

**“TEXTO BÁSICO PARA PROFESIONAL EN INGENIERÍA
FORESTAL. EN EL ÁREA DE FISIOLÓGIA VEGETAL”**



• *WALDEMAR ALEGRIA MUÑOZ*

- Profesor Principal de la Universidad Nacional de la Amazonia Peruana, adscrito al Departamento de Ecología y Conservación de la Facultad de Ciencias Forestales. Ciudad de Iquitos, Loreto – Perú 2016!

**“TEXTO BÁSICO PARA PROFESIONAL EN INGENIERÍA
FORESTAL. EN EL ÁREA DE FISIOLOGÍA VEGETAL**

Recopilado por:
Waldemar Alegría Muñoz
IQUITOS – PERÚ
2016



WALDEMAR ALEGRÍA MUÑOZ

- Ingeniero Forestal, Docente Principal de la Facultad de ciencias Forestales de la Universidad Nacional de la amazonia Peruana.
- Doctor en Educación y Magister en Gestión Pública. Universidad Nacional de la Amazonia Peruana
- Especialista en Desarrollo Rural.
- Catedrático de las Asignaturas: Fisiología Vegetal, Ciencias Naturales, Historia y Sociología Rural de la Amazonia Peruana. Pregrado y Maestría en Ciencias Forestales.
- Asesor de Tesis; nivel Pregrado y Postgrado.

**EN MEMORIA DE:
MARIELA FRANCISCA RODRIGUEZ DE ALEGRIA**

**MI AGRADECIMIENTO SINCERO AL SR. DAVID TUESTA ROJAS,
POR SU COLABORACIÓN EFICAZ EN LA ELABORACIÓN DEL
PRESENTE TEXTO**

PROLOGO

El presente texto es una recopilación actualizada de los principales contenidos de la Fisiología vegetal, que pretende abarcar la mayor parte de los conocimientos relacionados con esta materia, así como expresar con mayor claridad conceptos antiguos, y enfatizar así la experiencia del aprendizaje.

El propósito de este texto se centra en tres objetivos:

1. El desarrollo de un mayor conocimiento de la fisiología vegetal moderna, permitiendo a los lectores interesarse en esta disciplina.
2. Los lectores se familiarizan con la forma en que las investigaciones realizadas por los científicos se aplican a diferentes disciplinas como: la Agricultura, Forestaría, Biología, Ecología, Fitosociología, etc.
3. Proporciona el material didáctico necesario para comprender en profundidad el funcionamiento de las plantas superiores.

En el texto se abordan 8 capítulos de interés para estudiantes de Ciencias forestales que abordan los temas de: Fisiología vegetal y postulados básicos. Célula vegetal, estructura y funcionamiento de sus partes, origen y desarrollo. Relaciones hídricas (suelo, planta, atmosfera). Fotosíntesis. Respiración. Metabolismo Vegetal. Nutrición de las plantas y Desarrollo Vegetal.

La secuencia de los capítulos, refleja mis preferencias para impartir el curso de Fisiología Vegetal en la Facultad de Ciencias Forestales de la UNAP. Se ha incorporado un glosario de términos, que permitirá al estudiante obtener las definiciones de las palabras que versan sobre los temas antes mencionados en forma alfabética. La bibliografía es amplia al final de los capítulos y glosario de términos; permiten al lector acceso directo a la literatura, en que se basa parte de los capítulos.

Aprovecho este espacio para expresar mi sincero agradecimiento a las autoridades de la Universidad Nacional de la Amazonia Peruana (UNAP), mi alma Mater del cual soy docente principal, a los estudiantes de Ingeniería Forestal e Ingeniería en Ecología de Bosques tropicales de la Facultad de Ciencias Forestales – UNAP, por haber contribuido a la realización de este texto.

El Autor.

SUMARIO

INTRODUCCION A LA FISIOLOGIA VEGETAL	1
CAPITULO I: DEFINICIÓN DE FISIOLOGIA VEGETAL Y POSTULADOS BASICOS	3
1.1. Definición de fisiología vegetal	3
1.2. Evolución y las plantas.	3
1.3. Relación de la fisiología vegetal con otras ciencias	3
1.4. La fisiología vegetal como ciencia.	5
1.5. La fisiología vegetal y la agricultura.	5
1.6. Las plantas y su actividad.	7
1.7. Características de las plantas y de la vida vegetal que conducen a la fisiología especializada.	7
1.8. Ciclo biogeoquímico.	8
1.9. Postulados básicos.	8
CAPITULO II: LA CELULA VEGETAL: ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE SUS PARTES. ORIGEN Y DESARROLLO	12
2.1. Célula Vegetal.	12
2.2. Células eucarióticas y procariotas.	14
2.3. Características de las células vegetales.	16
2.4. Célula eucariótica.	16
2.4.1. La pared celular.	16
2.4.2. La membrana plasmática.	18
2.4.3. Protoplasto.	19
CAPITULO III: RELACIONES HIDRICAS	26
3.1. El agua como contribuyente de las plantas.	26
3.2. Importancia del agua.	26
3.3. Propiedades fisiológicas de la molécula de H ₂ O.	26
3.4. Funciones del H ₂ O en la planta.	26
3.5. Factores que condicionan la disponibilidad de H ₂ O por la planta.	27
3.6. Factores afectados por el déficit de H ₂ O.	27
3.7. Potencial hídrico Ψ (es negativo).	27
3.8. Componentes del potencial hídrico $\Psi = \Psi_{\text{solutos}} + \Psi_{\text{matricial}} + \Psi_{\text{pared}}$.	27
3.8.1. Potencial de solutos Ψ_{solutos} .	28
3.8.2. Potencial de pared o de presión o de turgencia Ψ_p .	28
3.8.3. Potencial matricial Ψ_m .	28
3.9. La planta en situación de sequía.	28
3.9.1. Procesos afectados por la sequía.	29
3.10. Determinación del estado hídrico de la planta.	29
3.11. Métodos de medida del potencial hídrico Ψ .	29
3.11.1. Método de Chardakov.	30
3.11.2. Método de la cámara de presión.	30
3.11.3. Métodos de equilibrio de vapor.	30
3.12. El agua en el suelo.	31
3.13. Factores que afectan a la disponibilidad de H ₂ O.	31
3.12. El agua en el suelo.	31
3.13. Factores que afectan a la disponibilidad de H ₂ O.	31
3.14. Conductividad del agua en el suelo.	31
3.15. Medición del potencial hídrico del suelo.	32
3.16. Soluciones.	32
3.16.1. Disoluciones.	32
3.16.2. Concentración de una disolución.	32
3.16.3. Formas de expresar la concentración.	33

3.16.4. Calculo de concentraciones.	34
3.16.5. Propiedades de las disoluciones.	37
3.16.6. Las disoluciones y los cambios de estado.	37
3.17. Difusión. Y osmosis.	37
3.17.1. Difusión.	37
3.17.1.1. Características de la difusión.	38
3.17.1.2. Difusión de gases.	38
3.17.1.3. Difusión de los solutos.	38
3.17.1.4. Difusión a través de la membrana.	39
3.17.1.5. Ejemplos conocidos de difusión.	39
3.17.2. Osmosis.	40
3.17.3. Turgencia.	41
3.17.3.1. Significado de la presión de turgencia.	41
3.17.4. Flacidez.	41
3.17.5. Plasmólisis.	42
3.17.6. Ósmosis y presión osmótica.	43
3.17.7. El agua en el suelo.	43
3.17.8. La absorción de agua.	43
3.17.9. Trayectoria del agua en la raíz.	44
3.17.10. La presión radical.	47
3.17.11. La Transpiración.	48
3.17.12. El mecanismo de la cohesión-adhesión-tensión, o transpiración tirón.	50
3.17.13. Mecanismo de la transpiración.	51
3.17.14. El mecanismo del movimiento estomático.	52
3.17.15. Consecuencias de la transpiración.	55
	56
CAPITULO IV: LA FOTOSINTESIS	
4.1. Introducción.	56
4.2. Desarrollo histórico.	58
4.3. Naturaleza de la luz.	62
4.4. Clorofila y otros pigmentos	64
4.5. Los cloroplastos.	70
4.6. Las etapas de la fotosíntesis.	70
4.7. Las reacciones dependientes de la luz.	72
4.8. Las reacciones independientes de la luz (la fase oscura).	77
4.9. El ciclo de Calvin. La ruta de las cadenas hidrocarbonadas.	78
4.10. El problema de la fotorrespiración.	82
4.11. Una solución al problema de la fotorrespiración: Otras vías de fijación del CO ₂ .	84
4.12. Las plantas C ₄ .	85
4.13. Las Plantas CAM.	89
4.14. Factores que afectan a la fotosíntesis.	93
4.15. Iluminación y fotosíntesis neta.	94
4.16. Concentración de CO ₂ y fotosíntesis neta.	96
4.17. Factores que influyen en la fotosíntesis de los arboles.	97
4.17.1. Factores ambientales.	98
4.17.2. Factores intrínsecos.	102
CAPITULO V: RESPIRACION	105
5.1. Introducción.	105
5.2. La respiración celular.	106
5.3. La mitocondria.	106
5.4. Etapas de la respiración.	106
5.4.1. Oxidación de la glucosa.	106
5.4.2. La glucolisis.	107
5.4.3. Ciclo de Krebs.	109

5.4.4.	Transporte terminal de electrones.	110
5.4.5.	Vías anaeróbicas.	112
5.4.6.	Regulación de la glucólisis y la respiración.	114
5.4.7.	Otras vías catabólicas y anabólicas.	115
5.5.	Biosíntesis.	115
5.6.	Respiración a nivel de planta entera.	116
5.6.1.	Coeficiente respiratorio.	116
5.6.2.	Tasa respiratoria de la planta.	117
5.6.3.	Factores que influyen la tasa respiratoria.	119
5.6.4.	Relación entre la respiración y la temperatura.	119
5.6.5.	Función del oxígeno en la tasa respiratoria.	120
5.6.6.	Influencia del dióxido de carbono en la tasa respiratoria.	122
5.7.	Los factores ambientales afectan a la actividad de las vías respiratorias mitocondriales	122
5.8.	Gastos respiratorios de carbono revierten en el crecimiento y el mantenimiento de la planta.	122

CAPITULO VI: METABOLISMO VEGETAL 124

6.1.	Metabolismo.	124
6.2.	Fases del metabolismo.	124
6.3.	Fuentes de energía metabólica.	125
6.4.	Fuentes de materia y energía para el metabolismo.	126
6.5.	Rutas metabólicas.	128
6.6.	Uso y transferencia de energía.	129
6.7.	Conexiones energéticas en el metabolismo.	129
6.8.	El sistema ADP/ATP.	130
6.9.	Coenzimas transportadoras de electrones.	132
6.10.	Metabolismo de los alimentos.	134
6.10.1.	Proteínas.	134
6.10.2.	Hidratos de carbono.	135
6.10.3.	Grasas.	135
6.10.4.	Vitaminas.	135
6.10.5.	Enzimas.	136

CAPITULO VII: NUTRICION MINERAL DE LAS PLANTAS 154

7.1.	Introducción	154
7.2.	La función de nutrición en los vegetales....	154
7.3.	Procesos implicados en la nutrición de las plantas.	155
7.4.	Criterios de esencialidad.	158
7.5.	Elementos esenciales.	159
7.6.	Macroelementos primarios.	160
7.6.1.	Nitrógeno.	160
7.6.2.	Fósforo.	161
7.6.3.	Potasio.	161
7.7.	Macroelementos secundarios.	162
7.7.1.	Azufre.	162
7.7.2.	Calcio.	163
7.8.	Microelementos.	164
7.8.1.	Boro.	164
7.8.2.	Cloro.	165
7.8.3.	Cobre.	165
7.8.4.	Hierro.	166
7.8.5.	Manganeso.	167
7.8.6.	Molibdeno.	167
7.8.7.	Zinc.	167

7.8.8. Níquel.	168
7.9. Elementos esenciales beneficiosos.	168
7.9.1. Sodio.	168
7.9.2. Silicio.	169
7.9.3. Cobalto.	169
7.9.4. Selenio.	169
7.9.5. Aluminio.	169
7.10. El floema como sistema conductor de solutos.	171
CAPITULO VIII: DESARROLLO VEGETAL	173
8.1. Desarrollo vegetal.	173
8.2. Crecimiento, diferenciación y morfogénesis.	173
8.2.1. Crecimiento.	173
8.2.2. Diferenciación.	174
8.2.3. Morfogénesis.	174
8.3. Ciclo vital de las plantas.	176
8.3.1. Embriogénesis.	177
8.3.2. Desarrollo de la raíz.	178
8.3.3. Desarrollo del tallo.	178
8.3.4. Desarrollo de las hojas.	178
8.3.5. Regulación hormonal y ambiental.	179
8.4. Mecanismos de regulación del desarrollo.	180
8.5. Análisis de crecimiento: definiciones y fórmulas.	181
8.6. Hormonas que intervienen en el crecimiento y desarrollo de las plantas.	182
8.6.1. Auxinas.	182
8.6.2. Giberelinas.	185
8.6.3. Citoquininas.	187
8.6.4. Ácido abscísico.	189
8.6.5. Etileno.	191
8.7. Otros reguladores del crecimiento.	194
8.7.1. Poliaminas.	194
8.7.2. Ácido salicílico.	194
8.7.3. Jasmonatos.	195
8.7.4. Brasinoesteroides y oligosacarinas.	195
GLOSARIO DE TERMINOS.	196
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.	203

INTRODUCCIÓN A LA FISILOGIA VEGETAL

La fisiología vegetal es la ciencia biológica que estudia el funcionamiento de las plantas: que es lo que sucede en ellas que explica que están vivas. Las plantas no son tan inanimadas como a veces parecen. (Puede ser difícil diferenciar una planta hecha de plástico de una planta real.) El estudio de la fisiología vegetal amplía la comprensión de los fenómenos que ocurren dentro de las plantas.

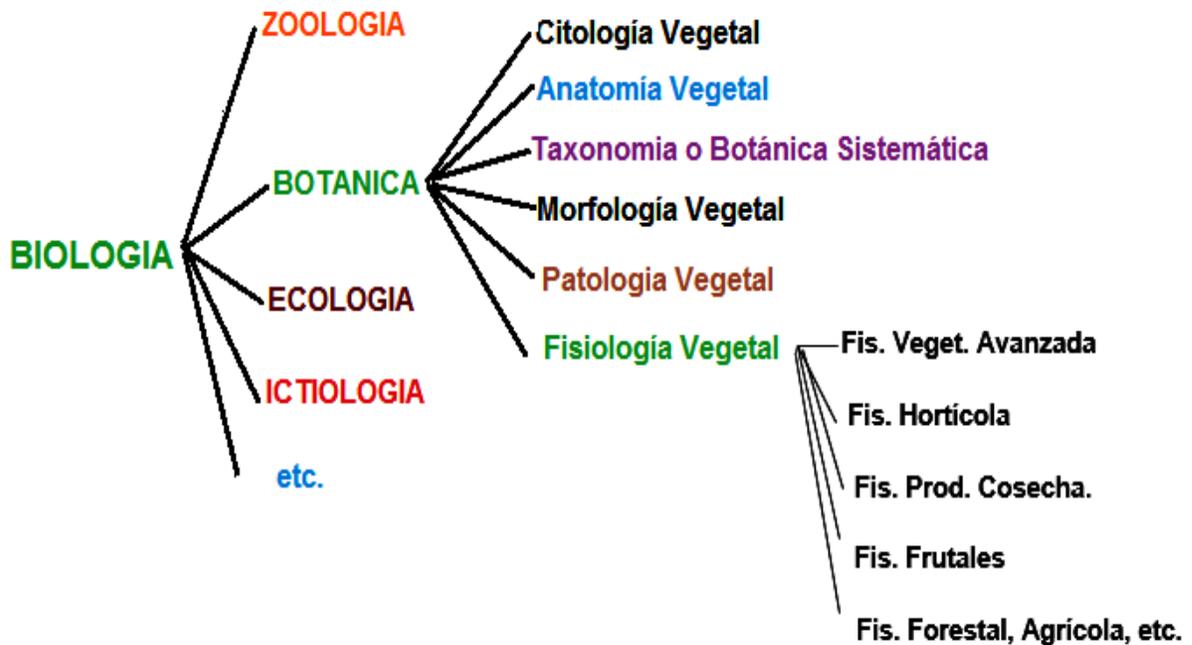
El agua y los materiales disueltos en ella se desplazan por vías de transporte especiales: El agua pasa del suelo a través de raíces, tallos y hojas hasta la atmósfera; y sales inorgánicas y moléculas orgánicas circulan en muchas direcciones en el interior de una planta. Miles de distintas clases de reacciones químicas se realizan continuamente en toda célula viva, transformando agua, sales minerales y gases del ambiente en tejidos orgánicos del vegetal. Y desde el momento de la concepción, cuando una nueva planta comienza su vida como cigoto, hasta su muerte, que podría ser de miles de años más tarde, los procesos organizados del desarrollo hacen crecer la planta, incrementando su complejidad e iniciando cambios cualitativos en su crecimiento como la formación de flores en una época del año y desprendimiento de las hojas en otro

La supervivencia del género humano depende, y probablemente dependerá siempre del crecimiento y producción de los vegetales.

Todos los seres vivos que habitan en la tierra dependen para su sostenimiento, ya sea directa o indirectamente, de los vegetales que cubren la superficie de los continentes o que viven en las aguas oceánicas.

En todo el mundo, el terreno tiene una tendencia de fertilidad, tendencia que no puede culparse a la necesidad mundial de alimentos. Aun necesitamos mayor información del modo de crear y conservar los suelos con el máximo de fertilidad, siendo por ello indiscutible que un futuro satisfactorio respecto al suministro mundial de alimentos depende de los conocimientos que adquirimos en fisiología vegetal.

Los fitofisiólogos trabajan para obtener una mejor comprensión del crecimiento y un mayor control sobre el mismo, y tienen la satisfacción de ver como los hallazgos se trasladan al terreno práctico en la industria mundial de mayor volumen. La población de que el mundo soporte su población creciente depende del desarrollo futuro de la fisiología vegetal y de las aplicaciones derivadas de este desarrollo.



El Campo de estudio y trabajo de la Fisiología Vegetal nos responderá a los siguientes interrogantes:

1. Cómo entra y se desplaza e incluso como sale el agua de la planta?
2. Cómo lo hacen los minerales o nutrientes solutos? Compuestos químicos?
3. Cómo entran y salen los gases? $\text{CO}_2 - \text{O}_2$.
4. Cómo se fabrican los elementos y como se usan en el desarrollo de la planta?
5. Cómo crece la planta?
6. Cómo se forman nuevos órganos?
7. Cómo se coordinan los distintos órganos y tejidos de una planta?
8. Cómo influyen las condiciones ambientales sobre el crecimiento y desarrollo de la planta?

CAPITULO I: DEFINICIÓN DE FISILOGIA VEGETAL Y POSTULADOS BASICOS

1.1. Definición de fisiología vegetal

Barcelo (1995). Es la ciencia que estudia las respuestas de las plantas vivas, o partes vivas de la misma frente a agentes externos o internos variables. Estudia el funcionamiento de las plantas o estudia los procesos que tienen lugar en el desarrollo y comportamiento de los vegetales, así como el examen de los mecanismos internos mediante los cuales realizan sus múltiples y complejos procesos de síntesis química y la forma en que se integran estos mecanismos. También se ocupa de los factores climáticos del medio y de las interacciones de las plantas con los organismos relacionados con ellas, en cuanto dichos organismos influyen y modifican el curso del desarrollo del vegetal.

Bidweel (1993). Es el estudio de los procesos de germinación, crecimiento, desarrollo, maduración, reproducción y muerte de las plantas. Y de cómo el medio ambiente actúa recíprocamente sobre la vida de las plantas.

Bonner y Galston (1965). Estudia el funcionamiento de las plantas; ósea los procesos que tienen lugar durante el crecimiento, desarrollo y comportamiento de los vegetales; también se ocupa de los factores climáticos del medio y de las interacciones de las plantas con los organismos relacionados con ellas, en cuanto dichos organismos influyan y modifiquen el curso del desarrollo vegetal.

1.2. Evolución y las plantas.

Las plantas han evolucionado continuamente y aun lo siguen haciendo. Los aspectos más visibles de la evolución de las plantas son:

1. Cambios Morfológicos o Anatómicos: ósea evolución del cuerpo y la forma, tamaño de las plantas, modificaciones de las hojas (pelos).
2. Cambios de los procesos Bioquímicos: Ósea de las reacciones químicas en el interior de las plantas.
3. Cambios Fisiológicos: ósea en el funcionamiento metabólico de las plantas como respiración, fotosíntesis, transpiración, absorción de agua y nutrientes, etc.

Las plantas adecuadas son aquellas que pueden producir más eficazmente (alto rendimiento) bajo los más amplios rangos de condiciones ambientales naturales y bajo condiciones en manejo agronómico aceptables.

1.3. Relación de la fisiología vegetal con otras ciencias.

La parte de la Biología que estudia a los vegetales se conoce con el nombre de botánica, sin embargo, el estudio de las plantas puede abordarse bajo diferentes puntos de vista, lo

cual origina una serie de ramas de la botánica como son la Anatomía, la Taxonomía, la Morfología, la Genética, la Patología, la Fisiología, etc.

La Física. Ayuda a la Fisiología Vegetal a interpretar y entender la entrada y salida de gases ($O_2 - CO_2$), solventes (agua), solutos (Nutrientes), radiación solar (luz), etc.

La Fitobioquímica. Ayudan a comprender las reacciones metabólicas o procesos de crecimiento y diferenciación, el conocimiento de una enzima o estructura de algunos orgánulos celulares como los cloroplastos o mitocondrias. Es esencial para la comprensión de los procesos fisiológicos el conocimiento de ciertos principios fundamentales de la física y química como:

- Estructura química de las plantas
- Reacciones bioquímicas
- Reacciones Bioquímicas desfavorables por modificaciones
- Reacciones ante cuerpos extraños.

La Genética. Que trata la forma en que los organismos transmiten sus características específicas y particulares de generación en generación.

La aplicación práctica (de la Genética) a través de la selección y el mejoramiento (Fitogenotecnia o Fitomejoramiento), lo cual repercute en el desarrollo de todas las plantas cultivadas que muestran característica deseables tales como producción, resistencia a enfermedades, adaptaciones ambientales, etc.

La Edafología. Es importante que se conozcan el suelo donde crecerán las plantas. Por lo que este estudio debe efectuarse antes de la siembra de la especie vegetal elegida.

La Ecología. Es interesante que se estudie las relaciones existentes entre los seres vivos y el medio ambiente en el cual crecerán.

La Estadística. Para el estudio científico de los problemas en el campo o laboratorio, a través de los diseños estadísticos con ciertos márgenes de confiabilidad y tener información valiosa respecto a ciertas inquietudes. (Estadística aplicada).

La Economía. Las investigaciones en el campo de la fisiología vegetal, sin estas no reportan ganancias para el agricultor, pues no se transmitirán por más positivas científicamente sean.

La Auto ecología. El estudio de la planta como individuo y el medio ambiente en el cual se desarrollan.

La Fitosociología. Estudio de la comunidad de plantas y su relación en el medio ambiente.

La Ecofisiología. Estudia la influencia de los factores ambientales, como suelo, clima (T°, PP., HR, Altitud), radiación, etc. Sobre los procesos fisiológicos y metabólicos de las plantas, ósea un factor (T°) sobre la fotosíntesis, precipitación sobre la respiración.

El éxito futuro de la Fisiología vegetal. Dependerá de que se logre un apropiado equilibrio entre las investigaciones puras y aplicadas..

Investigaciones puras: Botánica, Anatomía, Taxonomía vegetal, etc.

Investigaciones aplicadas: Agronomía, Forestales, (densidad, aporque, riego, fertilización, manejo, etc.).

1.4. La fisiología vegetal como ciencia.

- **Todo trabajo científico se basa en la premisa de que los fenómenos naturales** resultan de la relación entre CAUSA Y EFECTO.
- Se presume que un suceso se produce a causa de otros hechos anteriores (las causas) que si se repiten bajo condiciones idénticas, producirán los mismos resultados (los Efectos).
- Un segundo aspecto esencial de todo trabajo científico es que toda teoría debe apoyarse en pruebas o prácticas.

Ejemplo

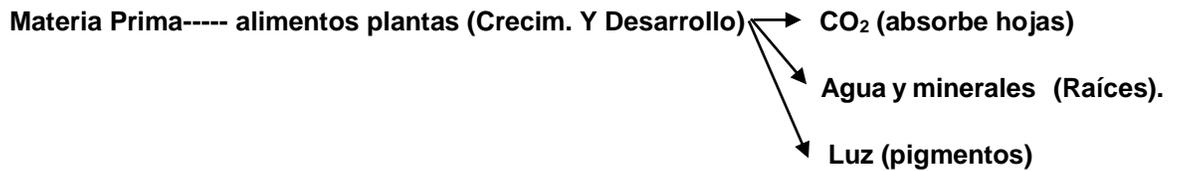
Causa (aplicación. Fertilización.)

