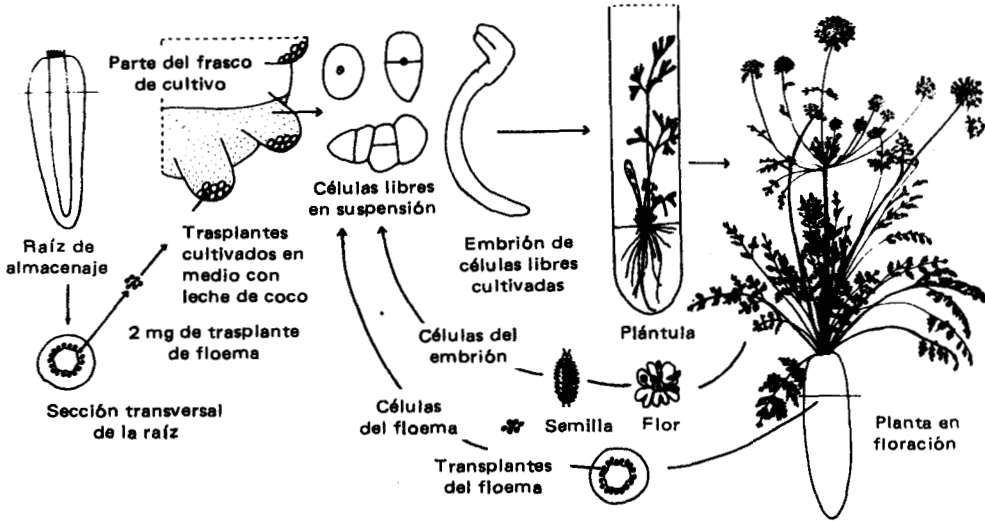


Figura 16-16. Representación diagramática del ciclo de crecimiento de la zanahoria; a través de células libres cultivadas *in vitro*, derivadas del floema del embrión, se ligan ciclos de crecimiento sucesivo. (De F.C. Steward, M.O. Mapes, A.E. Kent y R.D. Holstein: *Science*, 143:20-27 (1964). Copyright 1964 por la Asociación Americana para el Avance de la Ciencia. Utilizado con permiso. Fotografía cortesía de F.C. Steward.)

volucen la presencia y actividad de sustancias promotoras e inhibidoras del crecimiento. Parece posible que conceptos tales como hormonas de floración u hormonas de enraizamiento puedan referirse a sustancias individuales o bien a sustancias interactuantes. Aún hay que realizar bastante investigación básica en este área de la fisiología vegetal.

CONTROLES AMBIENTALES. Muchos estímulos ambientales o externos afectan el desarrollo de la planta. Pueden tomar parte sustancias químicas producidas por otros organismos, pero la clase de factores que se consideran generalmente son los físicos: luz, temperatura, nutrientes, etc. Estos factores se superponen y a menudo minimizan los controles genéticos y orgánicos del individuo. Los estímulos ambientales a menudo inician eventos, como sería de esperar, ya que para tener éxito en crecer y reproducirse se requiere una efectiva coordinación con las estaciones del año.

El funcionamiento de un mecanismo de control del ambiente requiere tres pasos: 1) debe ser percibido o medido por la planta; 2) debe existir un mecanismo por el que la planta reaccione al estímulo, y 3) debe tenerse cierto grado de permanencia durante el cual tenga lugar la reacción al estímulo. La comprensión de cómo las plantas reaccionan a los estímulos está lejos de ser completa. Por ejemplo, se tiene cierta idea de cómo las plantas perciben y miden los periodos de iluminación, pero no se comprende su mecanismo de reacción. Muchos estímulos tienen efectos permanentes o semipermanentes; es decir, la planta continúa reaccionando mucho después que el estímulo ha cesado de actuar. Se desconoce cómo se obtiene esta permanencia. Tampoco se entiende cómo las plantas perciben o reaccionan a las fluctuaciones de temperatura, las que tienen profundos efectos fisiológicos en ciertas especies.

Los principales estímulos ambientales que afectan el desarrollo de la planta son los siguientes:

1. Luz: intensidad, calidad (color), duración, periodicidad.
2. Temperatura: absoluta y periodicidad.
3. Gravedad.
4. Sonido.
5. Campo magnético.
6. Radiaciones electromagnéticas.
7. Humedad.
8. Nutrientes.
9. Estímulos mecánicos (por ejemplo, viento).

Los tres primeros son los más importantes. De tiempo en tiempo se han presentado experimentos que parecen demostrar que las ondas sonoras afectan el desarrollo vegetal, pero no siempre son convincentes. Algunos fenómenos parecen indicar que las plantas pueden responder en su crecimiento y desarrollo a varios campos electromagnéticos incluyendo el radar y el magnetismo terrestre; pero los datos son escasos y su interpretación equívoca. La humedad y los nutrientes se incluyen no tan sólo porque todas las otras respuestas dependen del estado nutricional de la planta sino también porque algunos efectos del desarrollo parecen iniciarse por cambios en el estado nutricional o hídrico de la planta.

NIVEL DE ACCIÓN DE LOS CONTROLES

EL NIVEL GENÉTICO. La idea de que todas las células son totipotenciales (es decir que cada célula lleva toda la información genética para la planta entera) fue expuesta hace muchos años por el fisiólogo alemán G. Haberlandt. Muchos experimentos recientes confirman esta teoría. Por ejemplo, F.C. Steward, en la Universidad de Cornell, ha demostrado que las células del floema de la zanahoria, cultivadas apropiadamente, pueden desarrollarse dando nuevas plantas de zanahoria completas con flores y raíces. El secreto parece estar en el suministro de nutrientes apropiados y sustancias de crecimiento para estimular a éste y a la división celular, y en ciertos estímulos externos (o sea un medio de soporte sólido orientado apropiadamente en un campo gravitacional) que permita que se establezca una polaridad y de ésta, una diferenciación. La secuencia de los eventos en el experimento de Steward se presenta en la Figura 16-16. Estos experimentos demuestran que la información para todos los eventos del desarrollo en la vida de la planta entera está presente en cada célula y enfatiza la importancia de los mecanismos específicos para liberar o seleccionar la información correcta en el momento apropiado.

Ya se ha comentado la teoría del operón de Monod y Jacob, y cómo es posible que algunas pequeñas partículas, posiblemente metabólicas, actúen como activadoras o compresoras. Recientemente se ha sugerido otro tipo de mecanismo de control. Como se mencionó anteriormente (Figura 16-12) las citocininas son derivados de la purina adenina y pueden formar ribósidos estructuralmente similares a los ribósidos del RNA. En el RNAt se han encontrado ribósidos de la citocinina en cantidades minúsculas. Al principio se creyó que esto daba la clave para la actividad de la citocinina en la célula. Experimentos más recientes han

demostrado que no es así y que la actividad de las citocininas no está relacionada directamente con su presencia en el RNA. Pero hay otros modos posibles en que la presencia de citocinina en el RNA participe directamente en el control de la síntesis de las enzimas. Esto se desarrollará en el Capítulo 23.

Un problema interesante del control del desarrollo a nivel genético es la adquisición de permanencia o sea la "fijación" de la información. Un ejemplo es el plagiotropismo, el ángulo fijo de crecimiento de las ramas de muchos árboles (por ejemplo, pino o abeto). El plagiotropismo puede ser temporal y puede ser activado cuando se corta la yema terminal. Esto se observa comúnmente en los abetos donde las ramas adyacentes toman rápidamente una posición erecta cuando la yema terminal se muere o se corta. Pero en ciertas plantas el plagiotropismo es permanente y es retenido aun cuando una rama se corta, se hace enraizar y se planta luego como un individuo independiente. En situaciones como esta es evidente que una vez que se ha "aprendido" una información (es decir, se ha programado o liberado de la represión) no puede ser "olvidada" o vuelta a reprimir. Las diferencias en el hábito de crecimiento entre las especies pueden deberse a grados de permanencia en la retención de programas específicos. Así, el rígido plagiotropismo de los alerces puede deberse no a un suministro continuo de información del ápice del tallo (las puntas de las ramas bajas, aunque muy lejanas de la rama guía están bajo completo control) sino a la permanencia de la información o programa original. Otros árboles pueden mostrar una fuerte dominancia apical inicialmente, pero conforme crece el árbol y la rama guía se aleja, se pierde la dominancia. Esto da lugar a la copa redondeada, "repolluda", típica de muchos árboles deciduos. Aquí la información no es permanente y como resultado las ramas bajas se liberan del programa inicial.

No se han entendido los mecanismos de permanencia pero obviamente son importantes. Algunos tipos de estímulos ambientales determinan modificaciones que se heredan por varias generaciones. El fisiólogo americano H. Highkin demostró que los chícharos que crecen a baja temperatura por varias generaciones producen plantas sucesivamente más y más pequeñas. Cuando se les saca del *stress* de frío las plantas revierten gradualmente a su tamaño primitivo durante varias generaciones. No hay explicación genética de este grado de semipermanencia.

NIVEL BIOQUÍMICO. La idea de que las hormonas pueden afectar el crecimiento por incidir directamente en actividades enzimáticas específicas o transformaciones bioquímicas ha atraído la atención de los fisiólogos y bioquímicos durante mucho tiempo. Sin embargo, se han propuesto pocos ejemplos claros a pesar de la investigación intensiva. El fisiólogo americano I. Sarkissian ha presentado evidencia de que el IAA actúa directamente, quizás de modo alostérico, activando la enzima condensadora del citrato del ciclo de Krebs. Ya que ésta es una enzima clave en el metabolismo energético podría ser un mecanismo regulador importante. Desafortunadamente no hay evidencia ulterior de cómo podría funcionar.

Se ha encontrado que el IAA afecta a otras enzimas del metabolismo así como a la tasa de fotosíntesis, pero tampoco se conoce el mecanismo de acción. Un mecanismo bien establecido es la estimulación de la síntesis de α -amilasa por la giberelina en las semillas de cereales en germinación, advertida primero por H. Yomo en Japón y L.G. Paleg en Australia. El fisiólogo americano J.E. Varner ha demostrado, usando aminoácidos radioactivos e inhibidores de la síntesis de

RNA, que las giberelinas operan liberando un operón antes reprimido que entonces se activa y la enzima α -amilasa se sintetiza. Esta enzima toma parte en la desintegración de las reservas de almidón durante la germinación de las semillas.

Sin duda se encontrarán otras acciones bioquímicas de hormonas o inhibidores específicos. Pero es difícil visualizar cómo se podrían comprender todas las acciones hormonales solamente por su acción a nivel genético y bioquímico.

NIVEL CELULAR. A nivel celular opera un número de mecanismos de control asombroso. Aunque parece probable que muchos de éstos son consecuencia directa del control de algún sistema bioquímico, la mayoría no pueden ser entendidos en esos términos. Se considerarán unos pocos ejemplos para hacer una revisión de la variedad de efectos posibles.

División celular. La división celular parece estar muy bien controlada por las hormonas. En ausencia de cinetina, la auxina induce al alargamiento celular en los cultivos de tejidos. Si la cinetina está presente ocurre división celular. Pero, aun en presencia de citocinina, el exceso de auxina suprime la división celular y el crecimiento. Así, el balance hormonal es importante para la regulación del crecimiento, ya sea por alargamiento celular o por división celular. Sin embargo, otros agentes pueden modificar la respuesta: los iones de calcio impiden la expansión celular inducida por la auxina, al parecer por combinarse con el pectato de las paredes celulares haciéndolas menos plásticas. La adición de calcio a un medio que favorece el alargamiento celular determina un cambio hacia la división celular en el tejido cultivado. El calcio, entonces, modifica la respuesta de la célula a la hormona; el crecimiento continúa pero el tipo del mismo cambia.

Alargamiento celular. Como se ha visto, el alargamiento de las células está bajo control hormonal. Las observaciones originales en coleóptilos de gramíneas, que llevaron al descubrimiento de la auxina, fueron sobre respuestas de alargamiento a la auxina que se produce en el ápice del coleóptilo. El alargamiento celular exige un incremento en el contenido de la célula y primero se pensó que el IAA activaba una bomba hidráulica metabólica que literalmente forzaba a la célula a expandirse por la presión interna generada por la absorción de agua. Pero hoy se sabe que la auxina actúa causando una relajación de la estructura de la pared celular de modo que posibilita el crecimiento plástico (es decir, irreversible o no elástico). El alargamiento celular puede ser un proceso fundamental: las plantas o tejidos en los que se inhibe la división celular (por ejemplo por exclusión de calcio o por intensa irradiación con rayos gamma) continúan creciendo por alargamiento celular. Así es que el estímulo de crecimiento provisto por la hormona es obedecido aunque uno de los procesos primarios involucrados sea inoperante.

Polarización. En un organismo la polarización proviene de una desigualdad y se hace aparente primero a nivel subcelular. Hay muchos estímulos diferentes que pueden imponer polarización a una célula. Las células huevo en el ovario están altamente polarizadas por su posición en una estructura polarizada; es decir, los estímulos químicos (y quizá mecánicos) del ovario se aplican preferentemente en uno u otro lado del huevo que por lo tanto queda dentro de un gradiente de sustancias que se originan en el ovario.

A las células que flotan libremente las afectan otros estímulos. La célula

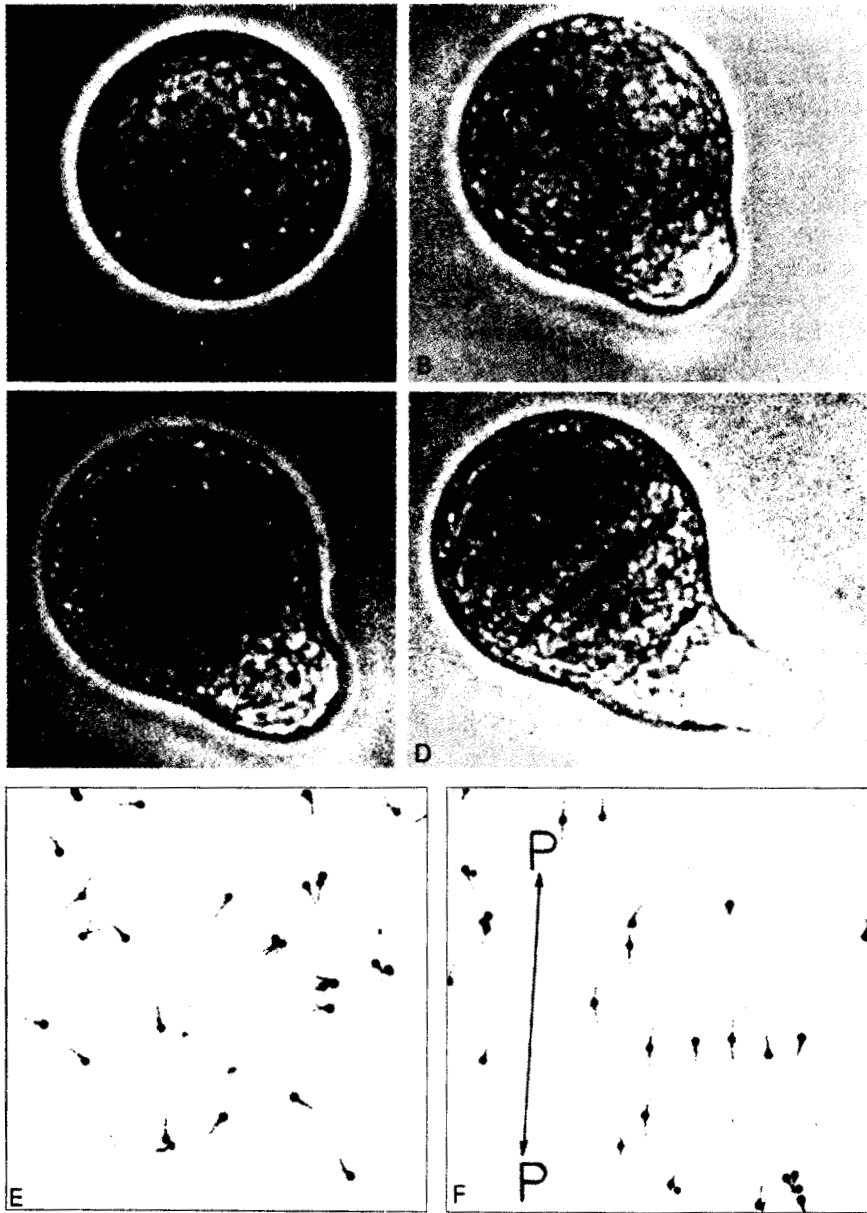


Figura 16-17. Polaridad en zigotes de *Fucus*

A a D, desarrollo de un zigote de *F. Vesiculosus* a las 4, 16, 18 y 26 hrs. de la fertilización. En C ha ocurrido una división celular desigual formándose células de talo y de rizoide (18 hrs). E y F, embriones de *F. Furcatus* de 4 días a la luz no polarizada (E) y polarizada (F). La fecha P ↔ P muestra el plano de polarización (A a D de L. Jaffe: *Adv. Morphol.*, 7: 295-328. (1968). Fotografía por Dr. B. Bouck. E y F de L. Jaffe: *Science*, 123: 1081-82. 1956. Con permiso.)

huevo del alga morena marina *Fucus* flota libremente en el mar y después de la fertilización se forma un cigote esencialmente esférico y no polarizado, que empieza su desarrollo dividiéndose en dos células desiguales; la mayor formará eventualmente el talo y la menor el rizoide (ver Figura 16-17). Una división celular desigual como ésta determina inevitablemente una polarización, pero también requiere de polarización antes de que ocurra. En los cigotes de *Fucus* la polarización se determina, al parecer enteramente, por estímulos ambientales que incluyen respuestas sensitivas o táctiles, pH, luz (tanto su presencia como su plano de polarización), temperatura, contenido de oxígeno, auxinas y la presencia de otros cigotes. El cigote no reacciona necesariamente igual, o siempre, a todos estos estímulos pero todos son capaces de polarizarlo.

De manera similar, las células libres de las plantas superiores que se desarrollan en un cultivo no se diferencian con facilidad si se mantienen en un cultivo líquido donde no se polarizan. Pero si estas células libres se llevan a una superficie de agar, se polarizan individualmente con respecto a la superficie y los nutrientes que contienen (que forman gradiente) y empiezan a diferenciarse. Es evidente que muchas o todas las células de un tejido organizado están polarizadas con respecto a su posición en el organismo. Así son posibles varios gradientes de nutrientes o de sustancias de crecimiento que contribuyen a la polaridad y a la organización continuada de los tejidos.

Maduración celular. Hay mucha evidencia que sugiere que este proceso está afectado por las hormonas, así como por otros factores. No se sabe exactamente qué gradientes de sustancias de crecimiento o nutrientes participan en la maduración de las células conforme van envejeciendo en los diversos tejidos de la raíz y del tallo. Los mecanismos de control deben ser precisos, ya que las células adyacentes se diferencian como el floema, el cambium, el xilema, la médula, la corteza, etc., conforme a un esquema muy preciso.

En el trabajo del fisiólogo americano R.H. Wetmore y sus colaboradores, se pueden encontrar algunas indicaciones acerca de cómo es que esto ocurre. Cortaron pedazos cúbicos de tejido de callo de floema de lila y le implantaron una yema. Después de un tiempo el examen reveló que en el callo se habían

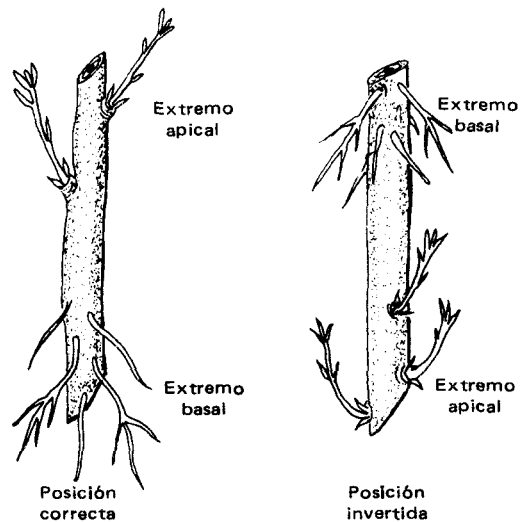


Figura 16-18. Polaridad de la raíz y formación del tallo en una estaca de sauce. Esta polaridad se mantiene por el transporte polar de la auxina, no importa hacia donde opera la fuerza de gravedad.

diferenciado porciones de tejido conductor por debajo de la yema, evidentemente inducidas por ésta. Si el callo se pone en agar nutritivo conteniendo sacarosa y sobre éste se pone una gota de solución de IAA (en lugar de la yema) ocurre diferenciación de elementos en el callo. La localización de los diferentes tejidos fue afectada por la concentración de la gota de IAA, pero la naturaleza de la diferenciación estuvo controlada por la concentración de azúcar en el agar. Poco azúcar causó la producción de xilema, mucho azúcar indujo al floema y las concentraciones intermedias indujeron xilema y floema con una capa intermedia de cambium. Muchos sistemas similares, algunos de los cuales se estudiarán después, sugieren que la interacción de los gradientes de nutrientes y de hormona tiene importancia en el establecimiento de modelos de diferenciación.

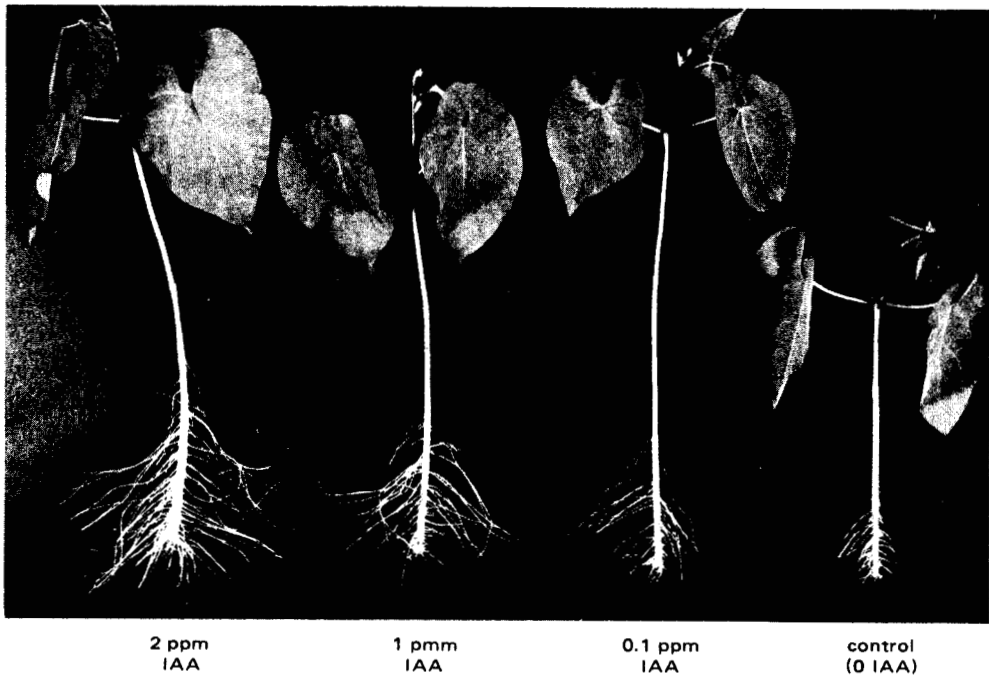
NIVEL DE ORGANIZACIÓN. La organización es el resultado de la división celular polarizada y de la especialización celular. Sin embargo, la organización de los tejidos en órganos trasciende estos fenómenos, porque se deben superponer modelos diferenciales de crecimiento, sobre las reacciones celulares individuales para obtener control de su forma, tamaño y configuración. Como en la organización de las células y tejidos, probablemente también aquí interactúan gradientes de sustancias de crecimiento, pero su influencia se deja sentir a distancia mucho mayor y se vuelve importante el transporte de dichas sustancias.

El transporte de la auxina se ha estudiado mucho. Hace tiempo que se conoce que la auxina se forma en el ápice de los coleóptilos de cereales y se mueve hacia abajo. Si se introduce por la base, no se mueve hacia arriba. Se ha visto que



Figura 16-19. Efectos de la auxina en el tomatero.

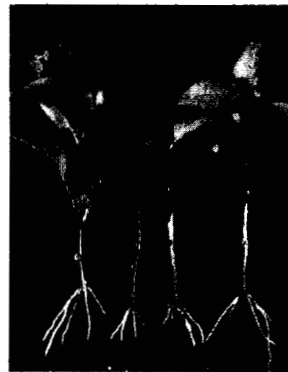
Nótese las raíces adventicias y la epinastia causada por la aplicación de ácido α -naftalenacético al 2% en pasta de lanolina. (De W. Zimmerman y F. Wilcoxon: *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 7: 209-29. 1935. Usado con permiso.)



A



0 IAA



+ IAA

B

Figura 16-20. Efectos de la auxina en la iniciación de raíces.

A. Influencia de la auxina en la iniciación de raíces en plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris*). Las plántulas se cortaron al ras del suelo, se pusieron en agua (testigo) o en solución de IAA por 48 hrs. y luego en solución nutritiva durante 4 semanas. El corto tallo del testigo es accidental y sin relación con el tratamiento auxínico. (Cortesía de la Srta. Gail Bebee.)

B. Fotografías de un experimento histórico realizado por W.C. Cooper en abril de 1935, el primer intento para enraizar estacas de plantas de importancia hortícola (limonero) usando auxina (0.05% en pasta de lanolina). (Fotografías cortesía del Dr. Cooper, Depto. Agric. U.S. Orlando, Florida.)

este fenómeno es muy general en la planta: la auxina se mueve generalmente del ápice hacia la base de una planta (transporte basipétalo) pero no de la base hacia el ápice (movimiento acropétalo). Esta polaridad del transporte se mantiene aún cuando el tejido de la planta sea desprendido o invertido. En la Figura 16-18 se ilustra una consecuencia. Un pedazo de tallo de sauce da lugar a raíces en el extremo basal y a yemas rameales en el extremo superior como resultado del gradiente auxínico que se desarrolla en el tallo. Pero el mismo gradiente se forma aunque el tallo se coloque invertido. Las raíces se forman en el extremo inferior *fisiológico* y los tallos en el extremo superior *fisiológico* sin importar la orientación del tallo.

El transporte de la auxina no es absolutamente basipétalo: se conocen ejemplos de transporte acropétalo. El transporte basipétalo no significa un movimiento únicamente hacia abajo de cada molécula. Basta una pequeña preferencia en el movimiento hacia abajo en cada célula de un tejido compuesto por columnas de células para dar lugar a un transporte casi total hacia abajo en el tejido. Cada célula en la columna actúa causando una pequeña polaridad y sus actividades se hacen acumulativas.

Otras sustancias del crecimiento vegetal no tienen transporte polar. Las giberelinas se mueven con mucha rapidez a través de la planta sin restricción aparente. Las citocininas parecen moverse con cierta lentitud. El movimiento de las hormonas requiere el gasto de energía metabólica derivada en último término de la respiración y al parecer es independiente del movimiento simultáneo de otras sustancias porque se mueven en direcciones y velocidades diferentes al mismo tiempo y en el mismo tejido. Los factores que gobiernan el transporte de las hormonas no son bien conocidos.

Siempre que ocurren cambios morfológicos las hormonas están aparentemente involucradas. Inversamente, si se aplican hormonas a las plantas se producen cambios en la morfología o en el desarrollo (ver Figura 16-19). Los efectos de las auxinas como causa de la iniciación de raíces son bien conocidos y se usan comercialmente para el enraizamiento de estacas (ver Figura 16-20). Otros efectos de las auxinas incluyen epinastia (deformación por incurvación hacia abajo) y varias otras anomalías del crecimiento, anormalidades en la formación del fruto, etc. El fenómeno de dominancia apical y varias respuestas de las plantas a factores ambientales tales como luz (fototropismo), gravedad (geotropismo) o tacto (tigmotropismo) son mediadas por la auxina. En resumen, casi todos los tipos de morfogénesis y de organización de las plantas responden a los fitorreguladores o están afectados por ellos. Cómo se coordinan es uno de los grandes interrogantes de la fisiología vegetal aún sin respuesta.

DISTRIBUCIÓN, FORMACIÓN, FRACCIONAMIENTO Y COMPARTIMENTALIZACIÓN DE LOS FITORREGULADORES. Las hormonas tienen diferentes efectos a diferentes concentraciones y sus gradientes de concentración son importantes en el establecimiento de la polaridad y organización del desarrollo vegetal. Así es que la cantidad absoluta de hormonas en un tejido dado es muy importante. Pero debe entenderse que los niveles hormonales se pueden alcanzar de diversas maneras: por síntesis, por transporte hacia o desde un lugar, o por destrucción. Además, las hormonas y otros fitorreguladores solamente son activos si logran acceder al sitio en que deben actuar, así que altas concentraciones hormonales pueden mantenerse inactivas si se localizan o almacenan en compartimientos (por ejemplo, la



A



B

Figura 16-21. Flores de gloria de la mañana o correhuela (A) abiertas por la mañana (fotografía tomada en el jardín del autor a las 9 a.m.) y cerradas de nuevo (B) al atardecer (foto tomada el mismo día a las 6 p.m.).

vacuola) separadas del lugar de su acción. También pueden inactivarse químicamente sin destruirse formando un complejo con otra molécula. Así que los efectos de las hormonas pueden estar mediados por el metabolismo, donde se hacen o deshacen, por su transporte a través de la planta o de uno a otro lugar de la célula, o por el metabolismo que las enmascara o desenmascara activándolas químicamente.

Por lo tanto, la comprensión del control hormonal del crecimiento y desarrollo requiere mucho más que el mero conocimiento de las hormonas que se están elaborando o transportando. Incluso el conocer la cantidad de hormona presente en un tejido puede ser insuficiente ya que podría estar compartimentalizada o mantenida en una forma inactiva. Recién ahora se empiezan a reconocer estos problemas claramente. Sin duda muchas de las confusiones y contradic-

ciones en la literatura presente sobre crecimiento y desarrollo se resolverán cuando se llegue a un mejor entendimiento de estos mecanismos de control hormonal.

INICIACIÓN DE LOS EVENTOS. El desarrollo de la planta no es un proceso regular y continuo sino que en él se señalan una serie de eventos o crisis. Algunos de ellos no tienen consecuencias importantes y pueden ser repetidos, como el dar nuevas ramas, yemas, raíces laterales u hojas. Otros tienen gran importancia y quizá ocurren solamente una vez, como la germinación y la floración. La iniciación de estos eventos está bajo diversos tipos de control, algunos de los cuales se han investigado en detalle en tanto que otros aún son oscuros.

Tal vez el evento del desarrollo vegetal más estudiado y mejor entendido es la floración. El tiempo que tarda en florear la planta es crítico porque puede ocurrir muy temprano en el año para que se desarrolle el fruto y la semilla o demasiado tarde para una maduración adecuada. Las plantas bianuales florecen en el segundo año y no en el primero. Experimentalmente se ha demostrado que la floración está controlada frecuentemente por la longitud del día (o para ser más exactos, por la longitud de la noche). Las plantas miden la longitud de la noche y la floración ocurre en la estación apropiada, determinándose por la longitud de las noches característica de dicha estación. Además, muchas plantas tienen que sufrir un lapso de frío (en estado de semillas o plántulas o bien en forma de órganos almacenados, como sucede en las bianuales) para que puedan florear. Esto impide que floreen prematuramente, o sea en el periodo de largas noches en otoño, haciéndolo en la primavera. El mecanismo por el cual la planta percibe, mide y reacciona a la luz y a la temperatura se estudia en los Capítulos 19 y 20.

Otros eventos cuya iniciación está mediada por factores ambientales son la germinación y la caída de las hojas. La germinación empieza por la adición o absorción de agua, pero pueden ser necesarios otros factores tales como un pretratamiento de frío para llevar a la semilla al estado fisiológico apropiado para reaccionar al estímulo de absorción de agua. La caída de las hojas o la abscisión foliar, como el letargo, se inician principalmente debido a factores externos o ambientales pero pueden ser inducidas o influenciadas también por factores fisiológicos.

El rompimiento de las yemas o la formación de raíces laterales son procesos controlados principalmente por factores internos; se determinan aparentemente por los niveles, o el gradiente, de las sustancias de crecimiento en los meristemos o en la raíz. Las condiciones externas no parecen tener mucho efecto en la iniciación de estos órganos aunque tienen una fuerte influencia de su crecimiento posterior.

DETERMINACIÓN RÍTMICA. Uno de los aspectos más fascinantes del determinismo de la planta es que a menudo es periódico o rítmico. Por ejemplo, algunas flores se abren en la mañana y se cierran en la noche (gloria de la mañana, ver Figura 16-21) y muchas plantas cierran o inclinan sus hojas en la noche (movimiento de *nictinastia*). También se encuentran cambios rítmicos en muchas funciones fisiológicas que van desde procesos metabólicos como fotosíntesis o respiración hasta estados fisiológicos como la capacidad de florear. Muchos de estos ritmos están en relación con estímulos ambientales también rítmicos como la alternancia del día y la noche, pero algunos de ellos aparecen o continúan aunque se coloque

la planta en un ambiente absolutamente constante. Actualmente parece que los organismos tienen un reloj interno innato, que mide el tiempo y controla su determinismo rítmico; pero la naturaleza del reloj y cómo controla la conducta de la planta aún permanecen en el mayor misterio.

Todos los procesos mencionados en este capítulo tienen importancia suficiente para merecer un cuidadoso estudio posterior, y se consideran separadamente en los capítulos siguientes de la Sección IV. Esta sección forma una "biografía" de la planta desde la germinación hasta su muerte, y sigue en el Capítulo 23 con un breve resumen de los principales fitorreguladores y su modo de acción.

LECTURAS ADICIONALES

- Evans, G.C.: *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. University of California Press, Berkeley, Calif. 1972.
- Halperin, W.: Morphogenesis in cell cultures. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20:395-418. 1969.
- Lockhart, J.A.: The analysis of interactions of physical and chemical factors on plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:37-52. 1965.
- Richards, F.J.: The quantitative analysis of growth. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. VA. Academic Press, Nueva York. 1969. pp. 3-76.
- Stange, L.: Plant cell differentiation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:119-40. 1965.
- Stern, H.: The regulation of cell division. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17:345-78. 1966.
- Thimann, K.V.: Plant growth substances: past, present and future. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 14:1-8. 1963.
- Thornley, J.H.M.: *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press. Nueva York. 1976.

REFERENCIAS GENERALES PARA LA SECCIÓN IV

- Bieleski, R.L., A.R. Ferguson y M.M. Cresswell: *Mechanisms of Regulation of Plant Growth*. Royal Society of New Zealand. Bulletin 12. Wellington, Nueva Zelanda. 1974.
- Galston, A.W. y P.J. Davies: *Control Mechanisms in Plant Development*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, N.J. 1970.
- Graham, C.F. y P.F. Wareing: *The Development Biology of Plants and Animals*. W.B. Saunders Co., Filadelfia. 1976.
- Laetsch, W.M. y R.E. Cleland (eds.): *Papers on Plant Growth and Development*. Little, Brown and Co., Boston. 1967.
- O'Brien, T.P. y M.E. McCully: *Plant Structure and Development*. Macmillan Publishing Co. Inc. Nueva York. 1969.
- Steeves, T.A. e I.M. Sussex: *Patterns in Plant Development*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J. 1972.
- Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vols. VA y B; VIA, B y C. Academic Press. Nueva York. 1969-73.
- Steward, F.C.: *Growth and Organization in Plants*. Addison Wesley, Reading, Mass. 1968.
- Steward, F.C. y A.D. Krikorian: *Plants, Chemicals and Growth*. Academic Press. Nueva York. 1971.
- Torrey, J.G.: *Development in Flowering Plants*. Macmillan Publishing Co. Inc. Nueva York. 1967.
- Wareing, P.E. e I.J.D. Phillips: *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press. Oxford, Inglaterra. 1970.
- Wilkins, M.B. (ed.): *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw Hill. London. 1969.

Estos libros son útiles como material de referencia general para toda la Sección IV y esta lista no se repetirá después de cada capítulo.

Capítulo 17

REPRODUCCIÓN SEXUAL EN LAS PLANTAS SUPERIORES

LA GENERACIÓN GAMETOFÍTICA

Se comenzará el estudio del proceso reproductor con una descripción de la formación y desarrollo de las generaciones de los gametofitos masculino y femenino. La iniciación y el desarrollo de la flor son tópicos diferentes que se tratarán en los dos capítulos siguientes. Los tipos de floración y de reproducción difieren mucho en las plantas superiores; ya que se conoce muy poco sobre las causas subyacentes o sobre los mecanismos de tales procesos, este tratamiento será necesariamente un poco general.

EL CARPELO Y LA OOSFERA. Los carpelos, como las otras partes florales, parecen derivarse de estructuras foliares modificadas. Aunque derivan del mismo meristemo, los carpelos difieren mucho de las hojas; evidentemente entran en acción fuerzas nuevas y diferentes que modifican la expresión de los genes ya activos o que hacen actuar a otros.

El desarrollo del óvulo ocurre dentro del carpelo; dentro de las capas del nucellus e integumentos se forman uno o muchos óvulos (ver Figura 17-1). Dentro de la región meristemática del ovario una célula central grande, diferente en alguna manera de las que la rodean, sufre meiosis formando cuatro células hijas haploides iniciando la generación del gametofito. Solamente una de estas células se desarrolla; las otras tres abortan y finalmente se desintegran. En la célula haploide que queda el núcleo se divide por mitosis sucesivas hasta que la célula (llamada ahora **saco embrionario**) contiene ocho núcleos incluyendo una célula huevo u oosfera, dos sinérgidas, dos núcleos polares y tres antípodas (Figura 17-1). Esta estructura con ocho núcleos constituye el gametofito femenino.

Los factores que inician y controlan los eventos que llevan a la formación del gametofito no están claros. No se sabe qué estímulo se requiere para que una célula sufra división reduccional (esencialmente quién le dice a la célula que proceda a hacerlo). También se desconoce por qué el gametofito proviene solamente de una de las cuatro células hijas haploides y por qué se desarrolla sólo hasta el estado de ocho núcleos. Sin duda, sustancias reguladoras sintetizadas por el óvulo desempeñan un papel porque el gametofito femenino está altamente polarizado respecto al ovario, siendo la oosfera la célula más cercana al micrópilo y las antípodas las opuestas. Esta polarización es importante porque establece la polaridad del embrión que se desarrollará en el saco embrionario.

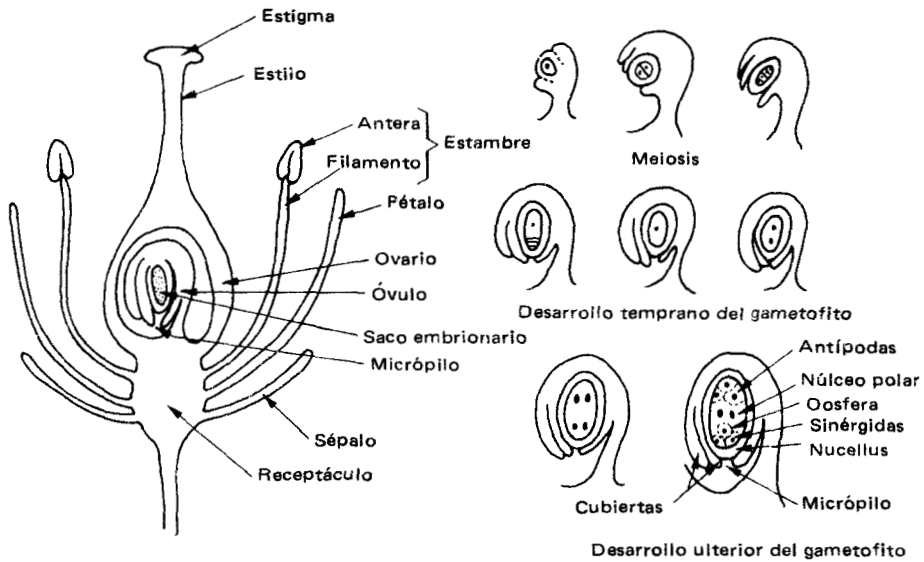


Figura 17-1. Diagrama de una flor y estadios del desarrollo del óvulo. (Adaptado de J.G. Torrey: *Development in Flowering Plants*. Macmillan Publ. Co. Inc. Nueva York, 1967.)

LA ANTERA Y EL POLEN. Los estambres se desarrollan en el meristemo apical siguiendo diferentes modelos, agrupamientos y formas en las diversas plantas. No obstante, el esquema general de desarrollo del polen es bastante similar. La antera tiene a menudo cuatro lóbulos y cada lóbulo contiene una masa central de tejido esporógeno del cual se originarán muchas células madres de las microsporas. Estas células son diploides y cada paquete o grupo dentro de cada una de las anteras está rodeado por una capa de células especializadas llamadas el tapetum. Esta capa de células puede estar en estrecha relación con los eventos que llevan a la meiosis en las células madres de las microsporas y la formación de los granos de polen. Las células del tapetum sufren un aumento notable en su contenido de RNA y de azúcar, luego poco antes de que ocurra la meiosis se desintegran. Se ha sugerido que tanto el DNA como los carbohidratos o los productos de desintegración de dichos polímeros son transferidos a las células madres de las esporas en desarrollo. Pero no parece probable que estos compuestos puedan ser otra cosa más que nutrientes. El estímulo para la meiosis probablemente proviene de las hormonas o factores del crecimiento que se liberan simultáneamente durante la desintegración del tapetum.

Los experimentos con anteras aisladas y cultivadas *in vitro* han revelado que el desarrollo *in vitro* del polen requiere un medio nutritivo muy complejo que contenga muchos nutrientes orgánicos, vitaminas, nucleótidos y hormonas. Aún así, los factores que inducen la meiosis y los estadios finales del desarrollo del polen no se han identificado, y estos eventos no ocurren en tejido cultivado. Como en la producción de la oosfera, hasta el presente no se conoce nada sobre la inducción de la meiosis o división reduccional. Esta es una de las mayores lagunas en el conocimiento de los mecanismos de control del desarrollo vegetal.

En la meiosis cada una de las células madres de las microsporas produce cuatro microsporas haploides que se desarrollan formando granos de polen con una pared celular fuerte y a menudo con ornamentación conspicua. El núcleo

haploide se divide por mitosis produciendo dos núcleos; uno de ellos será el núcleo del tubo o núcleo vegetativo y el otro el núcleo generador que se va a dividir posteriormente dando dos núcleos espermáticos (Figura 17-2). El grano de polen con sus tres núcleos es el gametofito masculino total, que aunque pueda aumentar notablemente de tamaño durante el crecimiento del tubo polínico, nunca excede de este número de núcleos.

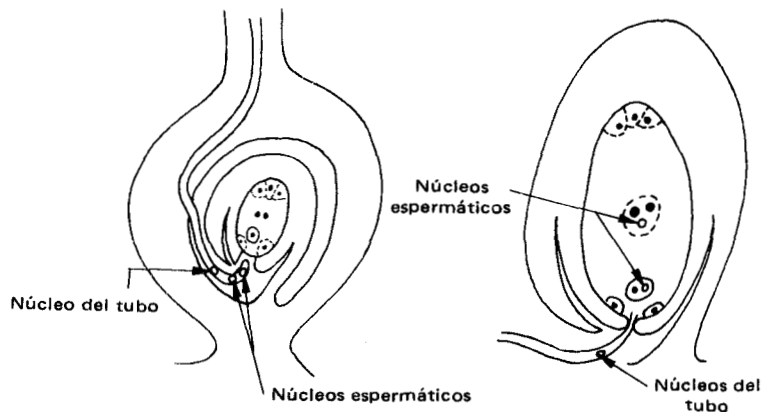
DETERMINACIÓN SEXUAL. Muchas plantas forman anteras y carpelos en cada meristemo floral produciendo las llamadas flores perfectas. Algunas plantas producen dos tipos de flores, ya sea con anteras (flores estaminadas) o con carpelos (flores pistiladas). Las plantas monoicas (calabaza, maíz y muchos árboles) son las que producen ambas clases de flores; las plantas dioicas como el arce, sauce, ginkgo y espinaca, producen solamente una clase de flores en cada planta. La cuestión de la determinación sexual en las plantas ha recibido considerable atención.

El hecho de que los estambres siempre se desarrollen más lejos del centro del meristemo que los carpelos, sugiere que los gradientes hormonales o de sustancias del desarrollo, derivadas del meristemo o dirigidas hacia él, son muy importantes en el control de la expresión sexual. Esto se ha confirmado en experimentos con plantas monoicas como el pepino y la calabaza. En éstas los primordios, tanto de estambres como de carpelos, están presentes desde los estadios tempranos del desarrollo floral, pero solamente se desarrolla uno de ellos. Por lo general las flores que se forman primero (las que quedan abajo en la inflorescencia) son las masculinas y más tarde las femeninas.

La aplicación de soluciones de auxina (sea la auxina natural, IAA, o compuestos sintéticos como el ácido naftalenacético, NAA) aumenta enormemente la proporción de flores femeninas. A. Lang, que trabaja ahora en Estados Unidos, cultivó *in vitro* primordios de flores y demostró que las auxinas provocan que las flores femeninas se desarrollen aun en primordios genéticamente predeterminados para ser flores masculinas, en tanto que el ácido giberélico tiene el efecto opuesto. Una vez que los ovarios han empezado a desarrollarse, se inhibe un desarrollo posterior en los estambres.

La inversión del sexo es posible aun en plantas dioicas. El fisiólogo británico J. Heslop-Harrison ha demostrado que la aplicación de auxinas a los primordios

Figura 17-2. Crecimiento del tubo polínico hacia el óvulo y doble fecundación.



inferiores de plantas macho de cáñamo (*Cannabis*) induce el desarrollo de flores femeninas. Por lo tanto parece probable que la determinación del sexo de las flores esté influenciada o quizás determinada por las hormonas. Sin embargo, no está claro si la determinación sexual primaria de una planta o de un primordio floral esté bajo control genético directo, o sea el resultado de una disposición (en sí misma controlada genéticamente) al balance hormonal apropiado para masculinidad o feminidad.

POLINIZACIÓN Y FERTILIZACIÓN

CRECIMIENTO DEL TUBO POLÍNICO. Los botánicos se han interesado durante muchos años por la dirección rápida y correcta con que crece el tubo polínico a través de grandes distancias desde el estigma hasta la oosfera (ver Figura 7-2). Parecía probable que estuviera dirigido químicamente, y experimentos ya antiguos confirmaron que cuando los granos de polen se germinan en un medio artificial los tubos crecen hacia pedazos de óvulo o de ovario colocados cerca de ellos.

Los experimentos del fisiólogo norteamericano L. Machlis han demostrado que los tubos polínicos de los "perritos" (*Antirrhinum*) y de otras plantas responden enérgicamente a los iones calcio (Ca^{2+}) y en un gradiente de Ca^{2+} crecen hacia la región de mayor concentración. Por lo menos en una especie ("perrito" o *Antirrhinum*) se ha encontrado que la concentración de Ca^{2+} es menor en el estigma, más alta en el estilo, más alta aún en el ovario y máxima en el óvulo. Pero es claro que el Ca^{2+} no es el único agente quimiotrópico del crecimiento del tubo polínico. El fisiólogo norteamericano W. Rosen encontró que los tubos polínicos del lirio no son sensitivos al Ca^{2+} sino que son atraídos por otro estímulo, al parecer orgánico. Se ha encontrado que ciertos aminoácidos actúan como agentes quimiotrópicos pero los extractos de pistilo parecen ser altamente específicos. El grupo de Rosen no ha observado quimiotropismo cuando se prueba polen de un género contra partes de pistilo de otro género. Es, por lo tanto, aparente que no haya un agente quimiotrópico universal y único.

Es curioso el hecho de que el polen de muchas especies germine y crezca fácilmente en un medio químico dado sin extracto de partes florales u otros componentes especiales, y sin embargo la especificidad del polen sea frecuentemente muy precisa. Algunos pólenes germinan en el estilo de otras especies, pero la mayoría no lo hace. Más aún, muchas especies de plantas son **autoincompatibles**: es decir, el polen de una flor no germina o crece en el estigma de la misma flor. Esto impide la autopolinización y asegura la fertilización cruzada y las ventajas resultantes de la recombinación genética.

Algunos investigadores han buscado sustancias inhibitorias que impiden crecer al polen extraño y se han postulado varias de ellas. Sin embargo, no se ha aislado ninguna sustancia identificable y el número de tales compuestos (así como el número de reacciones específicas o mecanismos sensorios) tendría que ser desmedido si estos compuestos fuesen los únicos responsables de la autoincompatibilidad o de la especificidad. Parece más probable que también estén involucrados balances nutricionales. La autoincompatibilidad puede resultar por diferencias en el tiempo de desarrollo del polen y del estigma, de modo que las condiciones (nutricionales u hormonales) en el estigma no sean las correctas para la germinación cuando el polen cae en dicha flor. Hay otra posibilidad en ciertos

miembros de la *Cruciferae*, en las que el polen es *activado* irreversiblemente sólo cuando cae en un estigma compatible siendo *inactivado* en uno incompatible.

FERTILIZACIÓN. El crecimiento de un tubo polínico continúa hasta que llega al saco embrionario (generalmente entra al óvulo por el micrópilo como se muestra en la Figura 17-2). Los núcleos espermáticos junto con la mayor parte del citoplasma del tubo polínico se quedan en el extremo del tubo. Tan pronto como éste entra al saco embrionario se rompe en su extremo, quizás por medio de enzimas ahí secretadas o bien como resultado de un estímulo de autólisis o auto-disrupción proveniente del saco embrionario. Los núcleos espermáticos entran al saco embrionario y ocurre la doble fertilización: un núcleo espermático se une con la oosfera para formar el cigote y el otro se une con dos (ocasionalmente cuatro) núcleos polares para formar el núcleo del endospermo triploide o pentaploide.

Las consecuencias de la doble fertilización son muy importantes. Primero, hay dos (o tres contando el tejido esporofítico del óvulo y ovario) líneas celulares diferentes que se desarrollan simultáneamente, y difieren en su constitución genética. No se sabe, pero es probable, si estas diferencias posibilitan el muy complejo sistema de señales que se necesita para programar correctamente la secuencia de eventos en el crecimiento y desarrollo del embrión. El endospermo y probablemente también el ovario son fuentes ricas de hormonas de todas las clases conocidas que regulan y controlan el desarrollo del embrión antes que se torne independiente de las influencias externas.

La segunda consecuencia de la doble fertilización, también relacionada con las diferencias genéticas del embrión y el endospermo, es que muchos híbridos no producen semilla viable. Aunque esto puede deberse a una incompatibilidad que impida la fertilización, a menudo se debe a que el endospermo falla al desarrollarse o a una incompatibilidad entre endospermo y embrión que impide el desarrollo normal de éste. En el último caso, a veces se lo puede extraer y cultivar artificialmente para que no se pierda el resultado de la cruce aunque no pueda tener lugar el desarrollo normal de la semilla.

En algunas plantas (incluso ciertas especies de *Rosaceae* y varias compuestas como el diente de león) aunque ocurra polinización no hay fertilización. En estas plantas la célula madre de las megasporas no sufre división reduccional y el embrión se desarrolla, sin meiosis ni fertilización, directamente del tejido de la generación esporofítica previa. Este es un ejemplo de *apomixis*, reproducción sin unión de gametos. En algunas plantas apomícticas el endospermo se forma normalmente por la fertilización de los núcleos polares y en tal caso es obvio que debe hacer polinización. Pero en otras apomícticas tanto el endospermo como el embrión se desarrollan directamente sin necesidad de fertilización. No obstante, la polinización es necesaria frecuentemente. Es evidente que este acto libera de alguna manera un estímulo que induce el inicio del desarrollo del embrión y del endospermo. Las consecuencias de la *apomixis* son muy importantes en genética porque toda la progenie de una planta apomíctica es genéticamente idéntica a la planta madre. Se ha sugerido recientemente que la *apomixis* es mucho más común en las plantas de lo que se había sospechado; es muy difícil detectarla en las que requieren polinización.

DESARROLLO DEL EMBRIÓN

CAPACIDAD DE CRECIMIENTO. El cigote, la primera célula de la generación del esporofito, tiene un potencial de crecimiento máximo pues es capaz de originar un nuevo organismo completo. Pero después de una división cada célula hija tiene una "predisposición morfogénica", como la ha llamado Steward, mucho más reducida, y cada célula hija solamente puede producir una porción limitada de un organismo. Sin embargo, si se separan las dos células hijas, cada una recobra la capacidad de dar un organismo completo. Esta capacidad de crecer o predisposición morfogénica no es tan sólo una característica de las células aisladas. Por ejemplo, los gametos no pueden crecer a menos que ocurra fertilización. Tampoco se asocia específicamente la predisposición morfogénica con el número $2N$ de cromosomas: las células haploides crecen muy bien, particularmente en organismos muy primitivos, y las del endospermo, que son triploides o pentaploides, tienen un crecimiento muy restringido en comparación con las del embrión. El origen o fuerza motriz de esta misteriosa propensión al crecimiento y morfogénesis debe buscarse en otra dirección.

Se ha observado con frecuencia que "los sistemas vivientes se alimentan de entropía negativa", es decir, usan fuentes externas de energía para disminuir su propia entropía, para reconstruir su propia complejidad. En tiempos pasados se creía que una misteriosa fuerza vital, que era peculiarmente biológica, inducía a las células a dividirse y a los organismos a crecer. Ahora se considera a la célula como una máquina capaz de utilizar fuentes externas de energía para su crecimiento. Todo lo que necesita añadirse es la idea de un programa que induzca y regule una secuencia irreversible de eventos en la célula y la capacidad de cada una de éstas de reaccionar a los estímulos externos que puedan modificar el programa. Entonces este concepto misterioso y difícil de "capacidad de crecimiento" se reconoce como el natural resultado de aumentar el combustible a una máquina en buen estado y ponerla en marcha: se moverá. La reducida capacidad de las dos células hijas del cigote indica que cada una ya no está aislada sino que opera influenciada por la adyacente que se le une por conexiones protoplásmicas (los plasmodesmos). Conforme el organismo aumenta en complejidad, la capacidad de crecimiento subsecuente de cada una de sus células se reduce de acuerdo a la influencia de todas las que la rodean.

CRECIMIENTO DEL EMBRIÓN. Poco después que se forma el cigote empieza a crecer más o menos rápidamente y se desarrolla formando un embrión, y como tal descansa hasta la germinación de la semilla.

El desarrollo del endospermo precede al crecimiento del embrión; el endospermo es el tejido que nutre al embrión durante el desarrollo. Las divisiones nucleares forman un endospermo amorfo, a menudo fluido (un caso extremo, respecto al volumen del fluido, es el coco). El estado "lechoso" del maíz y muchos otros cereales es bien conocido. Más tarde, por lo general, se forman las paredes celulares y el endospermo se vuelve sólido. Después de esto normalmente empieza el desarrollo del embrión.

El modelo de crecimiento del embrión difiere de una planta a otra, pero pueden hacerse ciertas generalizaciones. La división celular inicial del cigote forma dos células, una de las cuales formará al embrión y la otra al suspensor. El suspensor sirve para mantener el anclaje u orientación del embrión y para que se introduzca en la masa del endospermo del que deriva su nutrición (Figura 17-3).

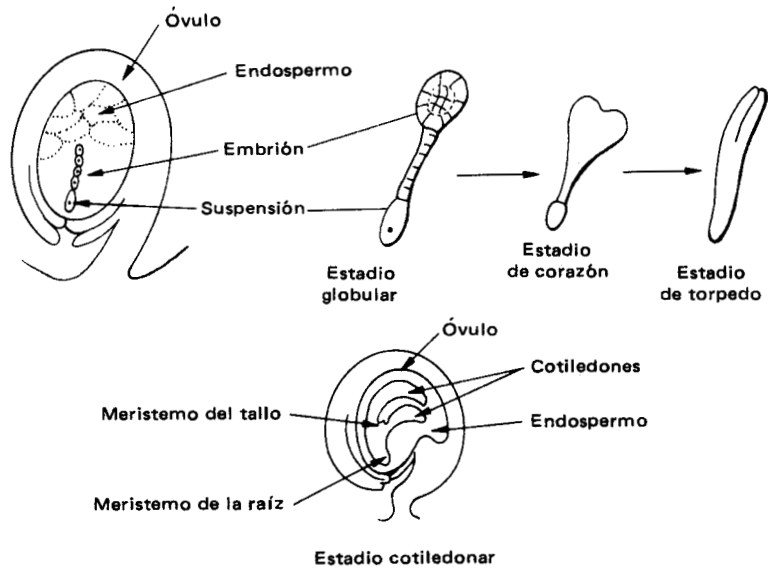


Figura 17-3. Estadios en el desarrollo del embrión de dicotiledónea.

El embrión pasa a través de los estadios globoso, de corazón y de torpedo, llamados así por su apariencia. Los dos lóbulos del estadio de corazón forman los cotiledones y en el estado cotiledonar el embrión ya ha desarrollado una radícula o meristemo radical y un meristemo del tallo (Figura 17-3).

Conforme crece el embrión, el endospermo va siendo digerido y sus sustancias usadas para la nutrición de aquél. Este proceso continúa sin pausas hasta que no queda nada de endospermo y los residuos de los materiales almacenados son transferidos a los cotiledones como en la semilla del frijol (ver Capítulo 4, página 77). Otra alternativa, como en el maíz, es que el endospermo quede en la semilla hasta la germinación, funcionando el cotiledón principalmente como un órgano de absorción más que de almacenaje.

Durante los inicios del crecimiento, el nivel de organización celular del embrión cambia de esencialmente cero en el cigote hasta un nivel muy alto en el embrión maduro. En este periodo el embrión se desarrolla de una sola célula totalmente heterótrofa a una unidad autótrofa capaz de desarrollarse posteriormente por sí sola. Evidentemente, en los primeros estadios el embrión es determinado fuertemente por factores del exterior (suministrados por el tejido del endospermo y del ovario), pero esta dependencia decrece gradualmente hasta cero. Por esta razón el embrión ha sido sujeto favorito de estudio de los fisiólogos vegetales que quieren conocer y entender la naturaleza y la importancia de los factores que controlan el crecimiento y el desarrollo. El estudio de embriones aislados *in vitro* y la inducción de embriogénesis en cultivos celulares han sido dos métodos muy provechosos.

CRECIMIENTO DEL EMBRIÓN IN VITRO. El cultivo de embriones aislados empezó poco después de principios de siglo y para la década de 1930 el fisiólogo americano P. White había desarrollado medios en los que embriones recién en el estadio de corazón se cultivaban con éxito. Pero en tanto que los embriones más avanzados crecían en medios relativamente simples con nutrientes inorgánicos y sacarosa,

los estadios iniciales requerían de la adición de muchos otros factores suplementarios, tan poco definidos (y en ese tiempo indefinibles) como el extracto de levadura. Más tarde se descubrió que la mejor fuente posible de nutrientes para el crecimiento embrionario era el endospermo y la adición de leche de coco al medio de cultivo, lo cual hizo posible el cultivo de embriones aislados en etapas muy iniciales del desarrollo.

Aunque la adición de leche de coco resolvió un problema, trajo otro consigo pues su composición es muy compleja y poco conocida. Es rica en nitrógeno orgánico, azúcares, una variedad de sustancias del crecimiento y en hormonas de todas las clases conocidas y muchos otros compuestos con mayor o menor grado de actividad fisiológica. Así que, si bien permite el cultivo *in vitro* de los embriones (así como de muchas otras células y tejidos), en realidad su uso representa la sustitución de un medio complejo desconocido por otro. Los esfuerzos por aislar todas las sustancias reguladoras del crecimiento de la leche de coco han tenido un éxito considerable en el laboratorio de F.C. Steward, de la Universidad de Cornell, pero aún queda mucho por conocer.

Se obtiene cierto éxito en el cultivo de embriones tempranos en medios sintéticos complejos (pero definidos) si están presentes varias condiciones adicionales. Así, los embriones muy tempranos requieren un potencial osmótico anormalmente bajo (tal vez el endospermo en degeneración provee altas concentraciones de compuestos solubles que bajan el potencial osmótico alrededor del embrión en su ambiente natural). Pero este requerimiento decrece conforme madura el embrión. Experimentos recientes indican que si en los diversos tipos se mantiene un correcto balance hormonal, el medio puede hacerse mucho menos complejo. Así, nuevamente se hace claro que los factores más importantes que influyen en el desarrollo son las fitohormonas y que éstas actúan juntas en un concierto balanceado, no solas o aisladas.

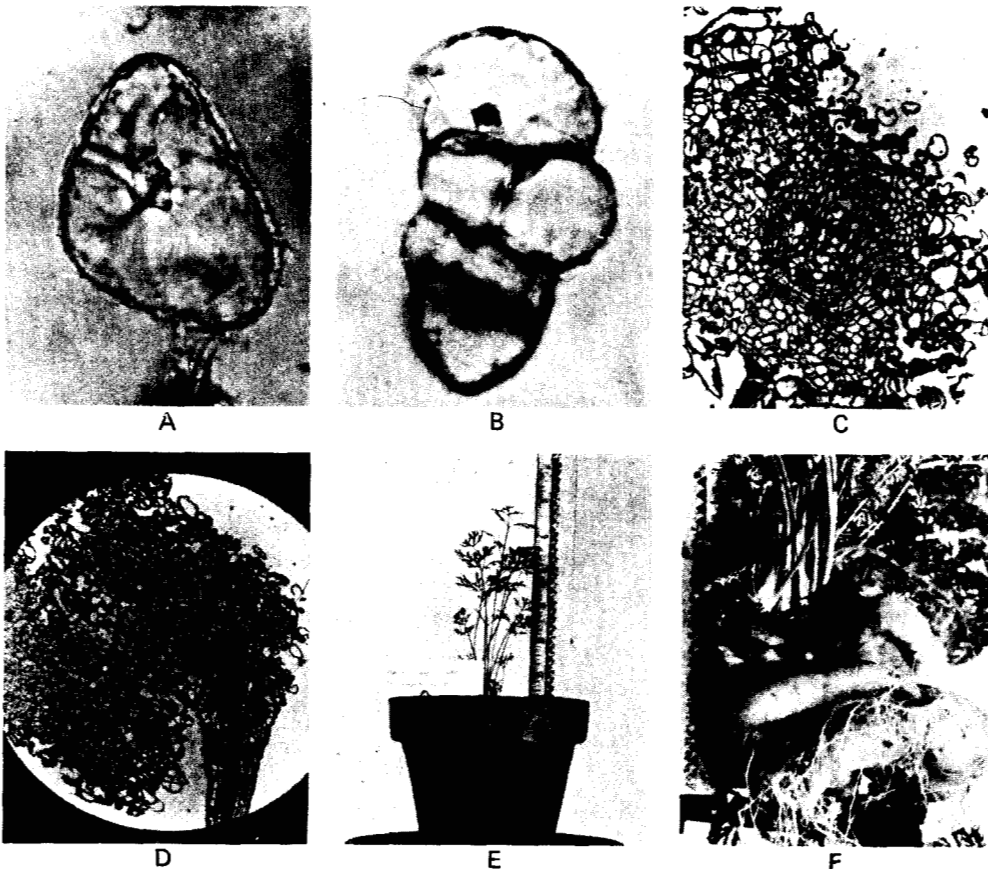
EMBRIOGÉNESIS EN CULTIVOS DE CÉLULAS Y TEJIDOS. Al fin de la década de 1950 el laboratorio de Steward realizó grandes progresos en el cultivo de células y tejidos aislados de varias plantas, particularmente zanahoria, usando el medio basal de White, fortificado con leche de coco. Se encontró que las células libres flotantes que se apelmazan por las masas de tejido en crecimiento, pueden plantarse en agar o suspenderse en medios apropiados. Cuando las células se tratan de este modo sufren el desarrollo embriológico normal, esencialmente, en las plantas de zanahoria; producen raíces y tallos y finalmente plantas maduras, completas, con flores. En las Figuras 17-14 y 17-15 se muestran ilustraciones de este proceso.

Posteriormente se vio que células de diversas fuentes, tratadas apropiadamente, podían revertir a la condición indeterminada característica del cigote y sufrir embriogénesis, o algo semejante, y producir plantas completas. El propio cigote y las células derivadas de un cultivo de embrión aislado son las que pueden cambiar así con mayor facilidad, requiriendo solamente endospermo natural o leche de coco adicionado al medio basal de sales y azúcares. Las células derivadas de partes de la planta más maduras o diferenciadas (tallos, raíz, etc.) tienen una respuesta restringida y requieren tratamiento adicional. Pueden regresar al estado de división irrestricta por la leche de coco, pero requieren la adición de auxina (IAA) o de las auxinas sintéticas ácido naftalenacético (NAA) o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D) para que puedan formar nuevas plantas, como se muestra en la Figura 17-4.

Es evidente que la capacidad de crecer mostrada por el cigote no se pierde por las células formadas al dividirse. La propensión morfogénica va enmascarándose conforme se desarrolla el organismo, pero puede reaparecer si las células se separan de su condición de tejido y se colocan en un medio idóneo. Una vez más, la importancia de un balance apropiado de hormonas y sustancias de crecimiento así como de los nutrientes (en este caso provisto por la leche de coco y la adición de hormonas sintéticas) se pone de manifiesto respecto a la inducción y mantenimiento de un desarrollo armónico.

TOTIPOTENCIALIDAD DE LAS CÉLULAS DE LA PLANTA. En la sección precedente se añadió una nueva dimensión en el estudio del desarrollo; esto es, que las células de varias partes de la planta puedan desarrollarse dando un nuevo individuo, dadas las condiciones apropiadas. Es decir, estas células son **totipotenciales**; tienen todo el potencial de desarrollo que tiene el cigote. Es claro que no todas las células

Figura 17-4. De una célula a una planta en la zanahoria. Secuencia en el desarrollo de: (A) células del floema de zanahoria suspendidas libremente; (B) agregados celulares; (C) colonias con nódulos o centros de crecimiento organizados; (D) raíces; (E) plántulas creciendo primero en tubos con agar y luego en recipientes con vermiculita, y (F) plantas con raíces tuberosas, de almacenaje, con un contenido de carotenos normal. (De F.C. Steward *et al.*: en D. Rudnick (ed.) *Synthesis of Molecular and Cellular Structure*. Copyright 1961. The Ronald Press, Nueva York. Usada con permiso. Fotografías originales cortesía del Profesor Steward.)



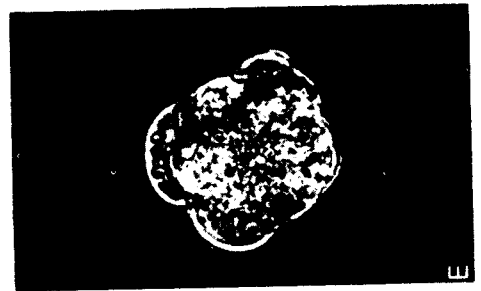
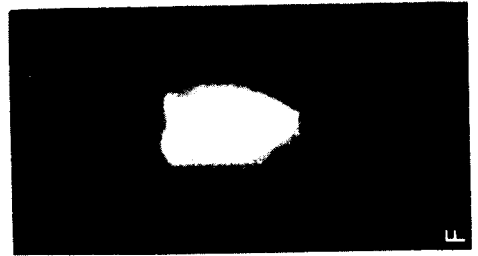
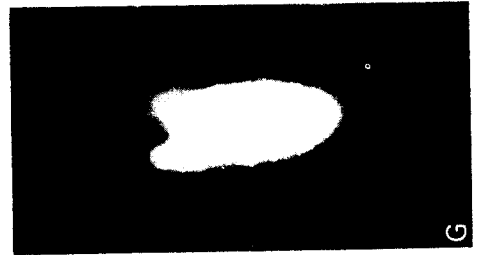
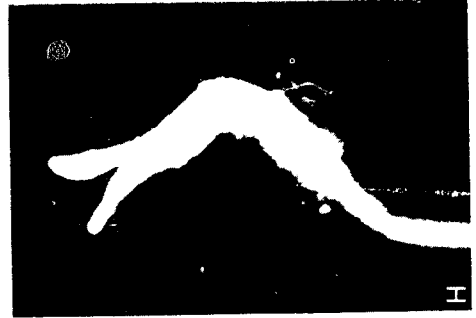
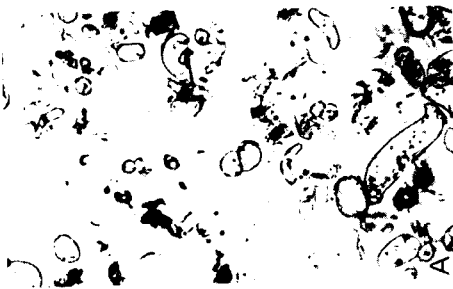
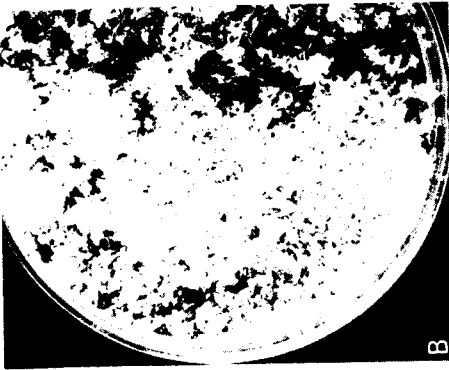
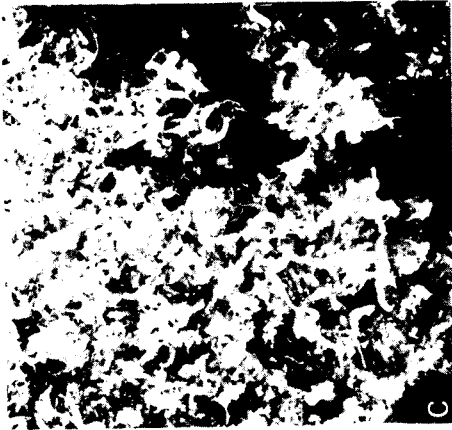




Figura 17-5. Desarrollo de plantas de zanahoria de células embrionarias suspendidas y libres.

A. Células de zanahoria cultivadas en medio líquido; la aspersión se filtra a través de un tamiz de seda. B. Desarrollo de un gran número de embrioides en caja Petri sobre la cual se dispersó la suspensión de células de zanahoria. En esta caja había aproximadamente 100,000 embrioides y todos ellos se derivaban de parte de las células de un embrión de zanahoria silvestre. C. La caja mostrada en B, aquí a mayor aumento. D. Crecimiento en medio líquido de muchas unidades de una suspensión celular similar a la mostrada en A. Pueden verse muchas masas globulares en varios estadios de desarrollo y un estadio de torpedo muy claro. En la segunda fila de fotografías se muestran estadios selectos en la embriogenia de la zanahoria, desarrollados

a partir de células libres. E. Estado globoso. F. Estado de forma de corazón. G. Estado de torpedo. H, I. Estadios cotiledonares. En la fila de abajo se muestran estadios del desarrollo de plantas desarrolladas a partir de embriones que provenían, a su vez, de células. J. Planta en agar. K. Planta con inflorescencias después de crecer seis meses. L. Detalle de la inflorescencia en una planta de Queen Anne's Lace (*Daucus carota* L.) desarrollada a partir de células embrionarias (ver A). Nótese las pocas flores rojas típicas en el centro de la inflorescencia. (De F.C. Steward, M.O. Mapes, A.E. Kent y R.D. Holstein: *Science*, 143:20-27 (1964) Copyright 1964, por la Asociación Americana para el Avance de la Ciencia. Usadas con permiso. Fotografías cortesia del Prof. Steward.)

pueden "rejuvenecerse" de este modo pues algunas han sido constreñidas en un molde específico por un evento irreversible, como la deposición de una pared celular gruesa e insoluble. No obstante, parece probable que todos los tejidos vegetales contengan algunas células totipotenciales, dadas las condiciones idóneas. Hay muchos ejemplos en el desarrollo normal de las plantas, de células que se rejuvenecen y empiezan a dividirse de nuevo. La formación de raíces laterales, la formación del cambium interfascicular en las dicotiledóneas y la formación del felógeno en el floema de los árboles son claros ejemplos (ver Capítulo 4). La reversión a la capacidad de embriogénesis de las células libres en un medio de cultivo es un ejemplo inducido experimentalmente de un determinismo natural normal.

Esto implica que cada célula viva de la planta lleva en su interior la totalidad de la información genética necesaria para hacer esa planta. Lo que la célula pierde durante su desarrollo no es la información, sino la capacidad de usar esa información. Así que cada célula posee en forma innata toda la capacidad de crecimiento, o potencial morfogénico, del cigote. Esto es una consecuencia natural del hecho que todo el material genético se duplica y se reparte por igual entre las células hijas durante la mitosis. Pero la capacidad de crecimiento debe estar controlada para que ocurra un desarrollo ordenado. En un tejido cada célula restringe en mayor o menor grado la capacidad de las otras células haciéndose posible así una ordenada cooperación en el desarrollo y el funcionamiento. Estas restricciones se llevan a cabo por la compleja interacción celular a través de la aparición de campos o gradientes de nutrientes, intermediarios metabólicos y hormonas.

CIRCULACIÓN EN UN SENTIDO EN EL DESARROLLO. Este problema puede verse desde otra perspectiva. El desarrollo y el crecimiento son, esencialmente, procesos en un solo sentido, solamente con reversiones ocasionales (retornos a un estado anterior). Es muy difícil concebir un mecanismo en el interior del banco de información genética que programe la totalidad de la información almacenada. Tal programación exigiría un complejo sistema de interruptores. El desarrollo se ha comparado a un programa de computadora en el que cada estadio debe completarse con éxito antes que pueda procederse al paso siguiente. Pero esto implica un sistema de programación mucho más complejo del que se supone que existe normalmente en el núcleo celular. Es mucho más simple ver al desarrollo como un programa de sentido único, porque cuando una célula se divide en dos no hay manera de volver atrás. Se ha dado un paso irreversible y se ha creado un nuevo marco de condiciones. Así es que puede considerarse que el programa es el *propio organismo*. La información genética es la que determina las diferencias entre los organismos y las especies. Pero es de la posición de la célula en el organismo y del estado de desarrollo de éste de lo que depende cuál fracción va a usarse en ese momento entre el total de información genética.

Se enfatiza aquí otra vez la importancia de la interacción celular, quizá a través de los plasmodesmos en el desarrollo del organismo.

También se deduce de ello que si se separan las células de su programa, y por tanto se les libera de sus restricciones, revertirán al principio del programa como corresponde a las células aisladas y empezarán a desarrollarse de nuevo como si fuesen cigotes. Todo lo que se requiere es, precisamente, un ambiente propicio. No es la negativa de las células sino la dificultad en rodearlas de este ambiente, lo que hace complicada la embriogénesis a partir de células vegetativas. El fisiólogo alemán G. Haberlandt predijo en 1902 que la embriogénesis sería posi-

ble; fue 60 años más tarde cuando W. Halperin, F.C. Steward y otros, en Estados Unidos, comprobaron que tenía razón.

FORMACIÓN DEL FRUTO Y SEMILLA

IMPLANTACIÓN DEL FRUTO. Después de la polinización empieza el desarrollo del fruto y de la semilla. Si la polinización no se efectúa la flor envejece rápidamente y muere. En las plantas apomícticas el sólo estímulo de la polinización es suficiente para iniciar el desarrollo del embrión; es de suponerse que el polen suministra sustancias de crecimiento u hormonas que estimulan el desarrollo del embrión. Las hormonas producidas por el polen desempeñan también un papel en la implantación del fruto o sea en la prevención de su abscisión. Puede asperjarse auxina (normalmente producida por el polen) a flores no polinizadas y como resultado se desarrollan frutos partenocárpicos (sin semilla). En algunas plantas, particularmente en especies de frutos con "hueso" como el durazno, ciruela, cereza y uva, el ácido giberélico actúa en lugar de la auxina. Se sabe que al menos en algunas de estas especies el polen produce una giberelina más que una auxina.

DESARROLLO DEL FRUTO Y DE LA SEMILLA. El primer estadio en el desarrollo del fruto y de la semilla es una rápida división celular sin mucho alargamiento. El factor principal parece ser la citocinina que puede ser producida en gran parte por el endospermo triploide (o pentaploide) que en este estadio se encuentra en crecimiento. Varios tejidos de la planta progenitora, el ovario, el receptáculo floral y a veces parte del escarpo floral, pueden tomar parte en la formación del fruto. Queda fuera del propósito de este libro la descripción de los diferentes tipos de desarrollo que producen la enorme diversidad de frutos. Los procesos principales son similares en la mayoría de las plantas.

Después de la división celular viene una fase de crecimiento principalmente por alargamiento celular. La evidencia que dan numerosos experimentos sugiere que está causada por las auxinas producidas por la semilla. Si se quitan las semillas a un fruto en desarrollo, éste se detiene, pero puede reiniciarse aplicando auxinas. El ya desaparecido fisiólogo francés J.P. Nitsch dice que el desarrollo del fruto en la fresa y en el pepino depende de las auxinas que se originan en el óvulo. Pueden lograrse fresas extrañas y mal formadas si se quitan todas excepto una o unas cuantas semillas y se restaura un crecimiento casi normal aplicando IAA en lanolina (Figura 17-6).

Como en el caso de la implantación del fruto, algunos frutos responden mejor a la giberelina que al tratamiento auxínico. Esto puede significar una diferencia en los mecanismos de respuesta. Sin embargo una explicación más probable es que en la mayoría de aquéllos la respuesta depende de ambas, auxinas y giberelinas, y lo que hace la diferencia entre las respuestas es la concentración natural presente en una u otra hormona. Otra alternativa es que pueden existir diferencias en el balance necesario entre las hormonas. En este estadio del desarrollo de los frutos la concentración de ácidos orgánicos y azúcares empieza a aumentar y el descenso resultante en el potencial osmótico se relaciona probablemente con el aumento en la absorción de agua y el crecimiento de las células por alargamiento.

MADURACIÓN DEL FRUTO. El proceso de maduración del fruto involucra muchos cambios químicos y fisiológicos. Los frutales han sido cultivados y sujetos a un

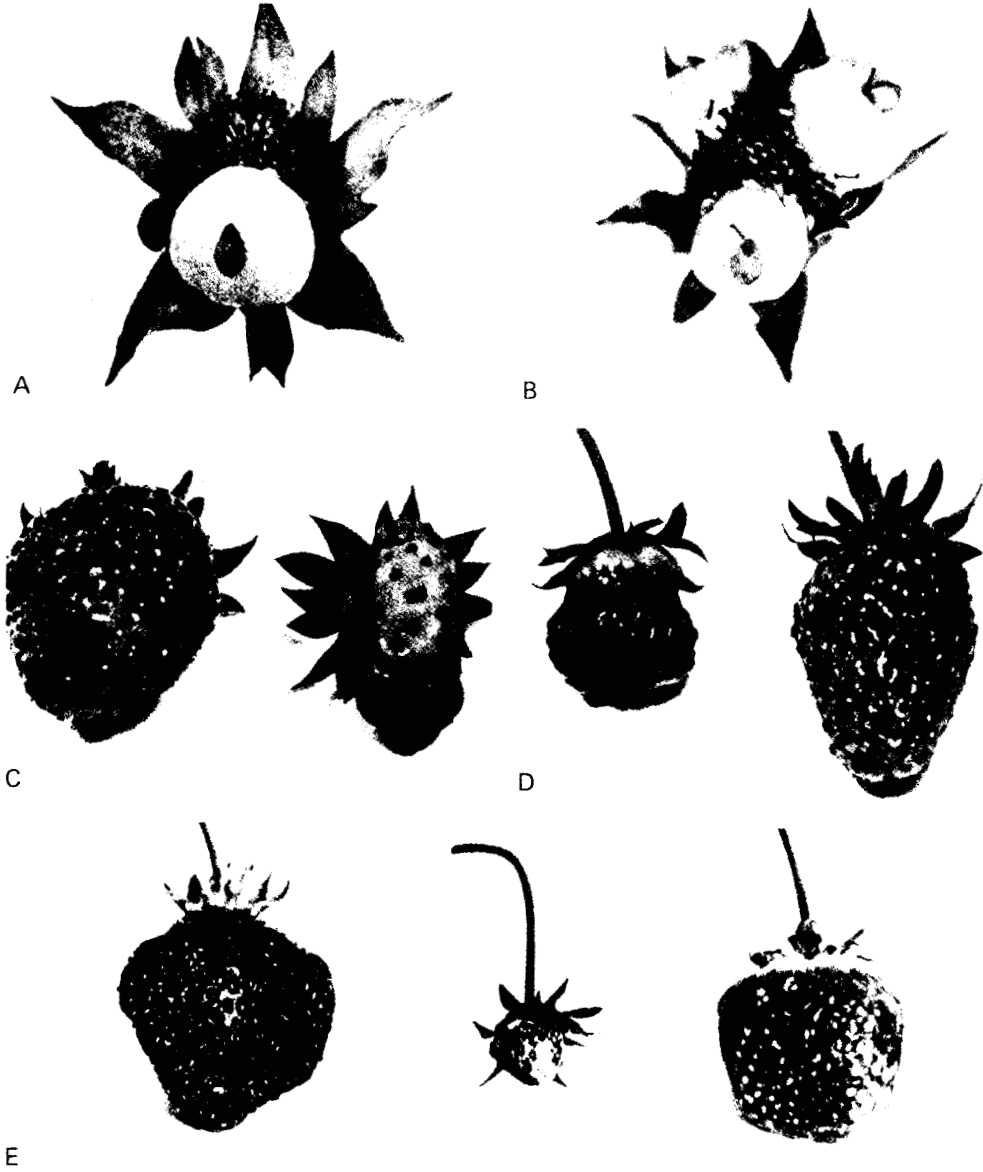


Figura 17-6. Desarrollo de fresas.

En las fotografías de arriba solamente uno (A) o tres (B) achenios fueron fertilizados. En (C) y (D) solamente se fertilizaron unos pocos achenios en las hileras verticales u horizontales (fresas normales hacia fuera, tratadas en el centro). En (E) la fresa de la izquierda es normal, a las otras dos se les quitaron los achenios y se trataron con pasta de lanolina. La del centro recibió solamente lanolina; la de la derecha recibió lanolina con 100 ppm de ácido β -naftoxiacético. (De J.P. Nitsch: *Amer. Jour. Bot.*, 37:211-15. 1959. Utilizada con permiso.)

intenso proceso de selección en vista de las características del fruto (sabor, tamaño, color, textura) así que muchos frutos familiares probablemente exhiben tipos de desarrollo muy alejados de su estado "natural". El proceso de maduración involucra la conversión de ácidos y almidón en azúcares libres, la elaboración de pectinasas que ablandan y finalmente rompen las paredes celulares y frecuentemente la elaboración de varios pigmentos, por lo general antocianinas y la pérdida de clorofila. Muchos de estos cambios son inducidos o causados por el etileno que es producido por el propio fruto.

La producción de etileno tiene una profunda consecuencia en el almacenaje. El etileno producido por cada fruto tiene un efecto acumulativo y estimula a los demás a madurar rápidamente y, coincidentemente, a producir más etileno. Así que el proceso de maduración se vuelve "autocatalítico" en una acumulación de frutos almacenados con resultados potencialmente catastróficos. El almacenaje en frío y la técnica de exponer los frutos a una corriente de gas inerte (nitrógeno o CO₂) que retarda la maduración porque quita el etileno conforme se produce, son métodos importantes para prolongar la vida de los frutos almacenados.

Un cambio fisiológico importante que ocurre durante la maduración es el climaterio respiratorio (ver Capítulo 6, página 132). Muchos frutos sufren el climaterio, y éste puede ser inducido por la adición de etileno en aquellos que no llevan a cabo este proceso. Por lo general el climaterio se acompaña de un breve pero intenso aumento en la producción de etileno. Esta producción puede elevarse nuevamente más tarde (Figura 17-7).

Se cree que el etileno incide en la maduración, incluyendo el climaterio respiratorio, de dos maneras. Tiene un gran efecto en la permeabilidad de las membranas y ciertamente la permeabilidad celular aumenta mucho durante la maduración. Esto permite el ablandamiento del fruto y que los metabolitos y las enzimas, que normalmente se mantienen separados, se entremezclen, acelerando en gran medida el metabolismo respiratorio. Se ha demostrado también que en algunos frutos hay un incremento en el contenido de proteína durante el climaterio y se ha sugerido que el etileno estimula la síntesis de proteínas durante ese proceso. Es de suponer que las proteínas así formadas tengan que ver con el proceso de maduración, y el climaterio podría ser un reflejo del incremento de las enzimas respiratorias. De cualquier modo, el climaterio es un proceso aerobio y puede impedirse o posponerse almacenando el fruto a una tensión reducida de oxígeno.

Muchos de los estudios fisiológicos sobre la maduración se han efectuado en frutas como la manzana y el plátano o banano que se almacenan por periodos largos. Estas investigaciones han dado lugar a descubrimientos prácticos de enorme valor comercial así como de importancia fundamental para la fisiología vegetal. Las técnicas desarrolladas para controlar la maduración de frutos almacenados incluyen el uso de hormonas y factores de crecimiento, de mezclas de alto nitrógeno, alto dióxido de carbono y bajo oxígeno, así como temperaturas cuidadosamente controladas. El reciente uso popular de bolsas de polietileno para empacar fruta tiene ventajas (el dióxido de carbono se incrementa y el oxígeno decrece en el interior) pero si la fruta madura al punto en que la producción de etileno llegue a un alto nivel, se producirá una maduración "autocatalítica" a menos que las bolsas se perforen para que éste escape. Este área de la fisiología vegetal es un buen ejemplo del efectivo intercambio de ideas entre los científicos, unos dedicados a la ciencia pura y otros a la investigación aplicada. Los descubrimientos

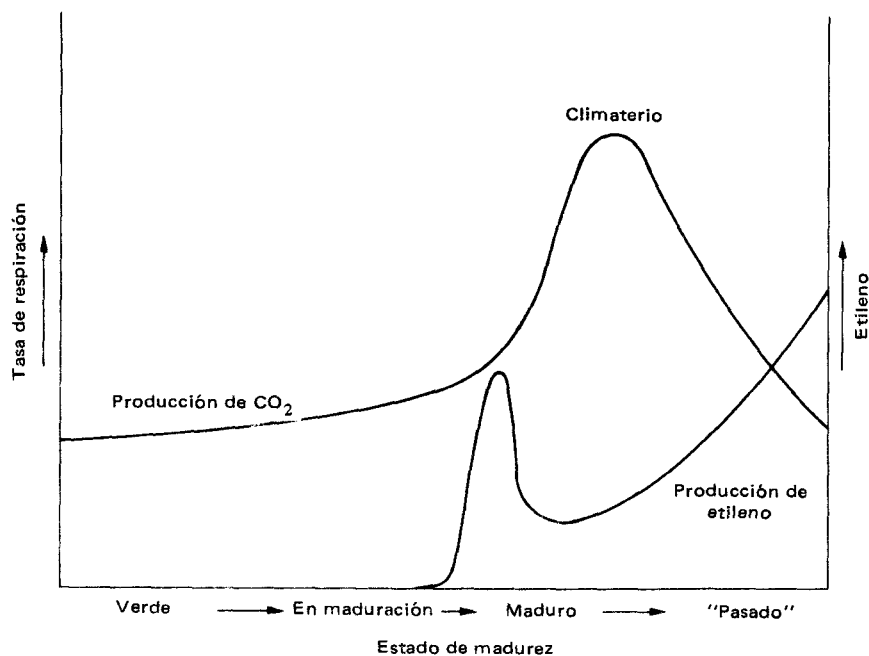


Figura 17-7. Relación entre la producción de etileno y el climaterio respiratorio en frutos en maduración.

importantes, los avances tecnológicos y el progreso del conocimiento han surgido de una síntesis de investigaciones e ideas de ambas ramas de la ciencia.

GERMINACIÓN

Las semillas maduran en el interior del fruto. Después de la maduración y la caída de los frutos, la semilla generalmente entra en letargo por un tiempo más o menos largo. Esto quiere decir que aunque se la humedezca y se le den condiciones que favorecen la germinación, ésta no se produce. El letargo se debe a la formación en la semilla de inhibidores químicos, a la carencia de las sustancias estimulantes necesarias (que más tarde suministrarán el embrión) o la resistencia mecánica de la testa de la semilla a la entrada del agua y del oxígeno. El letargo se rompe luego de que la semilla se sujeta a varias condiciones ambientales que pueden incluir un prolongado periodo de frío intenso, exposición prolongada a condiciones de fresco, condiciones de humedad en presencia de oxígeno (*estratificación*), calor intenso (incluso fuego), paso a través del intestino de aves o mamíferos, abrasión física (*escarificación*) o ataque por hongos. Todos estos requerimientos aseguran que la semilla sobreviva a través de subsiguientes periodos en condiciones bajo las cuales no podría crecer la plántula y aseguran que no germine hasta que halle buenas condiciones para el crecimiento. También ayudan a impedir la germinación que podría tener resultados desastrosos durante la temporada inclemente del invierno. Los mecanismos del letargo se exponen en detalle en el Capítulo 22.

Cuando ocurren las condiciones requeridas para romper el letargo, el embrión empieza a producir las giberelinas y las citocininas necesarias para contra-

restar la acción de los inhibidores del crecimiento e iniciar este proceso. En esta etapa, si se le agrega agua, la semilla germinará.

CONDICIONES PARA LA GERMINACIÓN. La germinación no ocurre sino hasta que las condiciones sean las correctas. Los factores principales son agua, oxígeno, temperatura y luz.

El agua es primordial pues las semillas están extremadamente deshidratadas. Normalmente contienen sólo del 5 al 20% de agua de su peso total y tienen que absorber una buena cantidad antes de que se inicie la germinación; el primer estadio de la germinación llamado **imbibición** es por lo tanto de rápida toma de agua. Hay indicaciones de que no hay crecimiento sino hasta que se alcanza un cierto nivel crítico de agua (diferente para los diversos tipos de semillas). Si se deseca la semilla después de pasado este punto y de haberse iniciado el metabolismo, muere. Después de la imbibición la absorción de agua decrece, la germinación prosigue y empiezan los procesos irreversibles que llevan al crecimiento y desarrollo.

El oxígeno es necesario para la germinación de la semilla. El metabolismo durante los estadios iniciales de la germinación puede ser anaerobio cambiando a aerobio, tan pronto como la testa se rompe y el oxígeno se difunde en su interior. La importancia del oxígeno queda ejemplificada en los experimentos de Yemm, con semillas de chícharo o guisante, expuestos en el Capítulo 6, Figura 6-18. Las semillas con la testa intacta requieren mucho más oxígeno para respirar al máximo que aquellas a las que se les quitó la testa.

Una temperatura correcta es importante para la germinación; generalmente las semillas no germinan por debajo de una cierta temperatura diferente según la especie. La luz también es importante para la germinación de algunas semillas. Las semillas muy pequeñas tienen tan solo mínimas cantidades de alimento almacenado para los principios del crecimiento del embrión, por lo que les es necesario volverse autótrofas cuanto antes. Si germinan en el suelo muy profundamente pueden agotar sus reservas antes de alcanzar la superficie. La exigencia de luz impide que esto suceda y asegura que la germinación ocurra solamente en la superficie o cerca de ella. El pigmento fotosensible es el fitocromo que se estudiará en detalle en el Capítulo 20. Solamente pocas semillas muestran respuesta a la luz; la lechuga "Grand Rapids" se ha estudiado mucho por su enérgica respuesta. La germinación de otras semillas es inhibida por la luz. Éste puede ser también un mecanismo de protección que impide a las semillas con germinación lenta el que éste se produzca en la superficie durante un breve chubasco, pues se podría desecar antes de que sus raíces alcanzaran una capa de suelo con humedad constante y suficiente.

La edad de las semillas es un factor de importancia en la germinación. Contrariamente a la creencia popular, pocas son las que pueden sobrevivir durante muy largo tiempo. Hay constancia auténtica de que algunas sobrevivieron un almacenaje de más de 100 años, pero la mayoría duran cuando mucho unos pocos años. Algunas son capaces de sobrevivir solamente pocos días o semanas. Guardadas a muy baja temperatura (congelación) o bajo condiciones anaerobias parecen durar más. Ha habido muchos intentos de estudiar el metabolismo de semillas en inactividad o durmientes (es decir, que no germinan porque las condiciones no son buenas; letargo implica incapacidad de germinar aun en condiciones ideales). Sin embargo, parece que la bajísima absorción de oxígeno de tales semillas es probablemente el resultado de procesos no metabólicos, destructores, de lenta

autooxidación. Parecería lo más probable que cuanto más lentamente ocurran estos procesos más larga sería la vida de la semilla en almacenaje.

MOVILIZACIÓN DE LAS RESERVAS. En algunas semillas (primariamente monocotiledóneas) el endospermo es retenido hasta la germinación, en tanto que en otras (principalmente dicotiledóneas) las hojas cotiledones del embrión crecen y absorben todos los nutrientes contenidos en el endospermo durante la maduración del fruto antes de que aquéllas caigan. En cualquier caso, al germinar se tiene que dirigir y movilizar una gran cantidad de material de reserva, como proteínas, grasas y almidón u otros carbohidratos para nutrir a la plántula en crecimiento. Esto quiere decir que las enzimas digestivas deben activarse o sintetizarse inmediatamente después de empezar la germinación.

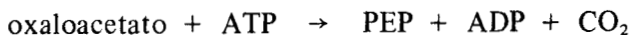
Al parecer las giberelinas son muy importantes en este proceso. Las semillas de muchos cereales (monocotiledóneas) tienen una estructura tal que facilita estudiar su germinación. El endospermo consiste en un tejido harinoso rodeado por unas células con proteínas llamadas la capa de aleurona; es aquí donde se elaboran o secretan muchas enzimas digestivas.

De las dos enzimas que se requieren para la digestión del almidón (ver Capítulo 6, página 129) la α -amilasa está presente en la semilla antes de la germinación, la α -amilasa y las proteínas aparecen inmediatamente después del inicio de la germinación. Se ha encontrado que si se quita el embrión no aparecen enzimas (particularmente amilasas); pero si se añaden concentraciones muy bajas de ácido giberélico (como $10^{-10} M$) tiene lugar la producción de enzimas digestivas. Se encontró que la α -amilasa se *activa* como resultado de la acción de la giberelina, pero hay diversas evidencias que sugieren que la α -amilasa y quizá las proteasas se sintetizan "de novo" por acción de la giberelina.

Varner encontró que en la enzima α -amilasa se incorporan aminoácidos C_{14} , lo que demuestra una nueva síntesis de la cadena de aminoácidos. Cuando se induce α -amilasa en presencia de $H_2^{18}O$ en lugar del $H_2^{16}O$ normal, la proteína enzimática es más densa, lo que se determinó por una centrifugación cuidadosa a través de una densa capa de solución de cloruro de cesio. Esto demuestra que la enzima se ha sintetizado "de novo" a partir de aminoácidos conteniendo ^{18}O que se han derivado de la hidrólisis de otras proteínas preexistentes en la semilla. Todos estos puntos sugieren que las giberelinas actúan al nivel de genética molecular como desrepresores de los genes responsables de la síntesis de amilasa. Se ha demostrado que es el embrión, sin lugar a dudas, el que suministra la giberelina necesaria para iniciar la activación o síntesis de varias enzimas que actuarán para su propia nutrición durante la germinación y tiempo después. Además, al germinar el embrión uno de los primeros eventos metabólicos es la elaboración de auxina en el coleóptilo. Esto no afecta tan sólo al crecimiento del coleóptilo (ver Capítulo 18) sino que también induce la formación de tejido vascular por el cual se mueve el ácido giberélico y los nutrientes del endospermo se transportan al embrión. Así es como éste controla por síntesis hormonal la movilización de sus nutrientes y por lo tanto su propio crecimiento.

Las semillas que almacenan grasas, como la higuera o ricino y calabaza, tienen un interesante proceso metabólico en la movilización y conversión de sus grasas a azúcar que puede transportarse al embrión en crecimiento. Las grasas se oxidan primero dando acetil-CoA por la vía de la β -oxidación (Capítulo 6, página 132). La acetil-CoA así formada entra en pequeñísimos cuerpecillos llamados

glioxisomas. Estos organillos subcelulares que se rodean por una sola membrana fueron descubiertos por el fisiólogo vegetal americano (originalmente británico) H. Beevers en 1966. Contienen la maquinaria enzimática del ciclo del glioxilato (Capítulo 6, página 134) que tiene la función de convertir dos moléculas de acetil-CoA en una de succinato. Este es convertido luego en ácido oxaloacético que es descarboxilado por la enzima carboxikinasa para formar fosfoenol piruvato (PEP)



El PEP así formado es convertido en azúcar por reacciones que son esencialmente inversas a las de la glicólisis. Una diferencia es que la FDP es convertida en F-6-P por una fosfatasa en lugar de la acción inversa de la fosfofructokinasa que opera en la glicólisis. La fosfatasa tiene un equilibrio que favorece fuertemente la producción de F-6-P lo que lleva la reacción a la producción de azúcares. El poder reductor y el ATP necesarios para efectuar la glicólisis a la inversa probablemente se derivan de las oxidaciones del ciclo del glioxilato, de la conversión de succinato en ácido oxaloacético y de la β -oxidación de las grasas que produce NADH. A su vez, éste puede introducir electrones en la cadena de transporte de éstos generando ATP.

NUTRICIÓN DE LA PLÁNTULA. La digestión de las reservas del embrión o de los cotiledones da por resultado aminoácidos, azúcares, nucleótidos y ácidos orgánicos. Antiguamente se pensaba que todos estos productos solubles se movilizaban y transportaban al embrión en desarrollo donde se reestructuraban dando nuevas proteínas, carbohidratos, núcleo, proteínas y lípidos. Pero se ha aclarado, sobre todo por las investigaciones del gran fisiólogo ruso D. Przhanishnikof, que solamente ciertos compuestos son transportados y la movilización del nitrógeno en particular requiere una cantidad considerable de energía metabólica. Los aminoácidos provenientes del rompimientos de las proteínas almacenadas son desaminados en su mayoría, y los ácidos orgánicos resultantes pueden usarse para la respiración o bien como esqueletos de carbono para la formación de compuestos transportables. Éstos son por lo general amidas, glutamina o asparagina (la glutamina parece ser la más usual) aunque algunos otros aminoácidos son transportados extensivamente en las plantas (por ejemplo, homoserina en el chícharo). Los esqueletos de carbono para la síntesis de amidas parecen provenir del azúcar más que de aminoácidos derivados de las proteínas. Przhanishnikof hizo notar que la síntesis de amidas requiere la presencia de azúcares y de compuestos nitrogenados solubles. La energía para la síntesis de compuestos transportables viene probablemente de la respiración de algunos ácidos orgánicos derivados de la degradación de los aminoácidos.

Los compuestos nitrogenados que se transportan son reestructurados en el embrión en desarrollo usando de nuevo esqueletos de carbono derivados de los azúcares transportados, para formar los aminoácidos que se requieren para la síntesis proteica y el crecimiento. Un resumen de estos procesos se presenta esquemáticamente en la Figura 17-8.

Ciertos aminoácidos pueden transportarse como tales en algunas plántulas. La fisióloga canadiense Ann Oaks ha demostrado que la leucina se transporta a los ápices de las raíces de las plántulas de maíz donde tiende a regular por medio de

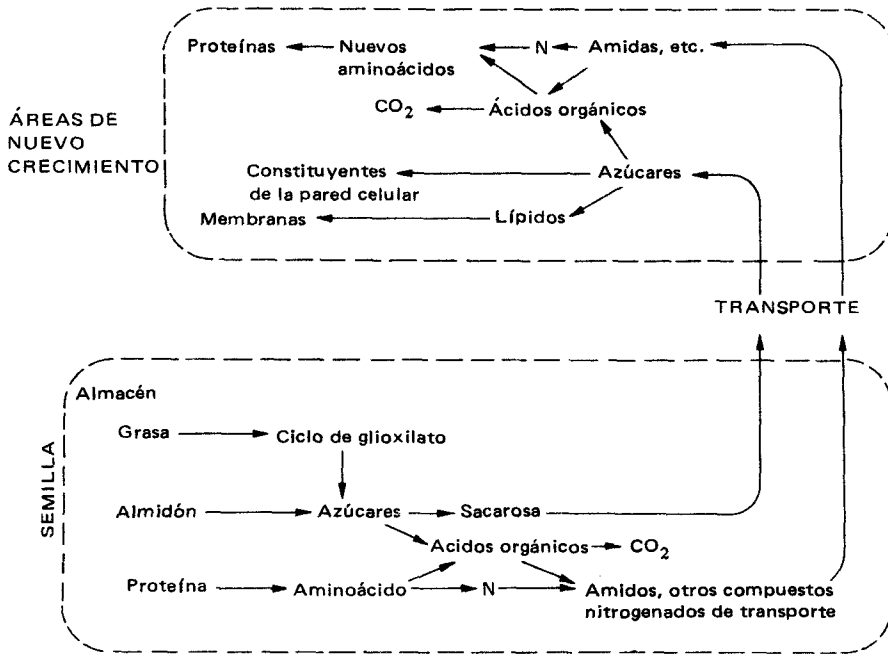


Figura 17-8. Movilización de los recursos nutricionales en una semilla en germinación.

su concentración la síntesis de leucina *in situ*. Es interesante hacer notar que la leucina suministrada de modo exógeno no tiene esta capacidad de regulación. Evidentemente la leucina que llega por la ruta de transporte normal es accesible al sitio de su síntesis en tanto que la que se suministra externamente no lo es. Esta manera de compartimentar los aminoácidos es un fenómeno común en las plantas según lo demostraron Steward y colaboradores; puede proveer un control extra en el metabolismo vegetal permitiendo que el almacenaje y la actividad metabólica relativa a la síntesis proteica prosigan sin interferir (por acción de masas o por mecanismos moleculares de control) con la síntesis de los aminoácidos destinados a formar proteínas durante el crecimiento y desarrollo.

LECTURAS ADICIONALES

Ver la lista en el Capítulo 16.

Black M.: *Control Processes in Germination and Dormancy*. Oxford University Press. Londres. 1972.

Crane, I.C.: Growth substances in fruit setting and development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:203-26. 1964.

Hansen, E.: Postharvest physiology of fruits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17:459-80. 1966.

Rosen, W.G.: Ultrastructure and physiology of pollen. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19:435-62. 1968.

Salisbury, F.B.: *The Flowering Process*. Pergamon Press. Nueva York. 1963.

Schwabe, W.W. Physiology of vegetative reproduction and flowering. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. VI-A. Academic Press. Nueva York. 1971. pp. 233-41.

Capítulo 18

PATRONES DE DESARROLLO

DESARROLLO DE LA PLÁNTULA

Después de la germinación el meristemo de la raíz del embrión se activa y crece rápidamente, iniciándose el desarrollo de la raíz primaria. Posteriormente el meristemo principal de la parte aérea de la planta empieza a crecer. En algunas plantas los cotiledones son arrastrados hacia arriba al crecer el hipocotilo; en otras, aquéllos quedan bajo tierra y solamente el epicótilo crece sobre el suelo (ver Capítulo 4, página 77).

El delicado meristemo radical que va empujando a través del suelo por la expansión de las células tras de sí, está protegido de daño por la cofia o piloriza. El meristemo apical del tallo tiene una protección diferente. En las monocotiledóneas se protege por el coleóptilo, la primera hoja cotiledonar que envuelve al talluelo en desarrollo hasta que alcanza la superficie del suelo; cuando lo hace el coleóptilo cesa de crecer y el talluelo que está en su interior se abre paso a través del ápice. En muchas dicotiledóneas el talluelo se encorva cerca del ápice formando el cayado de la plúmula. Por lo tanto es la porción curvada del tallo la que empuja primero al atravesar el suelo, más que el meristemo y las hojitas en desarrollo. Cuando el cayado de la plúmula alcanza la superficie del suelo se endereza y los cotiledones o las primeras hojas se despliegan como se muestra en la Figura 18-1.

FOTOMORFOGÉNESIS. Los patrones de conducta recién mencionados son, evidentemente, respuestas del coleóptilo o de la plúmula a la percepción de la luz al alcanzar la superficie del suelo, ya que cuando el embrión se desarrolla en la oscuridad el coleóptilo continúa creciendo y el cayado de la plúmula no se endereza. Esta respuesta parece ser similar a la de la luz en la germinación que se expuso en el capítulo precedente. El ápice del coleóptilo y la plúmula parecen ser los tejidos sensitivos.

El mecanismo sensorio es a través de la absorción lumínica por el pigmento fitocromo cuyo mecanismo de acción se examinará en detalle en el Capítulo 20. Pueden percibirse intensidades muy bajas de luz roja pero la luz de longitud de onda más corta no parece ser tan efectiva. No obstante, ciertas plántulas que normalmente no forman un cayado en la plúmula (por ejemplo, la lechuga "Grand Rapids") sí lo forman al ser iluminadas con luz roja débil y el efecto es invertido por la luz rojo-lejano fuerte o azul. Las longitudes de onda más activas son absor-

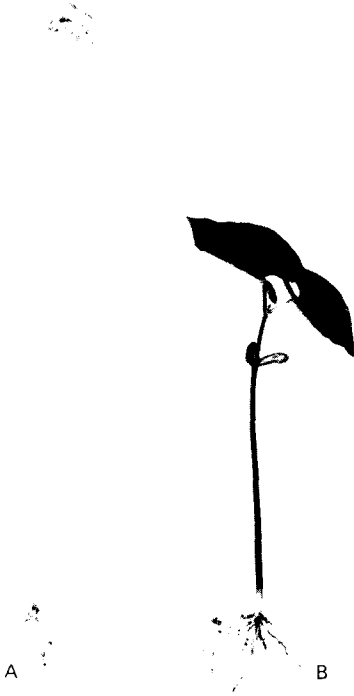


Figura 18-1. Fotografía de plántulas de frijol germinadas durante 8 días en la oscuridad. (A) o a la luz (B). Nótese el cayado de la plúmula en A que se ha enderezado en B.

bidas característicamente por una u otra de las formas del fitocromo. Entonces, la naturaleza de la respuesta a la iluminación parece depender del tejido, aunque el mecanismo sensorio sea el mismo en todos los casos.

Las plantas que crecen en la oscuridad aparecen característicamente ahiladas o etioladas; es decir, sin clorofila, muy alargadas, con los tejidos vasculares y de soporte pobremente desarrollados, hojas con poco crecimiento y el cayado de la plúmula se endereza lentamente, si es que lo hace. Esta condición se presenta en la Figura 18-2. Todas estas anomalías del crecimiento se pueden prevenir iluminando la planta con una media luz, a niveles inadecuados para la nutrición fotosintética del embrión. Además, el espectro de acción de la luz que impide dichas anomalías indica que todas ellas están total, o al menos parcialmente, mediadas por el fitocromo.

La presencia o ausencia de luz es, por lo tanto, uno de los factores ambientales más importantes que desencadena procesos de desarrollo en la plántula y en la planta en crecimiento. No sólo la presencia o ausencia de luz es importante, sino también su calidad y a veces su cantidad y periodicidad, y algunas de estas respuestas son muy afectadas también por la temperatura. Todo este tópico de periodicidad y medición del tiempo se examinará en el Capítulo 20.

Muchas respuestas inducidas normalmente por la luz pueden simularse por la aplicación de hormonas apropiadas, generalmente auxinas o giberelinas. Las reacciones de las diversas plantas a las diferentes hormonas no son iguales y con frecuencia una hormona puede causar resultados opuestos en plantas diferentes. Se considerarán algunas de estas respuestas en detalle en los dos capítulos siguientes. Ahora es suficiente enfatizar el hecho de que toda la secuencia de respuestas bioquímicas y genéticas que da por resultado el desarrollo, es puesta en marcha,

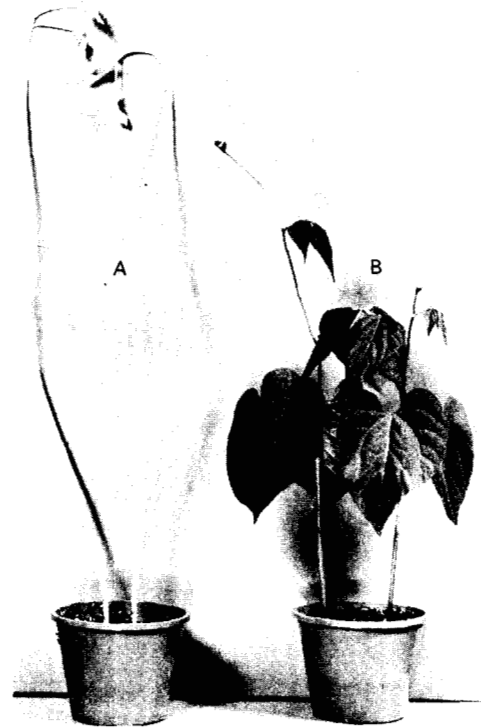


Figura 18-2. Fotografía de plantas de frijol desarrolladas durante 22 días en la oscuridad (A) o a la luz (B). Nótese el tallo delgado y alargado, las hojas pequeñas, la ausencia de color y la presencia del cayado de la plúmula en la plántula etiolada (A).

directamente o a través de las sustancias de crecimiento, después de que la planta percibe la luz y otros estímulos ambientales.

INICIACIÓN DE ÓRGANOS EN CULTIVO DE TEJIDOS

Hay muchas investigaciones sobre el crecimiento de tejido del callo en medio de cultivo y sobre los factores que lo inducen a tener un crecimiento organizado. Algunos de los experimentos se consideraron en los capítulos previos al estudiar la totipotencialidad y el control del crecimiento y morfogénesis. Aquí se verán los factores que inducen a ciertos tejidos a diferenciarse como raíces, hojas, tallos o flores.

Por ejemplo, se recordará que en el extremo basal de una estaca de sauce se forman raíces y en el extremo apical se desarrolla tallo (Figura 16-18). Esto se debe a la distribución basipétala de la auxina en la ramilla. La pregunta que se debe hacer es: ¿requiere de estímulos cualitativamente diferentes la iniciación de raíces y tallos? Es decir, ¿son los estímulos formadores o iniciadores de raíz de diferentes clases que los formadores o iniciadores del tallo? Los experimentos de los fisiólogos americanos F. Skoog y C.O. Miller demuestran que la variación en las concentraciones relativas de dos diferentes hormonas, IAA y cinetina, determina la producción de raíces o de tallos en cultivos de callo de tabaco como se ve en la Figura 18-3 (ver también Figura 16-13). Estos resultados indican claramente que no hay necesidad de postular sustancias formadoras de órganos específicos. La desrepresión de la información que induce la formación, sea de raíces o de tallos, se lleva a cabo claramente por los mismos agentes, IAA y citocininas, pero en concen-

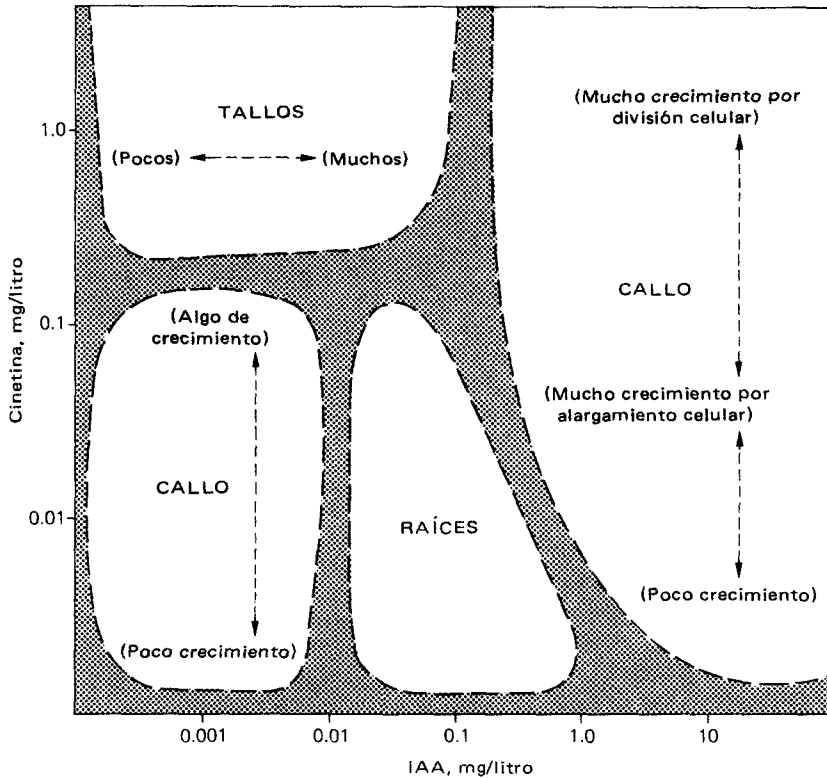


Figura 18-3. Interacción de IAA y cinetina en el crecimiento y desarrollo del callo de tabaco. (De las investigaciones de F. Skoog *et al.*)

tracciones relativas diferentes. Se necesita más IAA para estimular el desarrollo de raíces, como lo demostró el experimento con estacas de sauce, y se necesita más citocinina para el desarrollo de tallos.

Los experimentos de Skoog y sus colaboradores muestran también que el callo crece mucho más en presencia de alta concentración de IAA cualquiera sea la concentración de cinetina (Figura 18-3). Sin embargo, hay una diferencia cualitativa en el crecimiento. Con bajas concentraciones de cinetina el callo es "aguado", compuesto por grandes células que han crecido por expansión. En presencia de 1 mg/litro de cinetina el callo es denso y compuesto de un gran número de pequeñas células meristemáticas.

De modo similar, F.C. Steward y su grupo han mostrado que la adición de diferentes estímulos (fracciones aisladas del endospermo líquido del coco o del castaño de Indias, solas o juntas con hormonas naturales o sintéticas) determinan que diversos cultivos de tejidos vegetales crezcan siguiendo diferentes caminos: ya sea por división o alargamiento celular. Así es que no hay hormonas específicas para la división o para el alargamiento; también aquí la respuesta es determinada por las concentraciones relativas de las sustancias de crecimiento que ocurren normalmente, o por sus sustitutos. No todos los tejidos responden igualmente en el laboratorio. Parece probable que no se trata de que falte un factor desconocido, sino que aún no se descubre la combinación precisa de factores del crecimiento y de sus circunstancias.

La complejidad de esta situación puede ilustrarse por las referencias sobre

tumores vegetales producidos por la bacteria inductora de tumores *Agrobacterium tumefaciens*. Las células de muchas plantas que han sido dañadas o irritadas son susceptibles a la infección por la bacteria. Después de ésta aparecen tumores que finalmente llegan a encontrarse libres del organismo infeccioso que muere, y pueden aparecer tumores secundarios estériles en otros lugares de la planta. Éstos pueden ser cultivados y bajo condiciones normales no revierten a un crecimiento normal.

Si el organismo causal muere por elevación térmica después de un corto tiempo, puede ser que los tumores reviertan parcialmente a formas de desarrollo tipo organoide; al parecer la capacidad de crecimiento normal no se ha perdido totalmente sino solamente está enmascarada.

Los fisiólogos americanos W.R. Sharp y J.E. Gunkel han desarrollado recientemente un sistema interesante usando dos especies de tabaco, *Nicotiana glauca* y *N. Langsdorffii* y un híbrido de ambas. Aparecen una gran cantidad de diferentes tipos de tumores, espontáneamente después de una herida, o como resultado de la infección por cepas de *A. tumefaciens*. Las diferencias entre estos tipos de tumores incluyen su grado de autonomía (sus necesidades de nutrientes orgánicos específicos o de factores del crecimiento), su habilidad de organizarse al grado de producir órganos, estructuras organoides o nuevas plantas completas y su tendencia a producir crecimiento canceroso en la planta intacta. En la Figura 18-4 se ilustran estos tipos de tumores. Cada tipo tumoral es estable y crece *in vitro*, pero muchos de ellos pueden convertirse en otras formas (por ejemplo, pasar de amorfo a organoide, o de callo organoide a planta intacta) por la adición de nitrógeno orgánico, vitaminas, la hormona IAA o por golpe (shock) de calor (Figura 18-4, números 12 y 13). Así que estos sistemas pueden cambiar de un estado estable a otro. Ya que son interconvertibles, todos contienen la misma información genética, así que este sistema constituye un modelo valioso usado para estudiar los patrones metabólicos en varios tipos de tumores y los mecanismos que los interconvierten.

Uno de los retos serios que la agricultura moderna ha lanzado a la fisiología vegetal es la necesidad de efectuar clonaciones de especímenes muy ventajosos de plantas cultivadas. Por ejemplo una planta mutante de cereal puede ser más corta o más vigorosa o producir más grano que las que están en el campo. Esta predisposición puede ser difícil aislar o de recobrar por experimentos de hibridación y ciertamente tomaría su tiempo. Las técnicas de cultivo de tejidos permiten hoy desarrollar masivamente nuevas plantulillas a partir de células aisladas o de cultivos celulares de esa planta, acortando mucho el tiempo preciso para llegar a probar y producir un nuevo cultivar. Pero muchos cultivos celulares son difíciles de desarrollar. Algunos forman solamente tallos, pero no raíces; otros solamente forman raíces. Actualmente se llevan a cabo en todo el mundo muchos programas de investigación para estudiar el desarrollo de las plantas; en China, particularmente, se han desarrollado maneras ingeniosas de iniciar y promover el crecimiento de tallo y raíz a partir de callo por medio de tratamientos químicos y hormonales o por shock fisiológico.

DESARROLLO DE LA RAÍZ

EL MERISTEMO TERMINAL. El crecimiento de la raíz es simple comparado con el del tallo. Dado que el meristemo radical produce solamente un eje, no se ramifica, así que la raíz no tiene nudos. Hay cierta discusión sobre el tamaño del meristemo. Algunos experimentos sugieren que tan sólo una o muy pocas células originan fi-

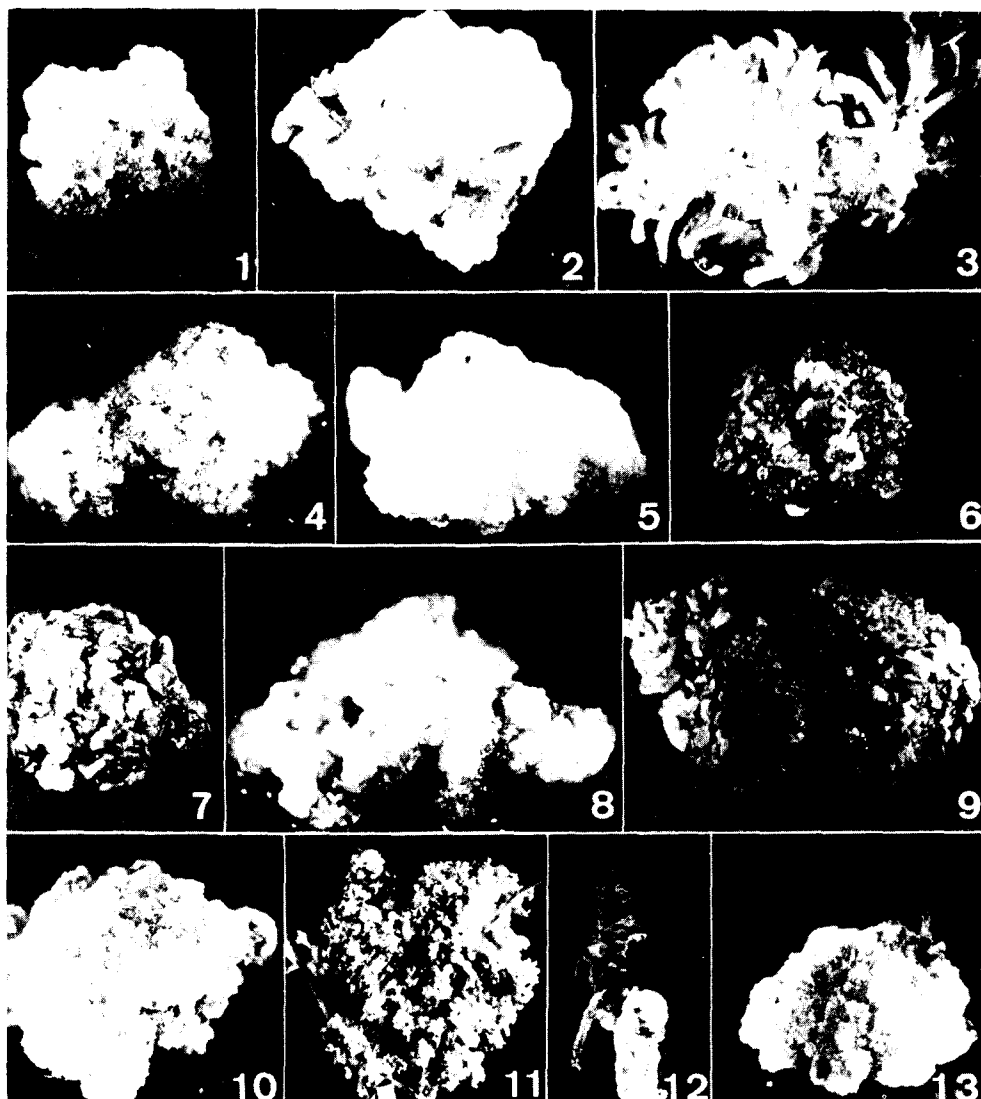


Figura 18-4. Tejidos de *Nicotiana glauca*, *N. langsdorffii* y el híbrido entre ellas después de 4 semanas en cultivo.

(1) Callo de médula de *N. glauca* (verde pálido, esponjoso). (2) Tumor de agalla de *N. glauca* (cepa B-6) (amoro, blanco, duro). (3) Tumor de agalla de *N. glauca* (cepa T-37) (Organoide, blanco verdoso, suave). (4) Callo de médula de *N. langsdorffii* (amoro, verde pálido, duro). (5) Tumor de agalla B-6 de *N. langsdorffii* (amoro, blanco, esponjoso). (6) Tumor de agalla T-37 de *N. langsdorffii* (organoide, blanco-verdoso, suave). (7) Callo de médula híbrido (organoide, blanco-verdoso, suave). (8) Tumor de agalla B-6 híbrido (amoro, blanco amarillento, duro). (9) Tumor de agalla T-37 (organoide, blanco-verdoso, suave). (10) Tumor seminal híbrido (amoro, verde pálido, duro). (11) Tumor espontáneo híbrido (organoide, blanco-verdoso, duro). (12) Tumor de agalla B-6 de *N. glauca* que ha sido transformado por golpe ("shock") de calor de amoro a organoide. (13) Tumor de agalla B-6 de *N. langsdorffii* en estado temprano de transformación de amoro a organoide después del golpe ("shock") de calor. (De W.R. Sharp y J.E. Gunckel: *Plant Physiol.*, 44:1073-79 (1969). Con permiso. Fotografías por cortesía de J.E. Gunckel.)

nalmente a todas las células de la raíz. El fisiólogo americano R.T. Brumfield trató ápices de raíz con rayos X, causando anomalías cromosómicas en ciertas células que podían detectarse al microscopio. Todas las células derivadas de una inicial "marcada" estarían también marcadas, así que se podía seguir la distribución de la progenie de células iniciales específicas. Entonces se dejó que la raíz creciera por un tiempo, tras de lo cual se la examinó cuidadosamente. Los experimentos de Brumfield sugieren que solamente unas pocas —quizás sólo tres— células iniciales son finalmente las responsables de la producción de todas las células de la raíz.

Experimentos posteriores del citólogo británico F.A.L. Clowes dan otra conclusión. Las raíces se trataron con timidina marcada con el isótopo radioactivo del hidrógeno, tritium (^3H). La timidina se utiliza en la síntesis del DNA, pero no en la del RNA, así que las células que sintetizan DNA al prepararse para la división celular toman timidina- ^3H y pueden identificarse por la técnica de autorradiografía de tejidos. En esta técnica un corte delgado o una preparación de tejido aplastado se coloca en un portaobjeto y se cubre con una emulsión fotográfica sensitiva a las radiaciones (partículas β) emitidas por el tritium. Después de un tiempo la película (por lo general aún en el portaobjeto) se revela. La localización del tritium en el tejido y dentro de las células puede verse porque la emulsión se oscurece como se ve en la Figura 18-5.

Los experimentos de Clowes demuestran la existencia de un centro inactivo que consiste en cierto número de células que no se dividen, localizado justo detrás del ápice de la raíz (Figura 18-5). Éste está rodeado por un grupo o capa de células en división que dan origen a columnas de células que forman los tejidos de la raíz. La punta de ésta está protegida por la cofia; ésta se desarrolla a partir de un meristemo cerca de la superficie apical de la raíz que produce nuevas células en el centro para reemplazar a las de la superficie externa que sufren desgaste o abrasión al crecer la raíz.

CONTROL DEL CRECIMIENTO RADICAL. Al parecer el crecimiento de la raíz está normalmente bajo el control de la concentración de la auxina, pero esto no es seguro. Hace muchos años el fisiólogo americano P.R. White, logró cultivar ápices de raíz de tomatillo en un medio relativamente simple, con sales, azúcar y extracto de levadura de cerveza. Aparentemente las raíces crecían indefinidamente, así que si necesitaba un suministro de IAA ellas debían sintetizarlo. Sin embargo no se tiene una evidencia concluyente de que hay síntesis natural de IAA en la raíz.

Por lo general el IAA se requiere en cantidad muy pequeña y realmente la dificultad puede radicar en su detección y análisis. Es claro que en circunstancias normales el IAA se transporta del tallo a la raíz. Aunque se necesita IAA para el alargamiento radical, su concentración en las raíces de plantas intactas está normalmente bastante por encima de la concentración óptima que es extremadamente baja. Así que es difícil determinar la necesidad de auxina de raíces no aisladas de la planta.

La presencia de citocininas es necesaria en las raíces para la división celular. Como en otros tejidos, probablemente el tipo y velocidad del crecimiento dependen no sólo de la presencia de dichas hormonas sino del balance entre ellas. El fisiólogo sueco H. Burström ha sugerido que la auxina controla el crecimiento de la raíz a través de dos efectos separados, al encontrar que aquélla acelera el crecimiento del ápice de la raíz al principio pero inhibe su expansión posterior. Esta aparente dualidad de acción se puede deber al cambio en las concentraciones de otros factores del crecimiento, tales como las citocininas.



Figura 18-5. Autorradiografía de una sección de ápice de raíz de *Sinapis* marcada con timidina-³H, mostrando la localización de las células en división activa. Las células en división están sintetizando DNA y han incorporado timidina marcada la cual se muestra en la autorradiografía. Nótese el centro en reposo donde no ocurren divisiones. (De F.A.L. Clowes y B.E. Juniper: *Plant Cells*. Blackwell Scientific Publications, Oxford y Edinburgo. 1968. Con permiso.)

DIFERENCIACIÓN DE LOS TEJIDOS. Mientras las columnas de células generadas por el meristemo en la punta de la raíz van quedando atrás, conforme avanza la punta empiezan a alargarse y a diferenciarse en los diversos tejidos característicos de la raíz madura: epidermis, corteza y estela. La estela está constituida por xilema que forma un eje central en forma de estrella con columnas de floema entre los picos de la estrella, todo ello circundado por el periciclo. El diseño del xilema puede ser diarco (con dos picos), triarco (con tres), tetraarco (con cuatro), pentarco (con cinco), etc. (ver Capítulo 4, página 86).

El patrón de organización preciso de los tejidos lleva a dos preguntas importantes sobre el desarrollo de la raíz: 1) ¿el patrón de organización de las células en desarrollo lo establece el meristemo (o sea a partir de la punta), o las células ya

diferenciadas en la porción vieja de la raíz?, 2) ¿el estímulo para una diferenciación específica se transmite directamente de célula a célula o se determina por la emisión de hormonas o factores del crecimiento, sea del ápice o de la base, que actúan en células alejadas del sitio en que se producen?

Las investigaciones del fisiólogo americano J.G. Torrey se relacionan con ambas preguntas. Aisló pedazos muy pequeños de ápice de raíz de chícharo que aún no empezaba a formar tejido vascular y los cultivó *in vitro*. Muchos de estos ápices siguieron el patrón triarco normal del tejido vascular pero algunos formaron diarcos y aun monarcos. Al ir creciendo, las raíces con diarco o monarco revirtieron con el tiempo al patrón triarco. Esto demuestra que el patrón se establece en la acción del ápice o a través de ella, y no como resultado de la influencia del tejido maduro. Algunos de los ápices de raíz cambiaron de patrón como respuesta al corte pero la alteración no se mantuvo y retornaron al patrón normal al seguir creciendo la raíz.

En experimentos complementarios Torrey quitó el ápice a la raíz y dejó que regenerara uno nuevo. El diseño o arreglo del sistema vascular dado por el nuevo ápice no era siempre igual al del tejido viejo, y si se adicionaba auxina (10^{-5} M IAA) al medio de cultivo se formaba un tejido vascular hexarco. Esto afirma la idea de que las fitohormonas, incluyendo posiblemente (pero no necesariamente) al IAA, están relacionadas con el establecimiento del patrón del tejido vascular. El tamaño del meristemo, que es probablemente afectado por factores del crecimiento, parece influenciar al patrón de vascularización directamente o a través de la producción de hormonas.

El patrón del tejido vascular secundario sigue el patrón del vascular primario pero su desarrollo no es automático. Se ha advertido que el tejido vascular secundario no se desarrolla en raíces en medio de cultivo sin importar lo viejas que sean o cuánto hayan crecido. Las raíces de muchas plantas, particularmente aquellas que como el rábano desarrollan normalmente raíces grandes, engruesan más en condiciones de días cortos. Esto sugiere que factores provenientes de las hojas (o al menos que resultan de la percepción de los días cortos por las hojas y su reacción consiguiente) son los responsables del desarrollo de cambium secundario y tejido vascular secundario en la raíz. Se han efectuado experimentos adicionando IAA a alta concentración (10^{-5} M) junto con solución de sacarosa y se determina la iniciación de cambium secundario en algunas raíces y se le estimula a dividirse con formación de xilema y floema secundarios.

Ciertas raíces requieren también pequeñas cantidades de citocininas y un hexitol cíclico (mioinositol) para obtener un desarrollo secundario adecuado. Estos puntos ilustran una vez más la necesidad de un balance preciso entre diversos productos nutricionales y estimulantes para alcanzar un tipo preciso de crecimiento. Hacen sospechar mucho (pero no prueban) que algunos o muchos de estos factores se derivan del tallo. Aparte de los carbohidratos para su nutrición y probablemente de varios factores del crecimiento, las raíces dependen del tallo para la provisión de vitaminas B (tiamina y ácido nicotínico) requeridas para el crecimiento y posiblemente para ciertos aminoácidos.

RAÍCES LATERALES. La ramificación en la raíz ocurre por un mecanismo simple. El meristemo no se divide o ramifica, pero a cierta distancia por detrás de él, en una región donde ya está definida la diferenciación vascular, aparecen nuevos meristemas a intervalos más o menos regulares en el periciclo. Generalmente estas

áreas están junto a los picos de la estrella del xilema u opuestas a ellos, así que las raíces tipo triarco tienen generalmente tres hileras de raíces secundarias, las de tipo tetraarco tienen cuatro hileras, etc. El nuevo meristemo se diferencia y crece hacia fuera a través de la corteza y sus elementos vasculares se integran o conectan con el sistema vascular del eje principal por diferenciación de las células yacentes bajo él (Figura 4-9).

La evidencia indica que la iniciación de las raíces laterales está controlada por la auxina, presuntamente suministrada por la parte superior y muy probablemente en balance con la concentración de citocinina que se produce en la punta de la raíz. Es aquí que la formación de raíces secundarias se inhibe cerca de la punta de la raíz, donde es más baja la concentración de auxinas y más alta la concentración de citocininas. Más arriba de la raíz prevalecen concentraciones más altas de auxinas y menores de citocininas, y el balance más favorable de estos dos reguladores determina la iniciación de raíces secundarias. Éstas se inician con frecuencia a intervalos regulares lo que, junto con su relación con el patrón del protoxilema del eje principal, da al concepto de que los gradientes de las sustancias transportadas tienen importante papel en dicha iniciación una base sólida. Los experimentos han demostrado que la formación de raíces secundarias puede ser controlada, sin ninguna duda, por la adición de auxina.

DESARROLLO DEL TALLO

EL MERISTEMO TERMINAL. El meristemo apical del tallo no solamente produce a éste sino también a las hojas, ramas y otros apéndices del tallo. A diferencia de lo que ocurre en la raíz, todas las ramas y apéndices se originan en la superficie del meristemo terminal como salientes de éste según se ve en la Figura 18-6. Por lo tanto, el meristemo apical es de una estructura mucho más compleja que el de la raíz; pero, como éste, es muy pequeño, en general de no más de 1 mm de diámetro. Los primordios de las hojas se forman a intervalos regulares y el tallo se divide en nudos en los puntos en que se insertan las hojas; al principio los entrenudos son muy cortos. El alargamiento del tallo ocurre después que se forman las hojas; en ciertas plantas los entrenudos nunca se alargan, resultando un hábito de crecimiento característico bulboso o en roseta.

La organización de la división celular en el meristemo ha sugerido la teoría túnica-cuerpo (ver Capítulo 4, página 79). La capa o capas, externa de células (túnica) se separa por divisiones anticlinales (en ángulo recto con la superficie) y forma principalmente la epidermis del órgano derivado del meristemo.

Las células del cuerpo que yacen dentro de la túnica se dividen inicialmente al parecer al azar y más tarde con una orientación que produce hileras de células que finalmente forman la mayoría de los tejidos internos del nuevo tallo. La formación de primordios que darán origen a yemas, nuevos vástagos u hojas, incluye a ambos tejidos. El aumento en las divisiones periclinales del cuerpo causa la proyección de salientes que forman el nuevo meristemo; el aumento en las divisiones anticlinales de la túnica le permite empujarse hacia afuera y agrandarse para recubrir al cuerpo que se va agrandando bajo ella. Aún no se puede decir cuál es el primer proceso pero es posible que primero se agrande el cuerpo y luego se desarrolle la túnica.

DESARROLLO DEL TALLO. El alargamiento del tallo es un fenómeno complejo muy influenciado por los factores ambientales y controlado por las fitohormonas.

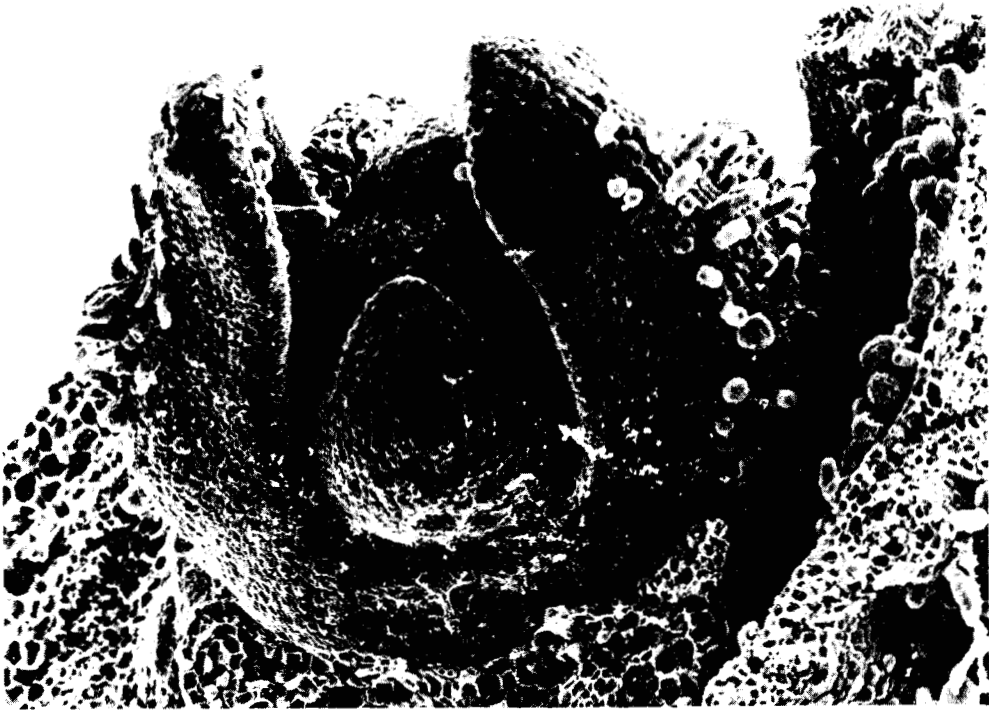


Figura 18-6. Micrografía de microscopio de barrido del ápice del tallo de la enredadera sueca (*Plectranthus australis*) X 250. Pueden verse dos pares opuestos de primordios de hojas rodeando al meristemo. Las hojas más viejas (externas) se han disecado para revelar el meristemo apical. (Fotografía original suministrada atentamente por el Dr. R.L. Peterson. Universidad de Guelph, Ontario.)

Como se podría esperar, hay muchos patrones de desarrollo no tan sólo entre las diferentes plantas sino aun entre los diferentes entrenudos de una planta. No parece probable que haya diferencias cualitativas en la respuesta de las diferentes partes de una planta sino que serían diferencias cuantitativas en los niveles de los factores reguladores del desarrollo.

