

**BENEMERITA UNIVERSIDAD AUTONOMA DE PUEBLA  
ESCUELA DE BIOLOGIA**

**MANUAL TEÓRICO: FISIOLÓGÍA VEGETAL**

**ELABORADO POR: Dr. DAVID MARTÍNEZ MORENO**

## **UNIDAD I: ASPECTOS GENERALES DE LA FISIOLÓGÍA VEGETAL**

### **1.0 Introducción**

#### **1.1 La fisiología vegetal como ciencia**

#### **1.2 La relación de la fisiología vegetal con otras ciencias**

#### **1.3 Los factores hereditarios, ambientales y su interacción que afectan la fisiología de las plantas**

#### **1.4 El suelo: Su importancia en la fisiología vegetal**

## **UNIDAD II: CRECIMIENTO Y DESARROLLO**

### **2.1 Pared y membrana celular vegetal**

### **2.2 Crecimiento y desarrollo vegetal**

### **2.3 Concepto de hormona y reguladores del crecimiento**

### **2.4 Auxinas, giberilinas, citocininas, etileno y ABA**

### **2.5 Fotomorfogénesis: La luz como regulador del crecimiento, tropismos y nastias, floración**

### **2.6 Germinación y dormancia de las semillas**

### **2.7 Juvenilidad, senescencia y abscisión**

### **2.8 Crecimiento y maduración del fruto**

## **UNIDAD III: EL AGUA Y EL POTENCIAL HÍDRICO**

### **3.0 Las propiedades del agua**

### **3.1 La energía termodinámica y potencial químico del agua**

### **3.2 El potencial químico de el agua**

### **3.3 El potencial hídrico**

### **3.4 El potencial hídrico del suelo**

### **3.5 El potencial hídrico de la atmósfera**

### **3.6 El potencial hídrico y la célula vegetal (El agua en la planta)**

### **3.7 El potencial hídrico y el movimiento de agua entre las células**

## **UNIDAD IV: DIFUSIÓN Y ÓSMOSIS**

### **4.0 Difusión y movimientos iónico en las plantas**

### **4.1 Osmosis, imbibición**

### **4.2 Osmosis y movimiento de agua: El método antiguo**

### **4.3 Movimiento de iones, antagonismo, potencial electroquímico**

### **4.4 Equilibrio de Donnan, potencial de membrana y transporte activo**

### **4.5 Transporte en el floema**

## **UNIDAD V: CUANTIFICACIÓN DEL POTENCIAL HÍDRICO**

### **5.0 Medida del potencial hídrico y sus componentes**

### **5.1 Método psicrómetro**

### **5.2 Método de equilibrio de presión o cámara de presión**

### **5.3 Método de la sonda de presión**

### **5.4 Métodos indirectos**

### **5.5 Cambio de volumen del tejido**

### **5.6 Refractómetro o de Sharda**

## **UNIDAD VI: EL FLUJO DEL AGUA EN EL SISTEMA SUELO-PLANTA-ATMÓSFERA**

### **6.0 El concepto del continuo suelo-planta-atmósfera**

**6.1 La entrada del agua en las plantas (Absorción)**

**6.2 La entrada del agua en las células**

**6.3 Teorías del ascenso del agua en las plantas**

**6.4 La pérdida de agua en las plantas**

**6.5 El espacio libre aparente**

**6.6 El tamaño de los vasos conductores**

## **UNIDAD VII: ESTOMAS**

**7.0 Transpiración de las plantas y funcionamiento de los estomas**

**7.1 Mediciones de la transpiración**

**7.2 Necesidad de la transpiración y factores que la afectan**

**7.3 Movimientos del agua en el sistema suelo-planta**

**7.4 Mecanismos de control de los estomas y efectos de los factores ambientales en ellos**

**7.5 Absorción de iones potasio por las células guarda**

**7.6 Efecto del ácido abscísico (ABA) en los estomas**

**7.8 Resistencia de la hoja a la difusión de vapor de agua**

## **UNIDAD VIII: FOTOSÍNTESIS, RESPIRACIÓN Y METABOLISMO SECUNDARIO**

**8.0 La luz y el aparato fotosintético**

**8.1 Utilización de la energía luminosa en la fotosíntesis**

**8.2 Fijación de CO<sub>2</sub> y biosíntesis de los fotoasimilados**

**8.3 Factores que afectan la fotosíntesis**

**8.4 Respiración**

**8.5 Fotorrespiración**

**8.6 Metabolismo secundario**

## **UNIDAD IX: TRANSPORTE**

**9.0 Criterio termodinámico para distinguir entre transporte activo y pasivo**

**9.1 Cinética de transporte activo y pasivo**

**9.2 Energética de las membranas vegetales**

**9.3 Papel de las bombas primarias en la generación del potencial de membrana**

**9.4 Funcionamiento del transporte secundario de iones**

**9.5 Homeostasis del potencial de membranas y del pH y calcio libre del citoplasma**

**9.6 Sistema Redox del plasmalema**

**9.7 Flujo de iones en la raíz**

## **UNIDAD X: NUTRICIÓN, PRODUCCIÓN VEGETAL Y EL AMBIENTE**

**10.0 Introducción a la nutrición de las plantas**

**10.1 Fijación biológica del nitrógeno**

**10.2 Asimilación del nitrógeno y del azufre**

**10.3 La nutrición mineral y la producción vegetal**

**10.4 Problemas de producción en condiciones de estrés**

**10.5 Genética y nutrición en plantas**

**10.6 Nutrición mineral y su relación con enfermedades y plagas**

# UNIDAD I

## 1.0 INTRODUCCIÓN

En la actualidad la fisiología vegetal es una ciencia importante que ha sido utilizada como una herramienta de investigación básica para entender el comportamiento interno de las plantas ante condiciones ambientales no favorables y favorables, tanto en plantas cultivadas (para incrementar la producción) como en plantas silvestres con la finalidad de conocer como utilizan eficientemente los recursos bióticos y abióticos sin interferencia del hombre.

Este manual no pretende minimizar la riqueza de los libros especializados ni mucho menos hacer creer que la información vertida aquí es única, éste pretende que los alumnos de la carrera de Biología de la BUAP conozcan y valoren los conocimientos que durante siglos los investigadores han generado para comprender y poder avanzar en el ámbito biológico.

De esta manera, el alumno tendrá una herramienta más para poder llegar a comprender las relaciones entre poblaciones, especies e individuos y/o mantener la biodiversidad de nuestro país.

## 1.1 LA FISIOLOGÍA VEGETAL COMO CIENCIA

La fisiología vegetal es la ciencia que se encarga de estudiar cómo funcionan las plantas a nivel celular y de comunidad, además explica a través de las leyes físicas y químicas como son capaces de utilizar la energía de la luz para sintetizar sustancias orgánicas para construir su cuerpo. Explica también cómo éstas siguiendo un programa de desarrollo endógeno son capaces de reproducirse y la manera en que adoptan dicho programa al ambiente particular de cada momento. Pero el aspecto más importante no es el cúmulo de procesos físicos y químicos que tienen lugar en cada punto de la planta y en cada momento de su desarrollo, sino como se integran dichos procesos en el espacio y en el tiempo y su modulación por el medio ambiente para concluir con un buen desarrollo (Lira, 1994; Azcón-Bieto y Talón, 2000). Los instrumentos y herramientas utilizados en la fisiología vegetal son variados e incluyen cromatógrafo de gases, microscopios electrónicos de barrido, electroforesis, materiales radiactivos, analizadores infrarrojos de gases, psicrómetros, porómetros y cámaras de presión, entre otros (Lira, 1994).

## LA FISIOLOGÍA VEGETAL EN EL CONOCIMIENTO HUMANO

La fisiología vegetal además de ayudar al hombre a entender la función de las plantas, le ha permitido diseñar mayores estrategias para aumentar la producción y mayor calidad. Así mismo se ha tenido cierto éxito en el enriquecimiento en vitaminas (como ácido ascórbico o vitamina C) de los alimentos vegetales, plantas con ligninas más fácilmente degradables para reducir la contaminación industrial en la preparación de pasta de papel. Pero también hay procesos que pueden afectar el resultado de los experimentos en fisiología vegetal:

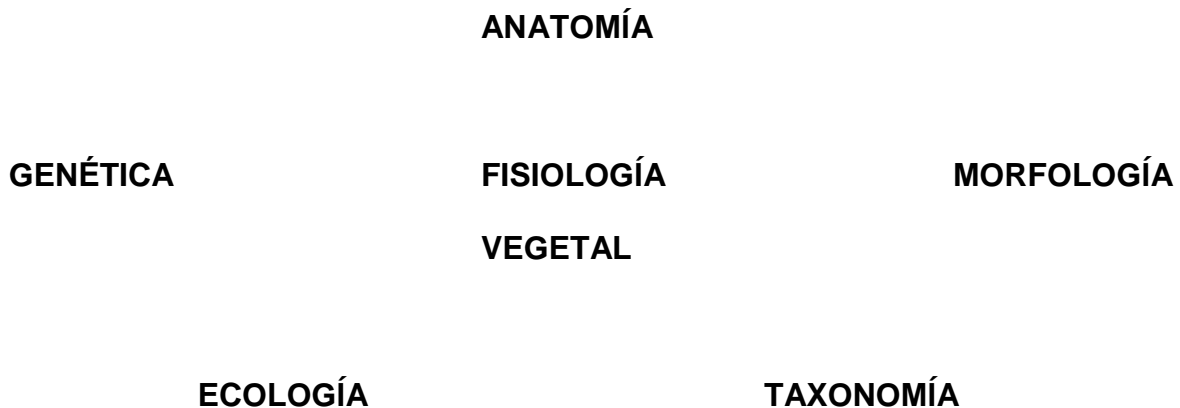
- 1) Los mecanismos de control de los organismos no son bien conocidos todavía
- 2) La manipulación del metabolismo primario puede afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas
- 3) Las manipulaciones genéticas son una caja negra en la actualidad debido a que el ambiente las moldea
- 4) Las aplicaciones en la ingeniería genética aún son nuevas y deberá tenerse mucho cuidado en su manipulación pues un mal manejo podría traer consecuencias graves en las plantas e incluso su extinción

En estos momentos el gran reto que se plantea la Biología de las plantas no es solo mejorar los productos agronómicos o forestales, sino la obtención de nuevos productos o procesos como:

- 1) Nuevos polímeros
- 2) Fármacos
- 3) Absorción de metales contaminantes (Biorremediación)  
(Azcón-Bieto y Talón, 2000).

## 1.2 RELACIÓN DE LA FISIOLÓGÍA VEGETAL CON OTRAS CIENCIAS

La fisiología vegetal se apoya fuertemente en otras ramas de la Biología con la finalidad de conocer mejor la estructura, forma y funcionamiento de las plantas en el ambiente en que se desarrollan, por lo que la anatomía, morfología y taxonomía vegetal están íntimamente relacionadas con la fisiología de las plantas. Así mismo la genética y la ecología quienes permiten entender el funcionamiento del código genético y de los factores bióticos y abióticos (Lira, 1994; **ver figura 1**).



**Figura 1. Relación de la fisiología vegetal con otras ciencias biológicas.**

## 1.3 FACTORES HEREDITARIOS Y AMBIENTALES QUE AFECTAN LA FISIOLÓGÍA DE LAS PLANTAS

La herencia y el medio son los factores que regulan los procesos internos y las condiciones de la planta y finalmente determinan su crecimiento y desarrollo. Es por ello que la forma, el tamaño y funcionamiento de la planta resulta de una

compleja serie de interacciones entre la composición genética y el ambiente en el cual creció. Esto es:

### **POTENCIAL HEREDITARIO**

**PROCESOS Y  
CONDICIONES  
INTERNOS**

**CRECIMIENTO Y  
DESARROLLO  
DE LAS PLANTAS**

### **MEDIO AMBIENTE**

De esta forma tenemos:

### **RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LAS PLANTAS**

#### **FACTORES AMBIENTALES**

**Suelo: Textura, estructura, profundidad  
composición química, pH,  
aireación, temperatura, capa-  
cidad de retención de humedad  
y conductividad hidráulica**

#### **POTENCIAL GENÉTICO**

**Raíz: Profundidad y extensión  
sistema radicular  
Hojas: Tamaño, forma, pube-  
scencia y área foliar  
Estomas: Densidad, localización  
y velocidad de respu-  
esta  
Osmorregulación: Capacidad  
para tolerar  
bajos niveles  
de humedad  
en el suelo**

### **PROCESOS FISIOLÓGICOS**

**Absorción de agua: Transpiración  
Transporte de nutrientes**

**Balance hídrico: Hidratación  
Deshidratación del tejido**

**Difusión de CO<sub>2</sub>: Tasa fotosintética  
Producción y translocación de carbohidratos**

- **Tamaño de células, órganos y plantas**
- **Relación raíz/tallo**
- **Biomasa producida, succulencia, clase y cantidad de compuestos acumulados**
- **Rendimientos económicos**

**Cantidad, calidad y tasa de crecimiento y/o rendimiento total**

(Tomado de Lira, 1994)

#### 1.4 EL SUELO: Su importancia en la fisiología vegetal

El suelo es un recurso natural debido a que tiene un gran significado para la vida del hombre, por su relación con el uso agrícola de las tierras.

El recurso suelo no es un recurso limitado, del total de las tierras que integran nuestro planeta que es un poco mayor de 13,000 millones de hectáreas. En la actualidad son adecuadas para el desarrollo de los cultivos 1400 millones de hectáreas, distribuidos de la siguiente manera:

CONTINENTE	AREA TOTAL (10 <sup>8</sup> ) ha	TIERRA CULTIVADA	
		(10 <sup>6</sup> ) ha	(%)
AMERICA DEL NORTE	2420	273.4	11
AMERICA DEL SUR	1780	78.3	4
AFRICA	3030	157.5	5
EUROPA	1050	212.1	20
ASIA	4390	684.8	16
OCEANIA	860	33.5	4

Pero existen limitaciones para la agricultura a escala mundial como son:

SUELO DEMASIADO SECO	28 %
PROBLEMAS QUIMICOS	23 %
SUELO POCO PROFUNDO	22 %
DEMASIADO HUMEDO	10 %
PERMANENTEMENTE CONGELADO	6 %
NINGUNA LIMITACION	11 %

Nuestro país tiene cerca de 200 millones de hectáreas, pero solo un 12 % se clasifican como laborables, quedando el resto como sigue:

PASTIZALES	38 %
BOSQUES	10 %
NO CULTIVABLES	11 %
SIN USO AGROPECUARIO O FORESTAL	29 %
CULTIVOS ANUALES	77 %
FRUTALES Y AGAVES	6 %
PRADERAS	17 %

### 1.4.1 ¿QUE ES EL SUELO?

Es difícil de definir que es el suelo, ya que mientras para una persona común, el suelo es lo que está pisando, para un agricultor, el suelo es el material de donde obtiene sus cosechas y éste quizá es el más adecuado desde el punto de vista agrícola y práctico. Pero el suelo suele ser definido como:

La parte superficial de la corteza terrestre que ha estado sujeta a intemperismo.

Un cuerpo natural que se encuentra sobre la superficie de la corteza terrestre, conteniendo materia viva y soportando o siendo capaz de soportar plantas

La corteza terrestre ocupa un radio de 6450 Km.

Puede ser considerada como piel semirrígida que cubre la masa de material pétreo y plástico denominado manto, que tiene un espesor de 2900 Km.

Dentro de la dinámica que origina la corteza terrestre se forman rocas y minerales

Las rocas son mezclas de minerales consolidados por un proceso natural

Los minerales son compuestos inorgánicos que tienen una composición química y propiedades físicas más o menos definidas.

### 1.4.2 TIPOS DE ROCAS

#### 1.4.2.1 MATERIAL PARENTAL

Este Término se usa para designar a las rocas a partir de las cuales se originan los suelos

Las rocas pueden dividirse en tres grandes clases de acuerdo a su geohistoria y modo de formación, como sigue:

CLASE	EXTENSION TERRITORIAL
	(%)
<b>ROCAS SEDIMENTARIAS</b>	<b>64</b>
<b>ROCAS IGNEAS</b>	<b>32</b>
<b>ROCAS METAMORFICAS</b>	<b>4</b>

- ❖ **ROCAS IGNEAS:** Se forman por solidificación ya sea intrusiva o extrusiva
- ❖ **ROCAS SEDIMENTARIAS:** Constituyen las capas superiores de la corteza, que es donde ocurre intemperismo, erosión y depositación
- ❖ **ROCAS METAMORFICAS:** Son rocas ígneas o sedimentarias que han sufrido una transformación por el calor interno, presión y penetración de fluidos sin llegar a fundirse, son duras y resistentes a excepción del mármol

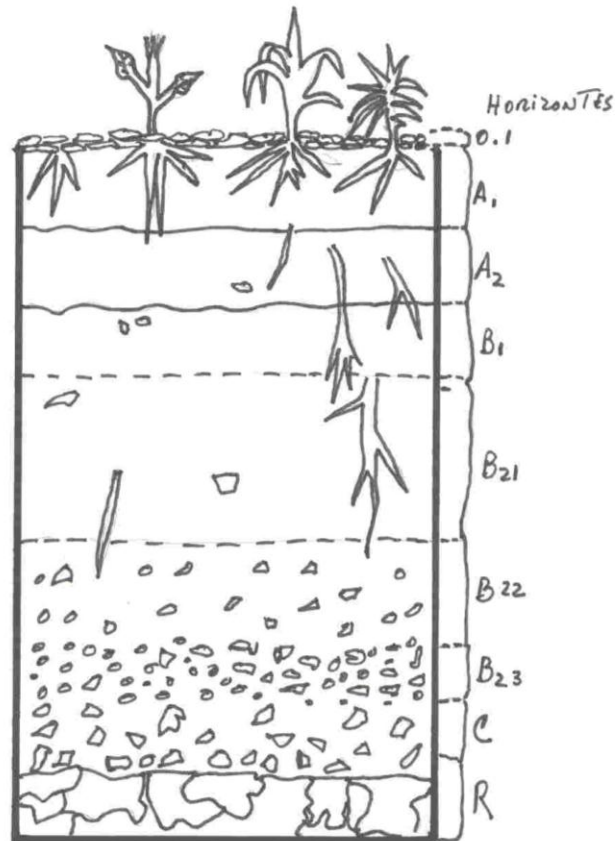


## CLASIFICACION GENERAL DE LAS ROCAS

CLASE	DIVISION	TIPOS
IGNEAS	INTRUSIVAS (de grano grueso)	granito, sienita, diorita, gabro, pendorita, piroxenita, homblandita
	EXTRUSIVAS (de grano fino)	obsidiana, pómez, toba, riolita, traquita, andesita, basalto, diabasa
SEDIMENTARIAS	CALACAREAS	caliza, dolomita
	SILICEAS	arenizaca, sílex, conglomerado, brecha
METAMORFICAS	FOLIADAS	gneiss, pizarra
	NO FOLIADAS	cuarcita, mármol, serpentina

### 1.4.3 PERFILES DE SUELO

- Una de las contribuciones más significativas de DUKUCHAIEV (Padre de la ciencia del suelo), fue la revolucionaria idea de cómo estudiar los suelos, él propuso hacer pozos y estudiar sus caras (perfil)



PERFIL de un SUELO (Planosol)  
(INEGI, 1981)

### SUELO IDEAL QUE MUESTRA LOS HORIZONTES POSIBLES

<b>HORIZONTES ORGANICOS</b>	<b>01</b>	<b>m.o.cuya naturaleza es visible</b>
	<b>02</b>	<b>m.o.cuyo origen no es posible identificar</b>
<b>A procesos de eluviación (lavado)</b>	<b>A1</b>	<b>Horizonte nivel rico en m.o. (capa arable)</b>
	<b>A2</b>	<b>Zona de lavado</b>
	<b>A3</b>	<b>Horizonte de transición</b>
<b>B procesos de iluviación (acumulación)</b>	<b>B1</b>	<b>Horizonte de transición</b>
	<b>B2</b>	<b>Horizontes de acumulación</b>
	<b>B3</b>	<b>Horizonte de transición</b>
	<b>C</b>	<b>Material intemperizado</b>
	<b>R</b>	<b>Lecho rocoso</b>

### 1.4.3.1 LOS CUATRO COMPONENTES DEL SUELO

- ♦ Al suelo se le ha considerado una mezcla de materia mineral, materia orgánica, agua y aire y en condiciones ideales el porcentaje es como sigue:

<b>MATERIA MINERAL</b>	<b>45 %</b>
<b>MATERIA ORGANICA</b>	<b>5 %</b>
<b>AGUA</b>	<b>25 %</b>
<b>AIRE</b>	<b>25 %</b>

- ♦ La mitad del Volumen es espacio poroso

### 1.4.3.2 PROPIEDADES FISICAS DE LOS SUELOS

- ♦ El suelo puede presentar tres fases:
  - 1) Sólida: Componentes inorgánicos y orgánicos
  - 2) Líquida: El agua y la solución del suelo
  - 3) Gaseosa

### 1.4.3.2 TEXTURA

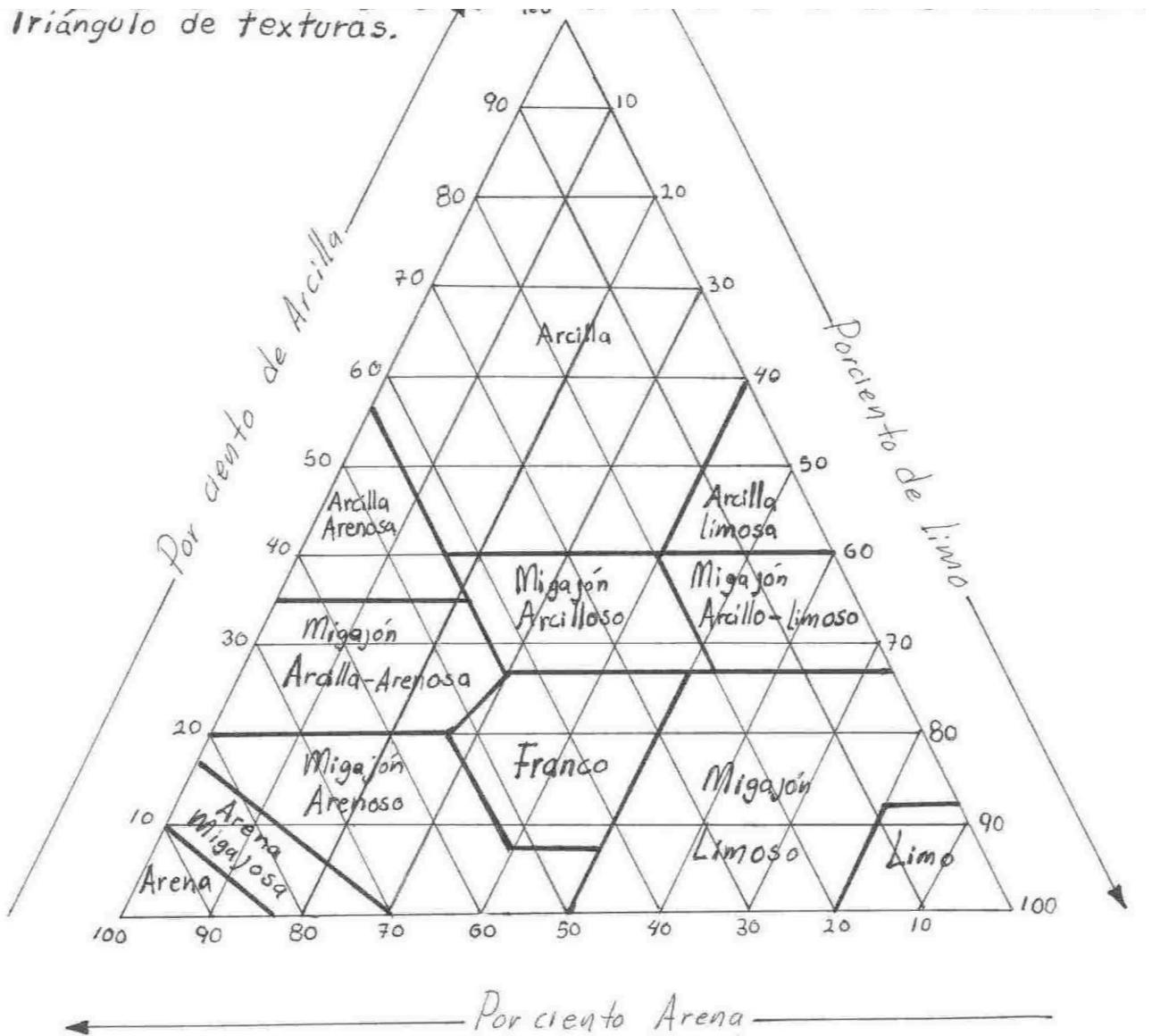
- ♦ Se refiere a la proporción relativa de Arena, Limo y Arcilla en el suelo y las fracciones según tamaño se denominan separados del suelo.

<b>FRACCIONES</b>	<b>LIMITES DE LOS DIAMETROS EN mm.</b>	
	<b>CLASIF. AMER.</b>	<b>CLASIF. INTERNACIONAL</b>
<b>ARENA MUY GRUESA</b>	<b>2.0-1.0</b>	
<b>ARENA GRUESA</b>	<b>1.0-0.5</b>	<b>2.0-0.20</b>
<b>ARENA MEDIA</b>	<b>0.5-0.25</b>	
<b>ARENA FINA</b>	<b>0.25-0.10</b>	<b>0.20-0.02</b>
<b>ARENA MUY FINA</b>	<b>0.10-0.05</b>	
<b>LIMO</b>	<b>0.05-0.002</b>	<b>0.02-0.002</b>
<b>ARCILLA</b>	<b>MENOS DE 0.002</b>	<b>MENOS DE 0.002</b>

### 1.4.3.3 TRIÁNGULO DE TEXTURAS

- ♦ La textura del suelo se expresa por los nombres de las clases que se encuentran en el triángulo de texturas

Triángulo de texturas.



#### **1.4.3.4 COLOR DEL SUELO**

- ◆ Este varía de acuerdo al clima y materia orgánica (m.o.)

#### **1.4.3.5 PROFUNDIDAD DEL SUELO**

- ◆ La profundidad del suelo suele definirse como el espesor del material edáfico favorable para la penetración de las raíces de las plantas

#### **1.4.3.6 TEMPERATURA DEL SUELO**

- ◆ La temperatura es uno de los factores más importantes y así tenemos que:
- La temperatura media anual decrece 0-6 °C por cada 100 metros de incremento de altitud
- En los trópicos la temperatura varía más o menos 5 °C
- En un cultivar se reportó una temperatura media máxima de 34.2 °C
- En un pastizal fue de 33 °C
- En una selva fue de 29.7 °C
- Todo lo anterior a 10 cm de profundidad en Cárdenas, Tabasco

#### **1.4.3.7 PROPIEDADES QUIMICAS DE LOS SUELOS**

- ◆ La química de los suelos es un herramienta importante para resolver los problemas que implica el uso racional de los suelos
- ◆ Además presenta una relación estrecha con agua-suelo-planta microbiología y nutrición vegetal
- ◆ Entre los factores más importantes se encuentra el pH, capacidad de intercambio catiónico y humus

## INTERRELACIONES DE FACTORES BIÓTICOS Y ABIÓTICOS EN LA FISIOLÓGÍA DE LAS PLANTAS

Las interrelaciones de los factores bióticos y abióticos los podemos resumir de la siguiente manera:

**TEMPERATURA  
AMBIENTE**

**RADIACIÓN  
SOLAR**

**HUMEDAD  
RELATIVA**

**TRANSPIRACIÓN Y  
BALANCE DE ENERGÍA**

**ESTRUCTURA  
DE LA HOJA**

**RESISTENCIA DE LAS HOJAS**

**TRANSPORTE DE LA  
RAÍZ Y EL TALLO**

**RESPUESTA FISIO-  
LOGICA COMPORTA  
MIENTO DE LAS  
PLANTAS**

**ESTRUCTURA DE  
RAÍZ Y TALLO**

**ABSORCIÓN RADICULAR**

**PROPIEDADES  
FÍSICAS DEL SUELO**

**POTENCIAL TOTAL DEL  
AGUA EN EL SUELO**

**TEMPERATURA DEL  
SUELO**

(Tomado de Lira, 1994)

## UNIDAD II

### 2.1 PARED Y MEMBRANA CELULAR VEGETAL

En cursos anteriores ya se ha visto la estructura y composición de la célula animal y vegetal, en este punto solo trataremos brevemente la membrana celular y pared celular.

- **MEMBRANA CELULAR**

Las membranas son componentes esenciales de las células que permiten su autonomía respecto al medio en que se encuentran. El modelo de mosaico fluido propuesto por Singer y Nicholson, establece que las membranas están constituidas por una bicapa lipídica en la que las proteínas pueden estar un tanto embebidas en dicha bicapa como asociadas a su superficie. La bicapa lipídica esta constituida por lípidos polares que presentan una cabeza polar y una cola hidrófoba, como lo vemos a continuación:

Glicolípido

Cabeza polar

Cola  
Hidrófoba

- **PARED CELULAR**

La pared celular les permite a las células acumular solutos en su protoplasto a concentraciones mayores que las presentes en el medio externo (apoplasto). En estas condiciones el agua tenderá a entrar en el protoplasto por ósmosis, provocando un aumento de volumen por la elasticidad de la membrana plasmática. El aumento de volumen esta limitado por la pared celular que debido a su resistencia mecánica ejerce una presión sobre el protoplasto que equilibra los potenciales hídricos entre la célula y el medio externo.

La pared celular es una estructura común en todos los organismos del reino Plantae, ésta varía dependiendo de la especie. La pared celular se divide en pared celular primaria, de escaso grosor (0.1-1.0  $\mu\text{m}$ ) y es de gran importancia en el proceso de extensión o expansión celular pues controlan el crecimiento. La pared celular esta conformada por una red tridimensional de microfibrillas de celulosa embebida en una matriz constituida por polisacáridos (hemicelulosas y pectinas), proteínas y fenoles en una solución ligeramente ácida. La pared tiene una gran resistencia mecánica, juega un papel importante en la defensa de las

plantas a organismos patógenos al actuar como barrera física y como fuente de moléculas con actividad biológica (oligosacarinas).

En general una pared celular esta formada mayoritariamente por polisacáridos (celulosa, hemicelulosas y pectinas) que constituyen alrededor del 90% del peso seco de las paredes celulares primarias.

La síntesis de celulosa en las plantas tiene lugar en la membrana plasmática, catalizada por un complejo multienzimático (roseta). En cuanto a las propiedades físico-químicas de las paredes celulares depende de su composición la cual le confiere diferentes propiedades que determinan las funciones de los distintos tipos celulares presentes en las plantas, así tenemos lo siguiente:

- **POROSIDAD**

El entramado de redes poliméricas que constituyen la pared celular representa un filtro que limita la difusión de las moléculas en función de su tamaño. El diámetro de los poros presentes en la pared celular oscila entre los 3.5-6.0 nm, este tamaño no restringe la difusión de las moléculas como sacarosa, aminoácidos, fitohormonas, etc., pero en proteínas y polisacáridos así como a macromoléculas restringe su movilidad.

- **CARGA ELÉCTRICA**

En margen de su pH fisiológico (4.5-6.0) las paredes celulares tienen una carga neta negativa debido a los grupos carboxilo, pero puede contrarrestarse en parte, por las proteínas cargadas positivamente y por la presencia de cationes, principalmente  $Ca^{2+}$ .

- **COHESIÓN CELULAR**

Las paredes se encuentran unidas por puentes de calcio en las regiones de homogalacturonano.

- **HIDRATACIÓN Y NATURALEZA HIDRÓFOBA**

En general los polisacáridos son hidrófilos de esta manera las paredes primarias presentan un contenido de agua alrededor del 65%. Las paredes secundarias pueden acumular lignina y son de naturaleza hidrófoba desplazando al agua e impermeabilizando la pared. El depósito de suberina y cutina impermeabilizan la pared.

- **RESISTENCIA QUÍMICA**

Las microfibrillas de celulosa al presentar un alto empaquetamiento de las cadenas de  $\beta$ -(1-4)-D-glucano, dificultan la degradación por celulosas de origen bacteriano. Otro polímero resistente a la degradación enzimática es la lignina. Las proteínas ricas en hidroxiprolina son resistentes a las proteasas.



- **RESISTENCIA MECÁNICA**

Los dos polímeros que confieren resistencia mecánica a las paredes celulares son la celulosa y lignina por su ordenamiento paralelo.

## **2.2 CRECIMIENTO Y DESARROLLO VEGETAL**

El proceso de especialización celular se conoce como diferenciación; crecimiento y diferenciación de células para formar tejidos, órganos y organismos con frecuencia se denominan en conjunto desarrollo. Otro término es el de morfogénesis (del Griego *morfé*, forma, y *génesis*, origen). Mediante el desarrollo o morfogénesis una planta se transforma así misma de un óvulo fecundado en un enorme roble o una mata de chícharo. Pero surge la pregunta ¿Qué se entiende por crecimiento? Crecimiento significa aumento de tamaño, a medida que crecen los organismos multicelulares a partir del cigoto, no sólo aumentan en volumen, sino también en peso; número de células, cantidad de protoplasma y complejidad. En muchos estudios es importante medir el crecimiento. En teoría lo podríamos hacer midiendo cualquiera de las características del crecimiento recién mencionadas, pero dos mediciones comunes cuantifican los aumentos en volumen o en masa. Los aumentos de volumen (tamaño) a menudo se cuantifican en forma aproximada midiendo la expansión en solo una o dos direcciones, como longitud (altura del tallo), diámetro (de una rama, tronco) o área (de una hoja). Las mediciones de volumen, pueden ser no destructivas, de modo que es posible medir varias veces la misma planta. Los aumentos de masa se miden con frecuencia cosechando la planta completa o la parte de interés y pesándola inmediatamente antes de que se evapore de ella mucha agua, esto nos da la masa fresca, que es una cantidad un tanto variable porque depende del estatus hídrico de la planta. Debido a los problemas ocasionados por el contenido variable de agua, muchas personas, en especial las interesadas en la productividad de los cultivos, prefieren emplear el aumento en masa seca de una planta o parte de ella como medida de su crecimiento. La masa seca puede ser una estimación más válida que la masa fresca de lo que se quiere decir con crecimiento, las mediciones de masa fresca y seca suelen ser destructivas. A veces la masa seca no proporciona una indicación adecuada del crecimiento.

Normalmente, las etapas iniciales del desarrollo de la plántula consisten en producción de células nuevas por mitosis (división nuclear) y posterior citocinesis (división celular), aunque en algunas especies pueden producirse plántulas de apariencia normal a partir de semillas en ausencia de mitosis o división celular. Cuando las semillas de lechuga y trigo reciben rayos gamma de una fuente de cobalto 60 a niveles lo suficientemente altos para detener la síntesis de DNA, la mitosis y la división celular, todavía se realiza la germinación. El crecimiento continúa hasta que se producen plántulas con células gigantes, estas plántulas a las que se conoce con el nombre de plántulas gamma, pueden sobrevivir hasta tres semanas, pero después mueren, quizá debido a que finalmente se necesitan células nuevas.

En las plantas el crecimiento se restringe a determinadas zonas que tienen células producidas recientemente por división celular en un meristemo. La sola división celular no causa aumento de tamaño, pero los productos celulares de la división sí, se incrementan y originan el crecimiento. Las puntas de raíces y tallos (ápices) tienen meristemas. Los meristemas apicales de raíces y tallos se forman durante el desarrollo embrionario, mientras se origina la semilla y se llaman meristemas primarios. El cambium vascular y las zonas meristemáticas de los nudos de monocotiledóneas y hojas de pasto no pueden diferenciarse hasta después de la germinación y se les llama meristemas secundarios.

Algunas estructuras vegetales son determinadas, otras son indeterminadas. Una estructura determinada crece hasta cierto tamaño y entonces se detiene; con el tiempo sufre envejecimiento y muere. Hojas, flores y frutos son buenos ejemplos de estructuras determinadas. Por otro lado, la raíz y el tallo son estructuras indeterminadas, crecen por meristemas que continuamente se renuevan así mismos, permaneciendo jóvenes. De un pino de la especie *Pinus aristata* que ha crecido durante 4000 años probablemente podría tomarse un corte que formara raíces en la base, para convertirse en otro árbol que podría crecer durante otros 4000 años. Al final de ese lapso, se podría obtener otro corte, y así seguir, quizá eternamente. Así es como las plantas se pueden clonar iniciando por partes individuales.

Si bien se puede causar la muerte a un meristemo indeterminado, potencialmente es inmortal. Pero la muerte es el destino final de las estructuras determinadas. Cuando un meristemo indeterminado o vegetativo se transforma en reproductivo, se vuelve determinado. Las especies monocárpicas (del griego *mono*, uno, y *carpio*, fruto) solo florecen una vez y a continuación mueren; las especies policárpicas (*poli*, muchos) florecen, regresan a un modo vegetativo de crecimiento, y florecen cuando menos otra vez antes de morir. La mayoría de las especies monocárpicas son anuales (viven sólo un año), aunque hay variaciones.

Las bianuales típicas como remolacha (*Beta vulgaris*), zanahoria (*Daucus carota*) y beleño (*Hyoscyamus niger*) germinan en primavera y pasan la primera temporada en forma de roseta vegetativa de hojas que degenera a finales de otoño. Estas plantas pasan el invierno como raíz, con el sistema aéreo reducido a un meristemo apical comprimido rodeado por algunas hojas muertas protectoras (el meristemo y esas hojas se llaman yema perenne). Durante el segundo verano, el meristemo apical forma células de tallo que se alargan y dan origen a un tallo que florece.

La planta *Agave americana* puede vivir durante una década o más antes de florecer una vez y morir. Aunque es una especie monocárpica, se le podría llamar perenne porque sobrevive más de dos estaciones de crecimiento. Esta planta y muchos bambúes, que pueden vivir más de medio siglo antes de florecer una vez y después morir, son ejemplos del hábito de crecimiento monocárpico extremo.

Las plantas policárpicas, perennes por definición, no convierten todos sus meristemas vegetativos en reproductivos determinados. Las perennes leñosas (arbustos y árboles) pueden emplear sólo partes de sus yemas axilares en la formación de flores, manteniendo vegetativas las yemas terminales; de manera alternativa, las yemas terminales pueden florecer mientras las axilares permanecen vegetativas.

## ETAPAS EN EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO CELULARES

Aunque se produce una asombrosa variedad de formas por crecimiento y desarrollo (hay unas 285 000 especies distintas de plantas con flores), toda esta variedad se debe a tres acontecimientos sencillos (al menos en apariencia) a nivel celular. El primero es la división celular, en la cual una célula madura se divide en dos células separadas, no siempre iguales entre sí. El segundo acontecimiento es el crecimiento celular, en el que una o ambas células hijas aumentan de volumen. El tercero es la diferenciación celular, en la cual una célula, que quizá haya alcanzado su volumen definitivo, se especializa en una de muchas formas posibles. La diversidad de modos en los que las células se dividen, aumentan de tamaño y se especializan, explica los diversos tejidos y órganos en una planta determinada y los diversos tipos de plantas. Las células se pueden dividir en distintos planos: periclinal (paralela al perímetro; del griego *peri*, alrededor, rodeando, y *line*, cama. Quiere decir pendiente o inclinación, o ángulo de inclinación). De manera alternativa, si la nueva pared se forma en sentido perpendicular a la superficie más cercana, la división es anticlinal. La división de una célula (citocinesis) comienza con la producción de una placa celular mediante la fusión de cientos de pequeñas vesículas, la mayoría de las cuales se desprenden de los extremos de las vesículas de Golgi que contienen polisacáridos no celulósicos, como pectinas. Estas vesículas se fusionan para formar la lámina media, rica en pectina, que esta rodeada por membranas que antes formaron parte de las vesículas, pero que por ahora se transforman en las membranas plasmáticas de las nuevas células hijas.

¿Qué es lo que guía el movimiento de las vesículas de Golgi al Ecuador de la célula, en donde se forma la nueva pared divisoria primaria durante la citocinesis? Al parecer, las vesículas emigran a lo largo de microtúbulos con forma de barras que se disponen hacia los polos opuestos de la célula en división. En órganos alargados de plantas como tallos y raíces, el crecimiento se efectúa principalmente en una dirección; esto es, en realidad se trata de una elongación. Naturalmente las células meristemáticas recién formadas con frecuencia se expanden en las tres direcciones, pero en los tallos y raíces pronto se transforma en una elongación.

## CINÉTICA DEL CRECIMIENTO: CRECIMIENTO A TRAVÉS DEL TIEMPO

En una curva de crecimiento sigmoideal (en forma de S) idealizada para el maíz; numerosas plantas anuales y partes individuales tanto de plantas anuales como perennes tienen curvas similares. La curva presenta el tamaño acumulado como función del tiempo. Se pueden reconocer en general tres fases principales: una logarítmica, una lineal y una senescencia.

En la fase logarítmica, el tamaño ( $V$ ) aumenta en forma exponencial con el tiempo ( $t$ ). Esto significa que con la rapidez de crecimiento ( $dV/dt$ ) es baja al principio pero aumenta en forma continua.

En la fase lineal, el aumento de tamaño continúa a una velocidad constante usualmente máxima, por algún tiempo. La rapidez constante de crecimiento está indicada por una pendiente constante en las curvas de altura (superiores), y por la parte horizontal de las curvas de rapidez (inferiores).

En la fase de senescencia se caracteriza por una velocidad decreciente de crecimiento, a medida que la planta alcanza su madurez y comienza a envejecer.

## **ÓRGANOS VEGETALES: ¿CÓMO CRECEN?**

### **RAÍCES**

En la gran mayoría de las especies, la germinación de la raíz comienza con la protrusión de la radícula o raíz embrionaria, y no del epicótilo o tallo, a través de la cubierta de la semilla; la elongación es causada por el crecimiento de las células que se formaron cuando se estaba desarrollando el embrión en la planta madre. Para el crecimiento continuado de la raíz primaria de la plántula y de las ramificaciones radicales necesita la actividad de los meristemos apicales.

### **TALLOS**

El meristemo apical de las partes aéreas se forma en el embrión y es el lugar en el que se originan las nuevas hojas, ramas y partes florales. La estructura básica de las puntas del sistema aéreo es semejante para la mayoría de las plantas superiores, tanto angiospermas como gimnospermas.

### **HOJAS**

El primer signo de desarrollo foliar tanto en gimnospermas como en angiospermas suele consistir en divisiones de una de las tres capas más externas de células cerca de la superficie del ápice del tallo. Las divisiones periclinales, seguidas del crecimiento de las células hijas, producen una protuberancia que es el primordio foliar, mientras que las divisiones anticlinales incrementan el área superficial del primordio. Ambos tipos de divisiones son importantes para el posterior desarrollo de las hojas y para el crecimiento de otras partes de la planta. Los primordios foliares no se desarrollan al azar alrededor del ápice del brote; más bien, típicamente cada especie tiene un arreglo característico, o filotaxia, que hace que las hojas sean opuestas o alternas.

### **FLORES**

Después del establecimiento de raíces, tallos y hojas, se forman las flores, frutos y semillas, perpetuando la especie y completando el ciclo de vida. La mayoría de las especies de angiospermas producen flores bisexuales (perfectas) que contienen partes femeninas y masculinas funcionales, mientras que otras, como espinaca, álamos, sauces, arces y palmas datileras son dioicas, ya que poseen flores estaminadas (masculinas) y pistiladas (femeninas) en plantas individuales distintas. Las especies monoicas como el maíz, calabaza, pepino, y muchos árboles de maderas duras forman flores estaminadas y pistiladas en distintos sitios a lo largo de un mismo tallo. El equilibrio entre las flores masculinas y femeninas puede determinar los rendimientos de cultivos como el del pepino. Las estructuras reproductivas de las coníferas se desarrollan en conos unisexuales (estróbilos). La

mayoría de las coníferas son monoicas, aunque los juníperos y algunas otras son dioicas.

La antesis, o sea la apertura de las flores que deja sus partes disponibles para la polinización, a veces es un fenómeno espectacular que suele asociarse con el desarrollo completo del color y el aroma. Mientras que muchas flores permanecen abiertas desde la antesis hasta la abscisión (caída), otras, como los tulipanes, se abren y se cierran a determinadas horas del día, durante varios días. La apertura generalmente es causada por el crecimiento más rápido del interior respecto a las partes externas de los pétalos, pero la apertura y cierre continuos probablemente son una respuesta a cambios temporales en la presión de turgencia entre los dos lados. La apertura y cierre son influidos por la temperatura y la presión de vapor en la atmósfera, pero el principal factor con frecuencia es el reloj interno ajustado por las señales diarias de la aurora y el crepúsculo.

Después de la antesis y la polinización, los pétalos se marchitan, mueren y caen. Este marchitamiento suele relacionarse con el excesivo transporte de solutos de las flores a otras partes de la planta, a menudo al ovario, con rápida pérdida de agua. Hay una descomposición acelerada de proteínas y RNA de los pétalos y sépalos durante el marchitamiento, al parecer causada por enzimas hidrolíticas, como proteinazas y ribonucleasas, activadas por cambios hormonales. A continuación se transportan productos nitrogenados como aminoácidos y amidas a las semillas y otros tejidos en los cuales está ocurriendo crecimiento, y así se conservan los nutrimentos. Aunque son comunes el marchitamiento y el desvanecimiento de los colores, algunas especies de rosas y *Dalia* pierden pétalos todavía turgentes y con la mayor parte de su proteína original.

## **SEMILLAS Y FRUTOS**

El cigoto, saco embrionario y óvulo se desarrollan en la semilla, mientras que el ovario que los rodea se transforma en el fruto (el pericarpio). Ocurren numerosos cambios anatómicos y químicos. Con frecuencia se acumula sacarosa, glucosa y fructuosa en los óvulos hasta que los núcleos del endospermo se rodean de paredes celulares; entonces disminuyen las concentraciones de esos azúcares a medida que se emplean en la formación de pared celular y en la síntesis de almidón o grasa. Estos azúcares se forman en su mayor parte de la sacarosa y otros azúcares que se transportan por el floema hacia el interior de las semillas y los frutos jóvenes. La mayor parte del nitrógeno en frutos y en semillas inmaduros está presente en forma de proteínas, aminoácidos y las amidas glutamina y asparragina. La concentración de aminoácidos y amidas decrece a medida que se forman las proteínas de almacenamiento en los cuerpos proteínicos.

Para la longevidad de la semilla son importantes las funciones de las enzimas y los ácidos nucleicos presentes en la semilla en desarrollo. Para que una semilla madura germine después de permanecer viva durante largos periodos, debe poseer ya sea todas las enzimas necesarias para la germinación y el establecimiento de la plántula, o bien tener la información genética para sintetizarlas. Algunas enzimas esenciales para la germinación se producen en forma estable durante el desarrollo de la semilla; otras se traducen a partir de moléculas estables de RNA mensajero, RNA de transferencia y RNA ribosómico

durante la maduración de la semilla; aun otras se forman a partir de moléculas de RNA recién transcritas solo después de haber sembrado la semilla.

Las concentraciones de glucosa y fructuosa en algunos frutos cultivados alcanzan 0.6 M de cada una, lo que da a los frutos maduros un potencial osmótico excepcionalmente negativo y un sabor dulce. Durante la maduración de naranjas, uvas, toronjas, piñas y diversas bayas, disminuyen los ácidos orgánicos (principalmente málico, cítrico e isocítrico) y aumentan los azúcares, de modo que los frutos se hacen más dulces. Sin embargo, en los limones los ácidos continúan aumentando durante la maduración, por lo que el pH disminuye y las frutas permanecen ácidas. Los limones prácticamente no contienen almidones en ninguna etapa de su desarrollo, aunque en frutos, como plátanos, manzanas y duraznos contienen mucho almidón cuando no están maduros. Otros frutos, como el aguacate y la oliva, almacenan lípidos.

Se han estudiado muchos otros cambios de composición en los frutos, incluyendo a transformación de cloroplastos en cromoplastos ricos en carotenoides, la acumulación de antocianinas y la acumulación de componentes saborizantes. El empleo de la cromatografía de gases ha permitido identificar cientos de sustancias volátiles alifáticas o aromáticas como ésteres, aldehídos, cetonas y alcoholes, que contribuyen al sabor y aroma de las fresas y otros frutos. Esto da una base para el mejoramiento de los sabores de los frutos mediante técnicas de hibridación, así como para el desarrollo de sustancias saborizantes artificiales.

Importancia de las semillas para el crecimiento del fruto. El desarrollo de los frutos normalmente depende de la germinación de los granos de polen en el estigma (polinización), o de la polinización junto con la fecundación posterior. Además, cuando se agregan a determinadas flores, los extractos de granos de polen estimulan la polinización y fecundación naturales al inducir crecimiento del ovario y marchitamiento y abscisión de los pétalos. Las semillas en desarrollo también suelen ser esenciales para el crecimiento normal del fruto. Si las semillas solo están en un lado de una manzana joven, solo ese lado del fruto se desarrollara bien. Las semillas son esenciales así mismo para la normalidad de las fresas.

A la reproducción normal de frutos sin semilla se le conoce como desarrollo partenocarpico del fruto. Es especialmente común entre los frutos que producen muchos óvulos inmaduros, como plátanos, melones, higos y piñas. La partenocarpia puede ser resultado del desarrollo del ovario sin polinización (Cítricos, plátano y piña), del crecimiento del fruto estimulado por polinización sin fecundación (algunas orquídeas) o de la fecundación seguida de aborto de los embriones (uvas, duraznos y cerezas).

Relaciones entre crecimiento vegetativo y reproductivo. Desde hace tiempo los jardineros practican la técnica de eliminar las yemas florales de determinadas plantas para mantener el crecimiento vegetativo. Un ejemplo comercial es el despalme (remoción de flores y frutos) de las plantas de tabaco, lo cual estimula la producción de hojas.

Hay competencia por los nutrimentos entre órganos vegetativos y reproductivos. Las flores y los frutos en desarrollo, en especial, frutos jóvenes, tienen gran capacidad para extraer sales minerales, azúcares y aminoácidos.