Efecto (mayor Crec. Vegetal)

- Crecimiento de plantas en suelo sin abonar (- crecim.) ----- sin riego (- crecim.)
- Crecimiento plantas en suelo con abono (+ crecim.) ----- con riego (+ crecim.)

1.5. La fisiología vegetal y la agricultura.

1. La fisiología vegetal está basada en la facultad que poseen las plantas de crecer y de transformar sustancias simples (CO₂, H₂O, Luz, Nutrientes.) en otras complejas que satisfacen las necesidades del hombre, lo cual es el objeto de la fisiología vegetal.
2. La aplicación de la Fisiología Vegetal, consiste en el máximo aprovechamiento de la energía solar, así tenemos:
 1. Agricultura.
 2. Forestales
 3. Ganadería
 4. Sistemas Múltiples Agrarios



- El CO₂ absorbido por las hojas; el agua y sustancias minerales que toman las raíces constituyen las Materias Primas para formar los alimentos de las plantas y que servirán para su crecimiento y desarrollo.
- Las plantas no sólo producen alimento, sino también materia prima para muchas industrias; y por el crecimiento demográfico aumenta cada día la demanda de alimentos, fibras textiles, madera, combustibles, etc.
- Se debe especializarse cada vez más en la agricultura y conocer los procesos que tienen lugar en las plantas, además los efectos del medio ambiente sobre ellas; para aumentar los rendimientos por plantas y/o por unidad de área. Por ello es necesario aplicar los principios básicos de la Fisiología Vegetal (aprovechamiento máximo de la energía solar): 1. a la agricultura. 2. a la técnica forestal. 3. a la ganadería a través de la producción de pastos y forrajes. 4. Sistemas Múltiples agrícolas.
- La floración y la maduración y caída de los frutos, el letargo, la formación de raíces y aun la supresión de las plantas perjudiciales son fenómenos que pueden **controlarse en** beneficio de determinados cultivos, mediante el uso de sustancias químicas especiales. Estas aplicaciones se basan en la información que ha reunido la fisiología vegetal en cuanto a los mensajeros químicos que las propias plantas utilizan en las regulaciones de sus actividades.

La fisiología vegetal realizo investigación en los siguientes campos.

- Mejora de los métodos de propagación: Reproducción sexual y asexual.
- Mejora de las prácticas de los cultivos: Métodos de siembra, deshierbo, riegos, fertilizaciones, etc.
- Mejora de las cosechas o rendimientos: aumento del rendimiento.
- Mejora de la conservación de los productos vegetales.
- Mejora en el control de plagas y enfermedades: Combate a insectos, bacterias, nematodos, hongos.
- Perfeccionamiento en la práctica de los fertilizantes químicos y abonos orgánicos.

1.6. Las plantas y su actividad.

- las plantas constituyen el único medio de que disponen los organismos vivos para sobrevivir, mediante su capacidad de aprovechar la energía de las radiaciones solares en el proceso de la fotosíntesis.
- Anualmente, las plantas absorben unos 200,000 millones (2×10^{11}) de toneladas de carbono (C), a partir del CO_2 de la atmósfera y lo incorporan a su organismo mediante la fotosíntesis.
- El Anhídrido carbónico absorbido por las hojas y el agua y las sustancias minerales que toman las raíces constituyen las materias primas para el crecimiento.
- Los órganos vegetales se hallan altamente especializados en sus actividades, su crecimiento integral y armónico se realiza gracias a su mutua cooperación y al continuo intercambio de sustancias entre ellos. El agua y las sustancias minerales que toman las raíces son transportadas a las hojas y puestas en condiciones de ser utilizadas, al tiempo que los productos fotosintéticos formados en los últimos órganos se trasladan hacia las raíces. Resulta pues otro aspecto importante de la economía vegetal: LA CIRCULACIÓN DE SUSTANCIAS AL INTERIOIR DE LAS PLANTAS.
- Los alimentos no constituyen de por sí la planta; no son sino los ingredientes esenciales con los que realiza el vegetal su crecimiento mediante los procesos subsiguientes de l metabolismo, siendo una característica excepcional y maravillosa de las plantas la de que, a partir de las sustancias sencillas, sean capaces de construir la magnífica variedad de complicados compuestos químicos que constituyen sus tejidos. Azúcares, grasas, proteínas, vitaminas y un cúmulo más de sustancias se forman a través de los procesos del metabolismo vegetal, y estas mismas sustancias tan importantes para el crecimiento de las planta, constituyen, a la vez, las mismas materias primas de nuestra propia economía, de las cuales obtenemos alimentos, vestidos, calor, etc.
- Las plantas pueden encontrarse bajo diferentes climas, desde la selva tropical hasta las zonas más heladas (polo norte), bajo diversas formas y tamaños.

1.7. Características de las plantas y de la vida vegetal que conducen a la fisiología especializada.

- Las plantas son principalmente inmóviles y sólo pueden penetrar (al suelo) y utilizar un espacio limitado de su medio ambiente.
- La autotrófica del carbono les permite un irrestricto metabolismo carbónico.
- Dependiendo de los minerales del suelo, por lo que la nutrición mineral es conservadora especialmente del N.
- Se desarrollan protegiéndose de perdida de agua (transpiración) y llevar acabo el intercambio de gases 8difusión de (CO_2 y O_2).
- Evaluación de mecanismos de absorción y transporte de carga.
- La reproducción, producción de minerales, latencia o dormancia, germinación, caída de hojas, etc. Están determinadas por las prácticas ambientales.
- Desarrollan medios especiales de protección contra, sequía, frio, calor, luz, etc.

- La evaluación y la adaptación de los organismos tienen lugar tanto en sentido fisiológico y bioquímico, como también de cambios en la anatomía y la morfología.

1.8. Ciclo biogeoquímico

Los vegetales que cubren el globo terráqueo están en continuo cambio, ya que los productos vegetales usados por el hombre, los Animales y los microorganismos, se reponen por el crecimiento de nuevas plantas; crecimiento que constituye la más grande y abundante actividad química del mundo ósea las plantas, están en continuo dinamismo, incrementando su materia seca (Materia orgánica) , mediante la fotosíntesis y el crecimiento y perdiéndola continuamente, para ser usados por otros seres vivos; este es un ciclo cerrado y dinámico que mantiene en actividad todos los seres vivos sobre la tierra y se denomina **Ciclo Biogeoquímico**

1.9. Postulados básicos.

La fisiología vegetal, como otras ramas de la biología, estudia los procesos de la vida, que con frecuencia son idénticos o similares en muchos organismos. En este capítulo introductorio se presentan diez postulados acerca de la ciencia en general y de la fisiología vegetal en particular. Después, dado que la biología celular es básica para la fisiología vegetal, se repasan las células vegetales como cuerpo principal de este capítulo. Los postulados son:

1. **El funcionamiento de las plantas puede ser entendido a partir de los principios de la física y de la química.** De hecho, la fisiología vegetal moderna en particular, y de biología en general, dependen de las ciencias físicas, que a su vez se basan en la matemática. La fisiología vegetal es, en esencia, una aplicación de la física y la química modernas para entender lo que son los seres vegetales. Por este motivo, el progreso en la fisiología vegetal ha dependido casi por completo del progreso de las ciencias físicas. En la actualidad, la tecnología de las ciencias físicas aplicadas proporcionan tanto la instrumentación de la que depende la investigación en fisiología vegetal, como el conocimiento básico que se aplica en la interpretación de resultados. Además, los especialistas en fisiología vegetal aceptan el enunciado filosófico llamado Ley de la Uniformidad de la Naturaleza, el cual establece que las mismas circunstancias o causas producirán los mismos efectos o respuestas. Este concepto de causa y efecto debe ser aceptado como hipótesis de trabajo (esto es, aceptado como acto de fe). Aunque no hay manera de probar que dicho principio se cumple siempre en todo lugar del universo, tampoco hay razón para dudar que así sea.

Tabla 1.1: Esquema simplificado del sistema de cinco reinos en que se clasifican los organismos.

-
- I. **MONERAS:** Organismos procarióticos (sin núcleo organizado u organelos celulares), incluyendo bacterias, algas verdeazules (cianobacterias) y micoplasmas. (Las ARQUEOBACTERIAS podría constituir un reino aparte.)
- II. **PROTISTAS:** Organismos eucarióticos (con núcleo y organelos verdaderos), principalmente unicelulares, incluyendo protozoarios (“animales” unicelulares), algunas algas ^a y mixomicetos ^a. (Algunos autores incluyen todas las algas eucarióticas, aun formas multicelulares.)
- III. **HONGOS:** ^a Hongos verdaderos.
- IV. **VEGETALES:** La mayoría de las algas y todas las plantas verdes; los vegetales verdaderos son los siguientes, mas algunos grupos menores que no se mencionan:
- Algas cafés ^a
 - Algas rojas ^a
 - Algas verdes ^b
 - Musgos y hepáticas ^a
 - Plantas vasculares (plantas superiores)
 - Helechos y afines
 - Cicadáceas y gimnospermas poco comunes ^a
 - Confieras (gimnospermas comunes) ^b
 - Plantas con flores (angiospermas) ^b
 - Monocotiledóneas
 - Dicotiledóneas
- V. **ANIMALES:** Animales multicelulares.

^a Estudiados por la fisiología vegetal

^b De particular interés para la fisiología vegetal

Virus: Muestran características de la vida solo cuando se introducen en células de organismos vivos; la mayoría de los biólogos los consideran sin vida cuando se les aísla de células vivas.

Es posible que la vida dependa de algún espíritu o entelequia no sujeto a la investigación científica; pero si suponemos esto, entonces por definición no podemos usar la ciencia para estudiar la vida. La suposición de que las plantas funcionan de manea mecanicista conduce a investigaciones fructíferas; la suposición contraria, llamada vitalismos, ha resultado por completo improductiva en la ciencia. Por ejemplo, la convicción (del lector o de los autores) acerca de la existencia de un creador puede favorecer o estorbar la apreciación de la fisiología vegetal, pero no puede participar directamente en la ciencia en si.

- 2. Los botánicos y los fisiólogos de los organismos vegetales estudian a los integrantes de cuatro de los cinco reinos actualmente reconocidos por muchos biólogos**, si bien gran parte de los que se analiza en este libro tiene que ver con las plantas verdaderas y, de hecho, con relativamente pocas especies de gimnospermas y angiospermas. Los biólogos modernos consideran que un sistema de cinco reinos para clasificar los seres vivos es muy superior a los intentos previos de clasificar a los organismos como plantas o animales, pero aún hay mucha controversia acerca del lugar de ciertos grupos en dicho sistema, como los mixomicetos y algunas algas. Basta decir que el experto en fisiología vegetal estudia las algas verdeazules (o cianobacterias) y otros procariotes estudiados por los bacteriólogos, diversos grupos de algas, los mixomicetos, los hongos verdaderos, y representantes de todos los grupos principales del reino vegetal. Sin embargo, aquí se dedicará mayor atención a gimnospermas y plantas con flores, y solo ocasionalmente se hará referencia a los otros grupos.
- 3. La célula es la unidad fundamental de la vida**; todos los organismos vivos están constituidos por células, las cuales contienen núcleos delimitados por membranas, o estructuras comparables sin membranas. La vida no existe en unidades menores que una célula. Las células surgen solo a partir de la división de células preexistentes. En conjunto, a estas tres aseveraciones se les conoce como teoría celular. Los organismos cenocíticos (ciertas algas, hongos y mixomicetos) no tienen los orgánulos (mitocondrias, núcleos, etc.) separados por membranas en unidades llamadas células. ¿Son estos organismos excepciones a la teoría, o se trata de organismos multinucleados formados por una o unas pocas células? Decida el lector.
- 4. Las células eucarióticas contienen orgánulos delimitados por membranas**, como cloroplastos, mitocondrias, núcleos y vacuolas, mientras que las células procarióticas carecen de tales orgánulos.
- 5. Las células se caracterizan por la acumulación de macromoléculas especiales, como almidón y celulosa**, que consisten en cientos de miles de unidades de azúcar idénticas a otras moléculas; en algunas macromoléculas, como leonina, los grupos moleculares pueden estar repetidos, o bien la distribución de las moléculas componentes puede ser aleatoria.
- 6. Las células también se caracterizan por la producción de macromoléculas como proteínas y los ácidos nucleicos (RNA y DNA)**, consistentes en cadenas de cientos de miles de moléculas más simples de varias clases (20 o más aminoácidos en las proteínas y cuatro o cinco nucleótidos en los ácidos nucleicos). Estas cadenas incluyen largos segmentos de secuencias no repetitivas que se conservan y se duplican (se copian) cuando las células se reproducen. Estas moléculas, típicas de la vida, contienen información, así como la secuencia de letras en esta frase explica la información contenida en ella. La información se transfiere de una generación de células a otra a través del DNA,

y del DNA a las proteínas por el RNA. La información contenida en una proteína le confiere ciertas propiedades físicas y la capacidad de catalizar (acelerar) reacciones químicas en las células; las proteínas que catalizan reacciones se denominan enzimas, y son esenciales para las funciones vitales.

- 7. En los organismos multicelulares, las células se organizan en tejidos y órganos;** distintas células en un organismo multicelular con frecuencia tienen diferentes estructuras y funciones. El concepto tejido-órgano es más difícil de aplicar a plantas que a animales, pero son tejidos vegetales típicos por ejemplo epidermis, corteza, tejido vascular y medula. Los órganos principales de una planta vascular son raíz, tallo y hojas, que pueden estar modificados para diversas funciones (por ejemplo, flores).

- 8. Los organismos vivos son estructuras autogeneradoras. Mediante el proceso llamado desarrollo, que incluye división celular,** crecimiento en volumen (especialmente por alargamiento en raíces y tallo) y especialización celular o diferenciación, una planta comienza como una sola célula (el ovulo fecundado o cigoto) y con el tiempo se convierte en un organismo multicelular. En contraste con la mayoría de los animales, casi todas las plantas continúan su crecimiento y desarrollo durante la vida, gracias a regiones celulares perpetuamente embrionarias (en división) llamadas meristemas. Aun cuando hay mucha información descriptiva disponible, el desarrollo es probablemente el fenómeno menos comprendido en la biología contemporánea (casi tan misterioso como el funcionamiento del cerebro humano).

- 9. Los organismos crecen y se desarrollan en ambientes e interactúan con estos y con otros organismos de muchas maneras.** Por ejemplo, el desarrollo de la planta es influido por temperatura, luz, gravedad, viento y humedad.

- 10. En los organismos vivos, como en otros sistemas o máquinas, la estructura y la función están estrechamente relacionadas.** Es claro que no podría haber funciones vitales sin las estructuras de los genes, enzimas, otras moléculas, orgánulos, células y, con frecuencia, tejidos y órganos. Por otra parte, las funciones del crecimiento y el desarrollo crean las estructuras. Los estudios sobre fisiología vegetal dependen mucho de la anatomía vegetal, la biología celular y la química funcional y estructural. Al mismo tiempo, las partes descriptivas de la anatomía vegetal y la biología celular adquieren mayor significado gracias a la fisiología vegetal.

CAPITULO II

LA CELULA VEGETAL: ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE SUS PARTES. ORIGEN Y DESARROLLO DE LAS CELULAS.

2.1. Célula Vegetal

Todos los organismos vivos están compuestos por células. El inglés, Robert Hooke en 1665, realizó cortes finos de una muestra de corcho y observó usando un microscopio rudimentario unos pequeños compartimentos, que no eran más que las paredes celulares de esas células muertas y las llamó células (del latín cellula, que significa habitación pequeña) ; ya que éste tejido le recordaba las celdas pequeñas que habitaban los monjes de aquella época. No fue sino hasta el siglo XIX, que dos científicos alemanes el botánico Matthias Jakob Schleiden y el zoólogo Theodor Schwann, enunciaron en 1839 la primera teoría celular: " Todas las plantas y animales están compuestos por grupos de células y éstas son la unidad básica de todos los organismos vivos". Esta teoría fue completada en 1855, por Rudolph Virchow, quien estableció que las células nuevas se formaban a partir de células preexistentes (mni cellula e célula). En otras palabras las células no se pueden formar por generación espontánea a partir de materia inerte.

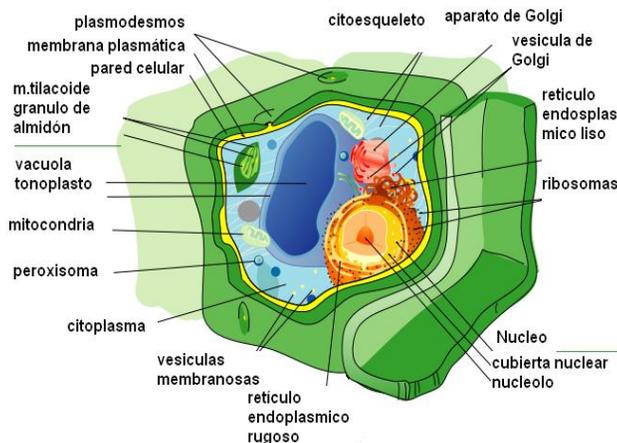


Fig 2,1: Celula vegetal

https://es.wikipedia.org/wiki/C%C3%A9lula_vegetal

En la frontera de lo viviente, se han descubierto seres aún más pequeños: los virus, que crecen y se reproducen solamente cuando parasitan otra célula. Podemos afirmar que, no hay vida sin célula. Al igual que un edificio, las células son los bloques de construcción de un organismo. La célula es la unidad más pequeña de materia viva, capaz de llevar a cabo todas las actividades necesarias para el mantenimiento de la vida.

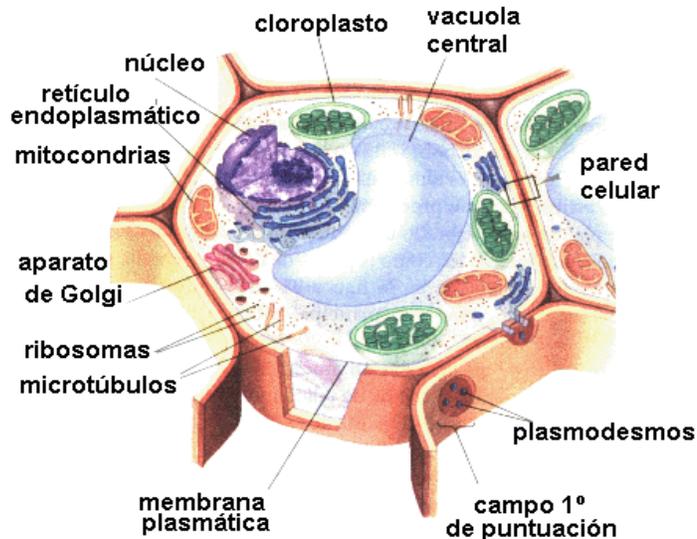


Fig 2,2: Celula vegetal

http://www.biologia.edu.ar/plantas/cell_vegetal.htm

La teoría celular actualmente se puede resumir de la siguiente forma:

1. Todos los organismos vivos están formados por células y productos celulares.
2. Sólo se forman células nuevas a partir de células preexistentes.
3. La información genética que se necesita durante la vida de las células y la que se requiere para la producción de nuevas células se transmite de una generación a la siguiente.
4. Las reacciones químicas de un organismo, esto es su metabolismo, tienen lugar en las células.

Cómo se estudian las células

Una de las principales herramientas para el estudio de la célula es el microscopio. En general las células y tejidos vivos son difíciles de estudiar con el microscopio fotónico ; ya que los tejidos multicelulares son demasiado gruesos para dejar pasar la luz y las células vivas aisladas suelen ser transparentes, con poco contraste entre los detalles internos. Sin embargo, se pueden realizar estudios de tejidos, realizando cortes a mano alzada con una hojilla bien afilada y haciendo observaciones con el microscopio óptico, previo montaje de la muestra sobre un porta objeto de vidrio, con una gota de agua y cubriendo con un vidrio cubre objeto.

Primeramente el estudio detallado de las células se ha favorecido con el mejoramiento de los microscopios y el desarrollo de métodos y técnicas para preparación y observación de las células. En segundo lugar, se trata de correlacionar los hallazgos estructurales con la

información bioquímica. Además de los avances en la microscopia que se observaron en la segunda mitad del siglo XIX y en el siglo XX, que han mejorado el poder de resolución de estos instrumentos, se han desarrollado también las técnicas básicas de preparación del material para su estudio con el microscopio:

1. Se fijan las células o tejidos con agentes que matan y estabilizan la estructura, p. ej. alcohol, ácido acético, formol, tetróxido de osmio, permanganato de potasio, entre otros.
2. Se deshidratan con alcohol etílico, butanol, acetona, etc.
3. Se montan en sustancias duras que actúan como soporte del tejido para ser posteriormente cortados, ya sea con un micrótomo de Minot o con hojilla de diamante, si se requieren cortes ultra finos, para microscopia electrónica.
4. Se tiñen las células con colorantes que actúan sobre algunos organelos, produciendo contraste entre núcleo o citoplasma, o entre mitocondrias y otros elementos del citoplasma.

Existen distintos métodos de preparación para el estudio de ciertas características celulares específicas. En éste siglo, el desarrollo de las técnicas citológicas ha seguido las siguientes líneas : 1) se desarrollaron nuevos aparatos ópticos, como el microscopio de contraste de fase y se perfeccionaron otros como el microscopio de luz polarizada , facilitando así el estudio de las células vivas ; 2) se inventó el microscopio electrónico de transmisión (TEM, transmission electron microscopy) y el microscopio electrónico de barrido(SEM, scanning electron microscopy) ; 3) se crearon métodos citoquímicos para lograr información química a partir de preparaciones microscópicas, entre estos se pueden citar la inmunofluorescencia y la microrradioautografía; 4) se idearon técnicas para fragmentar las células mediante ultrasonido, homogenizado, y el aislamiento de los organelos y otros componentes mediante centrifugación diferencial, para su posterior estudio bioquímico.

2.2. Células eucarióticas y procarióticas

En el mundo viviente se encuentran básicamente dos tipos de células: las procarióticas y las eucarióticas. Las células procarióticas (del griego pro, antes de; karyon, núcleo) carecen de un núcleo bien definido. Todas las otras células del mundo animal y vegetal, contienen un núcleo rodeado por una doble membrana y se conocen como eucarióticas (del griego eu, verdadero y karyon, núcleo). En las células eucarióticas, el material genético ADN, está incluido en un núcleo distinto, rodeado por una membrana nuclear. Estas células presentan también varios organelos limitados por membranas que dividen el citoplasma celular en varios compartimientos, como son los cloroplastos, las mitocondrias, el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi, vacuolas, etc.

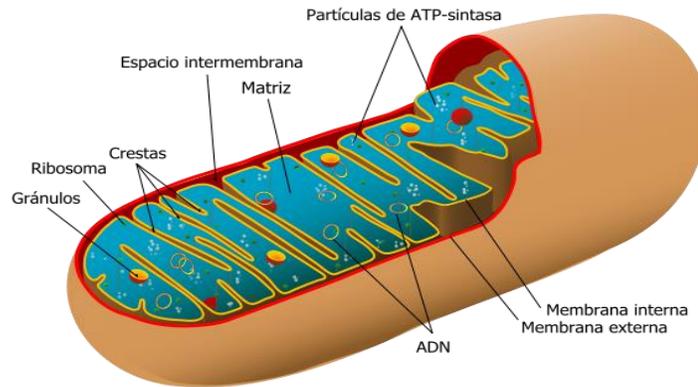


Fig 2.3: Estructura de una mitocondria
<https://es.wikipedia.org/wiki/Mitocondria>

Los organismos procariotes son unicelulares y pertenecen al grupo de las Moneras, que incluyen las bacterias y cianobacterias (algas verde-azules). El ADN de las células procarióticas está confinado a una o más regiones nucleares, que se denominan nucleoides, que se encuentran rodeados por citoplasma, pero carecen de membrana. En las bacterias, el nucleoide está formado por un pedazo de ADN circular de aproximadamente 1 mm de largo, torcido en espiral, que constituye el material genético esencial. Las células procarióticas son las más primitivas de la tierra, hicieron su aparición en los océanos hace aproximadamente 3,5 millardos de años; mientras que las células eucarióticas fósiles tienen menos de un millardo de años.

Las células procarióticas son relativamente pequeñas, nunca tienen más de algunas micras de largo y no más de una micra de grosor. Las algas verde-azules son generalmente más grandes que las células bacterianas. Así mismo, todas las algas verde-azules realizan la fotosíntesis con la clorofila a, que no se encuentra en las bacterias, y mediante vías metabólicas comunes a las plantas y algas, pero no a las bacterias.

Un gran número de células procarióticas, están rodeadas por paredes celulares, que carecen de celulosa, lo que las hace diferentes de las paredes celulares de las plantas superiores.