Hace mucho que se sabe que las auxinas afectan el alargamiento del tallo. Como se describió previamente (Capítulo 16, página 421) los coleóptilos son en extremo reactivos al IAA y hay una fuerte correlación positiva entre la tasa de alargamiento del tallo de algunas plantas y la cantidad de IAA que contienen, como se ve en la Figura 18-7. De hecho, el crecimiento de cortes de tallo de chícharo *in vitro* se usó como bioensayo para IAA. Generalmente las plantas intactas no reaccionan a la aplicación de auxina aumentando su crecimiento, probablemente porque ya contienen concentraciones óptimas de IAA suministradas por ápice del tallo. Si se quita la yema terminal, el crecimiento cesa; si se aplica IAA se reinicia; parece pues que el IAA es necesario para el alargamiento normal de los tejidos del tallo.

La giberelina también afecta al crecimiento del tallo, pero de manera diferente. En tanto que la auxina causa alargamiento, primordialmente por causar alargamiento celular, las giberelinas lo estimulan tanto como la división celular. La Figura 18-8 muestra la respuesta del ápice en crecimiento de *Samolus parviflorus* a la aplicación de ácido giberélico; el gran aumento en divisiones celulares justo

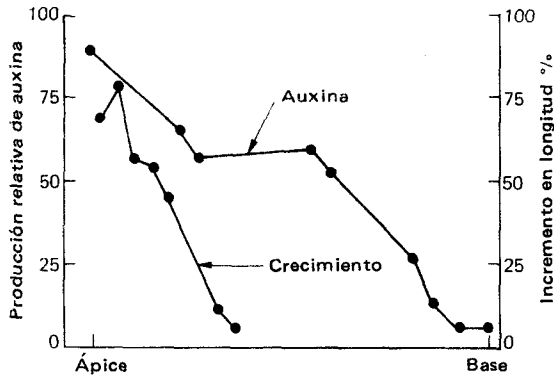
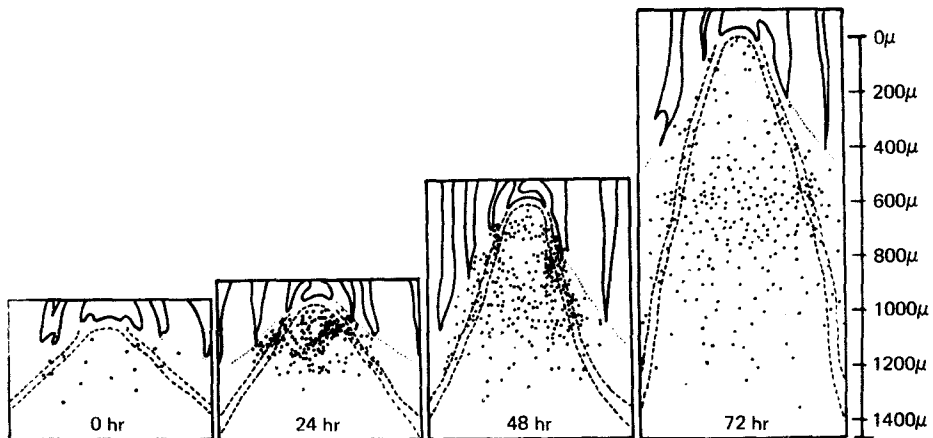


Figura 18-7. Comparación de producción de auxina difusible y crecimiento en el epicotilo del chícharo Alaska (*Pisum sativum*) (Redibujado con permiso de T.K. Scott y W.R. Briggs. Auxin relationships in Alaska pea (*Pisum Sativum*) *Am. J. Bot.* 47:492-99, 1960).

por debajo del ápice es evidente. Esta planta tiene hábito de crecimiento en roseta; la aplicación de ácido giberélico la fuerza a crecer alta. Se recordará que muchas plantas genéticamente enanas crecen tan altas como sus contrapartes normales con adición de ácido giberélico. En las plantas en roseta, como en las plantas genéticamente "achaparradas" o enanas, la producción endógena de ácido giberélico es muy baja. Como sucede con el IAA, existe correlación entre la cantidad de ácido giberélico presente en el tallo y la tasa de crecimiento como se muestra en la Figura 18-9. Se puede concluir que el ácido giberélico toma parte normalmente en el crecimiento de aquél.

Ya que tanto el IAA como el ácido giberélico afectan el desarrollo del tallo, surge naturalmente el problema de su interacción. Los tallos de plantas intactas generalmente reaccionan al ácido giberélico pero no al IAA. Por otra parte, las porciones de tallo cortadas que reaccionan al IAA por lo general no son afectadas por el ácido giberélico. Pero cuando ambos productos se añaden simultáneamente a secciones de tallo, la reacción es mucho mayor que con IAA solo. Es evidente que

Figura 18-8. Número y posición de figuras mitóticas, indicadas por puntos, en la mediana a 64μ del ápice de *Samolus parviflorus* a continuación de la aplicación de ácido giberélico ($25\mu\text{g}$ de ácido giberélico se aplicaron a los 0, 24 y 48 hr). (De R.M. Sachs, C.F. Bretz y A. Lang: *Am. J. Bot.* 46:376-84. 1959. Con permiso.)



Distribución de la división celular

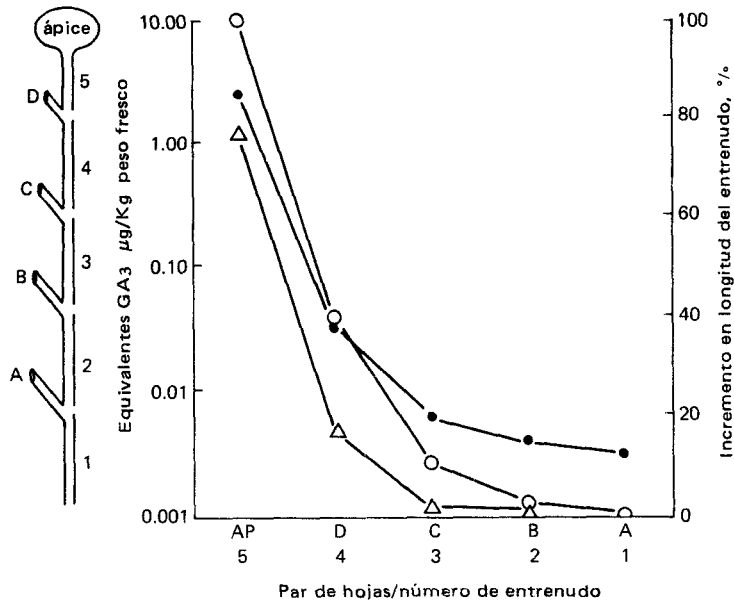


Figura 18-9. Relación entre las cantidades de sustancias del tipo del ácido giberélico (Tipo-GA) obtenidas de los pares de hojas A a D, yemas apicales y entrenudos 1 a 4 de plantas adultas de girasol y las tasas de crecimiento de entrenudos comparables. ○—○ material tipo-GA difusible de las yemas apicales y pares de hojas A a D. △—△ Material tipo-GA difundido de los entrenudos 5 a 1. ●—● porcentaje de incremento en longitud del entrenudo. (De R.L. Jones y I.D.J. Phillips: *Plant Physiol*, 41:1381-86, 1966. Con permiso.)

la presencia de la auxina (endógena en el tallo intacto, adicionada en las secciones de éste) es necesaria para que la giberelina ejerza todo su efecto. También parece probable que la citocinina suministrada a las raíces es importante para estimular el crecimiento y la diferenciación en los tallos. De nuevo se enfatiza la importancia del balance entre las diferentes sustancias de crecimiento. Sin embargo, aún se está lejos de entender esta interacción en el control del crecimiento del tallo.

PRIMORDIOS DE LAS HOJAS. En la periferia del meristemo aparecen salientes o elevaciones siguiendo un patrón regular. Cuando las hojas se tienen por pares (arreglo en hojas opuestas) cada par aparece por lo general en ángulo recto respecto al precedente. Pero cuando se tienen de una en una el arreglo es un poco más complejo. La distancia angular entre un primordio y el siguiente determina el ángulo entre las hojas sucesivas.

El arreglo de éstos en el tallo se denomina la filotaxia de la planta. Las que quedan directamente arriba una de otra están en una ortostiquia del tallo. La descripción de la filotaxia de una planta se logra mejor siguiendo una línea en espiral a través de los primordios foliares en el orden en el que aparecen, como en la Figura 18-10. La filotaxia se describe por la relación existente entre el número de vueltas de la espiral entre dos hojas en la misma ortostiquia y el número de primordios foliares por los que pasa la línea espiral. Así, una planta con hojas alternas en dos ortostiquias tendrá una filotaxia de 1/2 y en tres ortostiquias de 1/3. Rara vez se

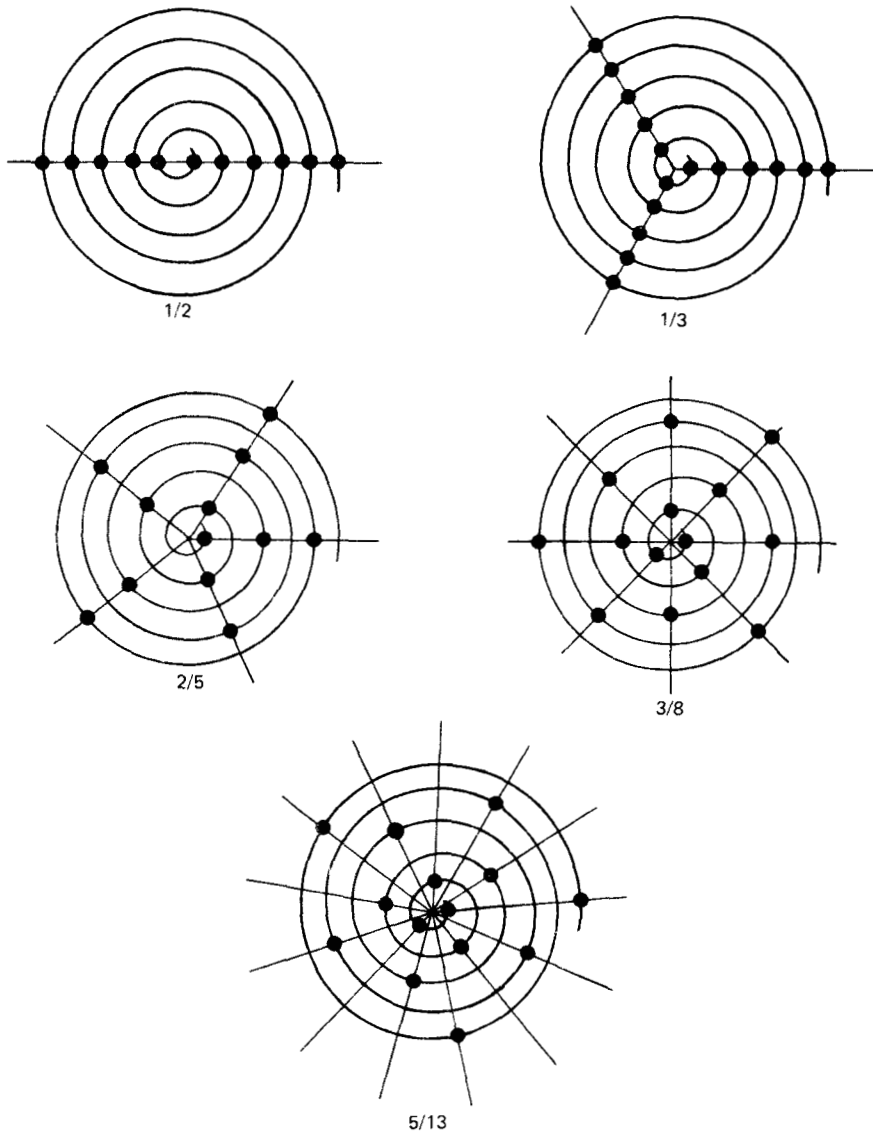


Figura 18-10. Diseños de filotaxias.

ve un sistema filotáctico de $1/4$; normalmente el siguiente en la serie es de $2/5$ (cinco hileras de hojas, dos espirales completas entre las hojas que están directamente una sobre la otra). La serie $1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, \dots$ se denomina serie de Fibonacci. En esta serie, tanto el numerador como el denominador de cada término representa la suma de los numeradores o denominadores, respectivamente, de los dos términos precedentes. El ángulo entre las hojas sucesivas en la misma espiral se aproxima a un límite de $137^\circ 30' 28''$ y en este punto se producirá una serie infinita de hojas en forma tal que no habrá dos que queden precisamente una sobre otra.

Puede haber cierta ventaja respecto a la eficiencia en la absorción de la luz si las hojas se arreglan de modo que no se sobrepongan; sin embargo, es improbable

que la precisión del crecimiento de la planta sea tal que dé lugar a diferencias más allá de filotaxias de 5/13 o de 8/21. En realidad es muy difícil determinar con precisión la filotaxia de las plantas con un arreglo espiral más complejo. Pero sin importar lo compleja que sea la filotaxia, la organización de las hojas es tan precisa que se ha usado para medir el tiempo no lineal en el desarrollo. Esto se hace usando como unidad de tiempo al plastocrono, el intervalo de tiempo entre la iniciación de hojas sucesivas. Se han hecho numerosos intentos de analizar matemáticamente la filotaxia y parece probable que eventualmente se tendrá cierta comprensión de las causas de los arreglos tan altamente específicos que se encuentran en las diferentes plantas. Sin embargo, la causa subyacente de tal arreglo aún no está clara.

Las explicaciones más probables lo relacionan con la organización del meristemo. Una posibilidad es que se requiera una señal positiva para activar la formación del primordio foliar en un tiempo y un lugar específicos. Alternativamente, las áreas no destinadas a formar primordios deben suprimirse. La presencia de un "estímulo iniciador de hojas" espiralado se ha propuesto por razones teóricas, pero no hay evidencias que la sostengan. Como se ha visto, el concepto de sustancias formadoras de órganos no tiene una base firme en los hechos. Otras teorías se relacionan con la idea del espacio disponible. El arreglo de las hojas de acuerdo con los términos superiores de la serie de Fibonacci determina un espaciamiento máximo entre los primordios y se ha sugerido que los primordios se desarrollan solamente cuando está disponible un cierto espacio mínimo. Éste podría ser un espacio físico. Por ejemplo, podría ser necesario que hubiese un cierto número de células sin destino predeterminado antes que la iniciación del primordio pudiese ocurrir, o deberse a esfuerzos de tensión en el meristemo como resultado del desarrollo de primordios anteriores. A su vez, el espacio disponible podría definirse en términos de influencia de inhibidores o promotores, o la interacción de ambos, producidos por primordios anteriores ya presentes.

En la actualidad no es posible decidir cuál de estas posibilidades es la correcta. Los fisiólogos británicos R. y M. Snow hicieron experimentos con el ápice del trébol lupino blanco (*Lupinus albus*) en los que si se aíslan las áreas en que se espera que aparezcan primordios (haciendo cortes radicales en el ápice) éstos no se desarrollan cuando el área aislada es demasiado pequeña. Esto sugiere que el tamaño del espacio físico disponible es importante.

Por otra parte el morfólogo británico C.W. Wardlaw demostró en ápices de helecho que aislando por corte un primordio en el ápice crece más rápidamente que el normal, lo cual sugiere que los primordios cercanos producen normalmente sustancias inhibitorias. También demostró que si se aísla por corte el espacio donde se lo espera se forma un primordio de botón en lugar de uno de hoja. Esto sugiere que, como en el callo de tabaco, la interacción de diferentes estímulos, quizá de diferentes áreas del ápice, juega un papel en la determinación de los primordios que empiezan su desarrollo. Desafortunadamente la técnica de corte tiene severas limitaciones pues pueden formarse hormonas traumáticas que toman parte en la regeneración y puede presentarse un metabolismo anormal producido por ellas o por compuestos producidos en el metabolismo de los tejidos en regeneración. El resultado es que no se puede llegar a una conclusión firme con respecto a los factores causales de la organización del meristemo apical.

DIFERENCIACIÓN. El tejido provascular, inicialmente procambial, empieza a diferenciarse por detrás y muy junto al meristemo, pero las hileras de tejido vascular

no se originan a partir de la cúpula central del meristemo. En vez de ello, forman columnas por debajo de los primordios foliares o rameales y generalmente dejan de lado al meristemo central ascendiendo por los apéndices en desarrollo. En las dicotiledóneas el tejido vascular forma un cilindro y las proyecciones o salientes de este tejido que van hacia las hojas o ramas se denominan **rastros foliares** o **rameales**. El vacío que deja el rastro foliar donde se ramifica o separa del cilindro central vascular se denomina **laguna foliar**. Como el tejido vascular del cilindro central se cierra de nuevo por arriba de cada rastro foliar, la laguna foliar aparece como una “ventanita” en el cilindro (ver Figura 18-11).

El tejido provascular no se forma todo a la misma velocidad ni tiene el mismo patrón. Las células del floema primario maduran en sentido acropétalo —hacia el ápice— y la diferenciación del floema sigue al rastro foliar del tallo hacia arriba al eje de la hoja. El xilema tiene otro patrón. Madura primero cerca del punto en que la hoja se une al eje principal del tallo y luego hacia arriba y hacia abajo. Las células cambiales retienen sus características meristemáticas (pared delgada, vacuolas pequeñas, etc.) en tanto que las células de floema y xilema sufren los cambios característicos al ir desarrollándose como tejido conductor maduro (ver Capítulo 4, página 80). Como en la raíz, existen preguntas por contestar: ¿están destinadas ciertas células a devenir xilema, floema, corteza, médula, etc., o bien son forzadas a ello como resultado de fuerzas externas? Y si es así, ¿qué factores o fuerzas influyen en su diferenciación y dónde se origina, en el meristemo o en los tejidos previamente diferenciados?

Se han efectuado varios experimentos con respecto a estos problemas. Wardlaw y sus colaboradores efectuaron experimentos por corte aislando la porción central del meristemo de sus primordios foliares y su tejido vascular asociado. El meristemo continuó creciendo y produjo nuevos primordios foliares que desarrollaron hileras de pro-cambium no asociadas con el tejido vascular preexistente. Los experimentos del fisiólogo francés G. Camus demostraron que las yemas se desarrollan espontáneamente en tejido de callo de achicoria o de diente de león culti-

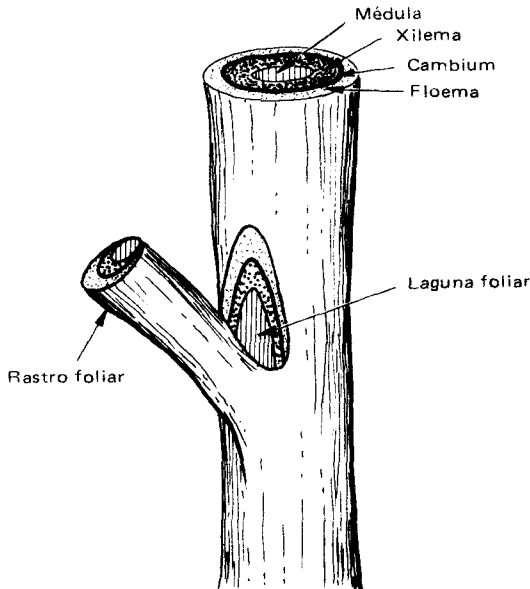


Figura 18-11. Diagrama de la anatomía del tejido vascular en un tallo de dicotiledónea mostrando un rastro foliar y una laguna foliar.

vado *in vitro*, y que éstas tenían tejido vascular organizado. Más aún, encontró que si se implanta una yema pequeña en un pedazo de callo, se induce en éste, por debajo de la yema, tejido vascular que se conecta con el de la yema. Estos experimentos fundamentan la conclusión de que, como en la raíz, el agente que afecta la diferenciación tisular viene del meristemo del ápice del tallo y no se origina más abajo. Esta idea y particularmente los experimentos de Camus descartan la posibilidad de una "predeterminación" de las células. Es claro que cualquier célula, incluso las de los callos, pueden programarse para transformarse en tejido vascular.

La siguiente pregunta que se debe responder es la de la naturaleza del agente por el cual el meristemo controla los diversos tejidos que yacen debajo de él. El fisiólogo americano W.P. Jacobs encontró una relación muy estrecha entre la producción de auxina en las hojas y la reneación del xilema de una herida en cicatrización en el tallo. También encontró una estrecha correlación respecto al tiempo entre la tasa de producción de IAA y la tasa de formación de elementos del xilema en las hojas jóvenes. Sus investigaciones lo llevaron a sugerir que la formación del xilema está afectada, de algún modo, por la doble influencia de la auxina que se mueve hacia abajo del tallo y de los nutrientes derivados de la fotosíntesis en las hojas maduras que se mueven hacia arriba.

El fisiólogo americano R.H. Wetmore y sus colaboradores, particularmente J.P. Rier, demostraron que las yemas injertadas en el tejido de callo de tallo de lila inducen tejido vascular en el callo, de modo similar a los experimentos de Camus en achicoria. Luego encontró que una gota de solución de IAA en lugar de una yema injertada también induce tejido vascular en el callo. Más aún, se encontró que es necesaria la presencia de un azúcar para la inducción y que la concentración de azúcar (1.5 a 2.5%) causa formación de xilema; la alta concentración (3 a 4%) causa formación del floema, y las concentraciones intermedias inducen por lo general xilema y floema con cambium entre ambos. Por lo general el tejido vascular se diferencia en nódulos espaciados en un círculo más o menos regularmente en el tejido del callo por debajo de donde se aplicó la auxina y el azúcar, como se ve en la Figura 18-12. El diámetro del anillo de tejido vascular fue proporcional a la concentración de auxina aplicada y la orientación de los tejidos en los nódulos era tal que el xilema estaba hacia el centro y el floema hacia fuera.

Estos resultados indican que la diferenciación de los tejidos vasculares, así como el diámetro del cilindro vascular están controlados por una interacción de IAA y azúcares. Así, el agente de control se deriva del meristemo, pero los nutrientes interactuantes deben venir de la parte inferior. Parece probable que los efectos de la concentración de azúcar se asocien con la concentración de azúcar normal en el tejido vascular: alta en el floema y baja en el xilema. De este modo, el floema es inducido por el floema preexistente y el xilema por el xilema preexistente según lo determina esa concentración.

La diferenciación del tejido secundario requiere la formación de nuevo cambium. Los experimentos de J.G. Torrey y R.S. Loomis con raíz de rábano desarrollada en cultivo *in vitro* demostraron que no solamente son necesarios IAA y sacarosa sino también una citocinina y ciclitol, tal como el mioinositol. La concentración de azúcar no fue crítica y el ciclitol no completamente esencial, pero sí altamente ventajoso. Los requerimientos de auxina y de citocinina fueron absolutos. Se cree que para que la división celular sea estimulada se requieren ambas fitohormonas en concentraciones óptimas. La subsecuente diferenciación celular y tisular puede ser determinada por la expresión de la información genética ya

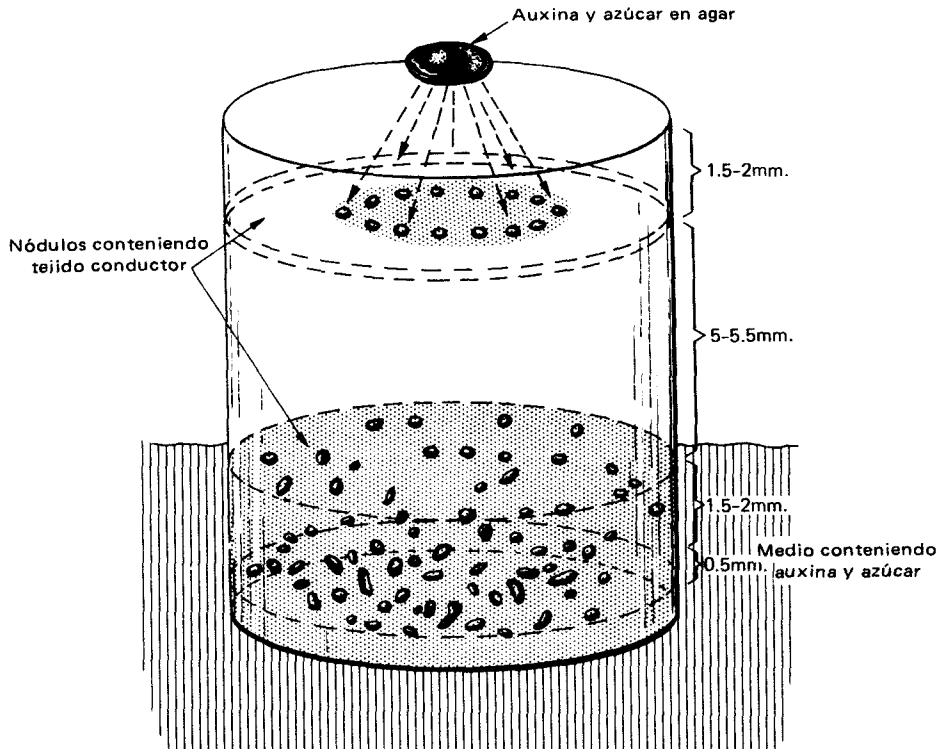


Figura 18-12. Estereograma de un pedazo de callo de *Syringa vulgaris*. A un área pequeña encima del callo se aplica una auxina y azúcar (en el experimento 0.1 mg/litro de NAA y 3% de sacarosa) en agar al 1% y las mismas concentraciones se tienen en el medio. Nótese la posición del círculo de nódulos de 1.5 a 2 mm del ápice, cada uno de los cuales muestra traqueidas hacia el centro y elementos cribosos hacia la periferia (no se ven en el estereograma). Abajo del medio se encuentran nódulos que pueden ser de forma esférica o irregular o incluso parecer hileras cortas distribuidas al azar. Característicamente estos nódulos muestran xilema hacia el medio y floema hacia fuera. El diámetro del círculo superior de nódulos aumenta con la concentración de auxina dentro de los límites fisiológicos. Las cantidades relativas de xilema o floema en los nódulos, sea en el círculo o abajo del medio, depende de la concentración del azúcar; bajas concentraciones de sacarosa (1-2.5%) favorecen la formación de xilema; concentraciones más altas (3.5% en adelante) favorecen al floema y las concentraciones intermedias favorecen a ambos. Este callo se mató para ser estudiado 35 días después de la aplicación del agar con auxina-azúcar. (De R.H. Wetmore y J.P. Rier: *Am. J. Bot.* 50:418-30. 1963. Con permiso. Fotografía cortesía de R.H. Wetmore.)

programada y modificada por la posición de cada célula en el tejido. Por lo tanto, las hormonas son necesarias para iniciar el proceso, pero los estadios siguientes prosiguen automáticamente.

El estudio precedente sugiere que la orientación y el desarrollo de los tejidos vasculares están bajo el control externo de los tejidos que los rodean y de los gradientes que les imponen. Sin embargo, los experimentos del embriólogo canadiense T.A. Steeves y sus colaboradores indican que el cambium de tallo maduro puede poseer un alto grado de autonomía. De la corteza de varios tallos se desprendieron pequeños pedazos cuadrados y se reinjertaron en el mismo lugar, pero orientados a 90° o 180° de su posición original. El cambium de estos pedacitos con-

tinuó funcionando normalmente, produciendo nuevo xilema y floema secundarios, pero según su propia orientación y no alineado según la orientación del tallo. Esto demuestra que cualesquiera sean los factores externos que hayan iniciado el desarrollo de tejidos vasculares, una vez formados retienen un alto grado de autonomía y resisten a un reacomodo según los gradientes o según los sistemas de flujo del tallo en que se injerta.

DESARROLLO DE LAS HOJAS

Las hojas empiezan como primordios en forma de cúpula o de chichón en el meristemo apical del tallo e inicialmente crecen en forma casi cilíndrica. Pasado un corto tiempo se desarrollan meristemos laterales que crecen hacia los lados dando a la hoja su forma laminar. Los meristemos laterales crecen más o menos rápidamente en diferentes posiciones a lo largo del borde de la hoja dando así la forma característica a cada una. La rapidez del crecimiento puede estar relacionada con la nutrición porque a menudo el crecimiento es mayor en el punto opuesto al término de las nervaduras mayores. Una alternativa es que se podrían transportar fitohormonas por las nervaduras y que actúen más enérgicamente en su extremo estimulando el crecimiento.

Las variaciones posibles son muchas, además de las hojas normales, se pueden formar brácteas, escamas, partes florales o cualesquiera de las muchas estructuras que se desarrollan a partir de hojas modificadas, como espinas y zarcillos. En muchas plantas la forma de las hojas está fijada firmemente y se encuentra muy poca variación, pero en otros tantos son heterófilas, es decir que tienen hojas de formas diferentes. Algunas pasan de un tipo a otro gradualmente, en tanto que otras cambian abrupta y a veces sorpresivamente como se ve en la Figura 18-13. La heterofilia no es rara en las plantas acuáticas como *Potamogeton* en las que un tipo de hoja se desarrolla bajo el agua y otro muy distinto está en la parte aérea. La inferencia es que diversos factores, tanto internos como externos, pueden modificar la expresión de la información genética que determina la forma de la hoja. No obstante, la constancia de dicha forma en cualquier parte de la planta o bajo cualquier circunstancia indica que una vez que el programa se pone en marcha no se interrumpe con facilidad por los factores externos.

La forma de la hoja es afectada por varios factores que incluyen la periodicidad, intensidad y calidad de luz. La percepción de luz morfogenética (en cuanto opuesta a luz fotosintética) se hace probablemente por el fitocromo que se analizará en detalle en el Capítulo 19. Otros factores que afectan la forma de la hoja son las concentraciones de oxígeno y de dióxido de carbono. Éstos pueden ser factores importantes de control de la forma de las hojas en las plantas heterófilas que crecen tanto por encima como por debajo del agua. Las concentraciones de dióxido de carbono y oxígeno también controlan la longitud de los pecíolos de las hojas flotantes como en el lirio acuático. No se sabe cómo operan estos estímulos, pero F. Went ha demostrado que el IAA afecta el crecimiento lineal de la hoja, particularmente la longitud de las nervaduras, y por lo tanto el área foliar y algunos aspectos de su forma. Esto se fundamenta porque las plantas heterófilas generalmente muestran una progresión de formas de las hojas hacia arriba del eje sugiriendo la influencia de un gradiente de fitohormonas en el tallo (Figura 18-14).

De hecho, la influencia de un gradiente de fitohormonas puede originarse en los primordios. Conforme crece el tallo, el meristemo apical se desarrolla o ma-



Figura 18-13. Fotografía de *Acacia salicina* mostrando heterofilia. Las hojas producidas cuando la planta era más joven tienen una apariencia típica de acacia en su ápice. Las hojas producidas en las partes superiores de la planta son como de sauce.

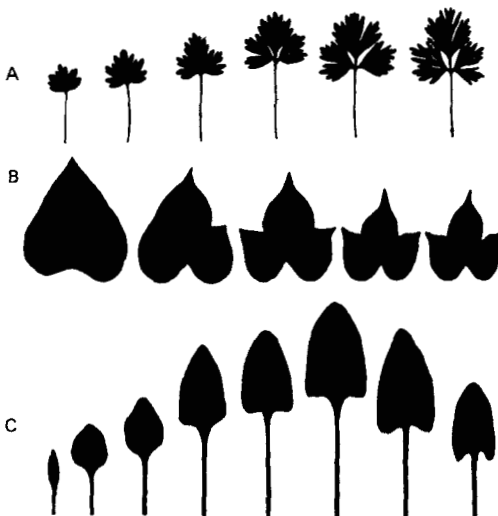


Figura 18-14. Ejemplos de desarrollo heterofílico.

(A) Las primeras seis hojas de *Delphinium ajacis*; (B) las primeras cinco hojas de *Ipomoea caerulea*; (C) las primeras ocho hojas de la remolacha. (De E. Ashby: *New Phytol.*, 47:153-76 1948. Con permiso.)

dura y puede agrandarse considerablemente. Los primordios formados en un meristemo más grande o más maduro serán asimismo más grandes, tendrán un desarrollo inicial más rápido y responderán a su información genética de modo diferente a los que se forman más temprano o sobre un meristemo más pequeño o menos maduro. El tamaño del ápice afecta probablemente a las cantidades relativas de citoquinina y auxina presentes afectando así la división celular y el patrón de desarrollo de la hoja. Estos cambios en el ápice pueden ser responsables en ciertas plantas del cambio final del estado vegetativo al reproductor.

DESARROLLO FLORAL

El mecanismo de iniciación floral se considerará en detalle en el Capítulo 20. La iniciación floral es un evento que incluye un cambio total en las características y el patrón de desarrollo del meristemo. Los estímulos que inducen la floración son muchos y variados y pueden ser internos o externos (es decir, edad o estadio de desarrollo de la planta, así como periodicidad de la luz, temperatura, etcétera).

Hay mucha discusión en la literatura sobre el florigén o los florigenes, sustancias que formarían las flores. En realidad todos los pasos del proceso de floración están programados en la totipotencialidad de las células meristemáticas. Lo único que se necesita es un disparador o una desrepresión que ponga a desarrollar en las células el programa de floración. Una vez que han empezado a cumplirlo, como la mayoría de los otros programas del desarrollo, el proceso es irreversible y automático. La capacidad de floración es inherente, como la capacidad de formar hojas. Lo que se requiere es la señal (una o varias de las fitohormonas ya conocidas, y quizás otras aún por descubrirse) para que cambie de un programa a otro.

Parece existir la posibilidad de que ciertas células durmientes en el meristemo que son "arrastradas" hacia el ápice (parecidas a las del centro inactivo de la raíz) se activen y participen en la floración. El citólogo americano L.F. Randolph expuso granos de maíz a fuertes radiaciones ionizantes y luego las hizo germinar y desarrolló las plantas. Se detectaron ciertas anomalías en las hojas como resultado de daño por radiación a las células del embrión. Pero en las flores se encontraron otras anomalías diferentes, lo que sugiere que algunas células, inicialmente presentes en las semillas, no tomaron parte en el crecimiento vegetativo sino que fueron llevadas al punto de crecimiento del tallo donde más tarde se activaron para tomar parte en la floración.

Wetmore observó que la porción central del meristemo en ciertas plantas contiene grandes células durmientes, que hacia el final de la inducción floral se activan y empiezan a dividirse dando células pequeñas. En otras palabras, unas células que están latentes en el estado de crecimiento vegetativo del tallo se activan después de la inducción floral. Si esta idea es correcta y las células están programadas específicamente con respecto al desarrollo floral, el estímulo para floración es realmente el estímulo para "encendido" de aquéllas. Pero esta situación realmente no involucra ningún principio nuevo: dichas células "florales" deben haberse originado inicialmente por divisiones de un cigote totipotencial y no ha pasado más que un aumento en la separación, en el tiempo y en el espacio, entre los programas para desarrollo vegetativo y floral.

Que la iniciación y desarrollo de la floración dependen del balance hormonal se ha demostrado por experimentos con yemas de *Aquilegia* (pajarita). Éstas pueden cultivarse *in vitro* y se despiertan, pero como se puede ver en la Figura 18-15,

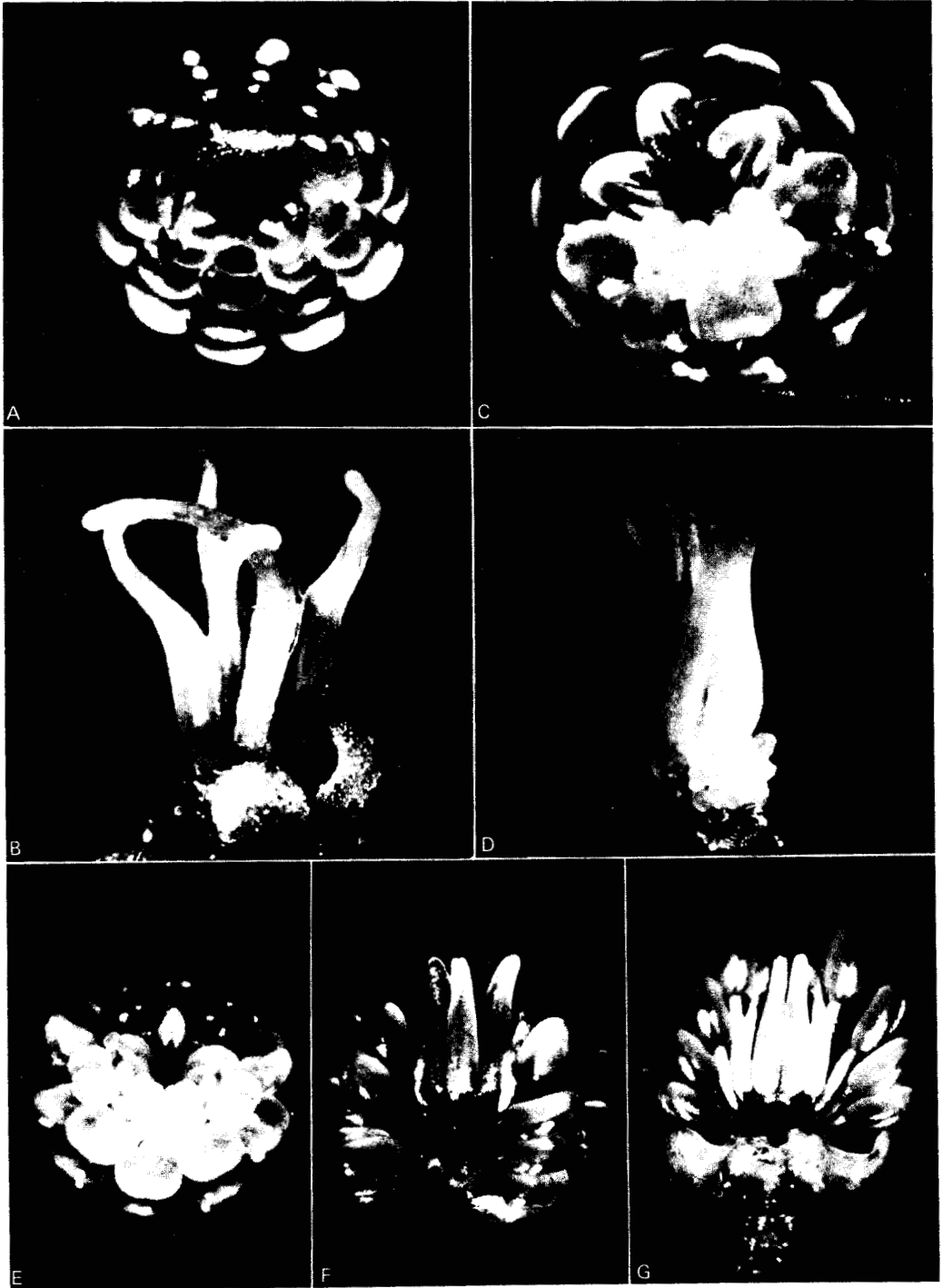




Figura 18-16. Desarrollo del ápice del tallo del plátano o banano (*Musa acuminata* var. Gros Michel) de (A) estado vegetativo a (C) estado de floración. Nótese cómo en (B) el meristemo se ha agrandado y levantado. En (C) son visibles los primordios florales. (De W.G. Barker y F.C. Steward: *Ann. Bot.*, 26:413-23 (1962). Fotografías cortesía del Prof. Steward.)

no se logra que lleguen a formar flores. Por razones desconocidas la presencia de los sépalos inhibe el desarrollo posterior; si se quitan los sépalos el desarrollo de la flor continúa. En un medio mineral fortificado con leche de coco y vitaminas ocurre cierto desarrollo, pero para que éste sea máximo se necesita adicionar IAA, cinetina y ácido giberélico.

Muchos experimentos y observaciones han demostrado la naturaleza foliar de las partes florales. Sin embargo, el cambio del estado vegetativo al floral determina un cambio básico en la organización de los meristemos como se ve en la Figura 18-16. Los primordios de varios órganos—sépalos, pétalos y carpelos— se forman

Figura 18-15. Yemas florales de *Aquilegia formosa* cultivadas en agar con medio artificial.

A. Yema recientemente trasplantada en estado de iniciación de los carpelos, visto de arriba, mostrando también los estaminodios y los estambres; aprox. x 75. B. La misma yema de A después de 27 días, los sépalos se quitaron al desecar la yema, pero parte de un sépalo quedó en la parte inferior izquierda; dos pétalos al frente y a la derecha; aprox. x 35. C. Yema recientemente trasplantada en estado de desarrollo de los carpelos, mostrando los estaminodios y estambres; aprox. x 75. D. La misma yema de C después de 19 días; los estambres y estaminodios han abortado; los sépalos y pétalos se quitaron al disecar la yema; aprox. x 30. E. Yema recién disecada en estado de alargamiento de los carpelos, con los sépalos cortados; aprox. x 55. F. Yema recién disecada; los carpelos jóvenes erectos, estambres y estaminodios en maduración; pétalos jóvenes; los sépalos se quitaron para mejor visibilidad y los estambres del frente se quitaron para exponer los carpelos; aprox. x 20. G. Yema recién disecada con carpelos, estaminodios y estambres maduros; los pétalos están maduros excepto por la estípula; los sépalos se han quitado; aprox. x 20. (De S.S. Tepfer, R.I. Greyson, W.R. Craig, y J.L. Hindman: *Amer. Jour. Bot.*, 50:1035-45 (1963). Con permiso. Fotografías cortesía del Dr. S.S. Tepfer.)

en rápida sucesión sobre el ápice alargado. La apertura de la flor se lleva a cabo por alargamiento celular diferencial en las diferentes superficies de los pétalos. Podría ser una respuesta rápida, y muchas flores se abren y cierran regularmente en respuesta a la luz u otros estímulos. La polinización induce cambios de trascendencia a través de toda la flor como resultado de factores hormonales producidos por el desarrollo del endospermo y del ovario. Como consecuencia los pétalos mueren, caen y empieza la formación del fruto.

A lo largo de esta exposición han reaparecido muchas veces dos puntos principales: se sabe muy poco sobre cómo está programado el desarrollo o cómo toma el programa una realidad física. Están claras, sin embargo, estas respuestas: la iniciación, crecimiento y desarrollo de los órganos o el inicio de nuevas secuencias de éste se deben rara vez, si es que alguna, a la acción de una sustancia morfológicamente activa actuando aislada. Lo que se requiere es un balance entre dos, tres o aún más sustancias diferentes con diversos tipos de actividad, diversas fuentes y diferentes propiedades física y fisiológicas, actuando todas juntas sobre células específicas localizadas también específicamente en el interior del organismo. Sin duda se entenderá mucho mejor el desarrollo cuando se tenga un conocimiento más claro de la acción precisa de estos factores morfogenéticos en sus diversas permutaciones y combinaciones sobre las células que se encuentran en diversas situaciones en el organismo.

LECTURAS ADICIONALES

Ver la lista del Capítulo 16. Una exposición de la estructura y desarrollo de la planta se puede encontrar en los libros de anatomía y morfología vegetal.

- Clowes, F.A.L.: *Morphogenesis of the Shoot Apex*. Oxford University Press. Londres. 1972.
 Maksimowich, R.: *Analysis of Leaf Development*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. 1973.
 Norhcote, D.H.: *Differentiation in Higher Plants*. Oxford University Press. Londres. 1974.
 Sachs, R.M.: Stem elongation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:53-72. 1965.
 Street, H.E.: The physiology of root growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17:315-44. 1966.
 Wain, R.L. y C.H. Fawcett: Chemical regulation of plant growth; y F.W. Went y L.O. Sheps: Environmental factors in regulation of growth and development. Ambos en F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. VA. Academic Press. Nueva York. 1969.
 Williams, R.F.: *The Shoot Apex and Leaf Growth*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. 1975.

Capítulo 19

ORGANIZACIÓN EN EL ESPACIO

DIRECCIÓN DEL CRECIMIENTO

Como hemos visto, las plantas responden a diversos estímulos externos o ambientales y también a las instrucciones genéticas que poseen. Gran parte de la orientación de una planta en el espacio se deriva de su reacción a los estímulos direccionales, particularmente la luz y la gravedad. Pueden reaccionar por movimientos de crecimiento, que son cambios plásticos o irreversibles resultantes del crecimiento; o por movimientos reversibles, que son cambios elásticos que generalmente son causados por cambios de turgencia en ciertas células. Además, la reacción puede estar relacionada con la dirección del estímulo (es decir, ir en su dirección, en la opuesta, o en un ángulo específico con respecto a aquél); tal reacción se denomina respuesta trópica. Por ejemplo: el geotropismo (respuesta a la gravedad), el fototropismo (a la luz), el tigmotropismo (al tacto), el hidrotropismo (al agua). Las respuestas que no se relacionan con la dirección del estímulo se llaman násticas y comprenden la epinastia (curvarse hacia abajo), hiponastia (curvarse hacia arriba), nictinastia (movimientos de dormición o sea el rítmico abrir y cerrar de las hojas), seimonastia (respuesta al shock mecánico) y las reacciones de varios tipos de trampas en las plantas carnívoras. Se examinarán primero los tropismos.

RESPUESTAS TRÓPICAS

GEOTROPISMO. Las plantas pueden crecer hacia arriba (geotropismo negativo), opuesto a la dirección de la fuerza de la gravitación) o hacia abajo (geotropismo positivo), horizontalmente en ángulo recto a la gravedad (diageotropismo), o en algún otro ángulo fijo con respecto a la vertical (plagiotropismo). Evidentemente las plantas pueden sentir la gravedad y tienen un mecanismo para responder a ella. Ésta no se percibe a través de toda la planta. La cofia de la raíz o piloriza parece ser el área de percepción de la raíz; si se cortan las puntas no hay reacción geotrópica. De modo similar el ápice del tallo es esencial para la respuesta geotrópica del tallo. Se han efectuado muchos experimentos usando la gravedad natural de la tierra; ésta se puede variar experimentalmente por el uso de la centrífuga que puede aumentarla, o por el clinóstato (Figura 19-1). Este es un artefacto que da

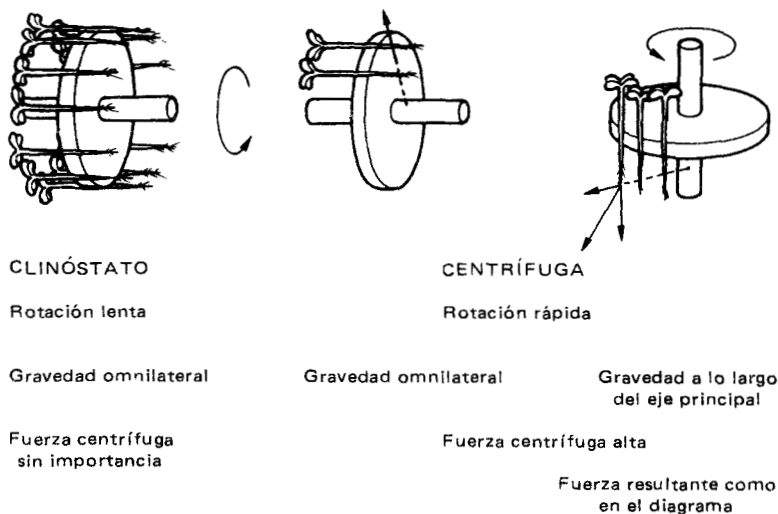


Figura 19-1. Diagramas mostrando las técnicas del clinóstato y de la centrífuga para estudiar el geotropismo. (De L. Jaudus: *Geotropism* en M.B. Wilkins (ed.): *The Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw Hill. Londres, 1969. p. 214. Con permiso.)

rotación a una planta al derredor de su eje, por lo general estando la planta horizontal para neutralizar el efecto direccional de la gravedad.

Se puede concluir que la respuesta a la gravedad es inductiva porque pueden separarse en el tiempo el sentir la gravedad y el responder a ella. Si una planta se coloca horizontalmente durante un corto tiempo y luego se vuelve a poner vertical, "se curvará" posteriormente como si todavía estuviera horizontal; posteriormente retornará a la vertical. Otros factores tales como luz y temperatura también afectan la respuesta. Por ejemplo, los estolones (tallos subterráneos) de ciertos pastos normalmente son diageotrópicos (crecen horizontalmente) si las hojas reciben luz. Pero si las hojas se mantienen continuamente en la oscuridad el estolón adquiere geotropismo negativo y crece hacia arriba. Esta respuesta asegura que la planta se extienda horizontalmente sobre la superficie e impide que en un suelo muy disperejo se entierre al crecer accidentalmente hacia abajo del suelo o contra la ladera de una colina.

PERCEPCIÓN DE LA GRAVEDAD. El hecho de que la percepción del estímulo y la reacción a éste estén separadas en el tiempo significa que toman parte dos procesos distintos: percepción y reacción. Una célula puede percibir la gravedad de dos maneras: por la percepción de una presión diferencial sobre ella o como resultado de la distribución de partículas más o menos ligeras o pesadas que podrán hundirse o flotar en el citoplasma. Es muy improbable medir la presión diferencial porque la ejercida por el peso del contenido celular es de magnitud muy inferior a la ejercida por la turgencia de la célula. Además, aun las fluctuaciones de la presión interna que resulte del cambiante estado hídrico de la célula excederían mucho a las presiones causadas por el peso del contenido celular. De aquí que la existencia de un mecanismo que pueda medir la presión diferencial a lo largo de la célula y detectar su desplazamiento lateral con alta precisión sea extremadamente dudosa.

La hipótesis de que la gravedad se percibe por medio de estatolitos es mucho más atractiva. Los estatolitos son cuerpecillos de alta gravedad específica que se asientan en el fondo de la célula. Los cuerpos que tienden a sedimentarse en el citoplasma incluyen el núcleo, los dictiosomas, las mitocondrias y los granos de almidón (o, más exactamente, los amiloplastos, porque los granos de almidón van en plastos y libres en la célula). Por otra parte, los cuerpos más ligeros y que tienden a flotar incluyen las vacuolas y los glóbulos de grasa.

Un buen número de evidencias indican actualmente que los gránulos de almidón o amiloplastos son, normalmente, los estatolitos en las células que perciben la gravedad. En primer lugar, son las únicas partículas que pueden reaccionar a un estímulo de sólo 1/2 a 1 minuto de duración (la duración del estímulo se denomina tiempo de presentación). En segundo lugar, los granos de almidón están presentes en casi todos los tejidos sensitivos al geotropismo. A principios del siglo XX los fisiólogos alemanes C. Zollikoffer y E. Stahl experimentaron privando de alimento a raíces y advirtieron que conforme iba desapareciendo el almidón en la cofia por la falta de alimento, iba también desapareciendo la sensibilidad a la gravedad.

Hay unos pocos tejidos que no pierden la geosensibilidad cuando se les priva de alimento. Pero se ha notado que aunque los gránulos de almidón desaparecen fácilmente en la mayoría de los tejidos cuando falta alimento, es muy difícil que el almidón de los estatolitos desaparezca por esta razón. Hay un notable paralelismo entre la velocidad de asentamiento de los granos de almidón y el tiempo requerido para la percepción del estímulo gravitacional, como se muestra en la Figura 19-2. El examen microscópico de células bajo estímulo gravitacional muestra que los granos de almidón se asientan en su interior, sin duda en el fondo, como se ve en la Figura 19-3. El fisiólogo americano A.C. Leopold, cuya investigación se muestra en la Figura 19-3, ha experimentado con un mutante de maíz que tiene menos amiloplastos, y son más pequeños que los de tipo común. Tal como podría

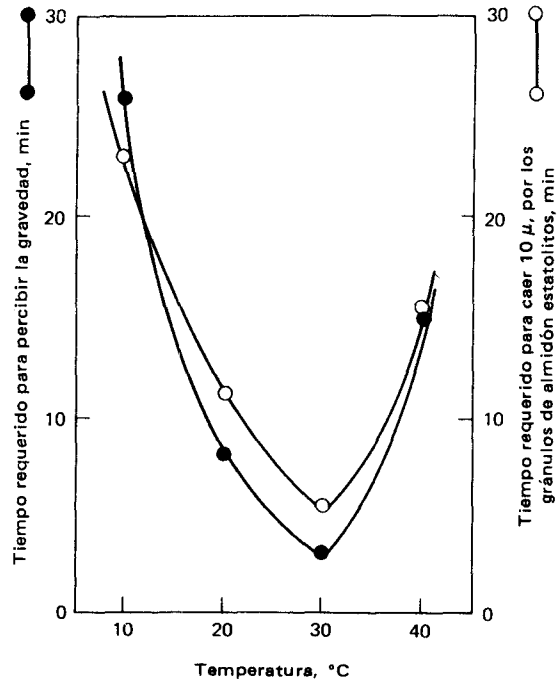


Figura 19-2. Efecto de la temperatura en la tasa de caída de los gránulos de almidón estatolitos comparada con el tiempo requerido para la percepción de un estímulo gravitacional. (Recalculado de datos de Lillian E. Hawker: *Ann. J. Bot.*, 47:503. 1933.)



Figura 19-3. Estatolitos en células de coleóptilo de maíz (*Zea mays*). Las células a la derecha están "derechas", las de la izquierda están descansando sobre un lado. Las flechas muestran la dirección del campo gravitacional.

esperarse si los granos de almidón fuesen estatolitos, este mutante muestra una respuesta más lenta y más débil al estímulo gravitacional. Esta investigación junto con estudios sobre geotropismo hecho con raíces decapitadas y en proceso de regeneración de la cofia, llevados a cabo por los fisiólogos B.E. Juniper y P.W. Barlow, demuestran muy claramente que los amiloplastos con almidón son normalmente los estatolitos a través de los que la planta percibe un campo gravitacional.

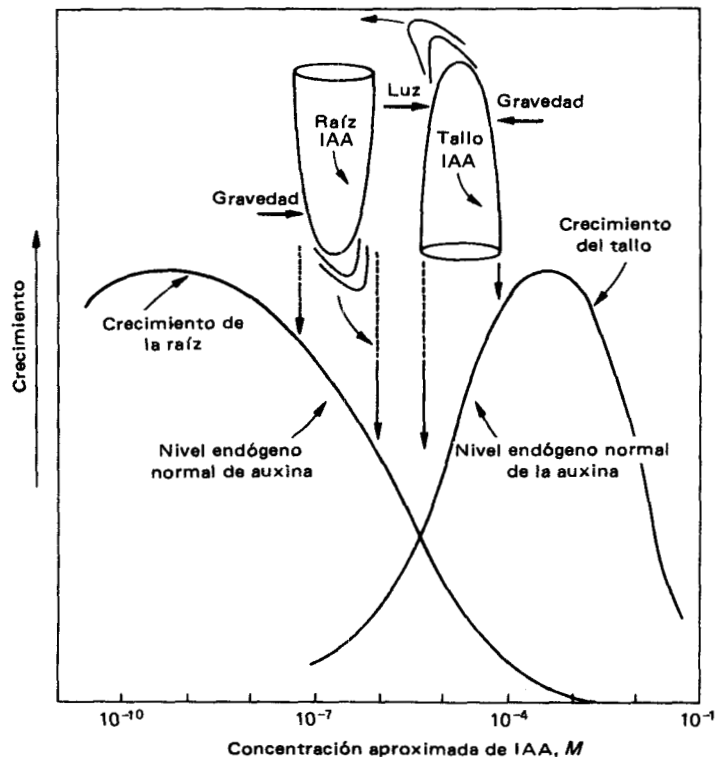
Como se mencionó previamente, ciertos tejidos no pierden su sensibilidad a la gravedad aun después de sufrir privación de alimento. El fisiólogo americano K.V. Thimann encontró que el tratamiento con ácido giberélico a coleóptilos de trigo determina la pérdida de todo el almidón, pero éstos siguen siendo geosensibles. En este caso quizá otras partículas subcelulares, en lugar de los amiloplastos, actúan como estatolitos de modo temporal o normalmente. Se ha sugerido que los dictiosomas o las mitocondrias podrían actuar de este modo, pero la evidencia expuesta anteriormente muestra que es más probable que sean los amiloplastos los que normalmente funcionan como estatolitos en la mayoría de los tejidos geosensitivos.

MECANISMO DE RESPUESTA A LA GRAVEDAD. El fisiólogo F. Went, que trabaja ahora en Estados Unidos, descubrió hace tiempo que el crecimiento está promovido por la auxina. La curvatura del tallo se determina por las diferencias en las tasas de crecimiento entre sus lados; de aquí N. Cholodny y F. Went pensaron que las respuestas de curvatura de los tallos u hojas se debían a una distribución asimétrica de la auxina. Además, las raíces responden a la auxina de modo opuesto al tallo, es decir, la adición de auxina disminuye el crecimiento de las raíces en lugar de aumentarlo. Cholodny y Went postularon un mecanismo común para las respuestas

geotrópicas basado en un aumento del contenido de auxina en el lado inferior del tejido estimulado gravitacionalmente, que se aplicaría tanto a la raíz geotrópicamente positiva como al tallo geotrópicamente negativo. El aumento en el contenido de auxina en el lado inferior determinaría un aumento en el crecimiento en ese lado del tallo, lo que causaría que se curvara hacia arriba, y una disminución en el crecimiento en el lado de la raíz, lo que causaría que se curvara hacia abajo. Este mecanismo se ilustra en la Figura 19-4.

Hay bastante evidencia sobre este mecanismo con respecto al tallo, pero no con respecto a la raíz. Es posible medir la existencia de un gradiente de auxina a lo largo de un tallo estimulado gravitacionalmente, pero no en una raíz. En lugar de ello, se ha encontrado que la cofia es fuente de una sustancia inhibitoria del crecimiento. Si se quita parte de la cofia, la raíz se curva hacia el lado al que se adhiere la porción restante de aquélla. Esto sugiere que la cofia produce inhibidores del crecimiento. Además, la remoción de éste causa una breve aceleración del crecimiento de la raíz demostrando que es una fuente de inhibidores más que de promotores del crecimiento. En la cofia se ha encontrado ácido abscísico y se considera posible (pero no ha sido probado) que el estímulo geotrópico sobre el crecimiento esté mediado por la producción asimétrica de ABA en las cofias que hayan recibido el estímulo geotrópico.

Figura 19-4. Diagrama que muestra cómo un mecanismo común de redistribución lateral de la auxina puede mediar las respuestas geotrópicas y fototrópicas en los tallos y la respuesta geotrópica opuesta en las raíces.



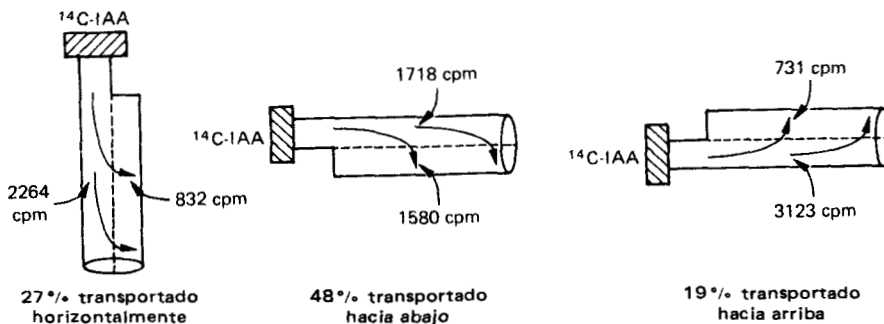
La situación respecto al tallo es diferente. Experimentando con hipocótilos de girasol, los fisiólogos alemanes L. Brauner y A. Hager colocaron el tejido en la oscuridad para disminuir su contenido de auxina; después de esto los hipocótilos se tornaban insensibles a la gravedad. Pero si después del estímulo gravitacional se añadía un poco de auxina, los hipocótilos se conducían respondiendo normalmente, curvándose en dirección contraria al campo gravitacional. Dichos investigadores encontraron que los hipocótilos no reaccionan a un campo gravitacional si se someten a baja temperatura, pero si se sube la temperatura después del periodo de estímulo empiezan a reaccionar a las 12 horas de la estimulación. Se encontró que el oxígeno es necesario para la reacción demostrando así que en la respuesta están involucradas reacciones metabólicas.

Usando IAA radioactivo, Leopold y sus colegas han demostrado recientemente que las auxinas se transportan lateralmente en los coleótilos de maíz bajo la influencia de un campo gravitacional como se ve en la Figura 19-5. Parece probable que la respuesta a la gravedad esté mediada por la distribución lateral asimétrica del IAA en los tejidos, causada por la polarización gravitacional de las células sensitivas.

Pero aún queda la pregunta: ¿cómo puede un estímulo gravitacional afectar la redistribución de las hormonas en los tejidos, sean ABA o IAA, por medio de los estatolitos? Parece probable que la distribución polar de la auxina en los tallos se deba tanto al transporte lateral como a un aumento en la producción de IAA en el lado inferior del tejido estimulado. Se ha sugerido que la mayor concentración de organillos celulares en el lado inferior de la célula, por influencia de la gravedad, reduce la eficiencia de su metabolismo al decrecer el acceso a los metabolitos y aumentar los productos de aquél en el medio interno. La mayor lentitud del metabolismo en el lado inferior de la célula podría aumentar, de alguna manera, la síntesis de IAA o favorecer su transporte. Los tejidos bajo estímulo gravitacional desarrollan un potencial eléctrico perpendicular al campo gravitacional. Pero se ha encontrado que los tejidos en que se induce un gradiente de IAA artificial también desarrollan dicho potencial; parece entonces probable que el potencial eléctrico sea el resultado del gradiente de IAA y no su causa.

La situación en la raíz ha sido examinada críticamente hace poco por Juniper, quien propuso un modelo hipotético conforme al cual los movimientos de los estatolitos determinarían una redistribución lateral de la hormona. Su modelo se basa en la capacidad de los estatolitos de bloquear los plasmodesmos que conectan las células, quizás por obstrucción de los orificios de los plasmodesmos al pre-

Figura 19-5. Experimento para demostrar el transporte lateral de la auxina en secciones de coleótilo de maíz bajo el estímulo de la gravedad. (De datos de P. Hertel, R.K. de la Fuente y A.C. Leopold: *Geotropism and the lateral transport of auxin. Planta*, 88:204-14. 1969.)



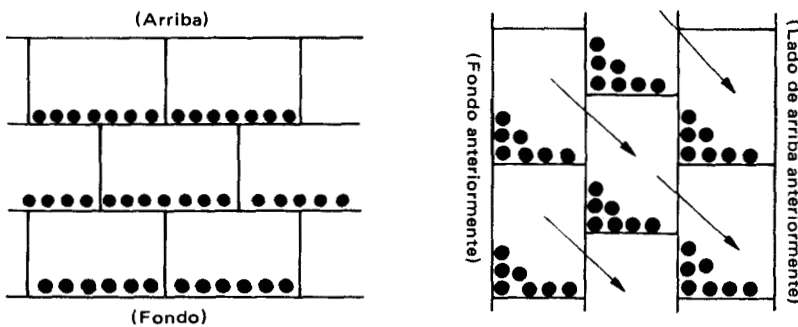
sionar sobre ellos las membranas del retículo endoplásmico. Como se puede ver en la Figura 19-6, cuando las células se hacen rodar o voltear sobre sus bordes los estatolitos tienden a aglomerarse en los ángulos. Como resultado quedan pasajes libres que pueden utilizarse para el transporte de inhibidores o estimulantes permitiéndoles moverse en dirección lateral. Sin embargo, debe enfatizarse que actualmente este modelo es hipotético y su comprobación aún espera más experimentación.

Así es que todavía no se sabe en realidad cómo se utiliza la acción de los estatolitos para causar la curvatura del tallo o de la raíz. Sin embargo, parece muy probable que se aplique a las hormonas que estaban en movimiento polarizado un desbalance lateral, hacia arriba o hacia abajo. Este transporte polarizado debe mantenerse enérgicamente; debe recordarse que si se voltea un tallo con la punta hacia abajo sigue reteniendo su orientación basipétala original y no responde a un estímulo gravitacional "intercambiando sus extremos".

FOTOTROPISMO. La comprensión del mecanismo de la reacción fototrópica se remonta a los experimentos de Went que llevaron al descubrimiento de la auxina (Capítulo 16, página 419). Se encontró que si un coleóptilo se ilumina por un lado, ocurre una distribución asimétrica de la auxina, de modo que se acumula en el lado oscurecido de aquél. El que haya más auxina causa que dicho lado se alargue más que el lado iluminado y el crecimiento asimétrico hace que el coleóptilo se curve hacia la luz. El esquema de Went y Cholodny en la Figura 19-4 ilustra cómo funciona la reacción.

Antes se pensaba que la distribución desigual de la auxina era causada por una combinación de tres mecanismos diferentes: fotodestrucción de la auxina en el lado iluminado, aumento en la síntesis de ésta en el lado oscuro y transporte lateral de la misma del lado iluminado hacia el oscuro. Pero actualmente hay abundante evidencia de que no ocurre fotodestrucción de la auxina y las investigaciones del fisiólogo americano W.R. Briggs demuestran claramente que el mecanismo

Figura 19-6. Diagrama que muestra un modelo hipotético de la acción de los estatolitos. (A) Los estatolitos (bolas negras) ocluyen los plasmodesmos cuando yacen contra la pared celular, quizá por oprimir al retículo endoplásmico contra ella. Cuando el tejido está desorientado como (B) caen a través de la que ahora es la pared inferior celular permitiendo (o forzando) así el movimiento lateral de las sustancias como lo muestran las flechas. Las sustancias de crecimiento pueden moverse al lado inferior como resultado de un modelo de transporte hacia arriba (como se muestra en B) o al lado superior si el transporte principal es hacia abajo en la orientación normal del tejido.



A. Tejido en posición normal

B. Tejidos dados vuelta a un lado (rotados 90°)

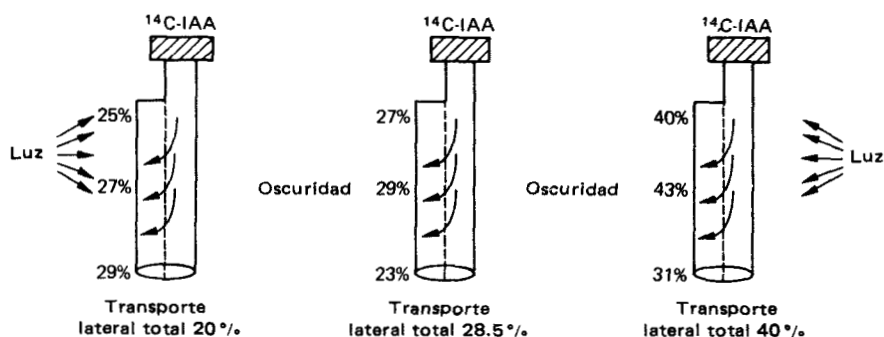


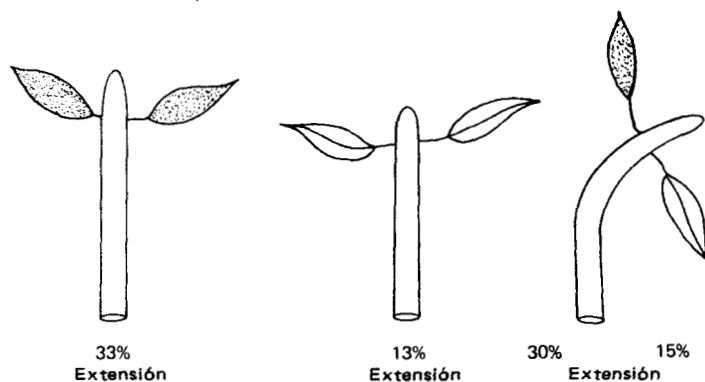
Figura 19-7. Experimento para mostrar el efecto de la luz en el transporte lateral del IAA en secciones de coleóptila de maíz. El transporte lateral aumenta al alejarse de la luz y se inhibe débilmente cerca de ella. (De datos de R.K. de la Fuente y A.C. Leopold: Lateral movement of auxin in phototropism. *Plant Physiol.*, 43:1031-36. 1968.)

importante es el transporte lateral de ésta. Experimentos recientes de Leopold y su grupo demostraron que el transporte lateral de ^{14}C -IAA ocurre del lado iluminado hacia el lado oscuro en el coleóptilo de maíz, como se muestra en la Figura 19-7. Al parecer el movimiento lateral normal de la auxina no es impedido por la presencia de luz, pero su movimiento alejándose de ella es altamente estimulado.

La respuesta fototrópica de tallos con hojas depende de la iluminación desigual de las hojas que quedan viendo o no a la luz. Se ha sugerido en consecuencia que la desigual síntesis y transporte de la auxina tienen lugar como resultado de la desigual iluminación de las hojas. De acuerdo con este punto de vista se exporta más auxina de una hoja oscurecida que de una iluminada, determinando un mayor crecimiento del tallo bajo la hoja oscurecida.

El grupo de Leopold mostró que, como era de esperar, el crecimiento del tallo era mayor cuando los cotiledones del girasol quedaban en la oscuridad; cuando uno de ellos se oscureció, el lado del hipocótilo que estaba bajo ese cotiledón creció más que el lado que estaba bajo el cotiledón iluminado, dando una curva-

Figura 19-8. Efecto del sombreado de uno o ambos cotiledones de plántulas de girasol en el periodo de extensión del hipocótilo durante un periodo de 24 hr. (Redibujado con permiso de S. Lam y A.C. Leopold: Role of leaves in phototropism. *Plant Physiol.*, 41:847-51. 1966.)



tura en el tallo como se ve en la Figura 19-8. Más aún, cuando se extrajo auxina difusible por debajo de los cotiledones, la prueba de la curvatura del coleóptilo de *Avena* mostró resultados positivos mucho más enérgicos cuando las plántulas se colocaron a la luz que a la oscuridad (Figura 19-9). Los resultados de estos experimentos están acordes con los conocidos efectos de la auxina sobre el alargamiento de los tejidos del tallo. No obstante, recientemente se ha sugerido que el ácido giberélico podría actuar junto con el IAA o en lugar de él.

Las investigaciones de Leopold y otros demuestran que los cotiledones son necesarios para que haya respuesta fototrópica: los tejidos del tallo no reaccionan si se suprimen los cotiledones. Por otra parte, experimentos hechos recientemente en Holanda por J. Bruisma y otros, parecen indicar que lo que sucede no es que los cotiledones oscurecidos produzcan un promotor de crecimiento, sino que los cotiledones iluminados producen un inhibidor. La conclusión debe esperar más investigaciones.

Hay algunas preguntas sobre la localización exacta del fotorreceptor de la luz fototrópica. Las plántulas a las que se les cubre uno o ambos cotiledones con papel negro siguen mostrando fototropismo positivo, sin importar la orientación de la luz ni los cotiledones cubiertos. Al cubrirlos se reduce la intensidad de la respuesta, pero no su dirección. Pero cubrir el hipocótilo impide la respuesta fototrópica aunque los cotiledones queden expuestos a la luz. Esto sugiere que los cotiledones iluminados actúan primariamente como fuente de fitoreguladores. La distribución lateral del IAA (u otros estímulos) que imponen crecimiento asimétrico parece imponerse a través de la acción de un fotorreceptor en el hipocótilo.

Algunos investigadores han pensado, en base a la economía del trabajo, que los estímulos geotrópico y fototrópico deben estar mediados por el mismo mecanismo operativo, pero en direcciones opuestas. Este argumento es paralelo a la idea (inherente a la hipótesis de Cholodny-Went) de que el mismo mecanismo operando en direcciones opuestas controla tanto al tallo como a la raíz. No obstante que la economía del trabajo pueda ser un principio biológico operante, es muy peligroso aplicarlo en esta forma. Las respuestas geotrópicas y fototrópicas y los patrones de crecimiento de raíces y de tallos pueden ser muy similares. Sin embargo, proba-

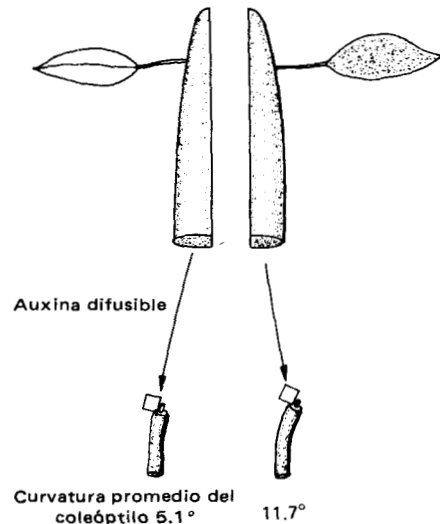


Figura 19-9. Evidencia del incremento en la exportación de auxina de los cotiledones del girasol a la luz en comparación con la oscuridad. (Dibujado de datos de S. Lam y A.C. Leopold: *Plant Physiol.*, 41:847-51. 1966.)

blemente evolucionaron en épocas muy apartadas y pueden estar mediadas tanto por los mismos como por diferentes mecanismos.

PERCEPCIÓN FOTOTRÓPICA DE LA LUZ. El mecanismo de percepción de la luz que da origen al fototropismo es todavía un tópico de discusión. Hace mucho se descubrió que la luz más efectiva para la respuesta fototrópica es la de onda corta; la luz roja no es efectiva. El espectro de acción del fototropismo, al ser contrastado con el espectro representativo de los carotenos y de la flavina, muestra similitudes con ambos, pero no es idéntico a ninguno (Figura 19-10). El pigmento responsable puede estar presente en cantidades extremadamente pequeñas y ser, por lo tanto, difícil de detectar. Ciertos mutantes que tienen menos del 20% de la cantidad normal de caroteno siguen siendo fototrópicos, esto no excluye la participación de un carotenoide particular o de una fracción específica entre los carotenos de la planta. Actualmente se desconoce la identidad del pigmento.

Presuponiendo que un pigmento específico o una asociación de pigmentos sea responsable de la recepción de luz, el mecanismo para traducir la percepción de una reducción de la auxina producida y exportada es otro problema igualmente difícil. Como en el geotropismo, en las plantas estimuladas fototrópicamente se forma un potencial eléctrico transversal, que parece seguir a la inducción de desbalance auxínico, y puede ser causado por él. De hecho, la situación es mucho más compleja que lo que sugiere esta exposición. La luz fototrópica es medida acumulativamente por la planta. Es decir que, dentro de ciertos límites, una luz débil

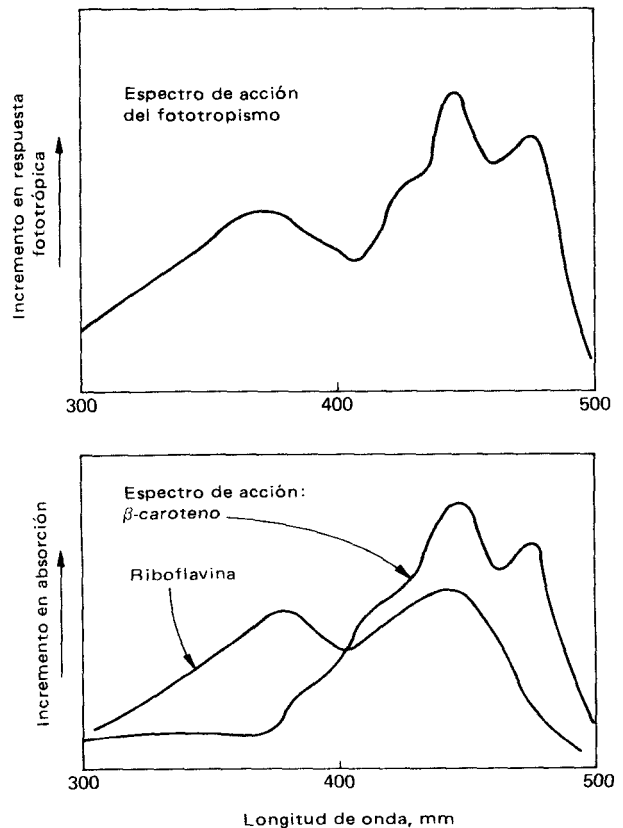


Figura 19-10. Espectro de acción del fototropismo comparado con el espectro de absorción de una flavina y un caroteno. Adaptado de diversas fuentes.

prolongada produce el mismo efecto que una breve luz fuerte. Sin embargo, la reacción a un estímulo creciente no es sencillamente una respuesta creciente en forma continua. Después de recibir cierta cantidad de luz el tejido empieza a responder cada vez menos y finalmente ocurre un fototropismo negativo. Luego, con más luz, aún puede haber una segunda respuesta positiva que muestra ciertas diferencias con la primera. Falta una interpretación clara de estos efectos. Es posible que la estimulación del pigmento fototrópico pueda llevar, de alguna manera, a cambios en la permeabilidad celular que darían por resultado un aumento en el transporte de auxina, pero esto se ignora.

TIGMOTROPISMO. La reacción de una parte de la planta, como por ejemplo un zarcillo, al estímulo del tacto se llama tigmotropismo si la reacción es de tipo direccional y tigmonastia si no lo es. Al parecer los zarcillos son capaces de distinguir superficies, pues responden con mucho mayor efectividad a las rugosas o ásperas que a las lisas o suaves. La respuesta es rápida y puede involucrar parcialmente cambios en turgencia produciéndose contracciones o expansiones celulares diferenciales en lados opuestos del órgano. Pero también toma parte cierto crecimiento diferencial y muchas respuestas tigmotrópicas son movimientos permanentes o de crecimiento. Las respuestas rápidas de los zarcillos probablemente se llevan a cabo por movimientos de electrolitos o sales.

Experimentos recientes muestran que cuando hay un estímulo táctil en los zarcillos del chícharo ocurren cambios rápidos en el contenido de ATP y de fosfato inorgánico. Tal parece que tienen lugar cambios rápidos en la permeabilidad de las membranas que causan movimientos del agua o bien ocurre un transporte activo de iones estimulado por el ATP con los mismos resultados. Se sabe que la auxina afecta el retorcimiento de los zarcillos y si ésta se aplica en un solo lado el zarcillo se curva. Sin embargo, esto podría no estar relacionado directamente con la respuesta normal. No se sabe cómo la planta percibe la sensación táctil.

OTROS TROPISMOS. Las plantas reaccionan poniéndose en concordancia con otros estímulos a través del crecimiento. A veces se dice que las raíces crecen hacia la región del suelo con mayor contenido de agua. Tal hidrotropismo, si ocurre, debe estar mediado directamente por un mecanismo que permita a la raíz detectar y reaccionar a las diferencias en concentración hídrica. Pero una alternativa más probable es sencillamente que las raíces crecen más rápidamente en las zonas con mayor humedad.

Ciertas enredaderas, particularmente las de origen tropical, trepan por el tronco de los árboles. Cuando germinan sus semillas crecen directamente hacia los árboles que son un soporte potencial; no lo encuentran por azar. Al parecer esta búsqueda es por crecer hacia el sector más sombrío de su horizonte que está dado por los troncos oscuros de los árboles grandes. Este fenómeno fue denominado **escototropismo** (búsqueda de la oscuridad) por dos científicos norteamericanos, D.R. Strong y T.S. Ray, los que primero informaron sobre él en 1975. Después de establecerse en su huésped y empezar a crecer, la plántula se vuelve fototrópicamente positiva, lo que asegura una nutrición fotosintética adecuada.

Raíces, tallos y coleóptilos tienden a tomar un orden al crecer en campos eléctricos. Esto nos hace preguntar nuevamente si la distribución desigual de la auxina se debe al desarrollo de un gradiente de potencial eléctrico o bien si éste es el efecto de aquélla. Los experimentos sobre fototropismo y geotropismo su-

gieren que el gradiente es resultado de la asimetría de la auxina. Sin embargo, es posible que un gradiente de potencial eléctrico aplicado externamente pueda polarizar el movimiento de la auxina resultando una distribución asimétrica y causando movimiento direccional o trópico. Los estudios hechos son insuficientes para un análisis crítico de estas respuestas de crecimiento.

LA FORMA

EFFECTOS CORRELATIVOS. La forma de un órgano o de un organismo resulta de su crecimiento en distintas direcciones a diferentes velocidades. Generalmente el desarrollo de una planta se correlaciona estrechamente con su crecimiento. Por ejemplo, en el trigo los macollos (tallos secundarios) no se desarrollan hasta que el tallo principal ha casi completado su crecimiento; las yemas axilares de muchas dicotiledóneas como el frijol o el tomatero no empiezan a crecer hasta que el tallo aumenta en tres o más entrenudos por encima de ellas. En otras palabras, hay una correlación o interrelación en el desarrollo de las diferentes partes de la planta. Estos efectos de correlación pueden operar en el tiempo, como en el caso de la dominancia apical (que se estudia posteriormente con mayor detalle en esta sección). Otros efectos correlativos operan en el espacio, relacionando el tamaño que alcanzan las diferentes partes de la planta. Otros relacionan la tasa de crecimiento de sus partes. En el crecimiento *alométrico* las diferentes partes de la planta pueden tener diferentes tasas de crecimiento, pero están estrechamente relacionadas de modo que hay una relación constante entre el crecimiento de una parte con respecto a la de otra. La mayoría de estas correlaciones son controladas por los hormonas o por el establecimiento de gradientes o patrones de distribución de los alimentos.

A menudo la forma se establece por un campo o gradiente de una sustancia morfológicamente activa, pero al parecer no ocurre así en todas las plantas. Un mecanismo simple de este tipo puede determinar la forma de un tejido anatómicamente simple como el cuerpo fructífero de un hongo, pero la compleja organización de los tejidos en la planta superior no se explica así excepto en limitadas circunstancias. En lugar de ello, las diferentes partes de la planta muestran un crecimiento esencialmente indeterminado, pero se interrelacionan y controlan por efectos correlativos para producir una forma o contorno característico. Un ejemplo es la forma de las hojas que está determinada en buena parte por el patrón de vascularización. Así, el contorno de una hoja de arce o de encina parece generarse por intermedio de la acción o interacción de fitohormonas (y quizá también de alimentos) transportados por las nervaduras principales. La forma final de la hoja está, por lo tanto, muy afectada por el patrón de tejido vascular que se contiene en la hoja embrionaria. No obstante, el meollo del problema subsiste: no se sabe cómo se traduce la información genética en un patrón anatómico específico en la hoja embrionaria.

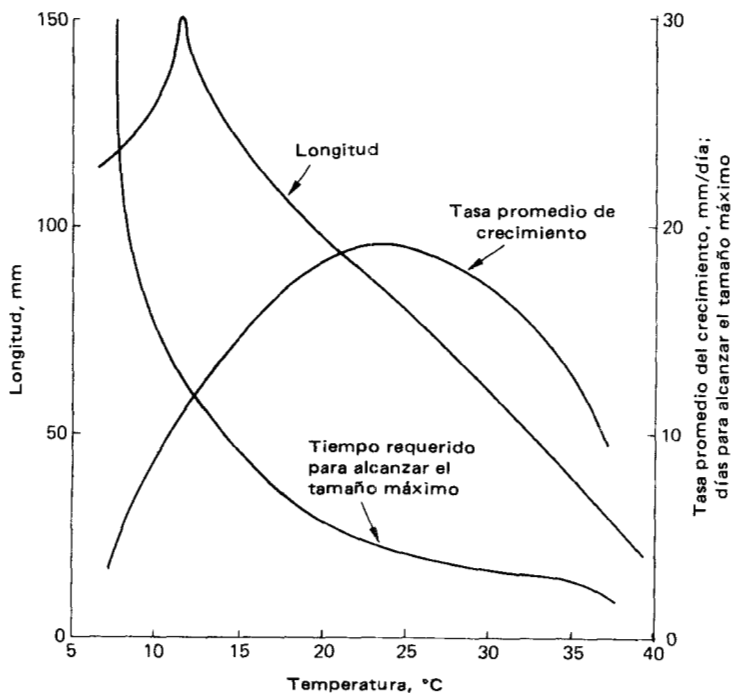
OTROS FACTORES. Además de los efectos de correlación, las limitaciones físicas pueden imprimir una forma específica. Por ejemplo, las copas aplanadas de muchos árboles pueden deberse a la incapacidad de las ramas guía de sobrepasar cierta altura por problemas en el transporte del agua. En lugares muy desprotegidos las plantas crecen enanas o mal formadas, impedidas de alcanzar su forma normal por los factores ambientales adversos.

La temperatura tiene gran efecto tanto sobre la tasa de crecimiento como sobre el tamaño final de la planta u órgano. Esto se ilustra en la Figura 19-11 que muestra las curvas para el coleóptilo de avena según datos ya antiguos del fisiólogo alemán E. Vogt. Puede verse que la longitud final, el tiempo de crecimiento y la tasa promedio de este crecimiento en el coleóptilo variaron con la temperatura de modo complejo y diferente en cada uno.

Entre otros factores ambientales que afectan al crecimiento está la luz (el efecto de la reducción de la luz o etiolación se desarrolló en el Capítulo 18, página 460. Uno de los resultados característicos de la reducción de la luz es el incremento del crecimiento en longitud. El suministro de agua ejerce un profundo efecto sobre el crecimiento y la forma de las plantas. La falta de agua o su demasía afectan no sólo el tamaño sino la forma y expresión de características xerofíticas que pueden cambiarla enormemente. Se ha observado que la especie *Ulex* sp. pierde su característica apariencia espinosa cuando crece en suelos bien regados y casi no se la puede reconocer. Se ha demostrado que en varias especies la falta de agua causa un aumento tremendo en la cantidad de la hormona inductora del letargo, el ácido abscísico (ver Capítulo 22). Esto puede relacionarse con el desarrollo de características xeromórficas en ciertas plantas.

DOMINANCIA APICAL. Uno de los efectos de correlación más importante y mejor estudiado es la dominancia apical. Los primeros fisiólogos alemanes consideraban que podía deberse a una "lucha por la existencia" entre las ramas de la planta en

Figura 19-11. Efecto de la temperatura sobre las tasas del crecimiento, la duración del crecimiento, y el tamaño final de los coleóptilos de avena (*Avena sativa*). (Recalculado de datos de E. Vogt: *Z. Bot.*, 7:193-270. 1915.)



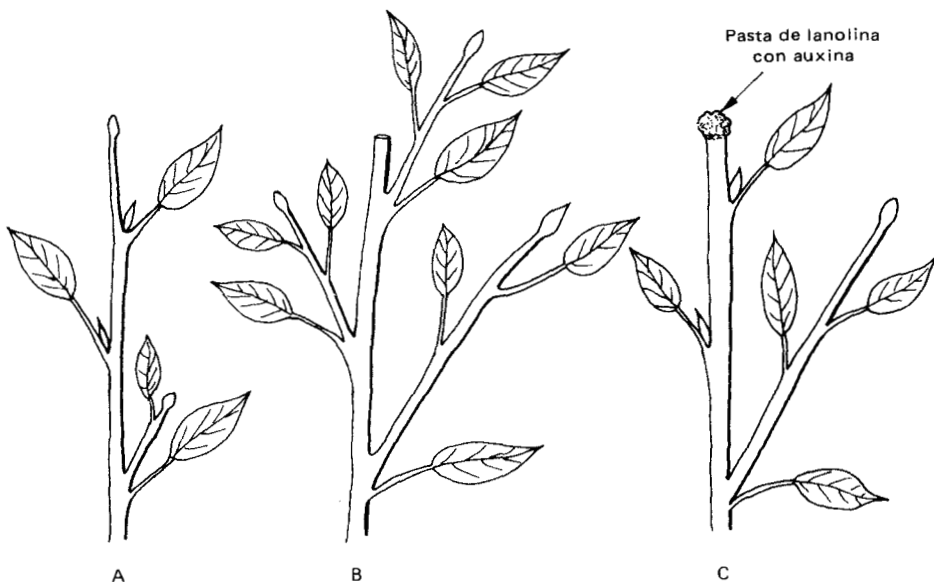
la que la rama central principal "vence". Conforme a esta teoría la dominancia apical se establece por la dirección del flujo de los alimentos y se conoce como la **teoría alimenticia**. Posteriormente, los experimentos de fisiología de K.V. Thimann y F. Skoog, y los elegantes experimentos de poda de R. y M. Snow, demostraron que la dominancia apical está causada por la auxina que se difunde a partir de la yema apical e inhibe el crecimiento de las ramas laterales. La supresión del ápice libera a las yemas laterales de la dominancia apical, pero se restablece si se aplica auxina al tallo decapitado. La secuencia se ilustra en la Figura 19-12.

Las dificultades experimentales que presenta la teoría de que solamente la auxina causa la dominancia apical se resolvieron en grado considerable al descubrirse que la auxina y las citocininas interactúan. El aumento en las citocininas libera a las yemas laterales de la dominancia apical a pesar de la presencia de auxina. Este efecto se ve en forma extrema en la enfermedad de las coníferas llamada escoba de bruja (ver página 668), en la cual un exceso de citocinina producida por el patógeno causa el desarrollo de muchas yemas laterales y adventicias. El concepto de interacción de dos fitohormonas provee de una explicación a la principal objeción a la teoría auxínica, de por qué la yema apical no se inhibe por su propia provisión de auxina.

Una teoría alternativa que se relaciona con la conocida capacidad de las hormonas de afectar el transporte de nutrientes (ver Capítulo 21, página 562) es esencialmente una combinación de la teoría alimenticia y la teoría hormonal. De acuerdo con esta teoría **alimenticia-direccional** la dominancia apical se mantiene porque la corriente de alimentos que asciende por el tallo se dirige a la yema

Figura 19-12. Dominancia apical.

A. La dominancia apical impide que las dos yemas laterales terminales se desarrollen. La inferior ha escapado a la dominancia del ápice y se empieza a desarrollar. B. El ápice se ha cortado y todas las yemas han iniciado el desarrollo. C. El ápice se ha cortado siendo reemplazado por pasta de lanolina con auxina. Se impide el desarrollo de las yemas laterales (excepto la de la yema inferior que ya había roto el letargo y empezado a crecer). (Según P.M. Ray: *The Living Plant*. Holt, Rinehart and Winston, Nueva York, 1965.)



apical y no a las ramas laterales, debido al gradiente auxínico que resulta de la producción de auxina en el ápice. Así que las hojas y cualquier rama que escapen a la dominancia apical tendrán asegurado el suministro de alimentos, una vez que empiecen a crecer y a producir auxina. La aplicación de citocininas causará el inicio de divisiones celulares y la producción de auxina, a la que seguirá automáticamente la liberación de la dominancia apical.

La dominancia apical funciona en mayor o menor grado en la mayoría de las plantas. En forma extrema determina el hábito de crecimiento columnar, excurrente o monopódico, característico de las coníferas. Muchas plantas caracterizadas por formas arbustivas o por denso crecimiento de las ramas laterales tienen una dominancia apical muy escasa. Ésta también afecta la forma del sistema radical causando el desarrollo de una raíz pivotante, y en su ausencia, de una raíz fibrosa o fasciculada. Se ha sugerido recientemente que, de hecho, el efecto de la auxina está mediado por el etileno. De ser así no se alteraría la concepción general sino que simplemente se insertaría otro eslabón en la cadena de reacciones que correlacionan el crecimiento en las diferentes partes de la planta. Aún no se conoce el mecanismo por el que la auxina, o el etileno, causan la supresión de las yemas laterales ya sea en forma directa o por influencia de los alimentos.

RESPUESTAS NÁSTICAS

Las respuestas násticas son los movimientos en respuesta a los estímulos que no se orientan en relación con la dirección del vector del estímulo. Pueden ser movimientos de crecimiento que son plásticos y por lo tanto permanentes o movimientos de **variación** que son reversibles. Hay diversos movimientos característicos de las plantas. Muchos de ellos son rápidos, vigorosos y llaman fuertemente la atención, como la respuesta de la planta sensitiva *Mimosa*. Otros parecen relacionarse directamente con un marcador endógeno rítmico o reloj biológico que ayuda a marcar el paso de los eventos del desarrollo. Esto se estudiará en detalle en el capítulo siguiente. Algunos de los patrones de movimiento, aunque no parecen ser de importancia en la vida de la planta, se han estudiado extensamente pues se espera que entendiéndolos se llegará a conocer algo de los mecanismos que regulan el desarrollo.

Los movimientos de variación generalmente involucran movimiento del agua. Un movimiento de variación importante y típico es la apertura y cierre de los estomas descritos en detalle en el Capítulo 14. Los movimientos de hojas, folíolos e incluso ramillas son causados a menudo por un órgano especial llamado **pulvinus** que se muestra en la Figura 19-13A y B. Esta masa de células parenquimatosas en forma de bulbo se localiza en la base de la hoja, folíolo o rama. El agua se mueve bruscamente hacia dentro o hacia fuera de las células motrices (Figura 19-13C) que se localizan en lados opuestos del pulvinus y la rápida contracción o expansión resultante de dichos lados hace que la hoja o rama se muevan hacia arriba o abajo. Al parecer el agua se mueve en el pulvinus como resultado de potenciales osmóticos. Probablemente éstos se generan, igual que en las células oclusivas, por el rapidísimo transporte de iones de potasio que se mueven por medio de mecanismos de transporte con energía del ATP. El transporte de potasio puede ser activado por una variedad de diferentes clases de estímulos y por lo tanto también se activa el movimiento de los órganos. Algunos de estos estímulos se describen posteriormente. También se examinarán en el capítulo siguiente los movimientos

A



B



C

Figura 19-13. Ilustración de pulvinus de *Albizzia*. A. Una micrografía al microscopio de barrido de las columnas de células motoras en forma de acordeón. B. Corte transversal del pulvinus mostrando células motoras turgentes en la base de cada foliolo. C. Tejido similar a (B) pero con las células motoras flácidas y los foliolos cerrados. (Micrografía electrónica y fotografías por la Dra. Ruth L. Satter. Fotografías originales gentilmente proporcionadas por el Profesor Arthur W. Galston, Yale University, New Haven, Conn.)

rítmicos diurnos en conexión con el problema de los ritmos endógenos o “relojes” que afectan a la floración.

EPINASTIA. La epinastia es el encorvamiento hacia abajo que ocurre comúnmente en los pecíolos y permite que las hojas tomen una posición tal que sus ápices se inclinan hacia el suelo más que hacia arriba. No parece que ésta sea una respuesta gravitacional, ya que las plantas muestran epinastia cualquiera sea su orientación respecto al campo gravitacional o incluso colocadas en un clinóstato; parece que se causa porque se transportan diferentes cantidades de auxina del limbo de la hoja hacia los lados superior e inferior del pecíolo lo que provoca un crecimiento diferencial encorvándose el pecíolo. Muchas respuestas del desarrollo (por ejemplo la apertura de la flor, el desenrollamiento de las frondas de los helechos) son respuestas epinásticas. Es una respuesta común al tratamiento con exceso de auxina o con etileno (ver Figuras 16-14 y 16-19).

El efecto inverso, denominado **hiponastia**, también puede ocurrir; puede ser inducido por aplicación de ácido giberélico.

TERMONASTIA. Algunas plantas, como los tulipanes, muestran movimientos repetidos de apertura y cierre de las flores en respuesta a los cambios de temperatura. La respuesta es de alta sensibilidad y se ha notado que sigue a un cambio de temperatura de tan sólo una fracción de grado. A pesar de su reversibilidad estos movimientos termonásticos son movimientos permanentes de crecimiento que resultan de un crecimiento diferencial entre los tejidos superiores e inferiores de la flor. El mecanismo se desconoce.

El arbusto *Rhododendron* es un interesante indicador de temperatura. Sus hojas siempre verdes sufren una pronunciada respuesta termonástica en invierno: las hojas cuelgan junto al tallo casi verticalmente cuando la temperatura se aproxima a los -15°C , y se extienden horizontalmente a los 0°C . La respuesta puede implicar cambios en la tensión del agua del pecíolo, pero no se conoce.

NICTINASTIA. Las hojas de muchas plantas sufren movimientos de dormición, un rítmico abrir de las hojas por la mañana y cerrar o bajar al anochecer, llamado nictinastia. Este fenómeno se ha estudiado mucho en el frijol que exhibe marcados movimientos nictinásticos. Por cuidadosos análisis con el microprobador electrónico (ver página 363) el fisiólogo americano A.W. Galston y sus colegas, particularmente la Dra. Ruth Satter, han sido capaces de detectar un movimiento apreciable de iones de potasio del lado superior del pulvinus al inferior y viceversa. El movimiento de los iones de potasio causa un gran cambio en el potencial osmótico de las células motrices del pulvinus determinando que las hojas estén erguidas o caídas. Los análisis mostraron que los azúcares no pueden tener parte en ello, pues representan tan sólo una pequeña fracción de las sustancias osmóticamente activas en las células motrices.

Se ha sugerido que las auxinas juegan un papel en esta respuesta. Al parecer las hojas producen gran cantidad de IAA durante el día que se transfiere primordialmente a la base del pecíolo; los iones de potasio se mueven hacia el área con mucha auxina; el agua entra al lado inferior del pulvinus, y la hoja se yergue. Por la noche el transporte de auxina se reduce y tiene lugar un proceso inverso. Cuando se aplican auxinas a los lados superior o inferior del pulvinus las hojas se inclinan o cierra, se yerguen o abren, respectivamente.

Pero el problema no es tan sencillo. Los fisiólogos vegetales han estado fascinados durante mucho tiempo por el hecho de que los movimientos de dormición de muchas hojas continúan regularmente por un periodo de días aunque la planta se mantenga bajo condiciones constantes, como se muestra en la Figura 19-14. Esto significa que la nictinastia en las plantas intactas guarda sus fases y su horario por un ritmo interno. Este ritmo puede ser desfasado cambiando el patrón normal de luz y oscuridad por periodos cortos de iluminación con luz rojo lejano, lo cual indica que la respuesta está mediada por el fitocromo. Este pigmento está involucrado en muchas respuestas de las plantas a la luz, incluso la floración, y se explican en detalle en el siguiente capítulo.

Los experimentos con pulvinus *in vitro* demuestran que reaccionan a la luz y también sufren una redistribución del potasio y las reacciones de turgencia que muestran cuando están en la hoja intacta. Esto quiere decir que los pulvinus no sólo son fotorreceptivos, sino que contienen todo el aparato para reaccionar al estímulo lumínico así como la fuente de energía para llevar a cabo la reacción. Como se considerará en el siguiente capítulo, parece probable que la respuesta del fitocromo esté mediada por una combinación de varios efectos de membrana; afecta la permeabilidad de éstos y es también capaz de controlar o modular las actividades de las enzimas ligadas a la membrana como la ATPasa que actúa en el transporte activo de los iones. A través de esta acción y otras similares, el fitocromo puede causar o afectar la redistribución de iones, particularmente del potasio, y causar así cambios en la turgencia osmótica y por tanto movimientos.

SEISMONASTIA. Seismonastia significa respuesta a la agitación. Diversas plantas, de las que la sensitiva *Mimosa pudica* es el mejor ejemplo, responden cuando se les toca o se les sopla, cerrando los folíolos y bajando las hojas. Su respuesta es muy rápida, pudiendo empezar 0.1 de segundo posterior a la estimulación y completarse en pocos segundos. Estas plantas responden a una variedad de estímulos, además del tacto o maltrato mecánico, incluyendo calor y estimulación eléctrica o química. Otra peculiaridad es la propagación del estímulo. No reacciona tan sólo la hoja o el folíolo estimulado, sino casi toda o toda la planta. La reacción se generaliza hacia arriba o hacia abajo de la planta muy rápidamente, a tasas de 40-50 cm/seg.

Cuando una planta de sensitiva reacciona al tacto o maltrato, los pulvinus sufren dos clases de reacciones; en los folíolos los lados superiores se encogen de modo que aquéllos se cierran hacia arriba; en los pecíolos los lados inferiores se contraen de modo que toda la hoja se inclina. En cualquier caso la reacción sigue a una rápida eyección o pérdida de agua que las células motrices ceden a los espacios intercelulares. No está claro cómo es expelida el agua. Una sugerencia es que los rápidos cambios en permeabilidad determinan el escape del agua. Otra teoría se asienta en la presencia de vacuolas muy pequeñas que se han advertido en el citoplasma en las células turgentes de los pulvinus y que desaparecen después de la reacción del pulvinus. Esto lleva a pensar que la pérdida de agua se deba a la

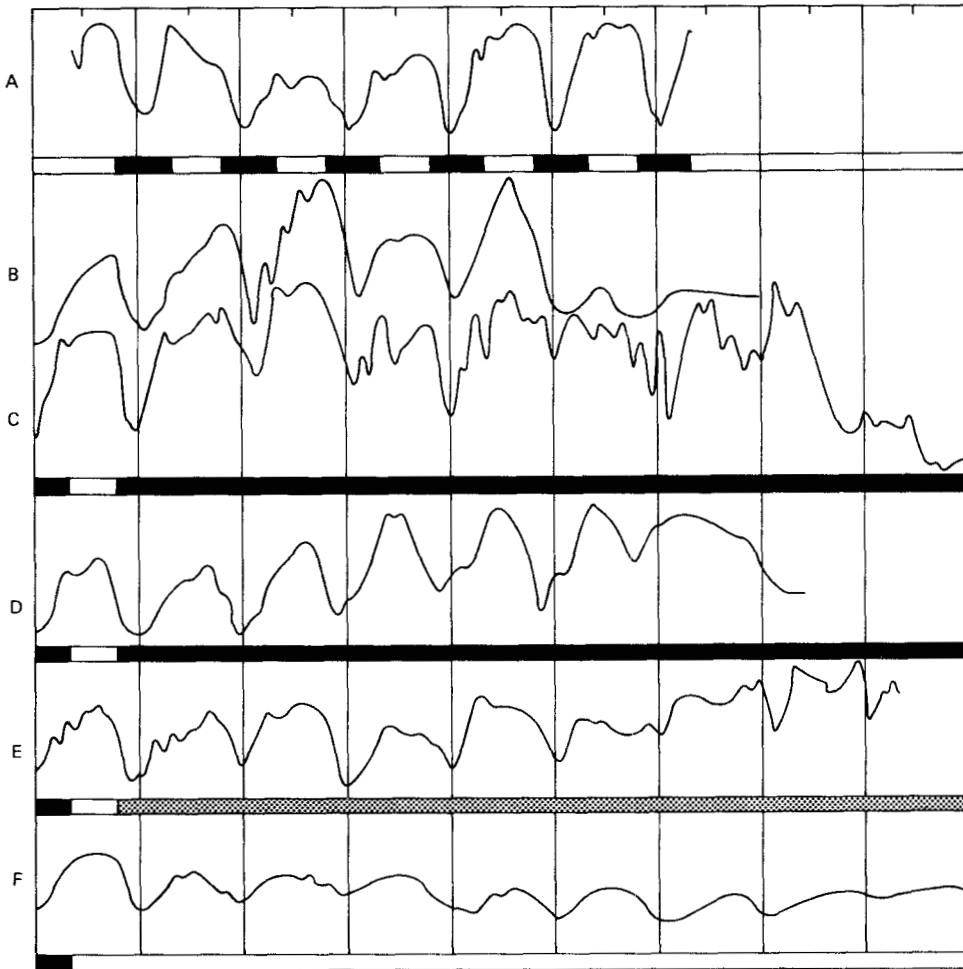


Figura 19-14. Gráficas del movimiento nictinástico de *Coleus* bajo diferentes condiciones lumínicas. Las líneas verticales marcan 24 hr e indican las 2,400 a la hora Este estándar. Cada gráfica es representativa de un grupo de cinco plantas. A. Bajo ciclos luz-oscuridad de 12 hr de luz (barras blancas) y 12 hr de oscuridad (barras negras). B. Planta inducida bajo 12 hr de luz y 12 hr de oscuridad y luego puesta bajo oscuridad constante. C. Planta en oscuridad constante; se añadió sacarosa al recipiente. D. Planta bajo luz débil constante de 10 bujías-pie. E. Planta bajo luz débil constante de 30 bujías-pie. F. Planta bajo luz brillante constante de 1,300 bujías-pie. (De Ruth Halaban: *Plant Physiol.*, 43:1883-86. 1968. Con permiso.)

eyección del contenido de dichas vacuolas, una especie de pinocitosis a la inversa. Pero los cálculos demuestran que no hay bastante espacio en la superficie celular para que un número suficiente de estas pequeñas vesículas descargara bastante agua en el tiempo requerido. Recientemente se ha retomado la antigua explicación de que la acción del pulvinus depende de la hidratación y deshidratación de las proteínas. Es posible que el diámetro de la célula cambie por la contracción y la expansión de los coloides celulares al adicionarse o suprimirse agua. Las pequeñas vacuolas que se han observado podrían tener parte en el almacenaje del agua usada en este proceso. La energía para el proceso probablemente venga del ATP que

disminuye en cantidad rápidamente durante el movimiento y aumenta nuevamente durante la recuperación.

La transferencia del estímulo es un punto interesante. El fisiólogo hindú J.C. Bose consideró que la sensitiva transmitía el estímulo por medio de un sistema nervioso. La idea no tuvo mucha aceptación pero las recientes investigaciones sobre la propagación de los potenciales de acción la ha hecho atractiva. Al parecer el potencial de acción se transmite a través del tejido del xilema de los pecíolos y del tallo. Como sucede en el geotropismo y el fototropismo, también las hormonas estimulan un potencial eléctrico en los tejidos de *Mimosa*. Pero la naturaleza del potencial es diferente y al menos en este caso parece más probable que sea el potencial el que estimule la producción de hormonas y no viceversa.

Existe cierta confusión porque los experimentos ya antiguos del fisiólogo italiano U. Ricca mostraban claramente que el estímulo puede transportarse por una sustancia química, probablemente hormonal a través de células especializadas del floema. Sin embargo, las tasas de transporte conocidas en *Mimosa* no son lo bastante veloces como para atribuirse al rápido movimiento de las hormonas. Otra sugerencia es que el estímulo pueda propagarse a través de sucesivas pérdidas de turgencia en células especializadas. Puede ser que la explicación final involucre a todos los tipos de mecanismos interrelacionados de algún modo. Como sea que funcione, parece que la reacción de la sensitiva que ha desarrollado la planta es la analogía más cercana a la reacción neuromuscular. Pero tal analogía no debe llevarse al extremo.

TRAMPAS. Varias plantas insectívoras están equipadas con trampas que reaccionan con rapidez suficiente para atrapar insectos vivos. Son interesantes porque combinan los rápidos movimientos de la sensitiva con un disparador especial que acciona a la trampa. La "vejiguilla" o *utricularia* sp tiene pequeñas vejiguillas con un ingenioso sistema de atrapamiento. Cuando un insecto pequeño u otro organismo nada hacia la vejiga, toca un pelo disparador y el orificio de entrada de la vejiga rápidamente se abre hacia dentro; el insecto es arrastrado hacia dentro por el movimiento de apertura y por el agua que entra por el orificio de la vejiga cuyo interior está bajo presión. Una ilustración del funcionamiento de la trampa se ve en la Figura 19-15.

Más estudiada aún es la trampa constituida por la hoja de la "atrapa moscas", *Dionaea* sp. mostrada en la Figura 19-16. Es una hoja aplanada con una orla de pelos en su borde y dos o tres pelillos disparadores en la superficie de la hoja. Si uno de los disparadores es tocado dos veces o bien dos de ellos son tocados sucesivamente, la hoja se cierra rápidamente plegándose al girar sobre la nervadura central hasta que los pelos de los bordes se entremezclan, atrapando a cualquier insecto que se encuentre caminando por la hoja y reteniéndolo hasta que lo digiere. El requerimiento de accionar dos veces sucesivas al disparador previene que la trampa se dispare innecesariamente a causa de un insecto pasajero o un objeto que roce o caiga sobre la hoja.

Otro grupo de plantas carnívoras pertenece al género *Drosera*. Tienen hojas cubiertas con tentáculos pegajosos que atrapan insectos pequeños. Los movimientos rápidos de los tentáculos, que son estimulados por la lucha del insecto capturado, retiene y fuerza a éste hacia el centro de la hoja. La hoja se cierra con movimientos más lentos envolviendo al insecto y hace que la punta de los tentáculos que secreta enzimas digestivas, entre en contacto con él.

La operación de todas estas trampas sugiere señales o potenciales de acción

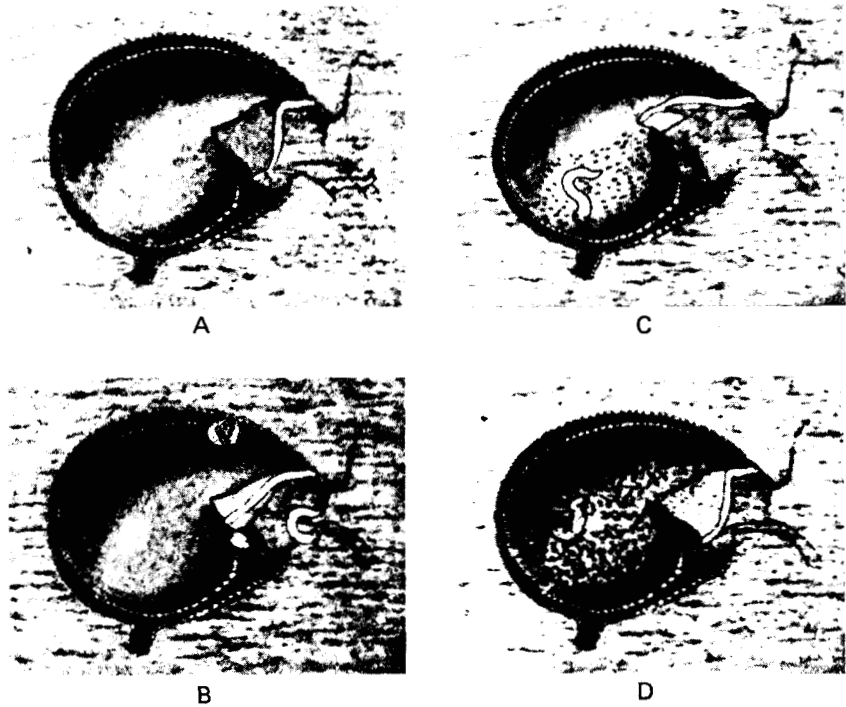


Figura 19-15. Operación de una trampa de *Utricularia*. En (A) el insecto toca un pelo disparador y arma la trampa que se abre y engloba al insecto (B,C). Luego la trampa vuelve a quedar lista (D).

similares a los nerviosos. Tales potenciales de acción fueron demostrados, de hecho, por Charles Darwin y por otros en el siglo pasado. Recientemente se fijó la atención sobre ellos por las investigaciones del fisiólogo americano S.E. Williams, quien señala que los rápidos movimientos trópicos iniciados por estímulos mecánicos son mediados por potenciales de acción producidos por los pelos o tentáculos disparadores. La naturaleza del mecanismo que requiere dos estímulos en la trompa de la *Dionaea* es desconocida. La posesión de potenciales de acción neuroides hace muy interesante a estas plantas desde un punto de vista evolutivo, ya que está claro que deben haber evolucionado de un modo completamente independiente al de los animales. Los lentos movimientos násticos (como el plegamiento de la hoja y de los tentáculos en *Drosera*) parecen estar mediados por un estímulo hormonal o químico.

MOVIMIENTOS FOLIARES RÁPIDOS. Además de los movimientos de dormición, epinastia y otras respuestas similares, las partes de una planta están en constante movimiento. La filmación a cámara acelerada, muestra un constante torcimiento y temblor de las hojas. Se ha demostrado que las hojas del frijol sufren movimientos de rotación que levantan o bajan los bordes hasta 2 cm. Estos movimientos son periódicos con un ciclo algo menor a 1 hr y ocurren solamente durante el día cuando la hoja no está en posición durmiente. Además, la hoja ondula arriba y abajo en un ángulo de unos 10° en un periodo aproximado de 1 hora.

Estos movimientos se superponen a los normales, nictinásticos, y se muestran

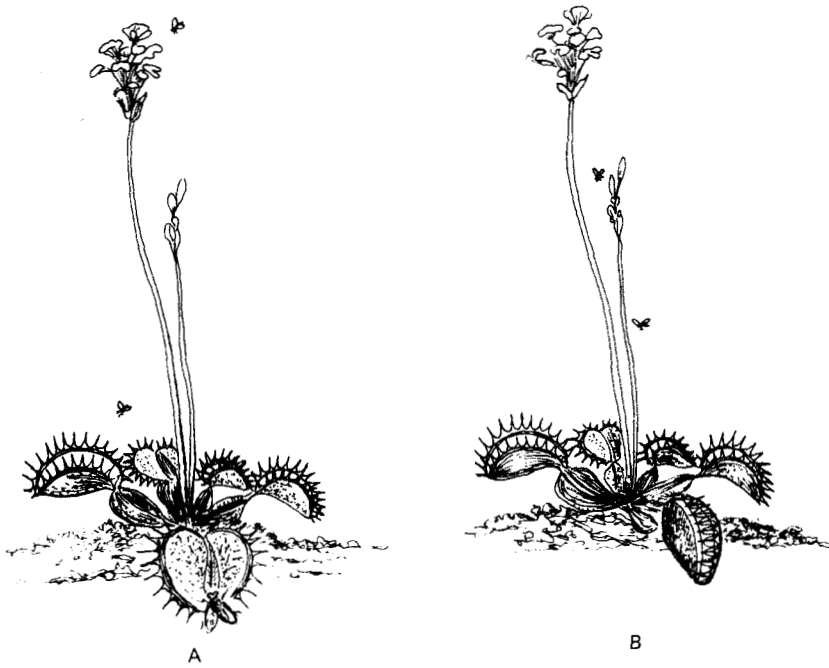


Figura 19-16. El atrapamoscas (*Dionaea muscipula*). Los pelillos disparadores son visibles en la hoja (A) en que se para la mosca. En (B) la trampa se suelta y atrapa al insecto. (De W.H. Mueller: *Botany*, 3a ed. Macmillan Publishing Co., Inc., Nueva York. 1974. Con permiso.)

en la Figura 19-17. Son rápidos y no están sincronizados entre las plantas adyacentes, por lo que probablemente no se deben a una fluctuación del ambiente; se ha sugerido que están causados por fluctuaciones rítmicas del contenido de auxina o en el transporte de las hojas, pero no existe evidencia.

NUTACIÓN. Generalmente se piensa que las plantas crecen más o menos “derechas hacia arriba”, pero la proyección a ritmo rápido muestra que el ápice del tallo

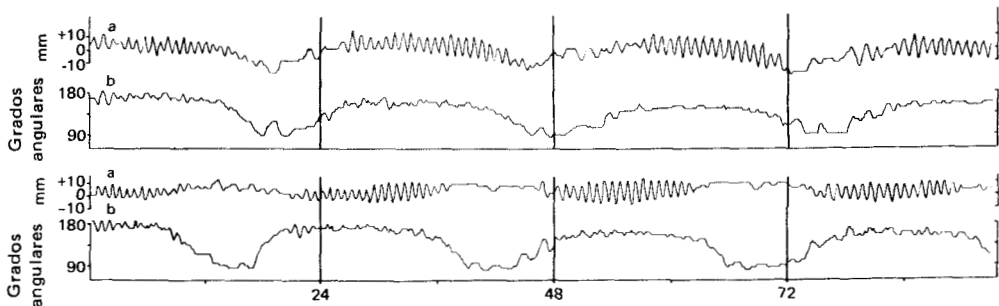


Figura 19-17. Movimiento de las hojas primarias de dos plantas separadas de *Phaseolus angularis* desarrolladas simultáneamente. (a) Rotación del limbo en milímetros tomada según la medida de la distancia entre los márgenes laterales de la hoja como aparecía en la imagen proyectada. (b) Movimiento hacia arriba y hacia abajo en grados angulares. (De D.K. Alford y T.W. Tibbitts: *Plant Physiol.*, 47:68-70 (1971). Con permiso. Fotografía cortesía del Dr. W.T. Tibbitts.)

describe una espiral continua, pues se inclina de uno a otro lado conforme va creciendo. Tales movimientos se llaman nutaciones. La amplitud de la nutación varía de casi cero hasta 1.50 m según observó Charles Darwin en la *Ceropegia gardnerii*, una especie de la familia Asclepiadaceae. La tasa de la nutación varía de un ciclo al día hasta un ciclo por hora y es sensible a la temperatura. Muchos zarcillos ondulan alrededor de modo sorprendente; quizás esto aumenta la oportunidad de hacer contacto con un soporte potencial.

La nutación es un movimiento de crecimiento y está causada por crecimiento desigual en los lados opuestos del tallo. Se ha sugerido que está provocado por un equilibrio inestable en el ápice del tallo y de alguna manera se determina una oscilación en la producción de fitohormonas. Por otra parte, podría ser una oscilación "de búsqueda" en derredor de la vertical en una respuesta geotrópica.

El crecimiento no es un proceso regular, ininterrumpido, sino que ocurre en una serie de pasos discretos. Hay así breves periodos de extensión seguidos de periodos de fijación durante los cuales las células que previamente se habían agrandado sufren un engrosamiento de su pared celular o cápsula de secreción. La periodicidad de este proceso se rige por un oscilador interno que parece ser sensible a la temperatura, a diferencia de los osciladores internos involucrados en la floración y en los procesos rítmicos diarios. Los movimientos de nutación de balanceo hacia los lados podrían resultar del hecho de que los lados opuestos del tallo están desfasados el uno respecto al otro. En la circumnutación las oscilaciones describen aparentemente un círculo alrededor del ápice en crecimiento.

LECTURAS ADICIONALES

Ver la lista al final del Capítulo 16.

- Downes, R.J. y H. Hellmers: *Environment and the Experimental Control of Plant Growth*. Academic Press, Londres. 1975.
- Goldsmith, M.H. M.: The polar transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 439-78. 1977.
- Juniper, B.E.: Geotropism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27: 385-406. 1976.
- Phillips, I.J.D.: Apical Dominance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26: 341-67. 1975.
- Sibaoka, T.: Physiology of rapid movements in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 165-84. 1971.
- Torrey, J.G.: Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27: 435-59. 1976.
- Williams, S.E.: Comparative sensory physiology of the Droseraceae — The evolution of a plant sensory system. *Proc. Am. Phil. Soc.* 120: 187-204. 1976.



Capítulo 20

ORGANIZACIÓN EN EL TIEMPO

INTRODUCCIÓN

LA IMPORTANCIA DE REGULAR EL TIEMPO. La importancia de regular el tiempo queda clara en los dos casos siguientes: no sería beneficioso para una planta florecer antes de haber desarrollado suficientes hojas y raíces para poder soportar el desarrollo nutricional de los frutos, y sería definitivamente dañino florecer tan tardíamente que no se alcanzara a completar el desarrollo de sus frutos y semillas antes de la llegada del invierno.

El primer caso ilustra la importancia de la correlación de los eventos en una secuencia apropiada para que el desarrollo sea un proceso ordenado y no ocurra al azar. Esta correlación está en gran parte determinada por el hecho que el desarrollo se organiza de manera lineal al nivel genético. Muchos procesos del desarrollo se basan en la finalización completa de los pasos previos, para entonces iniciarse, o bien se relacionan directamente (a menudo por mensajes hormonales) con el progreso de procesos paralelos. Esto representa la regulación del tiempo que resulta de una programación innata como se desarrolló en los Capítulos 17 y 18.

El segundo caso señala la importancia de la medición absoluta del tiempo, particularmente en las plantas que viven en climas donde se alternan las estaciones de buen tiempo con otras en que el crecimiento es imposible. Las plantas anuales deben vivir su ciclo vital completo entre dos inviernos y el tiempo de floración es de la máxima importancia para su supervivencia. Las plantas bianuales resisten el invierno en forma de órgano de almacenaje subterráneo y recién florecen el segundo año. Tanto la regulación del tiempo para tomar la forma invernal como para florecer son de gran importancia. Las plantas perennes como los árboles deben entrar en letargo antes que se establezca el invierno; más aún, para no salir del letargo demasiado pronto (por ejemplo durante un deshielo particularmente tibio en enero) deben poseer un mecanismo que regule el tiempo del periodo de letargo. Por último, las plantas perennes también deben florecer en una época del año apropiada para el desarrollo del fruto y de la semilla. Las semillas de muchas plantas necesitan algún artificio regulador para impedir su germinación prematura en un tiempo tal (por ejemplo durante un respiro de buen tiempo o a finales del otoño) que no podrían alcanzar un desarrollo apropiado para resistir el invierno.

Así pues, cada tipo de planta tiene necesidad de un mecanismo que mida

el tiempo durante uno u otro de los estadios vitales. El más universal y probablemente el más estudiado de los aspectos de regulación es el de la floración. En este capítulo se examinarán la regulación del tiempo y los relojes biológicos, primordialmente con respecto a la floración. En el curso de este desarrollo se hará referencia a la regulación del tiempo en ciertos procesos rítmicos, como nictinastia, descritos en el capítulo precedente. Ciertos procesos regulatorios relacionados con el letargo se estudiarán en el Capítulo 22.

MANERAS DE MEDIR EL TIEMPO. Las diversas clases de artificios para medir el tiempo entran en dos categorías: el **acumulativo** como el reloj de arena y el rítmico u **oscilador** (pendular). Los artificios acumulativos incluyen el reloj de arena, el basto reloj de candela o bujía del rey Alfredo, la clepsidra o reloj de agua de los antiguos y cualquier artefacto que mida el tiempo como el intervalo requerido para completar la operación de un mecanismo o reacción que procede a una velocidad esencialmente constante. Se pueden idear fácilmente sistemas químicos de este tipo. Esta clase de reloj normalmente es afectado por la temperatura, así que por lo general no es muy exacto excepto bajo condiciones constantes.

El reloj rítmico depende de la oscilación regular de un sistema o de un objeto de un periodo fijo, tal como el péndulo o la rueda del volante en un reloj. Pero a menos que el péndulo sea muy largo, su periodo es corto y el reloj requiere que "se le dé cuerda" si se quiere usar para medir periodos de tiempo largos. No es fácil diseñar sistemas biológicos o químicos de este tipo; pero es posible que un sistema cíclico de reacciones enzimáticas "busque", o sea que las concentraciones de los intermediarios pueden oscilar entre sus puntos de equilibrio; un sistema tal podría constituir un marcapasos para medir el tiempo de modo rítmico. Un mecanismo hipotético para un oscilador con un periodo relativamente largo podría diseñarse en base a un par de reacciones cuya operación fuese mutuamente exclusiva (por ejemplo, porque el substrato de una inhibiera a la otra y viceversa). Tal modelo sería sensible a la temperatura porque depende de las tasas de las reacciones. Es muy difícil diseñar un modelo insensible a la temperatura para un regulador o marcador biológico. Sin embargo, parece que existen.

CÓMO FUNCIONAN LOS RELOJES BIOLÓGICOS

ACUMULATIVO. El medidor de tiempo acumulativo más simple es la vida de la planta. El fisiólogo alemán G. Klebs desarrolló hace mucho el concepto de **madurez para la floración**, que expresa la idea de que debe alcanzarse cierto estadio del desarrollo para que se pueda iniciar el proceso de floración. El tomatero, por ejemplo, generalmente florea cuando se han desarrollado cinco nudos con hojas en el tallo principal. Una alternativa es el mecanismo por el cual diariamente se restablece el reloj químico. Por ejemplo, se sabe que el pigmento **fitocromo** existe en dos formas, por lo menos, que pueden interconvertirse por iluminación con luz de longitud de onda específica. Tal sistema podría constituir la base de un sistema medidor del tiempo que midiera la longitud del día.

OSCILADOR. Se conocen numerosos ejemplos de eventos que tienen una oscilación rítmica. Incluyen la apertura y cierre de las flores, el movimiento de las hojas, las tasas de crecimiento, las tasas de varios procesos metabólicos, etc. Una

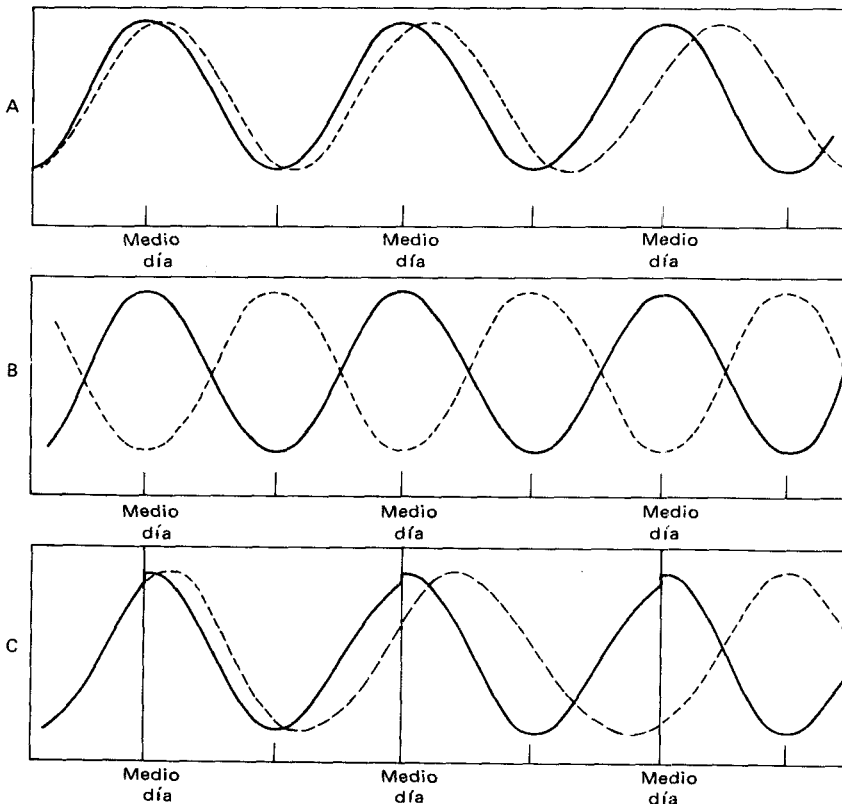
de las características de estos procesos rítmicos es que continúan en un ambiente artificial en el que se hayan eliminado todas las fluctuaciones rítmicas (como luz y temperatura). Esto indica que hay un ritmo intrínseco u oscilación interna en la planta.

Bajo condiciones constantes el ritmo intrínseco es de aproximadamente 24 hrs, generalmente entre 21 y 27 hrs. Ya que no es exactamente de 24 hrs la oscilación rítmica se denomina ritmo **circadiano** (cerca de diario) y no ritmo diario. Tales ritmos son de **libre ocurrencia**, o sea que tienen un periodo natural que no necesita ser reestablecido en cada ciclo. Además, generalmente están **subordinados** al ciclo normal de 24 hrs del día y la noche. Es decir, se reestablecen cada día o cada noche, o por la transición del uno al otro. Tales ritmos son por lo general esencialmente insensibles a la temperatura. Pueden ser **refasados** (es decir, reestablecidos para oscilar en el mismo periodo pero teniendo su máxima a diferentes horas del día) de varias maneras. Estos conceptos se presentan en esquema en la Figura 20-1.

Posteriormente se examinarán evidencias adicionales que refuerzan la idea de que existe en las plantas algún mecanismo cíclico intrínseco que regula el tiempo con un periodo aproximado de 24 hrs. No se conoce su naturaleza ni si

Figura 20-1. Osciladores.

A. dos osciladores circadianos que están casi en fase. B. Dos osciladores circadianos que están fuera de fase. C. Un oscilador circadiano con un periodo de 28 hr es ordenado y vuelto a poner a punto cada día al mediodía. Si se dejara proceder libremente se conduciría como lo muestra la línea punteada.

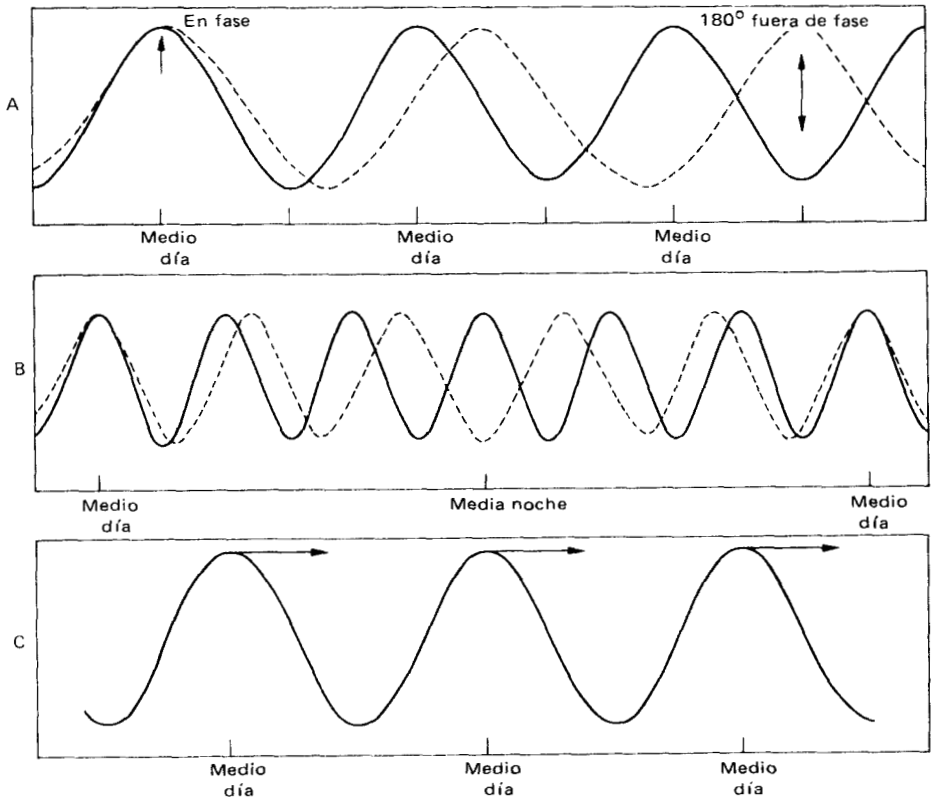


la oscilación básica es circadiana o relativamente rápida con un mecanismo para amplificar o “desmultiplicar” su periodo. Sin embargo, esta última posibilidad existe definitivamente. Se ha visto que muchas oscilaciones rítmicas de procesos metabólicos o conjuntos de reactantes tienen periodos que van de menos de un minuto a varias horas. Se ha pensado que varias de ellas son una parte o una reflexión de un marcador oscilante básico responsable de los ritmos circadianos. No obstante la comprobación no es concluyente.

INTERACCIONES. Ciertos fenómenos periódicos parecen indicar que hay más de un oscilador intrínseco en algunas plantas, pues parecen operar frecuencias diferentes, y la interacción de las fases de dos osciladores bien podría regular ciertos eventos como se ilustra en la Figura 20-2A. Los movimientos de ciertas algas que se mueven con la marea parecen obedecer a un reloj lunar así como a uno diurno. La periodicidad de su conducta continúa en un ambiente constante, así que los ritmos no resultan directamente de fenómenos lunares o diurnos, sino de algún mecanismo rítmico interno. Es posible que los ritmos circadianos puedan ser el resultado de dos o más procesos rítmicos rápidos ligeramente desfasados, de modo tal

Figura 20-2. Interacción de procesos rítmicos.

A. Dos ritmos circadianos de periodo ligeramente diferente que van dentro y fuera de fase. B. Ejemplo de cómo puede establecerse una periodicidad de 24 hr por dos procesos rítmicos que entran en fase cada 24 hr. C. Cómo puede ponerse a tiempo cada día un cronómetro de tipo acumulativo o reloj de arena (representado por flechas) por un proceso rítmico diario.



que su frecuencia de toque (frecuencia en entrar y salir de fase) sea de cerca de 12 ó 24 hrs, como se muestra en la Figura 20-2B. Un concepto interesante es que estas oscilaciones de periodo largo pueden resultar de las interacciones de varios osciladores de periodo corto (quizá de naturaleza bioquímica). Sin embargo, falta evidencia concluyente.

Es posible que interactúen sistemas acumulativos y oscilantes como se muestra en la Figura 20-2C. El oscilador aportaría el marcador de tiempo absoluto para algún conteo repetitivo, en tanto el sistema acumulativo marcaría el tiempo de duración del evento. En un sistema así el oscilador, siendo insensible a la temperatura, funcionaría como un marcapasos efectivo; el sistema acumulativo, siendo dependiente de la temperatura, compensaría automáticamente las variaciones en las condiciones ambientales. Tal interacción sería ventajosa para marcar el tiempo o controlar eventos metabólicos periódicos o eventos que requieren una concentración mínima de algún reactante para completarse debidamente.

RITMOS EXTRÍNSECOS. Numerosos factores geofísicos poco conspicuos sufren ciclos rítmicos de intensidad o polarización. Existe la posibilidad de que las plantas puedan percibirlos y registrar el paso del tiempo por uno u otro de tales factores, como radiaciones cósmicas, radiaciones electromagnéticas débiles, geomagnetismo o flujo de radiación solar (resultado de la actividad de las manchas solares; el periodo de rotación del sol es de cerca de 27 días). Se han ideado muchos experimentos ingeniosos para contrarrestar o eliminar los efectos de tales factores. Se ha probado la capacidad de las plantas para medir el tiempo colocándolas en cajas construidas especialmente, aplicando campos magnéticos para contrarrestar el magnetismo terrestre, dentro de profundas minas para estar libres de la influencia de las radiaciones extraterrestres; en aviones a reacción en vuelo; en cápsulas espaciales e incluso en mesas rotatorias en el Polo Sur, rotando contra el reloj a razón de un ciclo por día de modo que estén estacionarias con respecto a la rotación de la tierra.

Las plantas midieron el tiempo en todas esas circunstancias. Hasta ahora no hay evidencia concluyente de que las plantas estén subordinadas o impulsadas por ninguno de esos ritmos extrínsecos, excepto por el ritmo diario de día y noche que probablemente sea el responsable del ritmo circadiano.

Los experimentos sobre la percepción del tiempo son muy difíciles: uno de ellos fracasó porque a las plantas bajo oscuridad continua se les regaba diariamente al mismo tiempo bajo la iluminación de una débil luz de seguridad roja. En un laboratorio ocurren cambios diarios en el nivel del ruido, en las radiaciones electromagnéticas (por ejemplo, generadas por una luz fluorescente en un cuarto vecino), en las vibraciones mecánicas (gente que camina o máquinas que operan), así que incluso en un ambiente supuestamente constante las plantas pueden estar influenciadas por algún artefacto insospechado que trabaje rítmicamente cooperando en el establecimiento o en el mantenimiento de los ritmos internos.

MEDICIÓN DEL TIEMPO PARA FLORACIÓN

FOTOPERIODO Y VERNALIZACIÓN. Los dos mecanismos más importantes que determinan el tiempo que debe transcurrir hasta la floración miden, ambos, el avance de la estación del año. Uno es el fotoperiodo, un mecanismo que capacita a la planta a responder a la longitud del día de manera que florece en una época

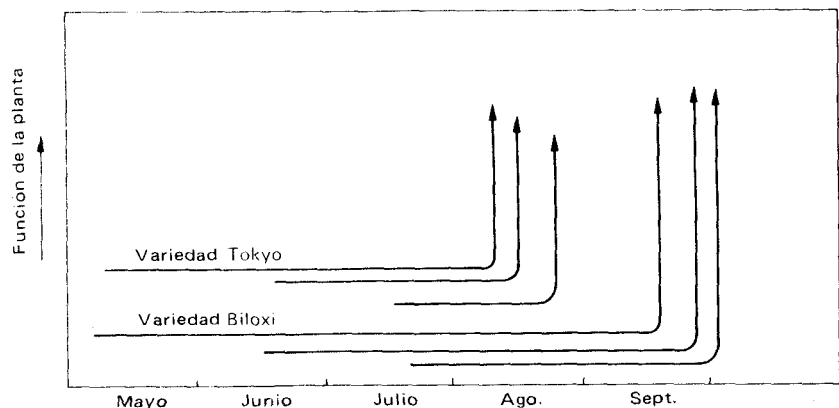
del año específica, determinada por las horas de luz de los días. El otro es un requerimiento de frío que poseen muchas plantas, las cuales no florecen si carecen de él. Muchas de estas plantas, o sus semillas, pueden tratarse con frío artificialmente de modo que florezcan en un año sin el periodo de liberación requerido. Este tratamiento se denomina **vernalización**. El término (que significa “primaverización”) se debe a que las variedades invernales de los cereales (trigo o centeno) que se siembran en otoño y pasan el invierno en el campo pueden ser forzadas a desarrollarse como variedades de primavera por tratamiento con frío, de modo que florecen el mismo año en que se siembran.

El resto de este capítulo se dedicará a estudiar el fotoperiodo y la vernalización con el objeto de determinar, hasta donde sea posible, cómo funcionan estos mecanismos y qué clase de relojes (acumulativo o de oscilador) están involucrados en la medición del tiempo.

DESCUBRIMIENTO DEL FOTOPERIODO. En 1920, siguiendo las investigaciones previas del fisiólogo francés J. Tournois, W.W. Garner y H.A. Allard, que trabajaban en los laboratorios de Investigación del Departamento de Agricultura de Estados Unidos en Beltsville, Maryland, efectuaron una observación crítica que los llevaría al descubrimiento de medición del tiempo de los organismos. Notaron que cierta variedad de tabaco, la Maryland Mammoth, crecía vegetativamente bien en verano pero en el invierno sólo florecía en invernadero. También advirtieron que la soja sembrada en fechas diversas durante la primavera florecía toda al mismo tiempo a fines del otoño sin importar cuánto tiempo había estado creciendo. En la Figura 20-3 estos experimentos se ilustran por un diagrama.

Garner y Allard experimentaron con diversas variables que pudieran afectar la floración, incluyendo temperatura y calidad o tipo de luz, y descubrieron que el factor crítico era la longitud del día. El tabaco Maryland Mammoth no florece si la longitud del día (o de la iluminación artificial en una cámara bioclimática) excede de 14 hrs. Las diferentes variedades de soja también tienen una longitud del día crítica: durante el verano los días son demasiado largos y no ocurre floración; después del 1o. de septiembre los días se acortan bastante y tiene lugar la floración.

