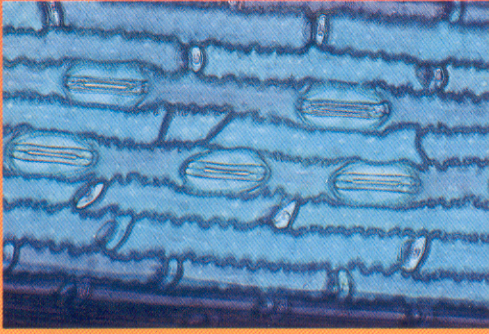


F. PEREZ GARCIA
J. B. MARTINEZ-LABORDE



INTRODUCCION A LA FISIOLOGIA VEGETAL

Félix PÉREZ GARCÍA

Doctor Ingeniero Agrónomo
Catedrático y Subdirector del
Departamento de Biología Vegetal,
Escuela Universitaria de Ingeniería
Técnica Agrícola,
Universidad Politécnica de Madrid

Juan B. MARTÍNEZ-LABORDE

Doctor Ingeniero Agrónomo
Catedrático del Departamento
de Biología Vegetal,
Escuela Universitaria de Ingeniería
Técnica Agrícola,
Universidad Politécnica de Madrid

INTRODUCCION A LA FISIOLOGIA VEGETAL



Ediciones Mundi-Prensa

Castelló, 37



28001 Madrid

1994

© 1994, F. Pérez García y J.B. Martínez-Laborde

© 1994, Ediciones Mundi-Prensa

Depósito Legal: BI-40-94

ISBN: 84-7114-471-9

No se permite la reproducción total o parcial de este libro ni el almacenamiento en un sistema informático, ni la transmisión de cualquier forma o cualquier medio, electrónico, mecánico, fotocopia, registro u otros medios sin el permiso previo y por escrito de los titulares del Copyright.

IMPRESO EN ESPAÑA - PRINTED IN SPAIN

Impreso por Grafo, S.A. - Bilbao

Prólogo

Este libro está dirigido principalmente a estudiantes universitarios, de diferentes carreras y niveles, que deban iniciarse en el estudio del funcionamiento de las plantas, pero también a profesionales no especializados y a aficionados (con un mínimo de formación biológica) que, por necesidad o curiosidad, se acerquen a esta rama de la Biología Vegetal.

El texto tiene su origen en las notas y apuntes de clase que hemos preparado, a lo largo de varios cursos, para la impartición de los temas de Fisiología Vegetal incluidos en el programa de la asignatura Biología en la Escuela de Ingeniería Técnica Agrícola de la Universidad Politécnica de Madrid. En un principio, y a petición de los alumnos, pensamos editarlas como monografía didáctica para uso interno de la Escuela. Pero luego, por sugerencia del Prof. C. Gómez-Campo, Director del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad Politécnica de Madrid, decidimos ampliar y completar las notas originales y darlas a conocer en forma de libro de texto.

Existen varios y excelentes tratados de Fisiología Vegetal en castellano, escritos originalmente en nuestra lengua o traducidos de otros idiomas. De ellos hemos aprendido, y a ellos hemos recurrido en más de una ocasión para escribir estas páginas. Naturalmente, este manual no pretende, ni podría, competir con tales obras. Pensamos, sin embargo, que un tratamiento menos exhaustivo y en lo posible simplificado de esta disciplina, puede ser útil para una primera aproximación a algunos aspectos básicos de la vida de las plantas.

Debido a la orientación que nos imponen nuestra propia formación y la actividad docente e investigadora que desarrollamos, hemos tratado los principales procesos fisiológicos que tienen lugar en las plantas vasculares, especialmente las Angiospermas, y tanto los ejemplos mencionados como el enfoque general del texto están referidos, en general, a plantas y situaciones de interés agrícola.

El primer capítulo fue concebido como una iniciación a la vida de las plantas llamadas superiores, y a la vez como guía para remitir a los capítulos en los que se trata tal o cual aspecto fisiológico. Al final de cada capítulo se mencionan algunas obras o artículos de revistas que pueden consultarse para ampliar los temas correspondientes o profundizar en sus fundamentos físicos, bioquímicos o anatómicos. En el apartado de «BIBLIOGRAFIA GENERAL» se recoge un buen número de obras actuales de texto o consulta que tratan en profundidad toda la materia o varios de sus capítulos. Con el objeto de facilitar la lectura del texto, hemos evitado en lo posible los desarrollos matemáticos y reducido asimismo a un mínimo las fórmulas químicas, que pueden encontrarse fácilmente en las distintas obras mencionadas en la bibliografía. Aunque hemos procurado simplificar las explicaciones, el lector deberá disponer de algunos conocimientos en ciertas materias básicas, como Biología, Química, Física y Matemática.

Aunque cada uno de nosotros se encargó de la redacción de ciertos capítulos, la responsabilidad por lo escrito o lo omitido la asumimos colectivamente. Los esquemas y dibujos han sido delineados en su totalidad por nosotros.

Queremos expresar nuestro agradecimiento al Prof. C. Gómez-Campo, que nos impulsó a publicar este libro y revisó varias versiones del manuscrito, y a todos nuestros compañeros del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad Politécnica de Madrid, especialmente a los Profesores C. Pérez Ruiz, J.M. Iriondo Alegría y J.M. Pita Villamil, que con su colaboración y apoyo constantes nos animaron a seguir adelante. También agradecemos a Ediciones Mundi-Prensa la oportunidad que nos brinda de publicar estas páginas.

Madrid, Noviembre de 1993

F.P.G.
J.B.M.L.

Indice

Capítulo 1: INTRODUCCION A LA VIDA DE LAS PLANTAS

MATERIA Y ENERGIA EN LA PLANTA	17
LA PLANTA Y EL MEDIO.....	20
CICLO VITAL DE LA PLANTA	23
BIBLIOGRAFIA	26

Capítulo 2: EL AGUA Y LAS PLANTAS

EL AGUA, UNA SUSTANCIA PECULIAR	29
POTENCIAL HIDRICO.....	29
—El potencial hídrico y el movimiento del agua	31
EL AGUA EN EL SUELO.....	32
EL AGUA EN LA CELULA.....	33
EL AGUA EN LA ATMOSFERA.....	34
LA ABSORCION DE AGUA	35
—Trayectoria del agua en la raíz	35
—El papel de la endodermis.....	37
—La presión radical	38
EL ASCENSO DEL AGUA EN LA PLANTA	39
LA TRANSPIRACION	42
—Apertura estomática	43
—Consecuencias de la transpiración	45
BALANCE HIDRICO	46
BIBLIOGRAFIA	47

Capítulo 3: LA NUTRICION MINERAL

LOS NUTRIENTES MINERALES	51
—Importancia de los nutrientes	52
LOS NUTRIENTES EN EL SUELO.....	53
ABSORCION DE NUTRIENTES	54
LOS NUTRIENTES EN LA PLANTA	55
—Transporte activo	56
—Transporte de nutrientes en la planta	58
—Movilidad en la planta	58
—Suministro de nutrientes y crecimiento	59
BIBLIOGRAFIA	60

Capítulo 4: FOTOSINTESIS

EL PROCESO FOTOSINTETICO.....	63
—La fase lumínica	65
—La fase oscura.....	69

INDICE

FOTORRESPIRACION	73
OTRAS VIAS DE FIJACION DE CO ₂ : PLANTAS C-4 Y PLANTAS CAM ..	75
—Plantas C-4	75
—Plantas CAM	79
FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSINTESIS	80
—Iluminación y Fotosíntesis Neta	81
—Concentración de CO ₂ y Fotosíntesis Neta	83
BIBLIOGRAFIA	83
 Capítulo 5: UTILIZACION Y TRANSPORTE DE LOS FOTOASIMILADOS	
UTILIZACION DE LOS FOTOASIMILADOS	87
—Obtención de energía metabólica	87
—Biosíntesis	92
DISTRIBUCION DE FOTOASIMILADOS EN LA PLANTA	93
—Fuentes y sumideros	93
—Transporte de fotoasimilados por el floema	94
BIBLIOGRAFIA	98
 Capítulo 6: CRECIMIENTO Y DESARROLLO	
INTRODUCCION	101
CRECIMIENTO	101
—Cinética del crecimiento	102
—Factores que afectan al crecimiento	104
—Correlaciones de crecimiento	106
DIFERENCIACION	107
BIBLIOGRAFIA	108
 Capítulo 7: MOVIMIENTOS EN LAS PLANTAS	
INTRODUCCION	111
TROPISMOS	111
—Geotropismos	111
—Fototropismos	113
—Quimiotropismos	114
—Tigmotropismos	115
NASTISMOS	115
MUTACIONES	116
BIBLIOGRAFIA	118

INDICE

Capítulo 8: REGULADORES DE CRECIMIENTO

INTRODUCCION	121
AUXINAS	123
—Estructura química de las auxinas	125
—Aspectos fisiológicos relacionados con las auxinas	126
GIBERELINAS	126
—Estructura química de las giberelinas	127
—Aspectos fisiológicos relacionados con las giberelinas	127
CITOQUININAS	127
—Estructura química de las citoquininas	127
—Aspectos fisiológicos relacionados con las citoquininas	129
ACIDO ABSCISICO	129
—Estructura química del ácido abscísico	130
—Aspectos fisiológicos relacionados con el ácido abscísico	130
ETILENO	130
—Aspectos fisiológicos relacionados con el etileno	131
POLIAMINAS	131
APLICACIONES PRACTICAS DE LOS REGULADORES DE CRECIMIENTO	132
BIBLIOGRAFIA	134

Capítulo 9: FOTOMORFOGENESIS

CONCEPTO DE FOTOMORFOGENESIS	137
FITOCROMO	137
—Naturaleza y propiedades	137
—Mecanismos de acción del fitocromo	141
BIBLIOGRAFIA	142

Capítulo 10: FLORACION

EL PROCESO DE FLORACION	145
—Floración y fotoperíodo	145
—Participación del fitocromo en la floración	146
—Control hormonal de la floración	148
VERNALIZACION	149
—Control hormonal de la vernalización	150
—Vernalización y fotoperíodo	151
BIBLIOGRAFIA	152

INDICE

Capítulo 11: GERMINACION DE SEMILLAS

INTRODUCCION	155
MADURACION DE SEMILLAS	157
CONCEPTO Y FASES DEL PROCESO DE GERMINACION	157
FACTORES QUE INTERVIENEN EN LA GERMINACION	160
—Humedad	160
—Temperatura	160
—Oxígeno	161
METABOLISMO DE LA GERMINACION	162
—Respiración	162
—Movilización de sustancias de reserva	162
FISIOLOGIA DE LA GERMINACION EN CEREALES	165
GERMINACION HIPOGEA Y EPIGEA	166
—Germinación hipogea	167
—Germinación epigea	168
LONGEVIDAD DE SEMILLAS	168
BIBLIOGRAFIA	169

Capítulo 12: DORMICION DE SEMILLAS Y YEMAS

INTRODUCCION	173
DORMICION DE SEMILLAS	173
TIPOS DE DORMICION DE SEMILLAS	174
—Dormición impuesta por las cubiertas seminales	174
—Dormición embrionaria	177
ECOLOGIA DE LA DORMICION DE SEMILLAS	177
DORMICION DE YEMAS	178
BIBLIOGRAFIA	180

Capítulo 13: EL FRUTO Y SU MADURACION

INTRODUCCION	183
MADURACION DEL FRUTO	183
REGULACION DE LA MADURACION DEL FRUTO	185
—Control de la maduración por la temperatura	185
—Control hormonal de la maduración	185
BIBLIOGRAFIA	187

Capítulo 14: ENVEJECIMIENTO Y ABCISION

ENVEJECIMIENTO	191
—Cambios bioquímicos y fisiológicos asociados al envejecimiento vegetal ...	191
—Causas del envejecimiento vegetal	192

INDICE

ABSCISION	193
—Control hormonal de la abscisión	194
BIBLIOGRAFIA	195
BIBLIOGRAFIA GENERAL	199
INDICE ANALITICO DE MATERIAS.....	203
INDICE DE NOMBRES CIENTIFICOS Y VULGARES	217

Introducción a la vida de las plantas

Bibliografía
La planta y el medio
La planta y el medio

Un observador que camina por el campo y se detiene frente a una planta de amapola, una encina o un trigo, puede sentirse inclinado a reflexionar sobre distintos aspectos de la vida de estas plantas. Algunas de las cuestiones que puedan presentársele serán tratadas, con cierto detalle, en los distintos capítulos de este libro. Pero antes de llegar a ellos, para que el árbol no le impida ver el bosque, es decir, para no perder la concepción de la planta como un todo y en relación con su medio, es conveniente que se detenga en los párrafos que siguen, donde se ha esbozado una síntesis del funcionamiento de las plantas y se indican los capítulos donde pueden ampliarse algunos de sus aspectos.

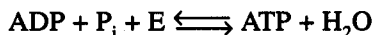
Materia y energía en la planta

Una planta, como cualquier otro ser vivo, necesita *sustancias orgánicas* con las que construir su cuerpo, crecer, y regular su funcionamiento. También necesita *energía*, que la mayor parte de sus procesos vitales requieren, pero esta energía se obtiene asimismo de moléculas orgánicas.

Los seres vivos obtienen energía a partir de compuestos orgánicos mediante un proceso oxidativo que los transforma en moléculas más sencillas, generalmente inorgánicas. Este proceso guarda notables equivalencias con la combustión, en la que una sustancia orgánica como la celulosa (madera, papel) o los hidrocarburos (gasolina), se quema (reacciona con el oxígeno del aire) liberando energía en forma de calor; si la cantidad de oxígeno es suficiente la combustión será completa, y a su término todo el carbono y el hidrógeno orgánicos se habrán convertido en dióxido de carbono y agua.

La *oxidación de sustancias orgánicas* dentro de las células es un proceso similar, aunque mucho más complejo, formado por numerosas reacciones sucesivas catalizadas por enzimas, en las que la energía se va liberando de forma gradual y programada.

Parte de esa energía se perderá inevitablemente como calor, sin otra aplicación que contribuir al balance térmico del organismo, pero una fracción de la energía de oxidación puede ser «capturada» temporalmente en la molécula de *ATP* (trifosfato de adenosina) mediante la siguiente reacción:



en la que ADP es el difosfato de adenosina, P_i es un grupo fosfato, y E representa la fracción de energía de oxidación que queda incorporada en el enlace rico en energía de la molécula de ATP, establecido entre el ADP y el grupo fosfato que se le une; las estructuras del ATP y el ADP pueden verse en la Fig. 1.1. Gracias a que esta reacción es reversible por hidrólisis enzimática, el ATP puede conservar y transportar esta energía hasta el sitio y momento en que sea requerida, y allí liberarla, haciéndola utilizable.

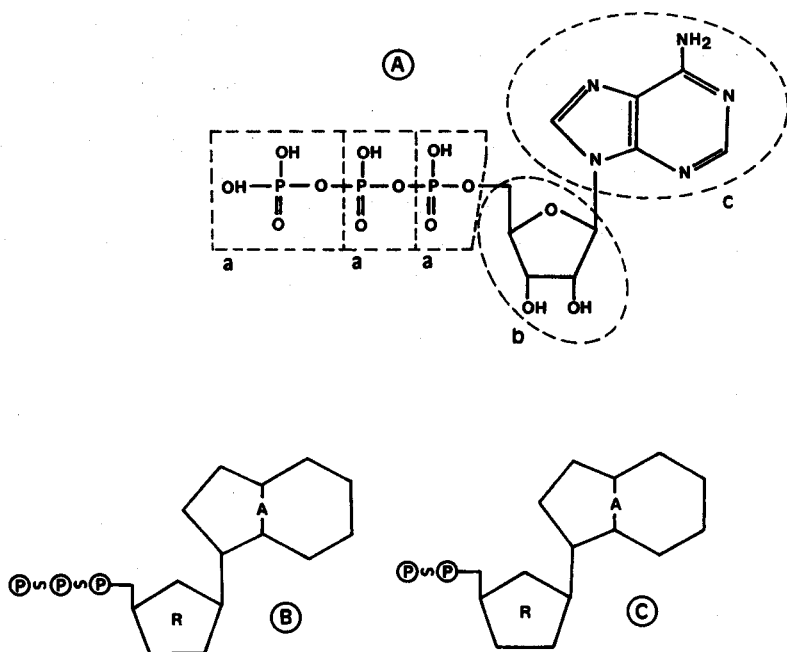


Fig. 1.1. A, Fórmula química del ATP, indicando los grupos que constituyen la molécula: fosfatos (a), ribosa (b) y adenina (c). B, Esquema de la molécula del ATP: grupos fosfatos (P), enlaces ricos en energía (~), ribosa (R), adenina (A). C, Esquema de la molécula del ADP, con sólo dos grupos fosfatos y un enlace rico en energía.

En condiciones aeróbicas, con suficiente provisión de O_2 , la oxidación del sustrato orgánico, generalmente glucosa, se llevará a cabo de forma completa y se obtendrán los mismos productos finales que en la combustión, CO_2 y agua; este proceso se denomina *respiración*. En ausencia de O_2 tendrá lugar una *fermentación*, oxidación incompleta de la que se obtienen moléculas orgánicas más sencillas y un menor rendimiento energético en ATP.

La utilización por las plantas de sustancias orgánicas, como fuente de los esqueletos carbonados necesarios para la síntesis de moléculas estructurales y reguladoras, y para la obtención de la energía metabólica imprescindible para dicha síntesis y otros procesos vitales, se desarrolla en el capítulo 5. La mayor parte de los seres vivos utilizan para tal fin sustancias orgánicas ya elaboradas por otros seres vivos, que incorporan desde el medio en el que viven, a través de la depredación, el parasitismo, la simbiosis o el saprofitismo.

En cambio, las plantas, así como algunos microorganismos, son capaces de sintetizar las moléculas orgánicas que necesitan, a partir de sustancias inorgánicas sencillas. En las plantas este proceso es la *fotosíntesis*, que utiliza CO_2 ,

H₂O y la energía de la luz; como productos de la fotosíntesis se obtienen moléculas orgánicas, generalmente glúcidos sencillos, y se libera O₂.

La práctica totalidad de las sustancias orgánicas de que dispone el ecosistema terrestre provienen, en última instancia, de la actividad fotosintética de las plantas. La fotosíntesis constituye, asimismo, el único mecanismo de la naturaleza capaz de captar energía externa al sistema (la energía solar) y ponerla en circulación mediante las cadenas alimenticias.

La importancia macroecológica de la fotosíntesis radica además en otro aspecto de este proceso: la liberación de O₂. La atmósfera primitiva de la Tierra carecía de este gas, necesario para la respiración aeróbica. La actividad fotosintética fue incrementando la concentración atmosférica de O₂ y permitió la aparición de organismos aerobios que lo consumen. El 21% de O₂ que contiene actualmente la atmósfera terrestre resulta del equilibrio entre el consumido por los organismos aerobios y el producido por los organismos capaces de llevar a cabo la fotosíntesis, su única fuente.

La producción de sustancias orgánicas por fotosíntesis, así como la influencia de diversos factores en este proceso, se tratan más ampliamente en el capítulo 4.

Para el mantenimiento de la estructura y el crecimiento de las plantas, es necesaria la síntesis de diversas sustancias orgánicas: celulosa, hemicelulosas y pectinas para las paredes celulares; almidón y lípidos como sustancias de reserva; fosfolípidos para las membranas; enzimas y otras proteínas con funciones estructurales o de regulación metabólica; nucleótidos para los ácidos nucleicos y el transporte de energía; fitohormonas que modulan el desarrollo, etc. Esta intensa y variada actividad biosintética consume gran parte del ATP generado en la respiración, y emplea como esqueletos carbonados a los glúcidos que resultan de la fotosíntesis, o bien moléculas intermedias de los procesos fotosintético y respiratorio.

Además de carbono, hidrógeno y oxígeno, muchas de estas moléculas contienen otros elementos, como el nitrógeno (proteínas, ácidos nucleicos) o el fósforo (fosfolípidos, ATP); asimismo, diversos elementos son necesarios en la regulación enzimática de numerosas reacciones metabólicas o en otros procesos vitales. Estos elementos, que no están presentes en el dióxido de carbono ni en el agua y que por lo tanto la fotosíntesis por sí sola no proporciona, se denominan *nutrientes minerales*, y la planta los obtiene en forma de compuestos inorgánicos que proceden del medio, generalmente del suelo, a través de sus raíces. La nutrición mineral de las plantas se desarrolla en el capítulo 3.

En resumen (Fig. 1.2), la biosíntesis de las diversas sustancias orgánicas que componen el cuerpo del vegetal se lleva a cabo a partir de esqueletos carbonados que proporcionan la fotosíntesis y la respiración, con el aporte de nutrientes que provee el suelo, y empleando la energía química que proporciona el ATP producido en la respiración. Dado que el sustrato respiratorio es a su vez producto de la actividad fotosintética, es en última instancia la fotosíntesis el proceso que genera los recursos principales (esqueletos carbonados y ATP) necesarios para que todos los procesos biosintéticos tengan lugar.

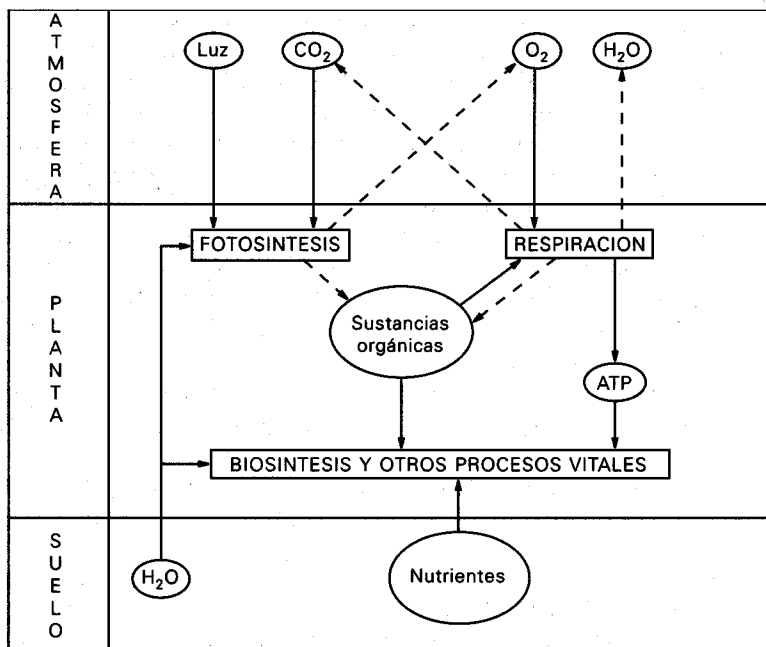


Fig. 1.2. Esquema que representa las principales relaciones entre el medio (atmósfera y suelo) y la planta, y dentro de la planta, con respecto a la producción y utilización de sustancias orgánicas y energía.

La planta y el medio

Además de luz, gases atmosféricos y nutrientes minerales, la planta necesita *agua*. En efecto, la experiencia cotidiana indica que para mantener viva a una planta es preciso asegurarle un suministro más o menos regular de agua, sea ésta de lluvia o de riego. Sin embargo, no resulta tan evidente el porqué de este requerimiento.

Para comprender esta necesidad de agua conviene recordar que la vida sobre la Tierra se originó, al parecer, en un medio acuoso, en el que diversas biomoléculas podían moverse, reaccionar, y generar así los procesos bioquímicos que caracterizan a la vida. Desde las primeras células, y a través de millones de años, la evolución ha dado lugar a la aparición de muy diversas formas vivientes, todas ellas compuestas por células conteniendo agua en una proporción que debe mantenerse más o menos elevada para la consecución de los procesos vitales. Las plantas, desde luego, no escapan a esta condición, y la mayor parte de sus órganos contienen entre un 60% y un 90% de agua.

A medida que una planta crece, deberá ir incorporando más y más agua para las nuevas células que se van formando. La propia mecánica del crecimiento celular necesita de la presión del agua contra la pared de la nueva célula para que su alargamiento pueda tener lugar y así alcanzar su tamaño definitivo. Por otra parte, una fracción muy pequeña del agua celular se consume en diversos procesos vitales (como la fotosíntesis), en los que el agua interviene como reactivo.

Si se consideran conjuntamente las cantidades de agua necesarias para reponer la que se consume en diversas reacciones celulares y para completar el contenido de agua presente en los tejidos y asegurar el crecimiento, sólo se habrá explicado una pequeña proporción del requerimiento global. La fracción restante, mucho mayor, es absorbida por la planta como compensación de las pérdidas de agua hacia el medio.

Estas pérdidas tienen su origen en la tendencia espontánea del agua a evaporarse; en el caso de las plantas, el agua de sus tejidos tiende a evaporarse hacia la atmósfera. A este fenómeno tuvieron que enfrentarse todos los organismos que, procedentes de antecesores que vivían en un medio acuoso, evolucionaron hasta dar lugar a colonizadores del medio terrestre, un medio dominado por una atmósfera más o menos seca, que demanda agua y tiende a deshidratar los tejidos.

La adaptación de las plantas al medio terrestre impuso la aparición de diversos mecanismos que las protegen de la deshidratación y permiten que se mantenga la adecuada proporción de agua en sus células. La vida en un medio que ofrece sus recursos por separado (luz y gases en la atmósfera, agua y nutrientes en el suelo) trajo consigo una marcada especialización de diferentes regiones del cuerpo de la planta, que adquirieron así estructuras y funciones definidas, dando lugar de esta manera al desarrollo de tejidos y órganos. La absorción de agua y nutrientes se localizó dentro del sustrato que los provee, en la *raíz*, mientras que el *vástago*, fundamentalmente las *hojas*, en contacto con la luz y los gases atmosféricos, se encargó de la fotosíntesis (Fig. 1.3); *tallos* o raíces pueden actuar como acumuladores de sustancias de reserva, mientras que sus *ápices* se especializan en producir nuevas células.

En relación con la economía del agua, la estrategia adaptativa de las plantas consistió básicamente en la formación de estructuras capaces de captar agua del medio y de barreras que dificultaran su evaporación: el *sistema radical*, encargado de la absorción de agua, y la *cutícula*, una capa impermeable que recubre la epidermis de los órganos herbáceos expuestos a la atmósfera y que reduce en gran medida las pérdidas por evaporación.

La cutícula, sin embargo, actúa como barrera también ante la difusión de muchas otras sustancias, incluidos gases como el O_2 y el CO_2 . El aislamiento prácticamente total que impondría una cutícula continua habría sido inviable, ya que los procesos vitales más importantes que tienen lugar en los tejidos vegetales (fotosíntesis, respiración) dependen de los intercambios de estos gases entre la planta y el medio.

La continuidad de la cutícula, sin embargo, se ve interrumpida por los *estomas* (Fig. 1.4), pequeñas estructuras epidérmicas constituidas cada una por dos *células oclusivas*, entre las cuales un espacio, el *ostíolo*, actúa como pasaje

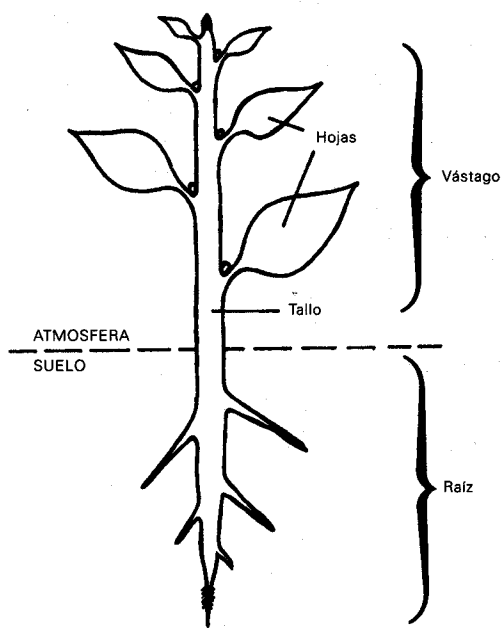


Fig. 1.3. Estructura básica del cuerpo de una planta, compuesto por la raíz, en el suelo, y el vástago, formado por el tallo y las hojas, en la atmósfera.

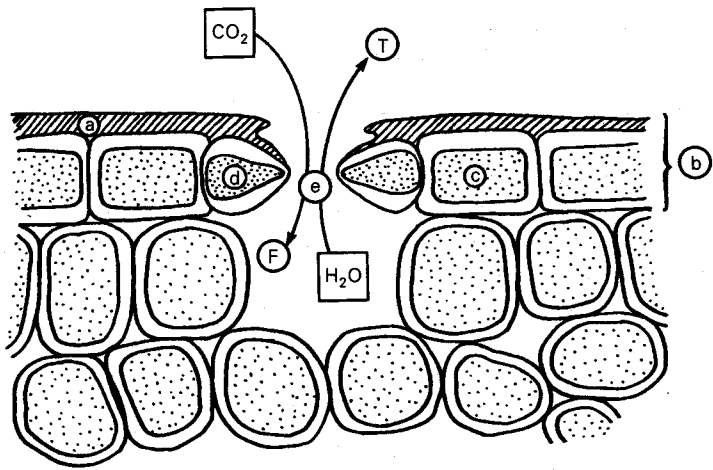


Fig. 1.4. Estructura de la parte superficial de la hoja, en corte transversal esquemático, mostrando la epidermis (b), con la cutícula (a), células epidérmicas (c), y un estoma abierto, con sus células oclusivas (d) y el ostiolo (e), por donde pasan el agua que se pierde por transpiración (T) y el CO_2 que se empleará en la fotosíntesis (F). En cada célula, la pared se ha dejado en blanco y el citoplasma se indica con punteado.

comunicante entre los tejidos subyacentes y el ambiente exterior. A través de los estomas tienen lugar los intercambios gaseosos que la respiración y la fotosíntesis exigen (CO_2 y O_2), pero al mismo tiempo parte del agua de los tejidos se evapora hacia la atmósfera por ese mismo canal.

El grado en que estos intercambios ocurren depende, sin embargo, del diámetro del ostíolo, que no es constante. En efecto, la planta dispone de un mecanismo regulador del diámetro del ostíolo, desde la apertura máxima hasta el cierre prácticamente total, que relaciona estrechamente la fotosíntesis, que emplea el CO_2 atmosférico, y la evaporación del agua de las plantas, o *transpiración*. Cuando los estomas están abiertos, ambos procesos tienen lugar simultáneamente, mientras que con los estomas cerrados cesan las pérdidas de agua y la fotosíntesis se interrumpe.

Las cantidades de agua perdidas por transpiración han de ser repuestas por la *absorción* de las raíces. De ahí las grandes cantidades de agua que la planta requiere, aunque no utiliza; la mayor parte (se calcula que un 99%) del agua absorbida por las raíces pasa a través de la planta, desde el suelo hasta la atmósfera, sin ser metabolizada y estableciendo un flujo unidireccional en el que la planta es una etapa intermedia.

En el capítulo 2 se explican los distintos aspectos de las relaciones de las plantas con el agua.

La separación espacial de procesos vitales íntimamente relacionados, como la absorción de agua y la transpiración, implicó asimismo la aparición de unos mecanismos de *transporte* a larga distancia, capaces de conducir diferentes sustancias de la raíz al vástago, o viceversa, con mayor rapidez y eficacia que el mero transporte directo célula a célula.

Así surgieron los tejidos conductores, el xilema y el floema, que recorren en sistemas paralelos todo el cuerpo de la planta y ponen en comunicación sus distintos órganos, permitiendo el transporte de distintos tipos de sustancias entre ellos. El *xilema* transporta fundamentalmente agua con nutrientes minerales disueltos, en un flujo ascendente que la lleva desde la zona de absorción en la raíz, hasta las superficies transpiratorias en las hojas. El *floema* transporta sustancias diversas, pero fundamentalmente orgánicas, desde las regiones donde son producidas por fotosíntesis (o liberadas a partir de reservas), hasta donde son consumidas (o acumuladas en reservas). El transporte por el xilema se amplía en el capítulo 2, mientras que lo referente al transporte por el floema se explica en el capítulo 5.

Ciclo vital de la planta

Una dimensión que no debe perderse de vista es la temporal. El observador que se detuvo delante de la amapola o la encina puede preguntarse cuánto tiempo lleva esa planta allí, o bien si siempre tuvo el aspecto que presenta ahora, o antes pasó (o pasará en el futuro) por etapas diferentes.

La duración de la vida de una planta es muy variable entre las diferentes especies, desde algunos días hasta siglos. De manera muy general se clasifica a las plantas desde este punto de vista en *anuales* (las que completan su ciclo vital y mueren durante una estación de crecimiento, en menos de un año), *bienales* (las que inician su ciclo en una estación de crecimiento y lo completan en la siguiente, a lo largo de dos años) y *perennes* (si viven más de dos años).

A lo largo de la vida de la planta se verifica un aumento de tamaño y peso, o *crecimiento*; se observa además una sucesión de etapas, en las que el crecimiento y la diferenciación se plasman en cambios estructurales y fisiológicos, proceso conocido como *desarrollo*. Los aspectos generales relativos al crecimiento y desarrollo se amplían en el capítulo 6; la influencia de los *reguladores del crecimiento* en estos procesos se explica en el capítulo 8, mientras que el *efecto morfogenético de la luz* en el desarrollo se trata en el capítulo 9. El capítulo 7 está dedicado al crecimiento orientado y otros tipos de *movimientos en las plantas*.

El ciclo vital (Fig. 1.5), en la mayoría de los casos, se inicia con la *germinación*, proceso por el cual el *embrión* alojado en las *semilla* inicia su crecimiento y da lugar a una *plántula*, y que se explica en el capítulo 11; la falta de germinación, o *dormición de semillas*, se trata en el capítulo 12.

La plántula luego se transforma en una planta adulta, y sobreviene entonces un período de *crecimiento vegetativo*, que se manifiesta en el vástago por la formación de nudos, entrenudos y hojas, a partir de la actividad de yemas

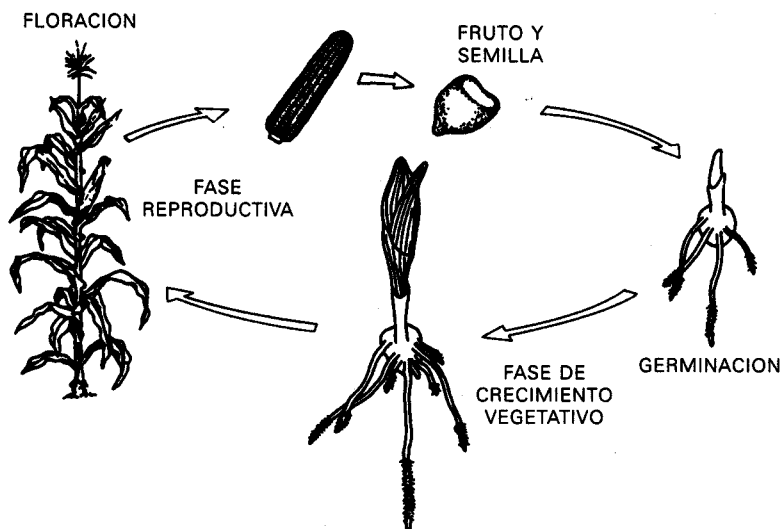


Fig. 1.5. Ciclo vital (muy simplificado) del maíz (*Zea mays*); en este caso, la semilla y el fruto (cariósido) constituyen una unidad morfológica inseparable.

apicales y laterales; la posible falta de actividad, o *dormición de yemas* se explica en el capítulo 12.

Esta primera parte de la vida de la planta, desde el establecimiento de la plántula hasta que culmina el período vegetativo, se conoce como *fase juvenil*; esta fase se caracteriza por una elevada velocidad de crecimiento, acompañada de una intensa actividad metabólica. En general, el superávit de productos fotosintéticos en este período conduce a la acumulación de reservas, que se utilizarán en otras etapas posteriores, y que se manifiestan con frecuencia en la formación de órganos engrosados, como raíces napiformes, tubérculos o bulbos.

Una vez alcanzado un cierto grado de crecimiento, conocido como madurez prefloral, y dadas las condiciones ambientales apropiadas, comienza la etapa de *floración*; las condiciones que llevan a la inducción floral se tratan en el capítulo 10. En esta etapa, los cambios producidos en una o más yemas conducirán a la formación de *flores*, estructuras especializadas en la *reproducción sexual*.

En la flor, los estambres producirán y liberarán numerosos granos de *polen*, a partir de los cuales se formarán los *gametos masculinos*, mientras que en el ovario habrá uno o más *rudimentos seminales*, cada uno conteniendo un *gameto femenino*. La *polinización* es el traslado del polen, con intervención del agua, el viento o diversos animales, hasta el estigma, en la parte superior del ovario. Allí el polen germinará, dando lugar a un tubo polínico, que llevará a los gametos masculinos hasta el rudimento seminal (Fig. 1.6). Allí tendrá lugar la *fecundación*, o unión de los gametos, masculino y femenino, cuyo resultado será el *cigoto*, primera célula de la nueva planta.

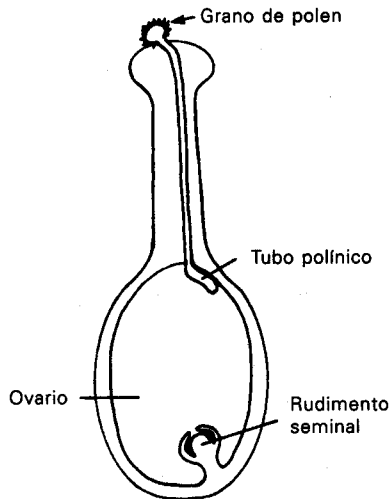


Fig. 1.6. Esquema de las principales estructuras que intervienen en la reproducción sexual de una Angiosperma.

El cigoto posteriormente da lugar al *embrión*; mientras tanto, las estructuras del rudimento seminal que rodeaban al gameto femenino y luego al cigoto, ahora transformado en embrión, se han ido modificando hasta constituir la *semilla*. La *fructificación* es el proceso por el cual el *ovario* da lugar al *fruto*, estructura que contiene a las semillas; en el capítulo 13 se explican diversos aspectos del proceso de maduración de los frutos.

Este segundo período en la vida de la planta, que comprende la formación de flores, frutos y semillas, se conoce como *fase de madurez*; en esta fase se produce una considerable disminución de la tasa de crecimiento y una importante canalización de los recursos hacia la formación de las estructuras reproductivas y la acumulación de reservas en las semillas. En general, cuanto mayor sea la duración de la fase juvenil, más breve será la fase de madurez.

Las plantas anuales, bienales y algunas perennes, son *monocárpicas*, porque en ellas la floración, y la subsecuente fructificación, tienen lugar una sola vez en su ciclo vital. La mayoría de las plantas perennes son en cambio *poli-cárpicas*, porque florecen y fructifican varias veces, en general todos los años; en las plantas policárpicas la fase de madurez comprende sucesivos períodos vegetativos y reproductivos.

Hacia el final del ciclo vital, después de la fructificación en plantas monocárpicas, o bien al cabo de algunas o numerosas etapas reproductivas en policárpicas, sobreviene una *fase de envejecimiento*, caracterizada por un predominio de los procesos catabólicos sobre los anabólicos, y que culmina con la muerte del vegetal. El capítulo 14 está dedicado al fenómeno de *envejecimiento* o *senescencia*, que puede observarse en la planta entera o en sus órganos por separado; en este capítulo, además, se trata la *abscisión* o caída de órganos, principalmente hojas y frutos.

Bibliografía

- CLOUD, P. 1983. La Biosfera. *Investigación y Ciencia*, **86**: 116-127.
- RAVEN, P.H., EVERT, R. y EICHHORN, S.E. 1991. *Biología de las Plantas*, 2 vols. Editorial Reverté, Barcelona (Trad. 4ª edición, 1986).
- RAVEN, P.H., EVERT, R. y EICHHORN, S.E. 1992. *Biology of Plants*, 5ª edición. Worth Publishers, New York.
- STRASBURGER, E. 1988 (actualizado por DENFFER, D.v., EHRENDORFER, F. BRESINSKY, A. y ZIEGLER, H.). *Tratado de Botánica*, 7ª edición. Ediciones Omega, Barcelona (Trad. 32ª edición, 1983).

INDICE

2

El agua y las plantas

El agua, una sustancia peculiar	1
Potencial hídrico	2
El potencial hídrico y el movimiento del agua	3
El agua en el suelo	4
El agua en la célula	5
El agua en la savia	6
La absorción de agua	7
Trayectoria del agua en la planta	8
El papel de la savia	9
La presión hídrica	10
El secado del agua en la planta	11
La transpiración	12
Apertura estomatológica	13
Consecuencias de la transpiración	14
Balances hídricos	15
Bibliografía	16

El agua, una sustancia peculiar

El agua, a pesar de ser sumamente abundante, resulta al mismo tiempo una sustancia notablemente singular, a causa de sus especiales y poco frecuentes propiedades físico-químicas.

La disposición espacial de los tres átomos que constituyen su molécula, con la consecuente polaridad de sus cargas eléctricas, facilitan enormemente la disolución en agua de otras sustancias. El agua, en efecto, se comporta como un poderoso agente disolvente y puede actuar así como un excepcional medio de reacción en el que las moléculas de otras sustancias pueden moverse, chocar entre sí y reaccionar químicamente.

Los puentes de hidrógeno que se establecen entre sus moléculas le proporcionan también otras propiedades especiales, como su elevada cohesión y su tensión superficial, que se ponen de manifiesto en los fenómenos de capilaridad e interacción con superficies sólidas.

Su alto calor específico confiere al agua una considerable estabilidad térmica, propiedad que ésta transmite a los sistemas complejos de los que forma parte en elevada proporción, tales como las células y órganos de los seres vivos, contribuyendo de esta manera a su regulación térmica. El calor latente de vaporización del agua es mayor que el de cualquier otro líquido conocido, por lo que buena parte de la energía recibida por un sistema que contenga agua se empleará en su evaporación, y no se traducirá en aumento de su temperatura.

Potencial hídrico

El agua en estado líquido es un fluido, cuyas moléculas se hallan en constante movimiento, sometidas a fuerzas de atracción y repulsión mutuas. La movilidad de esas moléculas dependerá de su energía libre, es decir (en términos simples), de la fracción de la energía total que puede transformarse en trabajo.

Cuando se considera al agua como componente de distintos sistemas tales como el suelo, la planta, la célula, la atmósfera, etc., la magnitud de uso más difundido para expresar y medir su estado de energía libre es el llamado *potencial hídrico*, que se representa con la letra griega « Ψ ». El Ψ se mide en atmósferas (atm), bares (bar) o, más frecuentemente, en pascuales (Pa) o megapascuales (MPa), siendo $0,987 \text{ atm} = 1 \text{ bar} = 0,1 \text{ MPa}$. A una masa de agua pura, libre (sin interacciones con otros cuerpos) y a presión normal (1 atm), le corresponde un Ψ igual a cero.

El Ψ se define mediante la siguiente expresión:

$$\Psi = \frac{\mu - \mu_0}{V_a}$$

donde μ , el potencial químico del agua, mide la contribución de esta sustancia a la energía libre total del sistema de que forma parte, μ_o es el potencial de referencia, correspondiente al agua pura, libre y a la presión atmosférica, que vale cero, y V_a es el volumen molar del agua. El μ de cualquier sustancia es función de su actividad, la presión, su carga eléctrica y la gravedad; para el caso del agua la influencia de la carga eléctrica no cuenta (por ser una sustancia neutra), por lo que su potencial químico vendrá determinado por la presión (por encima o por debajo de la normal) a la que esté sometida, por la actividad del agua y por la gravedad. Las dimensiones resultantes son de energía/volumen, por lo que el Ψ se mide en unidades de presión.

Los factores que afectan al potencial hídrico (y que por tanto determinan el grado de movilidad o la capacidad para reaccionar de una masa de agua) corresponden, naturalmente, a las variables que determinan su potencial químico. En relación al agua en el sistema suelo-planta-atmósfera, la influencia de la gravedad (que a su vez depende de la altura respecto del nivel del mar) resulta despreciable en la mayoría de las situaciones.

El potencial hídrico estará básicamente determinado por la presión y por la actividad del agua. Esta actividad a su vez depende del efecto osmótico, debido a la presencia de solutos, y del efecto matricial, debido a la interacción del agua con superficies sólidas o coloidales.

El agua sometida a una presión positiva, por encima de la presión atmosférica, tendrá un Ψ mayor que el del agua de referencia (que está a presión normal). Una presión negativa, también llamada tensión, tendrá un efecto inverso, disminuyendo el Ψ del agua a la que esté afectando.

Las moléculas o iones disueltos disminuyen la concentración de agua en el sistema y reducen la energía libre del disolvente; alrededor de cada partícula de soluto se formará una capa de moléculas de agua que estarán más retenidas y tendrán menos capacidad de reaccionar que las restantes moléculas no ligadas, y con ello el Ψ global de la masa de agua será menor. Cuanto mayor sea la concentración de soluto (o la suma de las concentraciones de todos los solutos presentes, ya que a estos efectos todos se comportan de igual manera, y solo el número total de partículas disueltas es relevante), menor será su potencial hídrico.

Cuando una masa de agua entra en contacto con una superficie sólida aparecen unas fuerzas de superficie, llamadas fuerzas de adsorción, cuyo efecto es disminuir el Ψ de esa masa de agua. Las moléculas de agua más cercanas a esta superficie quedan más o menos adheridas a ella, y por tanto con menor capacidad de moverse y reaccionar que las restantes. La magnitud de estas fuerzas disminuye rápidamente con la distancia a la superficie de interacción, de manera que la adsorción sólo afecta de forma significativa a una delgada capa de moléculas.

Los factores que afectan al potencial hídrico actúan independientemente, por lo que sus efectos son aditivos; mediante sencillas operaciones algebraicas puede demostrarse que, en efecto, el potencial hídrico resulta de la suma de varios potenciales parciales, correspondientes a cada uno de los factores

mencionados. El potencial hídrico puede expresarse en función de sus componentes:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_o + \Psi_m$$

El componente Ψ_p es el *potencial de presión*, y puede ser nulo (bajo presión atmosférica), positivo (para sobrepresiones por encima de la atmosférica), o negativo (para condiciones de tensión o vacío). El componente Ψ_o es el *potencial osmótico* y representa la disminución de la capacidad de desplazamiento del agua debida a la presencia de solutos; puede valer cero (para el agua pura) o ser negativo. El componente Ψ_m es el *potencial matricial* y representa el grado de retención del agua debido a las interacciones con matrices sólidas (o coloidales); puede valer cero (si no hay interacciones) o ser negativo. Algunos autores consideran que este componente representa en realidad una presión negativa, debida a la tensión superficial de las películas de agua en contacto con el aire, que podría ser incluida en potencial de presión.

Al operar con estos potenciales es importante tener en cuenta su signo (un valor muy negativo es menor que otro menos negativo aunque su valor absoluto sea mayor), y recordar que unos componentes negativos y otros positivos pueden dar como resultado un potencial hídrico de cero, debido al efecto combinado de los componentes.

Por último, es necesario tener presente la influencia de la *temperatura*, que hasta ahora se ha omitido por considerarla constante, pero que naturalmente afecta a la energía libre y al Ψ : un incremento de la temperatura tiene un efecto positivo sobre el Ψ , mientras que una reducción de la temperatura tiende a disminuirlo.

El potencial hídrico y el movimiento del agua

Cuando dos masas de agua tienen diferente potencial hídrico, habrá una tendencia del agua a desplazarse espontáneamente desde el sitio con mayor potencial hacia el sitio con menor potencial. En la medida en que el camino no presente barreras infranqueables ese desplazamiento se llevará a cabo sin aportes externos de energía, debido solamente a la diferencia de potencial hídrico entre las dos masas consideradas.

En efecto, cuando una masa de una sustancia se desplaza de un punto A a otro B, de forma tal que su potencial químico varía ($\mu_A \neq \mu_B$), se verificará un cambio en su energía libre equivalente a la diferencia de potenciales químicos entre los dos puntos; el desplazamiento será espontáneo siempre que ese cambio sea negativo, es decir, si $\mu_B < \mu_A$.

En otras palabras, los movimientos o flujos de agua se producirán, de manera espontánea, a favor de un gradiente de potencial hídrico, desde los sitios con mayor Ψ a los sitios con menor Ψ . El flujo de agua será directamente proporcional a la diferencia de potencial hídrico, pero dependerá también de las

resistencias que el trayecto oponga al movimiento del agua. En consecuencia, el flujo de agua puede ser menor que el esperado (o aun nulo) si en el trayecto se presentan resistencias importantes (capas impermeables, etc.); ante varios caminos posibles, el flujo se dirigirá mayoritariamente a través de las zonas de menor resistencia.

El agua en el suelo

El suelo es un sistema poroso, constituido por infinidad de partículas sólidas de diferentes diámetros y composición química. Estas partículas dejan entre sí espacios, que estarán ocupados en parte por aire y en parte por agua (Fig. 2.1). Cuando un suelo ha recibido un aporte de agua (lluvia o riego) abundante, una parte del agua recibida, llamada *agua gravitacional*, se infiltrará por gravedad, y se perderá hacia capas más profundas en poco tiempo. El resto del agua, sin embargo, será retenida entre las partículas del suelo; se la denomina *agua capilar* y está en principio disponible para ser absorbida por las raíces, aunque en parte puede también perderse por evaporación directa a la atmósfera.

Cuando un suelo ha sido saturado de agua y ha perdido ya su fracción gravitacional pero conserva aún toda su agua capilar, se dice que ese suelo está en *Capacidad de Campo*. Si no hay nuevos aportes de agua, el suelo se irá secando con

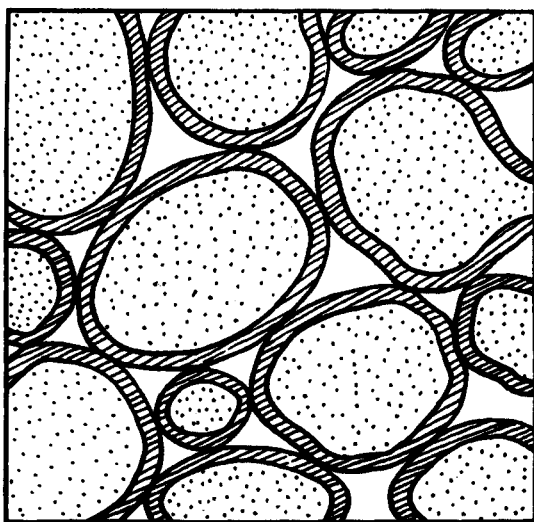


Fig. 2.1. Esquema que muestra las partículas del suelo (punteadas) y los espacios entre partículas, indicando la fracción ocupada por las películas de agua capilar (zonas rayadas) y la correspondiente al agua gravitacional (en blanco).

el transcurso de los días, y cuando sólo le quede una cantidad tan escasa de agua que una planta que crezca en él ya no pueda absorberla y muestre signos de marchitamiento que no remiten al ponerla en un ambiente saturado de humedad, se dice que ese suelo está en su *Punto de Marchitamiento Permanente* (PMP). El PMP de la mayoría de las plantas corresponde a un Ψ_{suelo} de $-1,6$ MPa.

Entre los componentes del potencial hídrico del suelo, el osmótico es en general de pequeña magnitud, excepto en los casos de suelos con elevada salinidad, en los que la concentración de solutos en el agua del suelo es considerablemente alta. En cambio, el componente que siempre juega un papel determinante es el potencial matricial, originado en las fuerzas de adsorción que aparecen en las superficies de contacto entre las partículas del suelo y el agua que ocupa los poros. Son estas fuerzas las que retienen el agua capilar, mientras que el agua gravitacional es la que, por estar a una distancia mayor de las partículas, donde las fuerzas de adsorción son ya muy débiles o nulas, no es retenida por el suelo y se pierde en profundidad.

El agua en la célula

En la célula vegetal el agua está presente en la pared celular y en el protoplasto; la mayor parte del agua del protoplasto se aloja en la vacuola.

Los flujos de entrada y salida de agua del protoplasto dependerán de la relación que exista entre su Ψ y el Ψ del medio externo (Fig. 2.2). Si ambos son iguales, la situación será de equilibrio dinámico y no habrá flujo neto. Si el Ψ_{externo} es menor, habrá una salida neta de agua del protoplasto, y se puede alcanzar el estado de *plasmólisis*, en el que deja de haber contacto pleno entre el protoplasto y la pared. Si el Ψ_{interno} es menor que el externo (por ejemplo, debido

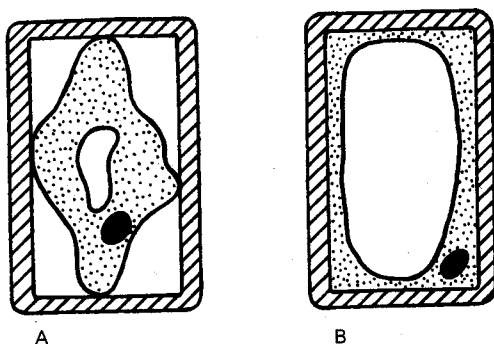


Fig. 2.2. Una célula vegetal (muy simplificada) en dos situaciones hídricas: A, plasmólisis, resultado de un flujo previo de salida de agua debido a que el Ψ_{externo} era menor que el Ψ_{interno} ; B, turgencia, resultado de un flujo previo de entrada de agua debido a que el Ψ_{externo} era mayor que el Ψ_{interno} .

a una elevada concentración intracelular de solutos) se producirá una entrada neta de agua y, en consecuencia, un aumento de volumen del protoplasto, alcanzándose así el estado de *turgencia*. El empuje del protoplasto hinchado contra la pared celular será resistido por la pared, que es más o menos rígida, lo cual genera una presión del protoplasto sobre la pared, llamada *presión de turgencia*.

La presión de turgencia modificará el Ψ del protoplasto, ya que se originará un componente de presión (Ψ_p) que antes no existía, de signo positivo. Cuando este Ψ_p alcance un valor tal que, sumado algebraicamente a los otros componentes del potencial hídrico del protoplasto (sobre todo a Ψ_o) dé como resultado un Ψ_{interno} igual al del medio externo, el flujo neto de entrada de agua a la célula cesará, restableciéndose la situación de equilibrio:

$$\Psi_{\text{interno}} = \Psi_o + \Psi_p = \Psi_{\text{externo}}$$

La presión de turgencia, y el Ψ_p positivo que genera, no pueden observarse en células animales debido a que en éstas no hay pared celular. La ausencia de una barrera de contención del volumen, impide que se desarrolle presión. Puesta en un medio hipotónico, la célula animal tenderá a expandirse indefinidamente y por último a desintegrarse por rotura de su membrana.

El agua en la atmósfera

El agua en la atmósfera se presenta fundamentalmente en fase gaseosa, es decir, en forma de *vapor*. La cantidad de vapor presente en la atmósfera procede de la evaporación directa desde el suelo y desde masas de agua líquida (mares, lagos, etc.) y de la transpiración global de plantas y animales; esta cantidad varía considerablemente en el espacio (entre regiones) y en el tiempo (entre distintas épocas del año, entre distintas horas del día).