En la parte interna de la pared celular, se encuentra la membrana plasmática o plasmalema, la cual puede ser lisa o puede tener invaginaciones, llamados mesosomas, donde se llevan a cabo las reacciones de transformación de energía (fotosíntesis y respiración). En el citoplasma, se encuentran cuerpos pequeños, esféricos, los ribosomas, donde se realiza la síntesis de proteínas. Así mismo, el citoplasma de las células procarióticas más complejas puede contener también vacuolas (estructuras en forma de

saco), vesículas (pequeñas vacuolas) y depósitos de reserva de azúcares complejos o materiales inorgánicos. En algunas algas verde-azules las vacuolas están llenas con nitrógeno gaseoso. Muchas bacterias son capaces de moverse rápidamente gracias a la presencia de flagelos.

2.3. Características de las células vegetales. Las células de las plantas son eucariotas y se caracterizan por lo siguiente:

1. Las células vegetales presentan una pared celular celulósica, rígida que evita cambios de forma y posición.
2. Las células vegetales contienen plastidios, estructuras rodeadas por una membrana, que sintetizan y almacenan alimentos. Los más comunes son los cloroplastos.
3. Casi todas las células vegetales poseen vacuolas, que tienen la función de transportar y almacenar nutrientes, agua y productos de desecho.
4. Las células vegetales complejas, carecen de ciertos orgánulos, como los centriolos y los lisosomas.

2.4. Célula eucariótica

Las plantas son organismos multicelulares formados por millones de células con funciones especializadas. Sin embargo, todas las células vegetales poseen una organización común: tienen un núcleo, un citoplasma y orgánulos subcelulares; los cuales se encuentran rodeados por una membrana que establece sus límites. Así como una pared celular que rodea el protoplasto (núcleo + citoplasma con sus inclusiones).

2.4.1. La pared celular

Aunque las células vegetales y animales son muy parecidas, las células vegetales tienen una pared rígida de celulosa, que le brinda protección, sin impedir la difusión de agua y iones desde el medio ambiente hacia la membrana plasmática, que es la verdadera barrera de permeabilidad de la célula. Una pared celular primaria típica, de una dicotiledónea está formada por 25-30 % de celulosa, 15-25 % de hemicelulosa, 35 % de pectina y 5-10 % de proteínas (extensinas y lectinas), en base al peso seco. La constitución molecular y estructural precisa de la pared celular, depende del tipo de célula, tejido y especie vegetal.

La pared primaria es delgada (de 1 a 3 micras de grosor) y se forma cuando la célula crece, ejemplo de esta la tenemos en células jóvenes en crecimiento, en el tejido parenquimático, en el clorénquima, epidermis, etc.

La membrana celular está fuertemente adherida a la pared celular, debido a la presión de turgencia provocada por los fluidos intracelulares. Literalmente podemos decir que las células se encuentran abombadas, empujándose entre ellas; en otras palabras se encuentran infladas por una presión hidrostática.

Las macromoléculas de celulosa, en la pared celular está formada por unidades de glucosa (un azúcar de 6 carbonos) enlazadas covalentemente, formando una estructura en forma de cinta aplanada, que puede tener de 0,25 a 5 micras de largo. Entre 40 a 70 de estas cadenas se mantienen unidas mediante enlaces de hidrógeno, entre los grupos OH de los residuos de glucosa, formando una estructura cristalina llamada microfibrilla, que tiene aproximadamente 3 nm de diámetro. La celulosa es muy estable químicamente e insoluble. Las microfibrillas tienen una alta fuerza tensional, que actúa reforzando la pared. Grupos de microfibrillas se disponen como los alambres en un cable, formando microfibrillas. Las microfibrillas son los componentes más importantes de la pared celular y se mantienen unidas mediante otros componentes de la pared celular, como son las macromoléculas de hemicelulosa y pectina. Estas sustancias pegan toda la estructura, en capas de fibras. Las primeras microfibrillas que se depositan en la pared celular, forman una red con disposición transversal. Pero, cuando la presión de turgencia produce la extensión celular y la pared crece en área superficial, la otra capa de microfibrillas se deposita paralelamente, al eje longitudinal de la célula. El efecto final es una apariencia entramada de varias capas.

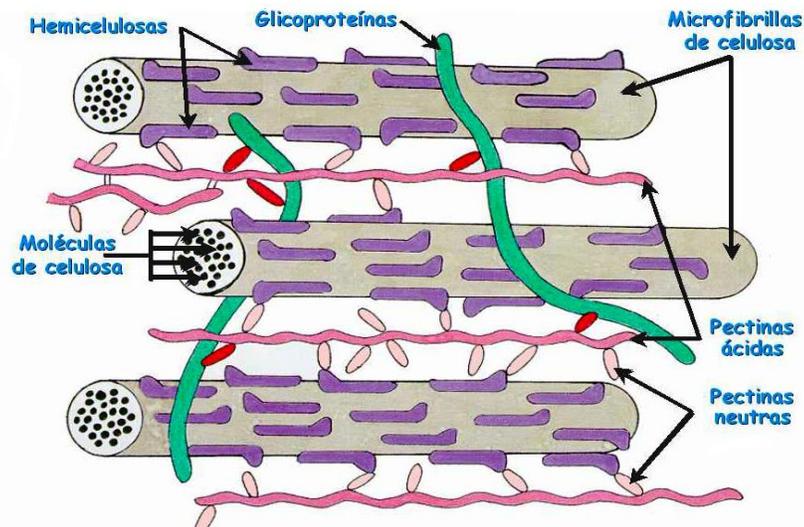


Fig 2.4: Matriz de celulosa

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema1/tema1_figura23.jpg

Dos células adyacentes se mantienen unidas mediante la lámina media, la que se encuentra formada principalmente por sustancias pécticas, que cementan las paredes primarias, a ambos lados de la lámina media. Nosotros podemos extraer la pectina de frutos verdes, como por Ej. el mango y hacer jalea. En muchas plantas posteriormente se puede depositar una pared celular secundaria, que imparte rigidez y fortaleza al tejido, si se deposita lignina. Por ejemplo los troncos de los árboles, tienen células con gruesas paredes celulares secundarias.

Las plantas multicelulares, se conectan a través de pequeñas perforaciones que comunican las células adyacentes, denominadas campos de punteaduras primarias, a través de los cuales pasan cordones citoplasmáticos denominados plasmodesmos. A pesar de que son muy pequeños para que lo atraviesen orgánulos celulares, sin embargo las conexiones citoplasmáticas permiten la transferencia de sustancias de una célula a otra. La membrana plasmática es continua y se extiende de una célula a la otra a través de los plasmodesmos, constituyendo lo que se conoce como simplasto; mientras que el conjunto de las paredes celulares de un tejido, más los espacios intercelulares, se denomina apoplasto. La pared celular es muy permeable a diferentes sustancias, permitiendo el paso de agua y solutos; aunque la verdadera barrera que controla la permeabilidad, al igual que en las células animales, es la membrana plasmática o plasmalema.

2.4.2. La membrana plasmática

La membrana plasmática, tanto de las células procarióticas como eucarióticas, son básicamente similares. En ambos casos, regula el flujo de sustancias disueltas hacia adentro y hacia afuera de la célula. La ósmosis, que funciona debido a que el agua pasa a través de las membranas más rápido que los solutos, regula el flujo de agua. Las membranas plasmáticas tienen aproximadamente 50% de fosfolípidos y 50% de proteínas. La estructura en tres capas de las membranas celulares, consiste de una doble capa de fosfolípidos, con los grupos hidrófobos (no afines al agua) mirando hacia

el centro y los grupos hidrofílicos (afines al agua) orientados hacia las partes externas de la bicapa lipídica. Las moléculas de proteínas, flotan en la bicapa lipídica, con sus terminaciones hidrofílicas penetrando en ambas superficies de la membrana, lo que se conoce como el modelo de mosaico fluido, propuesto por Singer y Nicolson(1972). Se sabe que en las membranas existen dos tipos de proteínas: las proteínas integrales (intrínsecas) y las proteínas periféricas (extrínsecas).

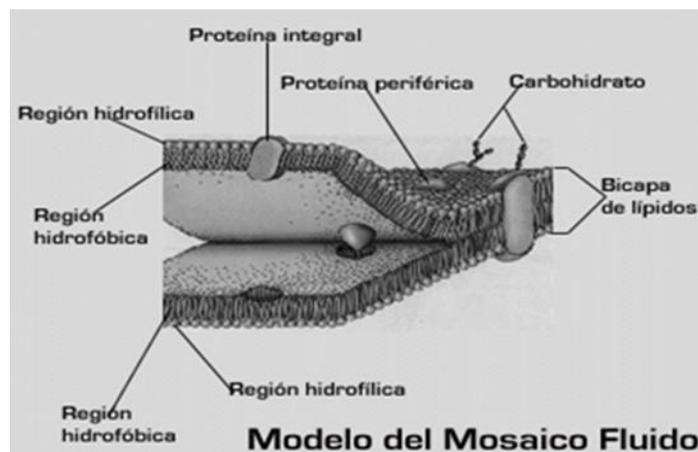


Fig. 2.5: Membrana plasmática

<http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/celula/>

Cuando se estudia la membrana plasmática mediante el microscopio electrónico, después de haber sido apropiadamente fijada con tetróxido de osmio, las capas de proteínas se observan como dos líneas densas (oscuras), con un espacio claro entre ellas. Las líneas oscuras tienen un espesor de aproximadamente 2,5 a 3,5 nm y la línea clara tiene aproximadamente 3,5 nm, para un grosor de aproximadamente 10 nm o 100 Å. La que se conoce como la unidad de membrana. Esto no significa que todas las membranas sean iguales; ya que ellas pueden presentar diferentes características de permeabilidad. El hecho de que una sustancia pueda atravesar la membrana de un cloroplasto, no significa que lo pueda hacer también a través de una membrana mitocondrial. Las membranas poseen la propiedad de ser selectivas, lo que indica que cada tipo de membrana tiene características moleculares particulares, que les permite funcionar bajo sus propias condiciones. Todas las membranas biológicas que rodean las células, núcleos, vacuolas, mitocondrias, cloroplastos y otros orgánulos celulares son selectivamente permeables. Las membranas son muy permeables a las moléculas de agua y ciertos gases, incluyendo el oxígeno y el dióxido de carbono; mientras que otras moléculas pueden tener problemas para atravesar las membranas, debido a su tamaño, polaridad y solubilidad en lípidos. Los iones y las moléculas polares (con carga eléctrica), tienden a moverse a través de la parte proteica de la membrana. Muchas sustancias se mueven mediante difusión simple, por un proceso de transporte pasivo, de zonas de mayor a menor concentración. Sin embargo, en los seres bióticos muchas sustancias atraviesan la membrana mediante transporte activo, moviéndose en contra de un gradiente de concentración, y con la utilización de energía metabólica por la célula, en forma de ATP (adenosin trifosfato), el cual es aportado por la respiración.

2.4.3. Protoplasto

El contenido del protoplasto, se puede dividir en tres partes fundamentales: citoplasma, núcleo y vacuola (s); así mismo se encuentran sustancias ergásticas y órganos de locomoción. Todas las células eucarióticas, al menos cuando jóvenes poseen un núcleo; el cual puede desaparecer en los tubos cribosos y en otras células vegetales, en la medida que maduran. El protoplasto se encuentra ausente en los elementos xilemáticos maduros (vasos y traqueidas). La presencia de vacuolas y sustancias ergásticas, es una característica de las células de hongos y de las plantas.

- a. **El citoplasma (plasma fundamental)**, tiene una consistencia viscosa y está compuesto de una mezcla heterogénea de proteínas (enzimas) y es el lugar donde ocurren importantes reacciones metabólicas, como la glucólisis. Debido a su naturaleza coloidal, el citoplasma sufre cambios de estado, puede pasar de sol (fluido) a gel (parecido a la gelatina). El citosol, es la matriz fluida en la que los organelos se encuentran suspendidos, está organizado en una red tridimensional de proteínas fibrosas, llamadas citoesqueleto. El citoesqueleto es mucho más organizado, que la sopa clara que nos podemos imaginar.

Los elementos del **citoesqueleto** son: los microtúbulos y los microfilamentos. Los microtúbulos son filamentos cilíndricos, huecos que tienen un diámetro externo de 25 nm

y varias micras de longitud. Las paredes de los microtúbulos, están formadas por filamentos protéicos lineares o en espiral de aproximadamente 5 nm de diámetro y estos están compuestos de 13 subunidades. En el centro de un microtúbulo se encuentra un lumen (área vacía) ; sin embargo se pueden observar bastones o puntos. Los microtúbulos están compuestos por moléculas esféricas de una proteína llamada tubulina. Los microtúbulos pueden formarse o descomponerse rápidamente a conveniencia, y se encuentran formando parte de estructuras celulares que facilitan el movimiento, como el huso mitótico y los flagelos. La colquicina, un alcaloide del cólquico (*Colchicum autumnale*), destruye la organización de los microtúbulos, impidiendo la formación del huso acromático durante la mitosis celular. Por lo que la colquicina se ha utilizado en genética, en la obtención de células poliploides.

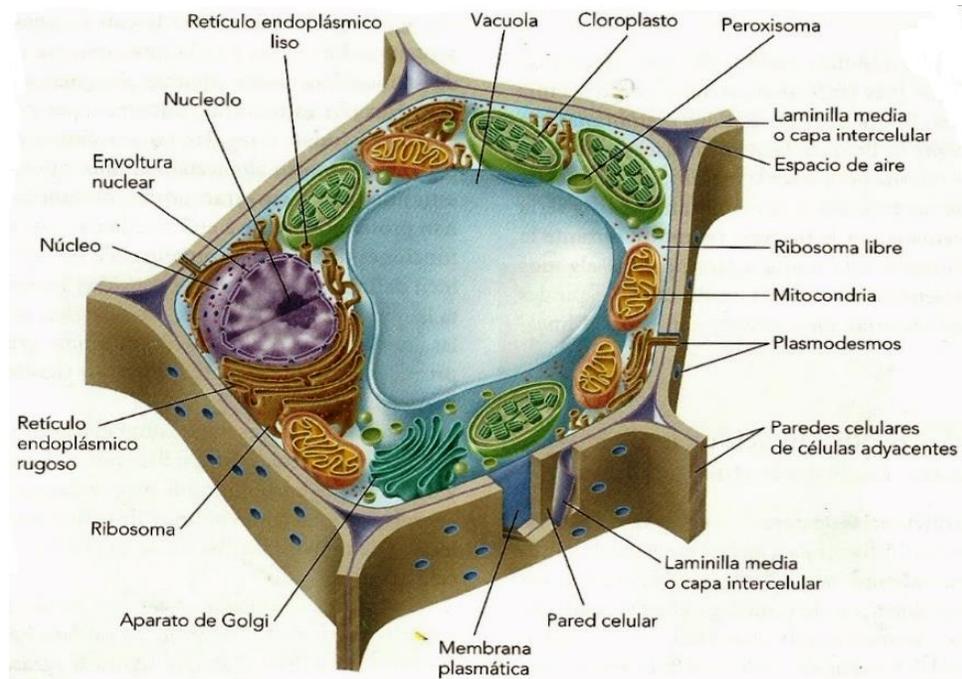


Fig. 2,6: Célula vegetal y sus partes

<http://fisiolvegetal.blogspot.pe/2012/08/citologia-vegetal.html?view=snapshot>

Los microfilamentos son estructuras más pequeñas, pero sólidas de 5 a 7 nm de diámetro, que actúan solos o conjuntamente con los microtúbulos para producir movimiento celular. Estos también están formados por proteínas, específicamente la proteína actina, la que con la miosina son también constituyentes del tejido muscular de los animales. Los microfilamentos causan el movimiento de corriente citoplasmática o ciclosis, la que ocurre en muchas células vegetales, como en las algas *Chara* y *Nitella*, donde se han reportado velocidades de 75 μm por segundo. En las hojas de la *Elodea canadensis*, se observa muy bien la ciclosis, que produce un movimiento de los organelos celulares, de una forma helicoidal, de un lado hacia abajo y del otro lado hacia arriba. Los

microfilamentos también juegan un papel importante en el crecimiento del tubo polínico y en el movimiento ameboidal.

En el citoplasma se encuentra un sistema de endomembranas, que incluye al retículo endoplasmático, **el aparato de Golgi**, la envoltura nuclear y otros orgánulos celulares y membranas (tales como los microcuerpos, esferosomas y membrana vacuolar), que tienen sus orígenes en el retículo endoplasmático o en el aparato de Golgi. La membrana celular que ya la hemos estudiado, se considera como una entidad separada; aunque su crecimiento se debe a la adición de vesículas por el aparato de Golgi. Las mitocondrias y plastidios se encuentran rodeados por una doble membrana, que se parece al sistema de endomembranas; aunque estos orgánulos se autoduplican, por lo que no están relacionados al sistema de endomembranas. Así mismo, los ribosomas, los microtúbulos y los microfilamentos, no forman parte del sistema de endomembranas.

El retículo endoplasmático (RE o ER, del inglés endoplasmic reticulum) es un sistema multiramificado de sacos membranosos planos, denominados cisternas, que presentan la típica estructura de unidad de membrana. El RE es continuo con la membrana externa de la envoltura nuclear, a la que se une en las cercanías del núcleo. El RE puede tener ribosomas, que se encuentran unidos como lo hacen los botones a un pedazo de tela, y se conoce como RE rugoso o puede carecer de ribosomas y se llama RE liso. El RE rugoso sintetiza lípidos de membrana y proteínas de secreción; mientras que el RE liso está implicado también en la producción de lípidos y en la modificación y transporte de las proteínas sintetizadas en el RE rugoso. Los ribosomas, observados en una micrografía electrónica a bajo aumento, aparecen como puntos negros, redondos sobre el RE, pero a altos aumentos se observa que están formados por un cuerpo pequeño esférico y un cuerpo concavo grande, tienen de 20 a 30 nm de grosor. Frecuentemente aparecen formando agregados característicos que reciben el nombre de polisomas. Los ribosomas son partículas de ribonucleoproteínas (contienen proteínas y ácido ribonucleico), donde se produce la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos, mediante el mecanismo de la traducción, de la información genética contenida en el ácido ribonucleico mensajero (ARNm). En una célula pueden existir miles de ribosomas, con una capacidad de síntesis prodigiosa, ya que cada ribosoma puede producir una molécula de proteína por minuto.

Complejos de Golgi o aparato de Golgi está relacionado con el RE; éste sistema de membranas está compuesto por conjuntos de sacos de Golgi, aplanados y llenos de fluido. Se observan como membranas aplanadas, parecidas a una pila de cachapas. En los extremos de estas membranas aplanadas o cisternas, se pueden observar vesículas que contienen las macromoléculas que se usan para la construcción de las membranas y la pared celular. Tanto los polisacáridos hemicelulosa y pectina, como la proteína de la pared celular (extensina) son sintetizados y procesados en el interior de las vesículas de secreción del aparato de Golgi o dictiosoma. Cada aparato de Golgi tiene 4 a 6 cisternas con una separación de 10 nm; no obstante algunas algas pueden tener de 20 a 30. El aparato de Golgi puede tener otras funciones además de contribuir al crecimiento del plasmalema y transporte de material a la pared celular, como es la de segregar mucilago

en la parte externa de la punta de la raíz, que actúa como un lubricante permitiendo su movimiento entre las partículas del suelo. El aparato de Golgi es abundante en muchas células secretoras. Los dictiosomas no son estructuras permanentes y en caso de necesidad se forman de novo por el retículo endoplasmático.

Microcuerpos, peroxisomas, glioxisomas. Los microcuerpos son organelos esféricos, rodeados por una sola unidad de membrana. Su diámetro varía de 0,5 a 1,5 μm y tienen un interior granular; algunas veces con inclusiones cristalinas de proteínas. Se originan a partir del RE, formando parte del sistema de endomembranas. Los peroxisomas son organelos esféricos, especializados en reacciones de oxidación. La enzima catalasa, constituye casi el 40% de las proteínas totales del peroxisoma, esta enzima descompone el peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno. En las plantas se conocen los peroxisomas foliares, como organelos de la fotorrespiración. Los glioxisomas se encuentran en semillas de oleaginosas, y contienen las enzimas que ayudan a convertir las grasas almacenadas, en carbohidratos que son translocados a la planta joven para su crecimiento. Los glioxisomas contienen las enzimas del ciclo del ácido glicólico.

Plastidios. Además del núcleo y las vacuolas, los plastidios constituyen los organelos más conspicuos de una célula vegetal. Los plastidios están rodeados por una doble membrana, con una estructura interna constituida por un sistema de membranas, separadas por una matriz de naturaleza proteica llamada estroma. Los plastidios tienen ADN (DNA) con una estructura similar al encontrado en células procarióticas, así como ribosomas, embebidos en el estroma. Todos los plastidios se desarrollan a partir de proplastidios, que son cuerpos pequeños encontrados en plantas que crecen tanto en la luz como en la oscuridad. **Se dividen por fisión o bipartición**, como lo hacen las mitocondrias y los organismos procariotes. Los plastidios incoloros se conocen como leucoplastos, contienen enzimas responsables de la síntesis del almidón. Los leucoplastos mejor conocidos son los amiloplastos, que almacenan granos de almidón, como los encontrados en la raíz de la yuca, el tubérculo de la papa, en granos de cereales, etc. Otros leucoplastos pueden almacenar proteínas, se conocen como proteinoplastos. Los cromoplastos son organelos coloreados, especializados en sintetizar y almacenar pigmentos carotenoides (rojo, anaranjado y amarillo), estos son el origen de los colores de muchos frutos, flores y hojas, por ej. la piel del tomate, la raíz de zanahoria, etc. Los cromoplastos se originan a partir de cloroplastos jóvenes o de cloroplastos maduros, por división.

Los cloroplastos son plastidios que contienen los pigmentos verdes clorofila a y b, así como carotenoides de color anaranjado y xantofilas amarillas, son característicos de los seres fotoautótrofos, que poseen la maquinaria enzimática para transformar la energía solar en energía química, a través de la fotosíntesis.

Los cloroplastos son característicos de las células del mesófilo foliar, poseen una doble membrana que los asemeja a las mitocondrias. Tienen una membrana externa y otra interna, el espacio delimitado por la membrana interna está ocupado por un material

amorfo, parecido a un gel, rico en enzimas, denominado estroma. Contiene las enzimas que realizan la fijación o reducción del CO_2 , convirtiéndolo en carbohidratos, como el almidón. La membrana interna de los **cloroplastos** también engloba un tercer sistema de membranas, que consta de sacos planos llamados tilacoides, en los cuales la energía luminosa se utiliza para oxidar el agua y formar ATP (compuesto rico en energía) y NADPH (poder reductor), usados en el estroma para convertir el CO_2 en carbohidratos. En ciertas partes de los cloroplastos, los tilacoides se disponen como monedas apiladas, denominados grana, pero en el estroma permanecen aislados.

Los cloroplastos tienen forma elíptica, con un diámetro de 5 a 10 μm y su número puede variar de 20 a 100 por célula vegetal. Durante la cicloclisis se mueven libremente en el citoplasma. Ellos responden directamente a la energía solar, para llevar a cabo la fotosíntesis, orientándose perpendicularmente a los rayos de luz; sin embargo si la energía lumínica es muy fuerte, se disponen de tal forma que la radiación incida oblicuamente, recibiendo menos luz. Los cloroplastos se originan a partir de proplastidios, reacción ésta que es disparada por la luz, que provoca la diferenciación del plastidio, apareciendo los pigmentos y la proliferación de membranas, que origina los tilacoides y grana. Así mismo, en el estroma del cloroplasto se encuentran pequeños pedazos circulares de ADN, dispuestos en doble hélice; parecidos al ADN de las mitocondrias y bacterias. El ADN del cloroplasto regula la síntesis del ARN ribosomal, del ARN de transferencia y de la Ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa (RUBISCO), enzima que cataliza la fijación del CO_2 en la fotosíntesis. Sin embargo, la mayoría de las proteínas del cloroplasto, son sintetizadas en el citosol y transportadas al cloroplasto.

Mitocondrias. Las células eucarióticas poseen orgánulos complejos, denominados mitocondrias. Observadas con el microscopio óptico, se ven como pequeñas esferas, bastones o filamentos, que varían en forma y tamaño, comúnmente miden de 0,5 a 1,0 μm de diámetro y de 1,0 a 4,0 μm de longitud. Son más numerosas que los cloroplastos, pudiéndose encontrar hasta 1000 por célula, pero varias algas, incluyendo *Chlorella* tienen una sola por célula. La mitocondria es el orgánulo responsable de la respiración aeróbica (que utiliza O_2), un proceso en el cual un carbohidrato se oxida por completo en presencia de O_2 , convirtiéndose en CO_2 , H_2O y energía almacenada en forma de ATP. Las mitocondrias se dividen por fisión o bipartición, y todas se originan a partir de las mitocondrias contenidas en el cigoto; de tal forma que sus membranas no se derivan del sistema de endomembranas. Ellas contienen ADN circular y ribosomas pequeños (15 nm), en la matriz, de tal manera que son capaces de sintetizar algunas de sus propias proteínas. Sin embargo, dependen también de proteínas sintetizadas en el citoplasma que están bajo el control nuclear.