Figura 20-3. Diagrama que representa un experimento de Garner y Allard en el cual la soja sembrada en diferentes fechas floreció más o menos al mismo tiempo en el verano tardío.



Las plantas como el tabaco Maryland Mammoth que solamente florecen cuando la longitud del día es menor a un determinado máximo crítico se llaman **plantas de días cortos**. Posteriormente Garner y Allard demostraron que hay **plantas de días largos** que florecen sólo cuando la longitud del día excede un determinado mínimo crítico y plantas **indeterminadas** o **neutras** que no son afectadas por la longitud del día. En la Figura 20-4 se muestran ejemplos de estos tipos. Debe advertirse que la longitud crítica del día para una planta de días cortos no es necesariamente muy corta. El punto importante es que cuando se la excede la planta no florea. De manera similar, las plantas de días largos pueden tener un día crítico bastante corto, pero para que florezca debe excederse este punto.

Actualmente la mayoría de las plantas se han clasificado de acuerdo a su exigencia fotoperiódica; en la Tabla 20-1 se presenta una lista parcial. Hay, sin embargo, muchas variantes y situaciones intermedias. Algunas plantas tienen una exigencia *absoluta* de día corto o largo en tanto que en otras la floración sencillamente es promovida o inhibida. Unas pocas especies exigen días de longitud especial solamente al principio de su desarrollo y luego se tornan neutras. Otras pocas florecen solamente en días de longitud intermedia y no en días muy cortos o largos; otras cuantas presentan interrelaciones con otros factores como temperatura: la flor de navidad o poinsetia (*Euphorbia pulcherrima*) y la correhuela o gloria (*Ipomoea purpurea*) son plantas de días cortos en alta temperatura y de días largos en baja temperatura. Algunas plantas se ligan estrechamente con las estaciones: las que son de días largos-cortos florecen tan sólo en otoño durante los días cor-

Figura 20-4. Fotoperiodicidad en los vegetales: 1) especie de día corto (*Perilla nankinensis*); 2) especie neutra o indeterminada (*Nicotiana tabacum*); 3) especie de día largo (*Rudbeckia bicolor*).

La ausencia de floración en *Perilla* bajo condiciones de días largos (DL) y en *Rudbeckia* bajo condiciones de días cortos (DC) son adaptaciones para la supervivencia bajo condiciones ambientales desfavorables: sequía estival en el caso de las especies de días cortos y heladas invernales en el caso de las especies de días largos. (De M.Kh. Chailaján. Reproducido con permiso del National Research Council of Canada, del *Can. J. Bot.*, 39: 1817-41. 1961.)

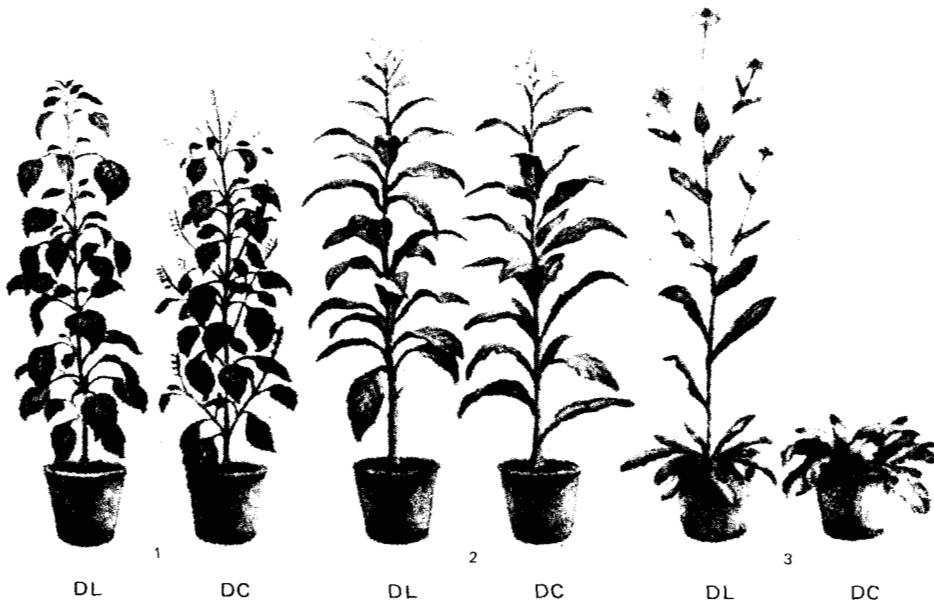


Tabla 20-1. Lista parcial de plantas de días largos, de días cortos y neutras.

De días cortos	De días largos	Neutras
Monocotiledóneas		
Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	Cebada (<i>Hordeum vulgare</i>)	Pasto (<i>Poa annua</i>)
	Pasto (<i>Agrostis palustris</i>)	Maíz (<i>Zea mays</i>)
	Pasto bromo (<i>Bromus inermis</i>)	
	Alpiste (<i>Phalaris arundinacea</i>)	
	Avena (<i>Avena sativa</i>)	
	Pata de gallo (<i>Dactylis glomerata</i>)	
	Rye grass (<i>Lolium</i> spp.)	
	Timoty (<i>Phleum</i> spp.)	
	Triguillo (<i>Agropyron smithii</i>)	
	Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	
Dicotiledóneas		
Briofilum (<i>Bryophyllum pinnatum</i>)	Col (<i>Brassica</i> spp.)	Bálsamo (<i>Impatiens balsamina</i>)
Crisantemo (<i>Chrysanthemum</i> spp.)	Trébol (<i>Trifolium pratense</i>)	Frijol (<i>Phaseolus</i> spp.)
Cadillo o cardo (<i>Xanthium strumarium</i>)	"Coneflower (<i>Rudbeckia bicolor</i>)	Trigo sarraceno (<i>Fagopyrum tataricum</i>)
Cosmos (<i>Cosmos sulphureus</i>)	Eneldo (<i>Anethum graveolens</i>)	Algodón (<i>Gossypium hirsutum</i>)
Quelite o bledo (<i>Chenopodium rubrum</i>)	Beleño negro (<i>Hioscyamus niger</i>)	Pepino (<i>Cucumis sativus</i>)
Gloria japonesa (<i>Pharbitis nil</i>)	Hibisco (<i>Hibiscus syriacus</i>)	Té paraguay (<i>Ilex aquifolium</i>)
Kalanchoe (<i>Kalanchoë blossfeldiana</i>)	Mostaza (<i>Sinapis alba</i>)	Alcachofa de Jerusalem (<i>Helianthus tuberosus</i>)
Flor de navidad o poinsettia (<i>Euphorbia pulcherrima</i>)	Petunia (<i>Petunia</i> sp.)	Papa (<i>Solanum tuberosum</i>)
Fresa (<i>Fragaria chiloensis</i>)	Rábano (<i>Raphanus sativus</i>)	Rododendro (<i>Rhododendron</i> spp.)
Tabaco Maryland Mammoth (<i>Nicotiana tabacum</i>)	Espinaca (<i>Spinacea oleracea</i>)	Fresa* (<i>Fragaria chiloensis</i>)
Violeta (<i>Viola papilionacea</i>)	Betabel (<i>Beta vulgaris</i>)	Tabaco* (<i>Nicotiana tabacum</i>)
Correhuela o manto (<i>Ipomoea purpurea</i>)		Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)

* Las diferentes variedades de estas plantas tienen distintos requerimientos de longitud del día.

tos que siguen a los largos del verano. Las plantas de días cortos-largos lo hacen solamente en los días largos del verano que siguen a los cortos de la primavera temprana.

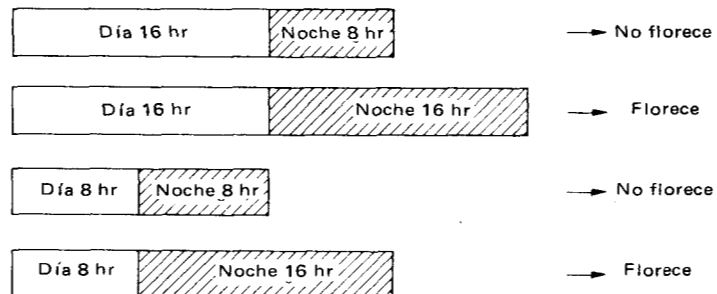
Es claro que el fotoperiodo es un mecanismo que condiciona la época de floración a una estación del año. La peculiar adaptabilidad de este proceso queda de manifiesto porque en varias especies cosmopolitas, cuyo rango se extiende grandemente de norte a sur, la longitud crítica del día varía con la latitud en que crece la planta. Cuanto más al norte, tanto más largo el día, ya se trate de una planta de días cortos o de días largos. Esto va de acuerdo con el hecho de que las de días largos se encuentran más comúnmente en las latitudes altas mientras que las de días cortos tienden a ser tropicales o subtropicales.

Es evidente que la vernalización es un fenómeno que ocurre en latitudes altas donde hay un periodo frío en invierno. Por lo tanto, la existencia de la vernalización se encuentra en las plantas de días largos con mayor frecuencia que en las de días cortos. Otros factores, como la intensidad y la calidad o tipo de luz, el abastecimiento de minerales, la humedad del suelo, la humedad relativa, etc., pueden interactuar de diversas maneras para modificar la expresión de las características de día corto o largo en muchas plantas.

INTERRUPCIÓN DE LA NOCHE Y MEDICIÓN DE LA OSCURIDAD. Al principio se creyó que las plantas miden la duración de la luz diurna, pero los experimentos de los fisiólogos americanos K.C. Hamner y J. Bonner demostraron que lo crítico es la longitud de la noche. Encontraron que el cadillo o abrojo (*Xanthium strumarium*), planta de días cortos, florece cuando en su ciclo diario el periodo de oscuridad excede de 9 hrs sin que importe la longitud del día, como se muestra en la Figura 20-5.

Posteriormente, los experimentos de Hamner y sus colaboradores demostraron que una breve interrupción del periodo oscuro, iluminándolo, nulificaba el efecto de la noche larga demostrando así, sin lugar a dudas, que la planta mide la duración de la oscuridad. Este efecto funciona tanto para las plantas de días largos como de días cortos; sin embargo, un periodo de oscurecimiento durante las horas de luz no tiene efecto sobre la floración. Está claro que lo importante es la duración de la oscuridad sin interrupciones, y no la de la luz. Estos experimentos se resumen en la Figura 20-6. Debe advertirse que la intensidad lumínica del flash que interrumpe el periodo de oscuridad no necesita ser grande;

Figura 20-5. Diagrama que muestra los efectos de días o noches largos y cortos sobre la floración del cadillo o abrojo (*Xanthium strumarium*).



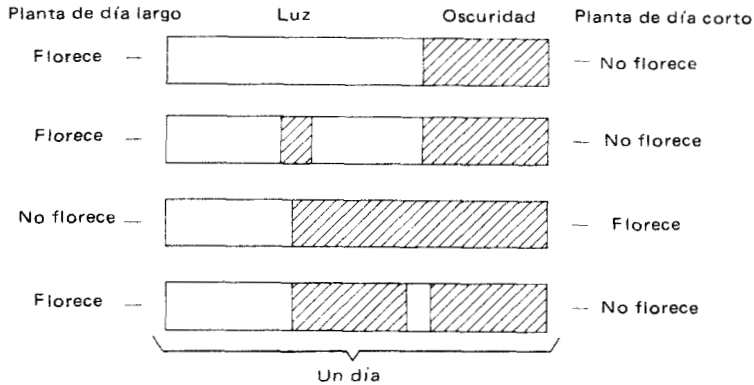


Figura 20-6. Diagrama que muestra los efectos de días largos y de días cortos de una interrupción con oscuridad de un día largo y de una interrupción con luz de una noche larga.

en algunas plantas es suficiente con la luz de la luna si es brillante, y ciertas plantas de días cortos evitan los efectos de esta luz cerrando o plegando sus hojas durante la noche de modo que queden paralelas a la luz incidente y no en ángulo recto. Otras de días cortos requieren un periodo crítico de luz de baja intensidad (comparable a la de la luna) en lugar de un periodo de oscuridad.

SITIO DE LA PERCEPCIÓN. Una pregunta que interesó desde el principio es qué parte de la planta percibe la longitud de la noche. Pronto se encontró que las hojas son los únicos órganos receptores. Si se quitan todas las hojas de una planta se vuelve insensible al fotoperiodo. Los experimentos del fisiólogo ruso M.Kh. Chailajyán* sobre este punto se muestran en la Figura 20-7.

La observación más importante es que si una hoja de una planta se mantiene en la longitud de día correcta, ésta florecerá sin que importen las condiciones ambientales en el resto de la planta (debe advertirse que la presencia de otras hojas bajo condiciones de longitud de día inadecuadas, reduce la sensibilidad del sistema). Puede concluirse que la hoja es el órgano de percepción del fotoperiodo. Estos experimentos indican además que el resultado de la percepción es crear un estímulo que sale de la hoja y va a los meristemos para iniciar la floración. Antes de pasar a revisar la naturaleza del estímulo y su acción en la floración se considerará la naturaleza del mecanismo de percepción.

EL FITOCROMO. El descubrimiento de que un flash de luz a la mitad de un periodo largo de oscuridad impide la floración de las plantas de días cortos abrió un nuevo campo a la investigación. El flash de luz debe ser absorbido, lo cual quiere decir que debe estar involucrado un pigmento. El descubrimiento posterior de que un periodo largo de baja iluminación funciona más o menos igual que un periodo corto de iluminación brillante, hizo posible el análisis del espectro de acción del pigmento.

Este análisis fue efectuado por los fisiólogos norteamericanos S.B. Hendricks y H.A. Borthwick que, como Garner y Allard, trabajan en el Departamento de

*Otras transliteraciones de este nombre son Chailakhyan, Cajlakjan o Cajlakhjan.

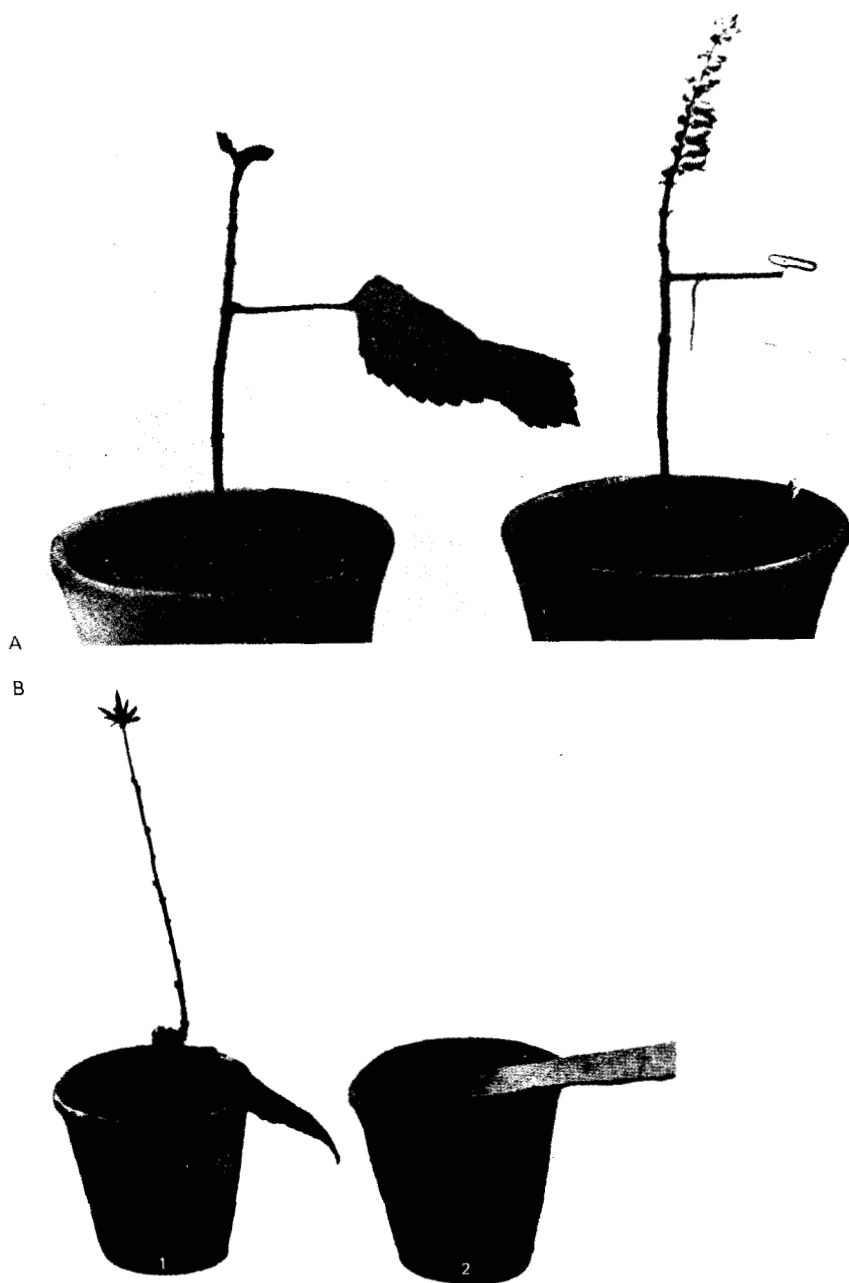


Figura 20-7. El papel de la hoja en la fotoperiodicidad.

A. *Perilla nankiniensis*, especie de día corto. A la izquierda (la hoja bajo condiciones de días largos) el tallo queda vegetativo; a la izquierda (la hoja bajo condiciones de días cortos) el tallo está en floración y fructificando.

B. *Rudbeckia*, especie de día largo. A la izquierda (la hoja bajo condiciones de días largos) el tallo está floreciendo; a la derecha (la hoja bajo condiciones de días cortos) los tallos no florecen y solamente forman hojas pequeñas.

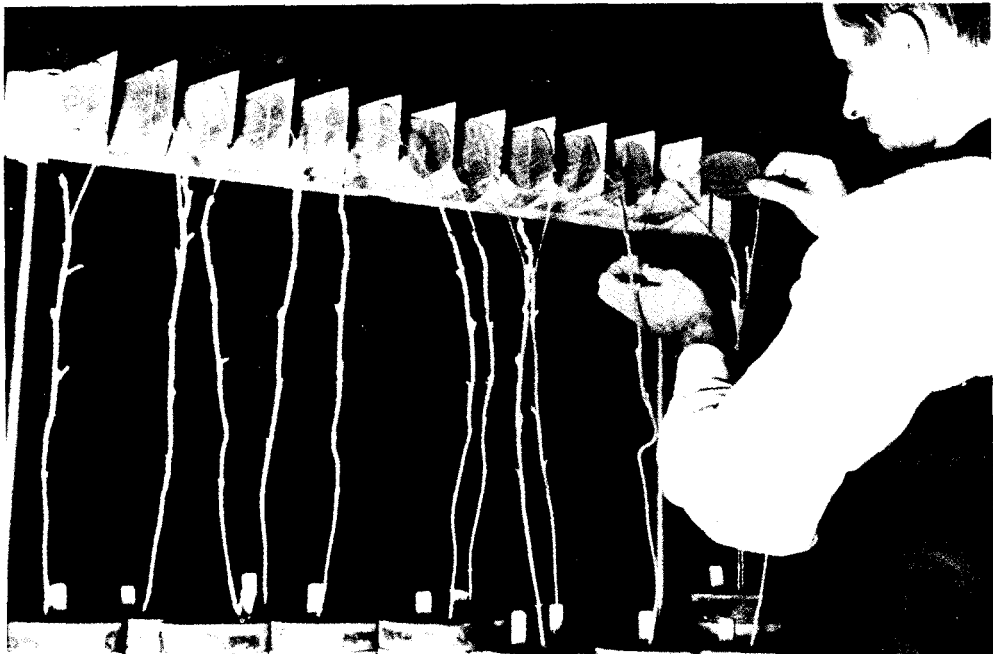
(De M. Kh. Chailaján, reproducido con permiso del National Research Council of Canada, del *Can J. Bot.*, 39:1817-41. 1961.)

Agricultura de Estados Unidos en Beltsville, Maryland. En un espectrógrafo muy grande se colocaron hojas de varias plantas de modo que cada hoja estuviera iluminada con luz de diferente longitud de onda, como se muestra en la Figura 20-8. Las plantas (soja, una planta de días cortos) se expusieron a días cortos pero el periodo nocturno se interrumpió con un flash de luz de varias longitudes de onda. Las longitudes de onda más activas en impedir la floración estaban en la zona roja del espectro, como se ve en la Figura 20-9. Pero a diferencia de la fotosíntesis la luz de longitud de onda corta (azul) no era efectiva. También ocurrió un rápido descenso en eficiencia en la región del rojo lejano.

Entonces Hendricks y Borthwick reiniciaron una investigación anterior sobre el efecto de la luz en la germinación de las semillas de lechuga, efectuada por los fisiólogos norteamericanos L.H. Flint y E.D. McAllister. Estos investigadores encontraron que la germinación era promovida por la luz roja pero no por la azul o por la rojo lejano, como se ve en la Figura 20-10. Hendricks y Brothwick trataron de determinar experimentalmente si la luz rojo lejano inhibitoria podría revertir los efectos promotores de la luz roja y viceversa, con los resultados mostrados en la Tabla 20-2. Entonces intentaron un experimento similar sobre la floración de una planta de días cortos: la interrupción de la noche larga con flashes de luz roja o rojo lejano inhibió o permitió, respectivamente, la floración. Más aún, un flash de luz rojo lejano a continuación de otro de luz roja nulificó el efecto del flash y la planta floreció como si no hubiera recibido luz. Los resultados se muestran en la Figura 20-11.

Estos experimentos demostraron que hay un pigmento receptivo de la luz y sugirieron a Hendricks y Borthwick que existe en dos formas. Una absorbe

Figura 20-8. Plantas de soja arregladas en el rayo de un espectrógrafo para ser irradiadas con luz de varias longitudes de onda. (De S.B. Hendricks y H.A. Borthwick: Fotoperiodicidad en las Plantas. *Proc. Inst. Int. Photobiol. Congr.*, 1954, pp. 23-25. Utilizado con permiso.)



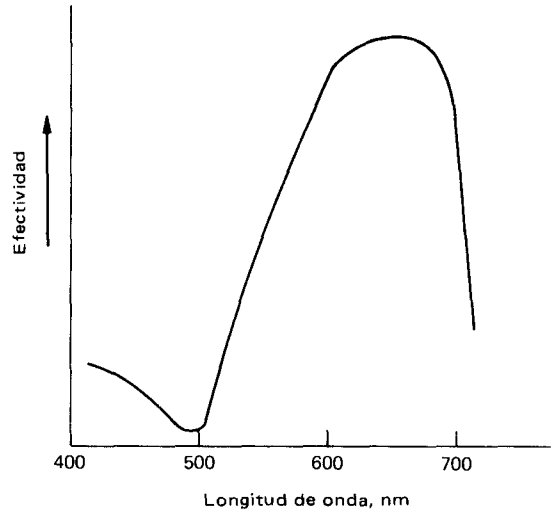
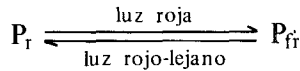


Figura 20-9. El espectro de acción del fotoperiodo.

luz roja y al hacerlo se convierte en la otra. Esta otra forma absorbe luz rojo lejano y como resultado retorna a la forma original. La que absorbe el rojo se ha denominado P_r y la que absorbe el rojo lejano se ha llamado P_{fr} . La relación entre ellas se pensó en un principio que era



Los experimentos que confirmaron esta hipótesis se hicieron con la asistencia de W. Butler, usando un espectrofotómetro especial de extrema sensibilidad.

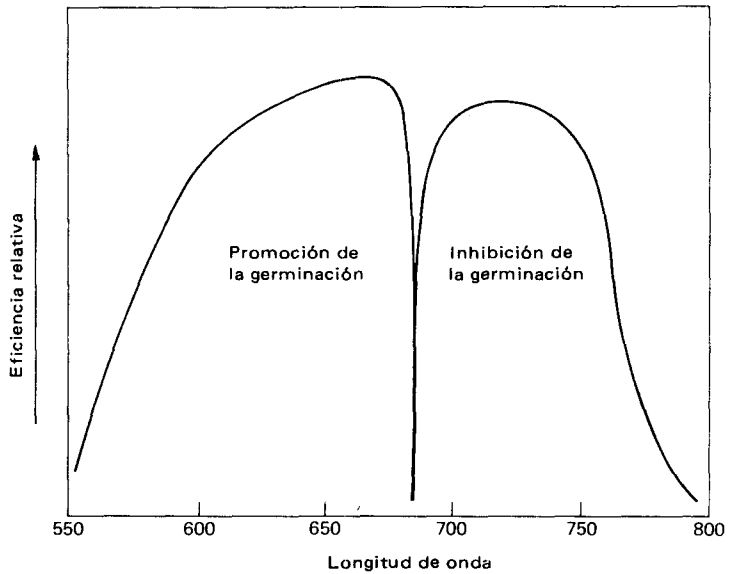


Figura 20-10. Efecto de varias longitudes de onda lumínicas en la promoción o supresión de la germinación de semillas de lechuga Grand Rapids (Curvas dibujadas según datos de H.A. Borthwick et al.: *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 38:662-66. 1952.)

Tabla 20-2. Germinación de la semilla de lechuga Grand Rapids después de la exposición secuencial a la luz roja (R) o rojo lejano (FR).

Luz	Germinación, %
Ninguna	8.5
R	98
R, FR	54
R, FR, R	100
R, FR, R, FR	43
R, FR, R, FR, R	99
R, FR, R, FR, R, FR	54
R, FR, R, FR, R, FR, R	98

Fuente: Adaptado de H.A. Borthwick *et al.*: *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 38:662-66, 1952.

Se desarrollaron con tejido etiolado para minimizar la interferencia de la clorofila y otros pigmentos. Cuando el tejido fue irradiado con luz roja (660 nm) la densidad o absorción de la luz en la región del rojo lejano (730 nm) aumentó, en tanto que la absorción de luz roja decreció. De igual modo, cuando la planta fue irradiada con luz rojo lejano la absorción de ésta decreció, mientras que la absorción en la región del rojo aumentó. Es claro que el pigmento que absorbe al rojo se convierte a la forma que absorbe al rojo lejano por la luz roja y viceversa.

El aislamiento del pigmento fue muy difícil porque está presente en cantidades extremadamente pequeñas. Sin embargo, un grupo de científicos en los laboratorios de Beltsville pudieron finalmente identificar y purificar parcialmente un pigmento que tenía las propiedades de absorción detectadas "in vivo". Este pigmento, denominado fitocromo fue purificado y caracterizado ulteriormente. Es un complejo glucoproteína-pigmento con un peso molecular aproximadamente de 125,000. Contiene una molécula tetrapirrólica de cadena abierta similar a la de los pigmentos de la ficobilina (ver Capítulo 7, página 165). Al principio se encontraron considerables dificultades para conocer el peso molecular del fitocromo por medio de técnicas que exigían su sedimentación o su equilibrio de flotación por la centrifugación. Esto fue resuelto al encontrar que la mayoría de las preparaciones estaban contaminadas con trazas de enzimas proteasas

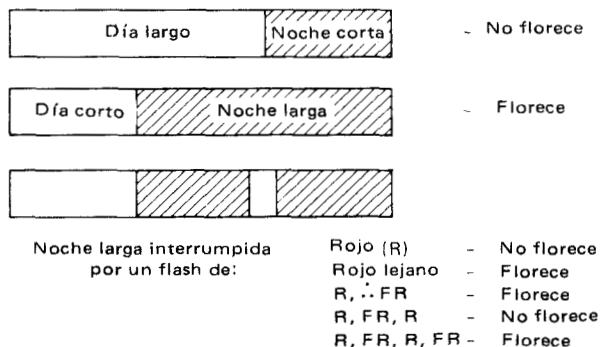


Figura 20-11. Efecto de un flash de luz roja (R) o rojo lejano (FR) o de secuencia de R y FR durante la inducción nocturna de una planta de días cortos.

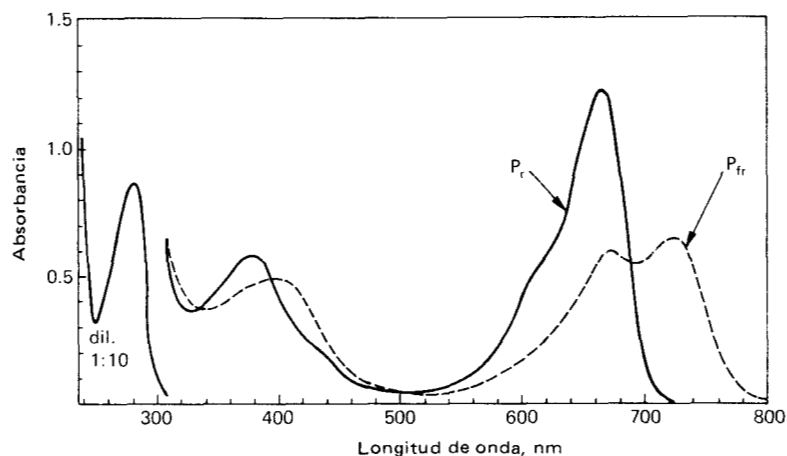


Figura 20-12. El espectro de absorción del fitocromo. (De H.W. Siegelman y W.L. Butler: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 16:383-92, 1965. Con permiso.)

que degradaban la molécula del fitocromo dando resultados demasiado variables. Su química es muy compleja y parecen existir varios pasos intermedios entre P_r y P_{fr} ; el P_{fr} es algo inestable y parece que *in vivo* sufre una lenta descomposición y posiblemente una reversión a la forma P_r en la oscuridad.

Los espectros de absorción de P_r y de P_{fr} se muestran en la Figura 20-12. Se deben mencionar dos características. Ambas formas del pigmento absorben la luz azul y evidentemente ésta tiene actividad en el sistema aunque en mucho menor grado que el rojo lejano y afectando solamente ciertos eventos. La segunda característica es que los espectros de absorción de P_r y P_{fr} se superponen en la región de 650-690 nm, así que la irradiación con luz roja (o luz de día) no causa una completa conversión de P_r en P_{fr} sino que produce una mezcla de dos pigmentos. Estos factores tendrán importancia al desarrollar la acción del fitocromo.

MECANISMO DE ACCIÓN DEL FITOCROMO

REACCIONES MEDIADAS POR EL FITOCROMO. El fitocromo parece estar involucrado en una amplia variedad de respuestas. El criterio para adscribir una respuesta al control del fitocromo es que puede ir en uno u otro sentido, o afectada en direcciones opuestas, alternando los flashes de luz roja y rojo lejano. Muchas de estas respuestas también son afectadas por la luz azul. El espectro de acción de una respuesta puede determinarse usando flashes de luz monocromática de diferentes longitudes de onda, el cual puede compararse con el espectro de acción de respuestas al fitocromo ya conocidas y con el espectro de absorción del fitocromo.

Aunque el estímulo de floración solamente es percibido por la hoja, hay otras reacciones al parecer medidas por el fitocromo que son percibidas por varias partes de la planta. Una rápida revisión de algunas de estas reacciones, muchas de las cuales se han mencionado en el capítulo anterior, ayudará a clarificar la exposición del funcionamiento de fitocromo en la floración. El fitocromo interviene no sólo en la floración, sino en otros fenómenos tales como el crecimiento (alargamiento del tallo), la orientación de las hojas y tallos en dirección a la luz

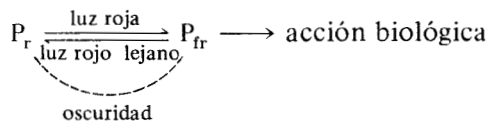
(fototropismo), movimientos de dormición (nictinastia) y la orientación de los cloroplastos en el interior de las células. Se ha considerado que es posible que sea el mismo mecanismo de acción del fitocromo el que controla todo esto (pero no está comprobado de ningún modo).

La primera característica es la extrema rapidez de algunas de estas reacciones. Los movimientos de la hoja pueden empezar antes de los 5 minutos de haber sido iluminadas, los movimientos del cloroplasto dentro de un término de 10 min. El despliegue de la hoja, que está afectado por la luz roja y la rojo lejano, se sensibiliza en 1 min (es decir, basta 1 min de iluminación para que la hoja se despliegue poco después). La segunda característica es que al parecer el fitocromo está disperso en toda la planta. Los movimientos de dormición de las hojas se sensibilizan por la luz percibida por el pulvinus; en muchas plántulas el cayado de la plúmula se endereza al sensibilizarse por luz que recibe el epicótilo; la germinación de las semillas de lechuga se sensibiliza por la luz percibida por el ápice embrionario en crecimiento. Aun las raíces, si bien normalmente no expuestas a la luz, tienen ciertas respuestas típicamente fitocrómicas.

LOCALIZACIÓN CELULAR DEL FITOCROMO. Diversas clases de experimentos han hecho posible localizar al fitocromo en la célula con precisión. Las investigaciones hechas por el fisiólogo alemán W. Haupt sobre el movimiento de los cloroplastos en el alga *Mougeotia* son interesantes. Cuando la célula se ilumina con luz roja los grandes cloroplastos aplastados se orientan en ángulo recto al rayo luminoso. Haupt encontró que un rayo microscópico de luz roja de solamente 3μ de diámetro podía inducir dicha reacción y pudo demostrar que el cloroplasto se mueve si el rayo se dirige a otra parte de la célula incluyendo el extremo distal, bastante lejos del cloroplasto y del núcleo. Haupt concluyó que el fitocromo se localiza en la membrana celular o plasmalema. Usando luz polarizada demostró que las moléculas del pigmento están orientadas de modo específico en el plasmalema y que la dirección de la orientación cambia 90° cuando el pigmento pasa de P_r a P_{fr} y viceversa. Por supuesto esto no prueba que el fitocromo tenga la misma localización en todas las células, pero da algunas pistas sobre su posible mecanismo de acción.

En otros experimentos los organillos subcelulares se han separado por centrifugación midiéndose en ellos y en la fase soluble del citoplasma la distribución del fitocromo. Se ha encontrado que especialmente el P_{fr} está asociado con varios sistemas de membranas, celulares y de los organillos. El P_r se puede encontrar soluble en la célula pero al convertirse en P_{fr} (por absorción de luz roja) rápidamente queda ligado a las membranas.

INTENTOS DE EXPLICACIÓN DE LA ACCIÓN DEL FITOCROMO. El planteo original de la acción del fitocromo es el siguiente:



Sin embargo, la naturaleza de la acción biológica, los intermediarios y procesos de las reacciones, y la manera de operar de los productos de la reacción inicial permanecen en la oscuridad. El fisiólogo alemán H. Mohr sugirió que ocurre una

reacción que determina cambios a nivel genético: la activación de uno o varios genes o la síntesis de enzimas. Un buen ejemplo es la inducción de la enzima fenilalanina-amonioliasa (que produce ácido cinámico, requerido para la síntesis de lignina) por la luz blanca o roja. Los efectos de la luz roja y rojo lejano pueden prevenirse por adición de inhibidores de formación de proteína o de RNA, como la actinomicina D, la puromicina o el cloramfenicol. Pero esto no prueba que la acción primaria del fitocromo sea a nivel genético ya que las reacciones de síntesis de proteína o de RNA podrían ser secundarias. Además, la rapidez de algunas reacciones es tal (por ejemplo, los movimientos de las hojas, la rotación de los cloroplastos, etc.) que dicha inducción enzimática parece quedar fuera de discusión.

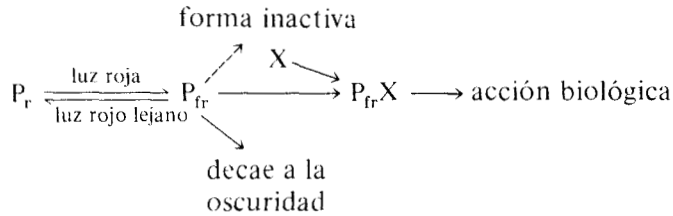
Parece que en los tejidos que reaccionan a la estimulación por el fitocromo se pueden establecer potenciales eléctricos; pero tales reacciones por lo general se relacionan con la auxina, y en todas las reacciones que la involucran, aun cuando se aplica externamente, aparece un potencial eléctrico. Parece muy probable que el potencial se deba a la presencia de auxinas y no al revés; parecería pues improbable que la acción del fitocromo resultara de una generación directa de potencial eléctrico.

FITOCROMO ACTIVO E INACTIVO. Las mediciones del contenido total de fitocromo en las plantas después de la iluminación con luz roja o rojo lejano han creado más problemas al modelo simple de acción fitocrómica. Primero, se encontró que solamente las plántulas etioladas contenían cantidades grandes de fitocromo; los tejidos normales tienen cantidades tan diminutas que rara vez pueden detectarse por las técnicas actuales aun en tejidos que muestran la respuesta rojo-rojo lejano. Segundo, parece que en algunos tejidos la conversión completa de P_r a P_{fr} no determina una respuesta morfogenética, y algunas respuestas solamente ocurren cuando hay una interconversión parcial de las formas del pigmento. Tercero, parece que la interconversión de P_r y P_{fr} no es tan simple como se había pensado. No hay duda de que P_r pasa a P_{fr} bajo la influencia de la luz roja. Pero la reacción inversa no es tan clara. Las mediciones espectrofotométricas sugieren que el P_{fr} pueden romperse por la luz rojo lejano más que revertir a P_r . Esta idea proviene del descubrimiento de que los incrementos en P_r no parecen relacionarse cuantitativamente con los decrecimientos en P_{fr} . De igual modo, el P_{fr} parece convertirse en otros derivados desconocidos que son inactivos fotoquímicamente. Finalmente, se tienen informes de ciertas paradojas difíciles de explicar. En *Pisum* se obtiene respuesta a la luz rojo lejano aun en ausencia de P_{fr} detectable; en contraste, en *Zea* la respuesta a la luz roja se satura con una cantidad de luz suficiente para convertir no más de una pequeña fracción de P_r y P_{fr} .

Estos hechos han llevado a los fisiólogos americanos W.R. Briggs y W.S. Hillman a proponer independientemente, que la mayor parte del fitocromo detectado por espectrofotometría está presente en forma inactiva; puede sufrir una fotoconversión, pero solamente una fracción "activa" pequeña y quizás orientada especialmente podría causar consecuencias morfogenéticas al fotoconvertirse. Esta idea se fortalece porque en las plantas se han encontrado varias formas físicas del fitocromo; todas ellas son capaces en mayor o menor grado de reacciones fotoquímicamente pero tienen sutiles diferencias.

ALGUNAS IDEAS RECIENTES. Como resultado de tales evidencias, se han presentado varias revisiones de la teoría simple sobre la operación del fitocromo. En el

presente no sabemos con exactitud cómo funciona. La siguiente modificación del esquema original hecha por el fisiólogo alemán K.M. Hartmann,



sugiere que algún derivado desconocido de P_{fr} es la forma biológicamente activa. Es posible que este derivado sea una forma de fitocromo ligada a la membrana. De acuerdo a este esquema la síntesis del derivado no dependería de la cantidad relativa de P_r y P_{fr} presente sino de la cantidad absoluta de P_{fr} que *se está formando* a partir de P_r . Esto se debe a que P_{fr} puede sufrir dos o más reacciones de las cuales solamente una lo lleva a tener reacción biológica. Este esquema explica varias situaciones experimentales en las que una mezcla balanceada de luz roja y rojo lejano, o luz de longitud de onda intermedia, tiene el efecto biológico más intenso porque mantiene una concentración óptima de P_{fr} en el tejido. Bothwick y Hendricks han elaborado un modelo más complejo con varias alternativas de transformación que podrían seguir tanto P_r como P_{fr} lo que explicaría muchas de las observaciones aparentemente contradictorias. Sin embargo, no ha surgido aún una imagen clara.

Una hipótesis que relaciona la localización del fitocromo en la membrana con su actividad ha sido dada por el fisiólogo H. Smith. Su modelo, representado en la Figura 20-13, explica que el pigmento parece estar ligado a la membrana y que muchas de sus actividades parecen asociarse con cambios súbitos e importantes en la permeabilidad de las membranas. Las observaciones sobre los efectos de los productos que pueden inhibir la síntesis del RNA y de las proteínas puede interpretarse en base a procesos secundarios que siguen, pero no se asocian directamente, a las reacciones del fitocromo.

Una reciente observación de interés, hecha recientemente por el fisiólogo norteamericano M.J. Jaffe, sugiere cómo el fitocromo puede inducir cambios en la permeabilidad de la membrana. Jaffe y sus colaboradores encontraron que la acetilcolina (AC) puede imitar los efectos de la luz roja y que la AC media en diversas respuestas del fitocromo en las raíces, que parecen involucrar a las membranas celulares (la AC actúa sobre las membranas de animales). Esto sugiere que la iluminación con luz roja induce la síntesis de AC, la cual afecta tanto a la membrana celular como a la de la mitocondria, aumentando el transporte de iones, absorción de oxígeno y utilización de ATP. Se piensa que la iluminación con luz rojo lejano induce destrucción de la AC o impide su síntesis. Debe enfatizarse que esta hipótesis solamente es especulativa; no se ha encontrado AC en muchas situaciones donde se sabe que ocurren reacciones mediadas por el fitocromo, y no se ha probado a la AC con amplitud como agente morfogenético. Sin embargo la hipótesis da una pista interesante que vale la pena seguir.

Muchos análisis de eventos controlados por el fitocromo han dado la idea de que el P_{fr} (o el P_{fr}X) puede de algún modo "controlar el flujo de sustancias reactivas en varias vías de síntesis interconectadas y competitivas", como dijo el fisiólogo australiano L.T. Evans. Algunas reacciones pueden requerir P_{fr} alto,

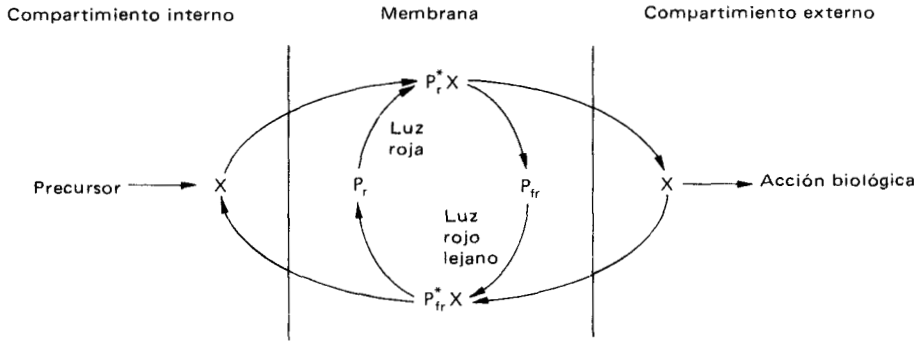


Figura 20-13. Un modelo hipotético de la acción del fitocromo propuesto por H. Smith. (Redibujado con permiso de *Nature* 227:665-68. 1970.)

P_r^* y P_{fr}^* representan fotoproductos intermediarios. El esquema no indica que P_r o P_{fr} se mueven dentro de la membrana sino que los sitios de enlace de X son anisotrópicos, por lo que se ligan con X en un lado de la membrana y son liberados en el otro.

otras bajo. Además, los requerimientos del P_{fr} pueden relacionarse con los requerimientos o la magnitud del conjunto de intermediarios, el abastecimiento de carbono y otras consideraciones similares.

Así es que la diferencia entre plantas de día largo y de día corto puede estar relacionada con las tasas relativas de interconversión de P_{fr} y P_r . Parece que las plantas de días cortos requieren un mantenimiento alto de P_{fr} por un periodo de oscuridad considerable porque la floración se inhibe con un flash de luz roja en la noche. Por otra parte, la floración de las plantas de días largos es estimulada por la luz rojo lejano después de la oscuridad. Parece que hay procesos que requieren alto P_{fr} y otros que requieren bajo P_{fr} . En las plantas de días cortos los procesos de alto P_{fr} necesitan mucho tiempo para completarse y que la inducción se produzca. En las plantas de días largos los procesos críticos son los de bajo P_{fr} . Pero la naturaleza de los procesos no se conoce y naturalmente no se puede explicar la diferencia entre plantas de días cortos y plantas de días largos en base a la acción del fitocromo solamente.

Hay actualmente tres hipótesis principales sobre la acción del fitocromo: 1) por activación genética; 2) por activación enzimática, y 3) por modulación de las propiedades de la membrana. La activación de genes o incluso de enzimas es muy posible y puede explicar algunas respuestas del fitocromo; pero no explica las respuestas rápidas que son muchas. Las respuestas del fitocromo afectan la permeabilidad de la membrana y muchas respuestas rápidas dependen de un rápido transporte de iones para que se establezcan respuestas osmóticas. Así, el fitocromo (el P_{fr} , la forma activa) puede afectar la actividad de las enzimas ligadas a la membrana (incluyendo las ATPasas transportadoras de iones) o de otras moléculas reguladoras (particularmente ácido giberélico). La respuesta a estas preguntas no son claras pero actualmente hay una investigación masiva atacando este problema y es de esperarse que pronto se llegue a resolverlo.

REACCIONES DE ALTA ENERGÍA. Muchas respuestas morfogenéticas requieren de una iluminación de intensidad superior a la que necesita la interconversión de P_r y P_{fr} . Se ha encontrado que algunas tienen un espectro de acción similar al de la fotosíntesis y que la exigencia de alta energía lumínica se puede reemplazar por

el suministro de azúcares. Así, después de un periodo oscuro largo, interrumpido por cortos intervalos de luz para prevenir la inducción, una planta de días cortos no florecerá al darle un periodo de oscuridad de inducción, a menos que también se le dé un intervalo de luz prolongado o se le suministre azúcar. Evidentemente para la inducción floral se necesita la intervención de reacciones metabólicas que consumen energía.

Existen otras exigencias de alta energía que están relacionadas, al parecer, con la acción básica del fitocromo: el mantenimiento de una pequeña concentración crítica de P_{fr} durante un largo periodo. El espectro de luz óptimo de estas exigencias de alta energía es tal que generalmente causa destrucción del P_{fr} , pero también causa su continua formación a partir del P_r . Esto se ha interpretado, en base al esquema mostrado en la Figura 20-13, como la operación continua de la interconversión cíclica de P_r y P_{fr} para sostener un abastecimiento continuado del intermediario desconocido X en el lugar clave de la reacción.

Pero nuevamente debe enfatizarse que el mecanismo mostrado en la Figura 20-13 es hipotético y que el verdadero modo de acción de P_r y P_{fr} aún no se conoce. Muchos laboratorios en todo el mundo investigan este problema clave en la fisiología vegetal.

LA RELACIÓN ENTRE LA FLORACIÓN Y LAS RESPUESTAS RÁPIDAS. Como se describió en el capítulo anterior, diversos movimientos rápidos en las plantas, incluso fenómenos como la nictinastia, el plegamiento o enrollamiento de las hojas y el movimiento de los cloroplastos en los experimentos con *Mougeotia* descritos anteriormente, están mediados por el sistema del fitocromo. Estas reacciones se caracterizan por periodos de inducción extremadamente cortos, desde unos pocos minutos hasta menos de un minuto. Sin embargo, la respuesta de floración es mucho más lenta tomando por lo menos varias horas. Además, todas las respuestas rápidas son percibidas por el tejido reactor; sin embargo en la floración la hoja es el receptor y el ápice del tallo el reactor. Otra diferencia más es la permanencia de la respuesta de floración y la naturaleza efímera o rápida reversibilidad de las respuestas de movimiento. Estas diferencias probablemente son ventajosas para la vida de la planta.

Estas diferencias también puntualizan la posibilidad de que las respuestas de floración y las rápidas no estén mediadas necesariamente por el mismo mecanismo. Parece indudable que la percepción se hace por el fitocromo. En el movimiento rápido la percepción es seguida rápidamente por una respuesta que incluye fenómenos de membrana y energía metabólica y que resulta en el flujo de iones que cambia la turgencia y causa movimientos. El cambio es efímero y puede revertirse velozmente. Sin embargo, a la floración no se necesita explicarla recurriendo a fenómenos de membrana ni a flujos de iones (aunque de hecho pueden estar involucrados). Los cambios ocurren con mayor lentitud y son permanentes. Como resultado del cambio en la hoja, se presenta un metabolismo que lleva a la formación de algún estimulante que promueve la floración y se transporta al ápice en crecimiento donde tiene lugar la respuesta final. Se pueden comparar ambos procesos en la forma indicada en la tabla de la página siguiente.

Aunque puede haber similitudes en el mecanismo de la reacción inicial que lleva a las transformaciones en la floración y a la respuesta en el movimiento rápido, no es necesario que así sea. Es evidente que la inducción de la floración es una secuencia de eventos más compleja. La coincidencia en el mecanismo de

Floración	Movimientos rápidos
1. Percepción (fitocromo)	1. Percepción (fitocromo)
2. Reacción	2. Reacción
3. Transformación (para crear permanencia)	3. Respuesta (flujo de iones)
4. Reacción (formación del estímulo de floración)	
5. Transporte	
6. Respuesta (floración)	

percepción puede ser no más que esto, una coincidencia. Actualmente no hay suficiente evidencia para pronunciarse definitivamente.

INDUCCIÓN FLORAL

INDUCCIÓN Y DESARROLLO FLORAL. La inducción no ocurre de golpe. El hecho de que ciertas plantas puedan ser inducidas a florear por medio de una noche crítica (larga o corta según el caso) sugiere que se trata de un proceso tipo "todo o nada". Sin embargo, el fisiólogo norteamericano F.B. Salisbury demostró que la transformación del ápice vegetativo en flor depende de la intensidad del estímulo. Es decir, un fotoperiodo inductivo determina que los ápices vegetativos de unas pocas plantas se desarrollen lentamente; varios fotoperiodos inductivos determinan que más plantas se desarrollen más rápidamente.

Una respuesta cuantitativa así puede ser medida. Salisbury describe ocho estadios en el desarrollo de las flores estaminadas del cardo o cadillo (*Xanthium*) como se describe en la Figura 20-14. Es por lo tanto posible, sumando y sacando los promedios de los valores obtenidos de los estadios del desarrollo de varias plantas, tener una medición cuantitativa del promedio de la respuesta floral. Hay otros métodos de cuantificar esa respuesta (dependiendo de la planta) como el número de flores o botones de cada una, la altura del tallo floral o el tiempo requerido para la floración. Salisbury mostró, usando la técnica de cortar los ápices florales como se ve en la Figura 20-14, que el desarrollo floral de *Xanthium* ocurre con mayor rapidez cuando el tratamiento inductivo es más vigoroso como lo muestra la Figura 20-15.

Este fenómeno y el hecho de que diferentes plantas requieren diferentes fotoperiodos de inducción para su completa floración indica que su inducción involucra promover un cambio más o menos permanente en la planta inducida, que resulta en un estímulo de floración aplicado continuamente. Si el estímulo inductor es muy débil algunas plantas pueden revertir a la forma vegetativa después de un corto periodo de floración. Esto indica que la inducción puede revertirse y entonces el estímulo para florecer deja de operar.

PERCEPCIÓN Y TRANSPORTE DEL ESTÍMULO FLORAL. Ya se describió el hecho de que la hoja es el sitio de percepción de las señales lumínicas que inducen o impiden la floración de la planta, lo cual implica que algo debe transportarse de la hoja al ápice en desarrollo en el que se formará la flor. Chailaján ha puntuali-

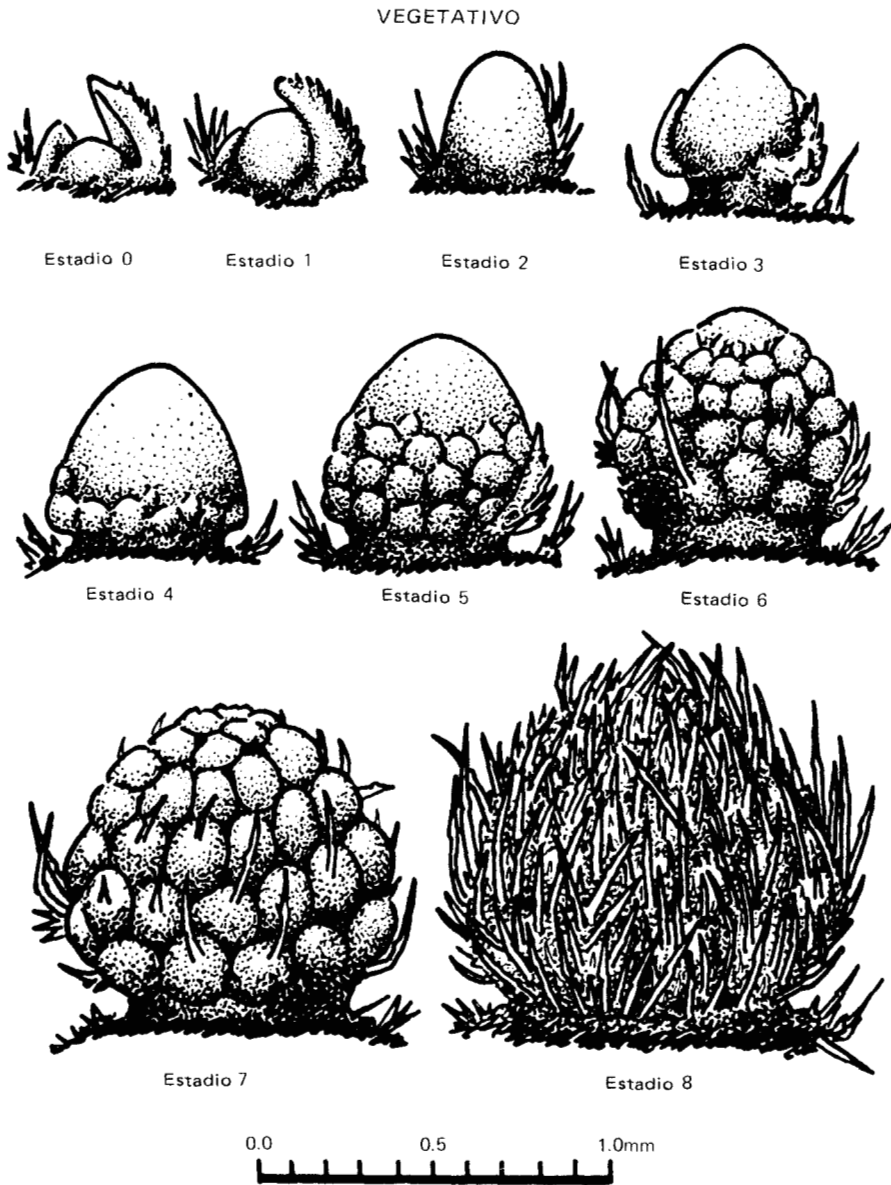


Figura 20-14. Estadios del desarrollo de un primordio de inflorescencia estaminada de *Xanthium*. El grado de pubescencia varía un tanto, dependiendo de las condiciones experimentales. (De F.B. Salisbury: *Plant Physiol.*, 30:327-34. Utilizado con permiso.)

zado que la respuesta de floración requiere cuatro pasos: 1) la percepción del estímulo; 2) la transformación del órgano receptor (a un nuevo esquema metabólico); 3) el transporte del estímulo resultante, y 4) una respuesta del ápice en desarrollo que resulta en la floración. La percepción se hace a través del fitocromo, como ya se ha visto. La transformación es algún cambio en el metabolismo, mediado por el fitocromo o por un derivado de éste. Ahora deben hacerse las preguntas siguientes: ¿cómo ocurre la transformación?, ¿qué es lo que se trans-

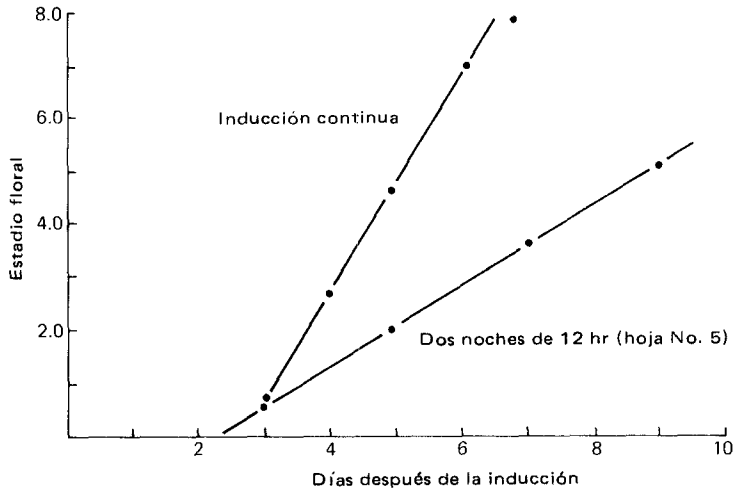


Figura 20-15. Tasa de desarrollo de la yema floral. La inducción continua se inició el 3 de junio de 1953. En junio 6 y 7 se dieron dos noches de 12 hr. (De F.B. Salisbury: *Plant. Physiol.*, 327-34. 1955. Con permiso.)

porta (o es que se interrumpe el transporte de alguna sustancia inhibidora)?, ¿cómo se determina la floración?

Si se transportara un estímulo debería ser posible medir su tasa de transporte. Una técnica es quitar a intervalos las hojas a una planta después de una noche de inducción. Salisbury encontró que si aquéllas se quitan inmediatamente después de la noche de inducción no hay floración, pero si se quitan después de varias horas sí la hay. El estímulo, cualquiera que sea, se ha movido afuera de la hoja y puede iniciar la floración.

Evans dirigió experimentos para medir las tasas de transporte del estímulo de floración; encontró que son muy diferentes en las plantas de días cortos y en las de días largos, y que, en todo caso, son diferentes de la tasa de transporte de los productos de la fotosíntesis como se ve en la Tabla 20-3. Esto sugiere que tal vez son sustancias diferentes las que se transportan en las plantas de días cortos y en las de días largos. Evidentemente, el transporte de estas sustancias, como el del IAA, tiene lugar por caminos diferentes al del movimiento de los productos de asimilación del carbono. Al parecer las sustancias inductoras de la floración son transportadas por el floema porque los experimentos de injerto demuestran

Tabla 20-3. Tasas de transporte del estímulo de floración y de los productos de la fotosíntesis en rye grass (*Lolium*, planta de días largos) y manto japonés (*Pharbitis nil*, planta de días cortos).

Tasa de transporte, cm/hr	Rye grass	Manto japonés
Estímulo de floración	2	24-33
Fotosíntesis	77-105	33-37

Fuente: Datos de L.T. Evans: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 22:365-94, 1971.

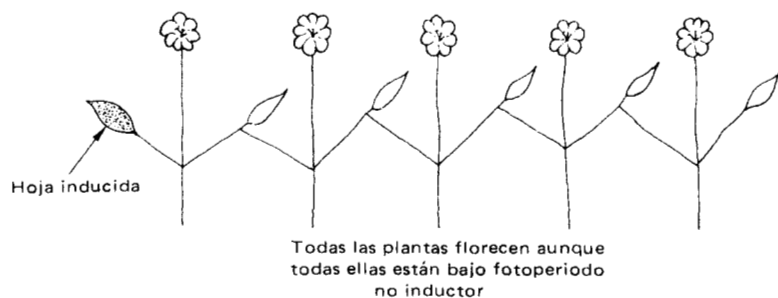


Figura 20-16. Diagrama que ilustra el experimento de injerto de Chailajyán, el cual demuestra el transporte o transmisión del estímulo floral de una hoja inducida a cinco plantas injertadas.

que debe haber una unión patrono-injerto. De igual modo, el anillado impide la transmisión del estímulo de floración.

El transporte del estímulo floral recibió mayor apoyo con los experimentos de Chailajyán, quien llegó a injertar hasta cinco plantas de cardo o cadillo entre sí, como se ve en la Figura 20-16. Si se induce una hoja de una planta sometiendo al fotoperiodo correcto (días cortos), todas las plantas florecen aunque estén sometidas a días largos, lo que normalmente las mantendría en estado vegetativo. Más aún, se puede injertar una hoja inducida a una planta no inducida mantenida en el fotoperiodo no inductor, y la planta florecerá. Este experimento ha tenido éxito incluso con una hoja inducida por el fotoperiodo correcto estando desprendida de la planta. Evidentemente la hoja inducida es capaz de exportar a la planta no inducida algo que la lleva a florecer.

El problema de la transformación de la hoja inducida se aclara gracias a unos interesantes experimentos con injertos hechos por el fisiólogo holandés J. Zeevart que ahora trabaja en Estados Unidos. Encontró que las hojas inducidas de la planta de días cortos *Perilla* podían injertarse en plantas vegetativas después de periodos de más de 3 meses y aun podía hacerlas florecer demostrando que el estado inducido es permanente en lo esencial. En *Perilla* se pueden inducir aun partes de hojas (por exposición de la mitad de la hoja a día corto) y solamente ésta causará la floración de la planta. Esto indica que el estado inducido tal vez involucre una transformación permanente y no la mera formación de una sustancia difusible. El estado de inducción confiere la capacidad de exportar un estímulo de floración.

Un problema interesante es la diferencia entre plantas de días cortos y de días largos: ¿existen sustancias especiales para cada una de estas clases de plantas? Muchos experimentos con injertos han demostrado que si se injertan entre sí una planta de días cortos y una de días largos, la inducción de una de ellas lleva a la otra a florecer. Es claro que tanto en las de días cortos como en las de días largos la floración se determina después de inducir a las hojas por días cortos o por días largos. Así es que el estímulo de floración debe ser el mismo, o bien dos sustancias diferentes producen iguales resultados.

El fisiólogo holandés S.J. Wellensieck ha estudiado la *Silene armeria*. En esta planta se puede inducir la floración por diversas condiciones: días largos, vernalización, días cortos con alta temperatura o ácido giberélico. Cualquier planta inducida, no importa cómo lo haya sido, puede actuar induciendo a otras, a las



Figura 20-17. Efecto de extractos de hojas de tabajo Mammoth sobre el crecimiento (A) y floración (B) de *Rudbeckia*.

(A1) Giberelina 0.02% , (A2) extracto de las hojas de una planta de días largos; (A3) extracto de las hojas de una planta de días cortos; (A4) testigo, agua. (B1) Extracto de las hojas de una planta de días largos; (B2) extracto de las hojas de una planta de días cortos; (B3) testigo, agua. (De M. Kh. Chailaján. Reproducido con permiso del National Research Council of Canada del *Can. J. Bot.*, 39:1817-41. 1961.)

de días cortos se unen por medio de la cúscuta la floración de una de ellas (que se tiene bajo días cortos) se inhibe cuando la otra se coloca en días largos. Estos experimentos indican un inhibidor transmisible o transportable producido por las plantas de días cortos cuando están bajo días largos. Pero no se sabe si es un fenómeno general.

También es posible que el inhibidor afecte más al crecimiento que a la floración y que el efecto sobre ésta sea secundario. Que en los experimentos de injertos hechos en *Perilla*, *Xanthium* u otras plantas baste una hoja, o aun una parte de ésta, para causar la floración de toda la planta bajo condiciones no inductoras, sugiere firmemente que en éstas no intervienen inhibidores. Si lo hicieran, los efectos estimulantes de un inductor tan débil como lo es un pedazo de hoja probablemente serían contrarrestados por el efecto inhibitorio de todas las hojas no inducidas de la planta patrón.

SUSTANCIAS DE CRECIMIENTO. La dificultad en aislar al florigén trae consigo el problema de si existe realmente una sustancia especial, el florigén, o si ésta es realmente la expresión de los efectos de una sola hormona o de una combinación de las hormonas ya conocidas. Una respuesta de floración notable es el efecto de la auxina sobre la piña; la auxina se usa comercialmente para asegurar la floración uniforme del cultivo en las plantaciones. Pero la piña parece ser un caso aislado, pues en la mayoría de las plantas la adición de IAA inhibe la floración, en lugar de estimularla. Hay evidencia de que las citocininas están involucradas en la floración, pero sus efectos parecen limitarse a muy pocas especies de plantas.

Por otra parte, el ácido giberélico tiene efectos enérgicos en la reducción del tallo floral y de las flores en muchas plantas, y se encontró que reemplaza tanto a la vernalización como a la inducción fotoperiódica en muchas plantas de días largos como se ve en las Figuras 20-18 y 20-19. Varios experimentos han demostrado que las giberelinas naturales, extraídas de plantas de días largos inducidas, causan la floración en otras no inducidas. Una revisión de la literatura reciente muestra que el ácido giberélico causa la floración en muchas plantas de días largos pero no en todas (*Lolium*, rye-grass, es una excepción). Virtualmente, todas aquéllas de hábito de roseta que se han probado responden al ácido giberélico. Sin embargo, éste causa floración en unas pocas plantas de días cortos como *Impatiens balsamina*; en la mayoría de ellas no es efectiva.

Hay dos explicaciones posibles alternativas: 1) que el ácido giberélico es efectivo principalmente en las plantas de días largos y sólo ocasionalmente en las de días cortos; por lo tanto, aunque pueda ser esencial para todas, en la mayoría de las de días cortos se encuentra presente con anterioridad en cantidades suficientes, y 2) que el ácido es esencial en la estimulación del crecimiento del tallo floral, requisito para la floración en muchas plantas de días largos. En todo caso parece claro que el ácido giberélico es parte de un complejo estímulo floral en

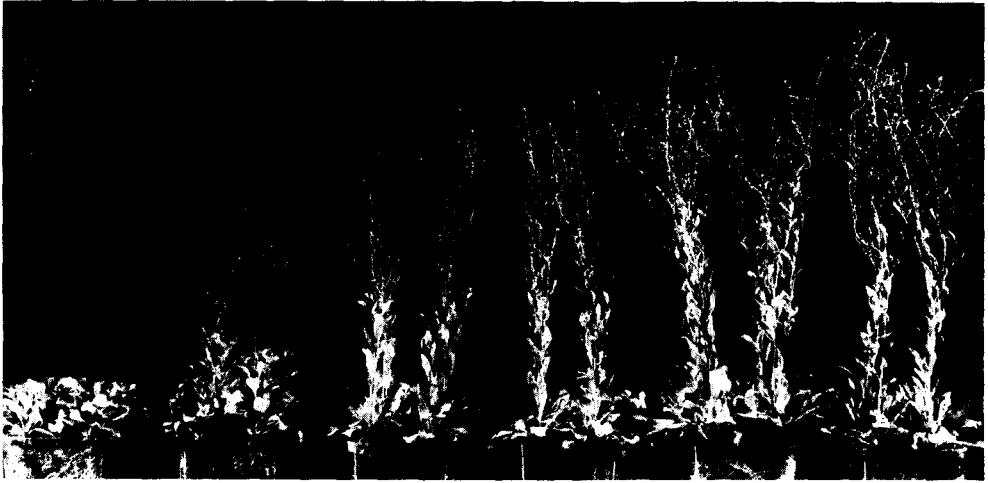


Figura 20-18. El efecto de giberelina en una planta de día largo, *Samolus parviflora*, mantenida bajo días cortos. Izquierda a derecha: las plantas recibieron 0, 2, 5, 10 y 20 μg de giberelina diariamente. (De A. Lang: *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 43:713. 1957. Con permiso. Fotografía original cortesía del Dr. A. Lang.)

muchas o quizá todas las plantas, y tal vez él sea el florigén. Además ninguna combinación de las hormonas conocidas parece capaz de funcionar como un estímulo de floración de manera general a todas las plantas.

Actualmente, la evidencia experimental parece requerir un florigén, pero los esfuerzos por extraerlo y aislarlo han fracasado; la solución de este problema aún es un reto para los fitofisiólogos.

ANTESINA. El término *antesina*, acuñado por el fisiólogo ruso N.K. Cholodny, ha sido usado por Chailajyán para denotar una hipotética hormona iniciadora de la floración que funcionaría junto con la giberelina para producir la formación de la flor. Sugirió que la giberelina casi siempre está presente en cantidad suficiente para hacer florecer a las plantas de días cortos; pero las de días largos carecen de la suficiente por lo que se les debe adicionar, ya sea artificial o naturalmente por los días largos inducidos para que florezcan. Pero las plantas de días cortos solamente florecen en días cortos aunque contengan suficiente giberelina; por ello Chailajyán sugirió que se necesita otro factor de floración, la antesina, además de la giberelina. De acuerdo a esta teoría la antesina se forma en las plantas de días cortos como resultado de los días cortos inductivos, pero probablemente está presente en suficiente cantidad en las plantas de días largos cualquiera sea la longitud del día (como la giberelina en las plantas de días cortos). Las plantas indeterminadas o neutras tienen suficiente cantidad de antesina como de giberelina para florecer sin inducción. Este concepto se resume en la Figura 20-20.

Desafortunadamente, este concepto exige otra sustancia hipotética que aún no se ha aislado, así que no es una ventaja sobre el concepto del florigén. Chailajyán ha encontrado que el extracto metanólico de las plantas de día largo muestra una débil actividad inductora de la floración, pero no se ha encontrado un compuesto identificable. Chailajyán hace notar que para la floración no sólo se necesita la presencia de antesina y de giberelina, sino que también el ápice de la planta

Figura 20-19. Efecto de la giberelina en el crecimiento y desarrollo de *Rudbeckia* bajo condiciones de días cortos: a la izquierda una planta tratada con solución de giberelina (450 μ g durante 1 1/2 meses) ha formado el tallo y florecido; a la derecha la planta testigo en estado de roseta. (De M. Kh. Chailaján. Reproducido con permiso del National Research Council of Canada del *Can. J. Bot.*, 39:1817-41. 1961.)



debe estar receptivo o en la condición correcta, para que actúen dichas hormonas. Muchas plantas tienen un periodo juvenil durante el cual no pueden ser inducidas a florecer. Puede durar por pocos días en algunas especies de maduración rápida o muchos años en algunos árboles. En ciertas plantas la duración de la juventud depende del estadio de desarrollo más que del tiempo; por ejemplo, la correhuela o manto (*Pharbitis*) florece normalmente en cuanto se forman tres o

Figura 20-20. La hipótesis de la antesina, elaborada por M.Kh. Chailaján. Los días cortos promueven la formación de antesina; los días largos promueven la formación de giberelina. Las plantas de días cortos tienen giberelina; las plantas de días largos tienen antesina; las plantas neutras tienen ambas. Las dos se necesitan para la floración.

	Días cortos	Días largos
Plantas de días cortos	Giberelina + antesina = florece	Giberelina sola = no florece
Plantas neutras	Giberelina + antesina = florece	Giberelina + antesina = florece
Plantas de días largos	Antesina sola = no florece	Giberelina + antesina = florece

cuatro hojas, en tanto que *Eupatorium adenophorum* florece cuando se forman 30 ó 40 hojas. También interactúan factores nutricionales y la fotosíntesis es esencial para la inducción floral.

CAMBIOS EN EL ÁPICE DEL TALLO. En el Capítulo 18 (página 479) se describieron los cambios en la conversión del ápice vegetativo en floral. Los cambios morfológicos que llevan a la producción de primordios florales están precedidos por cambios en la actividad meristemática del ápice en desarrollo. Unas células que estaban previamente en reposo entran en actividad mitótica aumentando el índice de mitosis de toda el área meristemática. Puede verse que la inducción floral activa la síntesis de RNA y DNA. Parece pues posible que el estímulo de floración (o algún metabolito producido como resultado de su acción) depriman un operón policistrónico de modo que los genes para la floración se hacen operativos. Una alternativa posible es que las partes florales no se produzcan por activación de nuevos genes sino como resultado de cambios en la actividad del meristemo. Wardlaw demostró (ver Capítulo 18, página 473) que la naturaleza de un primordio —sea de hoja o de flor— puede depender del espacio utilizable y de la organización del meristemo. Es posible, por lo tanto, que actúe el estímulo de floración haciendo que el meristemo se agrande y cambie su actividad de tal modo que la geometría resultante permita automáticamente el desarrollo de las partes florales, en lugar del desarrollo de una hoja.

Actualmente no tenemos evidencia para distinguir entre estas posibilidades. El hecho de que puedan cultivarse ápices inducidos de caña de azúcar durante 6 meses y lleguen a florecer afirma la primera idea, ya que es evidente que ha ocurrido un cambio permanente o estable en el meristemo que puede expresarse mucho más tarde. No parece probable que una geometría específica del meristemo pudiera tener tanta permanencia. No se sabe qué cambios meristemáticos den por resultado su conversión del estado juvenil (no inducible) al estado de madurez, capaz de florecer. Hay ciertas indicaciones de que puede deberse a un lento aumento en diámetro a través del tiempo, pero el meristemo de algunas plantas es capaz de ser inducido y convertido al estado de floración siendo aún muy joven y pequeño, así que esta hipótesis no tiene una base general.

EL FITOCROMO COMO CRONÓMETRO "RELOJ DE ARENA". Se volverá ahora al problema con el cual se abrió esta exposición: la naturaleza del mecanismo que cronometra la floración. El sistema del fitocromo parece proveer el medio por el que la planta puede medir la longitud de la noche por el método acumulativo como un reloj de arena; puesto que el P_r se convierte en P_{fr} durante el día, o revierte a P_r o decae lentamente durante la noche en tanto que se forma un nuevo P_r .

Se han hecho diversas objeciones a esta teoría, simple y aparentemente elegante. La primera es que la medición de la longitud de la noche es, en muchas plantas, casi insensible a la temperatura, pero las interconversiones de P_r y P_{fr} son reacciones químicas y por lo tanto dependen de la temperatura. La segunda es que en muchas plantas de días cortos el P_{fr} decae por completo en unas pocas horas: una fracción del mínimo periodo de inducción en la oscuridad. Esto fue demostrado por Salisbury en el siguiente experimento. Se interrumpió con un flash de luz roja el periodo nocturno de inducción de una planta de cardo o cadiello, lo que convertiría al P_r en P_{fr} impidiendo así la floración. Pero si al flash rojo seguía un flash rojo lejano, el P_{fr} volvería a convertirse en P_r . Sin embargo, cuando el flash rojo lejano se separó del flash rojo por 35 min ya no fue efectivo, lo que

demuestra que el efecto del P_{fr} se completa en ese lapso. El tiempo era más o menos largo o corto en diferentes plantas, pero siempre inferior al periodo de inducción nocturna.

Finalmente, se advirtió que la efectividad de los flashes de luz respecto a impedir la floración de la planta de soja Biloxi, de días cortos, que se había desarrollado en oscuridad continua, variaba de manera peculiar. Los flashes inhibían la floración durante el periodo "nocturno" pero no la impedían durante el periodo "diurno, aunque la planta realmente se mantenía en oscuridad continua. Así que la planta podía distinguir, en alguna forma, entre el tiempo de día y el de la noche aun en oscuridad continua. Evidentemente, tiene un mecanismo de cronómetro que no es del tipo acumulativo o de reloj de arena, pues este tipo de cronómetro solamente puede medir un intervalo y luego debe ser devuelto a la posición o forma inicial. Debe pues postularse uno tipo oscilador o pendular. Como se verá, la floración es medida por la interrelación de dos tipos de cronómetros: oscilador y acumulativo, involucrando al fitocromo.

PROCESOS RÍTMICOS

RITMOS CIRCADIANOS. El fisiólogo alemán E. Bünning investigó los movimientos de dormición de las hojas del frijol (ver Capítulo 19, páginas 497-98) y encontró que se correlacionaban con ciertos eventos fotoperiódicos que se habían observado. Primero, tenían un ritmo circadiano que persistía aun en condiciones constantes. Segundo, el ritmo podía reiniciarse por medio de un flash de luz durante el periodo oscuro, pero no por un intervalo de oscuridad durante el periodo iluminado, como se ve en la Figura 20-21. Si las hojas se colocaban a la oscuridad continua, el ritmo podía reiniciarse por un flash en el periodo que hubiese correspondido a la noche si la planta hubiera estado en su ambiente natural, pero no era reiniciado por un flash durante el periodo correspondiente a lo que debiera haber sido día. Bünning sugirió que el ritmo circadiano tiene una fase **fotófila** correspondiente a las horas de luz diurna y una fase **escotófila** correspondiente a las horas de oscuridad (*fotos*, luz; *scotos*, oscuridad). Postuló que la respuesta a la luz en el fotoperiodo se relaciona con estas fases en el ritmo endógeno diario de la planta.

El fisiólogo norteamericano K.C. Hamner puso a prueba experimental esta hipótesis. Como se recordará, un flash de luz durante el periodo oscuro de inducción impide que floreen las plantas de días cortos. Hamner puso plantas de soja Biloxi, de días cortos, bajo un periodo de 72 hrs de oscuridad lo que normalmente induciría una floración bastante profusa, aunque tal vez no tanto como bajo tres días normales de 12 hrs de luz y 12 hrs de oscuridad. Luego interrumpió el periodo largo de oscuridad iluminando por 4 hrs a diferentes tiempos y usando diferentes plantas en cada tratamiento. El plan del experimento y los resultados que obtuvo Hamner se muestran en la Figura 20-22. La iluminación en el periodo en que la planta debería estar normalmente en noche —la fase escotófila— inhibió la floración; pero cuando la iluminación se dio en el periodo que la planta debería estar normalmente en día —el periodo fotófilo— la floración se estimuló en gran medida. Esto indica claramente que la respuesta a la longitud del día que parece estar mediada por el fitocromo, interacciona con un ritmo diurno que persiste por lo menos varios ciclos en condiciones constantes.

Muchos estudios adicionales ligan claramente la respuesta del fitocromo con

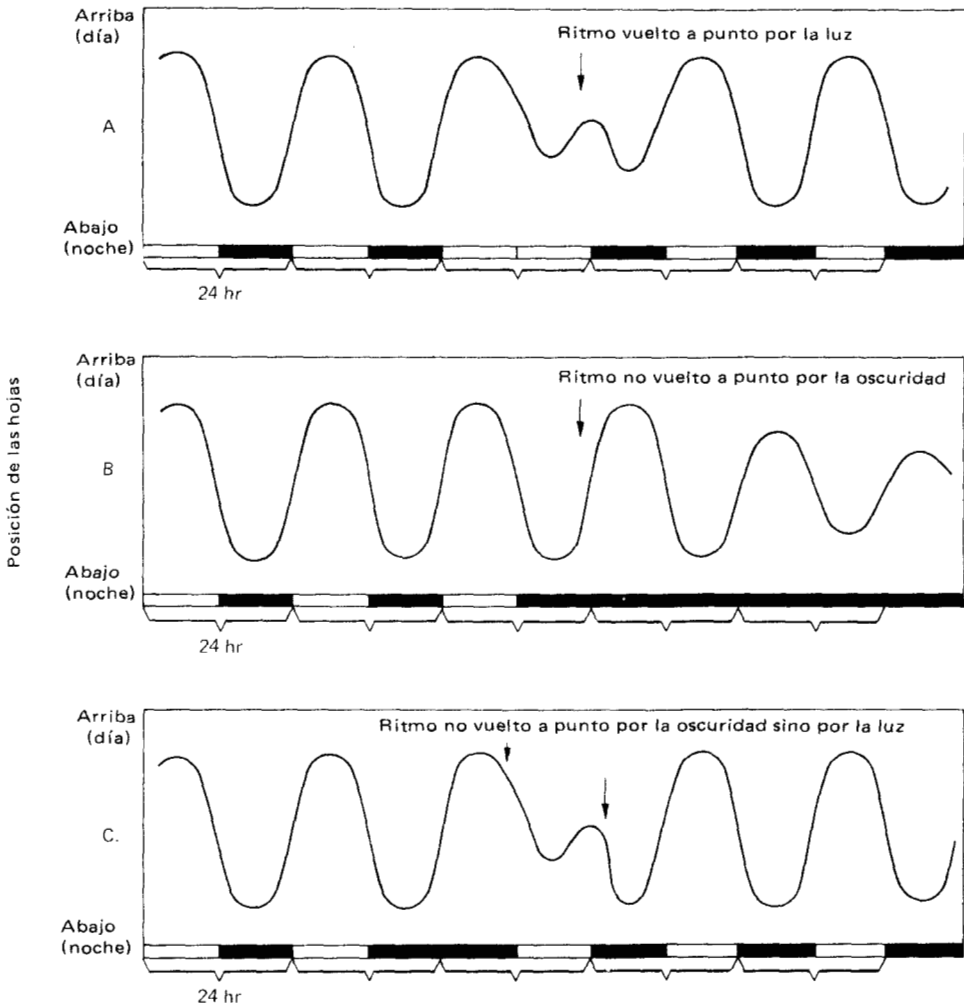


Figura 20-21. Movimiento rítmico de las hojas, mostrando cómo puede ponerse a punto el ritmo por la luz (A y C) pero no por un intervalo oscuro (C) o por oscuridad continua (B).

un ritmo endógeno circadiano. El efecto de los flashes rojo o rojo lejano varía dependiendo del punto del ritmo endógeno en el cual se dan. En el rye grass, *Lolium temulentum*, de días largos, la luz roja es inhibitoria y la rojo lejano es promotora si se aplican durante el principio del periodo oscuro; más tarde, la situación se invierte. En la planta de días cortos *Chenopodium rubrum* la adición de luz roja lejano inhibe la floración durante el día en tanto que, como se ha visto, la luz roja inhibe la floración durante la noche. Estos resultados demuestran que la respuesta del fitocromo se liga estrechamente y, de hecho, depende de un ritmo endógeno circadiano.

El caso inverso no ocurre: es decir, la medición del tiempo por el ritmo endógeno no está afectado por la interconversión del fitocromo. Salisbury ha demostrado que varios factores que afectan claramente la interconversión del fitocromo no alteran el mecanismo de cronómetro. Así, si la floración se inhibe en un 50% por una luz débil continua, la cual decrece considerablemente la pérdida

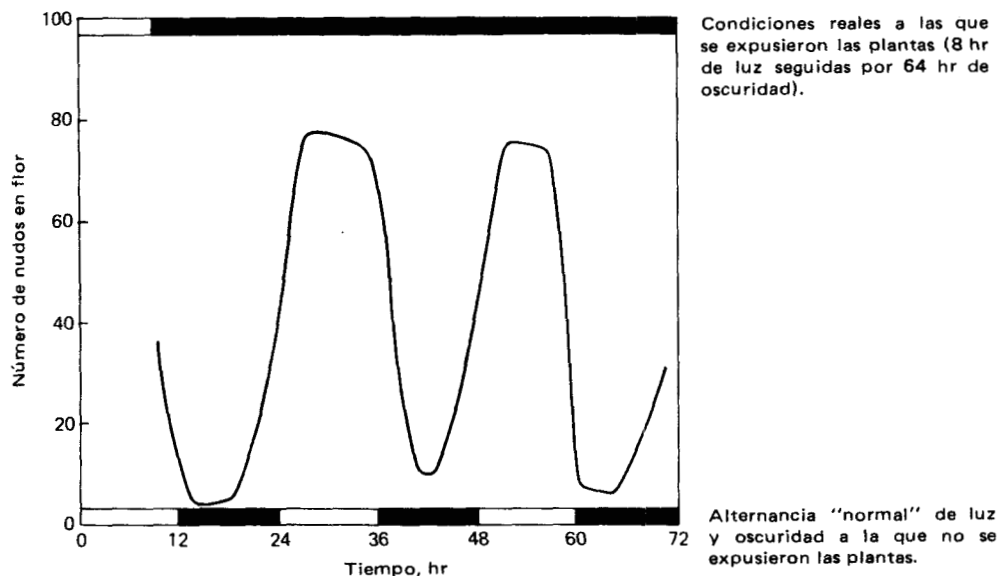


Figura 20-22. Respuesta de la soja Biloxi a flashes de 4 hr de luz durante un periodo prolongado de oscuridad. Las plantas florecen cuando se les da un flash durante la fase fotófila pero son inhibidas cuando el flash ocurre en la fase escotófila (Redibujado de datos de K.C. Hamner: En L.T. Evans (ed.): *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press, Nueva York, 1963. Con permiso.)

de P_{fr} en la oscuridad, la medición del tiempo (determinada por el efecto de un flash de luz a diferentes tiempos) no es afectada.

Debe recordarse que el ritmo no es realmente diario o sea que no es un oscilador con un periodo preciso de 12 o de 24 hrs. En cambio, generalmente se encuentran ritmos circadianos que varían de 20 a 27 hrs. No obstante, aquél se restablece cada día, por lo general por una señal del amanecer o del atardecer, o ambas, y es lo suficientemente preciso para medir el tiempo durante el periodo de 24 hrs siguiente.

RITMOS CIRCADIANOS Y FOTOPERIODO. Parece que la respuesta de floración y los movimientos rápidos como los de dormición de las hojas dependen tanto de un oscilador interno como del sistema del fitocromo. Es pues necesario considerar cómo estos mecanismos cronométricos pueden interactuar y si verdaderamente ambos sistemas están presentes. Desafortunadamente hay muy poca evidencia clara.

El sistema del fitocromo parece ser muy general y en la mayor parte de las plantas estudiadas se le pueden atribuir las respuestas que se encontraron. El cronómetro oscilador está también generalizado: en muchos organismos se ha detectado un "reloj biológico". Parece tomar parte no solamente en simples mediciones de tiempo sino también en actividades tales como el vuelo de las aves migratorias y de otros animales de este tipo. Algunas plantas no muestran ninguna respuesta rítmica o alguna otra evidencia de un reloj biológico. Pero esto no quiere decir que carezcan de capacidad para medir el tiempo. Se puede concluir que tanto el cronómetro acumulativo como el oscilador están, con toda probabilidad, ampliamente distribuidos incluso entre los organismos primitivos.

Aún no se conoce cómo interactúan los mecanismos cronométricos. Como se sugirió, parece que la naturaleza del fitocromo depende hasta cierto punto de la fase del oscilador circadiano. También está claro que el ritmo circadiano se establece por la respuesta a la luz mediada por el fitocromo. Es posible mantener una planta bajo un fotoperiodo esquemático, o sea dándole un flash de luz al iniciarse y al finalizar cada "día". Los flashes corresponden a la aurora y al crepúsculo y establecen efectivamente el ritmo circadiano. La luz roja es eficiente; si es seguida por un flash rojo lejano se nulifica el efecto. Si se retarda el flash "crepuscular" debe reestablecerse todo el ritmo, pero si se retarda más allá de cierto tiempo crítico (generalmente alrededor de la mitad de la "noche"), el ritmo es refasado súbitamente en 180°; es decir la planta se conduce como si el flash fuera de aurora en lugar de crepúsculo y el ritmo se restablece de acuerdo a ello. Éste se establece y se determina claramente por cambios luz-oscuridad mediados por el fitocromo, y las respuestas de la planta al estado de interconversión del fitocromo dependen igualmente del ritmo diario, al menos en algunas de aquéllas.

Se han encontrado ciertas evidencias que sugieren que no todas las plantas requieren o responden en su floración a procesos rítmicos. En algunas plantas (soja, por ejemplo) la floración puede inhibirse por tratamientos de luz que no afectan el movimiento rítmico de las hojas. Sin embargo, aquí el efecto del flash de luz puede actuar en aquella parte de la inducción de floración en la que es esencial la respuesta del fitocromo, aunque el ritmo diario no quede afectado o reiniciado. Se ha sugerido que el ritmo en la floración es una cuestión pertinente a la respuesta del ápice del tallo al estímulo de floración que se genera en las hojas. Sin duda se arrojará más luz sobre este fascinante problema cuando se conozca más sobre la naturaleza de la respuesta rítmica.

LA NATURALEZA DEL CRONÓMETRO OSCILADOR. La naturaleza del oscilador que establece el ritmo cronométrico es aún muy misteriosa. Es relativamente insensible a la temperatura y su periodo no es afectado por los inhibidores de la respiración (aunque pueden impedir las manifestaciones del ritmo en la planta). En algunas plantas el periodo del ritmo circadiano se alarga por el tratamiento con agua pesada, D₂O, sugiriendo pasos químicos. Hay cierta evidencia de que está involucrada la síntesis de proteínas ya que su inhibición parece abolir el proceso rítmico, pero los datos son difíciles de interpretar.

Se ha investigado el lugar del oscilador usando el alga *Acetabularia* de células gigantes, que posee diversos procesos rítmicos. Los trasplantes de núcleo entre células que están en fases opuestas de su ritmo diario indican que el núcleo es el responsable de fijar la fase, porque el ritmo de evolución de oxígeno por la fotosíntesis en la célula transplantada es el que corresponde al núcleo y no el de la célula receptora. Sin embargo, el ritmo continúa sin disminuir durante 40 días en una célula a la que se le extrae el núcleo al igual que en una intacta. Así que, si bien el oscilador es puesto a tiempo por el núcleo, parece residir en el citoplasma.

La actinomicina D, que es un inhibidor de la transcripción, interfiere con el ciclo después de 2 semanas, sugiriendo la existencia de un RNAm de larga vida, que toma parte en el establecimiento o en el mantenimiento del ciclo. No obstante, el inhibidor cloramfenicol que interfiere con su traducción, afecta al ciclo después de 48 hrs, lo que sugiere un mecanismo proteico que necesita ser renovado continuamente. Sin embargo, se sabe que en ciertos organismos el ritmo de

la fotosíntesis es resultado de las variaciones rítmicas en las enzimas fotosintéticas, así que los resultados en *Acetabularia* pueden simplemente reflejar la capacidad de una enzima de reaccionar al oscilador. La pregunta de qué es lo que causa que la enzima varíe rítmicamente aún no puede ser contestada.

Se han hecho muchas sugerencias sobre la naturaleza del oscilador. Se ha propuesto la posibilidad de que un mecanismo cíclico de retroacción oscila o "busca" en su derredor un punto nulo. Existen varios sistemas metabólicos que tienen oscilaciones periódicas que van desde unos pocos minutos hasta una hora o más. Se ha pensado que es posible que un conjunto de osciladores pueda, por la combinación de sus fases, dar lugar a un ritmo de 12 hrs o circadiano. Esta es una de las hipótesis más atractivas respecto a "engranar" las oscilaciones rápidas para que produzcan un ciclo de periodo largo (análogo al engrane o escape que transforma las rápidas oscilaciones del volante de un reloj en el recorrido por hora o por día de las manecillas). Pero los detalles de un mecanismo así, aunque podrían imaginarse, no se han demostrado.

La existencia de ritmos endógenos parece incontrovertible. Los investigadores del grupo de Hamner cultivaron frijol pinto a partir de la semilla en luz continua invariable y demostraron que la planta tenía fuertes movimientos foliares rítmicos circadianos hasta las 4 semanas. La intensidad del ritmo, pero no el periodo, dependía de la intensidad lumínica bajo la que crecían las plantas. Más aún, en tanto que en una planta ambas hojas primarias mostraban ritmos de igual periodo, las dos hojas estaban a menudo fuera de fase entre sí; así que los osciladores estaban claramente relacionados con las hojas y probablemente localizados en ellas, y no con otras partes de la planta y, lo que es más, no podían haber sido originados o influenciados por ningún evento rítmico del ambiente. El fisiólogo canadiense B.G. Cumming y sus colaboradores han demostrado que aun las células y tejidos cultivados provenientes de plantas con procesos rítmicos marcados, tienen ritmos endógenos en su metabolismo; esto sugiere que la conducta rítmica es un fenómeno celular más que de los tejidos. La resolución de este problema y otros relacionados con el efecto del fitocromo en la floración son algunos de los avances serios que faltan por hacer en la fisiología vegetal.

VERNALIZACIÓN

INDUCCIÓN POR FRÍO. Muchas plantas requieren un tratamiento por frío en alguna etapa de su desarrollo para que puedan florecer. Muchos cereales exhiben este requerimiento y el trigo es un buen ejemplo. Algunas variedades de trigo, conocidas como de hábito vernal o primaveral, se siembran en primavera y espigan en una estación. Otras variedades, llamadas de hábito invernal deben sembrarse en el otoño, germinan y quedan en el campo durante el invierno para espigar al año siguiente. El tratamiento de frío del invierno les es esencial; si no lo sufren no espigan o su floración se reduce mucho. Los fisiólogos rusos experimentaron con este requerimiento porque a menudo el trigo de hábito invernal es más rendidor que las variedades de hábito vernal. Pero en muchas partes de Rusia el invierno es demasiado severo para que pueda sobrevivir. El genetista ruso T.D. Lysenko encontró que el tratamiento artificial con frío de las semillas de trigo de hábito invernal al iniciarse su germinación les permitía conducirse como trigos de hábito vernal al sembrarse en la primavera. Este proceso se llama vernalización ("primaverización").

Muchas plantas requieren vernalización.¹ Entre ellas se incluyen los cereales de hábito invernial, la mayoría de las bianuales y cierto número de perennes. Muchas bianuales quedan en estado vegetativo durante un periodo de años cuando se las protege del frío invernial. Las perennes que requieren vernalización (o termoperiodo) deben recibir tratamiento de frío cada invierno para florecer al siguiente año. La vernalización representa esencialmente otro tipo de cronometraje acumulativo, con una larga duración, que debe reiniciarse cada año.

La vernalización puede ser absoluta como en el caso de muchas bianuales que no pueden florecer sin ella. Pero muchas de las anuales de hábito invernial como el trigo y el centeno Petkus (*Secale cereale*), responden cualitativamente a la vernalización. En estas plantas la respuesta de floración es más eficiente al aumentar la longitud de la vernalización. La vernalización completa requiere unos 50 días de tratamiento entre -2°C y $+12^{\circ}\text{C}$ como se ve en las Figuras 20-23 y 20-24. Sin embargo, después de un periodo largo aun sin tratamiento de frío florecen un poco.

INTERACCIONES CON OTROS FACTORES. Chailajyán hizo notar que solamente las plantas de climas templados que sufren tiempo invernial pueden presentar un requerimiento termoperiódico y que es probable que sean plantas de días largos. Por lo general las plantas de días cortos son subtropicales (con excepción de unas pocas como *Chrysantemum* que florecen en el otoño tardío). El resultado es que

¹N. del T.: el autor usa el término "vernalización" para indicar la exigencia de un periodo de frío previo a la floración. Es más usual en español llamar "termoperiodo" a esta exigencia y "vernalización" el proceso de satisfacerla artificialmente.

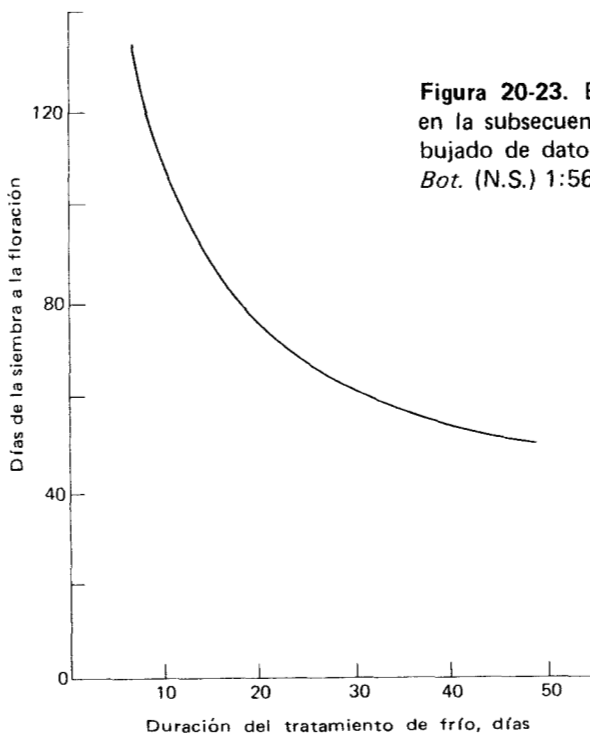


Figura 20-23. Efecto de la longitud del termoperiodo en la subsecuente floración del centeno Petkus. (Redibujado de datos de O.N. Purvis y F.G. Gregory: *Ann. Bot. (N.S.)* 1:569. 1937.)

la mayoría de las plantas que requieren termoperiodo son también plantas de días largos o indeterminadas (días neutros).

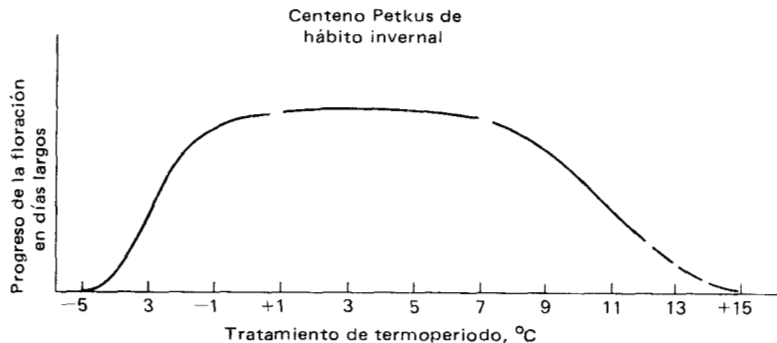
Hay varias interacciones extrañas. En el centeno Petkus la exigencia de termoperiodo puede sustituirse hasta cierto punto por tratamiento con días cortos; pero después de ser vernalizada la planta requiere días largos para florecer. De manera similar, el beleño (*Hyoscyamus niger*) requiere termoperiodo cuando está en estado de roseta; el desarrollo del tallo floral y la floración ocurren más tarde, solamente bajo días largos.

Las interrelaciones de la respuesta de floración y el termoperiodo no son necesariamente complejas; de hecho, puede ser que no exista una interconexión directa entre estos procesos, pero hasta ahora ninguno de ellos se conoce lo suficiente como para asegurarlo.

SITIO DE PERCEPCIÓN DEL ESTÍMULO. Las semillas de centeno Petkus (*Secale cereale*) que se han hidratado un poco pueden vernalizarse. Los fisiólogos británicos F.G. Gregory y O.N. Purvis demostraron cultivando embriones "in vitro" que pueden ser vernalizados fuera del grano e incluso a los ápices en medio de cultivo. Pero no todas las plantas se pueden vernalizar como semillas. Muchas requieren la exposición al frío de partes vegetativas y es muy variable qué porción debe ser expuesta. Las bianuales que pasan el invierno en estado vegetativo responden al tratamiento de frío en la porción vegetativa de la planta, aun las hojas. Pero en *Chrysanthemum* la parte perceptiva de la planta es el ápice del tallo; si se tratan con frío las hojas en tanto que el ápice del tallo se mantiene caliente no ocurre vernalización. Otras plantas están menos especializadas. El fisiólogo holandés S.J. Wellensiek ha demostrado que las hojas e incluso las raíces *in vitro* de *Lunaria biennis* son capaces de sufrir vernalización de modo que las plantas procedentes de las porciones vernalizadas están inducidas y van a florecer. Por lo tanto, actualmente no hay una visión clara del lugar específico donde se encuentra el mecanismo receptor para la vernalización; parece estar presente en diferentes partes de la planta.

VERNALINA Y GIBERELINAS. La vernalización es un proceso complejo y de hecho puede constituirse por varios procesos. En algunas plantas, como el centeno Petkus, puede tener lugar en la semilla, y todos los tejidos derivados en línea

Figura 20-24. Efecto de la temperatura durante un termoperiodo de 6 semanas sobre la subsecuente floración del centeno Petkus. (De H. Hansel: *Ann. Bot.*, 17:417-32. 1953. Con permiso.)



celular directa de los meristemos vernalizados quedan inducidos. En otras, como *Chrysanthemum*, solamente se puede vernalizar el meristemo y, como en el centeno Petkus, queda vernalizado sólo el tejido proveniente de un meristemo vernalizado. En otras plantas, como el beleño (*Hyosciamus niger*), bianual, el estímulo puede transportarse por unión de injerto induciendo a una planta no vernalizada.

Este último resultado llevó al fisiólogo alemán G. Melchers a postular una sustancia responsable de la transmisión del estímulo termoperiódico a la cual llamó **vernalina**. Sin embargo, ésta es una sustancia hipotética y no ha sido posible aislarla. Más tarde, A. Lang, hoy en los Estados Unidos, demostró que la aplicación de giberelina podría sustituir a la vernalina en muchas plantas que requieren frío. Sin embargo, la giberelina no es la vernalina pues la respuesta a ella es diferente de la respuesta a la vernalización. En las plantas de roseta tratadas con ácido giberélico, primero se alarga el tallo y produce un órgano vegetativo; más tarde aparecen los botones. Cuando se vernaliza, los botones florales aparecen antes de que se alargue el tallo. Además, el ácido giberélico no induce a muchas especies.

Chailaján ha extendido su hipótesis de la antesina para explicar la vernalización en las plantas de días largos de la siguiente manera. Sugiere que en baja temperatura se produce una vernalina que se convierte en giberelina por los días largos. Ésta, con la antesina ya presente en las plantas de días largos, causa la floración (ver páginas 534-35). Bajo días cortos la vernalina no se convierte en giberelina y no ocurre la floración. Sin embargo, las plantas de días largos no vernalizadas pueden ser inducidas a florecer en días largos adicionando giberelina porque ya contienen antesina; en días cortos la adición de giberelina no tiene efecto porque no hay antesina presente. La hipótesis de Chailaján se ilustra en la Figura 20-25. Desafortunadamente aún no hay evidencia firme sobre la vernalina ni sobre la antesina. Parece probable que las hormonas tengan parte en la inducción floral pero no se sabe cómo se relacionan con el proceso de vernalización.

NATURALEZA DEL PROCESO DE TERMOPERIODO. La vernalización es un proceso aerobio porque no ocurre cuando las plantas o semillas se someten al frío en atmósfera de nitrógeno. Es un proceso acumulativo ya que las plantas se vernalizan gradualmente más y más efectivamente conforme pasa el tiempo hasta alcanzar unos 2 meses. En sus primeros estadios puede revertir por tratamiento con calor. Todos estos puntos indican un proceso químico. Pero debe ser poco común pues tiene un coeficiente de temperatura negativo o sea que marcha más rápido (o mejor) a temperaturas bajas.

Figura 20-25. Papel de la giberelina, vernalina y antesina en el termoperiodo de las plantas de día largo, según M. Kh. Chailaján. Nótese que como se considera que la antesina está presente en las plantas de día largo, la adición de giberelina causará la floración de plantas sin termoperiodo.



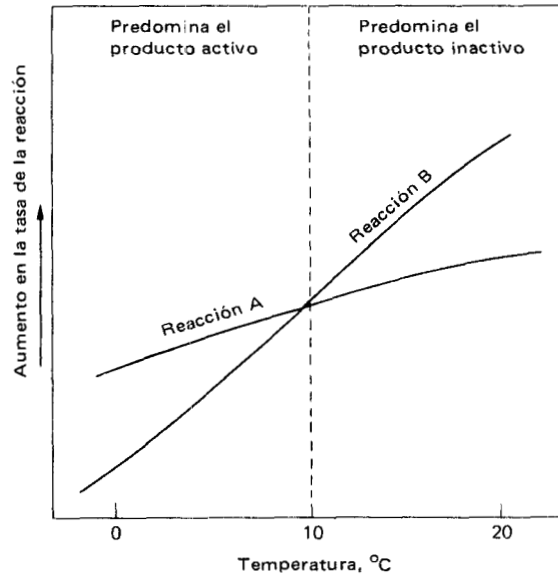
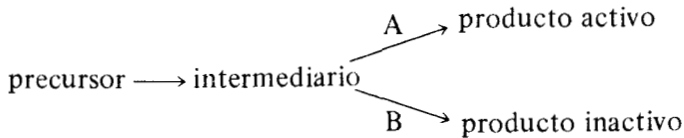


Figura 20-26. Diagrama de la hipótesis de O.N. Purvis para explicar el aparente coeficiente negativo de la temperatura del proceso de vernalización.

La fisióloga británica O.N. Purvis ha tratado de resolver esta paradoja, sugiriendo que hay involucradas dos reacciones de las que una tiene un coeficiente de temperatura mucho más alto que la otra como se ve en la Figura 20-26. Puede verse que si



el Q_{10} de la reacción B es más alto que el de A, entonces a altas temperaturas predominará un producto inactivo en tanto que a bajas temperaturas será el producto activo el que predomine. La reacción parecerá tener un coeficiente de temperatura negativo particularmente si la reacción inicial que precede al compuesto intermediario es lenta o si el producto inactivo de hecho es inhibitorio. Esta es una explicación hipotética solamente, no basada en evidencia directa.

Se ha advertido que en plantas como el centeno Petkus el estado inducido puede pasar dispersándose entre muchas células hijas sin que se diluya (o sea, sin que pierda potencia). Por experimentación se ha demostrado que las ramas cuaternarias (ramas que vienen de otra procedente de una rama nacida en la que viene del tallo) de un tallo vernalizado están totalmente inducidas (en este experimento la ramificación se estimula quitando el ápice del tallo). Esto ha llevado a la hipótesis de que el estímulo de floración generado por la vernalización se multiplica por sí mismo, como un gene o grupo de genes desreprimidos por la vernalización o como un organillo autorreplicable, activado por aquélla, que se multiplica durante la división celular. Pero ninguna de estas ideas se han experimentado.

Evidentemente el estímulo no transmisible del rye grass o de *Chrysanthemum* es diferente al de tipo hormonal, transmisible por injerto del beleño. Esto apunta claramente a la existencia de un doble efecto; posiblemente ambos no se relacio-

nen. Se parece, por lo tanto, a la situación que se tiene en la inducción floral por efecto de la longitud del día, en que la inducción de las hojas es un fenómeno claramente separado del estímulo de floración en el ápice del tallo. Quizás los estímulos de floración de ambos casos se relacionan; puede haber, igualmente, similitudes entre la inducción fotoperiódica y la vernalización. Algún principio unificador está faltando en el presente, y los procesos permanecen casi tan misteriosos como cuando se descubrieron.

RESUMEN: FLORACIÓN E INDUCCIÓN FLORAL

La floración y la inducción floral constituyen un tópico complejo y es ventajoso resumir brevemente algo de la información presentada en este capítulo.

La programación genética para la floración está presente en las células del ápice (y de toda la planta) pero no se expresa sino hasta el tiempo conveniente. Esto se determina de dos maneras principales. Algunas plantas empiezan su floración cuando están "maduras para florecer" (han crecido a un tamaño suficiente o a cierto estado del desarrollo) en tanto que otras tienen artificios que determinan cuándo llega la estación de floración que corresponde. La estación se determina por dos requerimientos importantes: la longitud del día apropiada (fotoperiodo) y el requerimiento de frío (termoperiodo).

El fotoperiodo es un mecanismo por el que se mide el intervalo de oscuridad entre dos periodos de iluminación. Esto se hace a través del fitocromo, pigmento que cambia de la forma que absorbe al rojo P_r a la forma que absorbe el rojo lejano y es activa biológicamente, P_{fr} , por absorción de la luz. En la oscuridad el P_{fr} se descompone o es cambiado a otras formas y el P_r se regenera. Al parecer esto constituye la base de un cronómetro de acumulación (tipo reloj de arena) que es vuelto a establecer cada día; pero actualmente no se entiende bien cómo funciona. La respuesta fotoperiódica está ligada con un ritmo endógeno circadiano cuya causa o mecanismo tampoco se conoce. Como resultado, las reacciones mediadas por el fitocromo (inducción floral, movimiento de la hoja, nictinastia, etc.) también están cronometradas en un ciclo de 24 hrs y solamente ocurren a horas específicas del día o de la noche.

Las plantas fotoperiódicas son de días largos o de días cortos (ocurren otras reacciones más complejas); es decir, florecen cuando la noche es más corta (día largo) o más larga (día corto) que una cierta longitud crítica. El fotoperiodo es medido por las hojas; cuando un periodo oscuro crítico o inductivo (o un número suficiente de periodos oscuros críticos) ha sido percibido la hoja queda inducida y un estímulo floral de naturaleza desconocida (a veces llamado florigén) se difunde o es transportado al ápice. Entonces éste se induce y florece.

La diferencia entre las plantas de día largo y de día corto no está clara. Pueden reaccionar en forma diferente al sistema P_r - P_{fr} pero producen el mismo estímulo de floración (o sea que es universal). Otra alternativa es que existen dos tipos diferentes de estímulos para ambos tipos de plantas. Una tercera posibilidad es que la giberelina se produzca bajo días largos y una sustancia hipotética, la antesina, bajo días cortos. En este caso las plantas de días largos contendrían antesina pero carecerían de giberelina y las plantas de días cortos contendrían giberelina pero carecerían de antesina. La floración de las plantas neutras o indeterminadas dependería del estado de desarrollo de la planta (madurez para floración) que permitiría suficiente producción de ambas hormonas.

El termoperiodo es, esencialmente, un requerimiento de frío que induce a las células, tanto a las del apéndice floral como a las que de ellas se desarrollan, de modo que pueden florecer cuando son apropiadas otras condiciones (longitud del día, temperatura, madurez para floración, etc.). Muchas plantas perennes y la mayoría de las bianuales poseen este requerimiento. El estímulo puede percibirse por los tallos o las hojas de diferentes plantas. Una vez que el tejido ha sufrido el estímulo (se ha vernalizado) la inducción es esencialmente permanente. Las células derivadas de células vernalizadas están ya inducidas. La naturaleza de la inducción o del estado inducido no se conoce. Tampoco se conoce qué relación existe entre la inducción por vernalización y la inducción fotoperiódica y ni siquiera si la hay.

LECTURAS ADICIONALES

Ver lista del Capítulo 16.

- Briggs, W.R. y H.V. Rice: Phytochrome: Chemical and physical properties and mechanisms of action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 23:293-334. 1972.
- Chailakhyan, M. Kh: Internal factors of plant flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 19:1-36. 1968.
- Cumming, B.G. y E. Wagner: Rhythmic processes in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 19:381-416. 1968.
- Evans, L.T.: Flower induction and the florigen concept. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, Vol. 22: 365-94. 1971.
- Evans, L.T.: *Day length and the Flowering of Plants*. Benjamin, Menlo Park, Calif. 1975.
- Hillman, W.S.: *The Physiology of Flowering*. Holt, Rinehart and Winston, Nueva York. 1962.
- Marme, D.: Phytochrome: membranes as possible sites of primary action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:173-98. 1977.
- Salisbury, F.B.: *The Flowering Process*. Macmillan Publ. Co. Inc. Nueva York. 1963.
- Sweeney, B.M.: Biological clocks in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 14:411-40. 1963.
- Zeevaart, J.A.D.: Physiology of flower formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 27:321-48. 1976.



Capítulo 21

MODELOS DE NUTRICIÓN DURANTE EL DESARROLLO

FOTOSÍNTESIS Y NUTRICIÓN

En la mayoría de las plantas verdes la principal fuente de alimento y energía es la fotosíntesis que se produce primordialmente en las hojas y otros órganos específicamente adaptados. Sus productos se usan principalmente en otras partes de la planta de modo que deben ser transportados a los lugares donde se utilizan. Ocurre también en menor escala en otras partes de la planta, particularmente en los tallos verdes, brácteas florales y partes de los frutos. El grado en que la fotosíntesis de estos órganos contribuye a la nutrición general de la planta puede ser sorprendentemente grande. Esto trae consigo el problema de la eficiencia integral de la planta: ¿necesita todo el fotosintetizado que elabora?, ¿o sencillamente la fotosíntesis no se detiene porque el aparato fotosintético sigue funcionando automáticamente? ¿O hay mecanismos de control que regulan el uso de la energía absorbida por la planta? ¿Es ventajoso poseer mecanismos que reduzcan o controlen el uso integral eficiente de la energía absorbida? Estas preguntas se considerarán al ir examinando los modelos y el control del ir y venir de los nutrientes en las plantas en desarrollo y en la madurez.

Parece muy probable que la mayoría de las plantas produzca más fotosintetizado que el requerido para su crecimiento y reproducción. Las bianuales y perennes normalmente producen y almacenan cantidades importantes de carbono reducido que sirve como fuente de energía para el crecimiento del año siguiente. Además, en las semillas se deposita una cantidad considerable de carbohidratos u otro tipo de carbono de almacenaje. Probablemente las plantas que viven en climas extremos (periodo de tiempo inclemente, baja temperatura, sequía, etc.) que reducen la fotosíntesis están faltas de carbono y dependen de la máxima eficiencia fotosintética para sobrevivir. No obstante es evidente que la mayoría de las plantas efectúan más fotosíntesis de la requerida, incluso para la producción de semillas o sustancias de almacenaje. Parte del exceso sin duda se pierde durante la caída de las hojas y mucho se consume por el incremento de la respiración que acompaña a la senilidad. Si existen o no mecanismos que causen una reducción en la fotosíntesis cuando se llenan los sitios de almacenaje, no está aún claro; más adelante, en este capítulo, se examinará la evidencia sobre tales mecanismos de control de retroalimentación.

La planta en desarrollo o madura tiene por lo general varias o muchas hojas distribuidas a diferentes niveles sobre el tallo, que poseen relaciones vasculares

específicas con otras hojas y otras partes de la planta. Como resultado, las diversas hojas mantienen diferentes relaciones físicas entre sí, con el tallo y con la raíz. El transporte es más fluido entre partes de la planta que tienen conexión más o menos directa, así que la nutrición de carbono de las diferentes partes heterótrofas de la planta depende de la actividad fotosintética de diferentes hojas.

Además, ciertos eventos metabólicos tales como la reducción de los nitratos o la fijación del nitrógeno se producen en gran proporción en las raíces de algunas plantas; estos procesos requieren nutrientes con carbono no tan sólo para abastecerse de la energía necesaria y del potencial reductor sino también para proveerse de esqueletos de carbono para desintoxicarse del amoníaco y formar compuestos orgánicos nitrogenados. Los aminoácidos formados en la raíz deben transportarse a otras partes de la planta. Algunos otros se hacen en las hojas como resultado de la actividad fotosintética; éstos también deben distribuirse por toda la planta. Las diferentes partes de ésta requieren diferentes tipos de compuestos con carbono para su metabolismo. Algunos pueden constituirse por azúcares u otros productos fotosintéticos primarios sintetizados en el propio lugar de su metabolismo. Otros pueden ser productos fotosintéticos primarios transportados como tales a donde van a metabolizarse. Así que hay un tránsito complejo de varios tipos de nutrientes que van hacia arriba y hacia abajo de la planta entre las diversas hojas y entre éstas, las raíces, el tallo y las ramas de la planta.

Los tópicos que se considerarán no tienen que ver sólo con la tasa de la fotosíntesis sino con la posibilidad de mecanismos que controlen la naturaleza de sus productos, las cantidades exportadas por las hojas, la dirección del transporte y la actividad metabólica de algunas partes de la planta en relación con las necesidades de otras. Lo que equivale a la regulación del tráfico de nutrientes de la planta de modo tal que se interrelacionen la capacidad metabólica de diversos órganos con los requerimientos de otros. También se considerará el desarrollo de la capacidad metabólica de sus partes conforme crece y los modos de enfrentar las exigencias nutricionales hasta lograr una eficiencia metabólica.

EL ESTABLECIMIENTO DE LA FOTOSÍNTESIS EN LA PLANTA

Durante la germinación las reservas de la semilla empiezan a ser metabolizadas y transportadas hacia el ápice en crecimiento, algunas como productos inmediatos de la desintegración de los compuestos almacenados y otras después de sufrir transformaciones en los tejidos donde se almacenan. Este proceso provee la nutrición de la plántula hasta que llega a ser capaz de sostenerse a sí misma adquiriendo nutrientes del medio. La raíz empieza a absorber nutrientes inorgánicos a edad muy temprana, en la mayoría casi en cuanto empieza a penetrar en el suelo. Pero la autotrofia del carbono empieza mucho más tarde y la plántula subsiste utilizando las reservas de carbono del endospermo o de los cotiledones hasta que las primeras hojas se acercan a la madurez. En algunas plantas las primeras hojas son los cotiledones modificados en órganos fotosintéticos. En otras, los cotiledones modificados en órganos fotosintéticos. En otras los cotiledones no emergen o se caen, sin modificaciones esenciales, y las hojas primarias son los primeros órganos fotosintéticos funcionales.

La mayoría de las hojas se vuelven verdes antes de su completo crecimiento; muchas están ya verdes en estadios del desarrollo muy tempranos. Pero por lo general carecen de fotosíntesis, o es muy poca, hasta que se despliegan casi total-

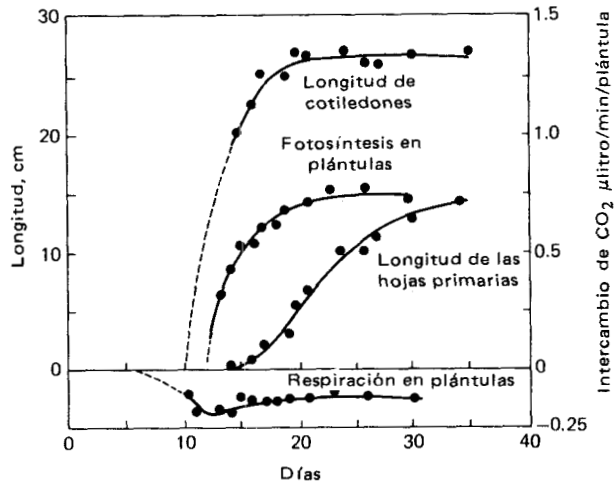


Figura 21-1. Crecimiento, fotosíntesis y respiración de plántulas de pino rojo. (Dibujado según datos de S. Sasaki y T.T. Kozłowski: *Ann. Bot.*, 33:473-87. 1969.)

mente. Experimentos hechos con ¹⁴CO₂ han demostrado que al principio el CO₂ se absorbe lentamente y que gran parte del carbono absorbido se usa para hacer proteínas estructurales y enzimáticas y otros componentes requeridos por el aparato fotosintético. Solamente cuando la hoja se aproxima a su tamaño máximo empieza una alta tasa de fotosíntesis y una producción masiva de carbohidratos.

La síntesis de clorofila precede al establecimiento de la fijación fotosintética del carbono por un periodo que varía desde horas hasta días. Esto puede deberse a que no se han formado todas las enzimas necesarias para la fotosíntesis o a que alguna parte esencial del mecanismo, aunque ya formada, se encuentra en estado inactivo. Después de la formación inicial de clorofila puede utilizarse cierta cantidad de energía lumínica en reacciones de carboxilación conducentes sobre todo a la formación de ácidos orgánicos y aminoácidos. Éstos se usan, a su vez, en la construcción de la maquinaria estructural y enzimática del proceso fotosintético completo. Así que el primer paso en la nutrición autotrófica de los órganos fotosintéticos es la formación del propio proceso autotrófico principal. Está claro que previamente se forman otras enzimas catabólicas, por el hecho de que la respiración de la plántula se inicia tan pronto como empieza la germinación y alcanza una alta tasa en los cotiledones y hojas jóvenes antes de que empiece la fotosíntesis. Los resultados de los experimentos del fisiólogo norteamericano T. Kozłowski y sus asociados, que se muestran en la Figura 21-1, ilustran estos sucesos.

A pesar de que la fotosíntesis no empieza en cuanto emerge el hipocótilo, pronto comienza a contribuir de modo importante al desarrollo de la nueva plántula. Si se quita el tejido fotosintético en desarrollo o si no hay luz suficiente para una fotosíntesis efectiva (pero la necesaria para prevenir la etiolación) el desarrollo de la plántula se retarda mucho. Kozłowski ha demostrado que la tasa de crecimiento y diferenciación en los estadios de la germinación que siguen al establecimiento de la fotosíntesis se correlacionan con la tasa fotosintética en las plántulas de pino rojo aunque se estén metabolizando aún muchas reservas de la semilla. Parece, por lo tanto, que el desarrollo de la plántula se hace dependiendo de la producción fotosintética en cuanto se desarrolla la fotosíntesis.

MODELOS DE NUTRICIÓN EN LA PLANTA ADULTA

MODELOS DE ASIMILACIÓN. Hay una marcha diaria de la fotosíntesis relacionada con la intensidad lumínica y la variación diaria en el estado hídrico de la planta. Muchas plantas parecen responder solamente a estos estímulos ambientales. En estos casos la tasa de fotosíntesis aumenta o decrece según la intensidad de la luz solar, declinando un poco al medio día y poco después debido al mayor *stress* interno por agua. Sin embargo, las tasas fotosintéticas en otras plantas se desvían claramente de los valores esperados conforme a las consideraciones expuestas.

En muchas algas colocadas bajo condiciones constantes la fotosíntesis continúa mostrando una periodicidad diaria durante varios días, elevándose a un máximo al medio día y cayendo en la noche. Esta periodicidad de la fotosíntesis parece depender de cambios en la actividad de enzimas fotosintéticas tales como la carboxilasa de la ribulosa-bifosfato, que a su vez podría estar en relación con los ciclos de actividad diarios que se desarrollaron en el capítulo anterior. En algunas plantas la tasa fotosintética declina un poco después de periodos prolongados, lo que sugiere que la cantidad requerida de productos fotosintéticos puede ejercer algún efecto en el proceso de fotosíntesis, pero en muchísimas plantas no es así. En algunas hojas, como en el tabaco, ese proceso puede continuar hasta que los cloroplastos se desintegran por acumulación masiva de almidón.

Otros procesos además de la fotosíntesis muestran también una fuerte variación diaria. En muchas plantas el transporte del fotosintetizado tiene lugar principalmente durante la fotosíntesis o poco después que el proceso se detiene. Esto significa que durante el día están disponibles en gran cantidad fuentes de energía para la absorción de nutrientes, reducción de los nitratos, etc. Más aún, la probabilidad es que la absorción del agua sea mayor durante el día así que la absorción de minerales probablemente es mayor entonces. Podemos inferir que la nutrición mineral de la planta está sujeta a una periodicidad diaria. De modo similar, ya que la energía para los procesos de síntesis se deriva en último término de la fotosíntesis, estará disponible con mucha mayor facilidad durante el día. Esto concuer-

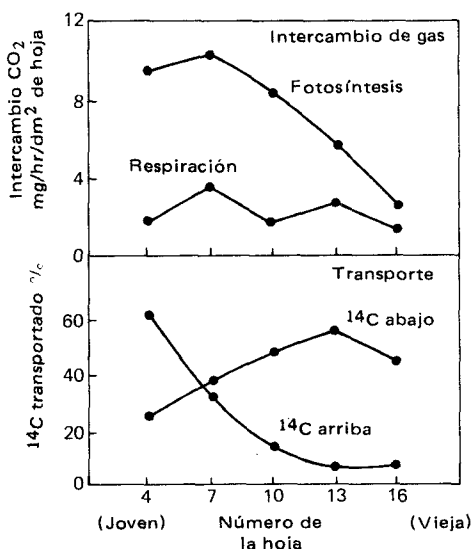


Figura 21-2. Efecto de la edad de la hoja sobre la fotosíntesis neta, la respiración y el transporte de ^{14}C consiguiente a la fotosíntesis con $^{14}\text{CO}_2$. (Dibujado según datos de P.R. Larson y J.C. Gordon: *Am. J. Bot.*, 56:1058-66. 1969.)

Tabla 21-1. Tasas de absorción de CO₂ a la luz (2,500 b/p) por hojas de trigo a diferentes estados del desarrollo de la planta.

No. de hoja	Absorción de CO ₂ , mg/(dm ²)(hr)			
	Emergencia de la espiga	Floración	Llenado temprano del grano	Llenado medio del grano
2	14.0	—	—	—
3	14.7	—	—	—
4	18.6	14.4	10.6	8.6
5	22.1	11.0	16.6	12.7
6	24.3	18.3	16.9	16.2

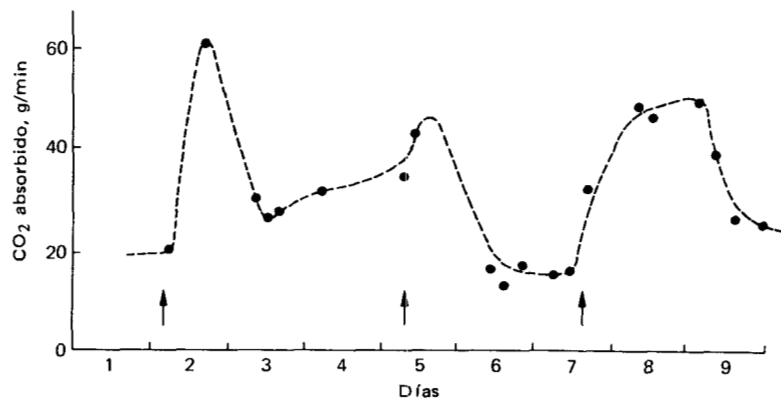
Fuente: Datos de H.M. Rawson y G. Hofstra: *Aust. J. Biol. Sci.*, 22:321-32, 1969. Utilizados con permiso.

da con las observaciones de que la mayor parte de la actividad de síntesis de proteína de la planta ocurre durante el día.

Además de las variaciones diarias en la fotosíntesis, las hay estacionales. Muchas coníferas fotosintetizan muy lentamente en el invierno, incluso si se colocan en condiciones de calor y luminosidad en invernadero. Evidentemente el letargo invernal incluye una inactivación o pérdida de algunas enzimas fotosintéticas aunque el contenido de clorofila se mantiene en invierno.

No todas las hojas de una planta tienen la misma capacidad fotosintética. Como se puede ver en la Figura 21-2 la tasa de fotosíntesis que inicialmente es alta en las hojas jóvenes de un álamo, se incrementa hasta la séptima hoja y luego decrece en las hojas más viejas. Por otra parte, las tasas de fotosíntesis de todas las hojas del trigo se incrementan continuamente con la edad durante la formación y llenado de la espiga como se muestra en la Tabla 21-1. Las de las hojas del frijol aumentan lentamente con la edad pero muestran incrementos súbitos y notables, que pueden ser de corta duración, cuando las yemas axilares rompen su letargo y empiezan a crecer (Figura 21-3).

Figura 21-3. Efecto del rompimiento de letargo de las yemas (flechas) en la tasa de absorción del CO₂ por la fotosíntesis de una hoja de frijol. (Datos de W.B. Levin y R.G.S. Bidwell.)



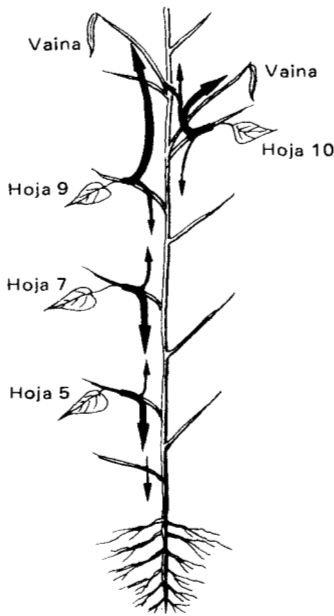


Figura 21-4. Exportación de carbono fijado en la fotosíntesis por hojas de una planta de chícharo o guisante. (Datos de A.J. Link. Redibujado de C.A. Swanson. En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. II. Academic Press, Nueva York, 1959. p. 511.)

Así, la capacidad fotosintética de la planta en su totalidad es el resultado de las diversas capacidades individuales de sus hojas. Puesto que éstas pueden variar de modos diferentes al mismo tiempo, la resultante para la planta como un todo es compleja y quizá no tiene gran significación. Sin embargo, en general la tasa de la fotosíntesis parece relacionarse con las actividades metabólicas y por lo tanto con las exigencias de la planta. Esto parece aplicarse tanto a las hojas individuales, en relación con la actividad de regiones limitadas de la planta, como a toda ella. Los mecanismos posibles que gobiernan esta relación se expondrán al final del capítulo.

MODELOS DE EXPORTACIÓN DE LAS HOJAS. La contribución fotosintética de la hoja a la planta total cambia continuamente con su edad; es decir, la cantidad de fotosintetizado que exporta una hoja varía de un tiempo a otro. Más aún, no sólo varía la cantidad sino también la dirección en que se transporta el fotosintetizado conforme la hoja envejece. Así se tiene que las hojas jóvenes exportan principalmente hacia el ápice del tallo y a las regiones más jóvenes aún en crecimiento de

Tabla 21-2. ^{14}C exportado de hojas de trigo de 35 días, que han fijado $^{14}\text{CO}_2$ a la luz.

Exportación de la hoja no.	^{14}C exportado, % ^{14}C fijado	Distribución del ^{14}C exportado, % ^{14}C total exportado en				
		Raíces	Macollos	Hojas	Tallo	Espigas
2	55	47	36	6.9	7.3	1.1
3	61	44	46	3.1	6.5	0.7
4	54	24	57	2.0	15	0.7
5	52	13	35	1.5	48	2.1
6	65	1.5	1.5	0.3	40	57

Fuente: Recalculada de datos de H.M. Rawson y G. Hofstra: *Aust. J. Biol. Sci.*, 22:321-31, 1969. Utilizada con permiso.

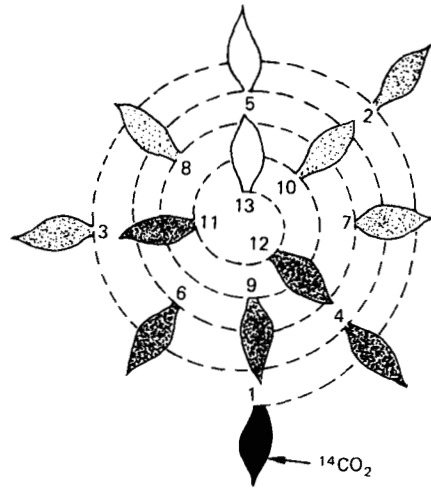


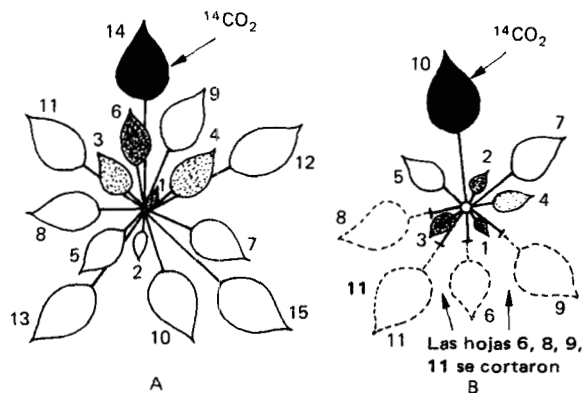
Figura 21-5. Filotaxia y distribución de ^{14}C en una planta de tabaco de 81 días. La hoja tratada, con suministro de $^{14}\text{CO}_2$ a la luz, se muestra en negro. La intensidad del sombreado indica la cantidad relativa de ^{14}C recobrado. (Redibujado de M. Shiroya, G.R. Lister, C.D. Nelson y G. Krotkov: *Can. J. Bot.*, 39:855-64. 1961.)

los ápices de las hojas y ramas. Las hojas adultas exportan primordialmente hacia abajo, a la base del tallo y la raíz. Esta característica se muestra en una planta de chícharo o guisante en el diagrama de la Figura 21-4. La misma hoja exporta principalmente hacia arriba cuando es joven y conforme envejece cambia la dirección exportando a la raíz. Este esquema de conducta se ilustra en la Tabla 21-2 con datos de hojas de trigo.

La filotaxia (la relación espacial de las hojas entre sí, a lo largo del eje del tallo, ver Capítulo 18) tiene una influencia importante sobre el transporte del fotosintetizado como se ve en la Figura 21-5. Aquí la relación parece derivarse del hecho que las hojas situadas una sobre la otra se conectan por hileras vasculares más directamente, lo que sugiere que la exportación tiene lugar primordialmente siguiendo la ruta vascular más directa. Pero si se quitan las hojas adultas opuestas a una hoja a la que se le haya dado ^{14}C , las hojas jóvenes en crecimiento que quedan tienen que descansar en las hojas maduras opuestas para proveerse de carbono. Bajo estas condiciones se exporta mucho más fotosintetizado con ^{14}C a las hojas en el lado opuesto de la planta. Un experimento que ilustra este punto se muestra en la Figura 21-6. Así es que la ruta directa es puramente la preferente pero no el único camino posible.

Figura 21-6. Distribución de la radioactividad en hojas de remolacha, una semana después de suministrar $^{14}\text{CO}_2$ a una hoja.

(A) La planta estaba intacta y recibieron ^{14}C solamente las hojas jóvenes que estaban del mismo lado que la hoja tratada en la planta. (B) Las hojas expandidas del lado opuesto a la hoja tratada fueron cortadas. Como resultado el carbono de la hoja tratada se movió también a las hojas jóvenes del lado opuesto de la planta. (Redibujado de K. Joy: *J. Exp. Bot.*, 15:485-94. 1964.)



En el curso de sus investigaciones con chícharos en Australia, J.S. Pate ha demostrado que el carbono fotosintetizado por las hojas superiores va directamente al tallo. Ahí el carbono se convierte en proteína del tallo entrando a un grupo de aminoácidos formados característicamente en el tallo, incluyendo glicina, alanina, serina, valina y los aminoácidos aromáticos. El carbono de las hojas inferiores, por el contrario, se transporta hacia abajo a la raíz y ahí se convierte en un grupo de aminoácidos diferente, principalmente asparagina, glutamina, ácido aspártico y glutámico, treonina, lisina, arginina y prolina; éstos son luego transportados hacia arriba del tallo al ápice en crecimiento. Así, todos los aminoácidos requeridos para la síntesis proteica quedan utilizables para el crecimiento del tallo; pero algunos se derivan directamente del carbono exportado por las hojas superiores en tanto que otros vienen indirectamente del carbono exportado por las hojas inferiores, vía el metabolismo de la raíz.

Los iones inorgánicos también se mueven en la planta durante su crecimiento. A principios de la primavera el contenido de minerales del suelo es bastante alto. Sin embargo, las exigencias de una planta anual al poco tiempo de nacer son bastante menores de lo que serán más adelante, cuando alcance un tamaño mayor y entre al estado reproductor. En este estado, a causa del activo empobrecimiento del suelo por el crecimiento de las plantas y por los microorganismos, el abastecimiento de nutrientes puede verse muy restringido. De ahí que la planta tenga que descansar en los nutrientes almacenados que adquirió a principios del año y en los nutrientes liberados por las partes de las plantas muertas o en senilidad.

Algunos iones quedan inmóviles y no pueden redistribuirse. Una carencia de ellos produce síntomas característicos de deficiencia en las hojas jóvenes (por ejemplo, azufre, hierro, manganeso, boro, cobre, zinc). Otros son móviles y se redistribuyen de los tejidos viejos a los nuevos y sus deficiencias afectan primero a las hojas viejas. Parece probable que cuando salen grandes cantidades de nitrógeno, fósforo y potasio de las hojas viejas conforme van apareciendo hojas nuevas, el balance osmótico de las células en las hojas viejas es sostenido por la retención de azúcares simples producidos en la fotosíntesis. Una planta en estado de madurez generalmente está muy bien abastecida de carbono reducido y fácilmente puede permitirse este aparente desperdicio de azúcares en tanto que no puede permitirse retener sales inorgánicas para una tarea fácilmente realizada por moléculas orgánicas simples.

FORMACIÓN DEL FRUTO. Varios estudios recientes han ayudado en la determinación de la fuente del carbono para la nutrición de los frutos y semillas en desarrollo. Hace tiempo se descubrió que solamente es preciso un pequeño porcentaje de las hojas de una planta para la nutrición del fruto con carbono. El tomatero produce una cosecha de frutos normal aunque se lo despoje de todas sus hojas excepto las más cercanas a las ramas con frutos, siempre que esté bien abastecido de nutrientes inorgánicos pues de otro modo tienen que venir de las hojas viejas. En dos tipos de manzanos se encontró que son suficientes de 15 a 30 hojas para dar soporte al máximo crecimiento de un fruto. En el limonero, como en el manzano, solamente las hojas cercanas o las que se desarrollan al mismo tiempo que el fruto y en la misma rama le transportan carbono. Las hojas más distantes y las situadas en ramas laterales lo transportan principalmente a la raíz.

Pate y sus colaboradores han determinado que en chícharo la hoja adyacente al fruto abastece dos tercios del carbono de las semillas. El diagrama de la Figura 21-7, dibujado a partir de sus datos, muestra que la mayor parte del que éstas

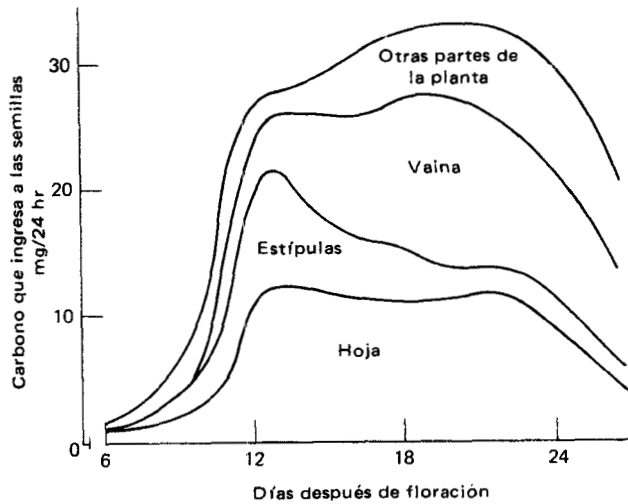


Figura 21-7. Fuentes de carbono para semillas en desarrollo en un solo nudo en fructificación de una planta de chícharo. Las estimaciones incluyen la vaina, estípulas y hoja del nudo en fructificación. El carbono que no se deriva de órganos en dicho nudo (incluyendo otras hojas) se indicaron viniendo "de otras partes de la planta". (Redibujado según datos de A.M. Flinn y J.S. Pate: *J. Exp. Bot.*, 21:71-82. 1970.)

poseen proviene de la hoja adyacente y de las estípulas, pero también una buena parte viene de la fotosíntesis de la vaina en desarrollo. Ésta vuelve a fijar mucho del dióxido de carbono producido en la respiración de la semilla; una forma efectiva de conservar el carbono.