Más útil que la cantidad absoluta de vapor presente en una masa de aire resulta conocer su *humedad relativa* (HR), que es la relación entre la cantidad de vapor de agua (V) presente en una masa de aire (en realidad, su presión de vapor) y la cantidad máxima de vapor (en realidad, su presión de saturación de vapor) que esa masa de aire podría admitir a determinada temperatura (V_o). Se suele expresar en porcentaje, de acuerdo con la fórmula:

$$HR = \frac{V}{V_o} \cdot 100$$

Este porcentaje representa la proporción en que la capacidad de una masa de aire de contener vapor de agua se halla ocupada efectivamente por vapor de agua. La HR depende estrechamente de la temperatura del aire, ya que cuanto más caliente esté una masa de aire, mayor será la concentración máxima de va-

por (V_o) que pueda admitir. Dado un valor V constante, un aumento de la temperatura conllevará una disminución de la HR.

El $\Psi_{\text{atmósfera}}$ está en estrecha relación con la HR del aire. Al estudiar las variables que determinan el Ψ del vapor de agua en la atmósfera, se anula el efecto de la presión que es, naturalmente, la atmosférica. La única variable que cuenta de forma significativa es la actividad, que en el caso del vapor se mide por la relación entre la presión de vapor y su presión de saturación; esta relación, expresada en porcentaje, es la HR.

Solamente valores de HR muy próximos al 100% (en atmósferas saturadas de vapor, nieblas, etc.) determinan valores de $\Psi_{\text{atmósfera}}$ cercanos a cero o poco negativos. Cuando la humedad relativa no es tan alta, el $\Psi_{\text{atmósfera}}$ es bastante más negativo, y rápidamente se alcanzan valores muy inferiores al Ψ de la mayoría de los suelos y de los tejidos vegetales. Salvo situaciones excepcionales, el $\Psi_{\text{atmósfera}}$ es siempre menor, y frecuentemente mucho menor, que el de las plantas, el suelo, los ríos, mares, etc., por lo cual la tendencia espontánea a la evaporación y transpiración hacia la atmósfera es la condición más frecuente.

La absorción de agua

La absorción de agua consiste en su desplazamiento desde el suelo hasta la raíz, y constituye la primera etapa del flujo hídrico en el sistema continuo suelo-planta-atmósfera. Esta absorción sólo ocurrirá de forma espontánea si existe la apropiada diferencia de potencial hídrico, es decir, sólo si el Ψ en la raíz es menor que el Ψ_{suelo} .

Esta diferencia de Ψ se verifica en la mayoría de los casos, cuando se trata de un suelo normal y existe una adecuada cantidad de agua capilar, pero cuando la cantidad de agua disponible en el suelo disminuye mucho, su Ψ_m se hace muy negativo (también disminuye su Ψ_o por reducción del volumen) y el Ψ_{suelo} puede alcanzar valores tanto o más bajos que el Ψ de la raíz, momento en el cual la absorción ya no podrá tener lugar. Por esta misma razón, el agua marina no es apta para el regadío: su Ψ , debido al componente Ψ_o , es de unos -2 MPa, menor que el PMP y el $\Psi_{\text{raíz}}$ de la mayoría de las plantas.

Trayectoria del agua en la raíz

La absorción tiene lugar principalmente a través de la zona próxima al ápice de cada raíz (principal o lateral), llamada zona pilífera por estar densamente poblada por *pelos absorbentes*. Estos pelos, largos y delgados, poseen una elevada relación superficie/volumen y pueden además introducirse en poros del suelo de muy poco diámetro (en los que la raíz no cabría). Los pelos absorbentes incrementan así el área de contacto entre la raíz y el suelo, la intensidad de exploración del suelo y las probabilidades de absorción.

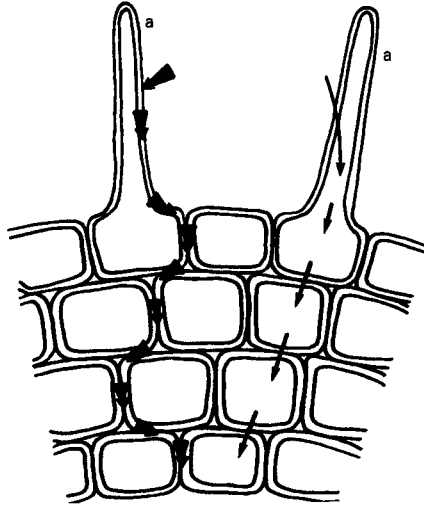


Fig. 2.3. Capas superficiales de una raíz, en corte transversal esquemático, mostrando los pelos absorbentes (a) y los caminos posibles para el agua absorbida (flechas); la mayor parte del agua (flechas gruesas) transcorre por paredes y espacios intercelulares.

Una vez que el agua ha alcanzado la superficie de la raíz, seguirá en dirección centrípeta, desde la periferia hasta los vasos xilemáticos del cilindro central. Este movimiento estará causado por la diferencia de Ψ entre la corteza de la raíz y el xilema de su cilindro central, y la trayectoria seguida vendrá determinada sobre todo por las diversas resistencias que los distintos caminos alternativos opongan a su paso. Cabe distinguir, en principio, dos caminos alternativos: los protoplastos de los tejidos corticales de la raíz, o las paredes celulares y espacios intercelulares de esos mismos tejidos (Fig. 2.3).

Se denomina *simplasto* (Fig. 2.4A) al sistema constituido por los protoplastos de todas las células de un tejido o un órgano, todos ellos comunicados entre sí por *plasmodesmos*, de manera que en conjunto forman una red tridimensional continua. El *apoplasto* (Fig. 2.4B) es el conjunto de las paredes

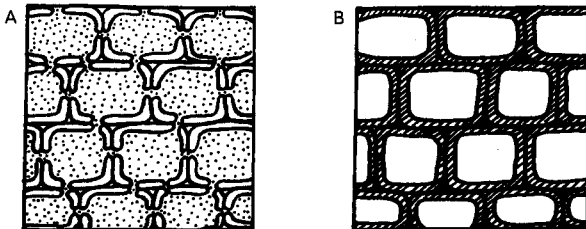


Fig. 2.4. Esquema de un tejido vegetal: A, el simplasto (zonas punteadas); B, el apoplasto (zonas rayadas).

celulares y espacios intercelulares de ese mismo tejido u órgano, también conectados entre sí y formando un sistema reticulado tridimensional.

En general se considera que el apoplasto, constituido principalmente por celulosa y otras sustancias hidrófilas, presenta una resistencia al paso del agua mucho menor que el simplasto, en el que abundan los lípidos y otras sustancias hidrófobas, así como orgánulos y partículas que aumentan la viscosidad del medio y se comportan como obstáculos. Se cree que el agua discurre en la raíz mayoritariamente por el apoplasto, es decir, mojando las paredes y espacios intercelulares que encuentra a su paso, aunque no se descarta que en parte pueda circular por el simplasto (Fig. 2.3).

El papel de la endodermis

La capa más interna de la corteza de la raíz es la *endodermis* y se caracteriza porque sus células no dejan espacios intercelulares y presentan en sus paredes radiales un depósito de suberina, sustancia hidrofóbica que se dispone constituyendo la denominada *banda de Caspary* (Fig. 2.5).

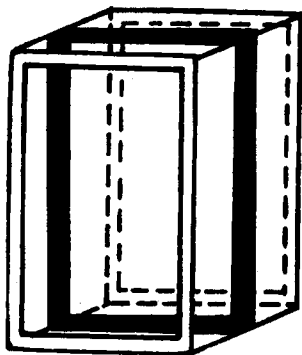


Fig. 2.5. Representación tridimensional esquemática de una célula endodérmica, mostrando la banda de Caspary (en negro) en las caras radiales de su pared.

Debido a la presencia de la banda de Caspary, las paredes radiales de las células de la endodermis, ineludiblemente situadas en la vía apoplástica que llevaría al agua hasta el xilema de la raíz, pasan a ser un camino más resistente que el simplasto: por ser impermeables representan una resistencia muy alta, y el flujo a través de esas paredes será prácticamente nulo. La suberificación de la endodermis bloquea la vía apoplástica, y en este punto el flujo se desvía, abandonando las paredes y penetrando en el citoplasma de las células endodérmicas, que representa una resistencia de cierta magnitud pero desde luego muy inferior a la resistencia de sus paredes. Una vez superada, vía simplasto, la endodermis, el agua vuelve a encontrar una menor resistencia en las paredes y retorna a la vía apoplástica hasta el xilema (Fig. 2.6).

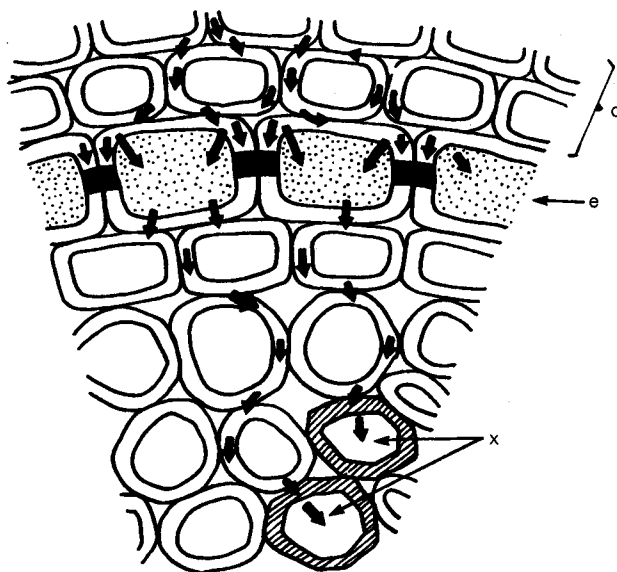


Fig. 2.6. El interior de una raíz, en corte transversal esquemático, mostrando el recorrido centrípeto (flechas) seguido mayoritariamente por el agua absorbida, desde la corteza (c) hasta el xilema (x); al llegar a la endodermis (e), la banda de Caspary (en negro) obliga al agua a penetrar en el simplasto.

El flujo de agua hasta el xilema del cilindro central estará notablemente influido por la resistencia del simplasto y, sobre todo, la de las membranas que deba atravesar, la cual puede aumentar si la estructura, fluidez y funcionalidad de las membranas no son las adecuadas. Debido a que el correcto funcionamiento de las membranas requiere consumo de ATP, su permeabilidad al agua se verá afectada por el ritmo respiratorio de estas células. Cualquier factor que afecte negativamente a la respiración de la raíz (como la escasez de O_2 o las bajas temperaturas) determinará por tanto un menor flujo de agua hasta el cilindro central. En las condiciones de anaerobiosis (baja presión parcial de O_2) que presenta un suelo encharcado, pueden aparecer síntomas de sequía, a pesar de la abundancia de agua, debido a que la absorción puede estar dificultada o impedida. También las bajas temperaturas del suelo afectan negativamente a la respiración y pueden provocar un efecto similar.

La presión radical

Otra consecuencia de las peculiaridades de la endodermis en la raíz es la existencia de la llamada *presión radical* o *radicular*, que se genera en el xilema de la raíz y que empuja al agua verticalmente hacia arriba. Puede detectarse de-

capitando una planta a cierta altura del suelo y viendo como el agua brota, impulsada por una presión que puede medirse colocando un manómetro en el extremo cortado. El origen de esta presión está en la acumulación, en el xilema de la raíz, de los iones transportados por el agua absorbida. El consecuente aumento de concentración causa una disminución del Ψ del xilema. En función de la diferencia de potencial hídrico ($\Delta\Psi$) generada se producirá una entrada adicional de agua desde la corteza hasta el xilema, que incrementará su Ψ_p y generará una presión hidrostática que se manifestará como presión radical. Su presencia no está generalizada y su intensidad, aunque variable según especies y circunstancias, suele ser baja.

El ascenso del agua en la planta

Una vez alcanzado el xilema de la raíz, el agua con iones y moléculas disueltos asciende por los lúmenes de tráqueas y traqueidas y se distribuye por ramas y hojas hasta las últimas terminaciones xilemáticas inmersas en el tejido foliar.

El *xilema* es un tejido especialmente adaptado para el transporte ascendente del agua a lo largo de la planta, ya que, además de recorrerla en prácticamente toda su longitud, sus elementos conductores, dispuestos en hileras longitudinales, carecen en su madurez de protoplastos; de esta manera, sus lúmenes se convierten en los sucesivos tramos de conductos más o menos continuos por los que el agua puede circular con escasas resistencias, de forma parecida a como circula el agua en la tubería de una casa.

Los elementos conductores del xilema (Fig. 2.7) son las *traqueidas*, separadas entre sí por *punteaduras*, y los *elementos traqueales* o *vasales*, separados entre sí por *perforaciones* y formando unidades pluricelulares llamadas *tráqueas* o *vasos*. Las membranas de las punteaduras representan, para el agua que asciende, una resistencia mayor que la que encuentra al atravesar las perforaciones. Por esta razón, el flujo hídrico es menor en traqueidas que en tráqueas, y aumenta con el diámetro y la longitud de éstas.

De forma similar a como se puede lograr que el agua ascienda por una tubería mediante una diferencia de presión obtenida con una bomba impelente (situada en la base) o aspirante (situada en el extremo superior del sistema), el ascenso del agua en el xilema obedece también a una diferencia de presión, y cabe preguntarse si tal diferencia se origina en una sobrepresión aplicada en la raíz o en una succión o tensión ejercida desde las terminaciones foliares del xilema.

Durante bastante tiempo se pensó que la presión radical era uno de los factores principales que causaban el ascenso de agua por el xilema hasta las hojas. Sin embargo, actualmente se considera que otros procesos explican mejor este ascenso y que la presión radical puede contribuir a este movimiento pero de forma poco significativa. De hecho la presión radical no alcanza valores muy elevados, y además los máximos suelen presentarse de noche o en condiciones de alta humedad y bajo ritmo transpiratorio.

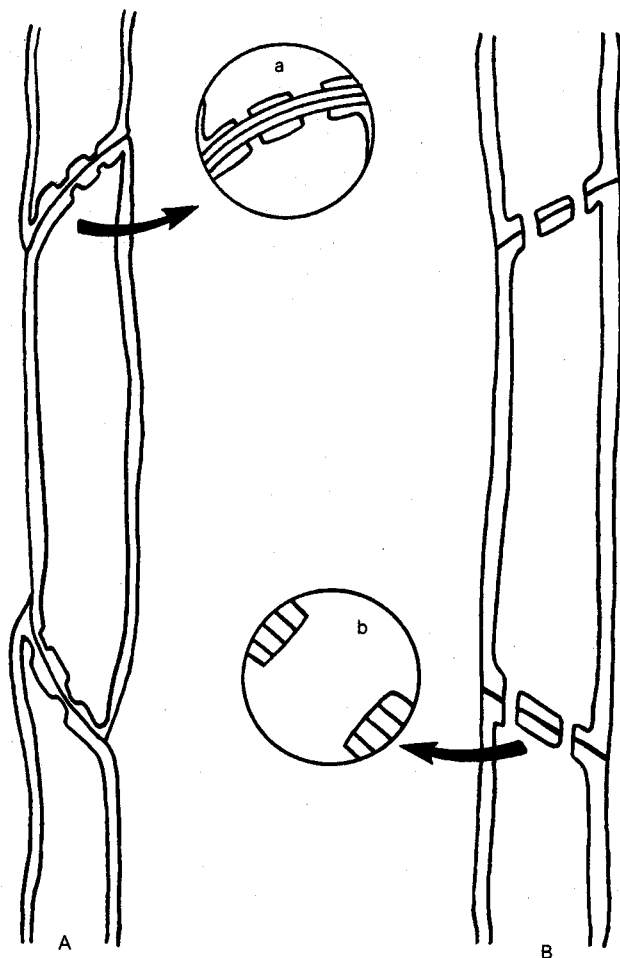


Fig. 2.7. Elementos conductores del xilema, en corte longitudinal esquemático: A, Traqueidas, comunicadas entre sí por punteaduras (a); B, Elementos traqueales, comunicados entre sí por perforaciones (b).

En la mayoría de las situaciones en que el flujo transpiratorio es intenso el agua no se acumula en la raíz y no se desarrollan presiones positivas en el xilema. Las mediciones de presión en el xilema indican, por el contrario, que con frecuencia el agua está allí bajo *tensión*, es decir, sometida a una presión negativa. El efecto de vacío causado por la tensión dentro de los elementos conductores del xilema tendería a colapsar los conductos, pero las paredes secundarias, gruesas y lignificadas, de tráqueas y traqueidas resisten esta tendencia.

Para comprender el origen de la tensión que se genera en el xilema es necesario tener presente que, desde las terminaciones xilemáticas de la hoja, el agua continúa su camino hacia el exterior, a través del parénquima, hasta alcanzar las paredes celulares que limitan los abundantes espacios intercelulares del mesófilo, para entonces evaporarse y entrar en la fase de transpiración.

A medida que las moléculas de agua se evaporan, y abandonan la fase líquida, disminuye el Ψ de las paredes celulares evaporantes, ya que las fuerzas de adsorción de las fibras celulósicas ejercen un mayor efecto sobre el Ψ_m del agua más cercana a la superficie. Se establece así una diferencia de potencial hídrico ($\Delta\Psi$) entre esas paredes y las que se sitúan un poco por detrás en el camino que se venía describiendo, que genera un desplazamiento del agua hacia las paredes evaporantes, con lo que la caída de Ψ se transmite al mesófilo y luego hasta las terminaciones del xilema, estableciendo un *gradiente de potencial hídrico* entre el xilema foliar y las superficies evaporantes, que se mantiene por la pérdida continua de agua que supone la transpiración.

A favor de este gradiente de Ψ , el agua sale del interior de los elementos xilemáticos, generando en ellos una presión negativa o tensión que, gracias a la cohesión del agua, causa el desplazamiento ascendente de la columna líquida. En el agua del xilema se instala así un Ψ_p negativo, que es el principal componente de su potencial hídrico.

La tensión generada en las superficies evaporantes se transmite a lo largo del xilema, provocando el ascenso de la columna de agua y la caída de Ψ en el xilema de la raíz. Es así como, en tanto hay transpiración, el Ψ en el centro de la raíz se mantiene más bajo que el del suelo y la absorción ocurre espontáneamente, a favor de un gradiente de Ψ . Es también así como el Ψ del xilema foliar se mantiene menor que el del xilema radical y el agua asciende desde la raíz hasta las hojas.

Por otra parte, es físicamente imprescindible que la columna de agua se mantenga continua, para que la tensión del xilema pueda transmitirse hasta la raíz, en muchos casos a lo largo de decenas de metros. La columna de agua se mantiene efectivamente unida merced a las potentes fuerzas de *cohesión* que atraen entre sí a las moléculas de agua.

Los gases disueltos en el agua que circula por el xilema disminuyen su cohesión, debido a que su solubilidad es menor a bajas presiones: tienden a escapar de la solución y formar burbujas que pueden interrumpir la columna líquida y bloquear la conducción. Este fenómeno, conocido como *cavitación*, ocurre con cierta frecuencia, pero por lo general el agua de la hilera xilemática bloqueada puede desviarse hacia otra hilera contigua y «rodear» la burbuja, o bien la parte del xilema inutilizada puede ser reemplazada, en las plantas con crecimiento secundario, por el nuevo xilema que produce el cámbium. Los gases de la burbuja, por otra parte, pueden redisolverse si aumenta la presión en el xilema, por disminución de la tensión o por presión radical.

Debido a que el ascenso del agua en la planta se explica sobre la base de la tensión que se genera en el xilema y de la cohesión de las moléculas de agua, el modelo adoptado se conoce con el nombre de *teoría de la tensión-cohesión*.

La transpiración

El movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera obedece a diferencias de potencial. Es decir, cuando:

$$\Psi_{\text{suelo}} > \Psi_{\text{planta}} > \Psi_{\text{atmósfera}}$$

Considerando por separado los distintos tramos del recorrido dentro de la planta, será:

$$\Psi_{\text{suelo}} > \Psi_{\text{raíz}} > \Psi_{\text{xilema}} > \Psi_{\text{hoja}} > \Psi_{\text{atmósfera}}$$

El gradiente total de Ψ queda establecido entre el Ψ_{suelo} y el $\Psi_{\text{atmósfera}}$, pero se compone de gradientes parciales correspondientes a las distintas etapas que se han considerado. Tomando valores hipotéticos, la serie anterior podría expresarse:

$$-0,5 \text{ MPa} > -0,7 \text{ MPa} > -1 \text{ MPa} > -2 \text{ MPa} > -100 \text{ MPa}$$

y las diferencias de Ψ en cada tramo serían:

$$-0,2 \text{ MPa} \quad -0,3 \text{ MPa} \quad -1 \text{ MPa} \quad -98 \text{ MPa}$$

Como puede verse en este ejemplo, hipotético pero posible, de la $\Delta\Psi$ total entre suelo y atmósfera, que es de $-99,5 \text{ MPa}$, la mayor parte corresponde al último tramo, es decir, al paso del agua desde las paredes del mesofilo a la atmósfera. Este último tramo, en el que el agua se mueve en el estado de vapor, corresponde a la transpiración.

No todas las pérdidas de agua a la atmósfera tienen lugar a través de los estomas, ya que también se pierde agua desde las restantes células epidérmicas a través de la cutícula. Pero como el flujo transpiratorio es inversamente proporcional a las resistencias que opone el camino recorrido, y los estomas abiertos ofrecen una resistencia mucho menor que la cutícula, la *transpiración cuticular* tiene proporcionalmente poca importancia frente a la *transpiración estomática* y suele considerarse despreciable en la mayoría de las situaciones.

Durante el proceso de transpiración estomática, el agua se evapora desde la fase líquida, que baña las paredes de las células del mesofilo, al aire que ocupa los abundantes espacios intercelulares, y luego el vapor difunde desde estos espacios a la cámara subestomática y desde ésta, a través del ostíolo, a la atmósfera externa.

La $\Delta\Psi$ en la primera fase de evaporación es en general pequeña, ya que el agua de las paredes pasa a la atmósfera de los espacios intercelulares, normalmente casi saturada de vapor. Pero en la segunda fase la $\Delta\Psi$ suele alcanzar valores importantes, del orden de decenas o cientos de MPa, debido a los valores con frecuencia muy bajos de Ψ en la atmósfera externa. El valor del $\Psi_{\text{atmósfera}}$

estará determinado por la HR del aire, que a su vez depende de la *temperatura*, de forma que las situaciones de atmósfera cálida y seca (por ejemplo, un mediodía de verano en un clima mediterráneo) determinarán valores muy bajos de $\Psi_{\text{atmósfera}}$, grandes $\Delta\Psi$ entre la planta y la atmósfera y elevados flujos transpiratorios.

También la *velocidad del viento* juega un papel importante. En la delgada capa de aire inmóvil próxima a la superficie de la hoja, el vapor se difunde hacia la atmósfera en función de un gradiente que es inversamente proporcional al espesor de esa capa: cuanto más gruesa es la capa de aire inmóvil, más lentamente la atraviesa el vapor, más humedad se acumula en ella y menor es la $\Delta\Psi$ entre esa capa de aire y la hoja. Cuando el aire está en movimiento produce, en función de su velocidad, una remoción de esa capa inmóvil, anulando su efecto amortiguador de la transpiración.

Las *resistencias* al flujo transpiratorio vendrán determinadas fundamentalmente por el estoma, que opone una resistencia variable, desde muy baja cuando está abierto, hasta casi infinita cuando está cerrado. Es decir que, dada una $\Delta\Psi$ entre la hoja y la atmósfera, será el grado de apertura estomática el que determine el flujo transpiratorio.

Apertura estomática

La capacidad de los estomas de abrirse o cerrarse, es decir, de aumentar o disminuir el diámetro del ostíolo, se basa en las deformaciones que son capaces de experimentar las células oclusivas de acuerdo con su contenido hídrico.

La pared de las células oclusivas presenta microfibrillas de celulosa dispuestas radialmente, en forma divergente a partir de la zona que bordea el ostíolo; además en esta zona la pared está considerablemente más engrosada, y es por tanto más rígida, que la porción opuesta, que limita con las restantes células epidérmicas. En situaciones de alto contenido hídrico (Fig. 2.8a), la presión de turgencia del protoplasto tiene efectos diferentes sobre unas y otras áreas de la pared: las exteriores se curvan en mayor medida que las interiores; las caras interiores se ven empujadas por aquéllas hacia lados opuestos, se separan y el ostíolo aumenta su diámetro. En situaciones de bajo contenido hídrico (Fig. 2.8b), la flaccidez o plasmólisis relativa de las células oclusivas las lleva a su forma original y el ostíolo se cierra.

Desde luego, cabe preguntarse cuál es la causa de estos cambios en el contenido hídrico de las células oclusivas. Para que se produzca una entrada de agua a las células oclusivas (desde las células vecinas) debió haberse generado antes una diferencia de potencial entre unas y otras; esta $\Delta\Psi$ está causada por disminución del Ψ de las células oclusivas (Ψ_{co}).

El Ψ_{co} disminuye debido a que, durante la apertura estomática, se verifica un aumento muy marcado de la concentración del catión *potasio* (K^+) dentro de estas células. Como contrapartida que equilibra las cargas eléctricas, también se produce un aumento equivalente de cargas negativas, provistas por propor-

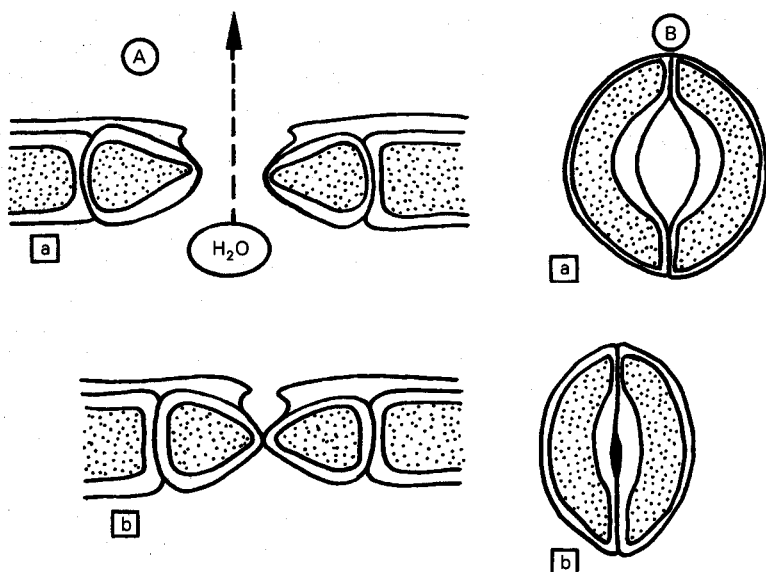


Fig. 2.8. A, Estoma en corte transversal esquemático, abierto (a) y cerrado (b). B, Estoma en vista frontal esquemática, abierto (a) y cerrado (b).

ciones variables de los aniones cloruro (Cl^-) y malato. Los iones K^+ y Cl^- proceden del exterior de la célula, mientras que el malato se genera en la célula oclusiva, por disociación del ácido málico derivado de la hidrólisis del almidón.

El agua que entra en las células oclusivas, a causa de la caída de su Ψ , produce un aumento de la presión de turgencia, que causa su deformación y que se traduce en un Ψ_p creciente. Cuando el Ψ_p (positivo) así generado llega a compensar la caída anterior derivada de la disminución del Ψ_o , la entrada de agua cesa. Cuando el estoma se cierra, el K^+ y el Cl^- que habían entrado abandonan la célula, y la concentración de malato también disminuye, probablemente por su utilización como sustrato respiratorio.

Se sabe que la luz estimula la apertura de los estomas y que las células oclusivas, a diferencia de las restantes células epidérmicas, poseen abundantes cloroplastos. La luz interviene en los mecanismos activos de membrana que expulsan protones (H^+) hacia afuera de la célula oclusiva, posibilitando así la entrada de los iones K^+ y Cl^- . La luz parece intervenir asimismo activando la fotosíntesis en las células del mesófilo; de esta manera se consume CO_2 y la concentración de este gas en los espacios intercelulares y en las células oclusivas se mantiene baja.

El CO_2 parece influir en la apertura estomática de dos modos distintos: en bajas concentraciones es necesario para la producción de malato a partir de los

productos de hidrólisis del almidón, pero las concentraciones elevadas provocan el cierre de los estomas. Este efecto parece deberse a que con altas concentraciones se produce una cantidad excesiva de ácido málico, y el mecanismo extractor de los H^+ liberados se satura. La acumulación de H^+ provoca una caída del pH intracelular, que bloquearía los mecanismos de membrana capaces de mantener la alta concentración intracelular de K^+ ; al disminuir esta concentración se cierran los estomas.

La apertura estomática se ve afectada además por otros factores. Uno de ellos es el *contenido hídrico* del suelo y de la planta. Si las pérdidas de agua por transpiración no pueden ser compensadas por la absorción, llegará un momento en que las propias células oclusivas pierdan turgencia y el estoma se cierre. Por otra parte, se sabe que en condiciones de déficit hídrico las hojas liberan un compuesto, el *ácido abscísico*, que impide la eliminación de los H^+ y por tanto la acumulación de K^+ en la células oclusivas, induciendo así el cierre de los estomas.

La *temperatura* tiene también un efecto complejo, al parecer relacionado con el del CO_2 . En general favorece la apertura estomática porque, al estimular la fotosíntesis, la concentración de CO_2 se mantendría baja, pero si es superior a unos $30^\circ C$ estimularía en mayor medida la respiración, con lo que la concentración de CO_2 aumentaría, provocando el cierre estomático.

Consecuencias de la transpiración

Mientras los estomas están abiertos la planta pierde agua por transpiración, pero también capta CO_2 atmosférico, con lo que la fotosíntesis puede tener lugar. Los estomas actúan como estructuras reguladoras del equilibrio entre las necesidades de intercambiar gases con el exterior y las de minimizar las pérdidas de agua. La transpiración podría concebirse así como el coste fisiológico de la fotosíntesis, pero para interpretar adecuadamente su papel en la vida de las plantas superiores terrestres es necesario tomar en cuenta otras consecuencias que tiene este proceso.

La evaporación del agua consume necesariamente una cantidad de energía, que resulta considerable debido al elevado calor latente de vaporización de esta sustancia, y que procede de la energía radiante que la hoja absorbe. De esta manera, la transpiración contribuye al balance térmico de la hoja, mediante la descarga de parte de la energía recibida. Si esa fracción de la energía no se gastara de esta manera, se traduciría en un aumento de la temperatura de la hoja que podría llegar a límites incompatibles con la actuación de los sistemas enzimáticos y con la mayoría de los procesos metabólicos.

La transpiración es además el mecanismo que origina la tensión del xilema y el ascenso del agua. Este movimiento posibilita la distribución en toda la planta no sólo del agua, sino de las demás sustancias disueltas en ella, sobre todo los nutrientes minerales que se absorben del suelo.

Balance hídrico

El balance hídrico de una planta resultaría de las ganancias de agua por absorción y las pérdidas que determina la transpiración. En ciertas ocasiones los aportes pueden superar a las pérdidas: en ausencia de transpiración (por ejemplo de noche), puede haber un exceso de absorción, que será eliminado en forma de gotitas líquidas por las hojas, por un mecanismo conocido como *guta-ción*, a través de unas estructuras parecidas a los estomas llamadas *hidatodos*.

La situación más frecuente es, sin embargo, la contraria: que las pérdidas de agua superen a los aportes. El *déficit hídrico* tiene efectos perturbadores sobre el funcionamiento general de la planta cuya magnitud y gravedad dependerán de la intensidad del déficit, de su duración y del estado ontogénico o fenológico de la planta.

En una hoja que ha perdido una cantidad importante de agua (no repuesta), el Ψ de sus tejidos baja, pierde turgencia y adopta una consistencia flácida, comienza a marchitarse. Cuando se observan estos síntomas ya ha habido perturbaciones fisiológicas: el alargamiento celular se ha detenido y los estomas se han cerrado. La falta de agua en los tejidos puede no sólo afectar el crecimiento y disminuir el ritmo fotosintético, sino también perturbar todas las reacciones bioquímicas del metabolismo, e incluso provocar daños mecánicos en el citoplasma y muerte celular.

El perjuicio originado por un déficit hídrico puede entenderse desde dos puntos de vista. En un sentido biológico, será perjudicial todo aquello que ponga en peligro la supervivencia de la planta, la población o la comunidad vegetal, o su perpetuación a través de la siguiente generación. Desde un punto de vista agronómico, será perjudicial todo aquello que afecte negativamente al rendimiento del cultivo, en cantidad o calidad.

Pequeños déficit hídricos y de escasa duración son muy frecuentes y revisten poca gravedad. Al mediodía de cualquier día de verano la mayor parte de las plantas cierran sus estomas durante cierto tiempo a causa de un circunstancial déficit hídrico.

Sin embargo, deficiencias de mayor magnitud y más prolongadas pueden resultar muy perjudiciales, tanto biológica como agronómicamente, sobre todo en ciertos momentos fenológicos. Cuando se alcanza la etapa de floración normalmente disminuye o cesa el crecimiento de las raíces, por lo que queda limitada la capacidad de exploración del suelo y de absorción de agua. El riesgo de déficit aumenta si la floración coincide con una estación cálida y seca, en la que el $\Psi_{\text{atmósfera}}$ será normalmente muy bajo. Un déficit hídrico intenso y/o prolongado en estas circunstancias puede hacer fracasar la polinización o la fecundación, e impedir la posible cosecha de flores, frutos o semillas, así como el establecimiento de la siguiente generación.

Cuando se trata de plantas cultivadas, también el trasplante y la plantación de esquejes son situaciones con elevado riesgo de déficit. Durante el trasplante es frecuente que se destruya parte del sistema radical, por lo que en los vegetales recién trasplantados (y en esquejes, que naturalmente no tienen raíces) las

posibilidades de absorción de agua están considerablemente disminuidas. Para minimizar las pérdidas, es corriente eliminar algunas hojas y/o recortar las que se dejen, proporcionar riegos de tipo niebla que aumenten la HR y el $\Psi_{\text{atmósfera}}$ y llevar a cabo la operación en épocas del año y momentos del día en que la demanda atmosférica de vapor no sea demasiado alta.

Bibliografía

- BOYER, J.S. 1985. Water Transport. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**: 473-516.
- KRAMER, P.J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, New York.
- MAUSETH, J.D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park.
- ZIEGLER, E. 1983. The Biology of Stomata Guard Cells. *Annual Review of Plant Physiology*, **34**: 441-475.
- ZIMMERMAN, M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Verlag, Berlin.

posibilidades de absorción de agua están considerablemente minimizadas las pérdidas, es corriente eliminar algunas hojas se dejan, proporcionar riegos de tipo móvil que aumenten y llevar a cabo la operación en épocas del año y normalizar la demanda energética de vapor no sea demasiado alta.

INDICE

Bibliografía

3. COYNE, J. 1981. Water Transport. *Annual Review of Plant Physiology*
KRAMER, P. J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press.
M. J. 1983. *Water Relations of Plants*. The Benjamin/Cummings
Morgan Kaufmann.
Ziegler, E. 1983. The Biology of Stomata Guard Cells. *Annu-
logy*, 34: 441-478.
ZBAMERMAN, M.H. 1983. *Leaf Structure and the Aspects of Sap*.
ensiq al no asin
ej
olacionista y polu

La nutrición mineral

Los nutrientes minerales

Si se elimina toda el agua de una planta y se determina luego su peso, la cantidad obtenida es el llamado *peso seco* y corresponde a todas las restantes sustancias, inorgánicas y orgánicas, contenidas en esa planta. Estas sustancias están compuestas por diversos elementos, en una proporción que responde aproximadamente a la que se recoge en la tabla 3.1.

Tabla 3.1. Composición elemental de un tejido vegetal, expresada en porcentaje del peso seco correspondiente a cada elemento (BARCELO y cols., 1992. Modificado).

<i>Elemento</i>	<i>Símbolo</i>	<i>Proporción (en % del peso seco)</i>
Carbono	C	45,0
Oxígeno	O	45,0
Hidrógeno	H	6,0
Nitrógeno	N	1,5
Potasio	K	1,0
Calcio	Ca	0,5
Magnesio	Mg	0,2
Fósforo	P	0,2
Azufre	S	0,1
Cloro	Cl	0,01
Hierro	Fe	0,01
Manganeso	Mn	0,005
Cinc	Zn	0,002
Boro	B	0,002
Cobre	Cu	0,0006
Molibdeno	Mo	0,00001

Entre el 90 y el 95% de ese peso seco (o el 99% del peso fresco) está constituido por carbono, hidrógeno y oxígeno. Estos son los principales elementos constituyentes de las sustancias orgánicas que forman el cuerpo del vegetal. Estos elementos entran a la planta con el CO_2 de la atmósfera y el agua del suelo; la fotosíntesis y otros procesos asociados los transforman en sustancias orgánicas.

El 5-10% restante del peso seco corresponde a una serie de otros elementos, cuya presencia resulta esencial para el normal desarrollo de la planta. Son los llamados *nutrientes minerales*, o simplemente nutrientes, que entran a la planta en general en forma de iones inorgánicos disueltos en el agua que absorben las raíces. Algunos de ellos se acumulan en la planta en cantidades considerables; son los *macronutrientes*: nitrógeno, fósforo, potasio, magnesio, calcio y azufre. Los restantes se encuentran en cantidades mucho menores; son los

micronutrientes: hierro, cobre, cinc, molibdeno, manganeso, boro y cloro. Esta difundida clasificación de los nutrientes según su abundancia en la planta tiene, sin embargo, una validez relativa, ya que en no pocos casos algunos macronutrientes pueden encontrarse en menor cantidad que ciertos micronutrientes.

En las plantas puede haber además otros elementos que sólo sean esenciales para algunas especies, o que sin serlo puedan reemplazar a otro esencial o desempeñar alguna otra función. Finalmente, también pueden hallarse otros elementos, sin función conocida, que la planta al parecer acumula sólo por ser abundantes en el medio.

Importancia de los nutrientes

Para ser considerado *esencial*, un elemento debe tener una influencia directa sobre el metabolismo de la planta, de manera que su presencia resulte determinante para la consecución del ciclo biológico, y no debe poder ser reemplazado por otro en su acción. Los nutrientes forman parte de biomoléculas estructurales o reguladoras, o actúan como cofactores de enzimas o en la regulación de los potenciales osmóticos. La acción de los micronutrientes se ejerce fundamentalmente en la catálisis enzimática, ya sea como cofactores o como componentes de enzimas.

El *nitrógeno* (N) es el macronutriente más importante y abundante en la planta. Su esencialidad se debe a que forma parte de proteínas, bases nitrogenadas, coenzimas, clorofila, alcaloides, etc. La gran reserva de N está en la atmósfera, que contiene un 78% de N_2 . Esta forma química es muy poco reactiva y no resulta apta para ser metabolizada directamente por las plantas, ni por la mayoría de los seres vivos; debe ser previamente *fijada*, es decir, transformada de manera que el N quede combinado con otros elementos en moléculas más reactivas.

La mayor parte del N_2 atmosférico es fijado en el suelo por los *microorganismos fijadores de nitrógeno* que lo transforman en N orgánico; otros microorganismos se encargan de mineralizarlo a amonio (NH_4^+) y oxidarlo a nitrato (NO_3^-). Ambos iones pueden ser absorbidos por la raíz (aunque la mayoría de las plantas absorben preferentemente el nitrato) pero también están expuestos a perderse del suelo con facilidad; el NH_4^+ , dependiendo del pH y la temperatura, puede pasar a amoniaco (NH_3) y volatilizarse a la atmósfera, mientras que el NO_3^- , muy soluble, tiende a perderse con el agua gravitacional o de escorrentía.

Este complejo ciclo hace que el N sea un nutriente relativamente escaso, y debido a que es necesario para la planta en cantidades considerables, resulta un factor limitante en la mayoría de los suelos agrícolas, que con frecuencia requieren fertilizaciones nitrogenadas.

El *fósforo* (P) se absorbe preferentemente como fosfatos ácidos, $PO_4H_2^-$ o PO_4H^{2-} . Forma parte de los nucleótidos, ácidos nucleicos, fosfolípidos y algunos coenzimas. Es necesario para la formación de enlaces anhidros de alta energía (ATP) y para la activación de varios metabolitos (azúcares-fosfatos).

El *potasio* (K) es muy soluble, y está presente en el suelo y en la planta como K^+ . No forma parte de ninguna molécula estructural o reguladora, pero su presencia es necesaria para activar muchos enzimas, como los de la síntesis de proteínas y los de la respiración. Regula además el potencial osmótico, sobre todo en células oclusivas.

El *calcio* (Ca) se absorbe y se transporta como ion (Ca^{2+}). Forma parte de paredes celulares y lámina media, donde constituye pectatos insolubles. Interviene en la permeabilidad de las membranas y en la formación del huso acromático durante la mitosis. Es cofactor de enzimas hidrolíticos.

El *azufre* (S) se absorbe como sulfato (SO_4^{2-}). Forma parte de tres aminoácidos esenciales: cistina, cisteína y metionina. Es además constituyente de varios coenzimas.

El *magnesio* (Mg) se absorbe como Mg^{2+} . Forma parte de la clorofila y es cofactor de algunos enzimas.

El *hierro* (Fe) se absorbe como ion. Forma parte de los citocromos y otros enzimas que intervienen en el transporte de electrones mediante reacciones de óxido-reducción. Actúa como cofactor de algunos enzimas y es necesario para la síntesis de clorofila.

El *manganeso* (Mn) es cofactor de enzimas e interviene en la fotosíntesis, facilitando la liberación de O_2 mediante el transporte de electrones del agua. Las funciones del *boro* (B) en las plantas son aún poco conocidas, aunque parece que, entre otras, interviene en la traslocación de azúcares en el floema. El *cinc* (Zn) es cofactor de algunos enzimas y, al parecer, es necesario para la síntesis de auxinas. El *cobre* (Cu) forma parte de enzimas y participa en reacciones de óxido-reducción. El *molibdeno* forma parte del sistema enzimático que reduce el NO_3^- . El *cloro* (Cl), que se absorbe como cloruro (Cl^-), es necesario para la liberación de O_2 a partir del agua en la fotosíntesis, y contribuye junto al K^+ a la osmorregulación de las células oclusivas en muchas especies.

Los nutrientes en el suelo

El suelo es, por lo general, la fuente que suministra los nutrientes a la planta. La cantidad total presente de cada nutriente no determinará por sí sola su *disponibilidad* para la planta, sobre la que influyen diversos factores. Entre otros, el pH y la provisión de O_2 del suelo pueden modificar la solubilidad o la forma química en que se encuentra un elemento; la naturaleza de las partículas que constituyen el suelo influirá en la permanencia de los nutrientes en las capas exploradas por las raíces.

Un pH neutro o poco ácido, entre 5 y 7, favorecerá la disponibilidad de la mayoría de los nutrientes. Los valores altos harán menos disponible a algunos nutrientes, entre ellos el P, ya que el PO_4^{3-} se absorbe con mucha más dificultad que los fosfatos ácidos ($PO_4H_2^-$, PO_4H^-). Un pH muy bajo puede insolubilizar algunos nutrientes y movilizar al aluminio (Al^{3+}), con frecuencia tóxico.

La baja solubilidad de algunos iones metálicos puede ser contrarrestada si se forman *quelatos*, en los que el ion forma un complejo con moléculas orgánicas solubles.

La escasez o ausencia de O_2 en el suelo determinará que predominen las formas químicas reducidas, que suelen ser menos solubles o absorbibles. En un ambiente oxidante el N estará principalmente en forma de nitrato, que se absorbe mejor que el amonio.

Las partículas del suelo (especialmente las de arcilla y humus) pueden llevar sobre su superficie una cierta cantidad de cargas fijas, generalmente negativas, capaces de adsorber cationes, como K^+ o Ca^{2+} ; los cationes adsorbidos no son fácilmente arrastrados en profundidad por el agua gravitacional y pueden pasar a la solución del suelo o a la raíz mediante su intercambio por otro catión.

Absorción de nutrientes

El vástago, y sobre todo las hojas, son capaces de absorber diversas sustancias aportadas por el polvo o la lluvia, sobre todo en epifitas (plantas que viven sobre las partes aéreas de otras plantas) pero también en plantas arraigadas en el suelo. Esta capacidad permite que las plantas absorban diversas sustancias que, aplicadas sobre la parte aérea del cultivo, actuarán como fertilizantes, herbicidas, etc.

Con todo, la raíz, por su estructura y por su localización en el suelo, es el órgano vegetal especializado en la absorción de nutrientes, y de hecho la mayor parte de la entrada de nutrientes tiene lugar a través de ella.

La absorción de nutrientes por la raíz dependerá de varios factores. Entre los factores endógenos resulta de especial relevancia el *crecimiento de la raíz*, gracias al cual la planta puede explorar nuevos volúmenes de suelo. Además, las raíces de muchas plantas son capaces de formar *micorrizas*, asociaciones de tipo mutualista con diversas especies de hongos; la raíz cede las sustancias orgánicas que el hongo necesita, mientras que la presencia de éste favorece de forma notable la absorción de agua y de algunos nutrientes, especialmente el P.

Debido a que en la absorción de nutrientes están implicados los mecanismos de transporte activo (con gasto de energía metabólica) a través de las membranas de las células de la raíz, también influye en este proceso la provisión del necesario sustrato respiratorio que, en forma de azúcares, genera la fotosíntesis y que por lo regular llega a la raíz desde el vástago.

La absorción se ve afectada también por diversos factores ambientales, en especial edáficos, como la temperatura, el pH o la aireación, ya sea porque modulan la disponibilidad del nutriente o porque influyen en el transporte activo a través de membranas en las células de la raíz.

Los nutrientes en la planta

Dentro de la planta los nutrientes pueden moverse dentro de un órgano o entre diferentes órganos. Los movimientos que discurren por el apoplasto pueden ser causados por el arrastre del flujo másico del agua en la que están disueltos, o bien por difusión, debida a diferencias de potencial químico o electroquímico del nutriente entre dos puntos.

El potencial químico de una sustancia en un sistema puede definirse mediante la siguiente expresión:

$$\mu = \mu_0 + RT \ln C + zFE + VP + mgh$$

en donde μ_0 es el potencial de referencia, $RT \ln C$ cuantifica la contribución de la concentración de la sustancia en el sistema, zFE representa la interacción entre su carga eléctrica (z) y el potencial eléctrico del sistema (E), VP es el componente debido a la presión y mgh corresponde a la influencia de la gravedad. En los sistemas biológicos, la contribución de mgh al potencial químico es por lo general comparativamente muy pequeña, como lo es también la de VP (excepto en el caso del agua) por lo que ambos términos pueden despreciarse para la mayor parte de las sustancias. Cuando se trata de una sustancia no iónica (como el agua o la sacarosa), el componente eléctrico se anula (porque el valor de z es cero), pero los solutos iónicos, con carga distinta de cero, se verán afectados por E , por lo que en estos casos es más exacto hablar de *potencial electroquímico*. Los movimientos espontáneos o pasivos de una sustancia ocurrirán a favor de una gradiente de potencial electroquímico, desde el sitio con mayor potencial hacia el sitio con menor potencial.

Cuando un nutriente se incorpora al simplasto o lo abandona, debe forzosamente atravesar la membrana plasmática de la célula; los movimientos de nutrientes entre diferentes compartimentos del protoplasto, como por ejemplo entre el citosol y la vacuola, implican también, en general, el transporte a través de membranas biológicas. Las vías que permiten a las moléculas de diferentes sustancias atravesar las membranas biológicas pueden ser de tipo *pasivo*, debidas a la diferencia de potencial electroquímico de la sustancia a un lado y otro de la membrana, pero también pueden basarse en sistemas de *transporte activo* propios de la membrana.

El movimiento pasivo de un ion a través de una membrana puede predecirse a partir de la diferencia de potencial electroquímico a ambos lados de la membrana. Para ello deben conocerse las concentraciones externa e interna, pero también debe tomarse en cuenta la interacción entre la carga eléctrica del ion y la diferencia de potencial eléctrico a ambos lados de la membrana, derivada de la distribución despareja de cargas móviles y fijas preexistentes dentro y fuera de la célula.

La difusión de una sustancia a través de la membrana dependerá de la diferencia de potencial electroquímico, pero se verá influida también por la

facilidad con la que la membrana pueda ser atravesada por la molécula en cuestión, es decir, por la *permeabilidad de la membrana*. Las moléculas pequeñas en general la atraviesan sin dificultad, por *difusión simple* (Fig. 3.1, a). Por su naturaleza compacta y fundamentalmente lipídica, se podría esperar que las membranas resultaran poco permeables a moléculas grandes o muy polares. Sin embargo, su permeabilidad para moléculas de gran tamaño o iónicas es mucho mayor de lo que cabría predecir, debido a la presencia en ellas de las *proteínas de transporte*. Estas proteínas pueden formar *canales* (Fig. 3.1, b), por los que la molécula transportada atraviesa la bicapa lipídica, o bien actuar como *transportadores* (Fig. 3.1, c): una unión transitoria inicial con la molécula induce un cambio de forma en el transportador, mediante el cual la molécula queda expuesta al otro lado de la membrana y por último es liberada.

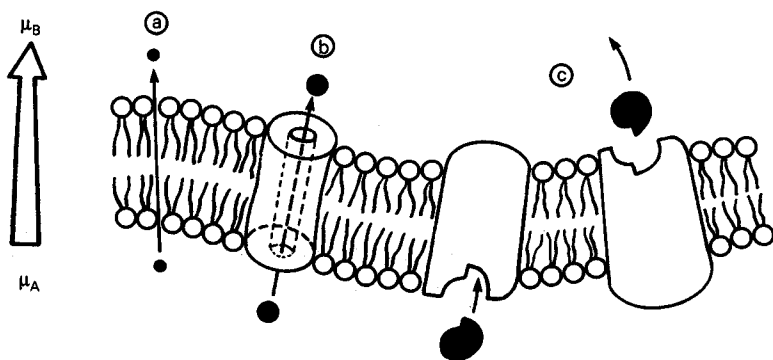


Fig. 3.1. Vías de transporte pasivo a través de una membrana: difusión simple a través de la bicapa lipídica (a); canal proteico (b); proteína transportadora (c). La flecha de la izquierda indica que el transporte tiene lugar de A a B, siendo $\mu_A > \mu_B$ (TAIZ y ZEIGER, 1991. Modificado).

Transporte activo

Los movimientos de iones (y otras sustancias) a través de membranas pueden explicarse, en parte, por difusión debida a diferencias de potencial electroquímico y mediada a veces por canales o transportadores. Pero en muchas ocasiones las concentraciones dentro y fuera de una célula no son las que podrían predecirse a partir de este mecanismo pasivo. En efecto, en el transporte a través de las membranas intervienen además mecanismos activos, capaces de mover moléculas en contra de sus gradientes de potencial electroquímico, cuyo funcionamiento requiere un aporte de energía metabólica.

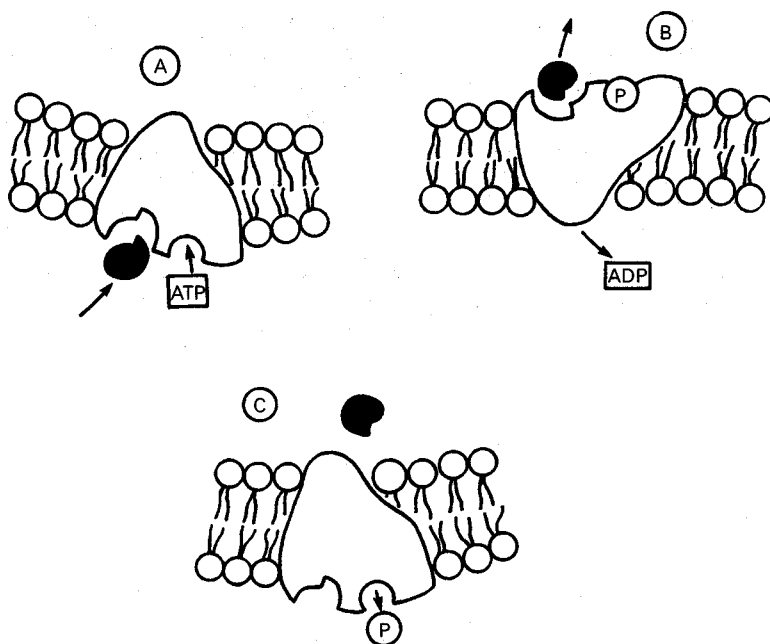


Fig. 3.2. Modelo simplificado de transporte activo a través de una membrana: A, la molécula a transportar y el ATP se unen a la proteína transportadora; B, la hidrólisis del ATP genera ADP, el grupo fosfato se une a la proteína y ésta cambia de posición, transportando a la molécula al otro lado; C, la proteína transportadora vuelve a su conformación original y el grupo fosfato se separa (TAIZ y ZEIGER, 1991. Modificado).

El transporte activo a través de la membrana está también asociado a proteínas que actúan como *transportadores*, pero consumiendo ATP (Fig. 3.2). Se trata de enzimas, ATPasas, alojados en la membrana y que presentan, hacia el interior de la célula, sitios para el ion y para el ATP. Una vez que el ion y el ATP han sido fijados al enzima, el ATP se hidroliza y el enzima sufre un cambio en su conformación espacial que deja al ion expuesto al otro lado de la membrana; allí el ion es liberado y el enzima vuelve a su conformación de reposo. Todo el proceso pudo tener lugar gracias a la energía liberada por el ATP.

En principio cualquier ion podría ser transportado contra gradiente por este mecanismo de «bombeo», pero en células vegetales el más difundido es la «bomba de protones», que excluye iones H^+ del protoplasto, creando un potencial más negativo en su interior y además un gradiente de pH.

Otros iones pueden ser transportados contra su gradiente electroquímico gracias a la bomba de protones, a través del mecanismo de *cotransporte*. Los protones excluidos tendrán una fuerte tendencia a entrar a la célula, y lo harán a través de proteínas de membrana que pueden fijarlos, cambiar su disposición

espacial y liberarlos dentro. En otros sitios de estas proteínas pueden también fijarse otras moléculas, que «aprovecharán» el cambio de forma inducido por el protón, para atravesar la membrana, ya sea en el mismo sentido que el protón (cotransporte) o en el inverso (*contratransporte*). Esta vía de intercambio, aparentemente pasiva porque no implica un consumo adicional de ATP, sería en realidad un *transporte activo secundario*, ya que utiliza la energía representada por el fuerte gradiente de protones creado previamente por su bombeo.

En general, los aniones se acumulan en la célula contra gradiente, por cotransporte acoplado a bombas de protones; probablemente de esta manera también se excluya al Na^+ de la célula. El K^+ y otros cationes, al parecer, entran a la célula a favor de su gradiente electroquímico, pero éste depende del potencial de membrana, que a su vez se ve afectado, en gran medida, por la bomba de protones. El cotransporte es utilizado también para el intercambio de azúcares y otras moléculas no iónicas.

El transporte y cotransporte activos consumen ATP, que a su vez procede mayoritariamente de la respiración mitocondrial, por lo que se ven afectados por la temperatura y la disponibilidad de O_2 .

La existencia de mecanismos de transporte activo dota a las membranas de una *permeabilidad selectiva*, que de esta manera actúan como filtro y permiten la regulación de las entradas y salidas de distintas moléculas en el simplasto.