Las mitocondrias tienen una doble membrana, la membrana externa es lisa, y actúa como un colador, permitiendo el paso de muchas moléculas pequeñas; mientras que la membrana interna, muestra plegamientos denominados crestas, que aumentan la superficie interna. La membrana interna es selectivamente permeable, regulando el tipo de moléculas que la atraviesan. El compartimiento interno encerrado por la membrana

interna es la matriz, de naturaleza coloidal, que contiene las enzimas del ciclo de Krebs o del ácido cítrico. En la membrana interna de las mitocondrias, se encuentran insertos los transportadores de electrones y la ATP sintetasa, realizándose en ella la Fosforilación oxidativa o sea la síntesis de ATP, acoplada al consumo de O₂.

- b. El núcleo** es el organelo celular más conspicuo, tiene forma esférica o globular, con un diámetro de 5 a 15 mm. Es el centro de control de la célula; sin embargo no es un organelo independiente, ya que debe obtener sus proteínas del citoplasma. El núcleo contiene la mayor cantidad de ADN, al que se le da el nombre de genoma, está rodeado por una envoltura nuclear, compuesta de dos membranas, que se fusionan en algunos puntos formando poros nucleares, que permiten la comunicación del interior del núcleo con el citoplasma celular. Pueden existir desde pocos a miles de poros en una envoltura nuclear. El núcleo ejerce su control sobre las funciones celulares vía ARNm (ácido ribonucleico mensajero), determinando las enzimas que se fabrican en la célula y éstas a su vez determinan las reacciones químicas que se llevan a cabo, y por ende la estructura y función celular.

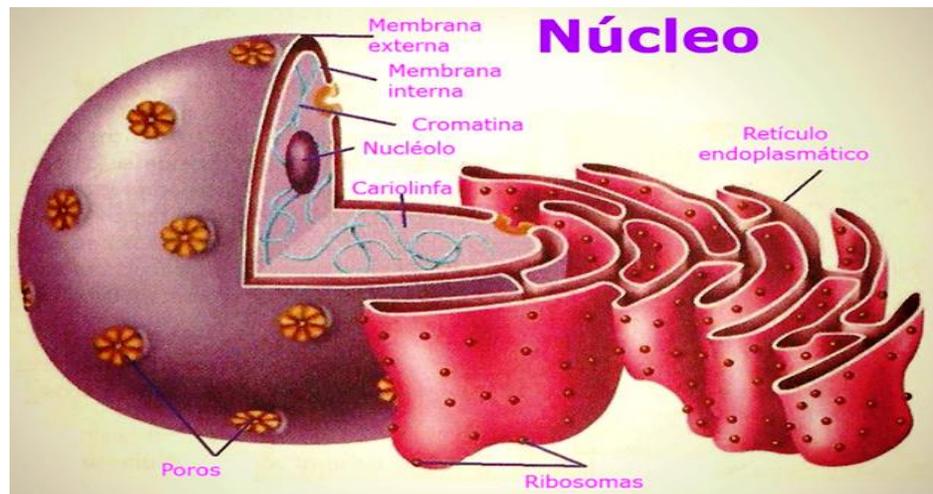


Fig. 2,7: Núcleo de la Celula vegetal y sus partes
<https://oggisioggino.files.wordpress.com/2013/10/nucleo.jpg>

El núcleo es el sitio de almacenamiento y replicación de los cromosomas, que están compuestos de ADN y proteínas acompañantes. El complejo ADN-proteína (nucleoproteína), se denomina cromatina, que se observa dispersa durante la interfase. Aunque la cromatina pareciera estar desordenada, no es así ; ya que está organizada en estructuras llamados cromosomas. La longitud de todo el ADN del genoma de una planta es millones de veces mayor que el diámetro del núcleo donde se encuentra, podemos establecer la analogía con una bola de hilo enrollada varios kilómetros de longitud, medida dentro de una pelota de golf. Cuando una célula se prepara para dividirse, el ADN y las proteínas que forman cada cromosoma se enrollan más estrechamente; los cromosomas se acortan, engruesan y se hacen visibles al microscopio. El núcleo contiene una solución acuosa, repleta de enzimas, el nucleoplasma, en el cual se encuentran suspendidos la

cromatina o los cromosomas y los nucléolos. Como ya mencionamos, el ADN almacena información, en forma de genes, que son segmentos o secuencias de ADN que contienen toda la información genética para originar un producto génico determinado -ARN, proteína-. El núcleo contiene uno o más cuerpos esféricos (pueden ser hasta 4), los nucléolos, que pueden tener de 3 a 5 μm de diámetro. Los nucléolos son masas densas de fibras, de forma irregular, se tiñen de oscuro, que se encuentran suspendidos en el nucleoplasma. En ellos se pueden encontrar áreas claras, llamadas vacuolas nucleolares, que son indicativos de un nucléolo muy activo. Las células meristemáticas, generalmente tienen nucléolos más grandes que las células maduras o latentes. En el nucléolo se fabrica el ARN ribosomal, que junto a las proteínas sintetizadas en el citoplasma, forman los ribosomas. El ARN ribosomal es codificado por regiones especiales en los cromosomas denominadas regiones organizadoras del nucléolo. Los nucléolos se observan bien durante la interfase de la mitosis, que es la fase de descanso de la división celular, pero cuando la célula comienza a dividirse, en la profase, desaparecen los nucléolos y la membrana nuclear, que se reabsorbe en el retículo endoplasmático.

- c. Vacuolas.** Son orgánulos característicos de las células vegetales, rodeados por una membrana denominada tonoplasto, que controla el transporte de solutos hacia adentro y hacia afuera de la vacuola; regulando el potencial hídrico de la célula a través de la osmosis.

La vacuola contiene iones inorgánicos, ácidos orgánicos, azúcares, enzimas, cristales de oxalato de calcio, y una variedad de metabolitos secundarios (alcaloides, taninos, etc.), que frecuentemente juegan un papel en la defensa de las plantas. Algunas vacuolas tienen altas concentraciones de pigmentos, hidrosolubles, que le dan la coloración a muchas flores, hojas y a la raíz de remolacha. Los colorantes vacuolares, de hojas y flores sirven para atraer a los insectos que transportan el polen y, en parte, funcionan como pigmentos protectores del exceso de radiación. Las vacuolas pueden almacenar proteínas, especialmente en legumbres y cereales, es importante señalar los granos de aleurona, en las células de la capa de aleurona de los cereales (trigo, cebada) o en los cotiledones de semillas de leguminosas (caraota, arveja, lenteja). Al germinar las semillas, las proteínas son hidrolizadas y los aminoácidos transferidos al embrión en crecimiento. Algunas vacuolas almacenan grasas como oleosomas o cuerpos grasos, p.ej. el endosperma del *Ricinus communis* (aceite de ricino). Las vacuolas son ricas en enzimas hidrolíticas, como proteasas, ribonucleasas, y glicosidasas, que cuando se liberan en el citosol, participan en la degradación celular durante la senescencia. Las vacuolas tienen un pH más ácido que el citosol, cualquier exceso de iones de hidrógeno en el citosol es bombeado hacia la vacuola, manteniéndose la constancia del pH citosólico. En vista de la cantidad de sustancias que se acumulan en la vacuola, se ha pensado de ellas por mucho tiempo, que son como el botadero de productos de desechos celulares (sustancias ergásticas).

Las vacuolas se originan a partir de pequeñas vacuolas en células jóvenes, meristemáticas del ápice del tallo o de la raíz, las que crecen con la célula, absorbiendo agua por osmosis y uniéndose unas con otras, hasta que se forman grandes vacuolas.

CAPITULO III: RELACIONES HIDRICAS

3.1. El agua como contribuyente de las plantas

El O₂ es electronegativo y el H₂O forma un dipolo pues el O₂ tira de los e⁻ del H. Debido a la distribución de cargas el O₂ interacciona con otras moléculas (con otros H por enlace débil).

3.2. Importancia del agua

Los mares constituyen la principal reserva hídrica de la tierra, allí se almacena un 99.7% del agua terrestre. Aproximadamente el 2% de las reservas, se encuentran congeladas en forma de hielo y nieve en los polos, glaciares y nevados. El agua continental, es subterránea en buena parte, tan solo el 1%, se encuentra cerca de la superficie y puede ser utilizada por las plantas. El resto se infiltra profundamente formando depósitos subterráneos. Por último, el agua de las nubes, la niebla y el vapor de agua representa una cantidad ínfima de la reserva hídrica (ciclo del agua). Las reservas de agua de la tierra, se encuentran en equilibrio dinámico. El agua superficial de los mares se evapora en mayor proporción de lo que cae como precipitación, el exceso es arrastrado llega a las zonas continentales.

El agua y la temperatura son los principales factores que controlan la distribución de la vegetación sobre la superficie de la tierra; donde la temperatura permite, las plantas crecen principalmente por la cantidad y distribución de la precipitación más que por cualquier otro factor aislado. Por ejemplo En regiones donde las lluvias copiosas se distribuyen regularmente durante el año y sobrepasan los 2.5 metros cúbicos, hay abundante vegetación y gran biodiversidad; la cubierta forestal es tan densa que en un día de sol, el suelo recibe solamente el 1% de la luz solar como sucede en las selvas lluviosas tropicales del Chocó y del Amazonas, en la vegetación de la Península Olímpica al noreste de los Estados Unidos y en las selvas del sur de los Apalaches.

3.3. Propiedades fisiológicas de la molécula de H₂O

Absorbe poca radiación visible (más infrarroja). Transparente (si no habría problemas con los pigmentos). Aumenta de volumen al congelarse, debido a las interacciones q se dan dejando muchos huecos. Alto calor de evaporación. Alto calor específico (para subir 1 °C la T^a de 1 gr. de H₂O se necesita mucha energía). Cohesión – adhesión: cohesión es la unión entre las moléculas de H₂O, adhesión es la interacción con otras sustancias. Capilaridad es la interacción entre las dos anteriores. Buen disolvente.

3.4. Funciones del H₂O en la planta

- **Estructural** = da la turgencia a la planta. Semilla 5% en la planta adulta hasta el 95% es H₂O.
- **Metabólica** = es indicador de la actividad metabólica ya que es disolvente, fuente de iones, gases y e⁻, además de reactivo.
- **En procesos fisiológicos** = transporte xilemático y flemático. Regulación de la T^o

3.5. Factores que condicionan la disponibilidad de H₂O por la planta

- **Importa la disponibilidad del H₂O**= no la cantidad. Parte depende de la planta y parte del suelo.
- **Potencialidades hereditarias** = influye como es la raíz, tallo, hojas, dimensión de las hojas, relación entre superficie externa e interna (raíz y parte aérea), estomas y comportamiento.
- **Factores externos** = el medio hace que el H₂O esté disponible o no. Dos niveles: a nivel de suelo: textura, estructura, profundidad, composición química, pH, aireación, conductividad y capacidad de almacenamiento de H₂O. A nivel de atmósfera: distribución y cuantía de la vegetación, precipitación / evaporación, energía radiante, viento, etc.

3.6. Factores afectados por el déficit de H₂O

- Descenso en la absorción de H₂O, pérdida de transpiración, cierre de estomas, no se da expansión celular, disminuye la fotosíntesis y la reducción biológica de N₂ y NO₃⁻, menor transporte xilemático.
- Todo esto incide en el crecimiento, de manera q el crecimiento es menor, abundancia cualitativa y cuantitativa de ciertos compuestos. Relación raíz / parte aérea (la planta invierte más en la raíz para poder obtener más agua y minimizar la pérdida), menor grado de succulencia. Xilema transporta H₂O, floema transporta sabia.

3.7. Potencial hídrico Ψ (es negativo). Magnitud para expresar el estado del agua permitiendo comparar sistemas diferentes (aire, suelo). Nos da una idea acerca de la disponibilidad del H₂O. El contenido hídrico y el potencial hídrico no es lo mismo. Viene expresado en bares de presión. 1 bar = 0.987 atm.

El potencial hídrico tiene que ver con el contenido hídrico. De -2 a -8 bares en mesófilas o hidrófilas. También de -8 a -15 bares en mesófilas en sequía. De -15 a -30 bares en adaptadas a sequía. A -15 bares se da el punto de marchitez permanente que es el punto a partir del cual la planta no se recupera. Agua de mar -25 bares. Hay potenciales de hasta -200 bares en las semillas. El potencial hídrico de cada parte de la planta es diferente, el global se mide en el xilema. En la raíz es de -2.5 y en las hojas de -2.7 por lo q sube el H₂O y en la atmósfera de -30 bar.

3.8. Componentes del potencial hídrico $\Psi = \Psi_{\text{solutos}} + \Psi_{\text{matricial}} + \Psi_{\text{pared}}$

En el citoplasma y membrana plasmática hay H₂O y solutos pero no tanta H₂O (ambos son de signo negativo). Por último la pared ejerce fuerza contraria al H₂O, Ψ_p y es de signo + pues no restringe la disponibilidad de Ψ_s , el Ψ_m se desprecia por ser muy pequeño. En los árboles se añade el potencial gravitacional Ψ_g .

Las plantas se recuperan hídricamente durante la noche con un potencial hídrico mayor (menos negativo).

3.8.1. Potencial de solutos Ψ_{solutos}

En células mesófilas tiene un valor de entre -10 a -20 bar en células xerófitas puede llegar hasta -100 bar. Para determinar el Ψ_s :

Congelar y descongelar para que se rompa la célula. Luego se mide la concentración de solutos con un psicrómetro.

Descenso del punto crioscópico. Sabiendo su valor sabremos su concentración y por tanto su Ψ_s .

Otro método es coger una capa de células de cebolla y meterla en agua destilada (la célula se hincha por entrada de H_2O), luego se añade $ClNa$ al H_2O lo que limita su disponibilidad y el H_2O sale, lo q relaja las paredes, se despegan el plasmolema de la pared por lo q $\Psi_p = 0$ y como Ψ_m es despreciable tenemos que $\Psi = \Psi_s$ (punto de plasmólisis incipiente)

3.8.2. Potencial de pared o de presión o de turgencia Ψ_p

En mesófilas valores positivos entre 3 (de noche) y 15 (por el día). Permite a la célula mantener la estructura interna y externa, relación con las nastias (movimiento de plantas) y fototropismos y gravitropismos).

- El tropismo implica crecimiento, la nastia no. La nastia además es muy rápida. Para determinar la Ψ_p :
- En células grandes se inserta un capilar calibrado en la vacuola, de forma q la presión de la pared introduce parte del contenido vacuolar en el capilar cerrado.
- En células pequeñas se usa un sensor de presión con un capilar sensor lleno de aceite

3.8.3. Potencial matricial Ψ_m

- Representa la adsorción de H_2O a los coloides celulares (pared, almidón, polisacáridos, proteínas. Para determinar el Ψ_m :
- Se congela y descongela, de manera que nos quedan los tejidos sin el jugo vacuolar. Introducimos los tejidos en una prensa y la fuerza q se hace para sacar el H_2O es la Ψ_m .
- Se suele despreciar, pero en plantas desérticas, células q están por debajo del punto de marchitez incipiente (deshidratadas), o semillas, no se puede despreciar.
- El Ψ_s en el xilema contribuye muy poco ya q el gradiente de la transpiración es mucho mayor.

3.9. La planta en situación de sequía

Mesófilas = Evitan la pérdida de H_2O cerrando estomas, fotosintetizando a tasas más bajas, baja su Ψ para poder captar H_2O del suelo. Luego cambia su metabolismo

cuantitativamente. Restringe la disponibilidad de H₂O acumulando solutos en la vacuola (prolina, azúcares...).

Xerófitas (adaptadas a la sequía)

Distintas estrategias:

- Evadir el problema = son las plantas anuales (con la sequía mueren). Son plantas de ciclo muy corto con poca biomasa.
- **Derrochadoras de agua** = plantas de climas muy áridos con raíces muy profundas para llegar la zona freática (alfalfa).
- **Hacer frente a la sequía** = plantas suculentas colectoras de H₂O, sistema radical somero, absorben agua del rocío, secretan sal, metabolismo CAM (cactus), hojas espinosas, reflejan la luz, disminuyen la relación superficie volumen. Acumulan CO₂ a la noche en la vacuola y por el día lo transforman en azúcares. Cutícula engrosada y Ψ muy baja.
- Ahorradoras de H₂O = estomas hundidos, hojas pequeñas y deciduas, pelillos, aumento de solutos, osmorregulación, células muy compactadas para evitar la evaporación entre ellas. Muchas xerófitas se incluyen en este grupo y en otros.
- Soportan la sequía = las xerófitas verdaderas cuando hay sequía se mueren y renacen cuando las condiciones se vuelven óptimas. Tolerancia a la deshidratación, soportan gran pérdida de H₂O.

3.9.1. Procesos afectados por la sequía

En mesófilas el Ψ comienza a bajar. Cuando una planta está bien hidratada la acumulación de ácido abscísico (ABA) y de solutos es baja. A -5 bar empiezan a verse afectados ciertos procesos muy sensibles y se acumula ABA y solutos. Procesos de gran actividad en hidratadas disminuyen su actividad: síntesis de proteínas, de pares, expansión celular. A -10 bar se ve afectada la fotosíntesis y la apertura estomática.

3.10. Determinación del estado hídrico de la planta

Para medir el estado hídrico de la planta se mide el contenido hídrico

(**P_s** es el peso seco, mientras que **P_f** es el peso fresco).

Otra forma es medir el contenido hídrico relativo CHR (**P_t** es el peso turgente. Se toma el tejido y se introduce en agua para q se hinche en una atmósfera saturada. Una forma rápida de ver el valor del estado hídrico es medir la relación

3.11. Métodos de medida del potencial hídrico Ψ

Son métodos gravimétricos, se necesita una balanza o una regla para determinar el Ψ . Se usa en la patata, se sacan cilindros cortándolos a una longitud determinada. Calculamos

los Ψ en diferentes soluciones de manitol y sumergimos cada cilindro en una solución diferente, pudiéndose dar 3 casos:

- Si la solución es más diluida que el tejido, el tejido absorbe H₂O.
- Si la solución tiene un Ψ igual al del tejido, no se da intercambio de H₂O.
- Si la solución está más concentrada que el tejido, saldrá H₂O del tejido.

3.11.1. Método de Chardakov.

Se hacen dos baterías de tubos gemelos (mismo Ψ). A cada tubo de una batería se tiñe con azul de metileno. En los no teñidos introducimos una hoja y dejamos equilibrar pudiéndose dar 3 casos.

- Que el agua no se mueva,
- Que entre H₂O en la hoja.
- Que salga H₂O de la hoja.

Luego sacamos las hojas que habrán variado la disolución (o no), tomando una gota del tubo gemelo teñido y añadiéndola al de la hoja:

- Si la gota se dispersa tendremos la Ψ .
- Si sube la gota es porque es menos densa, ósea que la dilución está más concentrada porque la hoja ha tomado H₂O.
- Si baja es el caso contrario.

3.11.2. Método de la cámara de presión

En una cámara de la que sobresale el tallo seccionado. Se da presión para llevar la sabia del xilema al punto de corte. Si se necesita mucha presión, Ψ es muy negativo (seco). Es un método muy impreciso q solo vale para la planta.

3.11.3. Métodos de equilibrio de vapor

Se usa el psicrómetro de vapor o psicrómetro isopiéstico. En una cámara dentro de otra termo estabilizada, con dos cables de distinto metal, soldados a un termopar. Con la diferencia de T^a se da diferencia de (energía) en el cable, midiéndose si el termopar se calienta o enfría. Con el P. De Boyer, el termopar está en la cámara, si añadimos una gota de Ψ conocida al termopar, se pueden dar tres casos:

- El Ψ de la gota es el del tejido: el voltímetro marcará 0.
- El Ψ del tejido es menor el de la gota por lo q el H₂O va de la gota al tejido lo q la enfría y da lectura en el voltímetro.
- El Ψ del tejido es mayor por lo q el agua va a la gota lo q la calienta y da lectura en el voltímetro.

Los problemas del método son los cambios ambientales, la lentitud (horas), aunque es muy exacto.

3.12. El agua en el suelo

Medio complejo (fase sólida, líquida y gaseosa). El estado hídrico Ψ del suelo es la suma algebraica de:

$$\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{sales}} + \Psi_{\text{gravedad}} + \Psi_{\text{matricial}}$$

Ψ_{sales} = La restricción de los iones gases, es muy baja.

$\Psi_{\text{matricial}}$ = Debido a sustancias que no se disuelven pero retienen H₂O (restos vegetales, arcillas, etc. Esta Ψ es el componente principal.

Ψ_{gravedad} = Cuando regamos el H₂O se pierde por la gravedad. Este es el H₂O gravitacional.

La máxima cantidad de H₂O que puede retener un suelo es la capacidad de campo. El H₂O se va evaporando hasta el punto que el suelo ya no puede ceder H₂O a la planta, esto es el punto de marchitez permanente. Por encima de la capacidad de campo la planta no puede crecer pues nos cargamos la fase gaseosa y la raíz no puede respirar. El H₂O entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente es el agua capilar.

3.13. Factores que afectan a la disponibilidad de H₂O

Tamaño de las partículas: Se clasifican en: Arena gruesa 200 μm – 2mm, Arena fina 20 μm – 200 μm , Limoso 2 μm – 20 μm , Arcilloso menos de 2 μm . Las partículas tienen espacios gaseosos grandes y el H₂O se pierde. En las partículas finas la fase gaseosa es casi nula.

En un suelo arcilloso la capacidad de campo es de 50% de H₂O, en uno arenoso solo del 15%, y los puntos de marchitez son 20% y 5% respectivamente lo que muestra que el arcilloso puede perder un 30% de H₂O mientras que el arenoso solo un 10% (hay que regar continuamente). La cantidad de H₂O no es importante (para uno encharcamiento y para el otro sequía). El contenido en sales disminuye la disponibilidad de H₂O.

3.14. Conductividad del agua en el suelo

Nos indica el grado de compactación de las partículas del suelo. Cuanto menos compactado más se mueven el H₂O y los nutrientes.

- **Rizosfera:** es el área del suelo controlada por la raíz.
- **Suelos artificiales o suelos inertes**

Recambiar el suelo es costoso, los monocultivos son antinaturales. El monocultivo en invernadero lo separamos de sus invasores. Se le pone un suelo inerte pues los nutrientes se los damos en el H₂O. Se le dan unas condiciones de luz, nutrientes, etc. constantes menos una que se va variando. (la luz es en cámaras de crecimiento, no se trata de luz solar).

3.15. Medición del potencial hídrico del suelo

- **Tensiómetro** = columna terminada en una porcelana porosa con H₂O. Al introducirla en la tierra, esta chupara del H₂O de la porcelana si necesita H₂O, creando una tensión negativa. Si el suelo está bien hidratado marcará 0 o casi nulo.
- **Bloque de resistencia eléctrica** = dos cables dentro de un bloque de escayola. Cuanto más H₂O haya en el suelo mayor conductividad y por tanto menor resistencia.
- **Sonda de neutrones** = un emisor de neutrones rápidos que los lanza en todas direcciones, y un contador de neutrones lentos. Como los neutrones son frenados por los protones cuanto más H₂O más se verán frenados los protones. Sólo vale para zonas con poca MO pues esta también frena los neutrones.

3.16. Soluciones

3.16.1. Disoluciones. Son mezclas homogéneas de sustancias en iguales o distintos estados de agregación. La concentración de una disolución constituye una de sus principales características. Bastantes propiedades de las disoluciones dependen exclusivamente de la concentración. Su estudio resulta de interés tanto para la física como para la química.

El estudio de los diferentes estados de agregación de la materia se suele referir, para simplificar, a una situación de laboratorio, admitiéndose que las sustancias consideradas son puras, es decir, están formadas por un mismo tipo de componentes elementales, ya sean átomos, moléculas, o pares de iones. Los cambios de estado, cuando se producen, sólo afectan a su ordenación o agregación. Sin embargo, en la naturaleza, la materia se presenta, con mayor frecuencia, en forma de mezcla de sustancias puras. Las disoluciones constituyen un tipo particular de mezclas. El aire de la atmósfera o el agua del mar son ejemplos de disoluciones. El hecho de que la mayor parte de los procesos químicos tengan lugar en disolución hace del estudio de las disoluciones un apartado importante de la química-física.