A este respecto, también se han estudiado plantas de trigo en desarrollo. La tasa de fotosíntesis de la hoja bandera (adyacente a la espiga) varía en respuesta a las demandas de la espiga. Aunque la propia espiga suministra del 20 al 30% del carbono total requerido (volviendo a fijar el dióxido de carbono respirado por la semilla, como en el chícharo), la fotosíntesis de la hoja bandera por sí sola es siempre suficiente para abastecer las necesidades totales de la espiga en desarrollo. El fotosintetizado de otras partes de la planta se transporta primariamente a la raíz y los macollos o tallos secundarios en crecimiento. El azúcar y los polisacáridos son almacenados normalmente en el tallo de los cereales y por lo general del 5 al 10% del carbono de la espiga se deriva del azúcar almacenada en el entrenudo superior; los azúcares de los entrenudos inferiores se utilizan principalmente para la nutrición de los macollos.

FORMACIÓN DE LA MADERA. El uso de carbono radioactivo ha facilitado mucho el estudio de la deposición de la madera en los árboles con respecto a la fotosíntesis de las hojas individuales o a los grupos de hojas. El problema es importante porque el esquema de deposición de la madera, que puede verse afectado por la distribución de las hojas en el árbol, incide en la determinación de la calidad de los árboles para su uso maderero. En un principio los experimentos se llevaban a cabo por defoliación o por el oscurecimiento prolongado de ramas o de grupos de hojas específicos, luego se calculaba el incremento en crecimiento midiendo el diámetro de los anillos en las ramas y en el tallo por encima y por debajo de las hojas oscu-

recidas o suprimidas. Con las técnicas de radioisótopos es posible dar $^{14}\text{CO}_2$ a un grupo de hojas y luego medir precisamente el lugar a donde fue el carbono fijado en la fotosíntesis. Como en los frutales y en las herbáceas la mayor parte del carbono de la madera se deriva de las hojas cercanas y hay una fuerte tendencia a que se transporte directamente hacia arriba o hacia abajo por un lado del tallo; el transporte lateral es mucho menor. Así que un árbol que por alguna razón haya desarrollado una copa asimétrica (por enfermedad, poda o sombreo, por ejemplo) desarrollará un tallo asimétrico con los cambios consecuentes en las características y en el valor de la madera que de él se derive.

CONTROL DEL TRÁFICO DE NUTRIENTES

CONTROL DEL TRANSPORTE. En el Capítulo 13 se llegó a la conclusión de que la mayor parte de las sustancias transportadas por el floema se mueven probablemente por un mecanismo de flujo de masa (ver Figura 13-7). Este y otros mecanismos relacionados pueden estar controlados por tres factores: la tasa de carga, la tasa de descarga o la operación de mecanismos de transporte transcelular en puntos donde se ramifica el transporte o dondequiera que los solutos tengan que pasar de una célula intacta a otra. El sitio de carga (las hojas para el transporte de fotosintetizado) puede estar controlado por la cantidad de material en tránsito, o sea el gradiente de concentración contra el cual ocurre el proceso de cargar. El sitio de descarga, o el "sumidero" o demanda metabólica hacia donde se mueve el transporte también puede estar controlado por la demanda de materiales. Ambos mecanismos requieren acción de masa o control de retroacción del mecanismo de carga y, si la fotosíntesis está afectada por la demanda, también de la fotosíntesis. El control a lo largo de la vía de transportación o control de carga por exigencia de una demanda a cierta distancia, puede ser posible también a través de la acción de hormonas específicas. Se han sugerido todas estas posibilidades y se considerarán las evidencias experimentales que tienen que ver con este problema.

MOVIMIENTO DE LOS NUTRIENTES AL SITIO DE DEMANDA. Gran parte de la información revisada sugiere que los nutrientes se mueven hacia el sitio de demanda o a lugares en los que existe carencia de metabolitos a causa de la gran actividad metabólica. Cuando se cortan las raíces decrece el transporte hacia abajo. Cuando ocurre crecimiento o aumenta su tasa, el transporte hacia las regiones en crecimiento se intensifica. El transporte hacia las regiones que crecen o metabolizan más activamente excede al que va hacia las regiones menos activas. Los factores que afectan el crecimiento también influyen el transporte hacia las regiones afectadas. Por ejemplo, la deficiencia de nitrógeno, que restringe el crecimiento principalmente de las hojas y frutos, se asocia con un decrecimiento en el transporte hacia dichos órganos y un aumento hacia las raíces.

El incremento en la demanda de fotosintetizado de una hoja causa un incremento en su tasa de exportación. En el experimento con tomatillo mostrado en la Figura 21-8, oscurecer o defoliar a la planta incrementó la cantidad de carbono exportado desde la única hoja a la que se dejó fijar $^{14}\text{CO}_2$ a la luz. El aumento se explica en gran parte por un incremento en el flujo de nutrición a los sitios de fructificación. La aplicación de la hormona sintética ácido naftilacético también causó un aumento de la exportación cuando se asperjó esos sitios, pero en este caso el incremento fue exportado sobre todo a las raíces y tallos.

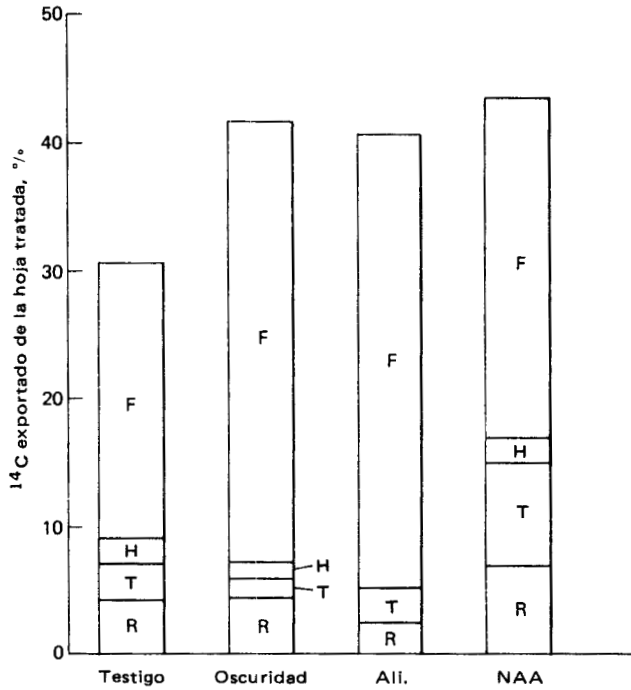
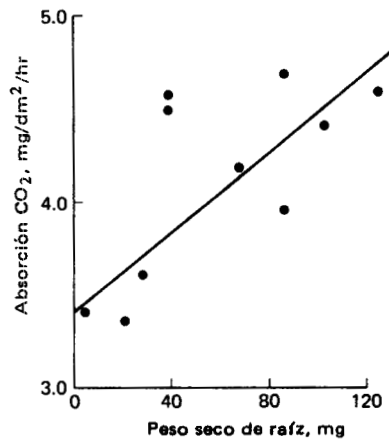


Figura 21-8. Efecto de oscurecer o quitar todas las hojas excepto la hoja alimentadora (Ali.) en la exportación de ^{14}C de una hoja en una planta de tomate que fijó $^{14}\text{CO}_2$ a la luz. En una prueba se asperjó la hormona sintética ácido naftaleneacético (NAA) sobre el racimo de frutos antes de alimentar con $^{14}\text{CO}_2$, Clave-F, racimo de frutos; H, hojas; T, Tallo; R, raíz. (Redibujado según datos de A. Khan y G.R. Sagar: *Ann. Bot.*, 33:753-62. 1969.)

Figura 21-9. Relación entre la tasa de fotosíntesis de una hoja desprendida de frijol y el peso seco de las raíces que se desarrollaron en su pecíolo. (Redibujado de E.C. Humphries y G.N. Thorne: *Ann. Bot.*, 28:391-400. 1964.)



Todas estas consideraciones sugieren que la existencia y el tamaño de un "sumidero" o sitio de demanda controlan el transporte hacia él de alguna manera. De hecho, la idea de que la demanda afecta directamente al transporte está establecida tan firmemente que el concepto de sitios de demanda fuerte y de demanda débil está ampliamente aceptado en la bibliografía fisiológica. Ello implica que la demanda es afrontada *porque existe* y que el aumento de sustancias que se mueven hacia ella es proporcional a sus requerimientos. Hay muchas evidencias de que el movimiento de los nutrientes no es afectado tan sólo por la avidez de la demanda sino también por la actividad de la fuente.

Si las raíces de una planta se cortan o se someten a frío la tasa de fotosíntesis decrece. En experimentos con hojas cortadas a las que se indujo a dar raíces se encontró que la tasa de fotosíntesis era directamente proporcional a la demanda como se ve en la Figura 21-9. En el manzano cuando hay muchos frutos presentes las tasas de fotosíntesis y de exportación son mayores que cuando se cortan. El que haya compensación fotosintética, o sea que cuando varias hojas se oscurecen o suprimen, la tasa fotosintética de las hojas restantes se incrementa, sugiere que la demanda por el fotosintetizado controla a la fotosíntesis.

Si esta idea se examina con cuidado se advierte que implica ciertas condiciones, pues es como decir que el aire entra a una botella vacía a causa del vacío. En realidad el aire entra a la botella vacía porque el diferencial de presiones del exterior al interior forma un gradiente descendente a través del cual se mueve el aire. Éste se moverá solamente cuando haya una conexión directa entre el espacio vacío y el exterior y solamente entonces el movimiento del aire podrá ser influenciado por el grado de vacío de la botella. Lo que se infiere de la idea de una demanda o "sumidero" débil o fuerte es que hay una conexión directa entre el "sumidero" o sitio de demanda y la fuente, estableciéndose un gradiente descendente a través del cual las sustancias se mueven por difusión. Si hay varios sitios de demanda en la planta compitiendo entre sí, lo anterior implica que todos los sistemas de transporte dan igual acceso a la fuente. Pero entonces todos los sitios de demanda deberían estar con igual accesibilidad a todas las fuentes y debería esperarse que cada una de las hojas de la planta transportara más o menos igual proporción de fotosintetizado a cada uno de los sitios de demanda. Como se ha visto, no ocurre así; por el contrario, es claro que cada hoja específica abastece una región específica de la planta casi exclusivamente. Este solo hecho arroja duda sobre el concepto de que la demanda afecta directamente el flujo de la masa.

Además, ciertos datos ya examinados sugieren que el transporte tiene lugar por la vía más directa al sitio de demanda más cercano, más que al más fuerte. Esto se infiere de las relaciones de filotaxia encontradas en el frijol y en el tabaco y en el tipo de distribución del carbono fijado por fotosíntesis en el tallo leñoso del pino. Tal evidencia indica que la dirección del tráfico nutricional no está controlado por el tamaño de la demanda.

Más aún, bajo ciertas condiciones la creación de una fuerte demanda no aumenta necesariamente el flujo de la masa. Si se tienen pinos bajo una luz muy débil la producción de azúcar es baja y las raíces sufren por carencia de substrato para su crecimiento y metabolismo. A pesar de esta fuerte demanda, poco o nada de los carbohidratos se transporta de las hojas; en lugar de ello son usados en la respiración.

Los frutos en desarrollo parecen constituir una paradoja: su contenido y concentración de nutrientes es muy alto y sin embargo los nutrientes se mueven hacia ellos. Parecerían, por lo tanto, sitios de demanda que se abastecen en con-

tra del gradiente de concentración. Un punto importante aquí es que la carga y la descarga de la corriente de transporte se efectúa por transporte activo, usándose energía metabólica para mover los nutrientes de la corriente de transporte al interior de los tejidos del fruto. En consecuencia, el gradiente de concentración probablemente va descendiendo excepto en los sitios de transporte activo. Pero incluso un gradiente de concentración descendente puede ser innecesario de acuerdo a ciertas teorías sobre el transporte por el floema (ver Capítulo 13). Evidentemente la "fuerza" o intensidad de la demanda no depende de lo abastecida que esté. Algún otro factor además del tamaño o de la intensidad de la demanda debe estar involucrado en la dirección del movimiento nutricional.

DOMINANCIA APICAL Y NUTRICIÓN. Se examinará algo más este tópico considerando el papel que juega el abastecimiento de nutrientes en la dominancia apical. En 1900 el fisiólogo alemán K. Goebel sugirió que la dominancia apical resultaba de la competencia por los nutrientes entre las diversas partes de la planta. Advirtió que una hoja crece hasta un tamaño mucho mayor cuando se cortan otras, como resultado de la competencia por el suministro de nutrientes. Posteriormente aclaró que esta explicación no era suficiente, y luego se descubrió que la auxina, derivada del ápice del tallo en crecimiento activo, suprime el crecimiento de las ramas laterales (Capítulo 19).

Sin embargo, hubo dificultades con la teoría de que la auxina actúa directamente y ambos puntos de vista fueron reconciliados posteriormente por F. Went en su teoría de la diversión de nutrientes. Sugirió que la auxina afecta la dirección del transporte dando como resultado un movimiento de nutrientes hacia el sitio de síntesis de la auxina, así que el tallo principal se encuentra bien abastecido y las ramas laterales son mantenidas en condición de letargo por medio de la falta de nutrición. Hay evidencias que dan base a esta idea: si se decapita el tallo de una planta de frijol y se aplica auxina al extremo cortado la tasa de transporte ascendente se incrementa como se muestra en la Tabla 21-3. Este incremento tiene lugar a pesar de que no existe sitio de demanda ya que el ápice ha sido cortado.

Se tiene un sostén adicional para este concepto ya que en ciertos tejidos durmientes el letargo puede ser superado mejorando el estado de nutrición del tejido. Así, la frecuencia de mitosis de las yemas cotiledóneas del girasol puede elevarse con la simple adición de sacarosa. La luz, que causa un aumento en el suministro

Tabla 21-3. Efecto de las hormonas aplicadas en pasta de lanolina a la superficie cortada de tallos de frijol, sobre la acumulación de ³²P en el tejido adyacente.

	Acumulación de ³² P, testigo = 1
Testigo	1
Ácido giberélico	1
Cinetina	1
Auxina	20
Auxina + ácido giberélico	35
Auxina + cinetina	35
Auxina + ácido giberélico + cinetina	80

Fuente: Recalculada de datos de A.K. Seth y P.F. Wareing: *Jour. Exp. Bot.*, 18:65-77, 1967.

de azúcar por medio de la fotosíntesis, tiene el mismo efecto. El hecho es que el rompimiento del letargo está mediado por el aumento en nutrición como quiera que éste se lleve a cabo. En los tallos en crecimiento la presencia de un gradiente auxínico parece asegurar la nutrición adecuada del ápice del tallo principal.

CONTROL HORMONAL DEL TRANSPORTE. La exposición anterior indica que las hormonas pueden estar involucradas en el tráfico metabólico. Se ha obtenido verificación experimental por medio de diversos compuestos individuales que se han aplicado a la planta, incluyendo azúcares y aminoácidos, así como diversos compuestos que acuden naturalmente, incluyendo diversas hormonas. La participación de las hormonas se ha demostrado también por medio de productos fotosintéticos marcados con ^{14}C después de haberse suministrado $^{14}\text{CO}_2$ como se puede ver en la Figura 2-10 que muestra un experimento con soja. La auxina natural IAA, que toma parte en la dominancia apical más directamente, es con frecuencia la hormona más activa en relación con el transporte.

La pregunta de cómo controla la auxina al transporte está sin contestación hasta el presente. Pueden considerarse varias posibilidades: 1) la auxina crea una demanda o "sumidero" metabólico en el punto donde se aplica o se sintetiza; 2) la auxina opera a lo largo de la vía de transporte; es decir, su acción se integra de alguna manera con el mecanismo de transporte a lo largo del tejido vascular; 3) se sabe que la auxina afecta la síntesis de tejido vascular así que, en tejido joven o en desa-

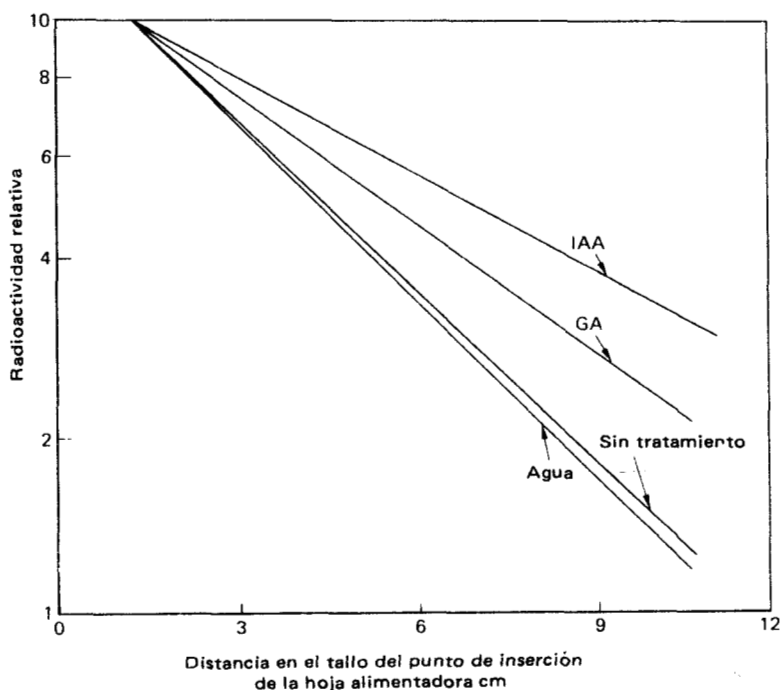


Figura 21-10. Efecto de 5 ppm de ácido indolacético (IAA) o 50 ppm de ácido giberélico (GA) aplicado al tallo cortado del ápice de una planta de soja, sobre el transporte de ^{14}C de una hoja que fijó $^{14}\text{CO}_2$ a la luz. (Redibujado según datos de Hew Choy-Sin: M.A. Thesis. Queen's University. Kingston, 1965.)

rollo (pero no en tejido maduro) puede actuar estableciendo vías de transporte, y 4) la auxina puede actuar en la fuente del transporte, o sea en el lugar de carga de la corriente transportadora más que en el de demanda.

Las dos primeras posibilidades están confirmadas por experimentos en Gales de P.F. Wareing y su grupo, quienes estudiaron los efectos de aplicar IAA y el inhibidor auxínico ácido triyodobenzoico (TIBA) a los tallos de plantas en etapa de transportación. El mecanismo por el que el IAA afecta la descarga o el transporte intercelular puede estar relacionado con el reciente descubrimiento de que el transporte de azúcar a través de la membrana celular probablemente involucra el bombeo de protones. Se piensa que este proceso de bombeo, que también tiene parte en el alargamiento de la célula (ver Capítulo 23), está estimulado por el IAA.

Pero tales mecanismos no explicarían fácilmente el hecho de que diferentes compuestos puedan ser transportados en diferentes direcciones al mismo tiempo. Así, el fisiólogo canadiense C.D. Nelson y sus colaboradores encontraron que cuando se suministra a una planta de soja una mezcla de aminoácidos y amidas, aquéllos se transportan hacia los tejidos jóvenes con metabolismo activo en tanto que al mismo tiempo las amidas, glutamina y asparagina se transportan a las partes viejas de la planta. Este fenómeno parece relacionarse con la necesidad de aminoácidos para la síntesis proteica en los tejidos en crecimiento y el uso de amidas para el almacenaje de nitrógeno que tiene lugar principalmente en tejidos adultos. Sin embargo, estas exigencias no explican la selectividad del transporte, y es difícil visualizar cómo podría la auxina, al actuar a lo largo de la vía de transporte o en el sitio de demanda, ejercer un efecto selectivo sobre la fuente del transporte.

La tercera posibilidad, que la auxina afecte la formación de tejido de transporte, puede ser de importancia en tejidos jóvenes o en desarrollo y podría ser, por lo tanto, un factor en la dominancia apical. Pero esta posibilidad no puede explicar los efectos de la auxina en tejidos maduros ni el transporte selectivo de sustancias diferentes.

La cuarta posibilidad, que la auxina afecte el tráfico de nutrientes por afectar el sitio de síntesis o de carga del material de transporte sigue siendo una alternativa interesante. Los mecanismos del fenómeno no se han investigado, pero se han dado varias sugerencias. Las células tienen compartimentos metabólicos; es decir, áreas o espacios (quizás coincidentes con organillos tales como mitocondrias o la vacuola o con regiones definidas por porciones del retículo endoplásmico) en los que diferentes conjuntos de metabolitos y diferentes secuencias de reacciones quedan separadas la una de la otra. Esto puede ser importante para prevenir intercambios o interferencias entre las diferentes secuencias metabólicas que emplean los mismos intermediarios, pues en este caso podría haber interferencias con el control de los procesos individuales. Es probable que exista cierto grado de control metabólico a través de la capacidad de la célula de controlar u organizar la quelación de compuestos en tales compartimentos.

La accesibilidad de los compuestos a los sitios de carga para ser transportados debe, por lo tanto, regularse por mecanismos que controlan la permeabilidad de las membranas a través de las cuales deben difundir las sustancias. Se piensa que las auxinas cambian la permeabilidad de la membrana respecto a diversas sustancias y podrían operar de esta forma. Por otra parte, las auxinas podrían involucrarse directamente, por ejemplo, en la activación de enzimas transportadoras responsables de la carga de la corriente de transporte, o de los procesos responsables de la producción o de la acumulación que van a transportarse. Como quiera que actúen, parece probable que las hormonas no controlan o afectan el *proceso* de transporte

sino más bien el tráfico de nutrientes que ocurre como resultado del transporte.

En este punto se deben mencionar los efectos de las citocininas sobre la movilización de los nutrientes, aunque este tópico se estudiará a fondo en el Capítulo 22. En 1977, A. Richardson y A. Lang descubrieron, en Estados Unidos, que la aplicación de citocininas a las hojas retarda su senilidad. Numerosos experimentos, sobre todo en Alemania, en el laboratorio de K. Mothes y sus colaboradores, han mostrado que los nutrientes de otras partes de la planta se mueven al sitio donde se aplican citocininas. Más aún, las áreas tratadas con citocinina no pierden sus nutrientes sino que tienden a retenerlos. Esto se ilustra en la Figura 21-11. El mecanismo de acción de la citocinina no está bien entendido (ver Capítulo 22, página 592).

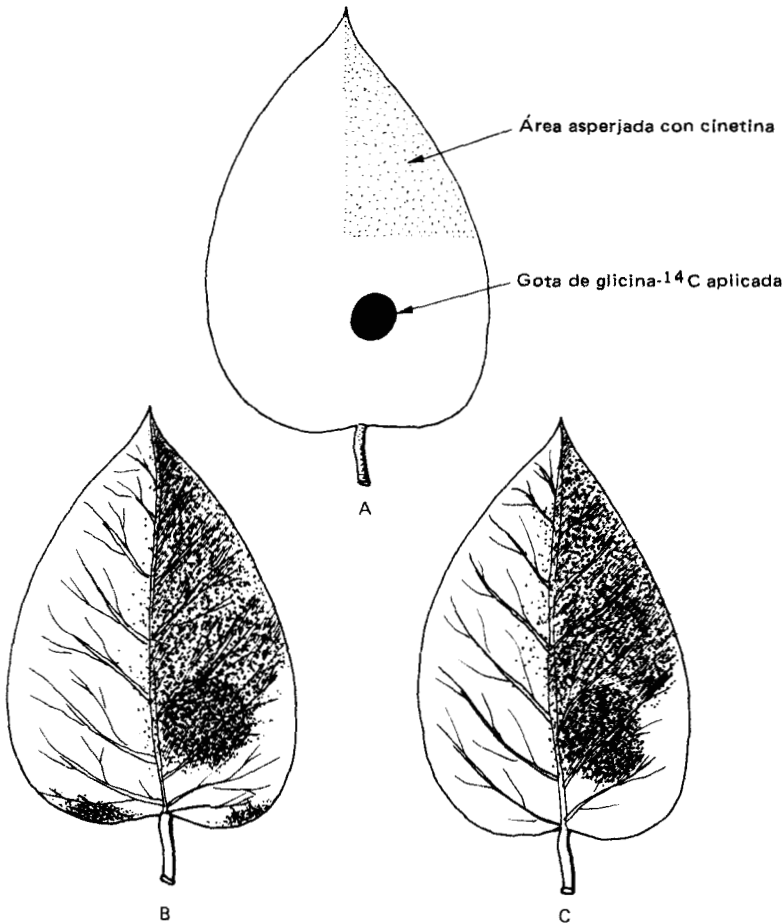


Figura 21-11. Movilización y retención de un nutriente (glicina, en este experimento) bajo la influencia de una citocinina, la cinetina. (A) Hoja asperjada con cinetina. Después de 55 hr la glicina- ^{14}C se ha movido al área asperjada con cinetina a la luz (B) o a la oscuridad (C). No se ha movido en forma apreciable a otras partes de la hoja. (Redibujado de K. Mothes y L. Engelbrecht: *Phytochemistry*, 1:58-62. 1961.)

CONTROL HORMONAL DE LA FOTOSÍNTESIS. Se ha especulado mucho sobre los posibles mecanismos de control de la fotosíntesis. Un control por medio de los productos finales no parece probable porque la tasa de la fotosíntesis no está relacionada claramente con la duración del periodo precedente a ésta (o sea con la cantidad de fotosintetizado ya presente). Además, los ritmos endógenos prosiguen sin que afecten el estado nutricional de la planta. La tasa fotosintética declinará de acuerdo a un ciclo preestablecido aun si la planta ha estado sujeta a carencia de luz o de dióxido de carbono.

La mayoría de los productos de la fotosíntesis no tienen acceso bioquímico al sitio de las reacciones fotosintéticas, ya sea porque son convertidos rápidamente a formas insolubles de almacenaje o porque son transportados de inmediato lejos del sitio de su síntesis. Sin embargo, se sabe que la ribulosa-difosfato-carboxilasa es inhibida *in vitro* por el producto de su reacción: el PGA, y también por el citrato. El PGA actuaría como un factor de control inmediato de corto alcance. El citrato, si tuviera acceso a la enzima *in vivo* (un punto que no es seguro ni mucho menos) actuaría como un control distante o de muy largo alcance cuando el ciclo de Krebs se sobrecarga al punto en que el citrato se acumula o se almacena. Cualquiera sea el mecanismo, hoy se acepta generalmente que la tasa fotosintética no está afectada profundamente por la cantidad de fotosintetizado en la hoja. Parece ser que la única excepción es cuando los granos de almidón, después de una exposición prolongada a la luz, se hinchan hasta un tamaño tal que interfieren físicamente con la difusión del CO₂ o con la operación de los cloroplastos.

Varios investigadores han considerado la posibilidad de que la tasa de fotosíntesis de una hoja responda a una señal generada en un sitio distante de demanda

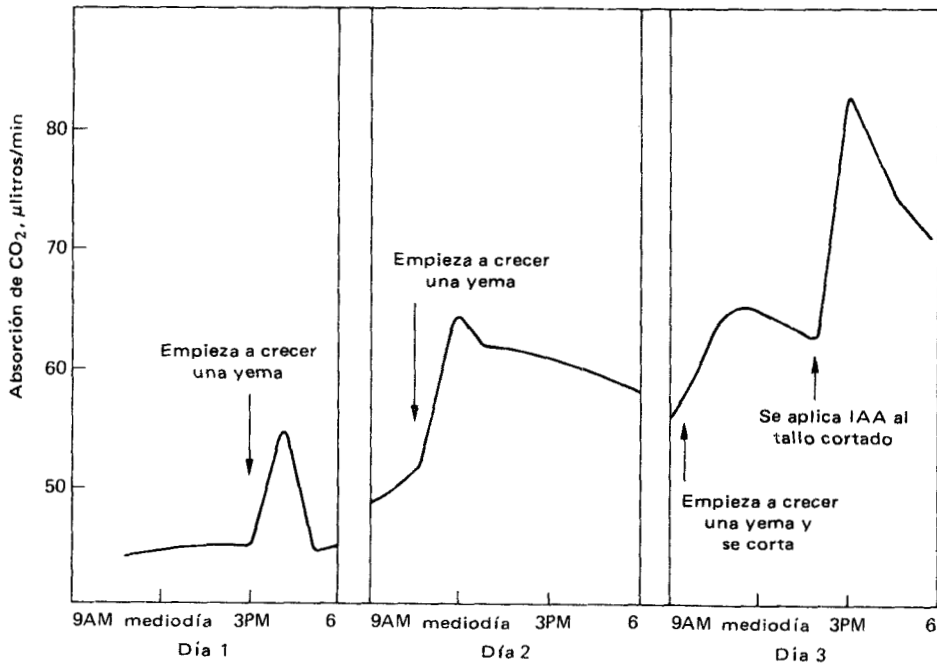


Figura 21-12. Efecto del rompimiento del letargo de las yemas y de la aplicación de 15 ppm de ácido indolacético (IAA) a la parte cortada de una yema en desarrollo sobre la tasa de fotosíntesis de una hoja de frijol. (Datos de W.B. Levin y R.G.S. Bidwell.)

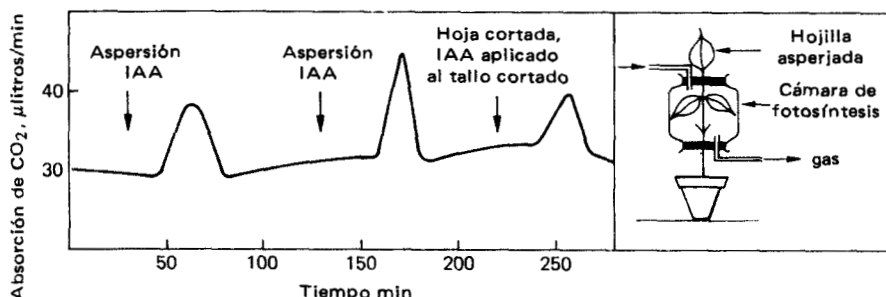


Figura 21-13. Efecto de la aspersión de una hoja con solución de IAA y de aplicar solución de IAA al peciolo cortado de la hojilla, sobre la fotosíntesis de hojillas adyacentes en una planta de frijol. (Datos de W.B. Levin y R.G.S. Bidwell.)

metabólica, y se ha encontrado que ciertas hormonas aumentan la tasa fotosintética. En un estudio se descubrió que la tasa de fotosíntesis de una hoja de frijol responde con fuerza al rompimiento del letargo de una yema cercana, como se ve en la Figura 21-12. Se demostró que el IAA podría inducir la misma respuesta en una hoja al ser aplicado en una hoja adyacente (Figura 21-13).

El efecto estimulante de la auxina sobre la fotosíntesis va acompañado por un efecto sobre el transporte del fotosintetizado. Como se muestra en la Tabla 21-4, cuando una hoja que recibe está en una condición tal que requiere carbono (o sea se mantuvo a la oscuridad o es una hoja en desarrollo) la adición de IAA a la hoja alimentadora induce una mayor exportación de fotosintetizado. La aplicación de IAA a la hoja que recibe causó un aumento en la importación de fotosintetizado bajo cualquier condición. Se demostró experimentalmente que el IAA marcado con ^{14}C se podía mover en el interior de la planta con rapidez suficiente para mediar las respuestas.

Hubo ciertas sugerencias, si bien la evidencia es insuficiente para dar un juicio crítico, de que las hormonas puedan afectar las cantidades relativas de productos finales de la fotosíntesis (es decir, sacarosa, almidón, trifosfato, glicolato, etc.). Esto podría afectar a su vez la cantidad de carbono que estaría accesible física o químicamente para diversas actividades metabólicas y para ser transportado. El

Tabla 21-4. Efecto de la aspersión de IAA (15 mg/litro) sobre el transporte de $^{14}\text{CO}_2$ recién fijado en hojas de frijol.

Condición de la hoja alimentadora	Condición de la hoja receptora	Cantidad de ^{14}C transportado a la hoja receptora, % al testigo
Luz	Luz	100 (testigo)
Luz + IAA	Luz	60-120
Luz + IAA	Luz (hoja joven)	200
Luz	Oscuridad	130
Luz + IAA	Oscuridad	300
Luz	Luz + IAA	125-400*

Fuente: Datos de W.B. Levin y R.G.S. Bidwell.

*Dependiendo de la edad y posición relativa de las hojas.

establecimiento de tipos complejos de tráfico de nutrientes podría ser explicado por mecanismos como el antes descrito.

Sin embargo, el mecanismo por el cual la auxina estimula la fotosíntesis y la exportación de fotosintetizado no está claro. Se ha encontrado que la auxina estimula la fijación de dióxido de carbono y la fosforilación fotosintética en los cloroplastos *in vitro*. Por lo tanto, éste parece ser un caso de genuina acción hormonal; es decir, la estimulación de un proceso primario por un agente transportado que no toma parte, por sí mismo, en la reacción y que se origina en un tejido distante.

Está totalmente claro que también hay otros mecanismos involucrados en el control de la fotosíntesis. Los sucesos rítmicos que se han observado y gran parte del modelo ontogénico de la fotosíntesis en una hoja están relacionados con la cantidad presente de importantes enzimas sintéticas, particularmente la principal enzima de carboxilación: la ribulosa fosfato-carboxilasa. Cómo están controladas estas enzimas y cómo se relaciona el control con el tipo de desarrollo de la planta es algo que aún no se conoce.

LECTURAS ADICIONALES

Ver lista del Capítulo 16.

- Nelson, C.D.: Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates. En L.T. Evans (ed.): *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press. Nueva York, 1963.
- Oaks, A. y R.G.S. Bidwell: Compartmentation of intermediary metabolites. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21: 43-66. 1970.
- Peel, A.J.: *Transport of Nutrients in Plants*. John Wiley & Sons. Nueva York. 1974.
- Preiss, J. y J. Kosuge: Regulation of enzyme activity in Photosynthetic systems. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21: 433-66. 1970.
- Wardlaw, I.F. y J.B. Passioura (eds.): *Transport and Transfer Processes in Plants*. Academic Press. Nueva York. 1976.



Capítulo 22

LETARGO, SENESCENCIA Y MUERTE

LETARGO

La mayoría de las plantas están expuestas a periodos estacionales de tiempo muy inclementes durante los cuales pueden dañarse o morir si no existe algún mecanismo de protección o de defensa. La salvaguardia más común del frío y congelación o del calor seco extremo es el letargo. Letargo puede definirse como el estado de crecimiento y metabolismo suspendidos. Puede ser impuesto por las condiciones desfavorables, pero los tejidos en ese estado a menudo siguen sin crecer aunque se los ubique en condiciones ideales. Esto indica que el letargo puede ser impuesto desde dentro y controlado por mecanismos del tejido.

El letargo asume varias formas. Muchas semillas están inicialmente (o entran) en ese estado de modo que no germinan por un periodo de tiempo después que se dispersan o hasta que experimentan un periodo de frío. Los árboles se deshojan y se libran así del peligro de la desecación cuando el aire está frío y seco y el suelo helado. Además, el ápice del tallo y ramas forma yemas de protección que están a prueba del agua y de los gases. En muchas plantas herbáceas las partes aéreas mueren y la planta inverna o sobrevive al periodo de sequía en letargo subterráneo como bulbo, rizoma o tubérculo. Los mecanismos que previenen del año debido a la pérdida de agua son en gran parte mecánicos y fáciles de entender, pero las razones por las que los tejidos en letargo son más resistentes a la helada que los tejidos en crecimiento activo no son tan claras (ver Capítulo 28, página 695). Sin embargo, ciertos tejidos desecados en letargo tales como los de las semillas pueden soportar temperaturas muy bajas. Aun aquellos tejidos que no se desecan mucho durante el letargo son capaces de soportar temperaturas más bajas que los tejidos en metabolismo activo.

El letargo es un mecanismo de defensa contra las heladas invernales o la sequía estival y es una parte necesaria de la vida de muchas plantas. Debe ocurrir en el tiempo debido (es decir, antes que las condiciones adversas lleguen a una intensidad letal). Debe durar un tiempo suficiente y debe ser roto cuando las condiciones son las correctas para que se retome el crecimiento. Consecuentemente, el letargo debe estar controlado con bastante precisión. Las diversas plantas y las diferentes partes de una planta entran en letargo de maneras diferentes. Pero cada ejemplo presenta el mismo problema básico que ha despertado el interés de los fisiólogos que estudian este fascinante aspecto de la vida vegetal: ¿cómo es que las plantas cesan

sus procesos metabólicos preparándose para el invierno y por qué los reinician en primavera y no antes?

Se puede ver que, de hecho, hay cuatro preguntas básicas que se deben hacer sobre el letargo de una planta o de un órgano en particular. La primera es: ¿cuáles son las señales del ambiente que desencadenan el proceso y cómo se perciben? La segunda se refiere a la percepción de las señales que traen consigo la terminación del letargo y la vuelta al metabolismo y crecimiento normales. La tercera concierne a la duración del letargo; es necesario un mecanismo cronométrico presuntamente del tipo aditivo o "reloj de arena" para asegurar que la planta no se despierte accidentalmente durante un periodo anormal de tiempo cálido en enero. Es evidente que este cronómetro necesita ser variable de acuerdo con la latitud en que vive la planta; puede ser necesario variar los periodos de letargo invernal desde varios meses cerca de los polos hasta un tiempo comparativamente corto en las zonas templadas. No obstante, el cronómetro debe estar fijado con precisión a una latitud determinada. La cuarta pregunta se refiere a la naturaleza del letargo y de los mecanismos para que ocurra. El letargo no es una simple inactivación del metabolismo, pero con frecuencia incluye el desarrollo de órganos especializados (por ejemplo, escamas en las yemas) o de sustancias (por ejemplo, materiales gomosos impermeables). Pueden asociarse muchos eventos complejos con él, tales como el envejecimiento y abscisión de las hojas de los árboles. Evidentemente es un evento programado en el desarrollo que requiere un metabolismo de síntesis especializado además de la cesación de las actividades metabólicas.

CAUSAS DEL LETARGO

FACTORES AMBIENTALES. El factor más importante en la inducción del letargo es el fotoperiodo. Los días cortos inducen letargo en muchas plantas leñosas. El fotoperiodo es percibido por las hojas pero las principales partes que inician la respuesta de la planta son las yemas y el ápice. Esto quiere decir que, como en la respuesta de floración, las hojas deben ser inducidas a elaborar una sustancia inhibitoria u hormona que se transporte a las yemas. Se han separado por cromatografía sustancias inhibitorias en las hojas de árboles como *Acer* (arce) que fueron expuestos a días cortos. Estas sustancias inhiben el crecimiento de plantas testigo. La inhibición puede desaparecer por tratamiento de días largos o por aplicación de ácido giberélico.

El frío no parece ser necesario por sí mismo para la inducción del letargo y éste no puede inducirse ni siquiera por medio de días cortos si la temperatura es demasiado baja para permitir un metabolismo activo. De hecho el frío es el requisito más importante para el rompimiento del letargo. La temperatura puede ser importante también para cronometrar el letargo, pues su duración probablemente depende de un cronómetro de tipo aditivo o "reloj de arena" controlado por la tasa de desaparición de un inhibidor. Así, probablemente el cronómetro está regulado por la temperatura y se compensa automáticamente al ir más lentamente con temperatura fría y acelerándose en tiempo cálido.

La humedad, o su carencia, parece importante para iniciar el letargo en algunas plantas, particularmente aquellas que recurren a él para sobrevivir temporadas calientes y secas. Nuevamente parece que las hojas son los órganos de percepción pero el resultante es el letargo en los tallos y ramas. En algunas plantas parece que una carencia de nutrientes, especialmente nitrógeno, también lo desencadena. Sin

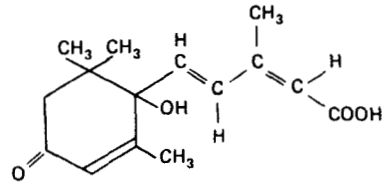


Figura 22-1. Fórmula del ácido abscísico (ABA)

embargo, no parece provenir de una baja en el metabolismo causada por deficiencia nutricional; por el contrario, un metabolismo lento es el resultado y no su causa.

ÁCIDO ABCSÍCO. Por un tiempo considerable se supo que alguna sustancia se forma en las hojas en los días cortos y se transporta a las ramas donde inhibe el crecimiento y el metabolismo y causa letargo. Los extractos de hojas de *Betula pubescens* mantenidos en días cortos contienen sustancias que inhiben fuertemente el alargamiento del coleóptilo de *Avena* según estudios del fisiólogo británico P.F. Wareing y sus colegas. Encontraron que, en realidad, la producción de inhibidores precede a la condición de letargo, lo que sugiere que los inhibidores están involucrados en su inducción.

En 1963, trabajando con *Acer pseudoplatanus*, Wareing y sus colaboradores pudieron aislar una sustancia con las propiedades fisiológicas del inhibidor inductor del letargo al cual llamaron dormina. Al mismo tiempo un grupo de fisiólogos americanos que trabajaba con F.T. Addicott en el envejecimiento y abscisión de las hojas, aislaron una sustancia inductora del envejecimiento que llamaron abscisina II. De hecho la abscisina II fue, por coincidencia notable, aislada solamente unos días antes que la dormina. Pronto se encontró que ambos compuestos

Figura 22-2. La brotación de las yemas en estacas de fresno blanco se reduce o impide por tratamiento con ácido abscísico (ABA) durante 22 días.

Tratamiento (de izquierda a derecha): Testigo, 0.4, 2 y 10 ppm de ABA. (De C.H.A. Little y D.C. Eidt: *Nature*, 220:498-99. 1968. Con permiso. Fotografía por cortesía del Dr. C.H.A. Little.)



Tabla 22-1. Efecto del ácido abscísico (ABA) comparado con el de días cortos en la reducción del crecimiento de ramas de vid.

Crecimiento después de 30 días, cm	Días largos	Días cortos
Sin ABA	22	4
Con 5 ppm ABA	14	—
Con 25 ppm ABA	9	—

Fuente: Adaptada de datos de H.M. El-Antably, P. F. Wareing y J. Hillman: *Planta*, 73:74-90, 1967.

tienen la misma estructura, que se muestra en la Figura 22-1, y por acuerdo se le llama ahora ácido abscísico (ABA).

Ahora se sabe que el ABA está presente en muchas partes de plantas de todos los tipos. Está claramente involucrado en la iniciación y mantenimiento del letargo. Está presente en los tejidos en letargo o en los que están entrando en él (es decir, durante el proceso de enfriamiento de las semillas). Todavía más convincente es que los diversos síntomas del letargo y del envejecimiento enunciados a continuación pueden ser inducidos por la aplicación de ABA.

1. Inducción del letargo.
2. Mantenimiento del letargo (Figura 22-2).
3. Inhibición de la germinación (Tabla 22-1).
4. Inhibición de la síntesis de enzimas inducida en las semillas por el ácido giberélico.
5. Inhibición de la floración.
6. Aborto de las yemas.
7. Aborto de los frutos.
8. Envejecimiento de las hojas.
9. Aceleración de la abscisión.
10. Formación de yemas terminales en las ramas.
11. Formación de escamas en las yemas.
12. Reducción de la división celular.
13. Inducción de cambios bioquímicos conducentes al envejecimiento y abscisión de las hojas.

Tabla 22-2. Inhibición de la germinación de la semilla en el pasto festuca por medio del ácido abscísico (ABA).

Concentración de ABA, ppm	Porcentaje de germinación después de (días)		
	6	10	18
0	12	76	85
1	8	42	78
5	0	7	26
10	0	2	7

Fuente: Adaptada de datos de D.C. Sumner y J.L. Lyon: *Planta*, 75:28-32, 1967.

Tabla 22-3. Efectos de GA y ABA sobre la germinación de semillas de fresno *Fraxinus ornus*.

GA	ABA	Germinación, %
—	—	76
+	—	81
—	+	7
+	+	63

Fuente: Adaptada de datos de E. Sondheimer y E.C. Galson: *Plant Physiol.*, 41:1397-98, 1966.

Además de estos efectos el ABA es un inhibidor general del crecimiento. Se ha encontrado que desacelera el crecimiento por extensión en los coleóptilos, la expansión de las hojas y el crecimiento de sistemas tan diversos como plántulas, embriones, tejidos cultivados y tallos (Tabla 22-2), que están en división y maduración celular. Para llevar a cabo algunos de estos efectos se necesita adicionar con frecuencia cantidades relativamente grandes de ABA, como para inducir letargo fuera de época; es decir, debe estar presente una concentración apropiada de ABA y mantenerse en el tejido para que actúe. Sin embargo parece que el ABA no es tóxico; la planta reacciona de un modo "natural" y la reacción revierte si cesa el tratamiento con ABA. Éste es transportado rápidamente en la planta y la naturaleza pasajera de sus efectos muestra que es inactivado con facilidad.

Todos estos puntos dan base firme para considerar que el papel natural del ABA es el de una sustancia reguladora importante y posiblemente el de una hormona de las plantas.

INTERACCIÓN DEL ABA CON OTRAS SUSTANCIAS DEL CRECIMIENTO. Se ha notado que para obtener resultados efectivos deben aplicarse cantidades bastante grandes de ABA. Además, debe sostenerse la aplicación para mantener el efecto; cuando el tratamiento con ABA cesa, se resumen tanto el crecimiento como el metabolismo activo. Estos hechos sugieren que alguna sustancia promotora del crecimiento es antogónica del ABA. En la actualidad muchos experimentos han demostrado que, sin lugar a dudas, el ácido giberélico (GA) tiene tal efecto. En algunas situaciones el GA se sobrepone con ventaja al efecto de la aplicación de ABA, como se muestra en la Tabla 22-3 para las semillas de fresno en germinación y en la Figura 22-3 para la brotación de las yemas. Cuando se aplica GA a material en letargo, como semillas de lechuga mantenidas en la oscuridad, aun la adición de concentraciones bastante altas de GA no contrarresta la inhibición (Tabla 22-4). Pero en esta situación la cinetina desempeña un papel y su adición contrarresta el efecto del ABA permitiendo que el GA estimule la germinación. Los efectos de la cinetina y el GA también han sido estudiados en semillas de cebada en germinación.

Tanto el crecimiento del coleóptilo como la inducción de la síntesis de α -amilasa se inhiben por el ABA pero la inhibición revierte cuando se adiciona GA, cinetina o benciladenina (otra citocinina sintética) como se muestra en la Figura 22-4.

Las interrelaciones de ABA y GA son de gran interés. Se recordará que GA puede inducir a las plantas de días largos a dar su tallo floral y a florecer (ver Capítulo 20). Se ha encontrado que el ABA revierte esta acción. Además, aunque el ABA también puede inducir floración en algunas plantas de días cortos está claro

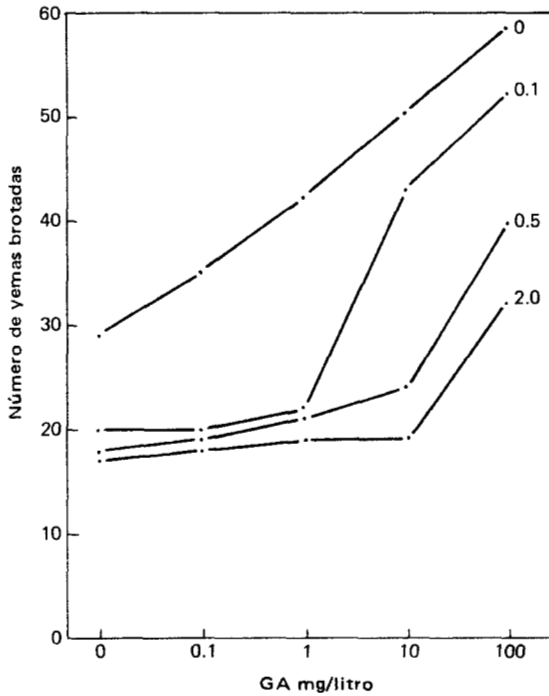


Figura 22-3. Efecto del ácido giberélico y del inhibidor (ABA) en el brote de las yemas en segmentos de tallo de abedul "in vitro". Los números en cada curva indican la concentración relativa del inhibidor. (De C.F. Eagles y P.F. Wareing: The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. *Physiol. Plant.* 17:697-709, 1964.)

que no es lo mismo que la antesina de Chailaján ni tampoco un simple antagonista del GA. En muchas situaciones las dos hormonas causan efectos opuestos o diferentes pero no siempre tienen efectos aislados antagonísticos.

Estas interrelaciones llevaron a los fisiólogos americanos A.W. Galston y P.J. Davies a postular un interesante mecanismo sobre la interacción del GA con el ABA; apuntaron que ambos son compuestos terpénicos, constituidos por unidades isoprenoides y derivados del ácido mevalónico (Capítulo 9, página 255). Si se forman a partir de un precursor común es posible que, de algún modo, las condiciones externas o ambientales controlen el proceso en el punto en que se dividen las vías de síntesis. Generalmente el letargo se asocia con los días cortos y su rompimiento con los días largos. Ya que tanto los días largos como los cortos son percibidos por el mecanismo del fitocromo (posiblemente conjuntamente con el proceso de ritmo circadiano; ver Capítulo 20, página 539), parece posible que el fitocromo

Tabla 22-4. Efectos del ABA y de la cinetina sobre la estimulación por ácido giberélico (GA) de la germinación en semillas de lechuga mantenidas a oscuras.

Concentración GA, mM	Germinación, %			
	Sin adición	+ cinetina 0.05 mM	+ ABA 0.04 mM	+ ABA y cinetina
0	10	15	0	0
0.05	21	27	0	17
0.5	66	69	0	57
5	95	97	0	73

Fuente: Adaptada según datos de A.A. Khan: *Plant Physiol.*, 43:1463-65, 1968.

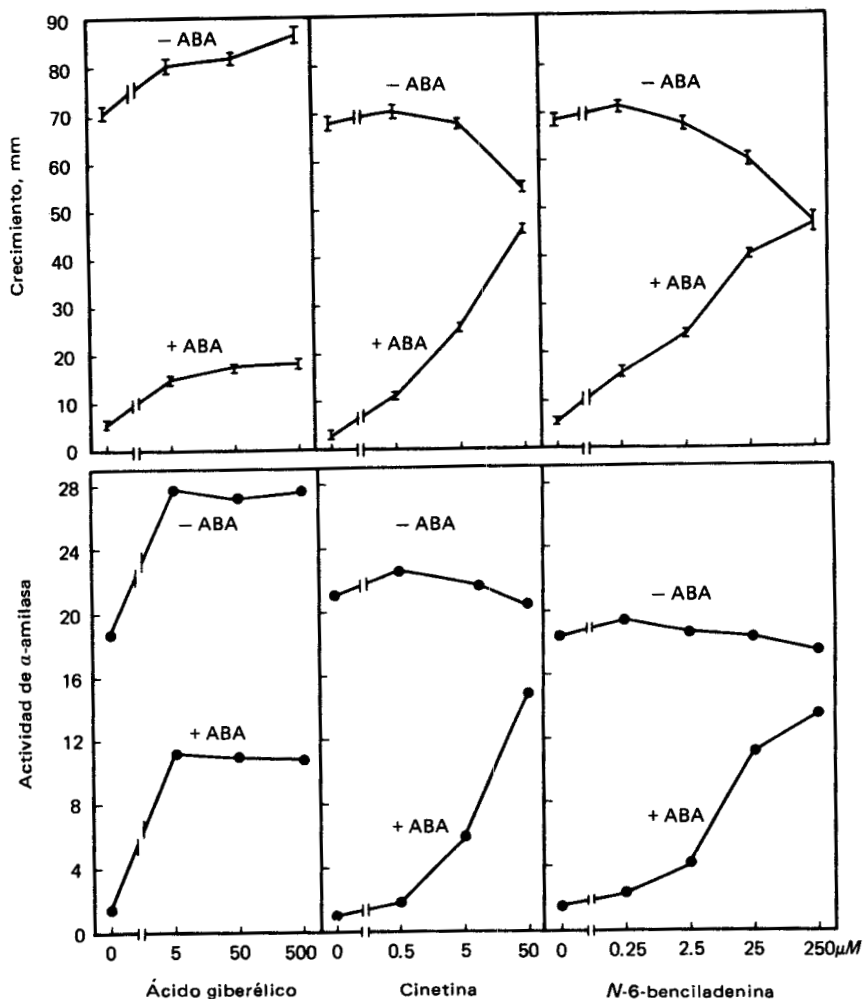


Figura 22-4. Efecto del ácido giberélico, la cinetina y la benciladenina en la presencia o ausencia del ácido abscísico (ABA) sobre la actividad de la α -amilasa y el crecimiento del coleóptilo de plántulas de cebada germinadas durante 4 días. (De A.A. Khan: Cytokinin-inhibitor antagonism in the hormonal control of α -amylase synthesis and growth in barley seed. *Physiol. Plant*, 22:94-103. 1969. Figura cortesía del Dr. A.A. Khan.)

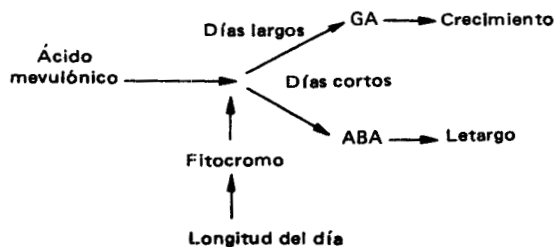


Figura 22-5. Diagrama del mecanismo sugerido por A.W. Galston y P.J. Davies para el control del letargo por la longitud del día.

Figura 22-6. Un modelo para el mecanismo hormonal del letargo de las semillas y de la germinación. (Adaptado de A.A. Kahn: *Science*. 171:853-59. 1971.)

Giberelina	Citocinina	Inhibidor	
+	-	-	Germinación
+	+	-	Germinación
+	+	+	Germinación
+	-	+	Letargo
-	-	-	Letargo
-	-	+	Letargo
-	+	-	Letargo
-	+	+	Letargo

sea el agente de control. El esquema propuesto por Galston y Davies se representa en la Figura 22-5. Éste debe compararse con los mecanismos que se han sugerido para gobernar otros fenómenos tales como vernalización (Capítulo 20, Figura 20-26).

El fisiólogo americano A.A. Khan ha desarrollado un modelo para el control hormonal del letargo de la semilla y de la germinación que incluye tres componentes: GA, citocininas e inhibidores (incluso ABA). Lo esencial de este esquema, mostrado en la Figura 22-6, es que la giberelina es necesaria para la germinación y su ausencia da por resultado inevitable el letargo, esté presente o no un inhibidor. El efecto de la citocinina bloquea el efecto del inhibidor de modo que el efecto promotor de la giberelina pueda llevarse a cabo. Este modelo y los datos en que se basa sugieren que el letargo puede ser causado tanto por la presencia de un inhibidor tal como el ABA como por la ausencia de una giberelina. El modelo no es necesariamente universal, y pueden haber mecanismos adicionales o subsidiarios o incluso otras hormonas del desarrollo.

LETARGO DE LA SEMILLA

TIPOS DE LETARGO DE LA SEMILLA. El letargo seminal tiene una importancia crítica para la supervivencia de las plantas, y muchos mecanismos diferentes han evolucionado para alcanzar tal fin: un periodo forzoso de baja actividad metabólica, bajo contenido de agua y nulo crecimiento durante el cual la semilla es muy resistente a los rigores del frío y de la sequía. Además, han evolucionado mecanismos que impiden a la semilla germinar inmediatamente después de caer al suelo aunque las condiciones ambientales sean buenas. Este requisito, que implica un periodo de desarrollo posterior entre la caída de la semilla y su germinación se denomina postmaduración. Los principales mecanismos que causan letargo en la semilla o lo prolongan impidiendo la germinación son los siguientes:

1. Factores ambientales:
 - a. Exigencia de luz para germinación: positiva o negativa.
 - b. Altas temperaturas.
 - c. Ausencia de agua.
2. Factores internos:
 - a. Testa de la semilla: impide el intercambio gaseoso.
 - b. Testa de la semilla: efectos mecánicos.

- c. Inmadurez del embrión.
 - d. Baja concentración del etileno.
 - e. Presencia de inhibidores.
 - f. Ausencia de promotores del crecimiento.
3. Mecanismos de cronometraje:
- a. Postmaduración.
 - b. Desaparición de los inhibidores.
 - c. Síntesis de promotores del crecimiento.

EXIGENCIA DE LUZ. La exigencia de luz para la germinación de muchas semillas es, presuntamente, un mecanismo que impide la germinación de semillas pequeñas enterradas muy profundamente, tanto que agotarían sus reservas antes de alcanzar la superficie y poder ser autótrofas. Muchas semillas no germinan bajo el dosel vegetal del bosque porque la luz que llega al suelo es insuficiente para estimular la germinación. Pero después de un incendio muchas semillas germinan a la vez y empieza la regeneración de aquél. Este mecanismo impide la sobrepoblación en un bosque adulto y asegura un rápido crecimiento después de un desastre.

La exigencia de luz para romper el letargo es baja: 50-200 bujías pie durante 1 segundo pueden ser suficientes, pero intensidades más bajas durante periodos más largos cumplen el mismo propósito. Como se discutió en el Capítulo 20, los datos de Flint y McAlister permitieron que Hendricks y Borthwick demostraran que la luz se percibe a través del pigmento fitocromo siendo la luz roja promotora de la germinación y la luz rojo lejano inhibitoria. En la Figura 22-5 se presentó un posible mecanismo de este efecto, un intercambiador para la síntesis de GA y de ABA mediado por el fitocromo. Ahora se cree que el fitocromo se liga a la membrana cuando se ilumina y ahí media o modula la acción del GA de modo que el mecanismo de control (sea cual sea su naturaleza exacta) probablemente se asocia con las membranas celulares.

No todas las semillas requieren luz para germinar; algunas no son afectadas y unas pocas son inhibidas por la luz. La luz azul a intensidades bastante altas tiene cierto efecto en la germinación de algunas semillas pero no está claro si ello está mediado por la absorción de luz azul por el fitocromo o por algún otro pigmento. Ciertas semillas muestran una clara exigencia de días cortos o de días largos. Las

Tabla 22-5. Efecto de la longitud del día sobre la germinación a 20°C de semillas de abedul (*Betula pubescens*) que no habían sufrido periodo de frío.

Longitud del fotoperiodo, hr	Germinación, %
2	38
4	41
8	32
12	53
16	70
20	89

Fuente: Adaptada según datos de M. Black y P.F. Wareing: *Physiol. Plant*, 8:300-16, 1955.

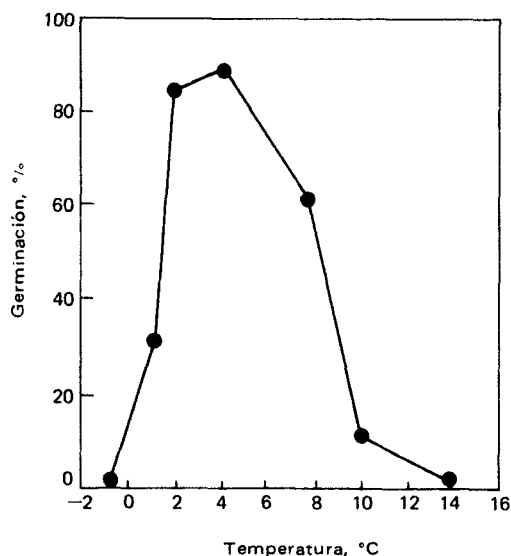


Figura 22-7. Temperatura de estratificación y germinación de semillas de manzana. (Adaptado de H. Schrader; *Z. Pflanz.*, 34:421-44. 1955.)

del abedul (*Betula pubescens*) muestra un aumento de la germinación en días largos, como se ve en la Tabla 22-5. Las exigencias de temperatura y de luz están interrelacionadas: bajo condiciones de temperatura alternante algunas semillas que requieren luz germinan en la oscuridad. Ciertos tratamientos químicos (compuestos tan diversos como nitrato de potasio, tíoúrea y GA) eliminan la exigencia de luz en algunas semillas. Este requerimiento puede localizarse en lugares diferentes al embrión pues en algunas especies los embriones *in vitro* germinan en la oscuridad.

TEMPERATURA. El tratamiento con baja temperatura es una introducción esencial para la germinación de muchas semillas y la alta temperatura puede ser inhibitoria en el momento de la germinación. El requerimiento de temperatura fría frecuentemente se cumple de modo artificial por el proceso de estratificación: las semillas se colocan en capas, en charolas en aire húmedo y frío por un periodo de varias semanas o meses. Las temperaturas de 0 y 10°C son las más efectivas como se muestra en la Figura 22-7. El requerimiento de frío se localiza de modo variable en el embrión o en la testa de la semilla o en ambos; a veces en las semillas

Tabla 22-6. Requerimientos de estratificación de las semillas de manzana.

	Tiempo de estratificación (días) a 3°C requerida para	
	50% de germinación	80% de germinación
Semillas intactas	64	78
Semillas sin testa	43	52
Embriones sin testa ni endospermo	30	39

Fuente: Adaptada según datos de T. Visser: *Proc. Kon. Ned. Akad. van Wetensch. Amsterdam*, Ser. C. 57:175-85, 1954.

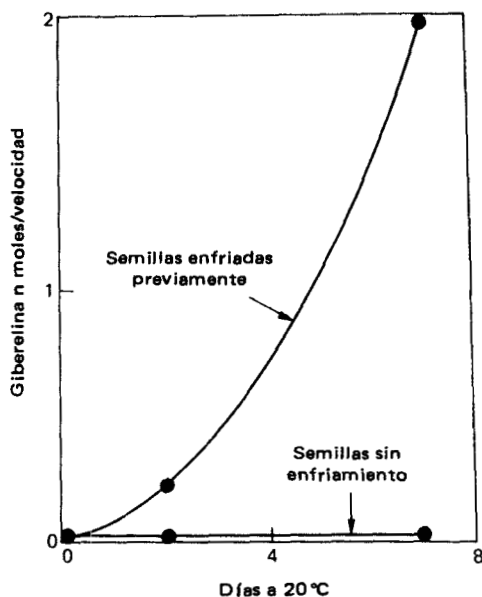


Figura 22-8. Efecto del enfriamiento a 5°C durante 1 mes sobre la subsecuente síntesis de GA a temperatura normal en semillas de *Corylus avellana*. (Adaptado según datos de T.D. Ross y W.J. Bradbeer: *Nature*, 220: 85-86. 1968.)

de manzana, por ejemplo, es mucho más largo para las que están intactas que para las semillas sin testa o para los embriones *in vitro* (Tabla 22-6).

El periodo de baja temperatura parece ser necesario para el rompimiento del ABA presente en las semillas. En algunas (por ejemplo en las de duraznero y de arce) la testa de éstas es una causa importante del letargo. La estratificación causa un marcado descenso en la cantidad de ABA presente en la testa de estas semillas y es también necesaria para la activación de la síntesis de giberelina. En realidad puede ser que la giberelina no se forme sino hasta más tarde, bajo la influencia de temperatura más cálida, pero su síntesis no tiene lugar a menos que la semilla haya experimentado un periodo de baja temperatura como se ve en la Figura 22-8. Esto provee el doble mecanismo de salvaguarda que es efectivo en la prevención de una germinación prematura: presuntamente el ABA está presente al principio y asegura que inicialmente la semilla esté en letargo, y el requerimiento de un periodo de frío antes de la síntesis de la giberelina que promueve el crecimiento asegura que el invierno haya pasado y la primavera, con su temperatura cálida, ya esté entrando antes que tenga lugar la germinación.

La luz roja y el GA tienen un efecto sinérgico; es decir, la combinación de ambos factores estimula la germinación más que la suma de ellos por separado. Se ha sugerido que el fitocromo además de su posible papel en la promoción de síntesis de giberelina, o quizás en lugar de él, puede también, a través de su efecto en la permeabilidad de las membranas, facilitar la movilización de la giberelina a los sitios de reacción. Esta idea puede ayudar a explicar los peculiares efectos de la interacción de luz y temperatura anteriormente descritos.

EFFECTOS DE LA TESTA DE LA SEMILLA. En algunas semillas el letargo es impuesto por la presencia de la testa; si ésta se quita la semilla germina. Pueden estar presentes dos tipos de mecanismos: uno bioquímico o fisiológico y el otro puramente mecánico.

La testa es casi impermeable a la difusión de los gases y el embrión puede

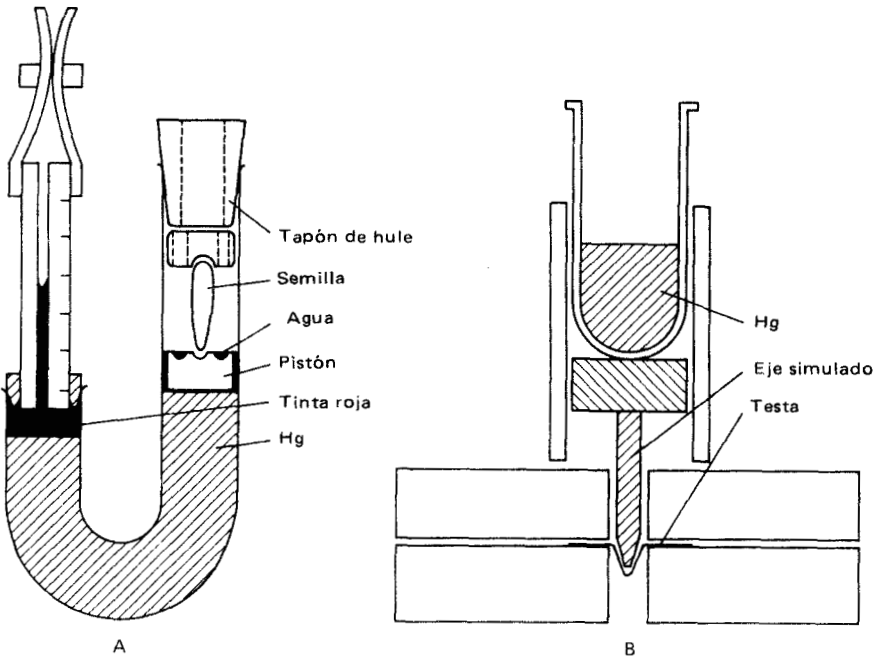


Figura 22-9. Aparato usado para la determinación de (A) el vigor de semillas de *Xanthium* en germinación y (B) la fuerza necesaria para romper la testa.

(A) La semilla en crecimiento empuja al pistón hacia abajo y a la tinta roja hacia arriba en el tubo calibrado.

(B) Pedazos intactos de la testa de una semilla se probaron usando un pedazo de puntilla suave de lápiz para simular el eje de la plántula. (De Y. Esashi y A. C. Leopold: Physical forces in dormancy and germination of *Xanthium* seeds. *Plant Physiol.*, 43:871-76. 1968. Utilizado con permiso.)

mantenerse en condición de letargo por falta de oxígeno. Esto podría funcionar de diversos modos. El oxígeno es necesario para el metabolismo. Aunque parece probable que este proceso está disminuido en las semillas como resultado del letargo, no viceversa, ciertos experimentos sugieren que éste es, si no causado, al menos mantenido por la falta de oxígeno. El grupo de Wareing encontró que las semillas de abedul (*Betula pubescens*) que no germinan cuando están intactas lo hacen cuando la testa se raspa o se rompe. Más aún, la adición de oxígeno estimuló enormemente la germinación de las semillas así maltratadas. Evidentemente los embriones no estaban en letargo por sí mismos; hubieran germinado perfectamente separados de la semilla. De alguna manera el proceso estaba relacionado con la presencia de la testa. El oxígeno puede ser necesario para las reacciones en el rompimiento de los inhibidores que causan letargo o para la síntesis de promotores del crecimiento que lo rompen. Otra posibilidad es que la testa pueda impedir que salga al exterior un inhibidor difusible. Igualmente, en algunas semillas, el mecanismo que percibe la señal que inicia el rompimiento del letargo está localizado total o parcialmente en la testa. Se infiere que el letargo puede ser inducido por la testa.

La segunda alternativa, la mecánica, ha sido investigada por Y. Esashi y A.C. Leopold usando semillas de *Xanthium pennsylvanicum* (llamado también *Xanthium strumarium*), cadillo o cardo. Esta planta produce dos clases de semillas en cada fruto: unas grandes sin letargo y otras pequeñas con letargo. Los investigadores,

Tabla 22-7. Fuerzas requeridas para la ruptura de la testa de semillas de *Xanthium pennsylvanicum* grandes (sin letargo) y pequeñas (con letargo), y fuerzas realmente desarrolladas por las semillas.

	Semillas grandes	Semillas pequeñas
Fuerza requerida para romper la testa (promedio de 5 testas), g	67	56
Fuerza desarrollada por semillas en germinación durante la imbibición, g	30	20
Fuerza desarrollada por semillas en germinación durante el alargamiento activo, g	84	41

Fuente: Adaptada según datos de Y. Esashi y A.C. Leopold: *Plant Physiol.*, 43:871-76, 1968.

usando el aparato diseñado especialmente que se ve en la Figura 22-7, obtuvieron los resultados resumidos en la Tabla 22-7 que muestran que ningún tipo de semilla genera suficiente fuerza para romper la testa durante la imbibición. Sin embargo, durante el crecimiento las semillas grandes sin letargo generan bastante fuerza para romperla en tanto que las pequeñas no lo hacen. Esto muestra, al menos para *Xanthium*, que es cierta la opinión tradicional de que el embrión debe generar durante la germinación fuerza suficiente para romper la testa. Más aún, está claro que las fuerzas generadas por la imbibición no son suficientes por sí solas; se necesita también del crecimiento activo.

OTROS FACTORES. Se ha examinado la interacción de sustancias promotoras e inhibidoras del crecimiento en la sección anterior. Numerosas semillas son capaces de germinar si se lavan bien con agua, lo cual sugiere la presencia de inhibidores solubles, difusibles, que pueden ser lavados. Otra sustancia que puede ser importante en la germinación de algunas semillas es el etileno. Muchos investigadores han demostrado que las semillas lo producen durante el periodo de germinación y que el letargo puede romperse por medio de tratamiento con etileno. Esashi y Leopold determinaron que el letargo de las semillas de trébol está regulado por el etileno producido por ellas mismas. Cuando la semilla yace sobre la superficie del suelo el etileno se disipa; si está rodeada por suelo la concentración de etileno se vuelve demasiado alta para que haya crecimiento. Este mecanismo regulador es una salvaguarda para que no germine cuando está en un sitio desfavorable y estimula la germinación cuando está enterrada en el suelo.

Algunas semillas caen antes que el embrión se haya desarrollado lo suficiente para que empiece a crecer. En este caso la semilla puede estar en letargo por un tiempo a causa de la inmadurez de aquél. Los mecanismos de postmaduración, tales como el embrión inmaduro, constituyen artificios cronométricos que impiden la germinación por periodos más o menos fijos, aun cuando las condiciones externas sean favorables. Esto da tiempo para que el letargo impuesto por las condiciones externas (debido a días más cortos o temperaturas bajas) empiece a operar. Este mecanismo de retardo de la germinación les da una considerable ventaja ecológica

a las especies que necesitan ser dispersadas por pájaros o animales o por accidentes naturales como inundaciones o riadas.

LETARGO DE LOS ÓRGANOS VEGETATIVOS

LONGITUD DEL DÍA Y LETARGO. Además de las semillas, muchas partes de la planta entran en letargo. En las leñosas perennes, no solamente las yemas, sino toda la planta entra en letargo invernal. La actividad meristemática del cambium declina hasta cero y el metabolismo de los tejidos de raíz y tallo cae a un nivel muy bajo. Varios órganos de almacenaje de las perennes bianuales o herbáceas, como tubérculos, bulbos, cormos, etc., pasan el invierno en este estado. La plantita acuática *Lemna* (lentejilla de agua) forma una yema invernal llamada turión que se hunde en el fondo.

Todos estos sistemas de letargo parecen participar esencialmente del mismo mecanismo: los días cortos de algún modo promueven la síntesis del ABA a través de un sistema mediado por el fitocromo. Wareing y sus colaboradores han investigado extensamente la producción de sustancias promotoras (IAA, GA) e inhibidoras (ABA) del crecimiento en las yemas, particularmente del abedul (*Betula pubescens*). Encontraron que las plantas de esta especie entran en letargo y forman yemas inactivas si se exponen a días cortos. Luego, si toda la planta se expone a días largos, las yemas se hinchan y empiezan a desarrollarse. Si las plantas se defolian y solamente las yemas se exponen a los días largos, también crecen; pero si las hojas se mantienen bajo días cortos las yemas no se desarrollan aunque ellas mismas estén expuestas a días largos.

Estos hechos indican un incremento en la producción de inhibidores en las hojas que están bajo días cortos, que sobrepasa al efecto de las sustancias promo-

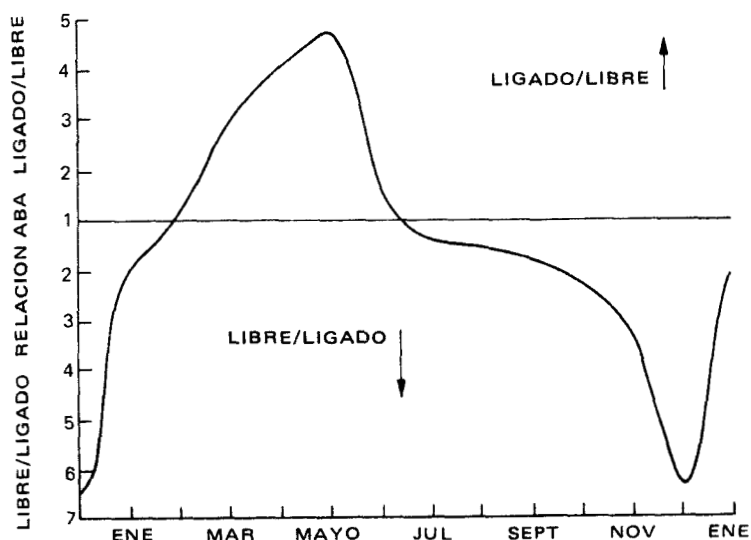


Figura 22-10. Relación de ácido abscísico (ABA) libre y ligado en yemas de haya (*Fagus sylvatica*) durante el año. (Redibujado según datos de S.T.C. Wright: *J. Exp. Bot.* 26:161-74. 1975.)

toras del crecimiento producidas en las yemas bajo días largos. Las cantidades relativas de ABA ligado y libre pueden ser más importantes a este respecto que la cantidad total del inhibidor. Los resultados de los análisis de las yemas de haya (*Fagus sylvatica*) ilustrados en la Figura 22-10 muestran que la mayor parte del ABA está en forma libre durante la entrada del letargo en octubre y noviembre, pero durante el invierno y principios de la primavera cambia o se convierte en la forma ligada. Es probable que el ABA sea producido en las hojas en otoño y se mueva a las ramas. De modo inverso, en la primavera se forman sustancias promotoras del crecimiento (sobre todo GA) y desaparecen en el otoño y principios del invierno.

OTROS FACTORES. Por supuesto el mecanismo basado en la longitud del día no es el único que funciona para determinar el letargo. Varios árboles son relativamente insensibles a la longitud del día (incluyendo algunos frutales como manzano, peral y ciruelo). Aunque las plántulas y los arbolillos jóvenes de muchas especies están claramente influenciados por los días cortos de otoño, los árboles dejan de crecer a mediados del verano, cuando la longitud del día es máxima. En este caso parece probable que un déficit en nutrientes o cambios en los constituyentes del balance hormonal determinados por algún otro factor interno o externo tengan importancia en el fenómeno. Sin embargo, Wareing ha hecho notar que este cese temprano del crecimiento no es necesariamente un letargo verdadero, que ocurrirá en el otoño como consecuencia de los días cortos, como en las semillas.

El grupo de Leopold ha hecho notar que se considera la condición de letargo como aquélla en la cual la maquinaria metabólica de la célula no funciona debido a una represión del sistema de ácidos nucleicos. Esto puede suceder por una falla de los sistemas de síntesis a causa de la carencia de alguna sustancia o intermediario crítico, o a causa de una síntesis programada de sustancias que inducen la cesación de la actividad metabólica. En experimentos con tubérculos de *Begonia* estos inves-

Tabla 22-8. Prevención de la entrada a la condición de letargo en tubérculos de *Begonia* por inhibidores de la síntesis de ácidos nucleicos y de proteínas (los inhibidores se aplicaron durante un periodo de 20 días en luz roja a 15°C, lo que normalmente induce letargo).

Inhibidor	Inhibe	Concentración, mm	Germinación después de 70 días, %	
			Tratado	Testigo
5-Fluorouracilo	Transcripción	10	87	26
2-Tiouracilo	Transcripción	10	83	11
8-Azaguanina	Transcripción	3	86	4
8-Azaadenina	Transcripción	5	91	4
5-Fluorodesoxiuridina	Transcripción	3	87	4
Canavanina	Traducción	1	90	26
Etionina	Traducción	1	69	26
Puromicina	Traducción	1	77	26
p-fluorofenilalanina	Traducción	2	67	26
Ciclo-heximida	Traducción	3	87	4

Fuente: Y. Esashi y A.C. Leopold: Regulation of the onset of dormancy in tubers of *Begonia evansiana*. *Plant Physiol.*, 44:1200-1202, 1969.

tigadores encontraron que los inhibidores de la síntesis proteica y del metabolismo de los ácidos nucleicos realmente realmente impiden que se entre en esa condición como se ve en la Tabla 22-8. Esto indica que entrar en letargo es un proceso metabólico activo que requiere de la síntesis de ácidos nucleicos y de proteína, y no un simple proceso pasivo como la cesación del metabolismo causada por una nutrición inadecuada.

FACTORES INTERACTUANTES. El fisiólogo sueco A. Vegis ha propuesto un mecanismo general de letargo basado en las interacciones de la temperatura requerida para el metabolismo y el crecimiento con el oxígeno utilizable según lo permite la testa de la semilla o las escamas de las yemas.

Vegis propone que la combinación de alta temperatura y poco oxígeno es una causa del letargo y también lo es la baja temperatura. Las yemas y las semillas se forman en el verano y la combinación de alta temperatura y poco oxígeno (en el interior de las escamas de las yemas o de la testa de la semilla) lleva a él. Esta condición continúa durante las bajas temperaturas del invierno, las cuales también ponen en marcha los procesos que llevan a romperlo. De hecho, la formación de las yemas de invierno es una respuesta a los días cortos; su letargo ocurre solamente después que están formadas. Este concepto puede modificarse para tomar en cuenta el letargo por alta temperatura de las semillas o yemas que lo sufren en el verano, como se muestra en la Figura 22-11.

Una objeción a este concepto es que esa condición está causada, como se ha visto, por factores externos a las yemas, originados en las hojas. Más aún, los primeros estadios de la producción de yemas en letargo, incluyendo la formación de escamas de las yemas, no pueden estar causados por la exclusión de oxígeno por las propias escamas. Sin embargo, Vegis ha sugerido que la formación de la yema está causada por los días cortos y por la presencia de ABA originado en las hojas, pero que el verdadero letargo está determinado por la reducción en oxígeno y las temperaturas que se aproximan al límite para el crecimiento y el metabolismo, como se muestra en la Figura 22-11.

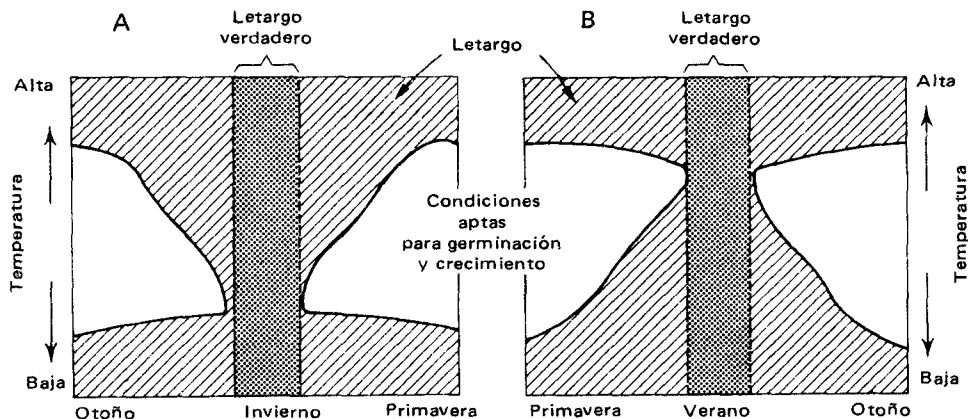


Figura 22-11. Diagrama que muestra los cambios estacionales en letargo en relación con la temperatura, de acuerdo a la hipótesis de Vegis.

Las especies del norte que poseen letargo a la temperatura fría se conducen como en (A); las especies que sufren letargo durante la estación cálida se conducen como en (B); también existen tipos intermedios. (Adaptado de A. Vegis. Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:185-215. 1964.)

El efecto del oxígeno en el rompimiento del letargo parece muy directo, en principio, y podría pensarse que el aumento de aquél sirve específicamente para acelerar la actividad respiratoria y metabólica. Pero la verdadera situación no parece ser tan sencilla. Ciertos inhibidores respiratorios como el malonato o el cianuro (ver Capítulo 6) realmente incrementan la germinación de las semillas en letargo según se ha encontrado experimentalmente, aunque normalmente deprimen la absorción de oxígeno y la respiración. Esto sugiere la posibilidad de que alguna reacción de oxidación no conectada con la respiración sea esencial en el rompimiento del letargo. El hecho de que ciertos inhibidores respiratorios aumenten la germinación sugiere que las enzimas respiratorias puedan competir en esta reacción de oxidación desconocida por el oxígeno disponible. La reacción de oxidación, sea cual sea, puede estar conectada con la destrucción o la remoción de inhibidores del crecimiento como ABA. O también los efectos del inhibidor podrían relacionarse con la observación de que la respiración insensible al cianuro (página 141) es más pronunciada, en general, en los tejidos (como los de las semillas) que están empezando a romper el letargo. Cualquiera que sea el mecanismo exacto, actualmente parece que el letargo puede estar regulado, al menos en parte, por el proceso de la integración de los sistemas metabólicos incluyendo las vías respiratorias. Se presume que están controlados e integrados por medio de algún aspecto del metabolismo hormonal.

El estudio precedente enfatiza el hecho de que el letargo no es un proceso simple, y entrar en él puede medirse por factores muy diferentes a los que lo mantienen posteriormente. De modo similar (y quizá a causa de ello) el rompimiento del letargo es un proceso complejo.

ROMPIMIENTO DEL LETARGO. En la salida del letargo de las yemas, semillas y otros tejidos parecen actuar varios mecanismos. El más importante es quizás el frío. Esto parece extraño ya que generalmente el letargo tiene lugar en el invierno y puede considerarse como un mecanismo de evasión del frío. Sin embargo, el frío es la característica más obvia del invierno, y han aparecido por evolución mecanismos que permiten que la planta mida su duración e intensidad. Como se ha visto, muchas semillas requieren frío para sobreponerse al letargo en el que entran poco después que maduran. Muchos árboles requieren de 250 a 1,000 hrs de frío para romperlo. Si se lleva un árbol en letargo a un invernadero, no empezará a crecer a menos que (o hasta que) haya tenido el periodo de frío requerido. En ciertas zonas del sur de Estados Unidos hay a veces problemas en los huertos de frutales porque el invierno no es lo bastante frío para determinar el rompimiento de las yemas en primavera; a veces es necesario un tratamiento hormonal (por ejemplo con GA) para iniciar el brote primaveral.

El tratamiento frío no es el único requerimiento para romperlo; para que se reasuma el crecimiento se requieren temperaturas cálidas y en muchas especies, días largos. Así, si en medio del invierno una planta ya ha completado su tratamiento frío, seguirá dormida hasta que se presente tiempo caluroso o se alarguen los días u ocurran ambas cosas. Un golpe de alta temperatura puede romper el letargo demasiado temprano. Una técnica estándar para forzar las flores y arbustos leñosos (como *Forsythia*) es sumergirlos en agua caliente, de 30 a 35°C, durante varias horas.

Como se ha visto, la aplicación de GA revierte el efecto causado por el ABA, impidiendo o rompiendo el letargo inducido por dicho inhibidor. Más interesante, ya que parece ser un mecanismo fisiológico natural, es el efecto del etileno. Se ha

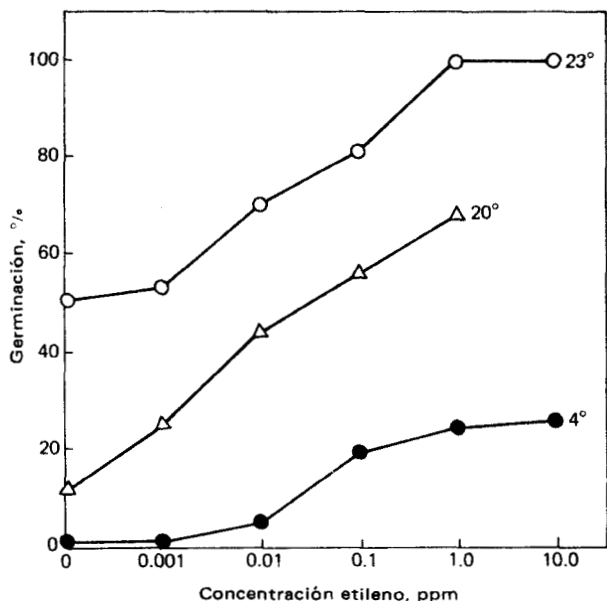
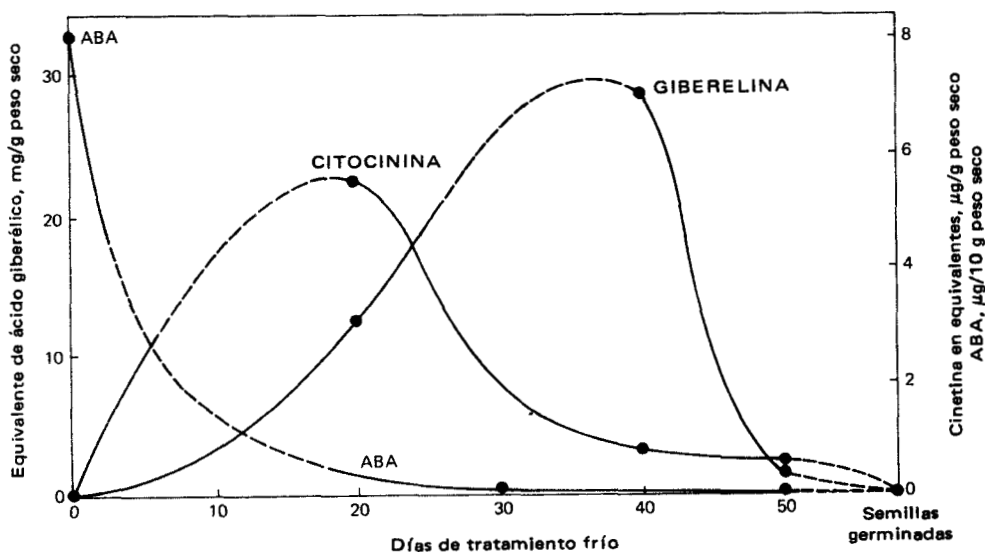


Figura 22-12. Efecto del etileno sobre la germinación de semillas de trébol (*Trifolium subterraneum* var *Dininup*) a diferentes temperaturas. (De Y. Esashi y A. C. Leopold: Dormancy regulation in subterranean clover seeds by ethylene. *Plant Physiol.*, 44:1470-72, 1969. Utilizado con permiso.)

demostrado que las semillas de algunas plantas pequeñas como el trébol rompen el letargo en respuesta a concentraciones de etileno extremadamente bajas como se muestra en la Figura 22-12. Se ha demostrado que las semillas en imbibición producen etileno. Parece probable que esto represente un mecanismo que asegura que la semilla germine solamente cuando está totalmente cubierta por el suelo; en tal caso el etileno que produce no puede escaparse y aumenta hasta una concentración suficiente para determinar el rompimiento permitiendo la germinación.

El tratamiento con frío de pregerminación que requieren algunas semillas

Figura 22-13. Cambios en los factores de crecimiento en semillas de arce azucarero (*Acer saccharum*) durante estratificación a 5°C. (Adaptado según datos de D.P. Webb, J. van Staden y P.F. Wareing: *J. Exp. Bot.*, 24:105-17, 1973.)



para romper el letargo se denomina estratificación (ver Capítulo 17, página 454). Durante la estratificación ocurren varios cambios en las hormonas más importantes como se muestra en la Figura 22-13. El ABA que inicialmente estaba muy alto, declina rápidamente. Las citocininas aumentan y luego decrecen nuevamente en tanto que las giberelinas aumentan. Finalmente, al momento de la germinación, todas las hormonas caen a un nivel bajo. Parecería que la interacción de los efectos de estas hormonas fuera importante en los procesos que ocurren durante el rompimiento del letargo.

SENESCENCIA Y MUERTE

MODELOS DEL ENVEJECIMIENTO Y LA MUERTE. Las plantas se desarrollan continuamente desde su germinación hasta su muerte. La última parte del proceso del desarrollo que lleva de la madurez a la completa y final pérdida de organización y funciones se denomina **senescencia**. Es característico del determinismo del vegetal que la senescencia no sea simplemente un descenso paulatino de los procesos vitales sino un proceso o serie de procesos muy bien ordenados y programados. Las plantas no se van “desintegrando” o “deshaciendo” al envejecer; envejecen igual que se desarrollan, de modo ordenado.

Según su hábito de desarrollo, envejecen de modos o maneras muy diferentes. Puede ser que se vuelva senil y muera como un todo al mismo tiempo, como ocurre en muchas plantas anuales después de la floración, o bien puede ocurrir una senescencia progresiva de las diversas partes conforme envejece toda la planta, quedando ciertas partes activas y en estado juvenil (generalmente las partes apicales del tallo y raíz) en tanto que las partes más viejas (particularmente las hojas viejas) se vuelven seniles y mueren. También puede ocurrir una senescencia simultánea o secuencial de una parte de la planta (como la parte aérea de perenne o bianual invernante, o las hojas de un árbol deciduo), en tanto que el resto queda vivo. Finalmente, durante el proceso de maduración de los tejidos, ciertas células como los vasos del xilema, las traqueidas o el tejido esclerenquimatoso, pueden hacerse seniles y morir aunque la planta como un todo siga aún creciendo vigorosamente.

Los modelos de la senescencia tienen diferencias importantes tanto en las causas y naturaleza de sus procesos como en el grado de reversibilidad. Algunos tipos de senescencia están estrechamente correlacionados con los eventos del desarrollo de la planta como un todo. Por ejemplo, en las plantas **monocárpicas** (aquellas que florecen solamente una vez y luego mueren) tiene una estrecha relación con el proceso de floración y el desarrollo de los frutos. Si se quitan las flores o los frutos la senescencia puede ser pospuesta; si la planta se mantiene bajo condiciones desfavorables a la floración (por ejemplo, fuera de su fotoperiodo) su senescencia puede posponerse por muchos años. De hecho, algunas plantas monocárpicas viven muchos años antes de florecer, pero cuando fructifican, mueren (por ejemplo, el maguey o *Agave*). Pero algunas plantas perennes como el pino de conos aristados (*Pinus aristata*) de las montañas de California puede alcanzar los 5,000 años.

Entonces, por una parte, la senescencia siguiente a la fructificación o la senescencia de la flor después de la fertilización es aparentemente irreversible y es una consecuencia inevitable de la floración o fructificación; por lo tanto no está bajo el control de la planta en el sentido de que pudiera estar influenciada por estí-

mulos internos o externos. Por otra parte, la rápida senescencia de una hoja cortada puede revertirse y ésta rejuvenecerse por aplicación de citocininas o poniéndola a enraizar; de manera similar, en plantas como el frijol o el tabaco las hojas viejas entran en senescencia al desarrollarse la planta, pero esta senescencia puede revertir si se corta su parte superior.

Estas observaciones sugieren que puede haber más de un proceso de agente causal de la senescencia característico según las diferentes situaciones o los diferentes tejidos. Esto afirma la idea de que no es simplemente un descenso paulatino de las células y tejidos sino una parte programada en el desarrollo. La senescencia es a menudo una gran ventaja para las plantas que entrarían en serias dificultades si no ocurriese. La caída de las hojas en los árboles deciduos es una parte esencial en la adaptación al invierno. A menudo las hojas más viejas de las plantas herbáceas envejecen y mueren, y su contenido de nutrientes es transportado para la nutrición de las partes en crecimiento. La senescencia y la muerte son esenciales para el funcionamiento de las células del xilema y del esclerénquima. Estas funciones son tan importantes que es improbable que ocurran al azar.

ASPECTOS METABÓLICOS DE LA SENESCENCIA. A nivel celular la senescencia parece estar controlada rígidamente si bien no se conocen los mecanismos de control. Las células senescentes sufren una reducción de su estructura y la mayoría de las inclusiones membranosas subcelulares se rompen. Se ha sugerido que la vacuola actúa como un lisosoma, secretando enzimas hidrolíticas que digieren el material celular que ha dejado de ser necesario. Es evidente que ocurre algún tipo de destrucción del tonoplasto y las enzimas hidrolíticas se liberan al citoplasma. Sin embargo, la situación no es tan simple pues también se reduce la estructura interna de los cloroplastos y mitocondrias, y parece que esto sucede antes que se rompan sus membranas externas. Por lo tanto, parece probable que se inicien procesos de degradación o se eliminen procesos de síntesis, tanto en los organelos como en las células. Posiblemente la misma señal que causa la senescencia en las células es percibida también por sus organelos provocando que lleguen a la senectud simultáneamente.

En el metabolismo y contenido de los órganos en senescencia tienen lugar cambios conspicuos. Se ha observado un decrecimiento en el DNA, RNA, proteínas, iones inorgánicos y varios nutrientes orgánicos. Ocurren cambios profundos en la velocidad de ciertas reacciones metabólicas. Algunos de los rasgos del metabolismo de hojas senescentes se muestran en la Figura 22-14. La fotosíntesis decrece un poco antes que se inicie la senescencia y la destrucción de la clorofila no ocurre sino hasta mucho más tarde; probablemente esto se debe a la reducción en la demanda de productos fotosintetizados que, como se ha visto (Capítulo 21, página 551), controlan la tasa de la fotosíntesis hasta cierto punto. Pero conforme empieza la senescencia y decrecen las proteínas y la clorofila, ocurre una mayor declinación de la fotosíntesis. Poco después se advierte un climaterio respiratorio. El nitrógeno soluble aumenta brevemente al producirse el rompimiento de las proteínas, pero estos compuestos se transportan a otro lado rápidamente. Cuando ocurre la muerte se han salvado muchos de los valiosos nutrientes de las hojas transportándose a las partes de la planta aún en crecimiento.

La pérdida de muchas sustancias poliméricas importantes en las hojas senescentes (por ejemplo RNA, DNA, proteínas) sugiere que la actividad degradativa se acelera en gran medida en la senescencia. El fisiólogo canadiense R.A. Fletcher y su grupo han investigado las cantidades de enzimas hidrolíticas que hay en las hojas

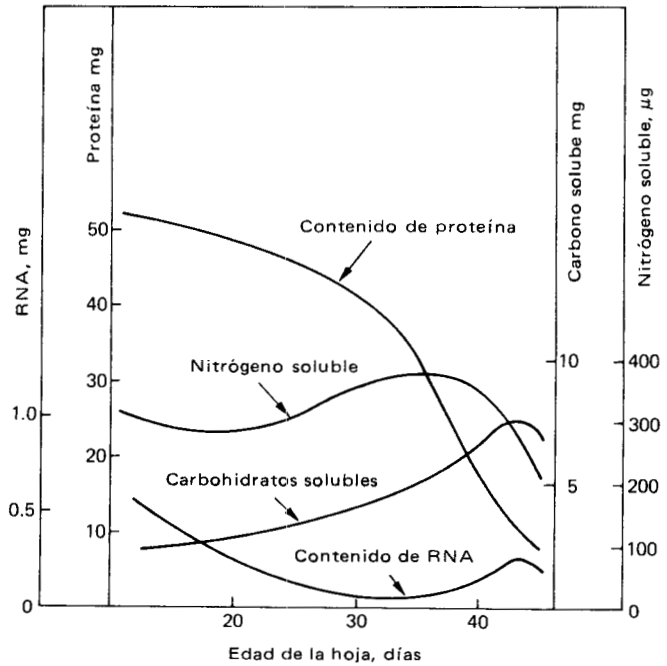
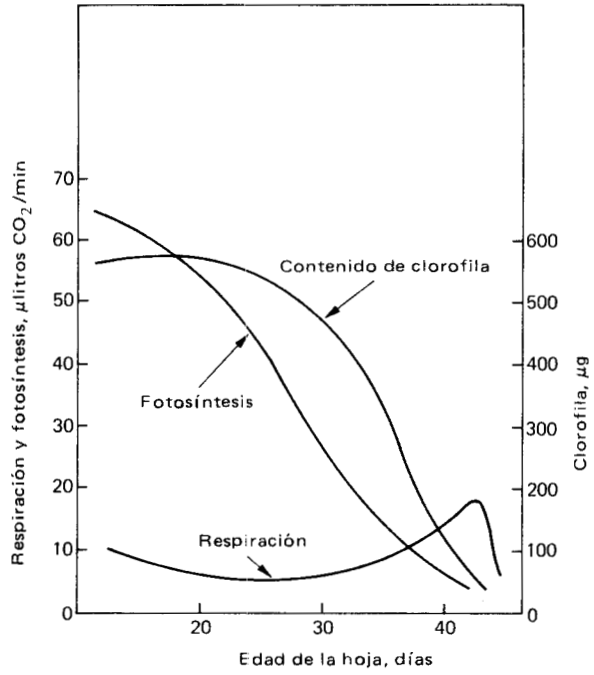


Figura 22-14. Algunos cambios que ocurren durante la senescencia en hojas de frijol (*Phaseolus vulgaris*). (Datos de prácticas de laboratorio y experimentos de los asociados del autor en su laboratorio.)

Tabla 22-9. Pérdida de enzimas degradativas en hojas senescentes.

Días después del tratamiento		Hojas de frijol		Hojas de rábano	
		RNA % al testigo	RNAasa % al testigo	Clorofila % al testigo	Clorofilasa % al testigo
0	Testigo	100	100	100	100
4	Senescente	—	—	66	29
4	Tratada con citocinina	—	—	93	91
8	Senescente	—	—	30	0
8	Tratada con citocinina	—	—	78	65
9	Senescente	51	36	—	—
9	Tratada con citocinina	94	60	—	—

Fuente: Adaptada de datos de D.R. Phillips, R.F. Horton y R.A. Fletcher: *Physiol. Plant*, 22:1050-54, 1969.

de frijol y de rábano. Contrariamente a lo esperado, encontraron que estas enzimas degradativas disminuían extremadamente durante la senescencia como se ve en la Tabla 22-9. Más aún, si ésta revierte por aplicación de citocininas, la cantidad de enzimas de degradación sube en lugar de bajar. Esto quiere decir que las pérdidas durante ese periodo se deben a un descenso en la síntesis más que a un aumento en la degradación. Muchos compuestos poliméricos como las proteínas y el RNA se están produciendo cíclicamente en una hoja con metabolismo activo; es decir, continuamente se están rompiendo y resintetizando. En las hojas senescentes esta producción cíclica decrece y se detiene. La implicación es que la porción de síntesis del ciclo se detiene o decrece más rápidamente que la porción degradativa aunque esta última pueda también tener una tasa decreciente.

COMPETENCIA POR NUTRIENTES EN LA SENESCENCIA. El fisiólogo alemán H. Molisch sugirió en la década de 1920 que la senescencia podía estar causada por deficiencias nutricionales. Las diferentes partes de la planta compiten por nutrientes, y los frutos y ápices en desarrollo, por ejemplo, pueden crear una mayor demanda en el transporte y acumular así tal cantidad de nutrientes utilizables que las hojas viejas sufran por su carencia. Molisch notó que si se quitan los frutos, semillas o ápices en crecimiento, la senescencia de otras partes de la planta como las hojas se retarda mucho. Esta teoría puede adaptarse a ideas posteriores sobre la dirección del transporte por las hormonas, si se postula que las carencias de nutrientes en las hojas viejas se debe a la dirección del transporte por hormonas producidas en los ápices en crecimiento o en los frutos en desarrollo. El efecto de las citocininas que retrasan o impiden la senescencia al ser aplicadas a las hojas podría ser causar la división celular, posiblemente acompañada de producción de IAA, la que actuaría dirigiendo el transporte hacia el área donde se produce.

Esta visión es extremadamente simple y por lo tanto atractiva. Desafortunadamente varias observaciones hacen poco probable que sea correcta. Por ejemplo, en las plantas dioicas, las que llevan flores masculinas, que no dan frutos y no requieren nutrición adicional, sufren sin embargo igual senescencia que las plantas hembra que fructifican. Si a las plantas anuales como *Xanthium* se les impide flo-

recer dándoles días cortos continuos, eventualmente se tornan seniles sin haber floreado jamás. Más aún, la senescencia en las hojas cortadas puede ser revertida y la hoja rejuvenecida por aplicación de cinetina, pero la de las hojas adheridas a la planta no puede ser revertida. Finalmente, no es posible retardarla en plantas anuales que han floreado o fructificado incluso con aplicaciones masivas de fertilizantes. Si la competencia por nutrientes fuese una causa primaria de la senescencia debería esperarse los efectos opuestos en los ejemplos mencionados.

EFFECTOS DE LOS FACTORES DEL DESARROLLO. Una pista sobre las causas de la senescencia fue proporcionada por la observación de que cuando una hoja cortada, senescente, empieza a formar raíces, aquélla empieza a revertirse. Esto sugiere que las raíces producen algo que es transportado a las hojas e impide o revierte la senescencia. Los científicos, investigando en Estados Unidos y Alemania, descubrieron que las citocininas aplicadas a las hojas la revierten en el área en que se aplicaron, como lo muestra en la Figura 22-15. Investigaciones posteriores demostraron indudablemente que las raíces producen citocininas y actualmente hay una certeza razonable de que la hormona antisenescente que se transporta de la raíz es, de hecho, una o un grupo de citocininas.

El mecanismo de acción de la citocinina no está totalmente claro, pero existen indicaciones en los experimentos de Mothes. Éste encontró que cuando se coloca en una hoja una gota de cinetina u otra citocinina, varios nutrientes orgánicos e inorgánicos son movilizados en áreas periféricas de la hoja y van hacia el área tratada con cinetina. No está claro si el incremento de la nutrición es la causa inme-



Figura 22-15. Hojas de tabaco cortadas de la planta y tratadas con Cloramfenicol que estimula la senescencia.

Seis días antes de que se tomara la fotografía la mitad derecha de cada una de las hojas de la izquierda se asperjó con agua; la mitad derecha de las hojas de la derecha se asperjó con una solución de cinetina. El área asperjada con cinetina ha retenido el color verde. (De L. Engelbrecht y K. Nogal: Zur Frage der Kinetinwirkung gegenüber der Stoffwechselhemmung durch Chloramphenicol. *Flora*, 154: 267-78. 1964. Con permiso de una fotografía original por cortesía del Dr. Engelbrecht.)



Figura 22-16. Retardo de la senescencia de la hoja primaria de una planta de frijol tratada con 30 mg/litro de benciladenina (derecha) comparada con una tratada con agua (izquierda). (De R.A. Fletcher: Retardation of leaf senescence by benzyladenine in intact bean plants. *Planta (Berlin)* 89:1-8. 1969. Con permiso. Fotografía cortesía del Dr. R.A. Fletcher.)

diata del rejuvenecimiento o si la citocinina causa la ocurrencia de otros sucesos que dan por resultado tanto el rejuvenecimiento como la movilización de nutrientes.

Hace tiempo que el fisiólogo británico A.C. Chibnall encontró que las hojas cortadas, carentes de raíces, invariablemente se tornan seniles aunque se cultiven en una solución nutritiva completa; parecería, por lo tanto, que el rejuvenecimiento no es específicamente el resultado de una movilización de los nutrientes inducida por la citocinina. Sin embargo, se sabe que las citocininas causan la división celular y estimulan muchos procesos metabólicos, incluso la síntesis de proteína, DNA y RNA. La investigación de J. Cherry sugiere que las citocininas podrían proteger al DNA de su degradación (ver Capítulo 23) permitiendo así la continuación de la síntesis proteica aun en presencia de actividad de la RNAasa. Este aspecto de la actividad de las citocininas es por lo tanto el más probable para explicar su efecto rejuvenecedor. A menudo las células con activo metabolismo producen IAA, y éste puede ser responsable del transporte direccional de nutrientes (ver Capítulo 21, página 560).

Hay que preguntar: ¿por qué ciertas hojas (las viejas) que están en la planta se vuelven seniles y otras (las jóvenes) no? Aparentemente ambas clases tienen igual acceso al sistema radical. La respuesta está en el hecho que el movimiento de nutrientes tiende fuertemente hacia las partes más jóvenes y con crecimiento más

activo (ver Capítulo 21). Esta direccionalidad del transporte es posiblemente el resultado de una producción de auxina más enérgica en los tejidos en rápido crecimiento: se ha demostrado que las auxinas incrementan el transporte hacia el sitio de su aplicación o producción. El movimiento de las citocininas a partir de la raíz puede estar afectado de igual manera; así, la senectud puede ser el resultado de la carencia en las hojas viejas no tan sólo de nutrientes, sino también de citocininas. La aplicación de la citocinina benciladenina previene la senescencia en las hojas viejas en las plantas de frijol como se ve en la Figura 22-16. Esto sugiere que la causa de la senescencia es seguramente una falta de citocininas.

Como siempre, hay complicaciones. No todas las plantas responden a las mismas hormonas. Las citocininas se muestran más efectivas en muchas plantas herbáceas. Las giberelinas son efectivas para retardar la senescencia del diente de león (*Taraxacum officinale*) y del fresno (*Fraxinus*) y los niveles de giberelina endógena caen progresivamente durante la senescencia de la hoja. Se ha encontrado que las auxinas (IAA y 2, 4-D) retardan la senescencia en ciertos árboles, aunque no siempre tienen este efecto en todas las plantas. El etileno promueve enérgicamente la senescencia en muchos tejidos; tiene un papel fisiológico en los frutos en maduración y en ellos su concentración puede aumentar alcanzando niveles fisiológicamente efectivos.

Hay fuertes evidencias que sugieren que el etileno está íntimamente conectado con el envejecimiento; aplicado externamente tiene un fuerte efecto "fitogerontológico". Los fisiólogos americanos A.D. Hanson y H. Kende han demostrado que el etileno proviene en gran parte o exclusivamente del aminoácido metionina. La metionina está también involucrada en las reacciones de metilación que guardan una concentración baja en las plantas jóvenes en crecimiento activo. Conforme decrece la actividad el contenido de metionina aumenta mucho y tiene lugar síntesis de etileno. La inferencia es que éste puede ser parte integral del proceso de envejecimiento, pero no lo causa. La causa básica del envejecimiento es aún desconocida.

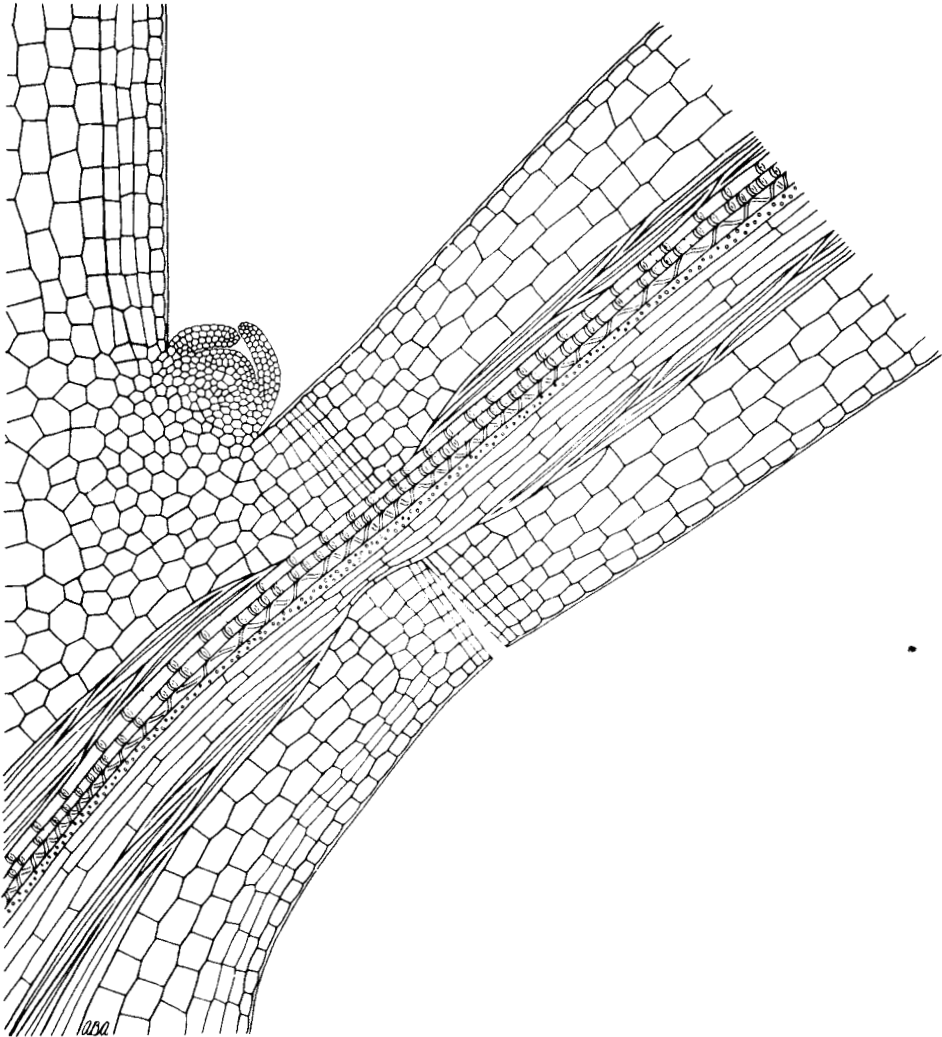
ABSCISIÓN. La abscisión de las hojas y frutos es una de las características más obvias de la senescencia. Las hojas no caen simplemente porque están muertas. Cerca de la base de la hoja se desarrolla una zona de división celular, la zona de abscisión, formándose numerosas paredes celulares que forman ángulo recto con el eje longitudinal del pecíolo, como se ve en la Figura 22-17. Luego se forman pectinasas y celulasas en las células de esta zona, como se ve en la Figura 22-18, las que disuelven la lámina media de las paredes transversales de estas células rompiéndose el pecíolo. Las conexiones vasculares se rompen y por lo general se taponan por formación de *tilosas* (depósitos de sustancias gomosas) y capas de células suberosas. Así hay por lo menos dos importantes eventos involucrados en la abscisión: división celular y formación de hidrolasas. Ambos son procesos de metabolismo activo y por lo tanto deben ser una parte programada del desarrollo de la planta.

Parece que la abscisión se inicia a continuación de la cesación del crecimiento y del metabolismo activo de la hoja. Pero la formación de la capa de abscisión no es por sí misma la senectud; lo que constituye la senescencia es una continuación del proceso de desarrollo. El contenido de proteína y de RNA de la zona de abscisión se incrementa durante la misma y la formación de esa zona puede ser inhibida por varios inhibidores del metabolismo y de la síntesis proteica. Parece aclarado, sin embargo, que ocurre solamente cuando el limbo de la hoja está en la senectud, y

los nutrientes requeridos para el metabolismo de esa zona vienen en su mayoría de los que liberan las células seniles de la hoja.

Las causas de la abscisión incluyen varios eventos intercalados. Parece posible que intervengan ciertas sustancias inhibitoras del desarrollo. Uno de los descubridores del ABA trataba de encontrar un factor de la senescencia en las hojas del algodónero y es sabido que el contenido de ABA en los frutos en maduración aumenta en gran medida al tiempo del desarrollo de los mismos. Es claro que el ABA estimula la abscisión en los pecíolos cultivados *in vitro* así como también el GA (Figura 22-19). Pero no puede ser éste el único factor involucrado porque el ABA inhibe la síntesis de RNA y para la abscisión se requiere crecimiento. La senescencia está probablemente muy relacionada con el descenso en el abastecimien-

Figura 22-17. Dibujo de la zona de abscisión mostrando la línea de separación. La separación de las células tiene lugar a través de la zona de abscisión dejando intactas las células en la línea de abscisión. (Dibujo Mrs. A.B. Addicott. Original por cortesía del Dr. F.T. Addicott.)



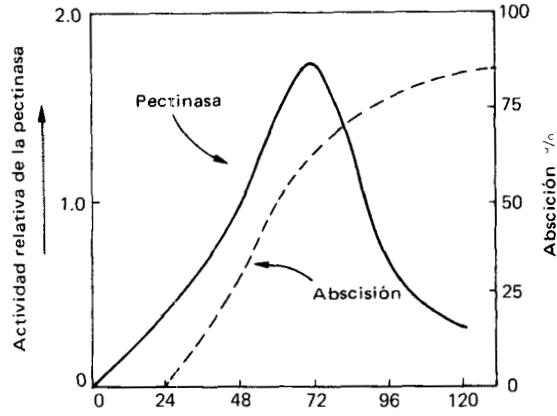


Figura 22-18. Actividad de la pectinasa y abscisión de pecíolos de frijol cortados de la planta, consiguientes a la supresión del limbo de la hoja. (Datos de H.W. Mussell y D.J. Morré: *Plant Physiol.*, 43:1545-59. 1968.)

to de citocinina; la abscisión puede seguir automáticamente después de la senescencia. Esta idea se refuerza porque conforme envejecen las hojas decrece su producción de auxina como se muestra en la Figura 22-20. La adición de auxina al pecíolo o al limbo de una hoja en senescencia impide la formación de la capa de abscisión previniendo así la caída. Por lo tanto, la abscisión puede ser una serie de eventos programados de antemano que empiezan solamente cuando el abastecimiento de auxina de la hoja alcanza un nivel bajo específico. Esto sucede cuando la hoja envejece y empieza su senilidad.

El etileno desempeña un papel en la abscisión foliar. Cuando se cortan los pecíolos se forma una capa de abscisión en el término de unos 3 días y la fuerza requerida para romper el pecíolo decrece abruptamente. La adición de etileno acelera fuertemente este proceso como se ve en la Figura 22-21. Si se quita el etileno, la formación de la capa de abscisión procede con la tasa original (la del testigo) (Figura 22-22).

Se ha sugerido que el etileno tiene un doble efecto: una acción gerontológica que causa o acelera la senescencia en la hoja, y una acción estimulante inductora

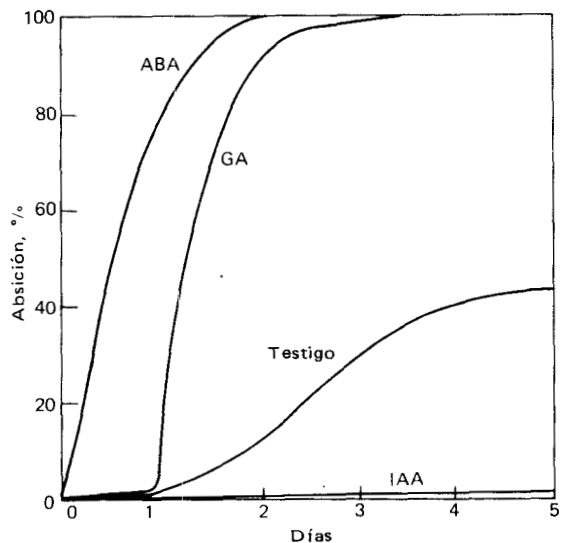


Figura 22-19. Influencia de ABA, GA e IAA (como derivados trimetilsilil) en la abscisión de pecíolos de algodón cortados. (Redibujado según datos de L.A. Davis, D.E. Heinz y F.T. Addicott: *Plant Physiol.* 43: 1389-94. 1968.)

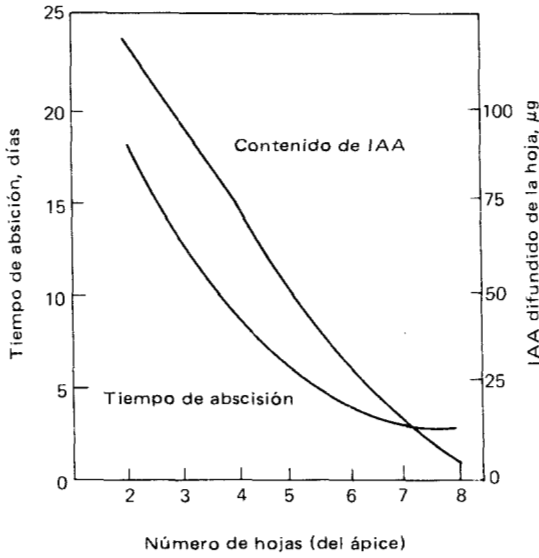


Figura 22-20. Al envejecer las hojas de *Coleus* muestran una declinación en el tiempo requerido para el desarrollo de la abscisión después de suprimir el limbo y una declinación correlativa en el contenido de auxina difusible. La edad de la hoja se toma como equivalente a su posición en la planta, siendo la hoja número 1 la más cercana al ápice del tallo. (Adaptado según datos de R. M. Myers: *Bot. Gaz.*, 102:323-38. 1940.)

Figura 22-21. Declinación progresiva en la fuerza en la zona de abscisión con el tiempo posterior al corte. La curva de las plantas testigo está comprada con las curvas que desarrollan pecíolos de frijol cortados bajo 0.1 y 1,000 ppm de etileno. (De R.K. de la Fuente y A.C. Leopold. *Kinetics of abscission in the bean petiole explant. Plant Physiol.*, 44:251-54. 1969. Con permiso.)

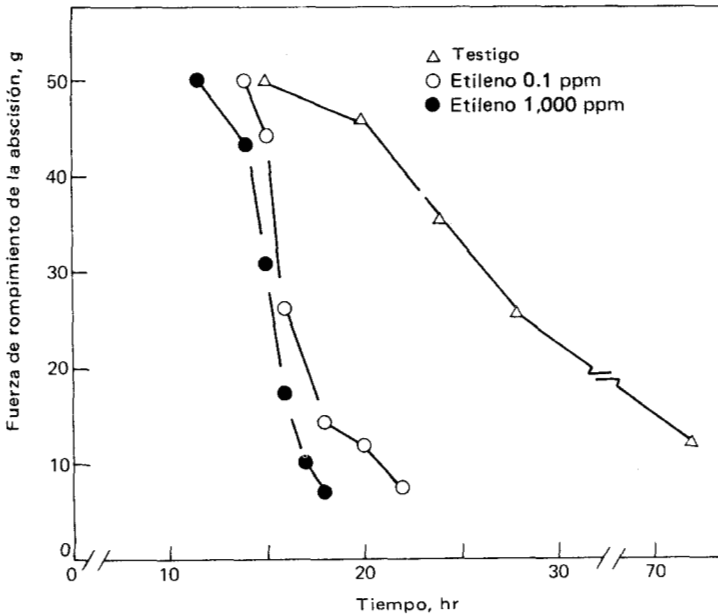
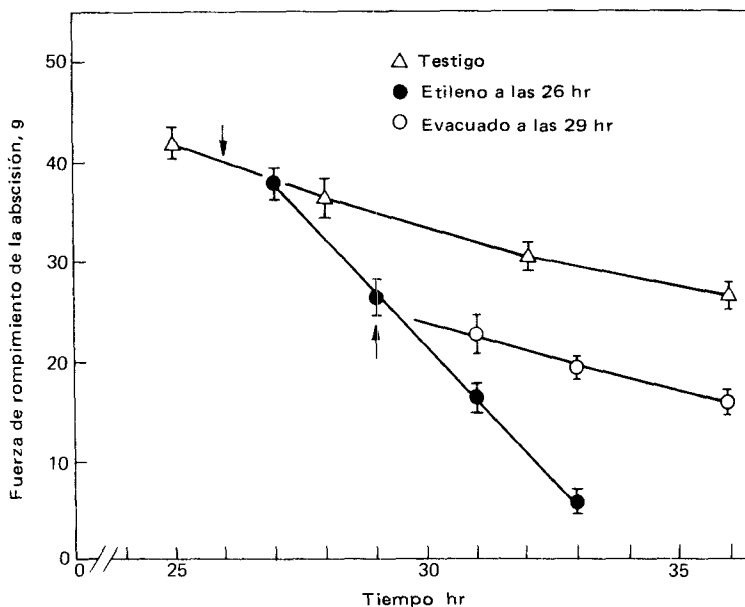


Figura 22-22. Cambios en la declinación de la fuerza de rompimiento en la abscisión consiguiente a la introducción de 1 ppm de etileno (después de 26 hr) y remoción del etileno por evacuación (29 hr después del corte). Las flechas indican las veces que el etileno se adicionó o evacuó. Las líneas verticales indican errores estándar. (De R.K. de la Fuente y A.C. Leopold: Kinetics of abscission in the petiole explant. *Plant Physiol.*, 44:251-54. 1969. Utilizado con permiso.)



de enzimas que degradan las paredes celulares en la zona de abscisión. Este último efecto es contrarrestado por el IAA como se muestra en la Tabla 22-10. Aunque se ha encontrado que el tratamiento con IAA impide la abscisión, realmente estimula su tasa cuando se hace una aplicación tardía (después que aquélla se ha iniciado). Esto puede estar en relación con la formación de etileno estimulada por el IAA. Se sabe que algunas hojas elevan bruscamente y por corto tiempo su producción de IAA en las senectud, poco antes de morir. En este estado el IAA actúa probablemente estimulando la abscisión más que impidiéndola.

Tabla 22-10. Incremento en la actividad de la celulasa en la zona de abscisión de las hojas de frijol, afectada por el etileno o por la auxina sintética ácido 2,4,5-triclorofenoacético (2,4,5-T).

	Actividad, % al testigo
Testigo	100
+ etileno	166
+ 2,4,5-T	23

Fuente: Adaptada según datos de R.F. Horton y D.J. Osborne: *Nature*, 214: 1086-88, 1967.

El cuadro completo puede resumirse de la siguiente manera: el crecimiento decrece, causado en parte por la producción de ABA que es resultado de los días cortos, y en parte por un descenso en el abastecimiento de citocinina y de factores nutricionales lo que es resultado del descenso en la producción de IAA. Presuntamente este es el primer estado de la senescencia. Como resultado del descenso en la tasa de crecimiento, la producción de IAA se deprime mucho y empieza la formación de la capa de abscisión. Una consecuencia posterior del descenso en la producción de IAA puede ser una fuerte reducción del transporte a las hojas; por esta razón, y quizás por otras, la senescencia avanza rápidamente. Una consecuencia frecuente de la senescencia progresiva es la producción de etileno; éste estimula la producción de enzimas que degradan la pared celular en la zona de abscisión y ocurre la caída. Para entonces la senescencia ha avanzado al punto que la hoja ha muerto, o casi, y la mayoría de los nutrientes que pueden movilizarse han sido exportados. Después de la abscisión las células suberosas y las tilosas sellan la herida dejada por la caída.

LECTURAS ADICIONALES

Ver la lista del Capítulo 16.

Addicott, F.T., y J.L. Lyon; Physiology of abscisic acid and related substances. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 139-64. 1969.

Taylorson, R.B. y S.B. Hendricks: Dormancy in seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 331-54. 1977.

Villiers, T.A.: *Dormancy and the Survival of Plants*. Edward Arnold Ltd. Londres. 1975.

Wareing, P.F. y P.F. Saunders: Hormones and Dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22: 261-88. 1971.

Woolhouse, H.W.: *Ageing Processes in Higher Plants*. Oxford University Press. Londres. 1972.

ACCIÓN DE LAS HORMONAS Y REGULADORES DEL CRECIMIENTO

INTRODUCCIÓN

En los seis capítulos precedentes se ha considerado el determinismo de la planta en una secuencia que se aproxima a la de su ciclo de vida. El fenómeno común que se encuentra en cada fase del desarrollo y del determinismo del vegetal es el control por medio de hormonas o fitorreguladores. Se han revisado algunos de los muchos procesos diversos y de los modelos mecanísticos que están influenciados por cada hormona.

Ahora se resumirá la información existente sobre el mecanismo o mecanismos por los que dichas hormonas llevan a cabo sus diversos efectos.

Uno de los aspectos más asombrosos de la fisiología vegetal es el que un pequeño grupo de compuestos de gran simplicidad química, las fitohormonas, produzcan una variedad de efectos tan extraordinaria en un número tan grande de situaciones diferentes. Algunos de ellos varían en tal amplitud (por ejemplo, los efectos del IAA sobre la pared celular, la absorción del agua, el crecimiento, el metabolismo, el transporte, la fotosíntesis y el alargamiento de la célula) que sugieren una variedad de mecanismos de acción hormonal diferentes. No obstante, el principio de Occam "no se deben multiplicar innecesariamente las causas" sigue siendo muy atractivo. Si hay solamente un sitio o modo de acción para una hormona, éstos servirán como un concepto unificador que será una ayuda para encontrar un orden en el caos de la acción hormonal.

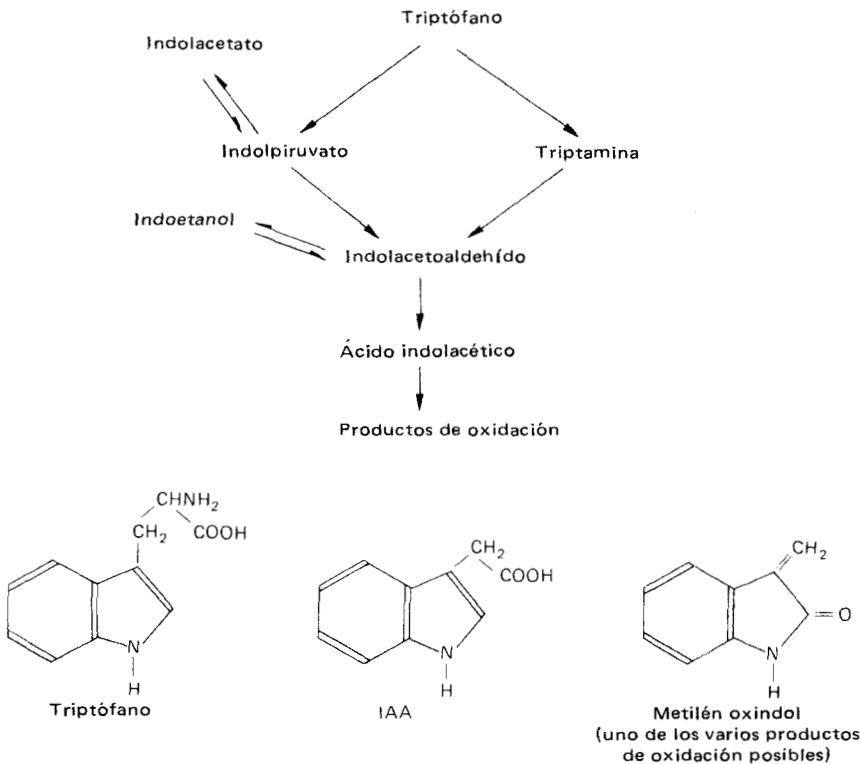
Por esta razón muchas de las investigaciones en bioquímica de las hormonas se han dirigido a encontrar un efecto de control único, rector, para cada hormona. El lugar más natural para buscar un efecto así, es a nivel genético: el reprimir, desreprimir, seleccionar o modificar los diversos programas del desarrollo contenidos en el genomio de la célula. Desde tal punto de vista las hormonas se considerarían como selectoras, activadoras o modificadoras de un programa total en lugar de llaves individuales que operan sobre pasos individuales en muchas vías metabólicas independientes y no relacionadas entre sí. Es posible que las hormonas actúan en ambas maneras. Sin embargo la evidencia reciente indica que hay niveles de acción hormonal básicos y generalizados que claramente se sobreponen en importancia a cualquier acción específica sobre enzimas individuales o sobre las reacciones metabólicas.

AUXINAS

SÍNTESIS, MOVIMIENTO E INACTIVACIÓN. El control hormonal puede lograrse por la operación de la hormona de manera específica o general, o bien por el establecimiento de gradientes de concentración polarizados en los tejidos. Los gradientes se desarrollan por la síntesis localizada de una hormona, por su movimiento o transporte y por su destrucción. El crecimiento parece ser un requisito para la síntesis de IAA y éste parece producirse principalmente en los ápices en desarrollo, hojas en expansión y tejidos con igual actividad meristemática. Hay problemas con respecto a la raíz; algunos experimentos sobre crecimiento radical sugieren que la auxina es el agente mediador en el control de la morfología de la raíz por el ápice. Sin embargo, la cantidad de auxina presente en la raíz es casi inmesurable y no se ha tenido una evidencia directa de que se produzca en ese órgano. Parece más probable que la auxina presente en la raíz se transporte del tallo, pero este problema no se ha resuelto aún. Las reacciones bioquímicas que llevan a la síntesis de IAA y de sus derivados se describen en el Capítulo 9, página 258. Las principales vías de síntesis del IAA se resumen en la Figura 23-1.

El transporte polar de la auxina es responsable en gran parte de su especificidad de acción. Las razones de que el transporte sea polar no están claras, pero pueden relacionarse con los gradientes eléctricos o iónicos y la permeabilidad diferencial de la auxina en forma iónica o como ácido libre. La auxina se mueve con extrema lentitud, no mayor de la que podría esperarse por difusión de célula

Figura 23-1. Vías de síntesis del IAA en las plantas y estructura de algunos compuestos del indol importantes.



la célula a través de las paredes de las mismas. Su movimiento no es totalmente basipétalo; numerosos experimentos recientes han demostrado que si se aplica IAA radioactivo se mueve de modo acropétalo con velocidad considerable. Desafortunadamente no es posible determinar cuánta se mueve así o qué proporción del complejo total móvil de auxinas está involucrado. Parece posible que pueda moverse simultáneamente en direcciones opuestas, pero en diferentes tejidos o en diferentes columnas de células. A.C. Leopold ha notado que muchas condiciones o factores que influyen en el transporte del IAA influyen también en sus efectos sobre el crecimiento en la misma proporción. Esto sugiere que el transporte y los mecanismos que regulan el crecimiento están relacionados estrechamente y tal vez tengan un proceso primario común.

Las auxinas se producen casi continuamente por algunos tejidos de la planta; sin embargo no se acumulan en grandes cantidades. Esto significa que algún proceso, o procesos, de inactivación o de destrucción deben ocurrir. De hecho su inactivación es una parte importante del sistema por el que se logran el control y la correlación del desarrollo, pues la concentración de auxina en un sitio dado es proporcional tanto a la tasa de su producción o transporte como a la tasa de su destrucción.

Una de las distinciones más importantes entre las auxinas naturales como el IAA y algunos de los herbicidas auxínicos sintéticos como los ácidos 2,4-dicloro fenoxiacético (2,4-D) o 2,4,5-tricloro fenoxiacético¹ (2,4,5-T) es que los compuestos sintéticos son más estables. Quizá por ser compuestos no naturales hay pocos sistemas enzimáticos que los atacan con facilidad. Por tanto se acumulan más fácilmente e intoxican a la planta. Una de las dificultades para experimentar con auxinas como IAA es que la auxina adicionada es inactivada muy rápidamente en la mayoría de los tejidos y a menudo es muy difícil mantener concentraciones más altas de lo natural en los tejidos experimentalmente.

Otra dificultad experimental es que numerosas bacterias degradan al IAA. Las áreas donde se maneja frecuentemente, particularmente lugares no estériles como invernaderos, tienden a desarrollar una población apreciable de microorganismos que lo oxidan. Esto hace que una de las consideraciones experimentales de mayor importancia sea el tener condiciones estériles. Un pequeño número de bacterias contaminantes puede destruir una cantidad muy grande (en relación con las cantidades que se usan generalmente) de IAA en corto tiempo.

Se conocen varios modos de destrucción o inactivación del IAA. Puede ser oxidado irreversiblemente formando metileno oxindol por una enzima distribuida ampliamente (Figura 23-1). Originalmente se pensaba que éste era un compuesto inactivo, pero ahora se ha demostrado que actúa como un inhibidor del desarrollo en levaduras, bacterias y ciertos sistemas de plantas superiores.

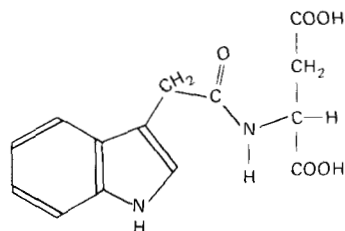


Figura 23-2. Ácido indolacetilaspártico, producto de conjugación del IAA con el ácido aspártico.

¹ N. del T.: el original dice ácido tricloro benzoico, pero este compuesto no es auxínico ni se abrevia 2,4,5-T.

Sin embargo, aún no está claro si el metileno oxindol se involucra normalmente en el desarrollo. El IAA puede ser destruido por peroxidases o por oxidases que interactúan directamente con el oxígeno molecular. También puede ser descarboxilado enzimáticamente.

Otro modo importante por el que el IAA puede ser inactivado rápidamente es por su conjugación con una variedad de compuestos generalmente en disposición en la célula. El fisiólogo canadiense W.A. Andreae descubrió que el IAA se conjuga rápidamente con el ácido aspártico en la raíz, formando el péptido derivado aspartil-IAA (Figura 23-2). Evidentemente puede conjugarse con varios otros compuestos, incluyendo otros aminoácidos, ciertos azúcares y polisacáridos y proteínas. No está claro si el IAA conjugado puede liberarse con facilidad, pero muchos conjugados se consideran inactivos solo temporalmente, así que su formación constituye realmente un almacenaje más que una inactivación. Sin embargo, cualquiera sea su permanencia, los conjugados sirven para reducir la concentración de IAA en los tejidos.

Aparecen algunos interrogantes sobre la cantidad total de IAA que hay naturalmente en los tejidos. No todo puede extraerse de éstos con igual facilidad y parece probable que mucho de lo que esté ahí se encuentre en forma de almacenaje o conjugado. Se ha sugerido que se transporta en forma de conjugado pero esta opinión no es muy aceptada. Los experimentos recientes demuestran que las auxinas están fuertemente compartimentadas en las células y que la regulación de su síntesis y destrucción, así como también su acción, debe estar relacionado con esta compartimentación.

IAA Y FORMACIÓN DE ETILENO. Se ha demostrado que el IAA estimula la formación de etileno en muchas situaciones y éste causa la epinastia y muchos de los efectos formativos que también se atribuyen al IAA. El resultado es que por un tiempo se sospechó que la acción primaria del IAA era causar la formación de etileno. Sin embargo, se ha hecho notar que éste tiene efectos opuestos al IAA en ciertos casos. Por ejemplo, el efecto de ambos en la senescencia y en la abscisión son por completo diferentes. Además, es dudoso que se produzca etileno en cantidad suficiente para alcanzar una concentración efectiva, particularmente en los tejidos del tallo donde se difundirá rápidamente hacia el exterior.

En las raíces la situación es diferente. Los fisiólogos americanos A.V. Chadwick y S.P. Burg han demostrado que el IAA estimula la formación de etileno en la raíz y que los efectos de la auxina en ella (particularmente el geotropismo) pueden atribuirse al etileno más que al IAA directamente. El etileno inhibe el crecimiento de la raíz, como el IAA, y la inhibición es suprimida en gran parte por el dióxido de carbono. Se ha observado una estimulación por el dióxido de carbono de varios sistemas en desarrollo afectados por las auxinas, incluyendo los coleóptilos de pastos, y se piensa que el dióxido de carbono es un inhibidor competitivo del etileno. Muchos de los efectos que se habían atribuido previamente a la auxina son causados por la sola aplicación de etileno. Dado que las raíces están encerradas en el suelo, el etileno ahí producido no difunde al exterior tan rápidamente así que pueden alcanzarse concentraciones efectivas. Por lo tanto parece probable que el etileno tenga importancia como mediador de los efectos de la auxina en la raíz. Este tópico se considerará en este capítulo en la sección que trata del etileno.

EFFECTO DEL IAA SOBRE ENZIMAS ESPECÍFICAS. Se ha informado que el IAA es-

timula en forma directa (posiblemente alostérica) a la enzima que condensa el citrato en los cotiledones de maíz, e inhibe la descarboxilación del piruvato y del α -cetoglutarato en el ciclo de Krebs en las raíces de chícharo. Así, hay cierta evidencia de que el IAA pueda afectar directamente la operación de ciertas enzimas clave en el metabolismo energético de la célula, pero estos efectos no están del todo claros. Se ha observado que ciertas reacciones de fosforilación son afectadas por el IAA en células intactas pero no en extractos libres de células. Esto sugiere que para que el IAA afecte las reacciones metabólicas se precisa de la integridad de la célula. De ser así, es improbable que tenga un efecto directo sobre las reacciones enzimáticas y que más probable que lo tenga sobre un aspecto básico del metabolismo o de la estructura celular (por ejemplo, la permeabilidad de la membrana) que ocurra solamente en las células intactas. Se ha sugerido que tiene un efecto sobre la RNA polimerasa, pero éste puede ser también un efecto secundario mediado por alguna otra hormona (se han implicado tanto las giberelinas como las citocininas) bajo el control del IAA.

Un punto interesante que relaciona la síntesis de auxina y su control es que el IAA inhibe fuertemente a la enzima indol etanol oxidasa. Esta es una enzima importante en una de las principales vías de síntesis del IAA (ver Figura 23-1), al parecer la más importante en ciertas plantas. Este descubrimiento del fisiólogo norteamericano W.K. Purves indica que la síntesis de auxina puede estar bajo un control de retroacción o autocontrol al menos en plantas como el pepino, en las que ésta es la vía principal de síntesis de la auxina.