## 2.3 CONCEPTO DE HORMONA Y REGULADORES DEL CRECIMIENTO

### CONCEPTOS DE HORMONA

¿Qué es una hormona vegetal? La mayoría de los especialistas en fisiología vegetal aceptan una definición que es similar a la elaborada para hormonas animales. Una hormona vegetal es un compuesto orgánico que se sintetiza en alguna parte de una planta y que se transloca a otra parte, en donde concentraciones muy bajas causan una respuesta fisiológica. La respuesta en el órgano blanco no necesita ser promotora, ya que procesos como crecimiento o diferenciación en ocasiones se ven inhibidos por hormonas, en especial el ácido abscísico. Como la hormona debe ser sintetizada por el vegetal, iones inorgánicos como  $K^+$  o  $Ca^{2+}$ , que causan respuestas importantes, no son hormonas. Tampoco lo son reguladores orgánicos del crecimiento sintetizados solo por químicos orgánicos o los sintetizados solo en organismos no vegetales. La definición también postula que una hormona debe translocarse en la planta, pero nada se dice acerca de cómo o cuán lejos; esto no significa que la hormona no deba causar respuesta alguna en la célula en donde se sintetiza (un buen ejemplo de esto lo constituye el etileno y la maduración del fruto; es casi seguro que el etileno promueva la maduración de las células que lo sintetizan, así como la de otras) la sacarosa no se considera una hormona, aun cuando es sintetizada y translocada por vegetales, ya que provoca el crecimiento solo a concentraciones relativamente elevadas. Con frecuencia, las hormonas son eficaces a concentraciones internas cercanas a  $1 \mu M$ , mientras que azúcares, aminoácidos y otros metabolitos necesarios para el desarrollo y el crecimiento (excluyendo enzimas y la mayoría de las coenzimas) casi siempre se presentan en concentraciones de 1 a 50 mM.

## 2.4 AUXINAS, GIBERILINAS, CITOCININAS, ETILENO Y ABA

### AUXINAS

El término auxina (del griego *auxein*, incrementar) fue utilizado por vez primera por Fritz Went, quién, como estudiante graduado en los países bajos en 1926, descubrió que era posible que un compuesto no identificado causara la curvatura de coleótilos de avena hacia la luz, fue denominado fototropismo.

En la actualidad, se sabe que la auxina de Went es el ácido indolacético (IAA), y algunos especialistas en fisiología vegetal aún hoy consideran sinónimos al IAA y auxina. Por otra parte, las plantas contienen otros tres compuestos que son estructuralmente similares al IAA y provocan muchas de las mismas respuestas que este; se les debe considerar hormonas auxinicas. Una de ellas es el ácido 4-cloroindolacético (4-cloroIAA), que se encuentra en semillas jóvenes de varias leguminosas. Otra, el ácido felina cético (PAA), esta difundido entre plantas y con frecuencia es mas abundante que el IAA, aunque es mucho menos activo para causar las respuestas típicas del IAA. La tercera, el ácido indolbutírico (IBA), es de

más reciente descubrimiento; en un principio se pensó que era solo un auxina sintética activa, pero se presenta en hojas de maíz y en varias dicotiledóneas, por lo que es probable que este difundida e el reino vegetal.

Otros tres compuestos que se encuentran en plantas tienen considerable actividad de auxina. Se oxidan con facilidad a IAA *in vivo* y es probable que sean activos solo después de esta conversión. Son indolacetaldehído, indacetonitrilo e indoletanol, los tres tienen estructura similar a la de IAA, pero carecen del grupo carboxilo.

Ciertos compuestos que solo sintetizan los químicos también causan muchas respuestas fisiológicas comunes al IAA y, en general, se les considera auxinas. De ellos, el ácido  $\alpha$ -naftalenacético (NAA), el ácido 2, 4-diclorofenoxiacético (2,4-D) y el ácido 2-metil-4-clorofenoxiacético (MCPA). Como no son sintetizados por plantas, no son hormona. Se les clasifica como reguladores del crecimiento vegetal, y hay muchas otras clases de compuestos que también entran en esta categoría.

El IAA es químicamente similar al aminoácido triptófano (aunque a menudo se encuentra 1000 veces más diluido) y es probable que se sintetice a partir de él. Se conocen dos mecanismos para su síntesis, ambos con una eliminación del grupo amino y del grupo carboxilo terminal de la cadena lateral de triptófano.

Un hecho sorprendente en lo que respecta a la capacidad del IAA de actuar como hormona es la forma en que se transporta de un órgano o tejido a otro. En contraste con el movimiento de azúcares, iones y algunos otros solutos, el IAA no suele translocarse a través de los tubos cribosos del floema o por el xilema, sino principalmente a través de células parenquimatosas que se encuentran en contacto con haces vasculares. El IAA se moverá a través de los tubos cribosos si se aplica en la superficie de una hoja lo bastante madura para exportar azúcares, pero el transporte normal de tallos y pecíolos es de las hojas jóvenes hacia abajo, por los haces vasculares. También las auxinas sintéticas que se administran a plantas se mueven como IAA.

Este transporte tiene características que difieren de las del transporte en el floema.

1) El movimiento de auxina es lento, de sólo  $1 \text{ cm h}^{-1}$  en raíces y tallo, aunque es 10 veces más rápido de lo que podría esperarse por difusión.

2) El transporte de auxina es polar; en tallos se presenta de manera preferencial en sentido basipétalo (hacia la base), sin importar si la base está abajo como es normal o si la planta se invierte. El transporte en raíces también es polar, pero de preferencia en sentido acropétalo (hacia los ápices).

3) El movimiento de auxinas requiere energía metabólica, como lo evidencia la capacidad que tienen para bloquearlo los inhibidores de la síntesis del ATP o la carencia de oxígeno.

Otros fuertes inhibidores del transporte polar de auxina son el ácido 2, 3, 5, triyodobenzoico (TIBA) y el ácido  $\alpha$ -naftiltalámico (NPA), aunque éstos interfieren específicamente en el transporte de auxina y no en el metabolismo energético. Con frecuencia a estos compuestos se les conoce como antiauxinas.



## EFFECTO DE LAS AUXINAS SOBRE LAS RAÍCES Y LA FORMACIÓN DE RAÍCES

El IAA existe en raíces a concentraciones similares a las que se encuentran en muchas otras partes vegetales. Como se demostró por primera vez en la década de 1930, la administración de auxinas promoverá la elongación de secciones escindidas de raíces o aún de raíces intactas de muchas especies, pero sólo a concentraciones extremadamente bajas ( $10^{-7}$  a  $10^{-13}$  M, dependiendo de la especie y edad de las raíces). A concentraciones mayores (pero aún de apenas 1 a  $10 \mu\text{M}$ ), casi siempre se inhibe la elongación.

Los fisiólogos han investigado la posibilidad de que las auxinas afecten el proceso usual de formación de raíces que ayuda a balancear el crecimiento de la raíz y el sistema aéreo. Hay buena evidencia de que las auxinas procedentes del tallo influyen mucho en la iniciación de la raíz. La eliminación de yemas y hojas jóvenes, ambos ricos en auxina, inhibe el número de raíces laterales formadas. La sustitución de auxinas por estos órganos con frecuencia restituye la capacidad de la planta de formar raíces. Así, hay una diferencia importante en los efectos de auxinas exógenas sobre la elongación de la raíz, en donde lo usual es observar una promoción. Sin embargo, raíces de varias especies crecen en cultivo de tejidos sin formar un sistema aéreo a partir de las raíces laterales, lo cual demuestra que, en estas condiciones, no requieren auxina o que sintetizan la suficiente por sí mismas. Las auxinas también promueven el desarrollo de raíces adventicias en tallo.

En los tallos de la mayoría de las especies, la yema apical ejerce una influencia inhibitoria (dominancia apical) sobre las yemas laterales (axilares), impidiendo o retardando su desarrollo. Esta producción extra de yemas subdesarrolladas tiene un valor de supervivencia definido, porque si la yema apical es dañada o cortada por un animal o una tormenta, una yema lateral crecerá entonces y se convertirá en el tallo líder. También se presentan en briofitas y pteridofitas, así como en algunas raíces. Otro efecto dominante del ápice del tallo es hacer que las ramas situadas por debajo crezcan de manera un tanto horizontal; este crecimiento horizontal con frecuencia impide que las ramas inferiores queden en la sombra e incrementen la productividad fotosintética de la planta como un todo. Los horticultores siempre cortan las yemas apicales y hojas jóvenes para incrementar las ramificaciones. Esta técnica de poda también permite que las ramas crezcan de manera más vertical, especialmente la rama superior. **Leer anexo I.**

## GIBERILINAS

Las giberilinas se descubrieron por primera vez en Japón en la década de 1930 a partir de estudios con plantas de arroz enfermas que alcanzaban grandes alturas. Estas plantas con frecuencia eran incapaces de sostenerse por sí mismas, y terminaban por morir debido a la combinación de daños causados por la debilidad y los parásitos. Ya desde la década de 1890, los japoneses llamaban a esta enfermedad bakanae (plántula tonta). Es causada por el hongo *Gibberella fujikuroi* (el estado asexual o imperfecto es *Fusarium moniliforme*). En 1926, los especialistas en patología vegetal descubrieron que extractos del hongo que se

aplicaban al arroz causaban los mismos síntomas que el hongo en sí, lo cual demostraba que una sustancia química definida es la responsable de la enfermedad. En la década de 1930, T. Yabuta y T. Hayashi aislaron un compuesto activo del hongo, al que denominaron giberilina. Así, la primera giberilina se descubrió, al igual que el IAA, hace ya muchos años, pero debido a la preocupación por el IAA y las auxinas sintéticas, la falta de contacto con los japoneses y después la segunda guerra mundial, los científicos no se interesaron por los efectos de las giberilinas sino hasta principios de la década de 1950.

Para 1990, se habían descubierto 84 giberilinas en varios hongos y plantas. De éstas, 74 se presentaban en plantas superiores, 25 en el hongo *Gibberella* y 14 en ambas. Las semillas de la Cucurbitácea *Sechium edule* contienen al menos 20 giberilinas, mientras que las semillas de frijol común (*Phaseolus vulgaris*) contienen al menos 16, aunque la mayoría de las especies contienen una cantidad menor.

Todas las giberilinas son derivados del esqueleto de ent-giberelano. Todas las giberilinas son ácidas y se abrevian GA (por *gibberellic acid*), con un número subíndice para distinguirlas. Todas tienen 19 ó 20 átomos de carbono, agrupados en sistemas de cuatro o cinco anillos. El quinto anillo es el anillo de lactona que aparece unido al anillo A en las giberilinas. Todas las giberilinas tienen un grupo carboxilo unido al carbono 7, y algunas poseen un carboxilo adicional unido al carbono 4, por lo que todas podrían denominarse ácidos giberélicos. Sin embargo, GA<sub>3</sub>, la primera giberilina muy activa y desde hace mucho disponible comercialmente (purificada del medio de cultivo del hongo *G. fujikuroi*), históricamente se conoce como ácido giberélico. El número de grupos hidroxilo en los anillos A, C y D va desde cero (como en GA<sub>9</sub>) hasta cuatro (como en GA<sub>32</sub>), con el carbono 3 ó el 13, o ambos, casi siempre hidroxilados.

Las giberilinas existen en angiospermas, gimnospermas, helechos y quizá también en musgos, algas y al menos en dos hongos. En fecha reciente también se les ha encontrado en dos especies de bacterias. Entonces surge la pregunta:

¿En qué partes de las plantas se sintetizan las giberilinas? Es claro que si encontramos estas hormonas en un órgano vegetal, pueden haber sido sintetizadas o translocadas a tal sitio. Las semillas inmaduras contienen cantidades relativamente elevadas de giberilinas en comparación con otras partes de la planta, y los extractos libres de células de las semillas de algunas especies pueden sintetizar giberilinas. Éstos y otros resultados indican que gran parte del elevado contenido de giberilina de semillas se debe a la biosíntesis, no al transporte. La capacidad de otras partes vegetales de sintetizar giberilinas está menos establecida, debido a que se dispone de menor cantidad de datos bioquímicos directos. Con todo, es probable que la mayoría de las células vegetales tengan cierta capacidad de sintetizar giberilinas.

Se piensa que las hojas jóvenes son los sitios principales para la síntesis de giberilinas, como es el caso para las auxinas. Esta hipótesis es consistente con el hecho de que cuando se cortan la punta del tallo y las hojas jóvenes, y el corte se trata con giberilina o auxina, la elongación del tallo se ve promovida en comparación con lo que ocurre en el caso de cortes a los que no se les aplica ninguna de estas hormonas. La implicación es que las hojas jóvenes normalmente promueven la elongación del tallo debido a que transportan a éste ambos tipos de

hormonas. Esto resulta extraño, ya que las hojas jóvenes son vertederos de translocación vía el floema, no fuentes. Para las auxinas se sabe que el transporte no suele ocurrir vía floema, sino que se da de manera polar en células adjuntas a haces vasculares, por lo que no hay ningún problema para explicar la aparición de su transporte. Pero para giberilinas, el transporte distinto de la difusión se presenta a través tanto del xilema como de floema, y no es polar. Se desconoce cómo podrían transportarse las giberilinas de manera más eficaz desde las hojas jóvenes para causar una elongación del tallo, si es que esto realmente ocurre.

Las raíces también sintetizan giberilinas; pero las giberilinas exógenas tienen escaso efecto sobre el crecimiento de la raíz, y además inhiben la formación de las raíces adventicias. Estas hormonas pueden detectarse en exudados de xilema de raíces y talos cuando estos órganos se seccionan y la presión de la raíz impulsa la savia del xilema hacia fuera. Los inhibidores de la síntesis de las giberilinas hacen disminuir la cantidad de giberilinas en estos exudados. La escisión repetida de parte del sistema radical provoca una notable disminución en las concentraciones de giberilinas en el sistema aéreo, lo cual sugiere que ya sea que gran parte del aporte de giberilina del sistema aéreo proviene de las raíces, vía xilema, o que las raíces que se extirpan repetidamente no pueden aportar agua y nutrimentos minerales en cantidad suficiente para mantener la capacidad del sistema aéreo de sintetizar sus propias giberilinas.

## **OTROS EFECTOS DE LAS GIBERILINAS**

Las giberilinas (en especial  $GA_4$  y  $GA_7$ ) provocan el desarrollo de frutos partenocárpicos (sin semilla) en algunas especies, lo que sugiere su participación normal en el crecimiento del fruto, y las giberilinas que se forman en las hojas jóvenes también pueden renovar la actividad del cambium en plantas leñosas. Otro efecto importante de las giberilinas es la detención del envejecimiento (senescencia) en hojas y frutos de cítricos y sus efectos sobre las formas de las hojas; esto último es una respuesta especialmente evidente en hojas que muestran heterofilia o cambios de fase. Hasta hace algunos cuantos años poco se sabía del control hormonal del crecimiento de la flor, pero en la actualidad se sospecha fuertemente la participación de las giberilinas en el crecimiento de pétalos de algunas especies. Hasta ahora poca o ninguna expansión de los pétalos se ha atribuido a otras hormonas vegetales.

## **POSIBLES MECANISMOS DE ACCIÓN DE LAS GIBERILINAS**

- 1) La división celular es estimulada en el ápice del tallo, en especial en células meristemáticas, más basales, a partir de las cuales se desarrollan las largas filas de células corticales y de la médula.
- 2) En ocasiones las giberilinas promueven el crecimiento celular debido a que incrementan la hidrólisis de almidón, fructanos y sacarosa, con lo que se originan moléculas de sacarosa y glucosa, éstas hexosas proporcionan energía vía respiración, contribuyen a la formación de la pared celular y también hacen momentáneamente más negativo el potencial hídrico de la célula

3) Con frecuencia las giberilinas incrementan la plasticidad de la pared celular.

## **CITOCININAS**

Son sustancias del crecimiento de las plantas que provocan la división celular (su sinónimo, fitocinina, no tiene tanta aceptación). Muchas citocininas exógenas y todas las endógenas se derivan probablemente de la adenina, una base nitrogenada de purina. La primera citosina fue descubierta en la década de 1950, en la Universidad de Wisconsin, por el grupo del profesor Folke Skoge, a partir de una muestra de DNA envejecido. En 1962, se descubrió un grupo de polipéptidos que poseen actividad hormonal en tejidos animales y se les denominó cininas. Para evitar cualquier confusión con ciertos mecanismos animales, se introdujo el término “citosina” para aplicarlo específicamente a los vegetales, aunque a veces se aplica también el término “cininas” para designar las citocininas vegetales.

La cinetina pertenece al grupo general de las citocininas. Hay también anticitocininas que inhiben competitivamente la acción de las citocininas, y algunos compuestos precursores que pueden transformarse en citocininas. Los inhibidores constituyen un grupo aparte entre las sustancias del crecimiento de las plantas, pues retrasan el proceso fisiológico o bioquímico de los vegetales. Según sus propiedades fisiológicas, algunos inhibidores endógenos parecen ser hormonas vegetales.

## **ETILENO**

Según su estructura química, el etileno, producto natural del metabolismo vegetal, es la hormona más simple del crecimiento vegetal. Otros compuestos volátiles, como el acetileno y el propileno, tienen efectos similares; sin embargo, el etileno es entre 60 y 100 veces más activo que el propileno, el siguiente compuesto más efectivo del grupo. El etileno es también el único producto del grupo de compuestos volátiles producidos en cantidades apreciables en los tejidos vegetales.

Uno de los primeros efectos observados del etileno fue su estimulación de la germinación y el crecimiento en brotes. Los tubérculos de papa en reposo se ven estimulados a germinar cuando se les aplica etileno en intervalos breves; los tratamientos más largos suprimen la germinación. También se estimula el crecimiento de varios granos, bulbos, estacas de madera dura y raíces, al igual que la germinación de algunas especies al aplicar el gas simplemente como pretratamiento breve, es decir, si se limita la exposición a unas cuantas horas o pocos días antes de la brotación, o durante la imbibición de las semillas. Otros tratamientos después de la brotación o germinación inhiben el crecimiento de los brotes y las hojas.

El etileno también provoca la abscisión prematura de las hojas, frutos jóvenes y otros órganos. Es probable que los efectos de defoliación producidos por el 2,4-D, el NAA, las mofactinas y otros compuestos, sean el resultado de inducir la producción de etileno con ellos.

Desde hace tiempo que el etileno, es un compuesto que hace madurar los frutos, por eso se ha aplicado para acelerar la maduración de frutos cosechados como

plátanos, mangos y melones gota de miel, así como para eliminar el color verde en cítricos antes de su venta en el mercado. Los frutos maduros, no pasados, responderán a las aplicaciones de etileno antes de producirlo.

También se sabe que una aplicación de 2, 4,5-T durante la fase II del patrón de crecimiento de los higos (*Ficus carica*) acelera el crecimiento; asimismo se encontró que el 2, 4,5-T induce a la formación de etileno.

El etileno puede inducir también la floración; por ejemplo, incentiva la formación de flores pistiladas en las curcubitáceas. Una de las técnicas más comunes -la cual es el principal método utilizado en Hawai- para inducir la floración en la piña es rociar la planta con etileno absorbido en una suspensión de bentonita en agua.

## ÁCIDO ABSCÍSICO

El ácido abscísico (ABA) es uno de los inhibidores del crecimiento más conocidos y tiene implicaciones muy importantes en el control de la transpiración por los estomas; también provoca abscisión o caída de hojas, flores y frutos. Esta hormona inhibitoria, muy difundida en el reino vegetal, interactúa con las sustancias del crecimiento, con efectos importantes. La disponibilidad de ABA es relativamente limitada, por lo que los conocimientos actuales acerca de sus diversos efectos biológicos en la cosecha resultan incompletos.

El ABA, aparentemente, actúa como inductor general del envejecimiento y, frecuentemente, al aplicar ABA en el follaje se provocan cambios en el color senescente de las hojas. Al tratar naranja Temple con ABA, se activa el colorido y el inicio del envejecimiento; las papas tratadas se tornan blandas y senescentes. Las primeras investigaciones demostraron que el ABA acelera la abscisión de los muñones de peciolo en explantaciones de varias especies. Posteriormente, se demostró que el ABA fomenta la abscisión de las hojas en plantas intactas, como los cítricos, así como la abscisión de flores y frutos en plantas como la vid.

El ABA inhibe el crecimiento de muchas plantas y partes vegetales, según se ha demostrado en coleóptilos, discos de hojas, plántulas, secciones de raíces, hipocótilos y radículas. Además se ha demostrado que frecuentemente se produce inhibición en el crecimiento de los brotes y las hojas; sin embargo, con frecuencia se requieren varios tratamientos de ABA, ya que sus efectos duran sólo un breve periodo. La respuesta de ciertas especies y variedades a las aplicaciones de ABA muestra una gran variación. En un estudio comparativo con 34 variedades de soya, se produjeron diferencias marcadas tanto en el grado de inhibición de la prolongación de tallos, como en el envejecimiento. Otro efecto biológico del ABA es prolongar el reposo de muchas semillas, como las de berro y lechuga, inhibe también la germinación de semillas cuyo periodo de reposo ha terminado, pero ese efecto puede eliminarse al lavar las semillas con agua para eliminar el ABA. Su aplicación también provoca reposo en las yemas de ciertas especies, incluyendo árboles frutales de hojas caducas, cítricos y papas.

El descubrimiento de que durante los días cortos aumenta la cantidad de ABA en las hojas ha despertado gran interés por los efectos del compuesto en la floración. Las giberilinas activan la iniciación floral en algunas plantas de día largo, cultivadas durante un fotoperíodo no inductivo; sin embargo, se ha demostrado que el ABA contrarresta esos efectos. Una de las hipótesis indica que el ABA

actúa como un inhibidor de la floración en hojas de plantas de día largo que crecen durante días cortos; pueden inducir también la floración en algunas plantas de día corto que crecen bajo condiciones no inductivas. Algunos de esos efectos pueden explicarse con base en el retraso del crecimiento, que disminuye la competencia de las partes vegetativas, con lo que produce una mayor inducción floral.

## 2.5 FOTOMORFOGÉNESIS

Al control de la morfogénesis por medio de la luz se le conoce como fotomorfogénesis. Para que la luz controle el desarrollo de la planta, ésta primero debe absorber luz. Se conocen cuatro tipos de fotorreceptores que influyen en la fotomorfogénesis de las plantas:

- 1) Fitocromo: El que absorbe principalmente luz del rojo y del rojo lejano, y es el que mejor se conoce. El fitocromo también absorbe luz azul. Se conocen por lo menos dos grandes tipos de fitocromo.
- 2) Criptocromo: Grupo de pigmentos similares y no identificados que absorben longitudes de onda del azul y ultravioleta de onda larga (región UV-A, 320 a 400 nm). El Criptocromo debe su nombre a su especial importancia en criptógamas (plantas sin flores).
- 3) Fotorreceptor UV-V: Uno o más compuestos no identificados (técnicamente no son pigmentos) que absorben radiación ultravioleta con longitudes de onda entre 280 y 320 nm.
- 4) Fotoclorofilina a: Pigmento que absorbe luz roja y azul y que, una vez reducido, da clorofila a.

El fitocromo junto con otros receptores, controla el proceso morfogénico que empieza con la germinación de la semilla y el desarrollo de la plántula y culmina con la formación de nuevas flores y semillas.

Por sí misma, la luz no porta información morfogénica, y también es improbable que el tipo de fotorreceptor sea un portador de información específica. Más bien, es el factor crucial de la capacidad de respuesta o sensibilidad de las células.

Algunos de los efectos fotomorfogénicos de la luz pueden apreciarse con facilidad al comparar plántulas cultivadas bajo la luz con plántulas cultivadas en la oscuridad. Las semillas grandes con abundantes reservas alimenticias eliminan la necesidad de fotosíntesis por varios días. Las plántulas que crecen en la oscuridad están etioladas (del francés *etioler*, "que crece pálido o débil"), varias diferencias debidas a la luz son:

- 1) La luz promueve la producción de clorofila
- 2) La luz promueve la expansión de la hoja, aunque en menor medida en monocotiledóneas (Maíz) que en dicotiledóneas (frijol)
- 3) El alargamiento del tallo se inhibe por luz en estas dos especies (el tallo del maíz es corto y poco visible debido a que está rodeado por hojas en vaina que llegan casi hasta el suelo en estas plantas jóvenes).
- 4) En ambas especies, la luz promueve el desarrollo de la raíz.

## CRIPCOCROMO, EL FOTORRECEPTOR AZUL/UV-A

En 1864, Julius von Sachs, quién observó que el fototropismo es causado sólo por longitudes de onda del azul y del violeta, descubrió los efectos de la luz azul sobre las plantas. Desde entonces se han descubierto numerosos efectos de esta luz en muchos tipos de plantas y hongos.

Es probable que el Criptocromo sea una flavoproteína (una proteína unida a una riboflavina). Quizás existe asociado a una proteína del citocromo en membrana plasmática o estrechamente unida a ésta.

## MOVIMIENTO DE LAS PLANTAS: TROPISMO Y NASTIAS

Los tropismos (del Griego *tropé*, volverse), en los que la dirección del estímulo ambiental determina la dirección del movimiento, y los movimientos násticos o nastias (del Griego *nastos*, obstruido por presión), los cuales son disparados por un estímulo externo pero en los que la dirección del estímulo no determina la dirección del movimiento. Tanto los movimientos násticos como los tropismos son a menudo resultado de un crecimiento diferencial (irreversible), pero también pueden deberse a la captación diferencial y reversible de agua en células especiales conocidas como células motoras, que en conjunto forman un pulvino. Los tallos que crecen en contra de la gravedad o hacia una fuente de luz son ejemplos de tropismos, mientras que los movimientos diarios de las hojas o la apertura y cierre de estomas, son ejemplos de movimientos násticos.

Un cambio ambiental que induce un movimiento vegetal es un estímulo. Con frecuencia un estímulo induce en la planta un proceso que continúa después de que el estímulo ya no existe en su forma inicial. Este es el caso de los movimientos diarios de las hojas que cambian su dirección en respuesta a la salida o puesta del sol; de manera análoga, un tallo sigue curvándose hacia la luz o en contra de la gravedad por algún tiempo después de que cesó el estímulo luminoso o gravitacional. Los estímulos siempre actúan sobre algún mecanismo que es parte de la planta, y la parte que percibe el estímulo es el receptor. Una vez que se ha percibido el estímulo, éste es cambiado (transducido) a otra forma, con frecuencia denominada señal, que entonces da lugar a una respuesta motora (crecimiento o acción pulvinar) que es la causa real del movimiento de la planta. Wolfgang Haupt, en Alemania, y Mary Ella Feinleb, en Massachussets, EE.UU., elaboraron una obra en 1979, acerca del movimiento de las plantas. En su introducción, tratan los tres pasos concernientes a los movimientos de las plantas que hemos mencionado y que conforman una estructura para la investigación sobre el tema:

1. ¿cómo detecta una planta o parte de esta el estímulo ambiental que causa la respuesta? PERCEPCIÓN por ejemplo, ¿que pigmento absorbe la luz que causa el fototropismo, o que componente de las células o los tejidos responde a la gravedad? ¿en que parte de la planta se localiza el mecanismo de percepción? ¿En que consiste este mecanismo? estas preguntas sobre las plantas son difíciles de responder, debido a que los órganos vegetales, como hojas, tallos y raíces, a

diferencia de ojos y oídos, no están especializados en responder a un solo estímulo.

2. TRANSDUCCION ¿como transduce el mecanismo de percepción los estímulos que percibe hacia las células especializadas en el órgano donde ocurre el movimiento? ¿Qué señal manda? esto es, ¿que cambios bioquímicos o biofísicos de respuesta al estímulo ambiental? este ha sido un campo de investigación especialmente activo en gran parte del siglo XX, en especial con respecto a los tropismos. Los investigadores han buscado señales eléctricas (por ejemplo, potenciales de acción) y mensajeros bioquímicos (hormonas).

3. RESPUESTA ¿que ocurre en realidad durante el movimiento? cualquier hipótesis planteada para aclarar los mecanismos de percepción y transducción debe aplicar las respuestas motoras observadas. Esto parece bastante obvio, sin embargo, durante varias décadas se descuidaron los detalles de cada respuesta. Por ejemplo, los primeros investigadores, a finales del siglo XIX, estudiaron con cuidado el crecimiento de células en las caras opuestas de un órgano en flexión, y los investigadores posteriores quizá supusieron que ya se habían agotado todas las posibilidades de estudio. Sin embargo, muchos de los primeros resultados fueron olvidados o pasados por alto, por lo que hemos regresado a dichos estudios, en especial a nivel celular.

## MOVIMIENTOS NÁSTICOS

Las hojas u hojuelas de las hojas compuestas, a menudo presentan movimientos násticos. La curvatura ascendente de un órgano se denomina hiponastia; la curvatura descendente es una epinastia. Estos movimientos de las hojas son causados con frecuencia por pulvinos situados en la base del pecíolo, en la lámina foliar o en el foliolo, pero también se presentan en muchas plantas sin pulvinos. La epinastia ocurre, por ejemplo, cuando células situadas en el haz del pecíolo o de la lamina, en especial en las nervaduras principales, crecen (se elongan de manera irreversible) ya sea por que estén controlados por pulvinos o mediante el cambio de las velocidades relativas de crecimiento en las partes superior e inferior de un órgano.

## NICTINASTIA

En muchas especies, los movimientos de las hojas, de casi horizontales durante el día a casi verticales por la noche, han sido reconocidos por más de 2000 años. Los movimientos nictinásticos (del Griego *nyx* o *nux*, noche) son procesos rítmicos controlados por interacciones entre el ambiente y el reloj biológico.

A menudo es conveniente estudiar especies con hojas compuestas bipinnadas, en las que cada hoja porta varios foliolos y cada foliolo varios pares de foliolulos opuestos (piñulas) unidos a un raquis. Surge La pregunta:

¿Que es lo que hace que el agua fluya de un lado a otro del pulvino? en 1955, Hideo Toriyama observo en pulvinos de mimosa púdica que salen iones K<sup>+</sup> de las células que pierden agua.



## HIDRONASTIA (O HIGRONASTIA)

La hidronastia implica un plegamiento o enrollamiento ascendente de las hojas, pero lo último ocurre como respuesta a un estrés hídrico y no a la luz. Estos procesos reducen la exposición de la superficie foliar al aire seco, complementando el cierre de los estomas para reducir la transpiración. El peligro de la fotoinhibición también se minimiza. Los plegamientos y enrollamientos son causados por la pérdida de turgencia en células motoras de paredes delgadas conocidas como células bulíformes. Las células bulíformes tienen poca cutícula o carecen de ella, por lo que en la transpiración pierden agua más rápido que otras células epidérmicas. A medida que disminuye la presión de turgencia, la turgencia constante en las células del envés de la hoja provoca el plegamiento. Este es solo uno de varios mecanismos por lo que las plantas resisten a la sequía.

## TIGMONASTIA

Son comunes los movimientos provocados por un contacto, o tigmonastia (del griego *tigma*, tocar). Son especialmente marcados en ciertos miembros de la subfamilia Mimosoideae, de la familia Fabaceae (*Leguminosae*).

El plegamiento es causado por el transporte de agua hacia el exterior de las células motoras en los pulvinos, acontecimiento asociado con una emanación de iones  $k^+$ .

## TIGMO-MORFOGÉNESIS Y SEISMORFOGÉNESIS

A principios de la década de 1970, Mordecai J. Jaffe, empezó a investigar los efectos de la estimulación mecánica, en especial el roce, en el desarrollo de las plantas. La mayor parte de las plantas vasculares estudiadas respondió con una elongación más lenta del tallo y un aumento en el diámetro del mismo, lo que dio por resultado plantas cortas y robustas a veces de un 40 a 60% de la altura de los controles. Jaffe denominó a esta y otras respuestas similares al estrés mecánico tigmomorfogénesis. Cary A. Mitchell, en la Purdue University, también ha estudiado ampliamente estos efectos. Coloco plantas en una mesa de agitación (en general de unos cuantos segundos a unos minutos, de una a varias veces al día) para que se agitaran de manera mecánica pero si que tuviera contacto físico entre ellas.

Aparecieron las mismas respuestas básicas, y Mitchell llamo a este fenómeno seismorfogénesis (del griego, *seismos*, de *seiein*, agitar). En cualquier caso, se producen plantas más cortas y fuertes, las cuales son dañadas con menos facilidad por algún estrés mecánico natural (en especial el viento) que sus contrapartes de invernadero, más altas y delgadas. ¿Qué causa estas respuestas? Como las plantas no muestran, en principio, síntomas de daño sino que solo alteran su crecimiento, se sospecha que ocurre un cambio en la configuración de los reguladores del crecimiento. La disminución en el alargamiento del tallo y el aumento del grosor del mismo sugieren que la

producción de etileno tiene algo que ver, y de hecho se ha observado un aumento del etileno luego de la estimulación mecánica. Al parecer también se inhibe el transporte de auxina, desaparece la actividad de extracción de GA auxina, y quizá hay participación de calcio.

## **TROPISMOS: CRECIMIENTO DIFERENCIAL DIRECCIONAL**

Las raíces crecen hacia abajo, los tallos hacia arriba en respuesta a la gravedad (gravitropismo). Los tallos y las hojas se orientan por lo general así mismos con respecto a los rayos de luz (fototropismo), pero las raíces rara vez presentan fototropismo. El tigmotropismo es una respuesta al contacto con un objeto sólido esta presente en plantas trepadoras que crecen alrededor de un poste o del tallo de una planta.

## **FOTOTROPISMO**

Los Darwin descubrieron que los coleóptilos de avena también se curvan hacia la luz cuando se les cubren las puntas; esto es, cuando debajo de las puntas se presenta cierta sensibilidad fototrófica, pero la respuesta de la punta es unas mil veces más sensible que la respuesta basal. Así, si se utiliza una luz tenue la mayor parte de la respuesta se localiza en la punta, y esto es evidente debido a que la curvatura hacia la luz comienza en la punta y desciende de manera gradual por el coleótilo, a medida que el estímulo se transmite de la punta a los tejidos inferiores. Sin embargo, si se utilizan niveles de luz superiores la curvatura empieza simultáneamente a lo largo de todo el coleótilo. Los hipocótilos (la plántula que esta debajo de los cotiledones) de plántulas de dicotiledónea, como el girasol, no muestran por la yema apical.

Hace más de 80 años, A. H. Blaauw (1909) en Holanda describió que la luz azul era más efectiva para causar una curvatura fototrópica. Desde entonces, se han medido espectros de acción cada vez más detallados y los fisiólogos vegetales han sugerido que uno o los dos pigmentos amarillos comunes carotenoides y flavinas, pueden absorber la luz que causa fototropismo. Algunos pigmentos amarillos absorben longitudes de onda del azul y a veces ultravioleta, y las restantes longitudes de onda se combinan para producir la sensación del amarillo en el ojo humano.

## **MOSAICOS FOLIARES**

Las hojas también responden de manera fototrópica a la luz. Si, por ejemplo, la mitad de una lámina foliar de garbanzo situada en la luz se cubre con papel aluminio (estimulando el sombreado natural), se presentan dos respuestas. Una es la elongación del peciolo en el lado cubierto, de modo que se curva y desplaza la hoja hacia el lado irradiado de la misma. El otro es una flexión ascendente (hiponastia) del lado sombreado de la hoja. Tales respuestas en cierto número de hojas podrían hacer que se muevan de la sombra a la luz, siempre que esto sea físicamente posible. El resultado es que las hojas casi nunca se traslapan; en ves de ello, forman arreglos denominados mosaicos foliares. Tales mosaicos aparecen

en el dosel vegetal de muchos árboles (observables si se permanece bajo ellos y se voltea hacia arriba).

## ESCOTOTROPISMO

Cuando una semilla de enredadera germina en un bosque lluvioso tropical sobre el oscuro suelo, ¿cómo encuentra la plántula en desarrollo un árbol que le ayude a subir hasta la luz? Donald R. Strong Jr. y Thomas S. Ray Jr. (1975) informaron que la plántula de *Monstera gigantea* en Costa Rica crece hacia la oscuridad del tronco más cercano. Observaron miles de plántulas, todas creciendo hacia un solo tronco, lo que daba la apariencia de rayos cortos de una rueda creciendo hacia el cubo de la misma. Razonaron que la respuesta tenía que ser hacia la oscuridad, más que en contra de la luz (fototropismo negativo), debido a que el sector más oscuro del horizonte rara vez está exactamente a 180° del punto más brillante. El nombre acuñado por Strong y Bay, escototropismo (del Griego *escotos*, oscuridad, penumbra), es muy apropiado para una respuesta direccional a la oscuridad. Los autores sugieren que cuando la enredadera alcanza al árbol, adquiere un fototropismo positivo.

## GRAVITROPISMO

Los movimientos de crecimiento hacia o en contra de la gravedad de la tierra son ejemplos de gravitropismo negativo y/o positivo. En general, las raíces son positivamente geotrópicas, y las raíces primarias se orientan de manera más vertical que las secundarias, las cuáles crecen a veces en ángulos más bien constantes, casi horizontales. Las raíces terciarias y las órdenes pueden difícilmente presentar gravitropismo y pueden crecer en direcciones aleatorias. Así, el sistema de raíces explora el suelo de manera más exhaustiva de lo que lo haría si todas las raíces crecieran en línea recta hacia abajo y lado a lado. Los tallos y los pies de las flores son de manera característica negativamente gravitropicos, pero la respuesta es muy variable. El tallo principal o tronco del árbol casi siempre crece a 180° del centro de gravedad de la tierra, pero ramas, pecíolos, rizomas y estolones por lo común son más horizontales. Al igual que el fototropismo, estas diferencias le permiten a una planta cubrir espacio y con ello absorber CO<sub>2</sub> y luz de una manera más efectiva. El crecimiento vertical se denomina ortogravitropismo (*ort-* y *orto-* son formas combinadas que significan recto, derecho, vertical); el crecimiento horizontal se conoce como diagravitropismo (*dia-*, de un extremo a otro o a través de). El crecimiento de un órgano a cualquier ángulo ( $\alpha$ ) determinado respecto a la vertical ( $0^\circ < \alpha < 180^\circ$ ) se denomina plagiotropismo (o plagiogravitropismo; del Griego *plagio*, colocado de lado, oblicuo). Los órganos que no responden a la gravedad son agravitropicos.

## OTROS TROPISMOS

Varios investigadores han reportado que las plantas crecerán hacia el agua (hidrotropismo), hacia ciertos compuestos químicos (quimiotropismo), hacia corrientes eléctricas (electrotropismo). Muchos órganos vegetales, en especial zarcillos, responden al contacto (tigmotropismo).

### CIRCUMNUTACIÓN: ¿NASITA O TROPISMO?

Una punta de tallo parece trazar una elipse más o menos regular a medida que crece el tallo, completando un ciclo simple en varios intervalos, lo que depende de la especie (por ejemplo, menos de 2 horas para una plántula de girasol). Los Darwin llamaron a este fenómeno circumnutación.

## FLORACIÓN Y CONTROL AMBIENTAL

Con el nombre de floración se designa la etapa del desarrollo con la que se inicia la fase reproductiva de la planta. El éxito reproductivo de una planta depende de que la floración tenga lugar en el momento más adecuado de su desarrollo y cuando las condiciones ambientales sean más favorables. Además dentro de la misma área geográfica, la floración ha de ocurrir de manera sincrónica para todos los individuos de la misma especie de manera que pueda producirse intercambio génico entre ellos. La falta de movilidad de las plantas y sus particulares características de desarrollo han propiciado el establecimiento de mecanismos especializados de control de tiempo de floración que aseguren el éxito reproductivo y la permanencia de la especie.

Tras la germinación de la semilla, el meristemo apical inicia el desarrollo de la parte aérea de la planta, este desarrollo es consecuencia de la producción repetitiva de primordios de órganos de células del tallo. Como consecuencia, se repiten estructuras similares que algunos autores han denominado fitómeros por analogía con los metámeros o estructuras básicas que se repiten a lo largo del desarrollo embrionario animal. Durante el desarrollo vegetativo, estos fitómeros están compuestos por un segmento del tallo o entrenudo y un nudo en el que se inserta una hoja con un meristemo axilar. Este meristemo axilar tiene capacidad para generar una rama lateral con la misma estructura fitomérica. La floración puede considerarse como un cambio en este patrón básico de desarrollo que tiene lugar una vez alcanzado un determinado tamaño y en respuesta a estímulos endógenos y ambientales. Como consecuencia de este cambio, se altera la estructura del fitómero. El desarrollo de la hoja se inhibe para dar lugar a una bráctea o desaparecer totalmente, y el meristemo axilar se transforma en un meristemo floral que se diferencia en una flor en lugar de una rama lateral. Mientras que el meristemo apical y los meristemos axilares suelen presentar un patrón de crecimiento indeterminado produciendo indefinidamente estructuras fitoméricas, el meristemo floral es de crecimiento determinado y se agota en el desarrollo de la flor.

En especies herbáceas anuales, la fase reproductiva, que termina con la producción de semillas, representa el final del ciclo vital. Estas especies se denominan monocárpicas porque florecen una sola vez. Dependiendo de la especie que se trate, el meristemo apical agota su capacidad proliferativa en la diferenciación de una flor terminal o continúa produciendo flores, organizadas en inflorescencias, hasta morir como consecuencia de la senescencia de toda la planta. En especies herbáceas policárpicas y en especies leñosas, no todos los meristemas participan en la formación de flores y frutos, permaneciendo algunos de ellos protegidos y en estado quiescente, dentro de estructuras denominadas yemas, para asegurar el futuro crecimiento de la planta.

## **FLORACIÓN Y JUVENILIDAD**

Muchas especies tanto herbáceas como leñosas, pasan inicialmente por una fase de crecimiento rápido en la que se construye el cuerpo de la planta y durante la cual se inicia la floración aunque se den las condiciones ambientales requeridas para ello. Esta fase de desarrollo vegetativo de la planta, denominada fase juvenil por contraposición a la fase adulta de madurez reproductiva, se reconoce por la presencia de caracteres distintivos denominados caracteres juveniles.

La transición entre la fase juvenil y la fase adulta se produce suavemente y los caracteres juveniles van desapareciendo de forma paulatina. Dado que las hojas producidas por el meristemo apical se mantienen en la planta durante un largo período, el cambio de fase juvenil a fase adulta queda representado de manera secuencial a lo largo del tallo. Aunque la existencia de una fase juvenil de desarrollo puede reconocerse tanto en especies herbáceas como en leñosas, la duración de la fase juvenil es generalmente muy corta en especies herbáceas y puede alargarse durante años en especies leñosas.

## **REGULACIÓN AMBIENTAL**

Existen dos factores ambientales que varían de forma regular a lo largo del año, la duración relativa de los periodos de luz y oscuridad a lo largo del día, denominada fotoperiodo, y la temperatura. A partir del Ecuador (donde estas variaciones no existen), y conforme nos alejamos hacia los polos, las variaciones tanto de fotoperiodo, como de temperatura son más patentes. La mayor parte de las especies vegetales ha desarrollado mecanismos para reconocer estas variaciones e identificar el momento propicio para florecer.

## **FOTOPERIODISMO**

El término fotoperiodismo es utilizado de manera restrictiva para designar el fenómeno que representan muchas especies vegetales en las que el régimen de fotoperiodo determina si la planta inicia su desarrollo reproductivo o, por el contrario, mantiene su desarrollo vegetativo. Los análisis de comportamiento de distintas especies en condiciones de fotoperiodo controlado mostraron la existencia de, al menos, tres grandes grupos de plantas, en función de su respuesta al fotoperiodo: Plantas de día largo (PDL), que requieren días largos

para florecer; Plantas de día corto (PDC), que requieren días cortos para florecer; y Plantas insensibles o neutras (PNF) al fotoperiodo. Como se muestra a continuación:

### PLANTAS DE DÍA CORTO (PDC)

*Allium cepa* (cebolla)  
*Cannabis sativa* (cáñamo)  
*Chrysanthemum mirifolium* (crisantemo) **(DL)**  
*Datura stramonium* (toloache)  
*Glycine max* (soya)  
*Gossypium hirsutum* (algodón)  
*Lemna pausicostata* (lenteja de agua)  
*Oryza sativa* (arroz)  
*Pharbitis nil* (ipomea)  
*Saccharum officinarum* (caña de azúcar)  
*Zea mays* (maíz) **(NF)**

### PLANTAS DE DÍA LARGO (PDL)

*Arabidopsis thaliana*  
*Avena sativa* (avena)  
*Beta vulgaris* (remolacha)  
*Brassica campestris* (nabo)  
*Hordeum vulgare* (cebada)  
*Sinapsis alba* (mostaza blanca)  
*Raphanus sativus* (rabano)  
*Spinacia oleracea* (espinaca)  
*Triticum aestivum* (trigo)

### PANTAS INSENSIBLES O NEUTRAS AL FOTOPERIODO (PNF)

*Cucumis sativus* (pepino)  
*Heliantus annuus* (girasol) **(DC)**  
*Lycopersicum esculentum* (tomate)  
*Nicotiana tabacum* (tabaco) **(DC)**  
*Phaseolus vulgaris* (frijol)

## 2.6 GERMINACIÓN Y DORMITANCIA DE LAS SEMILLAS

### GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

La germinación es el proceso que se inicia con la toma de agua por parte de la semilla seca (imbibición) y termina cuando una parte de ésta (eje embrionario en dicotiledóneas o radícula en monocotiledóneas y gimnospermas) se extiende y atraviesa (emergencia) las estructuras que la rodean. En el caso de las semillas

endospérmicas (gramíneas), la resistencia que oponen los tejidos envolventes del embrión (testa y endospermo) es tan importante para que se produzca la emergencia se requiere la degradación enzimática de ciertas zonas envolventes.

Una semilla seca (5-10% de contenido de agua) tiene un potencial hídrico muy negativo (aproximadamente -100MPa) por lo que tiende a imbibirse muy de prisa (fase inicial), independientemente de que la semilla éste o no bajo latencia, sea o no viable. Esta fase tan rápida de absorción de agua provoca perturbaciones temporales en las membranas de la semilla y, por consiguiente, una pérdida al medio circundante de solutos y diferentes metabolitos de bajo peso molecular (azúcares, ácidos orgánicos, iones, aminoácidos, polipéptidos): Esto es un reflejo de la transformación de los componentes fosfolipídicos de las membranas desde una fase de gel (adquirida en la última etapa de la embriogénesis) a una fase de cristal-líquido hidratado provocada por el agua de imbibición. Esta transición puede ser retrasada o inhibida por la presencia de azúcares (sacarosa, oligosacáridos de la serie rafinosa y estaquinosa) o proteínas. Este hecho demuestra que, durante el proceso embriogénico de la semilla, los azúcares y proteínas implicados en la preservación de las membranas durante la masiva pérdida de agua se sintetizan antes del inicio de la desecación. Finalizada la fase inicial de la imbibición, las membranas recobran su configuración más estable y se reduce la pérdida de solutos. Sin embargo, no se conoce el mecanismo por el que las membranas son reparadas una vez finalizada la fuerte imbibición.

A los pocos instantes de iniciarse la imbibición de la semilla seca y viable, se reanuda su actividad metabólica. Las estructuras y enzimas precisas para tal fin se asume que deben estar presentes en la semilla seca; por consiguiente, han permanecido protegidas a lo largo de la desecación de la misma. Uno de los aspectos metabólicos más importantes al inicio de la imbibición es la actividad respiratoria, la cual se detecta en pocos minutos. Algunas semillas producen etanol en esta fase debido al déficit de  $O_2$  ocasionado por la falta de acceso de éste al exterior, debido a la impermeabilidad de la cubierta seminal al mismo. Esta deficiencia interna de  $O_2$  puede provocar más síntesis que utilización de piruvato. Asimismo, en esta fase de imbibición tiene gran importancia el ciclo de las pentosas-fosfato y la glicólisis. Las mitocondrias de las semillas secas están muy poco diferenciadas debido al proceso de desecación, pero contienen suficientes enzimas del ciclo de Krebs, así como las oxidasas terminales para producir ATP. Aquellas semillas que almacenan almidón en sus cotiledones son capaces de reparar y activar las mitocondrias existentes en la semilla seca. Por el contrario, las semillas que almacenan lípidos producen nuevas mitocondrias. En definitiva, la respiración de la semilla es fundamentalmente anaerobia durante los primeros instantes de la imbibición y se transforma en aerobia a medida que la radícula o el eje embrionario atraviesa los tejidos circundantes y la cubierta seminal.

## **DORMITANCIA DE LAS SEMILLAS**

Aun que el concepto de dormitancia es difícil de definir, en pocas palabras, se puede considerar como el conjunto de sucesos que conducen al fracaso de una semilla viable a completar su proceso germinativo bajo condiciones favorables. La dormitancia se divide en primaria o secundaria, según la capacidad germinativa de

una semilla este impedida antes o después de su dispersión, respectivamente. Esto no es ningún problema para que existan otros tipos de dormitancia. Tal es el caso de la impuesta por las cubiertas seminales duras, las cuales comprimen al embrión, que no suele ser durmiente, y le impiden germinar. Sea cual sea el tipo de dormitancia que adquiera una semilla, debe ser eliminada mediante el mecanismo adecuado para que la semilla pueda germinar.

## **2.7 JUVENILIDAD, SENESCENCIA Y ABSCICIÓN**

### **ONTOGENIA VEGETAL**

Durante la vida de las plantas existen diversos procesos de desarrollo que, por su importancia, suelen recibir una atención tan detallada que a veces olvidamos que son sólo fotogramas de una película que constituye su ciclo vital u ontogenia. La ontogenia de un individuo de cualquier especie comprende la totalidad del desarrollo del mismo, desde su formación hasta que se completa su ciclo vital, iniciándose entonces un nuevo ciclo. La ontogenia comprendería el segmento de desarrollo entre dos puntos equivalentes del ciclo de vida completo de un individuo de la especie. Los procesos de desarrollo en el ciclo vital de los vegetales no siempre son tan simples, sino que se enriquecen para dar lugar, por ejemplo, al fenómeno de alternancia de generaciones, característico de las plantas clasificadas como superiores.