Transporte de nutrientes en la planta

Parte de los nutrientes absorbidos pueden ser metabolizados o utilizados en las células de la raíz, pero la mayor parte de ellos se dirigirán, centrípetamente, desde la superficie de la raíz hacia el xilema del cilindro central. A lo largo de este recorrido pueden pasar al citoplasma de las células epidérmicas o corticales y continuar por el simplasto, o bien permanecer en el apoplasto. Los iones que circulan por la vía apoplástica, sin embargo, deben pasar al simplasto al llegar a la endodermis, debido a la presencia de la banda de Caspary. Es decir que los iones absorbidos quedan sometidos, antes de alcanzar el cilindro central, a la permeabilidad selectiva de las membranas, con lo que de alguna manera se regula la incorporación de iones al xilema; existen además indicios de que la entrada de estos iones en el xilema se produce a través de un mecanismo de bombeo activo.

Una vez alcanzado el xilema de la raíz, los nutrientes se incorporarán a la corriente ascendente de agua y serán distribuidos al resto de la planta. Desde el xilema serán transferidos a otros tejidos, sobre todo en las hojas, y allí serán metabolizados.

Movilidad en la planta

Una vez transportado a determinado órgano, el nutriente será metabolizado e incorporado a alguna molécula biológica, o bien permanecerá disuelto en el

citósol. A partir de esta situación, el comportamiento de los diferentes nutrientes variará en cuanto a su *movilidad*, es decir, a la capacidad de ser extraídos de ese destino metabólico y ser transportados a otros órgano. El N, el P, el K y el Mg son típicamente *móviles* y pueden ser transportados con relativa facilidad a otros órganos, mientras que el Ca, el S y el Fe son más o menos *inmóviles* y tienden a permanecer en el primer destino alcanzado hasta la muerte de ese órgano.

Suministro de nutrientes y crecimiento

Dada la esencialidad de los nutrientes para la formación de nuevas moléculas y nuevas células, existe una relación estrecha entre el suministro de cada nutriente y el crecimiento experimentado por la planta.

Para estudiar esta relación de manera cuantitativa se recurre por lo general a las técnicas de *cultivo hidropónico* con *soluciones nutritivas*. El cultivo hidropónico consiste en reemplazar al sustrato natural, que es el suelo, por agua o cualquier material inerte, que no proporcione a la planta nutriente alguno. El aporte de nutrientes se lleva a cabo añadiendo al sustrato inerte una solución nutritiva que contenga cantidades conocidas de varias sales inorgánicas cuyos aniones y cationes llevarán los elementos necesarios.

Existen una serie de fórmulas estandarizadas de soluciones completas, con todos los nutrientes en cantidades adecuadas para el crecimiento normal de las plantas. Pero también es posible modificar esa composición para estudiar qué ocurre cuando un determinado nutriente falta por completo o está en cantidades muy bajas o excesivas.

Cuando se estudia la respuesta del crecimiento ante cantidades variables de un nutriente, se obtiene una curva como la de la figura 3.3.

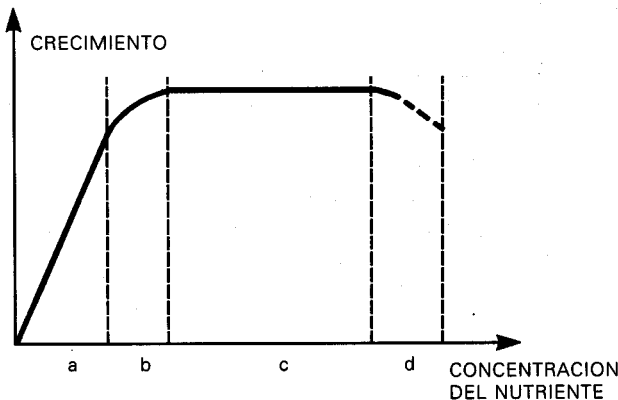


Fig. 3.3. Respuesta del crecimiento vegetal frente a concentraciones variables de un nutriente: zona de deficiencia (a); zona de concentración óptima (b); zona en la que otros factores limitan el crecimiento (c); zona de toxicidad (d).

Una primera parte de la curva, correspondiente a concentraciones bajas del nutriente, es casi rectilínea y con cierta pendiente. Representa la zona de *carencia* o *deficiencia*, en la que la absorción está por debajo de los requerimientos y en la cual el nutriente en estudio es el factor más escaso y por tanto limitante del crecimiento. A un aumento en la concentración del nutriente le corresponderá, en esta región, un aumento proporcional en el crecimiento.

En la zona de carencia se observará un crecimiento menor que el correspondiente al suministro óptimo; en muchos casos aparecerán síntomas característicos tales como clorosis (amarillamiento), necrosis (muerte tisular), coloraciones rojizas u oscuras, etc.

La localización de estos síntomas dependerá de la movilidad del nutriente. Cuando un nutriente es móvil, las cantidades ya existentes, alojadas por ejemplo en hojas ya formadas, serán transportadas a los ápices y a las hojas nuevas; los síntomas del déficit se apreciarán, por tanto, en las hojas de más edad, generalmente las inferiores. Cuando un nutriente es inmóvil, en cambio, este transporte no es posible y serán las hojas nuevas y los ápices los que manifiesten síntomas de déficit.

En condiciones naturales las deficiencias pueden estar causadas por la escasez del nutriente en el suelo, por estar el nutriente en formas químicas inadecuadas, o por antagonismo del nutriente con otro compuesto.

La segunda parte de la curva presenta muy poca pendiente o es casi horizontal. En esta región, o zona de *concentración óptima*, se ha alcanzado el máximo crecimiento que los restantes factores permiten. El nutriente en estudio ha dejado de ser limitante, y un aumento en su concentración no produce un crecimiento adicional porque otro u otros factores están actuando como limitantes.

Si se sobrepasa mucho la concentración óptima se llega a la zona de *toxicidad* en la que puede verificarse una caída del crecimiento, debido a efectos tóxicos del exceso de ese nutriente.

Bibliografía

- CLARKSON, D.T. 1985. Factors Affecting Mineral Nutrient Acquisition by Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**: 77-115.
- EPSTEIN, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. John Wiley and Sons, New York.
- MARSCHNER, H. 1986. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- SUTCLIFFE, J.F. y BAKER, D.A. 1983. *Las Plantas y las Sales Minerales*. Ediciones Omega, Barcelona.
- SZE, M. 1985. H⁺-translocating ATP-ases: Advances Using Membrane Vesicles. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**: 175-208.

Fotosíntesis

INDICE

El proceso fotosintético

— La fase luminosa

— La fase oscura

Fotorrespiración

Otras vías de fijación de CO_2 : plantas C-4 y plantas CAM

— Plantas C-4

— Plantas CAM

Factores que afectan a la fotosíntesis

— Iluminación y Fotosíntesis Neta

— Concentración de CO_2 y Fotosíntesis Neta

Bibliografía

El proceso fotosintético

Más del 90% del peso seco de una planta está constituido por las distintas sustancias orgánicas que forman sus estructuras celulares o regulan su metabolismo. Aunque los procesos bioquímicos que dan lugar a esta variedad de compuestos son muy diversos, las cadenas carbonadas iniciales las proporciona la *fotosíntesis*.

En las plantas superiores la fotosíntesis tiene lugar en los *cloroplastos*, orgánulos presentes sobre todo en las células clorénquimáticas del mesofilo y de la periferia de los tallos herbáceos. El cloroplasto (Fig. 4.1) está delimitado por dos membranas y contiene una matriz interna o *estroma*. Está atravesado por un sistema de membranas en forma de vesículas aplanadas, los *tilacoides*, que delimitan otro compartimento, el *espacio intratilacoidal*. Los agrupamientos de tilacoides apilados son los *grana*, mientras que el resto de tilacoides forman *lamelas*.

La fotosíntesis es en esencia un proceso de óxido-reducción, en el que el carbono del CO_2 se reduce a carbono orgánico. Aunque en algunos microorganismos fotosintéticos el proceso es algo diferente, la fotosíntesis en las plantas consiste básicamente en la producción de una *sustancia orgánica* (un glúcido sencillo) a partir de moléculas inorgánicas (el *dióxido de carbono* como sustrato

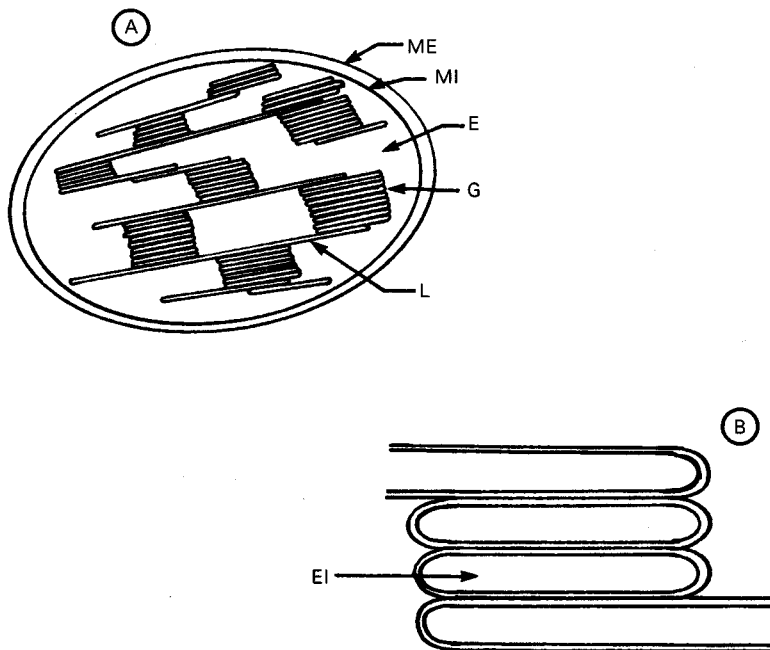
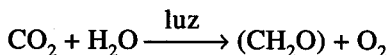


Fig. 4.1. A, Estructura del cloroplasto (simplificada), mostrando la membrana externa (ME), la membrana interna (MI), el estroma (E), los grana (G) y las lamelas (L). B, Detalle de un grana, mostrando el espacio intratilacoidal (EI).

a reducir, y el *agua* como dador de electrones que se oxida), mediante el aprovechamiento de la *energía lumínica* (que queda almacenada como energía química dentro de la molécula sintetizada) y con desprendimiento de *oxígeno*.

Si el producto orgánico de la fotosíntesis se representa con la fórmula mínima de los monosacáridos, el proceso global puede expresarse, en forma resumida, mediante la siguiente ecuación:



Se trata en realidad de un proceso mucho más complejo que se desarrolla en numerosos pasos, agrupados en dos fases. En la *fase lumínica*, la luz es absorbida por los pigmentos presentes en las membranas de los cloroplastos y allí es transformada en energía química depositada en moléculas de *ATP*, y poder reductor representado por la forma reducida del nicotinamida-adenín-dinucleótido-fosfato (*NADPH*), sustancia con una fuerte tendencia a reducir a otros compuestos cuya estructura puede verse en la figura 4.2. Tanto el ATP como el

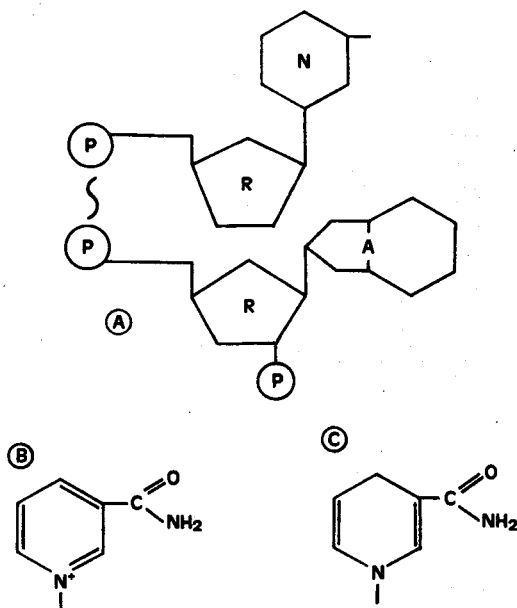


Fig. 4.2. A, Esquema de la molécula del NADP, indicando los grupos que la componen: adenina (A), ribosa (R), nicotinamida (N), grupos fosfatos (P) y enlace rico en energía (~). B, Estructura del grupo nicotinamida en su forma oxidada (correspondiente al NADP⁺). C, Estructura del grupo nicotinamida en su forma reducida (correspondiente al NADPH).*

* Nótese que el átomo de C opuesto al de N está más hidrogenado en el NADPH que en el NADP⁺

NADPH se emplearán en las reacciones que constituyen la denominada *fase oscura* del proceso, en las que el CO_2 será *reducido* a carbono orgánico.

El CO_2 se encuentra en la atmósfera, desde donde se traslada por *difusión*, siguiendo un camino inverso al del vapor de agua durante la transpiración, a través del ostíolo hasta las paredes celulares del mesófilo, y desde allí llega a los cloroplastos.

Este flujo difusional será directamente proporcional a la diferencia de concentraciones de CO_2 e inversamente proporcional a las resistencias que el camino oponga. La diferencia de concentraciones se establece entre la atmósfera, cuya proporción de CO_2 es de aproximadamente un 0,03%, y el cloroplasto, donde el CO_2 va siendo transformado por fotosíntesis en otros compuestos y no llega a acumularse en forma significativa. De las diversas resistencias a la difusión, la más relevante es la estomática: si los estomas se cierran (debido a un déficit hídrico, por ejemplo) el CO_2 no llegará al cloroplasto y la fotosíntesis se interrumpirá.

La fase lumínica

Las reacciones de la fase lumínica tienen lugar en los *tilacoides* del cloroplasto, donde se sitúan los pigmentos fotosintéticos, capaces de absorber energía radiante.

La energía lumínica necesaria para esta etapa procede en general del sol (aunque la luz artificial puede ser tan efectiva como la solar). De la energía que llega al cloroplasto, sólo el 40% corresponde a la *luz visible*, única radiación fotosintéticamente activa. La luz visible es la radiación cuya longitud de onda está comprendida entre 400 y 700 nm; es en apariencia blanca, pero se compone de diferentes colores, cada uno correspondiente a un tramo de ese intervalo (Fig. 4.3). Las radiaciones con longitudes de onda menores de 400 nm (como la luz ultravioleta) y mayores de 700 nm (como las infrarrojas) pueden tener diversos efectos biológicos, pero no pueden ser aprovechadas para la fotosíntesis.

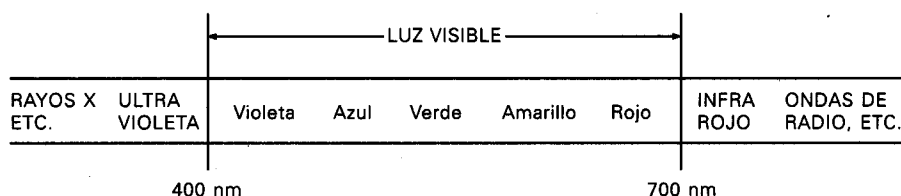


Fig. 4.3. El espectro electromagnético (simplificado), mostrando el intervalo de radiación fotosintéticamente activa (luz visible) y otras radiaciones con longitudes de onda menores de 400 nm y mayores de 700 nm.

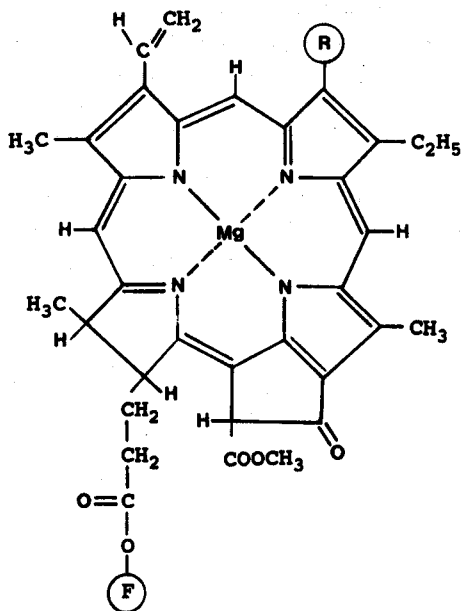


Fig. 4.4. Estructura simplificada de la molécula de clorofila, indicando la posición de la cadena de 20 átomos de carbono procedente de la esterificación con fitol (F) y del radical (R) que corresponde a un grupo $-CH_3$ en la clorofila a, y $-COH$ en la clorofila b.

Los agentes encargados de absorber la energía lumínica en el cloroplasto son los *pigmentos fotosintéticos*. En las plantas superiores los pigmentos fotosintéticos principales son las *clorofilas*, *a* y *b*. La molécula de clorofila (Fig. 4.4) está formada por una cabeza tetrapirrólica con un átomo de magnesio en su centro, y una cola de *fitol* (alcohol de cadena larga). Los *carotenoides* son hidrocarburos, polímeros del isopreno, con una función fotosintética accesorio.

Cada clase de pigmento absorbe con mayor intensidad determinadas longitudes de onda, mientras que para otras su absorción es menor o nula; el color que un pigmento presenta corresponde a la longitud de onda que absorbe con menor intensidad. En las plantas superiores, la mayor parte de los colores son absorbidos por una u otra clorofila o por los carotenoides, pero la menor absorción global está en la región del verde, que es el color que predomina en sus órganos fotosintéticos.

Cuando una molécula de clorofila absorbe un fotón, pasa a un estado inestable de mayor energía, denominado *estado excitado*, en el que un electrón periférico se desplaza hacia una posición más externa. Si este electrón pasa a otra molécula, la energía se habrá transmitido y la molécula de clorofila permanecerá excitada; para volver a su *estado fundamental* deberá recibir otro

electrón que ocupe el hueco dejado por el primero. Cuando coexisten numerosas moléculas de clorofila agrupadas y ordenadas, la energía absorbida por cualquiera de ellas puede transmitirse por *resonancia* a todo el conjunto, sin que haya transferencia de electrones. Ambos tipos de transferencia de energía tienen lugar en el proceso de absorción de luz por los pigmentos fotosintéticos.

En el cloroplasto los pigmentos están estrechamente asociados a proteínas y se alojan en la bicapa lipídica de los tilacoides. Estos complejos proteína-clorofila forman agrupaciones, cada una con unas 200-300 moléculas de clorofila, que son los pigmentos *antena*, dispuestos alrededor de un núcleo o *centro de reacción*, constituido probablemente por una o dos moléculas de clorofila.

Los pigmentos *antena* son los encargados de absorber la energía lumínica y transferirla por resonancia al centro de reacción. Al recibir esta energía, la clorofila del centro de reacción pierde un electrón, que es transferido a una serie de transportadores de electrones. Los transportadores actúan en cadena, captando el electrón (y por tanto reduciéndose) y seguidamente cediéndolo (y por tanto oxidándose) a la siguiente molécula.

También los carotenoides, que se encuentran íntimamente asociados con los pigmentos *antena* y el centro de reacción, captan energía en sus longitudes de onda características y la transfieren a las clorofilas (aunque con menos eficiencia); tienen además una función protectora, ya que absorben excesos de energía que podrían dar lugar a la formación de compuestos nocivos.

Se distinguen dos tipos de agrupaciones clorofílicas en los tilacoides, llamadas *fotosistema I* (FSI) y *fotosistema II* (FSII), que se diferencian en sus proporciones de clorofila a y b, en las características de sus centros de reacción, y en los transportadores de electrones que los acompañan. El fotosistema I se localiza en los grana y su centro de reacción recibe el nombre de *P700*, porque absorbe preferentemente en los 700 nm; el fotosistema II se encuentra en las lamelas y en la periferia de los grana y su centro de reacción se denomina *P680*, con un máximo de absorción a 680 nm.

Durante las reacciones de la fase lumínica los dos fotosistemas actúan coordinadamente, según se explica a continuación.

La energía absorbida por el FSI provoca la pérdida de un electrón del *P700*, que queda en un estado inestable, con un «hueco» electrónico que será «rellenado» por un electrón procedente del FSII. El electrón perdido por el *P700* pasa a una cadena de transportadores que se van reduciendo (al aceptarlo) y oxidando (al transferirlo) sucesivamente, con un nivel energético menor en cada paso. Luego de varios compuestos intermedios aún poco conocidos, el electrón pasa a la *ferredoxina*, y por último reduce al NADP^+ (forma oxidada del NADPH). Para la obtención de la forma reducida, según la siguiente ecuación:

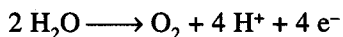


son necesarios un protón, que procede del espacio intratrilacoidal, y dos electrones, cedidos por el P700, razón por la cual el flujo electrónico del FSI deberá tener lugar dos veces para reducir cada molécula de NADP^+ .

El FSI funciona así como un fuerte reductor, capaz de producir *NADPH*, que será utilizado en la fase oscura para reducir el CO_2 a carbono orgánico.

Por otra parte, la energía absorbida por el FSII provoca la pérdida de un electrón por el P680, que queda en un estado inestable. El electrón perdido por el P680 reduce en primer lugar a la *feofitina*, y de ésta pasa a una serie de transportadores de nivel energético sucesivamente menor: *plastoquinona*, *citocromos* y *plastocianina*. De este último compuesto, el electrón pasa a ocupar el hueco electrónico del P700, que de esta manera regresa a su estado fundamental y queda listo para volver a absorber energía y reiniciar el proceso. Pero ahora es el P680 el que ha quedado con un hueco, que será ocupado esta vez por un electrón procedente de la oxidación del agua.

El P680 se comporta como un fuerte oxidante que, en su estado inestable, es capaz de inducir la *oxidación del agua*, en la que se desprende O_2 , como puede verse en la siguiente ecuación:



A través de ciertos transportadores poco conocidos, los electrones liberados aquí pasan a ocupar el hueco electrónico del P680, que queda así listo para volver a absorber energía. Los protones que se liberan pasan a acumularse en el espacio intratrilacoidal, de donde proceden los H^+ necesarios para reducir al NADP^+ .

El espacio intratrilacoidal se acidifica por la acumulación de los protones que pierde el agua al oxidarse, y también con protones que se originan durante el transporte de electrones de la plastoquinona a los citocromos en el FSI. La concentración de H^+ en este compartimento pasa a ser mucho mayor que en el estroma, y se genera de esta manera un potencial de membrana; los protones tenderán a salir al estroma, liberando una energía que se utiliza en la síntesis de *ATP*, a partir de *ADP* y P_i , en un proceso característico de la fase lumínica denominado *fotofosforilación no cíclica*.

El recorrido de los electrones en el FSI también puede seguir un camino cíclico, regresando el electrón del P700 a esta misma molécula (a través de los citocromos y la plastocianina); en este caso también se verifica un bombeo de protones al espacio intratrilacoidal que permite la síntesis de *ATP* adicional (*fotofosforilación cíclica*), pero no se generará poder reductor, ya que los electrones no llegan al NADP^+ , ni se liberará oxígeno, porque no podrá haber oxidación del agua.

Las reacciones de la fase lumínica se resumen en la figura 4.5. Como resultado de esta fase se obtienen *NADPH* (con gran poder reductor) y *ATP* (de alto contenido energético), compuestos que serán requeridos en la siguiente fase, y se desprende O_2 .

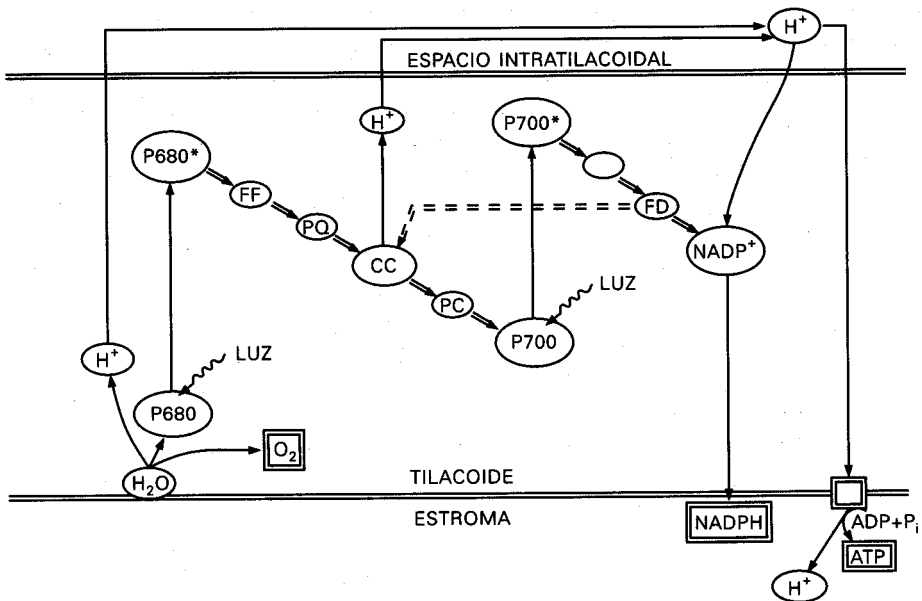


Fig. 4.5. Resumen esquemático de la fase lumínica de la fotosíntesis, indicando los posibles flujos de electrones, no cíclico (flechas dobles enteras) y cíclico (flecha doble cortada), los productos de esta fase (recuadros dobles) y algunos transportadores de electrones: feofitina (FF), plastoquinona (PQ), citocromos (CC), plastocianina (PC) y ferredoxina (FD). El asterisco (*) indica los estados excitados de P680 y P700.

La fase oscura

Se trata de un conjunto de reacciones que ocurren en el *estroma* del cloroplasto y que consisten fundamentalmente en la transformación del carbono inorgánico y oxidado del CO_2 , en carbono orgánico reducido. A pesar del calificativo «oscura», este término no indica que estas reacciones sólo puedan ocurrir en oscuridad, sino que dependen de la luz sólo de forma indirecta, a través del NADPH y el ATP que la etapa luminosa suministra.

Aunque existen variaciones entre unas plantas y otras en algunas reacciones iniciales, el núcleo fundamental del proceso es común a todas las plantas (y los restantes organismos eucariotas fotosintéticos); se denomina *ciclo de Calvin* y consiste en una compleja secuencia de reacciones en las cuales en primer lugar se fija el CO_2 a una molécula orgánica preexistente, luego la molécula resultante es reducida y sufre una serie de transformaciones en las que surgen diversos productos intermedios, para por último regenerarse las moléculas en las que se fijó el CO_2 .

En el ciclo de Calvin, que se resume en la figura 4.6, el CO_2 se *fija* a la *ribulosa-difosfato* (RuDP), una pentosa preexistente en el estroma, mediante una

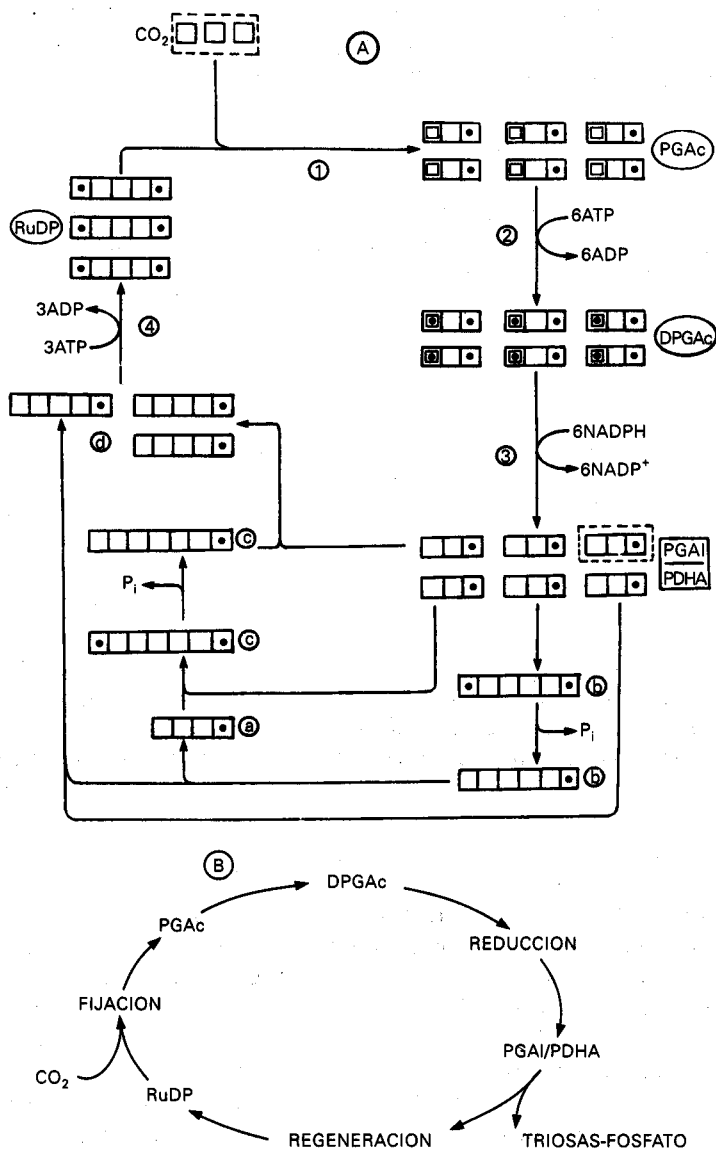
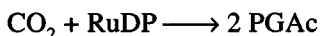
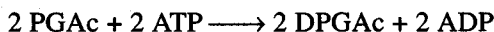


Fig. 4.6. A, Esquema simplificado del ciclo de Calvin, en el que se han destacado las tres moléculas de CO₂ que se incorporan y la molécula de triosa-fosfato que se obtiene; los cuadrados representan los átomos de carbono de cada compuesto (dobles si se trata de grupos carboxilos, y con un punto si están unidos a grupos fosfatos); los números indican algunas reacciones importantes y las letras representan algunos de los compuestos implicados, según se explica en el texto. B, Resumen del ciclo de Calvin, indicando los procesos de fijación, reducción y regeneración, y los sitios de entrada de CO₂ y salida de triosas-fosfato.

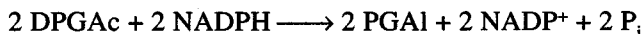
carboxilación (Fig. 4.6, 1) catalizada por el enzima *RuDP carboxilasa*; como resultado de esta reacción se obtienen dos moléculas de ácido fosfoglicérico (PGAc), molécula de tres carbonos:



Este ácido debe reducirse, pero para ello el PGAc debe previamente activarse, añadiendo otro grupo fosfato a su molécula mediante una *fosforilación* (Fig. 4.6, 2) que requiere el empleo de ATP (procedente de la etapa luminosa) y en la que se obtiene ácido difosfoglicérico (DPGAc):



Una vez activado, el ácido está en condiciones de reducirse a aldehído, en este caso a fosfogliceraldehído (PGAl). En esta *reducción* (Fig. 4.6, 3) se consume NADPH (procedente de la etapa luminosa), y se pierde el fosfato adicional:



El PGAl es ya un glúcido sencillo, una triosa, por lo que con estas reacciones se ha logrado la transformación del carbono inorgánico en una molécula orgánica, y se ha cumplido la parte esencial de la fotosíntesis.

Las moléculas de PGAl así formadas pueden convertirse fácilmente en las de su isómero, el fosfato de dihidroxiacetona (PDHA), y ambas pueden seguir diferentes caminos, pero buena parte del conjunto (en general unos 5/6) se encaminarán a regenerar la RuDP con la que se inició el ciclo. Esta *regeneración* tiene lugar a través de complejas rutas en las que se forman azúcares-fosfatos con cadenas de 4, 5, 6 y 7 átomos de carbono, como los fosfatos de eritrosa (4C; Fig. 4.6, a), xilulosa (5C), fructosa (6C; Fig. 4.6, b) y sedoheptulosa (7C; Fig. 4.6, c), y que llevan a la síntesis de ribulosa-fosfato (Fig. 4.6, d), que al fosforilarse con consumo de ATP (Fig. 4.6, 4) se convierte por último en la RuDP.

Las *triosas-fosfatos* que se forman después de la reducción y no se emplean en la regeneración de la RuDP (PGAl y PDHA), se exportan al citosol, mediante un transportador de la membrana del cloroplasto que los intercambia con P_i . Este P_i se emplea en el cloroplasto, principalmente para la obtención de ATP en las reacciones lumínicas de los tilacoides.

Las triosas-fosfato en el citosol dan lugar a la síntesis de *sacarosa*, a través de una serie de reacciones (Fig. 4.7) en las que se forman fosfatos de fructosa y de glucosa, y UDP[uridín-difosfato]-glucosa; el proceso culmina al unirse fructosa-fosfato y UDP-glucosa para dar sacarosa-fosfato, cuya hidrólisis da P_i y sacarosa, la principal forma química de transporte de azúcares en la planta.

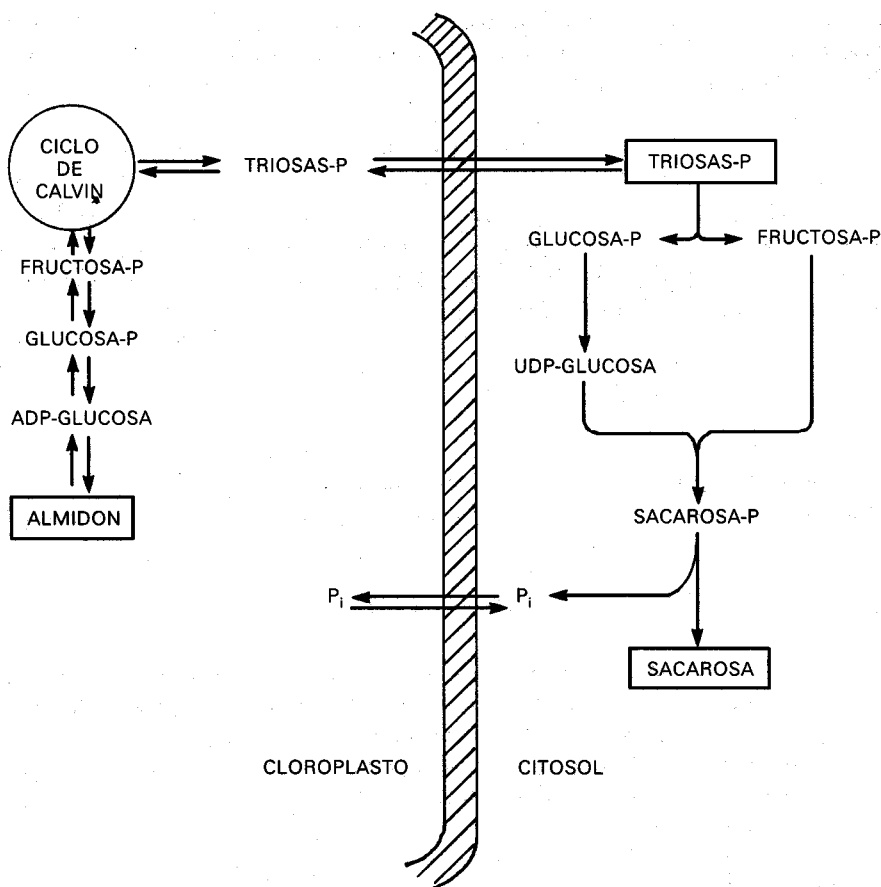
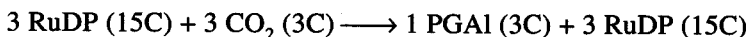


Fig. 4.7. Esquema que resume la síntesis de sacarosa en el citosol y de almidón en el cloroplasto, a partir de los productos del ciclo de Calvin.

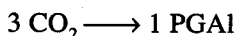
Durante la síntesis de sacarosa se liberan grupos P_i , que al acumularse en el citosol pueden ser intercambiados por más triosas del cloroplasto para continuar dicha síntesis. Cuando el ritmo de fijación y reducción de CO_2 es mayor que el de síntesis de sacarosa, la concentración de P_i en el citosol disminuye, lo cual limita la exportación de triosas. En estas circunstancias, los fosfatos de triosa que no se exportan se encaminan hacia la síntesis de *almidón* en los cloroplastos (Fig. 4.7). Este proceso pasa por la síntesis de *fructosa-fosfato* y su transformación en *glucosa-fosfato*; la *glucosa-fosfato* a su vez reacciona con ATP para dar ADP-glucosa, compuesto capaz de polimerizarse para dar almidón. El almacenamiento de almidón en los cloroplastos constituye una reserva temporal; por la noche, cuando baja la concentración de triosas, a partir de este

almidón se produce glucosa-fosfato, y por último fosfatos de triosa, que son exportados al citosol para la síntesis nocturna de sacarosa.

Para establecer el balance entre los compuestos que intervienen en el ciclo de Calvin, hasta la obtención de las triosas, conviene analizarlo partiendo de 3 moléculas de RuDP que se carboxilan con 3 CO₂ para dar 6 moléculas de PGAc; estas 6 moléculas se reducen, con el empleo de 6 ATP y 6 NADPH (de los que se recuperan los correspondientes ADP, P_i y NADP⁺); de las 6 moléculas de PGAI que se obtienen, 5 se emplean en la regeneración que, con consumo de 3 ATP (y recuperación de 3 ADP), produce las 3 RuDP con que se inició el ciclo de Calvin; la molécula de triosa restante sería el producto neto de este ciclo. Prescindiendo del ATP y el NADPH, el balance de átomos de carbono en juego sería:



Ya que las tres moléculas de RuDP figuran tanto en el primero como en el segundo miembro de la ecuación (es decir, estaban al principio y se regeneran al final), pueden simplificarse, con lo que la ecuación global queda:



lo cual indica que los tres átomos de carbono del CO₂ terminan incorporados en una molécula orgánica, una triosa. Por cada átomo de C fijado y reducido se necesita el poder reductor de 2 NADPH (en total 6) y la energía de 3 ATP (en total 9), aportados por la etapa lumínica.

Fotorrespiración

La fotorrespiración consiste en el consumo de O₂ y producción de CO₂ a partir de sustratos orgánicos, tal como ocurre en el proceso aeróbico respiratorio de las mitocondrias, pero por una vía diferente, acoplada a la fotosíntesis y que no genera ATP.

El enzima que cataliza la carboxilación de la RuDP con CO₂, RuDP-carboxilasa, puede también comportarse como oxigenasa, haciendo reaccionar a la RuDP con O₂; ambos gases compiten incluso por el mismo sitio activo.

El proceso fotorrespiratorio se resume en la figura 4.8. La reacción de una molécula de RuDP (5C) con O₂ produce una de PGAI (3C) y otra de ácido fosfoglicólico, que rápidamente es hidrolizado a *ácido glicólico* (2C), con pérdida de su grupo P_i. El ácido glicólico sale de los cloroplastos y entra en los peroxisomas (orgánulos ricos en enzimas oxidativos), donde vuelve a reaccionar con oxígeno para dar *ácido glioxílico* y peróxido de hidrógeno (H₂O₂); este último compuesto es atacado por un enzima catalasa, que lo convierte en agua y O₂. El ácido glioxílico es transformado en *glicina*, un aminoácido que pasa a las mito-

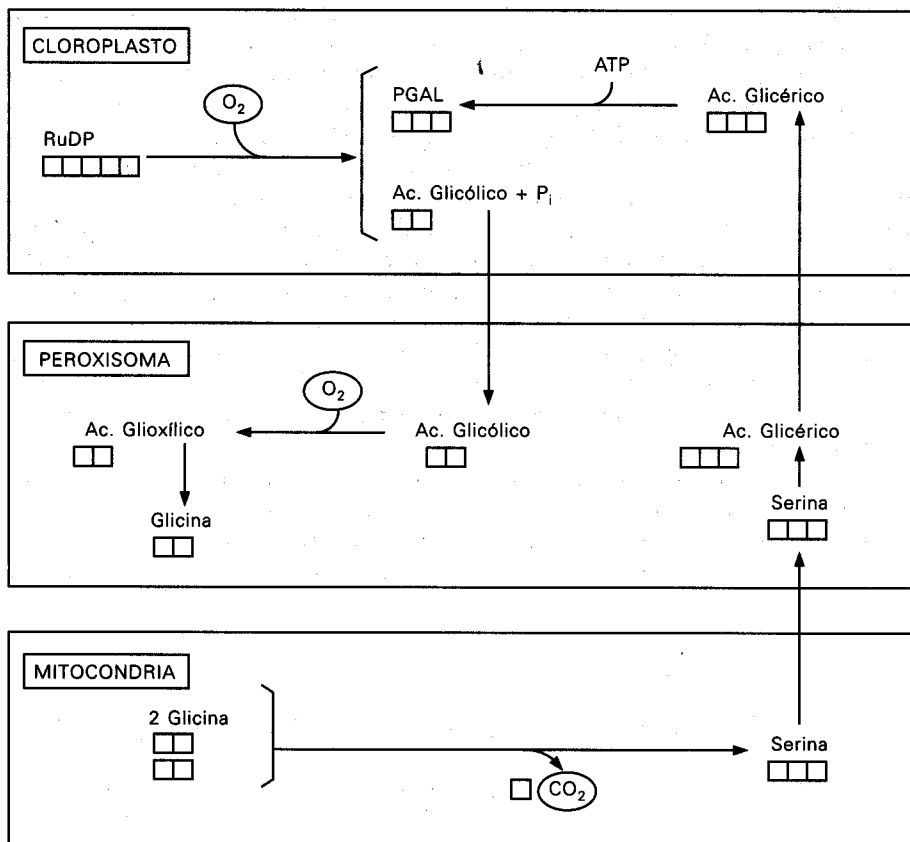


Fig. 4.8. Esquema que resume el proceso de fotorrespiración, indicando las principales reacciones que ocurren en los cloroplastos, los peroxisomas y las mitocondrias; los cuadrados representan los átomos de carbono de cada compuesto.

condrias; en estos orgánulos, dos moléculas de glicina forman una de *serina*, con liberación de una molécula de CO_2 . La serina vuelve a los peroxisomas y es transformada en ácido glicérico, que pasa a los cloroplastos y allí, por fosforilación con empleo de ATP, se convierte en PGAL. De esta manera, se recuperan para el ciclo fotosintético 3 de cada 4 carbonos perdidos inicialmente como ácido fosfoglicólico, es decir, 9 de cada 10 desviados en la oxigenación de la RuDP. Pero un átomo de C ya fijado (ya que la RuDP que se oxigena procede del ciclo de Calvin) se pierde como CO_2 , y sin haber producido ATP.

La luz es necesaria para que la fotorrespiración tenga lugar, ya que su sustrato inicial es la RuDP, que se regenera en el ciclo de Calvin con la provisión de ATP y NADPH que se producen en las reacciones lumínicas. La abundancia relativa de CO_2 y O_2 en el cloroplasto, y el resultado de la competencia entre

estos gases por el enzima RuDP carboxilasa/oxigenasa, son los factores determinantes de que la RuDP siga la vía fotosintética o la fotorrespiratoria.

El enzima RuDP carboxilasa/oxigenasa tiene una afinidad por el CO_2 mucho mayor que la que presenta por el O_2 , pero como la atmósfera está mucho más concentrada en O_2 (21%) que en CO_2 (0,03%), esta ventaja se reduce y la relación entre carboxilación y oxigenación es de aproximadamente 3:1. La solubilidad de los gases disminuye cuando aumenta la temperatura, pero este descenso es más marcado en el CO_2 que en el O_2 , por lo que las altas temperaturas (que además afectan al comportamiento del enzima, aumentando su afinidad por el O_2) favorecen la oxigenación de la RuDP y, por tanto, la vía fotorrespiratoria.

Esta pérdida de carbono fijado, en forma de CO_2 liberado por fotorrespiración, representa un lastre para el vegetal, ya que consume materia orgánica ya formada sin producir ATP, es decir, deshace parte de lo conseguido en la fotosíntesis. Es difícil imaginar qué sentido adaptativo pueda tener este proceso. Podría tratarse de un mecanismo que permita disipar excesos de energía de la fase lumínica, potencialmente nocivos, que pueden acumularse en ciertas condiciones. Es posible, por otra parte, que se trate de una vía reliéctica heredada de tiempos geológicos en los que la relación CO_2/O_2 de la atmósfera era mayor que la actual. En cualquier caso, el papel de la fotorrespiración sigue sin conocerse con certeza.

Otras vías de fijación de CO_2 : plantas C-4 y plantas CAM

En muchas plantas la fotorrespiración puede suponer la pérdida de una fracción significativa del carbono ya fijado, pero en otras no se registran niveles detectables de este proceso. En estos casos, la anulación de la vía fotorrespiratoria tiene lugar mediante un mecanismo de fijación de CO_2 previo al ciclo de Calvin que, combinado con ciertas peculiaridades bioquímicas, anatómicas y fisiológicas de estas plantas, logra aumentar la concentración de CO_2 en las inmediaciones del enzima RuDP carboxilasa/oxigenasa y así desplazar fuertemente la actividad de este enzima hacia la carboxilación.

En estas plantas la primera sustancia en la que queda fijado el CO_2 es un ácido de *cuatro carbonos* (oxalacético); se distinguen en ellas dos grupos, con mecanismos parcialmente diferentes: las plantas C-4 y las plantas CAM. Las restantes especies, en las que el CO_2 se incorpora directamente al ciclo de Calvin y la primera sustancia en que queda fijado es un ácido de tres carbonos (PGAc), se conocen como plantas C-3.

Plantas C-4

Las plantas C-4 presentan una anatomía foliar peculiar, conocida como anatomía de tipo *Kranz* o en *corona*. En el corte transversal de estas hojas

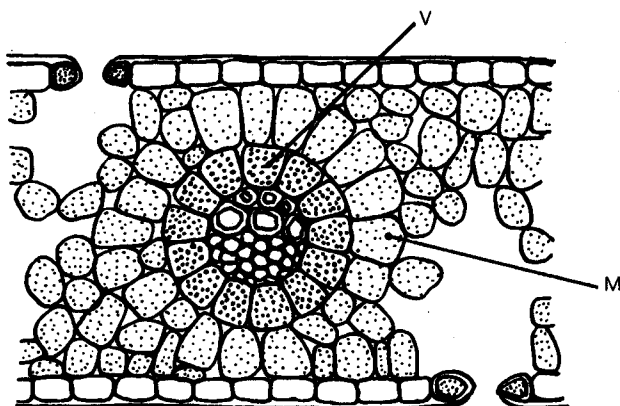


Fig. 4.9. Corte transversal esquemático de una porción de hoja de una planta C-4, mostrando las células de la vaina (V) rodeando al haz conductor, y las del mesofilo (M) alrededor de la vaina.

(Fig. 4.9) se observan dos tipos de células fotosintéticas: unas grandes, que rodean a los haces conductores (a modo de «corona») formando una *vaina*, y las restantes que ocupan el *mesofilo*, menores y dispuestas por lo general más o menos radialmente alrededor de la vaina.

En las plantas C-4 las reacciones previas al ciclo de Calvin constituyen la llamada *vía de Hatch y Slack*, que se resume en la figura 4.10. La fijación del CO_2 tiene lugar, en primer término de forma transitoria, en el citosol de las células del mesofilo, donde el enzima *PEP carboxilasa* lo une al *ácido fosfo-enol-pirúvico* (PEP), de tres átomos de carbono. De esta carboxilación se obtiene, como primer producto de fijación del CO_2 , un ácido dicarboxílico de cuatro carbonos, el *ácido oxalacético*.

El oxalacético es luego transformado en otro ácido de 4C que será transportado, vía plasmodesmos, a las células de la vaina. En algunas plantas C-4 esta transformación es una reducción, que tiene lugar en los cloroplastos del mesofilo, y de la que se obtiene *ácido málico*; en otras se trata de una transaminación que ocurre en el citosol y de la que se obtiene *ácido aspártico*.

El málico entra a los cloroplastos de la vaina y allí es decarboxilado a *ácido pirúvico*. El aspártico es reconvertido a oxalacético en las células de la vaina, ya sea en mitocondrias (en ciertas especies) o en el citosol (en otras plantas); el oxalacético es reducido a málico y decarboxilado a pirúvico. En todos los casos la decarboxilación libera CO_2 en la vaina, que puede entrar al ciclo de Calvin al ser fijado por el enzima *RuDP carboxilasa*; el ácido pirúvico que queda es transportado nuevamente al mesofilo donde, previa fosforilación, podrá reiniciar el ciclo.

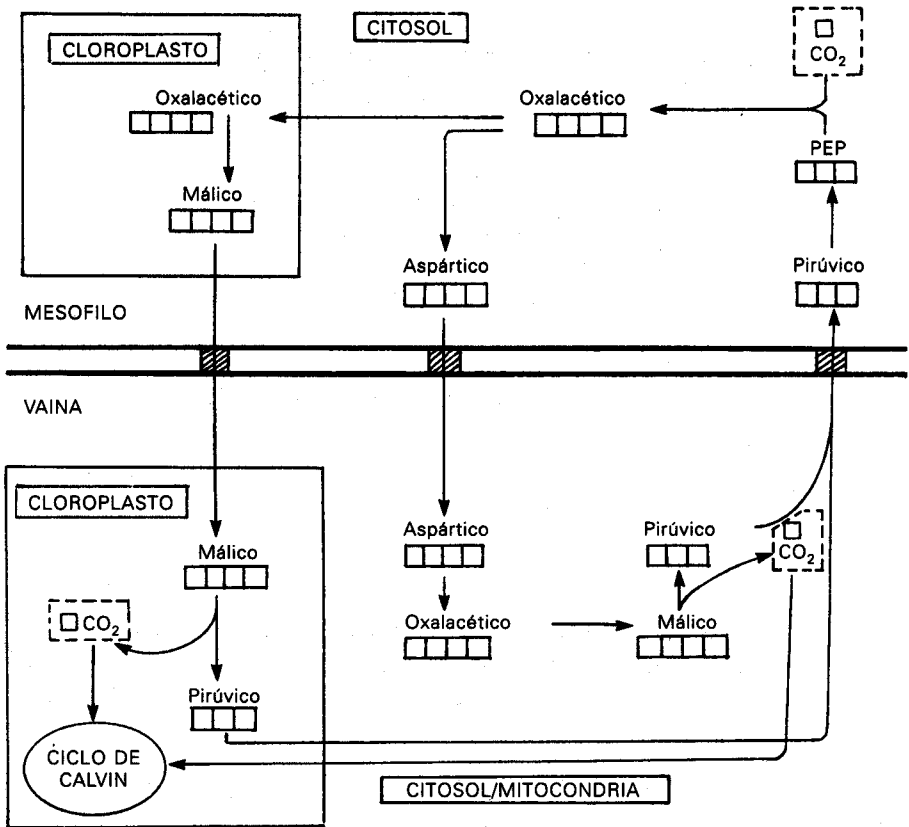


Fig. 4.10. Esquema que resume la vía de Hatch y Slack de fijación de CO₂ en las plantas C-4, indicando las principales reacciones que ocurren en el mesofilo y la vaina y el transporte a través de plasmodesmos (zonas rayadas); los cuadrados representan los átomos de carbono de cada compuesto.

Por tanto, el CO₂ que fija el enzima RuDP-carboxilasa y entra al ciclo de Calvin no procede directamente de la atmósfera, sino que ha sido fijado transitoriamente en el mesofilo y vuelto a liberar en las células de la vaina. Esta *compartimentación* (fijación inicial del CO₂ en el mesofilo, ciclo de Calvin en la vaina) permite un mejor aprovechamiento del CO₂ ya que:

1. El enzima PEP carboxilasa tiene una enorme afinidad por el CO₂, y por otra parte no es oxigenasa, por lo que el O₂ no interfiere en la fijación.
2. El CO₂ captado en el mesofilo y liberado en la vaina resulta mucho más concentrado en ésta que en el tejido fotosintético de las plantas C-3, de manera que compite mejor con el O₂ y se favorece así la actuación como carboxilasa del RuDP carboxilasa/oxigenasa.

El mecanismo de bombeo de CO_2 hacia la vaina tiene un coste energético, ya que por cada molécula de CO_2 que se transporta del mesofilo al ciclo de Calvin se hidrolizan 2 ATP. Las plantas C-4, por tanto, emplean 5 ATP para fijar y reducir a carbohidrato una molécula de CO_2 , mientras que las plantas C-3 sólo necesitan los 3 ATP del ciclo de Calvin. Por su mayor necesidad de energía en forma de ATP por molécula de CO_2 fijado, las plantas C-4 tendrían en principio una menor eficiencia fotosintética. Sin embargo, debido a que el efecto de la vía de Hatch y Slack es reducir o anular la oxigenación de la RuDP, las plantas C-4 no presentan niveles detectables de fotorrespiración; las plantas C-3, en las que parte del CO_2 fijado se pierde por fotorrespiración, serían desde este punto de vista las que tendrían una menor eficiencia fotosintética.

La clave de esta aparente contradicción radica en las condiciones ambientales en las que tiene lugar la fotosíntesis, especialmente la temperatura. La ventaja de las plantas C-3 (su ahorro de ATP) se pierde en condiciones de alta temperatura, que favorecen la oxigenación de la RuDP y por tanto las pérdidas por fotorrespiración; con temperaturas elevadas, en general a partir de 30°C , la eficiencia en el uso fotosintético de la luz de las plantas C-4 es mayor que la de las C-3.

Por otra parte, en una atmósfera de baja humedad relativa (condición provocada o favorecida por las altas temperaturas), los estomas tenderán a cerrarse parcialmente, obstruyendo el flujo de CO_2 hacia el interior de la hoja. La menor concentración interna de CO_2 favorecerá la oxigenación de la RuDP en las plantas C-3, cuya eficiencia fotosintética disminuirá. En las plantas C-4, en cambio, la fijación vía PEP-carboxilasa y la compartimentación del proceso, favorecen una eficaz captura del CO_2 sin pérdidas por fotorrespiración, aun con una baja concentración interna de CO_2 derivada del efecto de un déficit hídrico sobre el comportamiento estomático.

En suma, las plantas C-4 se ven favorecidas en condiciones de alta temperatura y baja humedad relativa, que son las predominantes en los climas tropicales o subtropicales, relativamente áridos, de las regiones de donde son originarias. Las plantas C-4 constituyen un grupo importante de especies, por lo general adaptadas precisamente a ambientes con altas temperaturas, iluminación intensa y escasez de agua; las especies C-4 pertenecen a unas cuantas familias de Angiospermas, entre las que destacan las Gramineae, Amaranthaceae y Chenopodiaceae. Se encuentran entre ellas las especies cultivadas de mayor productividad agrícola, como el maíz (*Zea mays*), el sorgo (*Sorghum bicolor*) o la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), y algunas de las malas hierbas más agresivas, como *Cynodon dactylon*, *Sorghum halepense*, *Cyperus rotundus* y diversas especies de *Amaranthus*.

Las plantas C-3 se comportan más eficazmente en condiciones de temperaturas no muy altas y alta humedad relativa. Son C-3 la mayor parte de las plantas cultivadas, como el trigo (*Triticum aestivum*), el girasol (*Helianthus annuus*) o las coles (*Brassica oleracea*).

Plantas CAM

La sigla CAM significa, en inglés, «metabolismo ácido de las Crasuláceas», debido a que esta variante fotosintética se describió inicialmente en plantas de esta familia. Actualmente se conoce un buen número de especies CAM, pertenecientes a diversas familias de plantas crasas o suculentas: Crassulaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Aizoaceae, etc. La piña (*Ananas comosus*), perteneciente a la familia Bromeliaceae, presenta este tipo de metabolismo.