3.16.2. Concentración de una disolución

En cierto tipo de mezclas la materia se distribuye uniformemente por todo el volumen constituyendo un sistema homogéneo. Cuando una sustancia sólida se mezcla con un líquido de tal forma que no puede distinguirse de él, se dice que la sustancia ha sido disuelta por el líquido. A la mezcla homogénea así formada se la denomina disolución. En este caso la sustancia sólida recibe el nombre de soluto y el líquido se denomina disolvente. La noción de disolución puede generalizarse e incluir la de gases en gases, gases en líquidos, líquidos en líquidos o sólidos en sólidos. En general, el soluto es la sustancia que se encuentra en menor proporción en la disolución y el disolvente la que se encuentra en mayor proporción. Cuando dos sustancias líquidas pueden dar lugar a mezclas homogéneas o disoluciones, se dice que son miscibles.

Una parte homogénea de un sistema se denomina fase. La colonia constituye una disolución en agua y alcohol de ciertas esencias, sin embargo, no es posible determinar dónde está la parte de alcohol, dónde la de agua y dónde la de esencia. Por tal motivo las disoluciones, al igual que las sustancias puras en un estado de agregación determinado, se consideran formadas por una única fase.

Las propiedades de una disolución dependen de la naturaleza de sus componentes y también de la proporción en la que éstos participan en la formación de la disolución. La curva de calentamiento de una disolución de sal común en agua, cambiará aunque sólo se modifique en el experimento la cantidad de soluto añadido por litro de disolución. La velocidad de una reacción química que tenga lugar entre sustancias en disolución, depende de las cantidades relativas de sus componentes, es decir, de sus concentraciones. La concentración de una disolución es la cantidad de soluto disuelta en una cantidad unidad de disolvente o de disolución.

3.16.3. Formas de expresar la concentración

Existen diferentes formas de expresar la concentración de una disolución. Las que se emplean con mayor frecuencia suponen el comparar la cantidad de soluto con la cantidad total de disolución, ya sea en términos de masas, ya sea en términos de masa a volumen o incluso de volumen a volumen, si todos los componentes son líquidos. En este grupo se incluyen las siguientes:

- a. **Molaridad.** Es la forma más frecuente de expresar la concentración de las disoluciones en química. Indica el número de moles de soluto disueltos por cada litro de disolución; se representa por la letra M. Una disolución 1 M contendrá un mol de soluto por litro, una 0,5 M contendrá medio mol de soluto por litro, etc. El cálculo de la molaridad se efectúa determinando primero el número de moles y dividiendo por el volumen total en litros:
- b. **Gramos por litro.** Indica la masa en gramos disuelta en cada litro de disolución. Tiene la ventaja de ser una concentración expresada en unidades directamente medibles para el tipo de disoluciones más frecuentes en química (las de sólidos en líquidos). La balanza expresa la medida de la masa de soluto en gramos y los recipientes de uso habitual en química indican el volumen de líquido contenido en litros o en sus submúltiplos. Su cálculo es, pues, inmediato:

$$\text{g/l} = \frac{\text{n.º de gramos de soluto}}{\text{volumen de la disolución en litros}}$$

- c. **Tanto por ciento en peso.** Expresa la masa en gramos de soluto disuelta por cada cien gramos de disolución. Su cálculo requiere considerar separadamente la masa del soluto y la del disolvente:

$$\% \text{ (peso)} = \frac{\text{masa de soluto}}{\text{masa de disolución}} \cdot 100$$

Siendo la masa de la disolución la suma de la del soluto y la del disolvente.

Para el estudio de ciertos fenómenos físico-químicos resulta de interés expresar la concentración en términos de proporción de cantidad de soluto a cantidad de disolvente. Se emplea entonces la molalidad

Como en el caso de la molaridad, la concentración molal de una disolución puede expresarse en la forma 2 m (dos molal) o 0,1 m (0,1 molal), por ejemplo.

3.16.4. Cálculo de concentraciones

La preparación de disoluciones con una concentración definida de antemano puede hacerse con la ayuda de recipientes que posean una capacidad conocida. Así, empleando un matraz aforado de 0,250 litros, la preparación de una disolución 1 M supondrá pesar 0,25 moles de soluto, echar en el matraz la muestra pesada, añadir parte del disolvente y agitar para conseguir disolver completamente el soluto; a continuación se añadirá el disolvente necesario hasta enrasar el nivel

4. **Molalidad.** Indica el número de moles de soluto disuelto en cada kilogramo de disolvente:

$$\text{molalidad} = \frac{\text{n.º g de soluto} / \text{n.º g de su mol}}{\text{n.º g de disolvente} / 1000}$$

Como en el caso de la molaridad, la concentración molal de una disolución puede expresarse en la forma 2 m (dos molal) o 0,1 m (0,1 molal), por ejemplo.

5. **Gramos por litro.** Indica la masa en gramos disuelta en cada litro de disolución. Tiene la ventaja de ser una concentración expresada en unidades directamente medibles para el tipo de disoluciones más frecuentes en química (las de sólidos en líquidos). La balanza expresa la medida de la masa de soluto en gramos y los recipientes de uso habitual en química indican el volumen de líquido contenido en litros o en sus submúltiplos. Su cálculo es, pues, inmediato de la disolución con la señal del matraz.
- 6.

$$\text{g/l} = \frac{\text{n.º de gramos de soluto}}{\text{volumen de la disolución en litros}}$$

7. **Tanto por ciento.** Expresa la masa en gramos de soluto disuelta por cada cien gramos de disolución. Su cálculo requiere considerar separadamente la masa del soluto y la del disolvente:

$$\frac{\text{g de HCl}}{\text{g de disolución}} \cdot 100 = \frac{\text{g de HCl}}{\text{g de HCl} + \text{g de H}_2\text{O}} \cdot 100 =$$

Siendo la masa de la disolución la suma de la del soluto y la del disolvente.

Ejemplo de cálculo de concentraciones

Se mezclan 5,00 g de cloruro de hidrógeno (HCl) con 35,00 g de agua, formándose una disolución cuya densidad a 20 °C es de 1,060 g/cm³. Calcúlese: a) El tanto por ciento en peso. b) La concentración en gramos por litro. c) La molaridad y d) La molalidad.

$$\text{molaridad} = \frac{\text{n.º g de soluto/n.º g de su mol}}{\text{volumen de la disolución en l}}$$

a) Soluto por cada 100 gr

$$\frac{\text{g de HCl}}{\text{g de disolución}} \cdot 100 = \frac{\text{g de HCl}}{\text{g de HCl} + \text{g de H}_2\text{O}} \cdot 100 =$$

Es decir:

$$= \frac{5,00}{5,00 + 35,00} \cdot 100 = 12,5 \% \text{ de HCl}$$

b) Gramos/litro.

Puesto que los datos están referidos a masas y no a volúmenes, es necesario recurrir al valor de la densidad y proceder del siguiente modo:

1. Se calcula la masa de un litro de disolución:

$$\text{Masa} = \text{volumen} \cdot \text{densidad} = 1\,000 \text{ cm}^3 \cdot 1,060 \text{ g/cm}^3 = 1\,060 \text{ g}$$

2. A partir del valor del tanto por ciento en peso se determina la masa en gramos del soluto contenida en la disolución:
- 3.

$$\text{masa HCl} = \frac{12,5}{100} \cdot 1\,060 \text{ g} = 132,5 \text{ g}$$

La cantidad resultante representa la concentración en gramos de soluto (HCl) por litro de disolución.

c) Molaridad.

$$\text{molaridad} = \frac{\text{n.º de g soluto/n.º de g de su mol}}{\text{volumen de la disolución en litros}} =$$

$$= \frac{\text{n.º de g soluto/litro de disolución}}{\text{n.º de g de su mol}} =$$

$$\text{molaridad} = \frac{132,5 \text{ g HCl/litro disolución}}{36,47 \text{ g HCl/mol de HCl}} = 3,63 \text{ M}$$

Sustituyendo resulta:

Donde 36,47 es la masa molecular del HCl y, por tanto, la masa de su mol expresada en gramos.

De lo anterior se deduce que, cuando los datos del volumen de la disolución no son explícitos, el cálculo de la molaridad implica las etapas a y b como pasos intermedios.

Tanto por ciento.

De acuerdo con su definición:

$$\text{molalidad} = \frac{\text{n.º de g de soluto/n.º de g de su mol}}{\text{n.º de g de disolvente/1\,000}}$$

Sustituyendo se tiene:

$$\text{molalidad} = \frac{5,00/36,47}{35,00/1\,000} = 3,92 \text{ m}$$

3.16.5. Propiedades de las disoluciones

Las solubilidades de sólidos en líquidos varían mucho de unos sistemas a otros. Así a 20 °C la solubilidad del cloruro de sodio (NaCl) en agua es 6 M y en alcohol etílico (C₂H₆O), a esa misma temperatura, es 0,009 M. Cuando la solubilidad es superior a 0,1 M se suele considerar la sustancia como soluble en el disolvente considerado; por debajo de 0,1 M se considera como poco soluble o incluso como insoluble si se aleja bastante de este valor de referencia.

La solubilidad depende de la temperatura; de ahí que su valor vaya siempre acompañado del de la temperatura de trabajo. En la mayor parte de los casos, la solubilidad aumenta al aumentar la temperatura. Se trata de procesos en los que el sistema absorbe calor para apoyar con una cantidad de energía extra el fenómeno la solvatación. En otros, sin embargo, la disolución va acompañada de una liberación de calor y la solubilidad disminuye al aumentar la temperatura.

3.16.6. Las disoluciones y los cambios de estado

Entre las propiedades coligativas de las disoluciones se encuentra el aumento del punto de ebullición y la disminución del punto de congelación con respecto a los valores propios del disolvente puro. Este aumento del rango de temperaturas correspondiente al estado líquido, fue descrito por el físico-químico francés François Marie Raoult (1830-1901), quien estableció que las variaciones observadas en los puntos de ebullición y de congelación de una disolución eran directamente proporcionales al cociente entre el número de moléculas del soluto y el número de moléculas del disolvente, o lo que es lo mismo, a la concentración molal. La interpretación de esta ley en términos moleculares es la siguiente: la presencia de moléculas de soluto no volátiles en el seno del disolvente dificulta el desplazamiento de las moléculas de éste en su intento de alcanzar, primero, la superficie libre y, luego, el medio gaseoso, lo que se traduce en un aumento del punto de ebullición. Análogamente, las moléculas de soluto, por su diferente tamaño y naturaleza, constituyen un obstáculo para que las fuerzas intermoleculares, a temperaturas suficientemente bajas, den lugar a la ordenación del conjunto en una red cristalina, lo que lleva consigo una disminución del punto de congelación.

3.17. Difusión y osmosis

3.17.1. Difusión.

Es un proceso puramente físico que no requiere gasto de energía por parte de la planta; es un movimiento desordenado de moléculas del soluto. Cuando las moléculas del soluto (agua, sal, nutrientes, etc.) se mueven desde una zona de mayor concentración a otra zona de menor concentración, a través de una membrana diferencialmente permeable.

Gradiente de Concentración. (G.C).

Se llama así, a la diferencia entre las concentraciones moleculares en dos puntos (P1 y P2), dividida por la distancia (d) que los separa.

$$GC = \frac{P1 - P2}{d}$$

3.17.1.1. Características de la Difusión.

1. El movimiento de los nutrientes es al azar, en todas las direcciones chocando unas con otras.
2. Un aumento de temperatura trae consigo un incremento en el ritmo del movimiento molecular.
3. Cuanto más pequeña y más ligera sea una molécula, tanto más rápidamente se moverá.

Otra Definición:

Es el movimiento neto de moléculas de una sustancia (soluto), desde una región de mucha actividad molecular (concentración), hacia una región de menor actividad molecular, de una sustancia en particular. La presión de difusión, de un líquido, es generalmente mucho mayor que la de un gas y comúnmente se mide en atmósferas (1 atm = 14.7 lb. / Pulg²).

3.17.1.2. Difusión de gases.

- Como las células del mesófilo de la hoja están produciendo O₂ por fotosíntesis, la concentración de O₂ es mayor en los espacios intercelulares que en el aire circundante a la hoja y consecuentemente el oxígeno se difundirá hacia el exterior a través de los estomas. Por supuesto, las moléculas de O₂ se moverá a través del estoma en ambas direcciones; pero como hay más moléculas de O₂ (> 21%) por unidad de volumen dentro de la hoja que fuera de ella, habrá un movimiento neto (difusión) hacia afuera o medio ambiente (>0.033%) (ídem con el CO₂ en la respiración – noche).
- Al mismo tiempo que las moléculas de O₂ se están difundiendo al exterior a través de los estomas; hay moléculas de CO₂ que se están difundiendo hacia adentro, debido a que están siendo utilizadas en la fotosíntesis y de esta manera, están menos concentradas en la hoja que en el aire del exterior.
- Equilibrio Dinámico; es el proceso de difusión de los gases (CO₂ Y O₂) a través de los estomas, en el cual el número de moléculas que entra a la hoja en cualquier intervalo de tiempo, será el mismo que el que sale de las hojas, de manera que no habrá movimiento o difusión neta en ninguna dirección.

3.17.1.3. Difusión de los solutos. La tasa o índice de difusión de lo solutos es menos rápida que la de los gases, debido a la mayor densidad del medio (solvente) a través del cual se están difundiendo.

3.17.1.4. Difusión a través de membranas.

- Cualquier sustancia que se difunde hacia afuera o hacia adentro de una célula vegetal, debe pasar a través de la pared celular y de la membrana celular (Plasmalema). Si la sustancia penetra a la vacuola, también se debe diferenciar a través de la membrana vacuolar (tonoplasto).
 - La mayoría de las paredes celulares son permeables, esto es, todas las moléculas y partículas similares se pueden diferenciar a través de ellas (excepto las paredes celulares de corcho son impermeables. Ejemplo. La corteza de los tallos de árboles.
 - Hay membranas que son selectivamente permeable; es decir que las partículas de algunas sustancias pueden pasar a través de varias membranas protoplasmáticas, mientras que las de otras no.
 - Las membranas citoplasmáticas están compuestas de proteínas y fosfolípidos que forman un mosaico.
1. La permeabilidad selectiva. Supone que las sustancias solubles en agua y el agua misma difundían a través de pequeños poros o espacios en las zonas de proteínas de las membranas.
 2. La impermeabilidad de las membranas a las moléculas hidrosolubles de mayor tamaño es que estas no pueden atravesar los poros por ser muy grandes.

3.17.1.5. Ejemplos conocidos de difusión son:

- La evaporación de líquidos.
- La osmosis
- La imbibición.

El primer tratamiento matemático de la difusión parece haber sido efectuado por Fick (1855); dio la ley de Fick que señala:

$$\frac{\Delta m}{\Delta t} = -DA \frac{\Delta C}{\Delta x}$$

Donde:

$\frac{\Delta m}{\Delta t}$ Es la masa del soluto que difunde a lo largo de esa dirección por unidad de tiempo, A es el área de la sección transversal, C es la concentración del soluto (que se supone constante sobre cualquier sección transversal del tubo), D es el coeficiente de difusión, y $\frac{\Delta C}{\Delta x}$ se llama gradiente de concentración. Valores típicos de D para la difusión en agua de moléculas importantes en biología van desde $1 \cdot 10^{-11}$ a $100 \times 10^{-11} \text{ m}^2/\text{s}$, para un rango de pesos moleculares de cerca de 10^4 . La Ley se ha verificado experimentalmente de

muchas maneras y es muy importante para la determinación del peso molecular de moléculas biológicas por medio de ultracentrifugación.

Puesto que todos los organismos vivos se componen de una o más células rodeadas por membranas, la difusión de sustancias a través de membranas biológicas es cuestión de suma importancia. Por diversas razones no es posible caracterizar las membranas biológicas por un coeficiente de difusión D , pero es posible combinar el espesor desconocido Δx de la membrana con D en un coeficiente de permeabilidad P , definido en términos de rapidez de transferencia de masa, utilizando la ecuación

$$P = \frac{\frac{\Delta m}{\Delta t}}{A(C_i - C_o)}$$

Donde A es el área, C_i , es la concentración de la sustancia que difunde en el interior de la célula y C_o es la concentración en el exterior. Para muchos tipos de células, se ha determinado el coeficiente de permeabilidad que nos da información muy útil en los estudios de la membrana celular. La ecuación anterior es sólo para gradientes de concentración, pues si hay iones presentes y sus correspondientes gradientes electroquímicos, es necesario un tratamiento distinto.

Sustancias como el pergamino y algunos materiales vegetales, tienen la propiedad de permitir que ciertas moléculas difundan a través de ella, pero otras no. En la figura se muestra un tubo con un trozo de pergamino sujeto a su extremo inferior y con una disolución de azúcar en su interior, está sumergido en agua.

Esta ecuación indica que, para una sustancia y un área dada, la tasa o índice de difusión es: Proporcional a la gradiente de concentración del soluto, e inversamente proporcional a la distancia sobre la cual se produce la difusión., (la difusión por distancias largas es muy lenta).

3.17.2. Osmosis.

- Es la difusión del agua a través de una membrana semipermeable, sin embargo una considerable porción de agua pasa a través de una membrana por FLUJO DE MASA, más que por difusión.
- Si podemos una alga unicelular con suficientes solutos en un jugo celular para reducir la presión de difusión de agua en ella a $X-20$ atm., en un recipiente con agua pura, entonces el agua entrara a la célula hasta que su presión de difusión sea la misma adentro que afuera ($X-10$ atm.). Este equilibrio dinámico ocurre cuando la presión de turgencia y la presión impuesta neutralizante han alcanzado 20 atm. Si la célula hubiera sido colocada en una solución en la cual el agua tuviera una presión de $X-15$ atm. , la presión de difusión

interna hubiera sido de X-15 atm., al llegar al equilibrio y la presión de turgencia solamente de 5 atm.

- La concentración del agua en una célula, por ejemplo de una hoja, se reduce cuando el agua se evapora de la célula.
- Rara vez se alcanza un equilibrio osmótico (agua) en las células vegetales vivas; cuando esto sucede, es solamente por periodos limitados (cortos) de tiempo. Sin embargo, por el principio de difusión; el agua entrara a una célula siempre que su presión de difusión sea mayor afuera que adentro.
- El agua puede penetrar a las células ya sea de células adyacentes o de soluciones (del suelo). La mayoría de las células de plantas pluricelulares se abastecen de agua de otras células, porque solamente unas cuantas de ellos (células de las raíces absorbentes) están en contacto con el agua del suelo o con otro tipo de agua del exterior (vapor de agua atmosférica).

3.17.3. Turgencia.

Cuando el agua entra al interior de las células por osmosis, hasta que la célula se hinche o ensanche. Plantas frondosas.

3.17.3.1. Significado de la presión de turgencia.

- Las células vegetales deben estar turgentes por que la planta viva y se desarrolle normalmente.
- La presión de turgencia ayuda a sostener a los tejidos no leñosos y la pérdida de turgencia da como resultado el marchitamiento.
- (El ostiolo), de los estomas se cierran cuando las células guardianas de ellas pierden turgencia y de esta manera, se reduce o se detiene el intercambio gaseoso.
- Las hojas de algunos pastos o plantas herbáceas se enrollan en un tubo cuando comienza a marchitarse, debido a la rápida pérdida de agua de las células de la epidermis superior de las hojas y la reducción en sus presiones de turgencia.

3.17.4. Flacidez.

- Es el estado de las células, contrario a la turgencia, ósea la pérdida de agua por las células de las plantas. (Marchites de las plantas. Plantas marchitas).
- La osmosis es un tipo especial de difusión del agua o solvente.

- Es el movimiento del solvente (agua u otro medio líquido o gaseoso) desde una zona de mayor volumen a otra zona de menor volumen; a través de una membrana semipermeable.
- Supóngase que en un vaso de precipitado o recipiente se separe en dos partes por una membrana semipermeable, como se muestra en la Fig, 1. Si se pone agua pura en un lado de la membrana y una solución de azúcar en el otro; el potencial de agua (Ψ) en el lado que contiene agua pura será mayor que el del otro lado (que contiene solución de azúcar en el otro). Entonces el agua (de $>$ potencial de agua (Ψ), difundirá desde el lado de mayor potencial de agua - (Ψ) agua pura, hacia el lado de menor potencial de agua - (Ψ) (solución de azúcar). Ósea de una región de alto potencial (agua pura) a otra de bajo potencial (Soluc. de azúcar); a través de la membrana semipermeable o diferencialmente permeable.
- La presión osmótica, de una disolución depende de su concentración y se atiene a una ley semejante a la de los gases perfectos. Dicha ley fue establecida por Van't Hoff en 1897 y se expresa en la forma:

$$P V = n R T$$

Donde P representa la presión osmótica (en atmósferas); V el volumen de la solución (en litros); n el número de moles de soluto (masa del soluto en gramos/masa molecular del soluto); T la temperatura del sistema en $^{\circ}K$ y; R, la energía/mol $^{\circ}K$ (energía necesaria para que un mol de sustancia cambie su temperatura $1^{\circ}K$), $0.982 \text{ atm}\cdot\text{L/mol } ^{\circ}K$, también conocida como la constante universal de los gases. Para que ocurra la ósmosis es necesaria la presencia de dos soluciones de diferente concentración o una solución y un solvente separados por una membrana semipermeable.

3.17.5. Plasmólisis.

Cuando las células están rodeadas de una solución de presión osmótica a concentración superior (solución hipertónica) a la de sus jugos celulares, el agua de las células saldrá hacia el exterior por osmosis; esto hace que la célula se vuelva flácida (pierda turgencia)

- Esta salida del agua puede acentuarse y debido a la elasticidad de las membranas celular o plasmalema, este y el citoplasma se separan de la pared celular y se concentran en la parte central o cualquier otra punta; llamándose PLASMOLISIS.
- Cuando recién se inicia la plasmolisis, se denomina PLASMOLISIS INCIPIENTE.
- Las células plasmolizadas puede recobrar su turgencia a medida que las sustancias de soluto disueltas en la solución que la rodea vaya penetrando en la célula e igualando concentraciones (internas y externas); a este fenómeno se llama desplasmolización y es más lenta que la plasmólisis porque está en razón de la penetración de solutos.

3.17.6. Ósmosis y presión osmótica

Cuando dos líquidos miscibles se ponen en contacto, el movimiento asociado a la agitación térmica de sus moléculas termina mezclando ambos y dando lugar a un sistema homogéneo. Este fenómeno físico se conoce con el nombre de difusión.

Las membranas semipermeables se caracterizan porque, debido al tamaño de sus poros, cuando se sitúan como límite de separación entre una disolución y su disolvente correspondiente, permiten el paso de las moléculas de disolvente, pero no las de soluto solvatadas, cuyo tamaño es mayor. Se produce entonces entre ambos sistemas una difusión restringida que se denomina ósmosis.

3.17.7. El agua en el suelo.

El suelo es un sistema poroso formado de infinidad de partículas sólidas de diferentes tamaños y composición química. Los espacios que dejan estas partículas están ocupados en parte por aire y en parte por agua. En el Ψ_{suelo} el componente que más influye es el Ψ_m debido a las fuerzas de adsorción que aparecen en las superficies de contacto entre las partículas del suelo y el agua capilar.

El agua del suelo se distingue entre:

- **Agua gravitacional:** agua que se infiltra por gravedad a las capas profundas.
- **Agua capilar:** agua que permanece retenida por las partículas del suelo. Es la que permanece disponible para ser absorbida por las raíces, aunque también puede evaporarse.
- **Agua hidroscópica:** agua que esta absorbida a los coloides del suelo y es retenida con fuerza considerable, por lo cual solo una pequeña fracción puede ser absorbida por las plantas.

Cuando un suelo saturado de agua ha perdido su fracción de agua gravitacional pero conserva toda el agua capilar, se dice que se encuentra en **Capacidad de Campo**.

Punto de Marchitamiento Permanente (PMP): Cantidad de agua capilar que ya no puede ser absorbida por las raíces. Aparecen signos de marchitamiento que no remiten al añadir agua al suelo.

Para la mayoría de las plantas este PMP tiene un Ψ_{suelo} de $-1.6 \mu\text{Pa}$ ($\mu\text{Pa} = \text{micro Pascal}$)

3.17.8. La absorción de agua.

La absorción de agua consiste en su desplazamiento desde el suelo hasta la raíz, y es la primera etapa del flujo hídrico en sistema continuo **suelo-planta-atmósfera**.

En una planta en crecimiento activo, existe una fase de agua líquida que se extiende desde la epidermis de la raíz a las paredes celulares del parénquima foliar.

Se acepta, que el movimiento del agua desde el suelo al aire, a través de toda la planta, se puede explicar sobre la base de la existencia de *gradientes de potencial hídrico* a lo largo de la vía. Se producirá de modo espontáneo si Ψ en la raíz es menor que Ψ suelo.

La atmósfera de los espacios intercelulares del parénquima lagunar del mesófilo foliar está saturada de vapor de agua, mientras que el aire exterior rara vez lo está, por lo que el vapor de agua se mueve desde el interior de la hoja al exterior siguiendo un gradiente de potencial hídrico. Este proceso, denominado **transpiración**, es la fuerza motriz más importante para el movimiento del agua a través de la planta.

3.17.9. Trayectoria del agua en la raíz.

El sistema radical sirve para sujetar la planta al suelo y, sobre todo, para encontrar las grandes cantidades de agua que la planta requiere.