La alternancia de generaciones, en su formulación más sencilla, se da cuando el ciclo de vida de una planta está constituido por dos generaciones con formas de reproducción distintas: el esporofito, que dará lugar a esporas, y el gametofito, a partir del cual se formarán los gametos. En principio, ambas generaciones están formadas por individuos independientes que son morfológicamente distintos. Aunque pueda parecer, que esta alternancia morfológica de generaciones está ligada a una alternancia de fases nucleares con un número  $n$  de cromosomas para el gametofito y  $2n$  para el esporofito, ello no ocurre siempre. Tampoco es un hecho general el que ambas generaciones estén siempre constituidas por individuos independientes, sino que, en muchos casos, la vida de una generación está íntimamente unida a la vida de la otra. Así, en los briofitos (musgos), el esporofito vegetal sobre el gametofito y, por el contrario, en las plantas con semillas conocidas como espermatófitas, los gametofitos están muy reducidos e incluidos en el esporofito.

Durante la ontogenia de una planta espermatofita donde la fase esporofítica es la dominante, pueden distinguirse, desde un punto de vista fisiológico, las siguientes etapas: embriogénesis, formación de semillas, germinación de semillas, desarrollo vegetativo, desarrollo reproductivo, senescencia y muerte de la planta. De una forma más simple y general, el desarrollo de una planta se divide en las fases o estados conocidos como juvenil, maduro o adulto y senescente.



## JUVENILIDAD Y MADUREZ

La fase juvenil se caracteriza por la ausencia de crecimiento reproductivo, mientras que la planta sí es capaz de florecer en la fase madura. Este estado de la planta, normalmente caracterizado por un crecimiento vegetativo muy importante en el que no se puede inducir crecimiento de tipo reproductivo, se conoce como fase o estado juvenil. La duración de este período juvenil es muy variable, desde unas pocas días o semanas en plantas herbáceas hasta varios años en plantas leñosas, como se puede ver en el siguiente cuadro:

<b>ESPECIE</b>	<b>DURACIÓN DE LA FASE JUVENIL</b>
<i>Pharbitis nil</i>	0
<i>Perilla crespilla</i>	1-2 meses
<i>Bryophyllum daigremontianum</i>	1-2 años
<i>Malus pumila</i>	6-8 años
<i>Citrus sinensis</i>	6-7 años
<i>Pinus sylvestris</i>	5-10 años
<i>Larix decidua</i>	10-15 años
<i>Fraxinus excelsia</i>	15-20 años
<i>Hacer pseudoplatanus</i>	15-20 años
<i>Picea abies</i>	20-25 años
<i>Quercus robur</i>	25-30 años
<i>Fagus sylvatica</i>	30-40 años

La fase adulta o madura de una planta es el período en que es capaz de florecer cuando se dan las condiciones inductivas de este acontecimiento. Las diferencias entre plantas juveniles y adultas se presentan en el siguiente cuadro:

Características	Fase Juvenil	Fase Adulta
Tipo de crecimiento	Plagiotrópico	Ortotrópico
Forma de la hoja	Palmada, acicular	Entera, ovalada, en forma de escama
Filotaxia	Opuesta, alterna	Alterna, Espiral
Pigmentación foliar debida a antocianinas	Sí	No
Presencia de espinas	Sí	No
Ramas	Forman ángulos obtusos	Forman ángulos agudos
Caída de hoja otoñal	No ocurre	Sí ocurre
Capacidad para enraizar	Muy alta	muy baja
Capacidad de organogénesis <i>in vitro</i>	Alta	Baja
Meristemo apical	Cúpula meristemática pequeña	Cúpula grande

Tanto el estado juvenil como el adulto son bastante estables. Esto quiere decir que si se propaga un árbol vegetativamente y los esquejes provienen de una rama adulta, las copias obtenidas tendrán las características adultas. Análogamente, si la planta se propaga a partir de material juvenil, los clones obtenidos serán juveniles. Lo natural es que el cambio de fase sea desde el estado juvenil hacia el adulto pero, excepcionalmente, se ha descrito una reversión parcial desde el estado adulto al juvenil inducida por determinados tratamientos químicos o prácticas de cultivo. A este proceso de readquisición de algunas características juveniles, como pueda ser el tener un crecimiento vegetativo vigoroso, se le denomina rejuvenecimiento.

No todas las características parecen en todos los casos pero, como se observa en el cuadro anterior, existen diferencias en la arquitectura de la planta, en su fisiología y en aspectos morfológicos muy evidentes como es la forma de las hojas.

### **SENESCENCIA DE LA PLANTA**

El ciclo vital de una planta pasa por las etapas sucesivas de crecimiento, floración, envejecimiento y muerte. La formación de semillas y frutos está asociada a un proceso de envejecimiento irreversible de toda la planta que se conoce como senescencia. Hay, no obstante, diferentes tipos de senescencia, dependiendo del ciclo vital de la planta. En plantas de ciclo anual, entre las cuales se encuentra la mayoría de las herbáceas, la planta entera muere después de la formación de semillas y los frutos; la senescencia en estas plantas es monocárpica. Por el contrario, en plantas de ciclo plurianual, la formación de flores y frutos no conduce al envejecimiento de toda la planta. Sin embargo, diversas partes de estas plantas, como las hojas, las flores y los frutos tienen un período de vida limitado y atraviesan un proceso de senescencia. Es la senescencia policárpica.

En el siguiente cuadro se presentan todos los procesos de senescencia que tienen lugar durante el ciclo vital de una planta.

<b>Estado de desarrollo</b>	<b>Proceso de senescencia</b>
<b>Plántula</b>	Senescencia de cotiledones Senescencia en la diferenciación de traqueidas y tubos cribosos Senescencia de los pelos radiculares y células del ápice radicular
<b>Vegetativo</b>	Senescencia en la diferenciación y recambio celulares Senescencia foliar, secuencial o sincrónica Senescencia en el desarrollo de espinas y púas
<b>Floración</b>	Senescencia en procesos de abscisión Senescencia y abscisión de partes florales
<b>Fructificación</b>	Continuación de muchos procesos de senescencia de tejidos vegetativos Senescencia de toda la planta (monocárpica) Senescencia de tallos aéreos Senescencia y dehiscencia de frutos secos Senescencia y abscisión de frutos carnosos

## ABSCISIÓN

Durante el desarrollo de las plantas, éstas se desprenden de órganos como frutos, hojas, estructuras florales y pequeñas ramas como acontecimientos inevitables de su ciclo vital. En todos y cada uno de estos casos, esta caída de órganos es el resultado de una secuencia de acontecimientos bioquímicos y celulares que están coordinados y finalmente regulados. En muchos casos, la abscisión se relaciona directamente con la senescencia, ya que constituye el mecanismo mediante el cual la planta desliga los órganos senescentes o deteriorados.

## 2.8 CRECIMIENTO Y MADURACIÓN DEL FRUTO

Los frutos son flores o partes de flor (con órganos auxiliares) o inflorescencias en estado de madurez que albergan las semillas hasta que maduran, protegiéndolas y facilitando su dispersión. En estados primitivos, la semilla aislada era el órgano principal de multiplicación de los espermatofitos. Con la evolución, las semillas se han asociado, en muchos casos, a otros órganos de la planta, constituyendo unidades complejas de diseminación: los frutos. Las gimnospermas se caracterizan por poseer primordios seminales desnudos; en las angiospermas, los primordios seminales están encerrados siempre dentro de un recipiente formado por las hojas carpelares, el ovario, al que no abandonarán nunca antes de alcanzar la madurez. Una vez formadas las semillas, dicho ovario se desarrolla se transforma en fruto. Son los frutos de las angiospermas los que tienen mayor interés.

Los frutos pueden ser simples, cuando son únicos (melón), o compuestos, cuando están constituidos por la agrupación de varios de ellos (mora). Cuando en su transformación intervienen de modo decisivo órganos auxiliares, extracarpelares, reciben el nombre de falsos frutos (manzana). Algunas especies son capaces de formar más de una clase de frutos sobre un mismo individuo (crucíferas); este fenómeno recibe el nombre de heterocarpia.

Los tejidos que rodean la (s) semilla (s) los que forman el fruto dependen para su dispersión. Globalmente se denominan pericarpo y en él se pueden distinguir tres capas, en general: el epicarpo (o exocarpo), el mesocarpo y el endocarpo. Los tres son idénticos desde el punto de vista ontogénico, pero se distinguen para facilitar la descripción anatómica de los frutos. La consistencia del epicarpo es el factor principal de la clasificación de los frutos, que se denominan frutos secos cuando aquél es duro y carnosos cuando es blando. De él depende también el grado de atracción de los frutos, de modo que su color, brillo, textura, resistencia, condicionan decisivamente la calidad comercial de los mismos. En algunas especies, el endocarpo está lignificado, constituyendo una cavidad dura que envuelve la semilla y que recibe el nombre de hueso.

La complejidad de estos tejidos y de su desarrollo dificulta el estudio de los frutos si se hace a través de la comparación de los tejidos teóricamente homólogos, procedentes de las mismas partes de la flor. Una prueba de ello es la diversidad de los mismos en lo referente a la parte comestible. La mejor manera de superar

estas dificultades es a través del estudio de los frutos, agrupándolos en función de las características del desarrollo y de tejidos análogos.

## FRUCTIFICACIÓN

La polinización del óvulo promueve el desarrollo del ovario. La forma natural de transporte de los granos de polen en especies monoicas y dioicas es por viento. A ello se le denomina anemofilia. Pero la evolución ha hecho posible el desarrollo de otros tipos de distribución, sobre todo ligada a los animales. Las flores tuvieron que desarrollar medios de reclamo, particularmente de naturaleza óptica y química, capaces de establecer relaciones directas y regulares entre animales polinizadores y especies vegetales, lo que recibe el nombre de zoofilia. Resulta relevante el caso de las angiospermas, que han desarrollado diversidad de formas florales o de olores para atraer los animales que necesitan de polen o néctar para alimentarse, y obligarlos a pasar por determinadas vías para asegurar el contacto del polen con el estigma. La viscosidad de los granos de polen facilita la adherencia tanto al estigma de la flor como al animal portador. Cuando los insectos, implicados en la polinización, el proceso se denomina entomofilia y si son pájaros los que visitan las flores, ornitofilia. Limitados a especies típicas de los trópicos y de anthesis nocturna, se ha constatado la participación de murciélagos en la polinización (quiroptofilia). En pocas especies, las gotas de agua de lluvia también pueden provocar la polinización, lo que se conoce como hidrofilia. Con la aparición de flores hermafroditas se evitan muchas de las dificultades mencionadas y se hace posible la cesión y la captación simultáneas de los granos de polen en una misma flor.

Al depositar el grano de polen en el estigma de los pistilos se inicia, en las angiospermas, su germinación. La exina (capa externa del grano de polen) se abre, y la célula vegetativa del tubo polínico inicia la formación de éste alargando paulatinamente la intina (capa interna). El tubo polínico crece a lo largo del estilo, a través de sus tejidos de los que se nutre, hasta alcanzar el micropilo de los primordios seminales. A continuación, se abre y libera sus dos células espermáticas; una penetra hasta la ovocélula, fusionándose sus protoplastos (plasmogamia) y sus núcleos (cariogamia), y la otra se fusiona con el núcleo secundario del saco embrionario. Con ello, se origina el cigoto diploide en la ovocélula y un núcleo endospermico triploide en el saco embrionario.

El cigoto así formado se divide transversalmente, originando varias células que constituyen el proembrión. De ellas, la(s) célula(s) delantera(s), orientadas hacia el interior del saco embrionario, se dividen sucesivamente en cuadrante hasta formar el embrión; las células restantes dan lugar al suspensor, que acerca aquél hacia el endospermo secundario o tejido nutricio en formación. Este último acaba convirtiéndose en un tejido de reserva que será consumido por el embrión antes o después de su germinación. De los tegumentos del primordio en desarrollo se forma el episperma o testa que lo envuelve. Cuando dicho primordio seminal alcanza la madurez, recibe el nombre de semilla.

La velocidad de crecimiento de los tubos polínicos es de gran importancia. Los óvulos maduros tienen un periodo de vida limitado y la fertilización que llevarán a cabo los gametos masculinos tiene que producirse a lo largo de este período para

asegurar la fecundación. El período de polinización efectiva se calcula restando el número de días de longevidad del óvulo, los días que el tubo polínico necesita para alcanzar el saco embrionario. Su valor es variable con las especies y variedades; así, mientras en el manzano la longevidad del óvulo es de 10-15 días, en el cerezo es de 4-5 días; por otra parte, el tiempo de desarrollo de los tubos polínicos también varía de 1-3 días hasta 5-7 días, según la especie de que se trate. Una polinización tardía puede impedir, que los granos de polen alcancen el saco embrionario cuando éste todavía es fértil, impidiendo asimismo la fecundación del óvulo. La polinización se ve afectada por las características ambientales, sobre todo la temperatura y la humedad relativa.

Indudablemente, la existencia de flores hermafroditas representa una gran ventaja para superar muchos de los factores negativos citados ya que, aunque con excepciones, cabe esperar la lógica coordinación en el desarrollo de las diferentes partes de una misma flor ante las mismas condiciones ambientales. Pero, por otro lado, el hermafroditismo asegura, la autogamia y, con ella, la consanguinidad. Es por ello, que las angiospermas han desarrollado variaciones florales tendentes a facilitar la alogamia (polinización cruzada), con el fin de asegurar la diversidad. Estilo y estigma desempeñan un importante papel en este sentido, impidiendo, en muchos casos, la germinación del mismo individuo y hasta la misma flor. Este fenómeno recibe el nombre de esterilidad.

## **DESARROLLO DEL FRUTO**

Tras la fecundación o el estímulo partenocarpico del ovario, éste inicia su desarrollo hasta convertirse en fruto maduro. Esta transición tiene lugar en fases sucesivas, con características bien definidas, pero variables en duración, según las condiciones ambientales, especies y variedades.

El crecimiento acumulado de un fruto sigue una curva sigmoide o, en algunos casos, doble sigmoide. En ella se distinguen tres fases:

- 1) Un período inicial caracterizado por la división celular (fase I)
- 2) Un período de alargamiento celular (fase II)
- 3) Un período final en el que el fruto cesa prácticamente en su crecimiento y madura (fase III).

En algunos frutos, los que poseen el endocarpo duro (hueso), la transición de la fase I a la fase II se caracteriza por presentar un estado intermedio en el que el crecimiento del fruto se detiene al mismo tiempo que se lignifica el endocarpo; esta fase sin crecimiento es la que da lugar a una curva sigmoide. El proceso que marca la transición del ovario de la flor al fruto en desarrollo se denomina cuajado.

## **MADURACIÓN**

La maduración se define como el conjunto de cambios externos, de sabor y de textura que un fruto experimenta cuando completa su crecimiento. Esta fase de su desarrollo incluye procesos como la coloración del pericarpo, el descenso en el contenido de almidón, el incremento en la concentración de azúcares, la reducción de la concentración de ácidos, la pérdida de firmeza, junto a otros cambios físicos y químicos. Superada esta fase, el fruto pierde turgencia, aumenta su sensibilidad

a las condiciones del medio, pierde el control metabólico e inicia su senescencia. Esta puede ser propuesta, tanto antes como después de la recolección; pero el fruto, como todo órgano vivo, es mortal, aunque sus semillas, si las posee, sobreviven y perpetúan la especie. Esta es la misión última de los frutos. En el caso de los frutos el etileno es la hormona de la maduración de éstos.

## UNIDAD III

### 3.0 INTRODUCCIÓN

La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido, y su importancia para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas exclusivas. La mayoría de las funciones en las cuales participa son de naturaleza física. El agua es un disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos y constituye un medio en el cual tiene lugar todas las reacciones bioquímicas.

El agua en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es importante el agua en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y la pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta.

El agua que es el componente mayoritario en la planta (aproximadamente un 89-90% del peso fresco en plantas herbáceas y más del 50% de las partes leñosas) afecta, directa o indirectamente, a la mayoría de los procesos fisiológicos.

### PROPIEDADES DEL AGUA

El agua, a diferencia de los hidruros de no metales (por ejemplo, el sulfuro de hidrógeno,  $H_2S$ , o el amoníaco,  $NH_3$ ), que son gases a temperatura ambiente, el agua es líquida. La razón de ello y de la mayoría de las propiedades poco corrientes del agua es que sus moléculas son polares y forman puentes de hidrógeno entre sí; esto ocasiona un aumento en las temperaturas de fusión y ebullición.

La cohesión es la tendencia de las moléculas de agua a permanecer unidas por los puentes de hidrógeno, la razón de por qué las columnas finas de agua en los vasos xilemáticos pueden ascender sin romperse hasta la cima del árbol, se debe a la cohesión que imprime a la columna una tensión muy alta. Así las moléculas de agua son también atraídas por otras moléculas polares y, por tanto, mojan superficies sólidas tales como el vidrio o las paredes celulares y forman capas de hidratación alrededor de iones y de macromoléculas tales como proteínas.

La cohesión de las moléculas de agua hace que se requiera una cantidad de energía muy elevada para provocar la evaporación. Esta es la razón de por qué la transpiración en las hojas tiene un efecto importante de enfriamiento (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

### 3.1 LA ENERGÍA, TERMODINÁMICA Y POTENCIAL QUÍMICO DEL AGUA

La energía puede transformarse pero no destruirse, y actualmente se sabe que puede convertirse en materia. Dos teorías básicas permiten entender que es la energía: la cinética y la termodinámica.

La teoría cinética establece que todas las partículas elementales (átomos, iones o moléculas) están en constante movimiento a temperaturas superiores al cero absoluto. Esta teoría sostiene que la energía promedio de una partícula es una sustancia homogénea, la cual se incrementa proporcionalmente a la temperatura. La velocidad promedio de partículas en un gas o algún fluido, como el agua, se puede calcular con la siguiente fórmula:

$$V_x = \sqrt{8RT/\pi M} = \text{cm/seg}$$

Donde:

$V_x$  = Velocidad promedio, en cm/seg

$R$  = Constante de los gases (0.031 l bar/mol/grado)

$T$  = Temperatura absoluta en grados Kelvin ( $^{\circ}\text{K}$ )

$M$  = Peso molecular, en g/mol

$\pi$  = 3.1416

La termodinámica es la disciplina que abarca la teoría cinética y la mecánica cuántica; estudia la transformación de la energía y ésta regida por las leyes denominadas 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, y 3<sup>a</sup>.

Primera ley: establece que la energía no se crea ni se destruye, sino sólo se transforma.

Segunda ley: El calor no puede ser convertido completamente a trabajo sin pérdida de energía; cada vez que la energía se convierte de una forma a otra, hay una reducción en el total de energía disponible.

Tercera ley: Asume que la entropía de cualquier sustancia es cero a temperatura de cero absoluto ( $-273^{\circ}\text{K}$ ): a esta temperatura el movimiento molecular cesa, por lo tanto, la entropía puede definirse como la energía libre del agua, que es energía disponible para realizar trabajo (Lira, 1994).

### 3.2 POTENCIAL QUÍMICO DEL AGUA

La magnitud que rige los movimientos del agua y que, de manera más frecuente, se ha venido utilizando para expresar el estado hídrico de la planta es el potencial químico ( $\mu$ ), es decir, la variación de la energía libre (energía libre de Gibbs) del agua en un punto, debido a una variación, ( $\delta n$ ), de moles de agua que entran o salen de este punto, siendo constantes los otros parámetros (Temperatura, presión, etc.). De donde:

$$\mu = (\delta G/\delta n)$$

Es decir, que el agua circula entre dos puntos siempre que su potencial termodinámico no sea idéntico entre dichos puntos.

### 3.3 POTENCIAL HÍDRICO DEL AGUA

El potencial hídrico corresponde desde el punto de vista energético al trabajo que habría que suministrar a una unidad de masa de agua "ligada" al suelo, o a los tejidos de una planta, para llevarla de este estado de unión a un estado de



referencia, correspondiente al del agua pura (a menudo denominada “libre” por oposición a la “ligada”) a la misma temperatura y la presión atmosférica.

Como se adopta el valor cero para este potencial de referencia, todos los  $\psi$  que caracterizan al agua ligada son negativos, puesto que sería necesario suministrar un trabajo para llevar esta agua a un  $\psi = 0$ .

La relación entre  $\psi$  y  $\mu$  se describe:

$$\psi = \frac{\mu - \mu^\circ}{V}$$

Siendo:

$\psi$  = Potencial hídrico de la muestra

$\mu$  = potencial químico del agua de la muestra

$\mu^\circ$  = potencial químico de referencia del agua

$V$  = Volumen molar del agua

Las unidades SI, la energía se expresa en julios por metro cúbico,  $\text{Jm}^{-3}$ , y la presión en pascuales, Pa.

El potencial hídrico puede expresarse, asimismo, en función de la presión de vapor de la atmósfera en equilibrio con la disolución acuosa, de acuerdo con la expresión:

$$\psi = \frac{RT}{V} \ln (e/e_o)$$

Siendo  $R$ , la constante de los gases ( $8.31 \text{ J } ^\circ\text{K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ );  $T$ , la temperatura absoluta ( $^\circ\text{K}$ );  $e$  y  $e_o$ , la presión de vapor de la atmósfera y de saturación, respectivamente.

En un sistema particular, el potencial hídrico total es la suma algebraica de varios componentes:

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

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

El componente de presión ( $\psi_p$ ) representa la diferencia en presión hidrostática con la referencia y puede ser positivo o negativo. El componente osmótico ( $\psi_s$ ) es consecuencia de los solutos disueltos, disminuye la energía libre del agua y es siempre negativo.

$$\psi_s = -RTc_s$$

Siendo  $c_s$ , la concentración de soluto expresada en  $\text{mol m}^{-3}$  de disolvente (o más precisamente como mol por  $10^3 \text{ Kg}$  de disolvente) ( $1 \text{ Mpa} = 10^6 \text{ Pa}$ ).

El potencial mátrico es similar a  $\psi_s$ , excepto que la reducción de la actividad ( $a_a$ ) es consecuencia de las fuerzas en las superficies de los sólidos. La distinción entre  $\psi_s$  y  $\psi_m$  es, hasta cierto punto, arbitraria, puesto que, frecuentemente, es difícil decidir si las partículas son solutos o sólidos, de tal manera que, muy a menudo, se suele incluir  $\psi_m$  en  $\psi_s$ .

El componente gravitacional ( $\psi_g$ ) es consecuencia de diferencias en energía potencial debidas a diferencia de altura con el nivel de referencia, siendo positivo si es superior al de referencia, y negativo cuando es inferior:

$$\psi_g = \rho g h$$

Siendo  $\rho_a$  la densidad del agua y  $h$  la altura por encima del plano de referencia. Aunque frecuentemente ignorado en sistemas vegetales,  $\psi_g$  aumenta 0.01 Mpa  $m^{-1}$  por encima del nivel del suelo y, por tanto, ha de incluirse cuando se considera el movimiento de árboles.

El potencial hídrico caracteriza, igualmente, el estado del vapor en el aire, siendo función de la humedad relativa :

$$\psi = \frac{RT}{V} \ln \frac{HR}{100}$$

$$\psi = 4.608 T \ln HR/100$$

HR = Humedad relativa:  $e/e_o (Ta) \times 100$   $e$ , presión del vapor de agua en el aire;  $e_o (Ta)$ , presión del vapor saturante del vapor de agua en el aire, a la temperatura del aire,  $Ta$ ).

Para entender la naturaleza y la contribución de los diferentes potenciales componentes del  $\psi$ , consideremos una célula adulta que consta de tres fases distintas: una pared celular elástica, el citoplasma con el núcleo y los orgánulos y, por último, una vacuola central que contiene una solución diluida de azúcares, iones, ácidos orgánicos, etc.. La vacuola, que llega a ocupar entre el 80 y el 90% del volumen total de la célula, se halla rodeada por el tonoplasto, que es también una membrana semipermeable. Se considera por tanto, que los intercambios de agua celular están controlados por la vacuola y, además, que la célula parenquimatosa madura se comporta como un osmómetro. En tal situación, se desprecia la contribución de la matriz  $\psi_m = 0$ , quedando:

$$\Psi = \psi_p + \psi_s$$

Así tenemos que el potencial osmótico es negativo y expresa el efecto de los solutos en la disolución celular. En una célula vegetal el potencial osmótico siempre posee valores negativos, que varían con el volumen celular, siendo más próximo a cero en células totalmente hidratadas que en las deshidratadas.

Cuando el agua entra en la célula, aumenta el volumen vacuolar y se ejerce una presión, denominada presión de turgencia, sobre las paredes celulares. Al mismo tiempo, se desarrolla en dirección opuesta una presión igual a la presión de turgencia, es decir, desde las paredes al interior celular. Esta última presión, denominada presión de pared, actúa como una presión hidrostática, aumenta el estado energético del agua en la célula y representa el potencial de presión celular, naturalmente, adquiere valores positivos siempre que la vacuola ejerza una presión sobre las paredes circundantes. A medida que se pierde el agua de la célula, la vacuola se contrae progresivamente, con una caída concomitante en la

turgencia celular y el potencial de presión se hace cero en una etapa denominada plasmólisis incipiente, en la cual la vacuola cesa de presionar sobre las paredes. Las relaciones hídricas de células y tejidos vegetales se pueden describir mediante el diagrama de Hofler, que muestra la interdependencia entre el volumen celular,  $\psi$ ,  $\psi_s$  y  $\psi_p$  a medida que la célula pierde agua.

Los fenómenos de plasmólisis y de marchitez son aparentemente lo mismo, pero hay algunas diferencias importantes. La plasmólisis se puede estudiar en el laboratorio simplemente sometiendo los tejidos a soluciones hiperosmóticas y observando en el microscopio cambios en el volumen del protoplasto.

La plasmólisis constituye, esencialmente, un fenómeno de laboratorio y, con la posible excepción de condiciones externas de déficit hídrico o de salinidad, rara vez, se presenta en la naturaleza. Por otra parte la marchitez es la respuesta típica a la deshidratación en el aire en condiciones naturales. Debido a su extrema tensión superficial, el agua de los pequeños poros de la pared celular ofrece resistencia a la entrada del aire y el protoplasto mantiene el contacto con la pared. Ello tiende a originar elevadas presiones negativas a nivel de la pared. El potencial hídrico de las células marchitas se hace más negativo, ya que representa la suma del potencial osmótico y del potencial de presión (ambos negativos) (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

### 3.4 EL POTENCIAL HÍDRICO DEL SUELO

El tamaño y la naturaleza química de las partículas en especial su carga eléctrica superficial y la manera en que se disponen, determinan cuánta agua se puede retener en el suelo en contra de la gravedad y con qué fuerza se retiene. Esta capacidad de retener agua es una manera de describir el potencial hídrico del suelo, éste depende en especial de las fuerzas de interfaz, representadas por el potencial mátrico. Puesto que existe poca variación en la presión hidrostática en las capas superficiales del suelo (de tal modo que el  $\psi_p = \text{presión atmosférica} = 0$ ), y se encuentran pocos solutos presentes (excepto en suelos salinos), de ahí que se tenga:

$$\psi = -\psi_m$$

Cuando el suelo esta totalmente mojado después de haber drenado por gravedad, estado descrito como capacidad de campo, su potencial hídrico es de cero. A medida que el suelo se seca, bien por evaporación en su superficie, o bien porque las raíces absorben agua, desciende el potencial mátrico y el potencial hídrico se hace más negativo, denominándose porcentaje de marchitez permanente. El potencial hídrico en el porcentaje de marchitez permanente es relativamente uniforme, aproximadamente -1.5 MPa. Aunque existen algunas excepciones, la mayoría de las plantas son incapaces de extraer cantidades importantes de agua cuando el potencial hídrico del suelo se hace inferior a -1.5 MPa. En cierto modo, la capacidad de campo se puede considerar una propiedad del suelo, mientras que el porcentaje de marchitez permanente, lo es de la planta.

El movimiento del agua en plantas es que es un proceso totalmente pasivo; el transporte activo de moléculas de soluto como, por ejemplo, iones o azúcares,

puede originar condiciones que causan movimiento de agua; pero esto se considera también como un proceso pasivo. En general, existen dos tipos de movimiento de agua: flujo masivo y difusión. El flujo masivo es el movimiento de moléculas de agua y solutos de manera conjunta y en una dirección, debido a diferencias de presión. El movimiento del agua entre o hacia las células vivas, o a través del suelo tiene lugar, de ordinario, mediante difusión; la osmosis es un ejemplo de difusión inducida por una diferencia de potencial hídrico entre los dos lados de una membrana provocada, normalmente, por diferencias en la concentración de solutos. El agua se mueve desde zonas de mayor a menor potencial hídrico. En el interior de la planta,  $\psi$  es más elevado en las raíces, disminuyendo progresivamente en el tallo, observándose los valores más bajos en las hojas. El concepto conocido como el continuo suelo- planta-atmósfera o SPAC (Soil- Plant-Atmosphere Continuum), permite considerar todos los aspectos de las relaciones hídricas al estudiar el balance hídrico de las plantas. El movimiento del agua en el sistema SPAC se considera similar al flujo de la electricidad en un sistema conductor y, por tanto, se puede describir como un análogo a la ley de Ohm. El concepto del continuo proporciona una teoría útil y unificadora en la cual el movimiento del agua a través del suelo, raíces, tallos y hojas, así como su evaporación hacia el aire, se pueden estudiar en términos de las fuerzas motrices y las resistencias que actúan en cada segmento. Así, por ejemplo, la sequía en el suelo provoca tanto un aumento en la resistencia al flujo del agua hacia las raíces como una disminución del potencial hídrico; una aireación deficiente y una disminución de la temperatura del suelo aumentan la resistencia al flujo de agua en las raíces, y un aumento en la temperatura de la hoja y del aire incrementa la transpiración al aumentar el gradiente de concentración de vapor de agua o fuerza motriz desde la hoja al aire (como se muestra en el cuadro I). Así mismo, el cierre de los estomas aumenta la resistencia a la difusión del vapor de agua fuera de las hojas. El concepto del continuo también facilita el desarrollo de modelos del movimiento del agua.

**CUADRO I.** Efecto del aumento de la temperatura en la concentración de vapor de agua en las hojas y gradiente de concentración de vapor desde la hoja al aire para una supuesta unidad relativa constante del 60%<sup>a</sup>.

PARÁMETRO	TEMPERATURA (°C)		
	10	20	30
Concentración de vapor de agua en el tejido (gcm <sup>-3</sup> )	9.41	17.31	30.40
Concentración de vapor de agua en el aire 60% de humedad relativa (gcm <sup>-3</sup> )	5.65	10.39	18.24
Gradiente de concentración de vapor de agua (gcm <sup>-3</sup> )	3.76	6.92	12.16

a = se supone que la concentración de agua del tejido foliar corresponde a la concentración de vapor de agua a saturación, puesto que la disminución provocada por los solutos celulares es solo, aproximadamente el 3%.

### 3.5 POTENCIAL HÍDRICO DE LA ATMÓSFERA

El potencial de agua de la atmósfera es mucho más negativo que el potencial hídrico de la planta del suelo. Un suelo a punto de “marchitamiento permanente” posee un potencial de -1.5 MPa; en cambio, una atmósfera con un 80% de humedad relativa y 20 °C de temperatura tiene un potencial aproximado de -30 MPa. En las zonas áridas, este potencial puede llegar fácilmente a -100 MPa, imponiendo una demanda atmosférica mayor y un efecto más grande sobre las pérdidas de agua: Cabe aclarar que el gradiente por el cual el agua se mueve de la planta a la atmósfera no está determinado por los potenciales hídricos, sino por la diferencia de presión de vapor de agua entre la cavidad estomatal de la planta y la atmósfera. La humedad y la temperatura, principalmente, influyen en este gradiente de presión de vapor.

El potencial total del agua del aire puede ser determinado con mediciones de presión de vapor (humedad ambiental) a una temperatura conocida. Si conocemos la temperatura absoluta (T), la presión del vapor del agua pura a esa temperatura ( $p^\circ$ ), la presión del vapor de la cámara de prueba (p), y el volumen molar de agua ( $V_1$ ) en litros/mol, el potencial del agua se puede calcular con la siguiente fórmula, derivada de la Ley de Raoult:

$$\psi = \frac{RT}{V_1} \ln \frac{p^\circ}{p}$$

La relación  $100 p/p^\circ$  es la humedad relativa (HR)

Convirtiendo a logaritmos comunes y usando valores numéricos para R y  $V_1$ , la ecuación anterior se simplifica así:

$$\psi = -9.40T \log_{10} \frac{100}{HR}$$

### 3.7 POTENCIAL TOTAL DEL AGUA Y DE LA CÉLULA VEGETAL

Los conceptos anteriormente desarrollados pueden aplicarse a una célula real. Las membranas que rodean la célula son diferencialmente permeables y la ósmosis tiene lugar a través de ella. Si la célula se coloca en una solución diluida o en agua pura, el  $\psi_\pi$  es muy alto: cercano a cero. Por lo tanto, el agua se difunde al interior y la célula se pone túrgida. La solución externa, cuya concentración de solutos es menor que la del jugo celular, se denomina hipotónica (*hypo*, menor que). Si la célula se coloca en una solución cuyo  $\psi_\pi$  es igual al jugo celular, la solución es isotónica (*iso*, lo mismo), no ocurre la difusión neta del agua y la célula es flácida o carece de turgencia. Si la solución externa es más concentrada que el jugo celular, o hipertónica (*hyper*, más que) su  $\psi_\pi$  es menor que la del jugo celular y el agua se difundirá al exterior. Dado que la pared es relativamente rígida, el

protoplasma se retrae de la pared a medida que se encoge, con lo que la célula llega a plasmolizarse. 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 ósmosis. Si el periodo y la severidad de la plasmólisis no son demasiado grandes, la célula probablemente no se dañe. En plantas cultivadas, la plasmólisis incipiente se presenta aun en condiciones de humedad adecuada en el suelo, debido a que la demanda evapotranspirativa del aire es tan alta que la transpiración no satisface la pérdida de agua desde el follaje. En cambio, bajo condiciones de suelo seco, la planta puede entrar en un estado de severa sequía y llegar al punto de marchitez permanente.

En plantas cultivadas, el punto de marchitez permanente puede encontrarse bajo condiciones de deficiencia hídrica en el rango de -1.3 a -1.5 MPa; bajo esas condiciones, las plantas no se recuperan aun cuando se les aplique el riego, debido a que esa falta de agua ha ocasionado daños severos e irreversibles al haber afectado procesos enzimáticos (Lira, 1994).

### 3.8 MOVIMIENTO DE AGUA ENTRE CÉLULAS

El agua puede moverse de una célula a otra y difundiendo hacia abajo 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 entre ellas. En dicha figura se puede ver que la célula A posee un potencial de presión (presión de turgencia) de +0.5 MPa; contiene un jugo celular con un potencial osmótico de -1.2 MPa. La célula B tiene un potencial de presión de +0.3 MPa y una solución interna con potencial osmótico de -0.6 MPa. Si las dos células están en contacto directo, ¿Hacia dónde se moverá y con que fuerza? El potencial de agua de cada célula se puede describir como sigue:

$$\text{Célula A: } \psi = 0.5 + (-1.2) = -0.7 \text{ MPa}$$

$$\text{Célula B: } \psi = 0.3 + (-0.6) = -0.3 \text{ MPa}$$

$$\text{A + B: } \Delta\psi = 0.7 - (-0.3) = -0.4 \text{ MPa}$$

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

El movimiento de agua entre células es, básicamente, un proceso difusional debido al movimiento cinético de las moléculas, muy lento y no es adecuado para el transporte de agua y nutrientes a grandes distancias en el interior de las plantas. En semillas, el proceso de difusión del agua al interior se conoce como imbibición, en la cuál el movimiento de agua ocurre de un área de alto potencial a otra de bajo potencial, pero sin la ayuda de una membrana diferencial. Algunas fuerzas de atracción, por lo regular químicas o electrostáticas, están implicadas en la imbibición (causadas por el hinchamiento del imbiendo) pueden ser muy

grandes: la presión de una semilla en germinación rompe la testa, y una semilla, insertada a modo de cuña en una fisura, 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 gracias 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 ( $\psi$ ) debe estar afectado por tales fuerzas. El potencial mátrico ( $\psi_m$ ) se usa para calcular todas las fuerzas que causan la imbibición o retienen el agua en cualquier tipo de matriz (por ejemplo, un coloide o arcilla, o retenida de cualquier manera por fuerzas de efecto superficial o imbibición) puede definirse como:

$$\Psi = \psi_p + \psi_\pi + \psi_m$$

donde:

$\psi$  = Potencial total del agua

$\psi_p$  = Potencial de presión o turgencia

$\psi_\pi$  = Potencial osmótico

$\psi_m$  = Potencial mátrico

El movimiento de agua y nutrientes desde la zona radicular hasta los puntos de consumo se presenta como flujo en masa cuando se ejerce en alguna fuerza, como sucede a través del xilema de las plantas, debido a una presión hidrostática o a un gradiente en el potencial de presión desde las raíces hasta las hojas o brotes.

El flujo en masa es un movimiento vectorial y rápido, en los ríos,; sin embargo, en las plantas implica un movimiento de moléculas a alta velocidad, sobre todo si se considera el cambio en el área de los tubos conductivos. Por ejemplo, si el área conductiva de un vaso del xilema se reduce a la mitad y la presión se mantiene constante, la velocidad del flujo tenderá a incrementarse al doble. Este efecto se denomina Principio de Bernoulli.

## UNIDAD IV

### 4.0 DIFUSIÓN Y MOVIMIENTOS IÓNICOS EN LAS PLANTAS

Las moléculas de agua pueden moverse a través de las membranas sin que éstas sean agujeradas mediante un proceso llamado difusión. Es el movimiento neto de moléculas individuales de un punto del espacio hacia otro, no se realiza en masa y se debe al movimiento cinético al azar de las moléculas. Por otro lado, el movimiento por difusión es el resultado del movimiento desordenado de moléculas, iones o partículas coloidales, causado por su propia: cinética. Mientras el flujo en masa es un proceso macroscópico que opera sobre la materia en masa, la difusión solo opera a nivel molecular. Algunos ejemplos de difusión son la evaporación de líquidos, la osmosis y la imbibición.

La difusión, se puede representar con la siguiente ecuación:

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

donde :

- dm = Cantidad de sustancia movida o transportada
- dt = Tiempo en el que la sustancia se transportó
- D = Coeficiente de difusión, que varia según la sustancia
- A = Área sobre la cual se produce la difusión
- dc = Diferencia en la concentración que representa a la fuerza motriz
- dx = Distancia en la cual se produce la difusión

El signo de sustracción en la ecuación, indica que la difusión se produce cuesta abajo, esto es, desde una concentración más alta hacia otra más baja.

La ecuación anterior indica que, para una sustancia y un área dadas, la tasa de difusión es proporcional al gradiente de concentración e inversamente proporcional a la distancia en la cual se produce. La difusión en distancias largas es muy lenta. De Vries estimo que serian necesarios 319 días para mover 1mg de NaCl en solución al 10% a lo largo de un tubo de 1cm<sup>2</sup> de diámetro y un metro de longitud, y que se necesitarían 940 días para mover 1 mg de sacarosa en las mismas condiciones. Sin embargo, la difusión en distancias cortas es muy rápida, gracias a que la tasa es inversamente proporcional al cuadrado de la distancia. La difusión es una distancia de 1μ es 10<sup>8</sup> veces mas rápida que en una distancia de 1cm. Así pues, el movimiento de difusión dentro y fuera de las células es relativamente rápido, pero la difusión posiblemente no podría justificar el movimiento del agua o de solutos en distancias medidas en metros.

Muchas membranas biológicas, en particular el plasmalema, el tonoplasto y las que rodean los organelos subcelulares, permiten la difusión selectiva de solutos



debido a su naturaleza física o química. Por lo tanto, las moléculas de agua las atraviesan fácilmente, en tanto que las moléculas de ciertas sustancias disueltas en agua no logran penetrar o lo hacen más lentamente que las de las agua. Una membrana casi totalmente impermeable a las moléculas de soluto, pero permeable ante el solvente, se denomina “membrana semipermeable”. La mayoría de las membranas biológicas, sin embargo, son diferencialmente permeables más que semipermeables.

Las moléculas de gas o de un soluto en solución están en movimiento continuo y tienden a adoptar una distribución uniforme en todo el espacio disponible. En consecuencia, las moléculas se mueven de una región de potencial alto a una de potencial bajo, en el proceso que anteriormente llamamos difusión. Por ejemplo, consideramos las moléculas de un cristal de cualquier colorante colocados en un vaso de precipitado lleno de agua. La entropía (el grado de desorden de las moléculas) es bajo en ese momento. Por lo tanto, la energía libre del sistema es elevada debido al orden de las moléculas del cristal. Después de que este se disuelve y se difunde a través del sistema, la entropía es mucho mayor y la energía libre, mucho mejor.

La teoría termodinámica ha permitido entender que la difusión ocurre no solamente en respuesta a diferencias en concentración, sino que obedece a gradientes en la energía libre o potenciales químicos. La concentración es solo un componente del potencial químico o energía libre. Por lo tanto, consideremos los cinco factores más importantes en la difusión de solutos (sustancias disueltas) o de agua (solventes) en la continuidad agua-suelo-planta.

### **1) concentración o actividad en la difusión**

En el movimiento de partículas de soluto (iones minerales, azúcares y otros), la actividad (concentración efectiva) es el factor más común e importante que establece los gradientes de energía libre que promueven la difusión. Las partículas se difundirán siempre desde puntos de actividad alta a baja o de mayor a menor concentración. La concentración cambia con la adición de solutos, dependiendo además de la cantidad y la calase de soluto. Generalmente, la adición de solutos causa una expansión del sistema, así que el agua se vuelve menos concentrada.

### **2) Temperatura**

Al elevarse la temperatura, se incrementa la energía interna y, consecuentemente, la energía libre (potencial químico o potencial del agua). Por lo tanto, la difusión ocurrirá desde un punto de alta a baja temperatura si todos los demás factores permanecen constantes. Debido a este principio básico, el vapor de agua se difunde desde estratos inferiores del suelo hasta la superficie cuando se enfría durante la noche. Por lo regular, este principio es ignorado en las discusiones sobre las relaciones hídricas de las plantas, por ejemplo, consideremos las plantas del ártico o de la tundra alpina, que tienen sólo unos centímetros de alto y sus raíces se encuentran en el suelo con temperatura cercana al punto de congelamiento, mientras las hojas se calientan con los rayos del sol a temperaturas cercanas a los 20°C, o pensemos en plantas de zonas templadas durante la primavera, cuando sus yemas están empezando a activarse aún cuando sus raíces todavía se encuentran cubiertas de nieve.

### 3) Presión

Al incrementarse la presión, se incrementa la energía libre y, por lo tanto, el potencial químico del sistema. Imaginemos un recipiente cerrado, separado en dos partes por una membrana rígida que permite solo el paso de moléculas de solvente (agua). Si se aplica presión a la solución en un lado de la membrana, pero en el otro no, el agua se difundirá más rápidamente hacia el lado de baja presión. Esto es importante, ya que el contenido de la mayoría de las células están bajo presión y los fluidos del xilema generalmente están bajo presión (presión negativa).

### 4) Solute en el potencial químico del solvente

Se ha observado que las partículas del soluto reducen el potencial químico en las moléculas del solvente. Esta reducción es independiente de cualquier efecto sobre la concentración del solvente (agua), el cual, como se ha visto, puede ser negativo o positivo según el soluto en cuestión. Sin embargo, depende principalmente del número de partículas del solvente.

Las diferencias en el potencial químico de los solutos a través de una membrana celular son un importante factor en el movimiento de iones desde el suelo al interior de la planta y para el transporte de iones y solutos no ionizados dentro y fuera de las células de una planta.

### 5) Efectos mátricos

Muchas superficies cargadas (con partículas de arcilla, proteína, celulosa o almidón) son afines por las moléculas de agua. Estas superficies suelen tener carga negativa, que atrae los lados de la molécula polar del agua. Debido al enlace de hidrógeno, las superficies como el almidón, que no tienen una carga neta, también son afines al agua. Ahora bien el material cuya superficie atrae al agua se denomina matriz. Este proceso de hidratación es el responsable de la primera fase de absorción en la semilla antes de la germinación.

## 4.1 ÓSMOSIS E IMBIBICIÓN

En el mundo vegetal que nos rodea, las grandes cantidades de agua se mueven por difusión, debido a gradientes de presión que son generados por presiones osmóticas. En las plantas, la membrana celular facilita la ósmosis pero es la pared celular la que proporciona la rigidez para que la presión interna se incremente. La presión de las células permite un sistema túrgido que ocasiona la rigidez de las plantas herbáceas. La difusión del agua a través de una membrana diferencialmente permeable es lo que se llama ósmosis. Convencionalmente, se ha aceptado que el potencial del agua pura a presión atmosférica es cero; por lo tanto, el potencial del agua de una solución acuosa a presión atmosférica será un valor negativo (menor que cero). Así las moléculas de agua se difundirán desde afuera (donde hay un alto potencial) hacia adentro (donde se tiene un menor potencial). Esto ocasiona incrementos de presión que, a su vez, provoca un

aumento en el potencial del agua, así que éste, en el sistema osmótico, comenzará a incrementarse acercándose a cero.

El proceso de imbibición esta activamente involucrado 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 ayuda de una membrana diferencialmente permeable. Diversas fuerzas de atracción (por lo regular químicas o electrostáticas) están implícitas en la imbibición.

## 4.2 MOVIMIENTO DE AGUA: EL MÉTODO ANTIGUO

Hasta hace poco, la ósmosis se explicaba con base en la difusión del agua de una región de alta concentración acuosa (agua pura) a otra de baja concentración (una solución). Sin embargo, esta idea no es correcta, porque ciertas soluciones ocupan un volumen más pequeño que aquellas con el mismo peso del agua pura. Además, según este concepto, una solución en una célula o en un osmómetro se consideraba como agua succionada al interior de la célula por una fuerza estimada como una presión negativa. Numerosos términos describían estos conceptos, pero la actual terminología se basa en conceptos termodinámicos más acordes. Algunos de los términos antiguos son los siguientes:

<b>Término moderno</b>	<b>Símbolo</b>	<b>Término antiguo</b>
<b>Potencial de agua</b>	$\psi$	<b>Déficit de presión de difusión o presión de succión</b>
<b>Potencial de presión</b>	$\psi_p$	<b>Presión de turgencia p presión de la pared celular</b>
<b>Potencial osmótico</b>	$\psi_\pi$	<b>Presión osmótica o concentración osmótica</b>

## 4.3 MOVIMIENTO DE IONES, ANTAGONISMO, POTENCIAL ELECTROQUÍMICO

### MOVIMIENTO DE IONES

El movimiento de iones y su transporte a través de membranas implican problemas especiales, debido a su gran envoltura de hidratación y a su escasa solubilidad lipídica, los iones presentan muy baja permeabilidad a través de las membranas. Lo más importante son las fuerzas que actúan sobre iones, e incluyen gradientes de potencial eléctrico, o gradientes de potencial de carga, así que sus movimientos están influidos tanto por distribución de carga como por concentración. En consecuencia, el movimiento activo de iones puede llevarse a cabo por la generación de gradientes eléctricos y viceversa.

### ANTAGONISMO

Este es un fenómeno que protege a las plantas de los efectos tóxicos de ciertos iones. Una planta 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, se reduce la absorción de potasio considerablemente y no se presenta toxicidad, pues el calcio antagoniza con ella. De manera similar, el sodio o el potasio, agregados en pequeñas cantidades, antagonizan la absorción del calcio. Muchos suelos poseen ciertos elementos en exceso, en particular potasio o calcio y con seguridad ocurrirán efectos tóxicos si algunos mecanismos de regulación, como el antagonismo, no se desarrollarán. También existe un lado negativo: el exceso de algunos iones puede interferir con la incorporación de otros iones necesarios, e inducir, así síntomas de deficiencia, aún cuando el ion necesario esté presente en cantidades suficientes en el suelo. En consecuencia, el exceso de sodio en el suelo quizás provoque deficiencias de calcio a través del antagonismo.

### POTENCIAL ELECTROQUÍMICO

Así como las partículas no iónicas se difunden hacia debajo de un gradiente de potencial químico, los iones se difunden a favor de un gradiente de potencial electroquímico. Dicho 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 la 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 del otro (es decir, las cargas pueden estar asociadas con la superficie de membrana o con algún componente fijo, o no difusible, sobre uno u otro lado de la misma).

La relación entre el potencial eléctrico y el químico se define por la ecuación de Nerst, derivada de las leyes físicas y químicas básicas.

$$\Delta\varepsilon = \frac{2.3 RT}{zF} \log \frac{a_1}{a_0}$$

Donde:

$\Delta\varepsilon$  = Diferencia electropotencial a través de la membrana

$a_1/a_0$  = Diferencia del potencial químico, siendo éste la relación de actividad interna y externa (equivalente a la concentración molar)

$R$  = Constante de los gases

$F$  = Constante de Faraday

$z$  = Carga por ion o valencia

Suponiendo una temperatura constante, puede observarse que para cada ion:

$$\Delta\varepsilon = -K \log \frac{\text{Concentración interna}}{\text{Concentración externa}}$$

En otras palabras: el potencial electroquímico a través de una membrana varía de acuerdo con el logaritmo de la razón de la concentración iónica en uno u otro lado de la membrana. Esta relación tiene un valor extraordinario en el estudio del transporte activo.