AUXINAS Y TRANSPORTE. Hasta el presente no se entienden los efectos del IAA y de otras auxinas sobre el transporte de los metabolitos. Como se describió en el Capítulo 21, la aplicación de IAA o de auxinas sintéticas parece causar una demanda artificial hacia la cual se movilizan los productos recientes de la fotosíntesis o los nutrientes marcados aplicados. Se ha sugerido que algunos de los efectos de las auxinas sobre el desarrollo son resultado del aumento en la nutrición y en el metabolismo causado por la dirección del transporte de los nutrientes y de las citocininas que ejercen aquéllas. Pero, como se desarrolla en la sección siguiente, muchas de las acciones importantes de la auxina, tales como la estimulación del alargamiento celular que causa las respuestas trópicas, son muy rápidas y directas y no se relacionan en manera alguna con los fenómenos de la nutrición.

Esto no significa que haya necesariamente dos o más mecanismos diferentes de la acción auxínica. Bien podría haber algún mecanismo primario por el cual la auxina ejerciera sus muchos y diferentes efectos. Pero, de ser así, tal mecanismo debería operar a un nivel donde pudiera influenciar muchísimas reacciones. Los efectos en el transporte son ejemplo de una verdadera acción hormonal que opera a gran distancia y parecen correlacionar el desarrollo y el metabolismo en varias partes de la planta. Sin embargo, la acción primaria de la auxina, que es distinta del hecho de que opera a distancia, bien puede ser la misma en los diferentes tipos de respuesta, a saber, la estimulación o activación de reacciones metabólicas, ya sean aquellas que afectan el flujo de nutrientes por causar un mayor aporte en corrientes de transporte específicas o aquellas que afectan el alargamiento celular. Estos efectos podrían operar a través de un mecanismo genético o sobre alguna faceta general del metabolismo celular tal como la actividad de la membrana o su permeabilidad.

EFFECTOS EN LA PARED CELULAR. Hace tiempo que se encontró que el IAA esti-

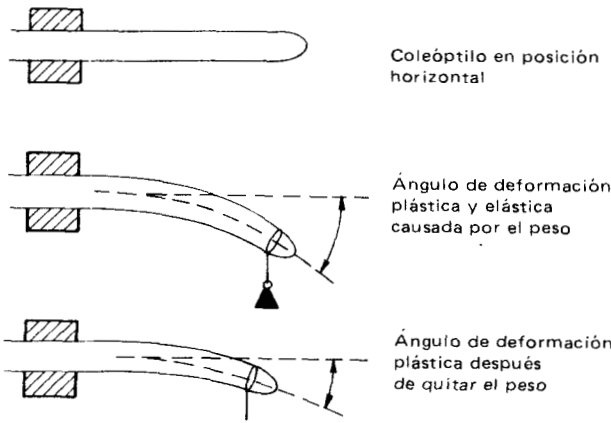


Figura 23-3. Método para medir la deformación elástica y plástica. Se usan coleóptilos plasmolizados de modo que en los resultados no interfiere el efecto de turgor.

mula el alargamiento de la célula y las primeras teorías se desarrollaron alrededor de este tema, su efecto sobre las células. La pared celular contiene capas de fibrillas de celulosa entrecruzadas y normalmente es muy rígida; así que para que una célula crezca debe haber un mecanismo que relaje o afloje las fibrillas de celulosa permitiendo que se agreguen otras nuevas. Se han desarrollado muchas teorías de la acción de las auxinas fundamentadas en su efecto de relajamiento de las ligaduras que guardan a las microfibrillas juntas y entrecruzadas, provocando que se deslicen una sobre otra. Se piensa que así es como la auxina determina que la pared se torne plástica y entonces la absorción del agua causa que la célula se hinche como un globo. El fisiólogo holandés A.N.J. Heyn abordó este problema en 1931 colocando coleóptilos de *avena* horizontalmente y aplicando pesos en su ápice como se ve en la Figura 23-3. La Figura 23-4 ilustra la investigación del fisiólogo norteamericano R. Cleland quien mostró que el efecto del IAA sobre el crecimiento está en relación directa con el efecto sobre la plasticidad de la pared celular.

Recientemente el fisiólogo norteamericano P.M. Ray y sus colaboradores han desarrollado técnicas microscópicas para medir el crecimiento o extensión de tejidos tales como los del coleóptilo, minuto a minuto. Ellos observaron que el efecto del IAA sobre el alargamiento empieza después de un lapso de 8-12 min.

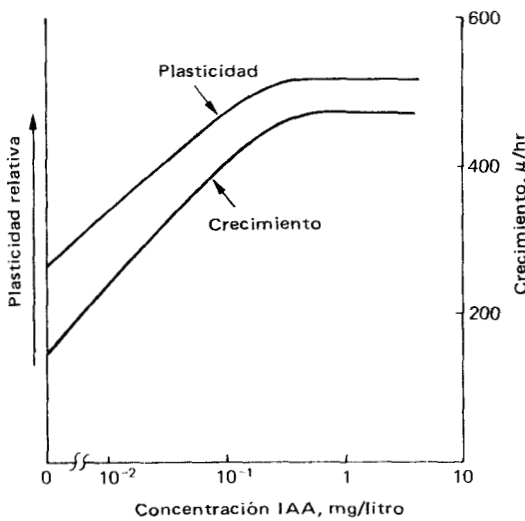


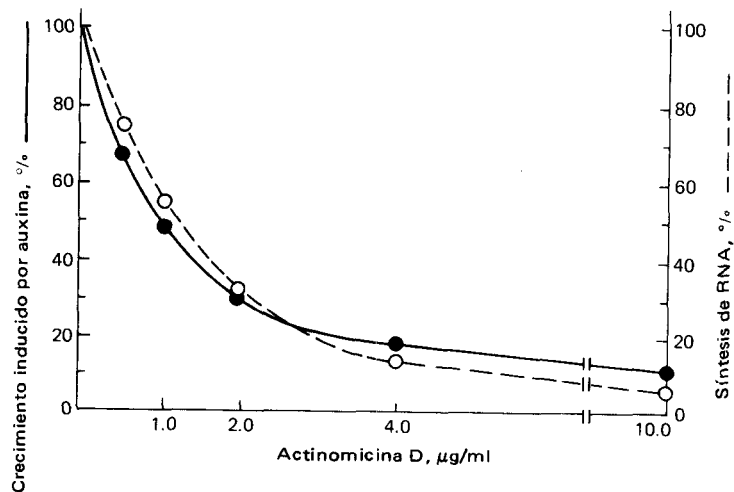
Figura 23-4. Comparación de los efectos de IAA sobre el crecimiento y la plasticidad de la pared celular en los coleóptilos de *Avena*. (Adaptado de R. Cleland: *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 144: 3-18, 1967.)

Se ha encontrado más recientemente que con ciertas auxinas (los ésteres metílicos del IAA) y aun con el propio IAA en condiciones correctas, el periodo de espera se puede reducir a 1 minuto o menos. Se ha argüido que esto demuestra que el IAA actúa directamente sobre las paredes celulares más que sobre mecanismos genéticos o bioquímicos que afectarían, a su vez, a las enzimas. Por ejemplo se ha encontrado que un pH bajo induce plasticidad celular durante un corto tiempo. Cleland y sus asociados, particularmente D.L. Rayle, han demostrado que este efecto también puede inducirse en células que han sufrido roturas por haber sido congeladas y descongeladas. Sugirieron que la plasticidad de la pared celular se relaciona con el rompimiento de ligaduras lábiles a los ácidos y no con fracciones de síntesis (puesto que no ocurre síntesis en las células que han sufrido congelación y descongelación) y que el IAA actúa facilitando la liberación de iones hidrógeno.

Esta concepción se ha denominado "teoría del crecimiento por reacción ácida". Se basa en observaciones sobre muchos tejidos en los que los cambios rápidos en la concentración de protones (H^+) siguen en términos de minutos a la aplicación del IAA. Se ha sugerido que éste estimula una ATPasa protón/potasio, un mecanismo de transporte que deriva energía del ATP y que intercambia iones H^+ y K^+ a través de una membrana (ver Capítulo 12, página 322). Hay un cúmulo considerable de evidencia que sustenta esta teoría pero aún no puede considerarse comprobada.

Aunque esta hipótesis es una buena explicación de los efectos del IAA sobre el alargamiento celular probablemente no es su único modo de acción. Es evidente que no tiene relación con los muchos efectos del IAA sobre la síntesis de RNA y de proteína que han sido demostrados y que serán considerados en la sección siguiente.

Figura 23-5. Inhibición paralela por la actinomicina de la síntesis de RNA y del crecimiento inducidos por la auxina en hipocotilos de soya. (De J. L. Key, N.M. Barnett y C.Y. Lin: RNA and proteinbiosynthesis and the regulation of cell elongation by auxin. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 144:49-62. 1967. Con permiso.)



EFFECTOS SOBRE LA SÍNTESIS DE RNA Y DE PROTEÍNA. F. Skoog y sus colaboradores fueron los primeros en notar, en 1953, que el aumento del crecimiento inducido por la auxina en los tejidos *in vitro* estaba asociado con un aumento en la síntesis de RNA y DNA. Se ha observado en muchos casos en particular que un aumento en la síntesis del RNA (ribosómico así como RNAt y RNAm) acompaña al crecimiento, indicando que durante este proceso es necesaria una continua síntesis proteica. Esta evidencia llevó al fisiólogo norteamericano J.L. Key a proponer que las hormonas pueden afectar el crecimiento por estimular la síntesis del RNA y por lo tanto a la síntesis de proteínas que debe acompañar necesariamente al crecimiento.

Hay experimentos que demuestran que los inhibidores como la actinomicina D y la cicloheximida, que impiden la síntesis de RNA y la formación de proteínas respectivamente, no tan sólo inhiben el crecimiento por alargamiento celular sino que también impiden la función de las hormonas, como se muestra en la Figura 23-5. Key y sus colegas han investigado profundamente este problema. Ahora está bien establecido que las concentraciones de auxina que promueven el crecimiento estimulan la síntesis del RNA y de las proteínas, en tanto que las concentraciones inhibitorias reducen su síntesis. Si se suprime artificialmente el crecimiento, por ejemplo, poniendo el tejido en una solución osmótica lo bastante fuerte como para impedir la absorción del agua, la síntesis de RNA sigue ocurriendo. Esto demuestra que la síntesis de RNA es un fenómeno primario y no una mera consecuencia del aumento del crecimiento. Bajo la influencia de la auxina se estimula la síntesis de todos los tipos de RNA (RNAm y RNAt, y particularmente RNA ribosómico).

Se han hecho esfuerzos para explicar la acción del IAA sobre la síntesis del RNA. El fisiólogo australiano K.T. Glazsiou y sus colaboradores han notado un aumento de la invertasa en la caña de azúcar tratada con IAA. Concluyeron que el efecto del IAA era estabilizar al RNAm, no aumentarlo en cantidad, así que se incrementaba el fenómeno de transcripción. Pero este efecto era totalmente específico para la invertasa y no operaba para la peroxidasa que fue también investigada. El fisiólogo norteamericano D.J. Armstrong, basado en especulación teórica, ha sugerido que el IAA funciona como una señal para la iniciación de la cadena polipeptídica. Puede actuar como ciertos aminoácidos esenciales para la síntesis del RNA en las bacterias. Key y sus colegas, en base a sus investigaciones sobre la síntesis del IAA y a las de otros investigadores sobre la síntesis *in vitro* del RNA, sugirieron que la auxina puede funcionar a nivel de regulador o activador de la transcripción.

Es claro que actualmente no se puede explicar con precisión la acción de la auxina. Las evidencias sugieren que puede haber más de un sitio primario de reacción. Uno de éstos, responsable de reacciones rapidísimas tales como la fase inicial del crecimiento por alargamiento (y quizás la transmisión de estímulos como en *Mimosa*), bien puede actuar directamente sobre la pared celular o la membrana plasmática como lo sugiere la teoría del crecimiento por reacción ácida. El segundo, responsable de la continuación del crecimiento y de la síntesis proteica que debe acompañarlo, parece actuar a nivel de la síntesis del RNA y de las proteínas. Puede esperarse que las técnicas bioquímicas modernas aclaren estos mecanismos en un futuro cercano. Pero aun entonces el problema integral de la regulación de las propias hormonas durante el desarrollo vegetal deberá ser investigado.

ESTRUCTURA Y ACTIVIDAD. Aun sin saber exactamente cómo o dónde ejerce la auxina sus efectos, ésta debe formar un complejo o reaccionar de algún modo con algún compuesto celular para modular la actividad química de la célula. Ciertos hechos conocidos sobre las estructuras que confieren actividad auxínica a un compuesto deben ser considerados. Antiguamente se pensaba que era necesaria una estructura cerrada en anillo y una cadena lateral con un carboxilo como en el IAA (Figura 23-1) pero ciertas auxinas sintéticas carecen de estructura anillada (por ejemplo, carboximetil-tío-carbamato, Figura 23-6) y algunas auxinas carecen del grupo carboxilo (por ejemplo, indoletanol). Se ha sugerido que hay dos puntos de ligamiento entre la molécula auxínica y su substrato, el grupo carboxilo y una carga positiva parcial en el anillo o en alguna otra parte de la molécula. Estos dos grupos deben estar separados por una distancia de 5.5 Å, como se muestra en la Figura 23-6, para que el compuesto posea actividad auxínica.

En un principio se pensó que el enlace covalente estaba en el punto de enlace: la conocida habilidad de la auxina de formar péptidos (Figura 23-2) sugería que el enlace peptídico con una proteína receptora podía ser importante. Sin embargo, los estudios recientes con derivados químicos de la auxina, con ciertos compuestos llamados **antiauxinas** (que se parecen a aquella pero que bloquean su acción) y con estereoisómeros inactivos de las auxinas activas sintéticas o naturales demuestran que esta idea es incorrecta. Ahora parece más probable que el enlace covalente tan sólo la inactiva.

Se considera hoy que la actividad proviene de dos, tres o más puntos de interacción de la auxina y su substrato a través de enlaces débiles, fuerzas de van der Waals, atracción electrostática, enlaces de hidrógeno o la formación de complejos de transferencia de carga. La relación tan precisa que existe entre la actividad y la posición de las sustituciones halogenadas en el anillo de varias auxinas

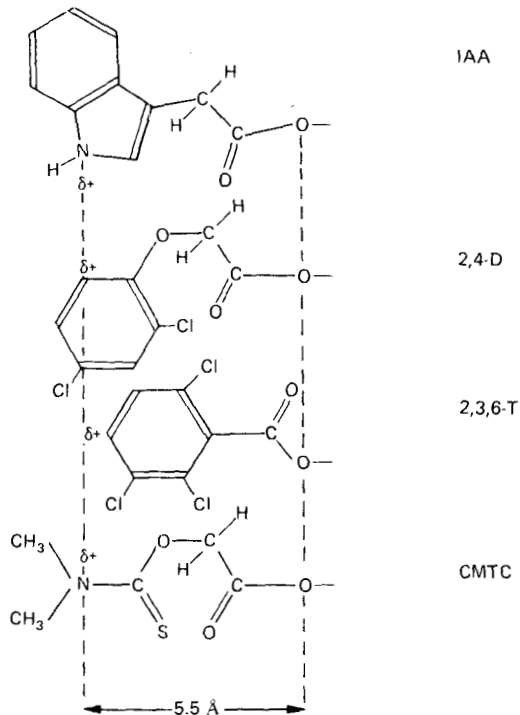


Figura 23-6. Ácido indolacético, ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), ácido 2,3,6 triclorobenzoico (2,3,6-T) y carboximetil tiocarbamato (CMTC); cuatro auxinas activas mostrando la relación carga-distancia entre la carga negativa en el carboxilo y una carga positiva en el núcleo. (De K.V. Thimann: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 14:1-18. 1963. Usado con permiso.)

sintéticas es una clara indicación de las exigencias estéricas de un enlace a través de muchos puntos. Por ejemplo, el 2,4-D es una auxina en extremo potente mientras que el 2,6-D es inactivo; evidentemente la sustitución en posición 6 inhabilita a la molécula para que se combine adecuadamente con su sustrato.

Una de las interrelaciones interesantes de estructura y función se tiene en la serie auxínica del indol. El IAA es activo, el ácido indolpropiónico (IPA) es relativamente inactivo, el indolbutírico (IBA) es fuertemente activo, el ácido indolpentanoico es inactivo, etc. Los ácidos con un número par de carbonos en la cadena lateral son activos; un número impar de carbonos en la cadena lateral confiere inactividad. Una probable explicación es que en la cadena lateral se oxidan dos carbonos a la vez por el ciclo de la β -oxidación (Capítulo 6, página 132); así, las cadenas laterales con número par se convertirían en IAA, que es la auxina activa, pero no pasaría así con las cadenas con número impar. La actividad de algunos compuestos que existen naturalmente, como el indolacetonitrilo y el indolacetoaldehído se debe a su conversión a IAA en la planta.

RECEPTORES Y SITIOS DE ENLACE. Recientemente los fisiólogos animales han progresado mucho en la definición de los "blancos" o receptores de las hormonas. En las hormonas vegetales el problema parece mucho más difícil y, aunque se han estado acumulando datos, hasta hoy no se ha progresado mucho. En parte la dificultad es que las hormonas reaccionan con muchos sitios que no tienen que ver con su actividad, creando así un verdadero problema al científico. La acumulación de datos cinéticos también es difícil por su baja concentración, su reactividad y su inestabilidad *in vivo*.

No obstante, se han hecho algunos avances y parece que en un futuro cercano los habrá muy considerables. Los fitofisiólogos en los países de Europa y en los Estados Unidos han demostrado recientemente que los sitios de ligamiento en el coleóptilo de maíz se localizan en las membranas del retículo endoplásmico rugoso. P.N. Ray, de la Universidad Stanford en California, ha sugerido que la acción primaria de la auxina puede tener lugar en las membranas del retículo endoplásmico donde podría facilitar la transferencia de iones hidrógeno (como lo sugiere la teoría del crecimiento por reacción ácida, página 605). Actuando así, las auxinas también podrían afectar la disponibilidad de proteínas secretoras y material para la síntesis de pared celular por el sistema retículo endoplásmico-aparato de Golgi, descrito en la página 47. Pero es aún demasiado pronto para elaborar una teoría general de la acción de la auxina en base a estos resultados.

GIBERELINAS

SÍNTESIS Y DISTRIBUCIÓN. Hay más de 40 giberelinas conocidas; todas ellas tienen la misma estructura anillada básica derivada de la vía de síntesis de los isoprenoides (Figura 23-7; ver también Capítulo 9, página 253 y Figuras 9-3 y 9-4). La distribución de las giberelinas es bastante específica aunque muchos tejidos contienen dos, tres o varias de las conocidas. Además, los tejidos difieren en su reactividad a las diferentes giberelinas. Un compuesto que causa un rápido crecimiento en el maíz enano, por ejemplo, puede ser inactivo en la promoción del crecimiento de los entrenudos del chícharo, y viceversa. La bibliografía sobre la variedad y distribución de las hormonas es muy extensa pero en este momento no parece que sea posible extraer de ella generalizaciones claras que pudieran llevar

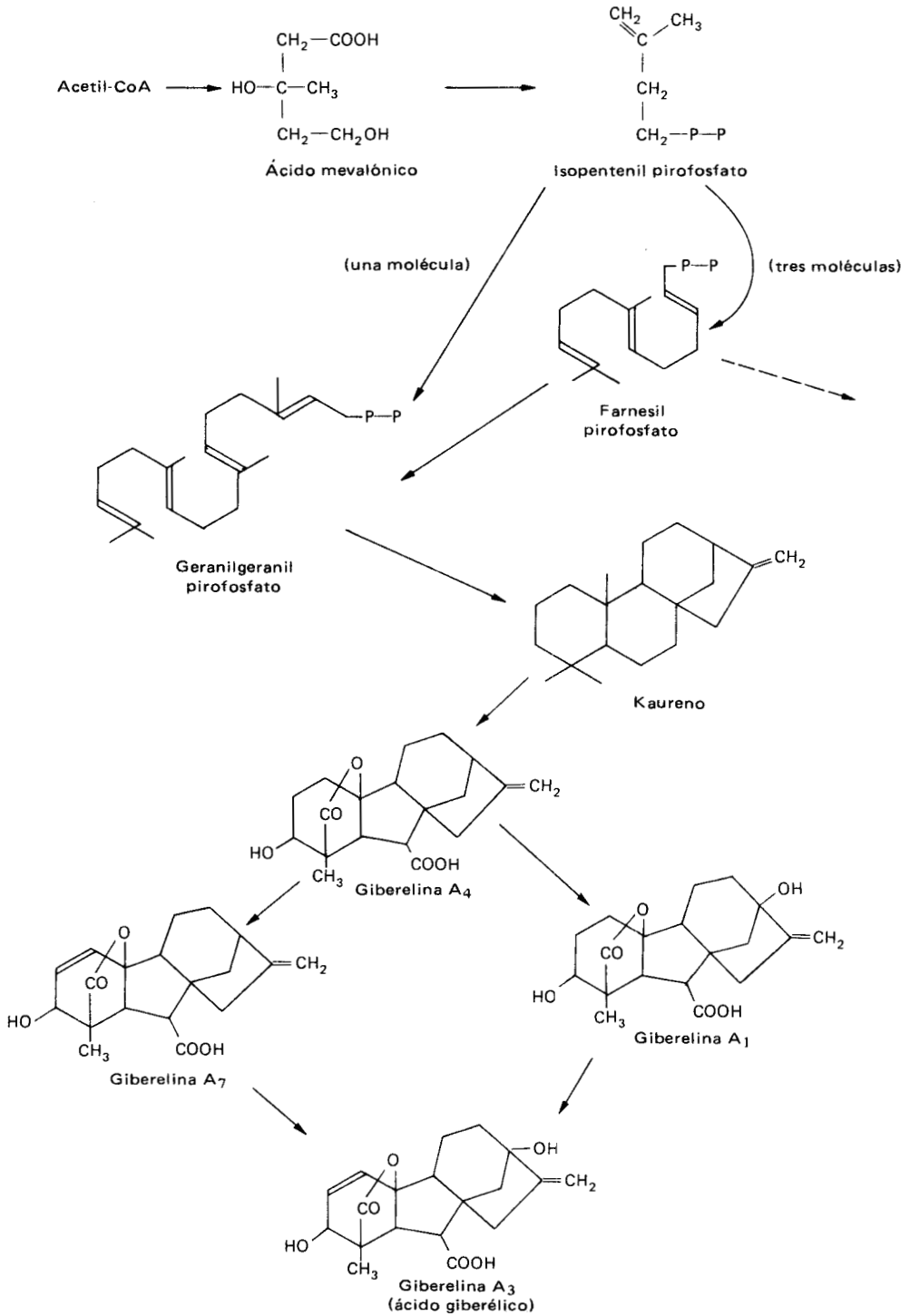


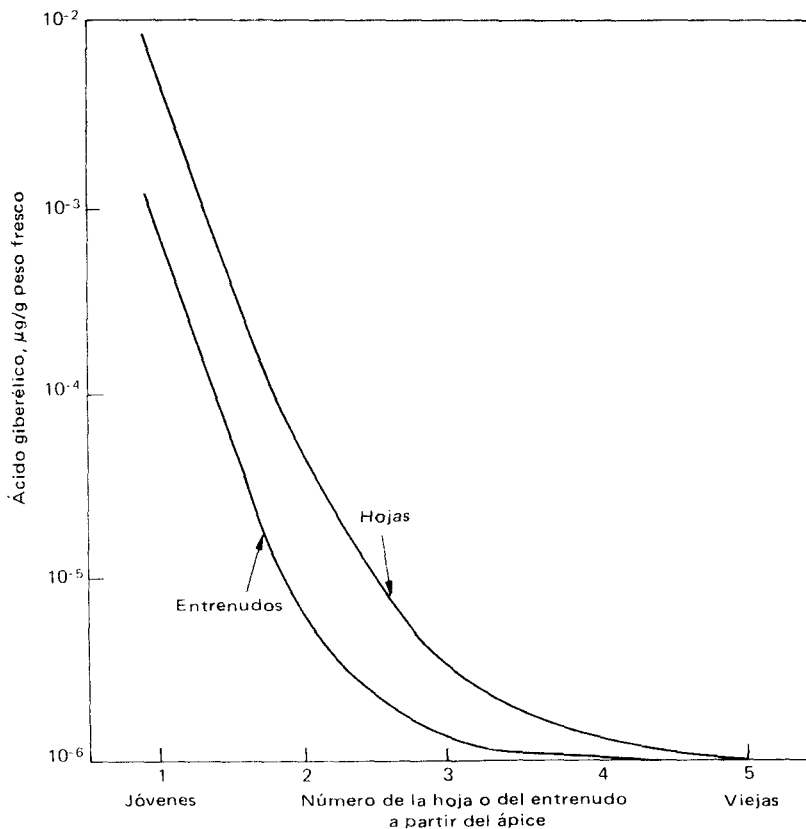
Figura 23-7. Esquema de la vía de biosíntesis de algunas giberelinas.

a una mejor comprensión de la actividad de las giberelinas. Se ha sugerido que muchas son, de hecho, intermediarios en la vía de síntesis de una u otra forma activa. Es posible tener otros puntos de vista como se verá después.

Las giberelinas parecen sintetizarse en muchas partes de la planta, pero más especialmente en las áreas en activo crecimiento como los embriones o los tejidos meristemáticos o en desarrollo. La relación entre la edad del tejido y su contenido de giberelina se muestra en la Figura 23-8. Se transportan con facilidad en la planta moviéndose aparentemente en forma pasiva con la corriente de transporte por el floema o por el xilema. Una parte considerable de las giberelinas de la planta puede encontrarse ligada o compartimentada e inactiva en un momento dado. La rápida producción de giberelinas que ocurre en las semillas en germinación es, probablemente, una liberación de giberelina ligada y que fue sintetizada mucho antes, quizá durante el periodo de frío que a menudo necesitan las semillas para germinar, o poco después. Su síntesis está autocontrolada por retroacción, inhibiendo la giberelina la oxidación del kaureno.

Se conocen varios compuestos sintéticos que impiden su acción, entre los que se incluyen los inhibidores del crecimiento AMO-1618, CCC* y fosfón-D.

Figura 23-8. Relaciones entre las cantidades de sustancias difusibles similares al GA, obtenidas de las hojas y entrenudos de plantas de girasol. (Adaptado de R.L. Jones e I.D.J. Phillips: *Plant Physiol.*, 41:1381-86. 1966.)



*N. del T.: El nombre técnico internacional del CCC es, a partir de 1978, Clomequat.

Estos productos parecen actuar primariamente inhibiendo la síntesis de ácido giberélico (GA) así como en otras formas. Se conoce poco sobre la inactivación natural de las giberelinas. El ácido abscísico (ABA) antagoniza los efectos del GA y las dos sustancias tienen posiblemente un precursor común (ver Figura 23-7 y Figura 22-5). De ser así, parece improbable que estén ambos al mismo tiempo presentes en altas concentraciones en un tejido, pues su interacción directa podría tener gran significación.

ALARGAMIENTO. El GA produce en el alargamiento de las células y del tallo un efecto similar al del IAA pero no idéntico. Aquél actúa en muchos tejidos en los que el IAA es inefectivo o inhibitorio y viceversa. En algunos tejidos, si se aplica primero IAA, el GA tiene un efecto pobre; pero, si el GA se aplica primero, el IAA tiene un efecto estimulante del alargamiento, mayor de lo normal. Esto sugiere que la acción de la giberelina ocurre en algún sitio que precede a la acción de la auxina en la secuencia de reacciones que llevan a la estimulación del crecimiento por alargamiento. Dado que por lo menos algunos de los efectos del IAA tienen que ver con la síntesis de proteínas, el GA podría actuar al nivel de la inducción enzimática o de la transcripción del DNA (ver más adelante). Lang ha demostrado que el GA estimula la división celular en el ápice del tallo así como el alargamiento del tallo. Sin embargo, este puede ser un efecto subsidiario; el efecto sobre el alargamiento celular es el principal. El metabolismo de los ácidos nucleicos está involucrado claramente; el GA acelera la síntesis de RNA. De hecho, el GA aumenta la síntesis del RNA en los núcleos aislados; es razonable suponer que esto se relaciona con su mecanismo de acción.

FLORACIÓN. El GA aplicado a muchas plantas de roseta invernal que no hayan sufrido su termoperiodo las induce a formar el tallo floral y al subsecuente inicio de la floración (Capítulo 20, página 533). Aún no está claro si ésta es una verdadera actividad florigénica; Chailajyán ha sugerido que el GA es una de las dos principales hormonas que constituyen el florigén. Pero el efecto del termoperiodo no es igual al del GA; con éste la iniciación de las flores ocurre después del crecimiento por alargamiento y no antes, como es el caso cuando sufre termoperiodo. Se ha sugerido que la iniciación de las flores es una mera consecuencia del rápido crecimiento causado por el GA y no, realmente, un efecto directo de la hormona. La respuesta a este problema no está aún clara.

Otro interesante efecto de la giberelina es que se sobrepone a la juventud en los árboles jóvenes y les induce a florecer años antes de lo que tardarían normalmente en alcanzar la madurez. Este fenómeno, que ha sido ampliamente investigado por el fisiólogo canadiense R.P. Pharis, ha sido extremadamente útil en la hibridación de árboles al acortar muchísimo el curso de las generaciones en ciertas especies forestales.

SÍNTESIS DE ENZIMAS. Uno de los efectos más dramáticos del GA es la inducción de enzimas hidrolíticas en el endospermo de semillas de avena en germinación (Capítulo 16, página 429). El tratamiento con GA induce la formación de nuevas enzimas y estimula también una notable síntesis de nuevo RNAm. Así, el GA actúa en la desrepresión de genes específicos que luego provocan la síntesis de nuevas enzimas. Se supone, pero no está probado, que el GA actúa sobre el DNA.

Se conocen otras enzimas que son afectadas por el GA en situaciones muy diferentes. Recientemente se ha demostrado que la formación del retículo endoplásmico en las células de aleurona en la cebada se estimula de cuatro a ocho veces

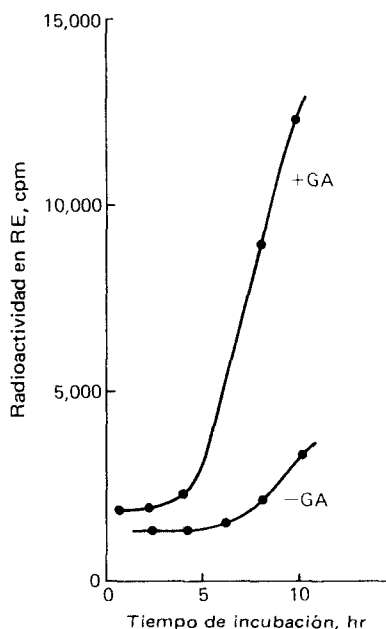


Figura 23-9. Efecto estimulante del GA sobre la incorporación de colina ^{14}C en el retículo endoplásmico (RE) de las capas de aleurona de la cebada. Se trataron muestras duplicadas de 40 capas de aleurona de semillas de cebada varias veces en solución amortiguadora (buffer) o solución amortiguadora + $1\ \mu\text{m}$ GA; luego se transfirieron a la solución de colina marcada por 30 min. Se aisló y contó el RE. (Redibujado de W.H. Evans y J.E. Varner: Hormone controlled synthesis of endoplasmic reticulum in barley aleurone cells. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 68:1631-33, 1971. Con permiso.)

por adición de GA_3 , como se ve en la Figura 23-9. Glasziou ha demostrado que el GA_3 causa un incremento en la síntesis de invertasa (pero no en la peroxidasa) exactamente de la misma manera que el IAA. Estos resultados señalan una amplia variedad de efectos de las giberelinas en la inducción de síntesis de enzimas y otros pasos del desarrollo.

MECANISMO DE ACCIÓN. Las giberelinas están estrechamente relacionadas con los esteroides, muchos de los cuales tienen fuertes efectos hormonales. De hecho, las giberelinas poseen efecto similar a las de la ecdisona en los insectos (ecdisona es la hormona de la muda de los insectos). Los extractos de insecto, pero no de la propia ecdisona, tienen débiles efectos, parecidos a los de la giberelina en las plantas. Los esteroides tienen efectos muy específicos en la desrepresión de genes activando así enzimas específicas. El gran número y amplia variedad de formas químicas de los esteroides están relacionados probablemente con el número y especificidad de los sitios moleculares donde deben reaccionar.

Parece por lo tanto posible que las giberelinas actúen de modo muy similar en las plantas. Si esta idea es cierta, el gran número, compleja distribución y especificidad de acción pueden ser un reflejo del número y variedad de reacciones que controlan. Conforme a este concepto las muchas giberelinas conocidas no son meros intermediarios en las vías de síntesis de una o unas pocas hormonas sino que son hormonas activas por sí mismas o potencialmente activas. Este concepto es hipotético, no se conoce su modo de acción exacto. Sabemos que actúan en la desrepresión génica y estimulando la síntesis del RNA. Parece probable que estén ligadas a los sitios de reacción por fuerzas débiles de manera similar a las auxinas.

CITOCININAS

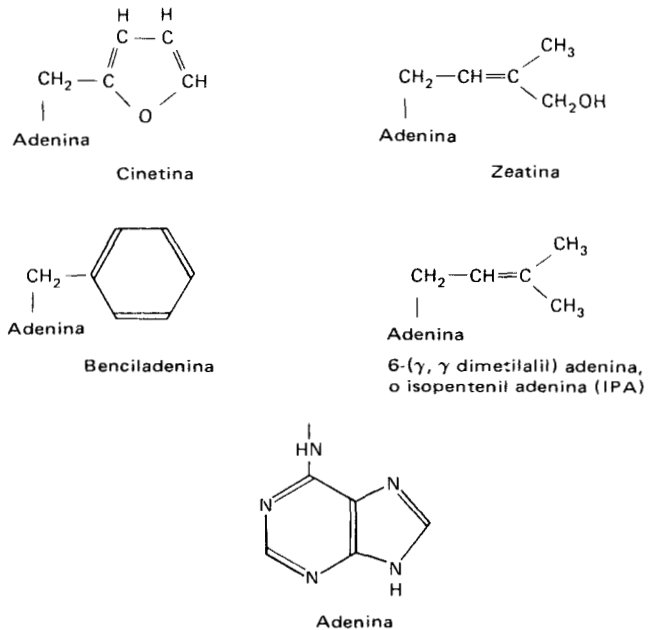
DISTRIBUCIÓN. El descubrimiento de las citocininas parte de la observación de

que los compuestos que contienen adenina pueden modificar la expresión del desarrollo. Esto llevó al descubrimiento de la 6-furfurilaminopurina o cinetina por F. Skoog y C.O. Miller en un hidrolizado de DNA de esperma de arenque. Todas las citocininas, tanto naturales como sintéticas, son derivados de la adenina (Figura 23-10). Esta relación química de las citocininas con una purina natural que existe en el DNA y RNA causó gran excitación entre los bioquímicos y fitofisiólogos. Pero, por extraño que sea, la intensísima investigación que provocó no ha dado una visión más clara del modo de acción de las citocininas que la que se tiene de las giberelinas y auxinas.

Las citocininas no se mueven en la planta con tanta facilidad como las giberelinas y auxinas; sin embargo, hay evidencia de que se forman en las raíces y se transportan a las hojas y tallos. El fisiólogo alemán L.E. Engelbrecht descubrió que plantas de tabaco a las que se les suprimieron las raíces envejecen rápidamente y la presencia de éstas o la adición de cinetina impide la senescencia. Experimentos hechos con muchos tejidos diferentes han confirmado ampliamente este fenómeno. La hormona parece transportarse por el xilema; hay cierta evidencia de que la citocinina se mueve hacia la fuente de auxina al igual que otros nutrientes y que el carbono fijado en la fotosíntesis. Sin embargo debe notarse que muchos experimentos han demostrado que cuando la citocinina se aplica a una hoja o a un tejido, no se mueve sino que permanece donde se aplicó.

EFFECTOS. Entre los efectos de la citocinina están la formación de órganos en los tejidos cultivados *in vitro*, el alargamiento y la división celular, la prevención de la senescencia y la inducción de la floración bajo ciertas circunstancias. El mor-

Figura 23-10. Estructura de algunas citocininas. La cinetina fue aislada del DNA animal y no ocurre en forma natural en las plantas. La benciladenina es sintética. La zeatina y la IPA se forman naturalmente en las plantas.



fólogo hindú B.M. Johri ha demostrado que el endospermo del muérdago cultivado *in vitro* desarrolla tallos si se trata con 8 ppm de citocinina. Los experimentos de Skoog y sus colegas han demostrado que el IAA y la citocinina juntos estimulan la formación de órganos en los cultivos de tejido de tabaco, siendo las cantidades relativas de las dos hormonas lo que determina la clase de órgano que se va a formar (ver Capítulo 18, página 461). La formación de yemas en tallos intactos que sigue a la aplicación de citocinina puede deberse a la síntesis de auxina que parece ser causada por la aplicación de citocinina.

La interacción de auxinas y citocininas tiene también otros efectos. El IAA induce el alargamiento de los entrenudos del tallo de chícharo; la adición de citocinina no inhibe el alargamiento celular pero induce el alargamiento a uno y otro lado más que a lo largo del eje longitudinal. También es conocido el alargamiento de las células maduras bajo su influencia. La Figura 23-11 muestra una plántula de rábano, uno de cuyos cotiledones ha crecido mucho como resultado del alargamiento celular inducido por la citocinina. También promueven la división celular ocurriendo este efecto con concentraciones tan bajas como $5 \times 10^{-11} M$. El hecho de que actúen liberando a las yemas de la dominancia apical, como se muestra en la Figura 23-12, puede relacionarse con sus efectos en la división celular. Esto, a su vez, puede relacionarse con su habilidad para estimular la producción de auxina en las células.

Debe mencionarse otro efecto de la citocinina. El IAA puede estimular la floración en unas pocas plantas, de manera notable en la piña, y el GA induce flo-

Figura 23-11. Plántula de rábano. Al cotiledón de la derecha se le aplicó una solución de la citocinina sintética 6-bencil amino-9- (tetrahidropirano-2-il) purina (100 mg/litro). La estimulación del desarrollo del cotiledón es causada principalmente por la promoción del alargamiento celular. (De D. S. Lethman; Cytokinins and their relation to other phytohormones. *Bioscience*, 19:309-16. 1969. Con permiso. Redibujado en una fotografía por cortesía del Dr. Letham.)





Figura 23-12. Una planta de *Nicotiana glauca*. Se aplicó zeatina como pasta de lanolina (0.5%) a la yema lateral en la base del pecíolo que lleva el anillo de alambre. Esto liberó a la yema con dominancia apical. Entonces se aplicó la pasta de zeatina sobre la superficie del vástago lateral resultante. Se formó un vástago vigoroso y muy grueso con yemas laterales en desarrollo. La fotografía se tomó 34 días después del inicio del experimento. (De D.S. Letham: Cytokinins and their relation to other phytohormones. *Bioscience* 19:309-16. 1969. Con permiso. Fotografía por cortesía del Dr. Letham.)

ración en las plantas de días largos que no han sufrido termoperiodo. De modo similar, se conocen unos pocos ejemplos en los que las citocininas pueden inducir la floración en plantas de días cortos. M. Kh. Chailaján encontró que los talluelos de *Perilla* cultivados *in vitro* pueden ser llevados a formar primordios florales por aplicación de cinetina, y los fisiólogos hindués S.C. Maheshwari y R. Venkataraman han encontrado que la aplicación de zeatina causa que florezca la diminuta lentejilla de agua *Wolffia*. Contrariamente, la cinetina inhibe la formación de botones florales en segmentos de tallo de tabaco cultivados *in vitro*.

PREVENCIÓN DE LA SENESCENCIA. La efectividad de las citocininas para prevenir la senescencia cuando se aplican a hojas cortadas o a discos de hoja se descubrió desde hace tiempo y ha sido la base de diversos bioensayos. El efecto integral probablemente es el resultado de por lo menos dos acciones bastante diferentes de la citocinina. Se sabe que previenen la formación de enzimas hidrolíticas como nucleasas y proteasas así que interfieren con la desintegración de los polímeros. Esto previene los cambios de degradación que se cuentan entre las principales características de la senescencia. El otro factor que actúa para prevenir la senescencia es que las citocininas causan una inmovilización de los nutrientes o bien su transporte a las áreas tratadas con estas hormonas. Este fenómeno fue investigado por los fisiólogos alemanes K. Mothes y L. Engelbrecht, quienes mostraron que no sólo previenen la pérdida de nutrientes sino que causan el transporte de nutrientes aplicados o endógenos al sitio donde se la aplicó.

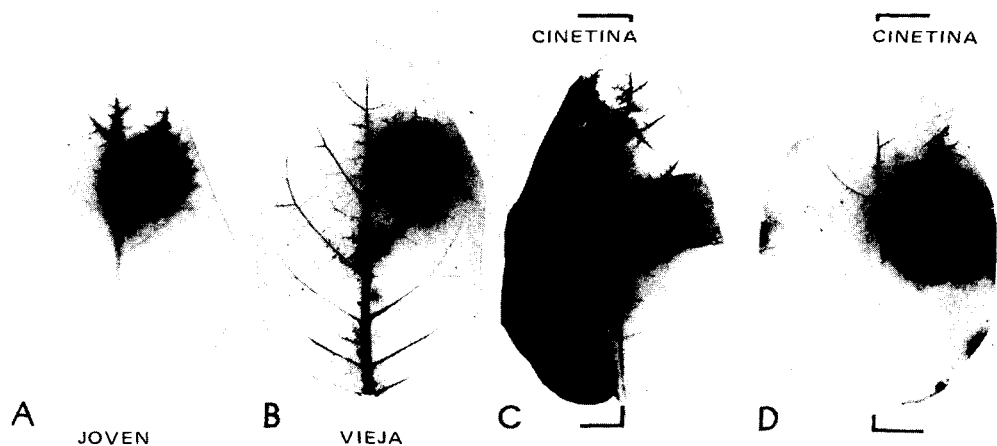


Figura 23-13. Radioautografías de hojas de *Nicotiana rustica* a las que se ha aplicado una mancha de ácido DL-amino isobutírico ^{14}C . A. Hoja joven que casi no muestra dispersión de la radioactividad a causa de una alta retención natural. B. Hoja madura; la radioactividad se dispersa primordialmente al pecíolo y venas. C. Hoja madura a cuya mitad izquierda se le dio cinetina; la radioactividad se dispersa solamente a la mitad tratada con cinetina. D. Hoja madura a cuya mitad derecha se le dio cinetina; la radioactividad no se dispersa a causa del aumento en retención. (De K. Mothes: The role of kinetin in plant regulation. *Régulateurs Naturels de la Croissance Végétale*, No. 123. Centre National de la Recherche Scientifique. 1963. Con permiso.)

En la Figura 23-13 se muestra un experimento típico. Las hojas jóvenes ya contienen algo de citocinina y tienden a perder menos de sus aminoácidos ^{14}C aplicados que las hojas viejas. La adición de citocinina causa que la radioactividad se mueva del sitio de aplicación al área tratada con la hormona. No se ha entendido el determinismo de este fenómeno. Una sugerencia es que la citocinina pueda estimular la formación de moléculas de proteínas transportadoras involucradas en el movimiento activo de los metabolitos. Otra, es que estimula la división celular que a su vez causa formación de IAA, que actúa luego promoviendo el transporte al lugar de su síntesis. Ninguna teoría tiene una fuerte base en evidencias.

FORMACIÓN DE ENZIMAS. Se ha demostrado que las citocininas estimulan la formación de enzimas en diversas situaciones. El fisiólogo alemán J. Feierabend ha demostrado que la cinetina acelera la formación de enzimas de la fotosíntesis en las plántulas de centeno, pero el efecto no es específico, es cuantitativo más que cualitativo, y no parece probable que se trate de una interacción específica de la citocina a nivel genético o de síntesis de enzimas. Por otra parte, se ha advertido que la síntesis *de novo* en ciertas enzimas, incluso la tiraminametilferasa en plántulas de cebada, es estimulada por la adición de cinetina. También es estimulada la síntesis de alcaloides en raíces de trébol lupino. Como el GA, la citocinina estimula la síntesis de α -amilasa en plántulas de cebada pero el efecto no es tan pronunciado.

Parece que las citocininas no están directamente involucradas a nivel genético en ninguno de estos efectos; es decir, no son activas como desrepresores por sí mismas. Su efecto parece ser más bien sobre procesos sintéticos y muchas de

las consecuencias colaterales pueden deberse a su habilidad para causar síntesis de auxinas en tejidos que estaban en reposo previamente.

LAS CITOCININAS COMO CONSTITUYENTES DEL RNA. El descubrimiento en el laboratorio de Skoog de que las citocininas son un constituyente del RNA fue seguido por una gran excitación. Los análisis han revelado que ciertos codones (RNAt) en muchos organismos, incluyendo plantas, levaduras, bacterias y animales, contienen una molécula de citocinina en posición adyacente al anticodón, punto por donde el RNAt se encuadra en el código al RNAm en el ribosoma. Esta estructura se muestra en la Figura 23-14. La citocinina encontrada más frecuentemente en el RNAt hasta la fecha es la isopentenil adenina (IPA, Figura 23-10), pero se han detectado otras, incluyendo la zeatina (mostrada también en la Figura 23-10). La cantidad de citocinina en el RNAt es muy pequeña promediando solamente una por 20 moléculas de RNAt. Solamente ciertos RNAt la tienen como componente. El codón para serina la tiene como se ve en la Figura 23-14, pero los codones para alanina, tirosina y fenilalanina no la tienen.

Al principio se pensó que la presencia de citocininas en el RNAt se ligaba estrechamente con su modo de acción hormonal y que podría explicarlo, pero experimentos más recientes arrojan fuertes dudas sobre esta idea. Cuando se adicionan citocininas marcadas con ¹⁴C a los tejidos que necesitan esta hormona para su crecimiento, no se incorporan al RNAt intacto. En lugar de ello se ha hecho claro que la característica cadena lateral de la hormona se adhiere a un

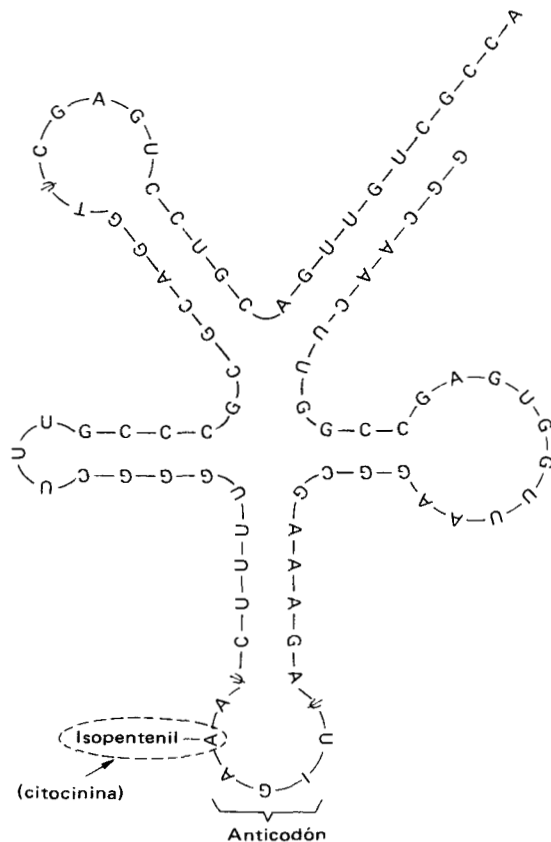


Figura 23-14. Estructura del RNAt para serina. La citocinina IPA está a continuación del anticodón. (Redibujado de A.W. Galston y P. J. Davies: *Science*, 163:1288. 1969. Copyright 1963 por la Asociación Americana para el Avance de la Ciencia.)

residuo de adenina ya presente en el RNAt. Se ha sugerido que aunque son necesarias para la función de ciertos codones, ello no tiene relación con su actividad hormonal. Este concepto es reafirmado porque la zeatina aislada del RNA de la semilla de maíz es un isómero diferente del que se encuentra libre en la semilla, el cual se presume que sea responsable de la actividad de la citocinina. Se ha encontrado también que una citocinina que actúa sobre la formación de las yemas en el musgo está adherida de modo poco firme; puede ser lavada y entonces el desarrollo se detiene. Esto demuestra que su actividad no reside en las moléculas de la hormona que se ligan de modo covalente al sitio de acción sino en aquellas que se ligan poco firmemente.

Las citocininas pueden estar presentes como productos de desintegración del RNAt. Es posible que no haya conexión ninguna entre su papel en el RNAt y su papel como hormonas. Una última posibilidad es que su actividad hormonal se relacione con su presencia en el RNAt pero no sea una consecuencia directa de ello. A continuación se verá una explicación basada en esta idea.

ACCIÓN DE LA CITOCININA. Se ha visto que existen requerimientos estructurales bastante estrechos para la actividad de la citocinina. La mayoría de las conocidas tienen un núcleo de adenina con el anillo de purina intacto y sus sustituyentes N⁶ de tamaño moderado. Hasta hoy la única excepción es la difenilurea y algunos de sus derivados encontrados originalmente en la leche de coco por E. Shantz y F.C. Steward. Pero éstas podrían constituir una clase diferente de sustancias de crecimiento. La citocinina es más activa si la cadena lateral contiene cerca de cinco carbonos y su actividad se incrementa con la presencia de un anillo de benceno o con la cadena lateral insaturada (ver Figura 23-10). Existen requerimientos específicos respecto a la estructura, las dimensiones de la molécula y la situación de grupos polares con respecto al núcleo principal. No se sabe con precisión cómo se relacionan estas características estructurales con su actividad; se presume que, como en el caso de las auxinas, dichas características son importantes en la formación de enlaces débiles que ligan la citocinina a su sitio de acción.

El lugar de acción de la citocinina no se conoce todavía. Se ha encontrado que las citocininas se ligan a los ribosomas y las mediciones indican con bastante precisión que una molécula de citocinina se liga a cada ribosoma. Actúan característicamente en células de *Acetabularia* sin núcleo, así que probablemente también lo hagan sobre los ribosomas citoplásmicos. Sin embargo los fisiólogos hindúes A. Datta y S.P. Sen han demostrado que estimulan la síntesis de RNA en núcleos *in vitro*; por lo tanto se presume que también pueden actuar sobre los ribosomas nucleares. Si es cierto que la acción hormonal de las citocininas requiere que se ligen a los ribosomas, también podrían actuar sobre los ribosomas del cloroplasto ya que pueden influenciar la síntesis de moléculas de proteína en su interior.

Los fisiólogos norteamericanos J.E. Fox y J.H. Cherry han sugerido, independientemente, un posible mecanismo de acción de las citocininas que se relaciona con su presencia en el RNAt. Sugieren que el RNAt carente de la cadena lateral de isopentenil en la adenina que sigue al anticodón es inactivo, así que la adición de dicha cadena lo activaría, pero si una nucleasa está presente puede desactivarlo hidrolizando la cadena lateral. Las citocininas solubles actúan protegiendo al RNAt formando un complejo con dicha enzima e inhibiendo su acción y permitiendo así que ocurra la síntesis de proteína. Debe enfatizarse que este mecanismo es hipotético; es posible postular otros. No obstante, parece probable

que la solución al problema deba tomar en consideración la reconocida presencia de las citocininas en el RNAt así como el hecho de que se ha demostrado que frecuentemente facilitan e incrementan la tasa de síntesis de RNA y de las proteínas. La reciente observación de que las citocininas regulan los niveles de polirribosomas a través de un efecto sobre la síntesis proteica a nivel de la traducción sería consistente con este modo de acción.

ÁCIDO ABCSÍICO

EFFECTO DEL ÁCIDO ABCSÍICO. El ácido abscísico (ABA) es un inhibidor del crecimiento y su acción primaria parece ser la de inhibir la acción de la giberelina y estimular el letargo. Se ha advertido un efecto estimulante: como el GA, el ABA causa un aumento en la producción de invertasa en la caña de azúcar. Este efecto parece operar a nivel de la traducción del RNAt en el punto de síntesis de la enzima. Pero otros efectos estimulantes del GA son opuestos por el ABA. El ABA inhibe la estimulación de la síntesis de retículo endoplásmico y de α -amilasa en las semillas de cebada causada por el GA. El efecto del ABA parece ser bastante específico para α -amilasa, inhibiendo esta enzima en tanto que la síntesis de otras continúa; esto sugiere que inhibe específicamente la traducción del RNAm para esta enzima pero no para otras.

Los efectos del ABA sobre el letargo y la senescencia son paralelos a su influencia sobre la síntesis de proteínas y de RNA en general; por lo tanto, parece probable que gran parte de su acción inductora de letargo se deba a ellos.

El ABA tiene un interesante efecto sobre las respuestas de floración: como el GA, inicia la floración en algunas plantas faltas de inducción, pero en tanto que el GA causa floración en las plantas de días largos, el efecto del ABA es sobre las plantas de días cortos. Esto se puede relacionar con el propuesto mecanismo controlado por el fitocromo por el que un isoprenoide se convierte o bien en GA o bien en ABA bajo la influencia de días largos o cortos (ver Figura 23-7, y también Figura 22-5).

El ABA es también el agente que media el cierre de los estomas bajo el efecto de sequía (ver Capítulo 14, página 359). El efecto de ciertos hongos patogénicos que causan marchitez en las plantas infectadas se debe a que el patógeno produce sustancias antagonistas del ABA que impiden el cierre estomático. Una pregunta interesante es cómo una sustancia, el ABA, media tanto respuestas rápidas como el cierre de los estomas, o efectos a largo plazo como la senescencia o el letargo. La respuesta a esta pregunta podría tener que ver con la compartimentación de las hormonas o con la modificación de la acción de una hormona por otra. Es claro que se necesita más investigación sobre este interesante tópico.

ACCIÓN DEL ÁCIDO ABCSÍICO. El mecanismo de acción del ABA parece, por lo tanto, seguir a su efecto sobre la traducción. Inhibe la síntesis de RNA, pero éste podría ser un efecto secundario: si se reduce la traducción, normalmente decae la síntesis de RNAt. No parece afectar la desrepresión del DNA pero incluso en situaciones en las que no ocurre síntesis de RNAm, inhibe la síntesis proteica. Esto es consistente con un efecto del ABA a nivel del ribosoma, sobre la traducción y la síntesis de proteínas, pero no a nivel nuclear, donde se está formando el RNAm. Aún no se le conoce ningún mecanismo de operación, se necesitan más experimentos antes de poder adelantar mecanismos, incluso hipotéticos.

Como para otras hormonas, la interacción del ABA con su sitio de acción probablemente ocurre por fuerzas débiles y no por enlaces covalentes.

ETILENO

EFFECTOS DEL ETILENO. Un gran problema en el estudio del etileno es el de separar sus efectos de los de las auxinas. Ahora está claro que el IAA causa producción de etileno en los tejidos y que muchos de los efectos que se atribuían al IAA realmente son efectos secundarios causados por el etileno que se produce como resultado de la estimulación por el IAA. Por ejemplo, los efectos del IAA en la floración de la piña pueden deberse al etileno producido en esa forma. Desde hace mucho tiempo se advirtió que si las piñas se colocan sobre un lado, florecen. Recientemente se ha sugerido que la respuesta geotrópica está mediada por el IAA inducido al formarse etileno; así que la floración de las piñas estimuladas geotrópicamente puede ser un efecto colateral del etileno producido en respuesta a la acumulación de IAA en el lado inferior de la planta.

Los experimentos han demostrado que el efecto del IAA sobre la raíz es diferente al del etileno mostrando que causan reacciones separadas. Sin embargo, la aplicación de una auxina causa producción de etileno en las raíces de modo que es difícil estudiar independientemente los efectos del IAA del etileno. En algunas plantas la óptima estimulación característica de los tejidos por el IAA (ver Capítulo 19, página 487, y la Figura 16-8) se ha adscrito al etileno. El IAA continúa teniendo un efecto estimulante a concentraciones muy altas por sí mismo, pero el efecto inhibitorio del etileno, producido como resultado de la acción del IAA, se sobrepone a dicha estimulación y eventualmente determina inhibición cuando se alcanza un nivel crítico de IAA.

El etileno tiene un amplio rango de efectos, desde fuertemente estimulantes hasta muy inhibitorios. Generalmente se lo clasifica como una hormona inhibitoria, pero aunque aún no se conoce totalmente su rango de acción, sus actividades de regulación conocidas son tan variadas que desafía una clasificación superficial. Sus efectos sobre la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas parecen deberse a la estimulación de procesos de síntesis requeridos para el desarrollo de características de senescencia o para la formación de la zona de abscisión. Así que sus efectos inhibitorios pueden deberse en gran parte a un real efecto estimulante, operando sobre procesos de degradación. La inhibición de su efecto (por ejemplo por el dióxido de carbono) parece hacer más lenta la producción de enzimas degradativas.

MECANISMO DE ACCIÓN. Varios de los efectos conocidos del etileno tienen niveles de saturación similares, y se requiere la misma concentración (0.1-0.2 ppm) para una respuesta de un medio de la máxima. Esto ha sugerido a los fisiólogos americanos S.P. y A.E. Burg que hay un sitio de reacción común para varios efectos importantes del etileno. El dióxido de carbono inhibe su acción en forma competitiva en muchas de sus respuestas incluyendo las que siguen a la aplicación del IAA (por ejemplo el geotropismo de la raíz). Parece probable que el dióxido de carbono y el etileno reaccionen en un sitio de enlace común. Qué clase de reacción, o cómo es inhibida por el dióxido de carbono, no está en claro; se presume que sea una reacción enzimática.

No se conoce el lugar de la reacción primaria del etileno. Éste es muy soluble en los lípidos así que podría asociarse con la porción lípida de las membranas celulares. Se ha encontrado que estimula la excreción de α -amilasa en las células de aleurona de las semillas de cebada, pero no estimula su producción. No parece tener un efecto muy pronunciado sobre ninguna reacción bioquímica, pero puede afectar la permeabilidad de la membrana o posiblemente estimular la actividad de los sistemas de la permeasa.

OTRAS SUSTANCIAS QUE INFLUENCIAN EL DESARROLLO

Existen otras sustancias no consideradas hoy hormonas que sin embargo influyen, algunas de ellas profundamente, en el crecimiento y el desarrollo. La posibilidad de que los efectos del fitocromo puedan ser mediados por la acetilcolina ya se ha mencionado (Capítulo 20, página 524). La mayoría de las drogas colinérgicas de ocurrencia natural son de origen vegetal (por ejemplo, pilocarpina, muscarina, nicotina, *d*-tubocurarina, atropina, eserina, solanina, escopolamina y arecolina). Es posible que estas drogas y otros compuestos fisiológicamente activos (por ejemplo, los alcaloides, terpenos, posiblemente taninos, etc.) desempeñen un papel en la regulación del crecimiento o en la mediación de efectos ya conocidos.

Recientemente se ha escrito mucho sobre el AMP 3,5-cíclico, que tiene una potente capacidad reguladora del metabolismo animal. Hasta ahora esto no se ha demostrado convincentemente en las plantas superiores. Cuando se aplica a la planta provoca una variedad de efectos, pero hay evidencia que sugiera que es un regulador del desarrollo de ocurrencia natural en los vegetales.

Recientemente se ha manufacturado un nuevo e interesante grupo de reguladores del desarrollo, principalmente en el laboratorio del químico alemán G. Schneider. Estos compuestos, llamados morfactinas, tiene un anillo de fluoreno con varias sustituciones en dicha estructura anillada (Figura 23-15). Las morfactinas son inhibitorias de maneras específicas y actúan en un amplio rango de concentraciones, mucho más amplio que el de los reguladores del desarrollo conocidos o de los herbicidas específicos (Figura 23-16). Inhiben el transporte del IAA causando así diversas anomalías en el desarrollo incluyendo la abolición

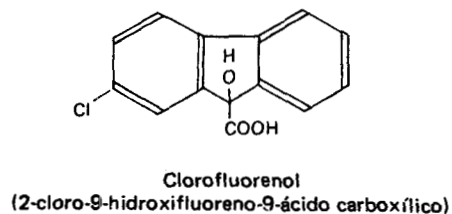
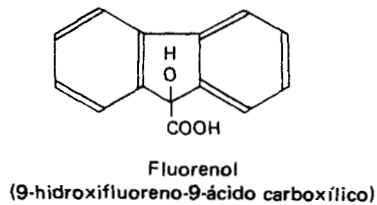


Figura 23-15. Estructura de dos morfactinas. Compárese su estructura con la de las giberelinas mostradas en la Figura 23-7.

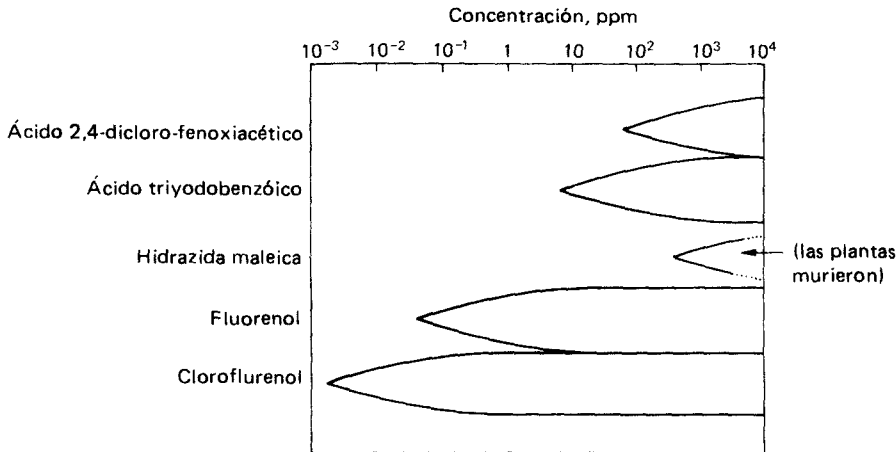


Figura 23-16. Comparación del rango de concentración activa de dos morfactinas con otros tres fitorreguladores sintéticos.

El ancho de la barra es proporcional al efecto fitorregulador. Las sustancias se aplicaron dos veces en forma de aspersión (0.02 ml por planta) a plántulas de *Galium*. (Conforme datos de G. Schneider: *Ann. Rev. Plant Physiology* 21:499. 1970.)

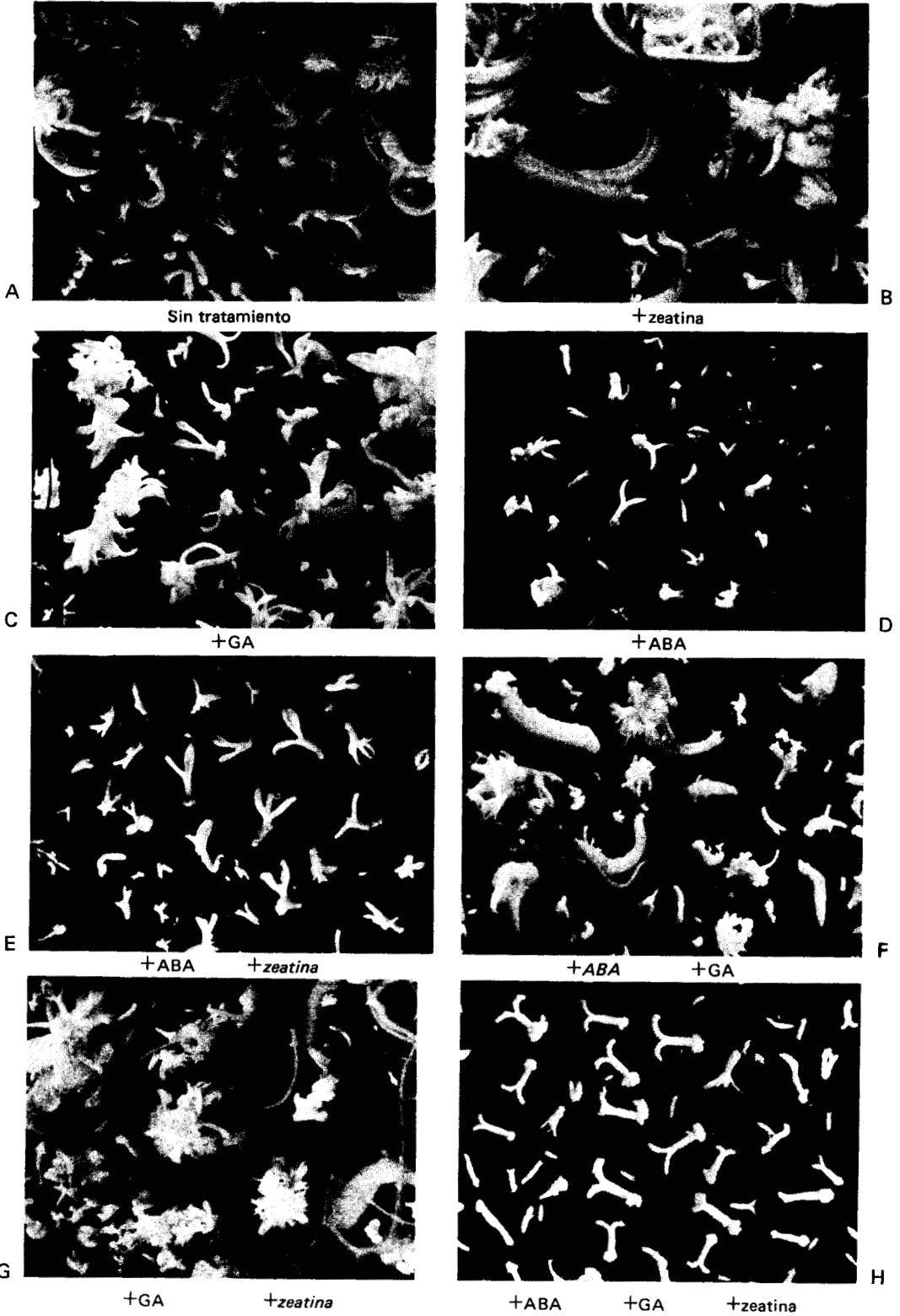
de las respuestas trópicas y la dominancia apical. Las morfactinas inhiben también la germinación de las semillas y son antagonistas del GA en cuanto impiden la emisión de tallo floral en las plantas de roseta que han sufrido termoperiodo. Esta clase de compuestos parece ser muy interesante para el control del crecimiento vegetal porque no son muy tóxicos, poseen un alto grado selectivo y no son demasiado persistentes en el suelo.

INTERACCIÓN HORMONAL

El biólogo canadiense R.H. Hall, en su artículo sobre las citocininas citado al final de este capítulo, sugiere que los científicos apliquen más su esfuerzo a examinar el desarrollo integral y se preocupen menos por las causas de eventos específicos. La clave de los eventos y aspectos del desarrollo es el organismo integral, sus experiencias previas, y la suma de todos los factores que se influyen uno al otro así como también al futuro del organismo. En un estudio que ilustra este principio el fisiólogo norteamericano P.V. Ammirato examinó la interacción del ABA, la citocinina zeatina y el GA en cultivos de células de tallo de *Carum carvi* en suspensión que se indujeron a sufrir embriogénesis. Los resultados se muestran en la Figura 23-17.

Quando no se adicionaron hormonas se desarrollaron embriones pequeños, aberrantes; solamente unos pocos eran normales (Figura 23-17A). Al añadir zea-

Figura 23-17. Desarrollo de embriones somáticos de células de *Carum carvi* afectadas por la adición de hormonas. A. Sin adición. B. Zeatina 10^{-6} M. C. GA_3 10^{-6} M. D. ABA 10^{-6} M. E. ABA 10^{-7} M + zeatina. F. ABA 10^{-6} M + GA_3 . G. GA 10^{-7} M + GA + zeatina. H. ABA 10^{-7} M + GA + zeatina. (De P.V. Ammirato: Hormonal control of stomatic embryo development from cultured cells of caraway. *Plant Physiology*, 59:579-86. 1977. Utilizada con permiso. Fotografía cortesía del Dr. Ammirato.)



tina o GA, crecieron con mayor rapidez pero eran totalmente anormales (Figura 23-17B y C). El ABA causó que muchos de los embriones aparecieran normales pero eran muy pequeños (Figura 23-17D). El ABA redujo la proporción de deformidades cuando se añadió junto con la zeatina o el GA (Figura 23-17E y F). El GA y la zeatina juntos causaron deformidades masivas (Figura 23-17G), pero al juntar los tres factores se tuvo formación de un gran número de embriones normales (Figura 23-17H). Es claro que por sí misma cada hormona causa cierto grado de anomalías o retardos pero el correcto balance de estos factores resulta en el desarrollo ordenado del embrión. Es el balance o interacción de las hormonas, más que la suma de sus acciones individuales, lo que da la clave del desarrollo.

RESUMEN DE LAS ACCIONES HORMONALES

AUXINAS

Formación de órganos (interactúa con las citocininas)

Organización de tejidos (interactúa con otros factores)

Estimulación de la división celular (interactúa con las citocininas)

Alargamiento celular	} Estimula a través de la secreción de
Relajación de la pared celular	

Síntesis del RNA y de las proteínas

Dirección del transporte

Efectos enzimáticos

Producción de etileno

Respuestas trópicas y násticas (a veces quizá debidas al etileno)

Dominancia apical

Prevención de la abscisión

GIBERELINAS

Alargamiento celular (no por el mecanismo de las auxinas)

División celular

Inducción de enzimas

Floración (plantas de días largos)

Contrarresta al letargo (antagoniza al ABA)

Inhibición de la formación de órganos

Floración precoz de los árboles

CITOCININAS

División celular (inducción y promoción; interactúa con las auxinas)

Alargamiento celular

Formación de órganos (interactúa con auxinas)

Contrarresta al letargo

Liberación de la dominancia apical

Prevención de la senescencia

Movilización de los nutrientes

Regulación de los polirribosomas

ÁCIDO ABCSÍCSICO

Letargo

Antagonismo a la giberelina

Floración (plantas de día corto)

Abscisión

Cierre de los estomas

Control del desarrollo embrionario (con las citocininas y el GA)

ETILENO (Su producción es causada por la auxina)

Epinastia

Geotropismo

Maduración del fruto

Senescencia

Abscisión

COMPUESTOS HIPOTÉTICOS QUE CAUSAN LA FLORACIÓN

Florigén

Vernalina

Antesina

LECTURAS ADICIONALES

Ver lista del Capítulo 16.

- Abeles, F.B.: Biosynthesis and mechanism of action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:259-92. 1972.
- Davies, P.J.: Current theories on the mode of action of auxin. *Botan. Rev.* 39:139-71. 1973.
- Evans, M.L.: Rapid responses to plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:195-223. 1974.
- Goldsmith, M.H.M.: The polar transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:439-78. 1978.
- Hall, R.H.: Cytokinins as a probe of developmental processes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:415-44. 1973.
- Jones, R.L.: Gibberellins: their physiological role. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:571-98. 1973.
- Kende, H. y G. Gardner: Hormone binding in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:267-90. 1976.
- Key, J.L.: Hormones and nucleic acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20:449-74. 1969.
- Marme, D.: Phytochrome: membranes as possible sites of primary action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:173-98. 1977.
- Milborrow, B.V.: The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:259-307. 1974.
- Phillips, I.J.D.: *The Biochemistry and Physiology of Plant Growth Hormones*. McGraw-Hill Book Co., Nueva York. 1971.
- Schneider, E.A. y F. Wightman: Metabolism of auxin in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:487-513. 1974.
- Schopfer, P.: Phytochrome control of enzymes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:223-52. 1977.
- Sheldrake, A.R.: The production of hormones in higher plants. *Biol. Rev.* 48:509-59. 1973.
- Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*. Vol. VIB. Academic Press. Nueva York. 1972.
- Thimann, K.V.: *Hormone Action in the Whole Life of Plants*. The University of Massachusetts Press, Amherst. 1977.
- Torrey, J.G.: Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:435-59. 1976.



SECCIÓN V

FISIOLOGÍA DE ORGANISMOS ESPECIALES



Capítulo 24

FISIOLOGÍA DE LOS ÁRBOLES

CARACTERÍSTICAS ESPECIALES DE LOS ÁRBOLES

Por mucho tiempo los ajenos a la botánica han considerado a los árboles como la cumbre del desarrollo vegetal debido a sus evidentes características de talla, longevidad y amplia distribución. Desde el punto de vista botánico los árboles se distinguen de otras plantas sólo en magnitud, no en clase. Pero como resultado de su gran tamaño, lento desarrollo y prolongada madurez (todos los factores interrelacionados), consiguieron un alto grado de especialización en algunas direcciones; lograron soluciones especiales ante problemas particulares relacionados con su hábito característico de crecimiento. Gran parte de la fisiología del árbol es común a todas las plantas y ciertos problemas de la fisiología vegetal mucho mejor ejemplificados por árboles, se analizaron en capítulos anteriores. En este capítulo se considerarán sólo ciertos aspectos fisiológicos peculiares de árboles que no se trataron en ninguna otra parte de este libro.

ASIMILACIÓN

Los procesos de fotosíntesis y respiración en árboles son iguales a los de otras plantas. Sin embargo, su completa relación en la planta se complica por la gran masa de tejido no fotosintético; esto significa que, en comparación con las plantas herbáceas, el tejido fotosintético del árbol debe sostener una masa relativamente mayor de tejido respirante, improductivo. Consecuentemente, los efectos relativos de temperatura, suministro de agua y otros factores sobre fotosíntesis y respiración son de mayor significación en el árbol. Los efectos relativos de la temperatura sobre fotosíntesis y respiración en las hojas de un típico árbol de bosque boreal se muestran en el diagrama de la Figura 24-1. Evidentemente, si bien la tasa de fotosíntesis *total* se aproxima al máximo por encima del rango de 0-40°C, el gran incremento de respiración a temperaturas mayores ejerce un marcado efecto sobre la fotosíntesis *net*a, la cual se abate abruptamente por encima de 20°C.

El cuadro se complica aún más por el hecho de que la mayor masa de tejido respirante de un árbol se localiza en raíz, tallo y ramas. El tejido de más actividad en raíz y tallo es el cambium, el cual es aproximadamente proporcional en tamaño

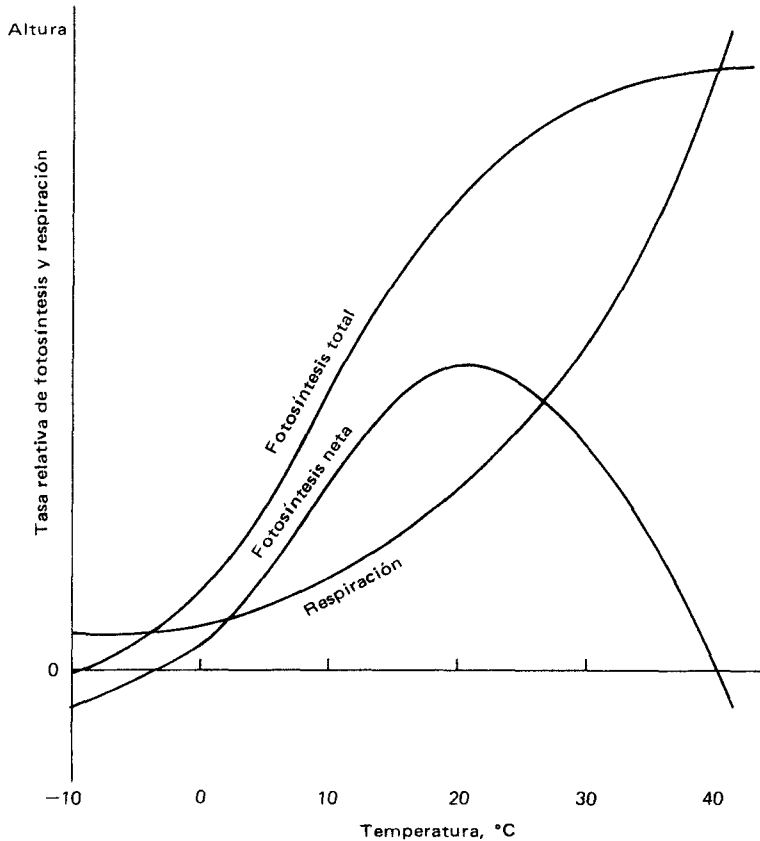


Figura 24-1. Diagrama que muestra las tasas relativas de fotosíntesis y respiración en hojas de un árbol de bosque boreal.

a la función cuadrada de la altura del árbol; la masa de madera metabólicamente inactiva es, sin embargo, una función cúbica de la altura del árbol. Por lo tanto, durante el crecimiento temprano cuando la altura y el diámetro del árbol aumentan rápidamente, llega a ser más eficiente en términos de la relación de la fotosíntesis a respiración.

Esta diferencia se refleja en los datos para árboles de 10 y 40 años de edad mostrados en la Tabla 24-1. Conforme el árbol envejece, la proporción de tejido no fotosintético aumenta sin el concomitante incremento de área foliar. Por lo tanto, la proporción disponible de carbono fijado fotosintéticamente para crecimiento disminuye, como se demuestra por las diferencias entre árboles de 40 y 90 años de edad que se ven en la Tabla 24-1. Por lo tanto, la sensibilidad del árbol varía con su talla y edad en condiciones ambientales que afectan diferencialmente la fotosíntesis y la respiración.

El mayor tamaño de los árboles provoca que sus hojas superiores sombreen las inferiores en grado mucho mayor que lo usual en plantas herbáceas. Por lo tanto, mientras muchas especies de plantas herbáceas están especializadas para tolerar la sombra o como plantas de sol, las hojas de un mismo árbol pueden mostrar amplia variación en su grado de especialización anatómica (ver Capítulo 14, página 352) y fisiológica (ver Figura 24-2). Por ejemplo, las hojas inferiores pueden

Tabla 24-1. Pérdida y retención de carbono en el haya.

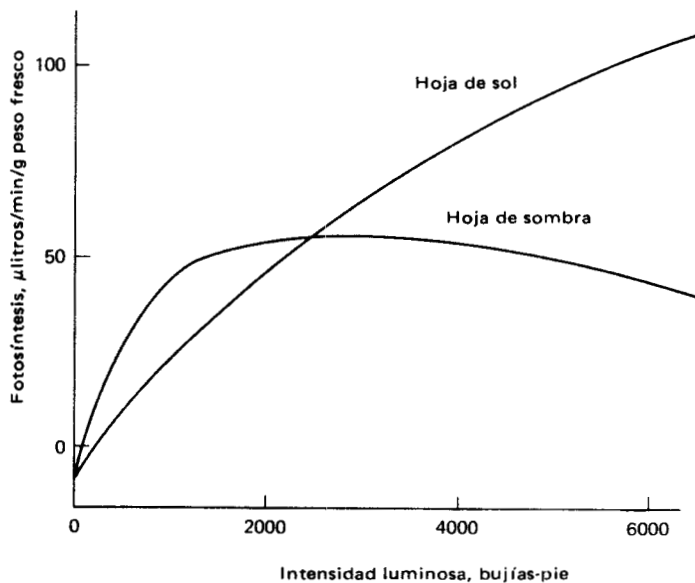
Porcentaje de carbono total fijado en la fotosíntesis perdido por	Edad del árbol, años		
	10	40	90
Respiración foliar	22	19	22
Respiración de raíces, tallos, ramas	21	22	26
Pérdida de hojas	16	12	15
Pérdida de hojas y ramas	4	5	6
Porcentaje de carbono total utilizado en crecimiento	37	42	31

Fuente: Datos, nuevamente calculados, de D.M. Möller, M.D. Müller y J. Nielsen: *Dan. J. Forest.*, 21:327. 1954.

lograr su máxima tasa fotosintética ante sólo el 30% de plena luz solar, en tanto que las hojas de la copa continúan elevando su tasa de fotosíntesis hasta una intensidad luminosa de pleno sol veraniego.

Recientemente, los científicos han mostrado un real interés en los continuos aumentos del nivel de CO₂ atmosférico. Esta tendencia comenzó en el siglo XIX debido al creciente uso industrial de combustibles fósiles, pero se ha acelerado dramáticamente en décadas recientes. El equilibrio del CO₂ del aire se mantiene principalmente por fotosíntesis, y ahora se hace evidente que los bosques son los más grandes y activos vertederos biológicos para el CO₂. Gran parte del reciente aumento del CO₂ atmosférico se debe, probablemente, a la destrucción, en el siglo XIX, de los grandes bosques del mundo. La consecuencia

Figura 24-2. Fotosíntesis en hoja de sol y de sombra de un arce, de acuerdo a la intensidad luminosa. (Datos de reportes de estudiantes del laboratorio de fisiología vegetal, Universidad de Toronto.)



de tal acto de la civilización sobre los patrones climáticos de la Tierra acaso sean severas y posiblemente calamitosas. La fotosíntesis es importante para la gente y para los árboles.

FORMACIÓN DE LA MADERA

La madera no es homogénea sino que contiene numerosos gradientes y discontinuidades de tipos de células. Los más obvios de ellos son los anillos anuales. La madera de primavera o madera temprana está formada por células grandes, de pared delgada, y la madera de verano o madera tardía, de células más pequeñas y de paredes más gruesas. En las maderas duras de anillos porosos, los vasos pueden formar una capa conspicua en la madera de principios de primavera. Puesto que la calidad de la madera para propósitos comerciales depende de su densidad y resistencia, las que a su vez dependen del grosor de paredes, diámetro y longitud de células (además de las propiedades mecánicas de la materia prima en sí misma), los fisiólogos de árboles han examinado cuidadosamente los factores que gobiernan los depósitos de las células de madera.

HORMONAS. La actividad y crecimiento del cambium están gobernados por hormonas. Si se aplica IAA a un árbol, se produce madera temprana junto al sitio de aplicación. La auxina antagónica, ácido 2,3,5-triiodobenzoico (ATIB) posee el efecto opuesto; su aplicación tiene por resultado la formación de madera tardía. Las hormonas que producen los vástagos en el momento de romper su latencia en primavera parecen promover el inicio de la actividad cambial y regular la clase de célula de madera que se producirá. Las auxinas difunden o son transportadas desde el ápice de los vástagos, de manera que la concentración auxínica tiende a ser mayor cerca de la copa del árbol y menor cerca de la base. Como resultado la formación de madera tardía comienza en la base de un árbol y se extiende hacia lo alto a medida que avanza la temporada.

La relación entre ácido giberélico y auxina parece gobernar las cantidades relativas de xilema y floema que se producen. El incremento de auxina y la reducción de ácido giberélico tiende a resultar en producción de células de xilema, mientras que un relativo aumento en ácido giberélico, en relación a la auxina, resulta en producción de células de floema.

FOTOPERIODO. El fotoperiodo afecta tanto el patrón de crecimiento de las hojas como el de los vástagos, y esto afecta la formación de la madera debido a los diferentes niveles de producción hormonal asociados a diferentes tasas y tipos de crecimiento. La producción de madera de primavera es congruente con el aumento de crecimiento de yemas y brotes, el cual está regulado fotoperiódicamente; al cesar éste —como resultado de cambios naturales o artificiales de fotoperiodo— comienza la formación de madera de verano. La respuesta depende aparentemente del follaje —que es sensible y reacciona ante el fotoperiodo—, no del tronco o de las yemas del árbol.

AGUA. El suministro de agua afecta el crecimiento foliar y esto, a través de la hormona mencionada anteriormente, regula el tipo de madera. En general el rápido crecimiento foliar está asociado a la formación de madera de primavera. En periodos de sequía, cuando se detiene el crecimiento, se forma made-

ra de verano. Una severa sequía seguida por un abundante suministro de agua puede causar la formación de anillos falsos, en los cuales ocurre una gradación de leño temprano a leño tardío-leño temprano-leño tardío, durante una sola temporada.

TEMPERATURA. La temperatura parece tener influencia principalmente sobre el alargamiento celular. En gimnospermas, el incremento de temperatura determina aumento en la longitud de las células. Sin embargo, esto no está relacionado, aparentemente, con la fotosíntesis, porque las temperaturas nocturnas tienen mayor influencia aún que las diurnas. El efecto de la temperatura parece operar directamente sobre las células del tronco, no a través de hojas o meristemas apicales.

ASIMILACIÓN. La asimilación es importante porque provee el carbono del que están formadas las células de la madera. Grupos de hojas tienden a suministrar carbono a ciertas áreas específicas de madera del tallo o rama abajo de ellas, así que los renuevos parcialmente defoliados se desarrollan asimétricamente. Sin embargo, la relación más importante es que el grosor de la pared está directamente relacionado a la asimilación neta. Por lo tanto, si bien el tipo de células de madera (temprana o tardía) está determinado por factores que gobiernan la producción de hormona en las hojas, la longitud celular está afectada por la temperatura, y el grosor de la pared por la asimilación neta o la tasa de fotosíntesis.

MADERA DE REACCIÓN Y MOVIMIENTO DE ORIENTACIÓN. Los troncos de la mayoría de los árboles están orientados con precisión y verticalidad con respecto al campo gravitacional de la Tierra. Si un árbol se reorienta artificialmente, suceden varias cosas. La yema apical efectuará la respuesta geotrópica usual creciendo hacia arriba. El tallo o la rama principal se moverá un poco en dirección a la vertical, si bien tal movimiento tal vez no sea sino de unos cuantos grados. Esto se denomina **movimiento de orientación**. Al mismo tiempo, un tipo peculiar y distinto de madera nueva se desarrolla en el lado superior (en angiospermas) o lado inferior (en gimnospermas) del tallo. Ésta se conoce como **madera de reacción**.

La madera de reacción se forma bajo la influencia de la gravedad. En angiospermas, ocurre más actividad cambial sobre el lado superior de tallos situados fuera de la vertical, lo que resulta en la formación de la llamada **madera de tensión**. Ésta posee vasos pequeños y en menor cantidad, y por lo general mayor cantidad de celulosa y menos lignina que la madera normal. En gimnospermas, ocurre mayor actividad cambial sobre el lado inferior formándose la **madera de compresión**; en ésta las traqueidas se ven más redondeadas en sección y poseen más lignina y menos celulosa en sus paredes. El movimiento de orientación y la formación de la madera de reacción se ilustran en la Figura 24-3.

El hecho de que la madera de reacción se forme bajo la influencia de la gravedad y no como resultado de tensión o compresión de la madera, como se pensó previamente, se ilustra mediante el experimento mostrado en la Figura 24-3. Si el tronco de un renuevo se dobla a modo de lazo, sólo se forma madera de reacción sobre el lado superior del lazo (si el árbol es una angiosperma; en gimnospermas, la madera de reacción se forma sobre el lado inferior). Si la tensión causara la formación de madera de reacción, ésta se formaría en torno a todo el lazo. Por el contrario, el sistema responde a la gravedad y la madera de reacción

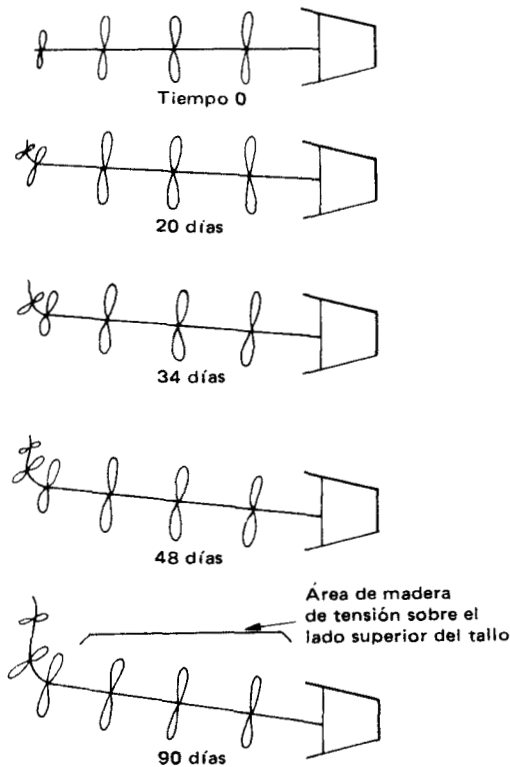


Figura 24-3. Movimiento de orientación de una plántula de *Tristania conferata* colocada horizontalmente. (Redibujada y adaptada de A.B. Wardrop: Anatomía de la reacción de angiospermas arborescentes. En: M.H. Zimmermann (ed.): *The Formation of Wood in Forest Trees*. Academic Press, Nueva York, 1964. p. 406.)

se forma en el exterior del lazo, encima y sobre el lado interno de él, en el fondo, como se ilustra.

El experimento de la Figura 24-4 demuestra también que la formación de madera de reacción es responsable de los movimientos de orientación, los cuales tienden a reorientar los tallos que se han apartado de la perpendicular. Si el círculo de madera se corta en piezas como se ilustra, las mismas se doblan en distintas direcciones relativas al tronco del árbol, pero en la misma dirección (hacia arriba) en relación al campo gravitacional. Las diferencias en crecimiento radial en la rama desorientada que resulta de la formación de la madera de reacción, origina una sección transversal elíptica, con exceso de madera formada sobre la parte superior, en angiospermas. Esto resulta en tensiones internas en la rama, que determinan el doblamiento hacia arriba, hacia el lado en el que se forma la madera de tensión. En gimnospermas la reacción es opuesta, pero la formación de la madera de compresión sobre el lado inferior tiene el mismo resultado, doblamiento de la rama hacia arriba.

Se piensa que la formación de madera de reacción está influenciada por la auxina, que tiende a desplazarse hacia el lado inferior de las ramas debido a la normal respuesta gravitacional (ver Capítulo 19, página 487). Parece que las concentraciones superiores de auxina sobre el lado inferior de un tallo resultan en formación de madera de compresión en gimnospermas. La situación en angiospermas es menos clara. En algunos de los primeros experimentos, la adición de auxina parecía estimular la formación de madera de reacción. Asimismo, cuando la auxina se aplica en el lado inferior de un tallo horizontal, se incrementa la actividad cambial, no sobre el lado inferior próximo al punto de aplicación, sino

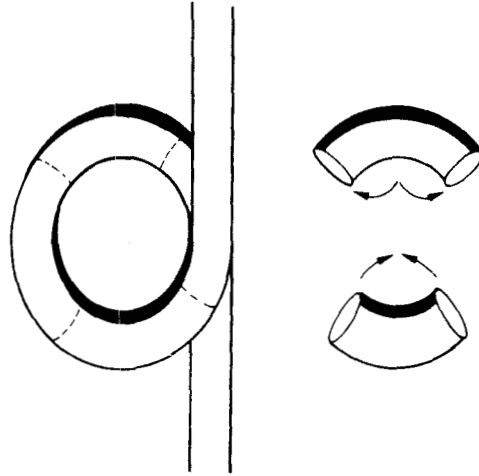


Figura 24-4. Localización de la madera de reacción en un tronco de árbol de angiosperma flexionado en círculo, y orientación de la flexión cuando el círculo se cortó en pedazos, como se muestra. (Redibujado de A.B. Wardrop: Anatomía de reacción de angiospermas arbóreas. En M.H. Zimmermann (ed.): *The Formation of Wood in Forest Trees*. Academic Press, Nueva York, 1964. p. 407.)

sobre el lado superior, bastante alejado. Esto sugiere que la auxina se mueve hacia la parte superior de la rama o tronco de angiospermas y allí ejerce su influencia para aumentar la actividad cambial y con ello la formación de la madera de tensión. Sin embargo, varios investigadores han reportado el hallazgo de auxina en el lado inferior de tallos de angiospermas situados horizontalmente. Además, recientes experimentos han demostrado que la auxina añadida impide realmente la producción de madera de reacción en tallos inclinados de álamos (*Populus*) y la aplicación de la antiauxina ATIB produce madera de tensión en tallos erectos de olmo blanco. Parece más probable, por lo tanto, que la formación de madera de tensión sobre el lado superior de tallos de angiospermas, esté asociada a una disminución en el normal suministro o concentración auxínica.

El mecanismo por el cual la disminución o el incremento auxínico intervienen en la formación de madera de tensión o de compresión no está claro. El fisiólogo norteamericano K.V. Thimann ha sugerido que la relación entre enzimas peroxidadas, la cuales oxidan la auxina y están también implicadas en la formación de precursores de lignina, y la auxina misma, tal vez regulen la formación de madera de reacción. La auxina inhibe la polimerización de polifenoles y, por ello, la formación de lignina, pero ella misma es oxidada por la peroxidasa. Sin embargo, no se ha demostrado una clara relación entre la distribución de actividad de la polifenol oxidasa y la formación de madera de reacción.

MORFOLOGÍA

FORMA DE LA COPA. Los árboles asumen muchas formas características. Algunas resultan de fuerte dominancia apical, como en pinos; otras, debido a un riguroso ángulo de ramificación, como en abetos o álamos (plagiotropismo, ver más adelante) y aun otros debido a un típico crecimiento determinado de muchos ápices, lo que resulta en una copa o corona, como en hayas o encinos. Los mecanismos de la dominancia apical y el plagiotropismo se discutieron en las páginas 495 y 428. La típica forma en corona puede ser el resultado de factores físicos y fisiológicos. Se ha propuesto el siguiente argumento: conforme crece un árbol, la

corona conserva un área constante y, por tal motivo, una tasa fotosintética casi constante. Sin embargo, el tronco, que posee una importante actividad respiratoria y por lo tanto consume azúcares producidos en la fotosíntesis, aumenta constantemente en tamaño conforme el árbol envejece. Como consecuencia, hay menos azúcar disponible para las raíces, las cuales se desarrollan con menos vigor y absorben menos agua y nutrimentos. Esto resulta en disminución de un crecimiento principal, disminución de dominancia apical, mayor crecimiento lateral y una característica copa aplastada. Sin embargo, es igualmente posible que el crecimiento hacia lo alto se vea limitado por potenciales de agua internos, lo que resulta en crecimiento disminuido de las ramas principales más altas donde el potencial hídrico es mucho más bajo.

PLAGIOTROPISMO. La tendencia de las ramas de mantener un ángulo específico y constante a lo largo de todo su crecimiento se llama plagiotropismo. Esto quizás esté relacionado a un balance en la formación de leño de reacción de las ramas. El plagiotropismo parece estar controlado por el tallo principal porque, si éste o una rama en una bifurcación se remueven, la rama adyacente usualmente se reorienta por sí sola mediante movimiento de orientación y respuesta geotrópica. Sin embargo, una vez establecido el plagiotropismo en algunas especies de árboles, aparentemente se conserva sin la influencia adicional del tallo principal, puesto que la rama continúa con su característico ángulo de crecimiento aun después que el tallo se ha desarrollado hasta una gran distancia. En ciertas especies el plagiotropismo se establece tan firmemente que una rama que arraiga continuará creciendo en el ángulo establecido en el árbol del cual fue removida. No está claro en qué medida un control determinado por el ambiente queda semi-permanente o permanentemente impreso en el genomio del ápice de una rama.

CONSECUENCIAS DEL CRECIMIENTO PERENNE

Las tres consecuencias más obvias del crecimiento perenne son:

1. El mantenimiento de una gran masa de tejido no vivo.
2. Necesidad de almacenamiento y capacidades de letargo para el invierno.
3. Necesidad de redistribución de nutrimentos antes de la caída de las hojas de árboles deciduos, para evitar la pérdida anual excesiva.

METABOLISMO DE TEJIDOS PERENNES. Las actividades metabólicas de tejidos en un tronco arbóreo se muestran en la Tabla 24-2. Si bien los tejidos de la corteza y el cambium son metabólicamente muy activos, los de la albura lo son mucho menos que aquéllos, y en el duramen casi no hay actividad metabólica perceptible. Por lo tanto, el apoyo metabólico de un tronco se requiere principalmente sólo en la estrecha banda de tejido que circunda la superficie del tronco, el cual no aumenta cada año en proporción a la masa, sino solamente al área del tronco. Si no fuera así, y si todo el tronco fuera metabólicamente activo, el crecimiento de un árbol más allá de una reducida talla sería imposible.

LATENCIA. Los problemas de latencia y almacenamiento de árboles han recibido mucha atención. El almacenamiento de reservas de carbono parece estar regulado principalmente por la temperatura. Muchos árboles almacenan considerables can-

Tabla 24-2. Respiración alterable por el calor de varios tejidos en los troncos del fresno negro.

Tejido	Respiración, mm ³ O ₂ /(hr)(g peso fresco)
Floema	87.6
Cambium	181.0
Albura	16.6
Duramen	0.3

Fuente: Datos, nuevamente calculados, de R.H. Goodwin y D.R. Goddard: *Am. J. Bot.*, 27:234, 1940.

tidades de lípido, en tanto que otros almacenan almidón, o ambos. Las bajas temperaturas con que se enfrenta el tallo tienden a inducir el almacenamiento de grasa; las raíces que no se enfrentan a tales extremos térmicos, almacenan principalmente almidón. Durante la primavera la elevación de las temperaturas causa la movilización de las reservas. Antes de que se inicie el crecimiento de primavera, grandes cantidades de sacarosa pueden sintetizarse a partir de compuestos almacenados y liberados al xilema. Los simples cambios de temperatura no son suficientes para esta reacción; lo que se precisa es una alternancia de días cálidos y noches heladas. El flujo de savia en los arcos, por ejemplo, continúa sólo si tales condiciones prevalecen.

La condición de la latencia en los árboles y su relación con la sobrevivencia han sido muy estudiadas. Diferentes partes del árbol sufren diversos grados de latencia en diferentes tiempos, causados por distintos estímulos. Por lo tanto, la latencia de un árbol implica varios fenómenos separados y sin conexión entre sí. Las yemas de muchos árboles tienen una demanda de frío invernal para su latencia, mientras las raíces y quizás el cambium también carecen de ella. Durante el invierno muchos procesos metabólicos y del desarrollo prosiguen en el árbol y la latencia de ningún modo es total. Asimismo, la latencia de varias partes del árbol parece ser, al menos parcialmente, independiente, y diferentes partes del árbol pueden entrar en latencia o romperla, por separado. Parece probable que distintos mecanismos, diferentes reguladores, y presumiblemente diferentes genes pueden estar involucrados en la latencia de distintas partes de la planta.

Los patrones de letargo están estrechamente relacionados a las presiones ambientales que el árbol experimenta. Días cortos y temperaturas descendentes inducen la suspensión del crecimiento, la caída de hojas y el comienzo de la latencia. El letargo se rompe por la inversión de estas tendencias, es decir, mediante el incremento de temperatura y el alargamiento de los días. Sin embargo, se han desarrollado mecanismos para salvaguardar al árbol del peligro de la ruptura prematura de su letargo por periodos calurosos inoportunos en el invierno. El letargo requiere un periodo prolongado de enfriamiento, el requerimiento de temperatura varía con la especie pero, por lo regular, está próximo a los +5°C. Las temperaturas muy por encima o inferiores son ineficientes. Después de eso, el árbol puede despertar de su latencia mediante tratamiento cálido. Sin embargo, debe estar expuesto un tiempo mínimo, del orden de 300 hr, a temperaturas próximas a los 25°C antes de que se inicie el nuevo crecimiento. Tales mecanismos impiden el prematuro crecimiento durante el "verano indio" o aun du-

rante los prolongados deshielos de enero o febrero. Los mecanismos se ajustan con toda precisión a los requerimientos ambientales. Los árboles de la misma especie que se desarrollan en áreas subtropicales o templadas del norte se comportan de manera enteramente diferente ante días cortos y bajas temperaturas: los del tipo norteno botan sus hojas y entran en latencia, mientras los del sur continúan su desarrollo, debido a que carecen de mecanismos inductores de letargo.

RECUPERACIÓN DE NUTRIMENTOS ANTES DE LA CAÍDA DE LA HOJA. En el otoño una gran proporción del nitrógeno y contenido de minerales de las hojas se transporta de regreso hacia los renuevos antes de que ocurra la abscisión. Los minerales que se pierden por las hojas no se lavan con la lluvia sino que, en realidad, son translocados y finalmente pueden almacenarse durante el verano en el tronco o las raíces. El mecanismo que dirige la exportación de nutrientes desde las hojas se desconoce. Presumiblemente, conforme las hojas entran en senescencia, cada vez son menos capaces de retener solutos orgánicos y minerales contra la competencia de tejidos de la raíz y el tronco, fisiológicamente más activos. Los mecanismos con los que los tejidos metabolizantes o en crecimiento activo compiten exitosamente con órganos menos activos o senescentes por nutrientes disponibles, con base en la producción de auxinas y citocininas, se describen en detalle en los Capítulos 21 y 22. Sin embargo, la senescencia de las hojas especialmente programada, parte del patrón total de desarrollo del árbol, se requiere para iniciar los procesos degradadores que permiten poner en disponibilidad los nutrientes foliares (particularmente nitrógeno) para la exportación.

COMUNIDADES ARBOLADAS

Un bosque es, por lo menos, una íntima asociación de árboles. Sin embargo, la asociación entre individuos arbóreos puede ser tan estrecha que todo el bosque crece y se desarrolla como si se tratara de un organismo y aun puede envejecer como tal. Por ejemplo, se dice que un bosque se estabiliza cuando el sombreado mutuo y la masa de individuos, comparada con el área fotosintetizante, llega a ser tan grande que el crecimiento neto cesa eventualmente, la respiración del bosque como un todo iguala o supera a la fotosíntesis. En este punto, a menos que se lleve a cabo una tala selectiva, la productividad del bosque se verá seriamente reducida.

Muchos bosques consisten en asociaciones tan próximas entre sí que constituyen en realidad meras colecciones de individuos. La formación de injertos radicales, mostrados en la Figura 24-5, ocurre muy comúnmente entre dos o muchos árboles, y en un típico bosque de pino blanco acaso más del 50% de los árboles están vinculados entre sí. Que éstos son injertos vivientes viables está demostrado por el hecho de que un tocón vinculado de esa forma sobrevive por muchos años, su sistema radical está nutrido por los árboles circundantes y es esencialmente parte de ellos. Un intento experimental para raleo o entresacar tal tipo de bosque de raíces injertadas, con venenos, provocó un desastre porque todos los árboles conectados al árbol envenenado también sucumbieron. Los experimentos han demostrado que colorantes, materiales orgánicos e inorgánicos radioactivos, y aun esporas de hongos, pueden transmitirse de árbol en árbol a través de sus injertos radicales.

Un interesante resultado de esa tendencia a formar amplios injertos radica-



Figura 24-5. A. Un tocón vivo que muestra las conexiones por injerto con el árbol vivo de la izquierda, el cual se ha hecho cargo del sistema radical del tocón. B. Injertos radicales entre dos árboles vivos. (De F.H. Bormann, En T. Kozlowski (ed.): *Tree Growth*. Ronald Press Company, Nueva York, 1962, pp. 237-46. Utilizada con permiso.)

les es que un grupo grande de árboles puede estar tan estrechamente asociado que, en esencia, constituye un solo individuo. Los más viejos o pequeños mueren, sus raíces son retenidas y sobreviven como parte del sistema. Los más grandes controlan el crecimiento y desarrollo de los más pequeños mediante los efectos de sombreado, competencia por nutrimentos y translocación de hormonas. Por lo tanto, secciones enteras de bosque, y no simplemente árboles individuales, integran una unidad fisiológica estrechamente controlada, que vive, crece y se comporta como un organismo.

LECTURAS ADICIONALES

- Cote, W.A., Jr. (ed.): *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*. Syracuse University Press, Syracuse, N.Y. 1965.
- Kramer, P.J. y T.T. Kozlowski: *Physiology of Trees*. MacGraw-Hill, Nueva York. 1960.

- Kozłowski, T.T. (ed.): *Tree Growth*. Ronald Press, Nueva York. 1962.
- Kozłowski, T.T. y T. Keller: Food relation of woody plants. *Bot. Rev.*, 32:293-382. 1966.
- Perry, T.O.: Dormancy of trees in winter. *Science*, 171:29-36. 1971.
- Zimmermann, M.H. (ed.): *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, Nueva York. 1964.
- Zimmermann, M.H. y C.L. Brown: *Trees --Structure and Function*. Springer-Verlag, Nueva York. 1971.

Capítulo 25

FISIOLOGÍA DE ALGAS MARINAS

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los libros de texto sobre fisiología vegetal se centran principalmente sobre plantas terrestres y sólo mencionan las algas cuando se utilizan ampliamente para propósitos experimentales (por ejemplo *Chlorella* y *Scenedesmus* en la investigación de la fotosíntesis). Asimismo, los problemas fisiológicos relacionados con el hábitat marino y las soluciones propuestas para tales problemas rara vez se discuten con algún detalle. Ahora está siendo evidente que una gran parte (tal vez el 50%) de la biomasa mundial está presente en forma de algas marinas, y éstas constituyen una importante fracción de los recursos ecológicos del planeta. No solamente gran parte de la fotosíntesis mundial tiene lugar en el mar, sino que éste representa un recurso extraordinariamente grande de alimento potencial y materia prima, que acaso se necesitará explotar en un futuro cercano.

Por lo tanto, parece apropiado incluir en este capítulo una breve exposición de algunos de los factores importantes de la fisiología y bioquímica de las algas que las distinguen de las plantas terrestres y permiten su adaptación a varias clases de hábitat marino. No se hará ningún intento por cubrir aquellos aspectos de la fisiología de las algas que son similares a los de las plantas superiores desarrollados en otro lugar de este libro y, por necesidad, este estudio está lejos de ser exhaustivo.

PRODUCTIVIDAD DE LAS ALGAS MARINAS

CADENAS NATURALES DE ALIMENTO. Un hecho impresionante que recientemente ha llegado a ponerse en claro es que las algas marinas pertenecen a las plantas más productivas de la tierra. Los cálculos demuestran que los bancos de quelpos y algas pardas similares del Atlántico Norte son incluso más productivas, en base al crecimiento por unidad de masa, que un bosque tropical lluvioso o que una especie agrícola intensamente cultivada que crezca bajo condiciones ideales. Los datos en la Figura 25-1 dan cierta idea de la alta productividad neta de algunas formas marinas comparadas con plantas de ecosistemas terrestres conocidos.

Muchas de las grandes algas marinas mueren o se descomponen en sus extremos conforme crecen desde la base; otras mueren casi del todo o por completo hacia el invierno. Se creía que el material derivado de su muerte simplemente se

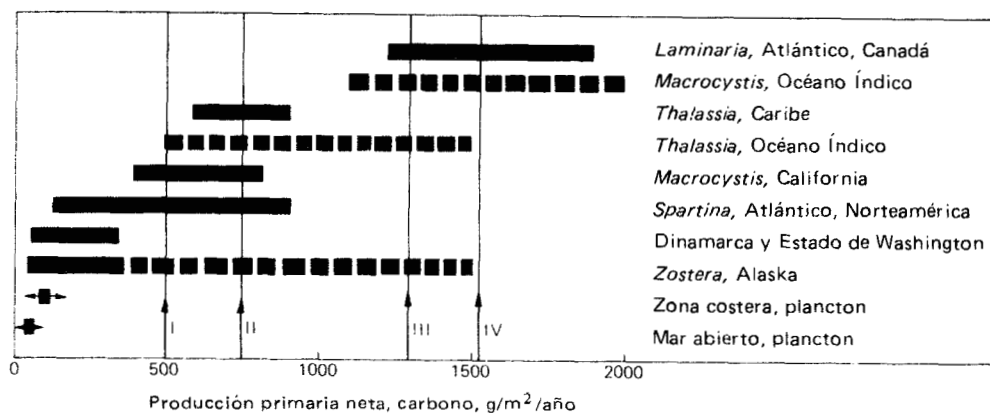


Figura 25-1. Productividad de sistemas macrofíticos marinos comparada con la del fitoplancton y cuatro sistemas terrestres de productividad media. I. Bosque de pino-encino de mediana edad, Nueva York. II. Plantación joven de pinos, Inglaterra. III. Bosque lluvioso maduro, Puerto Rico. IV. Campo de alfalfa en manejo intensivo, Estados Unidos. (Adaptada de K.H. Mann: Producción macrofítica y cadena alimenticia de detritos en aguas costeras. *Proceedings IBP-UNESCO Symposium on Detritus and Its Ecological Role In Aquatic Ecosystems*, Pallanza, Italia, Mayo, 1972. Datos cortesía del Dr. Mann.)

descomponía y se “desechaba” en el ecosistema marino, en razón de que los polisacáridos que forman la mayor parte de las algas son indigeribles casi en su totalidad por los animales. Sin embargo, ahora está claro que la mayor parte de esta producción primaria masiva ingresa a la cadena alimenticia de animales marinos mediante un eslabón extraño e interesante.

Piezas de algas muertas se infestan de bacterias marinas, las cuales pueden digerir los polisacáridos; éstas son devoradas por pequeños animales que asimilan la proteína bacteriana y excretan el material algínico sobrante, el cual se reinfesta, se consume nuevamente por los animales y todo el proceso se repite hasta que el polisacárido “indigerible” se acaba. Los pequeños animales alimentados de esta manera son alimento de peces y otros animales mayores. Por lo tanto, la enorme productividad de los ecosistemas marinos se debe en gran medida a la altísima productividad de grandes algas.

USO ECONÓMICO DE LAS ALGAS. Muchas algas son comestibles y forman una fuente suplementaria de comida útil para la alimentación de personas o de animales, particularmente en países de oriente. Asimismo, en razón de su naturaleza gelatinosa y resistencia a la degradación bacteriana varios polisacáridos de algas tienen gran demanda en la industria; éstos incluyen agar, carrageenina, laminarina y alginato, todos los cuales son agentes estabilizantes o gelificantes utilizados en la industria de alimentos, cosméticos y sustancias químicas. La explotación de los recursos naturales de las algas en todo el mundo ha conducido a déficits y mermas, y ahora se está investigando la posibilidad de cultivo en tanques próximos a la costa. Las Figuras 25-2 y 25-3 muestran un típico cultivo comercial de algas en el mar y en una estación de investigación experimental de cultivo en tanques.

Las pruebas preliminares fueron decepcionantes porque ha sido muy difícil darse cuenta de qué se podría esperar con respecto a la comprensión de la productividad algácea natural. Ello ha llevado a un análisis más útil acerca del por qué



Figura 25-2. El autor examinó Kelpos (*Laminaria japonica*) cultivados en siembras de acuicultura comercial por miembros de una comuna cercana a Tsing Tao en el mar de China. (Fotografía cortesía del Dr. T.K. Tseng, Instituto de Oceanología de la Academia China, Tsing Tao, Provincia de Shan Tung, República Popular China.)

los sistemas algáceos naturales marinos son tan productivos. El ambiente marino es mucho más estable que el terrestre; contiene enormes cantidades de carbono en forma de bicarbonato, y otros nutrimentos permanentemente disponibles, aunque en cantidades que fluctúan por temporadas. Las temperaturas son más bajas que en ambientes terrestres, pero los extremos (particularmente de frío) no ocurren. Ciertos descubrimientos interesantes se están haciendo ahora en relación a las formas con que las algas marinas aprovechan su peculiar ambiente.

ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE LAS ALGAS MARINAS

FOTOSÍNTESIS. El CO_2 del aire posee una concentración de 330 ppm. El CO_2 libre, disuelto en el mar posee aproximadamente la misma concentración, la cual es equivalente más o menos a $10 \mu\text{M CO}_2$. Sin embargo, el mar también contiene bicarbonato (HCO_3^-) y su concentración es 200 veces mayor, cerca de 2 mM. El sustrato de la RuBPcase es el CO_2 (ver página 376), y por mucho tiempo se supuso que el CO_2 era absorbido por las algas en la fotosíntesis. Sin embargo, de tiempo en tiempo aparecen informes que sugieren que éstos pueden absorber el HCO_3^- y ahora se ha demostrado que son correctos. Los datos de la Figura 25-4 muestran que una curva normal se obtiene cuando la fotosíntesis se grafica contra el HCO_3^- del agua, más que contra el CO_2 suministrado. Los altos niveles de crecimiento usuales sólo se comprenden cuando el suministro de aire se enriquece considerablemente con CO_2 . Ello es así porque las plantas absorben HCO_3^- del agua



Figura 25-3. (A) Cultivo en tanques experimentales de *Chondrus crispus* (musgo irlandés) en Nueva Escocia. Las plantas (normalmente sésiles en costas rocosas) se agitan mediante aire burbujeante y crecen en forma de esferas que flotan libremente (B). (Fotografías: (A) R.G.S. Bidwell. (B) J. Crosby, cortesía del National Research Council of Canada.)

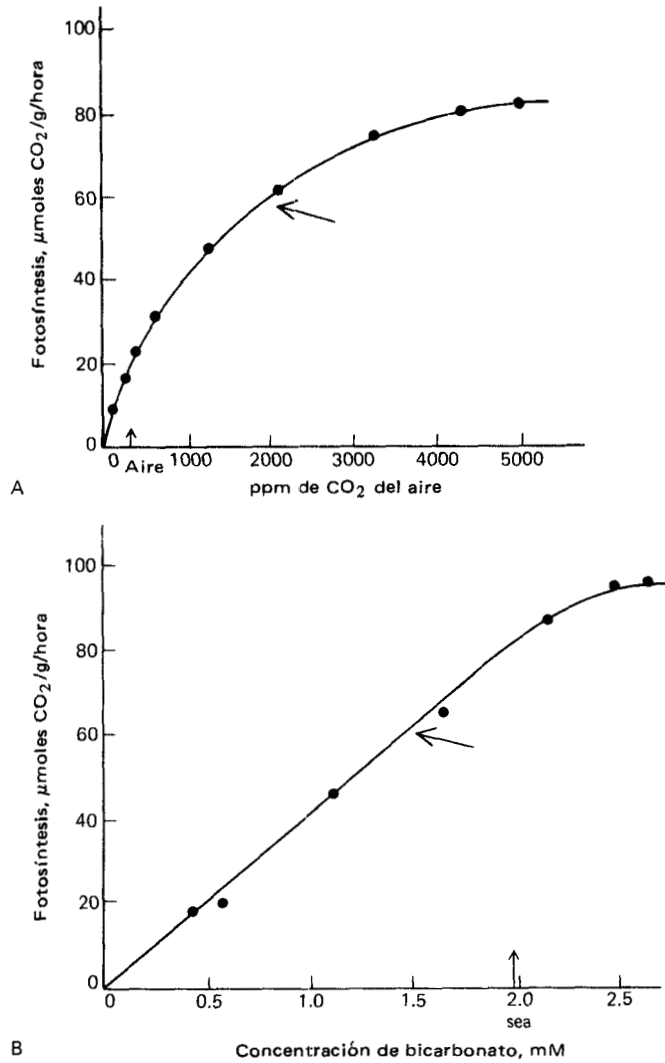


Figura 25-4. Fotosíntesis de *Fucus vesiculosus* graficada contra el contenido de CO₂ de aire que burbujea a través de un medio de agua marina (A), y contra el contenido real de HCO₃⁻ del medio (B). Compárense estas curvas con una curva normal de fotosíntesis/CO de una planta terrestre (Figura 7-24). El nivel de fotosíntesis necesario para sostener el crecimiento observado se indica mediante una flecha. (Datos de R.G.S. Bidwell y J. McLachlan, National Research Council of Canada, Halifax, Nueva Escocia. Utilizada con permiso.)

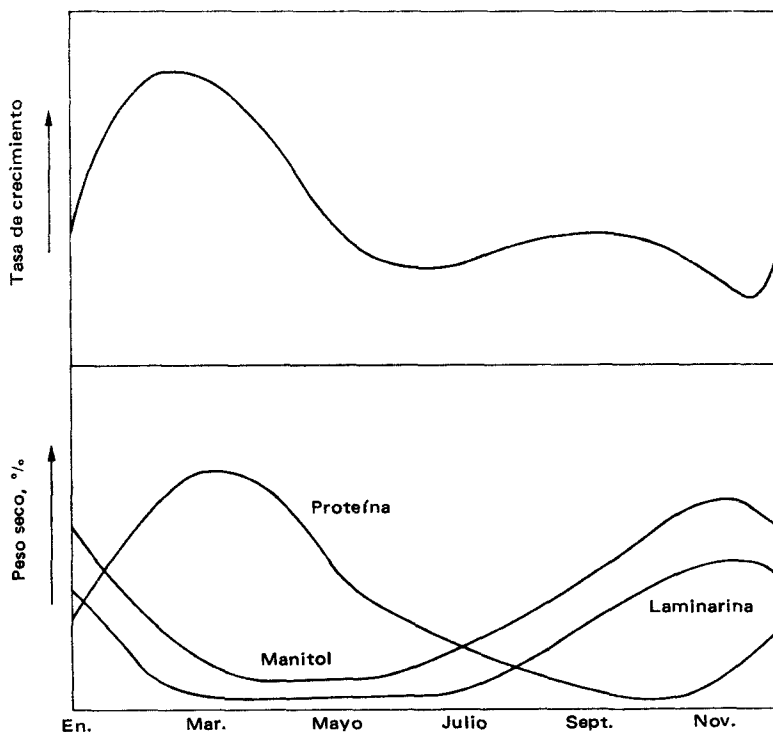
con mayor rapidez que el que puede reaprovisionarse desde el aire. Esto destaca el hecho de que éstas pueden hacer pleno uso de altos niveles de carbono en un inagotable ambiente, y no dependen del movimiento del agua de las corrientes y del oleaje para reaprovisionar continuamente el medio en que crecen. Una consecuencia bastante interesante de la elevada concentración del recurso disponible de

CO₂ es que las algas normalmente no fotorrespiran y poseen niveles más bajos del metabolismo asociado de glicolato (ver Capítulo 15, página 382).

CRECIMIENTO ESTACIONAL. Las algas marinas perennes tienden hacia el letargo durante las estaciones de condiciones adversas, en el cual sus mecanismos fisiológicos se vuelven considerablemente más lentos y su crecimiento esencialmente se detiene. No obstante las características del ambiente marino incluye un extraordinario incremento en la concentración de nutrientes inorgánicos y vitaminas al principio de la temporada, usualmente antes de que las condiciones de temperatura e iluminación lleguen a ser óptimas. Puesto que estos nutrientes disueltos son por lo regular un breve suministro y dado que normalmente limitan el crecimiento, su temprana utilización es extremadamente importante para la sobrevivencia de las plantas.

Las algas han desarrollado la capacidad para absorber y almacenar numerosos nutrientes así como carbohidratos, de suerte que el crecimiento puede comenzar muy temprano en primavera a expensas de compuestos almacenados, en vez de esperar condiciones adecuadas para una rápida fotosíntesis, la cual no ocurre sino hasta muy tarde. El ciclo anual de crecimiento de una típica alga parda está representado en la Figura 25-5, junto con la variación estacional de su contenido de proteína y principales carbohidratos de reserva. El mayor periodo de crecimiento a fines del invierno se caracteriza por la síntesis de nueva proteína que acompaña el desarrollo y la "fructificación". Hacia fines del año la reserva

Figura 25-5. Diagrama que ilustra el ciclo de crecimiento y el contenido de carbohidrato y proteína de una típica alga parda marina del Atlántico Norte.



de carbohidratos, los cuales se convirtieron en proteínas durante el crecimiento temprano, se reaprovisiona mediante fotosíntesis. No todas las algas marinas muestran la misma periodicidad o restricción del periodo de su crecimiento en esta particular época del año, pero muchas son considerablemente estacionales de sus patrones de crecimiento y desarrollo.

ABSORCIÓN DE NUTRIMENTOS. La fotosíntesis de las algas marinas continúa aun a temperaturas e intensidades luminosas muy bajas y las plantas continúan fijando carbono y asimilando nutrimentos bajo el hielo en el invierno del ártico. Las algas marinas, en particular las unicelulares que relativamente poseen reservas más bajas de alimento, son altamente dependientes de diversos nutrimentos que recuperan de los detritos marinos. De hecho, muchas especies planctónicas normalmente subsisten muy por debajo del límite de penetración de la luz y sobreviven heterotróficamente de sustancias disueltas que se encuentran en el océano. Bajo condiciones de activa fotosíntesis, tienden más bien a “desbordarse” y una gran cantidad de carbono asimilado lo liberan al océano en varias formas orgánicas. Con frecuencia más del 25% es vertido al exterior de esta manera, y hasta el 80% puede perderse bajo ciertas condiciones. Los compuestos vertidos en grandes cantidades incluyen azúcares, alcoholes, péptidos, aminoácidos, glicerol, ácido glicólico y otras moléculas más complejas. Debido a esto y a la amplia variedad de compuestos orgánicos e inorgánicos que ingresan al mar por lixiviación y arrastre desde tierra, una gran diversidad de nutrimentos está disponible para la nutrición heterotrófica del fitoplancton.

El trabajo del fisiólogo canadiense J.A. Hellebust demostró que en la absorción de muchos nutrimentos orgánicos e inorgánicos intervienen mecanismos de transporte enzimático que tienden a ser específicos para compuestos individuales. Sin embargo, el suministro de compuestos en solución varía grandemente en composición y cantidad de tiempo en tiempo, en relación a las necesidades de los organismos. El mantenimiento continuo de un gran número de sistemas específicos de absorción inmovilizaría grandes cantidades de carbono y nitrógeno en proteínas enzimáticas especializadas, y el nitrógeno en particular está a menudo en provisión reducida. Tal vez debido a ello los principales sistemas de absorción no están permanentemente presentes en las algas marinas pero son inducibles y pueden destruirse cuando las condiciones cambian de manera que ya no se necesitan.

Por lo tanto, la absorción de glucosa por diatomeas fitoplanctónicas se induce no por la presencia de glucosa sino por la oscuridad y el mecanismo de absorción se destruye a la luz. Presumiblemente la fotosíntesis suministra suficiente azúcar-carbono en la luz para satisfacer las necesidades del organismo. De manera similar ciertos organismos poseen sistemas de absorción inducibles para aminoácidos y ácidos orgánicos; los sistemas son inducidos por la presencia de la sustancia y se pierden nuevamente en su ausencia. Por lo regular tales sistemas son también solamente inducibles en la oscuridad; no se necesitan en la luz. Las formas que viven en mar abierto normalmente carecen de sistemas de absorción para azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos; estos compuestos rara vez se encuentran en su ambiente en cantidades importantes. Por otra parte, poseen por lo regular sistemas eficientes de absorción para vitaminas y nutrimentos inorgánicos. Las formas y organismos estuarinos que se encuentran en estanques de los mares o próximos a la línea de costa, usualmente poseen la capacidad para inducir sistemas de transporte para varias sustancias orgánicas a medida que se necesitan.

La absorción del nitrato está relacionada con su presencia y distribución.

En sólo una especie de diatomea de amplia distribución, la forma de mar abierto posee un sistema de transporte con una alta afinidad hacia el nitrato, las formas que habitan las aguas costeras poseen una afinidad pobre; y las formas estuarias que viven en agua normalmente alta en nitrato, poseen la afinidad más baja por el nitrato.

El poseer esta clase de inducible o ajustable sistema de absorción da grandes ventajas ecológicas. Las plantas están autoprotegidas contra posibles envenenamientos por la absorción de compuestos o metabolitos análogos no requeridos. Ellos no son necesarios para mantener una gran cantidad de nitrógeno y carbono proteicos enlazados en forma de sistema, absorbentes proteínicos especializados que tal vez no se necesiten. Finalmente, la absorción de nutrimentos insume energía. La absorción incontrolada de compuestos carbonados innecesarios sería un enorme despilfarro energético, además de producir un problema de almacenamiento.

REACCIONES A FACTORES AMBIENTALES

LUZ. Las plantas que viven en el mar están en situación distinta a la de las plantas terrestres debido a la absorción de ciertas longitudes de onda luminosa por el agua. Ésta es menos transparente para la luz roja que para la luz azul y es totalmente opaca para ciertas longitudes de onda en la región del infrarrojo. A manera de amplia generalización puede decirse que las algas rojas, cuyos pigmentos absorben más en la región del azul, tienden a vivir en las mayores profundidades (hasta 200 metros). Las algas pardas tienden a emplazarse a profundidades intermedias y las algas verdes (que absorben en la parte roja del espectro) se encuentran mucho más próximas a la superficie.

Parece ser muy significativa esta generalización puesto que el espectro de actividad de fotosíntesis de algas rojas indica que gran parte de la absorción luminosa se da por los pigmentos rojos accesorios. Sin embargo, la clorofila *a* presente está involucrada, porque la energía atrapada por la ficoeritrina es transferida a la clorofila para la producción de energía de reducción. Son frecuentes las excepciones a la generalización; existen numerosas algas rojas en aguas someras. Sin embargo, la adaptación a aguas profundas no impide su desarrollo en aguas someras. La excepción inversa, algas verdes de vida profunda, es menos común. Esta relación de los pigmentos rojos y pardos con la profundidad no es absoluta. El agua es bastante transparente ante la luz de ciertas longitudes de onda en el espectro infrarrojo, y ciertas clorofilas menos comunes poseen bandas de absorción que corresponden a tales "ventanas" de transparencia.

Una de las características importantes del hábitat marino es la baja intensidad luminosa. En particular, el agua bajo el hielo del Ártico o en mares circumpolares recibe intensidades luminosas extremadamente bajas. Las temperaturas no son extremas, nunca por debajo de los 4°C, y muchas algas están adaptadas fisiológicamente para crecer a su máxima rapidez a baja temperatura. Por lo tanto, las algas pueden medrar o crecer bajo lo que parecen ser condiciones oscuras imposibles. La fotosíntesis del verano o del verano tardío, que tiene lugar cuando el nitrógeno y demás nutrimentos están a su más bajo nivel, resulta en almacenaje de grandes cantidades de polisacáridos. La mayor parte del crecimiento y desarrollo nuevos tiene lugar durante el invierno, cuando hay mayor disponibilidad de nutrimentos, utilizando la energía y el carbono de los polisacáridos previamente almacenados. De esta manera la temporada de máximo crecimiento puede preceder

(o seguir) a la temporada de máxima fotosíntesis por varios meses, dando tiempo para que se complete el complejo ciclo de vida y establezcan nuevas plantas durante el breve verano del norte.

Las algas poseen esporas y gametos móviles, y muchas son móviles en sí mismas. Como podríamos esperar de organismos que viven en un medio donde el movimiento es posible, son comunes varios tipos de respuestas fototácticas. El fitoplancton puede mostrar fototaxia rítmica positiva y negativa en relación con sus necesidades fotosintéticas. Las zoosporas de algunas algas tales como *Ectocarpus* son fototácticas positivas, mientras que las de otras, por ejemplo *Fucus*, son negativas. Las zoosporas de *Fucus* son capaces de orientarse o moverse a lo largo del plano de polarización de la luz; presumiblemente, por lo tanto, contienen un mecanismo, probablemente relacionado con la estructura semicristalina de los polisacáridos, capaz de percibir y reaccionar ante la luz polarizada (ver página 432).

Las respuestas fototácticas de gametos y cigosporas de *Acetabularia* son útiles en la producción de cultivos libres de bacterias. Los gametos son positivamente fototácticos y puede lograrse que naden hacia abajo en un tubo de agua estéril hacia la luz, por lo que dejan atrás los organismos contaminantes inmóviles. Después de la unión de los gametos, los cigotos se tornan negativamente fototácticos y se les puede inducir a nadar alejándose de la luz, con lo cual se les libra de contaminación por organismos fototactivamente positivos que podrían haber estado presentes con los gametos.

TEMPERATURA. La tolerancia a la variación o extremos de temperatura está relacionada con la capacidad de las algas para sobrevivir en zonas de intermareas y está sin duda relacionada con la capacidad para sobreponerse a la desecación (ver más adelante). El requerimiento de sombra profunda que es muy común entre las algas rojas de litoral y sublitoral se debe probablemente a la falta de tolerancia al calor.

Una relación térmica de mayor importancia es la de fotosíntesis y respiración; ésta parece incrementarse en muchas algas conforme se eleva la temperatura, mientras que la fotosíntesis se eleva más lentamente y comienza a disminuir de nuevo a medida que alguna temperatura crítica (con frecuencia tan baja como 10-15°C) desaparece. Como resultado, el punto de compensación de la luz varía directamente con la temperatura, de aquí que la eficiencia fotosintética por unidad de luz es mucho mayor a temperaturas bajas. Este hecho puede permitir alcanzar tasas de fotosíntesis neta sorprendentemente altas ante lo que parecieran ser condiciones extremadamente pobres como por ejemplo, en el agua fría y luz tenue bajo el hielo del Ártico.

DESECACIÓN. Las algas sublitorales normalmente no están expuestas al secamiento y poseen muy poca resistencia ante él; las algas intermareales, sin embargo, pueden invertir una gran parte de su tiempo bajo condiciones intensamente desecantes, expuestas a la luz solar sobre roca desnuda entre mareas por periodos dentro de un rango de hasta casi 12 horas. Las plantas no sólo resisten el secamiento sino que algunas de ellas, como ciertas especies de *Fucus*, son difíciles de cultivar a menos que se expongan a él periódicamente.

Varios mecanismos están implicados en la resistencia a la desecación. Las células de formas resistentes son pequeñas, con paredes celulares densas, a veces elásticas que tienden a expandirse y contraerse con el protoplasto de manera que la plasmólisis no ocurre. Muchas poseen un bajo potencial osmótico interno y resisten o sobreviven ante la plasmólisis. Algunas células pueden acumular sal en contra de un

gradiente y por lo tanto disminuir sus potenciales osmóticos. La presencia de muchos derivados de azúcar higroscópicos (por ejemplo, alcoholes polihídricos) y compuestos mucilaginosos (por ejemplo, alginato y polisacáridos sulfatados) sin duda coadyuva a preservar del secamiento excesivo a las algas expuestas. El tiempo de secamiento de los talos algáceos está en relación directa a su hábitat normal. Las formas de agua profunda o de estanques de marea por lo regular se secan rápidamente al exponerse, pero a las formas intermareales les puede tomar muchas horas para perder hasta un tercio o la mitad de su agua, aun bajo condiciones extremas.

PH. El pH del agua en los mares abiertos se mantiene constante a 7.9-8.0, pero en estanques mareales aislados puede variar dentro de un amplio rango. Conforme los iones bicarbonato se absorben en la fotosíntesis, el pH tiende a elevarse bruscamente, presumiblemente debido al intercambio de aniones por iones hidroxilos. Las formas intermareales que se exponen al sol pueden detener su fotosíntesis después de sólo unos pocos minutos, estando todavía húmedas, porque el pH de la película de agua que queda sobre los talos se eleva rápidamente hasta 9 o más. Es ante este alto pH que la concentración de iones bicarbonato se abate hasta un bajo nivel y sólo permanece el carbonato, el cual no es aprovechable por la fotosíntesis. Muchas algas de litoral o de estanques de marea sobreviven a amplias variaciones de pH pero no crecen o llevan a cabo sus funciones fisiológicas normales excepto al pH normal del agua marina o cerca de él.

SALINIDAD Y POTENCIAL OSMÓTICO. La distribución de las algas está limitada por la salinidad en áreas donde el agua dulce se mezcla en cantidades importantes. Sin embargo, hay amplias variaciones de salinidad y de potencial osmótico del agua en estanques de marea, particularmente en aquéllos rellenos sólo por mareas de primavera u oleajes de tormenta. Se han desarrollado mecanismos de protección contra los efectos deletéreos de tales cambios en los organismos que prosperan en tales condiciones. El ficólogo canadiense J.S. Craigie ha demostrado que el flagelado de estanques de marea *Monochrysis lutheri* puede sintetizar el compuesto ciclohexanetetrol, que se muestra en la Figura 25-6, en grandes cantidades en las células como respuesta al incremento de salinidad. Este compuesto puede expelerse con rapidez al medio en respuesta a la disminución de la salinidad. El tiempo de reacción para que se forme este "lastre osmótico" es de 4 horas o menos y puede verse en sólo 10 minutos. El floridósido (un glicerol galactosido) aparentemente juega el mismo rol en algunas algas rojas y algas unicelulares pardodoradas, el cual se forma y almacena cuando la salinidad se eleva y se excreta con rapidez ante la disminución de la salinidad. Los flagelados verdes tales como *Dunaliella* y algas pardas como *Fucus* usan glicerol y manitol fotosintéticos respectivamente, de la misma manera. Tales mecanismos capacitan a los organismos

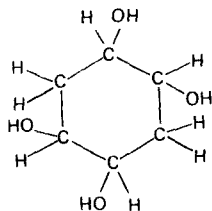


Figura 25-6. Ciclohexanetetrol, el "lastre" osmótico del alga flagelada mareal, *Monochrysis lutheri*.

para vivir en ambientes inaccesibles para otros, contra los cuales no podrían ser capaces de competir en un ambiente más estable y hospitalario.

ACCIÓN DEL OLEAJE. Las algas multicelulares del litoral deben ser extremadamente vigorosas y flexibles para soportar el continuo batir de las olas. Esto tal vez pueda explicar el por qué de tantos tipos diversos de polisacáridos encontrados en las algas. La distribución de tipos de alginato, estudiada por el ficólogo noruego A. Haug, sugiere que este polisacárido está involucrado en la resistencia ante la acción de las olas. El alginato que contiene una alta proporción de residuos de ácido gulurónico es más firme y rígido, y forma un gel de mayor consistencia que el alginato compuesto principalmente de residuos del ácido manurónico. El contenido de ácido gulurónico es mucho más alto en plantas de más edad, en los estipes o pedúnculos de algas que sobreviven al oleaje como *Laminaria* y *Fucus*, y en plantas que están presentes en áreas de aguas desapacibles. Inversamente, el alginato de frondas más flexibles y jóvenes, de cuerpos fructíferos y de plantas que viven en aguas tranquilas es mucho más alto en ácido manurónico.

En forma similar el contenido de sulfato de la fucoídina está relacionado con su consistencia y capacidad de retención de agua. Las plantas *Fucus* se levantan sobre la playa, con lo que están más expuestas y tienen más probabilidad de sufrir el impacto del oleaje, poseen una proporción mayor de sulfato en su fucoídina que las plantas de la misma especie que viven por debajo de la zona mareal.

PECULIARIDADES DEL METABOLISMO Y LA BIOQUÍMICA DE LAS ALGAS

QUIMIOTAXONOMÍA. Se han hecho muchos esfuerzos para correlacionar similitudes en constituyentes químicos o vías metabólicas con agrupamientos taxonómicos, pero usualmente sin éxito notable. El principal problema parece ser que las mayores vías bioquímicas son esencialmente comunes a todas las plantas y probablemente evolucionaron tempranamente en el desarrollo de las plantas, antes de que hayan aparecido la mayoría de los taxa modernos. La distribución de otras vías o compuestos de menor significación es a menudo esporádica y evidentemente sin relación con grupos taxonómicos. Sin embargo, las algas están dentro de varios grupos de amplia y extrema separación cuya relación es muy remota. Las Chlorophyta (algas verdes), contienen miembros que son esencialmente similares a las probables formas ancestrales cuyo desarrollo condujo a las plantas superiores. Las Cyanophyta (algas verde-azul) son procarióticas y pueden estar relacionadas con las bacterias. Numerosas características de algunas Rodophyta (algas rojas) son muy similares a las de ciertos hongos, y acaso exista alguna relación. Sin embargo, prescindiendo de la realidad de estas relaciones, las diferencias entre los diversos taxa son reales y diagnósticas.

PIGMENTOS. Los principales pigmentos de los taxa algáceos se muestran en la Tabla 25-1. Todas las algas contienen clorofila a y β -caroteno, pero la distribución del resto de los pigmentos es bastante específica. Las Chlorophyta son las únicas algas que contienen el pigmento accesorio clorofila b, como las plantas superiores. Phaeophyta (algas pardas) contienen el pigmento pardo fucoxantina, Rodophyta contienen la ficocritina de color rojo, y los demás grupos contienen pigmentos adicionales específicos. Las clorofilas menos comunes, c, d y e, están distribuidas entre las algas en una forma interesante, como se muestra en la Tabla 25-1.

Tabla 25-1. Principales pigmentos de las algas.

Pigmento	<i>Chloro- phyta</i> (algas verdes)	<i>Phaeo- phyta</i> (algas pardas)	<i>Crypto- phyceae</i> [*] (cripto- flageladas)	<i>Dino- phyceae</i> [*] (dino- flageladas)	<i>Chryso- phyta</i> [*] (algas dorado- pardas)	<i>Xantho- phyta</i> [*] (algas amarillo- verdes)	<i>Bacillario- phyceae</i> [*] (diatomeas)	<i>Rhodo- phyta</i> (algas rojas)	<i>Cyano- phyta</i> (algas verde- azul)
Clorofila a	++	++	++	++	++	++	++	++	++
Clorofila b	++	0	0	0	0	0	0	0	0
Clorofila c	0	+	+	+	+	0	+	0	0
Clorofila d	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Clorofila e	0	0	0	0	0	+	0	0	0
α -caroteno	+	+	+	+	0	0	+	+	0
β -caroteno	++	++	++	++	++	++	++	++	++
ϵ -caroteno	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Luteína	++	+	++	+	+	+	0	++	+
Fucoxantina	0	++	++	++	+	+	++	0	0
Mixoxantina	0	0	0	0	0	0	0	0	++
Ficoeritrina	0	0	0	0	0	0	0	++	0
Ficocianina	0	0	0	0	0	0	0	0	++

Clave: ++ = cantidad grande; + = presente; 0 = ausente.

* Todas las especies de estos taxa son unicelulares o constituyen solamente pequeñas colonias.