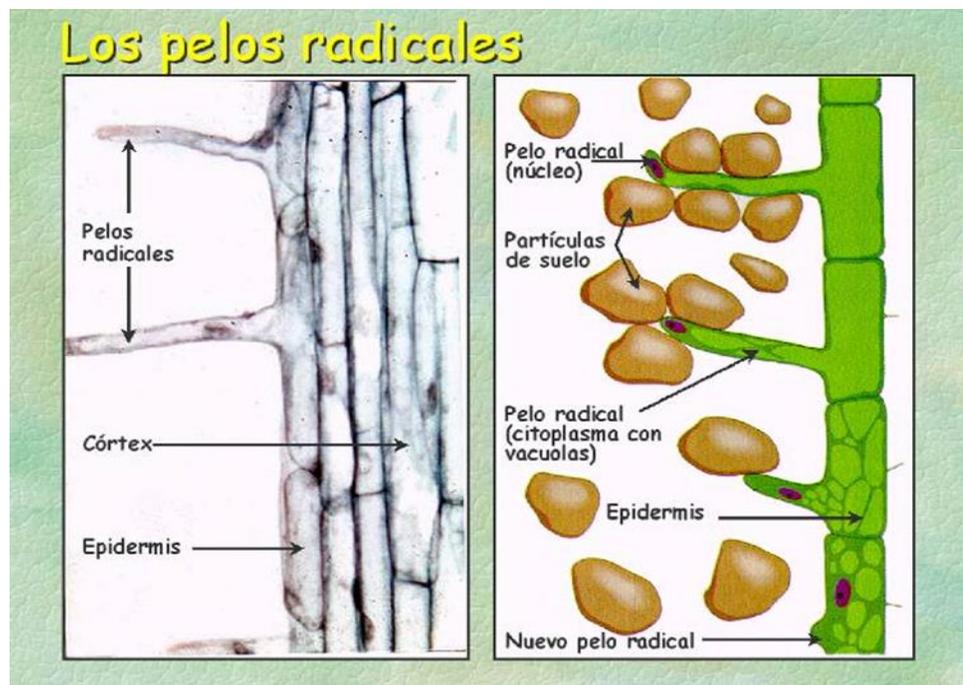


Figura 3.1 Absorción del agua por los pelos radicales

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema12/Figura12_5.jpg

El agua entra en la mayoría de las plantas por las raíces, especialmente por los **pelos radicales**, situados unos milímetros por encima de la caliptra (órgano apical de la raíz, denominado casquete). Estos pelos, largos y delgados poseen una elevada relación

superficie/volumen y, pueden introducirse a través de los poros del suelo de muy pequeño diámetro. Los pelos absorbentes incrementan de esta manera la superficie de contacto entre la raíz y el suelo.

Desde los pelos radicales, el agua se mueve a través de la *corteza*, la *endodermis* (la capa más interna de la corteza) y el *periciclo*, hasta penetrar en el *xilema* primario. Este movimiento estará causado por la diferencia de Ψ entre la corteza de la raíz y el xilema de su cilindro vascular, y el camino seguido estará determinado por las resistencias que los caminos alternativos pongan a su paso. Hay que distinguir dos caminos alternativos: el **simplasto** (conjunto de protoplastos interconectados mediante plasmodesmos) y el **apoplasto** (conjunto de paredes celulares y espacios intercelulares)

En general, se considera que el apoplasto formado principalmente por celulosa y otras sustancias hidrófilas, presenta una menor resistencia al paso de agua que el simplasto, en el que abundan lípidos, sustancias hidrófobas, orgánulos y partículas que aumentan la viscosidad del medio. El camino que siguen el agua y los solutos. En la planta puede ser apoplástico o simplástico, o una combinación de ambos. Pero se piensa que el agua discurre en la raíz mayoritariamente por el apoplasto mojando paredes y espacios intercelulares (**Figura 3.2**).

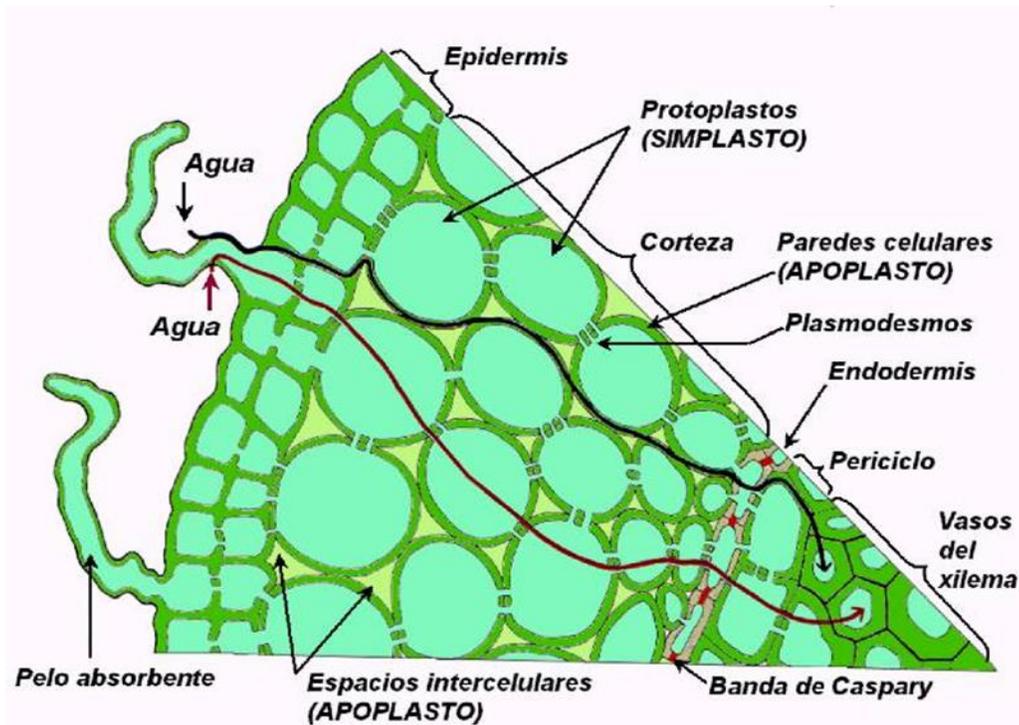


Figura 3.2: Rutas simplástica y apoplástica.

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema12/Figura12_6.jpg

El papel de la endodermis.

La endodermis es la capa más interna de la corteza y se caracteriza porque sus células se disponen de forma compacta no dejando espacios intercelulares y, por la presencia de la **banda de Caspary** (depósitos de suberina) en sus paredes celulares anticlinales y radiales.

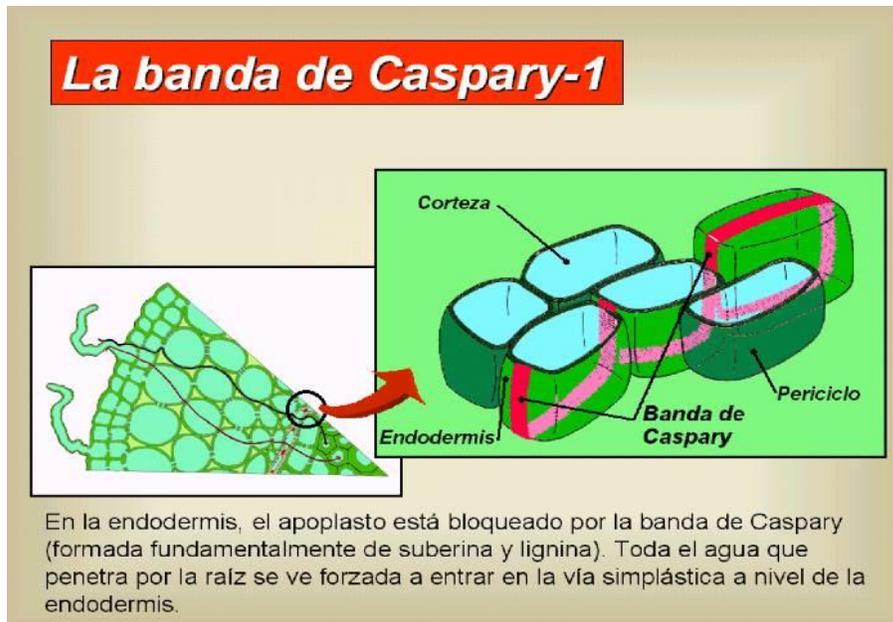


Figura 3.3: Disposición de la Banda de Caspary en la endodermis.

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema12/Figura12_7.jpg

Debido a la presencia de la banda de Caspary, la vía apoplástica en la endodermis presenta una resistencia muy alta, y el flujo de agua a través de estas paredes es prácticamente nulo. La suberificación de la endodermis bloquea la vía apoplástica, y en este punto el agua es forzada a atravesar las membranas citoplasmáticas y los protoplastos de las células endodérmicas, que representa una resistencia de cierta magnitud, pero mucho menor a la resistencia de las paredes. Una vez superada la endodermis, el agua vuelve a encontrar menor resistencia en la vía apoplástica (**Figura 3.4**).

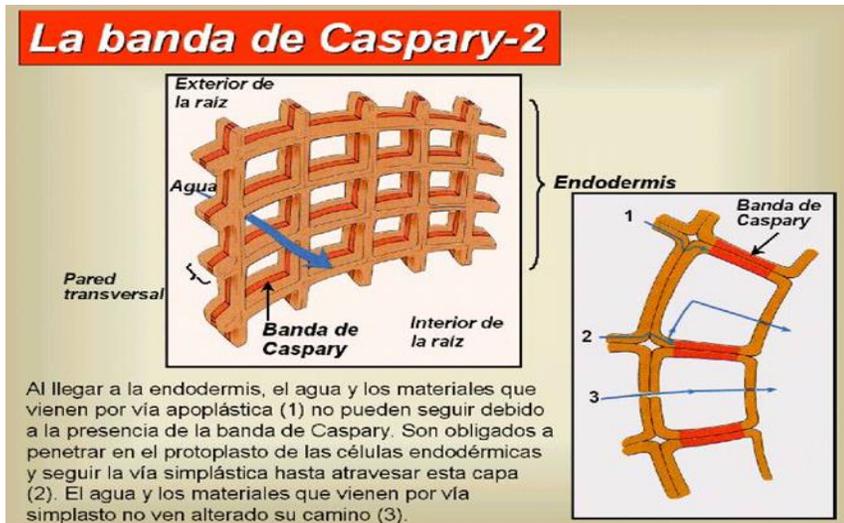


Figura 3.4: Efecto de la banda de Caspary (células de la endodermis) sobre la circulación del agua al atravesar la endodermis.

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema12/Figura12_8.jpg

Por lo tanto, el flujo de agua hasta el cilindro central se verá influido por la resistencia del simplasto y, de las membranas que deba atravesar, resistencia que puede aumentar si la estructura, la fluidez y funcionalidad de las membranas no son las adecuadas. Debido a que el correcto funcionamiento de las membranas requiere ATP, cualquier factor que afecte negativamente a la respiración (anaerobiosis, bajas temperaturas), afectará al flujo de agua.

3.17.10. La presión radical

Otra de las consecuencias de la presencia de la endodermis en la raíz es la existencia de la presión radicular, que se genera en el xilema de la raíz y empuja el agua verticalmente hacia arriba. Cuando la transpiración es muy reducida o nula, como ocurre durante la noche, las células de la raíz pueden aún secretar iones dentro del xilema. Dado que los tejidos vasculares en la raíz están rodeados por la endodermis, los iones no tienden a salir del xilema. De esta manera, el aumento de concentración dentro del xilema causa una disminución del Ψ del mismo, y el agua se desplaza hacia dentro del xilema por ósmosis, desde las células circundantes. Se crea así una presión positiva llamada presión de raíz (presión radicular), que fuerza al agua y a los iones disueltos a subir por el xilema hacia arriba.

Las gotas de agua similares al rocío que aparecen a primeras horas de la mañana, en plantas de pequeño porte ponen de manifiesto la existencia de la presión radicular. Estas gotas no son rocío sino que proceden del interior de la hoja, este fenómeno lo conocemos con el nombre de **gutación** (del latín “*gutta*”, gota); **Figura 3.5.**



Figura 3.5: El efecto de la presión radical se manifiesta en el proceso de gutación http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm

La presión radicular es menos efectiva durante el día, cuando el movimiento de agua a través de la planta es más rápido, debido a la transpiración. Esta presión no es suficiente para llevar el agua hasta la parte más alta de un árbol de gran porte, más aún, algunas plantas como las coníferas no desarrollan presión de raíz. Por lo que su presencia no está generalizada y su intensidad, variable según las especies, suele ser baja.

3.17.11. La Transpiración

Se entiende por transpiración la pérdida de agua, en forma de vapor, a través de las distintas partes de la planta, si bien se realiza fundamentalmente por las hojas. La transpiración está íntimamente relacionada con una función de vital importancia para el crecimiento de las plantas, la fotosíntesis. La absorción de dióxido de carbono para la fotosíntesis y la pérdida de agua por transpiración están inseparablemente enlazadas en la vida de las plantas verdes, y todas las condiciones que favorecen la transpiración favorecen la fotosíntesis.

El ascenso del agua en la planta.

El agua entra en la planta por la raíz y es despedida en grandes cantidades por la hoja. ¿Cómo va el agua de una parte a otra? El camino general que sigue el agua en su ascenso ha sido claramente identificado, y puede evidenciarse con un sencillo experimento en el que se coloca un tallo cortado en una solución de colorante (preferiblemente el tallo se corta bajo el agua para evitar la entrada de aire en los conductos xilemáticos). El colorante

delinea de forma bastante clara los elementos conductores del xilema hasta las últimas terminaciones foliares.

Una vez alcanzado el xilema de la raíz, el agua con iones y moléculas disueltas asciende por los lúmenes de tráqueas y traqueidas, y se distribuye por ramas y hojas hasta las últimas terminaciones de xilema 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 toda su longitud, sus elementos conductores, dispuestos en hileras longitudinales, carecen de protoplasma vivo en su madurez; de esta forma los elementos se convierten en los sucesivos tramos de conductos más o menos continuos por los que el agua circula como en una tubería de una casa.

Los elementos conductores que componen el xilema son las **traqueidas**, que poseen punteaduras en sus paredes, y las **tráqueas** o **elementos de los vasos leñosos**, que están separados entre sí por perforaciones, los elementos de los vasos se disponen uno detrás de otro formando los vasos. Las punteaduras oponen mayor resistencia al agua que asciende, que las perforaciones de las tráqueas. Por lo que el flujo de agua es mayor en las tráqueas, y aumenta con el diámetro y la longitud de los elementos conductores (**Figura 3.6**). Las paredes de tráqueas y traqueidas son superficies que atraen el agua de forma muy efectiva

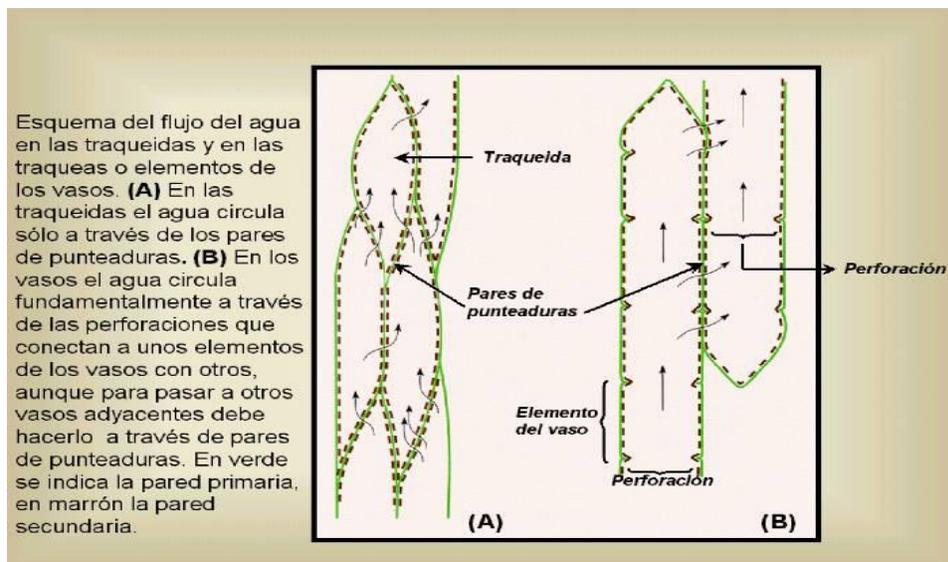


Figura 3.6: Camino que recorre el agua por el interior de las traqueidas y de las tráqueas.

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema12/Figura12_10.jpg

En condiciones de transpiración intensa el agua en el xilema está bajo tensión, es decir, sometida a una presión negativa. El efecto de vacío causado por la tensión tendería a

colapsar los conductos de xilema. Sin embargo, las paredes secundarias, gruesas y lignificadas, de las tráqueas y traqueidas resisten la tensión.

3.17.12. El mecanismo de la cohesión-adhesión-tensión, o transpiración tirón.

Para poder entender el origen de la tensión que se genera en el xilema, es preciso tener en cuenta que desde las últimas terminaciones xilemáticas de las hojas, el agua sigue su camino hacia el exterior, a través del parénquima hasta alcanzar las paredes celulares que limitan los espacios intercelulares del mesófilo, para entonces evaporarse y entrar en la fase de transpiración.

A medida que el agua se evapora, disminuye el Ψ de las paredes evaporantes, estableciéndose así una diferencia de potencial hídrico entre estas paredes y las que se sitúan un poco por detrás en el camino descrito, lo que genera un desplazamiento del agua hacia las superficies evaporantes, y la caída del Ψ se transmite al mesófilo y luego a las terminaciones del xilema foliar. 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, se transmite a lo largo del xilema, provocando el ascenso de la columna de agua, y provocando la caída del Ψ en el xilema de la raíz. (Figura 3.7).

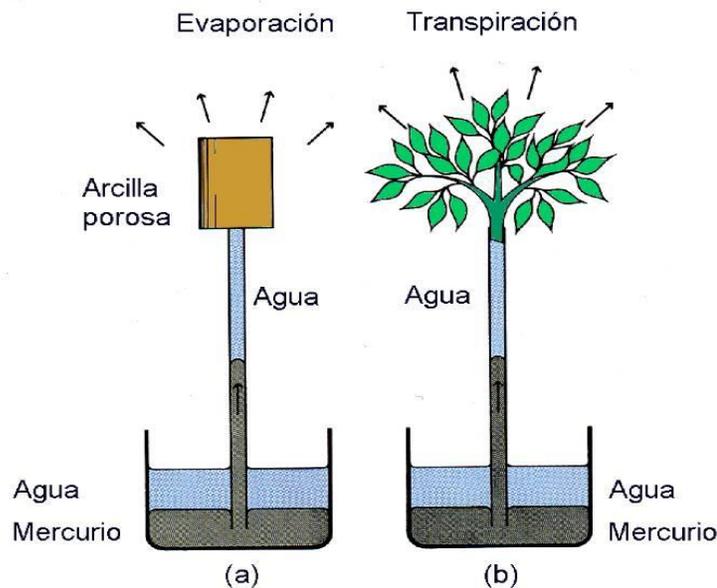


Figura 3.7:: Modelo simplificado que demuestra la teoría de la cohesión-adhesión-tensión. B: La transpiración por las hojas es suficiente para crear una presión negativa. (Figura modificada de **Raven, P.H., Evert, R.F. and Eichhorn, S.E.**, 1999. "*Biology of Plants*". 6th ed., W.H. Freeman and Company).

Es así como, mientras haya transpiración el Ψ de la raíz se mantendrá más bajo que en el suelo y la absorción de agua se producirá espontáneamente. Además, es físicamente

imprescindible que la columna de agua se mantenga continua, para que la tensión del xilema se transmita hasta la raíz. La columna de agua se mantiene unida gracias a las potentes fuerzas de cohesión que atraen entre sí a las moléculas de agua. Por otra parte las fuerzas de adhesión de las moléculas de agua a las paredes de las traqueidas y los vasos son tan importantes, como la cohesión y la tensión, para el ascenso del agua

Debido a que el ascenso del agua en la planta, fundamentalmente, se explica sobre la base de la tensión que se genera en el xilema, y a las fuerzas de cohesión y adhesión de las moléculas de agua, el modelo adoptado se conoce como mecanismo de la cohesión-adhesión-tensión

Causas:

- Déficit hídrico asociado a altas tasas de transpiración y altas tensiones xilemáticas
- La congelación del xilema en invierno y su descongelación posterior puede producir burbujas.
- La acción de patógenos (*Ceratocystis ulmi*).

3.17.13. Mecanismo de la transpiración

Como ya se ha visto, el movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera obedece a diferencias de potencial. Es decir.

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

Considerando por separado los distintos tramos dentro de la planta el gradiente de potencial hídrico será:

$\Psi_{\text{suelo}} >$	$\Psi_{\text{xilema raíz}} >$	$\Psi_{\text{xilema tallo}} >$	$\Psi_{\text{hoja}} >$	$\Psi_{\text{atmósfera}}$
- 0,5 μPa	-0,6 μPa	-0,8 μPa	-0.8 μPa	-95 μPa

Como puede verse la mayor diferencia de Ψ corresponde al último tramo, es decir, al paso del agua de la hoja a la atmósfera. (Figuras 3.8)

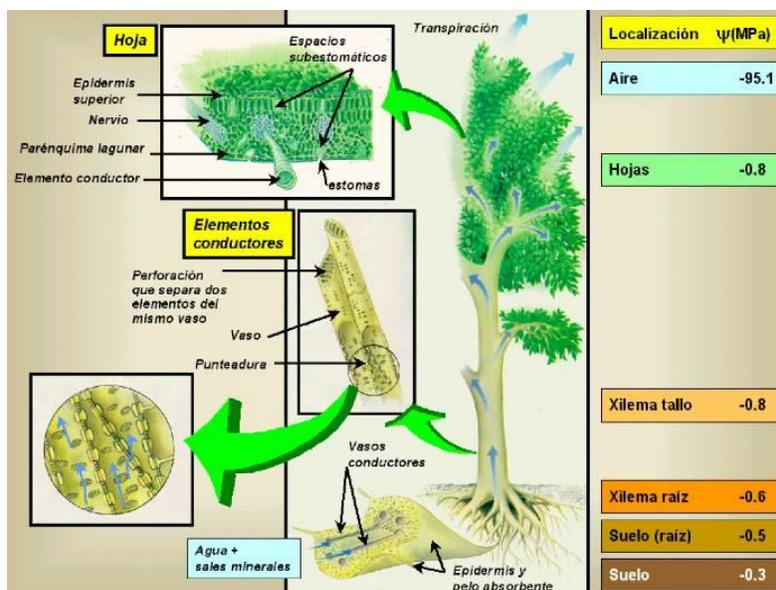


Figura 3.8: Representación del potencial hídrico en los diferentes puntos en el camino seguido por el agua desde el suelo a la atmósfera a través de la planta.

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema12/Figura12_13.jpg

El Ψ **atmósfera** estará determinado por:

La **HR del aire**, que a su vez depende de la temperatura, de modo que las situaciones de atmósfera cálida y seca determinarán valores de Ψ atmósfera muy bajos y elevados flujos transpiratorios.

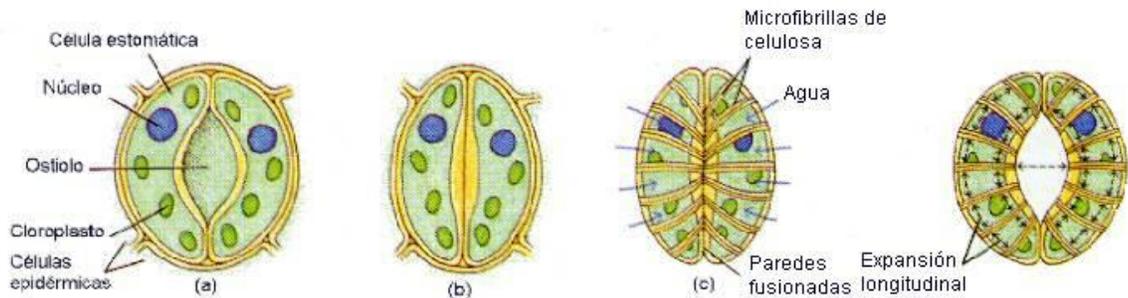
La velocidad del viento. Las corrientes de aire se llevan el vapor de agua que rodea la superficie foliar, y hace más acusado el gradiente de concentración de vapor de agua entre el interior de la hoja y el aire circundante. Por lo tanto, el viento acelera la evaporación de las moléculas de agua del interior de la hoja.

De todas formas, el factor que más influye en la transpiración (flujo transpiratorio) es la abertura de los estomas.