#### **4.4 EQUILIBRIO DE DONAN, POTENCIAL DE MEMBRANA Y TRANSPORTE ACTIVO**

##### **EQUILIBRIO DE DONAN**

Es un fenómeno de acumulación de iones, esto es, la ecuación del equilibrio de Donan 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):

$$\frac{[\text{iones positivos dentro}]}{[\text{iones positivos fuera}]} = \frac{[\text{iones negativos fuera}]}{[\text{iones negativos dentro}]}$$

Este equilibrio puede concentrar las sustancias de una célula más de 30 veces la concentración externa o del medio ambiente. La acumulación del zinc por las raíces, por ejemplo; se debe principalmente a un equilibrio de Donan, así como la formación de derivados de zinc estables o no ionizados dentro de la célula.

##### **POTENCIAL DE MEMBRANA**

Se ha determinado que la mayoría de las membranas biológicas tienen un potencial o diferencial de carga, de un lado a otro; en general, el lado interior de las células es negativo respecto al exterior. Tales potenciales de membrana influyen sobre el flujo de iones, pero, de hecho, pueden establecerse por una difusión desigual de iones. Cualquiera que sea la fuente de potencial, ésta afecta el gradiente de potencial electroquímico a través de la membrana y, en consecuencia, la difusión de iones. Es posible, además, que los potenciales eléctricos o gradientes de potencial de las plantas sean importantes en el establecimiento de algunos patrones de desarrollo.

##### **TRANSPORTE ACTIVO**

El transporte activo puede definirse como el movimiento de iones contra el potencial electroquímico, mediante el uso de energía derivada del metabolismo; es decir, es la participación del metabolismo como fuerza impulsora de transporte.

Levitt ha establecido cuatro criterios para caracterizar el transporte activo:

- 1) La tasa de transporte debe superar la que se prevé para la permeabilidad y el gradiente electroquímico

- 2) El estado estable final del potencial electroquímico no debe estar en equilibrio en la región de transporte
- 3) Debe existir una relación cuantitativa entre el grado de transporte y el de energía metabólica invertida
- 4) El mecanismo de transportación depende de la actividad celular.

#### 4.5 TRANSPORTE EN EL FLOEMA

La necesidad de un sistema de transporte a larga distancia para el movimiento de las sustancias orgánicas es consecuencia de la especialización funcional. En los organismos fotosintéticos más primitivos, unicelulares o talófitos, todas las células realizan la fijación fotosintética de carbono por lo que los lugares de síntesis y de utilización están muy próximos y el transporte no representa un problema. En las plantas vasculares, por el contrario, los fotoasimilados producidos en las hojas se transportan a otros órganos (frutos, raíces y zonas de almacenamiento) a distancias que oscilan entre unos centímetros y varias decenas de metros. Ni los procesos de difusión, ni el transporte de célula a célula permite mover con eficacia las sustancias a distancias tan considerables. En la cuantía en que este transporte tiene lugar, solamente es posible si los solutos recorren aquellas distancias arrastrados por el agua en el lumen de conductos especializados.

La función del floema en el transporte de los azúcares y otras sustancias orgánicas y minerales esta determinada por algunas de las características del transporte, como son:

- 1) La existencia de un conducto constituido por células vivas
- 2) La elevada concentración de azúcares en la solución de transporte
- 3) La presión positiva, superior a la atmosférica, a la que se encuentra ese contenido
- 4) El sentido basípeto del transporte, opuesto a la corriente transpiratoria, en la base del tallo

La función de los tubos cribosos en el transporte de fotoasimilados quedo demostrada de un modo fehaciente y, durante algún tiempo, fue cuestionada por consideraciones anatómicas y ultraestructurales. Su diámetro, que normalmente no supera las 10  $\mu\text{m}$ , es considerablemente menor que el de los elementos traqueales o los vasos sanguíneos de los animales, lo que, unido a la presencia de citoplasma, aumenta considerablemente la resistencia al movimiento de los fluidos en su lumen y reduce su capacidad de transporte.

La presencia de elementos cribosos es la característica distintiva del floema. Junto a éstos se encuentran, en proporción variable, células parenquimáticas, fibras y, en algunas especies, laticíferos. Solamente los elementos cribosos están implicados directamente en el transporte. No obstante, algunas células parenquimáticas están estrechamente relacionadas con los elementos cribosos, interviniendo en la regulación de su metabolismo y en la carga de los fotoasimilados.

En el floema de las angiospermas, el canal de transporte del tubo criboso, serie longitudinal de elementos cribosos unidos por sus paredes terminales,

profundamente perforadas formando las placas cribosas. Cada una de las células del tubo criboso recibe el nombre de elemento de los tubos. Característicamente, los elementos de los tubos tienen entre 100 y 500  $\mu\text{m}$  de longitud y 5 a 20  $\mu\text{m}$  de espesor.

En las gimnospermas y las pteridófitas, los elementos cribosos, notablemente alargados, no están ordenados en filas. Estos elementos, que reciben el nombre de células cribosas, están interconectados por áreas cribosas en las paredes laterales adyacentes. En las hojas, los tejidos vasculares se asocian a otros tipos celulares, formando las venas, y frecuentemente están rodeados por una o varias filas de células muy compactas que constituyen la vaina del haz. La distancia intervenla tiene un valor medio de 130  $\mu\text{m}$ , lo que facilita el transporte de las células del mesófilo a los elementos cribosos.

Los elementos de los tubos normalmente se asocian a células parenquimáticas especializadas denominadas células de compañía, estas células son de paredes lisas, tienen varias vacuolas de pequeño tamaño y cloroplastos con membranas tilacoidales. Las células de transferencia son un tipo especializado de células de compañía que se caracteriza por la presencia de numerosas invaginaciones en la pared celular, especialmente en las zonas que no están en contacto con el elemento criboso, sus características citológicas son similares a las de las células de compañía ordinarias. Las células intermediarias, de mayor tamaño que las células de compañía ordinarias, presentan numerosas conexiones plasmodésmicas con las células vecinas, en particular con las de la vaina del haz, de tal modo que se establece una continuidad simplástica entre las células del mesófilo y los elementos conductores. Otras características de estas células son sus paredes lisas, la presencia de numerosos laberintos de retículo endoplásmico y la ausencia de cloroplastos y de granos de almidón.

La composición del fluido del floema es muy variable, dependiendo de la especie, edad y estado fisiológico del tejido que se analiza. Presenta, una serie de características comunes en todos los casos, como son: un pH próximo a 8, superior al pH del citosol de las células del parénquima y mucho mayor que el pH del fluido del xilema, que oscila entre 5 y 6; un elevado contenido en materia seca, normalmente entre 10 y 25%; un bajo peso molecular de las sustancias disueltas, que determinan un potencial osmótico muy negativo de la solución, entre -1 y -3 MPa; y una viscosidad elevada, hasta dos veces superior a la del agua.

Los azúcares como rafinosa (rafinosa, estaquinosa y verbasosa) son el componente mayoritario del fluido del floema, ya que representan normalmente entre el 80 y 90% de la materia seca total. En cantidades menores se encuentran proteínas, aminoácidos y amidas, ácido málico y diversos aniones y cationes inorgánicos. También se encuentran fosfatos de nucleótidos, fundamentalmente ADP y ATP y, en concentraciones muy bajas, diversas hormonas vegetales, incluyendo auxinas, citoquininas, giberilinas y ácido abscísico.

En todos los casos se encuentran cantidades variables, pero significativas, de cationes y aniones inorgánicos. El contenido en cationes es siempre más elevado, y la solución se equilibra eléctricamente por la contribución de aniones inorgánicos, particularmente malato. El catión más abundante es invariablemente potasio; su concentración oscila entre 50 y 100 mM, por lo que contribuye

significativamente al potencial osmótico del fluido. En concentraciones menores se encuentran magnesio y sodio. Fosfato y cloruro son los aniones más abundantes. La concentración de algunos iones, como calcio y hierro, es siempre muy baja. El ion nitrato, que es la forma en que se transporta el nitrógeno en el xilema de muchas plantas, no se incorpora al floema.

Los aminoácidos, son glutamato o aspartato, bien en forma libre o como amidas (glutamina o asparagina), su concentración oscila entre el 0.2 y el 0.5%, pero durante la senescencia de las hojas puede aumentar hasta el 5%. Algunas moléculas orgánicas de síntesis se incorporan al tubo criboso y se distribuyen de este modo por la planta. En ellas se encuentran sustancias con efecto herbicida o plaguicida que, por el hecho de transportarse en el floema, reciben el nombre de sistémicos. También se han detectado partículas virales. El floema es, en muchos casos, la vía de expansión de los virus de las plantas.

El transporte en el floema tiene lugar desde las fuentes a los sumideros. Las fuentes son órganos en que los azúcares se incorporan al tubo criboso. Ello implica la síntesis de formas de transporte, comúnmente sacarosa, y la disponibilidad de carbohidratos en cantidad superior a la necesaria para cubrir las necesidades metabólicas. Los sumideros son órganos "importadores" de carbohidratos, en los que se produce la salida de azúcares del tubo criboso. Estos azúcares pueden ser utilizados en el metabolismo y el crecimiento (sumideros consuntivos) o almacenarse como reservas (sumideros de almacenamiento). En algunos sumideros, las reservas tienen la misma estructura química que el azúcar de transporte. Ejemplos de ello son muchos frutos, los entrenudos de la caña de azúcar y la raíz napiforme de remolacha, que acumulan grandes cantidades de sacarosa. En otros casos, las sustancias acumuladas son diferentes de la forma de transporte, y pueden ser de menor peso molecular (como la azúcar de la vid) o de peso molecular más elevado (almidón en los tubérculos de la papa y en los cotiledones de muchas semillas).

El hecho de que, en algunos casos, el transporte tenga lugar hacia órganos con una concentración de sacarosa superior a la de los órganos fuente (las hojas) demuestra que, más que la concentración, es la capacidad de acumular o tomar azúcares de los tubos cribosos el factor que determina que un órgano se comporte como fuente o como sumidero.

Durante las etapas iniciales de su formación, todos los órganos actúan como sumideros, y su desarrollo depende de los carbohidratos que reciben el resto de la planta. Posteriormente algunos órganos presentan un cambio en su conducta y se comportan como fuentes, convirtiéndose en exportadores netos de carbohidratos. Otros órganos, por el contrario, no pasan nunca a fuente. Son los llamados sumideros irreversibles, los frutos son un ejemplo característico de este comportamiento.

El movimiento tangencial de los solutos en el tallo es posible por la existencia de interconexiones, denominadas anastomosis, que son particularmente abundantes en los nudos. Estas interconexiones permiten la transferencia lateral de sustancias entre haces conductores y tubos cribosos, lo que facilita el movimiento de un lado a otro de la planta. Normalmente, el transporte por las anastomosis es de pequeña cuantía, pero aumenta considerablemente cuando el transporte en sentido longitudinal es bloqueado por alguna sustancia (una lesión). Ello es



esencial para la supervivencia de las monocotiledóneas perennes (palmas), que no presentan crecimiento secundario y en las que el sistema conductor permanece funcional durante varias decenas de años, pues permite saltarse el bloqueo del transporte en una región del tallo.

La fotosíntesis impone un límite al desarrollo de la planta, y los sumideros compiten por una disponibilidad limitada, aunque no fija, de fotoasimilados. Una reducción en el número de sumideros aumenta el transporte de sustancias hacia los restantes, y es la base de prácticas hortícolas como el aclareo o el despuntado. Por el contrario, la eliminación de flores y de los frutos en desarrollo aumenta la cantidad de metabolitos disponible para el desarrollo vegetativo de la planta y, de este modo, su velocidad de crecimiento y el porte de la planta. La distribución de la materia seca entre los distintos sumideros se denomina partición, parámetro de considerable importancia en la determinación de la productividad de las especies cultivadas.

El movimiento de fotoasimilados en la planta comprende tres procesos:

- 1) En las fuentes, los azúcares se transportan del lugar de síntesis a las venas menores donde se incorporan a los tubos cribosos, proceso que se denomina carga del floema.
- 2) Los azúcares y las sustancias incorporadas al tubo criboso son exportados en su lumen hacia los sumideros. Es un transporte a larga distancia, de hasta varios metros en ocasiones.
- 3) En los sumideros se produce la descarga del floema, proceso inverso al de carga, y las sustancias liberadas se incorporan en las células.

La carga apoplastica implica dos procesos de transporte a través de la membrana. En plantas con células intermediarias la carga es probablemente simplástica, por lo que no hay un mecanismo de descarga único. El movimiento en los tubos cribosos es un flujo masivo provocado por un gradiente de presión y las velocidades de algunas especies han sido obtenidas experimentalmente como se muestran en el siguiente cuadro:

**Cuadro 4.1. Velocidades determinadas experimentalmente para el transporte de solutos en el floema (Tomado de Azcón-Bieto y Talón, 2000).**

<b>ESPECIE</b>	<b>VELOCIDAD (cm h<sup>-1</sup>)</b>
<i>Salix sp.</i>	<b>1.5-100</b>
<i>Glycine max</i>	<b>17-7200</b>
<i>Cucurbita pepo</i>	<b>30-88</b>
<i>Gossypium hirsutum</i>	<b>35-40</b>
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	<b>35-70</b>
<i>Triticum aestivum</i> (hoja)	<b>39-57</b>
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	<b>48-60</b>
<i>Beta vulgaris</i>	<b>50-135</b>
<i>Phaseolus vulgaris</i>	<b>60-80</b>
<i>Saccharum officinarum</i>	<b>60-360</b>
<i>Triticum aestivum</i> (tallo)	<b>87-190</b>
<i>Cucurbita sp.</i>	<b>88-300</b>

## UNIDAD V

### 5.0 MEDIDA DEL POTENCIAL HÍDRICO Y SUS COMPONENTES

Los tres instrumentos más importantes que se utilizan para la medida del potencial hídrico y sus componentes son el psicrómetro de termopares, la cámara de presión y la sonda de presión.

#### 5.1 METODO PSICROMETRICO

Se basa en el principio de que la presión del vapor relativa ( $e/e_0$ ) de una solución, o muestra de material vegetal, se halla relacionada con su potencial hídrico ( $\psi$ ).

#### 5.2 METODO DE EQUILIBRIO DE PRESION O CAMARA DE PRESION

El método fue desarrollado por Scholander *et al.* en 1965 y consiste en aplicar presión sobre una hoja cortada hasta que aparezca el agua en el extremo seccionado del tallo o pecíolo. Se interpreta que la presión positiva aplicada a la hoja corresponde a la presión que equilibra a la presión negativa o tensión con la cual el agua estaba retenida en el interior del tallo antes del corte. La cámara de presión mide el potencial matricial del apoplasto o pared celular. El potencial matricial del apoplasto ( $\tau$ ) es similar al potencial hídrico ( $\psi$ ) del simplasto adyacente, siempre que la resistencia al flujo entre el simplasto y apoplasto no sea grande y que la presión osmótica ( $\pi$ ) del agua apoplastica sea próxima a cero, es decir:

$$\psi = P_c - \pi = \tau - \pi$$

Siendo  $P_c$  la presión aplicada en la cámara de presión. En la práctica, la presión osmótica del agua apoplastica es, ordinariamente, menor de 0.05 MPa, de tal manera que:

$$\psi \cong \tau \cong P_c$$

Se ha demostrado que, cuando las células en el tejido alcanzan una presión de turgencia de cero,  $P_c$  se relacionan con el agua celular de la siguiente manera:

$$1 / P_c = 1 / \pi = (V_s - V) / RTN$$

siendo  $V_s$ , el volumen hídrico simplastico en la hoja turgente;  $V$ , el volumen del agua perdida en la hoja;  $R$ , la constante universal de los gases;  $T$ , la temperatura en  $^{\circ}K$  y  $N$ , el número de moles de soluto en el simplasto. Se supone que las células actúan como osmómetros perfectos y que el agua en el apoplasto no cambia durante la desecación de la hoja.

#### LA CURVA DE PRESION - VOLUMEN

Una aplicación de gran importancia tanto de la cámara de presión como de la prensa hidráulica, es el estudio de tolerancia a la sequía o la eficiencia en el uso del agua por diferentes genotipos o especies. Este método se basa en la relación entre el volumen de agua exudado por una hoja y la presión aplicada a ella; la cual permite graficar las características de los componentes del potencial total del agua, que puede indicar la cantidad de solutos presentes por unidad de volumen celular de agua (potencial osmótico); también permite establecer la magnitud de turgencia (potencial de presión) del tejido.

Se considera que las plantas tolerantes a sequía tienen potencial osmótico más negativo que aquellas sin las características de tolerancia a sequía.

Los valores de la cámara de presión representan el contenido hídrico o total de la planta y pueden usarse para determinar sus respuestas durante el día en todo el ciclo. Estos datos, en combinación con los producidos por las curvas de presión - volumen, proveen una manera efectiva de medir el potencial hídrico de las plantas y conocer su respuesta fisiológica sobre la tolerancia a sequía.

La cámara de presión es un método para medir los diversos parámetros que gobiernan las relaciones hídricas de las plantas. Para obtener la curva presión - volumen de una hoja o rama de una planta, es necesario someter esa parte del tejido vegetal a presión, para realizar una rápida hidratación. La hoja o rama se coloca posteriormente en la cámara de presión con el pecíolo hacia el exterior.

Después de aplicar presión y la savia comienza a exudar del pecíolo cortado; entonces, el volumen exudado se colecta o mide en un tubo de ensayo con algodón o papel absorbente. Con este valor se registra la presión que se ejerció para colectar la savia. El valor recíproco de la savia exudada ( $1/v$ ) se gráfica como la función de la presión ejercida ( $P$ ) para obtener una curva característica.

Con los incrementos de la presión, al principio se obtiene una línea curva, pero cuando llega al punto B esta curva se hace lineal; en este punto se dice que las células están en plasmolisis incipiente y el valor negativo de la presión en la cámara será igual al potencial osmótico de las células. Extrapolando hacia atrás esa línea a un volumen expresado de cero (punto A), dará el potencial osmótico de las células al punto inicial de hidratación del tejido. Por lo tanto, puede obtenerse un diagrama de Hofler para calcular el volumen de agua en el tejido, en ese punto o a cualquier otra presión extrapolando la línea hacia la derecha, a un valor de presión infinito (punto C), dará el volumen del líquido originalmente presente en las células.

### **5.3 METODO DE LA SONDA DE PRESION**

La cámara de presión y los métodos psicrométricos no son adecuados para medir la cinética del movimiento del agua ni para evaluar las cantidades de agua transportadas en las diferentes vías de un tejido complejo.

La técnica de la sonda de presión permite determinar los parámetros de relaciones hídricas a nivel celular. La sonda de presión consta de un micro capilar (diámetro de la punta: 2 a 7  $\mu\text{m}$ ) relleno con aceite de silicona y conectado a una cámara de presión pequeña que contiene un sensor de presión. Una de las ventajas de la sonda de presión es que la presión de turgencia se puede medir con gran exactitud. Asimismo, se puede utilizar para determinar el potencial hídrico de células individuales a partir de medidas directas de la presión de turgencia celular y del potencial osmótico del jugo extraído.

### **5.4 METODOS INDIRECTOS**

Existen otros métodos para verificar el potencial hídrico de las células y son:

## 5.5 CAMBIO DEL VOLUMEN DEL TEJIDO

Se colocan varias piezas del tejido con un determinado potencial hídrico dentro de una serie de soluciones osmóticas con sacarosa, manitol o polietilenglicol (PEG), de diferentes concentraciones molales. El objetivo es descubrir en que solución el volumen de tejido no cambia. Esto es un indicador de que el tejido no pierde ni gana peso por la salida o entrada de agua al interior. Esta situación implica que el tejido vegetal y la solución están en equilibrio, con lo que el potencial de agua del tejido debe ser igual al de la solución. Esto se basa en la consideración de que al estar el tejido sujeto a presión atmosférica cuando el  $\psi P = 0$ , el  $\psi = \psi \pi$  puede ser calculado fácilmente con la ecuación de Van't Hoff.

$$\psi \pi = - m R T i$$

Donde:

m = Molalidad de la solución.

R = Constante universal de los gases.

T = Temperatura (273+°C).

i = Constante de ionización.

En la práctica, pueden aplicarse varios métodos para determinar este cambio de volumen. Uno de ellos se basa en la determinación del volumen del tejido antes de ponerlo en cada solución (generalmente se cortan algunos volúmenes estándar) y entonces se mide el volumen (o solamente la longitud) una y otra vez, permitiendo así el intercambio de agua.

Posteriormente, el cambio de volumen debe graficarse con una función de la concentración de la solución, indicando una ganancia del volumen en soluciones cuya concentración es relativamente baja; o bien, una pérdida de volumen en concentraciones de soluciones relativamente concentradas. En una gráfica de este tipo, el punto en que la curva de volumen cruza la línea del vapor cero indica que la solución en cuestión tenía el mismo potencial del tejido al iniciarse el experimento.

Otro método resulta de colocar muestras de tejidos en pequeños recipientes cerrados, que se equilibra con el vapor de algunas soluciones cuya concentración es conocida, en lugar de obtener el equilibrio con la solución. Por lo tanto, el líquido en el cual se depositan las muestras de tejido no se contamina con los solutos empleados; en este caso, se miden los pesos en lugar del volumen. Por tanto, no se miden los cambios en el tejido, sino la concentración de la solución de referencia.

## 5.6 REFRACTOMETRO O DE SHARDAKOV

Este método, el cual estima el potencial del agua de cualquier clase de tejido con base en la transferencia de agua entre las soluciones de referencia y el tejido, parte de cambios en la concentración de las soluciones de referencia, por lo que se requiere una relación suficientemente grande de volumen de líquido y superficie de intercambio del tejido con la solución de prueba, con el fin de que los cambios en la concentración resulten significativos para detectar los cambios en el potencial total del agua.

En 1953 V.S. Shardakov desarrolló un método simple y eficiente para encontrar una solución prueba en la cual ocurra un cambio en la concentración. El método depende de cambios en la densidad de soluciones de concentración conocida, después de haber introducido algunas piezas de tejido de ellas, las cuales absorben o pierden agua por ósmosis. Si la densidad de una solución dada no cambia ésta tendrá el mismo potencial que el tejido inmerso en ella. Se acepta que el movimiento de soluto entre el tejido y la solución es mínimo. Este método (que además puede usarse en el laboratorio, invernadero o en el campo) se basa en el empleo de tubos de ensayo con soluciones graduadas de concentraciones definidas, teñidas tenuemente con algún colorante, como el azul de metilo.

Las muestras de tejido se colocan en tubos de ensayo con soluciones equivalentes, pero sin colorante. Se deja pasar un tiempo determinado para que el tejido intercambie agua con la solución teñida cuando ésta se adiciona al tubo. Si la gota de color asciende la solución en la cuál el tejido se incubó se ha vuelto más densa, e indica que el tejido absorbió agua; por lo tanto, el tejido tenía un potencial de agua más negativo que la solución original. Si la gota de color se hunde, la solución es menos densa que la original; por tanto, absorbió algo de agua del tejido y la solución tiene un potencial de agua más bajo que el tejido original. Si la gota se difunde homogéneamente en la solución, entonces no han ocurrido cambios en la concentración, por lo que el potencial de agua de la solución es igual a la del tejido estudiado.

Cuando se usa una serie de soluciones con diferentes concentraciones escalonadas, es relativamente fácil encontrar aquélla en la cual la gota no se hunde ni flota. Con la ecuación de Van't Hoof es posible calcular el potencial osmótico con un potencial de presión igual a cero y en consecuencia, puede estimarse el valor promedio del potencial total del agua en el tejido (Lira, 1994).

## UNIDAD VI

### EL FLUJO DEL AGUA EN EL SISTEMA SUELO-PLANTA-ATMÓSFERA

#### 6.0 EL CONCEPTO DEL CONTINUO SUELO-PLANTA-ATMÓSFERA

La continuidad del movimiento del agua desde el suelo se da a través de la raíz, tallo, hoja y atmósfera. Para que el agua se desplace a través de la planta, es necesario que el  $\psi$  suelo  $>$   $\psi$  raíz  $>$   $\psi$  tallo  $>$   $\psi$  hoja  $>$   $\psi$  aire. Por lo tanto, se requiere un gradiente en el potencial total del agua para que el movimiento se realice; sin embargo, se presentan diversas resistencias al flujo del agua intrínseca al sistema.

La penetración del agua ocurre por la raíz; se realiza básicamente a través de los pelos radicales, no sólo porque tienen una mayor permeabilidad que las raíces viejas, sino porque su área expuesta es mayor para realizar la absorción. Las raíces viejas no tienen pelos radicales y están suberizadas (esto es, cubiertas de suberina en las paredes celulares, lo que las hace impermeables), lo que restringe significativamente la entrada de agua. Esta se mueve desde los pelos radicales hasta la endodermis, para posteriormente continuar a través de las paredes celulares, siguiendo el camino apoplástico. Desde este punto, el agua y materiales disueltos (iones minerales) son forzados a pasar por las membranas celulares y la Banda Gaspariana, donde se realiza un proceso selectivo de los iones requeridos por las plantas. Para que el agua pase a través de la endodermis debe vencer una resistencia considerable; pero una vez que el agua y los minerales entran al sistema vascular del xilema, la resistencia disminuye. Desde el tejido vascular (vasos, traqueidas y demás elementos conductivos), el agua, en su fase líquida, continúa viajando hasta llegar a las células del mesófilo en las hojas, de ahí se difunde a la cavidad subestomatal, donde cambia a la fase gaseosa; por último, es disipada a la atmósfera en forma de vapor, mediante el proceso de transpiración. En la etapa final, se genera una tensión muy significativa que origina el movimiento del agua, debido a que el gradiente de humedad entre la atmósfera y la cavidad estomática es muy grande. Slayter ha demostrado que el gradiente para el movimiento del agua a través de la planta se presenta en el siguiente orden de magnitud: suelo -1.0 bars, tallo -10.0 bars, hoja -1 a -15.0 bars y atmósfera - 100 bars. Esto demuestra el gran diferencial en el potencial total del agua en la continuidad suelo-planta-atmósfera. La manera más eficiente para que la planta regule su contenido hídrico es abrir y cerrar sus estomas, puesto que estas estructuras se encuentran en la interfase planta-atmósfera, en la que el gradiente para la difusión de agua es mayor. Debido a la capacidad de los estomas para abrirse y cerrarse en respuesta a las condiciones ambientales, éstos representan la forma más efectiva para las plantas de controlar el flujo de agua desde el suelo hasta la atmósfera.

## 6.2 LA ABSORCIÓN DE AGUA EN PLANTAS (Absorción)

Ocurre cuando las partículas de gases o líquidos se mueven juntas (ambos se comportan como fluidos) en respuesta a un gradiente de presión. Esta es la forma más simple del movimiento de los fluidos. Algunas veces, el gradiente de presión se establece por la gravedad (el peso del fluido), con lo que se tiene presión hidrostática. En otros casos, la presión es producida por alguna compresión mecánica aplicada en todo sistema o solo en alguna parte. En las plantas, la presión se desarrolla dentro de las células, pero generalmente, el flujo en masa no puede ocurrir de adentro hacia fuera pues lo impide una membrana; si esta se perfora; entonces los contenidos celulares fluirán hacia el exterior a través del agujero. El agua y los solutos se mueven por el xilema de las plantas como flujo en masa, causado por una presión hidrostática (o gradiente de potencial de presión) que se extiende desde las raíces hasta las ramas. La hipótesis de flujo de presión del transporte del floema, supone que el flujo de masa se produce en los tubos cribosos debido a la presión desarrollada en los solutos receptores. La ciclosis, o flujo del citoplasma en las células, también puede considerarse como flujo en masa.

Las moléculas de agua pueden moverse a través de las membranas sin que éstas sean agujeradas mediante un proceso llamado difusión. Es el movimiento neto de las moléculas individuales de un punto del espacio hacia otro, no se realiza en masa y se debe al movimiento cinético al azar de las moléculas. Por lo tanto, el movimiento por difusión es el resultado del movimiento desordenado de moléculas, iones o partículas coloidales, causado por su propia cinética. Mientras el flujo en masa es un proceso macroscópico que opera sobre la materia en masa, la difusión solo opera a nivel molecular. Algunos ejemplos de difusión son la evaporación de líquidos, la osmosis y la imbibición.

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 las plantas se reduce; consecuentemente, su potencial es bajo (fuertemente negativo) y el agua se difunde hacia el interior de las raíces a favor del gradiente de potencial así producido. Las raíces no parecen contribuir activamente en el proceso; por el contrario, quizá lo impidan en cierta medida. 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 en forma mecánica a través de la planta más rápidamente que cuando las raíces están vivas, aunque evidentemente, ofrecen resistencia a la absorción. No obstante, son esenciales porque su gran superficie absorbente proporciona el contacto necesario entre la parte aérea de la planta y el agua del suelo. A pesar de que las raíces pueden entorpecer la absorción desde un recipiente de agua, son necesarias para el aprovechamiento de la que esta finalmente dispersa por todo el suelo.

La mayoría de las plantas necesita oxígeno para producir un sistema radical suficientemente grande para absorber el agua. Los suelos inundados pueden inhibir el desarrollo radical de manera drástica, debido a la carencia de oxígeno que, aún cuando el suelo tenga un excesivo suministro de agua, esta se absorbe insuficientemente y provoca que la planta se marchite. 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.

### 6.3 LA ENTRADA DEL AGUA EN LAS CELULAS

La creencia actual es que las células adquieren agua por osmosis, es decir, mediante movimiento en favor de un gradiente de potencial. El concepto de absorción "activa" del agua, esto es, la transferencia de moléculas de agua a través de una membrana en contra de un gradiente de potencial o una tasa acelerada, se ha retomado frecuentemente. Ciertos experimentos sugieren que el gasto de energía respiratoria es necesario para la absorción del agua; esto se anticipa como evidencia de un proceso activo de absorción. Sin embargo, parece muy probable que esa necesidad de energía respiratoria es indirecta y resulta de los siguientes hechos: 1) La absorción del agua requiere tejido viviente activo, para mantener la organización de la estructura celular y subcelular; y 2) Esa energía se necesita para transportar solutos de célula a célula, para crear los gradientes de potencial osmótico que movilicen el agua. En consecuencia, el movimiento activo del agua se define como el resultado del movimiento de solutos con los requerimientos de energía que origina la osmosis.

### 6.4 TEORÍA DE ASCENSO DE AGUA EN LAS PLANTAS

En los árboles más altos el agua debe desplazarse una distancia vertical de 120 m desde las raíces hasta las hojas de la parte superior. Entonces surge la siguiente pregunta: **¿Cuál es el mecanismo que permite este movimiento?**

Una bomba de vacío sólo puede elevar el agua hasta la altura barométrica, que es la altura sostenida por la presión atmosférica ejercida desde abajo (de unos 10.3 m a una atmósfera, la presión normal del aire a nivel del mar). Si un tubo largo sellado en uno de sus extremos, se llena con agua y se coloca en posición vertical, con el extremo abierto hacia abajo y en el agua, la presión atmosférica sostendrá la columna de agua hasta unos 10.3 m. A esta altura la presión es igual a la presión de vapor de agua a la temperatura ambiental (17.5 mm de Hg ó 2.3 KPa = 0.0023 MPa a 20 °C); por encima de esta altura el agua se vuelve vapor. A una presión de cero, el agua normalmente experimentará ebullición al vacío, aún a 0 °C (en realidad hierve a 0.61 KPa, su presión de vapor a 0 °C). Cuando se reduce la presión en una columna de agua, de modo que se forma vapor y aparecen burbujas de aire (al salir éste de la solución) se dice que la columna cavita o sufre cavitación. Un barómetro de laboratorio es semejante a este tubo de agua, solo que tiene mercurio en vez de agua. Con una atmósfera de presión se sostiene una columna de mercurio de 760 mm de altura; con 0.1 MPa ó 1 bar se sostienen 10.2 m de agua ó 750 mm de mercurio.

Para llevar agua a la parte superior del árbol más alto que haya existido (150 m), podría requerirse un total de 3.0 MPa, es evidente que la presión atmosférica (0.1 MPa) no es lo que empuja el agua hasta las partes elevadas de los árboles altos. En varias especies se ha observado que existe una presión radical, si se corta el tallo de una trepadora, por ejemplo, y se le acopla un tubo con un manómetro de



mercurio, puede verse ciertamente que en ocasiones el agua es impulsada desde las raíces a una presión considerable. Se han registrado presiones de unos 0.5 a 0.6 MPa, aunque en la mayoría de las especies los valores no exceden de 0.1 MPa. La presión radical aparece en casi todas las plantas, pero sólo en presencia de una humedad abundante en el suelo y el aire; esto es, cuando la transpiración es excepcionalmente baja. Es posible observar gotas de agua exudadas por aberturas (hidrátodos) en las puntas o bordes de las hojas de pasto o fresa, por ejemplo, un fenómeno conocido como gutación. Cuando los vegetales se ven expuestos a atmósferas relativamente secas, suelos con escasa humedad o ambos, no se presentan las presiones radicales, ya que el agua que hay en sus tallos se encuentra bajo tensión, más que bajo presión.

Las velocidades de desplazamiento debidas a la presión radical son demasiado bajas para explicar el movimiento total del agua en los árboles. Por consiguiente, se debe rechazar a la presión radical como el mecanismo de movimiento del agua hasta las partes altas de los grandes árboles, aunque en algunas plantas a veces es funcional. ¿Y qué hay de la capilaridad?. La capilaridad es la interacción entre las superficies de contacto de un líquido y un sólido que distorsiona la superficie planar del líquido. Es la causa de que los líquidos asciendan por tubos pequeños. Se presenta debido a que el líquido humedece la superficie del tubo (por adhesión) y es atraído hacia arriba, lo que se evidencia por el menisco curvo, en la parte superior de la columna del líquido. Del mismo modo, es fácil calcular que, por capilaridad, el agua asciende menos de medio metro en los elementos del xilema de los tallos vegetales, de modo que es insuficiente, en un factor de más de 300, para explicar el ascenso de la savia en los árboles.

Puesto que esto no explicaba el ascenso de la savia en árboles con altura considerable a finales del siglo XIX se formuló un modelo para explicar el ascenso de la savia en árboles altos. Uno de sus elementos fue la cohesión del agua. Hay tres elementos básicos en la teoría de la cohesión para el ascenso de la savia:

- 1) Fuerza impulsora
- 2) Hidratación (adhesión)
- 3) Cohesión del agua

La fuerza impulsora es el gradiente en los potenciales hídricos en decremento (más negativos) desde el suelo hasta la atmósfera y a través de la planta. El agua se desplaza en una vía de ascenso que va desde el suelo, a través de la epidermis, corteza y endodermis, a los tejidos vasculares de la raíz, de donde sube por los elementos del xilema de la madera hasta las hojas y, por último pasa por los estomas a la atmósfera, por transpiración. Lo que hace que funcione el sistema es la estructura especial de esta vía de ascenso (los diámetros relativamente pequeños y las gruesas paredes que impiden que se colapsen los tubos), los potenciales osmóticos bajos de las células vivas de tallo y hojas y las propiedades hidratantes de las paredes celulares, en especial las hojas. La fuerza de hidratación que hay entre las moléculas de agua y las paredes celulares se debe a los puentes de hidrógeno y se llama adhesión, la cuál es la fuerza de atracción entre moléculas distintas. La cohesión es la atracción entre moléculas semejantes. Es la fuerza de atracción (también causada por puentes de hidrógeno) que se da entre las moléculas de agua en la ruta de ascenso. Las fuerzas de cohesión son tan grandes (el agua tiene una resistencia tensil muy

elevada) qué, cuando la ósmosis y evaporación tiran del agua en los puntos de retención de las paredes celulares en la parte superior de los árboles altos, la tracción se transmite por todo el trayecto hacia abajo, a través del tronco y las raíces hasta el suelo. Si bien una columna de agua que este en un tubo de dimensiones macroscópicas experimentará cavitación, esta cavitación no impide el flujo de la savia en la planta, debido a su anatomía muy especializada.

En las plantas leñosas el xilema constituye la madera, la cual se halla separada de la corteza por una capa de células del cambium. La corteza incluye al floema y otros tejidos, como la corteza propiamente dicha y el corcho. El floema es el lugar de transporte de azúcares y otros productos de asimilación, que se hayan muy concentrados en la savia del floema. La savia del xilema es una solución muy diluida, casi agua pura. El xilema consta de cuatro tipos de células: traqueidas, elementos vasculares, fibras y parénquima xilemático.

El agua entra en la planta a través de sus raíces, el xilema del centro de la raíz se continúa con el xilema del tallo; también está muy asociado al floema. Las células que se hallan entre el xilema y el floema forman un cambium vascular que produce xilema en su parte interna y floema en la externa, dando como resultado el crecimiento, en diámetro, de la raíz. Los elementos del xilema y floema se hallan rodeados por una capa de células vivas conocida como periciclo: los tejidos vasculares y el periciclo forman un tubo de células conductoras denominado estela. En seguida de la estela se encuentra una capa de células con el nombre de endodermis. Las células endodérmicas revisten especial interés e importancia desde el punto de vista del movimiento de agua (y iones) en la planta, ya que sus paredes celulares transversales y radiales incluyen engrosamientos llamados bandas de Caspary, las cuales están impregnadas de suberina que, con la lignina en las paredes secundarias y la cutina en la cutícula, es muy impermeable al agua. Las paredes tangenciales endodérmicas por lo común no están impregnadas de estas sustancias, si bien la pared tangencial interna en ocasiones contiene una delgada capa de suberina.

Fuera de la endodermis se encuentran varias capas de células vivas relativamente grandes y de paredes delgadas, con espacios aéreos intercelulares en la pared exterior donde coinciden con esquinas. Esta es la corteza. Los espacios aéreos forman canales de aire interconectados que parecen ser esenciales para la aireación interna. Una capa de células un tanto aplanadas, en el lado externo de la corteza, forma una epidermis. Algunas células epidérmicas desarrollan proyecciones largas denominadas pelos radicales que se extienden entre las partículas del suelo que rodean la raíz, lo cual incrementa mucho el contacto suelo-raíz y el volumen del suelo que se penetra, además de facilitar la absorción de agua.

La caliptra protege a las células meristemáticas en división, y su porción frontal continuamente se descama y renueva por divisiones de dichas células meristemáticas. Debido a que los tejidos de la estela y la endodermis se forman cuando las células del meristemo se dividen, ensanchan, elongan y diferencian, la estela se abrirá en el extremo donde se está formando. ¿Puede el agua entrar por este extremo, sin pasar por la capa endodérmica? Estudios en que se utilizan colorantes y agua radiactiva indican que tal movimiento es insignificante. Quizás las células de la región meristemática sean demasiado pequeñas y densas, y sus

paredes tan delgadas, que la resistencia al movimiento del agua es demasiado elevada. Mucha agua entra a través de los pelos radicales y sus células epidérmicas asociadas, en la región de una raíz juvenil donde los vasos del xilema están maduros y la resistencia es baja.

## 6.5 PÉRDIDA DE AGUA EN PLANTAS

La pérdida del agua mediante la transpiración a través de las hojas, los órganos de intercambio de gases, debe compensarse continuamente por medio de su absorción y transporte desde el suelo.

Esta desventaja del sistema hídrico de la planta puede entenderse como el resultado de un mal necesario; sin embargo, hay algunos aspectos benéficos 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 redistribuye, eventualmente, los nutrimentos hacia las áreas agotadas por la absorción radical, pero el arrastre de solventes del flujo en masa de la solución del suelo hacia las raíces acelera considerablemente el proceso. Una segunda e indirecta ventaja es el establecimiento de una corriente ascendente de agua en la que los solutos pueden movilizarse, gracias a lo cual gran parte de la distribución de sales y otros solutos por toda la planta tiene lugar en el flujo en masa de la corriente transpiratoria. Otra ventaja es que la pérdida de agua proporciona a la planta cierto grado de control sobre su balance energético. Las hojas absorben energía de la luz solar que incide sobre ellas, pero a veces es imposible que utilicen suficiente de esta energía en la fotosíntesis, así que la temperatura foliar puede ser peligrosamente alta. En tales circunstancias, una cierta cantidad de energía puede disiparse por la evaporación del agua, aunque este proceso puede coadyuvar, por otro lado, a que la planta se deshaga de exceso de energía.

El agua se mueve por la planta penetrando principalmente por raíces y saliendo por las hojas, en respuesta a un gradiente de potencial, el cual 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 debajo de un gradiente de potencial, desde el suelo hacia la atmósfera. Parte de este movimiento se realiza mediante difusión, usualmente por osmosis, y la mayor parte mediante flujo en masa.

La difusión pasiva del agua hacia debajo de un gradiente de potencial, se ha propuesto que el agua se mueve contra un gradiente de potencial como consecuencia de un gasto de energía metabólica. El bombeo físico o mecánico parece improbable. Las fuerzas determinantes del movimiento pasivo del agua son, en última instancia, las que establecen gradientes de potencial, hacia bajo de los cuales puede difundirse el agua. Muchas de estas fuerzas son ambientales y no las controla la planta; otras, como el movimiento activo de iones entre células (que pueden establecer un gradiente osmótico) son el resultado de actividades metabólicas internas y por lo tanto serían internamente controladas.

Los problemas de transporte del agua en plantas muy primitivas y sumergidas, son relativamente simples y se relacionan principalmente con el transporte de solutos

orgánicos e inorgánicos. Ciertas plantas, como los musgos, desarrollaron cierta capacidad para sobrevivir a la desecación. Las plantas superiores, carecen de esa capacidad y desarrollaron diversos mecanismos que impiden la pérdida del agua e incrementan su absorción.

## 6.6 EL ESPACIO LIBRE APARENTE

El agua se difunde directamente del suelo al interior del espacio libre de las raíces. Este espacio se define como la parte de la raíz o de tejido donde la solución que lo baña tiene acceso directo y libre. En la práctica este espacio no puede medirse con exactitud, pero su aproximación cercana es el espacio libre aparente (ELA), definido con base en datos experimentales como el valor expresado por la siguiente ecuación:

$$\text{ELA} = \frac{\text{Solute total en el tejido}}{\text{Concentración del soluto de la solución circundante en la cual está inmerso el tejido}}$$

Evidentemente, este valor no puede obtenerse con absoluta precisión, pero mediciones aproximadas señalan que el ELA de las raíces se ubica en el rango del 6 al 10% del volumen del tejido total. La medición directa indica que el agua en los espacios intercelulares y las paredes celulares del tejido radical, incluyendo las vacuolas, constituye entre el 7 y el 10% del volumen del tejido. Esto sugiere que el ELA de las raíces está formado esencialmente por 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.

## LA PRESIÓN DE LA RAÍZ

Si una planta se decapita mediante la poda y se riegan sus raíces, el agua puede exudar del tallo seccionado, si se insertará un manómetro en éste, puede demostrarse que el agua exuda con una presión medible, que ocasionalmente puede alcanzar hasta 0.2 ó 0.3 MPa (30-40  $\psi$ ). Este fenómeno se denomina presión radical y se ha estudiado como una 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 en ciertas especies. Sin embargo, puesto que la presión radical moviliza lentamente el agua (es decir, el flujo es lento) y, seguramente, la presión de la raíz desciende hasta cero cuando la pérdida de agua es máxima, resulta improbable que contribuya en forma significativa al movimiento total del agua en la planta. La importancia de la presión radical está en ser el mecanismo útil para llenar con agua los vasos del xilema de la planta, lo cual es vital para las plantas cuyos vasos se vacían durante el invierno. Además, la continuidad del agua a través del xilema de muchas plantas herbáceas puede romperse durante los días cálidos en que disminuye el agua del suelo, y la presión

radical producida durante la noche llena de nuevo los vasos, de modo que el suministro de agua no se interrumpe permanentemente.

Debe mencionarse el efecto del potencial osmótico del agua edáfica sobre la absorción del agua y la presión radical. Puesto que el agua se mueve a 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 en la raíz a través de un tallo seccionado, colocándola 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. Así las plantas pueden absorber agua de soluciones con un potencial osmótico mayor que el de las células corticales o absorbentes, siempre que el potencial de agua del xilema sea suficientemente bajo (es decir, con un valor negativo suficientemente alto).

## **APOPLASTO Y SIMPLASTO**

El apoplasto es todo el espacio de las raíces equivalente, por lo general al espacio libre; es decir, esta conformado por 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. Es necesario destacar que el apoplasto es discontinuo y está separado en dos regiones: 1) La corteza y los tejidos fuera de la endodermis; y 2) El tejido de la estela, incluyendo los contenidos de los vasos conductores no vivos por dentro de la endodermis. Esta última provee la discontinuidad debido a la Banda de Gaspary, un engrosamiento altamente suberizado de las paredes celulares, que impide el paso del agua del exterior al interior; o viceversa, a menos que atravesase las células, esto es, a través de las membranas celulares y el citoplasma. Así, la raíz puede conceptuarse como un osmómetro en el que la endodermis es la membrana osmóticamente activa. Las sustancias disueltas, o soluciones, pueden difundirse o fluir irrestrictivamente mediante el apoplasto, por la corteza hacia la endodermis, pero para llegar a la estela deben atravesar las membranas diferencialmente permeables de la endodermis.

El simplasto está constituido por todos los protoplastos de las células en el interior de los límites de la membrana externa diferencialmente permeable de la célula. Las vacuolas, al 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 por medio de pequeños cordones de citoplasma que penetran la pared celular (plasmodesmos o plasmodesmata), el simplasto de toda la raíz puede considerarse como un solo sistema continuo.

## **LAS FUERZAS DE COHESIÓN, ADHESIÓN Y TRANSPORTE DE AGUA EN LAS PLANTAS**

En 1914 Henry H. Dixon propuso la hipótesis de que las tensiones creadas por la evaporación y la subsecuente hidratación del área de las paredes celulares (con el consecuente movimiento del agua en el interior de las plantas) se realiza por un fenómeno de cohesión entre las moléculas de agua. Diversas teorías bien fundamentadas ofrecen las bases científicas para considerar que la unión entre las moléculas de hidrógeno del agua dan una fuerza cohesiva bastante alta, suficiente para resistir, bajo condiciones ideales, la tensión generada por potenciales negativos superiores a -100MPa.

La teoría de la cohesión sobre la ascensión y el transporte del agua y nutrientes (savia) fue prefigurada por Hales, quien llegó a la conclusión de que la transpiración produce la fuerza motriz (la atracción entre células de agua) que permite la ascensión de la savia. Pero fue necesario que Dixon y Joly (1915) demostraran la considerable fuerza tensible del agua para que se admitiera la teoría de la cohesión.

Las características esenciales de la teoría de la cohesión respecto a la adhesión de la savia son:

1. El agua tiene elevadas fuerzas cohesivas y cuando se encuentra confinada en tubos pequeños, con paredes mojables, puede ser sometida a tensiones muy negativas (desde -3.0 hasta posiblemente -30.0 MPa o más) antes de que se rompan las fuerzas que mantienen unida la columna del agua.
2. El agua se encuentra fuertemente adherida a las paredes de las células de las microfibrillas de celulosa y las células mesofilicas de las hojas, por las cuales se evapora la mayor parte del agua.
3. El agua de una planta esta conectada mediante las paredes celulares saturadas de agua y constituye un sistema continuo.
4. Cuando se evapora agua de cualquier parte de la planta (por ejemplo las paredes foliares) la reducción en el potencial del agua en la superficie evaporante provoca el movimiento de esta, desde el xilema hasta las superficies evaporantes. Esto reduce la presión hídrica del agua en el xilema; si la pérdida de agua es mayor que la absorción, la presión sobre el agua del xilema puede llegar por debajo del cero y convertirse en una presión negativa o tensión.
5. La presión negativa (o tensión) se transmite por el sistema hidrodinámico hasta la superficie de las raíces, donde reduce el potencial hídrico y provoca la afluencia de agua desde el suelo.

Dadas esas condiciones, en las plantas que transpiran hay un continuo flujo en masa de agua desde el suelo, a través de las raíces, tallos, arriba hacia las hojas y hasta las superficies de evaporación de los estomas.

El agua se mueve en el interior de la planta obedeciendo a un gradiente establecido entre la atmósfera y las raíces, causado por la fuerza evaporativa del aire seco que rodea las hojas. Por esta razón, el agua que se encuentra en las cavidades estomáticas tiende a evaporarse, lo que genera la tensión causante de las fuerzas cohesivas en el interior del xilema. Es importante señalar que la fuerza

de tensión del agua en el interior del tejido conductivo. Por lo tanto, la anatomía especial del tejido conductivo es la que permite el mecanismo de cohesión en las plantas.

Scholander *et al.* (1985) concluyeron que el sistema de transporte de agua en una planta combina las características de las dimensiones capilares de los elementos conductivos con las de los compartimentos internos del xilema y de las válvulas check, que no permiten el descenso del agua por el tubo conductivo.

## 6.7 EL TAMAÑO DE LOS VASOS CONDUCTORES

Han surgido diversas interrogantes sobre el tamaño de los vasos del xilema a través de los cuales debe fluir el agua: Se ha demostrado que en vasos pequeños la tasa de flujo del agua varía de acuerdo con el cuadrado del radio del vaso (ley de Poiseuille). Las plantas con tallos largos y estrechos, como los bejucos, poseen vasos de gran diámetro, que permiten tasas altas de flujo. Puesto que la tasa de flujo varía en forma inversamente proporcional a la longitud, tal arreglo permite la transferencia del agua en largas distancias con un tallo de pequeño diámetro. Sin embargo, tales vasos están más expuestos a la ruptura de la columna de agua, por lo que la gran presión radical de los bejucos puede estar asociada a la necesidad de rellenar vasos que se vaciaron debido a las rupturas.

Por otra parte, los árboles con un diámetro mayor que su longitud parecen tener elementos conductores más pequeños en el xilema; esto significa que el agua puede ser impulsada a alturas mayores por fuerzas más grandes. Así, la reducción de la capacidad de transporte causada por vasos de pequeño diámetro se compensa por el amplio diámetro del tronco y la mayor cantidad de elementos conductores.

Los cambios extremos de temperatura son, probablemente, la causa de la formación de burbujas en el agua bajo tensión y es también probable que su congelación provoque la ruptura de la columna de agua, dado que los gases disueltos se separan de la solución en congelación. Esto puede ayudar a explicar porque las plantas en zonas con frío templado, o árticas, presentan tallas de vasos inferiores a las plantas de zonas tropicales. Los árboles de coníferas, que comúnmente crecen en climas templados o árticos, carecen de vasos y solo poseen traqueidas de diámetro mucho menor.

