

UNIVERSIDAD AGRARIA DE LA HABANA

FRUCTUOSO RODRÍGUEZ PÉREZ

FACULTAD DE AGRONOMÍA

FISIOLOGÍA AMBIENTAL

FISIOLOGÍA AMBIENTAL

Introducción

Conceptos

Clasificación del Estrés

Consideraciones sobre cada tipo de estrés

- Estrés hídrico
- Estrés Salino
- Estrés Biológico
- Estrés por temperatura
- Estrés por inundación
- Estrés por exceso de radiación
- Respuestas generales de las plantas a los estrés
- Fitohormonas
- Alteraciones en el crecimiento
- Senescencia y abscisión
- Osmoregulación
- Fotosíntesis y Cierre Estomático
- Expresión Génica

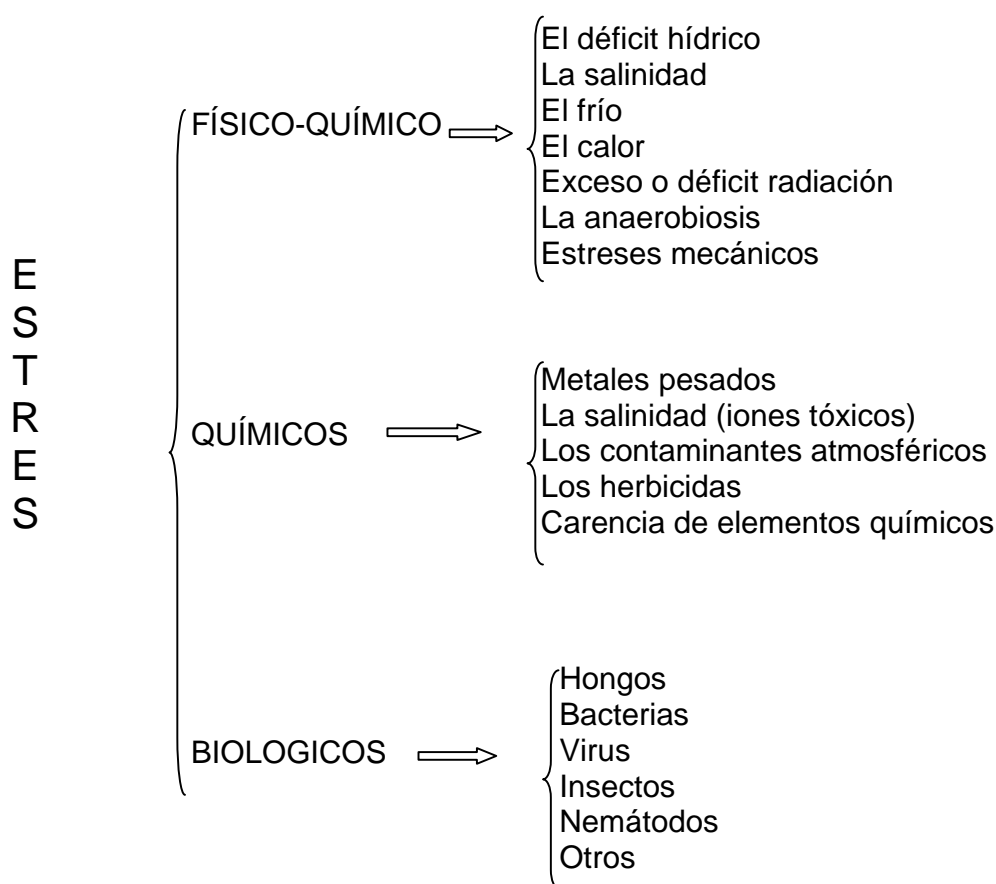
INTRODUCCIÓN

Las respuestas y adaptaciones morfológicas, anatómicas, bioquímicas y fisiológicas de las plantas a las condiciones medioambientales que generan estrés en las mismas están comprendidas dentro del campo de la Fisiología Ambiental o Ecofisiología. Podríamos considerar que en este concepto también están presentes las bases genéticas, bioquímicas y fisiológicas de resistencia vegetal ante los factores adversos de naturaleza físico-químicos y biológicos.