3.17.14. El mecanismo del movimiento estomático.

La capacidad de los estomas de abrirse o cerrarse, se basa en las deformaciones que pueden experimentar las células oclusivas de acuerdo con su contenido hídrico. Como se ve en la **figura 3.9**, cada estoma tiene dos células estomáticas oclusivas. Los movimientos estomáticos están provocados por los cambios de turgencia de estas células. Cuando las células oclusivas están turgentes, se arquean, y el orificio se abre. Cuando pierden agua, se vuelven flácidas y el poro se cierra.

Figura 3.9 Mecanismo de apertura y cierre de los estomas. Un estoma está delimitado por dos células oclusivas que (a) abre el estoma cuando está turgente y (b) lo cierra cuando pierde turgencia. La apertura del estoma como respuesta a la turgencia es debida a la disposición radial de las microfibrillas de celulosa de las células oclusivas (c). Como las dos células están unidas por sus extremos la expansión longitudinal las obliga a curvarse y el estoma se abre (d). (Modificada de Curtis, H., y Barnes, N., 1997. "Invitación a la Biología". 5ª ed. Ed. Panamericana.)



Las células oclusivas presentan la peculiaridad de que las microfibrillas de celulosa de la pared están dispuestas radialmente, en forma divergente a partir de la zona que bordea al ostiolo. Además en esta zona la pared suele estar bastante más engrosada que en el resto, y por tanto es más rígida y difícilmente deformable. En situaciones de alto contenido hídrico, 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 (aquellas que borden al ostiolo); por lo que estas paredes interiores se separan y el ostiolo aumenta su diámetro. En situaciones de bajo contenido hídrico, la flacidez de las células oclusivas las lleva a su forma original y el estoma se cierra.

Las células oclusivas presentan la peculiaridad de que las microfibrillas de celulosa de la pared están dispuestas radialmente, en forma divergente a partir de la zona que bordea al ostiolo. Además en esta zona la pared suele estar bastante más engrosada que en el resto, y por tanto es más rígida y difícilmente deformable. En situaciones de alto contenido hídrico, 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 (aquellas que borden al ostiolo); por lo que estas paredes interiores se separan y el ostiolo aumenta su diámetro. En situaciones de bajo contenido hídrico, la flacidez de las células oclusivas las lleva a su forma original y el estoma se cierra.

Cabe preguntarse cuál es la causa de los cambios en el contenido hídrico de las células oclusivas. Para que se produzca la entrada o salida de agua en las células oclusivas debe generarse una diferencia de potencial hídrico.

La turgencia, se mantiene o se pierde mediante la salida o entrada de agua y los movimientos estomáticos resultan de los cambios en la presión de turgencia de las células oclusivas. La acumulación de solutos provoca un movimiento de agua hacia el interior

de las células oclusivas. Alternativamente, la disminución de la concentración de solutos en las células oclusivas produce el movimiento del agua hacia el exterior.

Con las técnicas que permiten medir la concentración de iones en las células oclusivas, se sabe que el soluto que más influye en el movimiento osmótico del agua, es el ión potasio (K^+). Con el aumento de concentración de K^+ , el estoma se abre, y con un descenso, el estoma se cierra.

El potencial hídrico de la célula oclusiva 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, también se produce un aumento de cargas negativas, concretamente 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, debido a 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 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 disminuye

La luz estimula la apertura de los estomas, interviene en los mecanismos activos de membrana que expulsan protones (H^+) hacia fuera de la célula oclusiva, permitiendo la entrada de los iones K^+ y Cl^- . Además, la luz activa la fotosíntesis en las células del mesófilo; de esta forma 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 influye sobre la apertura estomática en dos formas diferentes: 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.

En cuanto a la **temperatura**, dentro de los intervalos normales (de 10 a 25°C), ésta no afecta, por lo común, la apertura o cierre de los estomas. Sin embargo, las temperaturas superiores a 35°C provocan el cierre estomático en bastantes especies.

Un aumento de temperatura provoca un aumento de la respiración y, por lo tanto, un aumento de las concentraciones intercelulares de dióxido de carbono. Numerosas especies de climas cálidos cierran sus estomas al mediodía, al parecer, por una combinación de estrés hídrico y el efecto de la temperatura en la concentración de dióxido de carbono. 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, las células oclusivas pierden la turgencia y el estoma se cierra. Cuando la cantidad de agua de que puede disponer la

planta llega a unos niveles críticos (que varían según las especies), los estomas se cierran, limitando, la evaporación del agua restante. Esto se produce antes de que la hoja pierda su turgencia y se marchite. La capacidad de una planta para anticiparse al estrés hídrico depende de la acción de una hormona, el **ácido abscísico**. Esta hormona actúa uniéndose a receptores específicos de la membrana plasmática de las células oclusivas. El complejo receptor-hormona desencadena un cambio en la membrana que se traduce en la pérdida del soluto (K^+) de las células oclusivas.

Los estomas no solo responden a factores ambientales sino que también muestran ritmos diarios de apertura y cierre, es decir, muestran **ritmos circadianos**. En la mayoría de las especies, los estomas se cierran, generalmente, por la tarde cuando la fotosíntesis ya no es posible, y vuelven a abrirse por la mañana, es decir, los estomas están abiertos durante el día y cerrados por la noche.

Pero esto no ocurre en todas las plantas, una amplia variedad de plantas crasas o suculentas, como la piña (*Ananas comosus*), los cactus y numerosas especies de la familia Crasuláceas (*Sedum*), entre otras, abren sus estomas por la noche, cuando las pérdidas de agua por transpiración son menores. No solamente la temperatura desciende por la noche, sino que además la humedad es normalmente muy superior a la del día

Ambos factores son decisivos para reducir la transpiración. El metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) característico de estas plantas tiene una ruta para el flujo del carbono que no difiere sustancialmente del de las plantas C4. Por la noche, cuando los estomas están abiertos, las plantas CAM toman dióxido de carbono y lo convierten en ácidos **orgánicos. Durante el día, con los estomas cerrados, el dióxido de carbono es liberado de** los ácidos orgánicos para ser utilizado en la fotosíntesis.

3.17.15. Consecuencias de la transpiración.

Cuando los estomas están abiertos la planta pierde agua por transpiración, pero también capta el CO_2 atmosférico, y la fotosíntesis puede tener lugar. La transpiración, podría considerarse como el coste fisiológico de la fotosíntesis, pero hay que tener también en cuenta otras consideraciones.

La evaporación del agua consume una cantidad de energía considerable, debido al elevado calor latente de vaporización de esta sustancia, energía que procede de la energía radiante que la hoja recibe. La transpiración, por tanto, contribuye al balance térmico de la hoja. Si esa fracción de la energía no se gastara de esta manera, aumentaría la temperatura de la hoja, pudiendo 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 en el xilema y el ascenso del agua en la planta. Mecanismo que permite la distribución en toda la planta del agua y de los nutrientes minerales absorbidos por las raíces.

CAPITULO IV. LA FOTOSINTESIS

4.1. Introducción

La vida en la tierra depende fundamentalmente de la energía solar, la cual es atrapada mediante el proceso fotosintético, que es responsable de la producción de toda la materia orgánica que conocemos. La materia orgánica comprende los alimentos que consumimos diariamente tanto nosotros como los animales, los combustibles fósiles (petróleo, gas, gasolina, carbón); así como la leña, madera, pulpa para papel, inclusive la materia prima para la fabricación de fibras sintéticas, plásticos, poliéster, etc.

La cantidad de carbono fijado por la fotosíntesis es espectacular, como lo demuestran las cifras de la producción anual de materia orgánica seca, estimada en $1,55 \times 10^{11}$ toneladas, con aproximadamente 60% formada en la tierra, el resto en océanos y aguas continentales

Los organismos que en el curso de la evolución aprendieron a usar la energía solar y a transformarla en energía química son los llamados autótrofos, que están representados por bacterias y organismos del Reino Vegetal (Figuras 4.1 y 4.2).



Fig. 4.1: Proceso fotosintético

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_1.jpg

ORGANISMOS		
	Fotoautótrofos	Heterótrofos
Fuente de Energía:	Luz del Sol	Alimentos: carbohidratos, proteínas, grasas
Fuente de Carbono:	CO ₂	Alimentos
Organismos:	Plantas Algas Cianobacterias Bacterias fotosintéticas	Animales, Protozoos, Hongos, Bacterias heterótrofas Partes no fotosintéticas de las plantas

Figura 4.2: Organismos fotosintéticos.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/Figura11_2.jpg

En una planta más del 90 % de su peso seco está constituido por las diferentes sustancias y moléculas orgánicas que forman sus estructuras celulares o que regulan su metabolismo. Las cadenas carbonadas iniciales que se emplean por las todas las células las proporciona la fotosíntesis (Figura 4.3).

La vida en la Tierra continúa dependiendo de la fotosíntesis. Los organismos fotosintéticos capturan la energía de la luz y, en una serie de reacciones muy compleja, la utilizan para fabricar los glúcidos, y liberar el oxígeno, a partir del dióxido de carbono y del agua (Figura 4.3).

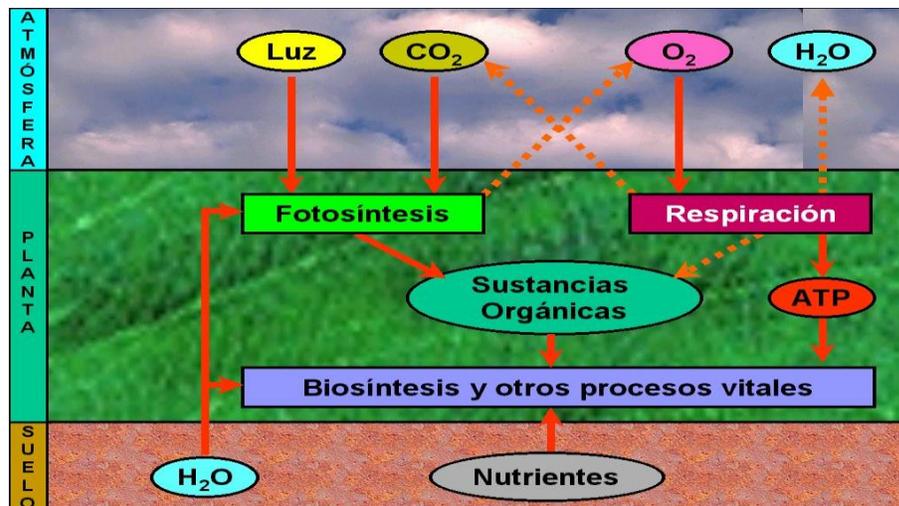


Figura 4.3: Elementos del proceso fotosintético

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_4.jpg

Los fotosintetizadores principales son las plantas y las algas microscópicas marinas. Alrededor de 100,000 millones de toneladas de carbono al año son fijadas en compuestos orgánicos por los organismos fotosintéticos.

La ecuación global de la fotosíntesis puede resumirse de la siguiente manera:



La fotosíntesis es en esencia un proceso de óxido-reducción, en el que el carbono del dióxido de carbono (CO₂) 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 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*.

El proceso global puede expresarse mediante la siguiente reacción



El CO₂ 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 ostiolo hasta las paredes del mesófilo, y desde allí llega hasta los cloroplastos.

Este flujo difusional es directamente proporcional a la diferencia de concentraciones de CO₂ e inversamente proporcional a las resistencias que el camino oponga.

La diferencia de concentraciones se establece entre la atmósfera, cuya proporción de CO₂ es de aproximadamente un 0.03 %, y el cloroplasto, donde el CO₂ 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 CO₂ no llegará al cloroplasto y la fotosíntesis se interrumpirá.

Para entender cómo los organismos pueden capturar la energía solar y almacenarla en energía química, debemos primero revisar las características de la propia luz.

4.2. Desarrollo histórico.

Hasta el siglo XVII siguiendo la tradición aristotélica, se creía que las plantas absorbían del suelo todo el alimento ya elaborado, sin ninguna participación de la atmósfera en su nutrición. En 1648, **J.B. Van Helmont** llevó a cabo un experimento donde intentó demostrar que el incremento en peso de las plantas se debía exclusivamente al agua absorbida por las mismas (**Figura 4.4**).



Figura 4.4: Experiencias de van Helmont con una planta de sauce. (Figura modificada de Moore, R., Clark. WD., y Vodopich, D.S., 1998 "Botany" 2en ed., WCB McGraw-Hill. <http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Libros/Moore.gif>)

Aparte de algunas observaciones enunciadas anteriormente, no es hasta mediados del setecientos que aparece un cierto interés en el mundo científico por la dinámica vegetal, sobre todo a raíz de las investigaciones desarrolladas tras el descubrimiento de los gases

Charles Bonnet, en 1749, es el primero en interesarse por los fenómenos gaseosos relacionados con los vegetales, llegando a algunas conclusiones erróneas al creer que el aire que rodeaba las hojas sumergidas en agua, provenía del exterior.

En 1772, **Joseph Priestley** en sus *Recherches sur diverses especes d'air* diferenció el aire de la respiración animal de aquel emitido por los vegetales en presencia de la luz. De este último, que denominó "**aire desflogistizado**", destacó su propiedad purificadora del ambiente indicando que "*las plantas lejos de afectar el aire de la misma manera que la respiración animal, producen los efectos contrarios, y tienden a conservar la atmósfera dulce y salubre, cuando se vuelve perjudicial a consecuencia de la vida y de la respiración de los animales o de su muerte y de su putrefacción*".

Igualmente detectó la emisión de dióxido de carbono por las plantas en la oscuridad aunque no supiera interpretar estos resultados

En 1780, **Jean Inghesousz** en sus *Experiences sur les vegetaux*, completó y reafirmó las observaciones de Joseph Priestley. A la vez, pudo desmentir las hipótesis de Charles Bonnet, al demostrar que el aire expulsado de las hojas proviene de su interior, y que el factor estimulador de la emisión gaseosa no era el calor producido por el sol, sino la **intensidad de la luz**.

Fue, finalmente, **Jean Senebier** quien entre 1782 y 1784, constató que el "aire fijo" disuelto en el agua favorece la vegetación. A partir de estas observaciones emitió la hipótesis de que el "aire fijo" (**dióxido de carbono**) "es absorbido por las plantas, que lo toman de la atmósfera con la humedad que ella tiene y en la cual está mezclado". Una vez captado este gas, tanto de la atmósfera como del suelo, es descompuesto en presencia de la luz por las hojas, desprendiéndose el "aire vital" (**oxígeno**) y quedándose el carbono en el vegetal

Así pues, a finales del siglo quedó ya sentada la participación de la atmósfera en la dinámica vegetal, aunque aún se desconocía el cómo y el porqué de esta participación y no se había formulado ninguna teoría que explicase el proceso nutritivo en su conjunto.

El nuevo siglo se inicia con las aportaciones de **Theodore de Saussure**. Sus teorías serán fundamentales para esclarecer muchas de las dudas que existían con respecto a la nutrición vegetal. Asimismo, es el primero en detectar el fenómeno respiratorio de las plantas.

En 1804, este fisiólogo, en sus *Recherches chymiques sur la vegetation* trata el tema de la nutrición y respiración vegetales en su totalidad, incorporando en sus estudios el método de análisis cuantitativo utilizado por Lavoisier en el campo de la química.

Respecto a la nutrición carbonada, certifica que todo el carbono asimilado procede del dióxido de carbono absorbido.

Hasta este momento, la fotosíntesis y la respiración vegetal son considerados como partes de un *único fenómeno*. En presencia de luz, actúa la primera absorbiéndose por las hojas el dióxido de carbono y desprendiéndose oxígeno. En la oscuridad el proceso se invierte tomando oxígeno y exhalando dióxido de carbono.

Otra contribución notable de este período es el aislamiento e identificación de la "materia verde" de los vegetales, que en 1818 hicieron **Joseph Pelletier** y **Joseph B. Caventou** y que bautizan con el nombre de "**clorofila**".

En 1845 **Robert Mayer** lanza la hipótesis sobre la transformación de la energía lumínica en energía química mediante el concurso de la clorofila.

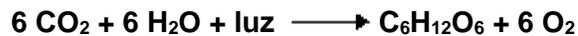
A mediados de siglo está ya asumida la procedencia atmosférica -total o parcial- del carbono vegetal asimilado. También esta aceptada por la comunidad científica, la intervención de la luz y la clorofila en la nutrición de las plantas.

Jean Baptiste Boussingault demuestra en 1861 que el volumen de dióxido de carbono absorbido es aproximadamente igual al volumen de oxígeno desprendido.

Julius Sachs demuestra entre 1862 y 1864 que el almidón es un producto derivado de la función clorofílica.

M. Cloez, en 1863 determina que la fotosíntesis solo tiene lugar en las partes de la planta que contienen clorofila, desmintiendo así la opinión que al respecto tenía Saussure

Todas estas confirmaciones permiten formular a Jean Baptiste Boussingault y a Julius Sachs la ecuación clásica de la fotosíntesis:



En 1883, **T.W. Engelmann** confirmó en *Spirogira*, el papel de la clorofila en la fotosíntesis.

En la década de 1920, **C.B. van Niel** al estudiar la fotosíntesis en las bacterias fotosintéticas del azufre propuso que el O_2 que se liberaba en la fotosíntesis de las plantas provenía del H_2O y no del CO_2 . Esta hipótesis supone que el hidrógeno utilizado para la formación de la glucosa proviene de la descomposición del agua absorbida por la planta. El oxígeno sobrante de la reacción es expulsado al exterior.

Bacterias fotosintéticas del azufre:



Ecuación general



Ecuación propuesta para las plantas verdes:



En 1941, **S. Ruben** y **M. Kamer** confirmaron a Van Niel usando un alga verde (*Chlorella*) y agua radiactiva



4.3. Naturaleza de la luz.

Hace ya 300 años que el físico inglés **Isaac Newton** (1642-1727) descompuso la luz visible en colores haciéndola pasar por un prisma. Haciendo pasar la luz descompuesta por un segundo prisma, consiguió recombinar los colores, produciendo luz blanca de nuevo

La luz blanca se descompone en diferentes colores (color = longitud de onda) cuando pasa por un prisma (**Figura 4.5**).

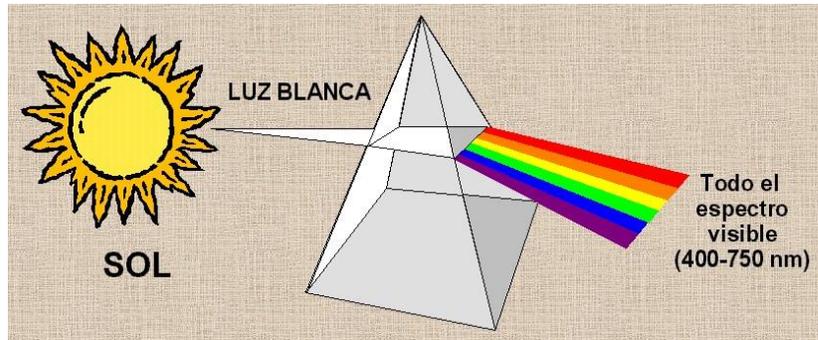


Figura 4.5: Descomposición de la luz blanca en diferentes colores al pasar por un prisma.

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

La luz se comporta como una onda y como una partícula. Las propiedades de onda de la luz incluyen la curvatura de la onda cuando pasa de un medio a otro. Las propiedades de partícula se demuestran mediante el efecto fotoeléctrico. En el siglo XIX, con **James Clerk Maxwell** (1831-1879), se empieza a descifrar la verdadera identidad de la luz, como parte muy pequeña de un espectro continuo de radiación, el espectro de *radiación electromagnética*. Todas las radiaciones de este espectro se comportan como *ondas*. La **longitud de onda**, es decir, la distancia entre la cresta de una onda y la cresta de la siguiente, va desde décimas de nanómetro ($1 \text{ nm} = 10^{-9} \text{ m}$) en los rayos gamma, hasta kilómetros ($1 \text{ km} = 10^3 \text{ m}$) en las ondas de radio de baja frecuencia (**Figura 4.6**).

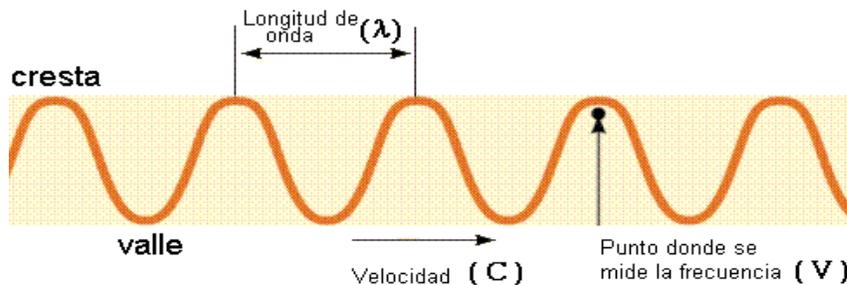


Figura 4.6: Longitud de onda

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

Cada tipo de radiación, con su longitud de onda particular, contiene una determinada energía asociada. Cuanto más larga es la longitud de onda, menor es la energía, y cuanto más corta es la longitud de onda, mayor es la energía que transporta.

Color	Rango longitud onda (nm)	de de	Longitud de onda representativa	Frecuencia (hertzios)	Energía (KJ/mol)
Ultravioleta	<400		254	11.8×10^{14}	471
Violeta	400-425		410	7.31×10^{14}	292
Azul	425-490		460	6.52×10^{14}	260
Verde	490-560		520	5.77×10^{14}	230
Amarillo	560-585		570	5.26×10^{14}	210
Anaranjado	585-640		620	4.84×10^{14}	193
Rojo	640-740		680	4.41×10^{14}	176
Infrarrojo	>740		1400	2.14×10^{14}	85

Dentro del espectro de **luz visible**, la luz violeta tiene la longitud de onda más corta y la roja, la más larga. Los rayos violetas más cortos contienen casi el doble de energía que los rayos más largos de la luz roja.

Las radiaciones con longitudes de ondas 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 (**Figura 4.7**).

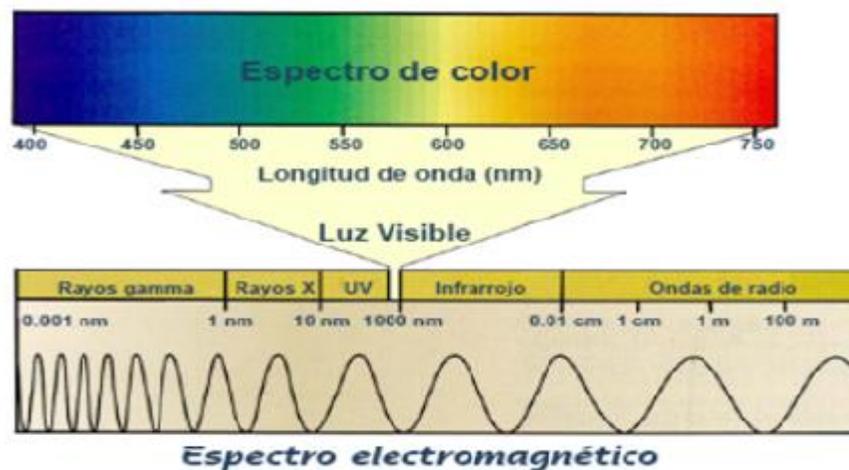


Figura 4.7: Espectro de radiación electromagnética
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

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, como demostró Newton, de diferentes colores, cada uno correspondiente a un rango de ese intervalo (**Figura 4.8**).

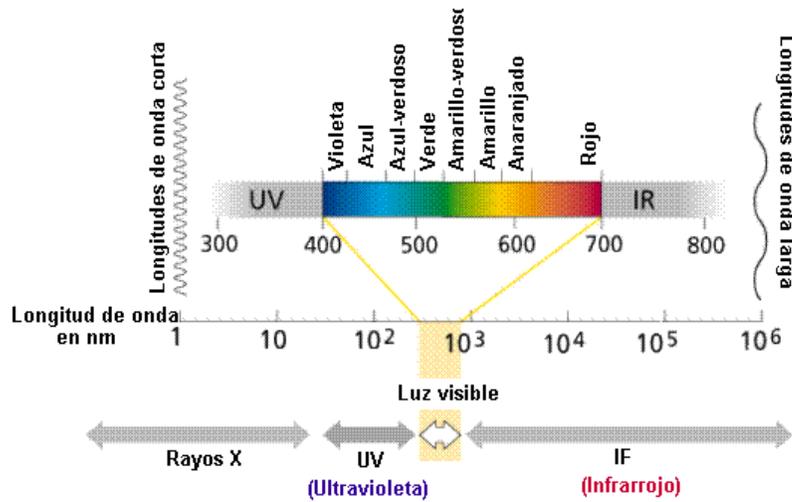


Figura 4.8: Espectro de la radiación visible y longitudes de onda asociadas al mismo.

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

4.4. Clorofila y otros pigmentos

Para que la energía de la luz pueda ser usada por los seres vivos, primero ha de ser absorbida. Una sustancia que absorbe la luz se denomina **pigmento** (**Figura 4.9**).