## UNIDAD VII

### ESTOMAS

#### 7.0 TRANSPIRACIÓN DE LAS PLANTAS Y FUNCIONAMIENTO DE LOS ESTOMAS

La evaporación de agua en plantas o animales se denomina transpiración. Se pierde una gran cantidad de agua por transpiración para sacar una cosecha o un cultivo (Se ha calculado que, durante el verano, para producir un kilogramo de maíz en grano, se transpiran 600 Kg de agua por planta). Básicamente a que este elemento es un componente esencial de los granos y frutos; además las otras partes de la planta están formadas por átomos de carbono que constituyen el esqueleto de prácticamente todas las moléculas orgánicas y que las plantas deben tomar de la atmósfera. Este elemento entra a la planta en forma de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) mediante los poros de los estomas ubicados en la superficie de las hojas; pero al mismo tiempo, el agua sale por difusión, en forma de vapor, a través de esos poros, lo que permite el paso del  $\text{CO}_2$  para el proceso fotosintético.

Por lo tanto, las plantas enfrentan una disyuntiva; deben obtener la mayor cantidad de  $\text{CO}_2$  de la atmósfera, pero ésta es extremadamente pobre en este compuesto (0.03%) y, al mismo tiempo, debe tener tanta agua como sea posible, para mantener túrgidas las células y, además, permitir las condiciones hídricas adecuadas para que el  $\text{CO}_2$  absorbido sea cambiado mediante la reacción fotosintética en moléculas de materia viva. Esto representa también un desafío para la investigación agrícola; es decir, cómo obtener el máximo rendimiento posible de un cultivo utilizando la menor cantidad de agua, especialmente en regiones áridas y semiáridas, como la gran mayoría de nuestro territorio.

#### 7.1 MEDICIONES DE LA TRANSPIRACIÓN

El método más simple es pesar una planta sembrada en una maceta, con una balanza sensitiva, en intervalos cortos de tiempo; la maceta debe estar sellada o cubierta, para evitar que se evapore el agua desde el suelo. Un método más aproximado a las condiciones reales de las plantas utiliza lisímetros, que son grandes recipientes llenos con varios metros cúbicos de suelo. Estos instrumentos miden gravimétricamente y volumétricamente la cantidad de agua evapotranspirada desde el follaje de las plantas y de la superficie del suelo. Este es el método más confiable para medir la evapotranspiración, a pesar de que su costo es muy alto.

Otro sistema también ampliamente usado, es remover una hoja de la planta de campo y ponerla inmediatamente en una balanza de precisión. La pérdida de agua durante el primer minuto se considera como un indicador de transpiración. Con un potómetro, aparato en el cual se inserta una hoja o rama, para medir manométricamente el flujo del agua o transpiración; una cámara de intercambio gaseoso, que permite medir la transpiración con mayor precisión.



## **7.2 NECESIDAD DE LA TRANSPIRACIÓN Y FACTORES QUE LA AFECTAN**

### **NECESIDAD DE LA TRANSPIRACIÓN**

La transpiración debe ocurrir en organismos que dependen del intercambio de gases y de la incidencia energética para su nutrición; no obstante, el proceso de transpiración posee algunos efectos laterales. El flujo del agua a través de la planta, causado por la transpiración, suministra un sistema transportador de minerales desde el suelo. Además, la constante remoción de agua del suelo moviliza nutrimentos y los transporta hacia las raíces, lo cual capacita a la planta para horadar una gran cantidad de volumen de suelo sin necesidad de un crecimiento radical completo.

Otro efecto benéfico posible de la transpiración es el eficaz enfriamiento de la hoja. El calor de la evapotranspiración del agua es próximo a las 600 cal/g; esta magnitud de pérdida calórica puede ayudar a mantener temperaturas fisiológicamente eficientes a plena luz solar. Pero la reducción real de temperatura por transpiración es normalmente del orden de 2 a 3 °C. La pérdida de temperatura por radiación y convección parece más eficiente para mantener las hojas frescas, excepto bajo condiciones especiales.

Se ha encontrado que la transpiración es necesaria para el crecimiento normal de las plantas; algunas parecen desarrollarse con más lentitud al 100% de humedad relativa, comparado con las plantas que sobreviven bajo condiciones normales. Debe señalarse que la transpiración se produce aún en condiciones de aire saturado, porque la temperatura foliar ante la luz solar es usualmente mayor que la temperatura del aire circundante. Por lo tanto, el interior de la hoja tendrá normalmente una presión de vapor más alta que la del aire que la rodea, incluso a 100% de humedad relativa.

### **FACTORES QUE AFECTAN LA TRANSPIRACIÓN**

Puesto que la mayor parte de la transpiración ocurre por medio de los estomas, el grado de apertura estomática es un factor de importancia primordial en su control. El contenido hídrico de la planta puede afectar la transpiración de dos maneras: 1) Indirectamente, afectando la apertura estomática; y 2) Directamente, afectando el gradiente de concentración de vapor desde las superficies celulares de la hoja al aire.

El contenido de humedad del aire (humedad relativa) ejerce un marcado efecto sobre la transpiración, pues modifica el gradiente bajo el cual se difunde el vapor de agua; así la temperatura afecta enormemente la presión del vapor de agua necesaria para saturar el aire, como se muestra en el siguiente cuadro:

<b>Presión de vapor (mm Hg) a:</b>				
<b>Temperatura °C</b>	<b>10% HR</b>	<b>50% HR</b>	<b>70% HR</b>	<b>Saturación (100% HR)</b>
<b>10</b>	<b>0.92</b>	<b>4.60</b>	<b>6.45</b>	<b>9.21</b>
<b>20</b>	<b>1.75</b>	<b>8.77</b>	<b>12.28</b>	<b>17.54</b>
<b>30</b>	<b>3.18</b>	<b>15.91</b>	<b>22.27</b>	<b>31.82</b>
<b>40</b>	<b>5.53</b>	<b>27.66</b>	<b>38.72</b>	<b>55.32</b>

Los espacios intercelulares de plantas que no están bajo tensión hídrica, probablemente se encuentran próximos a saturación la mayor parte del tiempo, mientras la humedad del aire circundante fluctúa alrededor de un valor mucho más bajo, por lo regular entre 30 y 80% de humedad relativa (HR). Así, un cambio de temperatura modificará considerablemente el gradiente de presión de vapor del interior al exterior de una hoja; 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. Puede ocurrir un cambio mucho mayor si el contenido de agua del aire permanece constante.

La velocidad del viento afecta la transpiración al influir sobre el gradiente de vapor de agua próximo a la superficie foliar. Existe una capa límite en la superficie de la hoja, a través de la cual el vapor debe difundirse hacia el exterior desde las superficies húmedas en el mesófilo y el parénquima. Mientras más delgada sea la capa límite, más se acentúa el gradiente de presión de vapor y, por consiguiente, es más rápida la transpiración.

Al perturbar la capa límite, el viento incrementa la transpiración conforme los tejidos se deshidratan y los estomas se cierran, con lo que aquélla se limita. Este efecto alcanza su máximo nivel a velocidades menores a 2 m/s (7.2 Km/h). Es probable, que esto se deba a que las velocidades leves alteran la capa límite sin que los estomas se cierren; en cambio, las altas velocidades deshidratan las plantas y éstos se cierran rápidamente, interrumpiendo así la transpiración.

El control de la transpiración se realiza mediante modificaciones morfofisiológicas, que incluyen la reducción en el tamaño de las hojas, un incremento en la presencia de los pelos epidérmicos y estomas hundidos que evitan el disturbio de la capa límite, y la consecuente reducción de la ruta de difusión del vapor de agua. Los mecanismos que reducen la transpiración bajo condiciones de estrés hídrico incluyen la caída, el enrollamiento y el plegamiento de las hojas.

### **7.3 MOVIMIENTO DEL AGUA EN EL SISTEMA SUELO-PLANTA**

A medida que la transpiración se incrementa durante el día, el potencial hídrico en el mesófilo de las células decrece. Esta disminución se transmite progresivamente a través de la planta, hasta la pared celular de los pelos radicales, con lo que se desarrolla un gradiente de potenciales hídricos de menor a mayor nivel de energía. Este gradiente es la fuerza de conducción del agua a través del sistema. El flujo del agua puede describirse como un proceso centenario, como sigue:

$$T = \frac{\psi_s - \psi_{sr}}{R_s} = \frac{\psi_{sr} - \psi_H}{R_p} = \frac{\psi_s - \psi_H}{R_s + R_p}$$

Donde:

T = Transpiración en  $\text{cm día}^{-1}$

$\psi_s$  = Potencial hídrico en el suelo

$\psi_{sr}$  = Potencial hídrico en la superficie radical

$\psi_H$  = Potencial hídrico de la hoja

$R_s$  = Resistencia al flujo del agua en el suelo

$R_p$  = Resistencia al flujo de agua en la planta

Esta ecuación indica que, al aumentar cualquiera de las resistencias, la transpiración de la planta disminuye, como sucede frecuentemente bajo condiciones de sequía.

## ANATOMÍA Y FISIOLÓGÍA DE LA HOJA Y LOS ESTOMAS

Los componentes morfofisiológicos que regulan en parte la transpiración de las plantas se encuentran en las hojas. Los elementos principales de la hoja son la epidermis y la cutícula. La primera es la envoltura de una sola capa de células que regula el movimiento del agua y gases a través de la superficie de la hoja. En la parte inferior de la epidermis se encuentran, generalmente, numerosos estomas que regulan tanto la pérdida de agua en forma de vapor como la entrada de  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis. La cutícula se encuentra sobre la epidermis; una delgada capa de cera secretada por la misma epidermis, que ayuda a proteger a la planta de la deshidratación y algunos patógenos.

El mesófilo, o parte media de la hoja, es el sistema fundamental de la misma. Se pueden reconocer dos componentes principales del mesófilo: el parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso. El primero consiste de células en una pared delgada, de forma cilíndrica y alargada con numerosos cloroplastos; por lo tanto, éste es, principalmente, el tejido fotosintético de la hoja. El parénquima en empalizada está formado de células empaquetadas, unidas unas con otras, con espacios muy pequeños de aire entre ellas. Las células de pared delgada que forman el parénquima esponjoso son de forma muy irregular y se ubican desordenadamente en el interior de la hoja formando grandes paquetes de aire que crean una continuidad gaseosa en el interior del mesófilo. Es aquí donde ocurre el intercambio de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$ .

Atravesando el mesófilo de la hoja, se encuentran los tejidos conductores de agua y nutrientes, formados por venas muy notorias que, en parte, constituyen el xilema y el floema de la planta. Cada vena está rodeada de tejido parenquimatoso, el cual forma un manojo de células a su alrededor. Las monocotiledóneas, como los zacates, tienen más o menos la misma cantidad de estomas en el haz y el envés de las hojas. En algunas dicotiledóneas, como el laurel (*Oleander spp.*), los estomas consisten en dos células guarda en forma de riñón; en las

monocotiledóneas, éstas células son más elongadas, en forma de auricular de teléfono.

La apertura de los estomas se debe a que las células guarda se hinchan cuando entra agua a su interior. Las microfibrillas de celulosa que forman la pared celular se encuentran alrededor de la circunferencia de las células guarda; su orientación es radial, desde el exterior de la célula dentro del estoma. Este arreglo de las microfibrillas se denomina *micelación radial*. Cuando la célula guarda se expande como consecuencia de la absorción de agua, no se incrementa mucho el diámetro, pero si se alarga; por lo tanto, la célula guarda forma una curvatura parcial debido a su unión con una compañera en ambos extremos.

#### **7.4 MECANISMOS DE CONTROL DE LOS ESTOMAS Y EFECTO DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LOS ESTOMAS**

¿Cuál es la causa por la cual los estomas se abren? Se considera que los cambios en el potencial osmótico provocan que las células guarda se hinchen y se abran; esto puede explicar el acuerdo con las siguientes probabilidades; si el potencial osmótico de las células guarda se hace más negativo en relación con las células de los alrededores, entonces el agua se moverá hacia el interior por un proceso osmótico, que causará un incremento en la presión interna de las células guarda.

Otra posibilidad puede ser la menor rigidez de la pared celular guarda (más elástica), por lo que se puede alargar más fácilmente, reduciéndose el potencial de presión o turgencia que permite la absorción de agua y, por lo tanto, el hinchamiento de las células guarda. Numerosos estudios indican que su potencial osmótico se hace más negativo cuando los estomas se abren, pero no hay registros de cambios en la elasticidad de las paredes celulares. Humble y Raschke (1971; en Lira, 1994) midieron el potencial osmótico de células guarda de *Vicia faba*; encontraron valores de -1.9 MPa cuando los estomas estaban cerrados, y -3.5 MPa cuando estaban abiertos. Por consiguiente, un incremento en los solutos reduce el potencial osmótico y permite una transferencia de agua desde las células adyacentes a las células guarda.

Los estomas de la mayoría de las plantas se abren al amanecer y se cierran al anochecer, permitiendo la entrada de CO<sub>2</sub> durante el día para el proceso fotosintético. Los estomas se abren completamente en aproximadamente una hora, mientras que se cierran generalmente en el transcurso de la tarde. Los estomas se cierran más rápidamente si las plantas se ponen directamente en la oscuridad. Ciertas plantas suculentas, nativas de ambientes áridos y secos (cactus), actúan de una manera opuesta: abren sus estomas en la noche, fijan CO<sub>2</sub> en ácidos orgánicos en la oscuridad y cierran sus estomas durante el día. Esta manera de absorber CO<sub>2</sub> a través de los estomas abiertos durante la noche y conservar agua es muy adecuada, debido a la poca o nula transpiración durante el día.

La densidad lumínica influye no sólo en la velocidad de apertura de los estomas, sino también en la apertura total del poro. Las bajas concentraciones de CO<sub>2</sub> causan que los estomas se abran; por lo consiguiente, la remoción de CO<sub>2</sub> de las

células del parénquima y el mesófilo durante la fotosíntesis es la principal razón de que los estomas de la mayoría de las especies se abran con la luz. Las plantas suculentas fijan  $\text{CO}_2$  en la noche y esto también causa apertura estomática. Si se aplica  $\text{CO}_2$  en hojas de plantas que no sean suculentas, sus estomas se abren ampliamente, incluso de noche. Contrariamente, las concentraciones muy altas de  $\text{CO}_2$  provocan el cierre de los estomas durante el día y la noche.

El potencial total de agua en el tejido de las hojas también ejerce un poderoso control sobre la apertura y cierre de los estomas. A medida que el potencial hídrico decrece (y se incrementa la tensión hídrica), el estoma se cierra. Este efecto predomina sobre los niveles bajos de  $\text{CO}_2$  o sobre la luz brillante; es de gran valor para las plantas pues los protege de la sequía.

Las altas temperaturas (40 a 45 °C) generalmente promueven el cierre estomático; esto puede deberse a la tensión hídrica o al incremento en la respiración, que tiende a aumentar la concentración de  $\text{CO}_2$  en el interior de la hoja. Sin embargo, en algunas plantas adaptadas al desierto, las temperaturas altas causan que los estomas se abran en lugar de cerrarse.

Los vientos fuertes incrementan la transpiración, que promueve pérdidas de agua por las hojas y que los estomas tiendan a cerrarse. Lo contrario ocurre cuando las brisas son suaves y causan una mayor apertura de los estomas.

## 7.5 ABSORCIÓN DE IONES POTASIO POR LAS CÉLULAS GUARDA

Cuando los estomas están abiertos se encuentran cantidades considerables de iones potasio ( $\text{K}^+$ ), los cuales se habían movido desde las células adyacentes, o subsidiarias, a las células guarda que rodean los poros de los estomas. Las cantidades de potasio reportadas en la vacuola de las células guarda cuando estaban abiertas, aparecen en cantidades suficientes para contribuir a su apertura. Considerando ciertos incrementos de 0.5 molal en la concentración de  $\text{K}^+$ , se determina que es suficiente soluto para reducir el potencial osmótico en cerca de -2.0 MPa. En cada caso estudiado, cuando las plantas reciben luz o radiación solar, se incrementa la concentración de  $\text{K}^+$  en las células guarda y el  $\text{CO}_2$  se difunde desde el aire exterior al interior del mesófilo de las hojas. Cuando las hojas se colocan en un lugar oscuro y sin iluminación, el  $\text{K}^+$  se mueve fuera de las células guarda y los estomas se cierran. Estas observaciones son válidas para más de 50 especies, desde musgos, helechos, coníferas, hasta monocotiledóneas y dicotiledóneas.

## 7.6 EFECTO DEL ÁCIDO ABSCÍSIKO (ABA) EN LOS ESTOMAS

En años recientes ha causado gran impacto el descubrimiento de que el ácido abscísico (ABA) ejerce un poderoso control sobre las células guarda. La aplicación de concentraciones extremadamente bajas en ABA ( $10^{-6}$  M) causa que los estomas se cierran. Hace varios años se determinó que los estomas no se cierran inmediatamente después de una situación de tensión hídrica, sino que deben transcurrir entre 10 y 15 minutos. Por lo tanto, los estomas no pierden agua directamente por la tensión hídrica, sino que responden al estímulo del ABA.

Con base en las evidencias existentes se ha desarrollado un modelo que explica los dos posibles sistemas de control estomático. Cuando la concentración de  $\text{CO}_2$  se reduce en los espacios intercelulares y por consiguiente en las células guarda, los iones  $\text{K}^+$  se mueven hacia dentro de los estomas y se abren, permitiendo que el  $\text{CO}_2$  se difunda al interior de la hoja y se satisfagan las necesidades de fotosíntesis. Si se desarrolla una tensión hídrica, comienza a parecer ABA en el agua que se mueve a las células guarda y causa que los estomas se cierren. Entonces, el grado de respuesta estomática a las concentraciones de ABA depende del nivel de concentración de  $\text{CO}_2$  en las células guarda. Así, un mecanismo provee el  $\text{CO}_2$  necesario para la fotosíntesis y el otro protege a la planta contra la pérdida excesiva de agua, a través de los estomas.

### **7.7 RESISTENCIA DE LA HOJA A LA DIFUSIÓN DE VAPOR DE AGUA**

Ya se mencionó que la diferencia más grande en el gradiente del potencial hídrico en la continuidad suelo-planta-atmósfera era la fase formada en la cámara estomática y la atmósfera. Por consiguiente, la resistencia más importante para evitar la pérdida de vapor de agua por las plantas está asociada con las hojas. En dicha figura se pueden ver varias resistencias, siendo:

- 1) La resistencia de la capa limítrofe ( $r_a$ )
- 2) La resistencia difusiva a la transferencia del vapor de agua en la hoja ( $r_l$ )
- 3) La resistencia al movimiento del vapor de agua en los espacios intercelulares y en la cavidad subestomática
- 4) La resistencia estomática ( $r_s$ )

## UNIDAD VIII

# FOTOSÍNTESIS, RESPIRACIÓN Y METABOLISMO SECUNDARIO

### 8.0 LA LUZ Y EL APARATO FOTOSINTETICO

La luz es la fuente primaria de energía para la vida sobre la tierra. La biosfera en la que vivimos en un sistema cerrado y en equilibrio constante. Ser sistema cerrado significa termodinámicamente que no intercambia materia con el exterior, pero si recibe energía. Esta energía (extraterrestre) es esencial para la dinámica tanto geológica como biológica de este planeta, que alberga algo tan genuino como es la vida. La radiación solar que llega a la tierra abarca una amplia franja del espectro radiativo electromagnético y, dentro de ella, una parte significativa (Aproximadamente un 40%) es la radiación luminosa, normalmente llamada luz. Por ejemplo un día de sol proporciona al aire libre unos 2000  $\mu\text{mol}$  de fotones de luz por metro cuadrado por segundo ( $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , en potencia unos  $1000 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ ). Una lámpara con una bombilla de 100 vatios situada a un metro de una mesa de un metro cuadrado nos proporciona unos 20  $\mu\text{moles}$  de fotones por segundo ( $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $10 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$  de luz). Así tenemos que en la energía total que llega a la superficie de la tierra en un día (8 horas de radiación en toda su superficie) es equivalente a la energía contenida en 300000 millones de toneladas de carbón, es decir, unos 100000000 millones en un año. El consumo energético mundial anual equivalente a unos 10000 millones de toneladas de carbón, es decir, es inferior en cuatro órdenes de magnitud ( $\times 10^4$ ) a la energía que nos llega del sol.

La luz es un conjunto de ondas electromagnéticas que vemos y que comprende longitudes de onda de 400 a 700 nm.

El espectro electromagnético esta constituido por ondas electromagnéticas de distinta frecuencia,  $\nu$  ( o longitud de onda,  $\lambda = 1 / \nu$  ), abarcando desde las ondas de mayor longitud y menor energía, como las ondas de radio y televisión, hasta las ondas de menor longitud y mayor energía, como los rayos gamma. La radiación luminosa ocupa una pequeña franja del espectro, que va desde los 400 a los 700 nm, y se sitúa entre las radiaciones ultravioletas (UV) y las infrarrojas (IR), y constituye la llamada radiación fotosintéticamente activa (**PAR**).

Mediante un único y complejo proceso fisiológico denominado fotosíntesis, determinamos organismos vivos autótrofos, también llamados fotoergónicos o fotosintéticos, son capaces de absorber y utilizar la energía luminosa. la fotosíntesis es un proceso distintivo del reino vegetal, que determina en buena parte los rasgos característicos de la estructura y la fisiología de las plantas. El tipo de fotosíntesis que realizan los vegetales se caracteriza por la formación de oxígeno ( $\text{O}_2$ ), como subproducto desprendido a la atmósfera. Este tipo de fotosíntesis se determina fotosíntesis oxigénica y no esta restringido a las plantas superiores, pues ocurre también en algas y en organismos procariontes como las

cianobacterias. Existe también la modalidad de fotosíntesis anoxigénica, que realizan ciertas bacterias que viven en condiciones anaerobias. Los organismos fotosintéticos transforman en biomasa la energía solar que absorben y asimilan. Anualmente, en la tierra se almacena, por fotosíntesis, el equivalente energético a 80000 millones de toneladas de carbón, lo cual corresponde a la asimilación de unas  $10^{10}$  toneladas de carbono de azúcares y otras fuentes de materias orgánica. De la biomasa vegetal, aproximadamente la mitad es sintetizada por el ecosistema terrestre (cultivos agrícolas, bosques, sabanas y matorrales), mientras que la otra mitad es producida en las capas superiores de los lagos y océanos por los ecosistemas acuáticos (fitoplancton y macrófitas). La energía acumulada en esta biomasa es luego distribuida, más o menos directamente, al resto de los organismos vivos. La fotosíntesis es un proceso biológico complejo en el que pueden distinguirse dos fases bien diferenciadas, la fase luminosa y la fase oscura; pero esta nomenclatura puede inducir en error, ya que actualmente sabemos que la luz es un factor esencial en toda fotosíntesis como elemento de regulación y control de ambas fases. Así se puede decir que existe una foto-absorción de energía y una fotoasimilación de los elementos esenciales. La primera fase es un proceso de conversión de energía electroquímica. Se inicia con la absorción de la luz por ciertos complejos pigmento-proteína denominados antenas, (cosechadores) de luz, y la posterior canalización de la energía de los fotones hacia los centros de reacción de los foto sistemas, donde la energía se transforma en una corriente de electrones entre moléculas oxido-reductoras. La reacciones de oxido-reducción producen, en último termino, dos biomoléculas estables (NADPH y ATP) que se van acumulando. Estas biomoléculas son útiles como fuente de energía asimiladora, ya que se proporcionan poder de reducción (el NADPH) y el poder de enlace (el ATP) necesarios para la siguiente fase. En la segunda fase de la fotosíntesis, se sucede toda una serie de reacciones de asimilación de elementos necesarios para la construcción biomolecular: C, H, O, N S. El elemento esencial y mayoritario en la materia orgánica es el carbono. El carbono, en la fotosíntesis, es tomado del dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) del aire. La ecuación global de la fotosíntesis es;



En esta ecuación,  $(\text{CH}_2\text{O})_n$  representa un azúcar como producto final fotosintetizado, llamado genéricamente como fotosintato o fotoasimilado. Azúcares fotintetizados muy frecuentemente son los monosacáridos glucosa y fructosa, el disacárido sacarosa, o el polisacárido almidón.

En 1900 Max Planck enunció la teoría por la que toda transferencia de energía radiante de un objeto a otro implicaba unidades “discretas” de energía a las que llamó cuantos. Las ondas electromagnéticas son radiaciones y, por tanto, se transmiten de manera cuántica en unidades discretas. La teoría cuántica de Planck se expresa matemáticamente como  $E = h \nu$ , siendo E la energía de una unidad o partícula cuántica de radiación,  $\nu$  la frecuencia de la radiación (es decir el número de ondas transmitido por unidad de tiempo) y h una constante (constante de Planck de valor  $h = 6.6262 \times 10^{-34}$  J s). En el cuadro siguiente se presenta el



cálculo de la energía de la luz de varias longitudes de onda dentro del arco cromático, entre 700 y 400 nm. También, se incluye para ilustración un cálculo de la energía de una radiación más larga, infrarroja (IR), y de otras dos cortas, ultravioletas (UV). La energía de un fotón es muy pequeña y, por ello, a menudo, en vez de expresarse en julios (J), se puede expresar en electrones voltios (eV), que es una unidad de energía más pequeña, definida como la energía adquirida por un electrón (unidad de carga elemental) cuando se mueve a través de un potencial de 1 voltio:  $1 \text{ eV} = 1.6022 \times 10^{-19} \text{ J}$ . De este modo, un fotón rojo de 700 nm tiene una energía de 1.77 eV.

Cuadro 9-1 color, frecuencia, longitud de onda y energía de los fotones de radiación visible, infrarroja y ultravioleta.

color	Frecuencia $\nu \times 10^{-15}(\text{s}^{-1})$	Longitud de onda $\lambda$ (nm)	Energía (eV . fotón <sup>-1</sup> )	Energía (KJ . mol fotones <sup>-1</sup> )
infrarrojo	0.300	1000	11.24	120
rojo	0.428	700	1.77	171
naranja	0.484	620	2.00	193
amarillo	0.517	580	2.14	206
verde	0.566	530	2.34	226
azul	0.638	470	2.64	255
violeta	0.749	400	3.10	299
UV cercano	1.000	300	4.14	399
UV lejano	1500	200	6.21	599

El espectro de absorción de los pigmentos fotosintéticos más comunes son las clorofilas a y b. Los espectros de absorción facilitan información valiosa sobre las propiedades íntimas de las moléculas y sobre su entorno inmediato. Por ello, son de enorme utilidad y tienen numerosas aplicaciones en el estudio de la materia, tanto viva como inanimada.

Los principales pigmentos fotosintéticos son las clorofilas (verdes) y los carotenos (amarillo - anaranjados).

Estos pigmentos no están libres en el aparato fotosintético, sino que se encuentran engarzados dentro de las proteínas fotosintéticas formando los complejos pigmento - proteína. El pigmento fotosintético más importante es la clorofila, ya que es la biomolécula cromófora que interviene más directamente en el proceso de absorción y conversión de la energía luminosa. Existen distintos tipos de clorofilas, pero todos se caracterizan por tener un anillo tetrapirrólico cíclico, tipo porfirina (similar al grupo hemo), con un catión metálico de magnesio ligado en el centro del anillo ( $\text{Mg}^{2+}$ ). También tienen en su estructura una larga cadena hidrófoba de fitol que les facilita el anclaje dentro de zonas o estructuras poco polares. Debido a esta estructura molecular, las clorofilas son capaces de absorber las radiaciones luminosas en la zona del azul y también en la zona del

rojo; por ello son de color verde, dando al mundo vegetal su color tan propio y característico.

Los carotenoides son compuestos de cuarenta átomos de carbono ( $C_{40}$ ) que tienen una estructura principal lineal con grupos metilo laterales cada cuatro carbonos. Los carotenoides con algún grupo oxigenado se denominan xantofilas, mientras que los hidrocarburos sin oxígeno son los carotenos. Los principales carotenoides presentes en todo cloroplasto vegetal son  $\alpha$ -caroteno,  $\beta$ -caroteno y 5 xantofilas: luteína, violaxantina, anteraxantina, zeaxantina, y neoxantina. De modo secundario, también tienen la función de ser antenas alternativas, sobre todo en el espectro de la luz entre 450 y 500 nm, en el cual las clorofilas absorben poco. Por absorber en esta zona de el espectro, que corresponde a la luz azul-verde, los carotenoides de los cloroplastos son de colores amarillos y anaranjados. Estructuración del aparato fotosintético vegetal.

Las hojas son el órgano vegetal especializado en realizar la fotosíntesis. Las hojas generalmente planas, como pequeños paneles solares que se pueden orientar a los rayos solares para tratar de absorber de modo óptimo toda la luz que necesitan. Además, las plantas habitualmente tienen muchas hojas pequeñas para lograr otras ventajas funcionales: a) distintas hojas pueden tomar distintas orientaciones, adaptándose a la incidencia luminosa que cambia a lo largo del día con el movimiento del sol, y b) la disipación térmica en un elemento sometido a radiación solar es mucho más eficaz si es pequeño y tiene, proporcionalmente, una gran superficie en contacto con el aire.

Para estudiar y entender propiamente la fisiología o funcionamiento del aparato fotosintético vegetal, es necesario localizar y caracterizar estructuralmente dicho aparato. La primera fase de la fotosíntesis es una fase de conversión de energía que incluye la formación de una cadena redox de transferencia de electrones y la consecuente generación de un gradiente de concentración de protones. Los tilacoides contienen los complejos proteínicos que llevan a cabo ese manejo de electrones y protones imprescindible para la conversión energética.

Los complejos proteínicos incluidos en los tilacoides son cuatro y, por su complejidad estructural y funcional y gran tamaño molecular, se pueden llamar macro-complejos. Los tres primeros están implicados en la transferencia electrónica a lo largo de la membrana y en la transferencia protónica a través de la membrana (del estroma al lumen). Para realizar estas transferencias, estos complejos contienen engarzadas en su esqueleto proteínico una serie de moléculas, átomos o agrupaciones atómicas que tienen capacidad redox reversible. Dos de estos complejos son, además, fotosistemas, es decir, sistemas capaces de absorber y transformar la energía fotónica en energía electroquímica redox. Se llaman fotosistema I y fotosistema II. El tercer complejo es un sistema conector entre los dos fotosistemas, llamado complejo citocromo  $b_6/f$ . Un cuarto complejo proteínico distinto a los otros porque no interviene en las transferencias citadas, sino que utiliza el gradiente de protones que los otros complejos han formado a través del tilacoide. Los protones, al fluir de vuelta al lumen al estroma a favor del gradiente, proporciona una energía (fuerza protón motriz) que el cuarto complejo utiliza para sintetizar ATP, a partir del ADP y  $P_i$ . Este complejo, es por ello, una ATP sintasa (ATPasa). El ATP es una biomolécula útil para multitud de

trabajos metabólicos y celulares, es decir, es combustible bioquímico estable casi universal.

El fotosistema II es un macro-complejo que, por su actividad bioquímica, puede ser denominado agua-plastoquinona oxido-reductasa, ya que, enzimáticamente, cataliza la oxidación del agua y la reducción de la plastoquinona, ambas fotoinducidas. Este fotosistema se encuentra en todos los organismos verdes y cianobacterias. En él suceden dos procesos de especial significación para el conjunto de la fotosíntesis: 1) la primera separación de carga, consecuencia de la transducción de energía luminosa en energía redox, es decir, la transformación del flujo fotónico en flujo electrónico. Con la primera separación de carga se inicia el transporte electrónico fotosintético, y 2) la hidrólisis del agua, que da electrones y protones y también da lugar a oxígeno molecular liberado como producto residual de la reacción. El fotosistema I por su función enzimática puede ser denominado plastocianina-ferredoxina oxido-reductasa, ya que interviene en la parte final de la transferencia electrónica fotosintética tomando los electrones de la proteína del lumen plastocianina y cediéndolos a la proteína del estroma ferredoxina.

El complejo citocromo  $b_6f$ , tiene como función principal conectar los dos fotosistemas, oxidando el plastoquinol ( $PQH_2$ ) producido en el fotosistema II y reduciendo la plastocianina (Pc) que se oxidara en el fotosistema I. Este complejo no es exclusivamente fotosintético, ya que es análogo a la ubiquinol-citocromo c reductasa de la membrana respiratoria de mitocondrias y bacterias. De hecho, las bacterias fototrópicas purpúreas utilizan esta última proteína tanto para respiración como para fotosíntesis, y lo mismo se ha descrito con el citocromo  $b_6f$  en cianobacterias, procariotas que realizan fotosíntesis oxigénica.

La ATP sintasa es un complejo enzimático con una parte en el tilacoide y otra en el estroma. La síntesis fotoinducida del ATP sucede tras la cadena redox fotosintética y es canalizada por el complejo enzimático ATP sintasa (o, simplemente, ATPtasa).

## 8.1 UTILIZACIÓN DE LA ENERGÍA LUMINOSA EN LA FOTOSÍNTESIS

Para que la fotosíntesis funcione, es esencial que una parte del aparato biomolecular fotosintético sea sensible a la luz. Esta fotosensibilidad viene dada por la existencia de sistemas moleculares que son capaces de absorber la luz (energía luminosa), transmitir la energía absorbida y convertirla (o transducirla) en una energía no radiante, estable y acumulable, como es la energía química.

El sistema o unidad básica esencial para el funcionamiento de todo aparato fotosintético es, precisamente, el fotosistema, el cual es capaz de realizar todos estos pasos de absorción, transmisión y conversión. Funcionalmente, un fotosistema está constituido por un elemento nuclear o central llamado centro de reacción, hacia donde se canaliza la energía de excitación y donde esta energía pasa a transformarse en energía química de tipo redox (-/+ ) mediante una cadena de transportadores de electrones. Asociado a este elemento central, el fotosistema tiene un elemento llamado antena, que es colector o cosechador de luz porque es capaz de absorber los fotones que le llegan cuando está sometido a iluminación y, luego, transmite la energía absorbida en forma de excitones hasta el centro de reacción.

Los dos fotosistemas de plantas, fotosistema I y fotosistema II, están constituidos por un centro de reacción al que se asocia, respectivamente, un complejo antena LHCI y LHCII. Tanto las antenas como los centros de reacción tienen pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides) como elementos fotosensibles, es decir moléculas que absorben parte de la radiación luminosa. Por otro lado, los centros de reacción incluyen en sus polipéptidos centrales toda una serie de elementos o grupos redox especiales que realizan el transporte electrónico fotosintético originado tras la conversión energética de excitones en electrones.

De esta manera se tiene un esquema de Z que incluye los dos fotosistemas y el resto de los elementos que completan la cadena fotosintética de  $H_2O$  a NADP.

## FOTORREGULACION Y FOTOINHIBICION DEL APARATO FOTOSINTÉTICO

¿Cómo regulan las plantas el uso de su primera fuente, la luz?

Las plantas no pueden moverse para huir de la luz cuando llega en exceso o para buscarla cuando falta en una zona sombreada.

La energía luminosa del sol que llega y es absorbida por una planta solo puede seguir dos caminos o vías posibles: 1) ser transformada eficazmente en otra forma de energía acumulable (energía química) mediante el proceso de conversión foto electroquímica de la fotosíntesis; ó 2) ser disipada por conversión a otras formas de energía radiante no acumulable (como radiación de la luz fluorescente o radiación de calor).

Estas dos vías están en continuo equilibrio y en relación inversa: cuando aumenta la primera (transformación eficaz) disminuye la segunda (disipación), y viceversa. La tasa global fotosintética de una planta sana y con suficientes nutrientes inorgánicos aumenta linealmente desde la oscuridad con la cantidad de luz (o densidad del flujo fotónico, PPF) hasta llegar a un nivel de saturación, en el cual la energía sobrante no puede ser utilizada. El nivel de saturación depende de las características propias de cada especie o variedad y del estado fisiológico y condiciones nutricionales específicas para cada planta. La luz en exceso tiene que ser disipada porque, si no, puede “quemar” la planta. De hecho, en esto consiste propiamente el fenómeno fisiológico denominado fotoinhibición, en el cual el daño provocado por la excesiva luz hace disminuir la tasa fotosintética de las plantas.

De todos los fotosistemas conocidos, el fotosistema II es el que tiene que realizar un mayor trabajo energético (medido en  $\Delta E'_0$ , aproximadamente 2 voltios por cuanto de luz absorbido), ya que tiene que ser capaz de oxidar el agua (a un potencial redox de aproximadamente -1.2 V) y reducir una feofitina (a un potencial redox de aproximadamente +0.7 V). Todo el resto de fotosistemas conocidos, incluyen todo el fotosistema I de plantas, ejerce un trabajo energético menor de 1.7 V ( $\Delta E'_0$ ). Por ello, se puede decir que el fotosistema II es el punto flaco del aparato fotosintético, como el filamento de una bombilla que es lo primero que se puede romper.

Por estas propiedades, el fotosistema II es el centro fotosensible regulador más importante de la actividad fotosintética, siendo su fotosensibilidad el medio de control que tienen las plantas para <<encender>> o <<apagar>> el proceso de transformación de energía luminosa en energía electroquímica. Cuando la

intensidad de luz sobrepasa la capacidad de absorción y transformación de la planta, toda una serie de mecanismos de desacoplamiento y desactivación se suceden en torno al fotosistema II, con el objeto de maximizar la disipación de energía y minimizar el daño global sobre el aparato fotosintético y, así, proteger la planta. Además, para mantener la función a pesar del daño, la planta tiene toda una maquinaria de reparación que arregla continuamente el daño sufrido.

De hecho, el fotosistema II resulta dañado con relativa frecuencia, concretamente con su polipéptido central D1. La ruptura del polipéptido es una manera de proteger todo el complejo, a modo de un fusible que evita que todo el sistema se <<queme >> y solo necesite un recambio puntual. De este modo, las plantas han minimizado el daño, centrándolo en un solo polipéptido de los más de veinte que contiene el fotosistema II.

La proteína D1 forma parte del centro de reacción del fotosistema II y en su estructura molecular se insertan como grupos prostéticos: clorofila, feofitina, caroteno y quinona, las moléculas implicadas en los primeros pasos del transporte electromagnético. Cuando los mecanismos de desacoplamiento o de reparación fallan o no son suficientes para aguantar la intensidad de energía luminosa que llega a una planta, esta sufre el citado proceso de fotoinhibición real que disminuye su eficacia fotosintética y su capacidad asimiladora. Estos procesos fotoinhibitorios pueden disminuir drásticamente la producción vegetal y, a menudo, están inducidos por combinación de un exceso de luz con distintos tipos de estrés nutricional, como estrés por falta de agua (hídrico), estrés por falta de algún nutriente esencial (nitrato, hierro, etc.), estrés por exceso de sales en el suelo (salino).

Los mecanismos de desacoplamiento permiten la disipación de energía en exceso y protegen contra la fotoinhibición, se ha visto como se pueden distinguir dos pasos para la asimilación de energía fotosintética: 1) La absorción y transferencia de fotones en las antenas; 2) La conversión fotoeléctrica y transferencia redox de electrones en los centros de reacción de los fotosistemas. En correspondencia con estos dos pasos existen dos mecanismos de desacoplamiento que permiten disipar la energía: 1) Mecanismos de desacoplamiento de la transferencia de fotones en las antenas; esto es, el aumento de la emisión de fluorescencia es un modo de disipar la energía en las antenas, las clorofilas son los pigmentos que tienen la propiedad de poder extinguir su estado excitado emitiendo energía en forma de una luz de mayor longitud de onda que la que absorben, esta emisión se llama fluorescencia; 2) Mecanismos de desacoplamiento de la transferencia de electrones en los centros de reacción; Los flujos cíclicos de electrones en torno a los centros de reacción son también válvulas de escape en situaciones fotoinhibitorias.

## **8.2 FIJACIÓN DE CO<sub>2</sub> Y BIOSÍNTESIS DE LOS FOTOASIMILADOS**

Los organismos autótrofos, entre los que se incluye la mayoría de vegetales, constituyen la puerta por la que energía y materia se incorporan a la biosfera. Por otro lado, estos organismos son capaces de transformar la energía lumínica procedente del sol en energía química utilizable para las reacciones metabólicas. Por otra parte, el dióxido de carbono asimilado en los órganos fotosintéticos

constituye, junto con el hidrógeno procedente del agua y los elementos minerales absorbidos por las raíces, la base estructural del crecimiento de los vegetales y, en consecuencia, de la producción primaria de los ecosistemas y la biosfera. Es así como la fotosíntesis es un proceso fundamental para la vida en la tierra. Entre las múltiples aplicaciones derivadas del conocimiento o la manipulación de la fotosíntesis se incluyen:

- 1) La mejora de la producción de los cultivos
- 2) La comprensión de las diferencias de productividad en diferentes ecosistemas
- 3) La predicción de los efectos de cambios ambientales sobre la composición y productividad de las comunidades vegetales

La fotosíntesis es un proceso complejo, en el que intervienen múltiples reacciones bioquímicas que, en conjunto, requieren de elevada energía ( $2879 \text{ KJ mol}^{-1}$ ). En las plantas terrestres, el  $\text{CO}_2$  se incorpora desde la atmósfera a través de los estomas, en las algas y plantas acuáticas, procede del  $\text{CO}_2$  disuelto en el agua circundante, la producción de un mol de carbohidrato (hexosa) requiere el consumo de seis moles de dióxido de carbono y seis de agua, el proceso lleva asociada la liberación de seis moles de oxígeno al ambiente.

## FOTOSINTESIS EN LOS CLOROPLASTOS: EL CICLO DE CALVIN

El ciclo fotosintético de reducción del carbono (CFRC) fue dilucidado en los años cincuenta gracias al uso de  $^{14}\text{C}$ , de esta manera se puede analizar el ciclo de la siguiente forma (**ver ciclo de Calvin**).

## REGULACION DE LA ASIMILACION DEL $\text{CO}_2$

La regulación de la Rubisco condiciona la asimilación de  $\text{CO}_2$ . La Rubisco constituye alrededor del 50% de la proteína soluble de las hojas de las plantas y, de hecho, se considera la proteína más abundante en la naturaleza, se trata de una proteína de peso molecular (PM) 550 000 Da, compuesta por ocho subunidades de PM 55 000 Da y ocho de PM 14 000 Da. Cada subunidad grande (PM 55 000 Da) contiene un centro activo, de modo que existen ocho centros activos por molécula de rubisco. Esta estructura corresponde a eucariotas y algunos procariontes. Sin embargo, en organismos más primitivos existen otras estructuras menos complejas. Así, muchas bacterias poseen una rubisco constituida por solo 4 subunidades grandes y 4 pequeñas, lo que significa disponer de solo 4 centros activos. En *Rhodospirillum rubrum* la estructura se simplifica a dos subunidades grandes y dos pequeñas con un total de dos centros activos. Estas variaciones en cuanto a la complejidad se corresponden en general con variaciones en la eficiencia. Las enzimas con 8 sitios activos muestran una afinidad por el  $\text{CO}_2$ , 90 ó 100 veces superior a la afinidad por el  $\text{O}_2$  mientras que en la rubisco de *Rhodospirillum* esta afinidad es de solamente 10 veces superior. En general, se considera que las formas de rubisco más elementales y de menor especificidad se corresponden con las formas de vida más arcaicas y, por tanto, formadas en atmósferas extraordinariamente ricas en  $\text{CO}_2$  y pobres en  $\text{O}_2$  respecto a las actuales. En condiciones óptimas, la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  no resulta un factor limitante para la fotosíntesis y, aunque la proporción  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  es

siempre baja (ya que la concentración de  $O_2$  en la atmósfera es del 21%, mientras que la de  $CO_2$  es de tan solo 0.035-0.036 %) la mayor afinidad de la rubisco por el  $CO_2$  (constante de Michaelis-Menten,  $K_M = 12 \mu M$ ) frente al  $O_2$  ( $K_M = 250 \mu M$ ) hace que la concentración de  $CO_2$  sea suficiente para permitir la carboxilación. Sin embargo, en condiciones en las que se produce cierre de estomas la concentración de  $CO_2$  en el sitio de la carboxilación puede disminuir considerablemente, por tanto, disminuye la proporción  $CO_2/O_2$ , de modo que la velocidad de la fotosíntesis se ve limitada por este factor. Así tenemos que, el papel clave de la rubisco en la fotosíntesis se refleja por la diversidad de elementos que intervienen en su regulación.

La tasa de fotosíntesis también está regulada por el uso y transporte de asimilados. La capacidad de la planta para usar los productos de la fotosíntesis es limitada y puede reducir las tasas de asimilación de  $CO_2$  en las hojas. Este efecto fue observado al alargar extremadamente el periodo de iluminación en plantas en condiciones ideales de cultivo (saturación de luz y  $CO_2$ ), de manera que tienen lugar elevadas tasas de fotosíntesis, cercanas a la máxima capacidad de la hoja, las cuales disminuyen con el tiempo cuando, por alguna razón, la capacidad de utilización de los fotoasimilados está reducida, esto es, cuando la producción de triosas-fosfato en el cloroplasto excede la capacidad de utilizar sacarosa y almidón.

La síntesis de sacarosa y almidón son procesos dependientes de las concentraciones de  $CO_2$  y  $O_2$ , a través de los efectos de estos gases en la rubisco y, por tanto, en la producción posterior de triosas-fosfato. Sin embargo, los procesos de la utilización de sacarosa y almidón no dependen de  $CO_2$  y  $O_2$  y la limitación de la fotosíntesis por exceso de triosas-fosfato se detecta porque la tasa de fotosíntesis no aumenta al elevar la concentración de  $CO_2$  o reducir la de  $O_2$ .

La tasa de síntesis de sacarosa y almidón determina la rapidez del ciclo de fosfato inorgánico. La síntesis de sacarosa en el citoplasma libera fosfato inorgánico, que vuelve al cloroplasto. En muchas plantas, la capacidad de síntesis de almidón es muy inferior a la capacidad fotosintética por lo que en condiciones de elevada iluminación y alta concentración de  $CO_2$ , la tasa de fotosíntesis está fuertemente determinada por la capacidad de síntesis de sacarosa y la consecuente regeneración de fosfato inorgánico necesario dentro del cloroplasto para la síntesis del ATP.

Esta regulación explica también la frecuente observación de tasas de fotosíntesis más elevadas en las hojas cercanas a los frutos (sumideros de fotoasimilados), y el efecto negativo de escisión de los sumideros (frutos, tubérculos) sobre la tasa de fotosíntesis. La manipulación de las plantas para incrementar la utilización de los asimilados puede aumentar la tasa de fotosíntesis de las hojas. En la mejora genética clásica, la selección por tamaño y calidad del fruto ha producido plantas en las que la utilización de asimilados es más intensa.

Recientemente, se ha conseguido manipular genéticamente la expresión de la enzima sacarosa-fosfatasa (SPS) enzima clave en la síntesis de sacarosa consiguiéndose plantas transgénicas de tomate que sobreexpresaban genes de SPS procedentes de maíz. Estas plantas, en condiciones de elevada iluminación y alta concentración de  $CO_2$  mostraron incrementos significativos de sus tasas de fotosíntesis con respecto a las plantas nativas. La capacidad de transferir,

mediante ingeniería genética, mayor capacidad de utilización de los productos de la fotosíntesis parece una de las vías más prometedoras para incrementar la fotosíntesis y, en consecuencia, la producción de los cultivos, máxime en una atmósfera que incrementa progresivamente su concentración de CO<sub>2</sub>.

## **FACTORES QUE AFECTAN LA FOTOSÍNTESIS**

### **8.4 RESPIRACIÓN**

#### **FISIOLOGÍA DE LA RESPIRACIÓN EN LAS PLANTAS**

La respiración vegetal es el conjunto de reacciones mediante las cuales los azúcares sintetizados durante la fotosíntesis son oxidados a CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O y la energía liberada es transformada mayoritariamente en ATP. Las proteínas y los ácidos grasos también son oxidados, aunque, por lo general, en menor medida que los azúcares. La energía obtenida a través de la respiración, almacenada en forma de ATP, es utilizada para crecimiento de los órganos vegetales y de la planta, el mantenimiento de las estructuras existentes, el transporte de metabolitos e iones, la regeneración de proteínas y los procesos de reparación. Además de la síntesis de ATP, la respiración genera toda una serie de compuestos de carbono intermedios que son precursores de aminoácidos y otros compuestos intermediarios en la síntesis de ácidos grasos, porfirinas (clorofila, citocromos), pigmentos (carotenoides, flavonoides), pared celular y compuestos aromáticos para la síntesis de lignina.

El conjunto de reacciones que conforman la respiración comprende la glucólisis, la vía de oxidación de las pentosas fosfato, el ciclo de los ácidos tricarbónicos, la oxidación del poder reductor (NADH) y la fosforilación oxidativa de ADP para la génesis de ATP.

#### **VÍAS METABÓLICAS**

Las vías metabólicas de la respiración pueden dividirse en cuatro etapas:

- 1) Se produce la degradación del almidón y la sacarosa, obtenidos durante la fotosíntesis, para formar fructosa-1,6 bisfosfato.
- 2) La fructosa-1,6 bisfosfato es oxidada hasta piruvato a través de la vía glucolítica.
- 3) El piruvato entra en la mitocondria donde es oxidado hasta CO<sub>2</sub> por medio del ciclo de Krebs o ciclo de los ácidos tricarbónicos, produciéndose la mayor parte del NADH.
- 4) El NADH es finalmente utilizado por la cadena de transporte electrónico mitocondrial para producir ATP.

Asimismo, la vía de las pentosas fosfato complementa la vía glucolítica utilizando la glucosa-6-fosfato como sustrato para dar lugar a fructosa-6-fosfato como sustrato para dar lugar a fructosa-6-fosfato y gliceraldeído-3-fosfato, ambos intermediarios de la vía glucolítica.