MOLÉCULAS PEQUEÑAS. Los productos de fotosíntesis de las algas son con frecuencia diferentes a los de las plantas superiores. La sacarosa es comúnmente producida por las algas verdes, como en las plantas superiores, y también por las verde-azul en menor medida. Las algas pardas producen cantidades mayores del alcohol-azúcar manitol; también lo producen algunas diatomeas, dinoflagelados y tipos relacionados. Las algas rojas producen en forma característica el compuesto floridósido, un glucósido de galactosa y glicerol. Podría pensarse que las vías bioquímicas de producción de tales productos finales como manitol y floridósido fueran distintas a las de las plantas superiores que producen sacarosa. Sin embargo, parece probable que las vías fotosintéticas de todas las algas son básicamente similares y las diferencias se presentan únicamente en las fases finales. Por ejemplo, el manitol con toda probabilidad se forma mediante reducción de fructosa-1-fosfato, el cual es producido en las algas pardas del mismo modo que en plantas superiores. Las dos partes del floridósido podrían derivarse de triosa fosfato y hexosa fosfato, y la síntesis de floridósido podría por lo tanto considerarse esencialmente análoga a la formación de la sacarosa en plantas superiores, aunque utilizando distintos substratos. Otros productos de fotosíntesis menos comunes tales como los derivados del benceno y alcoholes cíclicos, tal vez requieran de un metabolismo más extenso. Sin embargo, los procesos primarios de fijación de carbono parecen ser similares en plantas marinas y terrestres.

COMPUESTOS DE ALMACENAMIENTO. Las paredes celulares de la mayoría de las algas son totalmente distintas a las de plantas terrestres y contienen un número de sustancias diferentes. Además, los polisacáridos de reserva de muchas algas son distintos a los de las plantas superiores las cuales por lo común almacenan almidón u ocasionalmente el polifrutosano inulina. Ciertas algas almacenan principalmente aceite en vez de polisacáridos. Gran parte de los depósitos naturales de petróleo del mundo pudieron haberse derivado del aceite almacenado por el fitoplancton que se hundió hasta el fondo oceánico y fue retenido allí por los sedimentos.

Recientemente el trabajo del fisiólogo norteamericano A.A. Benson ha demostrado que enormes cantidades de grasas y ceras altamente insaturadas (ver página 247 para una descripción de estos compuestos) se producen por fotosíntesis de las algas marinas, tanto de las adheridas como de las de libre flotación. La mayoría son alimento para animales, o viven en íntima asociación con ellos (por ejemplo, en corales o en las branquias de almejas y otros moluscos). Estas grasas y ceras, por lo tanto, constituyen un importante recurso en las cadenas de alimento del mundo. Asimismo, siendo líquidas a bajas temperaturas, son un eficiente anticongelante para organismos polares, además de constituir eficaces formas de almacenaje de carbono y energía. Es un tema de real interés para fisiólogos vegetales el hecho de que estos compuestos tan importantes, que constituyen una proporción tan grande de la producción fotosintética mundial, hayan sido tan poco estudiados. Además de los polisacáridos comunes formados de glucosa, tales como laminarina y celulosa, se conoce una amplia variedad de varias algas verdes, pardas y rojas, las cuales contienen fucosa, galactosa, arabinosa, xilosa, ramnosa, ácidos urónicos, glicerol, ácidos eritrónicos y aun aminoácidos en varias combinaciones. Muchos de éstos contienen residuos sulfatados. La Tabla 25-2 muestra los principales tipos de polisacáridos que se encuentran en los grupos importantes de algas. Muchos son muy importantes en la industria como agentes estabilizantes (por ejemplo alginato, carrageenina, agar-agar), pero son general-

Tabla 25-2. Polisacáridos comunes de algas marinas.

Organismo	Almacenamiento	Pared celular
Algas verdes	Almidón (glucosa)	Manana (manosa) Celulosa (glucosa)
Algas pardas	Laminarina (glucosa)	Ácido algínico (ácido gulurónico + ácido manurónico) Fucoídina (fucosa, sulfato) Celulosa (glucosa)
Algas rojas	Almidón florídeo (glucosa, más ramificado que el almidón)	Celulosa (glucosa) Carragenina y agar (ambos galactosa, sulfato)
Algas verde-azul	Almidón (muy ramificado)	Pectina (ácido glucurónico)
Diatomeas	Grasas	Pectina (ácido glucurónico) Quitana (acetoamidodeoxiglucosa)

mente indigeribles por los animales y por lo tanto inútiles en forma directa (sin un importante reprocesado) como alimento. Sin embargo, la masa y productividad de las algas marinas son tales que sin duda en el futuro se hará mayor uso económico de ellas.

ALGAS CALCÁREAS. Con frecuencia se estudian los arrecifes de coral como si consistieran enteramente de restos esqueléticos de animal (corales). De hecho, la mayor proporción de muchos arrecifes coralinos está formada de restos de plantas. Muchas algas rojas depositan cantidades importantes de carbonato de calcio (esencialmente caliza) sobre sus superficies externas. Éstas pueden vivir a una profundidad de 200 metros en los mares tropicales y forman la masa de muchos atolones coralinos constantemente cambiantes de los mares del sur. Su forma se ajusta al grado de actividad de las olas, puesto que tienden a ser quebradizas. En lugares de menor actividad de las olas se emplazan depósitos más pesados de carbonato. Las pruebas con carbono radioactivo demuestran que hasta la mitad del carbono absorbido por estas algas puede depositarse como carbonato de calcio; el resto se reduce mediante fotosíntesis. La mayoría de las algas calcáreas son las rojas del trópico. Sin embargo, varias algas rojas de regiones templadas así como unas cuantas verdes, tales como el alga sifonácea marina *Acetabularia* y la de agua dulce *Chara*, también tienden a formar depósitos calcáreos.

ELIMINACIÓN DE IMPUREZAS. Uno de los problemas que enfrentan los grandes organismos marinos es la presencia de formas saprófitas o parásitas más pequeñas que crecen sobre ellos. Sin embargo, muchas algas talosas que crecen bajo condiciones que han de promover el crecimiento de formas parásitas, son sorprendentemente limpias. La razón parece ser la liberación de una variedad de compuestos, algunos de ellos fenólicos y otros clorados (*gelbstoff*, una sustancia pardo-amari-lla encontrada en estanques de mares). Se sacó ventaja de tal hecho en tiempos pasados cuando los extractos de ciertas algas pardas se empleaban como sustancias purificantes en los cascos de barcos. Las relaciones ecológicas de las algas probablemente dependen en gran medida de la presencia de éstos y similares anti-bióticos, pero poco se sabe hasta ahora acerca de su química y existencia.

FEROMONAS. Se supuso por mucho tiempo que las formas marinas con gametos nadadores libres poseen algún tipo de atrayentes sexuales para aumentar la pro-

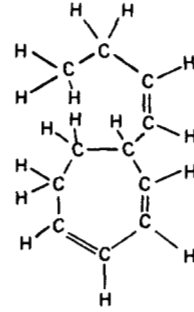
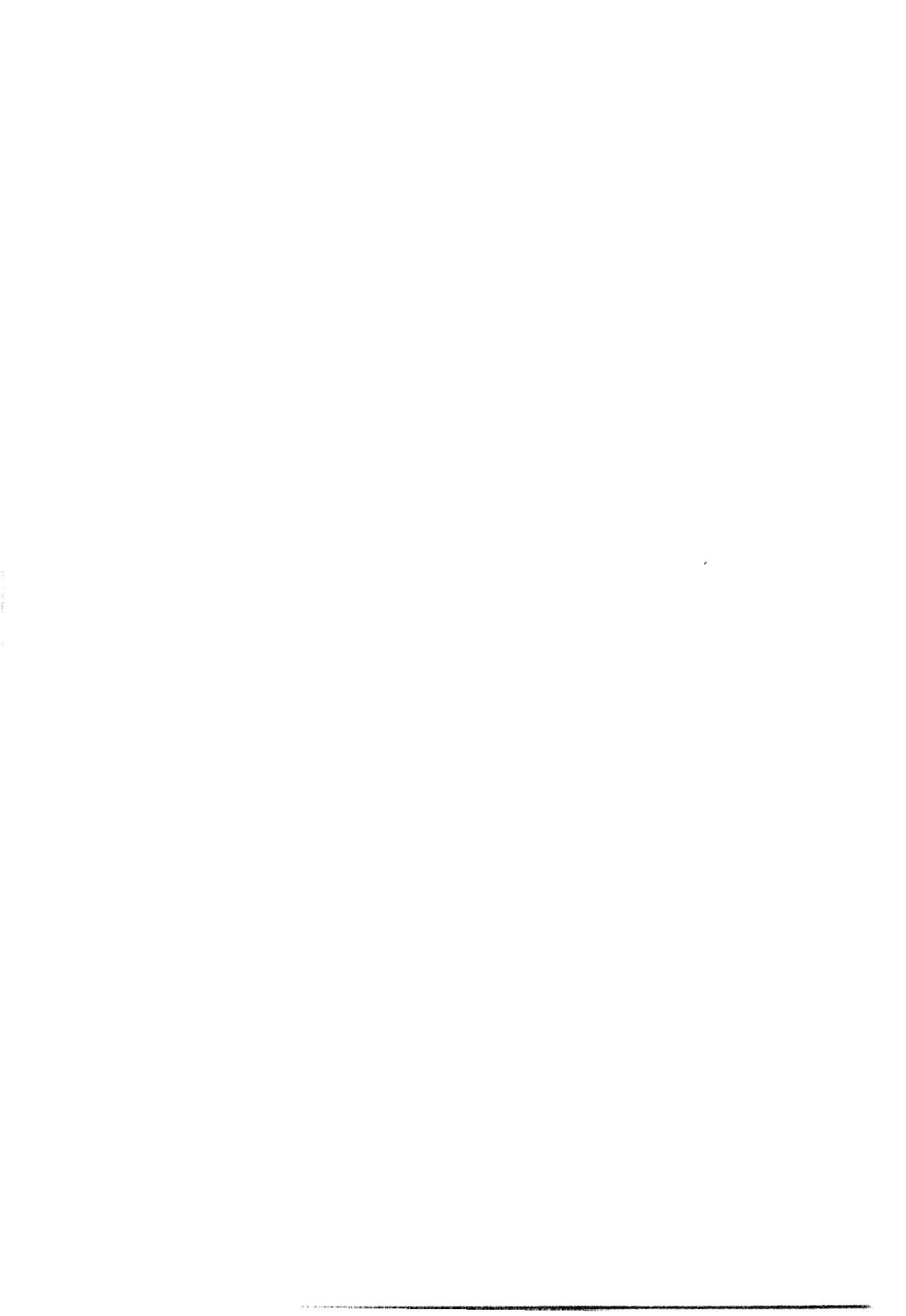


Figura 25-7. Sirenina de *Ectocarpus*, atrayente sexual (gamone) de gametos femeninos de *Ectocarpus siliculosus*.

bilidad de la unión de los gametos. Se postuló la existencia de atrayentes sexuales en algunas algas verdes, y se encontró que una hormona llamada sirenina es producida por gametos del hongo acuático *Allomyces*. Recientemente, un tipo de gamona del alga parda *Ectocarpus siliculosus* se ha aislado por un grupo de científicos alemanes dirigidos por D.G. Müller. El compuesto, un cicloheptadieno sustituido del buteno (Figura 25-7), se denomina sirenina de *Ectocarpus*; se produce en diminutas cantidades por los gametofitos femeninos y atrae fuertemente los gametofitos masculinos, más pequeños libre-nadadores. Después de la fusión de los gametos masculino y femenino se detiene la producción de sirenina y los gametos masculinos restantes se dispersan. En la actualidad no hay indicios disponibles concernientes al mecanismo de acción de tales atrayentes, de los que mucho más indudablemente se descubrirá en el futuro.

LECTURAS ADICIONALES

- Boney, A.D. (ed.): *A Biology of Marine Algae*. John Wiley & Sons, Toronto. 1970.
 Dawson, E.Y.: *Marine Biology*. Holt, Reinhart and Winston Inc., Nueva York. 1966.
 Hill, M.N. (ed.): *The Sea Interscience*. Nueva York. 1963.
 Oppenheimer, C.H. (ed.): *Symposium on Marine Microbiology*. C. Thomas. Springfield, Ill. 1963.
 Percival, E. y R.H. McDowell: *Chemistry and Enzimology of Marine Algae Polysaccharides*. Academic Press. Nueva York. 1967.
 Memorias de los Simposios Internacionales sobre Algas Marinas.
 Informes del Instituto Noruego de Investigaciones sobre Algas Marinas, Trondheim.
 Stewart, W.D.P.: *Algal Physiology and Biochemistry*. University of California Press. Berkeley. 1974.



Capítulo 26

PARÁSITOS Y ENFERMEDAD

INTRODUCCIÓN

Los organismos forman asociaciones de muchos tipos: uno de ellos simplemente puede recibir apoyo físico de otro. Alternativamente, los tejidos de un organismo pueden estar tanto en estrecha asociación como invadidos por los otros, y puede efectuarse considerablemente intercambio de materiales. Si no existe ningún daño para cualquiera de los integrantes de tal asociación, o si ocurren mutuos beneficios, la asociación se denomina **simbiosis**. Si la presencia de un organismo es lesiva para la salud y bienestar del otro, entonces la asociación se llama **parasitismo**. El resultado del parasitismo es la **enfermedad**. Las enfermedades también se pueden producir como un resultado de otros agentes o insuficiencias, tales como presencia de toxinas, deficiencias nutricionales, etc. Se pueden encontrar ejemplos de cualquier grado posible entre la simbiosis recíprocamente benéfica y la enfermedad parasitaria mortal.

La especificidad es importante en el estudio del parasitismo y la simbiosis; puede fluctuar desde muy leve a muy alto y puede relacionarse al huésped, al invasor, o a ambos; éste es uno de los más interesantes y menos comprendidos aspectos de la relación física entre organismos. La especificidad puede ser extremadamente precisa, de tal manera que diferencias muy pequeñas en la estructura genética de una especie pueden traducirse en grandes diferencias de inefectividad de un patógeno. La diferencia de un solo gene del huésped puede conferir susceptibilidad o resistencia. Se ha realizado mucha investigación genética para el mejoramiento de variedades resistentes de plantas valiosas en agricultura, pero existe escaso conocimiento preciso acerca de mecanismos exactos de la especificidad. Éstos pueden incluir sustancias inhibitoras específicas, producción de los substratos necesarios, un equilibrio de nutrimentos, presencia de estimulantes o retardadores del crecimiento, o factores físicos.

Los mecanismos de la enfermedad son múltiples. Puede ser la producción de sustancias tóxicas, ruptura mecánica, fisiología o bioquímica del metabolismo del huésped, debilitamiento nutricional del mismo, o ruptura de su ciclo vital normal. Se ha trabajado mucho empíricamente en patología vegetal para encontrar la manera de combatir la enfermedad y producir plantas resistentes a ella. Parece probable que serán posibles adelantos mayores aún cuando los mecanismos de la enfermedad y de la resistencia se comprendan con toda claridad. La

breve explicación de este capítulo intenta bosquejar algunos aspectos de la enfermedad que atañen a la fisiología y bioquímica del parasitismo, y describir algunas de las respuestas fisiológicas conocidas de la planta ante la infección y la enfermedad. La fisiología de la patogenicidad es un campo en el que muchos problemas y técnicas están claramente definidos. La enfermedad vegetal es un antiguo campo de estudio pero existe una creciente necesidad de un mayor desarrollo en este mundo hambriento.

INFECCIÓN

ORGANISMOS Y ENFERMEDAD. Las plantas son parasitadas por un gran número de microbios, tanto bacterias como hongos, e inclusive por virus. Recientemente se ha demostrado que varias enfermedades vegetales tal vez sean causadas por micoplasmas, pequeños organismos que semejan bacterias diminutas y de organización primitiva. Las enfermedades fungosas son comunes en gimnospermas y angiospermas; las enfermedades bacterianas y virales son de amplia distribución entre angiospermas. Pocas plantas están libres de parásitos. Sin embargo, algunas de las llamadas fósiles vivientes como el ginkgo parecen haber sobrevivido a sus patógenos y son susceptibles a muy pocas enfermedades.

Además de las enfermedades microbianas las plantas también son parasitadas por insectos y gusanos, los cuales viven o depositan sus huevos en el cuerpo de aquéllas. Muchas plantas superiores son saprófitas o epífitas, que viven en materia vegetal muerta o se apoyan en un huésped vivo, y unas cuantas llegan a ser claramente parásitas extrayendo gran parte o todas sus sustancias de la planta huésped. Las plantas inferiores están implicadas en varios casos de epifitismo y simbiosis, pero no parecen haber alcanzado importancia como parásitas. Es probable en todo caso, que no habrían llegado a reconocerse como plantas por evolución regresiva si hubieran asumido el hábito parásito.

RESISTENCIA. Las plantas son extremadamente resistentes ante la infección microbiana: resistencia es la regla más que la excepción. El tejido sano está por lo común libre de microorganismos o infestado solamente con microflora no patógena. La mayoría de las lesiones se curan sin infectarse y los microorganismos invasores mueren. Las plantas intactas están protegidas por la cutícula, la cual no puede ser digerida por la mayoría de los patógenos. Muchas plantas producen o contienen sustancias que inhiben el crecimiento de microbios, tales como los exudados radicales del lino que contienen cianuro y los glucósidos venenosos de las hojas de avena; a menudo se producen en las heridas fenómenos tóxicos y están presentes ácidos orgánicos inhibidores del crecimiento bacteriano en pelos epidérmicos que, de romperse con facilidad, proveerían de otro modo una ruta de invasión. Muchas plantas contienen compuestos fenólicos, que son altamente inhibitorios a los hongos patógenos, como el ácido clorogénico que inhibe el crecimiento de la "costra" de las papas, así como el catechol y el ácido protocatéquico que protege las cebollas contra la enfermedad del "ahumado" (ver Figura 26-1 y Capítulo 9, página 259).

La resistencia al ataque de insectos está dada a menudo por repelentes específicos tales como terpenos, aceites esenciales, aceites de mostaza o glucósidos complejos, o bien por detergentes como los alcaloides venenosos. En ciertas plantas como el alpiste gigante (*Phalaris arundinacea*) tiene lugar una intensa

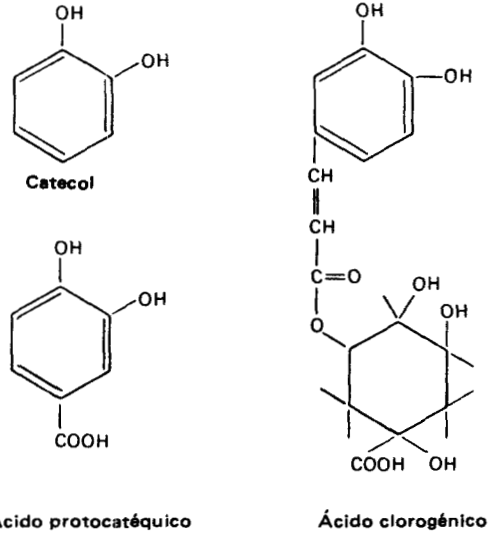


Figura 26-1. Sustancias fenólicas que confieren resistencia ante enfermedades.

lignificación en sitios que intentan ser penetrados por patógenos, con lo cual se impide la infección. Esto puede estar relacionado con las mismas vías metabólicas productoras de compuestos antifúngicos fenólicos. Ante ataques de insectos son importantes los estímulos mecánicos, táctiles o químicos. Por ejemplo, ciertas orugas que comen los bordes de las hojas pueden atacar las hojas de acebo sólo si las espinas son previamente recortadas. Parece improbable que el valor nutritivo del huésped tome parte en la resistencia o susceptibilidad, puesto que se requeriría la capacidad del patógeno para juzgar de antemano el valor nutritivo del huésped potencial.

Ciertas plantas reaccionan a algunas clases de infecciones mediante el aislamiento del patógeno. Por lo tanto, las hojas infectadas pueden formar rápidamente una capa de abscisión y desprenderse, evitando la diseminación de la enfermedad hacia los tejidos sanos. Ciertos tejidos poseen células "hipersensibles" que ceden muy fácilmente ante la infección y mueren. Sin embargo, estas células son entonces "emparedadas", aislándolas del tejido sano restante, y de esa manera se impide la diseminación del patógeno.

La resistencia a los patógenos está frecuentemente bajo estricto control genético, de manera que ésta acaso dependa de un solo gene. La naturaleza de tal resistencia sin embargo se desconoce, y es muy afectada por factores tales como el estado nutricional y la edad (tanto cronológica como fisiológica) de la planta.

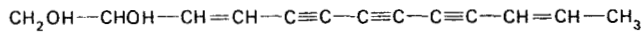
INMUNIDAD. La inmunidad puede ser innata o basada en factores que aportan resistencia. Alternativamente, pueden existir mecanismos que parecen proteger la planta contra la dispersión de la infección. Ciertas infecciones se esparcen rápidamente, mientras que otras se autolimitan. Las plantas pueden protegerse o inmunizarse ante patógenos virulentos mediante la infección de una cepa no virulenta o mediante la aplicación de bacterias muertas o inactivadas. Esto es en esencia similar a la inmunización de animales mediante la inyección de un patógeno avirulento o inactivado, y sugiere que las plantas posiblemente también posean una reacción de inmunidad. Ciertamente tal es el caso. Ciertos compuestos que son tóxicos para los patógenos se producen en plantas sólo durante o a con-

tinuación de una invasión patogénica. Son los llamados **fitoalexinas** (alexina significa evitar o guardar contra, de aquí los compuestos que resguardan la planta y evitan la enfermedad).

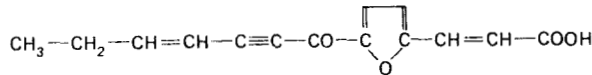
Las fitoalexinas son por lo regular químicamente similares a algunos componentes normales de la planta y no requieren mayores cambios en el metabolismo para su producción. Se han descubierto varias y se conoce la estructura de unas cuantas; son frecuentemente derivados fenólicos tales como **pisatina** y **faseolina**, flavonas del guisante y el frijol, respectivamente, la **ipomeamarona**, un sesquiterpenoide anormal del boniato o batata, así como el **orquinol**, un fenantreno de las orquídeas (ver Figura 26-2). Sin embargo, algunas de ellas (como el safynol y el ácido wyerónico) básicamente son compuestos carbonados de cadena recta y altamente insaturados.

La susceptibilidad de varios cultivos de guisante al hongo patógeno *Ascochyta pisi* está directamente correlacionada a la cantidad de pisatina que se forma a consecuencia de la infección. Inversamente, el grado de patogenicidad de varias cepas de hongos a una sola variedad de guisante está en relación inversa a la cantidad de pisatina que se forma. Es decir, las cepas más virulentas no activan los mecanismos de resistencia tan fuertemente como las menos virulentas. La naturaleza del mecanismo mediante el que se estimula la formación de fitoalexina no

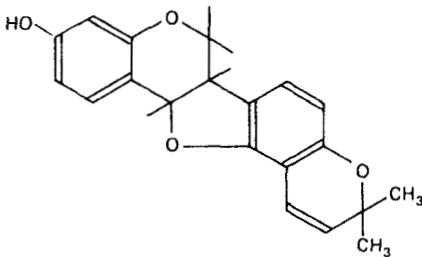
Figura 26-2. Estructura de algunas fitoalexinas.



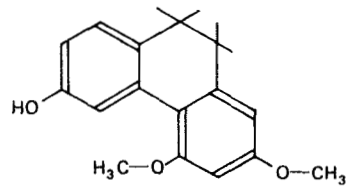
Safinol (cártamo)



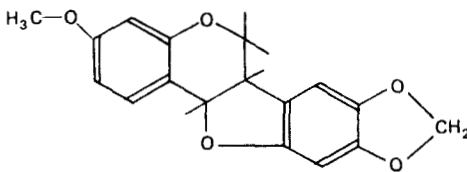
Ácido wierónico (frijol ancho)



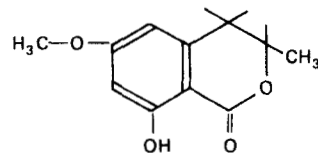
Faseolina (frijol)



Orquinol (orquídea)



Pisatina (guisante)



3-metil-6-metoxi-8-hidroxi-3,4-dihidroisocumarina (zanahoria)

se conoce. Puede ser inducida artificialmente mediante la aplicación de ciertas sustancias inorgánicas o factores del crecimiento como el 2,4-D.

Un mecanismo protector interesante es el de la formación, en ciertas plantas, de sustancias terpenoides que actúan como antagonistas de hormonas de insectos. La hormona juvenil, una hormona esteroide que controla el desarrollo de insectos, se forma en éstos a partir de precursores producidos por las plantas. Algunas de éstas también contienen una sustancia química que impide la formación o la actividad de la hormona juvenil con lo cual se impide la maduración de insectos y se reduce la subsecuente infección. Se conocen numerosos mecanismos similares.

ESTÍMULOS PARA LA INFECCIÓN. Los estímulos para la infección pueden ser activos o pasivos. A menudo existe una importante interacción entre la raíz del huésped y los microbios del suelo. El contacto puede ser necesario para la germinación de ciertos patógenos fungosos. Ciertos hongos son atraídos hacia los huéspedes por sustancias liberadas por las raíces. Las raíces cubiertas con celofán son atractivas, de manera que las sustancias en cuestión deben ser difusibles. El alto estado nutricional del huésped incrementa a menudo la probabilidad de infección, y se ha sugerido que los nutrimentos (carbohidratos, aminoácidos o ácidos orgánicos) que son exudados por las raíces pueden servir como atrayentes. En algunas plantas superiores la deficiencia en potasio está acompañada por una disminución de resistencia ante la infección de la raíz por hongos; esto puede estar relacionado con el incremento en el contenido de azúcares y aminoácidos de las plantas deficientes en potasio, lo cual resulta de la síntesis reducida de polímeros.

Los insectos pueden ser atraídos por sustancias específicas segregadas por las plantas, como aceites esenciales o aceites de mostaza; éstas son, sin embargo, sustancias secundarias, no nutrimentos o metabolitos primarios.

INVASIÓN. La situación fisiológica que permite a un patógeno entrar y establecerse está pobremente comprendida. Las heridas y aberturas naturales, como estomas, son comunes puertas de entrada, como lo son las estructuras delicadas o de pared delgada, como las hojas o pelos radicales. La fuerte humedad incrementa la probabilidad de infección por bacterias pero no por virus. A diferencia de la mayoría de los hongos y ciertas bacterias, la entrada de virus es un proceso pasivo y ocurre con frecuencia vía pequeñas heridas en células individuales que se curan más tarde o a través de inyección por insectos. La invasión de una planta es influenciada por su estado fisiológico. Cualquier factor que incremente el contenido de carbohidratos de una hoja, como alta luminosidad o baja temperatura, disminuye la probabilidad de infección viral, mientras que las condiciones que favorecen la disminución del contenido de carbohidratos hacen a la planta más susceptible. El establecimiento de una exitosa invasión requiere también la precisa reciprocidad de factores nutricionales del huésped y las demandas del patógeno.

Ahora se está enfocando el interés en factores químicos que se encuentran sobre las superficies celulares, del huésped o del parásito, que permiten el "reconocimiento". Usualmente, sin ese reconocimiento el patógeno no puede vincularse al huésped o penetrar después de ello. Tales factores pueden ser proteínas capaces de un vínculo selectivo tanto para células como del parásito. Un buen ejemplo son las *lectinas*, glucoproteínas de la soja, que tienen una interacción fuerte y específica con los lipolisacáridos superficiales de ciertas cepas de huésped específico, fijador de nitrógeno *Rhizobium* (ver Capítulo 8, página 208).

Ejemplos de esta clase de efectos patogénicos son la producción de IAA por las bacterias de las agallas de la corona (*Agrobacterium tumefaciens*, ver Capítulo 18, página 463), de giberelinas por *Gibberella fujikuroi* causante de la enfermedad "plántula tonta" en el arroz (Capítulo 16, página 424), o de citocininas por muchos organismos patógenos; algunos de éstos producen los mismos efectos que las citocininas que se aplican a las hojas en senescencia: el tejido circundante envejece pero el tejido infectado permanece verde debido al efecto de la citocinina (ver Capítulo 22, página 591). Algunos organismos producen etileno o ABA, causantes de envejecimiento o senescencia al tejido del huésped.

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS AL PARASITISMO

RESPIRACIÓN. La más común de las respuestas ante la infección es un gran incremento de la respiración, hasta diez veces la del tejido sano. Si bien parte de éste puede deberse a la respiración del parásito, la mayoría se debe al huésped. Parcialmente podría deberse a la ruptura de barreras que separan substratos y enzimas o a la respiración de azúcares y otros compuestos solubles, que se movilizan de manera característica al sitio infectado.

La respiración parece que llega a desacoplarse en ciertas infecciones, es decir, la oxidación de compuestos carbonados ya no está asociada con la producción normal del ATP. Cuando esto sucede la temperatura de los tejidos infectados puede elevarse considerablemente, como también ocurre en tejidos tratados con dinitrofenol, un desacoplador de la fosforilación respiratoria. Se sabe que los narcóticos o agentes que suprimen la respiración o la acción de enzimas oxidantes, incrementan la susceptibilidad, pero ello puede atribuirse a la supresión de la síntesis de compuestos venenosos de defensa, tales como fenoles oxidantes, o alternatively, a la disminución de la capacidad del huésped para remover compuestos movilizados como resultado de la infección.

Ésta afecta a numerosas enzimas; algunas incrementan su actividad; otras la disminuyen y no surge ningún patrón diferente. El efecto Pasteur (página 135) puede anularse, y puede ocurrir una desviación desde la vía de glucólisis Embden-Meyerhoff-Parnass a la vía accesoria pentosafosfato. La respiración del tejido afectado a veces se torna más resistente al cianuro, y la proporción que ocurre vía oxidasas que contienen cobre, en vez del sistema de citocromos que contienen hierro, puede incrementarse sustancialmente. El significado de tales cambios no está claro.

FOTOSÍNTESIS. La fotosíntesis disminuye a menudo en plantas infectadas, a veces debido a pérdida de clorofila o desorganización de cloroplastos, a veces por razones desconocidas. La tasa fotosintética puede incrementarse considerablemente durante los primeros estadios de infección; esto puede ser una respuesta al aumento de sustancias de crecimiento sintetizadas en el sitio infectado, ya sea por el huésped o por el parásito.

METABOLISMO DEL NITRÓGENO. Un resultado importante de la enfermedad es el uso de grandes cantidades de nitrógeno del huésped para formar proteína del parásito. Cierta multiplicación de virus parece requerir una concomitante ruptura de proteínas en el huésped; los compuestos liberados de la ruptura de la proteína del huésped se utilizan para sintetizar proteína viral. Ciertas infecciones

estimulan el crecimiento de tumores en el huésped, derivando el suministro nitrogenado de éste hacia la nutrición del tumor o causando la síntesis de nuevas proteínas en el huésped que no existían en el tejido sano. Otros organismos patógenos pueden secretar enzimas digestivas destructoras de las proteínas del huésped. Condiciones que disminuyen la capacidad del tejido para sintetizar proteína, como el desprendimiento de las hojas, hacen con frecuencia más susceptible al tejido ante el ataque parasítico. El nitrógeno soluble aumenta por lo regular en tejidos enfermos, presumiblemente como resultado de la degradación de proteínas. Las amidas se comportan de manera característica; la glutamina disminuye y la asparagina aumenta dramáticamente. El contenido de ácido ribonucleico se incrementa de modo característico en esos tejidos.

TRANSLOCACIÓN. Muchas enfermedades vegetales se caracterizan por marchitez o "damping off" causadas por interferencia del transporte del agua. La infección de raíces por bacterias, hongos o nematodos abate considerablemente la capacidad de la planta para absorber agua. Las infecciones bacterianas o fungosas pueden obstruir el xilema del tallo de manera mecánica al inducir el depósito de masas de goma, lamas, o mucilagos, derivados ya sea del huésped o del parásito, como en la enfermedad del olmo holandés. Inclusive las infecciones virales pueden inducir este tipo de reacción. La masa de la infección microbiana puede ser tan grande que obstruya los vasos de xilema o éstos pueden obstruirse por la formación de tilosas (expansiones de células parenquimatosas hacia el interior del lumen de los vasos). Finalmente, una respuesta común a la enfermedad es el incremento de la transpiración. Cualquiera o la totalidad de estos factores pueden descontrolar tanto el balance que causan marchitez temporal o permanente.

La enfermedad parece tener un fuerte efecto sobre la translocación y movilización de solutos. Por lo común hay un gran incremento en la concentración de metabolitos solubles en el sitio de la infección. Esto puede ser causado en parte por la ruptura del tejido del huésped, por el incremento de la importación de compuestos desde otras partes de la planta, y por la disminución del transporte hacia el exterior. El fotosintetizado que se forma del $^{14}\text{CO}_2$ en hojas de trigo infectadas por la roya permanece en ellas durante un tiempo mayor que en las hojas sanas. Se han encontrado concentraciones de fosfato en hojas enfermas, hasta 1,000 veces mayores que las de tejidos normales. Se pueden mantener en las hojas altas concentraciones de ciertas sustancias aun después que el patógeno ha sido muerto experimentalmente, quizá como resultado de aberraciones del metabolismo del huésped, las cuales son subsecuentes a la infección.

El mismo patógeno puede viajar en el tejido conductor del huésped. Muchos patógenos penetran las hojas o raíces o a través de la superficie del tallo parecen encontrar fácilmente su ruta hacia el floema y diseminarse por toda la planta a través de este tejido. La penetración del xilema con frecuencia ocurre a continuación de la herida.

SUSTANCIAS DE CRECIMIENTO Y RESPUESTA MORFOLÓGICA. La patogenicidad se acompaña con frecuencia de grandes incrementos en auxinas, particularmente IAA. Muchos síntomas de la enfermedad, como formación de tumores, epinastia, cambios en tasa de crecimiento y forma, aberraciones en la formación de la pared celular, etc., pueden ser claramente resultado de incremento en concentración de IAA, etileno, citocininas o giberelinas, o imitados por éstos. Muchas bac-

terias patógenas poseen la capacidad para sintetizar etileno, el cual es sin duda responsable de la típica epinastia a ciertas enfermedades bacterianas.

Por lo regular es muy difícil o imposible saber si el exceso de auxina procede del huésped como reacción a la infección, del patógeno, o si se debe a la pérdida de actividad de la auxinasa del huésped. Investigaciones con precursores radioactivos de IAA sugieren que tanto el huésped como el parásito pueden coadyuvar el incremento del IAA que causa la epinastia en las papas infectadas con la enfermedad, marchitez de Granville (*Pseudomonas solanacearum*). La bacteria formadora de agallas *Agrobacterium tumefaciens*, es capaz de sintetizar IAA, pero los tumores causados por la infección y el desequilibrio asociado del metabolismo del IAA continúan mucho después que el patógeno ha cedido (ver Figura 26-4).

Ciertas enfermedades virosas son acompañadas por un incremento de formación de IAA, y los síntomas de la enfermedad pueden estimularse asperjando el tejido con IAA. Puesto que los virus no pueden formarla, el incremento debe ser consecuencia de la estimulación del metabolismo del huésped. La actividad de la IAA oxidasa puede abatirse pero ello no es resultado de una inhibición de las enzimas porque la polifenoloxidasas y la ácido ascórbico oxidasa, pueden incrementarse. El hecho de que los virus también inducen con frecuencia el envejecimiento prematuro en plantas ha conducido a ciertos investigadores a vincular los fenómenos de enfermedad y envejecimiento en términos de perturbaciones del metabolismo hormonal. Se ha demostrado que la resistencia a la roya del trigo está asociada a una mayor actividad oxidante de la IAA del tejido, lo que impide



Figura 26-4. Agalla de la corona en el tomate. (De C. Chupp y A.F. Sherf: Vegetable Diseases and their Control. Ronald Press Company. Nueva York, 1960, p. 35. Utilizada con permiso.)

la característica subida en el IAA de la infección o lo reduce a niveles normales con más rapidez.

El aumento en concentración del IAA puede ser un importante factor en la infección al suavizar las paredes celulares e inhibir la formación de la pared secundaria, lo cual mejora las condiciones en favor del crecimiento del patógeno; probablemente sea también responsable en parte del incremento en la translocación. La infección radical por nematodos está acompañada a menudo por la formación de células gigantes derivada de la ruptura de paredes celulares entre células adyacentes. El desarrollo y mantenimiento de células gigantes requiere la permanente presencia de nematodos, los cuales evidentemente aportan algún material o sustancias cuya continua presencia es necesaria para tal efecto. La presencia de estas células gigantes provee alojamiento a los nematodos que perforan las células contiguas, a menudo sin matarlas, para succionar los nutrimentos que necesitan.

Algunos nematodos causan agallas; los extractos de tales gusanos también las producen, lo cual sugiere que segregan sustancias formadoras de tales estructuras. Alternativamente, se ha sugerido también que las proteasas que segregan los nematodos pueden liberar grandes cantidades ya sea de IAA enlazado a proteínas, o del precursor del IAA: el triptofano. Sin embargo, si bien todos los nematodos segregan proteasas, no todos forman agallas.

La formación de agallas también es característica de varios insectos, tales como afidios, *Díptera*, *Lepidóptera*, *Himenóptera* (avispas, moscas sierras), los cuales aovan en plantas. Esa formación puede ser inducida por el IAA o alguna otra sustancia de crecimiento segregada por el ovipositor, pero éste no es siempre el caso. El hecho de que distintos insectos produzcan agallas peculiares, en términos de tamaño, forma y color, indica que la fisiología de esa formación es más compleja que la mera introducción o formación de una sustancia del crecimiento en el sitio de invasión (ver Figura 26-5). La infestación de árboles o arbustos leñosos por afidios puede producir cambios en la anatomía de la madera muy similares a los causados por la aplicación de IAA, pero, nuevamente, no puede demostrarse que los afidios producen el IAA o sus precursores.

El resultado del parasitismo de árboles o arbustos por miembros de numerosos géneros de plantas superiores vagamente conocidos como muérdagos, es con mucha frecuencia una notoria aberración del crecimiento llamada "escoba de bruja" (Figura 26-6), la cual parece ser causada por un disturbio en el equilibrio de hormonas de crecimiento del huésped. Se presenta por lo regular una marcada hipertrofia del tejido o la formación de una densa masa de ramas cortas que dan la apariencia de una escoba. El muérdago se nutre mediante haustorios que penetran en los tejidos del tallo del huésped. La naturaleza y origen del desbalance de hormonas del crecimiento que produce los síntomas característicos, no se conocen. Se ha propuesto la sobreproducción de citocininas como la causa inmediata.

Otro parásito que ataca varios importantes cultivos es la cúscuta (*Cuscuta* sp.). También invade los tejidos por medio de haustorios (Figura 26-7) que penetran hasta el floema del huésped. Allí las puntas de los haustorios producen estructuras en forma de mano que abrazan los tubos cribosos con numerosos dedos (Figura 26-8). Los tejidos por encima del sitio de infección usualmente mueren, presumiblemente por deficiencia nutricional.

Ciertas infecciones parecen interferir el metabolismo de las hormonas de crecimiento a tal grado que causan la abscisión de las hojas. Normalmente la abscisión se evita por exceso de IAA y se favorece por su reducción o la producción de ácido abscísico. Se desconoce la manera en que las infecciones pueden

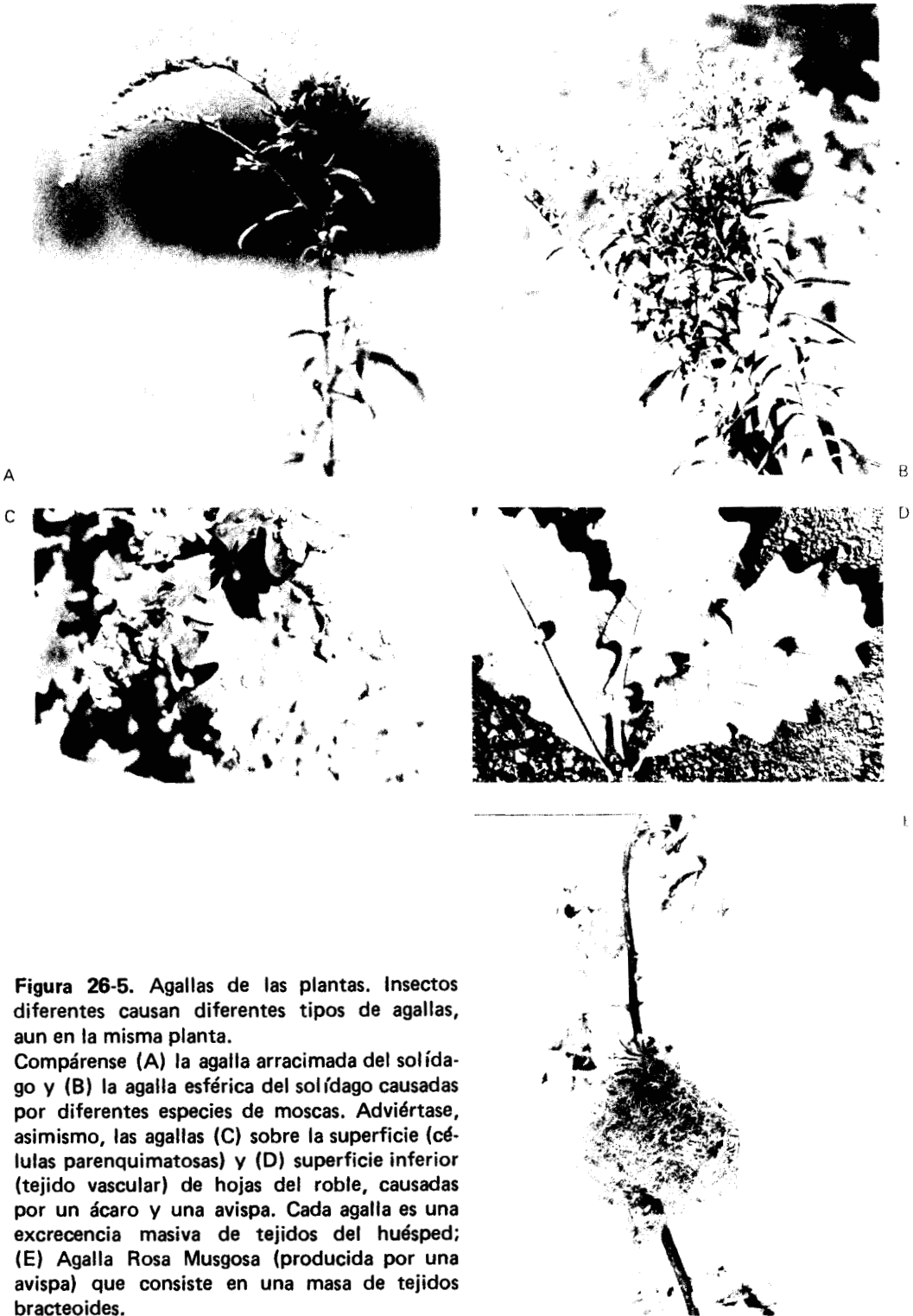


Figura 26-5. Agallas de las plantas. Insectos diferentes causan diferentes tipos de agallas, aun en la misma planta.

Compárense (A) la agalla arracimada del solídago y (B) la agalla esférica del solídago causadas por diferentes especies de moscas. Adviértase, asimismo, las agallas (C) sobre la superficie (células parenquimatosas) y (D) superficie inferior (tejido vascular) de hojas del roble, causadas por un ácaro y una avispa. Cada agalla es una excrecencia masiva de tejidos del huésped; (E) Agalla Rosa Musgosa (producida por una avispa) que consiste en una masa de tejidos bracteoides.

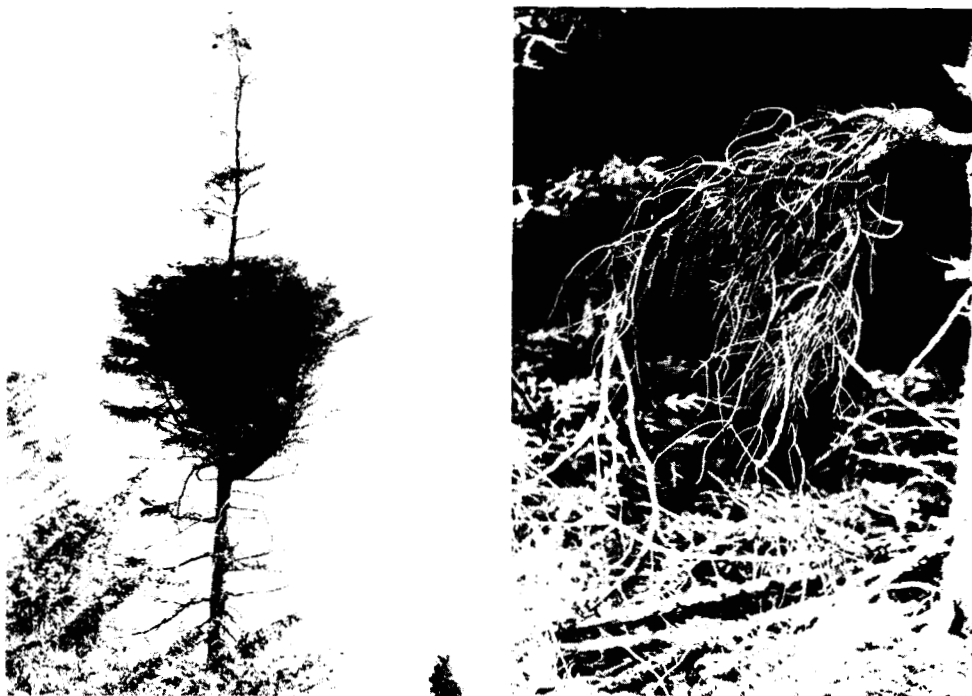


Figura 26-6. Escobas de bruja sobre el abeto negro. El atrofiamiento del tallo principal y la densa proliferación de ramas son causados por la infección de muérdago.

afectar tales hormonas, pero al causar la prematura abscisión de las hojas infectadas, el mecanismo actúa a modo de protección contra la diseminación de la enfermedad.

Unos cuantos síntomas característicos son causados por la interferencia del metabolismo normal de las giberelinas. Ciertas infecciones virales pueden reducir su contenido natural; el achaparramiento resultante puede resolverse mediante la aspersión de ácido giberélico. La enfermedad giberélica mejor conocida es la **bakanae disease** (literalmente “plántula tonta”) del arroz, en la cual ocurre un alargamiento extremadamente rápido de las plántulas luego de la infección por el hongo *Gibberella fujikuroi*, que produce giberelina. Esta es una de las pocas enfermedades cuyos síntomas se explican y comprenden con facilidad.

RESPUESTAS ANTE EL AMBIENTE. Las plantas infectadas con una enfermedad causante de marchitez o que afecta la absorción y el transporte del agua son mucho más susceptibles a la sequía. Se han detectado algunas respuestas menos claras, tal vez más fisiológicas que mecánicas. La resistencia a temperaturas extremas a veces se afecta por la enfermedad. El trigo infectado por la roya, por ejemplo, es más susceptible a daños por heladas pero se torna más resistente al calor. Tales respuestas acaso se deban a cambios en el balance de agua de la planta, o bien a algunos otros mecanismos fisiológicos más importantes.

LESIONES. Las plantas enfermas pueden ser lesionadas mecánicamente por parásitos u organismos patógenos. Puede ocurrir la obstrucción de los vasos de

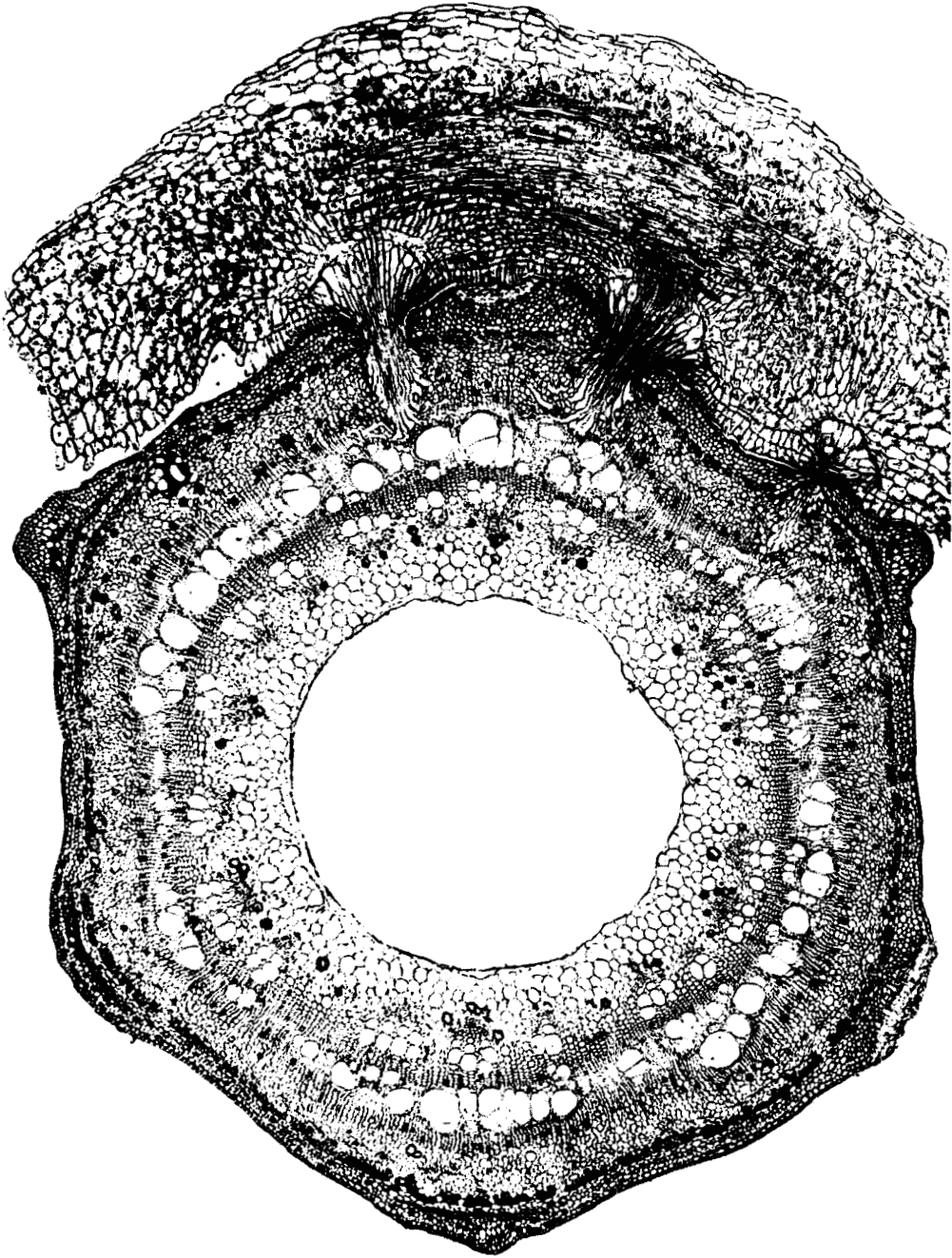


Figura 26-7. Fotomicrografía que muestra los haustorios de la cúscuta invadiendo el tallo de una planta. (Copyright 1960 por H.J.W. Uitgeversmaatschappij N.V., Amsterdam. Texto en inglés Copyright 1960 por George Harrap & Co., Ltd. Reimpreso de Plant Marvels in Miniature por C. Postmas mediante permiso de John Day Company, Inc., Publisher.)

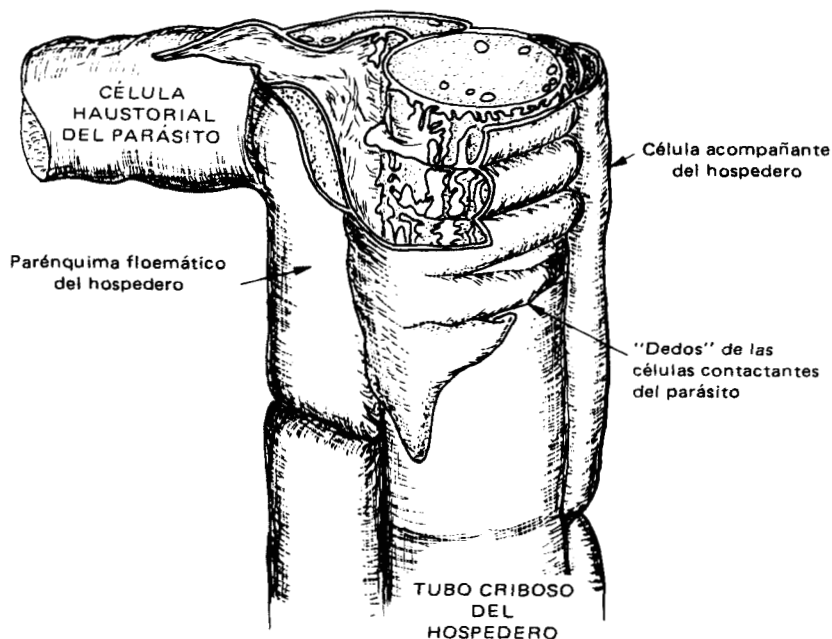


Figura 26-8. Dibujo de un haustorio de cuscuta al hacer contacto con un tubo criboso en el floema del huésped. (Redibujado de I. Dörr, *Proto-plasma*, 75:167-84, 1972.)

transporte o inclusive la ruptura del tejido por masas de microorganismos infectantes. Desórdenes nutricionales son consecuencia de la disminución de diversos elementos nutrientes, que son derivados para sostener el metabolismo del parásito. Esto es particularmente evidente en el caso de infestación por plantas superiores parásitas, como bejucos o parásitos tales como la cuscuta (*Cuscuta* sp.). Se ha determinado que del 75 al 90% de la sacarosa- ^{14}C aplicada a hojas de *Vicia faba* parasitada se transporta al parásito *Cuscuta reflexa* en un periodo de 24 horas. La remoción de las yemas y ápices en crecimiento del parásito no impide el transporte de azúcares hacia él, lo que sugiere que el mecanismo que desvía los azúcares desde el huésped opera en el punto de la infección más que como resultado de la translocación hacia vertederos generada por los ápices del parásito en activo crecimiento. La estrangulación mecánica puede seguir a la infestación de árboles o arbustos por ciertos bejucos (por ejemplo, el dulceamargo (*Celastrus scandens*)). Los árboles pueden sucumbir ante los efectos del sombreado por parásitos tales como el musgo español (*Tillandsia usneoides*), que no parece causar ningún desorden fisiológico serio o patológico al huésped.

INTERACCIÓN HUÉSPED-PARÁSITO

Se ha meditado mucho y se ha realizado bastante experimentación acerca de la pregunta: ¿qué aspecto de la interacción huésped-parásito determina el alto grado de especificidad de la mayoría de las infecciones? El fisiólogo canadiense M. Shaw ha señalado la posibilidad de varios niveles de interacción entre el huésped y el parásito, como se muestra en la Figura 26-9. Evidentemente, la clave para com-

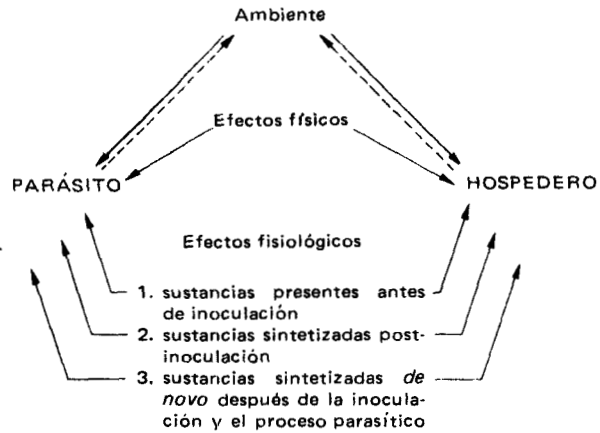


Figura 26-9. Resumen de interacciones huésped-parásito. (Modificado de M. Shaw; *Can. J. Bot.*, 45:1205-20. 1967.)

prender y eliminar la enfermedad reside en alguna parte de esta difícil y compleja área de interrelaciones fisiológicas y bioquímicas.

Shaw ha demostrado recientemente la formación de nuevas proteínas en hojas de trigo infectadas de roya que sólo son características de la infección, pero no del huésped infectado ni del parásito en cultivo puro. Ello sugiere que pueden existir enzimas o proteínas funcionales "híbridas" en el tejido infectado, necesarias para que se establezca o continúe la relación huésped-parásito. Esto indica a su vez que debe existir un intercambio de material entre ellos. Habría, como en las infecciones virales, un intercambio de DNA que comprendiera cistrones enteros o segmentos de cistrones. Alternativamente, podría tener lugar un intercambio de RNAm o de algunas moléculas pequeñas que podrían actuar como inductores específicos para activar la síntesis de enzimas. Se ha encontrado que por lo menos un organismo patógeno: *Cronartium* sp. causante de la roya ampollante del pino, crece bajo cultivo cuando se aísla del tejido del huésped mediante una hoja de celofán. Esto significa que el intercambio —de haberlo— debe ser a base de pequeñas moléculas capaces de difundir a través del celofán.

Cualquiera sea el mecanismo exacto que se establezca, es evidente que la relación huésped-parásito debe considerarse como un sistema nuevo distinto al del huésped o al del parásito por separado. Ahora se está empezando a abrir el camino para comprender este tipo de sistema, con cuya comprensión puede procederse a su control. La eliminación de la enfermedad en base a su control (es decir, la propia interacción huésped-parásito) en vez de intentar la mortandad de organismos patógenos, sería un paso gigantesco para el avance de las ciencias agrícolas.

LECTURAS ADICIONALES

Artículos en *Annual Review of Entomology and Phytopathology*.

Bollard, E.G., y R.E.F. Matthews: The physiology of parasite disease. En: F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. IVB. Academic Press, Nueva York, 1966. pp. 417-550.

Chupp, C., y A.F. Sherf: *Vegetable Diseases and Their Control*. The Ronald Press, Nueva York, 1960.

Goodman, R.N.Z. Kiraly, y M. Zaitlin: *The Biochemistry and Physiology of Infectious Plant Diseases*, D. Van Nostran Co., Inc. Princeton, N.J. 1967.

Wood, R.K.S.: *Disease in Higher Plants*. Oxford University Press, Londres, 1974.

Yarwood, C.E.: Responses to parasites. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 18:419-38. 1967.

Capítulo 27

SIMBIOSIS

TIPOS DE SIMBIOSIS

La simbiosis puede considerarse como una forma de parasitismo recíproco en el que uno o ambos socios se benefician de la asociación y ninguno sufre a causa de ella. Son posibles muchos y distintos niveles de asociación, desde una libre y casual agregación de especies diferentes hasta la relación estrecha, precisa y permanente de nódulos radicales o líquenes. Todas las simbiosis poseen una cosa en común: permite a uno o ambos socios soportar mejor los rigores del ambiente.

Algunas asociaciones tienen una clara relación huésped-invasor, en la que el huésped, si bien no sufre daño por la presencia de su invasor, tampoco deriva ningún beneficio de él. Esto puede considerarse una forma de parasitismo extremadamente exitosa, en que el parásito no se perjudica a sí mismo por el daño a su huésped. Otras asociaciones son claramente de beneficio mutuo, en las que cada socio suministra algo que el otro necesita o puede utilizar. Ciertamente, la asociación puede suministrar condiciones o sustancias químicas que serían inaprovechables para uno u otro socio por separado. Se ha sugerido que la presencia de cloroplastos y mitocondrias en las células de plantas eucarióticas se desarrollaron de relaciones simbióticas entre las primeras células eucarióticas heterotróficas y algas procarióticas primitivas o invasores bacterioides.

Las asociaciones simbióticas pueden ser facultativas, donde los socios pueden vivir ya sea solos o en asociación, u obligadas, en que uno o ambos socios son incapaces de sobrevivir independientemente. Todos los distintos niveles de asociación son posibles. Las epifitas sólo crecen o se apoyan sobre su huésped; tal es el caso de helechos y ciertas orquídeas tropicales que se apoyan sobre troncos de árboles. Una íntima asociación entre las células de ambos socios se logra en los líquenes, los que desarrollan, en ciertas especies, la relación en el punto de penetración de células algales por haustorios fungosos. La asociación más íntima se da cuando un parásito se emplaza en el interior del tejido o célula de otro, como en micorrizas (hongos-raíces) y bacterias fijadoras de nitrógeno (ver página 207) o la frecuente asociación animal-planta en la que las células algales viven dentro del cuerpo de protozoos o celenterados.

La especificidad de la asociación varía desde muy leve, como en el caso de algunas (pero no todas) plantas epifitas, hasta muy fuerte como en el caso de bacterias fijadoras del nitrógeno. Se presume que tal especificidad se debe a la capa-

cidad de proteínas como lectinas de algún miembro de la simbiosis para reconocer los sitios de enlace en la superficie celular del otro miembro (ver Capítulo 26, página 661). La base de la especificidad probablemente sea la misma que la de la infección parasitaria. La epifita alga roja *Polysiphonia lanosa* se desarrolla sólo en los nudos del alga parda *Ascophyllum nodosum*, si bien las plantas adultas pueden sobrevivir y fotosintetizar por largos periodos separadas del huésped. Presumiblemente los mecanismos de esta especificidad extrema se relacionan con algún requerimiento para la germinación de las esporas de la planta epifita, los que sólo se encuentran en ese sitio preciso del huésped particular donde crece la epifita. Otras especificidades pueden estar relacionadas al balance, a los requerimientos nutricionales precisos, a requerimientos hormonales, a la presencia de metabolitos específicos, atrayentes o repelentes, a características físicas de la planta huésped o a la combinación de muchos factores.

Las siguientes secciones examinan con brevedad algunas asociaciones simbióticas típicas cuya fisiología ha sido investigada con cierta profundidad.

ASOCIACIONES

Una interesante asociación química se encuentra en los frutos del arroz en cáscara donde el sulfuro del hidrógeno (H_2S) puede acumularse a niveles tóxicos en la rizosfera anóxica. La bacteria *Beggiatoa* obtiene su energía mediante la oxidación del H_2S y es un morador común de los inundados sembradíos de arroz. Éste sobrevive porque el tóxico H_2S es removido, y la bacteria prospera debido a su necesidad de oxígeno producido por las plántulas de arroz.

Recientemente se ha enfocado el interés hacia los “gremios vegetales de defensa”. Estas son asociaciones facultativas de plantas que interdependen funcionalmente de los herbívoros. En algunas de ellas un “miembro” de la asociación soporta a un parásito de una plaga seria. Por ejemplo, la vid silvestre de California es atacada con una langosta de la hoja, que a su vez es controlada por un parásito de los huevecillos. El parásito de huevecillos requiere de la zarzamora como huésped alternante. La vid y la zarzamora crecen a menudo en estrecha asociación y las variedades de vid de la asociación retrasan la producción de hojas de primavera hasta que los parásitos de huevecillos se han desarrollado lo suficiente en base a las primeras hojas de zarzamora, para controlar las langostas.

Otras asociaciones incluyen miembros tóxicos o repelentes que a veces pueden ser mimetizados por otros miembros comestibles. La protección puede lograrse por medios químicos o físicos, o por ocultamiento. Son posibles muchas otras asociaciones de utilidad recíproca, las cuales probablemente representan sistemas simbióticos bastante laxos que no han persistido el tiempo necesario para estrechar la interdependencia entre especies y evolucionar.

MICORRIZAS

Las micorrizas son pequeñas raíces o pelos radicales de muchas especies, en su mayoría árboles, que se han infectado con hongos y forman una asociación de larga vida en la que el hongo vive dentro o sobre las células de la raíz. Un manto o vaina de hifas fungales puede rodear la raíz, actuando esencialmente a manera

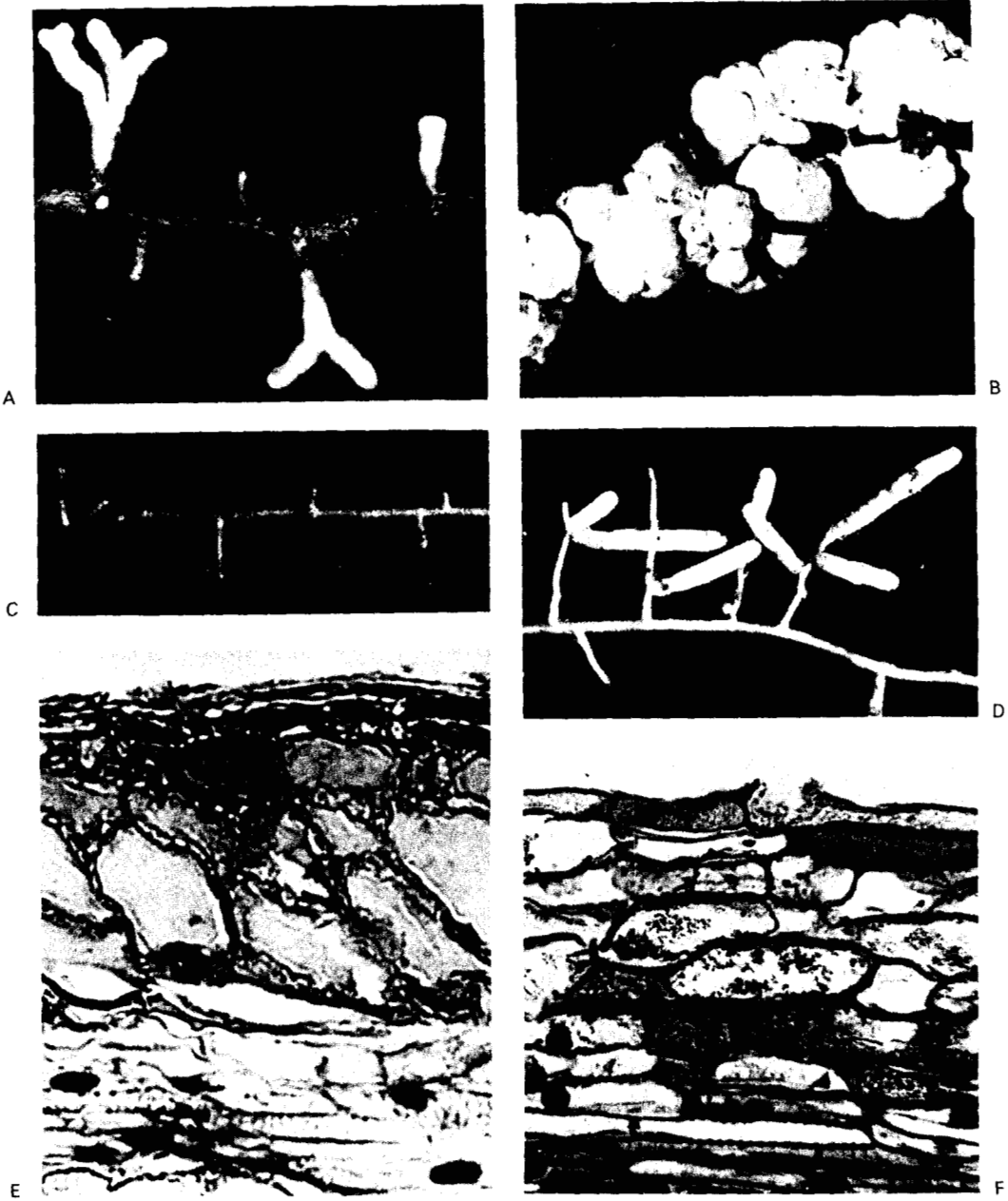


Figura 27-1. Raíces micorrízicas.

A. Pequeñas raíces de pino (*Pinus strobus*), dos de ellas con infección y tres con micorrizas (X 10). B. Pequeñas raíces de pino (*Pinus strobus*) convertidas en micorrizas tuberculares o nodulosas (X 5). C y D. Raíces estériles y micorrízicas del abedul amarillo (*Betula alleghaniensis*) (X 10). E y F. Secciones longitudinales de pequeñas raíces de *P. strobus* que muestran epidermis, corteza y parte de la estela. Adviértase que las células corticales se han agrandado transversalmente en la raíz infectada (E) y que los espacios intercelulares están ocupados por una red de hifas fungosas (X 500). (Fotografías cortesía del Dr. V. Slankis, Ministerio Canadiense de Recursos Naturales, Rama de investigación Forestal, Maple, Ontario.)

de esponja y reemplazando los pelos radicales que no crecen, o no pueden hacerlo. Ocurren algunos cambios morfológicos, en particular la producción de raíces cortas y muy ramificadas con expansiones en forma de clava en sus extremos, como se muestra en la Figura 27-1; éstas pueden resultar de la actividad auxínica. Pueden estimularse mediante la aplicación de IAA, y se sabe de muchos micobiontes que forman esta sustancia. Están involucrados numerosos hongos (pueden ser miembros de Basidiomycetes, Hymenomycetes o Gastromycetes), y algunas de las asociaciones que se forman no son muy específicas. Ciertas setas comunes de los bosques son los cuerpos fructíferos de hongos micorrízicos. Como algo peculiar, estos hongos usualmente no segregan celulastas o proteasas.

Ciertos factores desconocidos parecen estar involucrados en el establecimiento de asociaciones micorrízicas. Si bien los hongos se desarrollan en un medio complejo, su crecimiento se acentúa considerablemente si se cultivan con ellos algunas piezas de raíces de árbol. Aparentemente cierto exudado de la raíz controla y aún impide la entrada del hongo. Las raíces del tomate impiden la entrada de hongos, y en las del pino la infección se circunscribe a partes específicas de pequeñas raíces.

Las simbiosis micorrízicas no son unilaterales. El hongo absorbe azúcar del huésped, y otros factores tales como vitamina B, α -cetoácidos y aminoácidos. Por otra parte, la absorción de minerales por las raíces se incrementa considerablemente por la presencia de micorrizas, tal vez debido a cambios de permeabilidad en las células radicales. La presencia de micorrizas es esencial para el crecimiento normal de muchos árboles. Aunque inicialmente se pensó que funcionaban sólo como órganos para el suministro de nutrimentos de la planta huésped, ahora está claro, en particular por el trabajo del fisiólogo canadiense V. Slankis, que la planta huésped recibe también hormonas del crecimiento (tales como auxinas y citocininas) del hongo simbiótico. Este exceso de hormonas afecta profundamente no sólo la apariencia externa (Figura 27-1A a D) sino también la morfología interna (Figura 27-1E y F) de las raíces. Ellas bien pueden ser responsables de una mayor eficiencia en la movilización y transporte de nutrimentos en la planta huésped (ver Capítulo 21, página 562). Asimismo, el color verde más intenso y la acentuada resistencia a la temperatura y la sequía de plantas con micorrizas pueden atribuirse al incremento en concentración hormonal en la planta huésped.

La asociación parece continuar sólo mientras es de mutuo beneficio para ambos socios. Los factores que reducen la capacidad del árbol para suministrar nutrimentos (por ejemplo sombra excesiva) o que reducen la necesidad de absorción del árbol, como suministro excesivo de agua o nutrimentos, tienden a causar la ruptura o desaparición de la asociación.

Las asociaciones micorrízicas pueden ser complejas y extensas, involucrando más de un macrosimbionte. Se pensó originalmente que las plantas heterotróficas carentes de clorofila del género *Monotropa* (pipa de indio y otras) que viven en el suelo de bosques templados de coníferas, eran saprófitas. Ahora se sabe que ellas obtienen su nutrición de los árboles vecinos mediante el paso de sales y carbohidratos vía hifas micorrízicas, las cuales están asociadas con sus propias raíces y las de los árboles cercanos.

ORQUÍDEAS

La mayor parte de las orquídeas verdes y todas las saprófitas forman una estrecha

y obligada asociación con un hongo, usualmente del género *Rhizoctonia*. La asociación es en esencia micorrízica, el hongo penetra en la raíz y las células radicales de la orquídea. Sin embargo, la asociación va más allá que la de una micorriza de árbol de varias formas.

Las semillas de orquídeas son diminutas e incapaces de germinar a menos que se les provea de nutrimentos para su crecimiento hasta que sean autótrofas. En la naturaleza, muchas de tales semillas no germinan hasta que se infectan con un hongo, el cual presumiblemente provee el estímulo para germinar, luego de lo cual se establece un flujo de carbohidratos y nutrimentos del hongo a la orquídea, por lo que ésta se desarrolla esencialmente como parásito del hongo. Sin embargo, cuando la orquídea se torna verde y autótrofa, o bien desarrolla raíces o rizoides que permiten la nutrición saprofítica, los papeles se invierten. Ahora el hongo recibe su nutrición de la orquídea, y la planta que fue inicialmente un parásito del hongo, es parasitada por él.

El desarrollo de ciertos tubérculos de orquídea depende en forma similar de la infección por hongos, los cuales proveen el estímulo inicial para el crecimiento y la nutrición durante éste, y más tarde se transforman en parásitos de la planta autótrofa. Esta clase de asociación difiere de otras simbiosis en que, si bien el movimiento bidireccional de nutrimentos ocurre en beneficio de ambos socios, está separado en el tiempo. Sin embargo, ésta es una asociación eficiente y exitosa.

Algunas orquídeas saprófitas como *Corallorhiza* y *Neottia* poseen una íntima asociación con sus micorrizas que incluyen una extensa destrucción de células fungosas. El micobionte vive y parece prosperar en la corteza externa de las raíces o rizoides del huésped, desempeñando una tarea esencial en la simbiosis al absorber nutrimentos y agua. Sin embargo, el hongo, penetra profundamente en las capas internas de la corteza y allí es destruido o digerido por el tejido del huésped. No está claro si ésta es una reacción ante la excesiva actividad, que tiende a patogenicidad del hongo o tan solo un método para nutrición de la orquídea. A pesar de la similitud con una reacción a la enfermedad, esta simbiosis es obligatoria y notablemente estable.

LÍQUENES

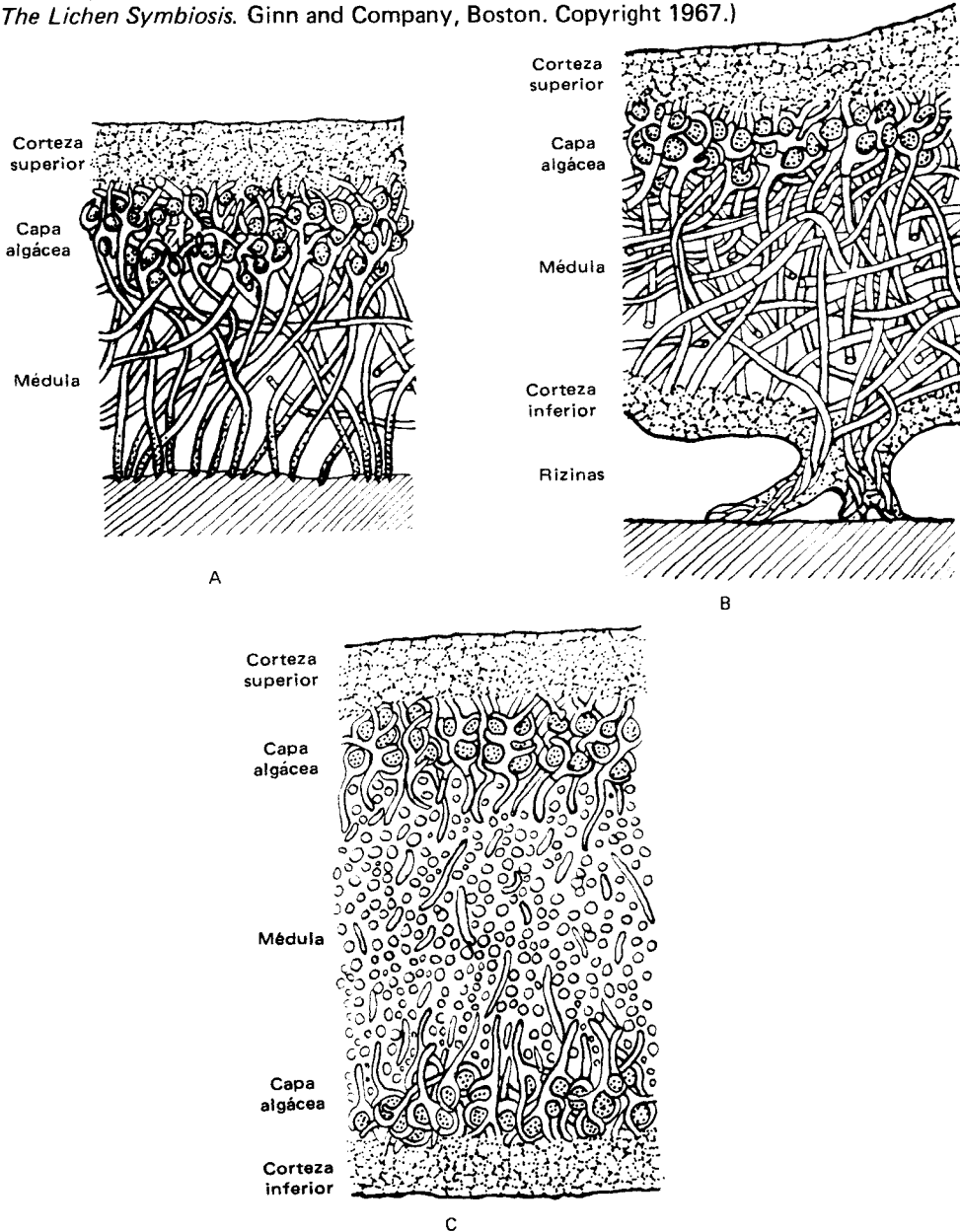
ASOCIACIONES DE LÍQUENES. Los líquenes forman una de las asociaciones simbióticas más exitosas. La planta compuesta posee una existencia enteramente separada y diferente a uno u otro de los socios, y su morfología es a menudo tan distinta que cualquier socio cultivado por separado es irreconocible. Varios grupos distintos de hongos de encuentran en los líquenes, siendo los Ascomycetes, Basidiomycetes y Deuteromycetes los más comunes. El socio algáceo es por lo común una Chlorophyceae unicelular o filamentosa, aunque las Cyanophyceae no son raras. Sin embargo, no ocurre crecimiento filamentoso en las algas que se asocian en líquenes. El socio algáceo usualmente está presente como células aisladas o en pequeños grupos celulares (Figura 27-2). El hongo es el socio dominante, controlador de la morfología y la fructificación del líquen.

La asociación es sólo por conveniencia y se rompe debido a la muerte o crecimiento desparejo de los socios si los nutrimentos, agua u otros factores, se desbalancean. La asociación en líquen se forma con facilidad. Pueden presentarse "matrimonios de prueba" cuando las esporas fungales en germinación encuentran a las algas. Si las algas son capaces de soportar las demandas del hongo (que pueden incluir invasión haustorial de las células de alga), se forma una aso-

ciación permanente. Pueden involucrarse también formas adicionales: ciertos líquenes contienen bacterias fijadoras de nitrógeno de algas, y son por lo tanto muy independientes.

Una de las características más obvias del metabolismo de los líquenes consiste en que es bastante lento. Las tasas de fijación de carbono y respiración son sólo una fracción de las de plantas superiores en base al peso, y la tasa de crecimiento de algunos líquenes es tan lenta que se mide en milímetros por año.

Figura 27-2. Diagramas de secciones transversas de los tres principales tipos de líquenes: A, crustáceo; B, folioso; C, fruticoso. (Reimpreso mediante permiso del editor, de Vernon Ahmadjian: *The Lichen Symbiosis*. Ginn and Company, Boston. Copyright 1967.)



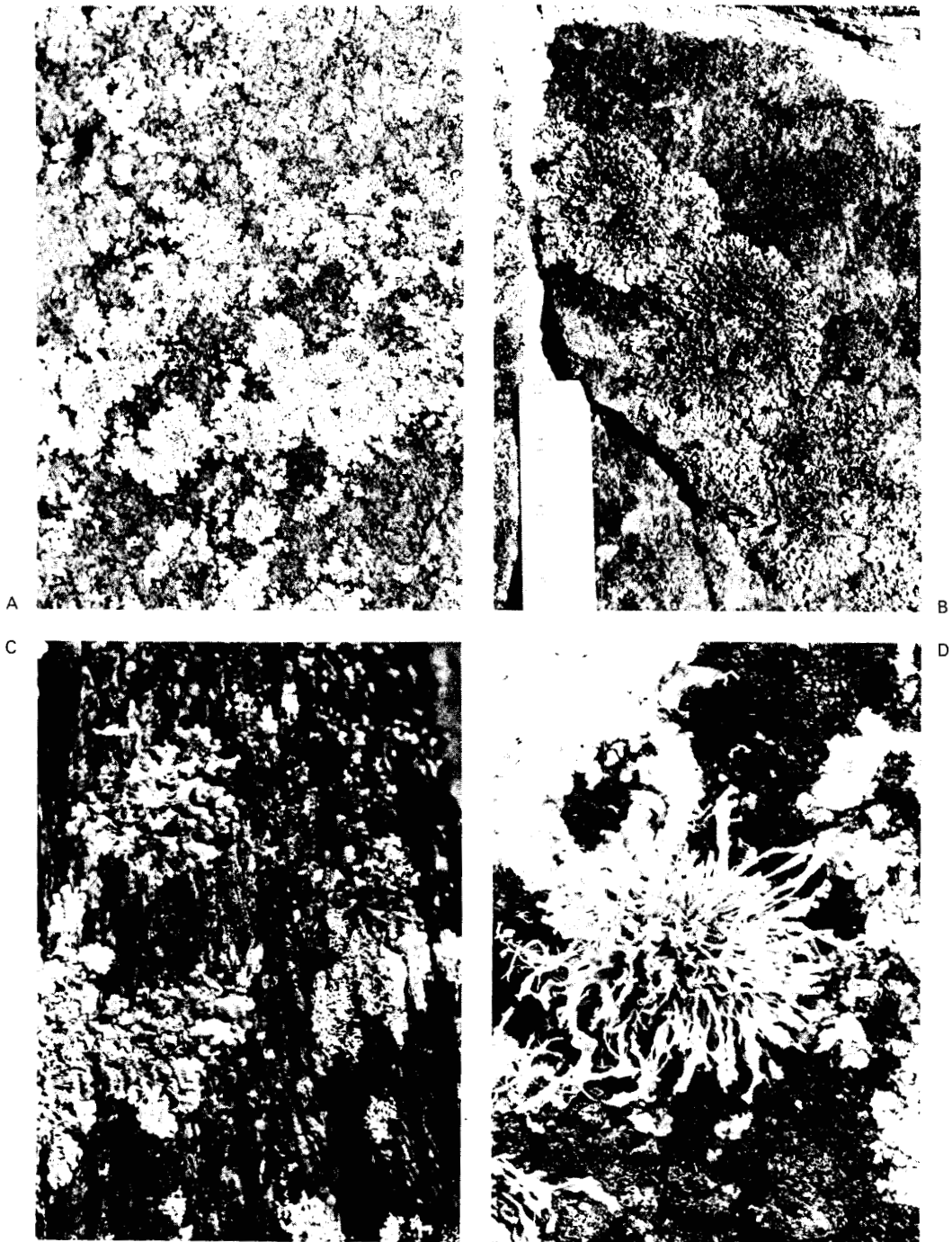


Figura 27-3. Líquenes en desarrollo sobre (A y D) roca granítica, (B) flanco de una roca de construcción, y (C) tronco de árbol. Ellos obtienen escaso o ningún nutrimento de sus substratos. (Fotografías (A) y (B), de la colección del fallecido Dr. R. Beschel, Queen's University; (C) cortesía de G. Bidwell; (D) cortesía del Dr. W. Maas, Consejo Nacional de Investigaciones de Canadá, Halifax, N.S.)

De hecho, el lento (y bastante predecible) crecimiento de los líquenes se ha utilizado como técnica de fechamiento histórico, por ejemplo para establecer la edad o periodo de las más recientes perturbaciones de losas sepulcrales. Los liquenólogos también han utilizado tasas de crecimiento y el tamaño de plantas existentes para establecer las tasas de avance o retiro de glaciares.

Los líquenes pueden sobrevivir en sitios extremadamente inhóspitos, sobre rocas desnudas expuestas y grietas pobremente iluminadas, y son los primeros invasores en muchas asociaciones ecológicas (ver Figura 27-3). Pueden hacer esto en parte porque sus requerimientos nutricionales son muy bajos, como consecuencia de su lenta tasa de crecimiento. Sin embargo, su tasa de pérdida y absorción de agua es extremadamente rápida, probablemente lo más importante como mecanismo de sobrevivencia. Cuando las condiciones se vuelven desfavorables los líquenes se secan con gran rapidez y por ello pueden soportar extremos de calor mucho más grandes que la mayoría de los tejidos. Cuando las condiciones vuelven a ser otra vez favorables para el crecimiento, absorben agua rápidamente y pronto reasumen su capacidad metabólica.

INTERACCIONES METABÓLICAS. Parece, por lo tanto, que las algas están "protegidas" dentro del talo del líquen, así como provistas con agua y minerales en tanto sean aprovechables. A su vez, el alga suministra la nutrición de carbono para ambos socios. Existe cierta evidencia de que las sustancias del hongo, posiblemente auxinas o ácido ascórbico, estimulan la fotosíntesis del alga. Las algas de líquenes tienden de manera característica a retener gran parte de su carbono fijado en forma soluble, en vez de convertirlo en almidón y otras reservas.

Cuando las algas entran en simbiosis, ocurren ciertos cambios metabólicos. Se producen excesivas cantidades de carbohidratos solubles en cantidades mucho mayores, y pueden producirse nuevos carbohidratos cuya síntesis no se llevó a cabo por el alga durante el crecimiento libre. Los cambios en la tasa de producción de carbohidratos pueden estar relacionados al hecho de que el crecimiento del alga se reduce considerablemente, aunque no pasa lo mismo con su tasa de metabolismo. Los productos de fotosíntesis de las algas simbióticas pueden incluir cantidades mucho más grandes de alcoholes polihídricos, característica de los líquenes que se encuentran en la forma de vida libre. El carbono del alga simbiótica se utiliza incuestionablemente en la nutrición de la masa completa del líquen.

Cuando a los líquenes se les suministra $^{14}\text{CO}_2$ en la luz, el carbono radioactivo fijado por fotosíntesis en el alga se mueve rápidamente a todas las partes

Tabla 27-1. Exportación de ^{14}C fijado por fotosíntesis del simbionte algáceo de un líquen.

	Cantidad de $^{14}\text{CO}_2$ fijado, %		
	En la asociación de líquen	Algas aisladas en fresco	Algas cultivadas en vida libre
Exportado	40	8	2
Retenido en la fase soluble algáceo o respirado	58	72	48
Incorporado en la fase insoluble algáceo	2	20	50

Datos de T.G.A. Green, recalculados de D.C. Smith: *The Lichen Symbiosis*. Oxford University Press, Londres, 1973.

del líquen, inclusive a donde no hay células algáceas presentes. El socio fungal puede a menudo cultivarse bien en azúcares simples o disacáridos, de manera que la contribución del alga probablemente se limita a alimentos carbohidratos. Quizás exista además cierto metabolismo característico sólo de la asociación, pero no de uno u otro socio por separado. Ciertos compuestos difenólicos llamados dépsidos se producen en los líquenes, los cuales no se encuentran en el alga ni en el hongo. El componente fungal puede producir los precursores monofenólicos, pero únicamente la asociación completa es capaz de producir dépsidos.

La fotosíntesis de algas en asociación se ve muy afectada por el hongo y la exportación de fotosintetizados desde las células algales es afectada dramáticamente por la asociación. En un experimento, se suministró $^{14}\text{CO}_2$ al simbiote (alga) *Trebouxia* del líquen *Xanthoria aureola*. La exportación del fotosintetizado de células algales decayó desde 40% de carbono fijado en el líquen a sólo 2% en las células aisladas, las cuales hicieron uso directo de una proporción mucho mayor de carbono fijado (Tabla 27-1). Parece que el componente fungal de la simbiosis afecta o controla para su propio uso la exportación del alimento manufacturado por el alga.

La tasa de metabolismo del componente algáceo también se acelera durante periodos de crecimiento o actividad (como fructificación) rápidos del hongo. El fisiólogo norteamericano V. Ahmadjian ha sugerido un probable mecanismo. Conforme incrementa el metabolismo fungal se producen grandes cantidades de urea a base de arginina y otras fuentes, la cual es hidrolizada por la enzima ureasa, comúnmente encontrada en líquenes, para producir amoníaco y dióxido de carbono, lo que estimula al alga para incrementar su fotosíntesis. El alga por lo tanto, está obligada a producir más carbohidrato para nutrir al hongo en los momentos que se acentúa la necesidad. Se han propuesto otros mecanismos basados en la interacción hormonal, aunque sin clara evidencia que los apoye, y es posible que existan varios de tales mecanismos de interacción.

RELACIONES CON EL AGUA. El socio algáceo en los líquenes es sensible a la luz y puede blanquearse o bien desarrollarse demasiado rápido para continuar con la asociación si recibe excesiva luz. Se ha desarrollado un interesante mecanismo para regular la luz que llega al ficobionte, basado en la capacidad de los líquenes para reaccionar rápidamente a condiciones de humedad.

La corteza del hongo actúa a manera de filtro luminoso. Cuando el sol brilla intensamente se seca con rapidez; inversamente, a la sombra absorbe humedad en su entorno; cuando la corteza del hongo está seca, atraviesa mucha menos luz que cuando está húmeda, debido a los cambios en dispersión y reflexión de éste. Asimismo, las células corticales se contraen al secarse y la acentuada densidad de la pared celular actúa como filtro de luz. Finalmente, las células algales se arrugan conforme se secan, absorbiéndose así menor cantidad de luz por célula. Por lo tanto, dentro de los amplios límites encontrados a menudo por líquenes que se desarrollan en condiciones expuestas, las actividades comparativas de los socios fungales y algales se mantienen en la relación apropiada. Esto evita que se destruya la sociedad, lo cual resulta de un desbalance en la relación debido al crecimiento o metabolismo excesivos de uno u otro simbiote.

PIGMENTOS. El control de fotosíntesis y crecimiento del ficosimbiote se alcanza además, por la síntesis de varios pigmentos peculiares. Los líquenes se destacan por la producción de intensos pigmentos anaranjados, rojos, amarillos, pardos e

incluso negros, cuando crecen al descubierto; mientras los miembros de las mismas especies desarrollados a la sombra son grises o blancos. El depósito de pigmentos sin duda le filtra al sensible ficosimbionte la luz excesiva. El mecanismo que estimula la formación de tales pigmentos no está claro. Los líquenes que crecen parcialmente a la sombra y parcialmente a la luz forman una demarcación precisa de áreas pigmentadas y despigmentadas. Esto demuestra que los pigmentos no sólo se transportan sino que el estímulo para su formación queda delimitado con precisión por el sitio iluminado y no se extiende más allá de él. El mecanismo de percepción luminosa de esta reacción se desconoce pero presumiblemente reside en el simbiote algáceo.

SIMBIOSIS ALGAS-INVERTEBRADOS

Se conocen muchas asociaciones simbióticas entre varias clases de algas y varios invertebrados. Algunos de éstos son bastante grandes e inmóviles, incluyendo la almeja gigante y otros moluscos, anémonas de mar e hidras. Otros son pequeños y comprenden celenterados, gusanos planos y protozoos. Las formas móviles a menudo buscan áreas iluminadas donde la fotosíntesis es óptima, y ciertas anémonas buscan lugares sombreados o proyectan sus tentáculos si se les ilumina muy intensamente (por encima del óptimo). Las algas (o, en ocasiones, los cloroplastos) se localizan a menudo dentro de células animales y frecuentemente se dividen sincrónicamente con las células del huésped de manera que el número de células algales por célula de huésped es constante.

Las algas fotosintetizan y transmiten productos específicos de fotosíntesis a sus huéspedes. Si se suministra $^{14}\text{CO}_2$, se produce una gama de sustancias radioactivas dentro de células algales. Se vierte al exterior poco material de estas células si se cultivan fuera del huésped animal. Sin embargo, si se añade un homogenado de células del huésped animal hay una liberación inmediata de compuestos selectos al medio (Tabla 27-2). Ello sugiere que los animales influyen en la exportación de metabolitos por células algales. Evidentemente, las algas "alimentan" a sus hospederos y lo hacen bajo las órdenes de las células hospederas, como sucede en

Tabla 27-2. Productos de fotosíntesis a base de $^{14}\text{CO}_2$ por un tipo de alga zooxantelina aislada de una asociación simbiótica celenterado-dinoflagelado, según es afectada por incubación con homogenado de células huéspedes.

	Productos dentro de células	Productos transferidos al medio
	(tamaño relativo de la mancha cromatográfica)	
Fosfatos orgánicos	+++	+
Glucosa	++++	+
Glicerol	+++	++++
Lípido	+++	-
Glutamato	++++	-
Alanina	+++	++
Succinato	+++	+
Glicolato	-	+

Recalculado de datos de R.K. Trench, en D.C. Smith: *Symbiosis of Algae with Invertebrates*. Oxford University Press, Londres, 1973.

los líquenes. Algunas de las algas (aunque no todas) son también fijadoras de nitrógeno, lo cual las hace especialmente valiosas para sus hospederos animales.

La obvia ventaja de esta clase de asociación simbiótica, así como la variedad y gran número que de ellas se conocen, se ha considerado como positiva evidencia respecto a la evolución de cloroplastos a partir de asociaciones de algas con células huéspedes heterótrofas (ver página 59). Naturalmente, estas asociaciones en la actualidad realmente no constituyen prueba del origen endosimbionte de los organelos eucarióticos. Sin embargo, es fácil especular que las presiones ambientales de ambientes en deterioro nutricional pudieron haber favorecido el desarrollo de tales asociaciones.

SIMBIOSIS DE LA FIJACIÓN DEL NITRÓGENO

La bien conocida asociación de las bacterias *Rhizobium* con las raíces de leguminosas se describe en el Capítulo 8 (página 207). Se conocen muchas otras asociaciones simbióticas y varias de ellas involucran interesantes modificaciones del desarrollo del tejido hospedero que provee una expresión más eficiente de las capacidades combinadas de la simbiosis. En varias asociaciones como las que se establecen entre algas y helechos, hepáticas o ciertas plantas superiores, tiene lugar escasa y obvia modificación morfológica. En otras, como en leguminosas y en la asociación entre *aliso* y un actinomiceto, se forman nódulos en las raíces en los cuales vive el simbionte invasor.

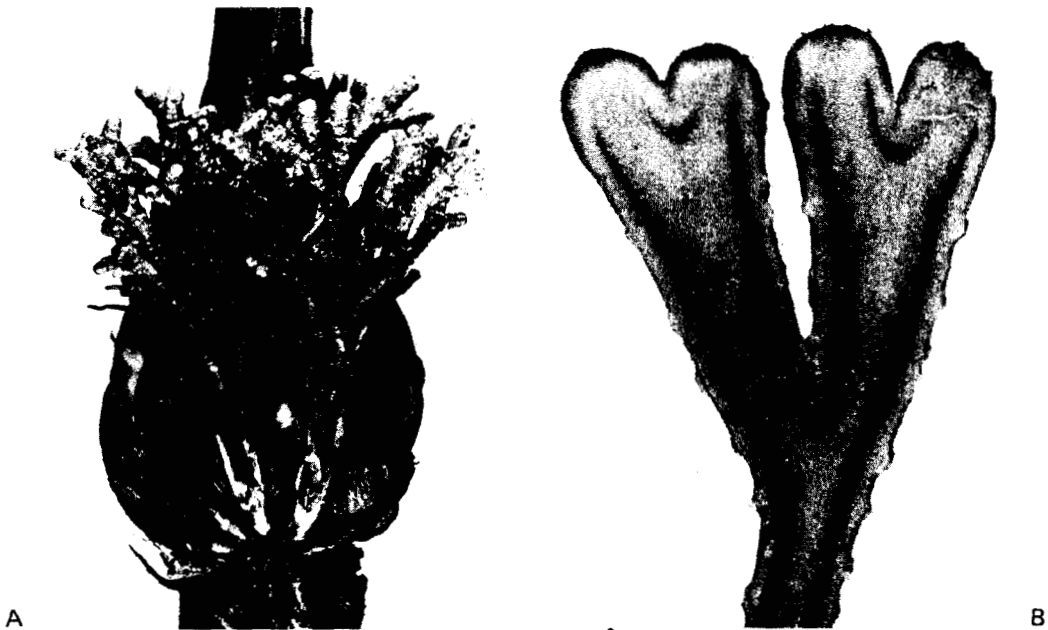


Figura 27-4. Raíces de la cicadácea *Macrozamia riedlei* infectada con el alga verde-azul fijadora de nitrógeno *Anabaena* sp. Las raíces infectadas han perdido su geotropismo positivo normal y crecen hacia arriba (A) y se expanden en forma de clava (B). (Publicadas originalmente en J.S. Pate: Transport in symbiotic systems fixing nitrogen. En V. Lutgge y M.G. Pitman (eds.): *Encyclopedia of Plant Physiology*. Nueva serie, Vol. 2B, pp. 278-303. Springer Verlag, Berlin, 1976. Utilizadas con permiso. Fotografías cedidas amablemente por el Prof. J.S. Pate.)

Una de las más interesantes modificaciones es la simbiosis entre las raíces de la cícada primitiva *Macrozamia riedlei* y una especie del alga verde-azul *Anabaena*, que se muestra en la Figura 27-4. Las raíces infectadas se expanden en el extremo e invierten su respuesta geotrópica normal de manera que crecen verticalmente hacia la superficie del suelo donde los simbiosites algales presumiblemente interceptan suficiente luz para la fotosíntesis.

El mecanismo subyacente de esta modificación del crecimiento de la raíz no ha sido investigado, pero podría ser interesante en el estudio del geotropismo.

LECTURAS ADICIONALES

- Ahmadjian, V.: *The Lichen Symbiosis*. Blaisdell Co., Waltham, Mass. 1967.
Atsatt, P.R., y D.J. O'Dowd: Plant defence guilds. *Science*, 193:24-9. 1976.
Scott, G.D.: *Plant Symbiosis*. Edward Arnold Ltd., Londres. 1969.
Smith, D.C.: *Symbiosis of Algae with Invertebrates*. Oxford University Press. Londres. 1973.
Smith, D.C.: *The Lichen Symbiosis*. Oxford Universtiy Press, Londres. 1973.
Smith, D., L. Muscatine, y D. Lewis: Carbohydrate movement from autotrophs to heterotrophs in parasitic and mutualistic symbiosis. *Biol. Rev.*, 44:17-90. 1969.

SECCIÓN VI

FISIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS COMUNIDADES VEGETALES



Capítulo 28

FISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS BAJO TENSIÓN

INTRODUCCIÓN

La fisiología normal se mantiene bajo condiciones ambientales ideales. Sin embargo, las plantas raramente viven bajo condiciones adecuadas. Por lo regular algo falta; a menudo varios factores están lejos de lo ideal. Debido al hecho de la competencia, las plantas viven frecuentemente en el límite de sus capacidades para sobreponerse a una o más condiciones adversas. Esto produce una tensión considerable en el organismo, el cual reacciona mediante varios mecanismos bioquímicos y fisiológicos para superar, evitar o neutralizar esa tensión.

Se ha realizado una considerable cantidad de investigación acerca de la planta bajo tensión por dos razones. La primera es que la comprensión a fondo de los mecanismos fisiológicos puede lograrse por el estudio de plantas cuyos mecanismos están afectados por tipos específicos de tensión, y los mecanismos de respuesta de la planta a la tensión merecen estudiarse por sí mismos. Segundo, las plantas bajo cultivo con frecuencia enfrentan tensión de uno u otro tipo y su capacidad para soportarla es de gran importancia económica. Además, muchos problemas agrícolas se originan en el hecho de que las buenas tierras existen en áreas de condiciones climáticas difíciles o desfavorables: frío invernal, heladas tempranas, periodos prolongados de sequía, etc. Menos del 10% de la superficie terrestre del planeta es adecuada para el cultivo. Existe una real necesidad para crear cultivos que puedan resistir o tolerar tales condiciones extremadamente desfavorables y aprovechar lo que de otro modo serían tierras inútiles. Es más fácil, en programas de mejoramiento, lograr plantas más resistentes o tolerantes a la tensión si comprendemos los mecanismos de tolerancia y resistencia a la tensión. Tales plantas pueden, a la larga, ser más eficientes que las variedades de alto rendimiento con que se apoya la "revolución verde", en países en desarrollo con climas tropicales o tensionantes.

EFFECTOS DE LA TENSIÓN

Cualquier clase de tensión es esencialmente análoga a la aplicación de una fuerza; el organismo debe ceder en cierta medida. La reacción a la tensión puede ser elástica, es decir, luego que ésta cesa el organismo vuelve a su estado inicial. Alternativa-

mente, la reacción puede ser plástica, el organismo permanece deformado o cambiado de cierta forma como resultado de la tensión. En cualquier caso, si ésta es demasiado grande, algo ha de romperse; el organismo queda irreparablemente dañado y muere.

La tensión puede producir un efecto directo sobre el organismo, observable de inmediato. Ello puede o no acompañarse de efectos condicionantes. Muchas plantas se tornan más resistentes a la tensión luego de exponerse a dosis subletales de tensión, un proceso denominado fortalecimiento. Los granos de invierno, por ejemplo, pueden sobrevivir a las bajas temperaturas invernales después de una exposición prolongada a temperaturas progresivamente bajas durante el otoño. De igual manera, la exposición a bajas temperaturas durante el invierno los mataría rápidamente dado que para entonces no están fortalecidas.

En cierta planta la tensión puede producir efectos que van más allá de una o más generaciones y se comportan como si fueran factores heredados. El fisiólogo norteamericano H. Highkin encontró que las plantas de cacahuete desarrolladas bajo temperaturas anormalmente bajas se hacían más pequeñas de generación en generación, tornándose enanas después de ocho generaciones. Si las semillas de las plantas enanas se cultivaban bajo condiciones normales, producían plantas enanas. Solo después de ocho generaciones bajo condiciones normales se produjeron nuevamente plantas normales. Además, las cruces entre plantas enanas y normales producían descendientes intermedios.

La base genética de la resistencia a la tensión recién ahora está recibiendo adecuada investigación. La adaptación genética puede lograrse de dos maneras: desarrollando un genotipo que confiera resistencia (esto puede ser un importante proceso que implique muchos genes) o por el desarrollo de una serie de genes capaces de producir varios fenotipos adaptados a distintos ambientes, conforme se necesite. Puede ser difícil, de hecho, diferenciar entre plantas que han desarrollado resistencia como resultado de estos dos mecanismos. Sin embargo, las plantas formadas mediante el segundo mecanismo, es decir, con la adaptabilidad incorporada a su estructura genética, serían más versátiles en agricultura que las plantas formadas para condiciones específicas.

Merece advertirse que el problema inicial de desarrollo con que una planta comienza a vivir puede modificarse por la tensión del ambiente sin ninguna respuesta genotípica. Debido a los efectos ambientales sobre el metabolismo, translocación y crecimiento de las plantas paternas, la de sus semillas puede afectarse en forma subsecuente. Por tanto, la experiencia de los padres puede transmitirse a su descendencia sin la intervención de mecanismos genéticos de ningún tipo.

Las reacciones de las plantas a la tensión ambiental son complejas e implican muchos tipos de respuesta fisiológica, desde simples respuestas directas químicas o bioquímicas, a través de complejas respuestas hormonales o del desarrollo, hasta efectos hereditarios que parecen ser de carácter genético. La inferencia es que el estudio de la respuesta a la tensión o resistencia a la tensión es tan complejo como toda la fisiología vegetal. Ciertamente, puede decirse que el estudio de estos aspectos del comportamiento vegetal, fundamental para la agricultura y la investigación de la ecología vegetal, constituye la reciente y más importante rama de la fisiología vegetal.

TIPOS DE TENSIÓN

Las principales clases de tensión a las cuales se exponen las plantas son las ambien-

tales resultantes de extremos de clima: sequía, calor, frío y helada. Algunas otras tensiones resultan del emplazamiento geográfico o físico de las plantas y su proximidad entre unas y otras: sombra, niveles de radiación, deficiencias o excesos en el suelo (incluso minerales y agua, Capítulos 10 y 11), así como la altitud, que es un complejo de muchas tensiones. Otras clases de tensión pueden resultar de los efectos tóxicos de contaminación natural o artificial (industrial por ejemplo), radiaciones ionizantes, los efectos de lavado por precipitación excesiva, etc. Se pondrá atención primeramente sobre los efectos y la adaptación a los principales factores ambientales de sequía, alta temperatura, baja temperatura y congelación.

Los efectos de estos factores están interrelacionados estrechamente. La resistencia a la alta temperatura puede implicar también resistencia a condiciones de sequía, las que frecuentemente van acompañadas. La resistencia al congelamiento parece estar principalmente interconectada con la resistencia a la deshidratación de los tejidos. El desarrollo del fortalecimiento ante un factor confiere a menudo cierto grado de fortaleza ante otras tensiones. Como resultado, el estudio de la resistencia a la tensión ha sido difícil y lento, y no se han propuesto teorías generales de trascendencia. Se considerarán estudios especiales de resistencia a tensiones específicas, pero debe tenerse continuamente presente que la resistencia a la tensión es un fenómeno complejo y multifacético; todos los detalles han de concordar con cualquier teoría general antes de ser aceptados.

RESISTENCIA A LA TENSIÓN: PREVENCIÓN Y TOLERANCIA

La resistencia a la tensión no es un fenómeno simple, ni existe un solo mecanismo de resistencia ante cualquier tipo particular de tensión. Dos amplios tipos de resistencia a tensión son prevención y tolerancia. Debe advertirse que estos términos no implican ningún tipo de capacidad activa por parte de la planta para determinar su propia suerte; son solamente términos convencionales para describir distintos tipos de mecanismos de respuesta.

La **prevención** se basa usualmente en un mecanismo que permite crear un ambiente interno dentro de la planta de tal manera que sus células no estén bajo tensión, aun cuando el ambiente externo sea muy tensionante. Por ejemplo: una hoja que evita la alta temperatura mediante la transpiración, con lo cual mantiene una temperatura interna más baja; o un cacto que evita la sequía mediante una extrema conservación de su agua interna, con lo cual no sufre internamente de sequía.

La **tolerancia**, por otra parte, es la capacidad para soportar la tensión; significa sobrevivir o aun funcionar normalmente bajo condiciones tanto internas como externas de tensión extrema. Ejemplos: ciertos musgos que pueden soportar la extrema desecación en época de sequía pero se reavivan con la rehidratación; algas o bacterias capaces de vivir y prosperar en manantiales calientes, funcionando en temperaturas que matarían a otros organismos.

Ambos tipos de resistencia se han desarrollado para la mayoría de situaciones de tensión y ambos tipos pueden estar presentes en la misma planta. Evitar la tensión no implica una fisiología especializada sino solamente dispositivos mecánicos o morfológicos que le permiten escapar a los efectos de condiciones ambientales extremas. Como tal, este tipo de resistencia a tensión no es tan interesante para el fisiólogo como la tolerancia a tensión. La tolerancia implica el

desarrollo de mecanismos fisiológicos especiales que capacitan al organismo para sobrevivir bajo condiciones que serían inhibitorias o letales a las especies o individuos fortalecidos. En este capítulo se considerarán los mecanismos de tolerancia a las formas de tensión ambiental más importantes. Luego se seguirá considerando en el capítulo siguiente cómo incide el fortalecimiento ante la tensión en la distribución mundial de las plantas, y de qué manera impacta en la agricultura.

MEDIDA DEL FORTALECIMIENTO

La medición del fortalecimiento es extremadamente difícil porque la tolerancia de la tensión varía con gran amplitud, no sólo respecto al individuo, raza o especie vegetal, sino también de acuerdo a la historia previa del individuo. Por lo tanto, las plantas pueden desarrollar o adquirir fortalecimiento por exposición a tensión subletal, que a veces se desarrolla como resultado de otras experiencias aparentemente sin relación, como cambios en la duración del día. Además, la tasa a la que se aplica una tensión, así como su duración, son factores vitales de interacción que determinan la magnitud del efecto tensionante.

La mayoría de los intentos de medición del fortalecimiento han consistido en determinar el grado de tensión, arbitrariamente aplicada (pero bajo condiciones cuidadosamente controladas) para matar el 50% de la población experimental. Con esto no se logra medir la dispersión de la resistencia (por ejemplo, el porcentaje de la población que sobreviviría al 5 ó 10% mayor o menor de tensión). Sin embargo, la simulación de las condiciones naturales en el laboratorio es por lo regular muy difícil o imposible, o simplemente implica demasiado tiempo. En consecuencia, esta forma de medir la tensión no es particularmente útil a los científicos de la agricultura. Además, los procesos naturales de fortalecimiento han de considerarse si se desea medir la resistencia a la tensión en plantas cultivadas. Consecuentemente, los granjeros son mucho más hábiles para distinguir los extremos de tensión (duración e intensidad) que un cultivo dado puede soportar sin lesionarse seriamente (quizá con un 10% menos de mortalidad). Puesto que la duración e intensidad de la tensión están vinculadas con frecuencia de manera compleja (usualmente, a mayor duración corresponde una intensidad menor de resistencia), las mejores medidas posibles del fortalecimiento son solamente burdas pautas indicadoras de vigor en el campo.

SEQUÍA

PREVENCIÓN Y TOLERANCIA A SEQUÍA. La sequía es probablemente una de las tensiones más comunes que las plantas han de soportar. Se han desarrollado numerosos mecanismos para evitar la sequía. Las plantas anuales sobreviven a los periodos de sequía en forma de semillas; las plantas desertícolas pueden cubrir todo su ciclo de vida durante un breve periodo, a continuación de una lluvia. Muchas plantas han desarrollado medios especiales para absorber agua con eficiencia o para retenerla fuertemente (cutícula, modificaciones estomáticas, etc., ver Capítulo 14). Tales plantas sobreviven a la sequía porque sus tejidos internos están protegidos contra un alto grado de tensión. Existen ciertas plantas del desierto como el cacto *Opuntia*, que sobreviven e incluso continúan metabolizando durante meses bajo las condiciones más extremas, como por ejemplo en un dese-

cadore rodeado por los más fuertes absorbentes de agua. Sin embargo, estas plantas solamente retienen el agua. Si las condiciones de sequía son lo suficientemente extremas, o se prolongan, pierden agua a pesar de sus mecanismos de protección; luego, si no es alta su tolerancia, como a menudo es el caso, pueden sucumbir.

CONSECUENCIAS DE LA DESHIDRATACIÓN. Los mecanismos de tolerancia a sequía aún no se comprenden por completo. Las consecuencias de la deshidratación son complejas para el protoplasma vivo. La sequía a menudo acompaña al problema de calor excesivo, lo cual causa varias lesiones características conducentes a la desintegración y la muerte. Esto se considerará en la siguiente sección.

La primera consecuencia directa de la deshidratación consiste probablemente en la pérdida de moléculas de agua que actúan como capas protectoras alrededor de las micelas coloidales, sobre las membranas y sobre (así como dentro) de las circunvoluciones complejas de la estructura terciaria de las proteínas. Las moléculas de agua actúan no sólo como un solvente para sustancias químicas sino como espaciadores que coadyuvan a mantener los fluidos complejos en una configuración estable. Cuando son eliminadas, las partículas o superficies con carga se aproximan entre sí. No sólo se concentran las soluciones sino que las superficies coloidales reactivas se aproximan unas a otras en el punto donde se unen y desnaturalizan. La creciente concentración del jugo celular y los fluidos intercelulares determinan un gran descenso del potencial de agua de los fluidos, los cuales someten aún más al protoplasma a la tensión mediante una creciente tendencia a la pérdida de agua. Pueden tener lugar otros efectos de la concentración: el desbalance de los procesos bioquímicos causado por las concentraciones de metabolitos anormalmente altas pueden contribuir a la desorganización molecular. Además, la alta concentración de ciertos solutos pueden efectivamente "salinizar" las proteínas. El mismo resultado puede seguir a los cambios de pH celular causados por la concentración de solutos ionizados ácidos o básicos.

MECANISMOS DE TOLERANCIA A SEQUÍA. Debido a que la sequía tiene tan variados efectos, no sorprende que varios y diferentes mecanismos de tolerancia parecen haberse desarrollado. Presumiblemente todas las plantas terrestres tienen cierto grado de resistencia a sequía. En la mayoría de las plantas ésta es conferida, aparentemente, por la presencia de sustancias hidrofílicas del protoplasma, que pueden ser complejas y de alto peso molecular como las propias proteínas, o ciertos carbohidratos, como el ácido algínico y demás polisacáridos coloidales de muchas algas marinas. Los compuestos de bajo peso molecular pueden ejercer un doble efecto. Algunos pueden ser fuertemente hidrofílicos, como los alcoholes polihídricos que comúnmente se encuentran en las algas litorales; estas plantas están expuestas a severas tensiones de deshidratación entre las mareas y como no están protegidas mediante una cutícula tienen que apoyarse en mecanismos internos para retener agua. Aunque no fueran específicamente hidrofílicas, las sustancias de bajo peso molecular como el azúcar a veces se elaboran en épocas de sequía, debido quizá a que su presencia en la solución abate directamente el potencial de agua del jugo celular, lo cual ayuda a la retención del agua.

Sin embargo, tales mecanismos solamente se traducen en conservación del agua y no ayudan a proteger el delicado protoplasma de la deshidratación. Por lo tanto algunas plantas que poseen muy alta concentración de azúcar, como la caña de azúcar, también son susceptibles a la sequía, mientras que otras, como el pino, que poseen sólo bajas concentraciones de azúcares y otros solutos, son

altamente resistentes. Evidentemente, los factores importantes de resistencia a la sequía residen más profundamente en la química básica del protoplasma.

El fisiólogo norteamericano Y. Vaadia ha sugerido que el fortalecimiento ante la sequía puede tener relación con la capacidad de la planta para enlazar el agua a las proteínas. Esa agua de ligamiento puede estar presente en una configuración próxima al estado cristalino del hielo, que se opone muy firmemente a ser removida de los tejidos. Se ha sugerido que bajo la tensión de la sequía aparecen ciertos tipos de proteínas resistentes, quizá caracterizadas por una configuración que resiste la desnaturalización (es decir, no se forman enlaces internos o intermoleculares con facilidad). El fortalecimiento a la sequía dependería entonces principalmente de la capacidad de la planta para sintetizar ciertas proteínas.

Los intentos para aislar tales proteínas o para transferir la resistencia a sequía mediante extractos de plantas que pudieran contenerlas, sólo han producido resultados equívocos. El fisiólogo ruso P.A. Henckel ha propuesto que la resistencia está asociada con la elasticidad protoplásmica. Sin embargo, él señala que la mayoría de los factores que confieren o se asocian con resistencia a sequía, tales como células más pequeñas, alto contenido de ácido nucleico, son elaborados en la planta durante su desarrollo bajo la influencia de déficit de agua. Así que estos mecanismos de resistencia a sequía presumiblemente no están involucrados en la tolerancia innata a la sequía repentina o inesperada.

Las funciones metabólicas en ciertas plantas tolerantes a falta de agua permanecen relativamente indemnes ante la desecación, como la fotosíntesis en el alga roja *Porphyra*, la cual se recupera de inmediato ante la rehidratación. En otras plantas, como los musgos y levaduras tolerantes a sequía, la característica importante es una capacidad para reparar o reconstruir los mecanismos respiratorios o fotosintéticos dañados por la sequía, no para mantenerlos.

Ciertas plantas han desarrollado la capacidad para tolerar o sobrevivir ante extremos considerables de sequía. Ciertos musgos se sobreponen a ésta en estado de desecación pero se reactivan ante la rehidratación. Muchas plantas del desierto, como la "gobernadora" (*Larrea divaricata*), pueden sobrevivir durante largos periodos con un contenido de agua tan bajo con el 30% de su peso total, aunque el crecimiento y metabolismo activos virtualmente se detienen bajo tales condiciones. Exactamente qué propiedad física o química del protoplasma de estas plantas permite tal comportamiento, se ignora; parece estar relacionada a la capacidad del protoplasma para enlazar agua, la cual es entonces retenida con tenacidad extraordinaria por los tejidos.

CALOR

LÍMITES DE TOLERANCIA AL CALOR. Las plantas varían ampliamente en su tolerancia al calor. Evitar el calor es posible en órganos como hojas transpirantes, pero por transpiración sólo es posible una disminución térmica de no más de unos pocos grados, y en tal caso solamente a expensas de un gran incremento de pérdida de agua. La mayoría de las plantas que sobreviven a las altas temperaturas lo consiguen en razón de sus características internas que las capacitan para soportar o tolerar el calor. Las plantas desertícolas se caracterizan por lo regular por su alta tolerancia al calor. Los miembros del género *Cactus*, que evaden la sequía, pueden aguantar hasta 60°C, y especies de *Atriplex*, típicas tolerantes a sequía, pueden sobrevivir a temperaturas de 50°C. Algunas plantas inferiores, algas, hongos y

ciertas bacterias pueden soportar temperaturas mayores aún. Organismos que habitan en manantiales volcánicos cálidos logran aguantar temperaturas próximas al punto de ebullición del agua. Por otra parte, la mayoría de las plantas no aclimatadas o especializadas a condiciones desérticas se dañan o mueren si se mantienen por cualquier periodo de tiempo a temperaturas que excedan de 35-40°C.

MECANISMOS DE TOLERANCIA AL CALOR. El efecto directo de la alta temperatura es la desnaturalización y coagulación de las proteínas. Sin embargo, un efecto colateral importante es el incremento de la tasa de pérdida de agua que acompaña a las altas temperaturas. Por lo tanto, muchos mecanismos de resistencia al calor son en realidad mecanismos de resistencia a sequía. La frecuente correlación que muestran las plantas entre calor y sequía ha conducido a varios investigadores, especialmente al fisiólogo norteamericano J. Levitt, a señalar que cualquier teoría que explique la tolerancia al calor debe también explicar la tolerancia a sequía, y viceversa.

Puesto que las diferentes proteínas poseen diferentes grados de estabilidad al calor, es razonable esperar que la tolerancia a éste debe estar asociada a la estabilización de enzimas más sensibles en las células. Esto podría lograrse simplemente incrementando la tasa de producción enzimática para contrarrestar su creciente tasa de destrucción. Alternativamente, las enzimas existentes podrían estabilizarse mediante ciertos mecanismos secundarios, o pudieran desarrollarse mecanismos que capacitarían al organismo para manufacturar proteínas de mayor estabilidad.

Los experimentos con microorganismos han demostrado que la adición de compuestos simples a menudo reinicia el crecimiento luego que éste se detiene cuando se eleva la temperatura. Muchos organismos pueden crecer en temperaturas mucho más altas cuando se les suplementa con ácido ascórbico u otras vitaminas. Evidentemente los sistemas productores de estas sustancias son más sensibles al calor que otras máquinas metabólicas. El hecho de que organismos que no han recibido suplementación se recuperen con rapidez cuando desciende la temperatura indica que el efecto es sobre la maquinaria metabólica más que sobre el material genético celular. Sólo una o dos enzimas parecen ser afectadas inicialmente; conforme se eleva la temperatura, la situación se complica y el organismo encara progresivamente mayores dificultades para mantenerse conforme se le afectan mayor número de sistemas. Escasos experimentos comparables han tenido éxito con plantas superiores. Existe cierta evidencia de que la adición de adenina puede mejorar la tolerancia al calor de ciertos tejidos vegetales.

En donde se han realizado experimentos los resultados sugieren que los organismos de alta temperatura tienden a poseer enzimas más termoestables que sus contrapartes de plantas no tolerantes a temperaturas elevadas. La termoestabilidad de muchas enzimas parece depender en cierta medida de la temperatura en la cual ellas se produjeron. Por lo tanto, la tolerancia al calor es una condición que puede adquirirse en cierto grado; si bien esto puede no ser ventajoso para organismos expuestos a un clima de rápidas y amplias pero infrecuentes variaciones térmicas, podría ser decididamente útil a organismos que crecen en climas donde se presentan usualmente temperaturas muy altas.

Todo nuestro conocimiento actual sugiere que la tolerancia al calor es principalmente resultado de la capacidad de ciertos organismos para producir proteínas más estables ante aquél; su capacidad para reemplazar con rapidez las proteínas dañadas por el calor también puede ser importante. La naturaleza de pro-

teínas termoestables o los mecanismos con los cuales éstos pueden estabilizarse, no están claros.

BAJA TEMPERATURA Y CONGELACIÓN

ENFRIAMIENTO Y CONGELACIÓN. La resistencia al enfriamiento, lo mismo que la resistencia a sequía, es un proceso multifacético, que se complica por el hecho de que la mayoría de las plantas son capaces de vigorizarse ante el frío, es decir, adquirir progresiva resistencia mediante exposición a las bajas temperaturas. Pueden existir diferentes efectos de la baja temperatura, ya sea en relación al efecto directo de la reducción de la temperatura sobre los procesos vitales de la planta, o a los efectos de formación de hielo y congelación. De cierto número de factores alguno puede ser la causa final de muerte por congelación, según la planta y sus circunstancias.

Las plantas tropicales son usualmente susceptibles al enfriamiento, es decir, los efectos lesivos o letales de bajas temperaturas por encima de la congelación. Tales plantas pueden ser lesionadas por temperaturas tan moderadas como 12-13°C y pueden morir por temperaturas entre 0 y 5°C. Evidentemente, la congelación no está involucrada. Este efecto puede resultar de la sensibilidad de las proteínas a bajas temperaturas. La mayoría de las plantas de regiones templadas o árticas no son dañadas seriamente por el enfriamiento; sin embargo, los problemas que enfrentan son los efectos de la congelación de su agua interna y la consiguiente formación de hielo. Esto se pone de relieve por el hecho de que el material vegetal deshidratado, como semillas y otros tejidos secos que pueden normalmente sobrevivir a la desecación extrema, no sufren por el enfriamiento y el deshielo; ante la hidratación, sin embargo, tales tejidos pierden su especial resistencia al daño por congelación. De manera característica los tejidos en crecimiento activo son mucho más susceptibles al daño por helada que los latentes, algunos de los cuales pueden soportar temperaturas de hasta -196°C (nitrógeno líquido).

El daño por congelación puede ser doble. Los cristales de hielo en sí pueden ocasionar lesión mecánica, al romper membranas delicadas y la organización celular. Además, la consecuencia de la formación de hielo es una baja en el contenido de agua de los tejidos, lo cual causa eventualmente una situación de sequía. El agua de los espacios intercelulares posee un potencial alto mientras que la del interior del citoplasma o de la vacuola tiende a poseer un valor de ψ más bajo o negativo. Por tanto, los cristales de hielo tienden a formarse inicialmente en los espacios intercelulares, y la continua congelación determina que el agua abandone los protoplastos conforme crecen los cristales de hielo intercelular. Durante el deshielo, las plantas que aguantan la congelación tienden a reabsorber hacia sus protoplastos el agua derivada de la fusión de tales cristales. En las plantas no fortalecidas el agua tiende a permanecer en los espacios intercelulares; en ellas, asimismo, el hielo se forma más rápidamente dentro de los protoplastos, donde pueden causar daño mecánico directo.

El fisiólogo norteamericano P. Mazur ha sintetizado la consecuencia de los eventos de la congelación:

1. Los cristales de hielo se forman afuera, no en el interior, de los protoplastos.
2. Los solutos dentro de los protoplastos se concentran más, conforme el

- el agua se elimina. Si el enfriamiento es muy rápido, los protoplastos pueden congelarse, pero si es lento, probablemente sólo se deshidratan.
3. La precipitación o coagulación de los solutos concentrados tiene lugar en los protoplastos, lo cual puede causar cambios considerables en el pH si los compuestos ionizados se precipitan.
 4. Por debajo de la temperatura eutéctica (por lo regular de -36° a -40°C) toda el agua tisular se congela.
 5. Con el tiempo, los pequeños y angulosos cristales de hielo se vuelven grandes y esféricos con más baja energía libre superficial. La resultante distorsión de los componentes celulares puede ampliar el daño mecánico. El enfriamiento lento puede dañar más por sus efectos deshidratantes; durante el rápido enfriamiento el efecto nocivo de la formación de cristales de hielo puede ser mayor.

Existe mucha variación entre plantas respecto a las tasas reales de "lento" o "rápido" congelamiento. La condición normal en el campo es una congelación relativamente lenta y el daño que puede ocurrir se deriva de lo siguiente: la concentración y precipitación de solutos, cambio de pH, reducción del agua celular, contracción celular o plasmólisis, así como reducción crítica de la separación espacial de moléculas sensibles. Todos o cualquiera de estos factores podría causar la muerte celular.

TEORÍAS SOBRE RESISTENCIA AL ENFRIAMIENTO. Como es de esperar se han desarrollado varias teorías diferentes para explicar los efectos de la congelación y la resistencia ante ella. Éstas pueden clasificarse de modo general en relación a: 1) desnaturalización de proteínas por baja temperatura, 2) efectos deshidratantes, 3) efectos de concentración electrolítica, 4) efectos del azúcar, 5) efectos estéricos y 6) formación de cristales de hielo.

Se ha sugerido que pueden formarse proteínas especiales no susceptibles a la desnaturalización o la deshidratación en plantas vigorizadas ante la congelación, o que incrementos en otros factores, por ejemplo RNA en plantas vigorizadas, pueden retardar la desnaturalización. Mecanismos antideshidratantes pueden incluir: la formación de proteínas hidrofílicas especiales, tal y como lo sugirió el fisiólogo canadiense D. Siminovitch; o una elevada concentración de electrolíticos que protegerían el agua tisular contra su eliminación por formación de hielo. Se ha observado por mucho tiempo que los tejidos fortalecidos ante la congelación poseen una concentración de azúcar mayor que los tejidos no fortalecidos y se ha sugerido a menudo que los mecanismos del fortalecimiento a congelación involucran azúcares. Desafortunadamente, el paralelismo entre ese fortalecimiento y la concentración de azúcares no es completo y en muchas plantas el desarrollo del fortalecimiento no va acompañado de un incremento de azúcares.

El fisiólogo norteamericano P. Steponkus ha observado que el fortalecimiento ante congelación se puede lograr situando tejidos en solución de sacarosa, pero el fortalecimiento completo no se alcanza a menos que se haya dado un pretratamiento de frío. Ha sugerido que se necesita un efecto doble: 1) la síntesis de proteínas nuevas, especialmente adaptadas, estimulada por tratamientos fríos y 2) tales proteínas han de ser de un tipo capaz de estabilización adicional por la presencia de mayores concentraciones de azúcares. Exactamente cómo éstos estabilizarían a aquéllos, se ignora.

Levitt ha sugerido que las moléculas de proteína se aproximan estrecha-

mente entre sí por la concentración celular resultante de la deshidratación. Los enlaces S—S se rompen y en la regeneración no logran reconstruirse en la configuración correcta debido al anormal empaquetamiento de los moléculas; un proceso tal resultaría en la desnaturalización proteica. Él sugiere que las plantas resistentes al congelamiento producen proteínas con más enlaces hidrofílicos (con lo cual ceden el agua con menos facilidad) y que el fortalecimiento es acompañado por la formación de mayor número de enlaces hidrofílicos y menos cantidad de enlaces hidrofóbicos en importantes proteínas reactivas. Un mecanismo alternativo procede del trabajo del fisiólogo norteamericano C.R. Olien quien observó que los polisacáridos de la pared celular extraídos de plantas fortalecidas al congelamiento tienden a evitar la formación de cristales de hielo, mientras que los extraídos de plantas no fortalecidas no muestran tal tendencia. Una tercera posibilidad se dio a conocer en el trabajo reciente de H.G. Volger y U. Heber en Alemania. Demostraron la presencia de ciertas moléculas proteicas pequeñas (peso molecular 10,000-20,000) en hojas fortalecidas ante congelación con una efectividad 1,000 veces más grande para proteger membranas cloroplásticas del congelamiento, que los compuestos de bajo peso molecular como sacarosa o glicerol. Cada uno de estos mecanismos aporta posibilidades interesantes y alternativas. La solución definitiva al problema posiblemente proceda de una mayor y más amplia investigación.

FORTALECIMIENTO A LA CONGELACIÓN. Este proceso es complejo y no bien comprendido. En muchas plantas está estrechamente vinculado a los efectos del fotoperiodo, y algunas requieren una serie de pretratamientos específicos, o "experiencias", con el fin de alcanzar el máximo fortalecimiento. Muchas plantas necesitan periodos de latencia o un fotoperiodo apropiado al principio de este proceso. Esta inducción preliminar es seguida por la necesidad de un periodo de crecimiento o sobrevivencia, a temperaturas bajas (pero no congelantes). Como regla, la longitud y severidad del tratamiento frío determina el grado de fortalecimiento alcanzado.

Las plantas pueden perder su fortalecimiento en este estadio de su desarrollo si se someten a altas temperaturas. En muchas de ellas el fortalecimiento las protege sólo de temperaturas bajas, no de la congelación. Éstas mueren si se congelan, estén o no fortalecidas. Muchas otras plantas fortalecidas pueden soportar bajas temperaturas (debajo de 0°C) porque su punto de congelación ha descendido y en realidad se congelan a bajas temperaturas. Unas cuantas especies extremadamente vigorizadas adquieren el máximo fortalecimiento sólo después que se exponen a bajas temperaturas (debajo de 0°C).

Aparentemente se necesitan una fuente de energía y cierto proceso del metabolismo en algunos estadios de este proceso porque la presencia de inhibidores metabólicos, o el grado de extenuación parcial resultante de baja intensidad de luz durante el mismo retarda o impide la adquisición del fortalecimiento a la congelación. No se sabe si la necesidad de energía es primaria, específica o sólo parte de la necesidad metabólica normal que se ha satisfacer para que las reacciones de aquél prosigan.

RADIACIÓN

Las plantas pueden estar expuestas a tensión por demasiada o escasa radiación en

forma de luz. La sombra excesiva causa desnutrición, anomalías de crecimiento (elongación de entrenudos, debilidad, tallos pobremente desarrollados, ramificación pobre y debilidad general). Sin embargo, estos últimos efectos son el resultado directo de una iluminación inadecuada; las consecuencias de la desnutrición y disfunción de los mecanismos controladores del crecimiento en los que interviene la luz. Las adaptaciones a condiciones de luz o de sombra (tolerancia a tensión) trabajan primordialmente en el sentido de incrementar la eficiencia fotosintética e incluyen cambios en el área foliar, grosor de la lámina, contenido de clorofila, cantidad y orientación de cloroplastos, así como espesor de la capa en palizada. Éstos se discuten en el Capítulo 14 (página 353). Otros tipos de radiación incluyen el calor (ver página 372) así como efectos de radiaciones ionizantes. La radiación natural rara vez es lo bastante alta como para perturbar a las plantas, pero pueden aparecer flujos de alta intensidad generados artificialmente bajo condiciones experimentales. Las plantas se han expuesto con referencia a radiación de varios grados de intensidad a fin de estudiar sus efectos, pero aquí no se los considerará.

Un acontecimiento más frecuente, cuyas consecuencias rara vez se reconocen o examinan, es la exposición de plantas o células a muy altos flujos de radiación durante experimentos fisiológicos con el uso de isótopos como rastreadores. Se han manejado escasos estudios con la comprensión que se precisa; sin embargo, se ha encontrado que el $^{14}\text{CO}_2$ de alta actividad específica afecta fuertemente las reacciones de fotosíntesis bajo estudio y altas dosis de agua a base de tritio ($^3\text{H}_2\text{O}$) inhiben fuertemente o matan células metabolizantes de semillas en germinación. Con frecuencia se pasa por alto en estudios con rastreadores que si bien se utilizan sólo pequeñas cantidades de isótopos (microcuries o milicuries), los tejidos están en íntimo contacto con el isótopo, y la dosis de radiación ionizante por unidad de tejido puede ser muy alta. La posibilidad de que la radiación influya sobre las reacciones o procesos bajo estudio siempre debe eliminarse cuidadosamente en experimentos de rastreo.

CONDICIONES DEL SUELO

Se han estudiado las consecuencias de deficiencias minerales (Capítulo 10) que resultan cuando los minerales del suelo se presentan en concentración demasiado baja o están enlazados muy fuertemente. Además, las deficiencias o condiciones inadecuadas del suelo pueden resultar por sequía o inundación. La consecuencia de agua excesiva puede ser, a menudo, que los suelos se vuelvan anaeróbicos, y ciertas plantas sensibles sufran de anoxia. Ello puede afectar la capacidad de la raíz para absorber agua. Algunas plantas (el maíz es un buen ejemplo) pueden literalmente ahogarse, morirse por falta de agua porque un déficit de oxígeno impide que sus raíces la absorban aunque estén inmersas en ella.

Los suelos pueden contener materiales o compuestos tóxicos, como la sal, que en exceso es nociva. Se han desarrollado varios mecanismos en plantas a fin de evitar o tolerar la tensión por su exceso, tal y como se describe en el Capítulo 10 (página 268). Las que la evitan como el mangle (también conocido como regulador de sales) no la absorben, pero poseen mecanismos para excluirla de sus raíces. Las tolerantes (acumuladores de sal) como *Atriplex* poseen jugo celular de muy bajo ψ (aproximadamente -200 bars, comparado con los -20 a -30 bars de las hojas normales), por lo que son capaces de absorber agua salada de alta concentración. Estas plantas toleran altas concentraciones salinas internamente y eliminan el exceso secretándola a través de glándulas especiales en sus hojas.

ALTITUD

Los efectos y tensiones de la altitud son el complejo de todas las condiciones climáticas características de las elevaciones pronunciadas. Las condiciones del tiempo son mucho más violentas en elevaciones altas y el éxito de las plantas depende en gran medida del microclima superficial, máxime si se considera que lo modifican las condiciones topográficas.

La radiación es mayor en altitudes elevadas. La radiación directa puede ser intensa pero la difusa es mucho mayor debido a la relativa delgadez de la cubierta de nubes. La radiación violeta y ultravioleta es particularmente intensa en altitudes elevadas, aunque los niveles del rojo y el infrarrojo no se afectan mayormente. Las plantas que crecen en elevaciones altas probablemente han desarrollado resistencia a los posibles efectos nocivos de la luz ultravioleta. Una epidermis gruesa, que es típica de plantas alpinas, parece funcionar como filtro ultravioleta.

Las temperaturas promedio tienden a ser más bajas en altitudes mayores de acuerdo a un factor de aproximadamente 5°C por cada mil metros. Tal situación es más un aspecto de temporada de crecimiento corta que de temperaturas invernales extremadamente bajas; las más bajas temperaturas que se alcanzan no son muy afectadas por la altitud. Las temperaturas del suelo y la planta en elevaciones altas son algo mayores que en las bajas debido a la delgadez de la cubierta del suelo y los altos niveles de radiación. Sin embargo, los vientos fuertes pueden perturbar la cubierta de nieve en el invierno lo cual permite que las hojas e incluso el suelo se espongan y se tornen muy fríos. Lo peor consiste en las impactantes fluctuaciones de temperatura que ocurren con mucha frecuencia. El aspecto más traumático del congelamiento es el cambio del punto de congelación existente, lo cual puede ocurrir con mucho mayor frecuencia en altas elevaciones que en las bajas. Las plantas que crecen a grandes alturas por lo regular son mucho más vigorosas ante la congelación que sus contrapartes de las alturas bajas; parece que las condiciones de las elevaciones grandes conducen más hacia el fortalecimiento.

El viento y la sequía son tensiones importantes a las que se enfrentan las plantas de grandes alturas; casi todas ellas muestran condición xerofítica. El efecto del viento no es tanto bajar la temperatura (éste sólo acelera el proceso de cambio térmico), como eliminar el agua. El frecuente déficit de agua y la delgadez de la cobertura del suelo hacen ineficiente el desarrollo de amplio crecimiento radicular como medio de evitar la sequía. La mayoría de las plantas de grandes alturas poseen hojas característicamente xerófitas: gruesa cutícula, área pequeña, estomas hundidos, etc., y se atienen al control de la pérdida de agua para sobrevivir.

Una de las adaptaciones a la tensión de las grandes alturas más llamativas es la fotosíntesis de las plantas alpinas; ellas tienden a poseer valores de saturación de luz mucho más altos que las plantas de tierras bajas; se han registrado valores tan altos como 7,000-10,000 bujías pie. Además, su eficiencia es mayor ante bajas concentraciones de dióxido de carbono. Esto compensa tanto la escasez de CO_2 a grandes alturas como el hecho de que la penetración del CO_2 en hojas xerofíticas es estorbada por mecanismos que impiden la pérdida de agua. Finalmente, el proceso de fotosíntesis funciona a menor temperatura en plantas alpinas, que en plantas de bajas alturas. Temperaturas óptimas de $10\text{-}12^{\circ}\text{C}$ o aun menores no son raras en plantas alpinas, en comparación con las de $20\text{-}30^{\circ}\text{C}$ de la mayoría de plantas de baja altura.

CONTAMINACIÓN

La contaminación, sólo raramente un riesgo natural para las plantas, se ha incrementado al punto de crisis en las dos décadas pasadas. Las tensiones por contaminación son principalmente químicas y resultan ya sea de envenenamiento directo por materiales tóxicos o de sustancias tóxicas secundarias formadas en el aire o en la planta, a partir de los contaminantes. Mecanismos de defensa como tales son la resistencia normal de las plantas ante compuestos tóxicos. Los recientes intentos para desarrollar líneas resistentes a la contaminación han sido moderadamente exitosos. Sin embargo, se espera que el control de la contaminación hará innecesario este aspecto de la investigación práctica.