Resultan escasas las obras que se dedican a esta materia, aún cuando pudiéramos afirmar que las plantas desde su origen y posterior domesticación por el hombre, han estado sometidas a estrés, siendo las respuestas de resistencia y adaptación más lo común que lo excepcional. A manera de ejemplo, en el mundo de las plantas cultivadas, no es aventurero afirmar que las plantas son extremadamente resistentes ante la infección microbiana, siendo la resistencia la regla más que la excepción (Bidwell, 1979). Por otra parte se ha estimado que un

tercio de la superficie de nuestro planeta que se podría cultivar, recibe un aporte insuficiente de agua para el desarrollo vegetal, mientras que en el resto la falta de agua reduce los rendimientos en mayor o menor medida (Tudela y Tadeo, 1993). También en la actualidad la tercera parte de las tierras irrigadas en el mundo están afectadas, en mayor o menor medida por la salinidad (Hasagawa y col. 1986). Como respuesta al estrés medio ambiental se entiende el concepto de significación amplio definido como cualquier alteración, tanto estructural como funcional que se produce en las plantas como consecuencia de un estrés de acuerdo a Tudela y Tadeo (1993).

De acuerdo a la naturaleza del agente causante de estrés, se pueden clasificar como muestra el diagrama siguiente:



En los libros de Fisiología Vegetal y en una gran parte de las revisiones sobre la fisiología ambiental y fisiología del estrés publicado hasta nuestros días, se analizan los diferentes agentes causantes de estrés de manera individual y las respuestas de las plantas frente a ellos. Sin embargo, las investigaciones recientes en los campos de la bioquímica, la biología molecular y la fisiología vegetal evidencian que las respuestas generales resultan comunes a varios de

ellos. Por otra parte lo más natural y general en las plantas cultivadas es que se presentan unidas las causas de estrés. No obstante abordaremos los principales tipos de respuestas a cada uno de los agentes causantes de estrés y finalmente explicaremos las respuestas generales.

ESTRÉS HÍDRICO (EH)

El estrés hídrico puede ser causado de manera independiente o combinado por deficiencia de agua en el suelo (sequía edáfica); por elevadas temperaturas y baja humedad atmosférica (sequía atmosférica); tipos de sequía que originan disminuidos potenciales hídricos en los tejidos de las plantas. Igual resultado puede originar la inundación y el encharcamiento al crear situación de anaerobiosis en los suelos en los que crecen las plantas. Así mismo un reducido potencial osmótico a causa de la salinización, también puede generar un reducido potencial hídrico en el interior de la planta. El EH es por su impacto en las plantas cultivadas y por su cantidad, el estrés más importante que sufren los cultivos. Las investigaciones científicas publicadas demuestran que las pérdidas agrícolas causadas por el EH resultan superiores a la suma de las pérdidas ocasionadas por los restantes tipos de estrés (Kramer, 1980), lo cual es debido a que el desarrollo de potenciales hídrico en el interior del vegetal afecta a la fotosíntesis, la síntesis de pigmentos, la respiración, el metabolismo mineral, la circulación de los aminoácidos, el metabolismo del nitrógeno, la transpiración, el crecimiento, la actividad enzimática, la floración y fructificación y como resultado final la calidad y cantidad de los rendimientos de las plantas de cultivo.