Se trata en general de plantas originarias de regiones desérticas o subdesérticas, sometidas a intensa iluminación, altas temperaturas y pronunciados déficit hídricos, adaptadas a condiciones de aridez bastante extremas. En estas plantas el tejido fotosintético es homogéneo, sin vaina diferenciada, ni tampoco clorénquima en empalizada. Pero sus estomas muestran un peculiar comportamiento ya que, al contrario que los de las demás plantas, se abren de noche y se cierran de día.

El metabolismo de las plantas CAM presenta también unas reacciones previas al ciclo de Calvin, similares a las de las plantas C-4, y se verifica asimismo una *compartimentación*, pero no espacial (ya que el clorénquima es uniforme) sino *temporal*: las reacciones del ciclo de Calvin ocurren de día, con los estomas cerrados, mientras que las reacciones previas tienen lugar de noche, con los estomas abiertos (Fig. 4.11).

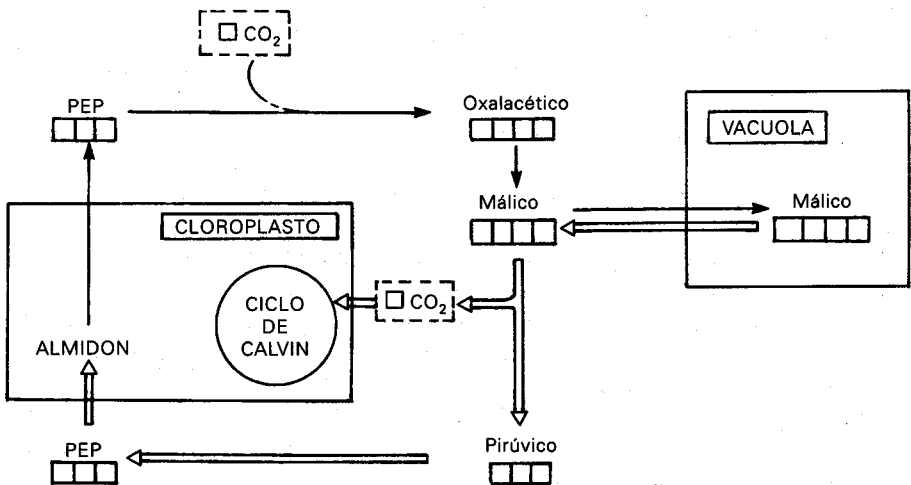


Fig. 4.11. Esquema que resume la fijación de CO₂ en las plantas CAM, indicando las principales reacciones que ocurren en cloroplastos, vacuolas y citosol, de día (flechas simples) y de noche (flechas dobles); los cuadrados representan los átomos de carbono de cada compuesto.

Durante la noche, los estomas abiertos permiten la fijación del CO_2 atmosférico por el PEP carboxilasa en el citosol; el PEP sobre el que actúa este enzima procede de la degradación del almidón, acumulado en los cloroplastos durante el día. De la carboxilación del PEP se obtiene ácido oxalacético, que luego es reducido a málico. El ácido málico no se transporta a otras células sino que se acumula en la vacuola de la misma célula.

Durante el día, con los estomas cerrados, el málico sale de la vacuola y se decarboxila a pirúvico; en esta reacción se libera CO_2 , que entra a los cloroplastos para iniciar allí el ciclo de Calvin. El ácido pirúvico es transformado en PEP, que luego pasa a fosfato de triosa; las triosas en los cloroplastos dan lugar a la síntesis y acumulación de almidón, a partir del cual se regenerará el PEP durante la noche.

Como la incorporación del CO_2 al ciclo de Calvin tiene lugar con los estomas cerrados, su concentración dentro de la hoja es lo suficientemente alta como para impedir que el enzima RuDP carboxilasa actúe como oxigenasa. De esta manera se anula la fotorrespiración en estas plantas.

El cierre diurno de los estomas impide las intensas pérdidas de agua por transpiración que sufrirían estas plantas con la elevada temperatura y bajísima humedad relativa características de las regiones áridas y desérticas de las que son originarias. La apertura estomática y la entrada del CO_2 a la hoja, en cambio, tienen lugar de noche, cuando la temperatura es menor, la humedad relativa es mayor y las pérdidas de agua por transpiración son bajas.

La fijación y reducción del carbono en las plantas CAM presenta unos requerimientos energéticos, en términos de ATP, mayores que en las plantas C-3 y C-4; su rendimiento fotosintético por unidad de tiempo es menor y su crecimiento es más lento. Como consecuencia de la adaptación de estas plantas a sus hábitats extremos, los mecanismos que regulan el equilibrio entre transpiración y fotosíntesis están encaminados fuertemente hacia la minimización de las pérdidas de agua, asegurando así la supervivencia en el medio desértico, aunque a costa de una menor productividad.

Factores que afectan a la fotosíntesis

El complejo proceso de fotosíntesis, con sus numerosos pasos que ocurren en varias etapas y tienen lugar en distintos compartimentos estructurales, se ve afectado por diversos factores, tanto ambientales como endógenos o propios de la planta.

Entre los factores ambientales principales se cuentan la *luz*, que proporciona la energía necesaria; la concentración atmosférica de CO_2 , que es la fuente de carbono; la *temperatura*, debido a su influencia en todos los procesos enzimáticos y metabólicos; también juegan un papel la disponibilidad de *agua*, que puede afectar al grado de apertura estomática y por tanto a la difusión del CO_2 , y la disponibilidad de *nutrientes*.

Los factores endógenos son las características propias del vegetal (estructurales, bioquímicas, etc.) que influyen en cualquiera de los procesos parciales de la fotosíntesis, y resultan de la interacción entre el genotipo y el ambiente en el que se ha desarrollado la planta. El síndrome de caracteres anatómicos, bioquímicos y fisiológicos que determinan que una especie sea C-3, C-4 o CAM es uno de los principales factores internos que afectan al proceso fotosintético. También influyen en la fotosíntesis la densidad de los estomas y su sensibilidad, la edad de la hoja y el área foliar, entre otros factores.

Tanto los factores internos como los ambientales interaccionan entre sí; a modo de ejemplo, téngase en cuenta que la radiación influye sobre la temperatura del aire, y ésta sobre su humedad relativa y también sobre la difusión del CO_2 , mientras que el ácido abscísico afecta al grado de apertura estomática, y ciertas características epidérmicas (pelos, ceras) influyen sobre la proporción de luz absorbida.

Por otra parte, la fotosíntesis está estrechamente relacionada con los procesos metabólicos que consumen moléculas orgánicas, en los que intervienen los gases atmosféricos. Al tiempo que la fotosíntesis consume CO_2 y libera O_2 , la fotorrespiración y la respiración mitocondrial consumen O_2 y liberan CO_2 ; una elevada concentración externa de O_2 favorecerá la fotorrespiración a costa de la fotosíntesis. En consecuencia, cuando se estudia la influencia de ciertos factores sobre la acumulación de productos de la fotosíntesis a través de los cambios en la concentración de CO_2 en la atmósfera, en realidad se está midiendo la actividad de los tres procesos considerados globalmente y su resultado neto.

Si se considera positiva la acumulación de sustancias orgánicas resultantes de la fotosíntesis, llamadas genéricamente *fotoasimilados*, y negativa su pérdida, puede definirse el intercambio neto de carbono con el ambiente como:

$$\text{FN} = \text{FB} - (\text{FR} + \text{RM})$$

donde FB, o *fotosíntesis bruta*, representa la cantidad total de fotoasimilados producida, FR representa la cantidad consumida por *fotorrespiración* y RM representa las pérdidas debidas a *respiración mitocondrial*. El balance puede expresarse como la cantidad de fotoasimilados resultante de ganancias y pérdidas, o *fotosíntesis neta* (FN).

La fotosíntesis neta resulta un índice adecuado para estudiar el efecto de algunos factores ambientales importantes sobre la acumulación de materia orgánica en la planta, y por tanto sobre el aumento del peso seco, directamente relacionado con el crecimiento.

Iluminación y Fotosíntesis Neta

En la figura 4.12 se han representado los valores de FN que se obtienen con valores crecientes de iluminación, dejando constantes los restantes factores.

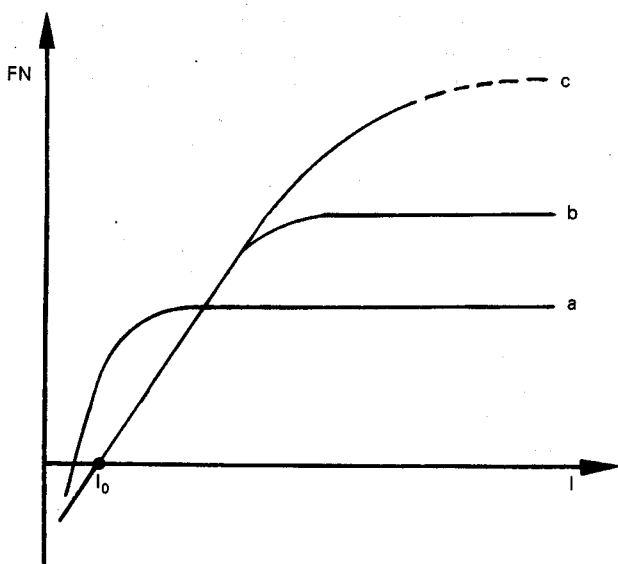


Fig. 4.12. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) frente a la iluminación (I), de una planta umbrófila (a), una planta adaptada a condiciones de iluminación media (b) y de una planta C-4 (c).

Cuando el nivel de iluminación es muy bajo o nulo, se registran valores de FN negativos, ya que con escasa luz la FB se interrumpirá (lo mismo que la FR), pero la RM no se verá afectada. El valor de iluminación señalado como I_0 , es el *punto de compensación lumínica* y representa la cantidad de luz con la cual FN vale cero, debido a que FB se iguala a $FR + RM$. Para valores de iluminación mayores que I_0 , FN será siempre positiva.

La porción rectilínea en su conjunto corresponde al rango de valores de iluminación en los que este factor se comporta como limitante del proceso: los demás factores se encuentran en exceso (relativo) y sólo se puede incrementar FN aumentando la iluminación. La región curvilínea corresponde a una situación de interacciones complejas, en las que varios factores actúan como limitantes. En la región plana FN permanece constante y el sistema está saturado de luz: algún otro factor que está limitando el proceso.

Si se aumenta el valor de alguno de los factores que permanecían constantes (por ejemplo, si se duplica la concentración de CO_2 en el aire), se obtiene una curva similar y en parte superpuesta a la anterior, pero de porción rectilínea más prolongada y con una meseta más alta. Es decir, cuando otro factor es más abundante, se prolonga el rango en el que la luz es limitante, y se alcanzan máximos mayores.

Cuando se compara el comportamiento de una planta adaptada a una iluminación media con el de una planta umbrófila (adaptada a condiciones de es-

casa iluminación), se ve que esta última presenta una curva similar, pero con una porción rectilínea de mayor pendiente, con un I_0 menor y con una meseta más baja. Con escasa iluminación, la planta umbrófila será más eficiente que la heliófila, en términos de FN, pero con luz intensa esta relación se invierte.

Las plantas C-4, que no fotorrespiran, alcanzan por lo general valores de FN superiores a los de las plantas C-3, con regiones rectilínea y curvilínea más prolongadas, ya que con frecuencia no llegan a saturarse con la luz natural.

Concentración de CO_2 y Fotosíntesis Neta

La relación entre la concentración de CO_2 y FN es similar a la de ésta con la luz, y se obtienen gráficos semejantes. El rango de concentraciones de CO_2 en los que éste actúa como factor limitante produce una respuesta rectilínea, mientras que las concentraciones que saturan el sistema, porque otro factor es limitante, tienen como respuesta una meseta. El *punto de compensación del CO_2* es la concentración de este gas que corresponde a una FN igual a cero.

Bibliografía

- CLAYTON, R.K. 1974. *Luz y Materia Viviente: Guía para el Estudio de la Fotobiología. 2: La Parte Biológica*. Editorial Reverté, Barcelona.
- DE LA ROSA, M.A., GUERRERO, M.G. y LOSADA, M. 1993. Fotosíntesis: Sol, Agua, Tierra y Aire. *Mundo Científico*, **138**: 744-755.
- EDWARDS, G. y WALKER, D.A. 1983. *C₃, C₄: Mechanisms, and Cellular and Environmental Regulation, of Photosynthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ESAU, K. 1985. *Anatomía Vegetal*, 3ª edición. Ediciones Omega, Barcelona.
- FOYER, C.H. 1987. *Fotosíntesis*. CECSA, México (Trad. ed. 1984).
- GHANOTAKIS, D.F. y YOCUM, C.F. 1990. Photosystem II and the Oxygen-Evolving Complex. *Annual Review of Plant Physiology*, **41**: 255-276.
- GIL MARTÍNEZ, F., IRIARTE AMBEL, J. y JIMÉNEZ PARRONDO, M.S. 1982. *La Fotosíntesis C₄ (Revisión del Síndrome Kranz)*. Universidad de La Laguna, La Laguna.
- HAENHNEL, W. 1984. Photosynthetic Electron Transport in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **35**: 659-693.
- HALL, D.O. y RAO, K.K. 1992. *Photosynthesis*, 4ª edición. Cambridge University Press, Cambridge.
- HALLIWELL, B. 1981. *Chloroplast Metabolism*. Clarendon Press, Oxford.
- LEHNINGER, A.L. 1972. *Bioquímica*. Ediciones Omega, Barcelona.
- MAUSETH, J.D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishers, Menlo Park.
- OGREN, W.L. 1984. Photorespiration: Pathways, Regulation and Modification. *Annual Review of Plant Physiology*, **35**: 415-442.
- PLA, A., CHUECA, A., LAZARO, J. y LÓPEZ GORGE, J. 1985. Asimilación del Carbónico por la Planta. *Investigación y Ciencia*, **102**: 6-12.
- TING, I.P. 1985. Crassulacean Acid Metabolism. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**: 595-622.
- ZELITCH, I. 1971. *Photosynthesis, Photorespiration, and Plant Productivity*. Academic Press, New York y London.

Utilización y transporte de los fotoasimilados

Utilización de fotoasimilados

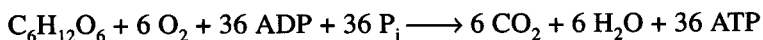
Los productos de la fotosíntesis pueden almacenarse transitoriamente o a largo plazo, pero en última instancia están destinados a proporcionar a las células vegetales los esqueletos carbonados que seguirán básicamente dos caminos:

- a) Biosíntesis de las variadas sustancias orgánicas, estructurales o reguladoras, necesarias para el mantenimiento de la vida y el crecimiento.
- b) Obtención de la energía metabólica requerida por la biosíntesis, el transporte activo, y diversos procesos vitales.

Obtención de energía metabólica

El proceso de obtención de energía metabólica en forma de ATP se basa en la degradación oxidativa de moléculas orgánicas, principalmente glucosa o fructosa procedentes de la hidrólisis de la sacarosa o el almidón, aunque también pueden oxidarse otros glúcidos, lípidos, ácidos orgánicos o incluso, ocasionalmente, proteínas. Con la oxidación gradual y controlada de estas moléculas dentro de la célula se va liberando la energía encerrada en sus enlaces químicos; parte de esta energía podrá dar lugar a la síntesis de ATP, de fácil y rápida utilización posterior.

En condiciones aeróbicas (con suficiente provisión de O_2) el sustrato orgánico se oxida de forma completa y se obtiene el máximo rendimiento energético, dando lugar al proceso llamado *respiración aeróbica*. Si el sustrato es una molécula de hexosa, el proceso global puede describirse mediante la siguiente ecuación:



La respiración se lleva a cabo en múltiples pasos, que se dividen en tres fases: glicolisis, ciclo de Krebs y cadena de transporte de electrones.

La *glicolisis* (que puede denominarse glucolisis si se parte de glucosa) tiene lugar en el *citósol* y consiste en la oxidación parcial del sustrato, por ejemplo glucosa, a través de la actuación de una serie de enzimas, hasta la obtención de dos moléculas de un ácido de 3C, el *ácido pirúvico*; los pasos sucesivos pueden verse en la figura 5.1.

Durante las primeras reacciones, a partir de una hexosa, se consumen 2 ATP (que se ahorran si la vía se inicia con las propias triosas-fosfatos del ciclo de Calvin), pero la oxidación parcial libera luego energía suficiente para la formación directa, por *fosforilación a nivel de sustrato*, de dos ATP (a partir de los respectivos ADP y P_i) por cada molécula de ácido pirúvico, por lo que el rendimiento neto de esta fase es de 2 ATP por cada molécula de hexosa.

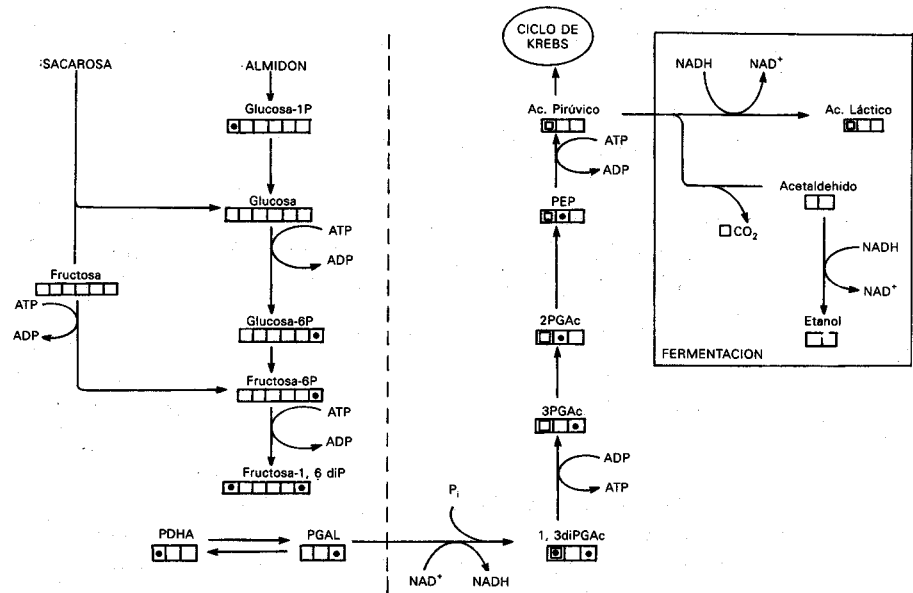


Fig. 5.1. Esquema simplificado del proceso de glicolisis, a partir del almidón o de la sacarosa; los cuadrados representan los átomos de carbono de cada compuesto (dobles si se trata de grupos carboxilos, y con un punto si están unidos a grupos fosfatos). A la derecha de la línea de puntos se ha representado lo que ocurre a una sola de las dos moléculas de triosa producidas. En ausencia de O₂ tiene lugar un proceso fermentativo, según se indica en el recuadro de la derecha.

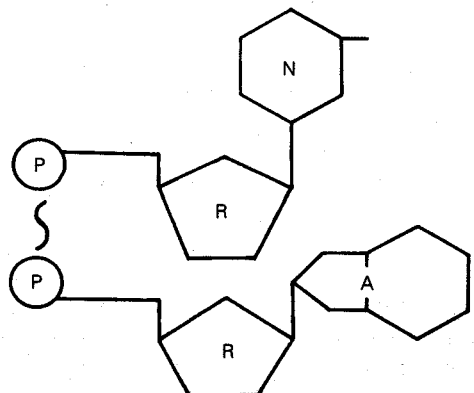


Fig. 5.2. Esquema de la molécula del NAD indicando los grupos que la componen: adenina (A), ribosa (R), nicotinamida (N), grupos fosfatos (P) y enlace rico en energía (~).

También se obtiene poder reductor, en la forma de una molécula de *NADH* (nicotinamida-adenín-dinucleótido reducido; Fig. 5.2) por cada molécula de pirúvico, según la siguiente reacción:



Durante esta fase no se requiere la presencia de O_2 , por lo que también puede tener lugar en condiciones anaeróbicas. En organismos anaerobios, o cuando falta O_2 en células u órganos de un organismo aerobio (como es el caso de algunos tejidos vegetales en ciertas circunstancias) la glicolisis es continuada por una o pocas reacciones adicionales, completando un proceso llamado *fermentación* (Fig. 5.1), mediante el cual el pirúvico es transformado en otro compuesto, como el ácido láctico (fermentación *láctica*) o etanol (fermentación *alcohólica*), utilizando el *NADH* y con la consecuente regeneración del NAD^+ .

En condiciones aeróbicas, el ácido pirúvico es transportado al interior de la *mitocondria* (Fig. 5.3), orgánulo celular revestido por dos membranas, entre las cuales hay un *espacio intermembranas*; la membrana interna presenta varios repliegues, llamados *crestas*, y el espacio que delimita está ocupado por un medio acuoso llamado *matriz mitocondrial*, en la que tendrá lugar el *ciclo de Krebs* (también conocido como ciclo del ácido cítrico).

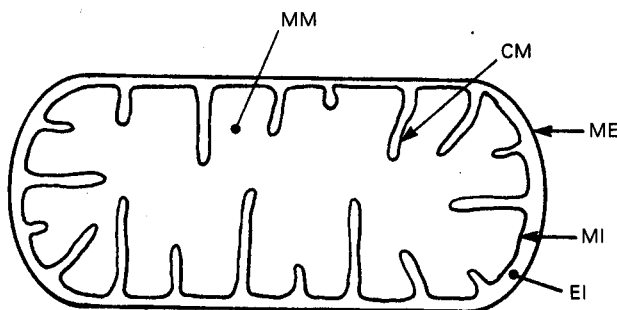


Fig. 5.3. Estructura de la mitocondria (simplificada), mostrando la membrana externa (ME), la membrana interna (MI), el espacio intermembranas (EI), la matriz mitocondrial (MM) y las crestas mitocondriales (CM).

En esta fase del proceso respiratorio, que se resume en la figura 5.4, el *pirúvico* sufre una decarboxilación, en la que se genera un *NADH*, se libera un CO_2 , y el acético restante se une a una molécula azufrada, el *coenzima A* (CoA), para formar *acetil-CoA*. De la reacción de este compuesto con el ácido *oxalacético* (4C) se recupera el CoA y se forma ácido *cítrico* (6C), que pasa a *isocítrico*. Las dos reacciones siguientes son decarboxilaciones, en cada una de

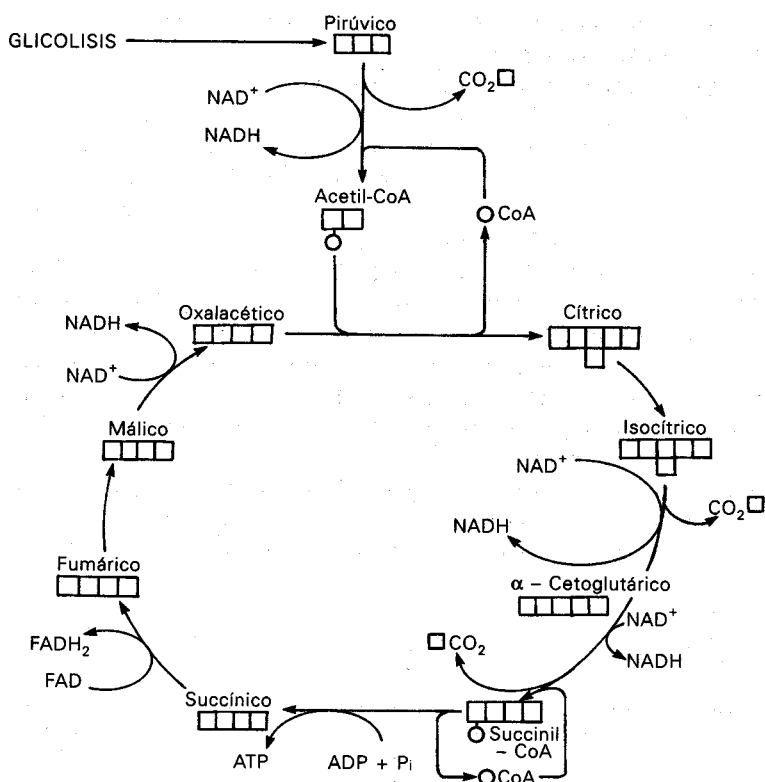


Fig. 5.4. Esquema simplificado del ciclo de Krebs; los cuadrados representan los átomos de carbono de cada compuesto.

las cuales se forma un NADH y se libera un CO_2 ; en la primera el ácido isocítrico se transforma en α -cetoglutarico (5C), y en la segunda este último forma un radical succinil (4C), que con el CoA da *succinil-CoA*.

Al llegar a este punto se ha completado la oxidación del sustrato orgánico, ya que las tres moléculas de CO_2 desprendidas corresponden a los tres carbonos del ácido pirúvico procedente de la glicolisis. El resto del ciclo consiste en la regeneración del oxalacético, a través de una serie de pasos: el succinil-CoA pasa a ácido *succínico*, con recuperación del CoA y ganancia de un ATP por fosforilación a nivel de sustrato; el succínico, por deshidrogenación, da lugar al *fumárico*, con reducción de una molécula de FAD (flavín-adenín-dinucleótido), que al recibir 2e^- y 2H^+ pasa a FADH_2 ; el fumárico pasa a ácido *málico*, y por último éste se transforma en *oxalacético*, con ganancia de un NADH.

Como resultado del ciclo de Krebs, por cada molécula de pirúvico se desprenden 3CO_2 , se forma un ATP, y se gana poder reductor en la forma de 4NADH y un FADH_2 ; por cada molécula de glucosa oxidada por esta vía se

han obtenido hasta ahora, sumando los resultados de la glicolisis y el ciclo de Krebs, 4 ATP, 10 NADH y 2 FADH₂.

Las distintas moléculas reductoras generadas en el ciclo de Krebs pasan a las crestas mitocondriales, donde una *cadena transportadora de electrones* canalizará el flujo reductor, con potenciales de reducción cada vez menores, hasta el O₂, aceptor último de electrones que, con el aporte de electrones y de protones, se reduce a H₂O. Cada par de electrones reduce a un átomo de oxígeno, de manera que los electrones de 10 NADH y 2 FADH₂ reducen a 12 O, y en total se consumen 6 O₂; aunque el resultado neto en agua es de 6 H₂O, el balance de esta sustancia es más complejo, ya que en distintos puntos de la glicolisis y el ciclo de Krebs, así como en la síntesis e hidrólisis del ATP, se consume y se produce agua.

A lo largo de la cadena transportadora de electrones se recuperan las formas oxidadas de los dinucleótidos que la inician, que pueden así volver a actuar en las fases anteriores del proceso respiratorio, y parte de la energía liberada será utilizada para generar ATP.

La cadena transportadora de electrones está formada por varios complejos enzimáticos de la membrana interna, que incluyen citocromos, ubiquinona y FMN (flavín-mononucleótido), entre otros compuestos (Fig. 5.5). Los electrones

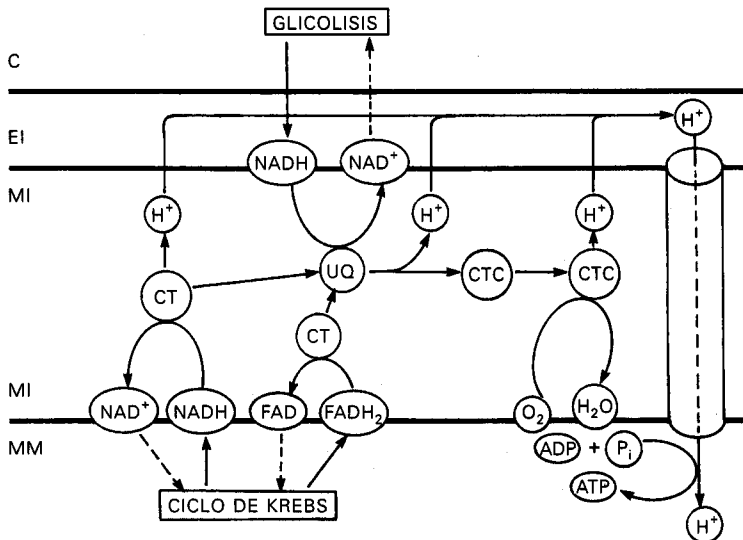


Fig. 5.5. Esquema simplificado de la cadena transportadora de electrones en la membrana interna (MI) de la mitocondria, mostrando el camino seguido por los electrones procedentes del ciclo de Krebs (NADH y FADH₂), en la matriz mitocondrial (MM), y de la glicolisis (NADH) en el citosol (C), a través de la ubiquinona (UQ) y los complejos transportadores (CT), algunos de ellos con citocromos (CTC), hasta la reducción del O₂; se indican los sitios donde se generan H⁺ que se acumulan en el espacio intermembranas (EI), y su paso a la matriz (MM) acoplado a la síntesis de ATP (TAIZ y ZEIGER, 1991. Modificado).

del NADH y el FADH_2 , a través de compuestos intermedios, llegan a la ubiquinona, que luego los transfiere a dos complejos citocrómicos, del segundo de los cuales pasan al oxígeno. En tres puntos de este recorrido, la energía liberada permite la acumulación de H^+ en el espacio intermembranas, que genera una fuerte diferencia de potencial electroquímico a ambos lados de la membrana interna.

El retorno de los H^+ a la matriz mitocondrial está acoplado a la actividad de un complejo enzimático ATP-sintetasa de la membrana interna, de manera que la diferencia de potencial se disipa al tiempo que se genera ATP. Esta síntesis de ATP, asociada al flujo electrónico de la cadena transportadora, se conoce como *fosforilación oxidativa*. Los electrones del NADH generado en el ciclo de Krebs pasan por los tres sitios que transfieren H^+ al espacio intermembranas, posibilitando la síntesis de 3 ATP por cada NADH. Cada molécula de FADH_2 , lo mismo que las de NADH procedentes de la glicolisis, ceden sus electrones a la ubiquinona, saltándose el primer sitio de expulsión de H^+ , por lo que generan sólo 2 ATP cada una. La cadena transportadora de electrones da lugar a la producción de 32 ATP por fosforilación oxidativa que, sumados a los 4 ATP obtenidos por fosforilación a nivel de sustrato, dan un total de 36 ATP por la oxidación completa de una molécula de glucosa, aunque mediciones actuales apuntan a que la fosforilación oxidativa sólo produce 28 ATP, por lo que resultaría más exacta la cifra de 32 ATP para el proceso total.

Un mecanismo alternativo a la glicolisis para la oxidación de la glucosa en el citosol, es la *vía de las pentosas-fosfato*. En ella, una molécula de *glucosa-fosfato* se deshidrogena y decarboxila a *ribulosa-fosfato*, con ganancia de 2 NADPH y liberación de un CO_2 ; la pentosa formada pasa por varios compuestos intermedios hasta dar *fructosa-fosfato* y *PGAL*; el NADPH puede utilizarse en diversas reacciones que requieran poder reductor, o bien puede ceder sus electrones a la cadena transportadora de la mitocondria, contribuyendo a la ganancia de ATP celular.

Biosíntesis

Los diversos compuestos orgánicos necesarios para la elaboración de membranas, paredes celulares y demás componentes estructurales de la planta, así como los requeridos para la regulación del metabolismo vegetal, surgen como resultado de una intensa y variada actividad de síntesis, que consume ATP, generado en la respiración, y que emplea como precursores los esqueletos carbonados que proporciona la fotosíntesis (triosas, hexosas) o bien compuestos intermedios del ciclo de Krebs o la vía de las pentosas-fosfato.

La síntesis de polisacáridos estructurales o de reserva se lleva a cabo partiendo de la glucosa (almidón, celulosa) u otros monosacáridos. Las pentosas son precursores de los nucleótidos, base para la síntesis de ácidos nucleicos, compuestos transportadores de energía (ATP) o poder reductor (NADH, NADPH, FADH_2) y citoquininas. El acetil-CoA puede dar lugar a la síntesis de ácidos grasos, terpenos, giberelinas y ácido abscísico. A partir del pirúvico u

otros ácidos orgánicos del ciclo de Krebs pueden sintetizarse diversos aminoácidos, de los que derivan las proteínas y otros compuestos nitrogenados como el ácido indolacético, alcaloides, clorofila, etc.

Distribución de fotoasimilados en la planta

La actividad metabólica de los diferentes órganos (o partes de órganos) vegetales requiere el aporte de fotoasimilados en cantidades diversas. En algunos casos, los procedentes de la actividad fotosintética de ese órgano, o bien de la hidrólisis de reservas acumuladas previamente en él, pueden satisfacer y sobrepasar los niveles señalados por estas necesidades; el órgano se autoabastece y está en condiciones de *exportar* fotoasimilados. En otros casos el órgano puede ser claramente deficitario y debe *importar* fotoasimilados. El transporte de fotoasimilados a larga distancia, de un órgano a otro, se denomina *traslocación* y se lleva a cabo, en general, por el *floema*.

Fuentes y sumideros

Los órganos en los que se producen (o liberan) fotoasimilados en exceso, es decir, en mayor medida que la necesaria para sustentar sus propios procesos vitales, se denominan *órganos productores* o *fuentes*, y se caracterizan por exportar esos excedentes a otros órganos. Las hojas fotosintéticas maduras y los órganos reservantes ya formados son típicamente fuentes.

Los órganos que no producen fotoasimilados, o que los producen en menor medida que la necesaria para sus procesos vitales, y que por tanto deben consumir lo que les llega de otros órganos, se denominan *órganos consumidores* o *sumideros*. Los ápices de raíces y tallos, yemas axilares en crecimiento, hojas en expansión, flores, frutos, semillas y órganos reservantes en formación son los sumideros más característicos.

Los conceptos de fuente y sumidero son fisiológicos, y no guardan en realidad una correspondencia completa con conceptos morfológicos como hoja, tallo o raíz. Una hoja madura, que fotosintetiza activamente, es sin duda una fuente. Pero esa misma hoja, cuando acababa de salir de la yema y comenzaba su expansión, necesitaba más fotoasimilados de los que producía, importaba la diferencia y era, por tanto, un sumidero. En una etapa intermedia la hoja puede importar y exportar simultáneamente, cuando su zona distal ya ha alcanzado la madurez y comienza a exportar, pero su zona basal está aún creciendo y sigue comportándose como sumidero.

Una raíz es normalmente un sumidero, ya que no produce fotoasimilados; si es una raíz reservante, seguirá siéndolo mientras dure el proceso de acumulación de reservas, pero a partir del momento en que sus reservas empiecen a ser requeridas por otros órganos comenzará a exportar y se habrá convertido en

una fuente. Del mismo modo, un tallo puede ser productor, si es fotosintético y/o ha acumulado reservas que ahora exporta; y también puede ser un activo sumidero, sea porque está creciendo en grosor, porque ha dejado de fotosintetizar, o porque está acumulando reservas.

En una planta dada, pueden coexistir varios sumideros que requieran fotoasimilados al mismo tiempo. Las exportaciones se distribuirán en función de la disponibilidad de fotoasimilados y de la importancia relativa de los distintos sumideros. Los sumideros *compiten* entre sí por los fotoasimilados disponibles, y a mayor importancia relativa de un sumidero, mayor la proporción que reciba. La importancia de un órgano como sumidero dependerá sobre todo de su tamaño y de su actividad metabólica.

Durante la floración, por ejemplo, la formación de los órganos florales, su crecimiento y la posterior acumulación de reservas en frutos y semillas, son procesos de intensa actividad metabólica, de manera que estos órganos se comportan como fuertes sumideros, y sólo en la medida en que sus requerimientos hayan sido satisfechos podrán otros órganos consumidores recibir fotoasimilados. En plantas anuales es característico que cese el crecimiento de la raíz cuando llega la floración.

Las traslocaciones desde una determinada fuente hacia un determinado sumidero guardan en general una relación que está determinada por la proximidad: las hojas inferiores exportan fotoasimilados hacia la raíz, mientras que las hojas superiores tienden a exportarlos hacia el ápice caulinar, las hojas que están expandiéndose y, en su caso, hacia las flores y frutos. Además de la proximidad, es necesario que fuente y sumidero estén conectados por el floema; las vías de traslocación se establecen es principio sobre conexiones directas, pero las anastomosis transversales pueden permitir otros caminos.

Transporte de fotoasimilados por el floema

Las células conductoras del floema de las Angiospermas son los *elementos cribosos* (Fig. 5.6), que carecen de núcleo y de la mayoría de los orgánulos, pero son ricos en una proteína filamentosa específica del floema, llamada *proteína-P*. Los elementos cribosos forman series longitudinales llamadas *tubos cribosos*. Los elementos cribosos presentan poros, que forman *áreas cribosas* en las paredes laterales, y *placas cribosas* en las paredes transversales. Las placas cribosas posibilitan la comunicación y amplia continuidad citoplasmática entre elementos cribosos de un mismo tubo criboso.

El floema es el tejido conductor especializado en la traslocación de fotoasimilados. En la tabla 5.1 puede verse, a modo de ejemplo, la composición del contenido floemático del ricino (*Ricinus communis*). En general predominan los azúcares, fundamentalmente sacarosa, pero suelen faltar los azúcares reductores. El movimiento de este contenido puede ser tanto ascendente como descendente y sus diferentes componentes pueden moverse en sentidos contrarios, aún dentro de un mismo haz conductor.

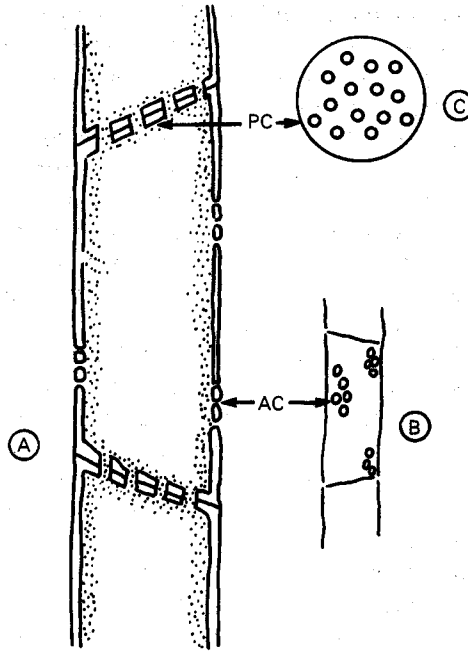


Fig. 5.6. A, Porción de tubo criboso en sección longitudinal, mostrando las placas cribosas (PC) entre elementos cribosos y las áreas cribosas (AC) en las paredes laterales. B, El mismo tubo (reducido), mostrando las áreas cribosas desde fuera. C, Una placa cribosa, en vista frontal.

Tabla 5.1. Concentración de los principales componentes del contenido floemático del ricino (HALL y BAKER, 1972. *Planta*, 106: 131-140. Modificado).

Componente	Concentración (mg/ml)
Materia seca total	100-125
Sacarosa	80-106
Aminoácidos	5,2
Acidos orgánicos	2,0-3,2
Proteínas	1,4-2,2
Potasio	2,3-4,4
Cloruro	0,35-0,67
Fosfatos	0,35-0,55
Magnesio	0,10-0,12

Debido a que la velocidad de transporte en este tejido es más lenta que en el xilema pero superior a la que resultaría de una simple difusión, y a que se sabe que este transporte se ve afectado por la temperatura y que requiere ATP, es de suponer que en él estén implicados *mecanismos activos*. Aún no se conocen del todo algunos detalles estructurales y del funcionamiento del floema, debido a que es uno de los tejidos vegetales más delicados y susceptibles de ser dañados o alterados por los métodos de fijación y tinción previos a la observación. En los últimos años, sin embargo, se han realizado importantes avances en la dilucidación de dos aspectos que resultan cruciales para comprender el funcionamiento de este tejido conductor: la carga y la descarga del floema.

Se conoce como *carga* del floema al proceso por el cual las sustancias a transportar, fundamentalmente solutos orgánicos, se incorporan al floema en el órgano fuente (donde fueron producidos o estaban almacenados), y representa la primera etapa del transporte hacia un sumidero.

El caso más frecuente sería el de la sacarosa en las hojas que llega, desde el mesofilo donde se generó por fotosíntesis, al floema de los haces menores. Como la concentración de sacarosa dentro del floema es mayor que en el mesofilo, la carga se produce en contra del gradiente de potencial químico de la sacarosa, por un mecanismo activo. El camino podría recorrerse por el simplasto, a través de plasmodesmos, pero parece que, en general, la sacarosa pasa al apoplasto en el mesofilo, salida que es favorecida por la concentración de K^+ en el apoplasto; desde allí se incorpora al simplasto en la célula acompañante o el elemento criboso por cotransporte activo, facilitado por una ATPasa de membrana que expulsa H^+ y provoca la entrada de K^+ al simplasto. Otras sustancias, que se encuentran en el floema en una concentración mucho menor, como las hormonas, son cargadas pasivamente.

La *descarga* del floema tiene lugar en el extremo opuesto de la conducción, donde los fotoasimilados abandonan el floema para ser consumidos o acumulados en un órgano sumidero. El camino desde el elemento criboso hasta la célula donde el soluto se metabolizará puede tener lugar por el simplasto o por el apoplasto; en ambos casos la descarga depende de la actividad metabólica. En general, cuando la descarga tiene lugar en sumideros de almacenamiento, el camino es parcialmente apoplástico, y requiere energía en forma de ATP para el cotransporte activo a nivel de las membranas que han de atravesarse. En sumideros que están en crecimiento, como los ápices radicales, la descarga recorre la vía simplástica, por difusión desde las elevadas concentraciones del floema hasta las bajas concentraciones de la célula donde el fotoasimilado será metabolizado; esta difusión es pasiva, pero el adecuado gradiente de potencial químico es debido a la actividad metabólica del sumidero, que consume las moléculas descargadas.

El transporte por el floema es la parte del recorrido que media entre el sitio de carga y el de descarga. Puede ser tanto ascendente como descendente, porque depende de las posiciones de la fuente y el sumidero; los fotoasimilados

de una hoja pueden moverse, por ejemplo, al ápice del tallo (ascendente) o a un tubérculo subterráneo (descendente).

Se han propuesto varios modelos para explicar este transporte, pero la hipótesis que más se ajusta a lo que se sabe acerca de la carga y descarga del floema y que está más ampliamente aceptada en la actualidad es la del *flujo de presión*. Según esta teoría, el transporte en el floema se lleva a cabo mediante un flujo másico de agua con diversas moléculas en solución. La fuerza motriz de este flujo sería el gradiente de presión generado entre los extremos de la conducción, debido a que la *presión de turgencia* en el extremo donde se carga el floema sería mayor que en el extremo donde se produce la descarga.

En efecto, la carga activa de solutos en la fuente reduce marcadamente el potencial osmótico (Ψ_o) del elemento criboso; como consecuencia del gradiente de Ψ que se genera, entra agua y aumenta la presión de turgencia en ese extremo del floema. En el extremo opuesto, la descarga de solutos causa un aumento del Ψ en el floema, con lo que el agua tiende a pasar al xilema (donde se encuentra bajo tensión) y disminuye la presión de turgencia en el elemento criboso. El flujo másico de agua con solutos se mueve en el floema a favor de un gradiente de Ψ_p , a pesar de que el gradiente de Ψ pueda ser inverso por efecto del componente Ψ_o .

Este mecanismo de transporte a larga distancia es básicamente pasivo, pero depende de los mecanismos activos implicados en el transporte a corta distancia que tiene lugar en los extremos del recorrido, durante la carga y la descarga del floema, así como de la energía necesaria para mantener en estado funcional a las células implicadas.

De acuerdo con esta teoría es necesario además que permanezcan abiertos los poros de las placas cribosas que comunican las células por las que circula el contenido floemático. Se sabe que estos poros se cierran, en condiciones normales, por efecto de la acumulación de *calosa*, un polímero de la glucosa; la obstrucción por calosa puede ser definitiva, cuando el tubo criboso pierde funcionalidad, o reversible, durante el descanso fisiológico invernal de muchas especies. Además, los poros pueden obstruirse como consecuencia de heridas u otros daños sufridos por el floema, por acumulación de calosa y de filamentos de proteína-P (Fig. 5.7).

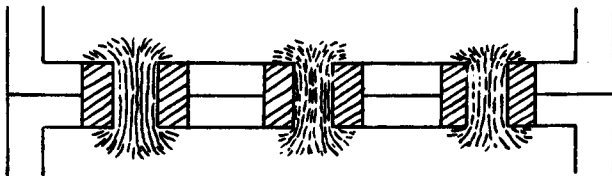


Fig. 5.7. Esquema de una placa cribosa en corte longitudinal, con los poros obstruidos por calosa (zonas rayadas) y por filamentos de proteína-P.

Durante mucho tiempo, la comunicación a través de las placas cribosas no pudo ser demostrada, debido a que los poros aparecían al microscopio obstruidos por la proteína-P, aunque se especulaba que esta obstrucción podía ser un artefacto derivado de la susceptibilidad del floema a los daños causados por la manipulación previa. En los últimos años, utilizando métodos de fijación rápidos, se han logrado visualizar los poros abiertos en placas cribosas de Angiospermas.

En las Gimnospermas, en cuyo floema los elementos conductores son las *células cribosas*, comunicadas sólo por áreas cribosas, no se ha podido aún demostrar esta comunicación directa; es posible que en estas plantas el mecanismo de traslocación sea diferente.

Bibliografía

- BAKER, D.A. y MILBURN, J.A. (Eds.) 1989. *Transport of Photoassimilates*. Longman Scientific and Technical, Harlow.
- BEHNKE, H. y SJOLUND, R. (Eds.) 1990. *Sieve Elements. Comparative Structure, Induction and Development*. Springer Verlag, Berlin y Heidelberg.
- CRAFTS, A.S. y CRISP, C.E. 1971. *Phloem Translocation in Plants*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- CRONSHAW, J. 1981. Phloem Structure and Function. *Annual Review of Plant Physiology*, **32**: 465-484.
- ESAU, K. 1985. *Anatomía Vegetal*, 3ª edición. Ediciones Omega, Barcelona.
- LEHNINGER, A.L. 1972. *Bioquímica*. Ediciones Omega, Barcelona.
- MAUSETH, J.D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishers, Menlo Park.

Introducción

Por *desarrollo vegetal* se entiende un crecimiento ordenado de la planta, que se ajusta a un esquema previo determinado por el genotipo y en el que las distintas partes del organismo se van diferenciando para originar los múltiples tejidos y órganos. Es por tanto, el resultado de dos procesos distintos pero muy relacionados entre sí: *crecimiento*, de naturaleza más bien cuantitativa y *diferenciación*, de carácter más bien cualitativo. Por ello, se suele decir que el crecimiento y la diferenciación son dos aspectos diferentes de un único proceso extraordinariamente complejo denominado desarrollo.

El aumento de tamaño determina cambios de forma en la planta y es por ello que el crecimiento implica siempre un proceso de diferenciación. Así, el crecimiento de un organismo vegetal supone necesariamente la formación de nuevos órganos, proceso de *organogénesis*, mientras que a su vez el crecimiento de cada órgano implica la aparición de nuevos tejidos o *histogénesis*.

Crecimiento

El crecimiento de una célula, tejido, órgano u organismo vivo se puede definir como un aumento irreversible de su tamaño, acompañado, generalmente, por un incremento de su masa.

El proceso de crecimiento en los vegetales presenta dos características principales:

- a) El crecimiento vegetal es *indefinido* o *indeterminado*. Lo que supone que la planta continúa creciendo durante toda su vida, mientras las condiciones ambientales así se lo permitan. Sin embargo, algunos órganos vegetales (hojas, flores, frutos, semillas) tienen siempre un crecimiento definido o determinado característico de cada especie.
- b) El crecimiento vegetal es *localizado*, es decir tiene lugar únicamente en regiones o áreas muy localizadas de la planta denominadas meristemos. En general, el crecimiento en longitud se debe a la actividad de los meristemos primarios (ápices de raíces y tallos y yemas axilares) e intercalares (bases de las hojas y de entrenudos en plantas monocotiledóneas), mientras que los meristemos secundarios (cámbium y felógeno) originan crecimiento en grosor.

En el crecimiento de tejidos, órganos y organismos vegetales ocurren una serie de acontecimientos entre los que destacan los siguientes:

- a) Un aumento en el número de células debido a sucesivas divisiones celulares.
- b) Un aumento en el volumen de cada célula, por expansión celular.
- c) Una modificación en la forma y organización de las células mediante procesos de diferenciación celular.

Cinética del crecimiento

• Para cuantificar el crecimiento vegetal se pueden utilizar múltiples parámetros. En un principio, cualquier parámetro puede ser válido y la elección del mismo dependerá básicamente de las características de la planta que se está midiendo. Por ejemplo, si se quiere medir el crecimiento de una plántula o de una planta herbácea, se pueden medir incrementos de longitud, mientras que si se trata de medir el crecimiento del tronco de un árbol, se pueden medir incrementos de diámetro.

En la práctica, uno de los métodos que se emplea con más frecuencia para expresar el crecimiento vegetal es la variación del peso seco. La utilización de este parámetro tiene la gran ventaja de que al determinar el peso seco se elimina totalmente el agua de los tejidos vegetales, y la presencia de agua es un factor que puede distorsionar los resultados finales. Sin embargo, este sistema de cuantificar la tasa de crecimiento presenta el grave inconveniente de que para realizar las medidas hay que destruir totalmente el órgano u organismo vegetal objeto de estudio, lo que lo hace inviable en determinadas ocasiones.

Mediante la cuantificación de los parámetros señalados se tendrá una medida de la variación de tamaño o de peso del órgano o de la planta, que se puede expresar por unidad de tiempo, con lo que se conocerá la velocidad de crecimiento. Al representar gráficamente el crecimiento de una planta en función del tiempo se obtiene la *curva de crecimiento*, que se ajusta, generalmente, a una *curva sigmoide* (Fig. 6.1A). En las curvas de crecimiento vegetal se suelen distinguir tres fases claramente diferenciadas:

- a) Una fase inicial de crecimiento lento, denominada *fase exponencial*. Es la fase que se corresponde con el estado de plántula y primeros momentos del desarrollo de la planta (fase I de la figura 6.1A). Durante esta fase existe una relación lineal entre el logaritmo del crecimiento y el tiempo (Fig. 6.1B), por ello esta fase se conoce también como *fase logarítmica*.

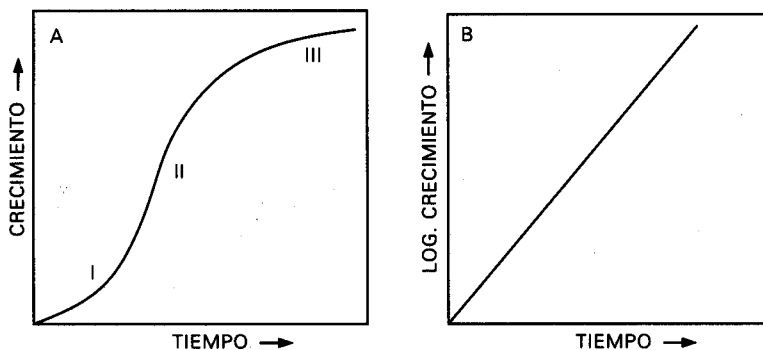


Fig. 6.1. Curva sigmoide del crecimiento (A) y relación lineal entre el logaritmo del crecimiento y el tiempo durante la fase exponencial o fase I (B).

- b) Una fase central de crecimiento rápido o *fase lineal*. Esta fase se suele corresponder con el período vegetativo de la planta (fase II de la figura 6.1A).
- c) Una fase final en la que la tasa de crecimiento va siendo cada vez menor, hasta que termina anulándose por completo. Esta fase se denomina *fase de envejecimiento* o de *senescencia* y se corresponde con las últimas etapas del desarrollo de la planta y especialmente con la floración y maduración del fruto (fase III de la figura 6.1A).

Las curvas sigmoides de crecimiento vegetal suelen ser casi siempre curvas teóricas, y en la práctica lo normal es obtener curvas que se aproximan a las esperadas. La mayor o menor aproximación a la curva de crecimiento teórica dependerá del tipo de planta que se está estudiando y de los factores ambientales bajo los que ésta se desarrolla. Así en muchas plantas, es muy frecuente que a la fase exponencial (fase I) le siga casi inmediatamente la fase de senescencia (fase III), de tal manera que la fase central o fase lineal (fase II) prácticamente no existe.

Cuando existan alteraciones en algún factor externo a lo largo del ciclo vital de la planta, su curva de crecimiento se irá separando paulatinamente de la curva teórica esperada. Así por ejemplo, la figura 6.2 representa la desviación de la curva de crecimiento en un cultivo de maíz (*Zea mays*) debido a la falta de humedad en el suelo, con la consecuente disminución en el rendimiento.

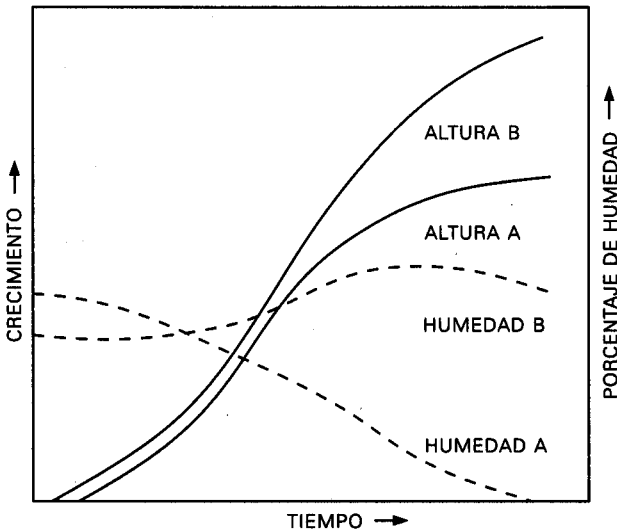


Fig. 6.2. Desviación de la curva de crecimiento en maíz (*Zea mays*) por efecto de la falta de humedad en el suelo (De KLAGES, 1959. *Wyoming Agricultural Experimental Station Bulletin*, 367. Modificado).

Una curva similar se obtendría, por ejemplo, en un suelo pobre en determinados nutrientes. En resumen, cuando un factor externo sufre una alteración importante respecto de su valor normal, la curva de crecimiento registra esta alteración y aunque luego vuelva a su valor normal se producirá generalmente una disminución irreversible en el rendimiento.

Factores que afectan al crecimiento

La información genética de una planta (genotipo) determina básicamente que ésta sea como es, es decir como todas las de su misma especie. Los estímulos externos e internos convergen sobre las células en formación, condicionando su comportamiento en términos de modelo de crecimiento.

Para que exista crecimiento es necesario que haya un aumento cuantitativo de los protoplasmas de las células, por lo que todo aquello que influya sobre la formación del protoplasma afectará, en definitiva, al crecimiento. Es por ello que existe una estrecha relación entre crecimiento y respiración celular. Una fracción considerable de la energía obtenida a partir de los fotoasimilados en el proceso de respiración celular se dedica exclusivamente al mantenimiento de las estructuras celulares, mientras que el resto se invierte en la formación de nuevas estructuras celulares. De manera que hay que distinguir dos fracciones en la respiración celular:

- a) *Respiración de mantenimiento.* La energía obtenida en esta fracción se invierte en mantener las estructuras de la planta ya formadas. La respiración de mantenimiento está en función del peso de la planta, por tanto es proporcionalmente mayor en especies arbóreas y arbustivas que en herbáceas.
- b) *Respiración de crecimiento.* La energía obtenida en ella se utiliza para la formación de nuevas estructuras celulares. Es independiente del peso de la planta y depende de la cantidad de fotoasimilados disponibles.