El almidón es el producto de reserva de carbohidratos más importante de toda la planta y se almacena en forma de gránulos insolubles en los plastidios (ya sean cloroplastos o amiloplastos). Su síntesis se lleva a cabo mediante el proceso de



fotosíntesis. El almidón está formado por unidades amilosa, moléculas de glucosa unidas linealmente mediante enlaces  $\alpha(1-4)$  y amilopectina, moléculas de glucosa unidas linealmente mediante enlaces  $\alpha(1-4)$  con ramificaciones formadas por enlaces  $\alpha(1-6)$ .

El producto final de la hidrólisis del almidón es la glucosa; sin embargo, la sacarosa es el producto fotosintético más utilizado para el transporte de carbohidratos a través de la planta. La sacarosa está compuesta por una molécula de glucosa y una fructosa. Para dar inicio al proceso de la respiración, la sacarosa debe ser inicialmente hidrolizada mediante uno de los enzimas citosólicos distintos: a) la invertasa o, b) la sacarosa cintaza.

Las reacciones que componen la glucólisis tienen lugar en el citoplasma y sus productos finales son los ácidos pirúvico y málico. Mediante la glucólisis, cada hexosa (monosacárido de seis carbonos) obtenida mediante la degradación de almidón y sacarosa se convierte en dos compuestos de tres carbonos ( $C_3$ ). Sin embargo, la glucólisis de las plantas también pueden terminar en compuestos  $C_4$ , como el malato.

El piruvato puede utilizarse posteriormente en el ciclo de los ácidos tricarboxílicos (respiración aeróbica), o en la fermentación anaeróbica. Tanto el malato como el piruvato son transportados hacia el interior de la mitocondria para formar parte del ciclo de Krebs. En condiciones aeróbicas normales, el ácido pirúvico es el sustrato principal del ciclo de Krebs que tiene lugar en la mitocondria. Sin embargo, en condiciones anaeróbicas (falta de oxígeno), el ácido pirúvico se metaboliza a través del proceso de la fermentación. Mediante el ciclo de los ácidos tricarboxílicos se convierte en una molécula de ácido pirúvico en 3 moléculas de  $CO_2$ , 4 moléculas de NADH y una molécula de ATP, además de reducirse una molécula de Ubiquinona.

La función principal de la cadena de transporte electrónico es convertir el poder reductor, en forma NADH y succinato, en moléculas de ATP para su posterior utilización en otras reacciones celulares (síntesis, transporte iónico). Para ello, se utiliza el transporte electrónico a través de las diferentes proteínas insertadas en la membrana interna mitocondrial para translocar protones ( $H^+$ ) al espacio entre la membrana interna y externa. Este gradiente protónico sirve, posteriormente, para llevar a cabo la síntesis de ATP. La vía alternativa recibe el nombre de vía citocrómica, con la que compite por los electrones de la Ubiquinona para reducir el oxígeno del agua, sin embargo, la oxidasa alternativa no transporta protones hacia el exterior de la membrana, por lo que toda la energía asociada a la oxidación de ubiquinol se pierde en forma de calor.

Las plantas son resistentes al cianuro gracias a la existencia de una oxidasa alternativa. Una de las características diferenciales en la respiración de las plantas en relación con los animales superiores, es su resistencia al cianuro. Esta característica es debida a la presencia de una enzima adicional que reduce el oxígeno a agua utilizando electrones provenientes de la Ubiquinona reducida como fuente de poder reductor, ya que coexiste con la citocromo c oxidasa sensible al cianuro. La función fisiológica de esta oxidasa alternativa es desconocida, la única función que hasta el momento se le atribuye, está relacionada con la floración de los espádices de la familia de las aráceas. En este

caso muy particular, y en el momento de la floración, el espádice respira la mayor parte de sus reservas a través de la oxidasa alternativa, produciéndose un elevado aumento de temperatura del espádice, que llega a ser 10°C por encima de la temperatura ambiente. Este aumento de temperatura produce un desprendimiento de compuestos aromáticos volátiles que atraen a los insectos para llevar a cabo la polinización.

En todas las células, ya sean fotosintéticas o no fotosintéticas, existen también muchas interacciones entre las diferentes vías metabólicas de respiración, entre las que destacamos algunas:

- La vía glucolítica y la de las pentosas fosfato tienen varios puntos en común. En un principio, al degradarse la sacarosa, se forman una glucosa y una fructosa que se convierten en glucosa - 6 - fosfato y fructosa - 6 - fosfato, sustrato de las vías de las pentosas fosfato y la glucólisis, respectivamente, y que pueden intercambiarse mediante la enzima hexosafosfato isomerasa. Asimismo, los productos de la vía de las pentosas fosfato son el 3-p-gliceraldehído y la fructosa -6-p, ambos intermediarios de la vía glucolítica.
- La vía glucolítica y el ciclo de Krebs mantienen una estrecha relación debido a que el producto de la glucólisis (piruvato) es el sustrato inicial del ciclo de Krebs. Un aspecto importante del piruvato es su transporte al interior de la mitocondria y las diferentes reacciones de las cuales el ácido pirúvico es sustrato.
- El ciclo de Krebs y la cadena de transporte electrónico mitocondrial también guardan una estrecha relación. En primer lugar, el producto principal del ciclo de Krebs es uno de los sustratos principales de la mitocondria y en segundo lugar, una de las enzimas del ciclo de Krebs, la succinato deshidrogenasa, se encuentran en la membrana mitocondrial formando simultáneamente parte intrínseca de la cadena de transporte electrónico, poniendo de manifiesto la estrecha relación entre las dos vías metabólicas.

Muchos de los productos intermedios de la respiración son sustratos, o fuente de energía de las vías de síntesis de muchos otros productos, las hexosas proporcionan esqueletos de carbono para la síntesis de productos que se utilizan en la formación de la pared celular, las triosasfosfato son la base de los glicéridos y de aminoácidos, como serina o cisteína, que se utilizan en la síntesis de las proteínas. El Fosfoenolpiruvato (PEP) es el sustrato para la síntesis de compuestos fenólicos, como la tirosina, la fenilalanina o las auxinas, finamente a partir del ácido pirúvico, se produce el aminoácido alanina. En cuanto a los componentes del ciclo de Krebs, encontramos que a partir del ácido  $\alpha$ -cetoglutarico, se sintetiza el ácido glutámico, a partir del cual se forman la clorofila, los citocromos y los fitocromos. A partir del ácido oxalacético se forma el ácido aspártico, el cual genera la asparragina y las pirimidinas esenciales para la síntesis de los ácidos nucleicos. La eritrosa-4-fosfato se utiliza en la síntesis del ácido siquímico el NADPH generado en el ciclo de las pentosas fosfato es vital para todas las reacciones de biosíntesis que se llevan a cabo en las células.

## REGULACIÓN DE LA RESPIRACION

La primera reacción fuertemente regulada en la vía glucolítica es la del paso de fructosa-6-fosfato a fructosa-1,6-bisfosfato y viceversa. El balance global de la actividad de las tres enzimas que lo catalizan, determina cual de las dos vías, la glicólisis (consumo de glucosa) o la gluconeogénesis (síntesis de la glucosa), es la predominante. Todos los intermediarios de la vía glucolítica, pero en forma especial el Fosfoenolpiruvato (PEP), inhiben la fosfofructoquinasa (PFK) de modo retroactivo. Asimismo, el ATP y NADH también inhiben la actividad de la PFK, mientras que el Pi actúa como activador. La fructosa-2,6-bisfosfato activa la enzima fosfofructofosfortransferasa (PFK) e inhibe la fructosa-1,6-bisfosfatasa.

Otro punto fuertemente regulado de la glucólisis es el paso de Fosfoenolpiruvato a piruvato mediante la piruvatoquinasa. Esta reacción es activada por ATP. Además, debe tenerse en cuenta que una acumulación de piruvato disminuye la velocidad de reacción. La disponibilidad del oxígeno desempeña un papel importante en la utilización del piruvato en la fermentación, el transporte del piruvato hacia el interior de la mitocondria también es el punto de regulación de la respiración. La glucosa-6-fosfato deshidrogenasa es inhibida por NADPH y estimulada por NADP. El ciclo de Krebs muestra una fuerte regulación en su reacción inicial. La enzima piruvato deshidrogenasa esta altamente regulada por mecanismos fosforilación. La enzima esta desactivada en estado fosforilado, mientras que esta activado desfosforilado.

Otras de las enzimas claves en el ciclo de Krebs es la succinato deshidrogenasa, que transfiere en el reductor a la Ubiquinona de la membrana mitocondrial. La actividad de esta reacción se ve disminuida si el estado de reducción de la Ubiquinona es elevado, con lo que se produce un enlazamiento del ciclo de Krebs. La cadena de transporte de electrones tiene diversos puntos de control. Aquellas reacciones que llevan a cabo el trasiego de protones ( $H^+$ ) hacia el espacio ínter membranoso, se ven afectadas por el gradiente protónico existente entre este espacio y la matriz mitocondrial. Finalmente, la ATPsintasa que esta regulada principalmente por la disponibilidad de sus sustratos ADP y Pi, es la que regula de forma activa el gradiente de protones transmembrana y, por ende, determina en parte la actividad de la cadena de transporte electrónico mitocondrial (control respiratorio). Es importante tener en cuenta que, en plantas, la síntesis de ATP no es la única función de la respiración y que pueden existir situaciones en las que sea necesario mantener el metabolismo respiratorio activo, para obtener esqueletos de carbono, aún cuando la concentración de ATP sea alta.

Es conveniente remarcar que no todos los tejidos ni todas las células de una planta son fotosintéticos y que dependen del aporte de compuestos de carbono por parte de otras células fotosintéticas que les proporcionen energía necesaria para poder subsistir. Por ejemplo; una planta en fase de crecimiento rápido tiene una demanda energética alta y sus tasas respiratorias aumentarán si dispone de suficiente sustrato. Al mismo tiempo, habrá una demanda de fotoasimilados para la producción de ATP y de precursores de carbono para el crecimiento. Si, por el contrario, la demanda energética es baja, la respiración estará reducida y controlada principalmente por la disponibilidad de ADP.

## RESPIRACIÓN A NIVEL DE LA PLANTA ENTERA

Tanto la emisión de  $\text{CO}_2$  como el consumo de  $\text{O}_2$  pueden ser utilizados para medir la tasa de respiración de las plantas. Si se mide simultáneamente el intercambio gaseoso entre  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  se puede calcular el cociente respiratorio (RQ), que es la relación entre las moléculas de  $\text{CO}_2$  emitido y las moléculas de  $\text{O}_2$  utilizado. En el caso de la oxidación de la glucosa, el volumen de  $\text{O}_2$  consumido es igual al volumen de  $\text{CO}_2$  producido:



Y el valor de RQ es igual a 1.0. Por lo general, cuando una planta respira carbohidratos, el valor de RQ es cercano a la unidad. Si por el contrario, el compuesto oxidado es un ácido graso como el ácido oleico, el RQ para esta reacción es de  $18 \text{CO}_2/25.5 \text{O}_2 = 0.71$ . Si los sustratos respiratorios son ácidos orgánicos, el valor de RQ tendrá un valor mayor que la unidad por que el grado de oxidación de estos compuestos es mayor que el de los azúcares.

Así, el valor RQ es una medida dependiente del contenido de carbono, hidrógeno y oxígeno que tiene el sustrato utilizado en la respiración de la mayoría de las semillas tiene un  $\text{RQ} < 1$  durante la germinación, lo que indican que se esta utilizando las reservas grasas (compuestos poco oxidados) para reducir energía.

En hojas, el valor medio de RQ es 1.05, sugiriendo que el sustrato respiratorio mayoritario son los azúcares. El RQ también refleja la actividad de otros procesos metabólicos, Por ejemplo, durante la reducción asimilatoria del nitrato se producen simultáneamente ácidos orgánicos y  $\text{CO}_2$  lo que conlleva un valor de  $\text{RQ} > 1$ . Como caso extremo se encuentran las raíces que forman asociaciones simbióticas para asimilar el nitrógeno atmosférico y cuya respiración tiene valores de  $\text{RQ} \approx 1.5$ . La respiración específica de las semillas en estado de latencia es muy baja (entre 0.003 y 0.01  $\mu\text{moles}$  de  $\text{CO}_2$  por gramo de peso seco y por hora). Durante la imbibición de las semillas, la tasa respiratoria aumenta ligeramente. Durante el crecimiento del embrión, la respiración aumenta enormemente. Para la mayoría de las plantas herbáceas, éste es el estado de desarrollo donde la respiración específica alcanza valores máximos.

En tejidos meristemáticos foliares la respiración puede llegar a consumir hasta un 10% de su biomasa seca durante el periodo nocturno. La tasa respiratoria por unidad de biomasa de las hojas que se forman a partir del meristemo, se reduce hasta llegar a un valor constante una vez que la hoja ha llegado a su estado de maduración completa. Durante su desarrollo, la respiración foliar puede disminuir en más de un 60%. En este estadio de máximo desarrollo de la hoja, los procesos respiratorios consumen menos del 1.5% de su peso seco durante la noche. (Ver cuadro siguiente).

**Tasa de respiración específica de distintos tejidos completamente desarrollados (tomado de Azcón-Bieto y Talón, 2000)**

	<b>Respiración Específica <math>\mu</math>moles de <math>\text{CO}_2</math> por gramo de peso seco y hora</b>
<b>Semillas (latencia)</b>	<b>0.003-0.01</b>
<b>Hojas</b>	
<b>Plantas herbáceas</b>	<b>50-150</b>
<b>Arbustos de sotobosque</b>	<b>6-35</b>
<b>Árboles</b>	
<b>Caducifolios</b>	<b>30-100</b>
<b>Coníferas</b>	<b>5-20</b>
<b>Raíces finas</b>	<b>20-350</b>
<b>Frutos</b>	
<b>Climatéricos</b>	<b>1.5-4.8</b>
<b>No climatéricos</b>	<b>0.8-3.0</b>
<b>Espádices de las aráceas</b>	<b>1000</b>

La respiración de las plantas también está enormemente influenciada por factores abióticos como la temperatura, los niveles de oxígeno, la concentración de  $\text{CO}_2$ , la disponibilidad de agua y nutrientes. De esta forma, la cantidad de compuestos de carbono destinada a procesos respiratorios tiene un gran impacto sobre la producción neta de biomasa, y puede desempeñar un papel importante en la productividad vegetal en términos de interés económico en agricultura.

Uno de los factores abióticos más significativos que afectan la tasa respiratoria es la temperatura. El efecto de la temperatura sobre la respiración se puede cuantificar a través del coeficiente de temperatura, o factor  $Q_{10}$ , el cual refleja los cambios en la tasa de respiración por cada  $10^\circ\text{C}$  de cambio en la temperatura a través de la expresión:

$$Q_{10} = \frac{\text{Respiración a la temperatura } (T + 10) \text{ } ^\circ\text{C}}{\text{Respiración a la temperatura } T \text{ } ^\circ\text{C}}$$

Para la mayoría de las plantas y tejidos, el valor del factor  $Q_{10}$  respiratorio varía entre 1.9 y 2.8 cuando la respiración se mide entre 5 y  $30^\circ\text{C}$ . Un valor de  $Q_{10}$  respiratorio de 2.0 significa que la tasa de respiración a  $20^\circ\text{C}$  es el doble que la tasa respiratoria medida a  $10^\circ\text{C}$ . Este valor coincide con el valor del factor  $Q_{10}$  de la mayoría de reacciones enzimáticas. Sin embargo, el valor  $Q_{10}$  respiratorio no es constante y varía sustancialmente a temperaturas extremas. A temperaturas muy bajas (menores de  $5^\circ\text{C}$ ), las membranas de los distintos compartimentos celulares pierden fluidez, lo que hace que el efecto de la temperatura sobre la respiración

sea menor ( $Q_{10} \approx 1.0$ ). A temperaturas muy altas (superiores a 40 °C), el valor  $Q_{10}$  también disminuye hasta el valor de 1.0 porque la respiración empieza a ser limitada por la disponibilidad de oxígeno. La solubilidad de oxígeno disminuye a medida que la temperatura aumenta y la difusión de oxígeno dentro del tejido ( $Q_{10} = 1.1$ ) no es suficiente para compensar el incremento en la actividad de las enzimas respiratorias. A temperaturas superiores a 45 °C, la respiración decae hasta pararse debido a la desnaturalización de las proteínas y a la disgregación de las membranas.

El factor  $Q_{10}$  respiratorio también varía ligeramente según el origen ecológico de la planta y depende de la temperatura de crecimiento. A grandes rasgos, las plantas de climas cálidos suelen tener valores del factor  $Q_{10}$  cercanos a 2.5-3.0, mientras que en plantas de climas fríos el valor de  $Q_{10}$  de la respiración es algo menor, alrededor de 2.0.

Al comparar la tasa de crecimiento (aumento de biomasa por unidad de tiempo) de una planta, se observa que cuanto más rápido es el crecimiento, mayor es su tasa respiratoria. Esta observación permite distinguir dos tipos de respiración: 1) la respiración de crecimiento, que refleja los costos de carbono asociados a la producción de energía metabólica (poder reductor y ATP) utilizada durante la biosíntesis y el crecimiento, y 2) la respiración de mantenimiento, que refleja los gastos de energía que se invierten en procesos que no determinan una ganancia neta de biomasa orgánica, como son el recambio de enzimas, el mantenimiento de la estructura de las membranas y la incorporación y transporte de nutrientes orgánicos. En plantas cuya tasa de crecimiento es cero, toda la respiración estará destinada a procesos de mantenimiento.

## 8.5 FOTORRESPIRACION

### MECANISMOS DE CONCENTRACION DEL DIOXIDO DE CARBONO

En diferentes familias (17) de plantas superiores y en unas 3000 especies, se ha desarrollado un mecanismo de acumulación del  $\text{CO}_2$  alrededor de la Rubisco en el mesófilo que aumenta la eficiencia de la fotosíntesis, sobre todo en climas secos y cálidos. En los años cincuenta estudiando la fotosíntesis en la caña de azúcar, se observó que los primeros productos marcados con  $^{14}\text{C}$  no eran 3-PGA ni GAP sino los ácidos málico y aspártico (moléculas de 4 átomos de carbono). Al prolongar la incubación con  $^{14}\text{C}$  aparecía marcado el 3-PGA. En los años sesenta, Hatch y Slack acumularon nuevas pruebas y describieron la existencia de esta vía de asimilación del carbono en caña de azúcar y en otras plantas, que se denominaron plantas  $\text{C}_4$ , en contraposición con las que presentan el 3-PGA como primer compuesto marcado con  $^{14}\text{C}$ , que pasaron a llamarse plantas  $\text{C}_3$ . Las modificaciones bioquímicas que presentan estas plantas se asocian a cambios morfológicos que permiten aislar, por una parte, los nuevos mecanismos de fijación de  $\text{CO}_2$  en el mesófilo y, por otra, la definitiva asimilación del  $\text{CO}_2$  por la Rubisco. El resultado es una tasa de fotosíntesis muy superior al de las plantas  $\text{C}_3$ , sobretodo para conductancias estomáticas bajas, y una mayor eficiencia en el uso de agua.

Otra modificación importante del ciclo fotosintético en la reducción del carbono (CFRC) es la que se encuentra en muchas especies de plantas suculentas, de hojas carnosas. Esta modificación también supone una concentración del  $\text{CO}_2$  en el entorno de la Rubisco y fue descubierta en plantas de la familia de las Crasuláceas, que se denominaron plantas CAM. En estas plantas, en general de zonas áridas, los estomas permanecen cerrados durante el día (con el consiguiente ahorro de agua) y se abren por la noche. Así, el primer producto de la fotosíntesis es un compuesto de cuatro carbonos, pero la asimilación de  $\text{CO}_2$  tiene lugar por la noche, merced al poder reductor que se ha ido acumulando durante el día.

En plantas que viven bajo el agua existen igualmente mecanismos de absorción y concentración del  $\text{CO}_2$  en el mesófilo que implican gasto energético. En medios acuáticos, la difusión del  $\text{CO}_2$  es 10 000 veces más lenta que en el aire, lo que justifica la ventaja ecológica y evolutiva de desarrollar estos mecanismos de concentración.

### **FOTORRESPIRACION**

En el lugar activo de la Rubisco, la RuBP puede reaccionar con  $\text{O}_2$  en lugar de con  $\text{CO}_2$  y se inicia el proceso de la fotorrespiración.

Debido a que la fotorrespiración puede ser una vía para disipar el exceso de ATP y NADPH generado en los tilacoides, previniéndose así los daños que la acumulación de estos compuestos puede causar indirectamente al aparato fotosintético. Su papel sería, por tanto, similar al de los carotenoides en cuanto que ayudan a proteger la integridad del aparato fotosintético en condiciones difíciles de fotoinhibición.

### **MECANISMO FOTOSINTETICO $\text{C}_4$**

Dentro de este mecanismo se encuentran cuatro fases. En Las fases II y IV no siempre se observan en las plantas CAM.

### **METABOLISMO ACIDO DE LAS CRASULACEAS (CAM)**

La separación temporal de los procesos fotosintéticos en las plantas CAM hace que la asimilación del carbono tenga lugar durante la noche, cuando la demanda atmosférica de agua es muy baja. De este modo, pueden mantener los estomas abiertos sin apenas pérdida de agua y cerrar los estomas durante el día, cuando la demanda atmosférica es alta. Por tal motivo, la fotosíntesis CAM se asocia con una levada eficiencia en el uso del agua.

En el cuadro siguiente se muestran las diferencias entre plantas  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  y CAM

**CUADRO IV. Características diferenciales de las tres principales vías fotosintéticas.**

VIA	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	CAM
Enzima responsable de la carboxilación inicial	Rubisco	Fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC)	Amabas: Rubisco y PEPC
Anatomía	Normal	Kranz	Suculenta
Tasa de fotosíntesis	Media	Alta	Baja
Inhibición de la fotosíntesis por el oxígeno	Sí	No	Sí durante el día, no durante la noche (caso de la fijación oscura del CO <sub>2</sub> )
Eficiencia en el uso del agua	Baja	Media	Alta
Distribución geográfica	Amplia	Áreas tropicales abiertas y hábitat áridos	Regiones y hábitat áridos

### LAS DIFERENTES VIAS DE ASIMILACION DEL CARBONO EN UN CONTEXTO EVOLUTIVO

La vía C<sub>4</sub> tiene un origen reciente, tal vez monofilético. La vía CAM es ancestral y polifilética. Todas las plantas C<sub>4</sub> son angiospermas excepto, *Udotea flabellum*. Ello hace pensar en el origen reciente para este tipo metabólico. El registro fósil y el análisis isotópico de paleosuelos sugieren que, en efecto, la aparición de la vía C<sub>4</sub> tuvo lugar durante el Mioceno (hace 10 ó 20 millones de años). El hecho de que el metabolismo C<sub>4</sub> sea exclusivo de angiospermas ha hecho pensar en un origen monofilético.

Sin embargo, este tipo de metabolismo se encuentra tanto en algunos grupos de monocotiledóneas lo cual parece apuntar a un origen polifilético. El carácter CAM, al contrario que el C<sub>4</sub>, esta presente en los grupos vegetales más primitivos, lo cual sugiere un origen más remoto. Así esta presente en pteridófitas de las clase *Lycopodiatae* y *Filicatae* incluyendo las isoetales acuáticas y terrestres (*Stylites* es el taxón más antiguo que presenta la vía CAM). También esta presente en espermatófitas, especialmente, en las angiospermas (tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas). La única gimnosperma a la que se le ha atribuido carácter CAM, es *Wilwitschia mirabilis* una extraña planta del desierto de Namibia. Por otra parte, se conocen unas 20 000 especie CAM. La gran diversidad de grupos taxonómicos que presentan metabolismo CAM sugiere, indudablemente, un origen polifilético para esta vía metabólica.



## FOTOSÍNTESIS EN UN AMBIENTE CAMBIANTE

El complejo proceso de la fotosíntesis, debe funcionar de forma integrada y eficiente en un medio ambiente en donde existe una enorme variabilidad natural de factores que afectan la tasa de fotosíntesis, tales como la luz, la temperatura, la humedad del aire, la disponibilidad hídrica del suelo y los nutrientes minerales. A estos factores puede añadirse también dióxido de carbono.

### DISPONIBILIDAD DE CO<sub>2</sub>

El CO<sub>2</sub> es un gas que se encuentra en forma natural en la atmósfera en niveles muy bajos (350 partes por millón o ppm). A pesar de ello, es el sustrato principal de la fotosíntesis de los distintos compuestos orgánicos de las plantas.

Las plantas en las que la absorción de CO<sub>2</sub> depende de la difusión son las denominadas C<sub>3</sub>. Otras plantas dependen menos de la difusión, ya que tienen mecanismos que les permiten concentrar el CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis, aunque con cierto costo energético, por ejemplo las plantas C<sub>4</sub> y CAM.

El CO<sub>2</sub> debe atravesar distintas barreras de la hoja hasta poder ser utilizado por la rubisco, el CO<sub>2</sub> difunde desde el aire hasta el cloroplasto y, para ello, debe pasar por distintas partes de la hoja:

- 1) La capa limítrofe
- 2) Los estomas
- 3) Los espacios aéreos del interior de la hoja
- 4) La fase líquida en el interior de la hoja, que incluye la disolución del CO<sub>2</sub>.

En cada uno de estos espacios de la hoja, disminuye la concentración de CO<sub>2</sub>, ya que actúan como resistencias, análogas a un circuito eléctrico.

Las recientes medidas de la conductancia del mesófilo (inversa de la resistencia) han determinado que la fracción molar efectiva del CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$  o ppm) en el interior del estroma se sitúa, entre un 50 y un 70% de la existente en el aire que rodea a las hojas. Ello lleva a que las plantas C<sub>3</sub>, que básicamente dependen de la difusión de CO<sub>2</sub>, tengan unos niveles de dióxido de carbono alrededor de la rubisco por debajo de su K<sub>M</sub> para el CO<sub>2</sub>, lo que implica un alto requerimiento proteico (nitrógeno); es decir, las plantas C<sub>3</sub> se ven obligadas a contener elevadas cantidades de rubisco para mantener altas tasas de fotosíntesis.

Para la difusión de CO<sub>2</sub> a través de la fase gaseosa, los estomas deben estar abiertos. Como consecuencia, se exponen las superficies húmedas del interior de la hoja a la atmósfera, lo que provoca una pérdida de agua. Esto supone entre 100 y 1000 moléculas de agua pérdidas (típicamente 240) por cada molécula de CO<sub>2</sub> incorporada a la fotosíntesis. Debido a este efecto, en climas desfavorables desde el punto de vista hídrico, la pérdida de agua por mantener los estomas abiertos puede suponer un factor crítico para la planta. Por ello, existen varios mecanismos para reducir estas pérdidas, como el de las plantas C<sub>4</sub>, el cual consiste en concentrar el CO<sub>2</sub> en las células de la vaina, permitiendo que estas plantas trabajen con una menor concentración de CO<sub>2</sub> intercelular que las plantas C<sub>3</sub> y, por tanto, mantener una apertura estomática; o bien el mecanismo de las plantas CAM, que consiste en fijar el CO<sub>2</sub> por la noche y mantenerlos estomas cerrados

durante el día, cuando la transpiración podría ser muy elevada. Por ejemplo, tenemos que al comparar la fotosíntesis neta y la concentración de  $\text{CO}_2$  intercelular en plantas  $\text{C}_3$  y  $\text{C}_4$ , en ellas la tasa de fotosíntesis de las plantas  $\text{C}_3$  es sensible a las variaciones de  $\text{CO}_2$  en un margen mayor que en el caso de las  $\text{C}_4$ . Esta sensibilidad de la fotosíntesis  $\text{C}_3$  al  $\text{CO}_2$  puede ser utilizada para mejorar la producción vegetal en invernaderos comerciales con control de  $\text{CO}_2$ , y por supuesto tendrá un impacto en la fotosíntesis de las plantas en una atmósfera futura con elevado  $\text{CO}_2$ .

El ambiente luminoso al que se encuentran expuestas las plantas afecta su crecimiento y desarrollo determinando su morfología foliar y su fisiología, sobreviviendo únicamente las plantas cuya fotosíntesis están adaptadas a dichas condiciones de luz. Cabe diferenciar dos tipos de adaptaciones:

- 1) Plantas de sol o heliófilas
- 2) Plantas de sombra o esciófilas

Existen, asimismo, adaptaciones dentro de los árboles, encontrándose hojas de sol y de sombra en el mismo árbol que corresponden a emplazamientos soleados o sombreados.

De esta manera, en el siguiente cuadro se presentan los rasgos característicos de las plantas de sol y sombra.

**CUADRO V. DIFERENCIAS ENTRE PLANTAS DE SOL Y SOMBRA**

<b>RASGOS</b>	<b>SOL</b>	<b>SOMBRA</b>
<b>DE LA HOJA</b>		
<b>Respuesta fotosintética a la luz</b>		
<b>Tasa de saturación a la luz</b>	<b>Alta</b>	<b>Baja</b>
<b>Irradiancia de saturación</b>	<b>Alta</b>	<b>Baja</b>
<b>Irradiancia de compensación</b>	<b>Alta</b>	<b>Baja</b>
<b>Bioquímica</b>		
<b>Contenido de N, rubisco y proteína soluble/masa</b>	<b>Alto</b>	<b>Ligeramente inferior</b>
<b>% de clorofila a/clorofila b</b>	<b>Alto</b>	<b>Bajo</b>
<b>%de clorofila/proteína soluble</b>	<b>Bajo</b>	<b>Alto</b>
<b>Anatomía y Ultraestructura</b>		
<b>Tamaño del cloroplasto</b>	<b>Pequeño</b>	<b>Grande</b>
<b>Tilacoide/grana</b>	<b>Bajo</b>	<b>Alto</b>
<b>Morfología</b>		
<b>Masa de la hoja/área</b>	<b>Alto</b>	<b>Bajo</b>
<b>Grosor de la hoja</b>	<b>Grande</b>	<b>Pequeño</b>
<b>Tamaño de los estomas</b>	<b>Pequeño</b>	<b>Grande</b>
<b>Densidad estomática</b>	<b>Elevada</b>	<b>Baja</b>
<b>% mesófilo en empalizada/mesófilo esponjoso</b>	<b>Alto</b>	<b>Bajo</b>
<b>% área del mesófilo/área foliar</b>	<b>Alto</b>	<b>Bajo</b>
<b>Orientación de la hoja</b>	<b>Erecta</b>	<b>Horizontal</b>
<b>DEL DOSEL</b>		
<b>Índice de área foliar</b>	<b>De alto a bajo</b>	<b>Bajo</b>
<b>Orientación de las ramas</b>	<b>Erecta</b>	<b>± Horizontal</b>
<b>Asimetría de la base foliar</b>	<b>Casi nunca</b>	<b>Infrecuente</b>
<b>DE LA PLANTA</b>		
<b>Partición fraccional en hojas</b>	<b>Baja</b>	<b>Alta</b>
<b>Partición fraccional en raíces</b>	<b>Elevada</b>	<b>Baja</b>
<b>Esfuerzo reproductivo</b>	<b>Elevado</b>	<b>Bajo</b>

Las curvas de respuesta de la tasa de fotosíntesis neta a la luz (o curvas de saturación de luz) proporcionan mucha información sobre el funcionamiento fotosintético de las hojas. En dichas curvas se utiliza comúnmente como medida de luz la densidad de flujo fotónico incidente, o radiación fotosintéticamente activa (PAR), que corresponde al número de cuanta o fotones en el intervalo de longitudes de onda efectivas para la fotosíntesis (400-700 nm). Valores máximos de PAR en un día soleado en latitudes medias son 2000-2300  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . El punto de compensación de la luz corresponde a la densidad del flujo fotónico con el cual el intercambio neto de  $\text{CO}_2$  de la hoja es cero, debido a que se iguala al consumo fotosintético de  $\text{CO}_2$  con su producción en procesos respiratorios. Este punto de compensación dependerá de las especies, las fases de desarrollo de la hoja y las características ambientales. Por ejemplo, el valor del

punto de compensación luminoso en plantas de sol es de 20-30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en las plantas de sombra, es de 1-10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los valores bajos de plantas de sombra son debidos a su baja tasa de transpiración, que es compensada con facilidad por una fotosíntesis poco elevada. Las tasas de fijación de  $\text{CO}_2$  y de respiración son más elevadas en las hojas de plantas de sol que en las de sombra, expresadas, tanto por unidad de área, como por contenido de clorofila.

Con una determinada intensidad de flujo fotónico, la fotosíntesis neta se satura; esto corresponde al punto de saturación luminoso. Dicho punto es menor en plantas de sombra (entre 60 y 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que en plantas de sol. En plantas  $\text{C}_3$  de sol, se sitúa entre 400 y 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , correspondiente aproximadamente al 25% de la radiación luminosa solar máxima, mientras que en algunas plantas  $\text{C}_4$  no se observa incluso la saturación.

La pendiente inicial de la curva de saturación de luz viene determinada por las reacciones fotoquímicas fotosintéticas, mientras que la fase propiamente de saturación de la curva depende de las características bioquímicas de la fotosíntesis o reacciones de asimilación del  $\text{CO}_2$ . La pendiente inicial puede describirse como el rendimiento cuántico ( $\phi$ ) o eficiencia fotosintética en función de los fotones absorbidos ( $\text{mol de CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  de fotones). Las plantas  $\text{C}_3$  tienen un  $\phi$  de 0.05 en condiciones naturales (corresponde a 1 molécula de  $\text{CO}_2$  fijado por 20 fotones absorbidos); si se elimina el proceso de fotorrespiración mediante bajas concentraciones de  $\text{O}_2$  (1-2%) o altas concentraciones de  $\text{CO}_2$ , el rendimiento cuántico aumenta a 0.07-0.08 (1  $\text{CO}_2$  por 12-14 fotones). Las plantas  $\text{C}_4$  poseen un  $\phi$  de 0.05 para todas las condiciones de concentraciones de oxígeno.

En cuanto a la temperatura, la fotosíntesis puede operar en un amplio margen. Las plantas viven y fotosintetizan en una gran variedad de hábitats que presentan grandes diferencias en sus regímenes térmicos. A ello hay que añadir las fluctuaciones diarias y anuales que presenta la temperatura en estos hábitats. La temperatura de la planta, como organismo poiquilotérmico que es, está estrechamente relacionada con la temperatura ambiental. Ello significa que la fotosíntesis deberá enfrentarse con ese amplio margen de temperaturas y, así, se encontrará actividad fotosintética próxima a los  $0^\circ\text{C}$  en plantas alpinas, y cerca de los  $50^\circ\text{C}$  en algunas especies de desiertos cálidos. La pregunta que surge es **¿Cómo responde la fotosíntesis a la temperatura?**, para ello tenemos el siguiente ejemplo en la figura 48, donde se observan curvas de respuesta en forma de campana, típicas de la mayoría de los procesos biológicos, con tres puntos característicos.

Existe una importante variabilidad entre las temperaturas óptima, máxima y mínima en las diferentes especies. Así, cabe destacar que el margen óptimo abarca de 15 a  $30^\circ\text{C}$  para la mayoría de las  $\text{C}_3$ , pero las plantas de sombra y las especies que florecen al principio de la primavera lo tienen entre 10 a  $20^\circ\text{C}$ ; las plantas de sol, entre 25 a  $35^\circ\text{C}$ ; algunos arbustos del desierto, hasta encima de  $40^\circ\text{C}$ , mientras que la mayor parte de las  $\text{C}_4$  sigue fotosintetizando bien a temperaturas aún superiores. Con temperaturas altas, la fotosíntesis se reduce rápidamente y la respiración y la fotorrespiración aumentan con gran velocidad, hasta llegar a un punto en que todo el  $\text{CO}_2$  asimilado es liberado de nuevo, más

allá de este punto, que oscila entre los 40 y los 60 °C según se trate de plantas leñosas o herbáceas, se observa una emisión neta de CO<sub>2</sub>.

Así tenemos que, cuando la luz, el CO<sub>2</sub> y la temperatura, así como el CO<sub>2</sub> y la humedad relativa del aire, presentan valores óptimos, la tasa de fotosíntesis alcanza su valor máximo, es la llamada capacidad fotosintética. La disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo, especialmente nitrógeno y fósforo, pueden afectar a la capacidad fotosintética. El nitrógeno forma parte de enzimas y de la clorofila, y existe una fuerte correlación entre el contenido de nitrógeno en las hojas y el contenido de clorofila y sobre todo, en Rubisco: Aproximadamente un 50% del nitrógeno de una hoja se encuentra en esta proteína en una planta C<sub>3</sub>. En cuanto al fósforo, forma parte del ATP producido mediante el transporte de electrones en la membrana tilacoidal, así como de todos y cada uno de los productos intermedios del ciclo de Calvin. Una diferencia en fósforo tiende a reducir la fotosíntesis al no poder exportarse del cloroplasto las triosas-fosfato, que quedan acumuladas en el interior del mismo. Esta situación se agrava cuando la concentración de CO<sub>2</sub> es alta, dado que la producción de triosas-fosfato es más elevada cuando se estimula la fotosíntesis.

La capacidad fotosintética es también susceptible a otros factores, como la presencia de organismos parásitos, simbióticos y patógenos (hongos, bacterias, virus) y contaminantes ambientales, tanto en el aire (dióxido de azufre, óxidos de nitrógeno, ozono) como en el suelo (metales pesados como el cadmio, el plomo o el arsénico).

De esta manera podemos decir que, el déficit hídrico es el mayor factor de limitación, aunque con diferente importancia en C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y CAM; pero en las latitudes intermedias, el factor de limitación más corriente es la luz, debido a la presencia de nubes y al pequeño ángulo con que incide el sol buena parte del año. Las bajas temperaturas suelen limitar la fotosíntesis en los otoños e inviernos de los climas templados, mientras que el excesivo calor, solo suele ser importante en zonas áridas y tropicales.

Basados en todo lo anterior, podemos decir que en el contexto del cambio climático, la vegetación no puede ser considerada solamente como un elemento estático o estético de un paisaje, o ser valorado únicamente por su contribución a mantener la biodiversidad, sino que también ha de ser valorada por su contribución clave al mantenimiento de los delicados equilibrios de la atmósfera de nuestro planeta. Estos equilibrios están siendo alterados por las enormes emisiones de dióxido de carbono y de otros gases invernadero resultantes de las actividades humanas, que provocarán con toda seguridad un cambio climático global de consecuencias no del todo previsibles. La conservación de la vegetación, especialmente los bosques, puede ser vital para amortiguar la magnitud de este cambio climático en el mundo futuro con elevado CO<sub>2</sub>.

## **8.6 INTRODUCCIÓN AL METABOLISMO SECUNDARIO**

Todas las células vegetales realizan procesos metabólicos comunes que conducen a la formación de compuestos como los azúcares simples, aminoácidos, nucleótidos, ácidos grasos y polímeros derivados de ellos (polisacáridos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos), esenciales para la vida celular y, en general,

de la planta. Estos procesos constituyen, en su conjunto, el metabolismo primario, y los compuestos indicados se denominan metabolitos primarios. Además de estos procesos metabólicos primarios, en las plantas se pueden desarrollar otras rutas que conducen a la formación de compuestos usualmente peculiares de ciertos grupos taxonómicos. Estas rutas constituyen el metabolismo secundario, y sus productos se denominan metabolitos secundarios. Sin embargo debido a que los metabolitos secundarios derivan biosintéticamente de ciertos compuestos primarios, ambas clases de metabolismo están interconectadas a una extensión que hace difícil el establecimiento de una clara división entre ellas.

Comúnmente, los metabolitos secundarios de las plantas se habían considerado sustancias de desecho para el vegetal, carentes de una función fisiológica definida. En la actualidad, se conoce que, si bien los denominados compuestos secundarios no tienen como los metabolitos primarios una importancia para la célula productora, si pueden tener significación para el organismo productor como un todo. Muchos metabolitos secundarios están implicados en relaciones ecológicas, es decir, de la planta productora con los otros organismos de su medio natural. Ejemplo de ello son los pigmentos de las flores que atraen a los insectos polinizadores y los compuestos que inhiben el crecimiento de otros organismos vegetales (sustancias alelopáticas), o que protegen a la planta productora de infecciones (fitoalexinas) o de los depredadores (sustancias de disuasión). Otros compuestos formados en las rutas del metabolismo secundario tienen importancia fisiológica (los esteroides constituyentes de las biomembranas o el polímero estructural lignina), o sirven como señales que integran la diferenciación celular y el metabolismo en diferentes partes del organismo vegetal multicelular (muchas fitohormonas). Estos compuestos esenciales para las plantas y formados por las rutas del metabolismo secundario tienen que ser considerados metabolitos primarios por su significado biológico.

Entre los metabolitos secundarios más importantes están, tres grupos principales:

- 1) **LOS TERPENOS:** Los terpenos o isoprenoides constituyen uno de los grandes grupos de compuestos secundarios ampliamente presentes en el reino vegetal. Entre ellos se encuentran metabolitos claramente secundarios (como los componentes de esencias, bálsamos, resinas) y un importante grupo de metabolitos considerados fisiológicamente primarios. Entre los isoprenoides considerados primarios figuran las fitohormonas giberilinas y el ácido abscísico; la cadena isoprenoide de algunas citoquininas, de la plastoquinona y de la Ubiquinona; el fitol de la clorofila; los carotenoides; los fitoesteroides esenciales para la integridad de las biomembranas y los dolicoles.
- 2) **LOS FENOLES:** La presencia de fenoles es una característica de todos los tejidos vegetales. Los fenoles son compuestos de estructura aromática con uno o varios grupos hidroxilo, libres o sustituidos. El compuesto básico es el fenol, pero la mayoría de estos compuestos son polifenoles. Entre los polifenoles vegetales, de los que actualmente se conocen más de 8000, figuran las quinonas fenólicas, las cumarinas, los lignanos y los flavonoides. Estos últimos compuestos forman el grupo más numeroso; un flavonoide típico es la quercetina. Además de las estructuras monoméricas y diméricas, existen importantes grupos de polímeros fenólicos, como las

ligninas y los taninos. También se encuentran unidades fenólicas entre los compuestos nitrogenados, de los que un buen ejemplo es el aminoácido aromático tirosina.

Los polifenoles son importantes económicamente, porque contribuyen al sabor, aroma y color de los alimentos y bebidas. El aroma y sabor del té están relacionados con el contenido de polifenoles de la hoja. Asimismo, el amargor de la cerveza se debe a su contenido en un derivado del floroglucinol, la humulona; mientras que el color rojo del vino es debido a la presencia de antocianinas. También son de destacar las interacciones moleculares entre fenoles vegetales, como los taninos, y las uniones peptídicas de las proteínas en la llamada reacción de curtido.

En la naturaleza los compuestos fenólicos desempeñan un papel importante en la protección de la planta frente a los depredadores, y como fitoalexinas y sustancias alelopáticas. También actúan como señales químicas en la floración y la polinización de las plantas, y en los procesos de simbiosis vegetal y de parasitismo vegetal.

- 3) **LOS ALCALOIDES:** Los alcaloides, a diferencia de la mayoría de los otros grupos de productos naturales, son química y biológicamente muy heterogéneos, constituyendo el grupo de sustancias vegetales secundarias más representativo, numeroso y diverso. Debido a su diversidad, los alcaloides son difíciles de definir de forma general y precisa. No obstante, los alcaloides presentan unos caracteres comunes que los diferencian de los demás compuestos secundarios: son moléculas orgánicas más o menos complejas, de carácter básico por la presencia en ellas de uno a más átomos de nitrógeno formando parte de un heterociclo; se sintetizan de aminoácidos o de sus derivados inmediatos; su presencia en las plantas esta limitada a determinados grupos taxonómicos; finalmente, son sustancias más o menos tóxicas, preferentemente activas sobre el sistema nervioso central. Sin embargo existe una variedad de compuestos secundarios. Los alcaloides experimentan frecuentemente un metabolismo activo y no son en ese caso, productos finales. Así, se ha observado que la vida media de estos compuestos es muy variable: por ejemplo, en la tomatina es de 6 días, mientras que en la morfina y la ricinina es tan sólo de 7 y 4 horas, respectivamente. La importancia de los alcaloides para la planta que los produce radica en que constituyen reservorios de nitrógeno para la misma; a la vez, pueden actuar como sustancias alelopáticas o como disuasorios alimentarios, con lo que contribuyen a la defensa del vegetal o el ataque de determinados patógenos o depredadores. Los alcaloides se clasifican en tres categorías: a) alcaloides verdaderos, b) protoalcaloides, y 3) pseudoalcaloides.

## UNIDAD IX TRANSPORTE

### 9.0 CRITERIO TERMODINÁMICO PARA DISTINGUIR ENTRE TRANSPORTE ACTIVO Y PASIVO

Un ion se mueve de forma pasiva si lo hace a favor de la fuerza física que actúa sobre de el, denominada fuerza ión motriz. Un ion es transportado de forma activa si su movimiento se realiza en contra de dicha fuerza, para lo cual las células vivas emplean energía metabólica. La fuerza ión motriz es la diferencia entre el potencial de membrana de las células y el potencial de Nernst para el ion problema.

La ecuación de Nernst expresa asimetrías de concentración de iones en términos de voltaje.

Los iones tienden a moverse cuando hay una fuerza que los empuja. La energía asociada a un ion (j) depende, aparte de sus características intrínsecas, de su concentración ( $C_j$ ) y de las condiciones eléctricas donde se encuentre ( $\psi$ ). La suma de esos tres componentes se denomina potencial electroquímico ( $\mu_j$ ) y cuantifica la capacidad de trabajo que un ion posee:

$$\mu_j = \mu_j^0 + RT \ln C_j + ZF\psi$$

Donde  $\mu_j^0$  es el potencial químico en condiciones estándar, R es la constante de la ecuación general de los gases ( $8.31 \text{ J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ ), T es la temperatura absoluta (K), Z es la carga del ion, F es la constante de Faraday ( $96.5 \text{ J mol}^{-1} \text{ mV}^{-1}$ ) y  $\psi$  es el campo eléctrico donde el ion se encuentra. Si se tienen dos compartimentos  $e$  e  $i$  y el ion está en equilibrio termodinámico, los potenciales electroquímicos en ambos compartimentos son iguales:

$$\mu_j^i = \mu_j^e$$

Agrupando los términos eléctricos a la izquierda y los de concentración a la derecha, la expresión anterior puede simplificarse:

$$ZF (\psi^i - \psi^e) = T (\ln C_j^e - \ln C_j^i)$$

Y por lo tanto,

$$E_j^N = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{C_j^e}{C_j^i}$$

Esta ecuación es de las más citadas en la literatura biológica y se denomina ecuación de Nernst. La diferencia  $\psi^i - \psi^e$  es el potencial de membrana con el cual el ion (J) estaría en equilibrio: se denomina potencial de Nernst y se abrevia  $E_j^N$ . Al objeto de facilitar los cálculos, es frecuente encontrar la ecuación escrita con logaritmos decimales:

$$E_j^N = \frac{RT}{ZF} 2.303 \log_{10} \frac{C_j^e}{C_j^i}$$



$$zF \quad C^j$$

Así, para un ion cation monovalente ( $z = + 1$ ), y a una temperatura de 20 °C,  $RT/zF$  vale 25.2 mV y, multiplicado por 2.303, vale 58 mV.

En los sistemas vivos, la mayoría de los iones no esta en equilibrio. La magnitud de la desigualdad puede calcularse a partir de la diferencia entre el potencial electroquímico de un ion en los dos compartimentos involucrados. El gradiente de potencial electroquímico seria la diferencia entre ambos compartimentos:

$$\Delta\mu_j = [ \mu_j + RT \ln C^j + zF\psi^i ] - [ \mu_j + RT \ln C^e_j + zF\psi^e ]$$

Agrupando los términos eléctricos y de concentración, se tiene:

$$\Delta\mu = [ zF ( \psi^i - \psi^e ) ] - [ RT \ln \frac{C^e_j}{C^j} ]$$

La ecuación de Nernst permite expresar un cociente de concentraciones como un potencial eléctrico, y viceversa. Así,  $RT \ln C^e_j / C^j$  en esta última ecuación puede sustituirse por su valor expresado en términos eléctricos:  $E^{N_j}$ .  $zF$ , es decir:

$$\Delta\mu_j = [ zF ( \psi^i - \psi^e ) ] - [ E^{N_j} zF ]$$

Donde  $\psi^i - \psi^e$  es la diferencia de potencial eléctrico que existe entre ambos compartimentos o potencial de membrana ( $E_m$ ) y puede medirse independientemente.

El transporte pasivo o difusivo de un ion se produce a favor del gradiente de potencial electroquímico o fuerza ion motriz. El transporte pasivo implica, así mismo, que el ion tiende a acumularse en las células en una concentración próxima al equilibrio para un potencial de membrana determinado. La razón para ello es que el transporte pasivo tiende a igualar el potencial de Nernst del ion que se mueve ( $E^{N_j}$ ) al potencial de membrana ( $E_m$ ). Una variación en la concentración externa o interna determina una nueva reorganización de las concentraciones a ambos lados de la membrana hasta alcanzar, de nuevo, el equilibrio.

En una situación real, por ejemplo, una célula de la raíz, la concentración de un determinado ion en el suelo cambia continuamente debido a disolución, absorción, transporte y movilización. Dentro de la célula, al mismo tiempo, la concentración también cambia debido al transporte (dentro o fuera de la célula) o al metabolismo. En una célula viva, el equilibrio para un ion es una situación dinámica en la que el ion fluye continuamente a través del plasmalema.

Es importante tener en cuenta, no obstante, que hay muy pocos iones que se comporten de esa forma. Un ejemplo podría ser el del  $K^+$ , cuando hay cantidad suficiente en el suelo. En todas las plantas y para casi todos los iones, el potencial de membrana siempre es más negativo que el potencial de Nernts, lo que sitúa fuera del equilibrio.