Desde la aparición de las primeras plantas hasta nuestros días y la presencia del EH en ese largo período de tiempo, ha ejercido una fuerte presión en el proceso de selección natural de las plantas, por lo que es lógico que se haya generado un numeroso grupo de adaptaciones y respuestas en el reino vegetal al EH. Así Kramer (1980) agrupa las adaptaciones al EH en:

1. Mecanismos que evitan el EH, mediante estas adaptaciones las plantas completan su ciclo de crecimiento y desarrollo antes del comienzo del período de sequedad. Este grupo de plantas tiene interés ecológico.
2. Mecanismos que permiten tolerar el EH, a este grupo pertenecen la mayor parte de las adaptaciones y respuestas, las que están presentes incluso en zonas húmedas en las cuales puedan presentarse situaciones de deficiencia hídrica y generar disminuidos potenciales hídrico en las plantas. En este grupo de plantas encontramos las de interés agronómico.

Tudela y Tadea (1993) establecen una segunda división de las adaptaciones:

Primera: Adaptaciones que retardan la deshidratación por efecto del EH. Son aquellas modificaciones morfológicas, fisiológicas o bioquímicas que reducen la transpiración o favorecen la captación de agua y que a criterio de Skriver y Mundy (1990) son las plantas con la capacidad de mantener alto el potencial hídrico de los tejidos durante los períodos de sequía.

Segunda: Adaptaciones que permiten tolerar la deshidratación y que se

producen en el ámbito celular y molecular y pueden definirse como aquellas modificaciones que permiten resistir el EH cuando el potencial hídrico de los tejidos es bajo.

ESTRÉS SALINO (ES)

En nuestros días el ES constituye un factor importante que reduce los rendimientos y en ocasiones restringe el cultivo de plantas en importantes superficies terrestres. Así según Hasegawa y col (1986) la tercera parte de las tierras irrigadas en el mundo están afectadas, en mayor o menor medida por la salinidad y a juicio de Urbina y col. (1996) cada año en el mundo se salinizan $1,5 \cdot 10^6$ hectáreas de tierra. En Cuba hoy en día se considera que hay salinizadas más $1 \cdot 10^6$ hectáreas de suelos. El drástico aumento de las superficies afectadas por la salinidad son consecuencia del uso indiscriminado de grandes cantidades de fertilizantes químicos y la sobre-explotación de los acuíferos (Tudela y Tadeo, 1993).

El ES tiene dos componentes que afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas: el componente osmótico y el componente iónico. El componente osmótico viene dado por la concentración de sales, así al producirse salinización ocurre una elevada concentración salina lo que implica una fuerte depresión del potencial de soluto en el suelo y como consecuencia se induce una reducción grande del potencial hídrico del suelo que a su vez genera estrés hídrico en la planta. Referido al componente iónico de ES, determinados iones resultan tóxicos para las plantas cultivadas por el hombre (ecológicamente glicofitas). Entre los iones tóxicos más abundantes encontramos al Cl^- y el Na^+ ; aunque otros iones como el NO_3^- ; SO_4^{2-} , Al^{+3} y NH_4^+ también pueden resultar tóxicos y ocasionar trastornos a la planta. Así las plantas en condiciones de ES se enfrentan a dos problemas, uno el obtener agua del suelo con potencial hídrico muy disminuido y el otro, sobrevivir ante altas concentraciones de iones tóxicos. Así, en esta última dirección, las plantas se enfrentan al problema de obtener suficiente potasio; debido a que el ión sodio compite con la absorción del ión potasio por una baja afinidad del mecanismo de absorción y porque en estas condiciones la concentración de K^+ es mucho menor que la de Na^+ .

Según Kramer (1984) los mecanismos de respuesta desarrollados por las plantas tolerantes a la sal se basan en la capacidad de excluir el Cl^- y el Na^+ del citoplasma, mediante su almacenamiento en las vacuolas o mediante la inhibición de su entrada o la estimulación de su salida de la célula, sin embargo Salisbury y Ross (1993) señalan la existencia al nivel de membrana en las células de la raíz y de las hojas de bombas sódicas que transportan este ión al exterior del citoplasma; por inclusión en la vacuola central y exclusión hacia los espacios extracelulares.