La respiración de mantenimiento es siempre prioritaria sobre la respiración de crecimiento. Lo primero es mantener las estructuras celulares ya formadas y sólo si después de ello hay aún energía disponible, ésta se invertirá en el crecimiento.

Es evidente que todos aquellos factores que afecten a la intensidad de respiración de la planta afectarán a su crecimiento. Así, la disminución de la concentración de oxígeno reduce el crecimiento. De igual forma, las sustancias inhibidoras de la respiración también actúan bloqueando o inhibiendo el crecimiento.

En general, la temperatura estimula el crecimiento hasta un cierto límite, a partir del cual actúa como factor inhibidor. El papel regulador de la temperatura sobre el crecimiento se realiza a través de la regulación de enzimas que catalizan reacciones que directa o indirectamente intervienen en el proceso.

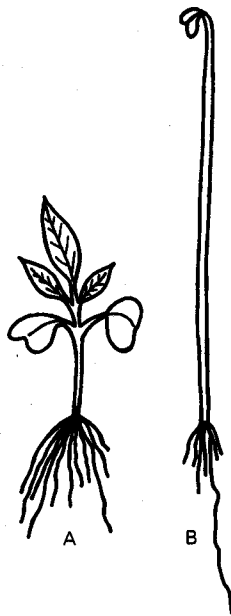


Fig. 6.3. Efecto de la luz sobre el crecimiento de dos plantas pertenecientes a la misma especie: A, planta expuesta a la luz (crecimiento normal); B, planta en condiciones de oscuridad (etiolación o ahilamiento).

La luz influye sobre el proceso de crecimiento de forma indirecta a través de la regulación de la fotosíntesis. Pero además, la luz ejerce una influencia directa sobre el crecimiento. Así por ejemplo es muy conocido que en las plantas que crecen en un ambiente con falta de luz, los entrenudos se alargan exageradamente y, sin embargo, las hojas apenas se desarrollan. A este fenómeno se le llama *ahilamiento* o *etiolación*. Las plantas ahiladas o etioladas sufren, en general, una grave alteración en el proceso de diferenciación (Fig. 6.3). Igualmente, existen respuestas de crecimiento en las plantas orientadas a la luz que se traducen en los movimientos denominados fototropismos (ver capítulo 7).

El crecimiento está estrechamente relacionado con la nutrición de la planta. Todo lo que suponga una mejora en su nutrición se traducirá en un mayor crecimiento. Los nutrientes minerales, el agua, CO_2 , O_2 , etc. influirán de una u otra manera sobre el crecimiento.

Además de todos estos factores externos citados, hay una serie de factores internos o endógenos que influyen de forma decisiva sobre el crecimiento vegetal. En efecto, existe una cierta coordinación en el crecimiento de los distintos órganos de una planta que es normalmente dirigida por unas sustancias denominadas genéricamente reguladores de crecimiento. En el capítulo 8 se estudiará con detalle estas sustancias fundamentales para la planta.

Correlaciones de crecimiento

Los distintos procesos relacionados con el crecimiento que ocurren simultáneamente en las plantas no son independientes entre sí, sino que están estrechamente relacionados. Estas interdependencias entre el desarrollo de las diferentes partes de una planta se suelen denominar correlaciones de crecimiento.

Hay ocasiones en las que el desarrollo de ciertos órganos de una planta implica que cese el crecimiento de otros órganos, como es el caso de los frutos cuyo desarrollo provoca que se detenga el crecimiento vegetativo de la planta.

En otros casos, el crecimiento activo queda restringido a ciertas zonas de la planta, mientras que en otras se detiene o no se produce. Dentro de este último tipo de correlación el caso más estudiado ha sido el de la *dominancia apical*. Este fenómeno se manifiesta en el hecho de que la yema apical de un tallo o rama suele estar en crecimiento activo, mientras que las yemas laterales permanecen inactivas o dormidas, al menos hasta cierta distancia del ápice. Si se elimina la yema apical, una o más yemas laterales iniciarán el crecimiento, lo cual demuestra que la yema apical es la que inhibe el desarrollo de las yemas laterales.

La primera hipótesis que trató de explicar el fenómeno de la dominancia apical fue la denominada *teoría nutricional*. Esta teoría afirma que, dado que el meristemo apical está presente ya en el embrión de la semilla y que es de las primeras estructuras en crecer durante el proceso de germinación, su mayor desarrollo hace que acapare la mayor parte de los nutrientes en detrimento del desarrollo de las yemas laterales, que son de formación posterior. Según esta teoría, el ápice actuaría como un sumidero metabólico que impediría el desarrollo de las yemas laterales.

El descubrimiento de las hormonas vegetales (ver capítulo 8) llevó a proponer otra teoría para explicar el fenómeno de dominancia apical, la llamada *teoría hormonal*, que hoy en día está generalmente admitida, discutiéndose sólo el papel relativo de las distintas hormonas. Esta teoría sostiene que las auxinas producidas en la yema apical son las sustancias que, al difundirse hacia las yemas laterales, inhiben directamente el desarrollo de éstas.

Una teoría que trata de conciliar ambos puntos de vista es la *nutricional-direccional*, según la cual las auxinas, producidas en las yemas apicales, dificultan la formación de las conexiones vasculares entre el cilindro central y las yemas laterales, con lo cual no llegan a ellas los nutrientes.

Sin embargo, se está aún lejos de comprender en su totalidad el fenómeno de dominancia apical, que en la actualidad se tiende a explicar más bien en términos de balance hormonal, no sólo de auxinas, sino también de otras hormonas vegetales como giberelinas, citoquininas e inhibidores del crecimiento.

La dominancia apical es un fenómeno de extraordinaria importancia tanto en fruticultura como en agricultura en general. Así las técnicas de injerto, poda y otras operaciones de cultivo, tienen su explicación en este proceso fisiológico.

Otro ejemplo de correlación de crecimiento se da en el tamaño relativo de tallos y raíces. Los tallos crecen en longitud y en grosor, lo cual supone un in-

crecimiento de las necesidades de agua y nutrientes para el vástago, que se equilibra con el mayor crecimiento del sistema radicular que lo provee.

Cada especie presenta una relación tallo/raíz característica que viene determinada genéticamente. Esta relación (medida de diversas maneras: peso seco, peso fresco, tamaño, etc.) puede ser modificada dentro de ciertos límites. Así el elevado contenido en nitrógeno del suelo tiende a hacer crecer el tallo relativamente más que la raíz. La falta de humedad del suelo provoca el efecto contrario. Ciertos reguladores de crecimiento, como el CCC (cycocel), u hormonas vegetales, como las giberelinas, son capaces de aumentar la talla de variedades enanas de ciertas especies. Por otra parte, durante la floración suele cesar por completo el crecimiento de la raíz.

Diferenciación

Todas las células de una planta proceden inicialmente de una única célula (cigoto) que por división celular y diferenciación, origina los distintos tipos de células que integran los diferentes tejidos y órganos vegetales.

En general, se puede definir la diferenciación como el conjunto de cambios estructurales y fisiológicos que ocurren en una célula (o grupo de células), transformándola de embrionaria o indiferenciada, en adulta o diferenciada. En una planta desarrollada, el carácter embrionario persiste en las células meristemáticas.

Toda célula vegetal embrionaria o meristemática es potencialmente capaz de transformarse en cualquier tipo de célula adulta. El camino que siga vendrá determinado, una vez más, por la interacción del genotipo con los factores ambientales, y mediado por una serie de sustancias endógenas denominadas reguladoras del crecimiento.

En vegetales está ampliamente extendido el fenómeno de *totipotencia celular*, es decir la completa regeneración de un organismo por vía asexual a partir de una célula o de un pequeño número de células. La mayor parte de las plantas presentan la capacidad de regeneración de sus órganos. Incluso existe la posibilidad de regenerar una planta entera a partir de una parte seccionada del vegetal. Este fenómeno juega un papel decisivo en la multiplicación vegetativa de las plantas.

Un ejemplo clásico en plantas superiores es la diferenciación y regeneración posterior de raíces y yemas adventicias a partir de fragmentos de hojas seccionadas de *Begonia*. Un estudio histológico del proceso demuestra que la nueva planta se origina a partir de una célula epidérmica de la hoja que se dediferencia a célula embrionaria, entra en división celular y, tras las correspondientes diferenciaciones, termina originando una nueva planta completa.

Actualmente está plenamente desarrollada para muchas plantas la técnica de cultivo *in vitro* o cultivo de tejidos vegetales en medios nutritivos sólidos (agar), en los que se puede lograr un crecimiento compacto indiferenciado (ca-

llo) o distintos grados de diferenciación de tejidos y órganos, según sean las características hormonales del medio de cultivo (Fig. 6.4).

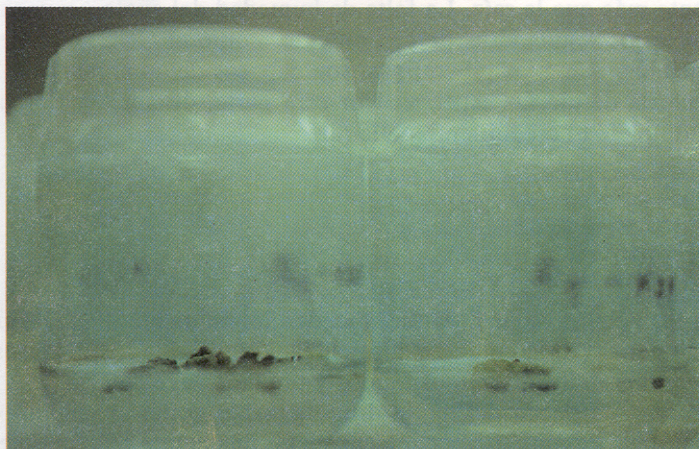


Fig. 6.4. Cultivo *in vitro* de tejidos vegetales.

Bibliografía

- DAVIES, P.J. (Ed.) 1988. *Plant Hormones and their Role in Plant Growth and Development*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- LEOPOLD, A.C. y KRIEDEMANN, P.E. 1981. *Plant Growth and Development*. Tata-McGraw-Hill, New Delhi.
- FELDMAN, L.J. 1984. Regulation of Root Development. *Annual Review of Plant Physiology*, **35**: 223-242.
- SETHURAJ, M.R. y RAGHAVENDRA, A.S. (Eds.) 1987. *Tree Crop Physiology*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- SMITH, H. y GRIERSON, D. 1985. *The Molecular Biology of Plant Development*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- STREET, H.E. y OPIK, H. 1984. *The Physiology of Flowering Plants their Growth and Development*. Contemporary Biology, Edward Arnold Publishers, London.
- WAREING, P.F. y PHILLIPS, I.D.J. 1981. *Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Oxford.

La mayoría de las plantas, al estar fijadas al suelo por el sistema de raíces, carecen de la posibilidad de desplazarse. Sin embargo, sería incorrecto decir que las plantas no poseen capacidad de movimiento o que son inmóviles. En realidad, las plantas superiores disponen de diversos tipos de movimiento que les permiten, sobre todo, la adaptación de sus órganos y la explotación del ambiente.

Los movimientos en las plantas, que están siempre relacionados con procesos de crecimiento y nutrición, se suelen clasificar en tres tipos: *tropismos*, *nastismos* y *nataciones*.

Movimientos en las plantas

Tropismos

Son movimientos de crecimiento que experimentan ciertos órganos de las plantas como respuesta a diferentes estímulos del medio externo.

Según sea la naturaleza del factor externo que provoca el movimiento en la planta, los tropismos se clasifican en: *geotropismos*, *quimiotropismos* y *fitotropismos*.

Geotropismos

Los geotropismos de los órganos vegetales determinados por la gravedad (Fig. 7.1). Los órganos que crecen en dirección al estímulo se denominan *geotropismo positivo*, y *geotropismo negativo* aquellos que crecen en dirección opuesta a la acción de la fuerza de la gravedad.

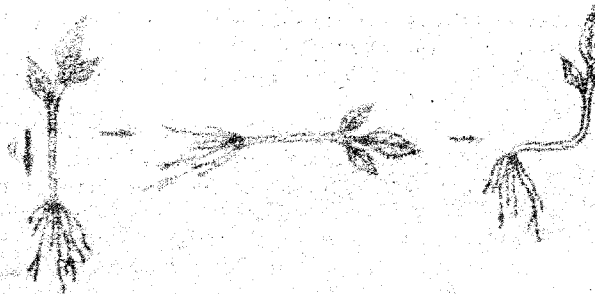


Fig. 7.1. Experimento que muestra el efecto de la fuerza de la gravedad en el crecimiento de los órganos vegetales.

Introducción

La mayoría de las plantas, al estar fijadas al suelo por el sistema radicular, carecen de la posibilidad de desplazarse. Sin embargo, sería incorrecto deducir de esto que las plantas no poseen capacidad de movimiento o que son inmóviles. En realidad, las plantas superiores disponen de diversos mecanismos de movimiento que las permiten, sobre todo, la orientación de sus órganos en el espacio y la exploración del ambiente.

Los movimientos en las plantas, que están siempre relacionados con los procesos de crecimiento y nutrición, se suelen clasificar en tres grandes grupos: *tropismos*, *nastismos* y *nutaciones*.

Tropismos

Son movimientos de crecimiento que experimentan ciertos órganos vegetales. Consisten en modificaciones en la orientación espacial de dichos órganos como respuesta a diferentes estímulos del medio externo.

Según sea la naturaleza del factor externo que provoca la reacción de movimiento en la planta, los tropismos se clasifican en: *geotropismos*, *fototropismos*, *quimiotropismos* y *tigmotropismos*.

Geotropismos

Son movimientos de los órganos vegetales determinados por la fuerza de la gravedad (Fig. 7.1). Los órganos que crecen en dirección al centro de la Tierra presentan geotropismo positivo, y geotropismo negativo aquéllos que crecen en dirección opuesta a la acción de la fuerza de la gravedad.

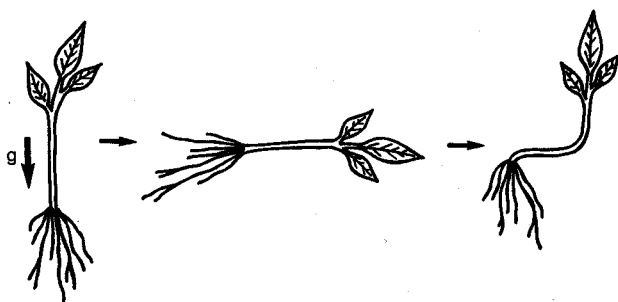


Fig. 7.1. Experimento que muestra el efecto de la fuerza de la gravedad sobre el crecimiento de los órganos vegetales.

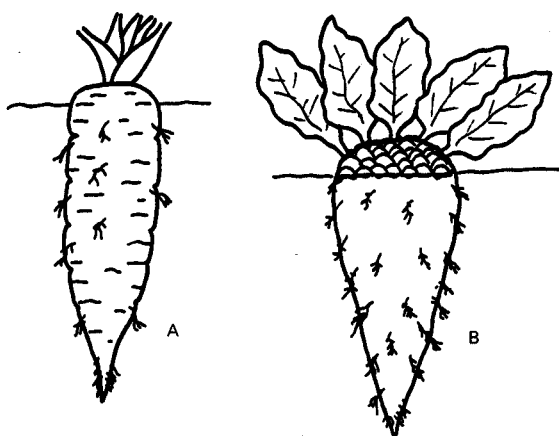


Fig. 7.2. Las raíces axonomorfas, por ejemplo las raíces reservantes de zanahoria (*Daucus carota*) (A) y remolacha (*Beta vulgaris*) (B), son un claro ejemplo de órganos con geotropismo positivo.

Un ejemplo típico de órganos con geotropismo positivo son las raíces (Fig. 7.2), mientras que los tallos principales suelen presentar geotropismo negativo. En las ramas y las raíces laterales la respuesta geotrópica se manifiesta de manera menos nítida, lo que es sumamente importante para la adaptación de la planta al medio ambiente en el que se desarrolla. De esta manera se favorece la utilización máxima de agua y nutrientes por las raíces, así como la de luz y CO_2 por las hojas.

Las reacciones geotrópicas de los órganos vegetales se suelen observar mejor en las raíces (geotropismo positivo) y en los tallos (geotropismo negativo). Así, el geotropismo positivo que muestran las raíces colocadas en posición horizontal es la respuesta de crecimiento al estímulo unidireccional de la fuerza de la gravedad (Fig. 7.3). El fenómeno se produce porque el lado superior de la

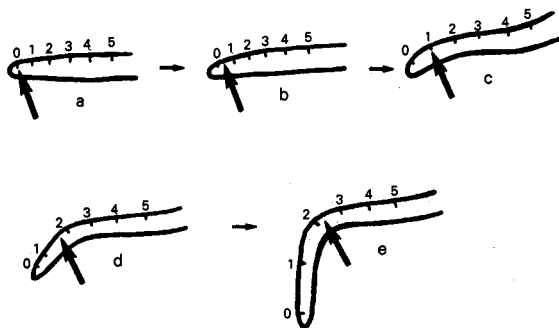


Fig. 7.3. Geotropismo positivo que muestra una raíz colocada en posición horizontal como respuesta de crecimiento frente al estímulo de la fuerza de la gravedad.

raíz se alarga comparativamente más que el lado inferior. En general, se puede afirmar que la causa directa de las curvaturas causadas por el geotropismo es la diferente intensidad de alargamiento que presentan las distintas partes de un mismo órgano vegetal.

Fototropismos

El fototropismo es un crecimiento direccional de ciertos órganos vegetales hacia un estímulo luminoso. Fue descrito por primera vez por DARWIN en 1880.

Los tallos de la inmensa mayoría de las plantas presentan fototropismo positivo, mientras que las raíces son insensibles al factor luz, o bien poseen fototropismo negativo (Fig. 7.4).

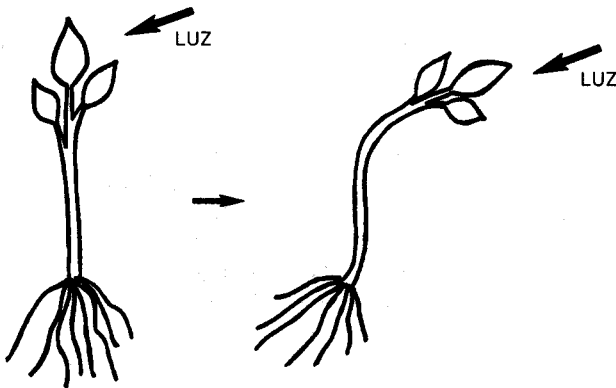


Fig. 7.4. Efecto de la luz sobre el crecimiento de los órganos vegetales. En general, los tallos presentan fototropismo positivo y las raíces, o bien son indiferentes, o bien muestran fototropismo negativo.

También las hojas de algunas especies experimentan reacciones de fototropismo específico. Así, en muchas plantas la lámina foliar se halla dispuesta perpendicularmente a los rayos luminosos; pero se conocen casos en los que, según la hora del día, las hojas se disponen en distintos ángulos en relación a la luz aprovechando, de esta manera, eficazmente tanto la luz directa como la luz difusa. Los movimientos de las hojas por efecto de la luz están condicionados principalmente por los cambios de posición que presentan sus peciolo.

Las reacciones fototrópicas de los órganos vegetales suelen depender de la intensidad y de la duración del estímulo luminoso. Las curvaturas fototrópicas se producen debido a las diferentes velocidades de alargamiento que experimentan las distintas partes del tejido de un órgano vegetal iluminadas desigualmente. Por esta causa, el lado iluminado del órgano se alarga más lentamente

que el lado contrario a donde procede la luz. Un alargamiento más rápido del lado insuficientemente iluminado determina la curvatura del órgano hacia la fuente de luz.

Aunque los primeros trabajos sobre este tipo de movimientos relacionaron las respuestas fototrópicas con el contenido en auxinas de las distintas partes de los tejidos iluminados desigualmente, las investigaciones más recientes destacan el importante papel que parece desempeñar el fitocromo (ver capítulo 9) en la regulación de las reacciones del fototropismo.

Quimiotropismos

Diferentes compuestos químicos pueden ejercer una influencia unilateral sobre los órganos en crecimiento. El quimiotropismo ha sido estudiado principalmente en las hifas de los hongos y en tubos polínicos. Por ejemplo, la dirección y el alargamiento de los tubos polínicos están controlados por sustancias químicas sintetizadas por varias regiones del pistilo (ovario, rudimentos seminales, estigma y estilo).



Fig. 7.5. Movimientos de crecimiento (tigmotropismos) que realizan los zarcillos de origen caulinar o foliar. Cuando el zarcillo, en su movimiento de exploración, toca a un soporte o tutor se enrolla sobre éste y permite así la fijación de la planta.

Como casos particulares de quimiotropismos podrían ser considerados los hidrotropismos. Son movimientos provocados por la desigual distribución del agua en el suelo. Las raíces de las plantas superiores presentan hidrotropismo positivo.

Tigmotropismos

Son los movimientos, a menudo muy rápidos, que manifiestan los zarcillos de origen caulinar o foliar (Fig. 7.5) por efecto de un contacto físico con algún elemento (soportes, alambres, etc.). Estos movimientos, al igual que en los casos anteriores, están determinados por la diferente intensidad de crecimiento a ambos lados del órgano.

Nastismos

Los nastismos o nastias son movimientos de órganos, en particular de hojas, pétalos y escamas, en los que el factor externo afecta a todo el órgano, independientemente de la dirección de la cual proviene el estímulo.

Muchas respuestas násticas son movimientos de variación, debidos a cambios en la turgencia de algunas células especializadas que implican, normalmente, una extensión desigual y reversible.

En las nastias, la orientación del órgano no viene impuesta por la dirección del estímulo externo como en los tropismos. Estos movimientos de crecimiento suelen ser la consecuencia de una respuesta a la luz (*fotonastias*), a la temperatura (*termonastias*) o a otros factores externos.

Los *movimientos nictinásticos* condicionados por la alternancia del día y de la noche son de gran importancia en la vida de las plantas (Fig. 7.6). Por ejemplo, son la base del ritmo diario de apertura y cierre de las flores que se observa en un considerable número de especies.

Muchas hojas pinnadas presentan también estos movimientos: al atardecer los folíolos se cierran y el conjunto de la hoja se abate, mientras que a la mañana siguiente se elevan de nuevo los peciolo de las hojas y los folíolos de éstas se abren o extienden (Fig. 7.6).

La causa de los movimientos nictinásticos que presentan los pétalos y las hojas es la distinta velocidad de crecimiento de sus caras externa e interna, así como las variaciones de turgencia en sus células.

El ritmo diario de apertura y cierre de las flores de numerosas especies es un carácter eminentemente adaptativo. Se ha comprobado por ejemplo, que las plantas que son polinizadas por insectos nocturnos cierran sus flores por lo general al amanecer, abriéndolas al atardecer.

En las plantas insectívoras las nastias desempeñan un papel fundamental. En algunas de estas especies, las hojas se pliegan hacia arriba a lo largo del nervio central, por efecto del contacto de los insectos. Estas plantas consiguen así un aporte adicional de nutrientes nitrogenados, pudiendo vivir en suelos muy pobres en nitrógeno.

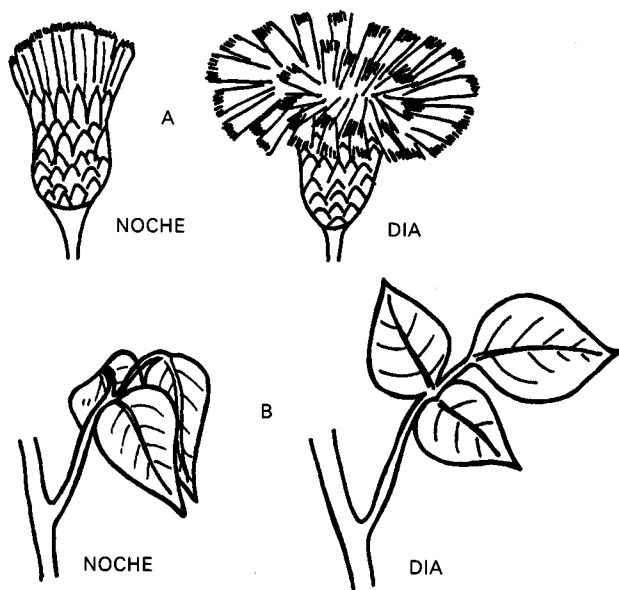


Fig. 7.6. Movimientos nictinásticos condicionados por la alternancia del día y de la noche en un capítulo de compuesta (A) y en hojas (B).

Las *seismonastias* son movimientos de las hojas debidos a diferentes causas mecánicas. Un caso típico de seismonastia lo presentan las hojas de *Mimosa pudica*, que se cierran rápidamente por la acción de un estímulo mecánico (sacudida de las hojas, presión, etc.). Estos movimientos de las hojas están relacionados con las variaciones de turgencia en células especializadas de las mismas.

Nutaciones

Se denominan nutaciones los movimientos de rotación o de oscilación que experimentan los ápices de algunos tallos en su crecimiento vertical. Normalmente, suelen ser movimientos helicoidales de exploración en el espacio, realizados por plantas *trepadoras* y constituyen una adaptación ecológica para la vida de la planta (Fig. 7.7).

La principal causa de estos movimientos son las diferencias temporales en el crecimiento de las células de los tejidos situados a ambos lados del tallo.

Las plantas trepadoras se suelen dividir en *volubles*, cuyos tallos se arrojan alrededor de un soporte o tutor, y plantas *con zarcillos*, en las que la fijación se logra por medio de unos órganos filiformes, los zarcillos, originados a partir de hojas o ramas modificadas.

En las plantas volubles, es el extremo del tallo el que está dotado del movimiento de exploración, de forma que describe una espiral algo desviada de la

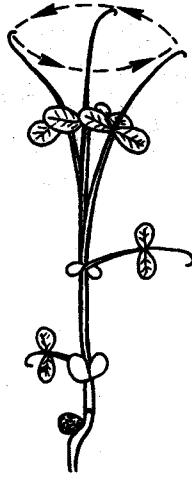


Fig. 7.7. Movimiento de crecimiento circunnutacional realizado por un zarcillo de guisante (*Pisum sativum*) (JAFJE, 1972. *Physiologia Plantarum*, 26: 73-80. Modificado).

vertical de la gravedad (Fig. 7.8). No se conoce aún con exactitud cuál es el factor o factores externos que provocan el estímulo de este tipo de crecimiento.

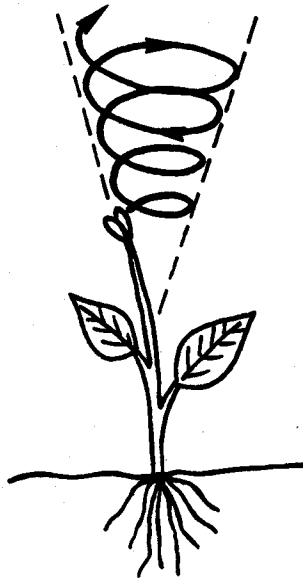


Fig. 7.8. Movimiento circunnutacional exploratorio que realiza el ápice de un tallo en proceso de crecimiento.

Los movimientos de exploración de las plantas con zarcillos son algo más complejos que los de las plantas volubles. Cuando en su movimiento de exploración el zarcillo entra en contacto con un soporte o tutor, se produce un movimiento de crecimiento o tigmotropismo que determina su curvatura, rodeando al tutor y permitiendo de esta manera la fijación de la planta.

Bibliografía

- BJORKMAN, T. 1988. Perception of Growth by Plants. *Advances in Botanical Research*, **15**: 1-41.
- FINDLAY, G.P. 1984. Nastic Movements. En: M.B. WILKINS (Ed.), *Advanced Plant Physiology*. Pitman Publishing, London.
- HALSTEAD, T.H. y DUTCHER, F.R. 1987. Plants in Space. *Annual Review of Plant Physiology*, **38**: 334-339.
- HART, J.W. 1990. *Plants Tropisms and Other Growth Movements*. Unwin Hyman, London.
- IINO, M. 1990. Phototropism: Mechanisms and Ecological Implications. *Plant, Cell and Environment*, **13**: 633-650.
- WILKINS, M.B. 1984. Gravitropism. En: M.B. WILKINS (Ed.), *Advanced Plant Physiology*. Pitman Publishing, London.

Reguladores de crecimiento

Introducción

En las distintas fases del desarrollo vegetal actúan como reguladores unas sustancias químicas denominadas *hormonas vegetales*, *fitohormonas* o *reguladores de crecimiento naturales*.

Una hormona vegetal se define como una sustancia orgánica, distinta de los nutrientes, activa a muy bajas concentraciones, producida en determinados tejidos y normalmente transportada a otros, donde ejerce sus efectos (pero también puede ser activa en los propios tejidos donde es sintetizada). Aunque algunos autores consideran que estas sustancias no son verdaderas hormonas (debido a que no cumplen con todas las condiciones que definen a las hormonas animales), el uso de este término para designar a este grupo de sustancias sigue teniendo amplia difusión.

Se han identificado, hasta el momento, cinco grupos de fitohormonas: *auxinas*, *giberelinas*, *citoquininas*, *ácido abscísico* y *etileno* (Fig. 8.1). Existen, sin embargo, numerosas sustancias sintéticas, análogas o no en su estructura química a las fitohormonas, que presentan una actividad biológica similar a la de ciertas hormonas vegetales. El término *regulador de crecimiento* engloba a cualquier

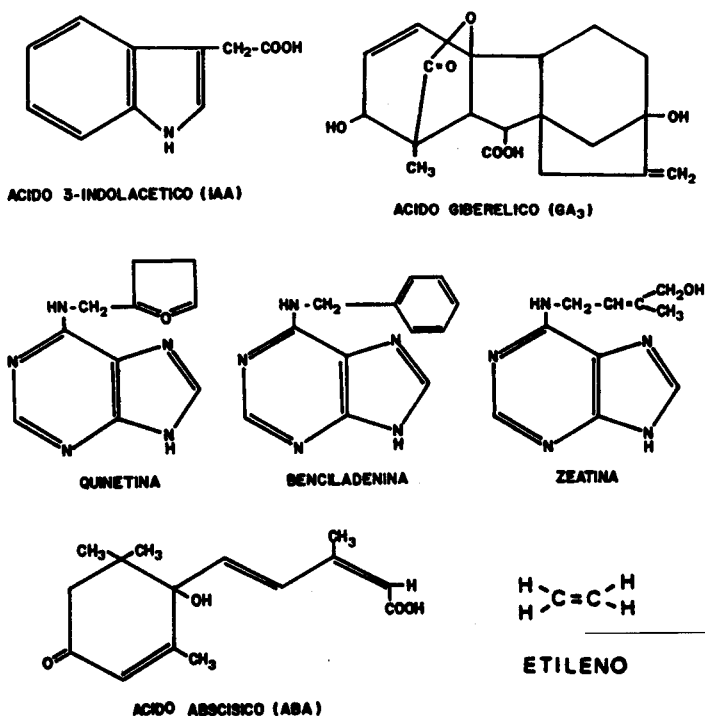


Fig. 8.1. Estructura química de algunas de las principales hormonas vegetales: ácido indolacético (auxina); ácido giberélico (giberelina); quinentina, benciladenina y zeatina (citoquininas); ácido abscísico y etileno.

Tabla 8.1. Algunos de los efectos fisiológicos más importantes causados por hormonas vegetales en las plantas (HILL, 1984. Modificado).

<i>Efecto fisiológico</i>	<i>Auxinas</i>	<i>Giberelinas</i>	<i>Citoquininas</i>	<i>Acido abscísico</i>	<i>Etileno</i>
— Respuestas trópicas	Si	Si	No	Si	Si
— Crecimiento de secciones de coleoptilos de avena	Lo activa en algunos casos	Lo activa en algunos casos	Lo activa	Lo inhibe	Lo inhibe, en algunos casos
— Aumento del tamaño celular en cultivos de tejidos	Si, en algunos casos	Si, en algunos casos	Si	No	No
— Control de la diferenciación en cultivo de tejidos	Si	Si	Si	Si	Si
— Estimula el enraizamiento en estaquillas	Si	No	Respuesta muy variable	Si, en algunos casos	Si
— Inhibe el desarrollo radicular	Si	No	Se desconoce	Si	Si
— Estimula la división del cámbium	Si	Si	Si	Puede inhibirla	No
— Abscisión de hojas y frutos	Si	No, de forma directa	Si	Si	Si
— Activa el crecimiento de frutos	Si	Si	Si, en algunos casos	No	No
— Afecta al crecimiento del tallo	No	Si, lo activa	No	Lo inhibe	Lo inhibe
— Interrumpe el reposo de las yemas vegetativas	No	Si	Si	No, lo induce	Si, en algunos casos
— Favorece la germinación de algunas semillas	No	Si	No	No, la inhibe en general	Si, en algunos casos
— Favorece la síntesis de α -amilasa en granos de cereal	No	Si	Si	No, la inhibe	No
— Mantenimiento de la dominancia apical	Si	Si	No	Se desconoce	Si
— Inhibe la degradación de proteínas y de clorofila en la senescencia	Si, en algunos casos	Si	Si, en algunos casos	No, la acelera	No, la acelera
— Activa el pico climatérico de la respiración de frutos en proceso de maduración	Se desconoce	No	No	No	Si

compuesto orgánico natural o sintético, que en pequeñas cantidades o bajas concentraciones promueva, inhiba o modifique cualitativamente el crecimiento y el desarrollo de la planta de forma similar a como lo hacen las hormonas vegetales.

Todas las fitohormonas (productos naturales de las plantas) son reguladores de crecimiento, pero no a la inversa. Hay una enorme cantidad de compuestos químicos sintéticos calificados como reguladores de crecimiento que no son hormonas vegetales, como por ejemplo muchos productos que se utilizan como herbicidas, defoliantes, retardantes de crecimiento, etc.

Antes de iniciar la descripción de las hormonas vegetales resultará de gran utilidad adquirir una visión de conjunto del papel que juegan estas sustancias en los distintos procesos de desarrollo que tienen lugar en las plantas. Con este objetivo se acompaña la tabla 8.1 donde se resumen algunos de los efectos principales causados por aplicaciones exógenas de hormonas vegetales en plantas superiores.

Como se puede ver en la tabla 8.1 hay muchos procesos fisiológicos afectados por más de un tipo de hormona vegetal. Por otra parte, una misma hormona vegetal puede ejercer efectos completamente distintos, incluso opuestos, dependiendo de la concentración en que esté presente en los distintos tejidos vegetales.

Auxinas

La palabra auxina deriva del término griego «auxein» que significa «crecer». Las auxinas son sustancias químicamente relacionadas con el ácido indolacético (IAA), el cual parece ser la auxina principal de muchas plantas.

Tabla 8.2. Algunos de los principales acontecimientos históricos relacionados con el descubrimiento de las auxinas.

<i>Año</i>	<i>Autor/es</i>	<i>Descubrimiento</i>
1880	DARWIN	El ápice es el responsable de la curvatura hacia la luz de los coleóptilos de gramíneas.
1904	ELLINGER	Sintetiza IAA, aunque aún se desconoce su actividad biológica.
1913	BOYSEN-JENSEN	Los coleóptilos decapitados no se curvan hacia la luz. Estímulo de naturaleza química.
1919	PAAL	La sustancia química responsable de la curvatura de los coleóptilos hacia la luz se sintetiza en el ápice.
1925	SÖDING	Esta sustancia química se difunde de forma asimétrica desde el ápice.
1928	WENT	Aisla esta sustancia activa de los ápices de coleóptilos de gramíneas.
1934	KOGL y HAAGEN	Proponen la palabra «auxina» para nombrar a la sustancia química que provoca la curvatura de los coleóptilos hacia la luz.
1935-50	Varios	Se aísla IAA de numerosos tejidos y órganos vegetales.
1960-80	Varios	Se descubren numerosas sustancias naturales y sintéticas con actividad de auxinas.

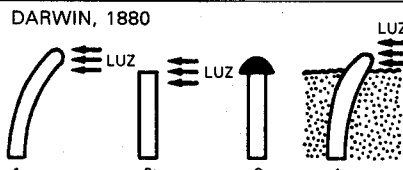
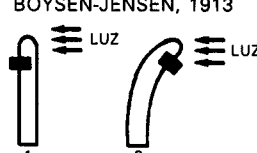
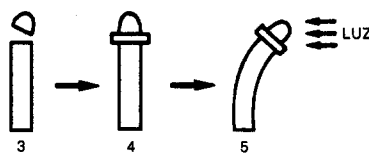
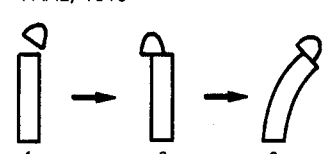
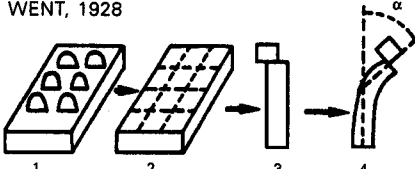
Experimento	Leyenda
<p>DARWIN, 1880</p> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Apice intacto. 2. Coleoptilo decapitado. 3. Apice en oscuridad. 4. Región subapical en oscuridad «arena».
<p>BOYSEN-JENSEN, 1913</p> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Interposición lateral hoja de mica en zona no iluminada. 2. Idem, en la zona iluminada.
	<ol style="list-style-type: none"> 3. Apice decapitado. 4. Reposición ápice sobre lámina agar. 5. Iluminación lateral.
<p>PAAL, 1919</p> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Apice decapitado. 2. Reposición lateral del ápice. 3. Curvatura con iluminación lateral.
<p>WENT, 1928</p> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Apices decapitados sobre agar. 2. Formación bloques de agar. 3. Colocación lateral bloque de agar. 4. Medida curvatura

Fig. 8.2. Representación esquemática de algunas de las experiencias más significativas que condujeron al descubrimiento de las auxinas (WAREING y PHILLIPS, 1981. Modificado).

En la tabla 8.2 se resumen algunos de los acontecimientos históricos más relevantes relacionados con las auxinas y en la figura 8.2 se han representado los experimentos más significativos que condujeron a su descubrimiento. A partir de las experiencias de DARWIN en 1880 hasta nuestros días, la mayor parte de los ensayos realizados con auxinas se han llevado a cabo utilizando como material biológico los coleoptilos de algunas gramíneas, siendo el coleoptilo de avena el más utilizado.

Estructura química de las auxinas

En la actualidad se conocen numerosas sustancias orgánicas que presentan actividad de auxinas. Muchos compuestos indólicos tienen efectos similares a los del IAA, cuya estructura química se representa en la figura 8.1.

Existen, por otra parte, muchas sustancias sintéticas reguladoras del crecimiento que no poseen estructura indólica, y sin embargo presentan actividad auxínica. Un ejemplo bien conocido es el ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), que es uno de los principales constituyentes de numerosos herbicidas.

En la figura 8.3 se muestra la estructura química de algunas de las principales sustancias con actividad auxínica utilizadas en agricultura para el enraizamiento de esquejes, para el aclareo químico, como defoliantes, como herbicidas, etc.

No se conocen con exactitud cuáles son las vías de transporte del IAA en los vegetales, aunque se especula que sean las células asociadas al floema más próximo al cámbium las responsables de su transporte.

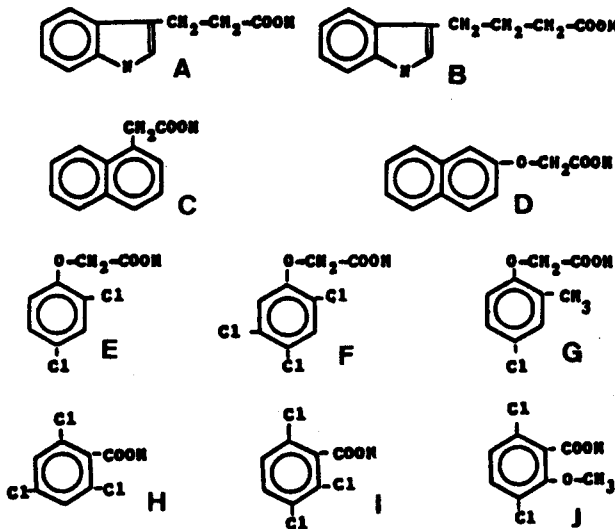


Fig. 8.3. Estructura química de algunas sustancias con actividad auxínica utilizadas con diversos fines en agricultura (enraizamiento, aclareo químico, defoliantes, herbicidas, etc.): A, ácido indolpropiónico; B, ácido indolbutírico (IBA); C, ácido naltalenacético (NAA); D, ácido β-naftoxiacético; E, ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D); F, ácido 2,4,5-triclorofenoxiacético (2,4,5-T); G, ácido 2-metil-4-clorofenoxiacético (MCPA); H, ácido 2,4,6-triclorobenzoico; I, ácido 2,3,6-triclorobenzoico; J, ácido 2-metoxi-3,6-diclorobenzoico (DICAMBA).

Aspectos fisiológicos relacionados con las auxinas

Los aspectos fisiológicos en los que intervienen las auxinas se caracterizan por su amplitud y diversidad (tabla 8.1). Así, las auxinas, producidas en los ápices de los coleóptilos y en los meristemos apicales, estimulan la formación de raíces laterales y adventicias, facilitan el cuajado de los frutos y retardan la abscisión de hojas y frutos, entre otros muchos efectos.

Quizá una de las aplicaciones agronómicas más importante de los compuestos con actividad auxínica sea la de estimular el enraizamiento de estaquillas en numerosas especies vegetales. Entre las sustancias con actividad auxínica empleadas con este fin destacan el ácido indolbutírico (IBA) y el ácido naftalenacético (NAA). Ambos son mucho más efectivos en este cometido que el IAA, ya que presentan una mayor estabilidad. Las concentraciones empleadas, aunque muy variables según el material vegetal y las condiciones externas, suelen oscilar entre 10 y 100 mg.l⁻¹. La forma de aplicación suele consistir en sumergir las estaquillas en la solución auxínica durante tiempos variables, dependiendo de la concentración utilizada (a mayor concentración, menor tiempo de aplicación).

Giberelinas

Las giberelinas son el grupo más numeroso de hormonas vegetales que se conoce en la actualidad. El número de giberelinas naturales descritas supera las 80. En la tabla 8.3 se indican los principales acontecimientos que se han sucedido en relación al descubrimiento de las giberelinas.

Tabla 8.3. Resumen de los más importantes acontecimientos históricos relacionados con el descubrimiento de las giberelinas.

Año	Autor/es	Descubrimiento
1926	KUROSAWA	Descubre que el organismo responsable de una infección del arroz (<i>Oryza sativa</i>) es el hongo <i>Gibberella fujikuroi</i> .
1935	YABUTA	Denomina «giberelina» al factor activo obtenido de los medios de cultivo del hongo <i>G. fujikuroi</i> .
1945	BRIAN y col.	Aislan varias giberelinas, entre ellas el ácido giberélico (GA ₃), a partir de medios de cultivo del hongo <i>G. fujikuroi</i> .
1956	PHYNNEY y col.	Aislan varias giberelinas a partir de extractos de frutos y semillas de diferentes especies.
1956	RADLEY y col.	Aislan giberelinas de plántulas de guisante (<i>Pisum sativum</i>).
1958	McMILLAN y SUTER	Aislan y determinan la estructura química ácido giberélico a partir de semillas de judía (<i>Phaseolus vulgaris</i>).

Estructura química de las giberelinas

Las giberelinas son sustancias químicamente relacionadas con el ácido giberélico (GA_3) (Fig. 8.1), que es un producto metabólico del hongo *Gibberella fujikuroi* obtenido a partir del medio líquido en el que se cultiva el hongo. Todas las giberelinas descubiertas poseen el esqueleto hidrocarbonado del gibano y presentan como mínimo un grupo carboxílico en el carbono siete, por tanto, se comportan como ácidos débiles fácilmente solubles en medio alcalino.

Las giberelinas se encuentran en cantidades particularmente abundantes en órganos jóvenes de las plantas, especialmente en los puntos de crecimiento del vegetal y en las hojas jóvenes en proceso de expansión.

Algunas giberelinas se mueven libremente en la planta, pero en algunos casos, parecen estar muy localizadas. El desplazamiento de las giberelinas parece ser debido a un transporte meramente pasivo.

Aspectos fisiológicos relacionados con las giberelinas

Las giberelinas tienen numerosos efectos sobre las plantas, algunos de los cuales se enumeran en la tabla 8.1. Entre otros, los más importantes son los siguientes:

- a) Sustitución de las necesidades de frío o de día largo requeridas por muchas especies para la floración.
- b) Inducción de la partenocarpia en algunas especies frutales.
- c) Eliminación de la dormición que presentan las yemas (Fig. 8.4) y semillas (Fig. 8.5) de numerosas especies.
- d) Retraso de la maduración de frutos (cítricos).
- e) Inducción del alargamiento de entrenudos en tallos.

Citoquininas

Las citoquininas son hormonas vegetales que afectan fundamentalmente a la división celular. En la tabla 8.4 se indican algunos de los principales acontecimientos históricos relacionados con el descubrimiento de las citoquininas.

Estructura química de las citoquininas

La mayor parte de las sustancias, naturales o sintéticas, con actividad de citoquininas son compuestos derivados de la adenina.

La biosíntesis de citoquininas está estrechamente asociada con regiones de la planta con actividad meristemática (meristemas apicales y cámbium). Los ápices radicales parecen ser unos de los lugares de biosíntesis más importantes. Las semillas también están relacionadas con la síntesis de citoquininas a lo largo de todo su desarrollo, desde su formación en el fruto hasta la germinación.

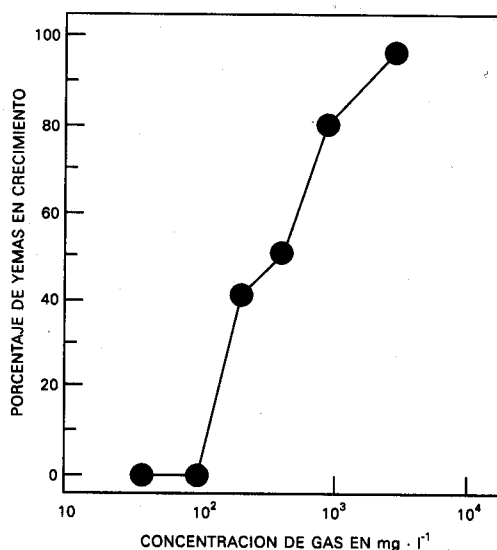


Fig. 8.4. Efecto de la aplicación exógena de giberelinas sobre la interrupción de la dormición que presentan las yemas de melocotonero (*Prunus persica*) de la variedad Elberta (BONAHO y WALKER, 1957. *Science*, 126: 1178. Modificado).

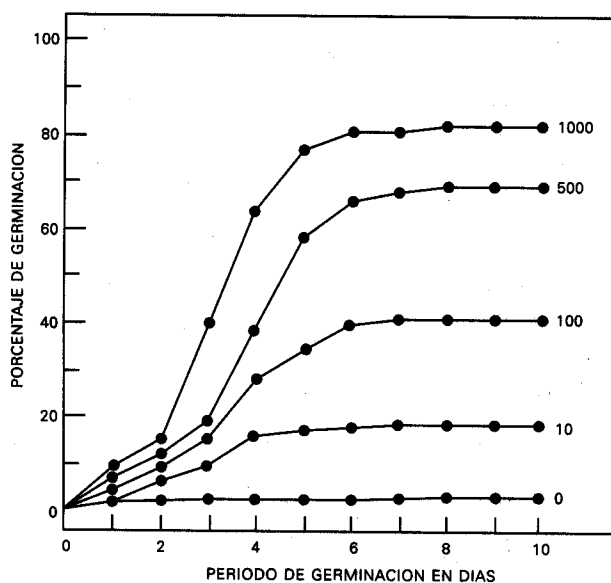


Fig. 8.5. Efecto de diferentes concentraciones de ácido giberélico (10, 100 y 1000 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) sobre la germinación de semillas de *Onopordum nervosum* (Asteraceae). Control: semillas germinadas en agua destilada (PEREZ-GARCIA y DURAN, 1990. *Seed Science and Technology*, 18: 83-88).

Tabla 8.4. Resumen de los principales acontecimientos históricos relacionados con el descubrimiento de las citoquininas.

Año	Autor/es	Descubrimiento
1913	HABERLANDT	Los elúidos del floema inducen la división celular en tejido parenquimático de patata (<i>Solanum tuberosum</i>).
1954-57	SKOOG y col.	Combinaciones adecuadas de citoquininas y IAA inducen la división celular en tabaco (<i>Nicotiana tabacum</i>).
1955	MILLER	Aísla quinetina a partir de DNA de peces. La adenina del DNA induce la división celular.
1956-60	Varios	Búsqueda de citoquininas naturales en extractos vegetales: extracto de malta, leche de coco, etc.
1963	LETHAM	Aísla la primera citoquinina natural, la zeatina, en granos de maíz (<i>Zea mays</i>).
1965	LETHAM y MILLER	Aíslan numerosas sustancias con actividad de citoquininas a partir de extractos vegetales.
1967	Varios	Las citoquininas no sólo se encuentran en vegetales sino también en microorganismos y asociadas al RNA transferente de muchos animales.

Las citoquininas se hallan presentes en los tejidos vegetales en concentraciones generalmente inferiores a las restantes fitohormonas. Se han detectado citoquininas tanto en el xilema como en el floema.

Aspectos fisiológicos relacionados con las citoquininas

Algunos de los efectos de las citoquininas sobre los vegetales se enumeran en la tabla 8.1; entre otros, citaremos los siguientes:

- Estimulación de la pérdida de agua por transpiración.
- Retraso de la senescencia en las hojas.
- Activación del crecimiento de las yemas laterales.
- Eliminación de la dormición que presentan las yemas y semillas de algunas especies.
- Inducción de la partenocarpia en algunos frutos.
- Estimulación de la formación de tubérculos en patata.

Las citoquininas presentan, hoy día, numerosas aplicaciones prácticas, especialmente en la tecnología de cultivo *in vitro*.

Acido abscísico

El ácido abscísico (ABA) es la última hormona vegetal descubierta. Esta hormona se caracteriza por inhibir muchos fenómenos de crecimiento en las

plantas superiores, y específicamente por estar asociada a la dormición de yemas y semillas, así como a la abscisión de hojas (de ahí su nombre).

Estructura química del ácido abscísico

La estructura química del ABA se representa en la figura 8.1. Es un compuesto derivado del ácido mevalónico por una serie de reacciones bien conocidas. La biosíntesis del ABA tiene lugar en frutos, semillas, raíces, hojas y tallos.

Es un hecho comprobado que en las hojas se produce un aumento considerable en la producción de ABA como respuesta a una situación de déficit hídrico.

El encharcamiento de las raíces, el frío y ciertas alteraciones patológicas también estimulan la producción de ABA en la planta. La luz influye igualmente sobre el contenido de ABA en la planta.

Desde los lugares donde es producido, el ABA se transporta rápidamente a toda la planta a través del xilema y del floema.

Aspectos fisiológicos relacionados con el ácido abscísico

El ABA es una de las hormonas vegetales más investigadas en la actualidad ya que está implicado en numerosos procesos de vital importancia en el desarrollo de los vegetales. Entre otros citaremos los siguientes efectos en las plantas:

- a) Regulación de la apertura estomática. Las aplicaciones exógenas de ABA provocan el cierre inmediato de los estomas de las hojas.
- b) Dormición de yemas y semillas.
- c) Abscisión de hojas y frutos.
- d) Inhibición de la síntesis de RNA y proteínas.
- e) Inhibición del crecimiento de muchas partes de la planta (hipocotilos, radículas, hojas, raíces, etc.).

El ABA interacciona con otras fitohormonas, como las giberelinas y citoquininas, en el control de la dormición que presentan las yemas y semillas de algunas especies. Igualmente, interacciona con las auxinas en los diferentes procesos relacionados con el crecimiento vegetal.

Etileno

Desde hace mucho tiempo se conoce que cantidades muy pequeñas de este gas afectan al crecimiento vegetal. Por ejemplo, el etileno está relacionado con la senescencia y abscisión de las hojas, así como con la maduración de algunos frutos.

Es la única hormona vegetal conocida, hasta el momento, que se presenta en estado gaseoso en condiciones normales de presión y temperatura.

La mayor cantidad de etileno se produce en las flores y frutos. En el caso de los frutos, la cantidad de etileno producida suele ser pequeña al principio y va aumentando considerablemente al ir madurando el fruto.

Con frecuencia la producción de etileno en las plantas es estimulada por auxinas, tanto naturales (IAA) como sintéticas (2,4-D). La cantidad de etileno producido en la planta aumenta en situaciones de estrés. También cuando se producen daños físicos o mecánicos en los órganos vegetales.

Aspectos fisiológicos relacionados con el etileno

Pueden citarse, entre otros, los siguientes efectos del etileno sobre las plantas (tabla 8.1):

- a) Estimulación del crecimiento de raíces.
- b) Inhibición del transporte de auxinas en el interior de la planta.
- c) Estimulación de la síntesis de algunos enzimas, como peroxidasas. También estimula la liberación de α -amilasa ya formada en granos de cereales en proceso de germinación.
- d) Inducción de la maduración de frutos climatéricos. La maduración anticipada de algunos frutos (cítricos, tomate, melón, plátano, etc.) mediante aplicaciones exógenas de etileno, es una técnica corrientemente utilizada durante la recolección, almacenamiento y comercialización de numerosas especies vegetales.
- e) Eliminación de la dormición de yemas, especialmente las de algunos órganos vegetativos, como tubérculos y bulbos. El etileno está implicado también en la eliminación de la dormición que presentan las semillas de ciertas especies, mientras que en otras se muestra completamente ineficaz.

Poliaminas

En los últimos años se viene discutiendo si se pueden considerar como hormonas vegetales a un grupo de compuestos naturales denominadas genéricamente *poliaminas*. Entre estas sustancias, las más abundantes en las plantas son *espermidina*, *espermina* y *putrescina*.

Las poliaminas intervienen en numerosos procesos fisiológicos en las plantas, como por ejemplo en la maduración y envejecimiento de frutos, en la senescencia de hojas, en la diferenciación de los tejidos vasculares, en la división celular, etc. Sin embargo, estas sustancias sólo ejercen su acción a elevadas concentraciones y aún no se ha podido aclarar por completo cómo se desplazan a larga distancia en la planta, por lo que la mayor parte de los autores no las consideran todavía hormonas vegetales.

Aplicaciones prácticas de los reguladores de crecimiento

Son tan numerosos los efectos simultáneos de las hormonas vegetales, que una misma fitohormona puede producir, dependiendo de la concentración en que se encuentre, efectos dispares, que pueden ser beneficiosos o perjudiciales para los intereses del agricultor. Este hecho, además de otros (elevado precio, dificultad de aplicación, etc.) limita mucho la utilización práctica de las hormonas vegetales en agricultura.