El daño a la planta por el "smog" y la contaminación es de dos tipos principales: el ozono (O_3) en la atmósfera parece ser la causa de mucho deterioro, pero aparentemente no de manera directa. El fisiólogo norteamericano J.T. Middleton, trabajando en California, demostró que cierta reacción inestable o transitoria interviene en el ozono e hidrocarburos saturados causando el daño visible de la contaminación. Ni los hidrocarburos oxidados ni el ozono en sí produjeron los mismos efectos. El daño consiste primordialmente en el vidriado y bronceado de las hojas, así como el desarrollo de manchas cloróticas y necrosadas. El daño se produce principalmente sobre las superficies foliares que poseen estomas y no se presenta en el caso de que éstos permanezcan cerrados durante la exposición. Las células epidérmicas, particularmente las estomáticas, absorben cantidades excesivas de agua y pueden romperse, en tanto que las células mesofílicas se deshidratan. El crecimiento y desarrollo de las plantas no son muy afectados por la contaminación a menos que se desarrollen lesiones, pero muchas especies crecen mejor en aire filtrado que en aire no filtrado "normal". Se ha demostrado que enfermedades como *weather fleck* del tabaco, la *black spot* de la vid y tumores en el brócoli resultan del ozono y contaminantes orgánicos en la atmósfera (ver Figura 28-1C y D). El daño por ozono puede evitarse asperjando las plantas con soluciones de ácido abscísico que cierran los estomas. Desafortunadamente, esto también detiene la fotosíntesis y la producción.

Además del daño por ozono, el cual parece ser mucho más severo en hojas maduras o en completo desarrollo, las plantas pueden sufrir por efectos de envenenamiento causado por nitratos de peroxacilo (PAN). Estos compuestos, que atacan primordialmente hojas jóvenes o en desarrollo, se forman a partir de hidrocarburos no saturados, junto con dióxido nítrico (NO) o dióxido de nitrógeno (NO_2) y oxígeno bajo la influencia de radiaciones luminosas o ultravioletas del sol. Otros efectos son que la resistencia se acentúa y la fotosíntesis se abate en hojas dañadas por el "smog" del PAN (ver Figura 28-1A).

Mucho se ha dicho acerca de los efectos de los contaminantes, en particular de los surfactantes (detergentes), sobre la vida vegetal y sobre la fotosíntesis particularmente en el océano. Las algas son extremadamente susceptibles a este tipo de contaminación, la cual destruye la membrana y la estructura de tilacoides. Aun las plantas de tierras costeras pueden sufrir. Se ha demostrado que el creciente deterioro por la sal a los pinos de las Islas Norfolk (*Araucaria heterophylla*), que se cultivan como ornamentales a lo largo de las playas en Adelaida, Australia, resulta del incremento de detergentes en el mar procedentes de las aguas negras municipales. Los detergentes bajan la tensión superficial de aspersiones que caen sobre las hojas, y la absorción de sal aumenta lo suficiente para dañar o matar el follaje.

Uno de los peores contaminantes industriales (particularmente de la minería) y de la urbanización es el dióxido de azufre (SO_2). Este gas es especialmente venenoso para los árboles, causándoles clorosis y enanismo (Figuras 28-1B, 28-2). Enormes áreas boscosas y muchas áreas suburbanas en todo el mundo civilizado están seriamente afectadas por SO_2 o una combinación de SO_2 y ozono, el cual parece ser especialmente venenoso.

Se ha logrado cierto éxito en la protección a las hojas contra el daño de oxidantes debido al "smog", mediante la aplicación de sustancias reductoras a las plantas. Soluciones de sacarosa impiden cierto daño al frijol pinto y a las hojas de espinaca. La aspersión o empapado con carbamatos, así como el empapado

Figura 28-1. Algunos efectos de la contaminación sobre las plantas.

A. Daños de "smog" con nitrato de peroxiacilo a la planta de tabaco. Daño como este se presenta hasta a 75 millas de la fuente contaminante. B. Lesiones por dióxido de azufre (SO_2) al abedul blanco. C. La lesión "weather fleck" al tabaco debido al ozono. D. Daño por ozono a la petunia "White Cascade". (Fotografías cortesía del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.)





A

B



C

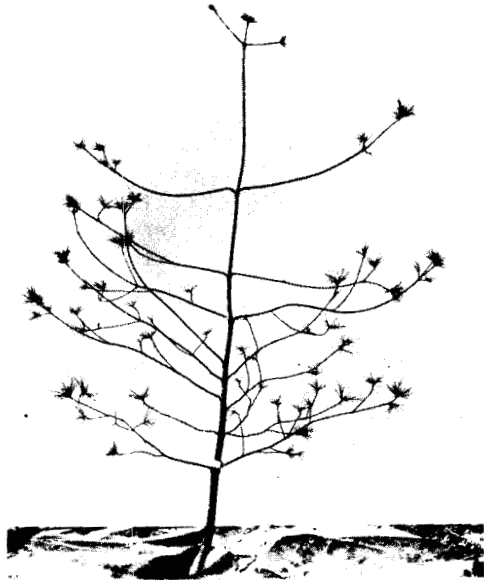


Figura 28-2. La contaminación por dióxido de azufre y ozono daña pinos blancos a niveles relativamente bajos, causando la enfermedad "achaparramiento clorótico". Los científicos del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos encerraron varios pinos enfermos de 10 años de edad en cámaras de plástico provistas de filtros removedores de contaminantes (A). Después de tres años los árboles estaban saludables y vigorosos (B), pero si se exponían otra vez al aire no filtrado, rápidamente mostraban de nuevo severos síntomas de achaparramiento clorótico (C). (Fotografías cortesía del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.)

con ascorbato de potasio, parecen proteger ciertas plantas del daño por ozono, pero las hojas deben cubrirse por completo con esa aspersión. Las plantas de tabaco se han protegido cultivándolas bajo un dosel tratado con sustancias reductoras que destruyen el ozono. Se han producido algunas variedades resistentes al "smog" mediante programas genotécnicos. Sin embargo, las medidas preventivas son caras e insatisfactorias. La única solución razonable a este problema es eliminar o controlar las fuentes de contaminación. A la larga, esto resultará más barato y mucho más eficiente, e incluso estéticamente más agradable.

LECTURAS ADICIONALES

Artículos en el *Annual Review of Plant Physiology*.

Levitt, J.: *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, Nueva York. 1972.

Sutcliffe, J.: *Plants and Temperature*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., Londres. 1977.

Weiser, C.J.: Cold resistance and injury in woody plants. *Science*, 169:1269-78. 1970.

Wolstenholme, G.E.W., y M.O. Connor (eds.): *Ciba Foundation Symposium on the Frozen Cell*. J.A. Churchill, Londres. 1970.

Woodell, S.R.J.: *Xerophytes*. Oxford University Press, Londres. 1973.

Woolhouse, H.W. (ed.): *Dormancy and Survival*. 23rd. Symposium of the Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Nueva York. 1969.

Capítulo 29

FACTORES FISIOLÓGICOS EN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS PLANTAS

INTRODUCCIÓN

La distribución de las plantas y los factores fisiológicos en que se fundamentan los principios de la ecología son temas extraordinariamente importantes; sin embargo, son ajenos a la forma de estudiar la fisiología vegetal básica, por lo tanto se exponen aquí sólo brevemente. A pesar de todo, una de las aplicaciones más importantes de los principios fisiológicos se refiere al estudio de las relaciones de las plantas con el clima, con factores ambientales físicos y fisiológicos, así como las relaciones entre ellos. Tal es la base del estudio de la ecología, y este capítulo describe algunos de los aspectos fisiológicos más importantes de la distribución vegetal y la ecología.

Las plantas que viven en una región específica pueden analizarse en forma general de dos maneras: como vegetación y como flora. La vegetación es el tipo o tipos de plantas que viven en la región, las clases de plantas que pueden vivir exitosamente dentro de las limitaciones impuestas por el clima y el ambiente. La flora, por otra parte, es el grupo de especies de plantas actuales que forman la vegetación de una región. Por lo tanto, el tipo de vegetación de un área puede ser clasificada como, por ejemplo, un bosque deceduo. Esto indica las clases de plantas que dominan en la región. La flora enlistaría las actuales especies de árboles de bosque deceduo y plantas asociadas que en realidad viven en el área; esas especies que pueden competir con éxito entre sí y coexistir para llegar a ser una parte más o menos estable de la comunidad vegetal del área.

LOS FACTORES FISIOLÓGICOS EN ECOLOGÍA

Todos aquellos factores que significan tensión para el organismo, pueden afectar su distribución. Los factores fisiológicos pueden ser, en consecuencia, positivos o negativos; los factores ambientales físicos tales como luz o calor pueden ser demasiado intensos o no suficientemente intensos; las sustancias o substratos pueden estar presentes en exceso o en cantidades insuficientes. El ambiente está compuesto de muchos factores y éstos están interrelacionados. Por lo tanto, el calor y el suministro de agua interdependen a tal grado que el calor excesivo puede llegar a ser insoportable excepto en presencia de agua excesiva. Todos esos factores que

afectan de modo general al ambiente también afectan el tipo de vegetación que puede vivir con éxito en un área. Los factores climáticos incluyen intensidad y periodicidad de calor y luz, precipitación y humedad relativa; los fisiográficos incluyen estructura del suelo, acidez, y composición de nutrimentos, los cuales a menudo se relacionan con la naturaleza de la roca subyacente, y las condiciones climáticas locales causadas por el contorno físico del terreno. Los factores biológicos resultan de la naturaleza de la vegetación que se constituye, e incluyen el sombreado (competencia por luz), competencia por el agua, competencia por nutrimentos, alteración o aprovisionamiento del substrato, interacciones planta-animal, acción de antibióticos, relaciones saprofíticas y parasitarias, así como modificación de condiciones microclimáticas tales como pH o viento en el interior de las masas de vegetación. Todos estos factores, interactuando en una complejidad extraordinaria, afectan la naturaleza de la vegetación y la composición de la flora que existe en cualquier tiempo y área dados.

Uno de los principios de la ecología es que la vegetación o la flora rara vez son estáticas. Puesto que la existencia de una flora casi inevitablemente resulta en la modificación de su ambiente ello cambia las condiciones al punto en que se producen cambios en la misma flora. Este proceso, que puede iniciarse en suelo desnudo o un cuerpo de agua estéril se llama sucesión. Una sucesión ecológica a menudo culmina en un clímax estable, es decir, una flora que se mantiene a sí misma porque produce condiciones que se ajustan mejor a su propia reproducción y sobrevivencia. Bajo estas condiciones la competencia continúa sin disminuir, pero restringida a la competencia entre individuos de la flora del clímax vencedor, eliminándose las especies que no han tenido éxito.

Por otra parte, una condición en aparente equilibrio o inestable puede prevalecer en caso de que una flora genere condiciones favorables para la flora de algún estadio sucesional previo. Esto resultará en una situación cíclica en que dos o más fases de una sucesión se alternen unas a otras. Prescindiendo de los estadios de una sucesión o el tipo de clímax que se establezca, los factores fisiológicos que gobiernan la capacidad de sobrevivencia de cada individuo de cada especie (por ejemplo, en crecimiento, desarrollo y reproducción) son siempre los factores que determinan la naturaleza de la vegetación y la composición de la flora.

La vegetación y la flora no son los únicos aspectos dinámicos de un ecosistema. Los factores ambientales pueden variar debido a influencias externas o como resultado de la sucesión ecológica. Además, los hechos de la competencia y los extremos del ambiente colocan a las especies y los individuos de una comunidad bajo tensión, y pueden reaccionar ante ella de varias maneras. Las adaptaciones que resultan de factores ambientales tensionantes pueden ser no heredables, es decir, las reacciones de los individuos a la tensión (como se discutió en el capítulo anterior). Alternativamente, las adaptaciones pueden heredarse, las cuales resultan en el aspecto de formas o variedades distintivas que se llaman ecotipos, los cuales están mejor adaptados para competir o sobrevivir bajo condiciones locales. Una lista de los tipos de adaptación más comunes se ofrece en la Tabla 29-1.

Cualquier factor, o cualquier combinación de factores, puede limitar la distribución de una planta (esto es, limita su capacidad ya sea para sobrevivir o para competir). Hace mucho tiempo Justo von Liebig estableció la ley de los factores limitantes, la cual expresa esencialmente que el crecimiento definitivo de un organismo depende de la cantidad de nutrimento disponible para él en cantidad mínima. Para las plantas ello incluye luz, agua y dióxido de carbono, así como nutrimentos

Tabla 29-1. Adaptaciones de las plantas en respuesta a la tensión ambiental.*

Adaptación	Ventajas o atenuantes de tensión
Tasa de crecimiento	
Mayor	Plántulas escapan al sombreado
Menor	Daño menor a tejidos jóvenes sensibles
Altura final	
Más altas	Competencia por luz
Más bajas	Daño menor por viento
Talla foliar	
Más grande	Tolerancia a la sombra
Más pequeña	Tolerancia a luz solar y sequía
Xeromorfismo	Sobrevivencia a sequía
Cambios en periodicidad o latencia	Adaptación a periodicidad climática
Fortalecimiento ante frío o congelación	Sobrevivencia al frío
Aumento en capacidad fotosintética	
Tasa máxima alcanzable	Mejor supervivencia para plantas tropicales de sol
Eficiencia ante escaso CO ₂	Mejor supervivencia en comunidades densas, luz brillante, alta temperatura
Eficiencia ante luz tenue	Tolerancia a la sombra
Disminución de fotorrespiración	Eficiencia mayor, particularmente en días largos o alta temperatura
Disminución de respiración oscura	Productividad mayor, particularmente en días cortos
Reproducción mayor o más temprana	Competencia
Mejoramiento en rendimiento	Sobrevivencia en agricultura
Tolerancia a ambiente nocivo	Sobrevivencia en ecosistemas dominados por el hombre

* Las adaptaciones pueden ser temporales o permanentes en un individuo, o pueden heredarse, lo que resulta en la formación de ecotipos.

minerales. La ley puede ampliarse para incluir factores no alimenticios; debe reconocerse que los factores adversos o una sobredosis de algún factor que se requiera en forma normal pueden igualmente limitar el crecimiento. En un sistema complejo gobernado por una interacción de muchos factores, la concentración crítica (cantidad mínima) puede depender en gran medida de las concentraciones de otros factores que están por encima del rango normalmente considerado como limitante. El análisis de tal complejo de elementos ambientales puede ser, en consecuencia, extremadamente difícil.

FACTORES QUE AFECTAN LA VEGETACIÓN

TIPOS DE VEGETACIÓN. Existen cuatro tipos principales de vegetación terrestre cuya distribución depende en gran parte de factores climáticos. Ellos son: **bosques**, **pastizal**, **tundra** y **desierto**; éstos intergradan entre sí y se han descrito algunos subtipos bien definidos. Así, la **sabana** representa un pastizal con árboles dispersos o aislados. El típico bosque mediterráneo o **esclerófilo** es un tipo característico de sabana o bosque disperso compuesto de árboles y arbustos que se distinguen por

sus hojas duras, coriáceas, xeromórficas. Se han descrito muchos otros tipos menores de vegetación que no necesitan considerarse aquí.

La vegetación de agua dulce (marjal, ciénaga, sublitoral) depende en su mayor parte de factores locales o fisiográficos. La vegetación marina, además de su dependencia de la temperatura está en gran medida relacionada a fenómenos locales, tales como suministro de nutrimentos, movimiento de agua, profundidad y turbidez, así como substrato rocoso.

FACTORES HISTÓRICOS. Muchos componentes vegetacionales pueden estar presentes como resultado de eventos histórico-geológicos. La distribución de las plantas ha estado gobernada en el pasado por cambios climáticos, que a menudo son de naturaleza cíclica. Por lo tanto una población continua establecida sobre grandes masas de tierra puede fragmentarse y separarse mediante sucesivas edades de hielo y los fragmentos pueden aislarse más aún por movimientos de la corteza y deriva continental. La vegetación de un lugar en particular, por lo tanto, está compuesta por las plantas que sobreviven bajo condiciones actuales y por las que estuvieron también presentes en la época de los grandes sucesos climáticos o geológicos más recientes, o pudieron invadir en épocas posteriores. Las plantas que teóricamente pudieron sobrevivir o aun dominar la vegetación acaso estuvieron ausentes por barreras físicas que les impidieron el acceso; otras plantas quizá menos adaptadas dominaron debido a la falta de competencia más efectiva. Tal es la razón por la que las especies introducidas, a veces se dispersan rápida o explosivamente en un nuevo país en detrimento de la flora autóctona.

FACTORES GEOGRÁFICOS. La vegetación es afectada por factores geográficos modificadores del clima. Las grandes masas continentales tienden a poseer climas extremos en su interior, pero se modifican mucho por la presencia del mar en sus márgenes. Una cordillera emplazada a lo largo de la costa marina usualmente produce un clima de alta precipitación pluvial, ya que el aire húmedo del océano asciende a alturas más frías al chocar con las montañas. De igual modo, el flanco continental de una gran cordillera con toda probabilidad es más seco que el flanco marítimo. En consecuencia, los bosques lluviosos tienden a cubrir las tierras que dan al mar, mientras que se producen sabana o desierto en el lado contrario de las cordilleras marítimas. Los patrones del estado de tiempo, y por ello, de vegetación, son muy afectados por los patrones topográficos menores, los cuales afectan la velocidad y dirección del viento, lluvias locales y temperatura estacional. Las corrientes oceánicas son inmensamente poderosas en la regulación y modificaciones climáticas y, por ello, de la distribución no sólo de la flora oceánica existente en ellas sino de la flora de las masas de tierra circundantes.

LLUVIA. El agua es probablemente el factor más importante que afecta la vegetación. Los patrones vegetacionales del mundo pueden estar directamente relacionados con la precipitación de verano e invierno, como se muestra en la Tabla 29-2. Los bosques, sean tropicales o templados, requieren agua o alta humedad relativa durante todo el año y por tal razón tienden a cubrir principalmente los bordes continentales donde prevalecen los climas marítimos.

Las áreas con precipitación adecuada en primavera o verano, pero en las que pueden prevalecer condiciones de sequía en otras épocas del año por lo regular están cubiertas de varios tipos de pastizal. Muchas gramíneas, además de poseer

Tabla 29-2. Relación entre lluvia estacional y tipo de vegetación.

Lluvia de verano	Lluvia de invierno	Tipo de vegetación
Abundante	Abundante	<i>Bosque</i> . Mesofítico a hidrofítico; requiere agua todo el año
Abundante	Escasa	<i>Sabana de gramíneas</i> . Latente en el otoño, por tanto sobrevive a sequías de otoño o invierno que matan árboles
Escasa	Escasa	<i>Desierto</i> . Plantas xerófitas; las especies pueden sobrevivir varios años de condiciones adversas
Escasa	Abundante	<i>Esclerófila</i> (bosque sabana). Xerófita, árboles de follaje coriáceo; vegetación mediterránea típica; brezal

sistemas radicales excepcionalmente grandes y eficientes, son también capaces de entrar en latencia a fines del verano; por eso pueden soportar una considerable sequía en la temporada de crecimiento y pueden sobrevivir por periodos de sequía extrema que a menudo se presentan a fines de verano o el otoño. Su necesidad de lluvia invernal es reducida.

Cuando la precipitación es infrecuente, escasa o muy irregular, prevalecen condiciones desérticas. Los desiertos varían grandemente en su clima y vegetación, lo mismo que las regiones de bosque y de pastizal. Los desiertos fríos se presentan sobre campos nevados muy al norte o el sur y sobre eriales rocosos próximos a ellos, así como en las arenas y llanuras pedregosas secas de los desiertos tropicales y subtropicales más comúnmente conocidos de África, Australia o sur de Estados Unidos. Ciertas áreas del mundo tienen escasa precipitación y humedad relativa durante el verano pero pueden poseer periodos de muy alta precipitación en el invierno. Tales áreas están cubiertas usualmente por sabana y bosques esclerófilos. Las gramíneas están presentes por lo común, y la vegetación mayor está constituida por bosques siempreverdes de hoja ancha de rasgos fuertemente xerófitos en áreas cálidas, o por brezales y marjales en temperaturas más bajas.

La importancia de la distribución estacional de la lluvia puede apreciarse en la Tabla 29-3, la cual muestra una correlación de un número de variables climáticas con la vegetación. La transición de bosque a pastizal en varias localidades (climática y geográficamente muy separadas) depende de la cantidad de lluvia invernal. Por debajo de 180-200 mm en altas latitudes o alrededor de los 300 mm en bajas latitudes, los pastizales desplazan a los bosques. Sólo en las regiones analizadas más cálidas donde la precipitación de verano es también extremadamente baja, el pastizal es reemplazado por sabana y desierto. La existencia de vastos pastizales siempre está correlacionada con temporadas húmedas y secas fuertemente diferenciadas. Esto se pone de manifiesto en la Tabla 29-4 que muestra variaciones estacionales en algunas áreas típicas de vegetación de pastizal tropical y templada.

HUMEDAD RELATIVA. Este puede ser un importante factor independiente bajo ciertas circunstancias. La HR, más que la cantidad real de lluvia es probablemente el factor crítico que afecta la línea divisoria entre tipos de vegetación. Normalmente está en estrecha relación con la precipitación. Sin embargo, en áreas o lugares desér-

Tabla 29-3. La correlación entre lluvia estacional, temperatura y vegetación en Estados Unidos.

	Lluvia en invierno*	Lluvia en verano*	Lluvia total	Meses bajo congelación	Temperatura de meses más cálidos	Longitud	Vegetación
Aproximadamente a lo largo de latitud 47° N							
Sault Ste. Marie, Mich.	12.2	13.7	25.9	4	61	84° 21'	Bosque
Duluth, Minn.	9.0	20.9	29.9	5	63	92° 06'	Bosque
Park Rapids, Minn.	6.4	20.5	26.9	5	65	95° 10'	Bosque
Moorhead, Minn.	6.4	18.1	24.5	5	66	96° 44'	Pastizal
Grand Forks, N.D.	4.4	15.7	20.1	5	65	97° 05'	Pastizal
Oadlake, N.D.	4.7	13.2	17.9	5	65	102° 50'	Pastizal
Glendive, Mont.	5.2	10.7	15.9	5	69	104° 30'	Pastizal
Great Falls, Mont.	3.5	9.9	13.4	3	66	111° 15'	Pastizal
Aproximadamente a lo largo de latitud 43° N							
Port Huron, Mich.	14.3	16.7	31.0	4	66	82° 26'	Bosque
Grand Haven, Mich.	16.0	18.8	34.8	4	67	86° 13'	Bosque
Milwaukee, Wis.	12.6	18.4	31.0	4	68	87° 54'	Bosque
La Crosse, Wis.	9.2	21.7	30.9	4	71	91° 15'	Bosque
Charles City, Iowa	8.2	21.6	29.8	4	71	92° 40'	Bosque
Sioux Xity, Iowa	5.6	19.9	25.5	4	72	96° 24'	Pastizal
Rosebud, S.D.	5.5	12.8	18.3	4	71	100° 52'	Pastizal
Oelrichs, S.D.	7.2	12.1	19.3	4	70	103° 13'	Pastizal
Fort Laramie, Wyo.	4.5	9.7	14.2	3	71	104° 31'	Pastizal

Continúa

Tabla 29-3. (continuación)

	Lluvia en invierno*	Lluvia en verano*	Lluvia total	Meses bajo congelación	Temperatura de meses más cálidos	Longitud	Vegetación
Aproximadamente a lo largo de latitud 40° N							
Pittsburgh, Pa.	16.5	20.3	36.8	1	73	80° 02'	Bosque
Columbus, Ohio	18.7	19.5	38.2	1	73	83° 00'	Bosque
Indianápolis, Ind.	19.4	22.5	41.9	1	74	86° 10'	Bosque
Springfield, Ill.	16.1	21.3	37.4	2	74	89° 39'	Bosque
Keokuk, Iowa	12.3	22.8	35.1	3	75	91° 26'	Bosque
Corydon, Iowa	10.5	24.8	35.3	3	73	92° 40'	Bosque
Atchison, Kan.	10.1	27.0	37.1	3	75	95° 08'	Bosque
Concordia, Kan.	6.5	20.3	26.8	2	76	97° 41'	Pastizal
Colby, Kan.	3.6	15.2	18.8	3	74	101° 02'	Pastizal
Cope, Colo.	3.6	14.8	18.4	3	72	102° 49'	Pastizal
Aproximadamente a lo largo de latitud 37° N							
Cairo, Ill.	21.2	20.4	41.6	0	77	89° 10'	Bosque
Olden, Mo.	18.8	22.6	41.4	0	75	91° 54'	Bosque
Springfield, Mo.	17.2	26.4	43.6	0	75	93° 18'	Bosque
Columbus, Kan.	14.8	29.7	44.5	0	77	94° 50'	Bosque
Independence, Kan.	12.5	24.5	37.0	0	79	95° 43'	Pastizal
Englewood, Kan.	5.1	15.4	20.5	0	78	99° 58'	Pastizal
Viroqua, Kan.	4.2	13.5	17.7	0	76	101° 46'	Pastizal
Blaine, Colo.	3.6	11.7	15.3	1	75	102° 15'	Pastizal

Continúa

Tabla 29-3. (continuación)

	Lluvia en invierno*	Lluvia en verano*	Lluvia total	Meses bajo congelación	Temperatura de meses más cálidos	Longitud	Vegetación
Aproximadamente a lo largo de latitud 34° N							
Memphis, Tenn.	23.4	27.4	50.8	0	80	90° 03'	Bosque
Little Rock, Ark.	25.5	24.1	49.6	0	79	92° 06'	Bosque
Fort Smith, Ark.	18.5	23.3	41.8	0	79	94° 24'	Bosque
Oklahoma City, Okla.	11.3	20.4	31.7	0	78	97° 33'	Pastizal
Fort Sill, Okla.	10.3	19.8	30.1	0	80	98° 25'	Pastizal
Roswell, N.M.	4.4	11.2	15.6	0	77	104° 30'	Pastizal
Aproximadamente a lo largo de latitud 30° N							
Nueva Orleans, La.	25.6	32.0	57.6	0	82	90° 04'	Bosque
Lake Charles, La.	26.9	26.4	53.3	0	81	93° 06'	Bosque
Houston, Texas	21.2	27.0	48.2	0	82	95° 15'	Bosque
San Antonio, Texas	10.7	17.7	28.4	0	82	98° 28'	Matorral
Fort Clark, Texas	7.4	16.0	23.4	0	84	100° 24'	Desierto
El Paso, Texas	3.0	6.3	9.3	0	80	106° 30'	Desierto
Tucson, Ariz.	4.2	5.6	9.8	0	85	110° 53'	Desierto

Fuente: H.A. Gleason y A. Cronquist: *The Natural Geography of Plants*. Columbia University Press, Nueva York, 1964. Utilizada con permiso.

*En esta tabla "invierno" se refiere a los seis meses más fríos del año; "verano", a los seis meses más cálidos; "lluvia" es la precipitación total (tanto lluvia como nieve), medida en pulgadas; la temperatura se da en grados Fahrenheit; "meses bajo congelación" indica los meses en que la temperatura media es inferior a 32° F.

Tabla 29-4. Variación estacional de la lluvia en algunas áreas típicas de pastizal (total de pulgadas por estación).

		Estación seca	Estación húmeda
Tropical	Loango, W. África	1	58
	Mina Geraes, Brasil	11	51
Temperatura	Natal, S. África	4.6	23.2
	Corrientes, Argentina	15.2	30.8
	Great Falls, Mont.	3.5	9.9
	Colby, Can.	3.6	15.2

Fuente: Modificada de H.A. Gleason y A. Cronquist: *The Natural Geography of Plants*. Columbia University Press, Nueva York, 1964.

ticos con lluvias copiosas e infrecuentes seguidas de periodos extremadamente secos, la HR puede ser tan baja la mayor parte del tiempo que sólo las plantas extremadamente xerófitas pueden sobrevivir. Alternativamente, es posible tener lo que en esencia es un bosque lluvioso en un área de humedad constantemente elevada como la costa de California, siempre y cuando la precipitación no sea muy alta allí.

TEMPERATURA. Dentro de las limitaciones impuestas por el agua, la vegetación se ve marcadamente afectada por la temperatura. Las limitaciones de temperatura no son, sin embargo, tan grandes. Es raro, si es que existe, el excesivo calor para la vegetación y el frío excesivo sólo se presenta muy infrecuentemente. Se han desarrollado plantas dentro de los principales tipos vegetacionales adaptadas a varios regímenes térmicos. Así, los bosques prosperan desde las regiones tropicales más cálidas hasta el lejano norte, hasta donde alcanzan los límites, no de frío sino de la baja humedad relativa que lo acompaña, lo cual impide un mayor grado de crecimiento.

Además de los efectos directos de la temperatura, su periodicidad es importante. Los climas templados y árticos están sometidos a grandes variaciones térmicas estacionales y los componentes de la vegetación han de ser capaces de soportarlas. La latencia es uno de los mecanismos más comunes para evitar la temperatura extremadamente fría, pero precisa de mecanismos adicionales para asegurar que se observe la periodicidad correcta. Puesto que la periodicidad de las temperaturas rigurosas está estrechamente relacionada con la latitud, este componente climático, más que la temperatura absoluta, probablemente explique la tendencia muy fuerte de la vegetación a seguir líneas latitudinales en muchas partes del mundo. Las desviaciones de tales líneas son por lo regular el resultado de la disponibilidad cambiante del agua.

Debido a la acentuada dependencia de la humedad relativa en la temperatura, la disponibilidad del agua y la temperatura interactúan fuertemente en el establecimiento de límites para los tipos de vegetación. Estas interacciones se presentan diagramáticamente en la Figura 29-1. La diversidad de tipos vegetacionales decrece del fondo (cálido) a la parte superior (frío) como se evidencia por la forma triangular del diagrama.

VIENTO. El viento rara vez es importante, excepto como una fuerza destructiva local. El daño físico que producen los vientos fuertes raramente afecta la vegetación

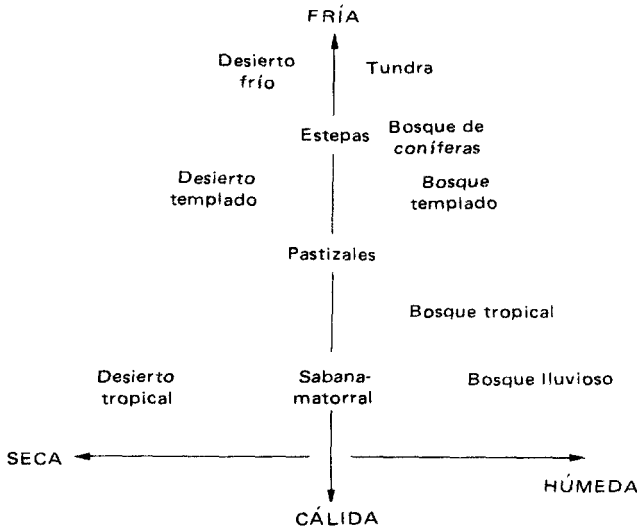


Figura 29-1. Relación entre vegetación, temperatura y precipitación o humedad.

de manera permanente. Sin embargo, cuando son continuos en lugares expuestos pueden tener un poderoso efecto modificante sobre el clima al incrementar la evaporación y la transpiración. Por lo tanto, las condiciones acentuadamente xerófitas se vigorizan y, por lo mismo, se modifica la vegetación. Los efectos típicos del viento, como enanismo o atrofiamiento se observan a menudo en lugares expuestos como promontorios costeros o tundra ártica. Éstos son el resultado tanto de la desecación por el viento como del efecto de materiales como sal, polvo o nieve transportados por aquél.

DURACIÓN DE LA PERIODICIDAD Y LA ESTACIÓN. Estos factores son de extraordinaria importancia, particularmente en las zonas templadas y subárticas boreales y meridionales, donde alternan los periodos climáticos moderados y rigurosos. Las plantas pueden desarrollarse muy bien durante el periodo de crecimiento e incluso son capaces de sobreponerse a las privaciones del invierno, pero si emergen demasiado temprano o permanecen activas hasta muy tarde, no sobreviven al clima. Algunas áreas muy al norte presentan condiciones climáticas adecuadas para el vigoroso crecimiento de especies del sur, pero la temporada de crecimiento no dura lo suficiente para permitir que las plantas completen su ciclo de vida; por lo tanto no consiguen sobrevivir. En muchas plantas el inicio de la latencia está relacionado a la longitud del día así como a la decreciente temperatura. Las que se han adaptado a latitudes menores tienden a entrar en latencia sólo en el momento en que los días se vuelven más cortos. Cuando tales especies se cultivan en latitudes boreales, con frecuencia las matan las heladas tempranas, a las cuales podrían sobrevivir con facilidad si la latencia se adelantase unos cuantos días. La duración de la temporada, o número de días libres de heladas, y parámetros similares están a veces —pero no necesariamente siempre— directamente correlacionadas con las isotermas de temperaturas medias. Si bien algunas plantas pueden estar limitadas por la temperatura, los parámetros anteriores son frecuentemente críticos en el sentido de que marcan el límite de los tipos vegetacionales.

FACTORES QUE AFECTAN LA FLORA

CLIMÁTICOS. Es posible trazar en mapas, líneas que conecten puntos de igual temperatura o límites de temperatura (isotermas), intensidad de luz, cantidad de lluvia, etc. Se ha encontrado con frecuencia que los límites geográficos de una especie coinciden muy de cerca con una u otra de tales líneas. Por ejemplo, una más precisa relación ocurre entre las bajas temperaturas de enero y el límite norte en Europa de una especie de rubia (*Rubia peregrina*) como se muestra en la Figura 29-2. Otras plantas pueden estar limitadas por agua o cantidad de lluvia. Un ejemplo de ello es la distribución del género *Styloidium* en Australia, mostrado en la Figura 29-3. Aquí la limitación es una necesidad de 500-700 mm de lluvia anual. La relación no es tan precisa como en el ejemplo anterior; evidentemente algunos otros factores adicionales limitan la distribución en ciertas partes del rango geográfico.

En realidad la distribución de una planta puede estar limitada por un grupo de factores que no están necesariamente relacionados. La distribución del arce azucarero (*Acer saccharum*) se muestra en la Figura 29-4, junto con varios límites meteorológicos; esta especie parece estar limitada por la isoterma de temperatura media anual de -40°C en el norte. Hacia el sur, la distribución está relacionada con la "tibieza" invernal, con una temperatura media anual de -10°C . La delimitación occidental está en clara relación con el agua; la línea para la precipitación anual de 500 mm en el noroeste y 700 mm en el suroeste. Sin embargo, una relación mucho más próxima sobre el límite occidental se muestra con las áreas que separa la línea donde la evaporación sobrepasa la precipitación (oeste de la línea A-A) de aquellas en que la transpiración sobrepasa la evaporación (este de la línea A-A). La línea A-A también marca los límites de la vegetación boscosa hacia el este y de pastizal al oeste. Este factor está relacionado tanto con la precipitación como con la temperatura, cuyas complejas interacciones excluyen a una u otra para considerarse como simple factor limitante.

Por lo tanto, las limitaciones climáticas de una flora o sus componentes no son impuestas por una sola característica (si bien esto puede pasar como en la Figura 29-2) sino por cierto límite producto de interrelaciones de dos o más factores, en los que ninguno de los componentes constituyen factores limitativos por sí mismos. El ecólogo finlandés V. Hintikka ha elaborado un multivariado análisis respecto a cómo afectan la distribución las condiciones climáticas. En la Figura 29-5 la distribución del abeto noruego (*Picea abies*) se compara con una "curva climática", o sea una línea que describe un complejo de datos en que se incluyen precipitación, temperatura media de verano y temperatura media invernal. Una relación muy estrecha entre la distribución y la curva de clima puede verse sobre la mayor parte del rango geográfico de esta planta. Sin embargo, aun este análisis es incompleto. Evidentemente alguna otra condición climática ejerce una fuerte influencia sobre el lado oriental del mar Adriático, donde la distribución y la curva climática no coinciden.

Además de los límites absolutos de los factores climáticos, las floras son muy afectadas por la estabilidad del clima o algunos de sus factores. La inestabilidad es acompañada usualmente por diversidad florística, mientras que los climas estables se caracterizan por un número menor de especies. Como resultado de la estabilidad climática aquellas que no consiguen adaptarse son eliminadas por la competencia y sólo las mejor adaptadas sobreviven en cualquiera de los nichos. Cuando las condiciones varían considerablemente se establecen límites de mayor amplitud

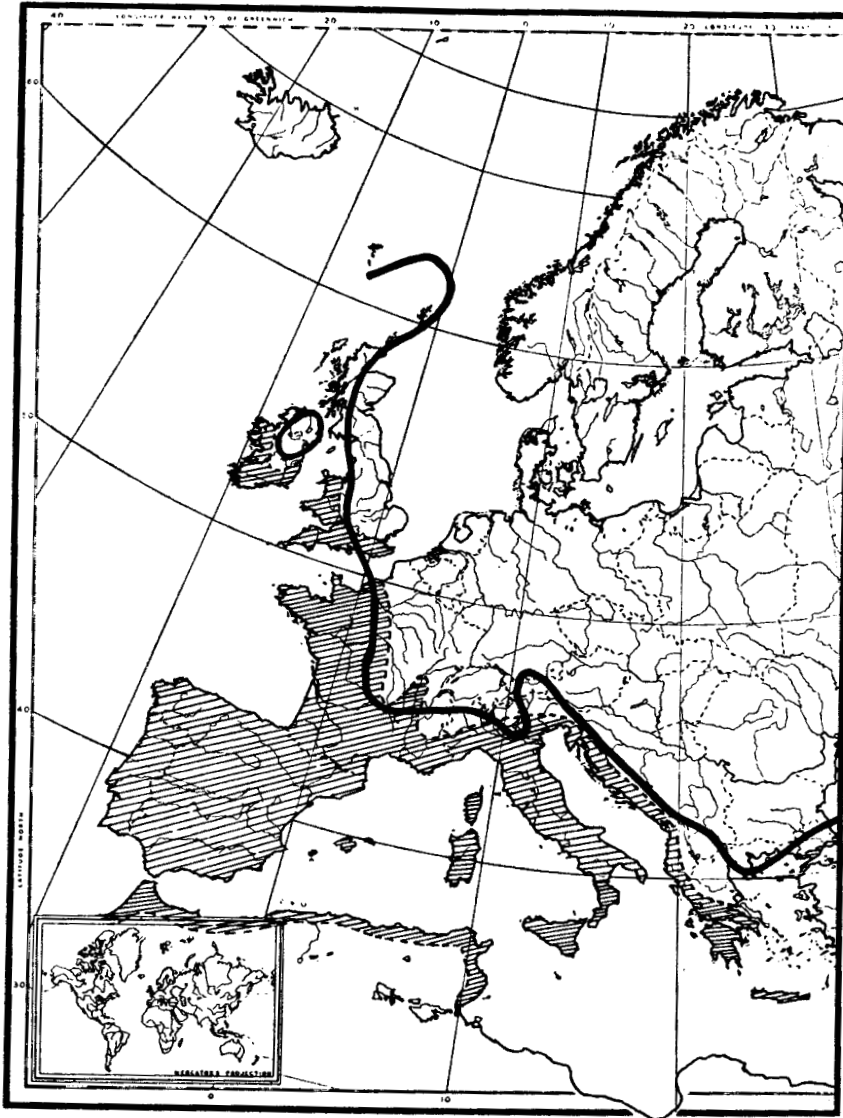


Figura 29-2. La isoterma de enero de los 4.5° , un límite climático para *Rubia peregrina* en Europa. (De P. Dansereau: *Biogeography*. The Ronald Press, Nueva York, 1957. Utilizada con permiso. Figura original cortesía del Dr. Dansereau.)

en el rango de condiciones que limitan las especies, dando por resultado una flora menos estable y más variada. Los límites de variación en la flora son impuestos por el grado de inestabilidad del clima.

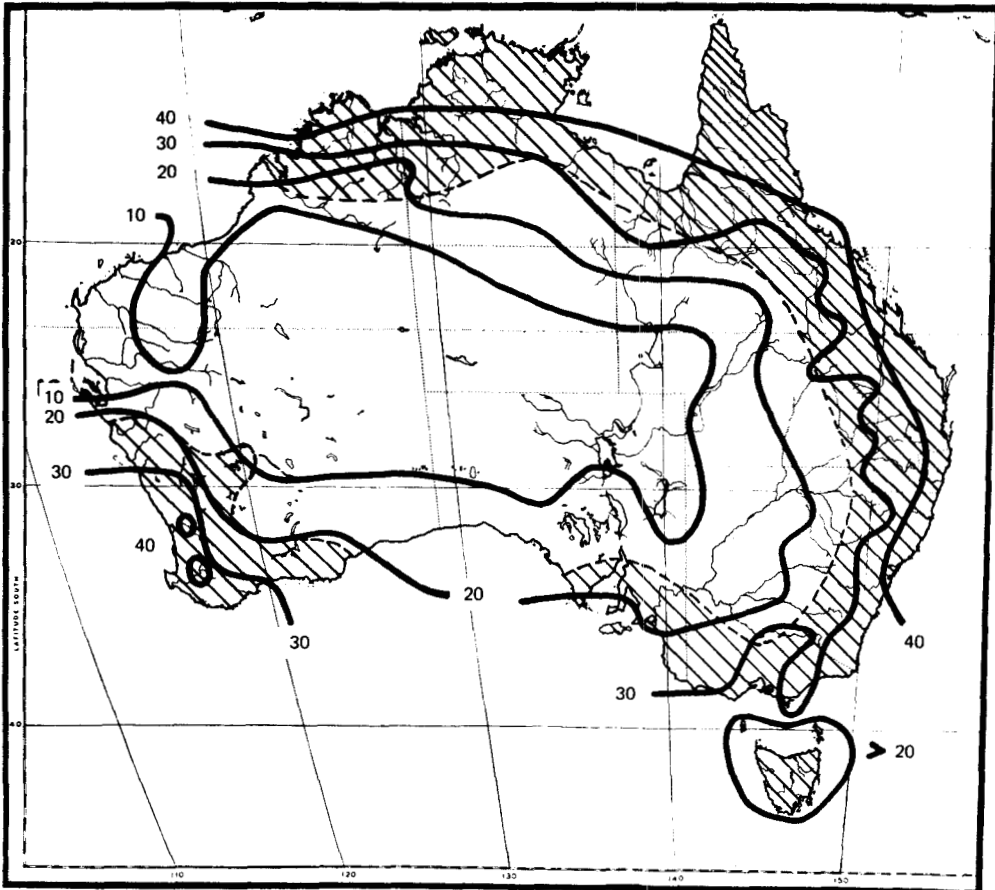
FISIOGRÁFICOS. Los factores del clima local son afectados por el relieve y estructura del terreno, y éstos afectan el patrón florístico en las áreas locales. La naturaleza fisiográfica y geológica de la roca madre sobre la cual se constituye el paisaje son de extrema importancia en la determinación de las condiciones de humedad, tipo de suelo, estructura y fertilidad, así como los extremos de sequía temporal,

frío, calor o exceso de agua que pudieran presentarse. Por ejemplo, una yuxtaposición entre rocas calizas y rocas ya sea graníticas o metamórfico-sedimentarias ácidas, está usualmente marcada por cambios en la flora; esto se lleva a cabo por varios factores.

En primer lugar, el suelo granítico es por lo regular laxo, arenoso, ácido y muy bajo en muchos nutrimentos. El suelo calizo, por otra parte, tiende a ser más rico, alcalino y arcilloso. El granítico, por su porosidad, es más susceptible de secarse en verano, en tanto que el arcilloso es más propenso a la inundación en periodos de humedad. La flora de las dos áreas depende de la capacidad de las plantas individuales para tener éxito o competir con eficacia en las condiciones especiales de pH, nutrición, tensión de agua, etc., típicas de cada área. Empero, este patrón está subordinado al principal patrón de vegetación, impuesto por los grandes factores climáticos considerados con anterioridad.

CONTAMINACIÓN. Dentro de áreas definidas la flora puede ser muy alterada por la presencia de la contaminación natural o la producida por el hombre. Una visita al

Figura 29-3. Precipitación media anual en pulgadas en relación a la distribución de *Stylidium* en Australia. (De P. Dansereau: *Biogeography*. The Ronald Press, Nueva York, 1957. Utilizada con permiso. Figura original cortesía del Dr. Dansereau.)



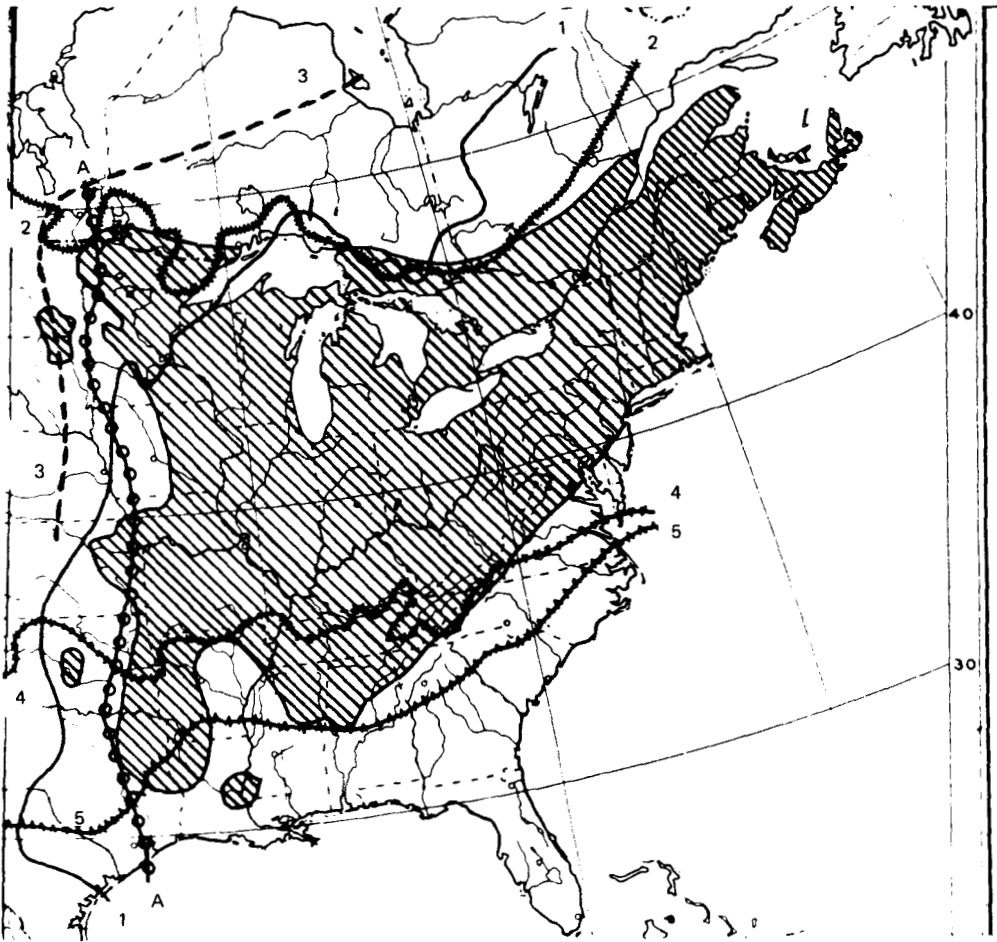


Figura 29-4. Límites bioclimáticos del arce azucarero (*Acer saccharum*), que muestra coincidencia con elementos meteorológicos (el área sombreada es la distribución del arce azucarero). 1, 30 pulgadas de precipitación anual; 2, media anual mínima de -40°C ; 3, 20 pulgadas de lluvia anual; 4, 10 pulgadas de precipitación media anual de nieve; 5, mínima media anual de -10°C . Línea A-A, véase texto, página 659. (De P. Dansereau: *Biogeography*. The Ronald Press, Nueva York, 1957. Utilizada con permiso. Modificada de una figura original cedida amablemente por el Dr. Dansereau.)

Parque Nacional de Yellowstone convence rápidamente del poderoso efecto de la contaminación, no sólo la hecha por el hombre sino también la natural (en este caso la efusión del agua caliente subterránea de muy alto contenido de minerales). La contaminación producida por el hombre a veces es más sutil, a menudo más extendida y puede ser muy grave. Cientos de kilómetros cuadrados de bosque en áreas próximas a trabajos de minería y fundición han sido devastados por emanaciones de dióxido de azufre (SO_2) o tan severamente modificados que quedan inutilizables para explotación maderera o recreación. Los líquenes son muy sensibles a la contaminación y se han reducido drásticamente en áreas donde se han concentrado instalaciones de industria pesada. Regiones enteras del centro y norte de Europa están afectadas por las emanaciones originadas en el Ruhr. En un estudio

de los líquenes del área próxima a Sudbury, Canadá, se encontró que su diversidad estaba relacionada estrechamente al nivel de dióxido de azufre en el aire, producido por las fundidoras cercanas, como se muestra en la Figura 29-6. Evidentemente la contaminación es una poderosa fuerza destructiva que puede perturbar definitiva y seriamente el medio, en vastas áreas del mundo si no se pone bajo control.

COMPETENCIA. La competencia es resultado del hecho que las plantas necesitan espacio para crecer. Los factores específicos por los que compiten son principalmente nutricionales: luz, dióxido de carbono, elementos nutrientes y agua. En circunstancias especiales la competencia puede alcanzar el nivel de contienda física (por ejemplo, los efectos estrangulantes de ciertos bejucos), pero normalmente la competencia es esencialmente un proceso pasivo. Un competidor exitoso debe ser capaz no sólo de sobrevivir sino de completar su ciclo de vida más rápida y eficaz-

Figura 29-5. Distribución del abeto noruego (*Picea abies*) comparada con una "curva climática" derivada de datos sobre precipitación pluvial, temperatura media de verano y temperatura media de invierno. (De V. Hintikka: *Ann. Bot. Soc. Vanamo*, 34:5, 1963. Utilizada con permiso.)



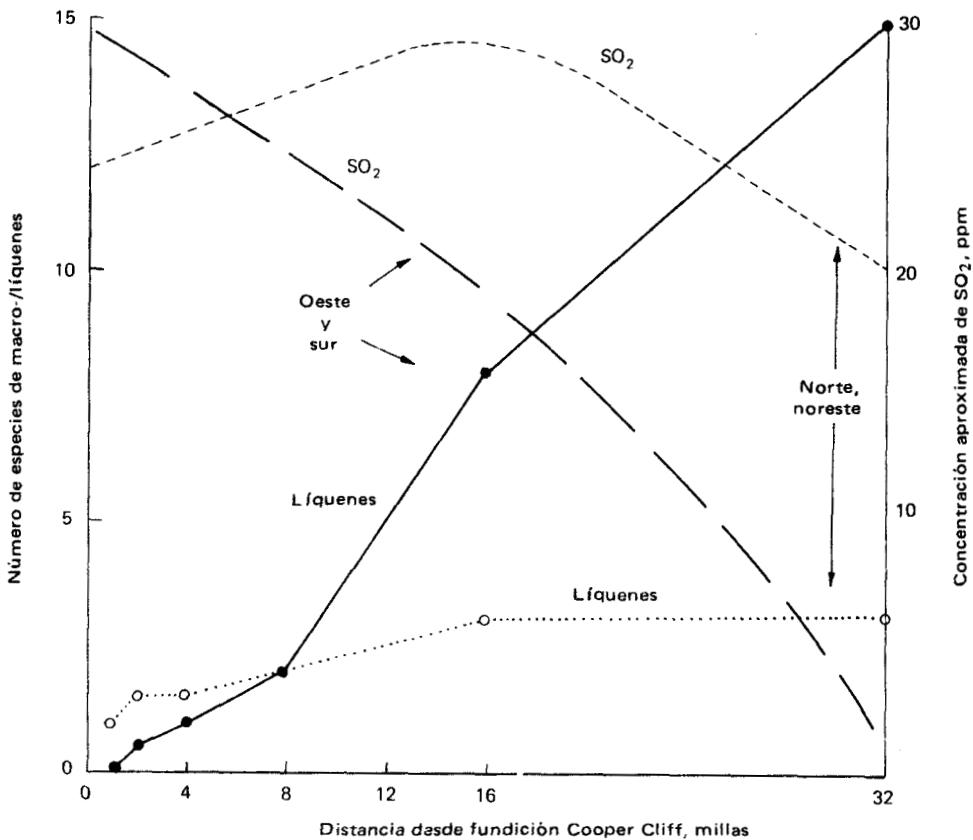


Figura 29-6. Relación entre la distribución de los líquenes y la contaminación. (Adaptada de datos cortesía de D.H.S. Richardson y K. Puckett, Laurentian University, Sudbury, Ontario.)

mente que las demás plantas bajo la tensión de factores mermados en lo nutricional o lo fisiológico.

Las características fisiológicas que capacitan a la planta para sobrevivir o competir con éxito son las que la habilitan para tolerar mejor las tensiones, que ya se discutieron en el Capítulo 28. Las tensiones que usualmente resultan de la competencia son sombra, sequía, limitación de nutrientes y la presencia de contaminantes bióticos: antibióticos producidos por un organismo que inhiben a otro. Los competidores predominantes han de ser capaces no sólo de sobrevivir mejor bajo condiciones tensionantes sino también de producir condiciones de tensión a las demás plantas mediante un desarrollo más alto y rápido, producción de doseles foliares más grandes y densos o mayores y más eficientes sistemas radicales.

La competencia entre el arce rojo (*Acer rubrum*) y el arce azucarero (*Acer saccharum*) en áreas básicamente satisfactorias para el crecimiento de ambas especies provee un ejemplo interesante. El arce rojo resiste más los factores climáticos y puede desarrollarse mejor bajo circunstancias normales en las áreas donde los rangos de distribución de las dos especies se superponen. Sin embargo, el arce azucarero es más resistente a la sombra y sus semillas se desarrollan mejor y más rápido en áreas sombreadas, que las semillas del arce rojo. El arce azucarero tiende a dominar en arbolados mixtos. No obstante el hecho de ser menos vigoroso, es un com-

petidor exitoso debido a su mayor capacidad reproductiva en las condiciones sombreadas que origina el desarrollo del bosque.

Otro ejemplo que ilustra la inesperada amplitud de competencia es la que se da entre un árbol que se desarrolla en un prado y la grama que lo circunda. La grama puede sufrir en esta asociación debido a la obvia competencia por luz; su hábitat puede volverse menos deseable por la caída de hojas de los árboles coníferos; en cuanto al árbol, debido a su extenso sistema radical, puede someter a la grama a severas tensiones de agua y nutrimentos. Ciertamente, la fertilización de un césped resulta con frecuencia en un acentuado e inesperado desarrollo de los árboles cercanos, sin que se note una mejoría en la apariencia del césped.

SUCESIÓN. El efecto de la competencia consiste en que una flora rara vez es completamente estable. Una especie, o grupo de especies, es eliminada por otra a través de la competencia hasta que esencialmente se alcanza una situación más o menos estable. Este proceso se llama sucesión, y finalmente llega a un clímax de mayor o menor grado de estabilidad. El proceso se inicia con la colonización de un substrato previamente estéril mediante invasión de especies vigorosas capaces de sobrevivir a condiciones frecuentemente extremas. Las invasoras son usualmente xerófitas debido a la tendencia del terreno yermo a secarse con gran rapidez; son con frecuencia especies prolíficas y de rápida reproducción, lo que les permite establecerse durante cortos periodos que presentan buenas condiciones.

Luego de la invasión, da comienzo una sucesión en la que se llegan a establecer nuevas plantas, ya que cada etapa sucesional modifica las condiciones existentes para adecuarlas a plantas menos vigorosas. Muy a menudo se modifican las condiciones de manera que las plantas que hay en determinado momento se desarrollen mejor, pero a pesar de ello son reemplazadas por nuevas especies de mayor capacidad aun bajo las nuevas condiciones; éstas incluyen el mejoramiento de la estructura del suelo para la retención del agua, mejor disponibilidad de nutrimentos de las partículas de suelo lo que trae por resultado mayor fertilidad, mayor masa vegetal con un consecuente incremento en el sombreado, temperatura y viento menos extremos, valores de humedad relativa más altos y efectos antibióticos.

Hacia el final, la sucesión cambia a un clímax que consiste de especies capaces de completar exitosamente sus ciclos de vida en forma repetitiva bajo las condiciones que han llegado a establecerse y pueden competir con eficacia en todos sus estadios de desarrollo. Tal clímax será estable. A veces la flora de un clímax tiende a formar condiciones que impiden o inhiben su propia reproducción, y esto conduce a una condición inestable en la que la última fase sucesional se repite constantemente. La frecuencia y grado de reversión periódica de tal clímax inestable depende principalmente de la tasa de crecimiento y reproducción de las especies dominantes que contenga, más que directamente de las condiciones ambientales. La inestabilidad de un clímax puede resultar también de eventos no climáticos tales como incendios repetidos o recurrente infestación por plagas de insectos o enfermedades.

MECANISMOS FISIOLÓGICOS DE LA COMPETENCIA

Uno de los mecanismos de competencia más importantes es la capacidad para crecer mejor en condiciones adversas. Hemos mencionado anteriormente las clases de

tensión a las que las plantas pueden estar sujetas como resultado de la competencia. Es importante comprender que raramente se desarrollan bajo condiciones perfectas o ideales, aun cuando tales condiciones se presenten para una planta, alguna otra especie puede desarrollarse mejor y por lo tanto ser capaz de competir con éxito. Consecuentemente, muchas plantas crecen bajo condiciones extremas, sólo porque allí lo hacen mejor que las demás. Por ejemplo, las halófitas pueden soportar condiciones de extrema salinidad que matan a las no halófitas. Las halófitas, de hecho, pueden crecer mucho mejor en condiciones no salinas, pero no logran sobrevivir ante la competencia de las no halófitas más exitosas. Ellas compiten con éxito bajo condiciones salinas porque su capacidad a esos extremos es mayor que la de otras plantas.

La competencia directa entre plantas trae como resultado déficits de agua y minerales. Bajo estas circunstancias las plantas poseedoras de la capacidad para producir un sistema radical más extenso o más eficiente son probablemente las que compiten con éxito. La capacidad de crecimiento parece ser una función inherente, pero su expresión está muy afectada por las condiciones ambientales. Los mecanismos de respuesta para el crecimiento radical no han sido bien estudiados. Se sabe que las bajas temperaturas nocturnas promueven el crecimiento radical de muchas plantas, si bien no está claro por qué. Sin embargo, una sensibilidad aumentada de tal respuesta sería un excelente mecanismo para mejorar las posibilidades de sobrevivencia de una especie en una zona templada. Si tal mecanismo está realmente implicado, se desconoce. Mecanismos alternativos que propicien el crecimiento eficiente con bajos suministros de agua y minerales, o menor pérdida de agua, mejorarían igualmente las probabilidades de éxito bajo competencia.

Probablemente la competencia más importante entre plantas es principalmente por la luz, materia prima de la fotosíntesis, aunque también en densos doseles foliares, el CO_2 . La tolerancia a la sombra es un factor importante en la competencia particularmente para plántulas y plantas en desarrollo. Como consecuencia, se ha desarrollado en ellas una variedad de mecanismos, los cuales pueden dividirse en tres grandes categorías: mecanismos para evitar la sombra, mecanismos que incrementan la intercepción de luz o CO_2 y mecanismos que aumentan la eficiencia.

Evitar la sombra consiste principalmente en crecer con mayor rapidez y alzarse por encima de los competidores productores de sombra. Las plantas en las que está muy desarrollada la respuesta —controlada por hormonas— para incrementar la longitud del tallo y los entrenudos ante escasa luz, compiten exitosamente en densas comunidades. Aquí el efecto nocivo de un tallo débil, delgado y alargado es mínimo; la necesidad que importa realmente es alcanzar un dosel de hojas tan alto y rápido como sea posible.

Una mayor intercepción de luz puede lograrse mediante respuestas morfológicas controladas por auxinas, por ejemplo el desarrollo de mecanismos para orientar la hoja hacia la luz y para la flexión de los pecíolos a fin de lograr la máxima cobertura en el mosaico de hojas, como se muestra en la Figura 29-7. Además, todos los mecanismos fisiológicos de tolerancia a la sombra, inclusive el incremento de clorofila, el incremento de número y orientación de cloroplastos, así como hojas más grandes y gruesas con mayor capacidad fotosintética pueden ser importantes en la competencia. Existe cierto indicio de que las hojas de plantas tolerantes a sombra poseen una eficiencia de carboxilación mucho más grande, no obstante el hecho de poseer menor concentración de la enzima carboxilante: ribu-

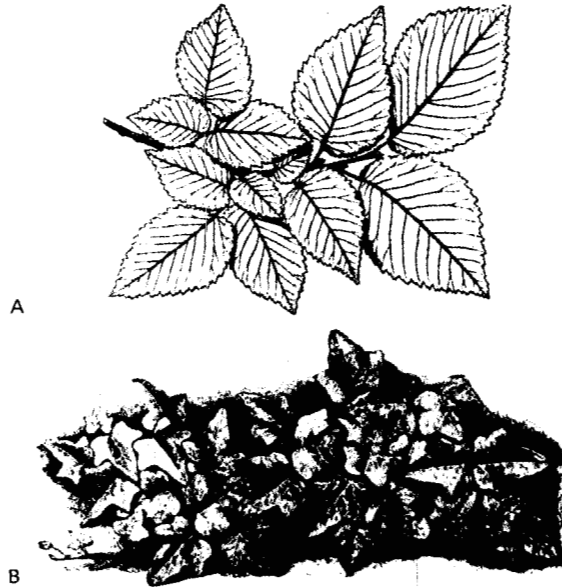


Figura 29-7. Mosaico foliar bajo condiciones de sombra: (A) olmo, (B) hiedra. (De F.W. Went y L.O. Sheps: En F.C. Steward (ed.): *Plant Physiology: A Treatise*, Vol. VA. Academic Press, Nueva York, 1969. Utilizada con permiso.)

losa bisfosfato carboxilasa. Es posible que mantengan una mayor concentración del substrato ribulosa bisfosfato.

El mejoramiento de muchos factores acaso perfeccionaría la capacidad competitiva de la planta. La fijación primaria del CO_2 por β -carboxilación como en plantas C_4 (ver Capítulo 7, página 188 y Capítulo 15, página 387) parece ser más eficiente, particularmente a bajas concentraciones de CO_2 y luz intensa, que la carboxilación primaria de RuBP de las plantas C_3 . Esto capacitaría a las plantas con el ciclo Hatch y Slack para competir exitosamente contra las que no lo poseen, particularmente en agrupaciones densas y bajo condiciones de intensa iluminación. Dichas condiciones prevalecen en pastizales donde la penetración de luz es buena y en áreas tropicales, donde la intensidad de la luz y la temperatura son muy altas. Bajo tales condiciones, la concentración de CO_2 puede reducirse un poco y la competencia por él acaso sea un importante factor para el éxito de las especies vegetales. La reducción de la fotorrespiración en plantas C_4 suspende las pérdidas respiratorias, particularmente a altas temperaturas. Asimismo, las plantas C_4 pueden soportar mejor la tensión de agua porque la fotosíntesis continúa acentuadamente en condiciones de apertura estomática reducida. Por lo tanto, es de esperarse que las plantas C_4 sean principalmente (si bien no exclusivamente) gramíneas y plantas que habitan o tienen su origen en hábitats tropicales más secos.

Los mecanismos que incrementan la eficiencia son principalmente fisiológicos o bioquímicos. Éstos incluyen tasas de respiración disminuidas, fotorrespiración más baja y acentuada eficiencia de fotosíntesis ante escasa luz o baja concentración de CO_2 . Éstos se superponen un poco con los mecanismos mencionados en párrafos precedentes pero se relacionan más con la eficiencia en la utilización de materias primas que con la eficiencia de su acumulación. Los valores experimentales respecto a la eficiencia de la fotosíntesis varían ampliamente y hay fundamentos para creer que esta variable pudiera estar bajo control genético. Por lo tanto pueden existir variedades o especies genéticamente más eficaces que esta-

rían en ventaja competitiva bajo condiciones de umbría. De manera similar, el grado de acoplamiento entre la tasa de respiración y la necesidad de energía o carga energética (ver Capítulo 5, página 111) parece variar entre plantas y tejidos. El acoplamiento más efectivo significaría la eficiencia más alta y el desperdicio más bajo. Es este factor, no meramente la tasa total del proceso, lo importante para el éxito o fracaso de las plantas o especies en competencia.

LECTURAS ADICIONALES

Artículos bajo "Environmental Physiology" en *Annual Reviews of Plant Physiology* y libros de texto sobre ecología vegetal.

Evans, L.T. (ed.): *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press, Nueva York, 1963.

Kellerman, M.C.: *Plant Geography*. Methuen & Co. Ltd., Londres, 1975.

Larcher, W.: *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlín, 1975.

Capítulo 30

LAS PLANTAS Y EL HOMBRE

INTRODUCCIÓN

Existen muchos niveles de interacción entre las plantas y el hombre en los que los principios fisiológicos representan una parte importante. El hombre depende de las plantas para alimento, vestido, albergue, mantenimiento del ambiente y belleza natural. Pero las plantas y la flora también necesitan del hombre, porque las actividades humanas usualmente alteran el medio, a menudo en forma destructiva. En muchas de sus actividades el efecto del hombre sobre el ambiente no es deliberado, particularmente en las sociedades más primitivas. Sin embargo, a medida que las sociedades evolucionan y se desarrollan, los ataques deliberados sobre la vegetación establecida en forma natural llegan a ser cada vez más fuertes. Las acciones destructoras incluyen la explotación o cosecha total de los recursos renovables, tales como las primeras actividades de aprovechamiento forestal en Norteamérica, o la eliminación de gran parte o toda la flora por modificación destructiva del ambiente como la construcción de caminos, los sistemas que conducen a formación de cuencas de polvo, etcétera.

Algunos sistemas de las civilizaciones de más alto desarrollo conducen a ataques constructivos sobre el ambiente, tal es el caso de la agricultura, la modificación de la fisiografía para adecuarla al crecimiento de plantas (por ejemplo terraplenes, terraceo, irrigación) y la modificación de las plantas mismas por diversos medios. Todas las técnicas para la práctica y mejoramiento del cultivo de plantas han de basarse en un profundo conocimiento de la física del ambiente y de la fisiología de aquéllos. No es esencial, por ejemplo, conocer los mecanismos de resistencia a temperaturas frías con el fin de seleccionar plantas más resistentes, pero si conociéramos los mecanismos exactos podríamos seleccionar con mayor precisión alguna propiedad específica, por ahora no fácilmente manifiesta, que por sí misma o en combinación con otros factores, conferirían la resistencia deseada.

IMPACTO DEL HOMBRE SOBRE EL PAISAJE

Ha existido una interminable argumentación filosófica respecto a si los efectos del hombre sobre el ambiente son naturales o no. Los argumentos como tales aquí son irrelevantes pero amplían la perspectiva sobre el hecho de que el hombre in-

fluye en las plantas y la flora de maneras muy importantes, volviendo inestables los clímax previamente estables, manteniendo condiciones de inestabilidad, o eliminando por completo la sucesión ecológica normal. Muchos de los efectos del hombre no son intencionales y resultan de otras actividades, pero gran parte del esfuerzo humano se invierte en el cultivo deliberado de plantas por toda clase de motivos, desde la agricultura y la jardinería de paisaje hasta la ingeniería ambiental integrada.

En cada situación uno de los factores más importantes son las reacciones fisiológicas de los organismos bajo cultivo. Los animales reaccionan a sus ambientes principalmente a través de la expresión conductual y de su fisiología básica. Las plantas reaccionan totalmente mediante sus respuestas fisiológicas. Vale la pena, por lo tanto, hacer un breve resumen de las bases fisiológicas sobre las que el hombre y las plantas interactúan.

NIVELES DE INTERACCIÓN. Existen varios niveles de interacción de acuerdo principalmente al grado de civilización o de cultura alcanzado por el hombre. En el nivel más bajo, en el cual el hombre actúa únicamente como recolector, ocurre escasa interacción porque la intensidad de las actividades humanas es por lo regular muy baja; cuando el desarrollo cultural tiende hacia la cacería, las consecuencias para la vegetación son generalmente secundarias en relación a los cambios causados a la fauna. Por ejemplo, las grandes manadas de animales que pacen como el búfalo, tienden a mantener un clímax de gramíneas inestable que puede ceder ante el matorral o el bosque si los animales son eliminados. Conforme la caza es reemplazada por el pastoreo se producen cambios de gran amplitud en la vegetación por las prácticas de quema y apacentamiento, las cuales mantienen las áreas en pastizal o pradera que se transformarían, si se abandonan, en un clímax de bosque.

Sin embargo, no es sino cuando se alcanza el nivel de agricultura que se llevan a cabo cambios deliberados y a gran escala sobre la flora. La domesticación de plantas conduce a una fuerte selección de características especializadas para rendimiento, fortalecimiento, métodos de cosecha y otras. Las modificaciones en la estructura, fisiografía y fertilidad del ambiente se efectúan para mejorar las condiciones de crecimiento. Frecuentemente se cultivan poblaciones vegetales puras, lo cual conduce a problemas especiales tales como déficits de ciertos nutrimentos específicos y desarrollo de altas concentraciones de organismos patógenos virulentos. Esto a su vez conduce a modificaciones adicionales de las plantas para abatir sus requerimientos nutricionales y elevar su resistencia a la enfermedad.

El estadio final del desarrollo cultural del hombre, industria y urbanización, acentúa la interacción. Ahora las plantas se ven afectadas por contaminación y destrucción del ambiente, y tiene lugar una mayor selección y cultivo de aquéllos para mejorar el paisaje. Se desarrollan plantas altamente especializadas, con hábitos de crecimiento cuidadosamente regulados y máxima resistencia ante las adversidades del medio, para integrarlas al paisaje. Gramíneas para césped, arbustos ornamentales y árboles de sombra, son el resultado de este nivel de interacción.

MODIFICACIÓN DEL AMBIENTE. Las modificaciones humanas son a menudo drásticas porque la vegetación clímax, al ser estable, retiene y mejora el suelo. Si hay una perturbación, el suelo puede deteriorarse o perderse. Con mucha frecuencia,

en particular cuando delgadas capas de suelo se emplazan sobre un duro substrato rocoso, el suelo que se daña o se pierde no puede ser reemplazado, acaso por siglos. Como resultado, la fisiografía y aun el clima de una región, pueden modificarse. Un típico ejemplo de esta clase de interacción resulta de varias prácticas de explotación maderera, como se ilustra en la Figura 30-1. Los efectos secundarios de tales actividades incluyen fluctuaciones de mayor amplitud en las condiciones climáticas locales y en la disponibilidad de agua. Cuando el bosque se tala el escurrimiento del agua es más rápido y la retención disminuye. Por lo tanto, el nivel de agua en ríos, estanques y áreas más bajas llega a ser más irregular y numerosas plantas no logran desarrollarse debido a la sobreabundancia o demasiada profundidad en primavera y la insuficiencia en verano. Como consecuencia, la fauna que depende de la flora también se ve afectada adversamente.

La construcción de presas frecuentemente tiene el mismo efecto, como se muestra en la Figura 30-2. Muchas presas se construyen en un intento de rectificar los problemas hidráulicos que conlleva el inapropiado manejo forestal, pero a menudo fracasan debido a la carencia de conocimientos acerca de las condiciones necesarias para el crecimiento exitoso de la vegetación. La presa que se ilustra en la Figura 30-2 inunda un área de cerca de 200 millas cuadradas de bosque y arbustos en Quebec, Canadá. Ello genera un flujo irregular de agua de manera que las crecientes de primavera, con la corriente, le impiden ahora al salmón desovar en el río. Hay demasiada escasez de agua en el verano, por lo que la vegetación acuática ha muerto; como resultado los moluscos han desaparecido y la rata almizclera que se alimenta de plantas, ya no habita en el área. La flora acuática original del lago por encima de la presa ha sido eliminada porque la mayor parte del lago es demasiado profunda y porque los niveles fluctuantes de agua la exponen durante el verano a lo largo de los márgenes. Finalmente, incluso el alce que se alimenta de esta vegetación se ha ausentado. Lo que una vez fue una tierra forestal productiva abundante en vida silvestre, ahora es un erial infértil. El control del agua debe llevarse a cabo a través del control de la vegetación para mantener los suelos forestales, no mediante la construcción de presas y embalses.

MODIFICACIÓN POR LA AGRICULTURA. La agricultura es la deliberada modificación de la tierra para el crecimiento de plantas útiles. Sin embargo, esto en sí mismo crea problemas de enfermedades, control de plagas y malezas, mantenimiento de suelo, fertilidad, etc. Las plantas cultivadas deseables con frecuencia son incapaces de sustentarse por sí mismas y crecer bien en áreas con los límites normales de su rango geográfico o más allá de ellos, así que los programas de genotecnia deben encargarse de mejorarlas y ampliar su rango útil. Los avances más grandes en este área se derivan de un mero conocimiento de rasgos fisiológicos que deben seleccionarse y mejorarse por métodos genotécnicos.

Esto no siempre resulta fácil u obvio. Se ha trabajado mucho en el desarrollo de plantas para regiones extremas, por ejemplo, papas para áreas montañosas y arroz para climas secos o templados. El alto rendimiento depende principalmente de las tasas de fotosíntesis y fotorrespiración durante el día y la de respiración durante la noche. Por lo tanto, si una región se caracteriza por bajas temperaturas nocturnas, una planta que posea alta fotosíntesis y alta respiración sería una probable opción, ya que la baja temperatura nocturna compensaría la tendencia a la alta pérdida de carbono durante la noche. Sin embargo, no desarrollaría bien en un clima caracterizado por noches cálidas. De manera similar, una elevada tasa de



Figura 30-1. Algunos efectos de la explotación forestal en Quebec.
 A. Bosque virgen. B. Bosque levemente modificado por el hombre. C. 10-15 años después de la tala. D. El bosque B 10-15 años después de la remoción de los mejores árboles. E. El bosque B modificado por el corte de "límite de diámetro". F. El bosque B talado selectivamente. (De P. Dansereau: *Biogeography*. The Ronald Press Co., Nueva York, 1957. Utilizada con permiso. Fotografía cortesía del Dr. Dansereau.)

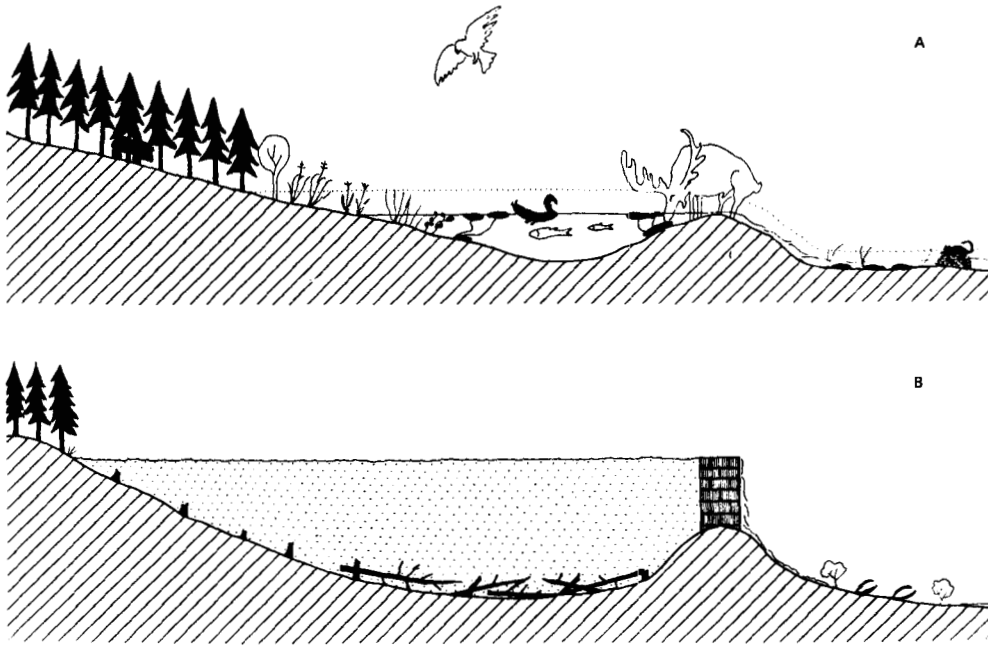


Figura 30-2. Efectos de la construcción de una presa sobre el Upper Peribonka River, Quebec. A. Antes de la construcción de la presa. B. Después de la construcción. (De P. Dansereau: *Biogeography*. The Ronald Press, Nueva York, 1957. Utilizada con permiso. Figura original cortesía del Dr. Dansereau.)

fotosíntesis bruta no es de mucha utilidad si la fotorrespiración es también alta, porque la productividad neta bajo estas circunstancias será baja.

El agua es costosa y a menudo difícil de obtener, de manera que es deseable también relacionar la capacidad de fotosíntesis neta con la capacidad para obtener y retener el agua. La necesidad de nutrimentos es otro factor que ha de estar en relación con las situaciones de campo. La alta productividad de una línea genética puede ser más que contrarrestada por su acentuada necesidad de fertilizantes o agua. Este es un real problema para los países en desarrollo, en los que la revolución verde ha incrementado la producción agrícola con cultivos altamente rendidores. Estos cultivos exigen mejores condiciones de crecimiento y niveles de fertilización mucho más altos. Por lo tanto, el costo de mantener la alta productividad puede sobrepujar los beneficios de mayor producción, lo que deja al país en peores condiciones de las que estaba.

ADMINISTRACIÓN DEL AMBIENTE. La jardinería de paisaje, o ingeniería ambiental en su sentido más amplio, es una forma de agricultura altamente especializada, y sus problemas son básicamente los mismos. Solamente el "cultivo" es distinto: limpieza, belleza, mantenimiento de la tierra o abatimiento de la contaminación (un arbolado puede apartar una fábrica con igual eficacia tanto del oído como del ojo y, además, absorbe la contaminación atmosférica si las plantas están fortalecidas). Existe la misma necesidad de tolerancia a condiciones extremas; por ejemplo, la tolerancia a la sombra es necesaria en plantas de césped plantadas bajo los árboles, y la tolerancia a la contaminación industrial y urbana es aún más importante.

La resistencia a enfermedades está interrelacionada. La resistencia de plantas que viven bajo umbría por largo tiempo o la de las ornamentales, es extremadamente importante y puede estar estrechamente relacionada a niveles de contaminación.

PRODUCTIVIDAD Y AGRICULTURA

Existe una base profundamente fisiológica en los métodos agrícolas de mayor éxito; muchos de ellos se desarrollaron empíricamente, pero el desarrollo de la fisiología vegetal ha hecho posible el descubrimiento de las bases científicas de muchas "artes" exitosas, de modo que su utilidad se ha extendido considerablemente. Gran parte de la investigación fisiológica se ha dirigido deliberadamente hacia el mejoramiento de la agricultura. Por ejemplo, varios de los primeros fisiólogos rusos trabajaron sobre el metabolismo del nitrógeno de plantas que crecían exitosamente en eriales estériles. Las plantas bajo su estudio no fueron aptas para alimentarse por sí mismas, pero ellos esperaban, mediante su estudio, descubrir el secreto de cultivar plantas provechosas en tierras estériles o improductivas. El conocimiento moderno de los mecanismos fisiológicos del crecimiento y metabolismo puede utilizarse ahora en investigación para incrementar la calidad y cantidad de los cultivos y para mejorar la sobrevivencia o ampliar el rango adaptivo de plantas deseables.

Figura 30-3. Mejoramiento del prendimiento (retención) del fruto luego de la aspersión de auxinas.

El árbol en el primer plano se asperjó con ácido naftalenacético, el cual impide la caída del fruto hasta la época de la cosecha.

El montón grande de manzanas de la derecha consiste de caídas prematuras de árboles no asperjados. (Cortesía del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.)



EL USO DE FACTORES DEL CRECIMIENTO. Muchas técnicas agrícolas diferentes se basan en distintos aspectos de la fisiología vegetal. Uno de los más evidentes es la aplicación de factores y hormonas del crecimiento, así como productos químicos sintéticos modificadores del crecimiento y el desarrollo.

Las auxinas y el etileno fueron los primeros compuestos utilizados comercialmente, y los productos químicos de este tipo se han sometido a tantos usos que enlistarlos a todos sería imposible. Además de sus usos para enraizamiento bien conocidos, la inducción de partenocarpia, el mejoramiento del prendimiento del fruto (Figura 30-3) y el raleamiento de frutos para mejorar el rendimiento (Figura 30-4), las auxinas se han utilizado con éxito para mejorar la densidad de crecimiento y el rendimiento de muchos cultivos. Una lista parcial de los usos de auxinas se da en la Tabla 30-1.

Las giberelinas han sido de amplio uso en agricultura. Uno de los primeros fue la inducción de partenocarpia, que resulta en frutos sin semilla, a menudo de mayor tamaño (Figura 30-5). El aumento de la cosecha y la mejor forma de frutos que forman racimos, como las uvas, puede obtenerse tratando el racimo con

Figura 30-4. Aclareo mediante sustancias químicas para mejorar el prendimiento del fruto en manzanos "Golden Delicious". Esta variedad tiende a fructificar solamente en años alternos, a menos que sean aclareados. El tratamiento con hormonas sintéticas poco después de la floración hace disminuir el número de flores y frutos pero asegura una carga más regular de éstos año tras año y un incremento del rendimiento promedio.

A. Árboles asperjados con solución a 250 ppm de Sevin (1-naftil N-metil-carbamato) 15 días después de la floración del año anterior; han floreado nuevamente este año. Los árboles sin floración no recibieron tratamiento.



B. Árboles asperjados el año anterior con NAD (naftaleneacetamida) a 34 ppm, 17 días después de la floración, y luego con Sevin a 500 ppm, 22 días posteriores a la floración. Los árboles tratados produjeron una buena cosecha este año. Los árboles sin tratamiento, que produjeron abundantemente el año anterior, casi no fructificaron este año. (Fotografía original cortesía del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, gracias a la amabilidad del Dr. M.W. Williams.)



Tabla 30-1. Algunos usos de auxinas.

Compuesto	Uso o propósito	Concentración (cantidad)	Tratamiento
Diversas auxinas naturales y sintéticas	Estimulación de enraizamiento de estacas Promoción de gemación o brotación Control del desprendimiento de las cápsulas del algodónero	100-10,000 ppm	Espolvoreo o inmersión
IAA	Prevención de la caída de hojas y frutos	10-100 ppm	Inmersión
NAA	Control de la caída de frutos antes de la cosecha	20-100 ppm	Aspersión precosecha
Ácido 2,3,5-triidobenzoico	Incremento en el rendimiento de la soja	3-4 oz por acre	Aspersión foliar
Ácidos N-arilftalámicos	Inducción de formación de flores, incremento en el rendimiento de frutos de tomate	200 ppm	Aspersión a plántulas jóvenes
Auxinas naturales y sintéticas	Aumento en el rendimiento de papas, guisantes, frijoles, betabeles, maíz	1-10 oz por acre	Espolvoreo o aspersión durante el crecimiento
NAA, otras auxinas sintéticas	Control del prendimiento de fruto de muchos frutales	20-200 ppm	Aspersión a inflorescencias

GA, el cual determina el alargamiento del racimo y reduce así el apiñamiento (Figura 30-6). Muchos otros empleos de las giberelinas se listan en la Tabla 30-2.

Las citocininas se han utilizado, si bien no en forma extensiva, para prolongar la vida de plantas o partes de ellas. Retardadores del crecimiento son útiles a menudo para impedir el crecimiento vegetativo innecesario antes de la producción de semilla en algunas plantas y controlar su tamaño para facilitar la cosecha. Ciertos retardadores, como la hidrazida maleica son útiles para impedir la brotación en cultivos tuberosos como las papas durante el almacenamiento. Otra técnica es la inducción de poliploidía por agentes tales como la colchicina, lo que resulta en frutos más grandes y abundantes (Figura 30-7).

En todas estas aplicaciones es generalmente ventajoso utilizar auxinas sintéticas como ácido naftalenacético, ácido indolbutírico, ácido paraclorofenoxiacético, etc., más que las que se presentan en forma natural. Esto se debe a que las enzimas están presentes en la mayoría de los tejidos vegetales para la rápida desintoxicación o para la natural destrucción de las auxinas, mientras que las artificiales no son tan fácilmente atacadas y por ello persisten y actúan durante más tiempo.

Entre los nuevos reguladores de crecimiento de mayor utilidad está el ácido N, N-dimetil-amino-succinámico (Alar-85 o B-9). Asperjado sobre árboles frutales durante o poco después de la temporada de floración, mejora considerablemente la calidad del fruto y prolonga la maduración. También incrementa la facilidad de recolección mecánica del fruto. Algunos de los usos a que ha sido destinado este compuesto químico se enlistan en la Tabla 30-3. Otros nuevos productos que han sufrido amplias pruebas son el cloruro de 2-cloroetil-trimetilamonio (CCC o Cycocel) y el ácido 2-cloroetil-fosfónico (Ethrel). El amplio rango de efectos

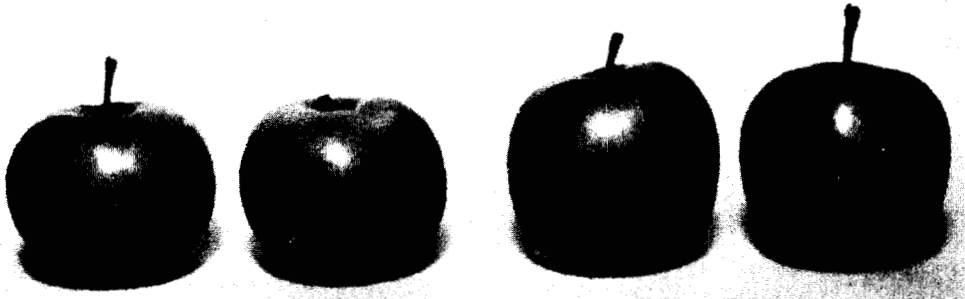


Figura 30-5. Inducción de partenocarpia en manzanas "Wealthy". El tratamiento con giberelina A₄ (10^{-2} M) indujo en los frutos de la derecha un crecimiento mayor que en los de la izquierda, que no se trataron. (Fotografía original cortesía del Dr. M.J. Bukovac, Michigan State University, East Lansing, Michigan.)



Figura 30-6. El tratamiento con giberelina 3 semanas antes de la floración causó el alargamiento de los pedúnculos florales en las uvas "Zinfandel". Ello reduce la aglomeración en los racimos, facilita la cosecha, y disminuye la posibilidad de putrefacción sobre la planta. Concentración de giberelina (izquierda a derecha): 0, 10, 100 y 1,000 ppm. La concentración más alta ejerció claramente efectos nocivos colaterales. La concentración recomendada para esta variedad es 10 ppm. (Fotografía original cortesía del Dr. R.J. Weaver, University of California, Davis, Calif.)

Tabla 30-2. Usos agrícolas de las giberelinas.

Uso o propósito	Cultivos	Concentración (cantidad)	Tratamiento
Cultivos vegetales			
Dehiscencia uniforme Incremento en producción de semilla	Producción de semilla en lechuga	5-10 ppm o 1-5 g/acre	Aspersión en estadio de 8-12 hojas
Incremento en la longitud del tallo Rendimientos superiores	Apio	25-50 ppm o 5-10 g/acre	2-3 semanas pre-cosecha
Reducción de las necesidades de enfriamiento Incremento de rendimientos	Madurez precoz en ruibarbo	250-500 ppm y 50-100 ml/corona	Al principio del periodo de inducción de precocidad
Acentuación del desarrollo Cosechas tempranas	Alcachofa globosa	25-50 ppm o 5-10 g/acre	2-3 aspersiones en otoño
Ruptura del letargo Emergencia uniforme del cultivo	Papas para siembra	1/2-1 ppm	Inmersión o aspersión de las "semillas" antes de la siembra
Inducción de masculinidad en flores con gineceo	Producción de semilla en pepino híbrido	500-1,500 ppm	Aspersión durante estadio de 2-4 hojas
Cultivos frutales			
Incremento en tamaño de baya y racimo. Racimos abiertos	Uvas sin semilla "Black Corinth"	2.5-5 ppm	Se asperja una vez poco después de floración
Mejoramiento en tamaño de baya Racimos abiertos	Uvas sin semilla "Thompson"	2.5-20 ppm 20-40 ppm (16-48 g/acre)	Aspersión en plena floración Aspersión durante prendi- miento de fruto (en toda el área húmeda del racimo)
Inducción de frutos sin semilla	Uvas "Delaware"	100 ppm	Inmersión de racimos antes de floración
Incremento en tamaño de baya Maduración apresurada		100 ppm	Inmersión en prendimiento de fruto
Racimos abiertos	Uvas para vino de racimo compacto	1-10 ppm según variedad y 100 gal/acre	Inmersión 2-3 semanas pre- floración
Reducción en putrefacción de bayas			
Retraso senescencia de cáscara Reducción de problemas de cáscara	Naranjas "Navel"	10 ppm a 500 gal/acre	Aspersión conforme se desa- rrolle el color requerido
Retraso en madurez frutos	Limonos	Igual que para naranjas "Navel"	Aspersión previa a la pérdida del color verde
Reducción amarillamientos viroso Mejoramiento calidad de frutos	Cerezas "Red Tart"	15-25 ppm	10-15 días posteriores a caída de pétalos

(Continúa)

Tabla 30-2. (Continuación)

Uso o propósito	Cultivos	Concentración (cantidad)	Tratamiento
Retraso de madurez Prolongación de cosecha Frutos más firmes y grandes Reducción de ruptura de frutos	Cerezas dulces	5-10 ppm	3 semanas antes de cosecha normal
Mejoramiento en retención de frutos Reducción del periodo improductivo	Peras (ciertas variedades)	10-20 ppm	Aspersión durante floración o caída de pétalos
Mejoramiento tamaño frutos Causa retención de frutos con escasas semillas	Arándanos, arándanos agrios, uva con semilla, tomates	10-50 ppm	Aspersión durante floración o caída de pétalos
Otros usos y cultivos			
Incremento de α -amilasa y proteolasa. Mejoramiento en propiedades del malteo	Malteo de cebada	1 ppm o 1 g/ton	Añadir al agua de maceración
Estímulo del desarrollo temprano primaveral	Gramas y césped	10-50 ppm o 2-10 g/acre	Aspersión durante principios de primavera
Mejoramiento de tamaño y longevidad de flores Aceleramiento del desarrollo de tipos arbóreos	Geranio	5-10 ppm	Aspersión a botones florales al principio de la coloración Repetir aspersiones a follaje de parte superior
Promoción del crecimiento de tallos Incremento en producción de azúcar	Caña de azúcar	200 ppm	Aplicación aérea en invierno, 3 meses antes de la cosecha

Fuente: S.W. Wittwer: Growth regulants in agriculture. *Outlook on agriculture*, 6:205-17, 1971. Reproducción con permiso de Imperial Chemical Industries, Limited.

que estas sustancias ejercen sobre varias plantas pueden verse en las Tablas 30-4 y 30-5.

Evidentemente, la utilización de agentes sintéticos para controlar el crecimiento y la forma de las plantas es un frente nuevo importante en tecnología agrícola. Mucha investigación está dedicándose en estos días a esta rama del manejo de los cultivos. Un gran número de productos están probándose en la remota posibilidad que demuestren su utilidad, pero muchos de los más provechosos estudios sobre los productos que ocurren en forma natural y sus análogos sintéticos se han encauzado por consideraciones fisiológicas. Aspectos raros o interesantes del desarrollo, la sospechosa presencia de nuevos o desconocidos agentes y los conocidos o intuidos efectos de hormonas y compuestos sintéticos, todos han aportado guías para esta importante investigación.

El control químico de malezas se ha desarrollado dramáticamente desde el descubrimiento del 2,4-D, el 2,4-5-T y similares auxinas sintéticas. La ampliación del crecimiento de esta dinámica rama de la investigación vegetal está indicada por

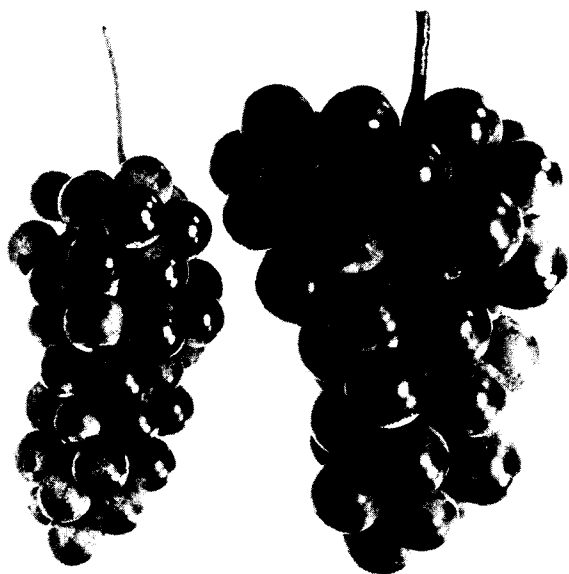


Figura 30-7. Aumento en el tamaño de los racimos como consecuencia de poliploidía inducida con colchicina en las uvas "Loretto". Izquierda, diploides. Derecha, Tetraploides. (Cortesía del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.)

el hecho de que una publicación del gobierno canadiense sobre control químico de cizañas enlista más de 200 agentes químicos disponibles en 1974, y una guía de 1977 para insecticidas, herbicidas y fungicidas en los Estados Unidos enlista casi 300 preparaciones.

CRONOMETRÍA. El valor y la adaptabilidad de un cultivo pueden mejorarse enormemente mediante una selección cuidadosa de la temporada de plantación y cosecha, por razones no obvias desde el punto de vista empírico. Por ejemplo, podría esperarse razonablemente que la siembra temprana de la semilla provea una temprana maduración del cultivo. Sin embargo, un efecto completamente deletéreo puede derivarse de la temprana exposición a condiciones desfavorables, y la semilla yacente por mucho tiempo en el suelo puede sucumbir ante plagas de insectos u hongos. Un ejemplo más: el forraje para ensilar, cosechado al principio de la temporada posee por lo regular mucho más fructosanas que cuando se cosecha en forma tardía. El alto contenido de azúcares promueve la fermentación eficaz del forraje e impide el desarrollo de bacterias que causan la proteólisis y la putrefacción, así que la cosecha temprana asegura un alimento de mejor calidad.

Muchas plantas poseen precisas necesidades térmicas, diurnas y nocturnas, para una productividad máxima y un desarrollo apropiado, y tales necesidades pueden cambiar en el transcurso del desarrollo de la planta. Por lo tanto, un conocimiento exacto de los requerimientos de la planta y sobre los datos fisiográficos o climáticos de una región permite seleccionar variedades más prometedoras en cuanto a mejor crecimiento y producción, así como a la mejor época de siembra para el máximo rendimiento. Tales análisis han sido elaborados por el fisiólogo norteamericano F. Went y sus colegas. Algunos datos de sus experimentos se representan en la Figura 30-8.

Tabla 30-3. Usos agrícolas y hortícolas del ácido N, N-dimetilaminosuccinámico (Alar-85 o B-9).

Uso o propósito	Cultivos	Concentración (cantidad)	Tratamiento
Reducción del vigor del árbol-inducción de floración	Manzano*	1,000-2,000 ppm	Aspersión posfloración, 45-60 días antes de que se adelante la cosecha
Inpedimento de caída prematura del fruto		1,000-2,000 ppm	
Acentuación de calidad frutal y de la vida en almacenamiento			
Retraso de floración, incremento en retención del fruto		4,000 ppm (5-15 lb/acre)	Aplicación en otoño
Inducción de maduración uniforme	Durazno*	1,000-4,000 ppm (6 lb/acre)	Al principio del endurecimiento del hueso
Aceleración de maduración			
Aumento de color			
Mejoramiento en retención de frutos	Uva*	2,000 ppm	En floración temprana
Adelanto de 7 días en cosecha frutal	Cereza agria*	2,000-4,000 ppm	2-3 semanas posfloración
Mejoramiento y mayor uniformidad en color		4 lb/100 gal	
Reducción en la aceleración de remoción de frutos		(6-12 lb/acre)	
Incremento en color de paquetes y pasteles congelados			
Adelanto en la madurez y color del fruto	Cereza dulce*	1,000-2,000 ppm	Dos semanas después de floración
Aumento de sólidos solubles		(3-6 lb/acre)	
Disminución en la aceleración de remoción de frutos			
Aumento en la resistencia a las rupturas			
Aumento de rendimiento	Cacahuates	(1-1 1/2 lb/acre)	El cronometraje no es crítico
Mayores grados de calidad			
Resistencia a sequía			
Aumento de rendimiento y número de tubérculos	Papas	3,000-6,000 ppm	Aplicación durante formación de tubérculos
Mejoramiento de trasplantes	Tomates	2,500-5,000 ppm	Cronometraje variable
Retención concentrada de los frutos			
Facilitación de cosecha mecánica			
Producción de plantas atractivas, compactas, verde-oscuras, de floración temprana	Plantas de macizos (petunia, bocas de dragón, caléndula, salvia, zinnia)	2,500-5,000 ppm	Aspersión a plantas jóvenes
Estimulación del emplazamiento rápido de las podas de plantas herbáceas y leñosas	Ornamentales	1,000-5,000 ppm	Inmersión momentánea de fragmentos de tallo

Fuente: S.W. Wittwer: Growth regulants in agriculture. *Outlook on Agriculture*, 6:205-17. 1971. Reproducción con permiso de Imperial Chemical Industries, Limited.

*Autorizado para uso comercial.

Tabla 30-4. Usos actuales y en proyecto para el cloruro 2-cloroetiltrimetilamonio (CCC o Cycocel).

Uso o propósito	Cultivos	Concentración (cantidad)	Tratamiento
Acortamiento y vigorización de la planta	Trigo, avenas, centeno, en Europa occidental	1 a 1 1/2 lb/acre trigo de primavera	Aplicaciones al suelo
Impide el acame		1 1/2 a 2 lb/acre trigo de invierno	
Aumento en rendimiento			
Acentúa crecimiento radical			
Aumento de amacollamiento			
Plantas vigorosas, compactas y simétricas	Flor de nochebuena	2,000-10,000 ppm	Imbibición del suelo
Floración temprana	Crisantemo, azaleas y otras ornamentales		
Resistencia a sequía	Sojas, col, tomate	2,500-5,000 ppm	Aspersión foliar
Resistencia al frío			
Resistencia a la sal			
Estimulante de crecimiento	Bocas de dragón	50-500 ppm	Aspersión foliar
Aumento en prendimiento de frutos	Uva	100-1,000 ppm	Aspersión foliar
Mayor tamaño del fruto o peso de la baya	Tomate		
Tallos gruesos y compactos adaptados al trasplante	Tomate	10-100 ppm	Imbibición del suelo
Floración temprana			
Incremento en floración, frecuencia de cápsulas, y rendimiento	Algodón	25-50 ppm 5 g/acre	Aspersión foliar 70 días posemergencia

Fuente: S.W. Wittwer: Growth regulants in agriculture. *Outlook on Agriculture*, 6:205-17. 1971. Reproducción con permiso de Imperial Chemical Industries, Limited.

CONTROL DEL AMBIENTE. Otras técnicas agrícolas se han diseñado para obtener mayores ventajas de la adaptabilidad fisiológica de las plantas. La aplicación de fertilizantes es un importante ejemplo: debido a factores de costo y contaminación, es deseable reducir las aplicaciones al mínimo. Aquí no sólo importan las cantidades sino un conocimiento del equilibrio de los nutrimentos que se necesitan; un conocimiento completo de las condiciones del suelo es lo conducente para una utilización más eficaz de los nutrimentos tanto naturales como aplicados.

El control del agua es igualmente importante. En áreas de lluvias esparcidas, los análisis cuidadosos determinan el momento durante la temporada de crecimiento en que aquélla es indispensable o de máxima utilidad en términos de rendimiento. En algunas áreas la irrigación está tan firmemente controlada que la lluvia puede considerarse un perjuicio que daña o arrastra por lavado al suelo. Las películas de plástico se han utilizado ampliamente para controlar la pérdida de agua del suelo, matar las malezas entre las hileras y calentar el suelo en primavera para promover la temprana germinación y el crecimiento de las plantas.

Se han logrado grandes avances en la tecnología de invernadero. Esto ha conducido en Norteamérica al desarrollo de instalaciones muy elaboradas para producir cultivos fuera de temporada o frutos y hortalizas que exigen especiales cuidados; y lo más importante es que se han preparado extensas áreas de ambiente

agrícola modificado a bajo precio para producir alimentos en los países en desarrollo. Muchas comunas agrícolas chinas, por ejemplo, tienen acres de invernaderos sencillos construidos esencialmente a base de fosos o trincheras en el suelo con bajos muros de adobe y cubiertas de vidrio o plástico, como las que se muestran en la Figura 30-9. Siendo subterráneas se necesita poco o ningún calor y las esteras de juncos pueden extenderse con facilidad sobre los techos de vidrio en las noches raramente frías. Enormes cantidades de víveres frescos para las masas populares de China son producidos de esta manera. Su dieta está en marcado contraste con la carencia de hortalizas frescas durante el invierno en países nórdicos peor manejados desde el punto de vista agrícola, como Rusia.

Ciertas técnicas culturales especializadas son a veces ventajosas. Por ejemplo los bejucos como la vid pueden cincharse en el tallo para impedir el descenso del flujo de nutrimentos. Esto incrementa los suministros nutricionales a los frutos y resulta en cosechas más abundantes. El daño a la cepa radical puede sobrevenir, sin embargo, si el proceso no se controla cuidadosamente. Los cultivos hidropónicos o en arena, a gran escala, han sido factibles bajo condiciones especiales, por ejemplo en el ártico, donde la luz puede ser más que adecuada en verano, pero los

Tabla 30-5. Usos potenciales del ácido 2-cloroetilfosfónico (Ethrel).

Uso o propósito	Cultivos	Concentración (cantidad)	Tratamiento
Aceleración de maduración	Piña	1-6 lb/acre	Aspersión foliar
Inducción de maduración uniforme	Higo	250-500 ppm	Aspersión foliar
Acentuación del color Aumento en rendimiento	Tomate	500-1,000 ppm	Aspersión durante el estadio de fruto verde maduro
Aceleración de abscisión de frutos Facilitamiento de cosecha mecánica	Muchos tipos de frutales arbóreos y arbustivos	500-2,000 ppm	Aspersión precosecha
Inducción de femineidad	Pepino, calabaza y melón	100-250 ppm	Aspersión al principio del estadio de primera hoja verdadera
Inducción de abscisión floral Aclaramiento de frutos	Manzano, durazno	100-200 ppm	Aspersión 10 días pos-floración
Inducción de fructificación	Ornamentales	1,000 ppm	Aspersión foliar
Inducción de floración uniforme	Piña, Bromelias	1-6 lb/acre 100 ppm	Aspersión foliar Aspersión foliar
Estímulo para apertura de capullos	Rosal	2,500 ppm	Dos aspersiones sobre tallos
Defoliación precosecha	Viveros	2,000 ppm	Aspersión foliar
Inducción de producción de bulbos	Cebolla	500-10,000 ppm	Aspersión durante desarrollo temprano
Reducción de incidencia y severidad del acame Incremento de macollaje	Cereales (trigo, cebada, avenas, arroz, centeno), guisantes	1-2 lb/acre	Aspersión sobre cultivo joven

Fuente: S.W. Wittwer: Growth regulants in agriculture. *Outlook on Agriculture*, 6:205-17. 1971. Reproducción con permiso del Imperial Chemical Industries, Limited.

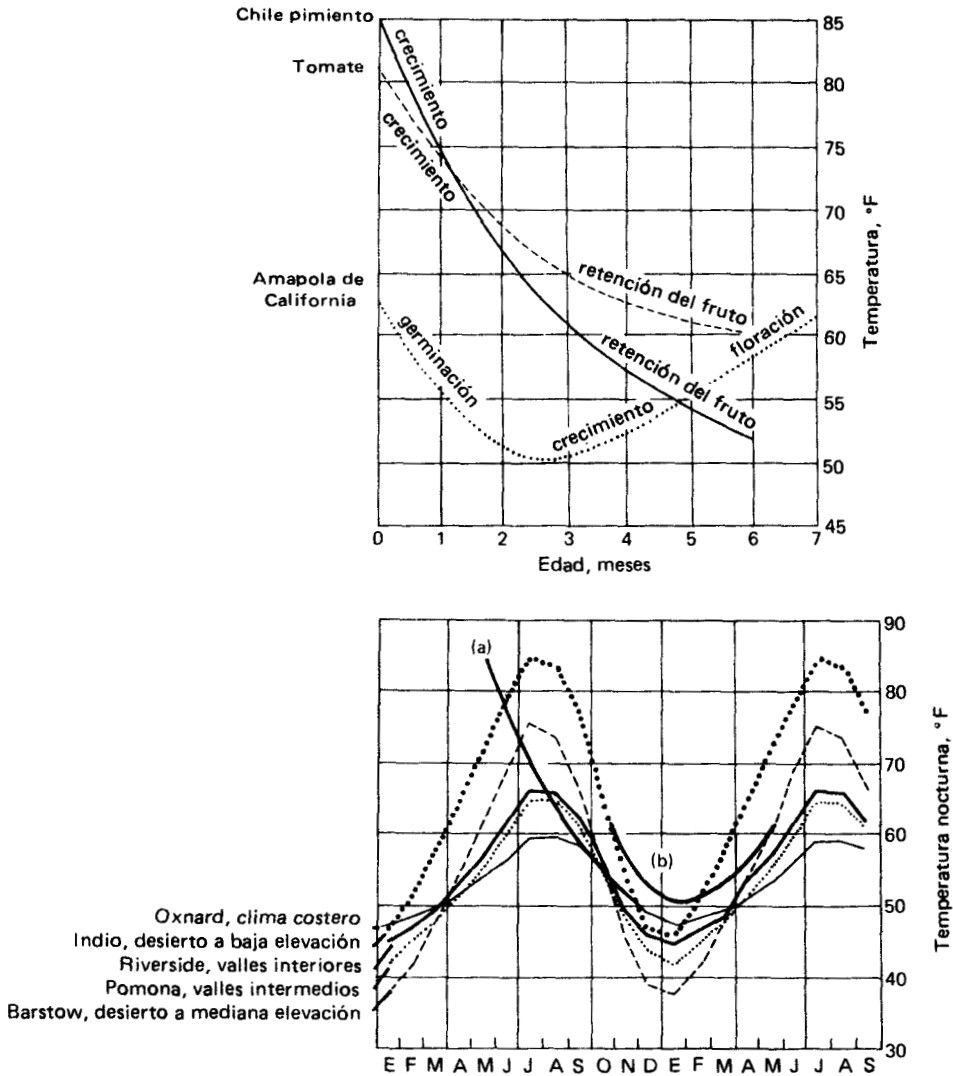


Figura 30-8. Las temperaturas nocturnas óptimas de varios estadios en la vida de tres plantas anuales se dan mediante las curvas del diagrama superior. Las curvas en el diagrama inferior muestran los promedios de temperaturas nocturnas durante 1950 y 1951 de cuatro localidades en California. Adecuando las curvas de la parte de arriba con las de la parte de abajo es posible determinar el momento óptimo para la siembra de esas especies. Las curvas adecuadas al diagrama inferior corresponden al (a) chile pimienta y (b) amapola de California. (De F.W. Went: El clima y la agricultura. En J. Janick, R.W. Schery, F.W. Woods y V.W. Ruttan (eds.): *Plant Agriculture*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 1970. Utilizada con permiso.)

periodos libres de heladas son demasiado breves y el clima demasiado variable para el cultivo exitoso a la intemperie. Allí el costo de la técnica llega a ser relativamente de menor importancia en comparación con los costos de transportación aérea de hortalizas frescas. De manera similar, con el método de invernadero es posible incrementar la floración y cronometrarla con exactitud para ocasiones

especiales mediante la manipulación apropiada de la longitud del día. Tales técnicas son ahora ampliamente utilizadas en horticultura.

Todos estos métodos, así como las prácticas de rotación de cultivos, aplicación de abono verde con arado, fertilización selectiva, etc., se basan en conceptos de fisiología vegetal aplicados a las necesidades de la agricultura.

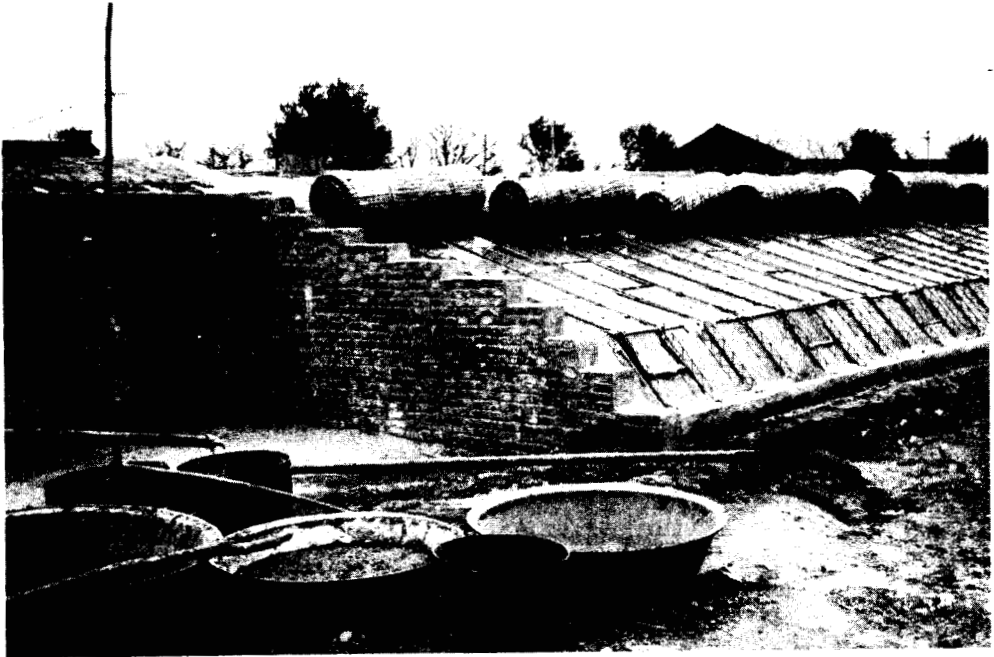
“EL TRABAJO DEL SOL EN UN CAMPO DE MAÍZ”. Un reciente y muy interesante artículo científico con este título escrito por un equipo de investigadores agrícolas y fisiólogos vegetales dirigidos por E. Lemon en la Universidad de Cornell (ver Lecturas Adicionales, página 745) destaca la importancia de la fisiología vegetal así como la tecnología computacional en la agricultura. Lemon y sus colegas han creado un modelo suelo-planta-atmósfera (MSPA), el cual está diseñado para “1) Definir a escala de superficie foliar en una plantación, de qué manera cada hoja (y la superficie del suelo) responde a un clima dado e inmediato; 2) determinar, sobre bases meteorológicas, la naturaleza de ese clima; 3) predecir las respuestas específicas de hoja y suelo a ese clima, y 4) sumar, capa foliar tras capa foliar (y superficie de suelo), las respuestas de toda la plantación”. Los componentes esenciales del modelo se muestran en la Figura 30-10, junto con sus predicciones. El diagrama de flujo del modelo se muestra en la Figura 30-11.

Si bien un modelo como el MSPA tiene limitaciones en su utilidad actual (principalmente por limitaciones de nuestro conocimiento del comportamiento de las plantas, es decir, por limitaciones en acopio e introducción de datos), puede no obstante, suministrar una sorprendente cantidad de información acerca de un cultivo y su relación con el ambiente. A partir de varios rasgos foliares y de la comunidad, así como del clima externo, el modelo puede predecir el microclima en una comunidad, en la hoja y en la superficie del suelo. También puede predecir la actividad de las hojas y la comunidad vegetal en procesos tales como fotosíntesis, respiración, evaporación, transpiración e intercambio de calor. Tales modelos pueden utilizarse, con cautela, como poderosas herramientas para ayudar al hombre a ordenar sus prioridades de los rasgos de la comunidad vegetal para cualquier resultado que desee, tratándose de producción, naturaleza y conservación del agua, modificación del clima, o disfrute estético.

ADAPTACIÓN Y DESARROLLO DE PLANTAS PARA NECESIDADES ESPECIALES

La selección o formación de nuevas variedades de plantas para adecuarlas a condición o propósitos especiales es principalmente un problema genético. Sin embargo, es preciso, antes de intentar la cirugía genética, conocer con precisión lo que se necesita. En algunos casos, esto no es difícil, por ejemplo, las plantas de ornato necesitan ser tan vigorosas como sea posible, además de ornamentales. En otros casos esto no es tan fácil. Puede pensarse inicialmente que la productividad de una planta sea una combinación de su capacidad para fotosíntesis, fotorrespiración y respiración oscura. Sin embargo, no basta intentar solamente el incremento de la primera y la disminución de las otras dos. Una planta de frijol con alta fotosíntesis y baja respiración que produce mucho follaje y escaso fruto no ofrece ninguna ventaja.

A veces se requieren productos especiales de las plantas, tales como alcaloides, narcóticos, u otras drogas y sustancias químicas. Como ejemplo: muchas pro-



A



B

Figura 30-9 →



Figura 30-9. Producción agrícola en invernaderos en una comuna próxima a Pekín, China (A) y (B) muestran invernaderos sencillos y de bajo costo, parcialmente subterráneos y con cubiertas de junco contra las noches frías. (C). El jefe del Comité Revolucionario de la comuna demuestra la alta calidad de la producción agrícola de los invernaderos a la esposa del autor.

teínas vegetales son deficientes en el aminoácido lisina, esencial para el desarrollo de animales. Se han producido líneas genéticas especiales o mutantes de trigo y maíz que poseen un contenido de lisina superior al normal. Esto aumenta enormemente su valor alimenticio. En muchos casos, la producción de compuestos necesarios puede mejorarse mediante un ajuste de condiciones de manera específica para afectar el equilibrio fisiológico de la planta. Por ejemplo, glutamina y asparagina se producen comercialmente suministrando $^{14}\text{CO}_2$ a las hojas en la luz. Los rendimientos pueden incrementarse considerablemente por la adición de sales de amonio al fluido de cultivo foliar y ajustando la duración de los periodos de luz y oscuridad.

Parece probable que muchas propiedades de las plantas de mayor provecho comercial pueden mejorarse mediante selección del método cultural apropiado, a fin de afectar su fisiología en la forma requerida. Una investigación útil podría encaminarse hacia cualidades tales como resistencia o estructura de fibras (lino, madera), contenido de aceite de semillas como lino, cacahuete, girasol o soja, aceites esenciales saborizantes como los de menta, o bien abatir la producción de compuestos tóxicos (como las cumarinas del trébol que produce el venenoso dicoumarol, causante de la enfermedad del trébol dulce en el ganado).

En estos días se escucha mucho acerca de la crisis energética. La mayoría de la gente no se da cuenta que del 40 al 90% de la energía alimenticia procedente

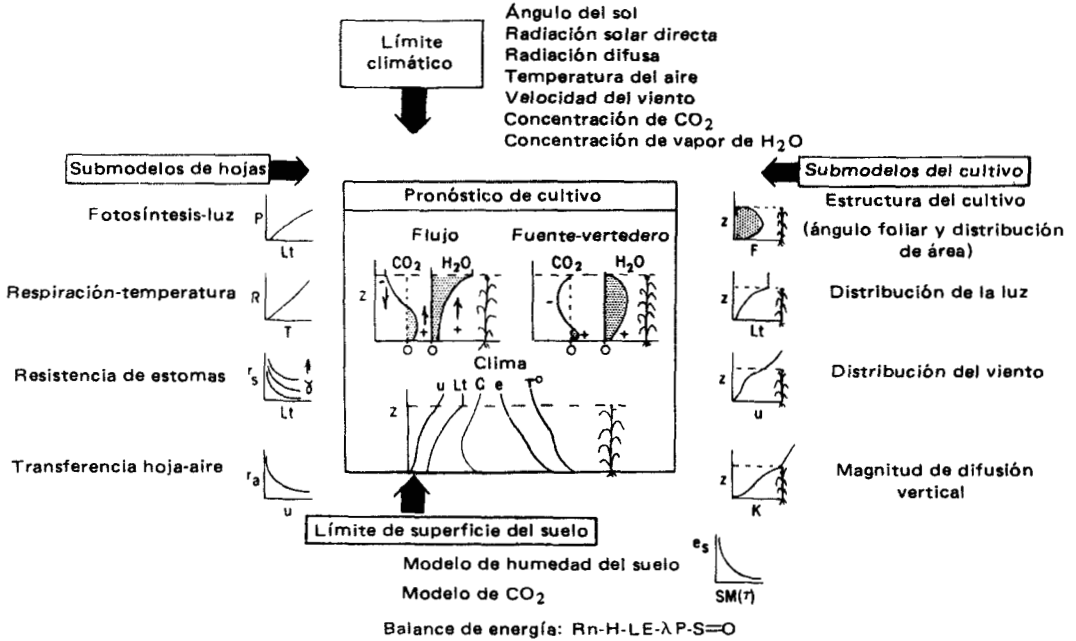


Figura 30-10. Resumen esquemático de un modelo matemático suelo-planta-atmósfera (MSPA) que ofrece datos de ingresos que se necesitan, submodelos, así como predicciones diurnas representativas del clima y actividad de la comunidad (es decir, intercambio de vapor de agua y dióxido de carbono).

Abreviaturas: altura (z), viento (u), luz (L_t), concentración de dióxido de carbono (C), vapor de agua (e), temperatura del aire (T°), presión de vapor superficial (e_s), humedad superficial del suelo o potencial de agua $SM(\tau)$, fotosíntesis (P), respiración (R), temperatura foliar (T), resistencia estomática (r_s), área superficial foliar (F), magnitud de difusión vertical (K), radiación neta (R_n), calor perceptible (H), calor latente (LE), equivalente de energía fotoquímica (λP), y almacenamiento de calor del suelo (S). (De E. Lemon, D.W. Stewart y R.W. Shawcroft: *The sun's work in a cornfield. Science*, 174:371-378 (1971). Copyright 1971 por la American Association for the Advancement of Science. Utilizada con permiso.)

de la agricultura (plantas o animales de granja) se deriva del petróleo, no del sol. El petróleo se necesita para mover tractores y maquinaria de granja, producir energía para elaborar fertilizantes, para cosecha, almacenamiento, preparación, embalaje y distribución de alimentos. Hay que poner en el futuro una confianza mucho mayor en el sol, única fuente de energía libre. M. Calvin, famoso por su trabajo sobre fotosíntesis, recientemente sugirió cultivar como plantas alimenticias las especies que producen grandes cantidades de aceites, terpenos o sustancias químicas, de las cuales pueden extraerse fácilmente compuestos orgánicos industriales o combustibles. J. Levitt, muy conocido por sus trabajos sobre la tensión en las plantas, ha sugerido construir pequeñas estufas en las granjas para convertir las enormes cantidades de desperdicios agrícolas y plantas inútiles en coque para combustible. Ciertamente, con estos métodos, podrían lograrse "cultivos de combustibles" de plantas o regiones de otra forma inútiles para la agricultura para producir energía de manera directa y a bajo costo.

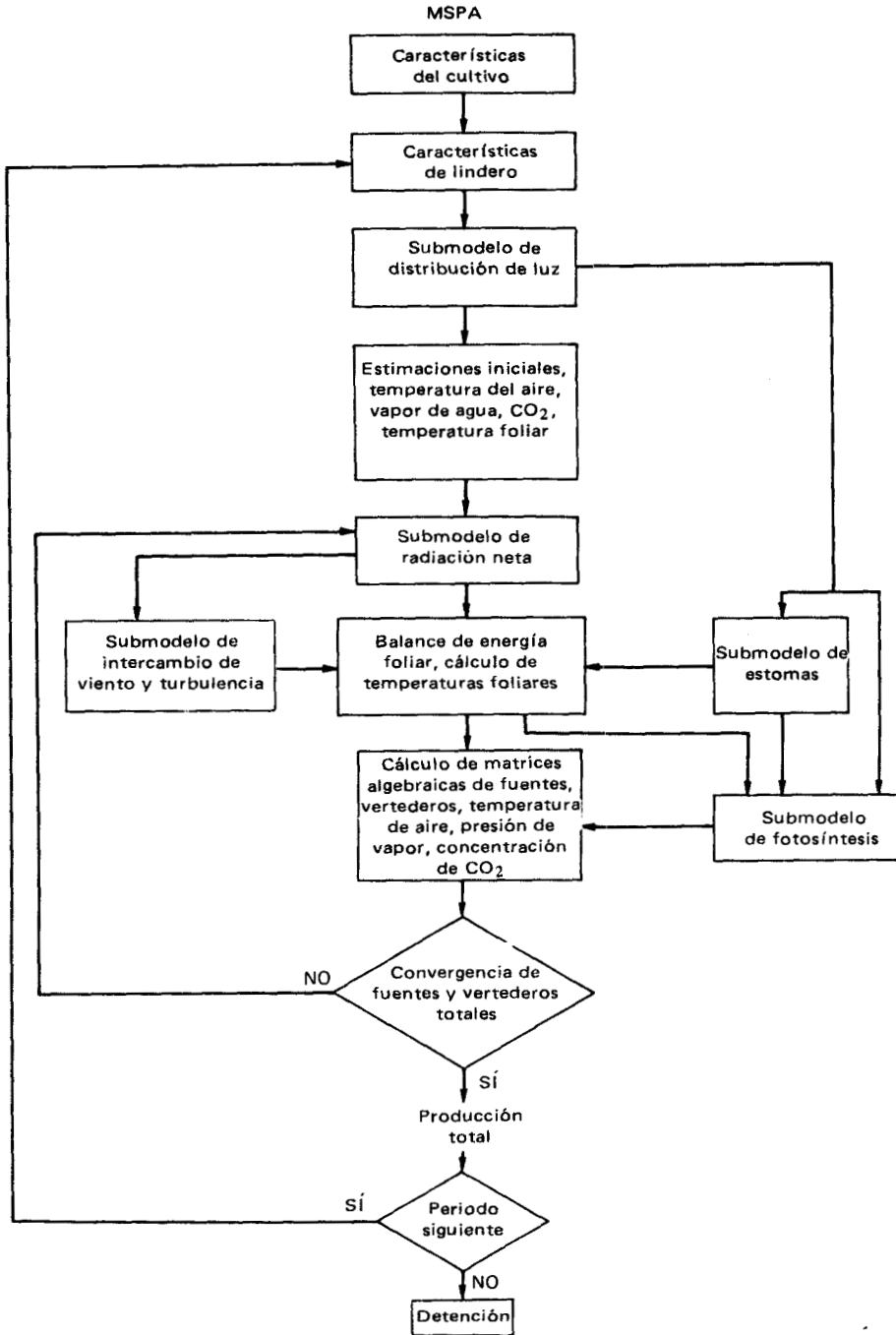


Figura 30-11. El procedimiento general del MSPA, presentado en forma de diagrama de flujo. (De E. Lemon, D.W. Stewart y R.W. Shawcroft: *The sun's work a cornfield*, *Science*, 174:371-378 (1971). Copyright 1971 por la American Association for the Advancement of Science. Utilizada con permiso. Fotografía original cortesía del Dr. Lemon.)

LAS PLANTAS Y LA CONTAMINACIÓN

La contaminación es fundamentalmente un problema de origen humano que daña las plantas (ver Capítulo 28). Sin embargo, del hecho de que las plantas son dañadas por la contaminación se infiere que los contaminantes mismos deben interactuar con las plantas y por lo tanto, consumirse en el proceso. Dicho en otros términos, las plantas pueden ser eficaces absorbentes de contaminantes atmosféricos, siempre y cuando el nivel de contaminación no sea lo bastante alto para matarlas o lesionarlas severamente. Este hecho se ha demostrado mediante experimentos similares a los experimentos de fotosíntesis con $^{14}\text{CO}_2$, en los que se les ha permitido a las plantas absorber sustancias tales como monóxido de carbono, dióxido de azufre y ozono, en cámaras cerradas. Las contaminantes sólo se absorben cuando los estomas están abiertos; cuando permanecen cerrados (como consecuencia de agua escasa, oscuridad, o abundante dióxido de carbono), la absorción de contaminantes se interrumpe.

Debido a que la absorción continúa durante considerables periodos de tiempo, debe concluirse que los contaminantes son metabolizados. Con excepción de algunos de ellos que son orgánicos, poco se sabe aún acerca de las vías metabólicas o los vertederos finales de los contaminantes que se absorben. El ozono probablemente es convertido en oxígeno. Se sabe que el monóxido de carbono es metabolizado activamente por microorganismos y plantas al ingresar a las vías C_1 , y el dióxido de azufre probablemente se utiliza como sulfato en el metabolismo del azufre normal de la planta. Este último punto se apoya en el hecho de que es difícil —si no imposible— cultivar plantas que muestren síntomas típicos de deficiencia de azufre en grandes ciudades industriales. Evidentemente obtienen todo el azufre que necesitan de la atmósfera.

Una consecuencia de la absorción de contaminantes por las plantas es que éstas purifican la atmósfera. De hecho, probablemente las plantas sean de tremenda importancia al reducir la contaminación aérea. La concentración de ozono en Los Angeles, donde la contaminación por esta sustancia es muy severa, disminuye desde más de 150 ppb (partes por billón) hasta menos de 30 ppb, a unas 50 millas de distancia en favor del viento. El ecólogo norteamericano P.E. Waggoner ha calculado que una gran parte de esta disminución se debe a la absorción foliar por la vegetación en los sistemas interyacentes y llegó a la conclusión de que la vegetación que sobrevive a la contaminación realmente puede desempeñar un papel importante en el mejoramiento de un ambiente de contaminaciones.

EL PAPEL DEL FISIÓLOGO VEGETAL

Actualmente la población del mundo se incrementa casi sin control. Sólo un porcentaje muy bajo de la actual población mundial se está alimentando a un nivel mucho más que satisfactorio. Parece inevitable que deba ser de la más alta prioridad la tarea de producir y procesar alimento para el mundo en el futuro cercano. Las sobreproducciones del momento en ciertas áreas de la tierra más afortunadas son fenómenos locales. Se espera que los factores que conducen a la sobreproducción, tales como los problemas de distribución y la economía de demanda, sean resueltos. Luego todos los recursos tecnológicos y científicos del mundo deben aplicarse a los problemas de producción y productividad. La agricultura llegará

inevitablemente a industrializarse y, mediante una centralización de apoyos y dirección, requerirá y utilizará un número mayor de tecnólogos expertos y científicos básicos, muchos de los cuales deben ser fisiólogos vegetales.

Además, la ingeniería ambiental en todos sus aspectos: embellecimiento, creación y mantenimiento de parques y áreas recreativas, depuración de aguas negras y desperdicios, regeneración ambiental, sociología humana y psiquiatría en relación al medio ambiente, demanda ciencia básica y tecnología. Los fisiólogos vegetales se necesitarán en todos los niveles, como tecnólogos, ingenieros, expertos, innovadores, en agricultura y ciencias ambientales. Inevitablemente, los fisiólogos vegetales también deben continuar procurando comprender más a fondo la forma en que trabaja la planta, prosiguiendo en la investigación científica. En consecuencia, la enseñanza y práctica de la fisiología vegetal ocuparán en el futuro un sitio valioso y seguro.

LECTURAS ADICIONALES

- Dansereau, P.: *Biogeography*. The Tonald Press Co., Nueva York, 1957.
- Evans, L.T. (ed.): *Crop Physiology*. Cambridge University Press, Nueva York, 1975.
- Furon, R.: *The Problem of Water - A World Study*. American Elsevier Publishing Co., Inc. Nueva York, 1967.
- Janick, J., R., W. Schery, F.W. Woods y V.W. Ruttan: *Plant Science*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 1974.
- Lemon, E., D.W. Stewart, y R.W. Shawcroft: The Sun's work in a cornfield. *Science*, 174: 371-78 (Oct. 22, 1971).
- Milthorpe, F.L. y J. Moorby: *An Introduction to Crop Physiology*. Cambridge University Press, Nueva York, 1974.
- Page, B.G., y W.T. Thomson: *The Insecticide, Herbicide, Fungicide Quick Guide*, Thomson Publications, Fresno, Calif. 1976.
- Scientific American Books: *The Biosphere* (1970); *Man and the Ecosphere* (1971). W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- Weaver, R.J.: *Plant Growth Substances in Agriculture*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 1972.
- Wittwer, S.H.: *Growth regulants in agriculture*. Outlook on Agriculture, 6: 205-17 (1971).