Las plantas que toleran la sal pueden agruparse en plantas exclusivas y plantas inclusivas de iones, según Kramer (1984) y Tudela y Tadeo (1993) quienes además señalan que las plantas exclusivas son aquellas en las que, mediante diversos mecanismos de adaptación, la sal llega a sus partes aéreas en pequeñas cantidades y por otra parte, las plantas inclusivas absorben la sal en grandes

cantidades y la almacenan en tallos y hojas. Entre los mecanismos de adaptación de las plantas exclusivas se encuentran la gran selectividad absorptiva de las raíces para ciertos iones (como el potasio) o la reabsorción del NaCl, durante la ascensión de la corriente xilemática, en los niveles radicales y caular. Hasegawa et al (1986) demostraron la posibilidad de la existencia de mecanismos de tolerancia a elevadas concentraciones citosólicas de sal en estadios de cultivos celulares adaptados a medios de elevadas concentraciones salinas.

ESTRÉS BIOLÓGICO (EB)

Las situaciones desfavorables que crean el ataque de los hongos, bacterias, virus, viroides, insectos, nemátodos, y otros organismos vivos constituyen las causas fundamentales de los estreses biológicos. El EB en su acepción más amplia puede ser definido como aquellas situaciones desfavorables que puede sufrir una planta por la acción de otros seres vivos, definición que entonces incluiría las competencias entre plantas por algún recurso natural y las lesiones que causan a las plantas los grandes animales.

Las respuestas adaptativas y los mecanismos de resistencia de las plantas ante los agentes patógenos, son muy diversas y disímiles y su naturaleza de carácter puede ser anatomorfológico, bioquímico, fisiológico, genético y a escala molecular. Así, Bidwell (1979) afirma que las plantas son extremadamente resistentes ante la infección microbiana, siendo la resistencia la regla, más que la excepción.

La mayor parte de las respuestas o de las adaptaciones de las plantas, consisten en la inducción de la síntesis de compuestos o moléculas que resultan desfavorables para el agente patógeno o para el competidor, proceso que recibe el nombre de alelopatía (Tundela y Tadeo, 1993). Así la alelopatía también se ocupa de las interacciones químicas entre las plantas y los microorganismos, ya sean estos perjudiciales o benéficos, según Mejias (1995) quien señala que los aleloquímicos son compuestos moleculares que actúan como señales o como mensajeros de disuasión, produciendo efectos repulsivos, antialimentarios, trópicos, alteradores de la fisiología y/o comportamiento sexual o poblacional de insectos.

Hoy en día una gama amplia de productos naturales, que las plantas producen en su metabolismo secundario (terpenos, fenoles y alcaloides), se les denomina fitoalexinas, su función principal es defender a las plantas contra los herbívoros y el ataque de los patógenos. Muchos autores consideran la inmunidad vegetal, precisamente como la capacidad de producir compuestos tóxicos a los patógenos y que se producen solo durante o a continuación de una invasión patogénica.

En la resistencia de las plantas a los agentes debe mencionarse la teoría de la trofobiosis, elaborada por el francés Francis Chaboussou y que sostiene que la vulnerabilidad de las plantas al ataque de las plagas es una cuestión de equilibrio nutricional o de intoxicación por agrotóxicos. La planta equilibrada, ya sea porque se encuentra en crecimiento vigoroso o en reposo, no es nutritiva para el parásito.

El parásito no tiene capacidad de hacer proteólisis, solo sabe hacer proteosíntesis por lo que necesita encontrar alimento soluble en forma de aminoácidos, azúcares simples y minerales no incorporados a macromoléculas

insolubles (Restrepo 1994). Así un mayor o menor ataque a las plantas por los insectos y enfermedades depende de su estado nutricional; la teoría sostiene que las defensas orgánicas de los vegetales están determinadas por una nutrición equilibrada, la cual impide la acumulación de sustancias simples y solubles en la savia o el citoplasma. En su teoría Chabouso establece que las plantas presentan dos estadios: el de síntesis y el de lisis, el primero identifica el estado de resistencia, inmunidad vegetal a diferencia del segundo que identifica el estado de sensibilidad ante los patógenos.