De entre las múltiples aplicaciones prácticas de los reguladores de crecimiento se citarán sólo algunas de las más importantes:

- a) *Retardantes de crecimiento.* Sustancias sintéticas como el cycocel (CCC) y el phosphon-D provocan una disminución del nivel de giberelinas endógenas en los tejidos vegetales y por tanto un crecimiento mucho más lento de los distintos órganos vegetales. El compuesto CCC es uno de los reguladores de crecimiento más ampliamente utilizado. Se emplea con éxito en la reducción del tamaño de la caña de los cereales, ya que retarda la elongación de los entrenudos. Su aplicación no tiene ningún efecto negativo en la producción final del cultivo, y sin embargo se consigue prevenir la posible caída de la planta por la acción de la lluvia y el viento (encamado). Casi todos los cereales responden favorablemente a las pulverizaciones foliares de CCC. Algunos retardantes de crecimiento también se aplican con éxito en plantas ornamentales.
- b) *Enraizamiento de estaquillas.* De entre los compuestos con actividad auxínica empleados para estimular el enraizamiento de estaquillas destacan el IBA y el NAA. El etileno también estimula la formación de raíces en estaquillas, mientras que, en general, las citoquininas, giberelinas, retardantes de crecimiento y ácido abscísico la inhiben.
- c) *Eliminación de la dormición de yemas y semillas.* Las giberelinas son los reguladores de crecimiento más utilizados para romper la dormición que presentan las yemas y semillas de numerosas especies vegetales. El ácido giberélico (GA_3) se emplea, por ejemplo, en la producción industrial de cerveza, para acelerar la etapa de malteado de la cebada (*Hordeum vulgare*). El GA_3 se utiliza igualmente para romper la dormición que presentan las yemas de los tubérculos de patata recién cosechados y conseguir de esta manera una brotación rápida y uniforme.
- d) *Control de la brotación de yemas.* Uno de los reguladores de crecimiento más utilizados para prevenir la brotación de las yemas de tubérculos de patata almacenados es el NAA, y especialmente su éster metílico (MENA), que es un producto volátil y por tanto de fácil aplicación en los tubérculos almacenados. La hidrazida maleica (MH) es otro regulador de crecimiento que inhibe la brotación de yemas. Este último producto se utiliza con éxito en bulbos de cebolla, en zanahoria y en remolacha. Los reguladores de crecimiento se utilizan igualmente para prevenir la brotación de yemas en árboles y arbustos almacenados. Así,

el NAA y sus derivados retrasan la brotación de yemas en rosales almacenados.

- e) *Control de la floración.* Aplicaciones exógenas de NAA inducen la floración de numerosas especies frutales. De esta manera se consigue una floración sincronizada y por tanto una fructificación uniforme, lo que facilita la recolección mecanizada de los frutos. Otros compuestos químicos (carburo de calcio, ethephon, CCC, phosphon-D) inducen igualmente la floración. En muchas especies frutales lo que interesa es retrasar la floración, ya que así se previenen posibles daños en las flores por heladas primaverales. Se puede retrasar la floración con aplicaciones de ácido giberélico.
- f) *Desarrollo de frutos partenocárpicos.* Sustancias con actividad biológica de auxinas inducen partenocarpia en numerosos frutos. Otros reguladores de crecimiento, como el ácido giberélico, se utilizan con éxito para la obtención de uvas sin semillas.
- g) *Aclareo químico.* En el aclareo químico de flores y frutos en diversas especies frutales (manzano, peral, melocotonero, etc.) se utilizan principalmente sustancias de naturaleza auxínica, como el IAA. En el aclareo químico de la vid se han empleado con buenos resultados giberelinas.
- h) *Control de la madurez de frutos.* Desde hace bastantes años se conoce que el etileno promueve la maduración de frutos almacenados (manzano, cítricos, etc.). El ethephon es un producto comercial que se descompone en los tejidos vegetales liberando etileno. Este producto se emplea, igualmente, para acelerar la maduración de numerosas especies hortícolas cultivadas en invernadero (tomate, pimiento, melón, etc.).
- i) *Retraso de la senescencia.* Hoy día se utilizan comercialmente diversas sustancias para retrasar la senescencia vegetal: bencilaminopurina (BAP), 2,4-D, retardantes de crecimiento (CCC), etc. Se han conseguido resultados muy positivos en especies hortícolas cultivadas por sus hojas (coliflor, col, lechuga, etc.). Para prolongar la vida de las flores cortadas se utilizan sustancias con actividad de citoquininas (BAP, quinina).
- j) *Alteración del tamaño, color y forma de los frutos.* Con este fin se utilizan principalmente giberelinas, BAP, 2,4-D, etc. Así por ejemplo el GA₃ se emplea para alargar los racimos de uvas (aumentando la distancia entre las bayas) reduciendo así la incidencia de enfermedades criptogámicas al disminuir la humedad en el centro del racimo.
- k) *Cultivo de tejidos.* Las auxinas y las citoquininas se usan frecuentemente en el cultivo de tejidos vegetales *in vitro*, ya que ambas fitohormonas controlan los procesos de diferenciación en vegetales.
- l) *Defoliantes y desecantes.* Los defoliantes y desecantes se aplican con éxito desde hace bastante tiempo en algodón (cloratos de sodio y magnesio, cianamida cálcica, paraquat, etc.), con el fin de facilitar su poste-

rior recolección mecanizada. Los defoliantes y desecantes han sido y siguen siendo utilizados con fines bélicos en zonas boscosas con trágicos resultados para los ecosistemas y las personas. Así, diversos compuestos de naturaleza auxínica, fueron utilizados por Estados Unidos como defoliantes en extensas áreas de Vietnam y Camboya durante la guerra.

- m) *Herbicidas*. El control químico de las malas hierbas es quizá la aplicación práctica más difundida de los reguladores de crecimiento sintéticos, principalmente de compuestos con actividad de auxina (2,4-D, 2,4,5-T, ácidos clorobenzoicos, etc.). Actualmente existen cientos de compuestos químicos que son utilizados como herbicidas en agricultura. La fabricación comercial de estos productos ha progresado muy rápidamente, pero su modo de acción sigue siendo, en muchos casos, muy poco conocido. Es por ello que su masiva utilización y su acumulación progresiva en las cadenas tróficas puede llegar a suponer un grave peligro para el medio ambiente.

Bibliografía

- ADDICOTT, F.T. 1983. *Abscisic Acid*. Praeger Publishers, New York.
- HILL, T.A. 1984. *Hormonas Reguladoras del Crecimiento Vegetal*. Ediciones Omega, Barcelona.
- HOAD, G.V., LENTON, J.R., JACKSON, M.B. y ATKIN, R.K. 1987. *Hormone Action in Plant Development*. Butterworths, London.
- KOSSUTH, S.V. y ROSS, S.D. 1987. *Hormonal Control of Tree Growth*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- KRISHNAMOORTHY, H.N. 1981. *Introduction to Plant Growth Substances with Applications to Agriculture*. McGraw-Hill, New York.
- LETHAM, D.S., GOODWIN, P.B. y HIGGINS, T.J.V. (Eds.), 1978. *Phytohormones and Related Compounds. A Comprehensive Treatise*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- NICKELL, L.G. 1982. *Plant Growth Regulators*. Springer Verlag, Berlin.
- ROBERTS, J.A. y HOOLEY, R. 1989. *Plant Growth Regulators*. Chapman and Hall, New York.
- WAREING, P.F. y PHILLIPS, I.D.J. 1981. *Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Oxford.
- WAREING, P.F. y SAUNDERS, P.F. 1971. Hormones and Dormancy. *Annual Review of Plant Physiology*, 22: 261-288.
- WEABER, R.J. 1982. *Reguladores del Crecimiento de las Plantas en la Agricultura*. Editorial Trillas, México.

Concepto de fotomorfogénesis

La importancia de la luz en las plantas no se limita únicamente a la captación y transformación de energía por el proceso de fotosíntesis, sino que además la luz tiene otros efectos sobre la fisiología de las plantas que se traducen en respuestas cuantitativas y cualitativas del desarrollo vegetal.

En los tejidos vegetales existen mecanismos capaces de percibir y medir la intensidad, duración y composición espectral del estímulo luminoso, que permiten a la planta regular sus relaciones con el medio exterior y ajustar su ciclo biológico y su desarrollo a las distintas condiciones y variaciones ambientales.

Estos mecanismos se basan, al igual que la fotosíntesis, en la absorción de la luz por ciertas moléculas que pasan entonces a un estado excitado, con una configuración electrónica distinta y con un comportamiento químico diferente. Esta transformación desencadenará una serie de procesos bioquímicos que se traducirán en la respuesta fisiológica de la planta.

Las intensidades mínimas o umbrales de luz necesarios para desencadenar los distintos procesos morfogénéticos son variables, pero por lo general son mucho más bajos que los mínimos necesarios para que tenga lugar la fotosíntesis.

Algunas de las principales respuestas fisiológicas en las plantas inducidas por la luz son las siguientes:

a) *Efecto de la intensidad de luz:*

- Longitud de entrenudos y etiolación.
- Grosor de la lámina foliar.

b) *Efecto de la duración del período luminoso o fotoperíodo:*

- Regulación de la floración.
- Formación de tubérculos y bulbos.
- Formación de raíces adventicias en estaquillas.
- Dormición de yemas.
- Longitud de entrenudos.

c) *Efecto de la composición espectral de la luz:*

- Germinación de semillas.
- Longitud de entrenudos.
- Síntesis de antocianinas.

Fitocromo

Naturaleza y propiedades

Una gran cantidad, y tal vez la mayoría, de los procesos fisiológicos regulados por la luz están mediados por un pigmento denominado fitocromo. El

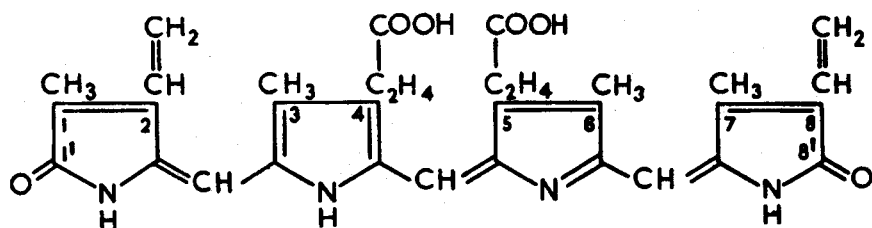


Fig. 9.1. Estructura del grupo cromóforo del fitocromo.

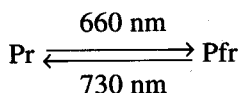
fitocromo es una cromoproteína cuyo grupo cromóforo es de estructura tetrapirrólica abierta, como en las ficobilinas (Fig. 9.1).

Al igual que la clorofila, el fitocromo es una molécula universal en las plantas ya que está presente en todos los grupos del reino vegetal.

El fitocromo controla numerosos procesos fisiológicos de los vegetales, entre los cuales se encuentran los siguientes:

- Germinación de semillas.
- Alargamiento de peciolo y entrenudos.
- Crecimiento de hojas.
- Formación de primordios foliares.
- Síntesis de clorofila y antocianinas.
- Floración.
- Distribución de fotoasimilados.
- Formación de tubérculos.
- Diferenciación de estomas.

El fitocromo se puede presentar bajo dos formas químicas interconvertibles, denominadas *Pr* y *Pfr* (Fig. 9.2). Cada una de estas formas presenta un máximo de absorción a distintas longitudes de onda (Fig. 9.3). Es precisamente la absorción de luz de la longitud de onda adecuada la que determina que una forma se convierta en otra:



Como la longitud de onda de 660 nm corresponde a la luz roja (R) y la de 730 nm al infrarrojo o rojo lejano (RL), resulta que la forma *Pr* del fitocromo tiene un máximo de absorción en la luz roja, y al absorber luz roja se convierte en la forma *Pfr*.

A su vez la forma *Pfr* presenta una absorción máxima en el rojo lejano, y al absorber luz rojo lejano se convierte en la forma *Pr*. En general, bastan cortas irradiaciones (unos minutos) de luz roja para que la forma *Pr* se convierta

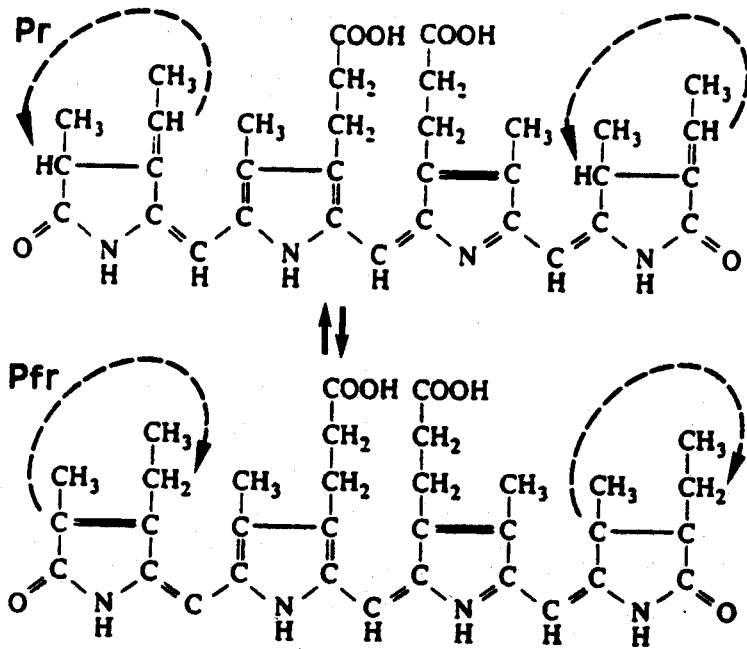


Fig. 9.2. Interconversión de las dos formas del fitocromo (Pr y Pfr). En la figura sólo se ha representado los grupos cromóforos de cada una de las dos formas del fitocromo.

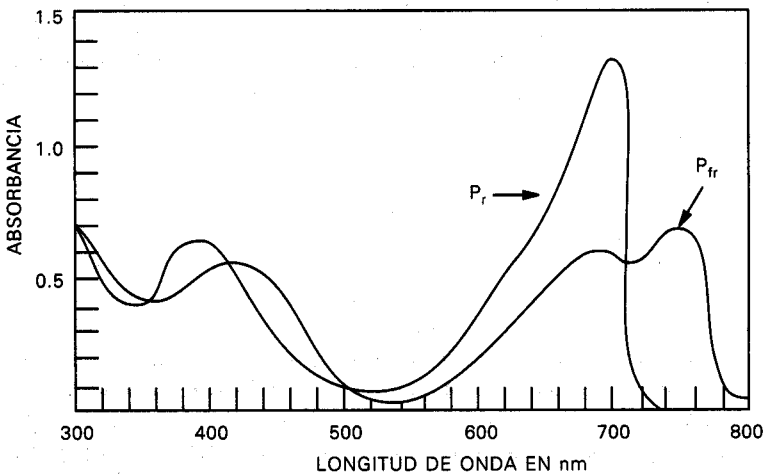
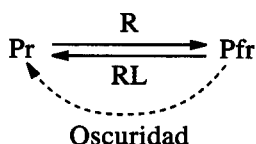


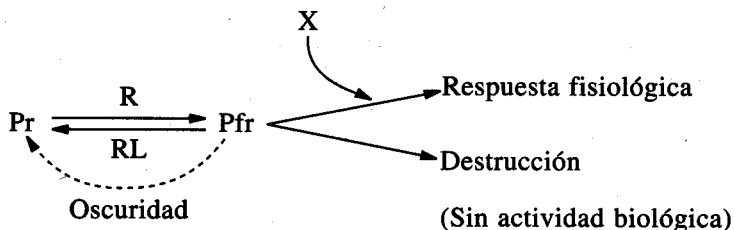
Fig. 9.3. Espectro de absorción para las dos formas del fitocromo (Pr y Pfr).

casi en su totalidad en la forma Pfr. Igualmente cortas irradiaciones de unos pocos minutos de luz rojo lejano transforman rápidamente la forma Pfr en la forma Pr. También se sabe que en la oscuridad la forma Pfr se transforma muy lentamente en Pr:



De las dos formas bajo las que se presenta el fitocromo, el Pr es la más estable pero inactiva, mientras que el Pfr es más inestable pero es la forma activa a partir de la cual se inician las reacciones bioquímicas que determinarán las respuestas fisiológicas observables en las plantas.

Se supone que el Pfr reacciona con algún compuesto o compuestos aún desconocidos (x) para desencadenar dichas respuestas fisiológicas. Otra posibilidad es que el Pfr, por ser tan inestable, se autodestruya rápidamente:



En un momento cualquiera de la vida de una planta habrá en un tejido determinado de la misma una fracción del fitocromo en la forma Pfr y otra, el resto, en la forma Pr. La suma de ambas fracciones sería el fitocromo total (Pt). La respuesta fisiológica de la planta dependerá del valor que tomen las relaciones Pfr/Pt o Pfr/Pr.

Existen numerosas pruebas de que la interconvertibilidad de las formas Pr y Pfr puede repetirse varias veces, y es siempre el último estímulo aplicado (R, RL u oscuridad) el que determinará el efecto fisiológico en la planta (Tabla 9.1).

En condiciones naturales la luz solar es mucho más rica en luz roja que en luz rojo lejano. Al finalizar el día, la proporción Pfr/Pr dependerá de cuántas horas de luz haya habido, pero tenderá a predominar la forma Pfr. Durante la noche, el Pfr se transformará lentamente en Pr y la proporción finalmente alcanzada al final de la noche dependerá de cuántas horas haya durado el período de oscuridad.

Tabla 9.1. Efecto de la iluminación sobre la germinación de semillas de lechuga (*Lactuca sativa* cv. Grand Rapids) (BEWLEY y BLACK, 1982).

<i>Condiciones de iluminación</i>	<i>Porcentaje de germinación</i>
Oscuridad	20
Luz blanca	92
R	98
FR	1
R-FR	2
R-FR-R	98
R-FR-R-FR	1

R = Luz roja

FR = Luz rojo lejano

Por otra parte, en una comunidad vegetal con varios estratos de hojas, la luz que llega a los estratos inferiores no sólo tendrá una menor intensidad que la que incide en los estratos superiores, sino que además su composición en longitudes de onda será diferente. En efecto, cada hoja de la cubierta vegetal actúa como un filtro que absorbe con preferencia luz de determinadas longitudes de onda y deja pasar otras. La luz filtrada estará, por tanto, enriquecida en ciertas longitudes de onda. Así, si la luz solar directa que incide sobre el primer estrato de hojas tiene, a efectos del fitocromo, equivalencia de luz roja, la que ha sido filtrada se enriquece en rojo lejano. Las plantas que crezcan en los estratos inferiores (sotobosque) presentarán unas características debidas no sólo a las bajas intensidades luminosas que absorben sus hojas, sino también a la composición en longitudes de onda de esa luz, especialmente rica en rojo lejano (entrenudos largos, bajo contenido en antocianinas, etc).

Mecanismos de acción del fitocromo

El mecanismo (o mecanismos) por el cual actúa el fitocromo no se conoce aún bien. Algunas hipótesis sostienen que interviene a nivel de represión o desrepresión de genes que controlan la síntesis de ciertos enzimas.

Otras hipótesis afirman que actúa modificando la permeabilidad de las membranas intracelulares, permitiendo de esta manera que interaccionen sustancias ya presentes en las células pero almacenadas en compartimentos separados. Estas sustancias sólo entrarían en contacto gracias a los cambios en la permeabilidad de las membranas.

Bibliografía

- KENDRICK, R.E. y FRANKLAND, B. 1988. *Phytochrome and Plant Growth*. Studies in Biology n.º 68, Edward Arnold Publishers, London.
- KENDRICK, R.E. y KRONENBERG, G.H.M. (Eds.) 1986. *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- SMITH, H. y HOLMES, M.G. 1984. *Techniques in Photomorphogenesis*. Academic Press, London.
- WHITELAM, G.C. y SMITH, H. 1988. Phytochrome. En: T.W. GOODWIN (Ed.), *Plant Pigments*, Academic Press, London.

El proceso de floración

En la fase reproductiva se originan los primordios de las piezas florales, que dan lugar a los distintos elementos de las flores (sépalos, pétalos, estambres y carpelos).

Normalmente, la *floración* es estacional y precisa de un cierto grado de desarrollo vegetativo previo que se conoce como *madurez prefloral*.

La floración, es decir la inducción y formación de los primordios florales, es una etapa clave en el desarrollo de las plantas y su aparición está determinada por ciertos mecanismos. El control de la inducción floral está condicionado por diversos factores, tanto internos (hormonales) como externos (luz y temperatura, principalmente).

Floración y fotoperíodo

Se denomina *fotoperíodo* a la duración del período luminoso diario. Se mide en horas y presenta variaciones en el tiempo (a lo largo del año) y en el espacio (según la latitud).

La respuesta fisiológica de la planta ante el fotoperíodo a que está expuesta, se suele conocer como *fotoperiodismo*.

Se han encontrado en las plantas diversas respuestas fisiológicas reguladas por el fotoperíodo, entre ellas se pueden citar las siguientes:

- Formación de tubérculos y bulbos.
- Emisión de estolones.
- Actividad del cámbium.
- Abscisión de hojas.
- Tipo de ramificación.
- Alargamiento de entrenudos.

Sin embargo, el proceso sobre el que más se ha estudiado la influencia del fotoperíodo es el de la inducción de la floración.

En muchas especies vegetales, la floración aparece como respuesta a una determinada longitud del día. En algunas plantas, los fotoperíodos de días largos inducen la floración, en otras son los de días cortos, mientras que otras parecen no responder a ellos, floreciendo indiferentemente en condiciones de días largos o de días cortos.

Si consideramos un ciclo de luz y oscuridad de 24 horas, las plantas se pueden clasificar en tres grandes grupos según sea el fotoperíodo óptimo para provocar su floración:

- a) *Plantas de día largo (PDL)*. Son aquellas que requieren para florecer un fotoperíodo mayor de cierto número de horas al día. La longitud crítica de exposición a la luz difiere de una a otra especie. Algunos ejemplos de PDL son: remolacha (*Beta vulgaris*), espinaca (*Spinacia oleracea*).

- cea), avena (*Avena sativa*), trigo (*Triticum aestivum*), cebolla (*Allium cepa*), zanahoria (*Daucus carota*), lechuga (*Lactuca sativa*), etc.
- b) *Plantas de día corto (PDC)*. Requieren para florecer un fotoperíodo no mayor de cierto número de horas al día. Las condiciones de luz que superen esta longitud crítica mantendrán a las PDC en estado vegetativo. También en este caso, la longitud crítica del día es distinta según las especies. Algunos ejemplos de PDC son: tabaco (*Nicotiana tabacum*), soja (*Glycine max*), cafeto (*Coffea arabica*), arroz (*Oryza sativa*), etc.
- c) *Plantas indiferentes*. Florecen después de un cierto período de crecimiento vegetativo, independientemente del fotoperíodo. Algunos ejemplos de plantas indiferentes son: tomatera (*Lycopersicon esculentum*), judía (*Phaseolus vulgaris*), patata (*Solanum tuberosum*), algodónero (*Gossypium hirsutum*), ciertas variedades de guisante (*Pisum sativum*), etc.

En muchas especies la respuesta fisiológica al fotoperíodo es bastante más compleja, habiendo plantas que requieren días largos seguidos de días cortos o al revés, o bien plantas que precisan fotoperíodo intermedio, o que requieren fotoperíodos extremos, tanto de días cortos como de días largos, pero cuya floración es inhibida por fotoperíodos intermedios.

La floración como respuesta asociada al fotoperíodo es en realidad un mecanismo adaptativo que regula la aparición de flores precisamente en función del período del año en el que las condiciones ambientales son las más apropiadas para la consumación en óptimas condiciones del proceso reproductivo.

Por lo general, las especies originarias de regiones tropicales o subtropicales son plantas de día corto y florecen en otoño-invierno, mientras que las originarias de regiones templadas son plantas de día largo y florecen en primavera-verano.

Participación del fitocromo en la floración

Los mecanismos a través de los cuales las plantas captan el estímulo luminoso y lo traducen en la respuesta fisiológica de la floración son muy complejos y aún hoy día mal conocidos.

La sustancia química receptora del estímulo luminoso es el fitocromo. Esta cromoproteína, como ya se ha visto, se presenta en dos formas interconvertibles por luz de diferente longitud de onda o por la oscuridad.

Se cree que, en principio, las horas de luz diarias (el fotoperíodo) tendrían un efecto semejante al de la luz roja y transformarían la forma inactiva del fitocromo, la llamada Pr, en la forma activa Pfr.

Igualmente, la forma Pfr se transformaría lentamente a Pr durante el período de oscuridad, por lo que la duración del período nocturno (no luminoso) es tal vez, en muchos casos, más importante que la duración del día al determinar la respuesta fotoperiódica.

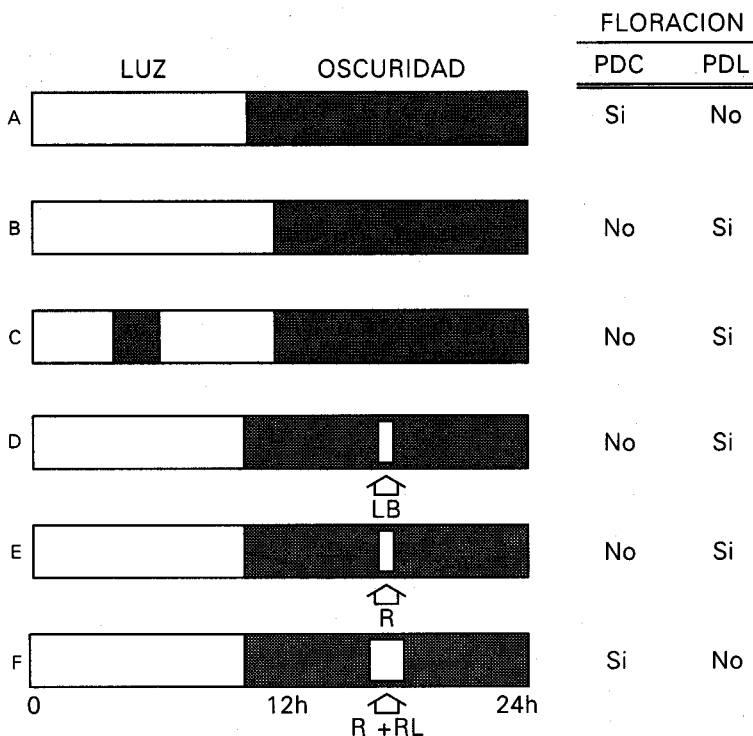


Fig. 10.1. Representación esquemática del mecanismo de inducción de la floración por la luz a través del sistema fitocromo (PDC, planta de día corto; PDL, planta de día largo). (Barceló y cols., 1992. Modificado).

En la figura 10.1 se ha representado esquemáticamente el mecanismo de inducción de la floración por la luz a través del sistema fitocromo. Durante períodos largos de oscuridad (Fig. 10.1A), el Pfr tendría tiempo de pasar a Pr. Como la forma activa del fitocromo es el Pfr, se supone que el significado del período largo de oscuridad es eliminar al Pfr. La falta de Pfr determina floración en PDC y ausencia de floración en PDL. Es decir el Pfr actuaría inhibiendo la floración en PDC (al desaparecer induciría la floración en estas plantas) y estimulando la floración en PDL (al desaparecer, estas plantas no florecerían).

Como la conversión en oscuridad es lenta, un período corto de oscuridad (Fig. 10.1B) no permite que el Pfr termine de convertirse en Pr. La persistencia del Pfr inhibe la floración en PDC, pero la estimula en PDL.

Cuando se sigue manteniendo el período corto de oscuridad, pero el período luminoso se interrumpe con un breve tiempo de oscuridad (Fig. 10.1C), el resultado es el mismo que en el caso anterior. El período corto de oscuridad si-

que siendo el factor decisivo y no permite que el Pfr llegue a convertirse en Pr, por lo que su presencia inhibe la floración en PDC y la estimula en PDL.

Si el período largo de oscuridad es interrumpido por unos minutos de luz blanca (LB) o de luz roja (R) (Fig. 10.1D y E), todo el Pr que hubiera se convierte rápidamente en Pfr. La presencia de esta forma del fitocromo inhibe la floración en PDC y la estimula en PDL.

Cuando el período de oscuridad largo es interrumpido por unos minutos de luz roja (R) seguidos por otros de luz rojo lejano (RL) (Fig. 10.1F), la cual anula el efecto de la luz roja, se permite que todo el Pfr pase a Pr, con lo que la floración se estimula en PDC y se inhibe en PDL.

En resumen, la forma activa del fitocromo (Pfr) actúa de distinta manera en diferentes plantas. En las plantas de día corto actúa inhibiendo la floración, mientras que en las plantas de día largo actúa promoviéndola.



Control hormonal de la floración

Aún hoy día, no se conocen con exactitud cuáles son los procesos que median entre los cambios de las dos formas del fitocromo, motivados por el estímulo fotoperiódico, y la diferenciación de los primordios florales en los meristemas.

Se sabe que la percepción del estímulo luminoso tiene lugar en las hojas, y que el estímulo se traslada hasta los ápices para inducir su diferenciación y originar los primordios florales.

En el «transporte» del estímulo luminoso desde las hojas hasta los ápices, se cree que puedan actuar una o varias sustancias químicas de naturaleza hormonal, aún no conocidas.

Según una hipótesis reciente, habría dos tipos de compuestos químicos implicados en la regulación del proceso de floración en las plantas: giberelinas y unas hipotéticas sustancias denominadas «antesinas». Las giberelinas, ampliamente extendidas en el reino vegetal, serían las hormonas fundamentales para el normal desarrollo de los tallos que portarán flores (etapa previa a la floración), mientras que las «antesinas» serían las sustancias que inducirían en realidad la floración.

Igualmente, según esta hipótesis, las giberelinas serían esenciales para la floración de plantas de día largo, en las que las «antesinas» nunca serían el

factor limitante; mientras que las «antesinas» lo serían para las plantas de día corto, que siempre contarían con la suficiente cantidad de giberelinas. Sin embargo, las «antesinas», en el caso hipotético de que existan, aún no se han hallado.

Vernalización

Es un hecho comprobado que no todas las plantas florecen cuando se las somete al fotoperíodo adecuado. En muchas especies vegetales, la temperatura influye decisivamente sobre la iniciación y desarrollo de los órganos reproductores.

La necesidad que presentan ciertas plantas de pasar por un período de frío para poder florecer, quedó demostrada cuando se comprobó que en la mayoría de las plantas bienales un tratamiento frío artificial seguido por condiciones de fotoperíodo y temperaturas adecuadas permitía la floración de la planta durante la primera temporada de su crecimiento. De esta manera, se puede hacer florecer una planta bienal en el mismo período de tiempo requerido para la floración de plantas anuales.

La *vernalización*, término empleado para describir este fenómeno, ha sido definido como la adquisición de la capacidad de florecer, o su aceleración, mediante la utilización de un tratamiento frío.

En sentido estricto, la vernalización es la promoción específica de la iniciación de la floración por un tratamiento frío previo durante la fase de semilla hidratada o de planta joven.

La vernalización es sólo un proceso inductivo que determina una aptitud para la floración, pero normalmente ésta sólo se manifiesta bajo las condiciones de fotoperíodo y temperaturas adecuadas.

Son muchas las plantas que precisan vernalización para poder florecer. Entre ellas se incluyen los cereales de invierno (se siembran en otoño, vegetan durante el invierno y espigan al año siguiente), la mayoría de las plantas bienales y un elevado número de plantas perennes.

El período frío invernal es esencial para los cereales de invierno. Si no lo sufren no espigan, o su floración es escasa, y por tanto la producción final se reduce considerablemente.

Muchas plantas bienales permanecen en estado vegetativo durante años cuando se las protege del frío invernal.

Las especies perennes que precisan vernalización deben pasar por un período frío cada invierno para poder florecer todos los años.

La duración del período de vernalización es muy variable ya que depende básicamente de la especie, e incluso de la variedad. Se suele medir en «días de frío» a los cuales tiene que estar sometida una planta para que pueda florecer.

Por otra parte, la necesidad de vernalización puede ser absoluta, como en muchas plantas bienales que no pueden florecer sin ella, o relativa, como en mu-

chas de las plantas anuales de hábito invernol, trigo (*Triticum aestivum*) y centeno (*Secale cereale*) entre otras, que responden cuantitativamente a la vernalización. En estas últimas plantas, la respuesta de floración es tanto más positiva cuanto mayor es el tiempo de vernalización. Así, la vernalización completa requiere unos cincuenta días de frío con temperaturas comprendidas entre -2 y 12°C (los óptimos de temperatura se sitúan entre 2 y 5°C).

En general, la respuesta de floración ante la vernalización depende de la temperatura usada y de la duración del período de vernalización. La combinación de temperatura y tiempo de exposición que resulta más eficaz para conseguir una respuesta máxima debe determinarse para cada especie vegetal.

Se suele considerar al ápice del tallo como la parte de la planta que responde inicialmente al tratamiento frío. Al parecer, el ápice caulinar es el punto de percepción de la vernalización, y el estímulo es transportado a las otras partes de la planta.

Sin embargo, se ha comprobado que los tejidos vegetales jóvenes aislados de hojas, tallos y raíces pueden ser vernalizados. Si se los somete a un tratamiento frío, las plantas regeneradas a partir de ellos florecen normalmente. Es por ésto que se ha llegado a la conclusión de que para la percepción de la vernalización es necesaria la presencia de células en división, sin importar cuál sea su localización en la planta. En principio, cualquier tejido de la planta en fase de división celular es un punto de percepción potencial de la vernalización. Una vez que el tejido ha recibido el estímulo vernalizador, la inducción es ya permanente. Es decir las células originadas a partir de células vernalizadas mantienen siempre la vernalización. También los embriones de las semillas pueden ser vernalizados.

El efecto inductor de la vernalización puede ser revertido por un tratamiento inmediato posterior, a altas temperaturas (próximas a 30°C). Este efecto se conoce como desvernalización y es tanto más intenso cuanto más corto haya sido el tratamiento frío.

Control hormonal de la vernalización

Desde hace varios años, se ha especulado mucho sobre la existencia de una sustancia con actividad específica en la vernalización, la hipotética «vernalina». Dicho compuesto provocaría la floración en plantas vernalizadas.

Hoy en día, aún no se ha demostrado la existencia fisiológica de la «vernalina». Hasta el momento no se ha encontrado un esquema molecular de los posibles cambios desencadenados por la vernalización para inducir la floración. Pero los datos obtenidos parecen sugerir que la vernalización es un verdadero proceso metabólico más que un simple mecanismo físico por el frío.

Algunos reguladores de crecimiento influyen sobre las necesidades de vernalización de las distintas especies vegetales. Así, el ácido giberélico (GA_3) in-

duce tanto la formación de tallos como la floración en plantas que precisan vernalización, como la remolacha (*Beta vulgaris*).

En general, en algunas especies de desarrollo invernal o en algunas plantas bienales, ciertas giberelinas inducen el entallamiento, la floración o ambos procesos, sin necesidad de que la planta tenga que pasar por un período de frío (Fig. 10.2).



Fig. 10.2. Inducción de la floración en plantas de zanahoria (*Daucus carota*) por tratamiento con frío o por la adición de giberelinas: A, planta sin tratamiento frío y sin adición de giberelinas (control); B, planta sin tratamiento frío pero con adición de giberelinas; C, planta con tratamiento frío y sin adición de giberelinas. (Lang, 1957. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 43: 709-713).

Vernalización y fotoperíodo

Uno de los numerosos puntos oscuros de la vernalización es su interacción con los requerimientos de fotoperíodo.

Aunque en muchas plantas, y en especial las de día largo, parece estar asociada la necesidad de vernalización con la de fotoperíodo (Fig. 10.3), no se conocen aún con exactitud qué relación existe entre la inducción de la floración por vernalización y su inducción por fotoperíodo.

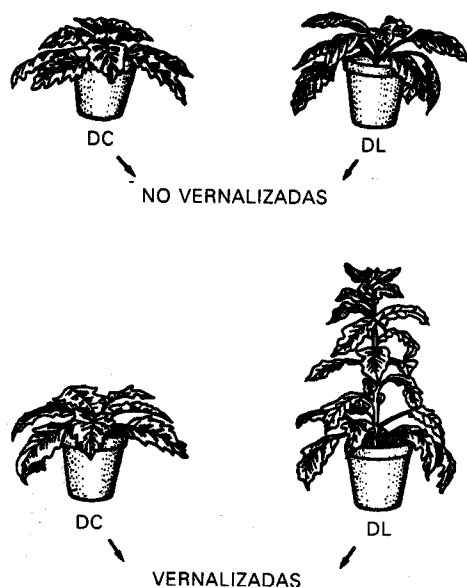


Fig. 10.3. Relación entre vernalización y fotoperíodo en una planta bienal (DC, día corto; DL, día largo).

Bibliografía

- BENZIER, G. 1985. *The Physiology of Flowering*. 3 vols. CRC Press, New York.
- KENDRICK, R.E. y KRONENBERG, G.H.M. (Eds.) 1986. *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- THOMAS, B. y VINCE-PRUE, D. 1984. Juvenility, Photoperiodism and Vernalization. En: M.B. WILKINS (Ed.), *Advanced Plant Physiology*, Pitman Publishing, London.
- VINCE-PRUE, D., BRYAN, Th. y COCKSHULL, K.E. (Eds.) 1984. *Light and the Flowering Process*. Academic Press, London.

Introducción

Las semillas proceden de los primordios o rudimentos seminales de la flor, una vez fecundados y maduros (Fig. 11.1). Su función es la de dar lugar a un nuevo individuo, perpetuando y multiplicando la especie a la que pertenecen. La semilla consta esencialmente de un *embrión* (formado por un eje embrionario y uno, dos o varios cotiledones), una provisión de *reservas nutritivas*, que pueden almacenarse en un tejido especializado (albumen o endospermo) o en el propio embrión, y una *cubierta seminal* que recubre y protege a ambos (Fig. 11.2).

La semilla es, en general, la fase de la vida de la planta que está mejor adaptada para resistir las condiciones ambientales adversas. La semilla es, además, uno de los más eficaces elementos de dispersión de la especie, tanto en el tiempo como en el espacio.

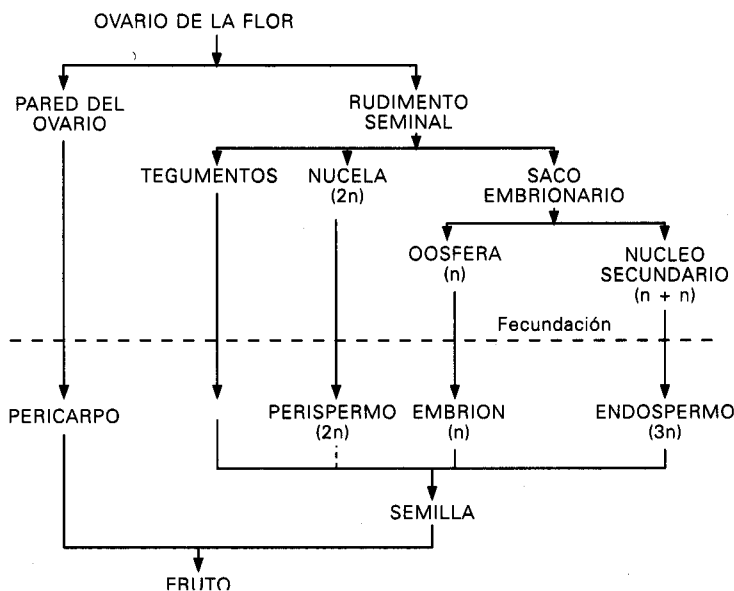


Fig. 11.1. Origen de los distintos elementos que constituyen la semilla y el fruto. Los tegumentos protegen el primordio o rudimento seminal. La nucela es la parte interna del rudimento seminal, rodeada por los tegumentos, en la cual se contiene el saco embrionario. La doble fecundación de las Angiospermas genera un núcleo secundario (a partir de los núcleos polares y un gameto masculino) y un cigoto. Perispermo es el tejido reservante de origen nucelar que se encuentra en algunas semillas. En cada caso se indica la dotación cromosómica: n, haploide; 2n, diploide; 3n, triploide (COME, 1970. Modificado).

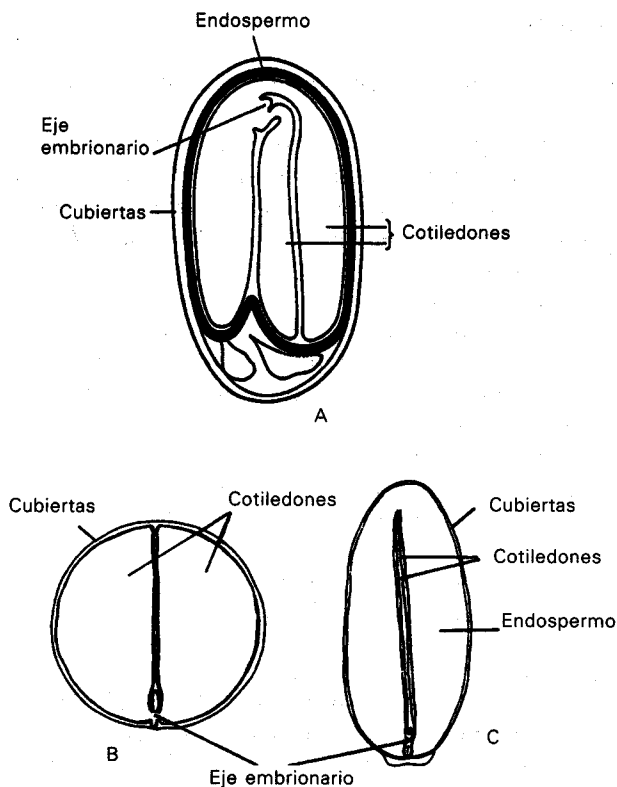


Fig. 11.2. Estructura de distintos tipos de semillas: A, *Capsella bursa-pastoris*; B, guisante (*Pisum sativum*); C, ricino (*Ricinus communis*).

Cuando las condiciones de temperatura, humedad y aireación son las adecuadas, la semilla germinará, dando origen, tras una serie de acontecimientos metabólicos, a una joven plántula.

En tanto no se den las condiciones adecuadas para la germinación, la semilla se mantendrá latente durante un período variable de tiempo, que puede ser muy largo, hasta que llegado un momento, pierde su capacidad de germinar. La longevidad de las semillas (tiempo durante el cual mantienen su viabilidad o capacidad de germinar) depende de la especie y de las condiciones de conservación.

Ocurre a veces, sin embargo, que al colocar semillas viables en condiciones aparentemente favorables para la germinación, ésta no se produce. Se dice entonces que las semillas presentan *dormición*. La dormición se debe a la presencia de factores limitantes de muy diversos tipos (ver capítulo 12).

Maduración de semillas

La madurez de las semillas puede definirse desde el punto de vista morfológico o desde el fisiológico.

La *madurez morfológica* se corresponde con el desarrollo completo de las distintas estructuras que constituyen la semilla, dándose en general por concluida cuando el embrión alcanza su máximo desarrollo. La madurez morfológica está también relacionada, a menudo, con la deshidratación de los diferentes tejidos que forman la semilla.

En general, la madurez morfológica se suele alcanzar sobre la misma planta, pero existen, sin embargo, algunas especies donde la dispersión de las semillas o diseminación tiene lugar antes de que se alcance: así ocurre en las semillas de *Ginkgo biloba* o de muchas orquídeas, que presentan embriones muy rudimentarios, apenas diferenciados.

Para que la semilla madure tiene que ser morfológicamente madura. Pero incluso cuando han alcanzado este tipo de madurez, muchas semillas pueden seguir siendo incapaces de germinar porque necesitan experimentar aún una serie de transformaciones fisiológicas. Estas no se manifiestan por ningún cambio morfológico externo pero son imprescindibles para que se produzca la germinación, siempre en el supuesto de que se den las condiciones ambientales favorables para ello.

La *madurez fisiológica* puede alcanzarse al mismo tiempo que la morfológica, lo que ocurre normalmente en las semillas de especies cultivadas, o bien puede haber una diferencia de semanas, meses y hasta años entre ambas.

Lo más corriente es que la madurez fisiológica implique la pérdida de sustancias inhibitoras de la germinación o la acumulación de sustancias promotoras. En general supone reajustes en el equilibrio hormonal de la semilla y/o en la sensibilidad de sus tejidos para las distintas sustancias activas.

Concepto y fases del proceso de germinación

Como unidad de reproducción sexual por excelencia en las plantas superiores, la semilla es la encargada de propagar la especie y dispersarla, tanto en el tiempo como en el espacio. En concordancia con tales objetivos, la mayor parte de las semillas son capaces de permanecer, durante largos períodos de tiempo, en un estado en el que las actividades vitales se reducen al mínimo, en espera de unas condiciones ambientales favorables que permitan la germinación.

La recuperación de la actividad biológica por parte de la semilla constituye precisamente el *proceso de germinación*.

Se considera que una semilla ha germinado en el momento que ha originado una plántula capaz de convertirse a su vez, bajo condiciones externas favorables, en una planta adulta productora de nuevas semillas. Esta definición de

la germinación, válida desde el punto de vista agronómico, no contempla, sin embargo, los complejos acontecimientos metabólicos que tienen lugar durante el proceso.

Una definición algo más precisa que la anterior es la que considera a la germinación como el proceso que comienza con la rehidratación de los diferentes tejidos que constituyen la semilla y termina con el inicio del crecimiento de la radícula.

Como regla práctica, se considera que una semilla ha germinado cuando su radícula atraviesa la cubierta seminal. En el caso de embriones desnudos, la germinación vendría indicada por el inicio de la elongación de la radícula.

El problema se complica con ciertas semillas, en las que la emergencia de la radícula no es el primer acontecimiento morfológico que tiene lugar tras la rehidratación. En estos casos hay que considerar otros criterios para definir la germinación, como por ejemplo la emergencia del coleoptilo en granos de cereales, o la obtención de plántulas normales.

Tras la rehidratación de la semilla, aumenta considerablemente la actividad específica de numerosos enzimas relacionados directamente con el proceso de germinación. En determinados casos, este aumento de la actividad enzimática puede ser útil como criterio de germinación.

La germinación es, en realidad, el resultado de una serie de acontecimientos metabólicos que van sucediéndose de forma escalonada desde la absorción de agua por parte de la semilla, hasta que se inicia el crecimiento de la radícula. Normalmente se distinguen en el proceso de germinación tres *fases* sucesivas (Fig. 11.3):

- a) *Fase de hidratación*. Se corresponde con una intensa absorción de agua por los distintos tejidos que forman la semilla. Por lo general, va acompañada de un aumento proporcional en la actividad respiratoria (fase 1 de la figura 11.3).
- b) *Fase de germinación*. Se corresponde con el verdadero proceso de germinación. Durante esta fase tienen lugar en la semilla profundas transformaciones metabólicas que preparan el camino para la fase siguiente de crecimiento y son, por tanto, imprescindibles para el normal desarrollo de la plántula. En esta fase, se reduce considerablemente la absorción de agua por la semilla (fase 2 de la figura 11.3).
- c) *Fase de crecimiento*. Representa la última etapa del proceso de germinación y se corresponde con la iniciación en la semilla de cambios morfológicos visibles, en concreto con la elongación de la radícula. Fisiológicamente, esta fase se caracteriza por un constante incremento de la absorción de agua y de la actividad respiratoria (fase 3 de la figura 11.3).

En resumen, tanto la actividad respiratoria como la absorción de agua por la semilla son crecientes en la primera fase, se estabilizan en la segunda, y vuelven a aumentar en la última de las fases del proceso de germinación (Fig. 11.3 y 11.4).

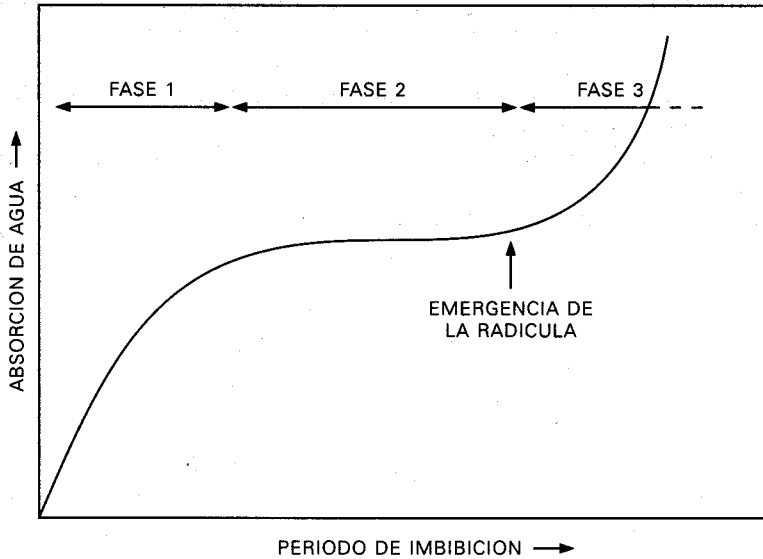


Fig. 11.3. Absorción de agua por la semilla, medida a través del incremento en peso fresco, durante el proceso de germinación. Explicación de las fases en el texto.

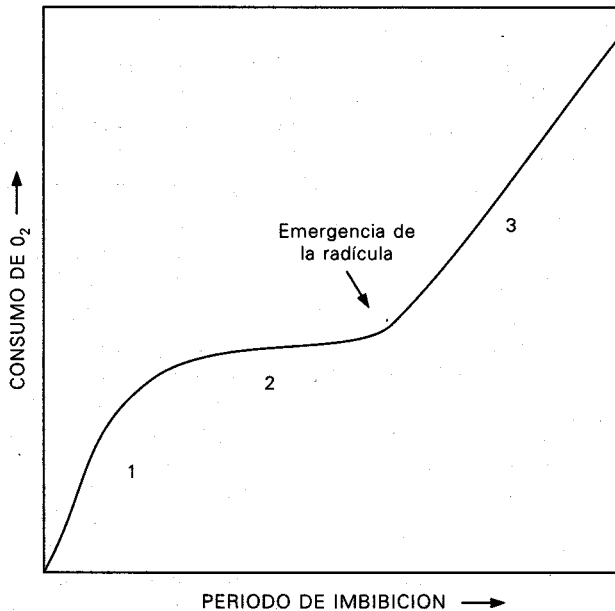


Fig. 11.4. Consumo de oxígeno por el embrión de la semilla durante el proceso de germinación. Explicación de las fases en el texto.

Mientras que hasta la segunda fase de la germinación los procesos son en gran parte reversibles, a partir de la fase de crecimiento se entra en una situación fisiológica irreversible, de tal manera que una semilla que haya superado la fase de germinación tiene sólo dos posibilidades: pasar a la fase de crecimiento y dar lugar a una plántula, o morir.

En general, un período de tiempo corto entre el comienzo de la rehidratación y la emergencia de la radícula, se suele considerar como un carácter adaptativamente favorable dentro de la especie.

Factores que intervienen en la germinación

Para que una semilla germine, es preciso que concurren una serie de condiciones externas favorables. Los factores externos más importantes que influyen en el proceso de germinación son: *humedad, temperatura y aireación*.

Humedad

Para que la semilla vuelva a un metabolismo activo es necesario que sus tejidos se rehidraten. Para ello, la semilla debe estar en contacto físico con agua en estado líquido. Aunque podría absorber una parte del vapor de agua de la atmósfera circundante, en la mayor parte de los casos, la cantidad de agua sería insuficiente para promover la germinación.

En la mayor parte de las semillas, un exceso de agua es desfavorable para la germinación ya que dificulta la llegada de oxígeno hasta el embrión.

Hasta el momento en el que la radícula asoma al exterior, el agua llega al embrión a través de las paredes celulares de la cubierta seminal. La penetración del agua tiene lugar a favor de un gradiente de potencial hídrico, ya que el de la semilla es muy bajo.

Temperatura

La temperatura es un factor decisivo en el proceso de germinación. Su efecto se debe a su capacidad para influir sobre los enzimas que regulan la velocidad de las reacciones bioquímicas que ocurren en la semilla tras su rehidratación. Así, del mismo modo que la actividad de cada enzima tiene lugar entre un máximo y un mínimo de temperatura, existiendo un óptimo intermedio, en el proceso de germinación pueden establecerse unos límites similares.

La temperatura mínima sería aquella por debajo de la cual la germinación no se produce, y la máxima aquella por encima de la cual se anula igualmente el proceso. La temperatura óptima, intermedia entre ambas, puede definirse como la más adecuada para conseguir el mayor porcentaje de germinación en el menor tiempo posible.

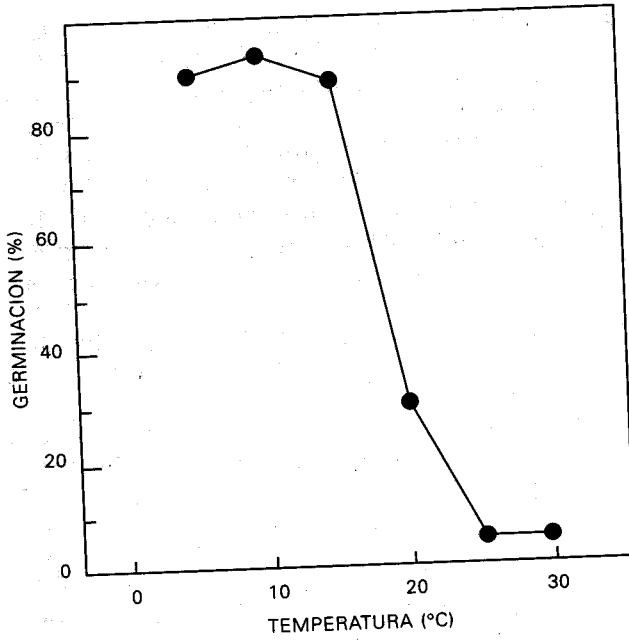


Fig. 11.5. Efecto de la temperatura sobre la germinación de granos de trigo (*Triticum aestivum*) (BRYANT, 1985. Modificado).

Las temperaturas compatibles con la germinación varían mucho de unas especies a otras (Fig. 11.5). Sus límites suelen ser muy estrechos en semillas de especies adaptadas a hábitats muy concretos, y más amplios en semillas de especies con una amplia distribución ecológica. Las semillas de especies tropicales suelen germinar mejor a temperaturas elevadas, superiores a 25°C, mientras que las semillas de especies originarias de zonas frías germinan mejor a temperaturas bajas, como 5-15°C. En general, las semillas de especies originarias de la zona mediterránea germinan preferentemente a temperaturas comprendidas entre 15 y 20°C.

Por otra parte, el óptimo térmico de la fase de germinación, no tiene que coincidir necesariamente con el de la fase de crecimiento. El efecto global de las temperaturas alternas (ciclo día-noche), generalmente positivo, correspondería a la resultante de su acción sobre estas dos etapas de la germinación. Así, unas temperaturas estimularían la fase de germinación y otras la fase de crecimiento.

Oxígeno

La aireación es necesaria para que una semilla germine, pues el embrión necesita disponer del oxígeno suficiente para la obtención de la energía imprescindible para mantener sus actividades metabólicas.