En el caso del transporte activo, el ion se mueve en sentido opuesto al de la fuerza física que actúa sobre de el, es decir: en contra del gradiente del potencial electroquímico o fuerza ion motriz. La existencia de ese tipo de transporte es esencial para las células vegetales, ya que un correcto funcionamiento de las principales rutas metabólicas requiere concentraciones internas de muchos iones muy por encima o por debajo de la concentración interna de equilibrio.

## 9.1 CINÉTICA DEL TRANSPORTE ACTIVO Y PASIVO

A finales de la década de los cincuentas, uno de los pioneros del estudio del transporte de iones en plantas, Emmanuel Epstein, observó que, en raíces de cebada, el  $K^+$  se transportaba de dos formas distintas en función de la concentración externa. Cuando la concentración externa de KCl era inferior a 0.2-0.5 mM, incrementos en la concentración externa de  $K^+$  generaban un incremento muy rápido de la tasa de incorporación que, no obstante, se saturaba a medida que la concentración externa de  $K^+$  crecía. La velocidad de incorporación se incrementaba de nuevo sólo si se añadían concentraciones de  $K^+$  bastante más altas, y seguía creciendo hasta una concentración de KCl de 50 mM. Este tipo de cinética de incorporación se denominó bifásica.

Basándose en el estudio cinético de la incorporación de  $K^+$ , Epstein propuso la existencia de dos mecanismos de transporte. El primero, que denominó de tipo 1, sería capaz de extraer  $K^+$  del suelo a concentraciones muy bajas y sería saludable. El segundo, que funcionaría a concentraciones de  $K^+$  altas, se denominó de tipo 2, este último, con el margen habitual de concentraciones en el suelo, presentaría una cinética prácticamente lineal y se saturaría solo a concentraciones muy altas de  $K^+$ . Una de las contribuciones más importantes de Epstein fue aplicar el modelo de análisis de la cinética enzimática al transporte iónico. Así observó que la cinética descrita para el mecanismo 1 se ajustaba a una curva de Michaelis-Menten:

$$v = V_{\text{máx}} \frac{S}{(K_M + S)}$$

Donde  $v$  y  $V_{\text{máx}}$  serían la velocidad de incorporación y la máxima velocidad de incorporación del ion, respectivamente;  $K_M$  sería la concentración iónica en el medio externo que produce una velocidad de incorporación igual a la mitad de la máxima y  $S$  sería la concentración del ion en el medio externo. La evidente analogía de los sistemas enzimáticos sugería que el transporte iónico de tipo 1 podría estar mediado por proteínas de membrana que tendrían una relación de especificidad por los iones similar a la que existe entre una enzima y el sustrato. En lugar de catalizar su formación en producto, las proteínas de transporte catalizarían el tránsito de los iones de un lado al otro de las membranas. Este tipo de proteínas recibió el nombre de transportadores (carriers) o permeasas y su actividad se asoció a un tipo de transporte activo.

El mecanismo de tipo 2, mucho menos específico y mucho más dependiente de la concentración externa, se asoció a un transporte pasivo (difusivo). No obstante, algunos autores de la época, usando métodos más finos, fueron capaces de resolver en más de una cinética el componente lineal y llamaron a la cinética, en su conjunto, multifásica, que parecía sugerir un esquema más complejo. Esto sirve para explicar correctamente el uso de los recursos minerales del suelo, la competencia y la productividad de las especies vegetales.

## 9.2 ENERGÉTICA DE LAS MEMBRANAS VEGETALES

El transporte de iones, ya sea pasivo o activo, requiere energía, física en el primer caso y metabólica en el segundo. En una célula, la fuente de energía es el metabolismo, que produce energía química y poder reductor. La energía metabólica se transforma en energía útil para el transporte de iones en las membranas a través de la actividad de las bombas primarias. Estas bombas son proteínas de membrana que mueven iones (masa y carga) en contra de un gradiente de potencial electroquímico, utilizando energía metabólica y generando gradientes tanto de concentración como eléctricos. El transporte de iones que tiene lugar a través de las bombas primarias se denomina transporte primario. Debido a la capacidad de las bombas primarias para generar diferencias de potencial eléctrico al tiempo que catalizan la hidrólisis del ATP, las bombas primarias reciben el nombre de electroenzimas.

La bomba primaria de las células animales es la bomba  $\text{Na}^+\text{-K}^+$  que impulsa la salida de 3 iones  $\text{Na}^+$  y la entrada de 2 iones  $\text{K}^+$  consumiendo ATP. La energía contenida en el enlace rico en energía del ATP se acumula en la membrana generando al mismo tiempo un gradiente de concentración de iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$  y cargando la membrana negativamente en su interior. La entrada de  $\text{K}^+$  compensa parcialmente el déficit de carga positiva del citoplasma producido por la salida de  $\text{Na}^+$ , eso hace que la actividad del  $\text{Na}^+\text{-K}^+$  ATPasa de las células animales sea poco electrogénica. La energía acumulada asociada al  $\text{Na}^+$  puede expresarse, por tanto, como el gradiente de potencial electroquímico para el  $\text{Na}^+$  o fuerza  $\text{Na}^+$  motriz en la que el componente asociado a la asimetría de concentración de  $\text{Na}^+$  es más importante que el componente eléctrico.

## 9.3 PAPEL DE LAS BOMBAS PRIMARIAS EN LA GENERACIÓN DEL POTENCIAL DE MEMBRANA

En todas las células vivas, el potencial de membrana es siempre negativo en el citoplasma con respecto al medio externo. La adición de inhibidores de la actividad de la  $\text{H}^+\text{-ATPasa}$  o de la respiración produce, en células vegetales, una despolarización parcial del plasmalema. Al potencial residual que queda cuando la bomba primaria está inhibida se denomina potencial de difusión ( $E_D$ ) y es reflejo de la asimetría de todos los iones entre el citoplasma y el exterior de las células. Los iones que más contribuyen al  $E_D$  son tres:  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  aunque en la mayoría de las plantas la contribución del  $\text{K}^+$  es la más importante debido a la mayor permeabilidad de las membranas vegetales al  $\text{K}^+$  con respecto a cualquier otro ion. El potencial de difusión puede calcularse a partir de la asimetría de estos tres iones mediante la ecuación de Goldman:

$$E_D = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_{\text{K}^+} C_{\text{K}^+}^e + P_{\text{Na}^+} C_{\text{Na}^+}^e + P_{\text{Cl}^-} C_{\text{Cl}^-}^e}{P_{\text{K}^+} C_{\text{K}^+}^i + P_{\text{Na}^+} C_{\text{Na}^+}^i + P_{\text{Cl}^-} C_{\text{Cl}^-}^i}$$

Donde:

$P_{K^+}$ ,  $P_{Na^+}$  y  $P_{Cl^-}$  son las permeabilidades de la membrana para el  $K^+$ ,  $Na^+$  y  $Cl^-$ , respectivamente.

El origen del potencial de difusión es la asimetría de los iones que impone la actividad de la  $H^+$ -ATPasa en el plasmalema. El déficit de carga positiva en el interior de las células tiende a ser compensado por flujos pasivos de iones que tenderán a estar en equilibrio. El ion cuya permeabilidad es mayor presentara una mayor velocidad de difusión a través de la membrana y, por tanto, es el que responderá mas rápidamente a variaciones en la fuerza ion motriz. En una hipotética membrana semipermeable para el  $K^+$ ,  $Na^+$  y  $Cl^-$ , donde la permeabilidad relativa sea 1, 0.1 y 0.01, la actividad de la  $H^+$ -ATPasa que genere un potencial de membrana de -100mV permitirá, en el equilibrio, acumular 100 veces la concentración externa de  $K^+$  y  $Na^+$  y excluir 100 veces la concentración interna de  $Cl^-$ .

#### 9.4 FUNCIONAMIENTO DEL TRANSPORTE SECUNDARIO DE IONES

el transporte secundario disipa la diferencia de potencial acumulada en la membrana y es, por tanto, electroforético. El transporte secundario de iones se establece a través de dos tipos de proteínas de membrana: canales iónicos, en el caso del transporte pasivo, y transportadores (carriers), en el caso del transporte activo.

Los canales son proteínas que funcionan como poros selectivos en la membrana. Su distribución es prácticamente universal en las membranas de todas las células y orgánulos celulares. En plantas se han descrito hasta la fecha distintos tipos de canales para  $K^+$ , para  $Ca^{2+}$  y para  $Cl^-$ . Recientemente se han descubierto canales para el agua, denominados acuaporinas, especialmente abundantes en membranas sometidas a un flujo de agua. Los canales iónicos no solo aparecen en el plasmalema, sino que también están presentes en el tonoplasto, retículo endoplásmico, mitocondria, membrana interna del cloroplasto y membrana tilacoidal. Un canal de  $K^+$  típico estaría constituido por cuatro subunidades de entre 65 y 100 Kda que formarían el poro y que contendrían un filtro de selectividad y sensores a distintos tipos de estímulos.

Tanto en el plasmalema como en el tonoplasto, los canales más abundantes son los de  $K^+$ . A diferencia de los canales de  $K^+$  de células animales, los de las plantas son permeables a un gran número de cationes monovalentes. Por ejemplo a *Nitella*, en orden decreciente, los canales de  $K^+$  son permeables a  $Rb^+$ ,  $NH_4^+$ ,  $Na^+$ ,  $Li^+$  y  $Cs^+$ .

La actividad de los canales es sensible a una serie de estímulos ambientales o fisiológicos. En el plasmalema existen canales aniónicos que responden a la turgencia y a la hiperpolarización, de forma que cuando la membrana sobrepasa un determinado valor negativo de  $E_m$  la turgencia es demasiado alta, los canales aniónicos se abren, dejan escapar una cierta cantidad de  $Cl^-$  que despolariza la membrana, se libera  $K^+$  y, como consecuencia, se elimina agua. La concentración de  $Ca^{2+}$  en el citoplasma es determinante para la regulación de los canales tanto del plasmalema como del tonoplasto. Un incremento en la concentración de  $Ca^{2+}$

libre en citoplasma de las células oclusivas, como respuesta a oscuridad o al ABA, induce al cierre de canales de entrada de  $K^+$  y la apertura de canales salida de  $K^+$  y de canales aniónicos, lo que determina la pérdida de turgencia de las células oclusivas y, en consecuencia, el cierre del estoma. El máximo de  $Ca^{2+}$  que induce al cierre de los estomas puede estar ocasionado por la activación de proteínas G, inositol 1, 4,5-trifosfato ( $IP_3$ ) o ABA, ya que inducen la entrada de  $Ca^{2+}$  en el citoplasma y, en el caso del  $IP_3$ , la liberación de  $Ca^{2+}$  de la vacuola.

Además las bombas primarias y de los canales iónicos, los transportadores (carriers) son el tercer gran grupo de proteínas de membrana que intervienen en el tráfico de iones en la célula. Su función es incorporar o liberar iones o moléculas en contra del gradiente de potencial electroquímico; por lo tanto, transportan los iones de forma activa, empleando para ello la energía aculada en la membrana por la actividad de las bombas primarias. En el caso de las plantas, esta energía acumulada como fuerza protón motriz ( $\Delta\mu_{H^+}/F$ ) y son, por tanto, protones los iones que impulsan el transporte activo secundario en la célula vegetal.

Según sea el sentido de flujo del ion motriz con respecto al ion que se transporta, se distinguen dos modelos funcionales de transportador: cotransporte o simporte y transporte invertido o antiporte. En el primer caso, la entrada a la célula del ion motriz impulsa la entrada de un ion o molécula en contra del gradiente de potencial electroquímico. En el segundo caso, la entrada en la célula del ion motriz impulsa la salida de la célula de un ion o molécula en contra del gradiente de potencial electroquímico. Desde el punto de vista energético, es imprescindible que la energía asociada al ion motriz sea mayor que la energía necesaria para mover el ion que se transporta. El balance energético entre ambos iones determinara, a su vez, la estequiometria entre ambos.

El  $NO_3$  en plantas es incorporado a las células en cotransporte con protones, si la célula tiene un potencial de membrana de  $-1200mV$  un pH citoplásmico de 7.3 y una concentración citoplásmica de  $NO_3$  de  $1mM$  y la situamos en un medio que contiene  $0.1mM$  de  $NO_3$  a pH 7.3, se necesitaran dos protones para que la incorporación de una molécula de  $NO_3$  sea termodinámicamente posible. En esas condiciones, la fuerza asociada al ion motriz,  $\Delta\mu_{H^+}/F$ , es igual a  $nz(E_m - E_{H^+}^N)$ , siendo  $n$  el numero de  $H^+$  implicados en el transporte. si el pH dentro y fuera de la célula es el mismo,  $E_{H^+}^N$  vale cero y  $\mu_{H^+}/F$  es igual al potencial de membrana:  $-200mV$ . En cambio, el potencial del Nernst para  $NO_3$  es  $+58mV$ , con ion que la fuerza ion motriz que actúa sobre este ion será  $+258 mV$ . Un solo protón será, en estas condiciones, incapaz de impulsar el transporte de  $NO_3$ . Sin embargo, dos protones duplicaran la fuerza protón motriz, siendo ya más que suficiente para que el  $NO_3$  se incorpore.

Los principales nutrientes que necesitan las plantas se incorporan en cotransporte con protones. Así, parecen incorporarse, según el mecanismo de alta afinidad (o mecanismo 1 según la terminología de Epstein),  $NO_3$ ,  $NH_4^+$ ,  $H_2PO_4$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $Cl$ ,  $K^+$  y algunas moléculas mas grandes como acetato, glucosa o algunos aminoácidos. De esta forma se transporta la sacarosa al interior de las células del floema, siendo este mecanismo esencial para la carga del mismo.

Aunque el ion motriz universal en plantas es el  $H^+$ , se ha descubierto recientemente que el  $Na^+$  actúa como ion motriz en determinado tipo de

organismos vegetales. En cianobacterias el  $\text{NO}_3^-$  se incorpora impulsado por el gradiente electroquímico para el  $\text{Na}^+$ , *Chara* y *Nitella* presentan mecanismos de transporte de  $\text{K}^+$ , de alta afinidad, en cotransporte con  $\text{Na}^+$ . En *Nitella*, urea y lisina se transportan de la misma forma. En el trigo se ha aislado un gen, denominado HKT1, que codifica una proteína que incorpora  $\text{K}^+$  en cotransporte con  $\text{Na}^+$ .

La importancia fisiológica de estos sistemas de transporte esta aun por determinar, pero parecen aprovechar el gradiente de potencial electroquímico favorable a la entrada de  $\text{Na}^+$  para impulsar la incorporación de determinados nutrientes. En algas y hongos, estos sistemas se expresan cuando el medio es alcalino y rico en  $\text{Na}^+$  y parecen conferir a las plantas una cierta resistencia a la salinidad, no se sabe bien si por si mismos o porque su funcionamiento depende de la existencia en el plasmalema de un sistema de bombeo de  $\text{Na}^+$  al exterior impulsado, a su vez, por protones.

La fuente de carbono inorgánico para la fotosíntesis de las plantas terrestres es el  $\text{CO}_2$  pero las plantas acuáticas están expuestas a otras formas de carbono inorgánico en función del pH donde viven. A medida que el pH del medio aumenta, el  $\text{CO}_2$  disuelto en agua se hidrata y forma  $\text{HCO}_3^-$  a un pH poco mayor de 8, prácticamente el 100% de carbono inorgánico disponible para la fotosíntesis es  $\text{HCO}_3^-$  para tener acceso a esta fuente de carbono, algunas plantas dulceacuícolas al calorófilas y plantas marinas desarrollan estrategias diversas. Algunas segregan al espacio periplasmico la enzima anhidrasa carbónica (CA), que cataliza la interconversión de  $\text{CO}_2$  en  $\text{HCO}_3^-$ ; el bicarbonato es deshidratado externamente y el  $\text{CO}_2$  difunde a través del plasmalema al citoplasma. Este parece ser el caso del alga parda marina *Phyllariopsis* o de la angiosperma dulceacuícola *Potamogeton*.

## 9.5 HOMEOSTASIS DEL POTENCIAL DE MEMBRANAS Y DEL pH Y CALCIO LIBRE DEL CITOPLASMA

La homeostasis es la tendencia de diversos parámetros fisiológicos a mantenerse a un nivel relativamente constante. En plantas, el mantenimiento relativamente constante de la concentración de diversas sustancias en el citosol es un ejemplo de ello. La concentración de iones hidrógeno (o sea, el pH) es otro buen ejemplo, en el que además la vacuola tiene una función importante para el mantenimiento en un nivel constante del pH citosólico. El exceso de iones hidrógeno en el citosol se puede bombear a la vacuola. El sabor agrio de las naranjas y limones, causado por la elevada concentración de ácido cítrico en sus vacuolas, es otro ejemplo sobresaliente. Tales vacuolas pueden llegar a tener un pH tan bajo como 3.0, mientras que el pH del citoplasma circundante es de entre 7.0 y 7.5 (cercano al neutro). Hay otros ácidos orgánicos presentes en las vacuolas de plantas CAM suculentas, que producen los ácidos durante la noche, y luego los procesan fotosintéticamente en el transcurso del día. La mayoría de las vacuolas son ligeramente ácidas (pH de 5 a 6).

Los iones  $\text{Ca}^{2+}$  y fosfato serían tóxicos para el citoplasma si sus concentraciones se elevaran demasiado. La vacuola absorbe el exceso de iones, con lo que se

mantiene su concentración citosólica en límites aceptables –a veces hasta 1000 veces menores en el citosol que en la vacuola-. En ocasiones el  $\text{Ca}^{2+}$  se atrapa en la vacuola por la formación de cristales de calcio (el RE puede participar en la regulación de  $\text{Ca}^{2+}$  citosólico).

## 9.6 SISTEMA REDOX DEL PLASMALEMA

En el plasmalema de las células vegetales existen proteínas con actividad deshidrogenasa capaces de oxidar NAD(P)H. los electrones provenientes de la oxidación del NAD(P)H endógeno son transportados a la parte externa del plasmalema a través de una serie de proteínas que tienen como grupos proteínicos FAD y citocromo b. El funcionamiento de esta mini cadena de transporte de electrones del plasmalema da lugar a una salida de protones al exterior, ya sea a través de un mecanismo acoplado a alguno de sus componentes o indirectamente por activación de la  $\text{H}^+$ ATPasa. El aceptor final de electrones puede ser  $\text{O}_2$ , como en el caso de las deshidrogenasas solubles, o cualquier otro agente oxidado, porque la transferencia de electrones en la parte externa del plasmalema es muy inespecífica. Este mecanismo es una bomba redox, que puede catalogarse como un mecanismo primario de transporte, ya que acumula en la membrana poder reductor proveniente de la actividad metabólica, como diferencia del potencial eléctrico y, posiblemente, como asimetría de la concentración de protones. La actividad reductora del plasmalema se relaciona con la capacidad de movilizar determinados iones que son insolubles cuando están oxidados, como el hierro o el manganeso. En plantas sometidas a déficit de hierro se observa un incremento en la capacidad reductora del plasmalema se relaciona con la capacidad reductora del plasmalema de las células de la epidermis radicular, al tiempo que se liberan al exterior determinadas moléculas que secuestran el hierro y lo concentran cerca de la zona de absorción de la raíz.

## 9.7 FLUJO DE IONES EN LA RAIZ

Los iones alcanzan la zona de absorción de la raíz por difusión a través de la solución salina del suelo, son arrastrados por el movimiento del agua hacia la raíz o entran en contacto con las zonas de absorción a medida que la raíz crece. Los nutrientes minerales se distribuyen por toda la planta a través del xilema, impulsados por la corriente ascendente de agua que genera el flujo de transpiración. Así de la misma forma que el agua debe transportarse radialmente en la raíz para alcanzar el xilema, los iones siguen un camino similar. Al igual que el agua, el transporte radial de iones por la raíz tiene lugar a través del apoplasto y del simplasto.

En resumen podemos concluir como se observa en el siguiente cuadro:

**Clasificación energética y funcional de los sistemas de transporte en las plantas.**

<b>Tipo</b>	<b>Características</b>	<b>Cinética</b>	<b>Energía que se usa</b>	<b>Ejemplos</b>
Canales	Pasivo(Difusivo) Secundario Electroforetico	Lineal (Saturable solo a altas concentraciones)	Física Fuerza ion motriz $\Delta\mu_i/F$	Canales de K <sup>+</sup> , Cl <sup>-</sup> y Ca <sup>2+</sup> en plasmalema y endomembranas
Transportadores (Carriers) Cotransporte (simporte) Antiporte	Activo Secundario Electroforetico	Saturable Michaelis-Menten	Indirectamente energía metabólica Fuerza H <sup>+</sup> o Na <sup>+</sup> motriz $\Delta\mu_{H^+}/F$ o $\Delta\mu_{Na^+}/F$	Sistemas de incorporación NO <sub>3</sub> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> , SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , Cl <sup>-</sup> , K <sup>+</sup> , aminoácidos, glucosa, y acetato. Sistemas de exclusión de Na <sup>+</sup>
Bombas iónicas	Activo Primario Electrogenico	Saturable Michaelis-Menten	Energía metabólica ATP o NAD(P)H en bombas redox	H <sup>+</sup> ATPasa de plasmalema y tonoplasto Ca <sup>2+</sup> ATPasa Na <sup>+</sup> H <sup>+</sup> ATPasa de hongos H <sup>+</sup> Ppi asa del tonoplasto Cl-ATPasa de Acetabularia bombas redox



## UNIDAD X

### NUTRICIÓN, PRODUCCIÓN VEGETAL Y EL AMBIENTE

#### 10.1 INTRODUCCIÓN A LA NUTRICIÓN MINERAL DE LAS PLANTAS

Las necesidades nutricionales de las plantas se estudian de forma separada en dos grandes grupos: nutrientes orgánicos e inorgánicos; los primeros representan entre el 90 y 95% del peso seco de las plantas y están constituidos por los elementos carbono, oxígeno e hidrógeno obtenidos a partir del  $\text{CO}_2$  de la atmósfera y el agua del suelo. El restante 5-10%, constituye la denominada fracción mineral. El efecto benéfico que produce sobre el crecimiento de las plantas la adición al suelo de elementos minerales, como cenizas de plantas o cal, así como el efecto tóxico que productos como la sal ejercen sobre los mismos cultivos son aspectos conocidos en la agricultura desde hace más de 2000 años. Sin embargo, hasta hace 150 años, todavía era de controversia científica definir si los elementos minerales cumplían una función de nutriente en el crecimiento de las plantas. A finales del siglo XVIII, De Saussure (1767-1845), que estudió tanto la fotosíntesis como la absorción de nutrientes, introdujo nuevas técnicas y métodos muy cuidadosos que le convirtieron en uno de los pioneros en el análisis elemental de plantas e introductor de la idea de que algunos, pero no necesariamente todos los elementos, pueden ser indispensables. Surge así el concepto de elemento esencial para el crecimiento de las plantas.

En la misma época, S. Sprengel (1787-1859) en Alemania y J.B. Boussingault en Francia enunciaron, el primero, que un suelo puede ser improductivo desde el punto de vista agrícola por ausencia exclusiva de un elemento esencial, convirtiéndose así en el precursor de la ley del mínimo; el segundo, por su parte, estudió la relación de los efectos de fertilizar los suelos, la absorción de nutrientes y el rendimiento de los cultivos. Boussingault fue, además, el descubridor de que las legumbres tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, hecho posteriormente avalado por la identificación de las bacterias fijadoras en los nódulos de las raíces de estas plantas. Es sólo a partir de la mitad del siglo XIX que comienza a configurarse una visión armónica de los problemas nutricionales de las plantas. Surgen figuras como Justus von Liebig (1803-1873), que enuncia nuevamente la ley del mínimo de manera que muchos le atribuyen esta ley, y J. Sachs, famoso botánico Alemán que, en 1880, demostró por primera vez que las plantas podían crecer y desarrollarse en soluciones nutritivas totalmente carentes de suelo, lo que determinaría toda una forma de investigación, aún hoy vigente, en el estudio de los requerimientos de nutrientes: los cultivos hidropónicos. El establecimiento de la nutrición mineral de las plantas como disciplina científica es principalmente el resultado del trabajo de recopilación y armonización de von Liebig, que reunió toda la información existente en su época de forma estructurada, siendo clave también su contribución a la eliminación definitiva de la teoría aristotélica del humus (1848). Este hecho condujo a un rápido aumento en el uso de fertilizantes minerales. Al final del siglo XIX, especialmente en Europa, grandes cantidades de potasa, superfosfato y, posteriormente, nitrógeno

inorgánico fueron usadas en la agricultura y en horticultura para mejorar el crecimiento y productividad de los cultivos.

Las conclusiones de Liebig fueron que los elementos minerales como N, P, K, Ca, Mg, Si, Na y Fe eran totalmente esenciales para el crecimiento de las plantas; éste investigador llegaba a esta conclusión más por la observación y especulación que por la precisión de los experimentos realizados. El hecho de que la “teoría de los elementos minerales” estuviese basada en estos defectuosos cimientos fue una de las razones para el gran número de estudios acometidos a finales del siglo XIX. A partir de estas y otras extensas investigaciones sobre composición mineral de diferentes especies de plantas crecidas en distintos suelos, se llegó a la conclusión, a principios del siglo XX, de que la presencia ni la concentración de un elemento mineral son criterios de esencialidad. Las plantas tienen una capacidad limitada para la absorción selectiva de aquellos minerales que no son necesarios para su crecimiento y que pueden llegar a ser tóxicos. En consecuencia, la composición mineral de los diferentes suelos en que crecen las plantas no sirven para establecer si un elemento mineral es esencial o no. Una vez reconocido esto, se realizaron experimentos en agua y arena con omisión de determinados elementos minerales. Mediante técnicas sencillas fueron posibles una caracterización más precisa de la esencialidad de los elementos minerales y una mejor comprensión de su papel en el metabolismo de las plantas.

El avance de estas investigaciones estuvo y está, estrechamente relacionado con el desarrollo de la química analítica, particularmente con la purificación de los reactivos químicos y de los métodos de medida. Esta relación se refleja fielmente en la cronología con que se descubrió la esencialidad de los distintos micronutrientes a lo largo de la primera mitad del siglo XX, en comparación con el estudio aislado del Fe en el siglo XIX. El término elemento mineral esencial fue propuesto por Arnon y Stout (1934), estos investigadores defienden que para que un elemento pueda ser considerado esencial debe cumplir con tres criterios:

- 1) Una planta será incapaz de completar su ciclo vital en ausencia de un elemento mineral considerado.
- 2) La función que realice dicho elemento no podrá ser desempeñada por otro mineral de reemplazo o de sustitución.
- 3) El elemento deberá estar directamente implicado en el metabolismo, o deberá ser requerido en una fase metabólica precisa, tal como una reacción enzimática.

De acuerdo con esta estricta definición, aquellos elementos minerales que compensen los efectos tóxicos de otros elementos o aquellos que, simplemente reemplacen a nutrientes minerales en algunas de sus funciones específicas menores, tales como el mantenimiento de la presión osmótica, no son esenciales, pero pueden ser descritos como elementos beneficiosos, como se muestra en el siguiente cuadro:

CLASIFICACIÓN	ELEMENTOS	PLANTAS SUPERIORES	ALGAS Y HONGOS
Macroelementos esenciales o micronutrientes	C,O,H,N,P,S,K,Mg,Ca	+	+ Excepto Ca para los hongos
Microelementos esenciales o micronutrientes	Fe,Mn,Zn,Cu,B,Mo,Cl,Ni	+	+ Excepto B para los hongos y las algas, con la excepción de las diatomeas
Elementos beneficiosos	Na,Si,Co,I,V	±	±

### SOLUCIONES NUTRITIVAS

Establecida la posibilidad de utilizar soluciones nutritivas sencillas a mediados del siglo XIX, J. Sachs diseñó una solución acuosa simple, constituida por seis sales inorgánicas que permitiría a las plantas crecer y madurar en ausencia de suelo, variaciones sobre este sistema han dado lugar a los cultivos hidropónicos, herramienta principal a la hora de establecer la esencialidad de los nutrientes, como puede verse en el siguiente cuadro:

SALES	FÓRMULA	(Mm) concentración aproximada
Nitrato potásico	$KNO_3$	9.9
Fosfato cálcico	$Ca_3(PO_4)_2$	1.6
Sulfato magnésico	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	2.0
Sulfato cálcico	$CaSO_4$	3.7
Cloruro sódico	$NaCl$	4.3
Sulfato ferroso	$FeSO_4$	Trazas

Las soluciones de Hoagland y Arnon (1950) y de Hewitt (1966) marcaron un hito en la investigación de este campo, como se presenta en el siguiente cuadro:

SALES	FÓRMULA	CONCENTRACIÓN (mM)	ELEMENTOS	CONCENTRACIÓN (mg L <sup>-1</sup> )
Nitrato cálcico	Ca (NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	2.5	Ca	103
Fosfato potásico	KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0.5	N	105
Nitrato potásico	K NO <sub>3</sub>	2.5	K	118
Sulfato magnésico	Mg SO <sub>4</sub>	1.0	S	33
Sulfato de zinc	Zn SO <sub>4</sub>	0.00039	Mg	25
Sulfato manganoso	Mn SO <sub>4</sub>	0.0046	P	15
Sulfato cúprico	Cu SO <sub>4</sub>	0.00016	Fe	10
Ácido bórico	H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	0.0234	B	0.25
Ácido molíbdico	MoO <sub>4</sub> H <sub>2</sub>	0.000051	Mn	0.25
Sequestrene (Fe)	Fe	0.179	Zn	0.025
			Cu	0.01
			Mo	0.0052
			Cl	0.50

## ELEMENTOS ESENCIALES

Los elementos esenciales se dividen en dos categorías: 1) Los macronutrientes (N, P, K, S, Ca, Mg, C, H y O) y, 2) Los micronutrientes, elementos traza u oligoelementos (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl y Ni). También existen elementos beneficiosos como Na, Si, Co, Al, Se, y Ti.

## 10.2 FIJACIÓN BIOLÓGICA DEL NITRÓGENO

El nitrógeno (N) es uno de los elementos más abundantes en la naturaleza, encontrándose distribuido en tres principales reservorios:

- 1) El atmosférico, donde representa el 78%
- 2) El suelo
- 3) En N contenido en la biomasa

Las complejas relaciones de intercambio entre estos tres reservorios se conoce como ciclo del N.

La cantidad de nitrógeno fijado en la naturaleza es de más de  $230 \times 10^6$  t por año. De esta cantidad, aproximadamente el 13% es fijado por oxidación, provocada por las descargas eléctricas de las tormentas, del N<sub>2</sub> a ácido nítrico en presencia de O<sub>2</sub> y vapor de agua, y el 87% restante es fijado por microorganismos.

El N es un elemento muy importante para las plantas ya que tan sólo el C, el H y el O son más abundantes que él como constituyentes de los tejidos vegetales. El N forma parte de numerosas biomoléculas de las plantas, como proteínas, ácidos nucleicos, porfirinas y alcaloides. El N puede ser obtenido por las plantas a través de la absorción del suelo en forma de nitrato y amonio, o bien por reducción del N atmosférico estableciendo asociaciones simbióticas con diversas bacterias. La

principal vía de producción de fertilizantes nitrogenados es la reacción de Haber-Bosch, mediante la cual el N es reducido a amonio por el H<sub>2</sub> a temperaturas y presiones muy elevadas (aproximadamente 500 °C y 35 atm.). La utilización de fertilizantes conlleva a un costo económico considerable, al ser su producción dependiente de la energía derivada de los combustibles fósiles, y constituye un riesgo potencial de contaminación y eutrofización de las aguas dulces por lixiviación del nitrato de los suelos. La fijación biológica del N representa, pues, una alternativa económica y ecológicamente limpia frente a la fijación química. Además, la fijación biológica desempeña un papel importante en la economía del N en la práctica agrícola, ya que la cantidad de N disponible en la mayoría de los suelos cultivados es baja y en la actualidad no puede ser suplementada a escala mundial por la producción de fertilizantes.

La fijación biológica de N es catalizada por el complejo enzimático nitrogenasa, que se encuentra exclusivamente en procariontas, como se puede ver en cuadro siguiente:

### **Grupo representativo de organismos fijadores de N y algunas de sus características.**

<b>I. Fijadores de vida libre</b>		
Arqueobacterias	<i>Methanosarcina</i>	Constituyen un reino diferenciado de las eubacterias
	<i>Methanococcus</i>	Presentan algunas características peculiares como poseer intrones
Anaerobios	<i>Clostridium</i>	Suelos, aguas dulces y marinas, sedimentos, tracto intestinal
Anaerobios facultativos	<i>Klebsiella</i>	Flora intestinal, suelos, aguas
Microaerobios	<i>Azospirillum</i>	Suelos, generalmente asociados a raíces de plantas
Aerobios	<i>Azotobacter</i> <i>Beijerinckia</i>	Suelos, aguas y superficies vegetales. Generalmente más eficientes a bajas concentraciones de O <sub>2</sub>
Bacterias fotosintéticas	<i>Rhodospirillum</i> <i>Chromatium</i>	Acuáticas. Fijan N en anaerobiosis utilizando la energía de la fotosíntesis
Cianobacterias sin heterocistos	<i>Oscillatoria</i> <i>Gloeothoece</i>	Fijan N en microaerobiosis o en aerobiosis con separación temporal de la fijación y de la fotosíntesis
Cianobacterias con heterocistos	<i>Nostoc</i> <i>Anabaena</i>	Capaces de fijar N en condiciones aeróbicas y anaeróbicas

II. Fijadores en simbiosis		
Con leguminosas	<i>Rhizobium, Sinorhizobium, Mesorhizobium, Bradyrhizobium, Allorhizobium</i>	Leguminosas de origen templado. Leguminosas de origen tropical y subtropical
	<i>Azorhizobium</i>	<i>Sesbania</i>
Con no leguminosas	<i>Frankia</i>	<i>Alnus, Casuarina, Myrica, Comptonia, Coriaria</i>
Otras Simbiosis	<i>Nostoc</i>	Hongos (formando líquenes), briófitas ( <i>Blasia</i> ), Gimnoespermas ( <i>Macrozamia</i> ) y Angioespermas ( <i>Gunnera</i> )
	<i>Anabaena</i>	Pteridofitos ( <i>Azolla</i> )

La nitrogenasa es muy sensible al O<sub>2</sub>, entre las bacterias diazotrofas existen, anaerobios estrictos, anaerobios facultativos que fijan N sólo en condiciones anaeróbicas o microaeróbicas, y aerobios estrictos. La combinación de fijación biológica de N y fotosíntesis en las cianobacterias debió ser crucial para el desarrollo de la vida tal como existe en la tierra, como parece atestiguarlo el hecho de que los heterocistos (Células especializadas en las que se encuentra la nitrogenasa) se encuentran presentes en los primeros fósiles de organismos vivos que se conocen. En la actualidad, la fijación de N por cianobacterias representa más de un tercio del total de la fijación biológica.

Las simbiosis fijadoras de N más conocidas e importantes desde una respectiva económica son las que se establecen entre las raíces de leguminosas y bacterias de los géneros *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* y *Azorhizobium*.

Se ha examinado la capacidad para nodular de 3395 especies, lo que supone cerca del 57% de los géneros de leguminosas. El porcentaje de especies susceptibles de ser noduladas varía mucho en las diversas subfamilias de leguminosas: 25% en *Caesalpinioideae*, 90% en *Mimosoideae* y 90% en *Papilionoideae*. Estas proporciones pueden experimentar variaciones cuando se amplíen el número de especies estudiadas respecto a su capacidad para nodular. Los rizobios viven como saprofitos en el suelo, donde compiten con bacterias quimioheterótrofas. Su densidad media de población en tierras de barbecho se sitúa entre 10<sup>2</sup> y 10<sup>5</sup> células por gramo de suelo. Su supervivencia parece estar asociada a la condición de poder utilizar compuestos orgánicos presentes en muy baja concentración. La pérdida o disminución en la capacidad fijadora de N es una característica de la senescencia, tanto natural (envejecimiento), como inducida de los nódulos.

Mundialmente, los dos tipos de cultivos más importantes son los cereales y las leguminosas (ver cuadro siguiente). La fijación simbiótica del N contribuye directamente a la producción de las leguminosas de grano y forrajeras; asimismo, las leguminosas tienen un enorme interés como enriquecedoras de N en los suelos. Todas las culturas agrícolas han practicado rotación de cultivos cereal-

leguminosa. Esta importancia de la asociación cereal-leguminosa no sólo se debe a su complementariedad en la dieta humana y del ganado, sino también a su papel beneficioso como alternativa de cultivos, ya que con ellas se rompe la continuidad de plagas y enfermedades, a la vez que se incrementa la fertilidad del suelo.

### Algunas especies de leguminosas ampliamente distribuidas

I. Leguminosas de grano		
<i>Arachis hypogaea</i>	Cacahuete	América del Norte y del Sur, África, Asia
<i>Cicer arietinum</i>	Garbanzo	Principalmente la India, pero ampliamente distribuida por el área mediterránea
<i>Glycine max</i>	Soja	América del Norte y Sur, África
<i>Lens culinaris</i>	Lenteja	India, Turquía, área mediterránea
<i>Lupinus sp.</i>	Lupino, Altramuz	Europa, Rusia, Australia
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Judía	Este de África, América del Norte y del Sur, Suroeste de Europa
<i>Pisum sativum</i>	Guisante	La mayoría de las regiones del mundo
<i>Vicia faba</i>	Haba	África, Asia, Europa
<i>Vigna unguiculata</i>	Cowpea	África (zonas semiáridas)
II. Leguminosas forrajeras		
<i>Medicago sativa</i>	Alfalfa	Ampliamente cultivada en regiones templadas
<i>Trifolium sp.</i>	Trébol	Cultivado en zonas templadas y subtropicales
<i>Vicia sativa</i>	Veza	Cultivada en regiones templadas

### 10.3 ASIMILACIÓN DEL NITRÓGENO Y DEL AZUFRE

El nitrógeno y el azufre inorgánicos presentes en los suelos experimentan cambios en sus estados de oxidación como resultado de la actividad metabólica de diversos grupos de bacterias. En los suelos aireados se encuentran principalmente en sus formas más oxidadas, esto es, como nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) y como sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). Las plantas tienen la capacidad de reducir el nitrato y el sulfato a amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y a sulfuro ( $\text{H}_2\text{S}$ ) o tilo ( $-\text{SH}$ ), respectivamente, e incorporar dichas formas reducidas a moléculas orgánicas. Estos procesos se denominan asimilación del nitrato y asimilación del sulfato. Las algas, cianobacterias (algas verde-azuladas) y muchas bacterias y hongos también asimilan el nitrato y el sulfato. Existen otros grupos de bacterias -anaerobias estrictas- que utilizan el nitrato o sulfato, en lugar de el oxígeno, como aceptores terminales de electrones en la oxidación de sustratos

orgánicos, con lo que producen formas reducidas de nitrógeno o azufre. En estos casos, la reducción del nitrato y del sulfato no tienen una finalidad asimiladora sino respiratoria.

## ASIMILACIÓN DEL NITRÓGENO

La asimilación del nitrato consta de tres etapas:

- 1) Absorción
- 2) Reducción del nitrato a amonio
- 3) Incorporación de amonio a esqueletos carbonados para la síntesis de aminoácidos, proceso que recibe el nombre de asimilación del amonio.

Las medidas de los cambios que experimentan el potencial de membrana de las células de la raíz durante la absorción del nitrato, y su dependencia del pH externo, han permitido proponer que el nitrato es transportado al interior celular mediante un mecanismo de simporte  $2\text{H}^+/\text{NO}_3^-$ .

La reducción del nitrato a amonio tiene lugar mediante dos reacciones consecutivas:

En los tejidos vegetales se produce amonio en diversos procesos metabólicos:

- 1) Reducción del nitrato y fijación del nitrógeno molecular
- 2) Fotorrespiración
- 3) Catabolismo de proteínas

Como se puede ver en la figura

La asimilación del nitrógeno por las plantas, esto es, la conversión del nitrógeno inorgánico (nitrato o amonio) en nitrógeno orgánico (glutamato, glutamina o asparragina), es un proceso que requiere poder reductor, ATP y esqueletos carbonados. El poder reductor y el ATP pueden ser suministrados por las reacciones lumínicas de la fotosíntesis o por la glucólisis y respiración. Asimismo, los esqueletos carbonados son proporcionados por la oxidación de carbohidratos que, en último término, son formados por reducción fotosintética del carbono. La asimilación del nitrógeno es, por tanto, un proceso íntimamente conectado al metabolismo del carbono.

Como resultado de la actividad metabólica de las bacterias nitrificantes, la mayor parte del nitrógeno inorgánico del suelo se encuentra en forma de nitrato. El nitrato absorbido por la raíz puede ser reducido y asimilado en la propia raíz o ser transportado a la parte aérea de la planta, en donde es asimilado.

La acumulación de nitrato es especialmente frecuente en las familias *Cruciferae*, *Compositae*, *Gramineae*, *Solanaceae*, pero sobre todo en las *Leguminosae*.

## ASIMILACIÓN DEL AZUFRE

La asimilación del azufre constituye una importante vía metabólica, a través de la cual las plantas sintetizan una amplia variedad de compuestos orgánicos azufrados de vital importancia para el crecimiento. Aunque la mayor parte del azufre orgánico vegetal se encuentra formando parte de los aminoácidos cisteína y metionina en las moléculas de proteína, también se halla presente en otras importantes biomoléculas como el glutatión y diversas coenzimas y vitaminas.



El sulfato es transportado activamente al interior de la célula mediante un mecanismo de simporte con protones ( $3\text{H}^+ / \text{SO}_4^{2-}$ ). Al igual que sucede con el nitrato, el gradiente electroquímico de  $\text{H}^+$  requerido para dicho simporte es mantenido por una  $\text{H}^+$ -ATPasa del plasmalema que transporta unidireccionalmente  $\text{H}^+$  hacia el exterior. La velocidad de absorción del sulfato por las raíces generalmente muestra una cinética bifásica que refleja la actuación, a bajas concentraciones externas de sulfato, de un transportador de alta afinidad ( $K_m = 10\text{-}20 \mu\text{M}$ ) y, a levadas concentraciones, de un sistema de libre difusión. La reducción del sulfato conduce directamente a la síntesis de cisteína.

#### 10.4 NUTRICION MINERAL Y PRODUCCIÓN VEGETAL

El crecimiento de las plantas depende de varios factores, que van desde la regulación genética hasta los factores edafoclimaticos. Para una especie vegetal y en un ambiente determinado, los factores de crecimiento más importantes son la luz, el agua, el  $\text{CO}_2$  y los nutrientes minerales. Al aumentar cualquiera de estos factores, se produce un incremento de la producción vegetal, siendo menor la respuesta conforme se sigue aumentando la cantidad de factor aplicado.

Mitscherlinch (1920) estableció una relaciona matemática entre el nutriente aplicado y el rendimiento de la cosecha para indicar que, en la zona de deficiencia, el efecto positivo del aporte de un nutriente es tanto mayor cuanto mas grave es la deficiencia del nutriente de partida. Las curvas de respuesta de la producción al aporte de los nutrientes presentan distintas pendientes; los oligoelementos presentan la curva de mayor pendiente, mientras que el nitrógeno muestra la de menor.

La producción de la biomasa total, peso total de la planta (Índice biológico), esta directamente relacionada con el contenido de nutrientes, si bien en agricultura la cosecha se determina por la producción de materia seca de determinados órganos o tejidos (Índice de cosecha),

El contenido de nutrientes esenciales en los tejidos vegetales viene determinado por varios factores entre los que podemos destacar a) la dotación genética de la planta; b) la disponibilidad de nutrientes en el suelo o medio de cultivo, y c) el momento fenológico o edad de la planta y el órgano o tejido vegetal que se considere.

**Dotación genética de la planta.** Los contenidos minerales varían entre las especies vegetales, incluso cuando se hacen las comparaciones usando los mismos órganos y de la misma edad fisiológica. Estas variaciones se basan fundamentalmente en diferencias en el metabolismo y en la constitución de la planta, por ejemplo, las diferencias en la demanda genotípica de B y Ca de la pared celular. El contenido de boro en materia seca de hojas recientemente maduras, crecidas en las condiciones, es de  $3.0 \mu\text{g. g}^{-1}$  en trigo y  $5.0 \mu\text{g.g}^{-1}$  en arroz, pero llegan a  $25 \mu\text{g. g}^{-1}$  en soja y hasta  $34\mu\text{g.g}^{-1}$  en girasol.

**Disponibilidad de nutrientes en el suelo.** El suelo es el soporte natural de las plantas y las raíces toman el agua y los nutrientes de los minerales. El desarrollo óptimo de un cultivo esta genéticamente controlado, al igual que su capacidad de

captar nutrientes del medio externo. Este potencial de desarrollo viene limitado fundamentalmente por la disponibilidad de nutrientes del medio y, también, por otros factores de estrés.

**Momento fenológico y órgano de la planta.** La edad fisiológica de la planta y la parte de la planta son, después del aporte de nutrientes, los factores más importantes que afectan al contenido de nutrientes minerales en el tejido vegetal. Normalmente hay un descenso en el contenido mineral en peso seco de la planta según esta va envejeciendo, con excepción del Ca y, a veces, el B y el Fe. Esta tendencia a la baja es provocada principalmente por el aumento relativo del porcentaje de peso seco del material estructural, pared celular y lignina, y los compuestos de reserva, como el almidón. Por ejemplo, en cebada cultivada en campo con un suministro adecuado de potasio, el contenido de K en la parte aérea pasa desde el 5-6% en la planta joven hasta cerca del 1% en la maduración. En este caso, la disminución se debe exclusivamente a un efecto de disolución, ya que la concentración de K en el extracto acuoso del tejido ( jugo vacuolar ) permanece constantemente a lo largo del ciclo, con un valor aproximado de 100µM. el reparto de fotoasimilados o fotosintetizados es fundamental para el Índice de cosecha y está relacionado con la distribución **fuentes-demanda** (source-sink). Se llama fuente a los tejidos fotosintéticos, hojas y tallos, en los que se producen hidratos de carbono, los fotoasimilados, y sumidero, a los órganos reproductores, los de reserva y los ápices de crecimiento, que son consumidores netos de fotoasimilados. En los cultivos en los que se cosechan frutos, semillas o tubérculos, los efectos del aporte de nutrientes en el Índice de cosecha son, a menudo, reflejo de las limitaciones del sumidero, ocasionadas por un aporte deficiente o excesivo durante un período crítico de desarrollo, como el inicio de la floración, la polinización o el inicio de la tuberización.

Los órganos reproductores y de reserva presentan unos contenidos minerales estables en comparación con los órganos vegetativos, que reflejan mejor las fluctuaciones en el aporte externo de nutrientes. En este sentido, la hoja es el órgano que mejor representa el estado de nutrición de la planta, de ahí que sea el más utilizado en el análisis vegetal.

## DIAGNOSTICO DE NUTRICION

El diagnóstico del estado nutritivo de las plantas se realiza, principalmente, con fines agrícolas y, también, para investigar problemas de nutrición mineral. Puede dividirse en dos etapas: la primera es la obtención de datos, fundamentalmente por análisis químico de material vegetal (análisis foliar), que puede complementarse con el análisis del suelo. La segunda etapa es la interpretación de resultados, en la que se comparan los datos del análisis con unos valores de referencia. Esta comparación se puede hacer según distintos criterios, que dan lugar a los diferentes métodos de diagnóstico.

## **ANÁLISIS DEL SUELO**

El análisis del suelo permite evaluar su potencial nutricional, es decir, su capacidad para suministrar nutrientes a la planta durante un ciclo de cultivo. La determinación de la composición y propiedades del suelo, como pH, textura (composición centesimal de las partículas sólidas del suelo en función de su diámetro). EC (conductividad eléctrica) y materia orgánica, nos proporciona una información básica para conocer el potencial agrícola de un suelo, ya que tales propiedades marcan las condiciones en las que tendrán lugar los procesos fisicoquímicos relacionados con la disponibilidad de nutrientes.

## **ANÁLISIS FOLIAR**

El empleo del análisis químico del material vegetal con el fin de realizar un diagnóstico de nutrición, se basa en la asunción de que existe una relación entre el crecimiento de las plantas y el contenido de los nutrientes en la materia vegetal seca o fresca.

En general, el estado nutricional de una planta se refleja mejor por el contenido de los elementos de las hojas que por el de otros órganos.

El empleo de las hojas jóvenes es solo aconsejable para nutrientes que presentan un grado reducido de movilidad desde las hojas adultas hacia zonas de nuevo desarrollo. La situación es otra para los elementos K, N y Mg, puesto que sus contenidos permanecen estables en hojas jóvenes expandidas. Para estos nutrientes móviles, las hojas adultas son las que mejor indican el estado nutricional de la planta. Si se sospecha que pueden existir problemas de toxicidad, las hojas adultas son las más recomendables para el análisis foliar.

El análisis mineral de la hoja o de un tejido vegetal se realiza en tres etapas; La toma de muestra vegetal, la preparación de la muestra, el análisis foliar.

## **OTROS METODOS DE ANÁLISIS Y DE DIAGNOSTICO DE NUTRICION**

El contenido total de un nutriente en hoja es lo que con mayor frecuencia se determina en el análisis vegetal, si bien existen otros métodos de estudio para conocer el estado nutricional de las plantas, como son: a) la fracción de nutrientes, b) el análisis de savia y c) los métodos histológicos y bioquímicos.

## **FERTIRRIGACIÓN**

Es una técnica de cultivo que permite realizar una fertilización día a día, en función del proceso fotosintético, y exactamente a la medida de un cultivo, de un sustrato y de una cantidad de agua de riego definidos y para unas condiciones ambientales determinadas.

La técnica permite una dosificación adecuada de fertilizantes y fitosanitarios en un sistema de riego localizado, que ofrece numerosas ventajas frente al riego tradicional en cuanto a la cantidad y calidad de agua de riego que emplea. Por ejemplo, se calcula que el ahorro de agua de riego está por encima del 50% y, además, es posible el uso de aguas con elevada conductividad eléctrica en los sistemas gota a gota.