La pared celular (PC) juega un importante rol en la resistencia al ataque de los patógenos y entre sus funciones se cita la de actuar como barrera de efectividad variable para los agentes patogénicos que atacan a las células y además en la PC se han desarrollado sistemas de detección de los procesos de infección (Guardiola y Garcia,1991).Según Taiz (1991) todas las partes aéreas que están cubiertas de material lipídico para reducir la pérdida de agua, ayuda a bloquear la entrada de bacterias y hongos patogénicos. Por su parte Bidwell (1979) señala que la cutícula al no poder ser dirigida por la mayoría de los patógenos tiene función de protección y Guardiola y Garcia (1991), precisan que si bien la lignificación de la PC es función primaria de la diferenciación, es a su vez una respuesta general de la misma a la infección de los patógenos; así la intensidad de lignificación en la PC de las variedades de Papa está relacionada con la tolerancia a la infección por *Phytophthora infectans* y la quitinasa (enzima del grupo de las glicosidasas) se ha propuesto que puede actuar como mecanismo de defensa contra las infecciones fúngicas hidrolizando las paredes de las hifas, en las que hay quitina.

También la pared celular posee un 10% de glicoproteínas, las que le confieren un papel fundamental en la comunicación entre células y con el exterior especialmente en los procesos de protección frente al ataque de los patógenos o en las situaciones de estrés según Tudela y Tadeo (1993). En esta discusión hay que destacar que los estudios recientes han evidenciado que las paredes celulares están implicadas en la detección de la infección por parte de las plantas, al producirse en las mismas consecuencia de la infección oligosacáridos de bajo peso molecular (elicitors) que, mediante la unión a receptores específicos en la membrana citoplasmática desencadenan los cambios metabólicos que conducen a la expresión de los mecanismos de defensa (Guardiola y Garcia, 1991).

ESTRÉS POR TEMPERATURA (ET)

La temperatura tiene una alta influencia sobre la vida de las plantas al influir sobre las reacciones químicas y, por tanto, sobre las reacciones bioquímicas (catalizadas enzimáticamente) y por otra parte, la temperatura también influye de manera determinante sobre el estado de físico del agua y como consecuencia modifica la estructura y actividad de las macromoléculas que forman parte de la planta.

En los ambientes naturales, conocemos que se producen fluctuaciones climáticas estacionales, con altas temperaturas en la época de verano y con bajas temperaturas invernales, por debajo del punto de congelación en determinadas

condiciones Agroecológicas. Por lo anterior es normal que en las plantas que el hombre cultiva puedan estar sometidas durante su ciclo de crecimiento y desarrollo a condiciones de ET que pueden ser ocasionados por altas y bajas temperaturas.

El ET a causa de calor y de frío origina cambios en la fluidez de las membranas y produce desnaturalización de proteínas y enzimas. Los cambios a nivel de membrana conducen a disminuir la semipermeabilidad, lo que provoca la pérdida de la compartimentalización de metabolitos e iones y a la interrupción en las cadenas electrónicas la generación de energía a nivel de membrana (respiración y fotosíntesis) por pérdida de la actividad enzimática. Las temperaturas altas inducen aumentos en la fluidez y desnaturalizan las proteínas, desorganizando la estructura y la funcionabilidad del protoplasma. Las plantas tolerantes al calor reaccionan aumentando el grado de saturación de los lípidos membranosos para mantener la funcionabilidad membranaria y produciendo enzimas resistentes a altas temperaturas. También las especies tolerantes a altas temperaturas exhiben altos niveles de agua combinada y alta viscosidad protoplasmática y son capaces de sintetizar a altas proporciones cuando las temperaturas comienzan a ser elevadas manteniendo equilibrio entre la síntesis y la lisis y evitan así el envenenamiento con NH_4^+ (Salisbury y Ross, 1993) el cual resulta de la ruptura de las proteínas por calentamiento (Henchel, 1964).