La mayor parte de las semillas germinan perfectamente en una atmósfera normal, con un 21% de oxígeno. Sin embargo, las semillas de especies que viven en medios acuáticos o encharcados, donde el oxígeno escasea, germinan mejor si la concentración de este gas es baja (entre el 5 y el 10%).

Para que la germinación tenga lugar, el oxígeno disuelto en el agua de imbibición debe poder llegar hasta el embrión. Es por ésto que algunos elementos químicos o estructurales presentes, a veces, en la cubierta seminal (compuestos fenólicos, capas mucilaginosas, macroesclereidas, etc.) capaces de reducir la difusión del O_2 pueden llegar a ser verdaderos obstáculos para la germinación de la semilla.

Por otra parte, hay que tener en cuenta que a medida que aumenta la cantidad de agua puesta a disposición de la semilla, disminuye la cantidad de oxígeno que llega al embrión.

La temperatura afecta, por un lado, a la velocidad de consumo de oxígeno por el embrión, y modifica inversamente, por otro, la solubilidad del oxígeno en el agua que absorbe la semilla.

Metabolismo de la germinación

Los procesos metabólicos relacionados con la germinación que han sido más estudiados son la *respiración* y la *movilización de sustancias de reserva*.

Respiración

En las semillas rehidratadas son funcionales tres rutas respiratorias: *glucólisis*, *ciclo de Krebs* y *vía de las pentosas-fosfato*. Estos tres procesos metabólicos generan distintos compuestos intermedios y, fundamentalmente, gran cantidad de energía química en forma de ATP.

Durante la germinación, en el proceso de consumo de oxígeno por la semilla, hay que distinguir tres fases: la primera se caracteriza por un aumento brusco de la respiración, debido principalmente a la activación y síntesis de enzimas respiratorios; la segunda por una estabilización en el intercambio gaseoso; y la tercera viene determinada por un segundo incremento de la intensidad respiratoria, más o menos coincidente con la emergencia de la radícula (Fig. 11.4).

Movilización de sustancias de reserva

Tras la hidratación de los distintos tejidos que forman la semilla, tiene lugar en ellos una serie de reacciones metabólicas de hidrólisis que transforman las sustancias nutritivas de reserva en moléculas más sencillas y asequibles para el embrión.

Estas reacciones son catalizadas por enzimas hidrolíticos específicos, cuya actividad biológica se incrementa notablemente durante el proceso de germinación, en parte por la activación de enzimas preexistentes, pero sobre todo por la síntesis de nuevas moléculas enzimáticas.

- a) *Glúcidos*. El almidón es la principal reserva energética para la mayoría de las semillas. En el proceso de degradación del almidón en moléculas de glucosa intervienen varios enzimas, entre los que destaca la α -amilasa. La degradación del almidón se incrementa progresivamente durante el proceso de germinación, primero lentamente, y luego de una forma más rápida que termina con la práctica desaparición del polisacárido (Fig. 11.6).
- b) *Lípidos*. La principal reserva de lípidos de las semillas son los triglicéridos. En la degradación de estas biomoléculas participan fundamentalmente las lipasas, que rompen los enlaces éster y liberan glicerol y ácidos grasos (Fig. 11.6). Tanto el glicerol como los ácidos grasos pueden oxidarse hasta generar acetil-CoA como producto final. El acetil-CoA se incorpora al ciclo de Krebs para oxidarse hasta CO_2 y H_2O , generándose una importante cantidad de energía en forma de ATP. En numerosas semillas, el acetil-CoA puede ser utilizado para producir glúcidos. La conversión de grasas en azúcares es un proceso muy importante en la germinación de semillas de especies oleaginosas.
Los glúcidos y los lípidos son, generalmente, las fuentes más importantes de la energía que necesitará el embrión para iniciar su desarrollo.
- c) *Proteínas*. En algunas semillas, las proteínas constituyen la principal fuente de reserva energética. Los enzimas que hidrolizan las proteínas hasta aminoácidos libres son proteasas. En los granos de los cereales las proteínas de reserva están localizadas en los gránulos de aleurona, acumulados, a su vez, en una capa de células que rodea al endospermo (capa de aleurona) (Fig. 11.8). En las semillas de dicotiledóneas, la degradación de las proteínas de reserva se corresponde, generalmente, con una acumulación de aminoácidos libres en los cotiledones (Fig. 11.6).
- d) *Ácidos nucleicos*. La replicación del DNA suele ser un fenómeno relativamente tardío en el proceso de germinación, pues se inicia después de que haya tenido lugar la síntesis de suficiente cantidad de proteínas. Es obvio que en la codificación de éstas ha intervenido un DNA preexistente, formado durante las fases de maduración de la semilla (Fig. 11.7). En cuanto al RNA, se ha comprobado que en las semillas se produce un considerable incremento en la síntesis de RNA mensajero con anterioridad al importante incremento de la actividad de los enzimas hidrolíticos que intervienen en el proceso de germinación (Fig. 11.7).

El conocimiento de los distintos aspectos relacionados con el metabolismo de semillas es fundamental sobre todo en aquellas especies con utilidad industrial. Un ejemplo característico es la obtención de malta en las primeras etapas

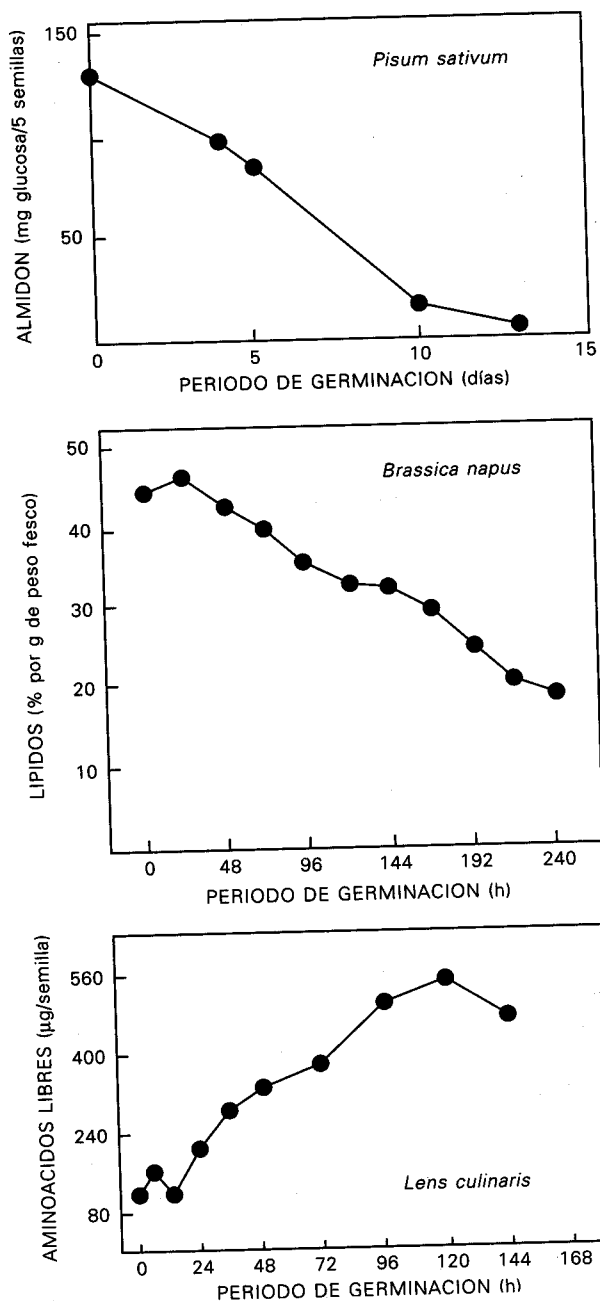


Fig. 11.6. Variaciones en el contenido de almidón, lípidos y aminoácidos libres en el proceso de germinación de semillas de guisante (*Pisum sativum*), nabo (*Brassica napus*) y lenteja (*Lens culinaris*) (Varios autores. Modificado).

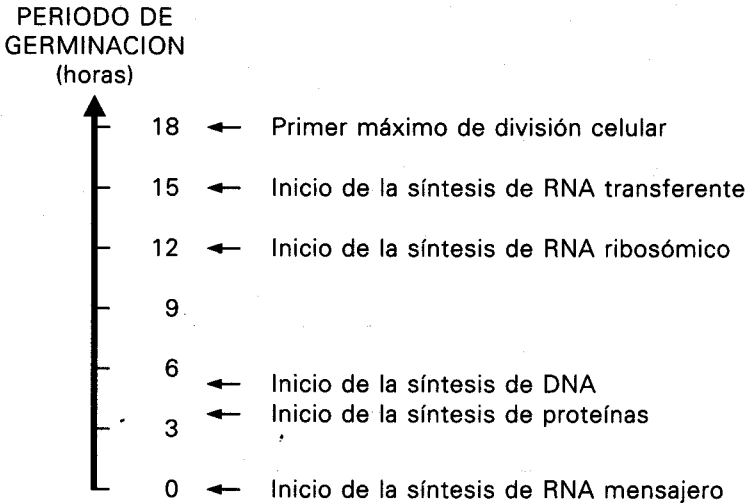


Fig. 11.7. Secuencia temporal de la inducción de algunos procesos metabólicos importantes durante la germinación de granos de trigo (*Triticum aestivum*) (VILLIERS, 1979. Modificado).

del proceso de fabricación de la cerveza. El malteado de los granos de cebada (*Hordeum vulgare*) tiene como objetivo principal la hidrólisis de las reservas nutritivas de las células del endospermo mediante la activación de los enzimas hidrolíticos correspondientes.

Fisiología de la germinación en cereales

En los frutos monospermos de los cereales (cariópsides), el embrión está conectado con el endospermo a través del escutelo derivado de la transformación de su cotiledón único. Debajo de la cubierta seminal, que está soldada al pericarpo, hay una o varias capas de células ricas en proteínas (células de aleurona), que constituyen la denominada capa de aleurona. Estas células forman parte del endospermo y tienen un papel fundamental en la germinación de los cereales.

Los principales acontecimientos metabólicos relacionados con el proceso de germinación en los granos de los cereales son los siguientes (Fig. 11.8):

- El embrión, una vez rehidratado, libera giberelinas que se difunden hacia el endospermo a través del escutelo.
- Las giberelinas alcanzan las células de aleurona, donde inducen la producción de enzimas hidrolíticos, al desreprimir los genes que codifican dichos enzimas.

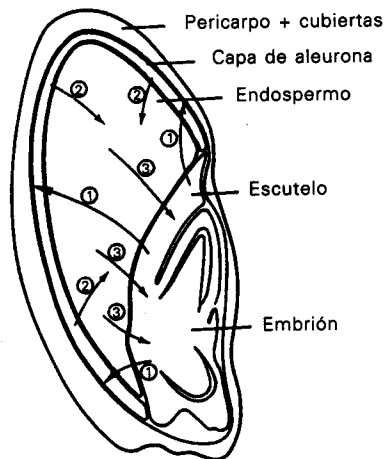


Fig. 11.8. Principales acontecimientos metabólicos en el proceso de germinación de un grano de cereal: 1, el embrión hidratado libera giberelinas que alcanzan las células de aleurona; 2, difusión hacia el endospermo de los enzimas hidrolíticos producidos en la capa de aleurona; 3, hidrólisis del almidón con producción de glucosa, la cual por difusión termina alcanzando el embrión.

- c) Entre los enzimas hidrolíticos sintetizados se encuentra la α -amilasa, la cual se difunde hacia el endospermo para liberar en éste glucosa a partir del almidón.
- d) Las moléculas de glucosa liberadas alcanzan por difusión el embrión y le sirven a éste como fuente de energía metabólica (ATP).
- e) Los restantes enzimas hidrolíticos degradan del mismo modo las proteínas, los lípidos y los ácidos nucleicos, dando lugar a aminoácidos, ácidos grasos más glicerol y nucleótidos, respectivamente.
- f) De esta manera es como el embrión dispone de las moléculas estructurales necesarias para iniciar la síntesis de sus propias biomoléculas, así como el aporte necesario de energía.
- g) Con todo lo necesario, el embrión inicia las divisiones mitóticas, el crecimiento celular y la diferenciación de las células que se van originando. El conjunto coordinado de todos estos procesos convierte al embrión en una joven plántula.

Germinación hipogea y epigea

Con respecto a la posición que asumen los cotiledones en relación al sustrato, la germinación puede ser de dos tipos: *hipogea* y *epigea*.

Germinación hipogea

Los cotiledones permanecen enterrados, y únicamente la plúmula supera el nivel del suelo. En las semillas con germinación hipogea el alargamiento del hipocotilo (porción del eje de la plántula comprendido entre la radícula y el punto de inserción de los cotiledones) es prácticamente nulo (Fig. 11.9).

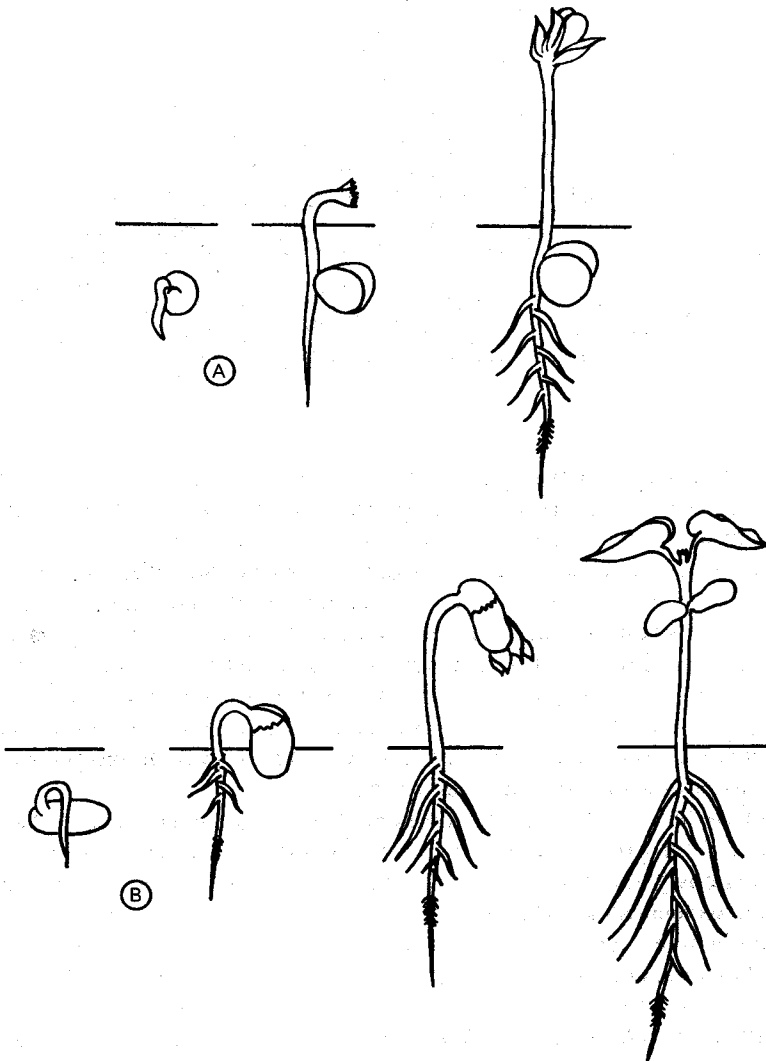


Fig. 11.9. Germinación hipogea en guisante (*Pisum sativum*)(A) y epigea en judía (*Phaseolus vulgaris*)(B).

El alargamiento del epicotilo (entrenado del eje de la plántula situado inmediatamente por encima del punto de inserción de los cotiledones y por debajo de la primera o primeras hojas) lleva a la yema apical por encima del nivel del suelo.

Son por tanto hojas, no cotiledones, los primeros órganos fotosintetizadores de la plántula. Presentan germinación hipogea, entre otras, las semillas de trigo (*Triticum aestivum*), maíz (*Zea mays*), cebada (*Hordeum vulgare*), guisante (*Pisum sativum*), haba (*Vicia faba*) y robles (*Quercus*).

Germinación epigea

El alargamiento del hipocotilo lleva los cotiledones y la yema apical por encima del nivel del suelo (Fig. 11.9). Una vez en el exterior, en los cotiledones se diferencian cloroplastos, que los transforman en los primeros órganos fotosintetizadores de la plántula. A continuación comienza a desarrollarse el epicotilo.

Presentan germinación epigea, entre otras especies, las semillas de cebolla (*Allium cepa*), ricino (*Ricinus communis*), judía (*Phaseolus vulgaris*), lechuga (*Lactuca sativa*) y mostaza blanca (*Sinapis alba*).

Longevidad de semillas

Mientras que las semillas de los arces (*Acer*) o los chopos (*Populus*) permanecen viables sólo unas pocas semanas, las de muchas leguminosas con cubiertas duras pueden conservar su capacidad germinativa y mantenerse, por tanto, vivas durante períodos de hasta 150 ó 200 años. Cifras medias para la vida de una semilla podrían situarse entre 5 y 25 años.

Las causas que llevan a las semillas a perder su viabilidad con el tiempo son muy variadas. En general, las semillas no mueren porque agoten sus reservas nutritivas sino que, muy por el contrario, conservan la mayor parte de éstas cuando ya han perdido su capacidad germinativa.

La longevidad de una semilla será mayor cuanto menos activo sea su metabolismo. A su vez, este metabolismo retardado origina toda una serie de productos tóxicos y anormales que al acumularse en las semillas, determinan a la larga efectos letales para el embrión.

Para incrementar la longevidad de una semilla, bastará con frenar aún más su metabolismo, con el fin de retrasar al máximo la acumulación de sustancias tóxicas. Esto se puede lograr bajando la temperatura y/o deshidratando aún más la semilla (Fig. 11.10). Las semillas conservadas a bajas temperaturas viven siempre mucho más tiempo que las conservadas a temperatura ambiente. Este hecho resulta lógico si pensamos que las temperaturas bajas dan lugar a un metabolismo mucho más lento.

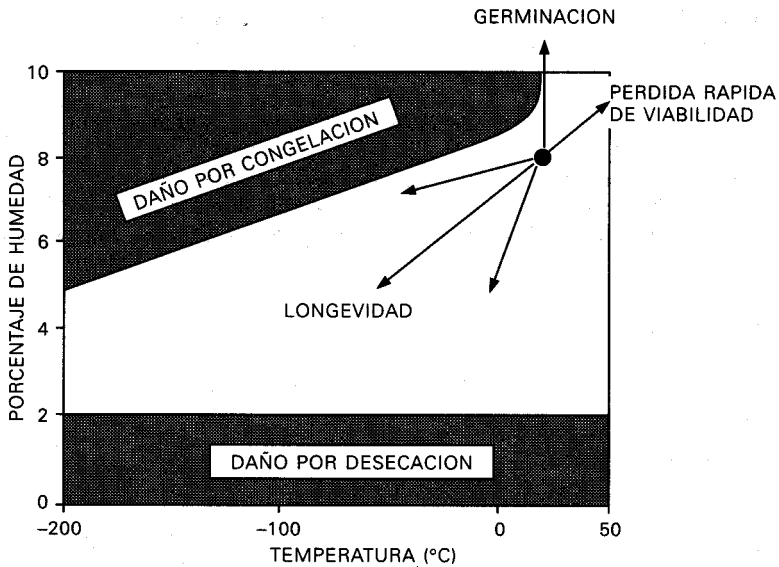


Fig. 11.10. Influencia de la temperatura y de la humedad en la vida de las semillas. El círculo negro corresponde a las condiciones de 20°C de temperatura y 8-10% de humedad (GOMEZ-CAMPO, 1976. *Arabidopsis Informatim Service*, 13: 18-21. Modificado).

Las semillas desecadas viven también mucho más tiempo que las que han sido conservadas con su humedad normal. La extracción de humedad también tiene sus límites, pues por debajo del 2-3% se afecta ya al agua de constitución de la semilla, lo que será ya claramente perjudicial para la misma.

Por otra parte, el genotipo está siempre en el fondo de este problema, se detecte o no algún factor intermedio responsable. Así, hay variedades de arroz (*Oryza sativa*) y de maíz (*Zea mays*), cuyas semillas envejecen más deprisa que las de otras.

Se deduce de todo lo anterior que, para alargar más tiempo la vida de una semilla, convendrá mantenerla seca y a baja temperatura y, posiblemente, reducir al mínimo la presencia de oxígeno en el medio de conservación.

Bibliografía

- BARTON, L.V. 1961. *Seed Preservation and Longevity*. Interscience, New York.
- BEWLEY, J.D. y BLACK, M. 1982. *Physiology and Biochemistry of Seeds*. Springer Verlag, Berlin.
- BEWLEY, J.D. y BLACK, M. 1985. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York.

- BRYANT, J.A. 1985. *Seed Physiology*. Edward Arnold Publishers, London.
- COME, D. 1970. *Les Obstacles à la Germination*. Editions Masson, Paris.
- KHAN, A.A. 1977. *Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. North Holland, Amsterdam.
- MAYER, A.M. y POLJAKOFF-MAYBER, A. 1975. *The Germination of Seeds*. Pergamon Press, Oxford.
- MURRAY, D.R. 1984. *Seed Physiology*. Academic Press, London.
- ROBERTS, E.H. 1972. *Viability of Seeds*. Chapman and Hall, London.
- VILLIERS, T.A. 1979. *Repos y Supervivencia en las Plantas*. Ediciones Omega, Barcelona.

Introducción

En todas las plantas experimentan en algún momento de su ciclo vital periodos durante los cuales su crecimiento queda temporalmente suspendido o es notablemente retardado. Este fenómeno ha sido extensamente estudiado sobre todo en semillas y yemas, partes de la planta relacionadas tanto con su propagación como con la continuidad de su desarrollo.

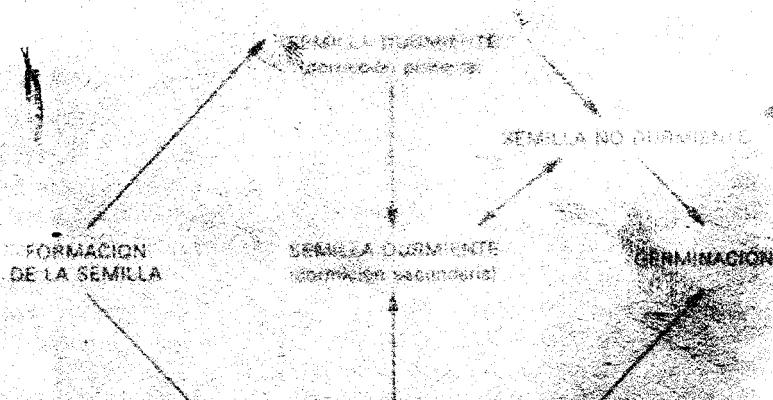
INDICE

1. Dormición de semillas

La dormición de semillas (o latencia) se define como el estado en el cual una semilla viable no germina aunque se la coloque en condiciones normalmente adecuadas para hacerlo, es decir aunque se encuentre bajo una temperatura, humedad y concentración de oxígeno apropiadas.

La semilla es una unidad especialmente adaptada para la dispersión en el espacio, por tanto cualquier mecanismo que tienda a posponer, diferir o retardar la germinación en el tiempo, facilitará una máxima dispersión en el espacio. Pero también la dispersión en el tiempo tiene, por sí misma, un alto valor ecológico. Así, la población de semillas que produce una planta en un año sufre en la mayoría de los ambientes riesgos mucho mayores si germina toda a la vez que si lo hace de forma gradual en varios años sucesivos.

También la dormición de semillas tiene muchas veces un importante valor ecológico y adaptativo, al estar los mecanismos que la producen más o menos ligados a factores que influyen decisivamente en el desarrollo posterior del vegetal.



Introducción

Casi todas las plantas experimentan en algún momento de su ciclo vital períodos durante los cuales su crecimiento queda temporalmente suspendido o por lo menos retardado. Este fenómeno ha sido extensamente estudiado sobre todo en semillas y yemas, partes de la planta relacionadas tanto con su propagación como con la continuidad de su desarrollo.

Dormición de semillas

La *dormición* (también llamada *latencia* o *letargo*) se define como el estado en el cual una semilla viable no germina aunque se la coloque en condiciones normalmente adecuadas para hacerlo, es decir aunque se la incube bajo una temperatura, humedad y concentración de oxígeno idóneas.

La semilla es una unidad especialmente adaptada para la dispersión de la especie, por tanto cualquier mecanismo que tienda a posponer, diferir o escalar la germinación en el tiempo, facilitará una máxima dispersión en el espacio. Pero también la dispersión en el tiempo tiene, por sí misma, un alto valor evolutivo. Así, la población de semillas que produce una planta en un año sufrirá en la mayoría de los ambientes riesgos mucho mayores si germina toda a la vez que si lo hace de forma gradual en varios años sucesivos.

También la dormición de semillas tiene muchas veces un importante valor ecológico y adaptativo, al estar los mecanismos que la producen más o menos ligados a factores que influyen decisivamente en el desarrollo posterior del vegetal.

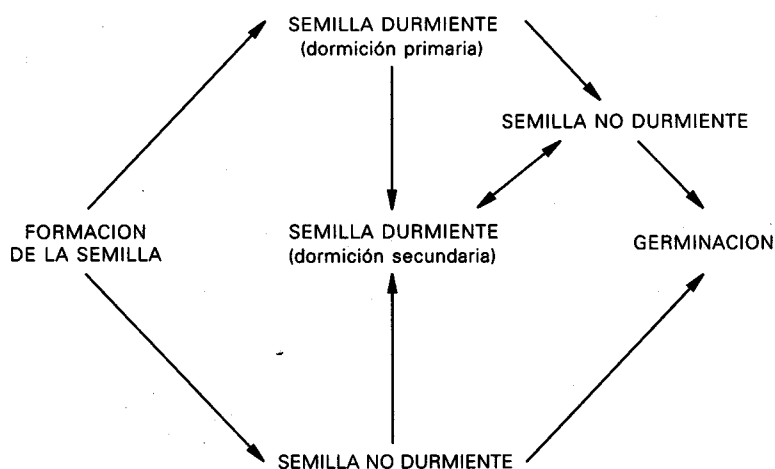


Fig. 12.1. Representación esquemática de los diferentes estados por los que puede pasar una semilla (BEWLEY y BLACK, 1982. Modificado).

Las principales causas fisiológicas que pueden determinar la dormición de una semilla son las siguientes:

- Inmadurez del embrión.
- Restricciones mecánicas para el desarrollo del embrión.
- Impermeabilidad de las cubiertas seminales al agua y/o al oxígeno.
- Presencia de sustancias inhibitoras en diferentes tejidos de la semilla.
- Requerimientos especiales de luz y/o temperatura.

El estado durmiente primario, se establece, en su caso, durante el período de formación de la semilla. En el desarrollo posterior pueden darse diferentes alternativas que incluyen posibles dormiciones secundarias (Fig. 12.1).

Tipos de dormición de semillas

Simplificando al máximo lo expuesto anteriormente se pueden establecer dos categorías fundamentales de dormición de semillas:

- a) Dormición impuesta por las cubiertas seminales.
- b) Dormición embrionaria.

En el primer caso, la dormición se manifiesta solamente en la semilla intacta y el embrión aislado puede germinar con normalidad. La escarificación (eliminación total o parcial de las cubiertas seminales) suele ser, por tanto, suficiente para conseguir la germinación.

En el segundo caso, el embrión es durmiente en sí mismo, de manera que la eliminación de las cubiertas no permite la germinación.

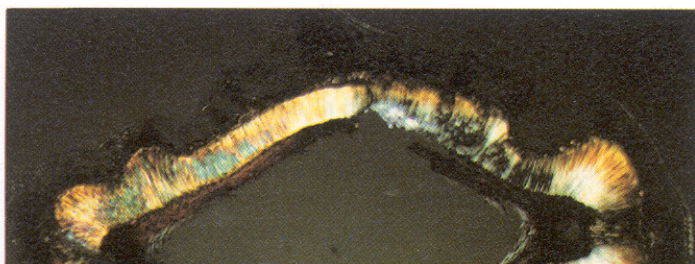
Dormición impuesta por las cubiertas seminales

Los mecanismos por los cuales las cubiertas seminales imponen la dormición son los siguientes:

- a) *Interferencia con la captación de agua.* La presencia de cubiertas impermeables al agua es una de las causas más comunes de dormición de semillas. Sólo cuando, con el transcurso del tiempo, vayan cediendo las causas de la impermeabilidad, la semilla podrá estar en condiciones de germinar. Las cubiertas seminales impermeables (en mayor o menor grado) al agua es una característica de ciertas especies e incluso de ciertas familias de plantas (Fig. 12.2). La familia Leguminosae es una de las más conocidas en este sentido (Fig. 12.3).

Por otro lado, y en un sentido más amplio, la impermeabilidad no tiene que ser necesariamente una característica ligada exclusivamente a las cubiertas seminales. Así, en granos de algunas variedades de trigo (*Triticum aestivum*) que presentan resistencia a la entrada de agua, se comprobó que ésta venía determinada por el lento movimiento del agua en el endospermo, más que por una obstrucción de las cubiertas.

Dormición de semillas y yemas



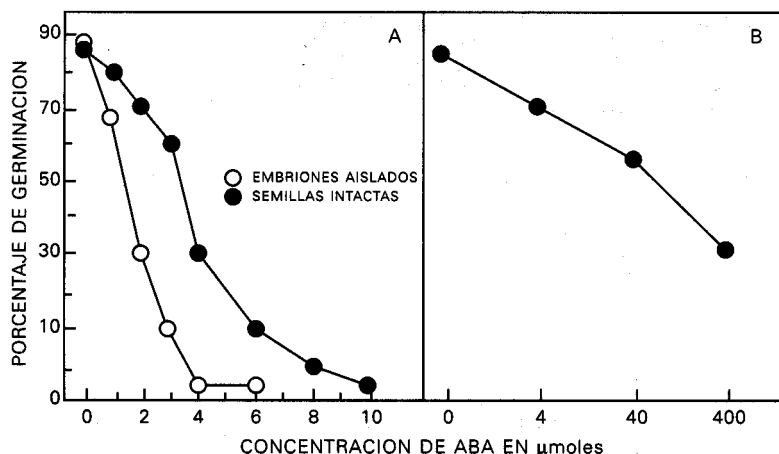


Fig. 12.4. Efecto de las aplicaciones exógenas de ácido abscísico (ABA) sobre la germinación de semillas de: A, lechuga (*Lactuca sativa* cv. Grand Rapids); B, arce (*Acer pseudoplatanus*) (ADDICOTT, 1983. Modificado).

La existencia de un bajo coeficiente de difusión del oxígeno a través de la cubierta se debe generalmente a alguna de las dos causas siguientes:

1. Presencia de una capa mucilaginosa sobre la cubierta seminal.
2. Consumo del oxígeno por los diferentes componentes de la propia cubierta, reduciéndose de este modo la cantidad total de este gas que pasa a su través.

c) *Presencia de inhibidores en las cubiertas seminales.* La naturaleza química de los inhibidores de la germinación presentes en las cubiertas es muy variada. Una de las principales sustancias asociadas con la dormición de semillas es el ácido abscísico (ABA).

Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados sobre este regulador de crecimiento, se han llevado a cabo mediante aplicaciones exógenas de ABA (Fig. 12.4) y sólo en muy pocos casos se han podido correlacionar los niveles de ABA endógeno de las cubiertas o de otras partes de la semilla con los que determinan dormición.

d) *Impedimentos para la salida de inhibidores.* Los inhibidores de la germinación pueden estar presentes en los tejidos internos de la semilla además de en las cubiertas seminales, por lo que éstas pueden impedir o al menos dificultar la salida de aquellos al exterior. El embrión retendrá así un alto nivel de inhibidores, y la dormición se mantendrá.

e) *Restricciones mecánicas.* En muchos casos las cubiertas seminales ejercen una restricción mecánica a la expansión de la radícula. Este he-

cho es muy frecuente en semillas duras como son las semillas de numerosas especies de leguminosas.

Frecuentemente, la escarificación por diferentes métodos de la cubierta en la zona radicular elimina la restricción y permite la emergencia de la radícula.

Por otra parte, en algunas semillas, como en las de ciertas variedades de lechuga (*Lactuca sativa*), es el endospermo (muy complejo estructuralmente) y no las cubiertas, quien impone la dormición, al impedir el desarrollo de la radícula.

Dormición embrionaria

Un segundo tipo de dormición es la llamada dormición embrionaria, cuyo control radica en el propio embrión. Se pone fácilmente de manifiesto porque el embrión viable y maduro es incapaz de germinar, incluso si es aislado de la semilla y colocado en condiciones favorables para la germinación.

La dormición embrionaria se debe a la existencia de inhibidores en los propios tejidos del embrión, inhibidores que pueden estar situados en el eje embrionario y/o en los cotiledones.

Existen varios tratamientos (lixiviación, estratificación fría, aplicaciones de ácido giberélico, etc.) que son capaces de eliminar o contrarrestar el efecto de los inhibidores y levantar así el estado de dormición embrionaria.

Dentro de los posibles inhibidores implicados en la dormición embrionaria destaca el ácido abscísico (ABA). Así, se ha observado frecuentemente que cuando con la lixiviación se puede levantar la dormición embrionaria que presentan las semillas de distintas especies, en los líquidos lixiviados aparecen cantidades variables de ABA.

Ecología de la dormición de semillas

Una semilla durmiente terminará germinando en algún momento, y en la Naturaleza sobran los factores capaces de ir gradualmente eliminando el estado de dormición.

Generalmente la dormición de semillas suele suponer un fuerte valor adaptativo para la especie. He aquí algunos ejemplos que ilustran claramente este hecho.

Muchas especies anuales de zonas áridas tienen inhibidores hidrosolubles en la cubierta de sus semillas. La lluvia los lava y elimina, determinando la germinación en el momento más idóneo, cuando la joven plántula va a encontrar en el suelo el agua necesaria para su desarrollo.

La necesidad de luz que se observa en muchas semillas de malas hierbas, favorecerá la germinación de las semillas que queden en la superficie del suelo

después de cada labor agrícola. Con ello la población total de semillas de la especie en el suelo va germinando escalonadamente, mientras un buen número de ellas (el llamado «banco de semillas» del suelo) se mantiene en reserva para años sucesivos.

Las especies con frutos carnosos están en general adaptadas a que sus semillas sean dispersadas por los animales, especialmente por las aves. En muchos casos existen inhibidores en la pulpa de los frutos, que evitan la germinación prematura en un medio donde se pueden dar las condiciones necesarias para ello. Pero también es frecuente que las propias semillas contengan inhibidores de la germinación y que éstos se eliminen al pasar por el tracto digestivo de los animales que se alimentan de los frutos. En el caso de semillas duras, los ácidos digestivos del animal pueden llegar incluso a escarificar las cubiertas seminales y de esta forma facilitar la germinación tras la dispersión de la semilla.

Algunas semillas de especies pirófitas (plantas cuya propagación se ve favorecida por los incendios), frecuentes en el matorral mediterráneo, contienen en sus cubiertas inhibidores de la germinación, que se destruyen con las altas temperaturas. Al eliminarse éstos con el calor tras un incendio, las semillas que se mantengan viables podrán germinar rápidamente. Además muchas semillas de plantas pirófitas colonizadoras, como por ejemplo distintas especies de jaras (*Cistus*), presentan cubiertas impermeables al agua. Las altas temperaturas del suelo que se alcanzan durante los incendios escarifican las cubiertas seminales y posibilitan así la germinación de las semillas.

Dormición de yemas

Numerosas plantas presentan, durante algún período de su ciclo vital, una fase de reposo de sus yemas. Así, es un hecho sabido que en la mayoría de las especies arbóreas y arbustivas de regiones templadas, las yemas entran en dormición a finales del verano y salen de este estado a la primavera siguiente.

El estímulo fotoperiódico es posiblemente en las especies leñosas el factor más importante para el reposo de las yemas. El acortamiento progresivo de los días a partir del solsticio de verano determina que las yemas entren en dormición. Con el aumento del fotoperíodo a partir del solsticio de invierno y la llegada de los días suficientemente largos al principio de la primavera, las yemas salen de esta fase de reposo, comienzan a brotar, y originan nuevas ramas.

La duración del período de oscuridad diario parece jugar un papel decisivo en la inducción de la dormición de yemas de plantas leñosas. En efecto, se ha comprobado en muchas especies vegetales que si se interrumpe el período de oscuridad con una breve exposición luminosa, se retrasa la dormición de las yemas. Igualmente se sabe que la luz roja es la más efectiva para conseguir este fenómeno.

De lo anterior se desprende que el sistema fitocromo podría estar implicado en la regulación de la dormición de yemas. Al igual que ocurre en la inducción de la floración, los lugares de percepción del estímulo luminoso son las hojas, y principalmente las propias yemas.

Es probable que la recepción del estímulo luminoso determine en las plantas un aumento en la producción de sustancias inhibidoras del crecimiento vegetal que induzcan la dormición de yemas. Así, se ha comprobado, en numerosas especies leñosas, que la inducción de la dormición de yemas causada por los días cortos está asociada con un considerable incremento en la concentración de sustancias inhibidoras del crecimiento en hojas y yemas. Entre estas sustancias, y al igual que ocurre en semillas que presentan dormición, una de las más frecuentemente detectadas es el ácido abscísico (ABA).

Las yemas de las plantas leñosas recuperan su actividad con la llegada de los días largos de la primavera. Las yemas de la mayoría de las especies leñosas precisan pasar por un período de frío, de duración variable, durante el invierno para poder salir de la dormición en primavera. Sin embargo, aunque la duración del período de frío sea el adecuado, las yemas no salen inmediatamente de la fase de reposo, sino que la brotación sólo ocurre cuando las temperaturas se elevan lo suficiente y permiten el normal crecimiento y desarrollo de los brotes.

De todo lo anterior se desprende que los factores fundamentales en la eliminación de la dormición que presentan las yemas de plantas leñosas son: el alargamiento de la longitud de los días y la elevación de las temperaturas. Ambos factores concurren al comienzo de la primavera.

Si la entrada de dormición de yemas va acompañada, como ya se vio anteriormente, por un aumento en el nivel de sustancias inhibidoras, como el ácido abscísico, la salida de la dormición va asociada a un incremento en la concentración de sustancias promotoras del crecimiento vegetal, como citoquininas y giberelinas. Este hecho, comprobado en varias especies leñosas, parece indicar que la interacción entre sustancias promotoras e inhibidoras del crecimiento vegetal regularía la dormición de yemas.

La clásica teoría del balance hormonal entre sustancias inhibidoras (ácido abscísico) y promotoras (giberelinas y citoquininas) del crecimiento vegetal podría explicar, al igual que otros muchos procesos fisiológicos, también la dormición de yemas.

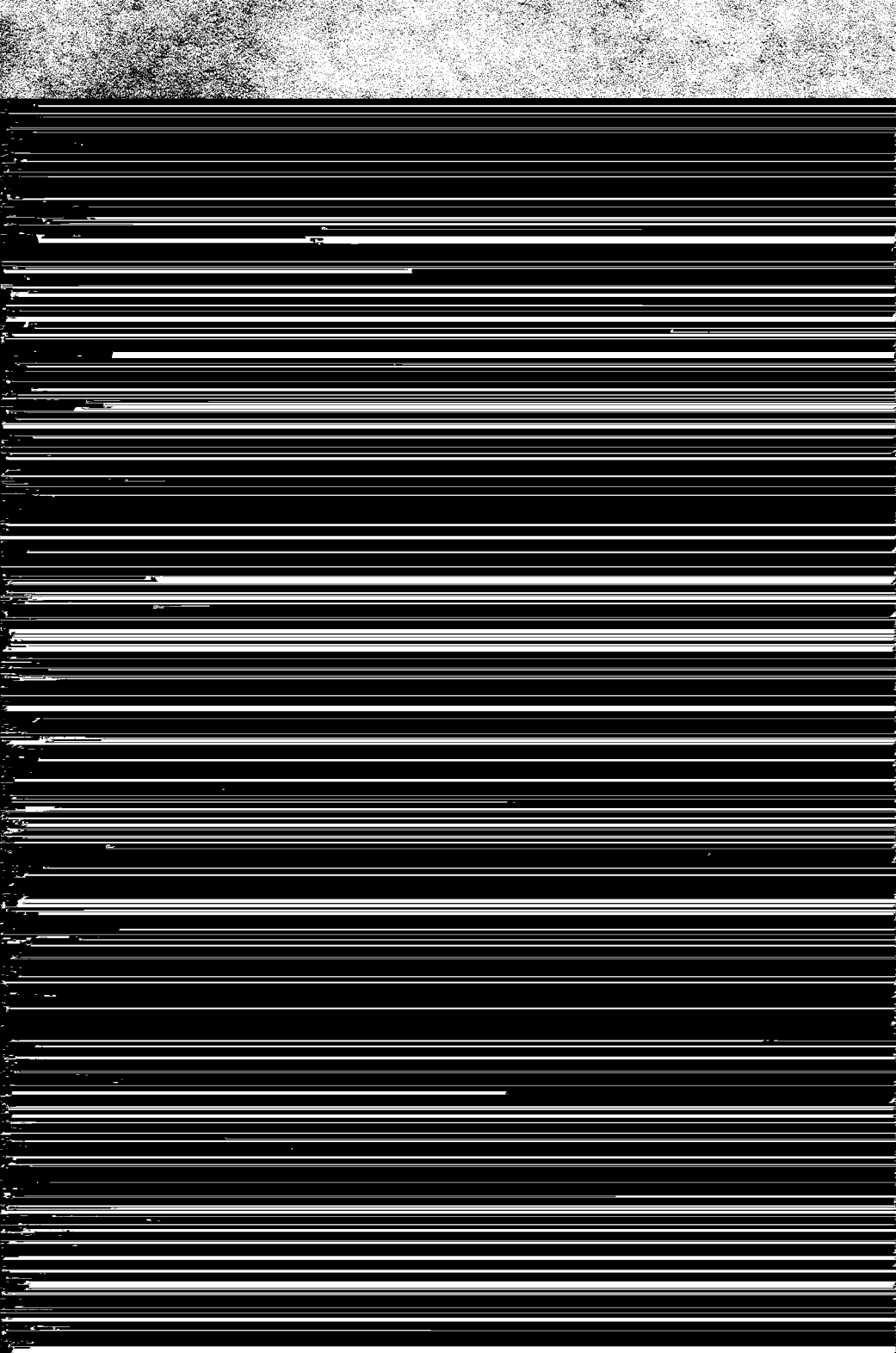
En plantas herbáceas, uno de los procesos mejor estudiados es la dormición de yemas del tubérculo de la patata (*Solanum tuberosum*). Las yemas de los tubérculos de patata recién formados no brotan aunque se den las condiciones adecuadas para el crecimiento. Para que se formen nuevos tallos es necesario mantener los tubérculos en un ambiente húmedo a 20°C o bien en una atmósfera seca a 35°C. Las temperaturas bajas no parecen jugar papel alguno en este proceso.

Por otra parte, existen numerosos productos químicos que se utilizan comercialmente para interrumpir la dormición de yemas. Entre los más conocidos se encuentran el 2-cloroetanol, las giberelinas y la tiourea.

Igualmente existen distintos tratamientos físicos que son capaces de romper la dormición de yemas en plantas leñosas. Por ejemplo, en la vid (*Vitis vinifera*), el tratamiento más efectivo para eliminar la dormición de las yemas es sumergir los órganos vegetales en agua caliente (30-40°C) durante 48 horas.

Bibliografía

- ADDICOTT, F.T. 1983. *Absciscic Acid*. Praeger Publishers, New York.
- BRADBEER, J.W. 1988. *Seed Dormancy and Germination*. Chapman and Hall, New York.
- BARTON, L.V. 1961. *Seed Preservation and Longevity*. Interscience, New York.
- BEWLEY, J.D. y BLACK, M. 1982. *Physiology and Biochemistry of Seeds*. Springer Verlag, Berlin.
- BEWLEY, J.D. y BLACK, M. 1985. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York.
- BRYANT, J.A. 1985. *Seed Physiology*. Edward Arnold Publishers, London.
- COME, D. 1970. *Les Obstacles à la Germination*. Editions Masson, Paris.
- FENNER, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall, London.
- FENNER, M. 1992. *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International, Wallingford.
- HEYDECKER, W. 1973. *Seed Ecology*. Butterworth, London.
- KHAN, A.A. 1977. *Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. North Holland, Amsterdam.
- MAYER, A.M. y POLJAKOFF-MAYBER, A. 1975. *The Germination of Seeds*. Pergamon Press, Oxford.
- MURRAY, D.R. 1984. *Seed Physiology*. Academic Press, London.
- MURRAY, D.R. 1986. *Seed Dispersal*. Academic Press, London.
- VILLIERS, T.A. 1979. *Reposo y Supervivencia en las Plantas*. Ediciones Omega, Barcelona.
- WAREING, P.F. y SAUNDERS, P.F. 1971. Hormones and Dormancy. *Annual Review of Plant Physiology*, 22: 261-288.



Introducción

En las Angiospermas, la semilla y el fruto se desarrollan tras la polinización y fecundación. La semilla se forma a partir del rudimento seminal y el fruto a partir del ovario (Fig. 11.1). El fruto, en sentido estricto, es el ovario de la flor fecundado y maduro. Sin embargo, otras estructuras diferentes a los carpelos (pedúnculo, receptáculo, brácteas, etc.) pueden también participar en el desarrollo del fruto.

La polinización y la formación del fruto son pues dos fenómenos estrechamente relacionados. El desarrollo del ovario es inducido por factores hormonales relacionados con la penetración del tubo polínico. El polen, por consiguiente, desencadena la maduración de la semilla y la del fruto. Es por ello que todos aquellos factores externos que afecten al proceso de polinización van a afectar también al posterior desarrollo del fruto.

Los frutos de ciertas plantas, como los de algunas variedades de vid (*Vitis vinifera*), plátano (*Musa*), cítricos (*Citrus*), etc., se desarrollan sin que haya habido una previa fecundación, es decir sin producir semillas. Este fenómeno se conoce con el nombre de *partenocarpia*. La partenocarpia puede venir determinada genéticamente. Así ocurre por ejemplo en plátano, donde sólo un gen es el responsable de la formación de frutos sin semillas. También los factores ambientales, como las bajas temperaturas, y las hormonas vegetales pueden ser los responsables de la inducción a la partenocarpia en numerosas especies vegetales. Hoy en día, varios reguladores de crecimiento, especialmente auxinas y giberelinas, se usan con este fin.

La utilización de los frutos ha sido y es la causa de que el hombre haya seleccionado y cultivado un gran número de plantas desde hace miles de años. El proceso de domesticación al que han sido sometidas estas especies vegetales es la causa de que los frutos que actualmente se consumen sean con frecuencia muy diferentes de las formas primitivas de las que se han originado. Entre las principales características del fruto que el hombre ha venido seleccionando están, entre otras, el sabor, tamaño, forma, color, textura, olor y ausencia de semillas.

Maduración del fruto

Una vez que se ha producido la fecundación, empieza el proceso de desarrollo del fruto. Durante las primeras semanas después de la fecundación, el ovario experimenta un rápido crecimiento (cambio cuantitativo en tamaño y peso) pero no cambia apenas en su aspecto. Posteriormente el crecimiento va disminuyendo hasta cesar por completo y comienza, en cambio, el proceso de diferenciación (cambios cualitativos en olor, sabor, color y textura). La maduración o envejecimiento tiene lugar tanto en los frutos que permanecen adheridos a la planta como en frutos separados de ella.

La maduración del fruto suele ir acompañada, en general, por un aumento en el contenido de RNA. También se altera considerablemente el contenido de proteínas, especialmente el de enzimas hidrolíticos. Estos enzimas incrementan enormemente su actividad durante el proceso de maduración y determinan los cambios en textura, sabor y color característicos de los frutos maduros.

Los cambios en sabor son debidos, en parte, a la desaparición de los taninos que son los responsables del sabor característico de los frutos verdes (inmaduros). La degradación hidrolítica del almidón y de las pectinas hace a los frutos más dulces.

Se produce también gran cantidad de sustancias aromáticas (alcoholes, cetonas, ésteres, aceites esenciales, etc.) responsables de los olores característicos de los frutos maduros.

Simultáneamente, el fruto va cambiando de color por las grandes variaciones que se producen en el contenido de pigmentos. Disminuye la concentración de clorofilas y se incrementa, en general, la de carotenoides. Esto hace que la mayoría de los frutos adquieran tonalidades rojizas. La sustitución de clorofilas por carotenoides parece estar inducida por la forma activa del fitocromo (Pfr) y mediada por hormonas vegetales, como el etileno y el ácido abscísico (ABA).

Para todos estos cambios cuantitativos y cualitativos se necesita energía. Es por ello que el aumento en la respiración es uno de los cambios más importantes que se producen durante el proceso de maduración del fruto. Al principio la tasa de respiración del fruto es alta, y va descendiendo conforme avanza el proceso. Pero al llegar a la madurez la respiración sufre un incremento súbito muy intenso llamado *climaterio*. Después del climaterio la tasa de respiración baja de nuevo conforme el fruto envejece. Generalmente, el climaterio es el momento en el que el fruto presenta una calidad óptima para el consumo.

El climaterio, que en cada especie llega en un período de tiempo determinado, es muy poco marcado en algunos frutos. Es por ello que los frutos se suelen clasificar en dos grandes grupos: climatéricos y no climatéricos. Los primeros son aquellos en los que hay un aumento considerable en la tasa de respiración durante el proceso de maduración y que además son capaces de producir etileno como respuesta a aplicaciones exógenas de bajas concentraciones de este mismo gas. Esta característica falta en los frutos no climatéricos. En la tabla 13.1 se indican algunos ejemplos de frutos pertenecientes a estas dos categorías.

En resumen, el climaterio se podría considerar como un período en el proceso de desarrollo de algunos frutos, en el cual ocurren gran cantidad de transformaciones metabólicas que comienzan con la producción de etileno. Estas transformaciones, que suponen un incremento considerable en la respiración, marcan el cambio de crecimiento a senescencia, y conducen irreversiblemente a la maduración del fruto.

La mayoría de los frutos se cosechan antes de que hayan alcanzado su completa madurez y por consiguiente experimentan el climaterio durante el período de almacenamiento. En la mayor parte de los frutos almacenados, después del climaterio desciende considerablemente la tasa de respiración y empiezan a metabolizar en condiciones anaerobias, es decir comienzan los procesos de fermentación.

Tabla 13.1. Algunos ejemplos de frutos climatéricos y no climatéricos

Frutos climatéricos	Frutos no climatéricos
Albaricoque (<i>Prunus armeniaca</i>)	Calabaza (<i>Cucurbita pepo</i>)
Aguacate (<i>Persea americana</i>)	Cereza (<i>Prunus avium</i>)
Chirimoya (<i>Annona cherimola</i>)	Fresa (<i>Fragaria vesca</i>)
Higo (<i>Ficus carica</i>)	Limón (<i>Citrus limon</i>)
Manzana (<i>Malus sylvestris</i>)	Mandarina (<i>Citrus nobilis</i>)
Melocotón (<i>Prunus persica</i>)	Naranja (<i>Citrus sinensis</i>)
Melón (<i>Cucumis melo</i>)	Piña (<i>Ananas comosus</i>)
Pera (<i>Pyrus communis</i>)	Pomelo (<i>Citrus maxima</i>)
Plátano (<i>Musa paradisiaca</i>)	Uva (<i>Vitis vinifera</i>)
Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	
Sandía (<i>Citrullus lanatus</i>)	

Regulación de la maduración del fruto

El proceso de maduración del fruto, al igual que la mayoría de los procesos de desarrollo de los vegetales, está regulado por la interacción de factores externos e internos a la planta. Entre los primeros destaca la temperatura, mientras que entre los segundos se encuentran las hormonas vegetales.

Control de la maduración por la temperatura

La temperatura es un factor de gran importancia en el control de la maduración del fruto, ya que este proceso sólo tiene lugar dentro de ciertos límites. El efecto de la temperatura es fácil de comprender a partir de su influencia decisiva en la actividad de los numerosos enzimas que intervienen en el proceso de maduración del fruto. Así, por encima de los 35°C la maduración de la mayor parte de los frutos es defectuosa, mientras que por debajo de los 5°C se ha comprobado que la producción de etileno por los frutos disminuye considerablemente.

Control hormonal de la maduración

La maduración del fruto es un proceso, que está regulado por la interacción de distintas hormonas vegetales.

El etileno es con mucho la fitohormona que más influye sobre el proceso de maduración del fruto. Esta hormona determina la aparición del climatérico en numerosos frutos, de tal manera que sin la presencia de etileno no tiene lugar la maduración.

En frutos climatéricos, aplicaciones exógenas de etileno a muy baja concentración (1 ppm), son capaces de inducir un aumento muy intenso de la tasa de respiración y, por tanto, la maduración del fruto. El etileno, en concentraciones comprendidas entre 4 y 200 ppm, induce en los frutos la destrucción de

pigmentos clorofílicos y determina los cambios organolépticos característicos del proceso de maduración. Las aplicaciones exógenas de etileno se utilizan frecuentemente para acelerar la maduración de numerosos frutos, tanto en condiciones de campo como de almacenamiento.

Las auxinas, en concentraciones bajas, aceleran la maduración de ciertos frutos por su capacidad de inducir la síntesis de etileno. En otros frutos, sin embargo, las auxinas tienen un efecto totalmente contrario, retrasando el proceso de maduración.

Las citoquininas y giberelinas, en general, retardan la maduración de los frutos por su acción opuesta a la del etileno.

Se ha comprobado que el contenido de ácido abscísico aumenta con la senescencia de los frutos climatéricos y no climatéricos. Su efecto sobre la maduración del fruto parece estar relacionado, al igual que ocurre con las auxinas, con su capacidad de inducir la formación de etileno.

En la figura 13.1 se ha esquematizado a modo de resumen el posible mecanismo de la maduración de frutos climatéricos.

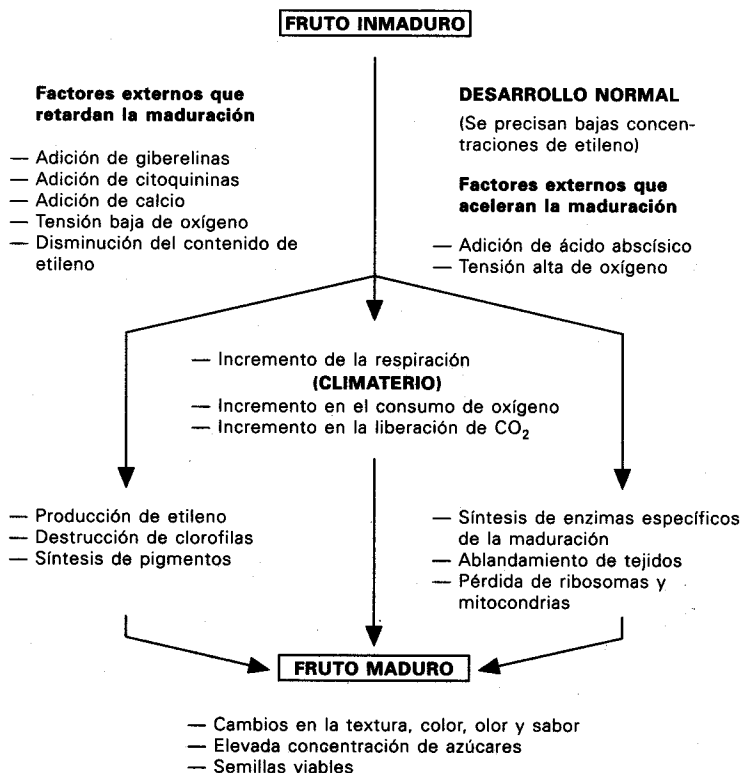


Fig. 13.1. Principales acontecimientos durante el proceso de maduración de frutos climatéricos (HOBSON, 1979. *Commentaries in Plant Science*, 11, n.º 10. Modificado).