Índice de autores

- Abeles, M.B. (etileno), 625
Abelson, P.H. (metabolismo de aminoácidos), 223
Addicott, A.B. (abscisión), 594
Addicott, F.T. (ABA), 426, 571, 598; (abscisión), 595
Ahmadjian, V. (simbiosis), 678, 681, 684
Alford, D.K. (nutación), 504
Allard, H.A. (fotoperiodo), 512
Ammirato, P.V. (embriogénesis), 622
Anderson, D.B. (movimiento del agua), 303
Anderson, J.M. (fotosíntesis), 174
Anderssen, F.G. (savia vascular), 329
Andreae, W.A. (conjugación del IAA), 646
Armstrong, D.J. (acción auxínica), 606; (citocininas), 555
Arnett, R.H., Jr. (botánica), 76-84, 87-90
Arney, S.E. (respiración), 144
Arnold, W. (fotosíntesis), 159
Arnon, D.I. (exigencia de cloro), 287; (fotosíntesis), 161; (nutrientes esenciales), 275
Aronoff, S. (transporte por floema), 348
Ashby, E. (heterofilia), 478
Atsatt, P.R. (sistema de defensa), 684
Audus, L.J. (geotropismo), 484

Baker, D.A. (transporte de iones), 325
Bal, A.K. (citología), 52
Barker, W.G. (desarrollo floral), 481
Barlow, P.W. (geotropismo), 486
Barnett, N.M. (acción auxínica), 605
Bassham, J.A. (fotosíntesis), 182, 184, 205
Bebee, G. (iniciación de raíz), 434
Beevers, H. (movilización de las grasas), 457; (respiración), 135, 156
Bendall, F. (fotosíntesis), 161
Benson, A.A. (grasas en plantas marinas), 652

Berlin, J.D. (movimiento del agua), 301, 302
Berry, J.A. (fotorrespiración), 382
Beschel, R. (líquenes), 679
Biddulph, O. (transporte), 332, 333, 340, 345
Bidwell, G. (líquenes), 679
Bidwell, R.G.S. (apertura de yemas), 553; (compartimentalización), 567; (estimulación auxínica de la fotosíntesis), 565; (estimulación auxínica del transporte), 566; (fotorrespiración), 379, 381, 386; (fotosíntesis), 201, 202; (fotosíntesis en algas), 645; (metabolismo del nitrógeno), 244
Bielecki, R.L. (crecimiento), 438
Björkman, O. (fotosíntesis C_4), 394, 395
Black, C.C. (anatomía de la hoja); 190; (CAM), 197; (estructura del cloroplasto), 195; (fotosíntesis), 406; (fotosíntesis C_4 , CO_2 , metabolismo), 196, 205
Black, M. (germinación de la semilla), 577; (germinación y letargo), 458
Blackman, F.F. (difusión de los gases), 354; (fotosíntesis), 159-160
Blinks, L.R. (fotosíntesis), 168
Böhning, R.H. (movimiento del agua), 303
Bollard, E.G. (parasitismo), 716
Bolter, D. (síntesis de proteínas), 244
Boney, A.D. (algas), 565
Bonner, J. (bioquímica), 262; (citología), 50; (fotoperiodo), 515; (respiración), 150, 155
Bonner, W.D. (respiración), 150, 156
Bormann, F.H. (injertos de raíz), 639
Borodin, I.P. (producción cíclica de proteínas), 234
Borthwick, H.A. (fitocromo), 516, 518-20, 524
-

- Bose, J.C. (transmisión del estímulo), 502
 Bouck, B. (polaridad), 431
 Bowling, D.J.F. (absorción de iones), 325
 Boyer, T.C. (deficiencia de cloro), 287
 Bradbeer, W.J. (letargo), 579
 Brauner, L. (geotropismo), 488
 Braungart, D.C. (botánica), 76-84, 87-90
 Bretz, C.F. (crecimiento), 470
 Briggs, G.E. (electrolitos), 325
 Briggs, W.R. (crecimiento), 470; (fitocromo), 523, 547; (fototropismo), 489
 Broeshart, H. (nutrición), 272; (sistema suelo-planta), 292
 Bronk, J.R. (bioquímica), 44
 Brotherton, T. (transporte), 328
 Brown, C.L. (morfoloía del árbol), 640
 Brown, H.T. (difusión a través de estomas), 354-56
 Brown, R.W. (movimiento del agua), 306
 Broyer, T.C. (absorción del agua), 296, (requerimiento de Cl), 287; (transporte activo), 317
 Bruisma, J. (fototropismo), 491
 Brumfield, R.T. (morfogénesis), 465
 Bukovac, M.J. (partenocarpia en manzano), 731
 Büning, E. (ritmo circadiano), 537
 Burbano, J.L. (movimiento del agua), 301
 Burg, A.E. (etileno), 620
 Burg, S.P. (etileno), 602, 620
 Burns, R.C. (fijación del nitrógeno), 213, 244
 Burris, R.H. (CAM), 197; (fotosíntesis), 406; (fotosíntesis C₄), 196, 205
 Burström, H. (transporte activo), 318
 Butler, W. (fotoperiodo), 519, 521
 Calvin, M. (fotosíntesis), 161, 177, 182, 184, 205; (plantas oleaginosas), 742
 Campbell, E. (movimiento del agua), 306
 Camus, G. (diferenciación), 474
 Canny, M.J. (transporte) 340; (transporte por el floema), 348
 Cardini, C.E. (síntesis de sacarosa), 198
 Carnahan, J.E. (fijación del nitrógeno), 211
 Catsky, J. (fotosíntesis), 406
 Chadwick, A.V. (etileno), 602
 Chailakhyan, M.K. (antesina), 534, 535; (estimulación floral), 534, 535; (termoperiodo), 513, 516, 517; (floración) 527, 547, 615; (vernalización) 544
 Chapman, H.D. (deficiencia nutricional), 292
 Cherry, J.H. (citocininas), 618; (senescencia), 592
 Chibnall, A.C. (metabolismo de proteínas), 244; (senescencia), 592
 Childers, N.F. (nutrición), 279
 Cholodny, N.K. (antesina), 534; (geotropismo), 486
 Chupp, C. (agallas), 665; (enfermedad) 671
 Cleland, R.E. (desarrollo), 438; (efecto del IAA), 604, 605
 Clowes, F.A.L. (citología), 49, 50, 55, 74; (morfogénesis), 465, 466
 Collander, R. (permeabilidad), 310
 Cooper, J.P. (fotosíntesis), 406
 Cooper, W.C. (iniciación de raíz), 434
 Cordes, E.H. (bioquímica), 104
 Cori, C. (síntesis del almidón), 246
 Cote, W.A. (estructura de la madera), 639
 Crafts, A.S. (transporte), 327; (transporte por floema), 348
 Craig, W.R. (desarrollo floral), 481
 Craigie, J.S. (respuesta osmótica), 650
 Crane, J.C. (fitohormona), 458
 Cresswell, M.M. (crecimiento), 438
 Crisp, C.E. (transporte por el floema), 348
 Cronquist, A. (geografía vegetal), 708-10
 Cumming, B.G. (ritmos), 541, 547
 Curtis, O. F. (transporte), 341
 Cutting, C.V. (metabolismo del nitrógeno), 249
 Dainty, J. (transporte de iones), 326; (transporte por el floema) 348
 Daniel, T.W. (movimiento del agua), 306
 Danielli, J.F. (estructura de la membrana), 51
 Dansereau, P. (biogeografía), 726, 727, 745; (distribución de plantas) 714-16
 Darwin, C. (fitohormonas), 421; (nutación), 505; (potencial de acción), 503
 Datta, A. (citocinina), 618
 Davies, P.J. (auxina), 625; (citocinina), 617; (desarrollo), 438; (letargo), 574, 575
 Davis, L.A. (abscisión), 595
 Davson, H. (estructura de la membrana), 51
 Dawson, E.Y. (biología marina), 565
 De la Fuente, R.K. (abscisión), 596, 597; (fototropismo), 490; (geotropismo), 488
 De Saussure, N.T. (fotosíntesis), 159
 Devlin, R.N. (respiración), 146
 De Vries, H. (transporte), 341
 Dixon, H. (cohesión del agua), 303
 Donaldson, L.A. (anatomía de la hoja), 190
 Donnan, F.G. (equilibrio de Donnan), 313-14
 Dörr, I. (infestación de cúscula), 670
 Downes, R.J. (crecimiento), 505
 Dumbroff, E.B. (absorción del agua), 298
 Durzan, D.J. (metabolismo del nitrógeno), 244
 Eagles, C.F. (letargo), 575
 Eames, A.J. (estomas), 350, 351
 Ehleringer, J. (fotosíntesis C₄), 394
 Ehrlich, P.R. (alcaloides), 243
 Eidt, D.C. (letargo), 571
 El-Antably, H.M. (letargo), 572

- Ellis, R.J. (síntesis proteica), 244
 Emerson, R. (efecto Emerson), 167;
 (fotosíntesis), 160, 168;
 Engelbrecht, L. E. (citocininas), 564, 613;
 (senescencia) 591, 615
 Epstein, E. (absorción de iones), 324;
 (nutrición mineral), 292
 Esashi, Y. (etileno), 515; (germinación),
 511-13; (letargo) 580-81, 583, 586
 Esau, K. (anatomía), 91
 Escombe, F. (difusión a través de los
 estomas), 354
 Etherton, B. (transporte activo), 319
 Evans, G.C. (crecimiento), 438
 Evans, L.T. (ambiente), 722; (fisiología de
 cultivos), 745; (fitocromo), 524;
 (inducción floral), 547; (transporte del
 estímulo floral), 529
 Evans, M.L. (hormonas), 625
 Evans, W.H. (GA), 612
- Fawcett, C.H. (fitohormonas), 482
 Feierabend, J. (efecto de la citocinina), 616
 Fensom, D.S. (transporte), 341, 343
 Ferguson, A.R. (crecimiento), 438
 Field, P. (movilización de nutrientes), 556,
 557
 Fisher, D.B. (anatomía del floema), 337
 Fletcher, R.A. (senescencia), 590, 592
 Flint, L.H. (fotoperiodo), 518
 Folkes, B.F. (respiración), 143
 Forrester, M.L. (respiración), 148
 Forward, D.F. (respiración), 156
 Foster, G.N. (anatomía), 85
 Foster, R.J. (transporte activo), 319
 Fox, J.E. (citocinina), 617
 Franke, W.W. (envoltura nuclear), 74
 Fratianne, G.D. (estímulo floral), 531
 Fried, M. (nutrición), 272; (sistema
 suelo-planta), 292
 Fujino, M. (estomas), 363
 Furon, R. (agua), 745
- Galston, A.W. (citocinina), 617; (desarrollo),
 438; (letargo) 573-75; (nictinastia), 499;
 (pulvinus), 499
 Gardner, G. (enlace hormonal), 625
 Garner, W.W. (fotoperiodo), 512
 Gauch, H.G. (nutrición), 292
 Gibbs, M. (fotosíntesis), 205
 Glaziou, K.T. (acción de la auxina), 606
 Gleason, H.A. (geografía vegetal), 708-11
 Goddard, D.R. (respiración en árboles),
 637
 Goebel, K. (dominancia apical), 561
 Goldsmith, M.H.M. (transporte de la auxina),
 505, 625
 Good, N.E. (fosforilación fotosintética), 176
 Goodman, R.N. (enfermedad), 671
- Goodwin, R.H. (respiración en árboles), 637
 Gordon, J.C. (nutrición con carbono), 552
 Gorham, P.R. (transporte por el floema),
 348
 Govindjee (fotosíntesis), 205
 Graham, C.F. (desarrollo), 438
 Grant, B.F. (cloroplasto), 60
 Green, T.G.A. (simbiosis), 680
 Gregory, F.G. (producción cíclica de
 proteínas), 234, 235; (vernalización),
 542, 543
 Gregory, R.P.F. (fotosíntesis), 205
 Greyson, R.I. (desarrollo de la flor), 481
 Gunckel, J.E. (morfogénesis), 463, 464
- Haberlandt, G. (embriogénesis), 450;
 (totipotencialidad), 428
 Hager, A. (geotropismo), 488
 Halaban, R. (nictinastia), 501
 Haldane, J.B.S. (evolución), 204
 Hales, S. (fotosíntesis), 159
 Hall, J.L. (transporte de iones), 325
 Hall, R.H. (citocininas), 625; (interacción
 hormonal), 622
 Halperin, W. (embriogénesis), 451;
 (morfogénesis), 438
 Hamner, K.C. (inducción floral), 537, 539;
 (fotoperiodo), 513; (ritmos), 541
 Handler, P. (biología), 8
 Hansel, H. (termoperiodo), 543
 Hansen, E. (fisiología del fruto), 458
 Hanson, A.D. (senescencia), 593
 Hardy, R.W.F. (fijación del nitrógeno), 213,
 244
 Hartmann, K.M. (fitocromo), 524
 Hartt, C.E. (fotosíntesis C₄), 189
 Hassid, W. (síntesis de celulosa), 246
 Hatch, M.D. (fotosíntesis), 205, 406;
 (fotosíntesis C₄), 189
 Hattersley, P.W. (RuBPCasa), 192, 193
 Haug, A. (alginato), 651
 Haupt, W. (fitocromo), 522
 Hawker, L.E. (geotropismo), 485
 Haxo, F.T. (fotosíntesis), 168
 Heath, O.V.S. (estomas), 365, 374
 Heber, U. (fortalecimiento a la congelación),
 696; (resistencia a la helada), 696
 Heinz, D.E. (abscisión), 595
 Hellebust, J.A. (absorción de nutrientes),
 647
 Hellmers, H. (crecimiento), 505
 Hellriegel, H. (fijación del nitrógeno), 207
 Henckel, P.A. (resistencia a sequía), 692
 Hendricks, S.B. (fitocromo), 516, 518, 524;
 (letargo), 598
 Hertel, R. (geotropismo), 488
 Heslop-Harrison, J. (desarrollo floral), 441
 Hew, C.S. (control hormonal del transporte),
 562; (fotorrespiración), 379

- Hewitt, E.J. (metabolismo del nitrógeno), 244
- Heyn, A.N.J. (acción del IAA), 604
- Hicks, R.M. (membranas), 74
- Highinbotham, N. (transporte activo), 319
- Highkin, H. (crecimiento de la planta), 429; (respuesta al *stress*), 688
- Hill, M.N. (el mar), 565
- Hill, R. (reacción de Hill), 161; (transporte de electrones), 152, 159
- Hillman, J. (letargo), 572
- Hillman, W.S. (fitocromo), 523; (floración), 547
- Hindman, J.L. (desarrollo floral), 481
- Hintikka, V. (distribución de las plantas), 713, 717
- Hoagland, D.R. (transporte), 331, 332; (transporte activo), 316
- Hofstra, G. (exportación del fotosintetizado), 554; (fotosíntesis), 553
- Holsten, R.D. (crecimiento), 427; (embriogénesis), 449
- Hooke, R. (teoría celular), 45; (transporte), 328
- Hope, A.B. (electrolitos), 325
- Horne, R.W. (membranas), 74
- Horton, R.F. (abscisión), 597; (senescencia), 590
- Humphries, E.C. (movilización de nutrientes), 559
- Ingen-Housz, J. (fotosíntesis), 159
- Jacob, F. (control genético), 416
- Jacobs, W.P. (diferenciación), 475
- Jaffe, L. (polaridad), 431
- Jaffe, M.J. (efecto del fitocromo en la raíz), 524
- Jagendorf, A.T. (transporte fotosintético de electrones), 176
- James, W.O. (respiración), 144
- Janick, J. (agricultura), 8; (botánica), 745
- Jarvis, P.G. (fotosíntesis), 406
- Johri, B.M. (citocininas), 613
- Jones, R.J. (estomas), 365
- Jones, R.L. (crecimiento), 471; (GA), 610
- Joy, K. (transporte), 555
- Juniper, B.E. (citología), 49, 50, 55, 74; (geotropismo), 486, 488, 505; (morfogénesis), 466
- Kamen, M.D. (fotosíntesis), 160
- Keller, T. (fisiología de los árboles), 640
- Kellerman, M.C. (geografía), 722
- Kende, H. (ligamiento hormonal), 625; (senescencia), 593
- Kent, A.E. (crecimiento), 427; (embriogénesis), 449
- Key, J.L. (acción auxínica), 605, 606; (metabolismo de hormonas y ácidos nucleicos), 625
- Khan, A.A. (letargo), 574-76; (movilización de nutrientes), 559
- Király, Z. (enfermedad), 671
- Kitchen, H.B. (nutrición), 292
- Klebs, G. (madurez a floración), 508
- Kortschack, H.P. (fotosíntesis C₄), 189
- Kosuge, J. (regulación de enzimas en la fotosíntesis), 567
- Kozłowski, T.T. (fisiología de árboles), 640; (fotosíntesis en árboles), 551
- Kramer, P.J. (absorción de agua), 297; (fisiología de árboles), 639; (transpiración), 374
- Krebs, H. (ciclo de Krebs), 117
- Kretovich, V.L. (metabolismo de aminoácidos), 219, 229
- Kriedemann, P.E. (estomas), 360
- Krikorian, A.D. (control químico del crecimiento), 438
- Krotkov, G. (fotorrespiración), 379; (respiración), 148; (transporte), 555
- LaCour, L.F. (poros nucleares), 74
- Leatsch, W.M. (desarrollo), 438
- Lam, S. (fototropismo), 490, 491
- Lang, A. (alargamiento celular), 611; (citocininas), 564; (crecimiento) 470; (desarrollo floral), 441; (estímulos florales), 534; (vernalización), 544
- Larcher, W. (ecología fisiológica), 722
- Larson, P.R. (nutrición del carbono), 552
- Larson, S. (dimorfismo de cloroplastos), 390
- Lazell, S.K. (anatomía), 85
- Ledbetter, M.C. (citología), 74
- Lehninger, A.L. (bioenergética), 115
- Leloir, L.F. (síntesis de sacarosa), 198; (transglicosilación), 245
- Lemon, E. (micrometeorología), 374; (modelo matemático del crecimiento), 739, 742, 743, 745
- Leopold, A.C. (abscisión), 596, 597; (fototropismo), 488, 490, 491; (germinación), 511; (geotropismo), 485, 486, 488; (letargo), 580-81, 583, 586; (transporte de auxinas), 601
- Letham, D.S. (citocinina), 614
- Levin, W.B. (apertura de yemas), 553; (efecto del oxígeno en la fotosíntesis), 201; (estimulación auxínica del transporte), 566; (estimulación auxínica de la fotosíntesis), 565; (fotorrespiración), 381
- Levine, R.P. (fotosíntesis), 171
- Levitt, J. (absorción del agua), 294; (cultivos energéticos), 742; (estomas), 364; (*stress*), 702; (resistencia a la helada), 695; (transporte activo), 316; (tolerancia al calor), 693

- Lewis, D. (simbiosis), 684
 Liebig, J. von (ley de los factores limitantes), 704
 Lin, C.Y. (acción auxínica), 605
 Link, A.J. (transporte), 554
 Lipmann, F. (compuestos de alta energía), 106; (metabolismo del azufre), 282
 Lister, G.R. (transporte), 555
 Little, C.H.A. (letargo), 571
 Lockhart, J.A. (factores del crecimiento), 438
 Loomis, R.S. (desarrollo), 475
 Lopushinsky, W. (transporte), 335
 Lorentz, O. (transporte), 327
 Lorimer, G.H. (fotorrespiración), 382
 Lowry, W.P. (clima), 374
 Lyon, J.L. (ácido abscísico), 598; (letargo), 572
 Lysenko, T.D. (vernalización), 541

 Maas, W. (líquenes), 679
 McAllister, E.D. (fotoperiodo), 518
 McCree, K.J. (respiración), 400
 McCully, M.E. (desarrollo), 438
 MacDaniels, L.H. (estomas), 350-51
 McDowell, R.H. (química de las algas), 565
 McKee, H.S. (metabolismo del nitrógeno), 244
 McLachlan, J. (fotosíntesis en algas), 645
 Machlis, L. (crecimiento del tubo polínico), 442
 MacRobbie, E.A.C. (transporte), 340; (transporte por floema), 348
 Maheshwari, S.C. (floración), 615
 Mahler, H.R. (bioquímica), 104
 Mahon, J. (citología), 58
 Maksymowich, R. (desarrollo de la hoja), 482
 Mansfield, T.A. (estomas), 358, 360
 Mann, K.H. (productividad de las algas), 642
 Mapes, M.O. (crecimiento), 427; (embriogénesis), 449
 Markham, R. (membranas), 74
 Markle, J. (transporte), 332, 333
 Marme, D. (fitocromo), 547, 625
 Marshall, B. (fotosíntesis C₄), 395
 Maskell, D.J. (transporte), 340
 Mason, T.G. (transporte), 340
 Matthews, R.E.F. (parasitismo), 671
 Mayer, R. (fotosíntesis), 159
 Mazur, P. (helada), 694
 Meidner, H. (estomas), 358
 Melchers, G. (termoperiodo), 544
 Meyers, B.S. (movimiento del agua), 303
 Meyers, R.M. (abscisión), 596
 Middleton, J.T. (contaminación), 699
 Milborrow, B.V. (ABA), 625
 Miller, C.O. (citocininas), 424, 613; (morfogénesis), 461
 Miller, E.C. (nutrición), 274
 Milthorpe, F.L. (fisiología de cultivos), 745
 Mitchell, P. (hipótesis quimioosmótica), 107; (síntesis fotosintética del ATP), 176
 Mohr, H. (fotoperiodo), 522
 Molisch, H. (senescencia), 590
 Mollenhauer, H.H. (aparato de Golgi), 57
 Möller, C.M. (metabolismo en árboles), 631
 Monod, J. (control genético), 416
 Mooney, H. (fotosíntesis C₄), 394, 395
 Moorby, J. (fisiología de cultivo), 745
 Moose, C.A. (transporte), 329
 Morey, P.R. (movimiento del agua), 301
 Morré, D.J. (abscisión), 595; (aparato de Golgi), 57
 Mortimer, D.C. (transporte), 334
 Mothes, K. (citocininas), 564; (senescencia), 591, 615, 616
 Mowat, J. (transporte activo), 317
 Mühlethaler, K. (citología), 51
 Müller, D.G. (sirenina), 565
 Müller, M.D. (metabolismo en árboles), 631
 Muller, W.H. (citología), 55
 Münch, E. (apoplasto/simplasto), 295; (transporte), 338-39
 Munn, R.E. (meteorología), 374
 Muscatine, L. (simbiosis), 684
 Mussell, H.W. (abscisión), 595

 Nair, H. (transporte activo), 317
 Nelson, C.D. (control hormonal del transporte), 563; (distribución del asimilado), 567; (respiración), 148 (transporte), 328, 342, 555
 Nichiporovitch, A. (efecto de la luz azul), 203
 Nicholson, F. (fotosíntesis C₄), 395
 Nielsen, J. (metabolismo en árboles), 631
 Nitsch, J.P. (desarrollo del fruto), 451, 452
 Nobs, N. (fotosíntesis C₄), 395
 Nogai, K. (senescencia), 591
 Northcote, D.H. (citología), 50; (diferenciación), 482; (membranas), 74
 Nutman, P.S. (fijación del nitrógeno), 244

 Oaks, A. (compartimentalización), 567; (metabolismo de aminoácidos), 457
 O'Brien, T.P. (desarrollo), 438
 Occam, W. (principio de), 599
 O'Connor, M. (resistencia a la helada), 702
 O'Dowd, D.J. (sistemas de defensa), 584
 Olien, C.R. (resistencia a la helada), 696
 Oparin, A.I. (evolución), 204
 Oppenheimer, C.H. (microbiología marina), 565
 Osborne, D.J. (abscisión), 597
 Osmond, C.B. (CAM), 398; (fotorrespiración), 382; (fotosíntesis), 205, 406; (localización de la RuBPCasa), 194

- Page, B.G. (herbicidas), 745
 Paleg, L.G. (efecto del GA), 429
 Park, R.B. (fotosíntesis), 174
 Parke, P.V. (anatomía), 91
 Passioura, J.B. (transportación), 348;
 (transporte), 567; (transporte de iones),
 326;
 Pasteur, L. (efecto Pasteur), 135
 Pate, J.S. (movilización de nutrientes), 557;
 (nutrición de semillas), 556; (simbiosis),
 583; (transporte), 556
 Paton, E. (citología), 54; (cloroplasto), 60
 Pease, R.W. (movimiento del agua), 301
 Peel, A.J. (transportación), 348; (transporte
 de nutrientes), 507
 Percival, E. (química de las algas), 565
 Perry, T.O. (letargo en árboles), 640
 Peterson, R.L. (crecimiento del tallo), 469
 Peusner, L. (bioenergética), 115
 Phillips, D.R. (senescencia), 590
 Phillips, I.J.D. (crecimiento), 471;
 (diferenciación), 438; (dominancia
 apical), 505; (GA), 610; (hormonas del
 crecimiento), 625
 Pickett-Heapes, J.D. (citología), 50
 Pierson, D.R. (absorción del agua), 298
 Pitman, M.G. (transporte activo), 317
 Pizzolato, T.O. (movimiento del agua), 301
 Porter, K.C. (citología), 74
 Postmas, C. (infestación por cúscura), 699
 Pratt, C.J. (nutrientes del suelo), 271
 Preiss, J. (regulación enzimática en la
 fotosíntesis), 567
 Preston, R.D. (pared celular), 74
 Pridham, J.B. (citología), 74; (vías de
 biosíntesis), 262
 Priestly, J. (fotosíntesis), 159
 Prjanishnikoff, D.N. (metabolismo de las
 amidas), 231; (nutrición), 457
 Puckett, K. (contaminación con líquenes),
 718
 Purves, W.K. (síntesis de IAA), 603
 Purvis, O.N. (termoperiodo), 542, 543, 545

 Racker, E. (bioenergética), 74; (estructura
 de la pared celular), 52, 54
 Randolph, L.F. (desarrollo), 479
 Raven, J.A. (fotosíntesis y fotorrespiración),
 401-03; (respiración), 404
 Raven, P.H. (alcaloides), 243
 Rawson, H.M. (exportación del
 fotosintetizado), 554; (fotosíntesis), 553
 Ray, P.M. (dominancia apical), 496; (acción
 auxínica), 608
 Ray, T.S. (escototropismo), 493
 Rayle, D.L. (plasticidad de la pared celular),
 605
 Renner, O. (cohesión del agua), 303
 Ricca, U. (transmisión del estímulo), 502

 Rice, H.V. (fitocromo), 547
 Richards, F.J. (crecimiento), 438
 Richardson, A. (citocininas), 564
 Richardson, D.H.S. (contaminación por
 líquenes), 718
 Richardson, M. (transporte), 348
 Rier, J.P. (diferenciación), 475, 476
 Robertson, J.D. (estructura de las
 membranas), 51
 Robertson, R.N. (electrolitos), 325
 Robinson, T. (constituyentes orgánicos), 262
 Rosen, W.G. (crecimiento del tubo polínico),
 442; (polen), 458
 Ross, T.D. (letargo), 579
 Ruben, S. (fotosíntesis), 160
 Russell, B.W. (condiciones del suelo), 292
 Ruttan, V.W. (agricultura), 8; (botánica),
 745

 Sachs, J. (crecimiento), 414; (hidroponia),
 276
 Sachs, R.M. (alargamiento del tallo), 482;
 (crecimiento), 470
 Sagar, G.R. (movilización de nutrientes), 559
 Salisbury, F.B. (anatomía), 91; (floración),
 458, 526, 527, 536, 547
 Sane, P.V. (fotosíntesis), 174
 Sarkissian, I. (efectos del IAA), 429
 Sasaki, S. (fotosíntesis), 551
 Satter, R.L. (nictinastia), 449; (pulvinus),
 499
 Saunders, P.F. (letargo), 598
 Scharder, H. (estratificación), 578
 Schery, R.W. (agricultura), 8; (botánica),
 745
 Schneider, E.A. (auxina), 625
 Schneider, G. (morfactina), 621, 622
 Schopfer, P. (fitocromo), 625
 Schutte, K. (elementos en traza), 325
 Schwabe, W.W. (floración), 458
 Scott, G.D. (simbiosis), 684
 Scott, T.K. (crecimiento), 470
 Sen, P.K. (producción cíclica de
 proteínas), 234, 235
 Sen, S.P. (citocininas), 618
 Senebier, J. (fotosíntesis), 159
 Sestak, Z. (fotosíntesis), 406
 Seth, A.K. (transporte), 561
 Shantz, E. (difenilurea), 618
 Sharp, W.R. (morfogénesis), 463, 464
 Shaw, A.C. (anatomía), 85
 Shaw, M. (parasitismo), 670, 671
 Shaw, R.H. (climatología), 374
 Shawcroft, R.W. (micrometeorología), 374;
 (modelo del crecimiento), 742-44
 Shel Drake, A.R. (producción de hormonas),
 625
 Sheps, L.O. (desarrollo), 482; (mosaico de
 la hoja), 721

- Sherf, A.F. (agallas), 665; (enfermedad), 671
 Shiroya, M. (transporte), 555
 Sibaoka, T. (movimientos rápidos), 505
 Siegelman, H.W. (fitocromo), 521
 Siminovitch, D. (resistencia a la helada), 695
 Skoog, F. (acción auxínica), 604;
 (citocinina), 424, 613, 614; (dominancia apical), 496; (morfogénesis), 461, 462
 Slack, C.R. (fotosíntesis C₄), 189
 Slankis, V. (micorrizas), 675, 676
 Slatyer, R.O. (fotosíntesis), 205, 406;
 (relaciones con el agua), 308
 Smith, D.C. (simbiosis), 680, 682, 684
 Smith, H. (fitocromo), 524, 525
 Snow, M. (desarrollo), 473; (dominancia apical), 496
 Snow, R. (desarrollo), 473; (dominancia apical), 496
 Sondheimer, E. (letargo), 573
 Spanner, D.C. (transporte), 343
 Spanswick, R.M. (transporte activo), 320
 Strivastava, L.N. (transporte por el floema), 348
 Stahl, E. (geotropismo), 485
 Stalfelt, M.G. (transpiración), 368
 Stange, L. (diferenciación), 438
 Steeves, T.A. (desarrollo), 438; (iniciación del cambium), 476
 Steinberg, R.A. (nutrición de la planta), 290
 Steponkus, P. (resistencia a la helada), 695
 Stern, H. (división celular), 438
 Stern, W.L. (botánica), 8
 Steward, F.C. (botánica), 91; (control químico del desarrollo), 438;
 (crecimiento), 427, 438; (desarrollo), 438; (desarrollo floral), 481;
 (embriogénesis), 44-49, 451;
 (hormonas), 446, 625; (metabolismo de las amidas), 230, 231; (metabolismo del nitrógeno), 244; (morfogénesis), 462;
 (nutrición), 292; (producción cíclica de proteínas), 234; (relaciones con el agua), 308; (respiración), 156; (transporte), 348;
 (transporte de iones), 326;
 (totipotencialidad), 428
 Steward, W.D.P. (fijación del nitrógeno), 209, 210, 212, 244; (fisiología de las algas), 565
 Stewart, D.W. (micrometeorología), 374;
 (modelo del crecimiento vegetal), 742, 743, 745
 Stocking, C.R. (dimorfismo de cloroplastos), 390
 Stout, P.R. (deficiencia de cloro), 287;
 (nutrientes esenciales), 275; (transporte), 331, 332
 Street, H.E. (crecimiento de la raíz), 482
 Strong, D.R. (escototropismo), 493
 Summer, D.C. (letargo), 572
 Sussex, I.M. (desarrollo), 438
 Sutcliffe, J. (efecto de la temperatura), 702;
 (relaciones con el agua), 308
 Swain, T.S. (vías de biosíntesis), 262
 Swanson, C.A. (transporte por el floema), 348
 Sweeney, B.M. (relojes biológicos), 547
 Taylorson, R.B. (letargo), 598
 Tepfer, S.A. (desarrollo de la hoja), 481
 Thaine, R. (transporte), 340
 Thimann, K.V. (acción auxínica), 607;
 (acción hormonal), 625; (auxina), 420;
 (dominancia apical), 496;
 (geotropismo), 486; (reacción de la madera), 635; (sustancias de crecimiento), 438
 Thompson, W.T. (herbicidas), 745
 Thorne, G.N. (movilización de nutrientes), 559
 Thornley, J.H.M. (modelos matemáticos), 438
 Tibbitts, T.W. (nutación), 504
 Tippo, O. (botánica), 8
 Tolbert, N.E. (vía de glicolato), 187
 Torrey, J.G. (crecimiento de la raíz), 467;
 (desarrollo), 438, 475; (desarrollo floral), 440; (hormona de la raíz), 505;
 (hormonas de la raíz), 625
 Tournois, J. (fotoperiodo), 512
 Trench, R.K. (simbiosis), 682
 Troughton, J.A. (anatomía de la hoja), 190
 Tseng, T.K. (acuacultivo), 643
 Vaadia, Y. (resistencia a la sequía), 692
 Van den Honert, J.H. (transporte), 342
 Van Niel, C.B. (fotosíntesis), 160
 Van Staden, J. (letargo), 586
 Varner, J. E. (bioquímica), 262; (citología), 51; (efecto de GA), 429; (GA), 612;
 (inducción de enzimas), 456; (respiración), 151, 155
 Vegis, A. (letargo), 584, 585
 Venkataraman, R. (floración), 615
 Vickery, H.G. (producción cíclica de proteínas), 234
 Villiers, T.A. (letargo), 598
 Visser, T. (estratificación), 578
 Vogt, E. (crecimiento), 494, 495
 Volger, H.G. (resistencia a la helada), 696
 Von Liebig, J. (factores limitantes), 704
 Von Sachs, J. (hidroponia), 275
 Waggoner, P.E. (contaminación), 744
 Wagner, E. (ritmos), 547
 Wain, R.L. (sustancias de crecimiento), 482
 Walker, D.A. (RuBPCasa), 184
 Warburg, O. (aparato Warburg), 150;
 (fotosíntesis), 160, 163

- Ward, W. (fotosíntesis C₄), 395
 Wardell, W.L. (estímulo floral), 531
 Wardlaw, C.W. (desarrollo), 473
 Wardlaw, I.F. (transportación), 348;
 (transporte), 567; (transporte de iones),
 326
 Wardrop, A.B. (reacción de la madera), 634
 Wareing, P.F. (ácido abscísico), 426;
 (desarrollo), 438; (diferenciación), 438;
 (germinación de la semilla), 577;
 (letargo), 571-74, 582, 583, 586, 598;
 (transporte), 561
 Watson, J.D. (biología molecular), 44
 Watson, L. (localización de la RuBPCasa),
 194
 Weatherly, P.E. (absorción del agua), 300
 Weaver, R.J. (alargamiento del tallo), 731
 (sustancias de crecimiento), 745
 Webb, D.P. (letargo), 586
 Webster, G.C. (metabolismo del nitrógeno),
 244
 Weiser, C.J. (resistencia al frío), 702
 Wellensiek, S.J. (estímulo floral), 530;
 (termoperiodo), 543
 Wells, B. (poros del núcleo), 74
 Went, F. (auxina), 421; (crecimiento de la
 hoja), 477; (desarrollo), 482; (dispersión
 de los nutrientes), 561; (geotropismo),
 486; (mosaico de la hoja), 721;
 (requerimientos de la temperatura),
 734, 738
 Westley, J. (catálisis enzimática), 115
 Wetmore, R.H. (diferenciación), 475, 476;
 (polaridad), 432
 White, E.H. (química), 44
 White, P.R. (crecimiento del embrión), 445;
 (cultivo de tejidos), 465
 Wiebe, H.H. (movimiento del agua), 306
 Wightman, F. (auxina), 625; (síntesis de
 IAA), 258
 Wilcoxon, F. (efecto auxínico), 433
 Wilfarth, H. (fijación del nitrógeno), 207
 Wilkins, M.B. (crecimiento y desarrollo),
 438, 483
 Williams, E.J. (transporte activo), 320
 Williams, F.E. (potencial de acción), 503
 Williams, M.W. (manzanas), 729
 Williams, R.F. (crecimiento de la hoja), 482
 Williams, S.E. (sistema sensitivo de la
 planta), 505
 Willis, A.J. (respiración), 143
 Wittwer, S.H. (reguladores del crecimiento),
 745
 Wolstenholme, G.E.W. (daño por helada),
 702
 Woo, K.C. (fotorrespiración), 382
 Wood, R.K.S. (enfermedad), 671
 Woodell, S.R.J. (xerófitas), 702
 Woods, F.W. (botánica), 8, 745
 Woolhouse, H.W. (envejecimiento), 598;
 (letargo), 702
 Yarwood, A. (síntesis protéica), 244
 Yarwood, C.E. (parasitismo), 671
 Yemm, E.W. (germinación), 455;
 (metabolismo de las amidas), 230, 232;
 (respiración), 143, 148, 156
 Yomo, H. (efecto de), 429
 Zaitlin, M. (enfermedad), 671
 Zeevart, J.A.D. (estímulo floral), 530;
 (floración), 547
 Zelitch, I. (fotorrespiración), 382;
 (fotosíntesis), 406
 Zimmerman, M.H. (formación de la
 madera), 634, 635; (formación de la
 raíz), 640
 Zimmerman, P.W. (efecto de la auxina), 433
 Zimmerman, U. (transporte de iones), 326
 Zollkoffer, C. (geotropismo), 485

Índice de nombres de plantas

- Abedul amarillo, *Betula alleghaniensis* (micorriza) 675
Abedul blanco (daño por contaminación) 700
Abedul (germinación) 577; (ruptura de yema) 574; *Betula pubescens* (latencia) 582
Abeto noruego, *Picea abies* (distribución) 713, 717
Abrojo, *Xanthium pennsylvanicum* (estadios de floración, 527, 528; (fotoperiodo) 514, 515; (latencia) 519, 580; *Strumarium* (floración) 538
Acacia salicinae (heterofilia), 478
Acebo, *Ilex aquifolium* (fotoperiodo) 514
Acer, arce (hoja C₃) 389; (hoja de sol/hoja de sombra) 352; (latencia) 570
A. pseudoplatanus (latencia) 571
A. rubrum, arce rojo (competencia) 718
A. saccharum, arce azucarero (competencia) 718; (distribución) 713; (latencia) 586
Acetabularia (efecto de citocinina) 618; (fototaxia) 648; (ritmicidad) 540
Agallas de roble (agallas) 667; (estomas) 351
Agave, maguey (senescencia) 587
A. glabriuscula (fotosíntesis C₃) 394, 395
Agrobacterium tumefaciens (producción de IAA) 663; (tumor) 463
Agropyron smithii, triguillo (fotoperiodo) 514
Agrostis palustris, grama doblada (fotoperiodo) 514
Alcachofa (efecto de AG) 732, 733
Alcachofa de Jerusalem, *Helianthus tuberosum* (inulina) 246; (fotoperiodo) 514
A. chroococcum (efecto del vanadio) 290
Algodón (absorción de agua) 301; (efecto del CCC) 736; *Gossypium hirsutum* (fotoperiodo) 514
Alisma plantago (transpiración) 354
Aliso, *Alnus* (fijación de nitrógeno) 207
Alium (pared celular) 52
Alnus, aliso (fijación de nitrógeno) 207
Alpiste gigante, *Phalaris arundinacea* (resistencia a patógenos) 658
Alpiste, *Phalaris arundinacea* (fotoperiodo) 514
Amapola (alcaloides) 243
Amapola de California (requerimiento de temperatura) 738
Ampelopsis hederacea (transpiración) 354
Anabaena (fijación de nitrógeno) 211; (simbiosis) 683, 684
Anethum graveolens, anís (fotoperiodo) 514
Antirrhinum, boca de dragón (germinación) 77
Apio (efecto de AG) 732, 733
Aquileiga formosa (desarrollo floral) 481
Arándano (deficiencia de boro) 285; (efecto de AG) 732, 733
Araucaria heterophylla, pino de Isla Norfolk (daño por contaminación) 699
Arce, *Acer* (hoja C₃) 389; (hoja de sol/sombra) 352; (latencia) 570; *A. saccharum* (latencia) 586
Arce azucarero, *Acer saccharum* (competencia) 718; (distribución) 713, 716
Arce rojo, *Acer rubrum* (competencia) 718
Arum (respiración) 141, 146, 372
Arroz (efecto de Ehtrel) 736; *Oryza sativa* (fotoperiodo) 514
A. sabulosa (fotosíntesis C₄) 394; 395
Atrapamoscas, *Drosera* (movimiento nástico) 503; (trampa) 502

- Atriplex* (acumulación de sales) 697;
(acumulación de sodio) 289;
(tolerancia al calor) 692
- Ascophyllum nodosum* (asociación epifítica) 674
- Ash, *Fraxinus* (senescencia) 593; *F. ornus* (germinación) 573
- Aspergillus niger* (requerimiento de galio) 289
- Astragalus*, astrágalo (absorción de selenio) 289; (envenenamiento por selenio) 291
- Avellano, *Corylus avellana* (germinación de semillas) 579
- Avena (absorción de agua) 298; (auxina) 419; (efecto del CCC) 737; (efecto del Ethrel) 737; (enfermedad "gray speck") 285; (fotoperiodo) 514; (transporte activo) 320; *Avena sativa* (crecimiento) 495
- Avena sativa*, avena (absorción de agua) 298; (crecimiento) 495; (fotoperiodo) 514
- A. vinelandii* (fijación de nitrógeno) 212
- Azalia* (efecto de CCC) 736
- Azolla* (fijación de nitrógeno) 208
- Azotobacter* (fijación de nitrógeno) 211
- Bacterias (respiración) 145
- Balsamina, *Impatiens balsamina* (fotoperiodo) 514
- Bananero, *Musa acuminata* (desarrollo floral) 481
- Banksia* (estomas) 551
- Betabel (efecto auxínico) 730;
(productividad) 396; (pudrición de corazón) 285; (respiración) 145
- Beggiotoa* (metabolismo del azufre) 674
- Begonia evansiana* (latencia) 583
- Bentgrass*, grama doblada (fotoperiodo) 514
- Beta vulgaris*, remolacha suiza (fotoperiodo) 514, 674, 675
- Betula alleghamiensis*, abedul amarillo (micorrizas) 676
- B. pubescens*, abedul (germinación de semillas) 577; (latencia) 570, 582
- Brassica*, col (fotoperiodo) 514
- Bristle-cone pine*, pino de cono aristado (senescencia) 587
- Brócoli (tumores) 699
- Bromus inermis*, zacate bromo (fotoperiodo) 514
- Briofilo, *Bryophyllum pinnatum* (fotoperiodo) 514
- Bryophyllum pinnatum*, briofilo (fotoperiodo) 514
- Cacahuete (efecto del alar-85) 735
- Cactus* (tolerancia al calor) 692;
(transpiración) 367
- Café (alcaloides) 458
- Cafeto de Kentucky, *Gymnocladus dioica* (germinación) 75
- Calabaza (efecto de Ethrel) 737
- Campanilla, *Ipomoea purpurea* (fotoperiodo) 513, 514; (ritmicidad) 436
- Campanilla, *Pharbitis nil* (floración) 535; (fotoperiodo) 514
- Campanilla japonesa, *Pharbitis nil* (transporte del estímulo floral) 529
- Caña de azúcar (efecto GA) 733;
(productividad) 396
- Cáñamo, *Marijuana* (alcaloides) 243
- Caraway (embriogénesis) 622, 623;
Alcaravea (interacción hormonal) 622, 623
- Carum carvi*, Alcaravea (interacción hormonal) 622, 623
- Castaño de caballo (morfogénesis) 462
- Catalpa bignonioides* (transpiración) 354
- Cebada (efecto del Ethrel) 737; (efecto del AG) 732, 733; (metabolismo del nitrógeno) 230; (respiración) 143, 146;
Hordeum vulgare (fotoperiodo) 514
- Cebolla (efecto del Ethrel) 737; (estomas) 358
- Celastrus scandens*, amargadulce (parásita) 670
- Células de paso, 297, 298
- Centeno (efectos CCC) 736; (efectos Ethrel) 737
- Centeno Petkus, *Secale cereale* (vernalización) 543
- Cerebro (respiración) 145
- Cerezo (efecto del alar-85) 735; (efecto del GA) 732, 733; (partenocarpia) 451
- Century plant*, maguey (senescencia) 587
- Ceropeiga gardnerii* (nutación) 504
- Chara* (permeabilidad) 310
- Chenopodium rubrum*, quelite (fotoperiodo) 514; (inducción de floración) 538
- Chícharo dulce, *Lathyrus adoratus* (síntesis de asparagina) 228
- Chlamydomonas* (fotosíntesis) 171
- Chlorella* (fotosíntesis) 177; (respiración) 402
- Chlorobium* (fijación de nitrógeno) 211
- Chondrus crispus*, musgo irlandés (cultivo) 644
- Chromatium* (fijación de nitrógeno) 211
- Cinchona* (alcaloides) 243
- Ciruella (partenocarpia) 451
- Cirus sinensis*, naranjo (nutrición) 274
- Citrullus colocynthis* (intercambio de calor) 372
- Clostridium pasteurianum* (fijación de nitrógeno) 211
- Coca (alcaloides) 243

- Cocotero (morfogénesis) 462
 Col (efecto de CCC) 736; (enfermedad cola de látigo) 287; *Brassica* (fotoperiodo) 514
Colchicum speciosum (transpiración) 354, 501
Coleus (abscisión) 509, 596
Commelina communis (estomas) 365
 Coneflower, *Rubdeckia* (fotoperiodo) 514
Corallorhiza (simbiosis) 677
Corylus avellana, avellano (germinación de semilla) 579
 Cosmos, *Cosmos* (fotoperiodo) 514
Cosmos, *Cosmos* (fotoperiodo) 514
 Cow parsnip, *Heracleum* (translocación) 341
 Crabgrass, *Digitaria sanguinaris* (estructura de cloroplastos) 195
 Creosote bush, gobernadora (resistencia a sequía) 692
 Crisantemo (efecto del CCC) 736; (fotoperiodo) 514; (vernalización) 542, 544
Cronartium, pino blister-rust (parásito) 671
Cucumis sativus, pepino (fotoperiodo) 514
Cuscuta reflexa, cúscuta (parásita) 670
Cycas (estomas) 351
Cyperus rotundus, junco (fotosíntesis C₄, anatomía Kranz) 190
- Dactylis glomerata*, zacate de huertos (fotoperiodo) 514
Dahlia (inulina) 246
Dandelion, Diente de león (senescencia) 593
Danthonia bipartita (localización de la RuBPCasa) 193
Daucus carota, zanahoria (embriogénesis) 447; Queen Anne's lace (embriogénesis) 498, 499
Delphinium ajacis (heterofilia) 478
Dichapetalum cymosum, gibflaar (ácido fluoracético) 123
Digitaria brownii (localización de la RuBPCasa) 193
 Dill, *Anethum graveolens* (fotoperiodo) 195
Dionaea muscipulata, Venus fly trap (trampa de Venus) 514
 Dodder, *Cuscuta* (parásita) 502, 504
Drosera, atrapamoscas (movimientos násticos) 502; (trampa) 666, 669
 Dulceamarga, *Celastrus scandens* (parásita) 670
Dunaliella (balasto osmótico) 650
 Durazno (efecto de alar-85) 735; (efecto de Ethrel) 737; (hoja pequeña) 286; (partenocarpia) 451; (roseta) 286; *Prunus persica* (germinación) 78
- Ectocarpus* (fototaxia) 649; *Siliet losus* (sirenina) 655
Escherichia coli (metabolismo de aminoácidos) 223
- Espinaca, *Spinacea oleracea* (fotoperiodo) 514
Euglena (cloroplasto) 61; (síntesis de clorofila) 284; *E. gracilis* (respiración) 402
Eupatorium adenophorum (floración) 536
Euphorbia pulcherrima, flor de nochebuena (fotoperiodo) 513, 514
- Fagopyrum tataricum*, trigo sarraceno (fotoperiodo) 514
Fagus sylvatica, Haya (latencia) 582, 583
 Flor de nochebuena (efectos CCC) 736; *Euphorbia pulcherrima* (fotoperiodo) 513, 514
 Forsitia (latencia) 585
Fragaria chiloensis, fresa (fotoperiodo) 514
Fraxinus, fresno (senescencia) 593; *F. ornus* (germinación) 573
 Fresa (desarrollo floral) 452; (respiración) 144; *Fragaria chiloensis* (fotoperiodo) 514
 Fresno blanco (latencia) 571
 Fresno negro (respiración) 637
 Frijol (ácido giberélico) 423; (efecto auxínico) 730; (efecto del berilio) 290; (estímulo auxínico de la fotosíntesis) 565; (estímulo auxínico de la translocación) 566; (fotomorfogénesis) 460; (fotosíntesis) 559, 560; (hormonas de translocación) 561; (respiración a la luz) 403, 404; (senescencia) 590; (translocación) 340; *Phaseolus vulgaris* (fotoperiodo) 514; (fotosíntesis) 202; (fotosíntesis C₃) 190; (germinación) 77; (iniciación de la raíz) 434; (senescencia) 589; (translocación) 345
- Fucus* (acción de oleaje) 651; (balasto osmótico) 650; (fototaxia) 649; (polaridad) 431, 432; *F. vesiculosus* (fotosíntesis) 645
Fusarium oxysporium (patógeno) 662
- Galium aparine* (efecto de la morfoactina) 622
 Geranio (absorción de agua) 300; (efecto del GA) 733
Gibberella fujikuroi (enfermedad de bakana) 668; (giberelina) 424; (patógeno) 663
 Gibflaar, *Dichapetalum cymosum* (ácido fluoracético) 123
 Girasol (crecimiento) 471; (fototropismo) 490, 491; (productividad) 396; (respiración) 145; (respiración en luz) 404
Glycine max, soja (placa cribosa) 337
 Gorse, *Ulex* (crecimiento) 495
Gossypium hirsutum, algodón (absorción de agua) 301; (fotoperiodo) 514

- Grosella (efecto del AG) 733
 Guisante (ácido giberélico) 423; (auxina) 420; (efecto de Ethrel) 737; (efecto de la auxina) 730; (mancha gris) 285; (respiración) 145, 148; (translocación) 554; *Pisum sativum* (auxina y crecimiento) 470; (respiración) 146
Gymnocladus dioice, Cafeto de Kentucky (germinación) 75
- Haya, *Fagus sylvatica* (latencia) 582
Hedera helix (transpiración) 354
Helianthus tuberosum, alcachofa de Jerusalén (fotoperiodo) 514; (inulina) 246; (transpiración) 354
 Henbane, *Hyoscyamus niger* (estímulo floral) 531; (fotoperiodo) 514; (vernalización) 543, 544
Heracleum, cow parsnip (translocación) 341
 Hibisco, *Hibiscus syriacus* (fotoperiodo) 514
Hibiscus syriacus, hibisco (fotoperiodo) 514
 Hiedra (mosaico foliar) 721
 Hiedra sueca, *Plactranthus australis* (crecimiento del brote) 469
 Higuera (efecto del Ethrel) 737
Hippophaë rhamnoides (fijación del nitrógeno) 208
 Hombre (respiración) 145
Hordeum vulgare, cebada (fotoperiodo) 514
Hyoscyamus niger, henbane (estímulo floral) 531; (fotoperiodo) 514; (vernalización) 543, 544
- Ilex aquifolium*, acebo (fotoperiodo) 514
Impatiens balsamina, balsamina (estímulo floral) 533; (fotoperiodo) 514
Ipomoea caerulea (heterofilia) 478
I. purpurea, campanilla (fotoperiodo) 512, 514
Iris germanica (transpiración) 354
- Junco, *Cyperus* (fotosíntesis C₄) 190
- Kalanchoë blossfeldiana* (fotoperiodo) 514
K. diagamontiana (CAM) 398
 Kale (efecto del berilio) 290
- Lactobacillus* (ácido láctico) 127
Laminaria (acción del oleaje) 651; (productividad) 642; *L. japonica* (acuacultura) 643
Larrea divaricata, gobernadora (resistencia a sequía) 692
Lathyrus odoratus, chícharo dulce (síntesis de asparagina) 228
 Laurel (respiración) 145
 Lechuga (efecto GA) 732; (fotomorfogénesis) 452; Grand Rapids (fotoperiodo) 518, 519
- Lemna*, lenteja de agua (latencia) 582
 Lenteja de agua, *Lemna* (latencia) 582
 Limón (efecto GA) 732
 Lino, *Linum usitatissimum* (síntesis de asparagina) 228
Linum usitatissimum, lino (síntesis de asparagina) 228
 Liquen (contaminación) 717, 718
 Lirio (ovario) 89
Lolium, "raygrass" (estímulo floral) 533; (fotoperiodo) 514; (transporte del estímulo floral) 522; *L. temulentum*, "raygrass" (inducción floral) 538
Lunaria biennis (vernalización) 543
 Lupino blanco, *Lupinus albus* (celulosa) 247; (desarrollo) 473
Lupinus albus, lupino blanco (celulosa) 247; (desarrollo) 473
Lycopersicon esculentum, tomate (fotoperiodo) 514
Lycopersicon esculentum (fotoperiodo) 514
- Macrocystis* (productividad) 642
Macrozamia riedlei (simbiosis) 683, 684
 Magnolia (alcaloides) 243
 Maíz (dimorfismo de cloroplastos) 390; (efecto de auxinas) 730; (estatólitos) 485; (estomas) 358; (fotoperiodo) 514; (fotosíntesis) 202; (fototropismo) 491; (germinación) 76, 77; (nutrición) 272; (productividad) 396; (transpiración) 366; (yema blanca) 286; (zeatina) 426; *Zea mays* (fotosíntesis C₄) 388, 389, 391
 Mangle (evitación del sodio) 289; (regulación de la sal) 697
 Manzana (efecto de alar-85) 735; (estomas) 351; (estratificación) 578; (hoja pequeña) 737; (respiración) 145; (roseta) 286; (viruela negra, núcleo corchoso) 285
 Marigold (efecto alar-85) 735
 Marijuana, cáñamo (alcaloides) 243
 Melón (efecto Ethrel) 737
 Menta, *Mentha piperita* (metabolismo del nitrógeno) 230
Merceya latifolia, musgo de cobre (indicadora de cobre) 292
Mimosa pudica, planta sensitiva (seismonastia) 500
 Mirto de ciénegas, *Myrica gale* (fijación de nitrógeno) 207
Monochrysis lutheri (balasto osmótico) 650
Monotropa (asociación micorrízica) 676
 Mostaza, *Sinapis alba* (fotoperiodo) 514
Mougeotia (fitocromo) 522
Musa acuminata, bananero (desarrollo floral) 481
 Musgo de cobre, *Merceya latifolia* (indicador de cobre) 292

- Musgo español, *Tillandsia usneoides* (parásito) 670
 Musgo irlandés, *Chondrus crispus* (cultivo) 644
Myrica gale, mirto de ciénegas (fijación de nitrógeno) 208
- Nabo (pudrición del corazón, corazón acuoso) 285
 NAD. Ver Nicotinamida adenina dinucleótido
 Naranja, *Citrus sinensis* (efecto GA) 732; (nutrición) 274
Neottia (simbiosis) 677
Nerium oleander (transpiración) 354
Neurospora (respiración) 136
Nicotiana glauca, tabaquillo (efecto de la citocianina) 615; (morfogénesis) 463, 464
N. langsdorffii, tabaquillo (morfogénesis) 463
N. rustica, (efecto de citocinina) 616
N. tabacum, tabaco (fotoperiodo) 513, 514
Nitella (transporte activo) 320
Nostoc (fijación de nitrógeno) 211
Nuphar advenum (transpiración) 354
- Oonopis* (acumulación de selenio) 292
Opuntia (resistencia a sequía) 690
Orchard grass, zacate de huertos (fotoperiodo) 514
 Orquídeas (simbiosis) 677
Oryza sativa, arroz (fotoperiodo) 514
Oxytropis (envenenamiento por selenio) 291
- Papa (deficiencia de nitrógeno) 280; (efecto GA) 730; (efecto de alar-85) 735; (efecto de auxina) 730; (metabolismo de amidas) 231; (productividad) 396; (respiración) 145
 Pasto festuca (germinación) 592
 Pepino (efecto de GA) 732; (efecto del Ethrel) 737; *Cucumis sativus* (fotoperiodo) 514
 Pera (efecto de GA) 733
Perilla nankinensis, perilla roja (fotoperiodo) 513
 Perilla roja, *Perilla nankinensis* (fotoperiodo) 513, 517
 Petunia, *Petunia* (daño por contaminación) 700; (efecto del alar-85) 735; (fotoperiodo) 514
 Peyote (alcaloides) 243
Phalaris arundinacea, alpiste gigante (fotoperiodo) 514; (resistencia a patógenos) 658
Pharbitis nil, gloria japonesa (fotoperiodo) 514; (translocación del estímulo floral) 529
Phaseolus angularis (nutación) 504
- Phleum felo* (fotoperiodo) 514
Picea abies, abeto noruego (distribución) 713, 717
 Pimiento (requerimiento de temperatura) 738
 Pineapple (efecto del Ethrel) 737; (floración) 615
 Pino (estomas) 358
 Pino blanco (daño por contaminación) 704; *Pinus strobus* (micorriza) 675
 Pino de la isla Norfolk, *Araucaria heterophylla* (daño por contaminación) 699
Pinus aristata, pino de conos aristados (senescencia) 587
Pisum sativum, guisante (auxina y crecimiento) 470; (respiración) 146
Plactranthus australism, hiedra sueca (crecimiento del brote) 469
 Planta de vejiga *Utricularia* (trampa) 502, 503
Poa annua, zacate azul (fotoperiodo) 514
Polygonum sachalinense (transpiración) 354
Polysiphonia lanosa (epífita) 674
P. persica, durazno (germinación) 78
Populus nigra (transpiración) 354
Porphyra (fortalecimiento a sequía) 692
Potomageton (heterofilia) 477
Prunus laurocerasus (respiración) 144; (transpiración) 354
Pseudomonas (carboxilación) 133; (síntesis de sacarosa) 110, 131
P. solanacearum (enfermedad marchitez de Granville) 665
P. strobus, pino blanco (micorriza) 675
P. tabaci (toxina) 662
P. tuberosa (tambaleos del alpiste) 291
P. vulgaris, frijol (fotoperiodo) 514; (fotosíntesis) 202; (fotosíntesis C₃) 190; (germinación) 78; (iniciación de las raíces) 434; (senescencia) 589; (translocación) 345; (transpiración) 354
- Quelite, *Chenopodium rubrum* (fotoperiodo) 514; (inducción de floración) 538
- Rábano (efecto de citocinina) 614; (senescencia) 590; *Raphanus sativus* (fotoperiodo) 514
 Ratón (respiración) 145
 Remolacha azucarera (heterofilia) 478; (mancha amarilla) 285
 Remolacha suiza, *Beta vulgaris* (fotoperiodo) 514
Rhizobium (fijación de nitrógeno) 207
Rhizoctonia (simbiosis) 677

- Rhodopseudomonas* (fijación de nitrógeno) 211
- Rhodospirillum* (fijación de nitrógeno) 211
- Riñón (respiración) 145
- Rododendro, *Rhododendron* (fotoperiodo) 514; (termonastia) 498
- Rubia, *Rubia peregrina* (distribución) 713, 714
- Rubia peregrina*, rubia (distribución) 713, 714
- Rudbeckia* (estimulación floral) 533, 535; (fotoperiodo) 517; *R. bicolor* (fotoperiodo) 513, 514
- Ruibarbo (efecto de GA) 732
- Rumea alpinus* (transpiración) 354
- Rumex* (formación de amidas) 217
- Rye grass, *Lolium* (efecto del berilio) 280; (estímulo floral) 533; (fotoperiodo) 514; (translocación del estímulo floral) 529; *L. temulentum* (inducción floral) 538
- Salix lasiandra*, sauce (translocación) 332
- Savia (efecto de alar-85) 735
- Samolus parviflorus* (crecimiento del tallo) 469, 470
- Samolus parvifolia* (crecimiento del tallo) 470, 471; (estímulo floral) 534
- Sauce (movimiento de auxinas) 432; *Salix lasiandra* (translocación) 332, 333
- Scenedesmus* (efecto del vanadio) 290; (requerimiento de vanadio) 290
- Secale cereale*, centeno Petkus (vernalización) 542, 543
- Sedum spectabilis* (estoma) 358
- Senecio macrophyllus* (transpiración) 354
- Siempreviva (metabolismo aminoácido) 229
- Silene armeria* (estímulo floral) 530
- Sinapis* (morfogénesis) 466; *S. alba*, mostaza (fotoperiodo) 514
- "Snap dragon" (efecto alar-85) 735; (efecto CCC) 736; *Antirrhinum* (germinación) 78
- Soja (efecto CCC) 736; (efectos de auxinas) 730; (fijación de nitrógeno) 210; (floración) 537; (fotoperiodo) 518; (productividad) 396; (respiración) 148; *Glicine max* (placa cribosa) 337
- Soja Bilox (inducción de floración) 537
- Soja del pino blanco, *Cronartium* (parásito) 671
- Solanum tuberosum*, papa (fotoperiodo) 514
- Solidazo (agalla esférica) 667; (agalla aglomerada) 667
- Sorghum vulgare*, sorgo (síntesis de asparagina) 228
- Sorgo, *Sorghum vulgare* (síntesis de asparagina) 228
- Spartina* (productividad) 642
- Spinace oleracea*, espinaca (fotoperiodo) 514
- Spirogyra* (cloroplasto) 59
- Stanleya* (acumulación de selenio) 292
- Strychnos* (alcaloides) 243
- Stylidium* (distribución) 713, 714
- Tabaco (alcaloides) 243; (daño por contaminación) 700; (deficiencia de nutrientes) 277; (estímulo floral) 533; (fotoperiodo) 502; (roña del tabaco) 662; (tejido del callo) 424; (translocación y filotaxis) 555; ("weather fleck") 699; *Nicotiana glauca* (efecto de citocinina) 615; (morfogénesis) 463, 464; *N. langsdorfii* (morfogénesis) 463, 464; *N. tobacum* (fotoperiodo) 513, 514
- Taraxacum officinale*, diente de león (senescencia) 593
- Thalassia* (productividad) 642
- Tidestromia oblongifolia* (fotosíntesis C₄) 394, 395, 396
- Tilia europea* (estructura de raíz) 85
- Tillandsia usneoides*, musgo español (parásito) 670
- Timothy, *Phleum* (fotoperiodo) 514
- Tomate (agalla de la corona) 665; (efecto CCC), 736; (efecto de alar-85) 735; (efecto de auxina) 735; (efecto de Ethrel) 737; (efecto de etileno) 425; (fotoperiodo) 514; (movilización de nutrimentos) 559 (respiración) 145
- Trampa de Venus, *Dionaea muscipulata* (trampa) 502, 504
- Trébol (fijación de nitrógeno) 212
- Trifolium pratense* (fotoperiodo) 514; *T. rapens* (síntesis de asparagina) 228; *T. subterraneum* (germinación) 586
- Trebouxia* (simbiosis) 681
- Trifolium pratense*, trébol (fotoperiodo) 514
- T. rapens*, clover (síntesis de asparagina) 228
- T. subterraneum*, trébol (germinación) 586
- Trigo (efecto CCC) 736; (efecto de Ethrel) 737; (desarrollo durante el metabolismo) 554; (movilización de nutrientes) 556; (productividad) 364; (respiración) 145, 147; *Triticum* (placa celular) 50; *T. aestivum* (fotoperiodo) 514
- Trigo sarraceno, *Fagopyrum tataricum* (fotoperiodo) 514
- Triguillo, *Agropyron smithii* (fotoperiodo) 514
- Tristania conferata* (madera de reacción) 634
- Triticum*, trigo, 54 (placa celular) 50; *T. aestivum*, trigo (fotoperiodo) 514
- Tropaeolum majus* (respiración) 144; (transpiración) 354
- Tule, *Typha* (productividad) 396
- Typha*, cattail tule (productividad) 326

- Ulex*, gorse (crecimiento) 495
*Ulv*a (fotosíntesis) 166, 168
Utricularia, atrapamoscas (trampa) 502, 503
- Valonia* (pared celular) 51
Vicia faba (parasitosa) 670; (estomas) 358
 Vid (alargamiento del tallo) 731; (efecto CCC) 736; (efecto de alar-85) 735; (efecto del GA) 732; (partenocarpia) 451; ("wather fleck") 699
Viola papilionacea, violeta (fotoperiodo) 514
 Violeta, *Viola papilionacea* (fotoperiodo) 514
- Wolffia* (floración) 615
- Xanthium pennsylvanicum*, abrojo (latencia) 580, 581
X. strumarium, abrojo (estadios de floración) 527, 528; (floración) 537
 Ver también *X. pennsylvanicum*
Xanthoria aureola (simbiosis) 681
- Xylorrhiza* (acumulación de selenio) 292
- Yerbaloca, *Astragalus* (envenenamiento por selenio) 291
- Zacate azul, *Poa annua* (fotoperiodo) 514
 Zacate bromo, *Bromus inermis* (fotoperiodo) 514
 Zacate elefante (productividad) 396
 Zanahoria (crecimiento) 427; (respiración) 145; *Daucus carota* (embriogénesis) 447, 449
 Zanahoria Queen Anne's lace, *Daucus carota* (embriogénesis) 448, 449
Zea mayz, maíz (dimorfismo del cloroplasto) 390; (estatolitos) 486; (fotoperiodo) 514; (fotosíntesis) 202; (fotosíntesis C₄) 388, 389; (germinación) 76, 77; (zeatina) 426
 Zinnia (efecto alar-85) 735
 Zona de abscisión, 593, 594
Zostera (productividad) 642

Índice temático

- ABA. Ver ácido abscísico
Abscisa, 426
Abscisa II, 571
Abscisión, 593-98
Acame (de cereales), 280
Acción de oleaje, 651
Acción enzimática, 113-15
Aceite esencial (terpeno), 255
Acetaldehído
 complejo TPP, 120
 fermentación, 128
Acetamida, 24
Acetil-CoA, 254
Acetil-CoA, 120, 121, 122
 ciclo de glioxilato, 134
 control respiratorio, 137
 metabolismo graso, 132
 síntesis de GA, 609
 síntesis de lípidos, 248
 síntesis de terpenos, 254
Acetilcolina, 524
Acetileno (fijación de nitrógeno), 214
Acetil-serina, 282
Ácido, 12
 orgánico, 20
Ácido abscísico, 425, 426, 571, 619
 abscisión, 593
 acción patógeno, 663
 estomas, 359
 geotropismo, 487
 germinación, 579
 interacción con GA, 575
 latencia, 571
 resumen de efectos, 625
Ácido acético, 21
Ácido adenílico, 238
Ácido alantoico, 241
Ácido algínico, 33, 652
Ácido α -aminobutírico, 35
Ácido γ -aminobutírico, 36
Ácido α -aminoglutárico, 22
Ácido β -aminoisobutírico, 241
Ácido antranílico, 256, 257
Ácido ascórbico oxidasa, 139, 140
Ácido aspártico, 35
 fotosíntesis C_4 , 192, 193
 respiración, 130
 síntesis de pirimidinas, 238
 síntesis de purinas, 237, 238
Ácido azetidín carboxílico, 36
Ácido azúcar, 30
Ácido butírico, 21
Ácido caféico, 256, 258
Ácido carbamilaspártico, 238
Ácido α -cetoglutárico (ver también ácido 2-oxoglutárico), 22
 fotorrespiración, 385
 respiración, 122
 síntesis de clorofila, 250-51
 síntesis de ácido glutámico, 219
Ácido α -cetoglutárico deshidrogenasa, 122
Ácido cinnámico, 256, 257
Ácido cisaconítico, 22
 respiración, 122
Ácido cítrico, 22
 asimetría, 123
 control de fotosíntesis, 565
 control respiratorio, 136
 respiración, 122
 síntesis de lípidos, 248
Ácido 2-cloroetilfosfónico (Ethrel), 730, 737
Ácido clorogénico, 256, 259
 resistencia a enfermedad, 659
Ácido corísmico, 256, 257
Ácido cumárico, 256, 257
Ácido dehidroascórbico reductasa, 136

- Ácido desoxirribonucleico (DNA), 40
 - ABA, 619
 - citocinina, 592
 - floración, 536
 - latencia, 261
 - senescencia, 590
- Ácido dicarboxílico, 21
- Ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), 419
 - embriogénesis, 446
 - estructura y función, 607
- Ácido 2,6-diclorofenoxiacético, 608
- Ácido 1,3-difosfoglicérico
 - fotosíntesis, 183, 184
 - respiración, 119
- Ácido dihidroorótico, 238
- Ácido dimetilamil pirofosfato, 253, 254
- Ácido 3-dioxiarabino heptulosónico
 - fosfato, 256, 257
- Ácido enolpirúvico, 21
- Ácido etilendiaminatetracético (EDTA), 284
- Ácido faseico
 - control estomático, 360
- Ácido fenolpirúvico, 256, 257
- Ácido ferúlico, 256, 258
- Ácido fluoroacético, 123
- Ácido fórmico, 123
- Ácido fosfatídico
 - síntesis de lípidos, 249
- Ácido fosfoenolpirúvico, 118, 119
 - carboxilasa, 133
 - carboxiquinasa, 192
 - fotosíntesis C₄, 192, 193
 - MAC, 197
 - respiración, 118
 - vía del ácido shiquímico, 255, 257
- Ácido 2-fosfoglicérico, 118, 119
- Ácido 3-fosfoglicérico (PGA), 118, 119
 - control de fotosíntesis, 565
 - fotosíntesis, 183, 184
 - MAC, 197
 - respiración, 118
 - patrón de marcado en ciclo C₃, 182
 - producto de la carboxilación, 184
- Ácido fosfoglicólico, 186
 - vía del glicolato, 188
- Ácido 6-fosfoglucónico, 125, 126
 - deshidrogenasa, 125, 126
- Ácido fumárico, 21
 - respiración, 122
 - síntesis de purinas, 237, 238
- Ácido fusárico, 662
- Ácido galacturónico, 32
- Ácido giberélico (giberelina), 423, 424, 608-12
 - abscisión, 593
 - α-amilasa, 429, 456
 - antagonismo de ABA, 611
 - crecimiento del tallo, 469
 - distribución, 608
 - división celular, 468, 470
 - enfermedad "bakana", 668
 - estímulo de floración, 533, 534, 535
 - formación de la madera, 632
 - germinación, 578
 - interacción con IAA, 611
 - interacción de ABA, 573-75
 - latencia, 573, 574
 - movilización de reservas, 456
 - parasitismo, 664, 668
 - partenocarpia, 451, 729, 731
 - resumen de efectos, 624
 - senescencia, 593
 - transporte, 435
 - usos agrícolas, 732
 - vernalización, 543, 544
- Ácido glicérico, 21
 - vía del glicolato, 187
- Ácido glicólico, 21
- Ácido glicólico oxidasa, 140
- fotorrespiración, 188, 385
- Ácido glioxílico, 21
 - desdoblamiento de purinas, 241
 - respiración, 130
 - vía del glicolato, 188
- Ácido glucónico, 33
- Ácido glurónico, 32
- Ácido glutámico, 22, 36
 - respiración, 130
 - síntesis, 219
 - transaminación, 221
- Ácido glutámico deshidrogenasa, 219
- Ácido glutámico sintetasa, 217, 219
 - fotorrespiración, 384, 385
- Ácido glutárico, 22
- Ácido graso, 24
 - oxidación, 131, 132
 - respiración, 130
- Ácido guanílico, 238
- Ácido gulurónico, 654
- Ácido 5-hidroquímico, 256
- Ácido hidroxifenil pirúvico, 256, 257
- Ácido α-hidroxipiridinemetanesulfónico (HPMS)
 - vía del glicolato, 186-87
- Ácido α-iminoglutérico, 219
- Ácido indolbutírico
 - acción de auxina, 608
 - uso agrícola, 729, 730
- Ácido indolacetil aspártico, 601
- Ácido indolacético (IAA), 421-24, 419, 420, 600-07
 - abscisión, 595, 596
 - asociación micorrícica, 674
 - crecimiento del tallo, 468
 - crecimiento foliar, 477
 - crecimiento radical, 465

- conjugación, 601
- determinación del sexo, 441
- diferenciación, 475, 476
- dominancia apical, 495
- efectos de transporte, 561, 562, 564, 566
- embriogénesis, 446
- ensayo, 419, 420
- enzima condensante del citrato, 429
- enzimas, 602
- estímulo de la floración, 533
- estructura y función, 607
- formación de la fruta, 451
- formación de etileno, 602
- formación de madera, 632
- formación de xilema, 474, 476
- formación del floema, 475, 476
- fotosíntesis, 566-67
- fototropismo, 490, 491
- geotropismo, 486, 487, 488
- inactivación, 602
- iniciación de raíces, 434, 435, 461, 462
- madera de reacción, 600
- metabolismo de la pared celular, 604
- morfogénesis, 461
- nictinastia, 498-99
- parasitismo, 663, 665, 668
- producción de vástagos, 461, 462
- producción en raíces, 600
- senescencia, 593
- síntesis, 256, 258, 600
- transporte polar, 421, 432, 433, 600
- Ácido indolpirúvico, 258, 600
- Ácido inosínico, 238
- Ácido isocítrico, 22
 - respiración, 122
- Ácido láctico, 21
 - fermentación, 128
- Ácido láctico deshidrogenasa, 128
- Ácido α -lipoico, 120, 121
 - potencial redox, 124
- Ácido málico, 21
- Ácido malónico, 21
 - inhibidor de la succínico deshidrogenasa, 124
- Ácido manurónico, 32
- Ácido mevalónico
 - síntesis de giberelinas, 609
 - síntesis de terpenos, 254
- Ácido N,N-dimetil-aminosuccinámico, 652, 730
- Ácido naftalenacético, 433
 - determinación del sexo, 441
 - raíces adventicias, 433
 - uso agrícola, 729, 730
- Ácido nucleico, 40-44, 41
 - GA, 611
 - latencia, 583
- Ácido oxálico, 21
- Ácido oxaloacético, 21
 - β -carboxilación, 189
 - fotosíntesis C_4 , 190
 - respiración, 122
 - síntesis de ácido aspártico, 225
 - síntesis de lípidos, 248
- Ácido oxalosuccínico, 22
 - respiración, 122
- Ácido 2-oxoglutarico (ácido α -cetoglutarico), 22,124
- Ácido pantoténico, 121, 235
- Ácido paraclorofenoxiacético, 730
- Ácido péctico, 33, 247
- Ácido pipercolico, 37
- Ácido pirúvico, 21
 - control de la respiración, 137
 - fijación de nitrógeno, 211, 213
 - fotosíntesis C_4 , 192, 193
 - MAC, 197
 - respiración, 119
 - síntesis de alanina, 220, 225
 - vía del ácido shiquímico, 257
- Ácido prefénico, 256, 257
- Ácido protocatéquico, 256, 259
 - resistencia a enfermedades, 660
- Ácido quínico, 256
- Ácido ribonucleico (RNA), 40
 - ABA, 593, 594
 - abscisión, 593, 597
 - citocinina, 592, 617-18
 - de transferencia, 41
 - efecto auxínico, 606
 - fitocromo, 523
 - floración, 536
 - GA, 616
 - IAA, 616
 - latencia, 584
 - mensajero, 41
 - resistencia a la congelación, 695
 - ritmicidad, 540
 - senescencia, 589, 590
 - soluble, 41
- Ácido ribonucleico polimerasa, 602
- Ácido shiquímico, 255
 - vía, 255, 257
- Ácido succínico, 21
 - ciclo del glioxilato, 134
 - metabolismo de grasas, 457
 - respiración, 122
 - síntesis de clorofila, 250
- Ácido tetrahidrofólico (THFA), 235
 - síntesis, 241
 - síntesis de pirimidinas, 240
 - síntesis de purinas, 237
- Ácido timidílico, 240
- Ácido 2,3,6 triclora benzoico, 607
- Ácido 2,4,5-triclorofenoxiacético, 597
- Ácido 2,4,5-triyodobenzoico, 730
- Ácido úrico, 241

- Ácido uridílico, 240
- Ácido urónico, 32
- Ácido urótico, 238
- Ácido xantílico, 238
- Ácido de wyerone, 660
- α -acil deshidrogenasa, 132
- Aconitasa, 122, 123
 - asimetría del citrato, 123
 - ciclo del glioxilato, 134
 - imbibición mediante fluoracetato, 123
- Acrópeto, 435
- Actina, 340
- Actinomicina D, 523
- Actividad, 310
- Acumulación, 311
- Achaparramiento clorótico, 701
- Adenilato kinasa, 134
 - fotosíntesis C₄, 192
- Adenina, 21
- Adenina, 41, 423, 613
- Adenosín difosfato glucosa
 - síntesis de almidón, 199, 245
- Adenosín-5-fosfosulfato, 282
- Adenosín monofosfato, 40
- Adenosín trifosfato, 40
 - formación de almidón, 245
 - mecanismo de síntesis, 106, 108, 110
 - respiración, 119
- Adenosín trifosfato, 40, 42
 - control respiratorio, 403
 - formación de almidón, 245
 - fotorrespiración, 383
 - fotosíntesis, 183
 - fotosíntesis C₄, 189, 193
 - respiración, 119
 - síntesis, 97
 - síntesis de pirimidina, 239, 240
 - síntesis de purina, 237
 - tigmotropismo, 493
- ADP. Ver Adenosín difosfato
- Áfido, 328
- AG. Ver Ácido giberélico
- Agalla de la corona, 665
- Agalla musgosa del rosál, 667
- Agente desacoplador, 109
- Agua
 - absorción, 294
 - absorción activa, 294
 - bombeo, 294
 - circulación, 338
 - cohesión, 303
 - entrada a las células, 294
 - entrada a las raíces, 295
 - estomas, 353
 - germinación, 455
 - líquenes, 681
 - pérdida, 366
 - polaridad, 14
 - potencial, 63
 - transpiración, 368
 - vía a través de tejidos, 299
- Agrandamiento celular, 430
- Agricultura, 724, 725
 - productividad, 728-38
- AIB. Ver Ácido indolbutírico
- Alanina, 35
 - fotosíntesis C₄, 192, 193
 - respiración, 130
- β -alanina, 35
 - ruptura de pirimidina, 241
- Alantoína, 241
- Alar-85. Ver ácido N,N-dimetil-amino-succinámico
- Alargamiento, 611
- Albúmina, 232
- Alcaloide, 242, 243
 - resistencia a enfermedad, 658
- Alcano, 19
- Alcohol, 19, 20
 - primario, 19
 - secundario, 19
 - terciario, 19
- Alcohol deshidrogenasa, 128
- Alcohol polihídrico, 32
 - dsecación de algas, 649
 - resistencia a la sequía, 691
- Aldehído, 20, 23
- Aldolasa, 118
 - fotosíntesis, 183, 184
 - respiración, 119
- Aldosa, 26
- Algas, 641
 - simbiosis, 677, 682, 683
- Algas marinas, 641-65
- Almidón, 31
 - estolito, 485, 486
 - formación, 245-46
 - fotosíntesis, 198
 - hidrólisis, 245
 - respiración, 119, 130
- Almidón fosforilasa, 130
 - control estomático, 362
- Altitud, 698
- Altosa, 32
- Aluminio
 - constituyente de plantas, 274
 - en suelo, 273
 - toxicidad, 290
- Amarillamientos moteados, 285
- Ambiente
 - adaptación a tensión, 705
 - control, 736-38
 - manejo, 727
 - metabolismo de amidas, 229, 231
 - modificación, 724
- Amida, 20, 24, 225
 - de plantas, 217
 - efecto de la longitud del día, 229, 230

- metabolismo, 229
- reciclado de proteínas, 235
- transporte, 330
- α -amilasa
 - efecto de citocinina, 616
 - efecto del ABA, 619
 - germinación, 456
 - ruptura del almidón, 130
- β -amilasa
 - germinación, 456
 - ruptura del almidón, 130
- Amilopectina, 246
- Amioplasto, 59, 485
- Amilosa, 246
- Amina, 20, 23
- Aminación reductora, 219
- Amino-, 23
- Aminoácido, 20, 34, 35, 37
 - familias, 225
 - reacciones, 222-23
 - reciclado de proteínas, 234
 - respiración, 130
- Aminoimidazol. Ver Ribótido
 - aminoimidazol del ácido carboxílico
- δ -aminolevulínico, 250, 251
- Aminotransferasa, 221
- AMO-1618, 610
- Amoníaco
 - fijación de nitrógeno, 212
 - reducción de nitratos, 214
 - solución, 10
 - toxicidad, 217
- Amortiguador, 13
- AMP. Ver Adenosín monofosfato
- ANA. Ver Ácido naftalenacético
- Anafase, 55
- Análisis matemático del crecimiento, 411, 739, 741, 742
- Analizador de gas infrarrojo
 - fotorrespiración, 379, 380
 - fotosíntesis, 379, 380
 - transpiración, 371
- Anatomía Kranz, 189, 388
- Anfótero, 270
- Anhidrasa carbónica, 376
- Anillo de ciclopentanona, 250
- Anisotrópico, 52
- Antagonismo, 312
- Antera, 88, 90, 440
- Antesina
 - floración, 534
 - vernalización, 543
- Antiauxina, 607
- Antimicina A, 155, 156
- Antocianina, 261, 262
- Aparato de Golgi, 57
- Aparato de Warburg, 150
- Apertura de la yema, 565, 566
- Ápice del brote, 468
 - floración, 479-81, 536
- Apomixis, 443
- Apoplasto, 295
- Arabana, 33, 247
- Arabinosa, 28
- Árbol, 629
- Arcilla, 265, 270
- Arecolina, 621
- Arena, 265, 270
- Arginina, 37
 - deficiencia de azufre, 283
- Arrastre-solvente, 293, 309
- Asociación
 - simbiótica, 674
- Asparagina, 35
 - asimilación de nitrógeno, 217
 - fijación de nitrógeno, 211
 - metabolismo, 229, 230, 231
- Asparagina sintetasa, 217, 227
- Aspartasa, 220
- Aspartil-IAA, 601
- ATP. Ver Adenosín trifosfato
- ATPasa, 108, 111
 - control estomático, 364
 - nictinastia, 499
 - transporte iónico, 322, 323, 325
- Atropina, 621
- Autocatálisis, 185, 377
- Auto-incompatible, 442
- Autorradiografía, 180, 181
- Autotrofia, 404
 - carbón, 4
- Auxina (ver también Ácido indol-3-acético), 419, 420, 421-24
 - degradación, 601
 - dominancia apical, 496
 - epinastia, 433
 - estructura y actividad, 607
 - fotosíntesis, 567
 - fototropismo, 435
 - geotropismo, 435, 486, 487
 - inactivación, 601
 - β -oxidación, 608
 - partenocarpia, 451
 - pegamiento de fruto, 728
 - senescencia, 593
 - síntesis, 600-01
 - síntesis de RNA, 606
 - síntesis proteica, 606
 - tigmotropismo, 435
 - translocación, 432, 435
 - transporte polar, 600
- Azúcar invertida, 131
- Azufre
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 283
 - moléculas inorgánicas, 282
 - nutrimento, 282

- suelo, 273
- transporte activo, 319
- B-9. Ver ácido N,N-dimetil-aminosuccinámico
- Bacterioclorofila, 164, 165
- Bacterioviridina, 164
- Bacteroide, 208, 209
- Balasto osmótico (algas marinas), 650
- Banda de Caspary, 295, 296
- Bandas higroscópicas, 90
- Bar, 63
- Bario, 290
- Base, 12
- Bases complementarias, 40
- Basípeto, 435
- Benceno, 25
- Benciladenina, 613
 - latencia, 535
 - senescencia, 592, 593
- 6-bencilaminopurina, 423
- Berilio, 290
- Bicarbonato, 21
 - fotosíntesis C₄, 387
 - fotosíntesis en agua de mar, 643
- Biotina, 248
- Bocio, 291
- Bomba
 - agua, 294
 - translocación, 339
- Bomba de intercambio sodio-potasio, 321
- Boro
 - deficiencia, 285
 - en el suelo, 273
 - nutrimento, 285
- Bosque, 705, 707, 712
- Bosque esclerófilo, 705, 707, 712
- Cadena de electrones, 97-99, 102
 - fotosíntesis, 162, 168, 169
 - respiración, 155
 - síntesis de ATP, 108
 - venenos, 155
- Caféina, 243
- Caída en rojo, 168
- Calcio
 - constituyente vegetal, 274
 - crecimiento del tubo polínico, 442
 - deficiencia, 278
 - en el suelo, 273
 - nutrimento, 278
 - transporte activo, 319, 324
- Calor
 - intercambio, 372
 - tolerancia, 692
- Calosa, 336
- Cambio de conformación, 115
- Cambium, 79, 81, 82
 - interfascicular, 81
- Cannabidiol, 243
- Caolinita, 270
- Capa de aleurona, 456
- Capa en palizada, 87, 353
- Capa limítrofe, 369
- Capacidad de campo, 267
- Capilaridad, 302
- Carbamato
 - anticontaminante, 700
 - síntesis de carbamil fosfato, 240
- Carbamil fosfato, 240
 - asimilación de nitrógeno, 218
 - síntesis de pirimidina, 238
- Carbohidrato, 25-33
 - deficiencia de P, 281
 - reducción de NO₃, 216
 - senescencia, 529
- Carbonato, 21
- Carbono
 - constituyente vegetal, 274
 - en el suelo, 273
- Carbono radioactivo, 152, 153
- Carboxidismutasa. Ver Ribulosa bifosfato
 - carboxilasa
- Carboxilación, 132
- β-carboxilación, 189
- Carboxilo, 23
- Carboximetiltiocarbamato, 607
- Carga de energía, 111-13
- Caroteno, 162, 164
 - en las algas, 652
 - isopreno, 255
 - presencia, 165
- Carpelo, 90, 439
- Carragenina, 33, 652
- Catalasa, 139
 - vía del glicolato, 186
- Catalizador, 114
- Catecol, 659
- Catecol oxidasa, 138
- Caurena, 609
- Cavitación, 303
- CCC. Ver Cloruro de 2-cloroetil-trimetilamonio
- Cefalina, 249
- Ceguera tambaleante, 291
- Celobiosa, 30, 32
- Célula acompañante, 80
 - transporte, 336
- Célula antípoda, 439, 440
- Célula madre de la megaspora, 88, 89
- Célula madre de la microspora, 88, 90
- Célula motora, 497, 499
- Célula oclusiva, 87
- Célula subsidiaria, 357
- Células hipersensibles, 659
- Células labiales, 90
- Celulosa, 31
 - algas, 654

- microfibrilla, 51
- síntesis, 246
- Centro de reacción fotosintética, 172
- Centro quiescente, 83, 465, 466
- Centrosoma, 61
- Cesio, 324
 - reemplazamiento, 290
- Cetona, 20, 23
- Cetosa, 26
- β -cetotiolasa, 132
- Cianidina, 262
- β -cianoalanina, 228
- Cianuro
 - inhibidor, 140
 - vía, 228
- Ciclo C_2 , 382-85
- Ciclo de Calvin. Ver Fotosíntesis C_3
- Ciclo de Hatch y Slack. Ver Fotosíntesis C_4
- Ciclo de Krebs. Ver Ciclo del ácido cítrico
- Ciclo del ácido cítrico, 107, 109
 - efecto del IAA, 602
 - estudio con ^{14}C , 153
 - operación a la luz, 405
- Ciclo del ácido tricarbóxico. Ver Ciclo del ácido cítrico
- Ciclo del glioxilato, 134
- Ciclohexanotetrol, 650
- Ciclosis, 341, 342
- Cigote, 88
 - embriogénesis, 446, 447
- Cinetina (ver también Citocinina), 423, 425, 613
 - latencia, 575, 576
 - morfogénesis, 461, 462
- Circulación, 344
- Cisteína, 35
 - síntesis de asparagina, 228
- Cisterna, 57
- Cistina, 35
- Citocinina, 424-26, 612-17
 - abscisión, 595
 - acción de patógenos, 663
 - agricultura, 730
 - asociación micorrízica, 676
 - bioensayo, 425-26
 - componente RNA, 617
 - crecimiento del vástago, 461, 462
 - crecimiento radical, 461, 462, 465
 - difenilurea, 618
 - distribución, 612
 - dominancia apical, 496-97
 - escoba de bruja, 666
 - iniciación del cambium, 475
 - interacción de AG, 573, 574
 - interacción de IAA, 614
 - interacción del ABA, 573-75
 - latencia, 575, 576
 - movilización de nutrientes, 564
 - parasitismo, 664-66
 - resumen de efectos, 624
 - retardo de senescencia, 730
 - senescencia, 590-93, 615
 - transporte, 435
- Citocromo
 - a, a_3 , b, c, 99, 100, 105
 - b_{559} , 169
 - b_6 , f, 162, 169
 - espectros de absorción, 154, 155
 - espectros de diferencia, 154, 155
 - fotosíntesis, 163, 169, 170
 - potencial redox, 103-05
 - requerimiento de Fe, 283-84
 - respiración, 155
 - síntesis de ATP, 108
 - transporte iónico, 321
- Citocromo oxidasa, 100, 140
- Citosina, 41
- Citrulina, 37
 - fijación de nitrógeno, 211
 - síntesis de carbamil fosfato, 241
- Clima, 704
 - efectos sobre la flora, 712
- Climatérico, 144
 - inducción por temperatura, 146
 - madurez de fruto, 451, 453, 454
- Clímax, 704
- Clinóstat, 483, 484
- Cloranfenicol, 523
- Clorofila (a, b, c, d), 164
 - algas, 652
 - distribución, 164
 - fluorescencia, 167
 - P_{680} , P_{700} , 169
 - requerimiento de Fe, 283
 - senescencia, 589
 - síntesis, 250-53, 284
- Clorofilida, 250, 253
- Cloroflurenol, 621
- Cloroplasto, 55, 59, 60
 - dimorfismo, 192, 195
 - movimiento, 522
 - vía del glicolato, 187
- Clorosis, 284
- Cloruro
 - fotosíntesis, 169, 173, 287
 - nivel en el suelo, 273
 - transporte activo, 319, 320
- Cloruro de 2-cloroetil-trimetilamonio, 730, 737
- Coagulación, 15
- Cobalto
 - deficiencia, 291
 - nutrimento, 288
 - síntesis de glutamina, 227
- Cobre
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 286
 - en el suelo, 273

- nutriente, 286
- toxicidad, 290
- Cocaína, 243
- Cociente respiratorio (CR), 141
- Codón, 41
- Coefficiente de permeabilidad, 311
- Coenzima A, 120, 121
- Coenzima Q, 138
- Cohesión del agua, 303
- Colchicina, 730, 734
- Colénquima, 80
- Coleóptilo, 76, 77, 459
 - crecimiento, 419
 - plasticidad de la pared celular, 604
- Colina, 249
- Coloide, 14
 - hidrofílico, 15
 - hidrofóbico, 15
 - sequía, 690
- Colores de otoño, 261
- Competencia, 717
 - mecanismos fisiológicos, 719
- Complejo enzima-substrato, 114
- Complejos multienzimáticos, 129
- Composición química de plantas, 272, 274
- Compuestos aromáticos, 305, 257-59
 - respiración, 130
- Compuestos cíclicos, 25
- Compuestos de alta energía, 106
- Congelación, 694
 - resistencia, 695
- Coniferil alcohol, 259, 260
- Constante de reacción de equilibrio, 104
- Contador Geiger-Mueller, 178
- Contaminación, 699-702, 744
 - distribución de la flora, 714
 - mediante las plantas, 373
- Contraión, 321
- Control genético, 416-18
 - crecimiento, 427
 - enfermedad, 657
 - resistencia a tensión, 688
- Control hidroactivo, 359
- Control hidropasivo, 359
- Control de cofactor, 136
- Control de retroalimentación, 112, 136
- Control del movimiento de nutrimentos, 558
- Convección, 372
- Corcho, 81
 - cambium, 81
- Cordón infectante
 - fijación de nitrógeno, 209, 211
- Cordón provascular, 79
- Correpresor, 418
- Corriente citoplásmica, 341
- Córtex, 79, 80
- Cotiledón, 75, 77, 78
- CR. Ver Cociente respiratorio
- CreCIMIENTO, 379-416
 - algas, 643-46
 - análisis matemático, 413
 - cinética, 411, 412, 413
 - curvas, 412, 413
 - luz, 495
 - medición, 409
- CreCIMIENTO alométrico, 494
- CreCIMIENTO celular, 73
 - citocinina, 613
 - control, 429
- CreCIMIENTO perenne, 636
- Crestas, 59
- Cromatóforo, 164
- Cromatografía, 178, 179
- Cromatografía en papel, 178, 179, 180
- Cromoplasto, 59
- Cromoproteína, 233
- Cronometría
 - cultivos, 734
- Cronómetro, 502
- Crotonasa, 132
- Cuerpo, 79
- Cuerpo prolamelar, 61
- Cuerpo viscoso, 336
- Cumarina, 256, 259
- Cutícula, 79, 87
- Cycocel. Ver Cloruro de 2-cloroetil-trimetilamonio
- Chicle, 255
- DCMU. Ver (3,4-diclorofenol)-1, 1-dimetilurea
- Déficit de presión de difusión, 72
- Delfinidina, 262
- Dendrómetro, 304
- Depsido, 681
- Desacoplamiento, 135
- Desaminación oxidativa, 219
- Desarrollo, 410
 - control ambiental, 421
 - control genético, 416, 417
 - control orgánico, 418
- Desecación, 649, 691
- Deshidratación, 691
- Deshidrogenasa, 118
- Deshidrogenasa málica
 - β -carboxilación, 189
 - ciclo del glioxilato, 134
 - fotosíntesis C_4 , 189, 193
 - respiración, 122
- Desierto, 705, 707, 711
- Desviación de citocromo, 140
- Detergente, 699
- Determinación del sexo, 441
- Dextrina, 131
- Dextrinas limitantes, 131
- Dextrorrotatorio, 26
- Diageotropismo, 483

- Dicotiledónea, 80, 81
 Dictiosoma, 57
 Dicumarol, 256
 2,4-D. Ver Ácido 2,4-diclorotenoxiacético
 2,6-diclorofenolindofenol (DPIP), 169
 Difosfopiridino nucleotido. Ver Nicotinamida adenina dinucleótido
 Difetilurea, 618
 Difusión, 64, 309-12
 coeficiente, 311
 gas, 353, 356
 interfase, 341
 Difusión activada, 339
 Difusión de interfase, 341
 Dihidrouracilo, 241
 Dihidroxiacetona, 21, 25, 29
 Dihidroxiacetona fosfato
 fotosíntesis, 183
 respiración, 119
 síntesis de lípidos, 249
 Dihidroxifenilalanina, 35
 3(3,4-Diclorofenol)-1,1-dimetilurea (DCMU)
 efecto estomático, 362
 inhibidor de fotosíntesis, 170, 171
 6-(γ , γ -dimetilalil) adenina, 614
 Dinitrofenol (agente desecoplante), 135
 Dioico, 441
 Dióxido de azufre
 contaminación, 700
 deficiencia de azufre, 282
 distribución floral, 716, 718
 Dióxido de carbono, 21
 atmosférico, 631
 efecto estomático, 360
 fotosíntesis, 201-02
 punto de compensación, 203
 respiración, 148
 solución, 10
 Dióxido de nitrógeno
 contaminación, 699
 Disacárido, 30
 Disulfuro, 22
 deficiencia de S, 282
 proteína, 40
 resistencia a congelación, 695
 Diterpeno, 253, 255
 División celular, 55
 citocinina, 614
 control, 430
 DNA. Ver Ácido desoxirribonucleico
 DPN, difosfopiridín nucleotido. Ver Nicotinamida adenina dinucleótido
 Doble hélice, 40, 42
 Dominancia apical, 495, 496
 citocinina, 614
 IAA, 496
 nutrición, 561
 teoría de la nutrición, 496
 transporte, 454
 Dormina, 426, 571
 Drogas colinérgicas, 621
 Duplicación, 43
 Duración del día, 448
 fotoperiodo, 515
 metabolismo de amidas, 229, 230
 E'. Ver Potencial estándar de oxidorreducción
 Ecdisona, 612
 Ecología, 703
 Ecotipo, 704
 Ecuación de Nernst, 313
 transporte activo, 318, 319
 Edad, efecto sobre metabolismo del carbono, 552
 EDTA. Ver Etilenediaminetetraacético
 Efecto alostérico, 115, 136
 Efecto condicionante, 688
 Efecto correlativo, 494
 Efecto Emerson, 167
 Efecto de luz azul, 216
 Efecto Pasteur, 135
 Efecto Tyndall, 14
 Einstein (mol quantum), 163
 Electrolito, 12
 Electroósmosis, 342, 343
 transporte iónico, 324
 Elemento criboso, 80
 translocación, 336
 Elementos benéficos, 288
 Elementos tóxicos, 290
 Elementos traza, 275
 Embriogénesis
 experimento, 446-49
 natural, 445
 Embrión
 crecimiento, 444
 desarrollo, 444
 Encañado, 424
 Endergónico, 96
 Endodermis, 84, 85
 Endospermo, 90
 embriogénesis, 445
 formación, 443
 Endotecio, 90
 Energía libre, 63
 cálculo, 102
 Energía libre estándar, 102
 hidrólisis, 104
 reacción, 104
 Energía reductora
 control de la respiración, 403, 404
 Energía de activación, 114
 Enfermedad, 657
 Enfermedad "cola de látigo", 287
 Enfermedad "frenching", 286
 Enfermedad hoja moteada, 286

- Enfermedad mancha amarilla, 287
 Enfermedad mancha gris, 286
 Enfermedad marchitez de Granville, 665
 Enfermedad tizón de fuego, 662
 Enfermedad "yema blanca", 286
 Enfermedad de Bakana, 669
 Enfermedad de roseta, 286
 Enfermedad de las plantas, 285
 Enfermedad del olmo holandés, 664
 Enfriamiento, 694
 Enlace
 coordinado, 17
 covalente, 17
 electrovalente, 16
 hidrógeno, 18
 insaturado, 19
 iónico, 16
 químico, 16
 saturado, 19
 Enlaces de alta energía, 98
 Enolasa, 118, 119
 Enolidrolasa, 132
 Entrenudo, 468
 Envoltura de difusión, 355, 356
 Envoltura de hidratación, 310
 Enzima condensante del citrato, 134
 efecto de IAA, 602
 respiración, 122, 123
 Enzima D, 246
 Enzima málica
 fotosíntesis C₄, 189, 193
 MAC, 197
 Enzima NAD-málica (fotosíntesis C₄), 192, 193
 Enzima NADP-málica (fotosíntesis C₄), 192, 193
 Enzima R, 246
 Enzima Q, 246
 Enzimas marcapasos, 136
 Epidermis, 79, 80, 81, 82
 Epicótilo, 77
 Epifita, 673
 Epimerasa, 126
 fotosíntesis, 183
 respiración, 126
 Epinastia, 435
 auxina, 435
 etileno, 425
 Equilibrio de cargas, 321
 Equilibrio de Donnan, 313, 315
 Equilibrio dinámico, 65
 Eritrosa, 28
 Eritrosa-4-fosfato
 fotosíntesis, 183
 respiración, 126
 vía del ácido shiquímico, 255, 257
 Eritrulosa, 29
 Esclerénquima, 80
 Escoba de bruja, 666, 667
 Escopolamina, 621
 Escotófito, 537
 Escototropismo, 493
 Escualeno, 255
 Eserina, 621
 Espacio libre aparente, 294
 Espectro de acción, 166, 168
 Espectros de absorción, 154
 Espectros de diferencia, 154, 155
 Espectroscopía, 154
 Esporofito, 88
 Estación, 712
 Estado lechoso, 444
 Estambre, 88, 440
 Estaquiosa, 32
 translocación, 329
 Estalolito, 485, 486
 Estela, 81
 Éster, 20, 23
 Estereoisómero, 26
 Esteroides, 130
 Esterol (terpeno), 255
 Estigma, 88, 440
 Estilo, 88, 440
 Estímulo floral, 527
 percepción, 528
 translocación, 529
 Estoma (estoma, estomas), 87, 353-66
 contaminación, 699
 control del agua, 359
 control hidroactivo, 359
 control hidropasivo, 359
 disposición, 359
 efecto de la luz, 360
 efecto del ABA, 359
 efecto del ácido faseico, 359
 efecto del CO₂, 360
 fotosíntesis, 395
 intercambio gaseoso, 354
 MAC, 397
 mecanismo de acción, 361, 362, 364
 modificación, 349, 350, 351
 movimiento, 357
 transpiración, 367, 370
 Estratificación, 454, 578
 Estrictina, 243
 Estroma, 59, 60
 Etanol, 128
 fermentación, 127, 128
 Etanol deshidrogenasa, 140
 Etanolamina, 249
 Éter, 20, 23
 Ethrel. Ver Ácido 2-cloroetilfosfónico
 Etileno, 21, 425, 426, 620
 abscisión, 596
 acción patógena, 663
 epinastia, 425
 fitogerontología, 593

- forma de acción, 620
- germinación, 586
- interacción con IAA, 602
- maduración del fruto, 451, 452
- resumen de efectos, 625
- Etiolato, 166, 460
- Etionina, 35
- Eucariótico, 46
- Evolución, 6
 - fotosíntesis, 204
- Exanthema, 286
- Exergónico, 96
- Explotación maderera, 724, 726

- Factor de acoplamiento, 176
- Factores de crecimiento en agricultura, 729-33
- Factores limitantes, 705
- FAD. Ver Flavina adenina dinucleótido
- Farnesil pirofosfato, 609
- Farnesol, 255
- Faseolina, 659, 660
- F₁-ATPasa, 57, 58
 - fotosíntesis, 176
 - transporte electrónico respiratorio, 107-09
- Felema, 81
- Felógeno, 81
- Fenazina metosulfato (PMS), 171
- Fenilalanina, 35
 - vía del ácido shiquímico, 255, 257
- Fenilalanina amoníaco-liasa, 256-60
- Fenol, 25
- Fenol oxidasa, 138, 140
- Fermentación, 117, 127, 128
- Feromonas, 654
- Ferredoxina, 169, 170
 - fijación de nitrógeno, 211, 213
 - fotosíntesis, 169, 172, 176
 - metabolismo del sulfuro, 282
- Fertilización, 443
- Fibras, 80
- Ficocianina, 164
 - algas, 652
- Ficoeritrina, 164
 - algas, 652
- Filamento, 621
- Filamento, 88, 440
- Filocarpina, 621
- Filotaxia, 471, 472
 - translocación, 555
- Fisiografía, 704, 714
- Fitoalexina, 660
- Fitocromo, 516-19
 - control estomático, 361
 - cronómetro, 536
 - espectro de absorción, 521
 - estructura, 520
 - fotomorfogénesis, 459
 - germinación, 455
 - inactivo, 522
 - latencia, 576
 - localización celular, 522
 - localización de membranas, 524
- Fitogerontología, 593
- Fitol, 255
 - clorofila, 253
- Flavina, 492
- Flavina adenina dinucleótido (FAD), 99-101
 - potencial redox, 104
 - reducción de nitratos, 214-15
 - respiración, 122, 124
 - transporte de electrones, 99
- Flavina mononucleótido (FMN), 99, 101
 - potencial redox, 104
 - reducción de nitratos, 214-15
 - transporte de electrones, 99
- Flavona, 261, 262
- Floema, 79, 80, 81, 82
 - estructura, 336
 - inducción, 475, 476
 - savia, 328, 329
 - translocación, 336-44
- Flor perfecta, 441
- Flora, 703, 713-19
- Floración, 511, 536
 - ABA, 619
 - AG, 611
 - citocinina, 615
 - etileno, 621
 - hormona, 426
 - IAA, 614
 - iniciación, 437
 - inhibidor, 531
 - respuestas rápidas, 526
 - resumen, 546
 - senescencia, 587
- Flores, 87, 88
 - desarrollo, 479
- Floridósido, 652
- Florígeno, 426, 479, 531
- Flujo de la savia, 302
- Flujo de masas, 338
- Fluorenol, 622
- Fluorescencia, 167
- Fluorocitrato, 123
- FMN. Ver Flavin mononucleótido
- Forma, 494
- Formación de agallas, 666, 667
- Formación de enzimas, 616
 - efecto de citocinina, 611
- Formación de la madera, 632-33
 - nutrición, 557
- Formaldehído, 20
- Formamidoimidazol carboxamida ribótido, 238
- Formiglicnamida ribótido, 237
- Formiglicnamidina ribótida, 237

- Formil-THFA, 237
- Fortalecimiento, 688
 - congelación, 696
 - medida, 690
 - tensión, 688
- Fosfatasa, 111
 - fotosíntesis, 183
- Fosfato
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 281
 - inorgánico, 98
 - nutrimento, 281
 - suelo, 273
 - translocación, 332, 333
 - transporte activo, 319
- Fosfato de alta energía, 98
- Fosfoadenosín-5'-fosfosulfato, 282
- Fosfoenolpiruvato carboxilasa, 133-34
 - β -carboxilación, 197
 - control estomático, 188
 - fotosíntesis C_4 , 192, 193
 - reacciones anapleróticas, 133
- Fosfoenolpiruvato carboxiquinasa
 - germinación seminal, 457
 - fotosíntesis C_4 , 192, 193
 - MAC, 197
- Fosfogliceril mutasa
 - MAC, 197
 - respiración, 112, 119
- Fosfogliceril quinasa, 118, 119
 - fotosíntesis, 183, 184
 - respiración, 118, 119
- Fosfogliceraldehído. Ver Gliceraldehído-3-fosfato
- Fosfoglucoisomerasa, 118
- Fosfohexoquinasa, 118
- Fosfolípido, 24
- Fosfón-D, 610
- Fosfopentosa epimerasa, 185
- Fosforilación cíclica, 169, 170
- Fosforilación del sustrato, 118
- Fosforilación no cíclica, 170
- Fosforilación pseudocíclica, 170
- Fosforilasa, 245
- Fósforo
 - deficiencia, 281
 - efecto Al, 290
 - nutrimento, 281
 - suelo, 273
- Fosforoclástico, 212
- 5-fosforribosil pirofosfato (PRPP)
 - síntesis de pirimidinas, 238
 - síntesis de purinas, 236
 - vía del ácido shiquímico, 255, 257
- 5-fosforribosilamina, 236
- Fosforribuloquinasa, 184
- Fosfotriosaisomerasa
 - fotosíntesis, 183, 184
 - respiración, 118
- Fotófila, 537
- Fotofosforilación, 161
- Fotólisis, 160
- Fotomorfogénesis, 459
- Fotón, 162
- Fotoperiodo, 511-16
 - floración, 511
 - formación de la madera, 632
 - latencia, 570, 582
 - vernalización, 541
- Fotoperiodo esquemático, 540
- Fotorrespiración (Ver también Ciclo C_2 vía del glicolato), 187, 378
 - algas marinas, 643
 - características, 379
 - control, 384
 - efecto del oxígeno, 379, 381, 383
 - MAC, 399
 - medición, 378, 380
 - oxígeno, 187
 - papel, 386
- Fotosíntesis
 - árboles, 630
 - ciclo C_2 , 378, 382, 385
 - ciclo C_3 , 177-86, 183, 376
 - ciclo C_4 , 188, 189, 193, 386-96
 - competencia, 720
 - control, 185, 565
 - control hormonal, 565-67
 - efecto de temperatura, 200
 - efecto del CO_2 , 203
 - efecto del oxígeno, 201, 384
 - eficiencia (ver también fotosíntesis C_4), 186
 - espectro de acción, 168
 - evolución, 204
 - luz, 203, 204
 - MAC, 396, 397, 398
 - nutrición, 549-51
 - parasitismo, 663
 - plantas alpinas, 698
 - plántulas, 550
 - reacción luminosa, 159-60
 - reacción oscura, 160
 - requerimientos de cloruros, 287
 - ritmicidad, 540
 - senescencia, 589
 - variación estacional, 553
- Fotosíntesis aparente, 379
- Fotosíntesis C_3 , 177-85, 183, 376-78
 - autocatálisis, 377
 - balance energético, 186
 - control, 185
- Fotosíntesis C_4 , 188-89, 193, 386-96
 - CO_2 , 393
 - efecto de temperatura, 394
 - fotorrespiración, 393
 - metabolismo de nitrógeno, 390

- productividad, 395-96
 - significado ecológico, 392
- Fotosíntesis neta, 379
- Fotosíntesis total, 379
- Fotosintetizado
 - asociación simbiótica, 680
 - distribución, 554-56
- Fototaxia, 649
- Fototropismo, 489-93
 - espectro de acción, 492
 - percepción de luz, 491
- Fracción I proteica, 184
- Frío
 - inducción, 541
 - latencia, 585
- Fructosa, 29
 - transporte, 329
- Fructosa difosfato
 - fotosíntesis, 183
 - respiración, 119
 - vía accesoria de las pentosas, 126
- Fructosa-6-fosfato
 - control respiratorio, 137
 - fotosíntesis, 183
 - respiración, 119
 - vía accesoria de las pentosas, 126
- Fructosana, 33
- Fruto, 87
 - desarrollo, 451
 - maduración, 451
 - nutrición, 556
 - pegamiento, 451
- Fucoidina, 33
 - acción del oleaje, 651
 - algas, 652
- Fucosa, 652
- Fucoxantina, 164
 - algas, 652
- Fuerzas de van der Waals, 18
- Fumarasa, 122
- Furanosa, 27
- 6-Furfurilaminopurina (cinetina), 425, 613

- Galactolípido, 250
- Galactosana, 33
- Galactitiol, 32
- Galactosa, 28
- Galio, 289
- Gametofito, 439
- Gametofito femenino, 88
- Gametofito masculino, 88
 - β -carboxilación, 189
 - fotosíntesis C₄, 189, 193, 387
 - MAC, 197
 - respiración, 122
- Gamona, 656
- Gel, 15
- "Gelbstoff", 564
- Gen estructural, 417
- Gencianosa, 32
- Genciobiosa, 32
- Gene, 417
- Gene operador, 417
- Geotropismo, 483-89
 - inverso, 683
- Geranilgeranil pirofosfato, 609
- Germanio, 290
- Germinación, 75-78, 454-57
 - control, 576-81
 - efectos sobre testa seminal, 579, 580
 - iniciación, 437
 - nutrición, 550
- Glicina, 35
 - síntesis de clorofila, 250-52
 - síntesis de purinas, 236
 - vía del glicolato, 186-88
- Glicina descarboxilasa, 252
- Glicinamida ribótido, 236
- Gliceraldehído, 21, 25, 28
- Gliceraldehído-1,3-difosfato, 119
- Gliceraldehído-3-fosfato
 - fotosíntesis, 183
 - respiración, 119
 - vía accesoria de las pentosas, 126
- Gliceraldehído fosfato deshidrogenasa, 119
- Gliceril fosfato, 131
 - síntesis de lípidos, 249
- Glicerol, 21
 - algas, 651
 - desdoblamiento de grasas, 131
 - fotosíntesis, 198
 - síntesis de grasas, 249
- Glicol, 21
- Glicólisis, 118, 119
- Glicolaldehído, 21, 185
- Glicósido, 104
 - resistencia a enfermedad, 658
- Glioxilato reductasa, 456
- ~~Glioxisoma, 61~~
- ~~germinación, 456~~
- Globulina, 232
- Glucana, 33
- Gluconeogénesis, 135
- Glucosa, 28
 - oxidación, 33
 - reducción, 33
 - respiración, 119, 126, 130
 - transporte, 329
- Glucosa-1-fosfato
 - formación de almidón, 245
 - respiración, 119
- Glucosa-6-fosfato
 - respiración, 119
 - vía accesoria de pentosas, 126
- Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa, 126
- Glucosamina, 229
- Glutamina, 36, 225-31
 - asimilación de nitrógeno, 216

- comportamiento, 229-31
- deficiencia de azufre, 282
- derivados, 229
- fotorrespiración, 384, 385
- metabolismo, 229, 230, 231
- movilización de reservas, 457
- síntesis, 227
- síntesis de pirimidinas, 240
- síntesis de purinas, 236, 238
- vía del ácido shiquímico, 255, 257
- Glutamina sintetasa, 227
 - aminación, 219
 - fotorrespiración, 384, 385
- Glutation, 139, 235
 - ácido ascórbico oxidasa, 139
 - potencial redox, 104
- Glutation reductasa, 139
- Glutelina, 233
- Gran fase de crecimiento, 414
- Grana, 59, 60
- Grasa, 24
 - algas, 653
 - movilización en germinación, 456
 - síntesis, 247-50
- Gravedad
 - percepción, 484
 - respuesta, 486
- Gremios para defensa, 674
- Grupo prostético, 233
- Guanina, 41
- Guanosín difosfato glucosa, 246
- Gutación, 366
- Halofita
 - competencia, 720
 - requerimientos de sodio, 289
- Haz vascular, 80, 81, 82
- Hélice- α , 38, 39
- Hemicelulosa, 247
- Heptosa, 27
- Heptulosa, 27, 28
- Heterocíclico, 25
- Heterofilia, 477, 478
- Heterotrofia, 4, 404
- Hexoquinasa
 - respiración, 119
 - vía accesoria de las pentosas, 126
- Hidátodo, 366
- Hidrazina, 212
- Hidrógeno
 - componente de las plantas, 274
 - en el suelo, 273
- Hidrólisis, 97
- Hidroponia, 275
- Hidrotropismo, 493
- β -hidroxi- β -metil glutaril-CoA, 254
- Hidroxilamina, 215
- Hidroximetil transferasa, 188
- Hidroxipiruvato, 21
 - vía del glicolato, 188
- Hidroxiprolina, 36
 - formación, 224
- Hielo, 694-95
- Hierro
 - constituyente de plantas, 274
 - deficiencia, 284
 - en suelo, 273
 - fijación de nitrógeno, 213
 - nutrimento, 283
 - síntesis de clorofila, 250-51
- Hierro no heme, 99
- Higrómetro, 371
- Hipertónicos, 68
- Hipocótilo, 77, 78
- Hiponastia, 498
- Hiponitrito, 215
- Hipótesis de Cholodny-Went, 486, 487, 491
- Hipótesis de Mitchell, 107, 108
 - fotosíntesis, 176
 - transporte iónico, 322, 325
- Hipótesis del acoplamiento químico, 109
- Hipótesis del movimiento de cargas
 - pareadas, 109
- Hipótesis quimiosmótica, 106
 - fotosíntesis, 176
 - transporte activo, 321
- Hipotómico, 67
- Hipoxantín ribótido, 238
- Histidina, 35
- Histona, 233
- Hoja, 86, 347, 350-52
 - adaptación, 353
 - crecimiento, 477
 - estructura, 86-87
 - exportación de carbono, 354-56
 - heterofilia, 477, 478
 - laguna, 474
 - mosaico, 721
 - primordios, 471
 - rastro, 79, 474
 - sol, 352, 353
 - sombra, 352, 353
- Hoja de sol, 352, 353
- Hoja pequeña, 286
- Homoserina, 35
 - transporte, 330
- Hordeína, 233
- Hormona, 419
 - interacción, 622
 - transporte, 562
- Hormona juvenil, 254
- Hule, 253, 255
- Humedad relativa, 303
 - absorción de agua, 303
 - influencia sobre vegetación, 707
 - transpiración, 368, 369
- Humus, 270

- IAA. Ver Ácido indolacético
 Ictericia, 291
 Imbibición, 71
 germinación, 455
 Imina, 20
 Indol, 25
 metabolismo, 258
 Indol-3-glicerolfosfato, 257, 258
 Indol-lactato, 600
 Indolacetaldehído, 600
 auxina, 285
 síntesis de IAA, 258
 Indolacetonitrilo, 419
 acción de auxinas, 608
 síntesis de IAA, 258
 Indolealdehído, 258
 Indoletanol, 419, 600
 Inducción floral, 527
 Inductor, 418
 Industria, 724
 Infección, 659
 Inhibidores
 enzima, 114, 115
 Iniciación de órganos, 461
 Inmunidad, 659
 Interacción huésped-parásito, 670, 672
 Intercambio de calor latente, 372
 Intercambio de gases, 353
 estomático, 354
 medición, 380
 no estomático, 357
 Interconversión prolina-hidroxiprolina, 224
 Inulina, 33
 síntesis, 246
 Invasión, 661, 719
 Invertasa, 131
 Ion hidrógeno
 efecto sobre pared celular, 605
 Ionóforos, 109
 IPA. Ver Isopenteniladenina
 Ipomoeamarana, 660
 Isocítrico deshidrogenasa, 122
 Isoleucina, 37
 Isomerasa, 118
 fotosíntesis, 183
 respiración, 126
 Isómero, 19
 Isopentenil adenina, 423
 citocinina, 613
 Isopentenil pirofosfato
 síntesis de giberelina, 609
 síntesis de terpenos, 253, 254
 Isopreno, 253, 255
 síntesis de terpenos, 254, 255
 Isoprenoide (ver también Terpeno), 254-56
 Isótopo, 178
 efecto de radiación, 697
 experimentos de competencia, 223, 224
 vida media, 178
 Isótopo radioactivo, 152
 efecto de radiación, 697
 fotosíntesis, 178
 respiración, 152, 153
 translocación, 330-33
 Isotrópico, 47
 Isotónico, 68

 Lactona, 27
 Lactosa, 32
 Lámina, 59, 60
 Lámina media, 47, 50
 Laminaria, 33
 alga, 654
 Latencia, 569-81
 árbol, 636-37
 ruptura, 586
 semilla, 576
 vástago, 582
 Leche de coco, 446, 447
 Lecitina, 249
 Lectina, 661
 Lehemoglobina, 208
 Leucina, 36
 Leucoantocianina, 261
 Leucoplasto, 59
 Levana, 246
 Levorrotatorio, 26
 Leyes de los gases, 67
 Lignina, 256
 monómeros, 258, 259
 resistencia a enfermedad, 658
 síntesis, 257
 Lígula, 86
 Limo, 265
 Lípido, 247-50
 Lipoproteína, 233
 Lisímetro, 371
 Lisina, 37
 Lisosoma, 234
 Litio, 324
 Lixosa, 28
 Lóculo, 88
 Luteína, algas, 652
 Luz
 algas marinas, 648
 competencia, 720
 control de la respiración, 403-04
 efectos sobre los estomas, 360
 fotomorfogénesis, 459
 fotosíntesis, 202, 203, 204
 germinación, 455
 gran altitud, 698
 punto de compensación, 203
 rojo. Ver Fitocromo
 Luz roja (ver también Fotoperiodo,
 Fitocromo)
 efecto sobre latencia, 579
 germinación, 518, 519, 520

- Macronutrimiento, 275
- Madera de compresión, 633
- Madera de primavera, 632
- Madera de reacción, 633, 634, 635
- Madera de tensión, 633
- Madera de verano, 632
- Madera tardía, 632
- Madera temprana, 631
- Madurez para florear, 508
- Magnesio
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 279
 - enlazante del ATP, 279
 - nutrimento, 279
 - síntesis de clorofila, 250, 253
 - síntesis de glutamina, 226, 227
 - suelo, 273
 - transporte activo, 319, 324
- Magnolia, 245
- Malonil-CoA
 - síntesis de flavona, 261
 - síntesis de lípidos, 248
- Maltosa, 31
 - almidón, 130
- Malvidina, 262
- Manana, 33
 - alga, 654
- Mancha de sequía, 285
- Mancha fangosa, 285
- Manganeso
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 285
 - nutrimento, 284
 - síntesis de glutamina, 227
 - suelo, 273
- Manitol, 32
 - alga, 653
- Manoetohexulosa, 29
- Manosa, 28
- Marchitez incipiente, 268
- Medición del tiempo, 508
- Medios de cultivo, 386, 387
- Médula, 79, 80, 81, 82
- Melezitosa, 32
- Melibiosa, 32
- Membrana, 47
 - potencial, 314, 315
 - transporte de solutos, 319, 320
- Membrana celular, 53, 54
- Membrana nuclear, 55
- Membrana semipermeable, 65
- Mercurio, 290
- Meristemo, 90
- Meristemo terminal, 468, 469
- Mescalina, 243
- Mesófilo (fotosíntesis C_4), 189
- Metabolismo ácido crasuláceo (CAM), 197, 396-98
 - acción estomática, 362
- fotorrespiración, 399
- importancia ecológica, 400
- patrones, 398
- respiración, 399
- ribulosa bifosfato carboxilasa, 398
- Metafase, 55
- Metaloproteína, 233
- Metano, 20
- Metanol, 20
- Metaxilema, 80, 81
- 3-metil-6-methoxy-8-hidroxi-3,4-dihidroisocumarina, 660
- Metilén oxindol, 600
- Metilina-THFA, 240
- Metionina, 35
 - senescencia, 593
 - transmetilación, 224
- Micela, 14
- Micorriza, 674-76
- Microclima, 704
- Micronutriente, 275, 276-82
- Micrópilo, 88, 440
- Microprobador de haz de electrones, 363
- Microrradioautografía, 333, 334
- Microscopio de barrido y congelación, 173-74
- Microspora, 440
- Microtúbulo, 50, 52, 62
- Migajón, 265
- Mioinositol, 475
- Mitocondrias, 55, 58, 59
 - DNA, 59
 - respiración, 150-51
 - síntesis de grasas, 248
 - transporte de electrones, 108
 - vía del glicolato, 188
- Mixoxantina, 652
- Mol, 11
- Molalidad, 11
- Molaridad, 11
- Molibdeno
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 287
 - fijación de nitrógeno, 213
 - nutrimento, 286
 - suelo, 273
 - toxicidad, 291
- Monocárpico, 587
- Monocotiledónea, 79, 81, 84
- Monofosfato de adenosina 3,5-cíclica, 622
- Monoico, 441
- Monoterpeno, 253, 255
- Montmorilonita, 270
- Morfactina, 621
- Morfina, 243
- Movimiento
 - crecimiento, 483
 - nástico, 483
 - rápido, 503
 - reversible, 483

- trópico, 483
- variación, 497
- Movimiento rápido, 497
 - floración, 526
- Movimiento reversible, 483
- Movimiento de crecimiento, 483
- Movimiento de orientación, 633
- Movimiento de sueño. Ver Nictinastia
- Movimiento de variación, 497
- Movimientos de solutos, 309
- Mucoproteína, 233
- Muerte agresiva, 286
- Muscarina, 621
- Mutante enano, 424
- Mutasa, 118
- NADP. Ver Nicotinamida adenina-
dinucleótido fosfato
- Naftalenacetamida
 - pegamiento de frutos, 729
- Nematodo, 665
- Nicotina, 243
- Nicotinamida adenina dinucleótida, 99, 100
 - control respiratorio, 403, 404
 - fermentación, 128
 - fotorrespiración, 383
 - metabolismo graso, 457
 - potencial redox, 104
 - reducción de NO₃, 214
 - transporte de electrones, 99
- Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato, 99, 100
 - ácido ascórbico oxidasa, 139
 - fenol oxidasa, 138
 - fotorrespiración, 383
 - fotosíntesis, 161, 169, 170, 172
 - reducción de nitratos, 214
 - síntesis aromática, 257
 - síntesis de lípidos, 248-49
 - síntesis de terpenos, 254
 - transporte de electrones, 99
- Nictinastia, 437, 498-99, 501
 - fitocromo, 521
- Ninhidrina
 - detección de aminoácidos, 180
 - reacción de amidas, 226
- Nitrato
 - fijación de nitrógeno, 212
 - reducción fotosintética, 215-16
 - transporte activo, 319
- Nitrato reductasa, 215
- Nitrilo, 214
- Nitrito, 215
- Nitrito reductasa, 215
- Nitrogenasa, 212
- Nitrógeno
 - constituyente de la planta, 274
 - deficiencia, 280
 - fijación, 207-14
 - fotorrespiración, 383, 385
 - nutrimento, 280
 - parasitismo, 663
 - senescencia, 589
 - suelo, 273
- Nitrosoma, 129
- Nódulo, 208, 209, 210
- Norleucina, 37
- Normalidad, 12
- Norvalina, 36
- Núcleo
 - antípoda, 88, 89
 - espermatozoide, 88, 90
 - generatriz, 88, 90
 - polar, 88, 89
 - tubo, 88, 89
- Núcleo acuoso, 285
- Núcleo corchoso, 285
- Núcleo del tubo, 441
- Núcleo espermático, 441
- Núcleo generatriz, 441
- Núcleos polares, 88, 89
 - desarrollo, 439, 440
- Nucleolo, 54
- Nucleoproteína, 233
- Nucleósido, 40, 41
 - respiración, 130
- Nucleótido, 40, 41
 - respiración, 130
- Nudo, 468
- Nutación, 504
- Nutrición durante el desarrollo, 549
- Nutrición mineral, 275-92
 - criterios de esencialidad, 275
 - periodicidad diaria, 552-53
- Nutrimento
 - absorción, 269
 - absorción (algas marinas), 647
 - deficiencia, 287
 - latencia, 570
 - movilización, 556
 - reemplazo, 290
 - recuperación, 638
- Nutrimientos esenciales, 275
- Nutrimientos menores, 275, 283-87
- Oligosacárido, 32
 - translocación, 329
- Oosfera, 439, 440, 441
- Operón, 417
- Opio, 243
- Organización, 433
- Ornitina, 36
 - absorción de urea, 216
 - ciclo, 226
 - síntesis de carbamil fosfato, 241
- Orotidina-5-fosfato, 239
- Orquídeas, 243-44
- Ortostiquia, 471

- Oscilador, 508
- Osmómetro, 65, 66
- Osmosis, 64, 65
- Ovario, 88, 89, 440
- Óvulo (primordio seminal), 88, 440
- Oxidación, 18, 95
- β -oxidación, 131, 132
- Óxido nitroso
 - contaminación, 699
- Oxidasa terminal, 140
- Oxigenasa, 186
- Oxígeno
 - control de la respiración, 135, 137
 - efecto de la respiración, 147, 148, 381
 - efecto Pasteur, 135
 - fotorrespiración, 381, 383
 - fotosíntesis, 201, 383
 - fotosíntesis C_4 , 387
 - germinación, 455
- Ozono, 699

- P_{680} , 169
- P_{700} , 169
- PAL. Ver Fenilalanina amoníaco-liasa
- PAN. Ver Smog de peroxiacil nitrato
- Paradoja de Pisum, 523
- Paradoja de Zea, 523
- Parasitismo, 657
- Pared celular, 47, 48, 52
 - algas, 652
 - efecto de IAA, 603-04
- Parénquima, 72, 79
- Parénquima esponjoso, 87
- Partenocarpia, 451, 731
- Partículas F_0 , 57, 58
 - fotosíntesis, 176
 - transporte electrónico respiratorio, 107-09
- Pastizal, 705, 707, 711
- Patrones nutricionales, 552-56
- Pectina, 247
- Pectinasa, 595
- Pedúnculo, 88
- Pelargonidina, 262
- Pentosa, 27
- Pentosana, 33
- Peonidina, 262
- PEP. Ver Ácido fosfoenolpirúvico
- PEPcasa. Ver Fosfoenolpiruvato carboxilasa
- Péptido, 20, 34, 235
 - enlace, 34
- Periciclo, 84, 86
- Permeabilidad diferencial, 65
- Permeabilidad diferencial de la membrana, 65
- Peroxidasa, 139
- Peróxido de hidrógeno
 - acción de catalasa, 139
 - vía del glicolato, 186-87
- Peroxisoma, 61
 - vía del glicolato, 188

- Pétalo, 88, 440
- Petróleo, 247
 - algas, 652
 - de plantas, 742
- Petunidina, 262
- PGA. Ver Ácido 3-fosfoglicérico
- pH, 12
 - control de estomas, 362
 - distribución de la flora, 714
 - efectos del crecimiento, 650
 - nutrimento del suelo, 271
 - vacuola, 62
- Pigmento
 - algas, 651, 652
 - líquenes, 681
- Pinocitosis, 309
- Piranosa, 27
- Piridoxal fosfato, 220-21
- Piridoxamina, 221
- Pirimidina, 41, 235
 - degradación, 241
 - respiración, 130
 - síntesis, 239-40
- Pirofosfatasa, 133
 - fotosíntesis C_4 , 192, 193
- Pirofosfato, 110
 - fotosíntesis C_4 , 192, 193
 - síntesis de almidón, 199, 245
- Pirrol, 25
 - clorofila, 165
- Piruvato carboxilasa, 128, 133
- Piruvato fosfato diquinasa, 133
 - fotosíntesis C_4 , 192, 193
 - respiración, 119, 120
- Pisatina, 660
- Pistilo, 88
- Placa celular, 50
- Placa cribosa, 336, 337
- Placenta, 88
- Plagiotropismo, 429, 483, 636
- Plantas de día corto, 515
- Plantas de día corto, 513
 - lista, 514
- Plantas de día corto-largo, 515
- Plantas de día largo, 513, 514
- Plantas de día neutro, 513, 514
- Plantas indicadoras, 292
- Plantas suculentas. Ver Metabolismo ácido crasuláceo
- Plántula
 - crecimiento, 459
 - fotosíntesis, 550
 - nutrición, 457
- Plasmalema, 52
 - transporte iónico, 320, 324
- Plasmodesmos, 47, 49
 - absorción de agua, 295, 296
 - transporte de solutos, 310
- Plasmólisis, 68

- Plasmólisis incipiente, 70
 Plastidio, 59
 Plastocianina, 169
 Plastocromo, 472
 Plastoquinona, 169
 Plata, 290
 Plomo, 290
 Plúmula, 75, 76
 gancho, 78
 PMS. Ver Fenazin metosulfato relación P/O
 Polarización, 430
 Polen, 88, 90
 desarrollo, 440, 441
 Polifenol oxidasa, 138
 Polinización, 441
 Polipoidía, 721
 Polisacáridos, 33
 algáceos, 652, 654
 enfermedad, 662
 fortalecimiento ante congelación, 691
 lectina, 661
 síntesis, 245-47
 Polisacáridos sulfatados, 653, 654
 Porcentaje de marchitez permanente, 268
 Porfirinas, 130
 Porfirinógeno, 250, 252
 Porfobilinógeno, 250, 251
 Porómetro, 361
 Post-maduración, 576-77
 Potasio
 activación de enzimas, 280
 constituyente de las plantas, 274
 deficiencia, 279
 estomas, 363, 364
 nutrimento, 280
 respuesta de células motoras, 497, 499
 suelo, 273
 transporte activo, 319, 320, 322
 pulgino, 437
 Potencial de acción, 502-03
 Potencial de agua, 63, 66-70
 aire, 303
 células, 68
 medición, 66
 movimiento del agua, 305, 306
 RH, 68
 suelo, 267
 Potencial de presión, 66
 Potencial eléctrico, 313
 fitocromo, 523
 respuesta del crecimiento, 493-94
 Potencial electroquímico, 313
 Potencial estándar de óxido-reducción, 103, 104
 Potencial mátrico, 71
 Potencial osmótico, 65
 estomas, 357
 movimiento de agua, 297
 suelo, 267
 Potencial químico, 63
 Potencial redox estándar, E° , 103
 Potómetro, 299
 transpiración, 371
 Precipitación pluvial, 706
 Presas, 725
 Presión de vapor, 369
 Presión de la pared, 72
 Presión de turgencia, 65, 72
 Presión osmótica, 72
 Procariótico, 45
 Productividad
 agrícola, 728
 algas, 642
 plantas C_4 , 395
 Profasa, 55
 Prolamina, 233
 Prolina, 36
 Proplastidio, 61
 Protamina, 233
 Proteína, 34, 39
 efecto auxínico, 606
 estructura primaria, 35
 estructura secundaria, 35
 estructura terciaria, 38
 hidrólisis, 233
 reciclado, 234, 235
 resistencia a congelación, 695
 respiración, 130
 senescencia, 589
 sequía, 691
 síntesis, 233
 tipos, 232
 tolerancia a sequía, 692
 Proteína contráctil, 340
 Proteína P, 336
 Proteína portadora de acilo, 248
 Protoclorofila, 165
 Protoporfirina, 250, 252
 Protoxilema, 80, 81
 PRPP. Ver Fosforisil pirofosfato
 Psicómetro, 371
 Psicosa, 29
 Pudrición de ápices florales, 278
 Pudrición del corazón, 285
 Pulso-rastreo, 391
 Pulvino, 497, 499
 Punto de compensación, 203
 CO_2 , 202, 203
 luz, 203
 Punto isoeléctrico, 15, 34
 Purificador, 564
 Purina, 41, 235
 degradación, 241
 respiración, 130
 síntesis, 236-38
 Puomicina, 523

- Q₁₀**, 146
 fotosíntesis, 159
Quantosoma, 129
Quantum (*hν*), 158, 163
Quelato, 276
Quimiotaxonomía, 651
Quimiotropismo, 442
Quinasa, 118
Quinina, 243
Quinona, 138
Quitina, 33, 229

Radiación, 372
Radiación ionizante
 isótopos, 697
 natural, 697
Radiación ultravioleta, 698
Radícula, 75, 76
Radioautografía, 179, 181
Rafinosa, 32
 translocación, 330
Raíces adventicias, 433, 435
Raíz, 83
 adventicia, 76, 77
 auxina, 432-34
 caliptra, 83
 diferenciación, 466
 injertos, 638, 639
 pelos, 85
 presión, 295
 primaria, 76, 77, 78
 rama, 84, 86
 secundaria, 76, 77, 78
Raíz lateral, 465
Rastreador radioactivo. Ver Isótopo
 radioactivo
Rastro de la rama, 474
Reacción de acoplamiento, 98
Reacción de Blackman, 160
Reacción de Hill, 161
Reacción de la luz, 159-60
Reacción de transferencia de grupos, 109-11
Reacción oscura, 159
Reacción redox, 95
Reacciones anapleróticas, 132
Receptáculo, 88, 440
Reclamo, 286
Reducción, 18, 19, 95
Reemplazo (nutrimento), 290
Relación P/O, 150
Reloj biológico, 508
Represor, 417
Resonancia electrónica, 173
Respiración, 117, 400-05
 árbol, 630
 competencia, 720
 control, 137
 control alostérico, 136
 control por la luz, 403, 404
 control por retroalimentación, 135, 137
 crecimiento, 400
 edad del tejido, 142
 efecto de sales, 149, 318
 efecto del CO₂, 148
 efecto del oxígeno, 147
 grasa, 131
 herida, 149
 inhibidores, 152
 intermediarios fotosintéticos, 131
 latencia, 584, 585
 luz, 403
 MAC, 399
 mantenimiento, 400
 medición, 149
 parasitismo, 663
 senescencia, 589
 temperatura, 146
Respiración de heridas, 149
Respiración alternativa, 141
Respiración insensible al cianuro, 141, 155
 latencia, 585
Respirómetro, 150
Respuesta a la tensión, 687-702
Respuesta nástica, 483, 497-505
Respuesta trópica, 483
Retículo endoplásmico, 55, 56
 efecto GA, 611
Ribosa, 28
Ribosa-5-fosfato, 126
 fotosíntesis, 183
 respiración, 125
 síntesis de pirimidinas, 236
 síntesis de purinas, 236
Ribosoma, 57
Ribótido aminoimidazol carboxamida, 237
Ribótido aminoimidazol del ácido
 carboxílico, 237
Ribótido de aminoimidazol, 237
Ribulosa, 29
Ribulosa bifosfato (RuBP), 181, 182, 183,
 376
Ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBPCasa),
 184
 fotosíntesis, 182, 183, 376
 fotosíntesis C₄, 387
 inhibición del citrato, 565
 inhibición del PGA, 565
 MAC, 399
Ribulosa difosfato. Ver Ribulosa bifosfato
Ribulosa difosfato oxigenasa, 186, 188, 382
Ribulosa-5-fosfato
 fotosíntesis, 183, 184
 respiración, 125, 126
Ribulosa fosfato epimerasa, 125, 126
 fotosíntesis, 183, 184
Ribulosa fosfato kinasa, 183
Ricina, 242
Ritmicidad, 436, 437

- Ritmo, 508
 circadiano, 509
 de libre ocurrencia, 509
 extrínseco, 511
 Ritmo circadiano, 509
 floración, 537-41
 fotoperiodo, 539
 Ritmos extrínsecos, 511
 RNA. Ver Ácido ribonucleico
 RNA de transferencia, 41
 citocinina, 617
 RNA mensajero, 41
 RNA soluble, 41
 RNA_t. Ver RNA de transparencia
 RQ. Ver Cociente respiratorio
 RuDP. Ver Ribulosa bifosfato
 RuBP. Ver Ribulosa bifosfato
- Sabana, 705, 707, 712
 Sacarosa, 30
 diferenciación, 475, 476
 formación en floema, 475
 formación del almidón, 246
 fotosíntesis, 198
 invertasa, 130
 resistencia a congelación, 695
 síntesis, 111
 translocación, 329
 Sacarosa fosfato, 111, 198
 Sacarosa fosforilasa, 110
 Sacarosa sintetasa, 246
 Saco embrionario, 439
 S-adenosil metionina, 252
 Safinól, 660
 Sal
 acumulación, 697
 regulación, 697
 respiración, 149, 318
 Salinidad, 648
 Sedoheptulosa, 29
 Sedoheptulosa difosfato, 183
 Sedoheptulosa-7-fosfato, 183
 Seismonastia, 500-02
 Selenio
 nutrimento, 288
 toxicidad, 291
 Semialdehído succínico, 21
 Semilla, 75, 76, 77
 cubierta, 579, 580
 desarrollo, 451
 latencia, 579, 580
 Senescencia, 587-98
 Sépalo, 88, 440
 Sequía, 690
 tolerancia, 691
 Serie de Fibonacci, 472
 Serina, 35
 formación del THFA, 241
 vía del ácido shiquímico, 255, 257
 vía del glicolato, 187, 188
 Serotonina, 256, 258
 Sesquiterpeno, 254
 Sevin, 729
 SH. Ver Sulfhidrilo; Tiol
 Signo de Dawn, 539
 Signo oscuro, 539
 Silicio
 constituyente de la planta, 274
 nutrimento, 289
 suelo, 273
 Simbiosis, 657, 673
 Simplasto, 295
 Sinérgida, 88, 440
 Síntesis de IAA, 258, 600
 Sirenina, 655
 Siroheme, 215
 Sistema nervioso (planta), 502
 Sistemática química, 261
 Smog, 699
 Smog de peroxiacil nitrato, 699
 Sodio
 bomba, 324
 componente de las plantas, 274
 fotosíntesis C₄, 289
 nutrimento, 289
 suelo, 273
 transporte activo, 319, 320, 322
 Solanina, 242, 621
 Solarización, 201
 Solución, 9-12
 Sombra
 hoja, 352, 353
 impedimento, 720
 tolerancia, 720
 Sorbitol, 32
 Succínico deshidrogenasa, 122
 Succinil-CoA, 250, 251
 Sucesión, 704, 719
 Suelo, 265
 agua, 267
 complejo de intercambio, 269
 condición, 697
 material orgánico, 266
 nutrimentos, 269, 271, 273
 solución, 269
 Sulfato, 319
 Sulfhidrilo, 20, 22
 fortalecimiento a congelación, 695
 glutatión, 139
 Sulfito reductasa, 282
 Sulfolípido, 250
 Sulfuro de hidrógeno
 toxicidad, 674
 Sulfuro de hierro, 281
 Sustancia de crecimiento, 421
 Suspensor, 444

- Tallo, 78
 - crecimiento, 468
- Tallo leñoso, 82
- Tambaleos del alpiste, 291
- Tapete, 90
- Tautómero, 165
- Tecnología de invernadero, 736, 740
- Tegumento, 440
- Tejido vascular
 - inducción, 475, 476
 - raíz, 80, 81, 83
 - tallo, 79, 80, 82
- Teleofase, 55
- Temperatura
 - control estomático, 361
 - crecimiento, 494
 - flora, 713, 714-17
 - formación de la madera, 633
 - fotosíntesis, 200
 - germinación, 455
 - latencia, 570
 - latencia de la semilla, 578
 - respiración, 146, 147
 - shock, 698
 - vegetación, 711
- Temperatura eutéctica, 695
- Teoría celular, 45
- Teoría del crecimiento ácido, 605
- Teoría del cuerpo-túnica, 79, 468
- Teoría nutritiva, 496
- Termonastia, 498
- Terpeno
 - respiración, 130
 - smog, 373
 - síntesis, 253-55
- Terrones, 265
- Tetrapirrol, 164, 165
- Tetrosa, 27
- THFA. Ver Ácido tetrahidrofílico
- Tiamina pirofosfato, 120, 121
 - fotosíntesis, 185
- Tiamina pirofosfato gliceraldehído, 185
- TIBA. Ver Ácido triyodobenzoico
- Tiempo atmosférico, 373
- Tigmonastia, 493
- Tigmotropismo, 493
- Tilacoide, 59, 60
- Tilosas, 593, 664
- Timina, 41
 - hidrósis de la pirimidina, 241
- Timidina, 240
 - tritio marcado, 465, 466
- Tiocinasa, 122, 124
- Tiol (ver también sulfhidrilo), 20, 22
- Tirosina, 35
- Tirosinasa, 138
- Tonoplasto, 52, 63
 - absorción iónica, 320
- Totipotencia, 428, 447
- Toxina, 661
- TPN. Ver Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato
- TPP. Ver Tianina pirofosfato
- Traducción, 43
- Trampa, 502, 503, 504
- Transaldolasa, 125
- Transaminasa, 220
 - fotosíntesis C₄, 189, 193
 - vía del ácido shiquímico, 257
- Transcetolasa, 125
 - fotosíntesis, 183
 - vía accesoria de las pentosas, 125, 126
- Transglicosilasa, 245
- Translocación, 237
 - cíclosis, 341
 - control hormonal, 562
 - difusión activada, 339
 - difusión de interfase, 341
 - efecto auxínico, 603
 - electroósmosis, 342
 - flujo de masa, 338
 - fuerza, 344
 - necesidad de boro, 285
 - velocidad, 327
 - vertedero, 664
- Transmetilación, 224
- Transpiración, 367
 - control, 370
 - cuticular, 367
 - lenticular, 367
 - medición, 371
- Transpiración cuticular, 367
- Transpiración lenticular, 367
- Transporte activo, 309, 314, 324
 - ATPasa, 325
 - efecto de la temperatura, 316
 - efecto del azúcar, 317
 - efecto del oxígeno, 317
 - hipótesis de Mitchell, 107
 - mecánica, 320, 321, 323
 - medición, 319, 320
 - respiración, 318
- Transporte iónico, 312-25
- Traqueida, 80
- Traslación, 43
- Trealosa, 32
- Treonina, 35
- Treosa, 28
- Trifosfopiridín nucleótido. Ver Nicotinamida adenina dinucleótido
- Trifosfato de cistidina, 240
- Triglicérido, 132
- Triosa, 26
- Triosa fosfato deshidrogenasa
 - fotosíntesis, 183, 185
 - respiración, 109
- Triosa fosfato isomerasa

- fotosíntesis, 183, 185
- respiración, 109
- Trióxido de azufre, 282
- Triptamina, 258, 600
- Triptofano, 34
- Tubo criboso, 80
 - translocación, 336
- Tubocurarina, 621
- Tubo polínico, 88, 90
 - desarrollo, 440, 441
- Tumor, 463, 464
- Tundra, 705, 707, 712
- Tungsteno, 290
- Túnica, 78, 79
- Turanosa, 32
- Turión, 582

- Ubiquinona, 100, 102
 - fenol oxidasa, 138
 - potencial redox, 104
- UDPG. Ver Uridín difosfato glucosa
- Unidad fotosintética, 171
- Uracilo, 41
- Urbanización, 724
- Urea, 241
 - asimilación del nitrógeno, 218
 - fertilizante, 216
 - hidrólisis de purina, 241
- Ureasa, 218
- β -ureidopropionato, 241
- Uridín difosfato, 110, 198
 - formación del almidón, 245
- Uridín difosfato glucosa, 110, 198
 - síntesis de almidón, 245
 - síntesis de sacarosa, 111
- Uridín trifosfato
 - síntesis de almidón, 245
 - síntesis de pirimidinas, 240

- Vacuola, 62
- Vaina del haz vascular, 86, 87, 353
 - fotosíntesis C_4 , 189
- Valina, 36
- Vanadio, 289
- Vaso, 80
- Vegetación, 703, 705-12
- Vernalina, 543
- Vernalización, 541-46
- Vertedero, 558

- Vervascosa, 32
 - translocación, 329
- Vesícula de Golgi, 50
- Vía accesoria de hexosa-monofosfato, 125
- Vía accesoria de las pentosas, 125
- Vía Embden-Meyerhoff-Parnass, 117, 119
- Vía del glicolato, 186-88
 - fotorrespiración, 188
- Vida media, 178
- Viento
 - efecto sobre la vegetación, 711
 - tensión, 698
 - transpiración, 369, 370
- Vinilo, 21
- Viruela negra, 385
- Vitamina
 - A (estructura), 254
 - B (desarrollo de la raíz), 467
 - B_{12} (necesidad de cobalto), 288, 291
 - C (ácido ascórbico), 140

- Xantina, 241
- Xantofila, 164
- Xerofita, 353
- Xeromorfia, 495
- Xilana, 33, 247
- Xilema, 79, 80, 81, 82
 - inducción, 475, 476
 - savia, 328, 329
 - translocación, 335
- Xilema diarco, 466
- Xilema pentarco, 466
- Xilema tetarco, 466
- Xilema triarco, 466
- Xilosa, 28
- Xiulosa, 29
- Xiulosa-5-fosfato
 - fotosíntesis, 183
 - respiración, 126

- Yodo, 291
- Yodoacetamina, 142

- Zarcillo, 493
- Zeatina, 423, 426, 613
- Zinc
 - constituyente de plantas, 274
 - deficiencia, 286
 - suelo, 273

Se terminó de imprimir esta edición de 2000
ejemplares, en junio de 1993 en los talleres
de Impresores y Editores, S.A., Avena No. 19
Fracc. Esmeralda 09810 México, D.F.