Por el contrario en la época de temperaturas fría se induce un descenso en la fluidez de las membranas y una acentuada disminución de la actividad enzimática. Las plantas tolerantes al frío responden aumentando el grado de insaturación de sus lípidos membranosos y producen enzimas resistentes al frío, manteniendo de estas formas la estabilidad metabólica, estructural y funcional del protoplasma.

Las plantas responden al estrés por congelación (temperaturas por debajo de 0°C) evitando la formación de hielo en los espacios extracelulares, respuesta que aún no se conoce con certeza su causa y que algunas científicos la han asociado a la existencia de proteínas anticongelantes similares en su estructura y función a los péptido y glicoproteínas anticongelantes encontradas en los peces polares y en algunos insectos.

ESTRÉS POR INUNDACIÓN O ENCHARCAMIENTO

El exceso de agua por inundación o por encharcamiento origina condiciones de anaerobiosis para las plantas, situación que inhibe la absorción de agua por las raíces y acarrea un potencial hídrico negativo o estrés hídrico desfavorable al crecimiento y desarrollo de las plantas. En condiciones de encharcamiento la difusión de los gases es muy disminuida, por lo que resistencia a la difusión gaseosa también provoca la acumulación de gases generalmente metabólicamente tóxicos entre los que se destacan el etileno por su gran actividad biológica.

En las plantas mesófitas las condiciones anaeróbicas en las raíces originadas por inundación o por encharcamiento induce la formación de tejidos para el transporte de oxígeno desde las partes aéreas. Este efecto es inducido al parecer por el

etileno. También en algunas plantas se observa la formación de raíces adventicias y la hipertrofia de la base del tallo cuando el agua alcanza las partes aéreas de la planta, fenómeno que según Tudela y Tadeo (1993) son regulados por interacción entre el etileno y la auxina. Es conocido que en las plantas hidrófilas, las condiciones de inundación originan rápido crecimiento en el tallo, proceso que también es inducido por el etileno.

ESTRÉS POR EXCESO DE LUZ

El exceso de radiación, tanto visible como la ultravioleta pueden generar estrés en las plantas. El estrés que acarrea la radiación excesiva de la luz ultravioleta origina mutaciones irreversibles y las plantas ante estas condiciones responde sintetizando pigmentos flavonoides que absorben este tipo de radiación.

En condiciones de exceso de radiación visible el estrés es debido a que la fotosíntesis no puede consumir toda la energía absorbida por los pigmentos fotosintéticos, desencadenándose reacciones oxidativas y los resultados finales son la fotoinhibición de la fotosíntesis y la fotooxidación de los pigmentos, lo que acarrea la disminución de la productividad fotosintética con la consiguiente reducción de los rendimientos. Las respuestas de las plantas al estrés por radiación visible son de naturaleza morfológicas y bioquímicas. En las primeras se encuentran los movimientos de los cloroplastos y las hojas reduciendo la superficie de exposición a la luz; así como el marchitamiento y enrollamiento de las hojas o el de superficies reflectantes ricas en ceras. Las adaptaciones de carácter bioquímico se basan en la disipación de energía directamente y en la eliminación de las especies activadas de oxígenos producidas en las reacciones fotooxidativas. La disipación de energía tiene lugar a través del ciclo de las xantofilas a nivel de las membranas de los tilacoides de los cloroplastos; en los que hay interconversión zeaxantina-violaxantina.

RESPUESTAS GENERALES DE LAS PLANTAS A LOS ESTRESSES

Entre las respuestas generales comunes a todos los tipos de estreses medioambientales que manifiestan las plantas encontramos:

- Inducción de la síntesis de ácido abscorbico (ABA)
- Inducción de la síntesis de etileno
- Alteración de los niveles de otros reguladores de crecimiento como citoquinina, ácido indolacético (AIA) y las poliaminas.
- Adaptaciones en el ciclo de crecimiento y desarrollo.
- Alteraciones en el crecimiento
- La inducción de senescencia y abscisión.
- Inducción del cierre estomático
- Modificaciones en la fotosíntesis
- Inducción de osmoregulación.
- Alteraciones en los mecanismos de defensa frente al estrés oxidativo.
- Inducción de expresión génica, destacándose: expresión génica

relacionada con la senescencia; genes relacionados con la fermentación alcohólica, proteínas resistentes al calor (HSP₅), proteínas relacionada con la patogénesis (PR₅), otras proteínas de defensa activa, y genes regulados por ABA.