Bibliografía

- BRADY, C.J. 1987. Fruit Ripening. *Annual Review of Plant Physiology*, **38**: 155-178.
- COOMBE, B.G. 1976. The Development of Fleshy Fruits. *Annual Review of Plant Physiology*, **27**: 507-528.
- LETHAM, D.S., GOODWIN, P.B. y HIGGINS, T.J.V. (Eds.) 1978. *Phytohormones and Related Compounds. A Comprehensive Treatise*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- SETHURAJ, M.R. y RAGHAVENDRA, A.S. (Eds.) 1987. *Tree Crop Physiology*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.

INDICE

14

Envejecimiento y abscisión

Envejecimiento

La fase de *envejecimiento* o de *senescencia* es la última en la vida de las plantas y se caracteriza por una general degeneración estructural y funcional del organismo vegetal.

A lo largo de la vida de la planta, las estructuras y órganos más viejos son sustituidos por otros más nuevos. Por ello, la fase de vejez puede afectar al conjunto de la planta o a sus diferentes estructuras y órganos, y suele conducir irreversiblemente hacia la muerte.

Cambios bioquímicos y fisiológicos asociados al envejecimiento vegetal

Quizá uno de los procesos de senescencia mejor estudiados es el que afecta a las hojas. En ellas, durante el envejecimiento tiene lugar un considerable incremento de los niveles de enzimas hidrolíticas, responsables de la degradación de las biomoléculas. De esta manera, las moléculas de elevado peso molecular se hidrolizan en sus componentes de bajo peso molecular que son transportados con facilidad hasta las estructuras y órganos más jóvenes de la planta, y sobre todo hacia las flores, frutos y semillas.

Es por este hecho que durante el proceso de envejecimiento de las hojas se produce una importante reducción en el contenido de clorofilas, que afecta negativamente al proceso de fotosíntesis. Igualmente disminuyen los contenidos de RNAs, proteínas y almidón.

Paralelamente a estos cambios tiene lugar un incremento de la actividad respiratoria y un aumento en el contenido de glúcidos solubles y aminoácidos libres. Sin embargo, todos estos aumentos se tornan en una disminución final inmediatamente anterior a la muerte de la hoja.

La disminución del contenido de clorofila, durante el proceso de envejecimiento de la hoja, es la causa de que se hagan más patentes los pigmentos anaranjados y amarillos de los carotenoides. Este hecho, junto con el incremento en el contenido de flavonoides, determina los colores característicos de las hojas senescentes, que varían desde el anaranjado al amarillo, dependiendo de los pigmentos predominantes.

Durante el proceso de envejecimiento de las hojas no sólo tienen lugar cambios bioquímicos, sino también diversos cambios físicos. Entre ellos destaca un incremento de la permeabilidad de las membranas celulares, como consecuencia de diversas modificaciones en su composición lipídica. Este fenómeno favorece la salida de sustancias nutritivas.

En las hojas viejas también tiene lugar un considerable incremento en la concentración de ácido abscísico (ABA) en las células oclusivas, lo que determina el cierre de los estomas y, por tanto, una disminución de la transpiración hasta casi su completa anulación.

Por otra parte, la eliminación de sumideros, como por ejemplo flores y frutos, determina por lo general un aumento de la longevidad de la planta. De

igual manera, se ha comprobado que la eliminación de tubérculos de patata (*Solanum tuberosum*) alarga la vida de la planta.

También las podas de rejuvenecimiento incrementan la longevidad de las plantas, aumentando considerablemente su vigor. Así, en hiedra (*Hedera helix*) se ha detectado que la repetición de podas severas provocan una reversión de la forma foliar adulta a la juvenil.

Algunos factores ambientales pueden afectar de forma decisiva al proceso de envejecimiento. Así por ejemplo, las temperaturas extremas, en general, estimulan el envejecimiento. La falta de nutrientes, sobre todo la carencia de nitrógeno, y los climas secos favorecen, igualmente, la aparición de síntomas de envejecimiento en las plantas.

Causas del envejecimiento vegetal

Durante el envejecimiento predominan los procesos de degradación sobre los de síntesis. Por tanto, parece probable que aquellos factores que regulen la mayor o menor importancia relativa de ambos procesos, puedan ser los responsables del envejecimiento en las plantas. Entre estos factores se encontrarían, jugando un papel fundamental, las hormonas vegetales.

Se conoce experimentalmente que el ácido abscísico acelera, en general, el proceso de envejecimiento, mientras que las citoquininas y giberelinas lo retrasan.

El etileno estimula la maduración de los frutos, proceso asimilable al envejecimiento de estos órganos, e incluso se ha comprobado que acelera también la senescencia de otras estructuras y órganos vegetales, de forma semejante a como lo hace el ácido abscísico.

Por otra parte, durante el envejecimiento de la planta en sus estructuras y órganos más jóvenes y sobre todo en sus órganos reproductivos, se produce un incremento en el nivel de ácido abscísico y una disminución en el contenido de citoquininas y giberelinas.

Estas alteraciones hormonales serían las responsables del aumento de los procesos degradativos en las estructuras y órganos más viejos de la planta.

Se ha sugerido que el balance hormonal entre sustancias que aceleran el envejecimiento (ácido abscísico) y sustancias que lo retrasan (citoquininas y giberelinas) sería el responsable de la represión o desrepresión de genes que codificarían la síntesis de enzimas hidrolíticos específicos de los distintos procesos degradativos causantes de la senescencia en las plantas.

En resumen, durante el proceso de senescencia, las estructuras y órganos más jóvenes de la planta, así como los órganos reproductivos sintetizan sustancias que son las responsables del envejecimiento en las partes adultas del vegetal. El problema radica en conocer con exactitud cuales son estas sustancias.

Abscisión

Se denomina abscisión al fenómeno de ablación o caída natural de ciertos órganos vegetales, especialmente de hojas, flores y frutos.

En numerosas ocasiones, el proceso de abscisión supone una adaptación de los organismos vegetales a condiciones ambientales desfavorables. Un ejemplo característico sería la caída de las hojas de las especies caducifolias durante el otoño.

La zona de abscisión, en las hojas, se localiza hacia la base de los peciolo (Fig. 14.1). Esta región se caracteriza por poseer un menor diámetro y un menor grado de diferenciación histológica. La zona de abscisión suele estar formada por varias capas de células parenquimáticas de pequeño tamaño con paredes muy delgadas.

La caída de la hoja tiene lugar principalmente por la destrucción, en las células parenquimáticas que constituyen la zona de abscisión, de las láminas medias y las paredes celulares primarias que están orientadas perpendicularmente al eje del peciolo. Esta lisis está dirigida por enzimas hidrolíticos, preferentemente pectinasas y celulasas, producidos en gran cantidad por las células próximas a la zona de abscisión.

En general, antes de que tenga lugar la caída de la hoja, se produce una exportación de sus nutrientes móviles hacia el tallo. De esta manera, se evita que la mayor parte de los contenidos foliares se pierdan con la abscisión de la hoja.

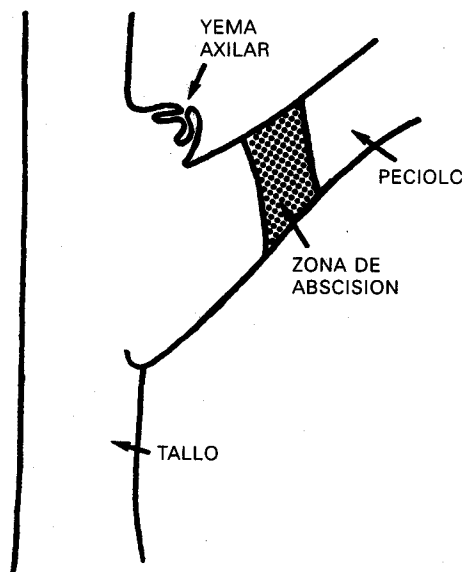


Fig. 14.1. Zona de abscisión localizada en la parte inferior del peciolo de la hoja.

Se ha comprobado que poco antes o inmediatamente después de la caída de la hoja, en la zona de abscisión se produce una acumulación de sustancias gomosas que taponan completamente los vasos conductores. Además se forman varias capas de células, con un elevado contenido de suberinas y ligninas, que evita la pérdida de agua y la entrada de microorganismos.

Control hormonal de la abscisión

Al igual que la mayor parte de los procesos vegetales, la abscisión está regulada por factores hormonales. Sin embargo, el papel que juegan las diferentes hormonas vegetales en el fenómeno de abscisión sigue siendo aún hoy día muy discutido.

La evidencia experimental sugiere que en las hojas jóvenes, las auxinas, producidas por éstas, y las giberelinas y citoquininas, que les llegan desde otras partes de la planta o que son sintetizadas en las mismas hojas, evitan que tenga lugar la abscisión.

A medida que la hoja envejece, recibe cada vez menos cantidad de estas hormonas vegetales y, además, por causas aún desconocidas, se estimula la producción de etileno en la zona de abscisión del peciolo. El conjunto de estos hechos determinaría, en la zona de abscisión, la síntesis de enzimas hidrolíticos responsables de la degradación de los componentes de las paredes celulares y, por tanto, la caída de la hoja (Fig. 14.2).

Aunque cuando se descubrió el ácido abscísico se le asoció específicamente con la abscisión de órganos vegetales, hoy día se sigue discutiendo el papel que juega este regulador de crecimiento en el proceso de abscisión. Sin embargo, parece lógico pensar que el efecto del ácido abscísico sobre la abscisión estaría relacionado con su papel general como sustancia estimulante de la senescencia en vegetales.

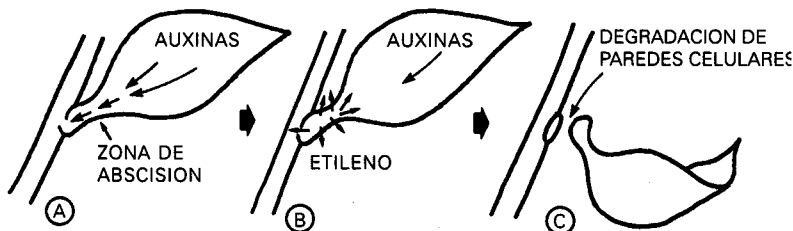


Fig. 14.2. Representación esquemática del balance hormonal durante la abscisión de la hoja: A, Los altos niveles de auxinas previenen la abscisión; B, disminuye el transporte de auxinas y aumenta la concentración de etileno con lo que se promueve la síntesis de los enzimas hidrolíticos responsables de la degradación de las paredes celulares; C, la hidrólisis de los componentes de las paredes de las células parenquimáticas de la zona de abscisión del peciolo determina la caída de la hoja.

Bibliografía

- LESHEM, Y.Y., HALEVY, A.H. y FRENKEL, C. 1986. *Processes and Control of Plant Senescence*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- SEXTON, R. y WOOLHOUSE, H.W. 1984. Senescence and Abscission. En: M.B. WILKINS (Ed.), *Advanced Plant Physiology*, Pitman Publishing, London.
- THIMANN, D.V. (Ed.) 1980. *Senescence in Plants*. CRC Press, Florida.
- WAREING, P.F. y PHILLIPS, I.D.J. 1981. *Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, Oxford.

- BARCELO, J., NICOLÁS, G., SABATER, B. y SÁNCHEZ TAMES, R. 1992. *Fisiología Vegetal*, 6ª edición. Ediciones Pirámide, Madrid.
- BARDÉN, J.A., HALFACRE, R.G. y PARRISH, D.J. 1987. *Plant Science*. McGraw-Hill, New York.
- BIDWELL, R.G.S. 1979. *Plant Physiology*. McMillan Publishing, New York.
- BIDWELL, R.G.S. 1983. *Fisiología Vegetal*. AGT Editor, México (Trad. 2ª edición, 1979).
- DEVLIN, R.M. 1982. *Fisiología Vegetal*. Ediciones Omega, Barcelona.
- DEVLIN, R.M. y WITHAM, F.H. 1983. *Plant Physiology*, 4ª edición. Wadsworth Publishing Company, Belmont.
- FITTER, A.H. y HAY, R.K.M. 1981. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, London.
- FORBES, J.C. y WATSON, R.D. 1992. *Plants in Agriculture*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GIVNISH, T.J. (Ed.) 1986. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GUARDIOLA, J.L. y GARCÍA, A. 1990. *Fisiología Vegetal: I. Nutrición y Transporte*. Editorial Síntesis, Madrid.
- GUTSCHICK, V.P. 1987. *A Functional Biology of Crop Plants*. Croom Helm, London y Sidney.
- LEOPOLD, A.C. y KRIEDEMANN, P.E. 1981. *Plant Growth and Development*. Tata-McGraw-Hill, New Delhi.
- LANGE, O.L., NÓBEL, P.S., OSMOND, C.B. y ZIEGLER, H. (Eds.), 1983. *Physiological Plant Ecology. Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 12C. Springer Verlag, Berlin.
- MILTHORPE, F.L. y MOORBY, J. 1982. *Introducción a la Fisiología de los Cultivos*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires (Trad. 2ª edición, 1979).
- PARDOS CARRIÓN, J.A. 1985. *Fisiología Vegetal*. Fundación Conde de Valle de Salazar, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid.
- RAVEN, P., EVERT, R. y EICHHORN, S. 1987. *Biology of Plants*, 5ª edición. Worth Publishers, New York.
- ROJAS GARCIDUEÑAS, M. y ROVALO, M. 1984. *Fisiología Vegetal Aplicada*. McGraw-Hill, México.
- RUBIN, B.A. 1984. *Curso de Fisiología Vegetal*. Vneshtorgizdat, Moscú.
- SALISBURY, F.B. y ROSS, C.W. 1978. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing, Belmont.
- SIVORI, E.M., MONTALDI, E.R. y CASO, O.H. (Eds.) 1980. *Fisiología Vegetal*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- STARR, C. y TAGGART, R. 1989. *Biology, The Unity and Diversity of Life*. Wadsworth Publishing, Belmont.
- STREET, H.E. y ÖPIK, H. 1976. *The Physiology of Flowering Plants*. Edward Arnold Publishing, London.
- TAIZ, L. y ZEIGER, E. 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Redwood City.
- TING, I.P. 1982. *Plant Physiology*. Addison-Wesley Publishing Company, Reading.
- WILKINS, M.B. (Ed.) 1984. *Advanced Plant Physiology*. Pitman Publishing, London.

ABA, 129, 176, 179, 184, 191
 Abscísico, ácido, 45, 121, 122, 129, 192
 Abscisión, 26, 122, 193, 194
 de hojas, 130, 145, 194
 zona de, 193, 194
 Absorción, 23, 46
 de agua, 35, 47, 158, 159
 de energía lumínica, 65
 de luz, 65, 138
 de nutrientes, 54
 foliar de nutrientes, 54
 Aceites esenciales, 184
 Acetaldehído, 88
 Acetil-CoA, 89, 90, 92, 163
 Ácido,
 abscísico, 45, 121, 122, 129, 192
 aspártico, 76, 77
 α -cetoglutárico, 90
 cátrico, 90
 2,4-diclorofenoxiacético, 125
 difosfoglicérico, 71
 fosfo-enol-pirúvico, 76
 fosfoglicérico, 71
 fosfoglicólico, 73, 74
 fumárico, 90
 giberélico, 121, 126, 127, 128, 177
 glicérico, 74
 glicólico, 73, 74
 glioxílico, 74
 indolacético, 93, 121, 123
 indolbutírico, 125, 126
 indolpropiónico, 125
 isocátrico, 90
 láctico, 88, 89
 málico, 45, 76, 77, 80, 90
 2-metil-4-clorofenoxiacético, 125
 2-metoxi-3,6-diclorobenzoico, 125
 mevalónico, 130
 naftalenacético, 125
 β -naftoxiacético, 125
 oxalacético, 76, 77, 79, 80, 89, 90
 pirúvico, 76, 77, 79, 87, 88, 90
 succínico, 90
 2,3,6-triclorobenzoico, 125
 2,4,6-triclorobenzoico, 125
 2,4,5-triclorofenoxiacético, 125
 Ácidos,
 clorobenzoicos, 134
 grasos, 92, 163, 166
 nucleicos, 52, 163, 166
 orgánicos, 87, 93, 95
 Aclareo químico, 125, 133
 Adenina, 18, 64, 88, 127, 129
 ADP, 17, 18, 87
 ADP-glucosa, 72
 Adsorción, fuerzas de, 30
 Agua,
 absorción de, 35
 ascenso del, 39, 40, 41
 capilar, 32, 33, 35
 cohesión del, 41
 de imbibición, 162
 en el suelo, 32, 115
 flujo de, 32, 38
 gravitacional, 32, 52, 54
 movimiento del, 31
 oxidación del, 68
 Ahiladas, plantas, 105
 Ahilamiento, 105
 Aireación, 161
 Al^{3+} , 53
 Alargamiento,
 celular, 46
 de entrenudos, 127, 138, 145
 de peciolo, 138
 de los tubos polínicos, 114
 del epicotilo, 168
 del hipocotilo, 167
 Albumen, 155
 Alcaloides, 52, 93
 Aleurona,
 capa de, 165
 células de, 165, 166
 Almidón, 72, 80, 163, 164, 166
 Aluminio, 53
 α -Amilasa, 122, 131, 163, 166
 Aminoácidos, 95, 163, 164, 166, 191
 Amoníaco, 52
 Amonio, 52
 Anaerobiosis, 38
 Antena, pigmentos, 67
 Antesis, 148
 Antocianinas, 137, 138, 141
 Anuales, plantas, 24, 26, 149, 177
 Apertura estomática, 43, 81, 130
 Apoplasto, 36, 55, 58, 96
 Áreas cribosas, 94, 95, 98
 Aspártico, ácido, 76, 77
 ATP, 17, 18, 52, 57, 68, 87, 162
 ATPasa, 96

- ATPasas, 57
- ATP-sintetasa, 92
- Auxina, 121, 123, 134
- Auxinas, 53, 106, 122, 123, 124, 194
- Azúcares, 94, 186
 - fosfatos, 71
 - reductores, 94
- Azufre, 51, 53
- B, 51, 53
- Balance,
 - hídrico, 46
 - hormonal, 106, 179, 192, 194
 - térmico, 46
- Banco de semillas del suelo, 178
- Banda de Caspary, 37, 38, 58
- BAP, 133
- Benciladenina, 121
- Bencilaminopurina, 133
- Bienal, planta, 149, 152
- Bienales, plantas, 24, 26, 149
- Bomba de protones, 57, 58
- Boro, 51, 52, 53
- Bulbos, formación de, 25
- C, 51, 73
- C-3, plantas, 75, 77, 78, 80, 81
- C-4, plantas, 75, 77, 80, 81, 82
- Ca, 51, 53, 59
- Ca²⁺, 53, 54
- Cadena transportadora de electrones, 91, 92
- Calcio, 51, 53, 186
- Calosa, 97
- Calvin, ciclo de, 69, 73, 74, 76, 77
- Callo, 107, 108
- CAM, plantas, 79, 80, 81
- Cámara subestomática, 42
- Cámbium, 101, 122, 127, 145
- Canal proteico, 56
- Canales proteicos, 56
- Capa,
 - de aleurona, 165, 166
 - mucilagínosa, 162, 176
- Capacidad de Campo, 32
- Capas mucilaginosas, 162
- Carbono, 17, 19, 51, 69, 71
- Carboxilación, 71, 73, 80
- Carburo de calcio, 133
- Carga del floema, 96
- Cariópside, 24
- Cariópsides, 165
- Carotenoides, 66, 184, 191
- Caspary, banda de, 37
- Catalasa, 73
- Cavitación, 41
- CCC, 107, 132, 133
- Célula,
 - acompañante, 96
 - diferenciada, 107
 - indiferenciada, 107
 - embrionaria, 107
 - endodérmica, 107
 - epidérmica, 107
 - meristemática, 107
- Células,
 - cribosas, 98
 - de aleurona, 165, 166
 - endodérmicas, 37
 - epidérmicas, 42, 43, 58
 - meristemáticas, 107
 - oclusivas, 21, 22, 43, 44, 53, 191
 - parenquimáticas, 193
 - vernalizadas, 150
- Celulasas, 193
- Celulosa, 17, 19, 37, 43, 92
- Centro de reacción, 67
- C(H₂O), 64
- C₆H₁₂O₆, 87
- α-Cetoglutarico, ácido, 90
- Cianamida cálcica, 133
- Ciclo,
 - de Calvin, 69, 73, 74, 76, 77
 - de Krebs, 87, 88, 89, 90, 91, 92
 - del ácido cítrico, 89
 - vital, 23, 24, 103, 178
- Cigoto, 25, 107, 155
- Cinc, 51, 53
- Cinética del crecimiento, 102
- Circumnutacional, movimiento, 117
- Cistefina, 53
- Cistina, 53
- Citocromos, 53, 68, 69, 91
- Citoquinina, 129
- Citoquininas, 92, 106, 121, 122, 127, 129
- Citosol, 55, 59, 71, 80, 87, 92
- Cítrico, ácido, 90
- Cl, 51, 53
- Cl⁻, 44, 53
- Climaterio, 184, 185
- Cloratos de sodio y magnesio, 133

- Clorénquima en empalizada, 79
- Cloro, 51, 52, 53
- Clorobenzoicos, ácidos, 134
- 2-cloroetanol, 179
- Clorofila, 53, 66, 67, 122, 191
 - estado excitado, 66
 - estado fundamental, 66
- Clorofila a, 66
- Clorofila b, 66
- Clorofilas, 184, 186, 191
- Cloroplasto, 63, 65, 66, 69, 72, 74
- Cloroplastos, 63, 64, 65, 73, 76, 77
- Clorosis, 60
- Cloruro, 44, 95
- CO₂, 18, 20, 44, 64, 69, 73
 - difusión de, 65
 - fijación de, 69, 75, 76
 - liberación de, 76, 186
- CoA, 89, 90
- Cobre, 51, 53
- Coenzima A, 89
- Coenzimas, 52, 53
- Cofactor, 53
- Cofactores, 53
- Cohesión,
 - del agua, 29, 41
 - fuerzas de, 41
- Coleoptilo, 124, 158
- Coleoptilos, 122, 123
- Compartimentación, 77, 79
 - temporal, 79
- Consumidores, órganos, 93
- Contratransporte, 58
- Corona, anatomía en, 75
- Correlaciones de crecimiento, 106
- Cotiledón, 165
- Cotiledones, 155, 156, 166, 167, 177
- Cotransporte, 57, 58, 96
- Crasas, plantas, 79
- Crecimiento, 101
 - celular, 21, 166
 - cinética del, 102
 - correlaciones de, 106
 - curva de, 102, 103
 - curva sigmoide de, 102
 - de la radícula, 158
 - de la raíz y absorción de nutrientes, 54, 107
 - de yemas laterales, 129
 - definido, 101
 - determinado, 101
 - direccional, 113
 - factores que afectan al, 104
 - fase de, 158, 160, 161
 - fases del, 102, 103
 - indefinido, 101
 - indeterminado, 101
 - inhibición del, 130
 - inhibidores del, 106
 - localizado, 101
 - medida del, 102
 - movimiento de, 117, 118
 - movimientos de, 111, 114, 115, 116, 118
 - regulador de, 121
 - reguladores de, 24, 105, 121
 - respiración de, 104
 - retardantes de, 123
 - sustancias inhibitoras del, 179
 - sustancias promotoras del, 179
 - vegetativo, 24, 106
 - y luz, 105
 - y nutrición, 105
 - y respiración, 104
 - y temperatura, 104
- Crestas mitocondriales, 89
- Cromóforo, grupo, 138, 139
- Cu, 51, 53
- Cubierta seminal, 155, 158, 162, 175, 176
- Cubiertas seminales, 156, 166, 174
 - duras, 168
 - impermeabilidad de las, 174
 - impermeables, 174, 178
- Cultivo,
 - de tejidos, 107, 108, 122, 133
 - hidropónico, 59
 - in vitro*, 107, 108, 129, 133
- Cutícula, 21, 22
- Cycocel, 107
- 2,4-D, 125, 131, 133, 134
- Decarboxilación, 76, 89
- Déficit hídrico, 45, 46, 65, 78, 130
- Defoliantes, 123, 125, 133
- Desarrollo, 24, 101, 106, 121
 - del fruto, 183
- Descarga del floema, 96, 97
- Desecantes, 133
- Deshidratación de semillas, 157
- Desvernalización, 150
- DICAMBA, 125
- 2,4-diclorofenoxiacético, ácido, 125

- Diferenciación, 101, 107, 131, 133, 166
 - celular, 101
 - de estomas, 138
- Difosfato de adenosina, 17
- Difosfoglicérico, ácido, 71
- Difusión, 56, 65, 96
 - de CO₂, 21, 65
 - de O₂, 21, 62
 - de oxígeno, 176
 - simple, 56
- Dihidroxiacetona, fosfato de, 71
- Dinucleótidos, 91
- Dióxido de carbono, 17, 63
- Disponibilidad,
 - de fotoasimilados, 94
 - de nutrientes, 53
- División celular, 107, 127, 131, 165
- DNA, 129, 163, 165
- Dominancia apical, 106, 122
- Dormición,
 - de semillas, 24, 127, 132, 173
 - de yemas, 24, 127, 132, 137, 178
 - embrionaria, 174, 177
 - impuesta, 174
 - primaria, 173, 174
 - secundaria, 173, 174
- Dormiciones secundarias, 174
- DPGAc, 70, 71, 88
- Eficiencia fotosintética, 78
 - de plantas C-3, 78
 - de plantas C-4, 78
 - de plantas CAM, 80
- Elemento criboso, 96, 97
- Elementos,
 - cribosos, 94
 - traqueales, 39, 40
 - vasales, 39
- Elongación,
 - de entrenudos, 132
 - de la radícula, 158
- Embrión, 24, 26, 155, 165, 177
 - inmadurez del, 174
- Encamado, 132
- Encharcamiento, 130
- Endodermis, 37, 38, 58
- Endospermo, 155, 156, 165, 174
- Energía, 17
 - de oxidación, 17
 - libre, 29, 30
 - lumínica, 64, 65
 - metabólica, 57, 58, 87
 - solar, 19, 65
- Enraizamiento, 122, 126, 132
- Envejecimiento, 26, 191, 192
 - fase de, 26
 - y deficiencia de nutrientes, 192
- Enzimas, 19, 53, 57, 186
 - hidrolíticos, 53, 163, 165, 166, 194
 - respiratorios, 162
- Epicotilo, 168
- Epifitas, 54
- Epigea, germinación, 168
- Eritrosa, 71
- Escarificación, 174, 177
- Escutelo, 165, 166
- Espacio,
 - intermembranas, 89, 91
 - intratilacoidal, 63, 68, 69
- Espacios intercelulares, 36, 37, 41, 44
- Espectro,
 - de absorción, 139
 - electromagnético, 65
- Espermidina, 131
- Espermina, 131
- Estolones, emisión de, 145
- Estoma, 22, 43, 44
- Estomas, 21, 23, 42, 43, 79
 - apertura de los, 43
 - cierre de los, 43, 130, 191
 - diferenciación de, 138
- Estratificación fría, 177
- Estroma, 63, 68, 69
- Etanol, 88, 89
- Ethephon, 133
- Etileno, 121, 122, 130, 184, 194
- Etiolación, 105, 137
- Etioladas, plantas, 105
- Evaporación del agua, 21, 23, 34, 35, 42
- FAD, 90, 91, 92
- FADH₂, 90, 91, 92
- Fase,
 - de crecimiento, 158, 160, 161
 - de crecimiento vegetativo, 24
 - de envejecimiento, 26, 103, 191, 192
 - de germinación de semillas, 158, 159, 161
 - de hidratación de semillas, 158
 - de madurez, 26
 - de senescencia, 103, 191

- de vejez, 191
- exponencial de crecimiento, 102, 103
- juvenil, 25, 26
- lineal de crecimiento, 103
- logarítmica de crecimiento, 102
- lumínica de la fotosíntesis, 65, 69
- oscura de la fotosíntesis, 69, 70
- reproductiva, 24, 145
- Fases del crecimiento, 102, 103
- Fe, 51, 53, 59
- Fecundación, 25, 46, 183
- Feofitina, 68, 69
- Fermentación, 18, 88, 89, 184
 - láctica, 88, 89
 - alcohólica, 88, 89
- Ferredoxina, 67, 69
- Fijación de CO₂, 69, 75, 76
- Fijadores de nitrógeno, microorganismos, 52
- Fitocromo, 114, 137, 146, 184
- Fitohormona, 132
- Fitohormonas, 19, 121
- Fitol, 66
- Flavin-adenin-dinucleótido, 90
- Flavin-mononucleótido, 91
- Flavonoides, 191
- Floema, 23, 93, 94, 96
 - carga del, 96
 - descarga del, 96
 - transporte por el, 94
- Floración, 25, 46, 94, 133, 145
 - inducción de la, 145, 147, 179
 - control hormonal de la, 148
- Flujo,
 - de CO₂, 65
 - de agua, 31, 38
 - de presión, teoría del, 97
 - electrónico, 68, 69, 92
 - hídrico, 35, 39
 - transpiratorio, 39, 43
- FMN, 91
- Fosfato, 17
 - de dihidroxiacetona, 71
 - de triosa, 80
- Fosfatos, 18, 88
 - de triosa, 71, 72
- Fosfo-enol-pirúvico, ácido, 76
- Fosfogliceraldehído, 71
- Fosfoglicérico, ácido, 71
- Fosfoglicólico, ácido, 73, 74
- Fosfolípidos, 19, 52
- Fosforilación, 68, 74
 - a nivel de sustrato, 87
 - oxidativa, 92
- Fósforo, 19, 51, 52
- Fotoasimilados, 81, 87, 93, 94
 - distribución de, 93, 138
 - transporte de, 94
 - utilización de, 87
- Fotomorfogénesis, 137
- Fotofosforilación,
 - cíclica, 68
 - no cíclica, 68
- Fotonastias, 115
- Fotoperiodismo, 145
- Fotoperiodo, 145, 151
 - y dormición de yemas, 178, 179
 - y floración, 145
- Fotorrespiración, 73, 74, 75, 78, 81
- Fotosíntesis, 18, 20, 63, 80
 - bruta, 81
 - neta, 81, 82, 83
 - y crecimiento, 105
- Fotosistema I, 67, 69
- Fotosistema II, 67, 69
- Fototropismo, 113
- Fototropismos, 111, 113
- Fructificación, 183
- Fructosa, 71, 87, 88
 - 1,6diP, 88
 - fosfato, 71, 92
 - P, 72
 - 6P, 88
- Fruto, 155, 183, 186
 - maduración del, 122, 183
- Frutos, 26, 183
 - climáticos, 184, 185, 186
 - cuajado de, 126
 - maduración de, 127, 131, 133, 186
 - no climáticos, 184, 185, 186
 - partenocárpicos, 133, 183
- Fuentes (órganos), 93
- Fumárico, ácido, 90
- GA₃, 117, 121, 126, 127, 132, 150
- Geotropismo, 112
- Geotropismos, 111
- Germinación de semillas, 122, 137, 157, 173, 176
 - en cereales, 165, 166
 - epigea, 166, 167, 168

- fase de, 158, 159
- hipogea, 166, 167
- proceso de, 159, 164, 166
- y humedad, 160
- y oxígeno, 161, 162
- y respiración, 162
- y temperatura, 160, 161
- Gibano, 127
- Giberélico, ácido, 127, 128, 132, 177
- Giberelina, 121, 126
- Giberelinas, 122, 126, 148, 165, 179
- Glicérico, ácido, 74
- Glicerol, 163, 166
- Glicina, 73, 74
- Glicólico, ácido, 73, 74
- Glicolisis, 87, 88
- Glioxílico, ácido, 74
- Glúcido, 63, 71
- Glúcidos, 19, 87, 163, 191
- Glucolisis, 87
 - y germinación, 162
- Glucosa, 18, 87, 88, 92, 166
 - fosfato, 72, 73, 92
 - P, 72
 - 1P, 88
 - 6P, 88
- Gradiente,
 - de potencial electroquímico, 55
 - hídrico, 41, 97, 160
 - químico, 96
 - de presión, 97
- Grana, 63, 67
- Grasas, 163
- Gravedad, fuerza de la, 111, 112
- Gutación, 46
- H, 51
- H⁺, 57, 67, 89, 91, 96
- Hatch y Slack, vía de, 76, 77
- Hemicelulosas, 19
- Herbicidas, 54, 123, 125, 134
- Hexosa, 87
- Hidatodos, 46
- Hidratación de semillas, 160, 162
- Hidrazida maleica, 132
- Hidrógeno, 51
 - puentes de, 29
- Hidrólisis,
 - del almidón, 44, 87, 166
 - de la sacarosa, 87
 - del ATP, 17, 57
- Hidrotropismos, 115
- Hierro, 51, 52
- Hipocotilo, 167, 168
- Hipogea, germinación, 167
- H₂O, 64, 68, 69, 87, 91
- H₂O₂, 73
- Hormona vegetal, 121, 123, 129, 131
- Hormonal,
 - balance, 106
 - teoría, 106
- Hormonas, 96, 106
 - vegetales, 106, 121, 122, 132, 194
- HR, 34, 43, 47
- Humedad,
 - relativa, 34, 78
 - y germinación de semillas, 160
 - y longevidad de semillas, 168
- IAA, 123, 125, 126, 129
- IBA, 125
- Iluminación, 81, 82, 141
- In vitro*, cultivo, 107, 108
- Indolacético, ácido, 121, 123
- Indolbutírico, ácido, 125, 126
- Indólicos, compuestos, 125
- Indolpropiónico, ácido, 125
- Inhibición del crecimiento, 130
- Inhibidoras, sustancias, 176
- Inhibidores,
 - de la germinación, 176, 177
- Insectívoras, plantas, 115
- Isocítrico, ácido, 90
- Isopreno, 66
- K, 51, 53
- K⁺, 43, 53, 54, 58, 96
- Kranz, anatomía, 75
- Krebs, ciclo de, 87, 90, 91, 93, 162
- Láctico, ácido, 88, 89
- Lamelas, 63
- Lámina media, 53
- Láminas medias, 193
- Latencia, 173
- Letargo, 173
- Ligninas, 193
- Lipasas, 163
- Lípidos, 19, 37, 163, 164, 166
- Lixiviación, 177

- Longevidad,
 - de la planta, 192
 - de semillas, 156, 168, 169
 - y humedad, 169
 - y temperatura, 169
- Luz, 19, 20, 69, 81, 113, 137
 - absorción de, 138
 - artificial, 65
 - blanca, 141, 147, 148
 - infrarroja, 65, 138
 - roja, 138, 141, 147, 148
 - rojo-lejano, 138, 141, 147, 148
 - solar, 140, 141
 - ultravioleta, 65
 - visible, 65
 - y apertura estomática, 44
 - y crecimiento, 105, 113
 - y floración, 147, 151
 - y fotorrespiración, 74
 - y fotosíntesis, 64
 - y fototropismo, 113
 - y morfogénesis, 137
- Macroesclereidas, 162, 175
- Macronutriente, 51
- Maduración,
 - de frutos, 26, 131, 133, 183, 186
 - control hormonal de la, 185
 - del fruto, 183
- Madurez,
 - de frutos, 183, 186
 - fase de, 26
 - prefloral, 145
 - morfológica de semillas, 157
 - fisiológica de semillas, 157
- Magnesio, 51, 53, 66, 95
- Malas hierbas, 134, 177
- Malato, 44
- Málico, ácido, 44, 76, 77, 79, 90
- Malta, 163
- Malteado, 132, 165
- Manganeso, 51, 52, 53
- Matriz mitocondrial, 89, 91
- MCPA, 125
- Membranas, 38, 55
 - permeabilidad de, 53, 56, 57, 141
- MENA, 132
- Meristemo apical, 106
- Meristemas, 101
 - apicales, 126
 - intercalares, 101
 - primarios, 101
 - secundarios, 101
- Mesofilo, 42, 63, 76, 77, 96
- 2-metil-4-clorofenoxiacético, ácido, 125
- Metionina, 53
- 2-metoxi-3,6-diclorobenzoico, ácido, 125
- Mevalónico, ácido, 130
- Mg, 51, 53
- Mg²⁺, 53
- MH, 132
- Micorrizas, 54
- Micronutrientes, 52
- Microorganismos, 18, 194
 - fijadores de nitrógeno, 52
 - fotosintéticos, 63
- Mitocondria, 74, 77, 89, 91, 92
- Mitocondrias, 74, 76, 186
- Mn, 51, 53
- Mo, 51
- Molibdeno, 51, 52
- Monocárpicas, plantas, 26
- Monosacáridos, 64, 92
- Movilidad de nutrientes, 58, 59
- Movimiento,
 - circumnutacional, 117
 - de crecimiento, 115, 117
- Movimientos,
 - en las plantas, 24
 - nictinásticos, 115, 116
 - de crecimiento, 111
- N, 51, 52, 59
- N₂, 52
- Na⁺, 58
- NAA, 125, 126, 132, 133
- NAD⁺, 88, 89, 90, 91
- NADH, 88, 89, 90, 91, 92
- NADP⁺, 64, 67, 68, 69, 70
- NADPH, 64, 67, 68, 69, 70
- Naftalenacético, ácido, 125, 126
- β-naftoxiacético, ácido, 125
- Nastias, 115
- Nastismos, 111, 115
- Necrosis, 60
- NH₃, 52
- NH₄⁺, 52
- Nictinásticos, movimientos, 115
- Nicotinamida, 64, 88
 - adenín-dinucleótido, 88, 89

- adenín-dinucleótido-fosfato, 64
- Nitrato, 52
- Nitrógeno, 19, 51, 52
- NO_3^- , 52
- Nucleótidos, 19, 52, 92, 166
- Nutaciones, 116
- Nutrición mineral, 19, 49
- Nutricional, teoría, 106
- Nutricional-direccional, teoría, 106
- Nutrientes, 19, 52, 53, 54, 55
 - carencia de, 60
 - concentración óptima de, 59
 - deficiencia de, 59
 - esenciales, 52
 - inmóviles, 59
 - minerales, 19, 20, 51
 - móviles, 59, 193
 - toxicidad de, 59
- Nutritivas, soluciones, 59
- O_2 , 51, 91
- O_2 , 18, 19, 54, 64, 87, 162
- Organogénesis, 101
- Organos,
 - consumidores, 93
 - productores, 93
- Ostíolo, 21, 22, 42, 43
- Oxalacético, ácido, 76, 77, 79, 90
- Oxidación, 18, 92
 - del agua, 68
 - de sustancias orgánicas, 17
 - energía de, 17
- Oxido-reducción, 53, 63
- Oxigenación,
 - de la RuDP, 75, 78
- Oxigenasa, 73, 77, 80
- Oxígeno, 17, 51, 64, 161, 175
- P, 51, 52, 53, 59
- P680, 67, 69
- P700, 67, 69
- Paraquat, 133
- Pared celular, 34
- Paredes celulares, 19, 36, 53, 193
- Partenocarpia, 133, 183
 - inducción de la, 127, 129, 183
- Partenocárpico, frutos, 133
- PDC, 146, 147, 148
- PDHA, 70, 71, 88
- PDL, 145, 147, 148
- Pectinas, 19, 184
- Pectinasas, 193
- Pelos absorbentes, 35, 36
- Pentosa, 69, 92
- Pentosas, 69
- Pentosas-fosfato, vía de las, 92, 162
- PEP, 76, 77, 79, 80, 88
- PEP-carboxilasa, 76, 77, 80
- Perennes, plantas, 24, 26, 149
- Perispermo, 155
- Perforaciones, 39, 40
- Permeabilidad,
 - de membranas, 53, 54, 57, 141
 - selectiva, 58
- Peroxidasas, 131
- Peróxido de hidrógeno, 73
- Peroxisoma, 74
- Peroxisomas, 73, 74
- Peso, 102
 - fresco, 51, 107, 159
 - seco, 51, 63, 81, 102, 107
- Pfr, 138, 139, 140, 146, 147, 148
- PGAc, 70, 71, 88
- PGAL, 71, 73, 88, 92
- Phosphon-D, 132, 133
- P_i , 17, 68, 71, 72, 87
- Pigmentos, 64, 186
 - antena, 67
 - clorofílicos, 186
 - fotosintéticos, 66
- Pirófitas, 178
- Pirúvico, ácido, 76, 77, 79, 87, 88, 90
- Placas cribosas, 94, 95, 97
- Planta,
 - de día corto, 147
 - de día largo, 147
- Plantas,
 - de día corto, 146, 147
 - de día largo, 145, 147
 - indiferentes (al fotoperiodo), 146
- Plántula, 24, 156, 157, 167, 168
- Plasmodesmos, 36, 76, 77
- Plasmólisis, 33, 43
- Plastocianina, 68, 69
- Plastoquinona, 68, 69
- PMP, 33, 35
- PO_4^{3-} , 53
- Poder reductor, 64, 68, 73, 89, 90
- PO_4H^{2-} , 53
- PO_4H_2^- , 53

- Polen, 25
- Poliaminas, 131
- Policárpicas, plantas, 26
- Polinización, 25, 46, 183
- Polisacáridos, 92
- Potasio, 43, 51, 53
- Potencial,
 - de membrana, 58
 - de presión, 31, 34
 - gradiente de, 97
 - electroquímico, 55, 58, 92
 - gradiente de, 56
 - hídrico, 29, 31, 42, 160
 - diferencia de, 31, 39, 41
 - gradiente de, 31, 41, 42, 43, 160
 - matricial, 31
 - osmótico, 31, 53, 97
 - químico, 30, 31, 55
 - diferencia de, 31, 55
 - gradiente de, 97
- Pr, 138, 139, 140, 147, 148
- Presión, 39, 40
 - de turgencia, 34, 43, 97
 - de vapor, 34
 - de saturación de vapor, 34
 - flujo de, 97
 - potencial de, 31
 - gradiente de, 97
 - radical, 38, 39
 - radicular, 38
- Primordio seminal, 155
- Primordios seminales, 155
- Productores, órganos, 93
- Proteasas, 163
- Proteína-P, 97, 98
- Proteínas, 19, 52, 57, 95, 163, 191
 - de transporte, 56, 57
- Protón, 68
- Protones, 58, 68, 91
 - bomba de, 57
 - bombeo de, 57
- Protoplasto, 33, 43, 55, 57
- Pt, 140
- Puentes de hidrógeno, 29
- Punteaduras, 39, 40
- Punto de compensación,
 - del CO₂, 83
 - lumínica, 82
- Punto de marchitamiento permanente, 33
- Putrescina, 131
- Quelatos, 54
- Quimiotropismo, 114
- Quimiotropismos, 111, 114
- Quinetina, 121, 129, 133
- Radiación, 65
- Radícula, 158, 159, 160, 167, 176
- Reducción, 71
 - del carbono, 65, 71
 - del DPGAc, 70, 71
- Regeneración, 71
 - de la RuDP, 70, 71
 - de órganos, 107
 - de un organismo, 107
- Regulador de crecimiento, 121, 176, 194
- Reguladores de crecimiento, 24, 107, 121, 132, 150
- Rehidratación de semillas, 158, 160, 165
- Relación tallo/raíz, 107
- Reproducción sexual, 25, 157
- Reservas,
 - movilización de, 162
 - nutritivas de la semilla, 155, 168
- Resistencia, 39
 - del simplasto, 38
 - estomática, 65
- Resistencias, 32
 - a la difusión del CO₂, 65
 - al flujo transpiratorio, 43
- Respiración, 18, 20, 87, 104
 - aeróbica, 19, 87
 - de crecimiento, 104
 - de mantenimiento, 104
 - mitocondrial, 81
 - y envejecimiento, 191
 - y germinación, 158, 162, 175
 - y maduración de frutos, 122, 184
- Retardantes de crecimiento, 123, 132
- Ribosa, 18, 64, 88
- Ribulosa,
 - difosfato, 69, 70
 - fosfato, 71, 92
- RNA, 163
 - mensajero, 165
 - ribosómico, 165
 - transferente, 129, 165
- RNAs, 191
- Rudimento seminal, 25, 155, 183
- Rudimentos seminales, 25, 155

Fisiología Vegetal

- RuDP, 69, 70, 71, 73, 74, 78
 - carboxilasa, 71, 73, 77, 80
 - carboxilasa/oxigenasa, 75, 77
- S, 51, 53
- Sacarosa, 71, 72, 87, 95, 96
 - fosfato, 71
 - P, 72
- Sedoheptulosa, 71
- Seismonastias, 116
- Semilla, 24, 26, 155, 157, 158
 - durmiente, 173
 - madurez fisiológica de la, 157
 - madurez morfológica de la, 157
- Semillas, 26, 155, 173
 - dormición de, 173
 - duras, 177, 178
 - germinación de, 156, 157, 160
 - longevidad de, 168, 169
 - maduración de, 157
 - madurez fisiológica de las, 157
 - madurez morfológica de las, 157
 - viabilidad de, 168, 169, 186
- Senescencia, 26, 133, 191
 - de frutos, 186
 - de hojas, 129, 130, 131, 191
- Serina, 74
- Simplasto, 36, 37, 38, 58, 96
- Síntesis,
 - de ABA, 130
 - de antocianinas, 137, 138
 - de ATP, 17, 68
 - de auxinas, 53
 - de citoquininas, 127
 - de clorofila, 138
 - de DNA, 165
 - de enzimas, 131, 162
 - de enzimas hidrolíticos, 192, 194
 - de etileno, 186
 - de proteínas, 53, 130, 165
 - de RNA, 130
 - de RNA mensajero, 163, 165
 - de RNA ribosómico, 165
 - de RNA transferente, 165
- SO₄²⁻, 53
- Soluciones nutritivas, 59
- Suberificación, 37
- Suberina, 37
- Suberinas, 194
- Succinil-CoA, 90
- Succínico, ácido, 90
- Suculentas, plantas, 79
- Sumidero (órgano), 93
- Sumideros (órganos), 93, 191
- Sustancias,
 - aromáticas, 184
 - de reserva de la semilla, 155, 162
 - gomosas, 194
 - inhibidoras, 104, 174, 179
 - inhibidoras del crecimiento, 179
 - inhibidoras de la germinación, 174, 176, 177, 178
 - movilización de, 162
 - orgánicas, oxidación de, 17
- 2,4,5-T, 134
- Taninos, 184
- Tegumentos, 155
- Temperatura,
 - y absorción de agua, 38
 - y absorción de nutrientes, 54
 - y apertura estomática, 45
 - y crecimiento, 104
 - y dormición de yemas, 179
 - y envejecimiento, 192
 - y floración, 149
 - y fotorrespiración, 75, 78
 - y fotosíntesis, 80
 - y germinación, 160
 - y humedad relativa, 34, 43
 - y longevidad de semillas, 168
 - y maduración de frutos, 185
 - y potencial hídrico, 31
 - y transpiración, 43
- Tensión, 30, 31, 40, 41, 186
- Tensión-cohesión, teoría de la, 41
- Teoría
 - de la tensión-cohesión, 41
 - del flujo de presión, 97
 - hormonal, 106
 - nutricional, 106
 - nutricional-direccional, 106
- Termonastias, 115
- Terpenos, 92
- Tigmotropismos, 111, 114, 115
- Tilacoides, 63, 65, 67, 68, 69
- Tiourea, 179
- Totipotencia celular, 107

- Toxicidad de nutrientes, 60
Transpiración, 22, 23, 42, 45, 191
 cuticular, 42
 estomática, 42
Transpiratorio, flujo, 39, 43
Transportadora de electrones, cadena, 91
Transportadores, 56, 57
 de electrones, 53, 67
 de energía, 92
Transporte, 56
 a larga distancia, 23
 activo, 55, 56, 57
 activo secundario, 58
 célula a célula, 23
 de auxinas, 125, 131
 de electrones, 67, 68
 de energía, 19
 de fotoasimilados, 94
 pasivo, 55, 56
 por el floema, 94, 96
 por el xilema, 23, 39
Traqueales, elementos, 39, 40
Tráqueas, 39
Traqueidas, 39, 40
Traslocación, 53, 93, 94
Trepadoras, plantas, 116
2,3,6-triclorobenzoico, ácido, 125
2,4,6-triclorobenzoico, ácido, 125
2,4,5-triclorofenoxiacético, ácido, 125
Trifosfato de adenosina, 17
Triglicéridos, 163
Triosa, 70, 71, 88
Triosas, 70, 71, 87
 -fosfatos, 70, 71
 -P, 72
Tropismos, 111
Tubérculos, formación de, 25
Tubo polínico, 25, 183
Tubos polínicos, 114
Tubos cribosos, 94, 95
Turgencia, 33, 34, 45, 115, 116
 presión de, 34, 44
Ubiquinona, 91, 92
UDP-glucosa, 71, 72
Umbrófila, planta, 82
Uridin-difosfato-glucosa, 71
Vacuola, 55, 79, 80
Vaina, 76, 77
Vapor de agua, 34, 42, 43, 47
 presión de, 35
 presión de saturación de, 35
Vasos, 39
 conductores, 194
 xilemáticos, 36, 39
Vernalina, 150
Vernalización, 149, 150
 control hormonal de la, 150
 y fotoperíodo, 151, 152
Vernalizadas,
 células, 149, 150
 plantas, 149, 150, 152
Vía,
 de Hatch y Slack, 76, 77
 de las pentosas-fosfato, 92, 162
Viabilidad de semillas, 168, 169, 186
Viento, velocidad del, 43
Volubles, plantas, 116, 118

Xilema, 23, 39, 40, 41, 58, 97
 transporte por el, 23, 39
Xilemáticos, vasos, 36, 39
Xilulosa, 71

Yema apical, 106, 168
Yemas, 178
 adventicias, 106
 apicales, 25, 106
 brotación de, 132, 178, 179
 dormición de, 25, 178
 laterales, 25, 106

Zarcillos, 114, 116, 117
 plantas con, 116, 118
Zeatina, 121, 129
Zn, 51, 53
Zona,
 de abscisión, 193, 194
 de carencia de nutrientes, 60
 de concentración óptima de nutrientes, 60
 de deficiencia de nutrientes, 59, 60
 de toxicidad de nutrientes, 59, 60
 pilífera, 35

- Acer*, 168
A. pseudoplatanus, 176
 aguacate, 185
 Aizoaceae, 79
 albaricoque, 185
 algodón, 133
 algodónero, 146
Allium cepa, 146, 168
 Amaranthaceae, 78
Amaranthus, 78
 Angiospermas, 25, 94, 98, 155, 183
Ananas comosus, 79, 185
Annona cherimola, 185
 arce, 176
 arces, 168
 arroz, 126, 146, 169
 Asteraceae, 128, 175
 avena, 146
Avena sativa, 146

Begonia, 107
Beta vulgaris, 112, 145, 151
Brassica napus, 164
B. oleracea, 78
 Bromeliaceae, 79

 Cactaceae, 79
 cafeto, 146
 calabaza, 185
 caña de azúcar, 78
Capsella bursa-pastoris, 156
 cebada, 132, 165, 168
 cebolla, 132, 146, 168
 centeno, 150
 cereales, 132, 149, 158, 163, 165, 166
 cereza, 185
 Chenopodiaceae, 78
 chirimoya, 185
 chopos, 168
Cistus, 178
 cítricos, 127, 131, 133, 183
Citrullus lanatus, 185
Citrus, 183
C. limon, 185
C. maxima, 185
C. nobilis, 185
C. sinensis, 185
Coffea arabica, 146
 col, 133
 coles, 78

 coliflor, 133
Colutea atlantica, 175
 Crassulaceae, 79
Cucumis melo, 185
Cucurbita pepo, 185
Cynodon dactylon, 78
Cyperus rotundus, 78

Daucus carota, 112, 146, 151

 espinaca, 145
 Euphorbiaceae, 79

Ficus carica, 185
Fragaria vesca, 185
 fresa, 185

Gibberella fujikuroi, 126, 127
Ginkgo biloba, 157
 girasol, 78
 Gimnospermas, 98
Glycine max, 146
Gossypium hirsutum, 146
 Gramineae, 78
 gramíneas, 123
 guisante, 117, 126, 146, 156, 164, 167, 168

 haba, 168
Hedera helix, 192
Helianthus annuus, 78
 hiedra, 192
 higo, 185
Hordeum vulgare, 132, 165, 168

 jaras, 178
 judía, 126, 146, 167, 168

Lactuca sativa, 141, 146, 168, 176, 177
 lechuga, 133, 141, 146, 168, 176, 177
 Leguminosae, 174, 175
 leguminosas, 168, 177
Lens culinaris, 164
 lenteja, 164
 limón, 185
Lycopersicon esculentum, 146, 185

 maíz, 24, 78, 103, 129, 168, 169
Malus sylvestris, 185
 mandarina, 185
 manzana, 185

Fisiología Vegetal

manzano, 133

melocotón, 185

melocotonero, 128, 133

melón, 131, 133, 185

Mimosa pudica, 115

mostaza blanca, 168

Musa, 183

M. paradisiaca, 185

naranja, 185

nabo, 164

Nicotiana tabacum, 129, 146

oleaginosas, 163

Onopordum nervosum, 128, 175

orquídeas, 157

Oryza sativa, 126, 146, 169

patata, 129, 132, 146, 179, 192

pera, 185

peral, 133

Persea americana, 185

Phaseolus vulgaris, 126, 146, 167, 168

pimiento, 133

piña, 79, 185

Pisum sativum, 117, 126, 146, 156, 164,
167, 168

plátano, 131, 183, 185

pomelo, 185

Populus, 168

Prunus armeniaca, 185

P. avium, 185

P. persica, 128, 185

Pyrus communis, 185

Quercus, 168

remolacha, 112, 132, 145, 151

ricino, 94, 95, 156, 168

Ricinus communis, 94, 156, 168

robles, 168

Saccharum officinarum, 78

sandía, 185

Secale cereale, 150

Sinapis alba, 168

soja, 146

Solanum tuberosum, 129, 146, 179, 192

Sorghum bicolor, 78

S. halepense, 78

sorgo, 78

Spinacia oleracea, 145

tabaco, 129, 146

trigo, 78, 146, 150, 161, 165, 168, 174

Triticum aestivum, 78, 146, 150, 161, 165,
168, 174

tomate, 131, 133, 185

tomatera, 146

uva, 185

uvas, 133

Vicia faba, 168

vid, 180, 183

Vitis vinifera, 180, 183, 185

zanahoria, 112, 132, 146, 151

Zea mays, 24, 78, 103, 129, 168, 169