Normalmente la fertirrigación se utiliza en cultivos intensivos, de elevado costo y rendimiento, en instalaciones bajo cubierta plástica, aunque también puede hacerse a campo abierto.

Los componentes fundamentales de un sistema de cultivo con fertirrigación son el sustrato del cultivo (orgánico e inorgánico), la disolución fertilizante, el sistema de riego (bomba de agua, filtros, inyectoras, electroválvulas, goteros, entre otros) y la planta.

En este sistema de cultivo se utilizan sustratos artificiales distintos del suelo debido a:

- 1) La necesidad de transportar plantas
- 2) La existencia de factores limitantes para la continuidad de cultivos intensivos en un suelo natural, como agotamiento, salinización y enfermedades
- 3) La posibilidad de un mayor control del ambiente radicular, en aspectos relacionados con el suministro de agua y nutrientes, evitando la pérdida de nutrientes por lixiviación o volatilización.

Los sustratos más utilizados son turbas, arena, lana de roca o rock-wool, perlita, y otros materiales alternativos, como corteza de pino, fibra de coco, escorias de fundición.

Con este tipo de técnica se evita la contaminación de aguas freáticas y suelo e incrementa los cultivos.

Los principales inconvenientes de la fertirrigación son:

- 1) Elevado costo de instalación y mantenimiento
- 2) Calificación técnica del agricultor para su uso correcto
- 3) Se producen cantidades considerables de distintos tipos de residuos como:
  - a) Disoluciones de fertilizantes que se desechan
  - b) Restos de poda
  - c) Plásticos y sustratos de cultivo que tienen una vida comercial

corta

## **INTERACCION PLANTA - MICROORGANISMO**

Existe una región del suelo definida como rizosfera donde se ponen de manifiesto numerosas interacciones entre las raíces de la planta y los microorganismos del suelo, especialmente bacterias y hongos. Estas interacciones raíz - microorganismos resultan, a veces, tremendamente complejas e implican en muchos casos la invasión de la raíz por dichos microorganismos, o bien permanecen libres en el suelo. En cualquier caso, las interacciones pueden producir un beneficio a la planta o bien lesiones o enfermedades.

## **FIJACIÓN BIOLÓGICA DEL NITRÓGENO**

Las plantas toman preferentemente el nitrógeno como  $\text{NO}_3^-$  y también, aunque de forma secundaria, como  $\text{NH}_4^+$ . Sin embargo, gracias a las asociaciones simbióticas de determinados organismos, algunas plantas, principalmente leguminosas, son capaces de reducir  $\text{N}_2$  atmosférico y asimilarlo.

El nitrógeno junto con el déficit hídrico son los factores limitantes más importantes de la producción agrícola. En consecuencia, el nitrógeno inorgánico se ha convertido en el principal fertilizante utilizado con resultados verdaderamente espectaculares. Así, por ejemplo, con solo un aumento del 10% en la superficie cultivada, en 25 años se duplicó la producción de cereales en el mundo, al pasar de un aporte nitrogenado de 8 Kg/ ha/ año empleados al finalizar la segunda guerra mundial a 125 Kg/ ha/ año utilizados en la década de los setenta. Actualmente, se vienen utilizando un promedio de 150 Kg/ ha/ año en los países de primer mundo.

La fijación total de nitrógeno en la biosfera se eleva a 275 millones de toneladas anuales; de ellas, 175 millones se fijan biológicamente, existe una fijación industrial de 70 millones y una fijación espontánea del orden de unos 30 millones. Así, la fijación biológica supone algo más del 60%, de la cual la mitad corresponde a la simbiosis del sistema Rhizobium - leguminosas. Desde hace más de veinte siglos, las leguminosas se vienen utilizando empíricamente en la cuenca del mediterránea y en otros lugares para restaurar la fertilidad de los suelos mediante la rotación de los cultivos. Una mirada a la producción mundial de leguminosas indica que, frente a la producción anual de 200 millones de toneladas, serían necesarias, al finalizar el siglo, 500 millones de toneladas para alimentar a la población mundial. Sin embargo la producción de leguminosas en los últimos años ha crecido en un 20% debido, entre otras causas, a su complicada nutrición nitrogenada.

Los principales sistemas simbióticos son los siguientes:

**Simbiosis Rhizobium - leguminosas.** Podemos establecer un promedio del nitrógeno fijado por esta modalidad de entre 50 - 250 Kg / ha / año.

**Simbiosis Frankia - no leguminosas.** Podemos establecer un promedio de nitrógeno fijado por esta modalidad de entre 30 - 230 Kg / ha / año.

**Simbiosis cianobacterias - Azolla.** Tanto en simbiosis como en forma libre, estas cianobacterias aportan a los arrozales unos 30 Kg N/ ha/ año; sin embargo, estudios actuales indican que la inoculación previa en los arrozales incrementa en un 14% el rendimiento de grano, lo que equivale a 450 Kg de grano / ha / año. Podemos establecer un promedio de nitrógeno fijado por esta modalidad de simbiosis de entre 10 - 200 Kg / ha / año.

## MICORRIZAS

Muy probablemente, de todas las interacciones entre plantas y microorganismos, la de mayor proyección nutricional sea la que se presenta entre las raíces y los hongos del suelo, en una forma de mutualismo que conocemos como micorriza. A diferencia de lo que sucede con la fijación biológica de dinitrogeno, donde unas familias, principalmente leguminosas, presentan la asociación simbiótica, se han observado micorrizas en más del 80% de las especies estudiadas, incluyendo prácticamente todas las plantas de interés agrícola y forestal.

Las ectomicorrizas están restringidas a muy pocas familias (solo el 3% de las fanerógamas); son propias de zonas templadas y aparecen mayormente en árboles y arbustos, como pinos y hayas (Fagáceas). Suelen ser cortas y muy ramificadas y las hifas del hongo penetran solo en el espacio libre radicular (hasta

la banda de Caspary), pero no en el interior de las células, formando una red intercelular e el apoplasto que se denomina red de Hartig.

Las endomicorrizas se encuentran en especies de casi todas las familias de angiospermas y en la mayoría de las gimnospermas, excepto en las pináceas. Son, sin duda, las más abundantes, encontrándose en todos los climas y continentes a excepción de la Antártida. Presentan tres tipos, de los cuales el más numeroso es el de las micorrizas vesículo-arbusculares (VA). A diferencia de las ectomicorrizas, los hongos de las micorrizas VA, miembros de la familia *Endogonaceae*, parecen penetrar de manera directa en el citosol de las células corticales, donde configuran esas formas arbusculares y vesicales que dan el nombre a este tipo de micorrizas. Las hifas se ven rodeadas de una membrana plasmática invaginada de las células corticales.

Tanto en unas como en otras micorrizas, la planta suministra azúcares para mantener el metabolismo del hongo y éste, por su parte, mejora la capacidad de la raíz para absorber iones de difusión lenta o iones que la planta requiere en cantidades elevadas, como fosfato, amonio, nitrato y potasio. En zonas muy degeneradas ambientalmente, como márgenes de carreteras, o contaminadas por rellenos industriales, mineros, sanitarios, son regeneradas más fácilmente gracias a la introducción de plantas micorrizadas. Las micorrizas así como la fijación biológica de dinitrogeno se han configurado como dos de las estrategias científicamente aceptadas para una agricultura sostenible.

## 10.5 PROBLEMAS DE PRODUCCIÓN EN CONDICIONES DE ESTRÉS

Las variaciones ambientales producen situaciones diversas de estrés a las cuales se enfrentan las con mayor o menor éxito según se lo permita la flexibilidad adaptativa de su genoma. Entre las causas más frecuentes de estrés en las plantas destacan: el estrés hídrico; las bajas temperaturas; la salinidad y la acidez de los suelos, este último aspecto en estrecha relación con los metales pesados.

### SALINIDAD

La salinidad es, quizás, el problema de contaminación más antiguo de los suelos agrícolas. Las sales presentes en el agua de riego se acumulan a un ritmo acelerado y determinan la degradación y la pérdida del valor agrícola de los suelos. Este problema es más agudo en zonas áridas y semiáridas, donde las precipitaciones son insuficientes para lavar las sales solubles aportadas al suelo. La salinidad de un suelo viene determinada por la conductividad eléctrica (EC) de su fase acuosa. Un suelo agrícola debe presentar un valor de EC inferior a 2 miliSiemens (mS), lo que representa un porcentaje menor del 10% de la salinidad del agua de mar; valor suficiente para que sólo las plantas tolerantes a la salinidad puedan desarrollarse en estas condiciones. La utilización de nuevas variedades y, sobre todo, de nuevas tecnologías de riego está permitiendo mejorar estos niveles de tolerancia.

Un problema todavía más grave que el exceso de sales es la carga de sodio (sodicidad), con efectos diversos sobre la estructura del suelo, especialmente cuando éste es arcilloso, lo que provoca un descenso de la permeabilidad y, con

ello, un menor desarrollo radicular, con los consiguientes problemas en la absorción de nutrientes, principalmente K, Ca y P.

Por tanto, el efecto negativo de la salinidad en los cultivos se debe a dos tipos de estrés: 1) el estrés hídrico, al reducirse la absorción de agua por el efecto osmótico; y 2) la toxicidad iónica relacionada con la excesiva absorción de sodio, que desencadena un desequilibrio iónico en la planta.

Las estrategias más habituales que han seguido las plantas halófitas para adaptarse al crecimiento en zonas salinas pueden resumirse como:

- 1) Disminución en la absorción de  $\text{Na}^+$ , mediante desarrollo de transportadores muy específicos para  $\text{K}^+$ .
- 2) Presencia de bombas de extrusión de  $\text{Na}^+$  en la membrana plasmática de las células del córtex. El sodio será bombeado activamente fuera de la célula mientras que su entrada será pasiva.
- 3) Excreción de NaCl por glándulas secretoras (hidatodos) en las hojas.
- 4) Acumulación de exceso de sodio en las vacuolas.
- 5) Sustitución parcial del  $\text{K}^+$  por el  $\text{Na}^+$  en las funciones específicas del  $\text{K}^+$  en el citoplasma.

Frecuentemente las plantas silvestres adaptadas a la salinidad poseen una o varias de estas estrategias para poder desarrollarse en condiciones de estrés salino. Actualmente, se conocen genes resistentes a la salinidad en levaduras, como los genes TRK1, que codifican un transportador altamente selectivo de  $\text{K}^+$  frente a  $\text{Na}^+$ , y genes ENA, que codifican una bomba de extrusión de  $\text{Na}^+$ . Se intenta conseguir plantas transgénicas que incorporen algunos de estos genes de levadura que las conviertan en plantas altamente resistentes a la salinidad.

## ACIDEZ Y BASICIDAD

La mayoría de plantas crecen en suelos que tienen un pH variable entre 4 y 8. En los extremos de este intervalo se producen situaciones de estrés a las que se han adaptado diversas especies. Los mecanismos de competencia han marcado, seguramente, la presencia de dos tipos de plantas: Basófilas, aquellas que viven en suelos con valores de pH entre 8 y 9; y Acidófilas, las que viven en suelos con un pH inferior a 4. El hecho de que exista una estrecha relación entre el pH básico y la presencia de Ca y viceversa, hace que se haya hablado indistintamente de plantas calcícolas o Basófilas por un lado y calcífugas o Acidófilas por el otro. Esto no siempre es correcto pues pueden existir suelos con un pH elevado, como los suelos de serpentina, con bajos contenidos de Ca. Si se considera específicamente la presencia de calcio, en las plantas calcífugas, típicas de suelos pobres en Ca, la concentración intracelular de Ca sería baja. Sin embargo, las plantas calcícolas, tolerarían altas concentraciones de Ca en el suelo y, por tanto, probablemente tendrían también altos requerimientos del mismo que mantendrían en disolución en el ámbito intracelular gracias a la formación de malato cálcico. Asimismo, el Ca desempeña un papel aún no bien comprendido en la simbiosis *Rhizobium*-leguminosa que favorece el desarrollo de los nódulos radiculares.

## 10.6 GÉNETICA Y NUTRICIÓN EN PLANTAS

La condición de tolerancia a un determinado estrés nutricional como la salinidad, alcalinidad, niveles tóxicos o deficientes, unida a los requerimientos específicos de los elementos esenciales, se encuentra bajo control genético. Podemos trazar una división entre plantas ineficientes y eficientes. El estudio de las plantas ineficientes se basa principalmente en trabajos con mutantes obtenidos en laboratorio. Así, tenemos mutantes de soja ineficientes respecto del Fe, mutantes de maíz ineficientes para el Mg y tomates respecto al B. Mutantes de estas plantas injertadas sobre raíz normal, no manifestaron los síntomas de clorosis que produce la ausencia de Fe, al ser la raíz la que regula la eficiencia en la absorción y utilización de Fe. Las plantas eficientes pueden encontrarse de forma natural en hábitats pobres en nutriente, o con cantidades tóxicas de metales pesados, salinos y alcalinos, es decir, en unas condiciones que podrían determinar la muerte de otras especies e, incluso, de otras variedades de la misma especie. Esto quiere decir que se ha producido un mecanismo adaptativo, regulado por la selección natural. En plantas cultivadas de valor agrícola, se han obtenido variedades resistentes por selección dirigida.

Los mecanismos propuestos para explicar las variaciones genéticas que justifican el comportamiento, tanto de las formas eficientes como de las ineficientes, frente a un estrés nutricional se pueden agrupar en tres categorías:

- 1) Modificación de la absorción radicular, por cambios en la morfología de la raíz o del mecanismo de absorción y transporte de iones.
- 2) Alteración del movimiento de los nutrientes a través de las raíces, de su liberación al xilema en la parte aérea.
- 3) Cambios en la utilización de nutrientes en el metabolismo y en el crecimiento.

Otra posible adaptación a la capacidad de sustituir un elemento por otro. Los casos mejor conocidos son la sustitución de Na y K en algas halófilas, así como las plantas del género *Astragalus*, capaces de reemplazar el azufre por selenio en los denominados selenoaminoácidos.

Estas potencialidades genéticas se han aprovechado para obtener plantas de interés agrícola capaces de desarrollarse en zonas tanto deficientes como tóxicas en nutrientes o metales pesados. Actualmente, frente a las técnicas clásicas de selección tradicional, se están utilizando técnicas de cultivos *in vitro* y de ingeniería genética que nos permitirán en un futuro muy próximo regenerar suelos contaminados o con altos niveles de estrés, gracias a la utilización de plantas transgénicas capaces de desarrollarse en esas condiciones limitantes para plantas normales.

## 10.7 NUTRICIÓN MINERAL Y SU RELACIÓN CON ENFERMEDADES Y PLAGAS

La nutrición mineral puede aumentar o disminuir la resistencia o la tolerancia de las plantas a las plagas y enfermedades. Mientras que la resistencia se relaciona con la habilidad del huésped para limitar la penetración, el desarrollo y la



reproducción del patógeno invasor o para limitar la alimentación de las plagas, la tolerancia se caracteriza por la habilidad de la planta huésped para mantener su crecimiento a pesar de la infección o el ataque de una plaga.

Una nutrición mineral equilibrada asegura un crecimiento óptimo de la planta y, al mismo tiempo, permite una resistencia óptima de la misma, aunque pueda haber algunas excepciones. Con respecto a la tolerancia, hay una norma general por la que las plantas que sufren una deficiencia nutricional presentan una menor tolerancia a plagas y enfermedades. La tolerancia puede aumentarse por el aporte de nutriente deficiente, ya que una planta que crece de forma más vigorosa tiene la capacidad de compensar la pérdida de fotoasimilados, o la disminución de superficie foliar producida por una infección.

## **ENFERMEDADES FÚNGICAS, BACTERIANAS Y VÍRICAS**

Las enfermedades de las plantas pueden ser causadas por hongos, bacterias y virus, siendo las más importantes las fúngicas. La germinación de esporas de hongos estimula la presencia de exudados. La velocidad de flujo y la composición de los exudados dependen de la concentración celular. La mayoría de los parásitos sólo tiene acceso a las células epidérmicas, que poseen un alto contenido de compuestos fenólicos y flavonoides que se caracterizan por sus propiedades fungistáticas.

## **PLAGAS**

Las plagas son animales (insectos, arácnidos, nematodos) que, al contrario que las bacterias y los hongos, tienen sistema digestivo y excretor, y su dieta es menos específica. Factores como el color de las hojas pueden ser importantes para el reconocimiento u orientación de la plaga. Los mecanismos de resistencia de las plantas son: 1) físicos, como el color, propiedades de superficie, o pelos; 2) Mecánicos, como la fibra o la sílice y, 3) químicos o bioquímicos, como el contenido de estimulantes, toxinas o repelentes.

En general, las plantas jóvenes o de crecimiento rápido tienen mayor probabilidad de ser atacadas por las plagas que las plantas viejas o de crecimiento lento. Las relaciones planta-plaga son complejas y las observaciones de un caso no se pueden extrapolar para otras plantas y otros ecosistemas. Así, se ha encontrado que aportes elevados de N no aumentan la susceptibilidad de pinos al ataque de insectos herbívoros, posiblemente debido a que el aporte de N no sólo aumentaba el contenido de diterpenoides, que actúan como aleloquímicos. Las células epidérmicas que contienen depósitos de sílice actúan como una barrera mecánica frente a insectos mordedores y chupadores. Los rociadores foliares con compuestos de silicio reducen la incidencia de los ataques de áfidos.

Se debe de recordar que los insectos actúan como vectores de virosis, lo que supone una amenaza añadida a la de una plaga de insectos chupadores. En muchas ocasiones, el estado nutricional de la planta va a influir indirectamente en la enfermedad vírica a través de los vectores, que son hongos o insectos, sobre todo áfidos, responsables del 60% de las virosis.

## **APLICACIÓN DE FERTILIZANTES Y SU RELACIÓN CON PLAGAS Y ENFERMEDADES**

La adición de fertilizantes en condiciones de campo afecta a las plagas y enfermedades directamente, a través del estado nutritivo de la planta, e indirectamente, por producir alteraciones. En la mayoría de los casos, el abonado nitrogenado se añade en dos fracciones, en otoño y en primavera. Así, el nitrógeno aplicado a cereales en zonas de clima templado al comienzo del ciclo de cultivo, normalmente en otoño, favorece el ahijado y el desarrollo del aparato vegetativo, lo que a su vez favorece la incidencia de enfermedades, sobre todo de ataques fúngicos. En estos supuestos se requiere el uso de productos químicos para el control de plagas y enfermedades para proteger el cultivo y obtener una cosecha rentable. La aplicación del abonado nitrogenado en primavera, cuando la planta esta formada, permite una mejor utilización del fertilizante y disminuye la aparición de enfermedades y con ello la utilización de productos plaguicidas disminuye respecto al abonado en otoño. La aplicación de plaguicidas recupera las cosechas de los cultivos fertilizados con nitrógeno.

### **11.0 BIBLIOGRAFIA**

- **Agustin, R. 2002. Fundamentos de fisiologías vegetal. Ed. Mundi-Prensa, México.**
- **Azcón-Bieto, J. y Talón, M. 2008. Fundamentos de Fisiología Vegetal. Ed. McGraw-Hill Interamericana, Barcelona, España.**
- **Coombs, J., Hall, D.O., Long, S.P. y Scurlock, J.M.O. 1988. Técnicas en fotosíntesis y bioproductividad. Ed. Futura, México.**
- **Córdoba, V.C. y Legaz, G.Ma.E. 2000. Fisiología vegetal ambiental. Ed. Síntesis, España.**
- **Christopher K. Mathews y K. E. Van Holde. (2000). Bioquímica segunda edición. McGraw-Hill Interamericana. México.**
- **Gil, Martínez F. 1995. Elementos de fisiología vegetal. Mundi-Prensa, México.**
- **Hans-Walter Heldt. (1997). Plant Biochemistry & Molecular Biology. Oxford University Press. New York USA.**
- **Jones, H.G. 1983. Plants and microclimate. Ed. Cambridge University Press, Oxford.**
- **Karp Gerald. (2001). Biología celular y molecular, McGraw-Hill. México.**
- **Larqué, S.A. 1989. El agua en las plantas cultivadas. Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, México.**
- **Larqué, S.A. y Rodríguez, G.M.T. 1993. Fisiología Vegetal Experimental. Ed. Trillas, México.**
- **Leclerc, Jean-Claude. 2003. Plant ecophysiology. Ed. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK.**
- **Lira, S.H.R. 1994. Fisiología Vegetal. Ed. Trillas, México.**

- **Mason Stephen F. (1994). Historia de las ciencias, la ciencia del siglo XX, Alianza editorial Mexicana. México.**
- **Meyer, S.B. y Anderson, B.D. 1952. Plant Physiology. 2ª. Edition, Ed. D.Van Nostrand Company, INC. E.U.**
- **Morris Desmond. (1995). El Zoo Humano, Plaza & Janés, S. A. México**
- **Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 1994. Fisiología Vegetal. Ed Iberoamérica, México.**
- **Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. Plant physiology. 4ª. Edition, Ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers. E.U.**

## **12.0 LECTURAS RECOMENDADAS**

- ❖ **Allen Jr., H.L., Vu, V.C.J. y Sheehy, J. 2003. Carbon dioxide, plants and transpiration. Encyclopedia of water Science, Ed. Marcel Deber, EUA. Pp. 57-60.**
- ❖ **Camacho, M.F. 1994. Dormición de semillas. Ed. Trillas, México. Sánchez del, C. F. y Escalante, R.E.R. 1988. Hidroponía. Ed. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.**
- ❖ **Christiansen, N.M. y Lewis, F.Ch. 1987. Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables. Ed. Noriega LIMUSA, México.**
- ❖ **Colinas, L. Ma.T. 1982. Apuntes para el tema de agua. Departamento de Fitotecnia, UACH, Texcoco, México.**
- ❖ **Erickson, O.R. 1976. Modeling of plant Growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 27: 407-34.**
- ❖ **Gupta,U.S. 2005. Physiology of stressed crops. Volume I. Hormone relations. Ed. Science Publishers, Inc. Plymouth, UK.**
- ❖ **Hunt, R. 1978. Plant Growth Analysis. The Institute of Biology´s studies in biology No. 96. Ed. Edward Arnold, London.**
- ❖ **López, R. F.G. 2005. Ecofisiología de árboles. Ed. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.**
- ❖ **Pearcy, R.W., Ehleringer, J.R., Money, H.A. y Rundel, P.W. 1989. Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation. Ed. Chapman nad Hall, E.U.**
- ❖ **Rodríguez, S.F. 1982. Fertilizantes: Nutrición vegetal. Ed. AGT Editor. México**
- ❖ **TeKrony, M.D. y Egli, B.D. 1991. Review & Interpretation: Relationship of seed vigor to crop yield: A Review. Crop Science 31: 816-822.**
- ❖ **Zeevaart, D.A.J. 1976. Physiolyg of flower formation. Ann. Rev. Plant Physiol. 27: 321-48.**

## ANEXO I

### AUXINAS

(Tomado de Jankiewicz, S.L. y Acosta-Zamudio, C. 2003. Auxinas. En: Jankiewicz, S.L. Reguladores del crecimiento, desarrollo y resistencia en plantas. Vol. I. Propiedades y acción. Ed. Mundi-Prensa, México. Pp. 21-66.)

Las auxinas se generan principalmente en las partes jóvenes de la planta: ápices, frutos tiernos y hojas en desarrollo. Las auxinas estimulan el crecimiento por alargamiento de los tallos y participan en la formación de las curvaturas fototrópicas (hacia el tallo), participan también en la orientación de la hoja con su superficie adaxial en el crecimiento oblicuo con relación al vector de gravedad de los brotes laterales. Promueven la formación de las raíces laterales y adventicias. Participan en la inhibición correlativa de las yemas axilares y brotes por el ápice del brote principal y por sus hojas juveniles. Las auxinas estimulan en algunas especies de plantas la formación de frutos partenocárpicos (sin fecundación de la flor). En el cultivo de jitomates en Europa, este fenómeno se aprovecha, en la práctica a gran escala. Existen especies de plantas, en las cuales la auxina estimula la floración, por ejemplo: en la producción de piñas se utilizaban las aspersiones con auxinas para provocar la floración.

Las auxinas inhiben la abscisión de los órganos, por ejemplo las hojas y frutos y se les utiliza frecuentemente en los huertos con el objeto de evitar la caída prematura de los frutos por ejemplo en el manzano. Una de las propiedades más interesantes de las auxinas es su transporte polar basipétalo, hacia la base de la planta. Esta propiedad tiene enorme importancia morfogénica, es decir en la regulación de la forma de la planta y también en la formación de los tejidos vasculares y en tropismos.

## ANEXO II

# GIBERILINAS

(Tomado de Grochowska, M. y Mejía-Muñoz, J.M. 2003. Giberilinas. En: Jankiewicz, S.L. Reguladores del crecimiento, desarrollo y resistencia en plantas. Vol. I. Propiedades y acción. Ed. Mundi-Prensa, México. Pp. 67-92.)

En el año de 1958, MacMillan y Suter aislaron las semillas inmaduras de frijol (*Phaseolus coccineus* L.) una giberilina muy activa, GA<sub>1</sub>, en forma cristalina. En las partes verdes de las plantas, la biosíntesis de la GA es estimulada por la luz.

Las giberilinas están presentes en las plantas, tanto gimnospermas como angiospermas, en helechos, algas (verdes y pardas), en hongos y bacterias. Los órganos que sintetizan giberilinas en abundancia son las partes apicales de las raíces y también las hojas más jóvenes, pero no en el meristemo apical. Otra fuente de síntesis de las GAs lo constituyen también los nudos del tallo de gramíneas, nudos de tallos de las plantas dicotiledóneas, partes de la flor (estambres) y también las semillas en desarrollo. En la semilla podemos distinguir dos sitios de intensa biosíntesis de giberilinas, el endospermo líquido y los cotiledones. Desde allí, las GAs son transportadas al ápice del brote materno y hacia otras partes del fruto en desarrollo en el que se encuentran las semillas. En cambio, en semillas de cereales en germinación, las principales fuentes de producción de GAs son el escutelo y el eje del embrión. En la célula, la biosíntesis de las Gas se localiza en los proplastidios y en los plastidios especialmente cloroplastos.

En flores, la fuente principal de las GA son los estambres en desarrollo. Esta hormona asegura la viabilidad del polen y, después de la fecundación, también la viabilidad del óvulo fecundado. El crecimiento rápido del tubo polínico ocurre bajo la influencia de la GA<sub>1</sub>, la cual está considerada como la giberilina más activa. En las fases tempranas del desarrollo del embrión también ocurren con la participación de la GA. Además los compuestos que bloquean la síntesis de la GA aplicados durante la floración, provocan el aborto de los embriones.

Las giberilinas cumplen diversas funciones: dentro de los tejidos está en correlación con la intensidad del alargamiento celular y no tanto con la división celular. La aplicación de GA provoca divisiones celulares y alargamiento en la

zona subapical del tallo, y como resultado, el tallo crece intensamente. En cambio la GA aplicado a raíces no estimula el crecimiento, porque no induce ni divisiones ni alargamiento celular. Generalmente, en los esquejes las GAs inhibe la iniciación de raíces. El enanismo de las plantas resulta ser con frecuencia el efecto de la biosíntesis incompleta de la GA o de insensibilidad a este regulador. El crecimiento reducido resulta del acortamiento de los entrenudos y no por disminución de su número.

Las giberilinas libres tienen poca capacidad de translocarse en la planta y por lo general se quedan en el lugar de aplicación; su transporte se estimula con la aplicación de bajas concentraciones de AIA (ácido indol acético). En hojas las giberilinas estimulan la respiración. En semillas, las giberilinas tienen un papel importante en el proceso de salida del período de latencia y en la germinación.

Un evidente antagonista de las giberilinas es el etileno.

Las giberilinas influyen también en el sexo de flores, por ejemplo en cucurbitáceas. En la mayoría de los casos, el alto nivel de GA en tejidos o su aplicación externa favorece la formación de flores masculinas, que por lo general está acompañado de un intenso crecimiento vegetativo. Otros ejemplos se encuentran en álamo y arce.

A continuación se presenta un Cuadro con las aplicaciones prácticas de las giberilinas utilizadas en Europa y Estados Unidos de América:

COMPUESTO	PLANTA	EFFECTOS
<b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Semilla de papa</b>	<b>Interrupción de la latencia</b>
<b>GA<sub>4+7</sub>/BA</b>	<b>Cebada</b>	<b>Hidrólisis de almidón</b>
<b>GA<sub>4+7</sub>/BA</b>	<b>Manzano, peral</b>	<b>Aumento del número de ramas laterales y aumento de los ángulos de ramificación</b>
<b>GA<sub>3</sub>, GA<sub>4+7</sub>/BA, GA<sub>5</sub>/BA</b>	<b>Coníferas, Crisantemos</b>	<b>Estimulación de la floración</b>
<b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Mandarinas</b>	<b>Cuajado de frutos</b>
<b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Vid</b> <b>Cereza agria</b> <b>Cereza dulce</b> <b>Durazno</b>	<b>Raleo de flores y frutos jóvenes</b>
<b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Cerezas agrias y dulces</b>	<b>Disminución de la floración</b>
<b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>4+7</sub>, GA<sub>4+7</sub>/BA**</b>	<b>Vid</b> <b>Cereza dulce</b> <b>Manzano</b>	<b>Aumento del tamaño de frutos</b>
<b>GA<sub>3</sub>/ANOA*</b> <b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub>/Auxina/CK</b> <b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Jitomate</b> <b>Vid</b> <b>Pera</b> <b>Manzano</b> <b>Ciruelos</b>	<b>Estimulación de la formación de frutos partenocárpicos</b>
<b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Caña de azúcar</b> <b>Espinaca</b> <b>Lúpulo</b>	<b>Aumento de la cosecha</b>
<b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Cereza dulce</b>	<b>Prevención de reventado de frutos</b>
<b>GA<sub>3</sub>, GA<sub>4+7</sub>, GA<sub>4+7</sub>/BA</b>	<b>Manzano</b>	<b>Prevención de acorchamiento de frutos</b>
<b>GA<sub>3</sub></b> <b>GA<sub>4+7</sub></b> <b>GA<sub>3</sub></b>	<b>Cereza dulce</b> <b>Plátanos</b> <b>Limones y naranjas</b>	<b>Retardación de la fructificación</b>

\* Ácido 2-naftoxiacético, \*\* Benciladenina

Desde el año de 1960, el ácido giberélico (**GA<sub>3</sub>**) se ha usado en gran escala en la producción de uva sin semilla. En este caso la GA<sub>3</sub> influye en tres procesos simultáneamente:

- 1) Causa la prolongación del eje del racimo
- 2) Causa el raleo de las flores en el racimo, y
- 3) Causa el aumento del tamaño de los frutos (que se quedan)

## ANEXO III

# CITOCININAS

(Tomado de Borkowska, B. y Jankiewicz, S. L. 2003. Citocininas. En: Jankiewicz, S.L. Reguladores del crecimiento, desarrollo y resistencia en plantas. Vol. I. Propiedades y acción. Ed. Mundi-Prensa, México. Pp. 93-122.)

La característica más importante de las citocininas es que estimulan las divisiones celulares en plantas y retrasan el envejecimiento. Las citocininas influyen en múltiples procesos bioquímicos, como la estimulación de la biosíntesis de los ácidos nucleicos y de diferentes proteínas, entre otras, enzimas, como las proteasas y ribonucleasas.

Las citocininas afectan también múltiples e importantes procesos fisiológicos; por ejemplo, estimulan la germinación de las semillas que necesitan luz y acortan el período de latencia de las yemas. Son también un factor muy activo en la regulación de la morfogénesis, ante todo, por suprimir la dominancia apical en las plantas, lo que causa la brotación de las yemas laterales. En la horticultura tiene también importancia la iniciación de las yemas adventicias y la inhibición de la formación y el crecimiento de las raíces. En algunas especies de plantas las citocininas participan en la inducción de la floración y en la abscisión de frutos pequeños.

Hay prueba del uso de las citocininas para retrasar el envejecimiento en el cultivo de trigo. La citocinina CPPU prolonga la actividad fotosintética de la hoja más cercana a la espiga (hoja bandera), lo que se refleja en un rendimiento mayor.

### **Citocininas endógenas y sintéticas**

#### **Citocininas endógenas**

Como se ha mencionado, la primera citocinina natural que fue aislada e identificada fue la *trans-zeatina*. La zeatina se presenta como una base libre y también en unión con ribosa (ribósido), o con ribosa mas el resto del ácido fosfórico (ribótido).

La forma más activa de la zeatina es la base libre, aunque hay también publicaciones afirmando que es más activo el ribósido de zeatina. La actividad de la base libre depende de la posición del grupo hidroxílico. En la zeatina libre



aislada de plantas, este grupo se encuentra en la posición *trans* (actividad superior), pero en la zeatina aislada de tRNA ocurre en la posición “*cis*” (actividad menor). Recientemente en papas fue descubierto el *cis-zeatina-9-glucósido*, que en los brotes de esta especie ocurre en cantidad 10 veces mayor que *trans-zeatina-9-glucósido*, lo que sugiere que la *cis-zeatina* debe ocurrir también como base libre afuera del tRNA, en esta especie. En frijol fue descubierta también la enzima *cis-trans-isomerasa*, que transforma el isómero de zeatina *cis* en isómero *trans*. El grupo –OH en la cadena lateral de la *trans-zeatina* puede unir un radical de ácido fosfórico formando fosfato arílico de zeatina (ZAP). Todavía no está claro qué papel pueda desempeñar la fosforilación de la zeatina. Los resultados obtenidos sugieren que la formación de ZAP puede estar relacionada con la absorción y el transporte de citocininas a través de las membranas.

### **Citocininas sintéticas**

Entre las citocininas sintéticas, la cinetina y la bencilaminopurina muestran una alta actividad biológica. Un poco menos activa es la tetrahidropiranyl-benciladenina (PBA). La cinetina es también un derivado de la adenina, a la cual, en la posición N6, está unido un grupo furanil. Aunque la cinetina fue aislada de los tejidos animales, es considerada como un artefacto y no se considera entre los compuestos naturales.

### **La benciladenina (BA o BAP)**

Es un derivado de la adenina, en la cual, en la posición N6 está unido el grupo bencil. La benciladenina es más frecuentemente usada y muestra una actividad alta en muchas especies de plantas. Tanto la BA como la cinetina son sintetizadas en forma libre y en forma de ribósidos y ribótidos.

Además de las tres citocininas mencionadas, se han sintetizado 70 derivadas de la purina. Ya que estos compuestos tienen solamente poca actividad biológica o son totalmente inactivas, raramente se les menciona.

Entre los derivados de la urea ya mencionados, el tidiaruzón (TDZ) muestra una alta actividad de citocinina y encontró aplicación en el cultivo de tejidos. Tidiaruzón es un componente de la preparación Dropp-50, el cual se aplica para la defoliación. Otro derivado de la urea –Forclorfenurón, llamado anteriormente

CPPU ó 4-PU-30, tiene alta actividad citocínica. Hay pruebas de que al aplicarla en manzano se cambia la apariencia y composición química de los frutos. Así mismo, hay pruebas de su uso en los cereales para retrasar el envejecimiento de la hoja bandera, lo que aumenta el rendimiento.

### **Biosíntesis**

Se considera que las citocininas son sintetizadas principalmente en los ápices de las raíces. Sin embargo, no se puede excluir su síntesis también en otros tejidos meristemáticos, como el cámbium, las yemas en desarrollo, los frutos jóvenes o semillas en germinación. Se considera que aún brotes y hojas pueden ser lugar de síntesis de citocininas.

Existen dos rutas que llevan a la producción de citocininas libres:

- ❖ Liberación de la molécula de citocinina de tRNA
- ❖ Formación de *novo*

La primera de estas rutas, aunque posible desde el punto de vista lógico, no tiene soporte en los datos experimentales. En cambio, hay muchos datos que muestran la síntesis de *novo* de las citocininas. Estos datos señalan a la adenina como el precursor de la parte púrica de la molécula de citocinina y el ácido mevalónico como el precursor de la cadena lateral.

Los O-glucósidos de citocininas e isoprenoides pueden constituir la forma de almacenamiento, la cual puede ser rápidamente hidrolizada a las bases libres cuando hay necesidad, por ejemplo durante la germinación.

Entre los inhibidores se encuentran la olomoucina, roscovitina y bohemina. Estos compuestos son potentes inhibidores de las quinasas dependientes de ciclinas.

Desde el punto de vista químico, su rasgo característico es que el anillo púrico está sustituido en tres posiciones: 6 (donde está el grupo bencil-) y también en las posiciones 2 y 9. Estas sustancias causan que el ciclo celular se pare en los puntos críticos G1/S o G2/M. Actúan no solamente sobre las plantas sino también sobre los mamíferos, incluso el hombre. Por lo tanto, provocan interés entre los médicos como eventual remedio anticancerígeno.

## ANEXO IV

### BRASINOESTEROIDES Y COMPUESTOS AFINES

(Tomado de Jankiewicz, S. L. 2003. Brasinoesteroides y compuestos afines. En: Jankiewicz, S.L. Reguladores del crecimiento, desarrollo y resistencia en plantas. Vol. I. Propiedades y acción. Ed. Mundi-Prensa, México. Pp. 123-143)

Desde hace tiempo se sospechaba que los esteroides pueden ser hormonas de las plantas, puesto que en los animales numerosas hormonas pertenecen a este grupo de compuestos: corticosteroides (por ejemplo, cortisol que regula la economía del agua y sustancias minerales), las hormonas sexuales femeninas – estrógenos (por ejemplo, estrona y estradiol) y masculinas – andrógenos (por ejemplo, testosterona). En los tejidos de las plantas los esteroides ocurren comúnmente y a veces éstos son los mismos compuestos que encontramos en animales. Por ejemplo, la estrona se ha aislado del polen de la palma datilera y de las semillas de manzano, mientras que el estradiol ocurre en las semillas de chabacano (*Armeniaca vulgaris* Lam.).

Las hormonas esteroides de los animales tienen a veces la influencia sobre la fisiología de plantas. En una especie de *Salvia* reemplazan la acción del día corto sobre la inducción floral. En pepino (*Cucumis sativus*) influyen la expresión del sexo en flores; sin embargo, en esta especie así bien la hormona humana femenina (estradiol) como masculina (testosterona) causan que se formen flores femeninas.

En el momento crucial en la búsqueda por las hormonas esteroides en plantas fue el descubrimiento de la nueva hormona vegetal- brasinólido. Después de muchos trabajos preeliminares, Mitchell y cols., descubrieron

## ANEXO V

### RADIACIÓN SOLAR

**Ortiz, S.A.C. 1987. Elementos de Agrometeorología cuantitativa: con aplicación en la República Mexicana. 3ª. Edición, Departamento de Suelos, Universidad Autónoma Chapingo, México.327P.**

La fuente de toda energía para todos los procesos físicos y biológicos que ocurren sobre la tierra es la radiación solar. La cantidad diaria de calor recibida por centímetro cuadrado de suelo horizontal, varía según la época del año. Ello se debe a que:

- 1) Los rayos solares llegan a la superficie terrestre con distinta inclinación, según la época del año.
- 2) La duración del día es diferente según las épocas del año.
- 3) Los días son más largos cuando los rayos solares son más perpendiculares.

Estos tres fenómenos son debidos a que el eje de la tierra forma un ángulo (de  $23^{\circ} 27'$ ) con la perpendicular.

Así tenemos, que el CENIT, día más largo para los trópicos, corresponde a los solsticios, de Verano (21 de junio) para el Trópico de Cáncer y de Invierno (21 de diciembre) para el Trópico de Capricornio.

En los Equinoccios, de Primavera (21 de marzo) y de Otoño (23 de septiembre) son CENIT del Ecuador.

De esta forma toda la superficie terrestre recibe anualmente  $860 \times 10^{18}$  kcal de radiación global. Este valor representa un millón de veces el total de la energía producida por la industria eléctrica Mundial. Hay que recordar que con la luz solar se presenta un aumento de la temperatura, de esta manera la fluctuación anual de las temperaturas mensuales varía, en primer lugar, con la latitud.

Debido a que la temperatura varía con la elevación, los cambios en altitud son relativamente comparables a los de latitud. Usualmente se produce un descenso de cerca de  $1.66^{\circ}\text{C}$  en la temperatura media por cada 305 m de aumento de altitud. Generalmente se distinguen dos tipos de gradientes altotérmicos, el libre y en relieve. El gradiente altotérmico libre varía de 0.5 a  $0.55^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ , es decir,

por cada 100 m de elevación en el aire la temperatura media disminuye 0.5°C. Por su parte el gradiente altotérmico en relieve varía de 0.6 a 0.65°C/100 m.

Por ejemplo en Quito, Ecuador, situado a una altitud de 2850 m, que a pesar de encontrarse solamente a 19 Km del Ecuador su temperatura media es de 12.8°C. Por el contrario, Belem, Brasil, a una altitud similar, pero a una elevación de 10 m, la temperatura media es de 30°C.

De esta forma, si la tierra fuera completamente plana la temperatura estaría gobernada exclusivamente por la latitud.

Como puede verse, la altitud permite una verdadera zonificación de la temperatura, que a su vez es muy importante para la distribución de especies vegetales naturales, así como la posibilidad de producir cosechas.

Para algunos cultivos la temperatura debe ser óptima para un buen desarrollo, así tenemos:

<b>CULTIVO</b>	<b>MÍNIMA</b>	<b>ÓPTIMA</b>	<b>MÁXIMA</b>
<b>Granos de estaciones frías</b>	<b>0-4</b>	<b>24-29</b>	<b>32-38</b>
<b>Maíz</b>	<b>10</b>	<b>29-32</b>	<b>43-46</b>
<b>Pepino</b>	<b>9-10</b>	<b>24-27</b>	<b>35-41</b>
<b>Melón</b>	<b>15-18</b>	<b>30-37</b>	<b>43-44</b>
<b>Chícharo</b>	<b>3-6</b>	<b>10-16</b>	<b>21-24</b>
<b>Papa (tubérculos)</b>	<b>6-7</b>	<b>10-16</b>	<b>27-32</b>
<b>Tomate (temperatura nocturna para la formación de frutos)</b>	<b>13-14</b>	<b>15-20</b>	<b>22</b>

Mientras que la FAO propone los siguientes grupos de cultivos según el tipo de fotosíntesis que presentan, así tenemos:

CARACTERÍSTICAS	GRUPO DE ADAPTABILIDAD DE CULTIVOS			
	I	II	III	IV
FORMA DE FOTOSÍNTESIS	C <sub>3</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>4</sub>
TEMPERATURA (°C) ÓPTIMA PARA MÁXIMA FOTOSÍNTESIS	15-20	25-30	30-35	20-30
PRINCIPALES CULTIVOS	TRIGO, PAPA, FRIJOL*	FRIJOL**, SOYA, ARROZ, ALGODÓN, CAMOTE	MIJO, SORGO**, MAÍZ**, CAÑA DE AZÚCAR	SORGO**, MAÍZ*

\* Tropical de altura >1500 m de altitud

\*\* Tropical de tierras bajas <1500 m de altitud

Así de este modo se tienen cultivos sensibles a las heladas:

CULTIVO	NOMBRE BOTÁNICO	SENSIBILIDAD A HELADAS
ALFALFA	<i>Medicago sativa</i>	SENSIBLE
PLATANO	<i>Musa spp</i>	SENSIBLE
FRIJOL	<i>Phaseolus vulgaris</i>	SENSIBLE
MAÍZ	<i>Zea mays</i>	SENSIBLE
CHILE	<i>Capsicum spp</i>	SENSIBLE
CALABAZA	<i>Brassica oleracea</i>	TOLERANTE
VID	<i>Vitis vinifera</i>	TOLERANTE
CEBOLLA	<i>Allium cepa</i>	TOLERANTE
REMOLACHA	<i>Beta vulgaris</i>	TOLERANTE

## **HORAS FRÍO**

A partir de los trabajos de Coville (1920) se comenzó a señalar la acción favorable de las bajas temperaturas durante el período de descanso de ciertas especies arbóreas o arbustivas, cuyo despertar vegetativo de primavera queda condicionado a las características térmicas del invierno precedente.

Nightingale y Blake (1934) determinaron que los 7°C era la temperatura mínima de crecimiento para ramitas de durazneros y manzanos. Debido a ello, éste valor fue usado como límite superior de las temperaturas con acción favorable de enfriamiento, designándose como “horas frío”, “horas de enfriamiento” o “unidades de dormición” a la cantidad de horas en las que la temperatura del aire permanece debajo de tal nivel. Aunque este valor térmico no es uniforme, ni aplicable por igual a todas las especies y variedades, es mundialmente aceptado como límite medio adecuado para el cómputo de horas frío. Su utilización ha permitido explicar con éxito las variaciones fenológicas y productivas, que muestran las especies criófilas, especialmente los frutales cultivados, cuando deben cumplir su descanso bajo diferentes grados de enfriamiento a consecuencia de variaciones anuales o geográficas.

Así tenemos:

<b>FRUTAL</b>	<b>No. DE HORAS FRÍO</b>
<b>MANZANO</b>	<b>900-1000</b>
<b>PERAL</b>	<b>800-900</b>
<b>DURAZNO</b>	<b>600</b>
<b>CIRUELO EUROPEO</b>	<b>500</b>
<b>CIRUELO JAPONÉS</b>	<b>400</b>
<b>CEREZO</b>	<b>200-300</b>
<b>ALMENDRO</b>	<b>200-300</b>

Para obtener el número de horas frío se pueden aplicar diversas fórmulas, aquí solo se expondrá la de DaMota que ha dado mejores resultados para México.

$$N = 485.1 - 8.52 T_m$$

Donde:

N = Horas frío mensuales

Tm = Temperatura media mensual (°C)

Esta fórmula es aplicable para los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero.

Las plantas también necesitan de una misma cantidad de calor para su desarrollo maduración, cuando todos los demás factores climáticos y edáficos se presentan en condiciones óptimas. A esta cantidad de calor se le ha llamado **constante térmica**.

Algunos cultivos han sido estudiados para la obtención de la constante térmica y son:

CULTIVO	CONSTANTE TERMICA
CEBADA	1700 °C
TRIGO	2000 °C
MAIZ	2500 °C

Estos valores nos ayudan a explicar por qué en áreas diferentes tenemos diferente duración de períodos de crecimiento. Por ejemplo con Maíz a una temperatura media del ciclo de 15 °C nos daría una duración de 166 días (2500/15), mientras que con 25 °C duraría 100 días.



## ANEXO VI

### PRECIPITACIÓN

**Ortiz, S.A.C. 1987. Elementos de Agrometeorología cuantitativa: con aplicación en la República Mexicana. 3ª. Edición, Departamento de Suelos, Universidad Autónoma Chapingo, México.327P.**

La lluvia, nieve y granizo se conocen con nombre genérico de Precipitación, generalmente siempre que hablamos de precipitación nos referimos a la lluvia, así tenemos, que la lluvia se expresa como la altura de una capa de agua que se forma sobre un suelo completamente horizontal e impermeable, suponiendo que sobre dicha capa no se produce ninguna evaporación.

La medición de la altura se expresa en milímetros y décimos de milímetro, para estudios de irrigación es importante tener en mente que 1 mm de lluvia precipitada en una hectárea, representa 10 m<sup>3</sup> de agua.

La distribución de la lluvia es irregular, sin embargo, esa aparente complejidad, desaparece cuando se analizan los 4 factores siguientes:

- 1) Latitud
- 2) Dirección de los vientos dominantes
- 3) Distancia al mar
- 4) Relieve del suelo

En cuanto a la dirección de los vientos, se puede observar que en el Ecuador existe una especie de choque, el cual provoca una zona de baja presión, la cual ayuda al ascenso del vapor de agua, y a su vez, esto provoca que exista una alta nubosidad y precipitación.

Pero a los 30° de latitud existe lo contrario, la circulación no es hacia arriba sino hacia abajo, esto impide la formación de nubes y por lo tanto de precipitación. Esta zona es considerada de alta presión y es donde se ubican la mayoría de los desiertos.

La distancia al mar, influye debido a que la mayor parte de las aguas de lluvia procede de los mares. Los vientos marinos van descargando su humedad a medida que se internan en los continentes.

El relieve por su parte influye de la forma siguiente: Cuando los vientos

dominantes en una región encuentran una cadena de montañas son obligados a elevarse y como toda masa de aire que aumenta de altura disminuye su temperatura, provoca la formación de nubes y lluvia.

En México los extremos de precipitación están en Sonora y Baja California con el valor más bajo (<50mm) y el valor más alto en Cataluña, Oaxaca (5,400 mm).

## ANEXO VII

### EVAPOTRANSPIRACIÓN

**Ortiz, S.A.C. 1987. Elementos de Agrometeorología cuantitativa: con aplicación en la República Mexicana. 3ª. Edición, Departamento de Suelos, Universidad Autónoma Chapingo, México.327P.**

México tiene una superficie agrícola aproximada de 25 millones de hectáreas, de las cuales un 20% cuenta con riego y el 80% restante produce bajo condiciones de secano o temporal. A partir de estos datos podemos entender que uno de los factores limitativos de la producción agrícola de nuestro país es el agua.

Por ello es importante estimar la cantidad de agua perdida por las plantas durante su ciclo vegetativo.

En determinadas condiciones la Evaporación Potencial (Ev) es la cantidad de vapor de agua que puede ser emitida desde una superficie libre con agua.

Transpiración es la pérdida de agua liberada hacia la atmósfera a través de los estomas de las plantas.

Evapotranspiración (ET) es la suma de las cantidades de agua evaporada desde el suelo y transpirada por las plantas.

Evapotranspiración potencial (ETP) Es la máxima cantidad de agua capaz de ser perdida por una capa continua de vegetación que cubra todo el terreno, cuando es ilimitada la cantidad de agua suministrada al suelo.

Evapotranspiración Real (ETR) Es la cantidad de agua perdida por el complejo planta-suelo en las condiciones meteorológicas, edáficas y biológicas existentes.