FITOHORMONAS

Los diferentes tipos de estreses medioambientales generalmente producen modificaciones en los niveles de fitohormonas, principalmente se originan incrementos en el contenido de ABA y del etileno y una disminución de la concentración de citoquininas. Hoy en día se considera que las fitohormonas pueden formar parte del mecanismo de transmisión de la señal producida por los estímulos ambientales hasta las respuestas finales, lo que ha sido demostrado por diferentes investigadores (Tudela y Tadeo, 1993).

El déficit hídrico, la salinidad, el frío, las condiciones de encharcamiento y los patógenos, factores que causan estrés producen un incremento en la síntesis de ABA. También está demostrado que a su vez el ABA induce una serie de respuestas que se consideran adaptaciones de las plantas al estrés, entre las que se pueden citar: Reducción del crecimiento celular, la senescencia foliar, el cierre estomático, el ajuste osmótico, la inducción de la expresión génica y también el aumento de la conductividad de las raíces (Skrimmer y Mundy, 1990; Tudela y Tadeo, 1993).

Es conocido que el ABA producido en la hojas, consecuencia del DH, a largo plazo provoca el cierre de los estomas. Sin embargo el estrés hídrico edáfico induce la síntesis del ABA en las raíces y transportado por el xilema llega al aparato foliar y provoca el cierre de los estomas en los primeros momentos del DH con antelación a la producción del ABA foliar capaz de provocar el cierre del aparato estomatal. Al respecto Tudela y Tadeo (1993) consideran que las raíces pueden tener un papel fundamental en procesos que ocurren en las hojas e implica de que el ABA puede considerarse como una señal que transmite estímulos, en este caso falta de agua, desde una órgano de la planta (las raíces) a otro (las hojas).

Los diferentes tipos de estreses estimulan la actividad ACC sintetasa y en ocasiones la actividad de la ACC oxidasa (ACC-ácido 1 aminociclopropano) con la consiguiente producción y acumulación de etileno. Por otra parte, el etileno parece intervenir en la regulación de múltiples respuestas consideradas como adaptaciones frente al estrés, entre las que pueden citarse: la abscisión y la senescencia, alteración de los hábitos del crecimiento raigal, la inhibición del crecimiento vegetativo, la formación de tejido aerenquima, alteraciones en la morfología foliar y la inducción de la expresión génica relacionada con la patogénesis (Tudela y Tadeo, 1993).

Al igual que el ABA el etileno puede transportarse entre órganos bajo condiciones de estrés. Ello ha sido observado:

- desde las raíces a las partes aéreas de plantas de tomate en condiciones de inundación manifestándose epinastia foliar (Bradford y Yang 1980),
- entre diferentes órganos florales como consecuencia del estrés por heridas (Woltering 1990)

- en plántulas de mandarino rehidratadas tras un déficit hídrico donde se indujo abscisión foliar (Tudela y Primo-Millo, 1992). Por lo anterior Tudela y Tadeo (1993) consideran también el etileno como una señal que transmite estreses ambientales entre diferentes órganos.

En relación con las citoquininas y auxinas. Se plantea que los estreses disminuyen sus contenidos. Por el contrario son las relaciones entre las fitohormonas las que regulan las respuestas de las plantas a los diferentes tipos de estrés. Así puede citarse como ejemplo el descenso de la conductancia estomática por la relación citoquinina / ABA (Dcies y Zhang) y la regulación AIA /Etileno (Garen 1983).