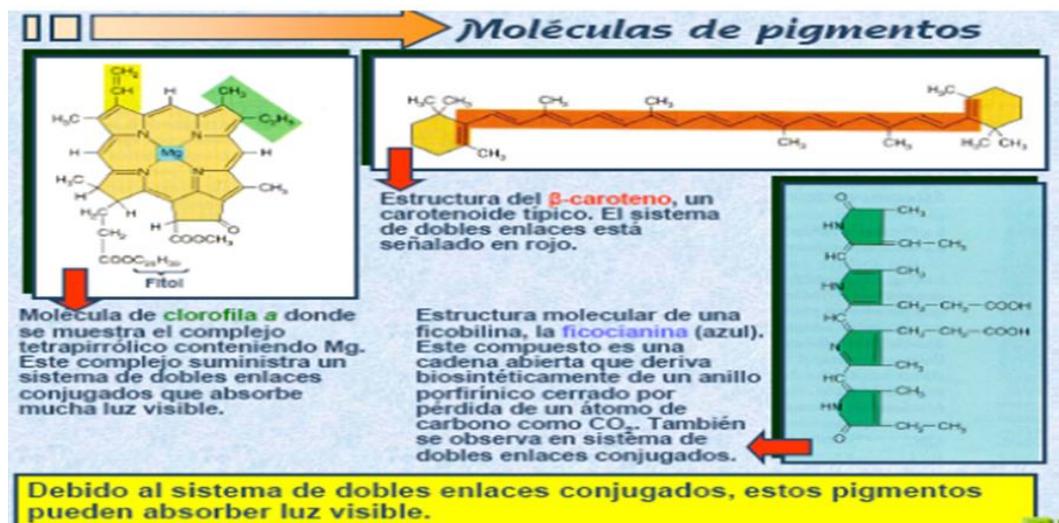


Figura 4.9: Principales tipos de pigmentos fotosintéticos

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

Algunos pigmentos absorben la luz en todas las longitudes de onda y por lo tanto tienen un color negro. Otros sólo absorben ciertas longitudes de onda y reflejan o transmiten las longitudes de onda que no absorben.

Por ejemplo, la clorofila, el pigmento que hace que las hojas sean verdes, absorbe la luz en el espectro violeta y azul y también en el rojo. Puesto que transmite y refleja la luz verde, su aspecto es verde.

Los diversos grupos de organismos fotosintéticos usan varios tipos de pigmentos en la fotosíntesis (**Figura 4.10**).

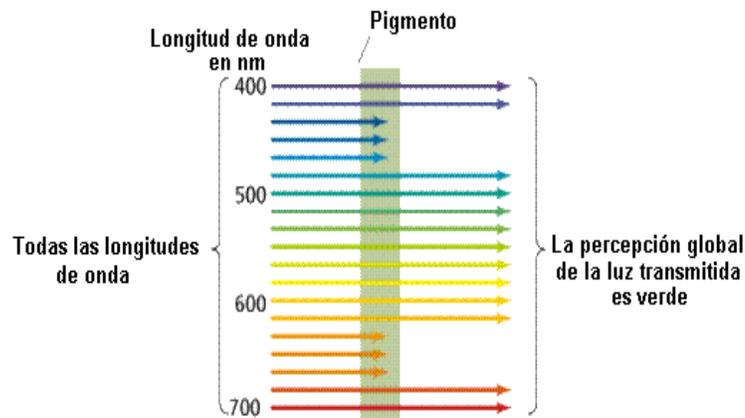


Figura 4.10: Absorción de determinadas longitudes de onda por un pigmento.
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIQBK/BioBookTOC.html>

Existen varias clases de **clorofila**, que varían ligeramente en su estructura molecular (**Figura 4.11**).

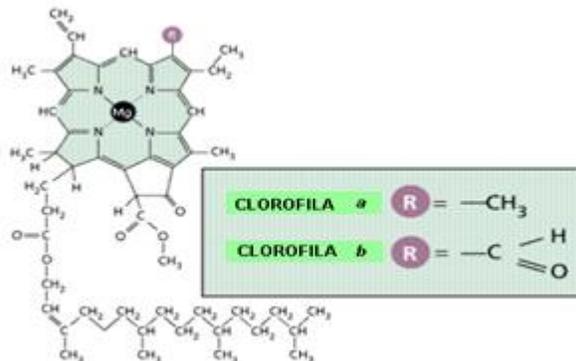


Figura 4.11: Estructuras de las clorofilas a y b (Modificada de
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIQBK/BioBookTOC.html>)

La molécula de clorofila está formada por una cabeza tetrapirrólica con un átomo de magnesio en su centro, y una cola de *fitol* (alcohol de cadena larga). La mayor parte de las células fotosintéticas tienen también un segundo tipo de clorofila, que en las plantas y algas verdes es la **clorofila b**, y cantidades de otro grupo de pigmentos llamados **carotenoides**.

Los carotenoides (**Figura 4.12**), hidrocarburos polímeros del isopreno, pueden ser de dos tipos: los **carotenos** (amarillos) y las **xantofilas** (naranjas).

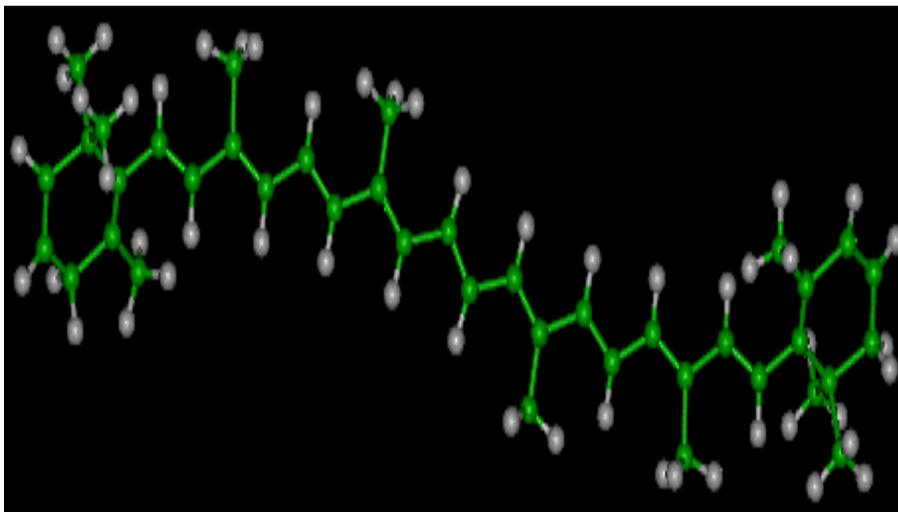


Figura 4.12: Estructura del β -caroteno
<http://www.nyu.edu/pages/mathmol/library/photo>

Hay también un tercer tipo de pigmento, las **ficobilinas**, de las que también hay dos tipos principales: la **ficocianina** (azul) y la **ficoeritrina** (roja) que se presentan también en algunos organismos fotosintéticos

En una hoja, estos colores quedan enmascarados por la clorofila, más abundante. Sin embargo, en algunos tejidos, como el tomate maduro, los colores del carotenoide pueden dominar cosa que también pasa en otoño con las hojas de caducifolios cuando dejan de fabricar clorofila.

La clorofila *b*, los carotenoides y las ficobilinas son capaces de absorber la luz a diferentes longitudes de onda de la clorofila *a*. Al parecer, pueden hacer pasar la energía a la clorofila *a*, con lo que se incrementa la cantidad de luz disponible para la fotosíntesis (**Figuras 4.13 y 4.14**).

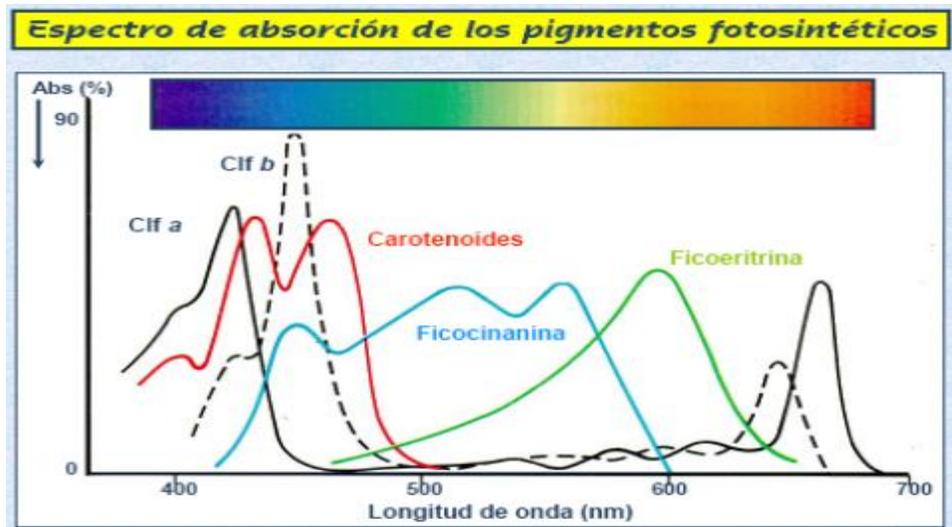


Figura 4.13: Espectros de absorción de los pigmentos fotosintéticos <http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

Tipos de Pigmentos Fotosintéticos	
CLOROFILAS: clor. a, b, c, d y e	
CAROTENOIDES: Carotenos y Xantofilas	
FICOBILINAS: Ficocianina y Ficoeritrina	
Pigmentos Fotosintéticos	Zona del espectro donde absorben
CLOROFILAS:	ROJO y AZUL VIOLETA
CAROTENOIDES:	ROJO y AZUL
FICOBILINAS:	NARANJA, VERDE y AZUL
BACTERIOCLOROFILAS:	ROJO LEJANO e INFRARROJO

Figura 4.14: Tabla con los principales pigmentos que se encargan de llevar a cabo la fotosíntesis

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_15b.jpg

La relación entre la fotosíntesis y la presencia de estos pigmentos queda claramente de manifiesto cuando se compara el **espectro de acción** de la fotosíntesis (eficiencia fotosintética frente a longitud de onda) con los **espectros de absorción** de las clorofilas. Tal como se observa en la **Figura 4.15**, ambos espectros coinciden en lo referente a las longitudes de onda donde la eficiencia fotosintética es más alta y donde la absorción luminosa de los pigmentos es mayor.

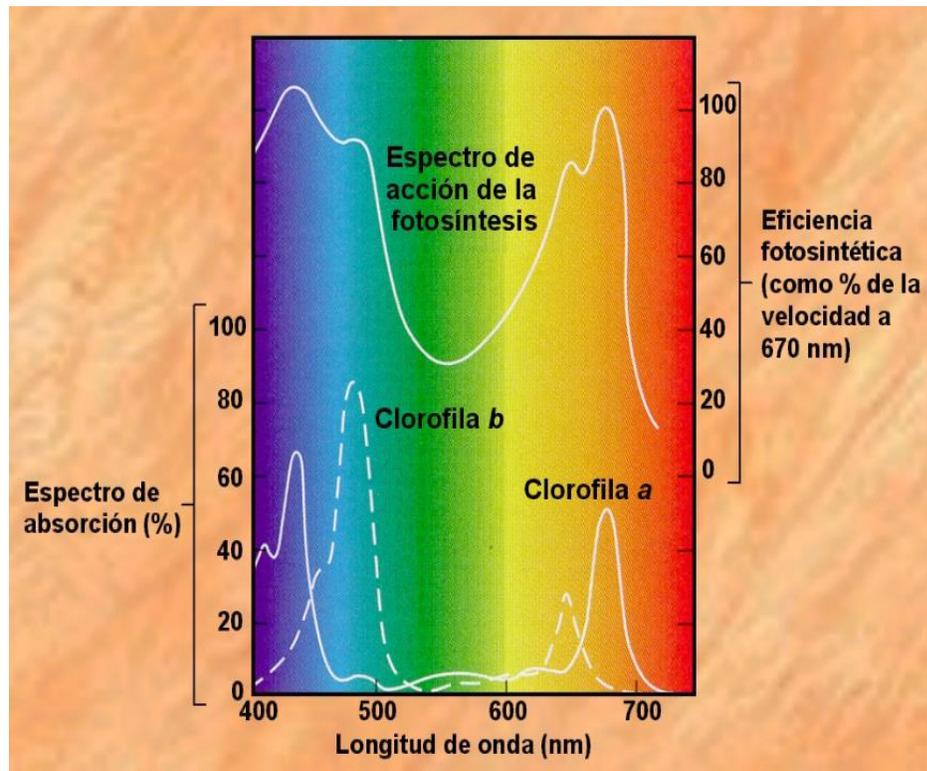


Figura 4.15 Espectro de acción de la fotosíntesis comparado con el espectro de absorción de las clorofila.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_16.jpg

Cuando un pigmento absorbe luz, los electrones de las moléculas son lanzados a niveles energéticos superiores. En la mayoría de los casos, los electrones vuelven a su estado inicial casi de inmediato. La energía desprendida cuando regresan al nivel energético puede: (**Figura 4.16**)

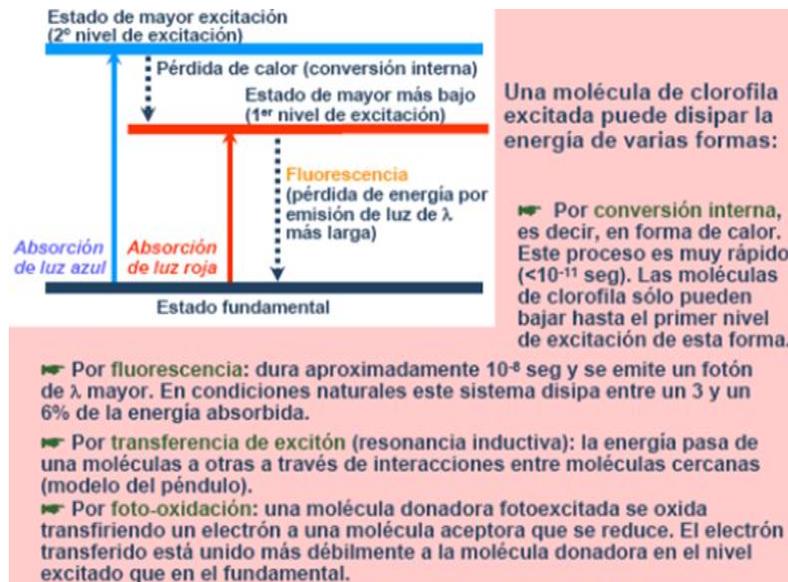


Figura 4.16: Formas en que los electrones activados pierden energía para volver a su estado inicial.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_17.jpg

- (1) emitirse de nuevo en una longitud de onda superior, fenómeno que se conoce como **fluorescencia**
- (2) disiparse en forma de **calor (conversión interna)**, o
- (3) ser absorbida por una molécula vecina, que lanza sus electrones a niveles de energía superiores.

En otros casos, sin embargo, la energía absorbida activa una reacción química. La energía absorbida por el pigmento lanza un electrón de su molécula, que entonces se oxida. Este electrón de alta energía es captado por otra molécula, que, por lo tanto, se reduce. Es lo que se llama **fotooxidación**. La posibilidad de que la reacción química se produzca, no sólo depende de la estructura de un determinado pigmento, sino de su asociación con otras moléculas vecinas. La clorofila puede convertir la energía de la luz en energía química, proceso que se inicia con una simple oxidación-reducción, cuando se halla asociada a determinadas proteínas y englobada en una membrana especializada.

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 (*fotooxidación*), 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 agrupada y ordenada, la energía absorbida por cualquiera de ellas puede transmitirse por resonancia (*transferencia de*

excitón) 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

4.5. Los cloroplastos

Las membranas especializadas, donde se encuentran embebidas la clorofila y otros pigmentos, se llaman **tilacoides**. Normalmente, presentan un aspecto de sacos o vesículas aplanadas. En los eucariotas, los tilacoides forman parte de la estructura interna de orgánulos especializados, los cloroplastos. El alga *Chlamydomonas*, por ejemplo, contiene un cloroplasto solitario muy grande. Una célula de hoja contiene característicamente entre 40 y 50 cloroplastos, y no es extraño encontrar unos 500.000 cloroplastos por milímetro cuadrado de superficie foliar.

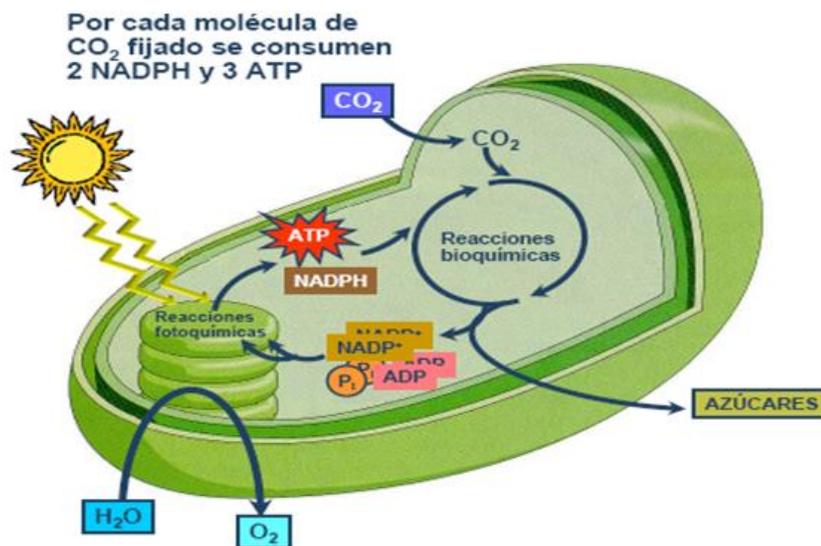


Figura 4.17: Esquema de un cloroplasto donde se pueden apreciar sus componentes principales

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_11.htm

4.6. Las etapas de la fotosíntesis

Las reacciones de la fotosíntesis tienen lugar en dos etapas (**Figuras 4.18 y 4.19**). En la primera etapa (las reacciones dependiente de la luz) o **fase luminosa**, la luz impacta en las moléculas de clorofila *a* que están empaquetadas en una ordenación especial, en las membranas tilacoidales. Los electrones de la clorofila *a* son lanzados a niveles energéticos superiores, y las moléculas de clorofila *a* se oxidan. En una secuencia de reacciones, la energía que llevan estos electrones se usa para formar ATP a partir del ADP y para reducir una molécula llamada NADP^+ . Las moléculas de agua se escinden en

esta etapa para dar electrones que se usan para sustituir los que se marchan de la clorofila "a".



Figura 4.18 Las dos etapas de que consta la fotosíntesis

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_19.jpg

En la segunda etapa de la fotosíntesis (las reacciones independientes de la luz) o fase oscura, el ATP y el NADPH, formados durante la primera etapa, se usan para reducir el dióxido de carbono a un glúcido sencillo. Así pues, la energía química, temporalmente almacenada en las moléculas de ATP y NADPH, se transfiere a moléculas diseñadas para el transporte y el almacenaje en las células del alga o en el cuerpo de la planta. Al nivel tiempo, se forma una cadena carbonada con la cual pueden fabricarse otros compuestos necesarios. Esta incorporación de dióxido de carbono en forma de materia orgánica, se denomina fijación del carbono, y se produce en el estroma del cloroplasto.

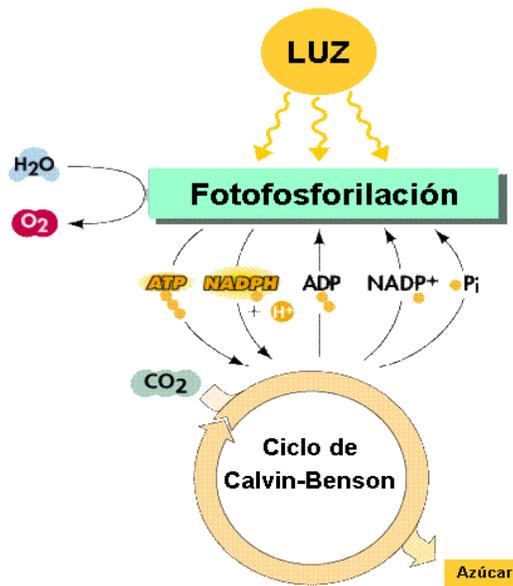


Figura 4.19: Etapas de la fotosíntesis con las principales moléculas y procesos que intervienen en ellas. (Modificada de <http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)

4.7. Las reacciones dependientes de la luz.

En el cloroplasto, los pigmentos están estrechamente asociados a proteínas y se alojan en la bicapa lipídica de los tilacoides. Según el modelo admitido actualmente, estos complejos proteína-clorofila se encuentran empaquetados formando unidades denominadas **fotosistemas**. Cada unidad contiene de 200 a 400 moléculas de pigmento que tienen por finalidad captar la luz como una antena, forman el llamado **complejo antena** (Figura 4.20). Cuando la energía de la luz se absorbe por uno de los pigmentos de la antena, pasa de una molécula a otra de pigmento del fotosistema hasta que alcanza una forma especial de clorofila *a* que constituye el **centro de reacción** del fotosistema.

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 oxidándolo) a la siguiente molécula.

También los carotenoides, que se encuentran íntimamente asociados con las clorofilas de los complejos antena, 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.

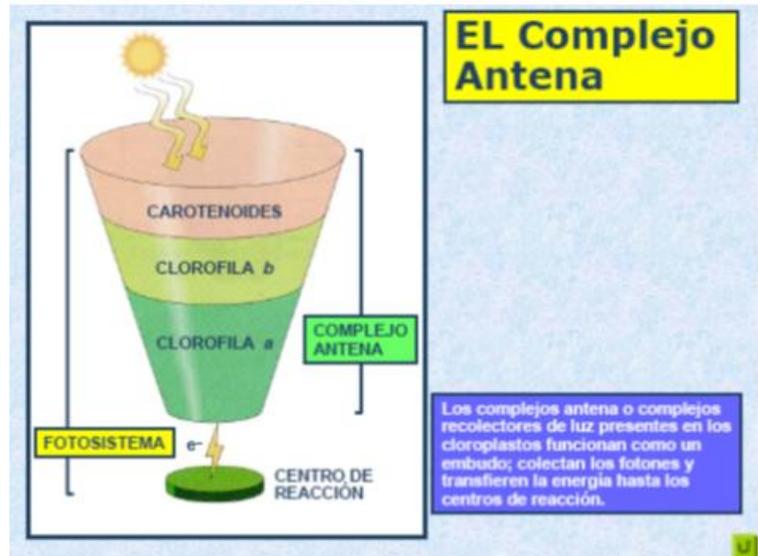


Figura 4.20 Estructura del complejo antena.

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

Los datos actuales indican que hay dos tipos de fotosistemas. Los dos fotosistemas 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.

En el **fotosistema I (FS I)** la molécula reactiva de clorofila *a* se denomina **P₇₀₀**, ya que uno de los máximos, en la curva de absorción es en los 700 nm, longitud de onda ligeramente mayor que el pico normal de la clorofila *a*. P₇₀₀ no es una clorofila diferente, sino que está formado por dos moléculas de clorofila *a* que están unidas. Estas propiedades diferentes se deben a la asociación con una proteína en la membrana del tilacoide y a su posición con respecto a otras moléculas. Este FS I se localiza, casi exclusivamente, en las lamelas estromales y en la periferia de los grana. El **Fotosistema II (FS II)** también contiene una molécula de clorofila *a* reactiva, denominada **P₆₈₀**, que absorbe preferentemente a 680 nm y se localiza, preferentemente, en las lamelas granales (grana). Es decir, los dos tipos de fotosistemas se encuentran espacialmente separados en las membranas tilacoidales.

Durante las reacciones de la fase lumínica los dos fotosistemas actúan coordinadamente, muestran el conocimiento actual de cómo funciona esta coordinación. La energía absorbida (**1 fotón**) por el **FS I** es transferida por el complejo antena hasta su centro de reacción lo provoca la pérdida de **un electrón**

del P₇₀₀, que queda entonces en un estado inestable, con un “hueco” electrónico que será “rellenado” por un electrón procedente del **FS II**. El electrón perdido por el P₇₀₀ pasa a una cadena de transportadores presente en la membrana tilacoidal que se van reduciendo (al aceptar el electrón) y oxidando (al transferirlo) sucesivamente, con un nivel energético menor en cada paso. Luego de varios compuestos intermedios poco conocidos (muchos de ellos *ferrosulfoproteínas sin grupo hemo*: F_X, F_B, F_A), el electrón pasa a la **ferredoxina**, y por último a la **ferredoxin NADP⁺ oxidoreductasa** que reduce al NADP⁺ (forma oxidada del NADPH), según la siguiente reacción:

NADP⁺ + 2 e⁻ + H⁺ → NADPH Como se observa, para que se produzca esta reacción hace falta un protón, que procede del espacio intratilacoidal, y dos electrones, cedidos por el P₇₀₀, razón por la cual el flujo electrónico del FS I deberá tener lugar **dos veces** para reducir cada molécula de NADP⁺, es decir, deberán ser absorbidos **2 fotones** por el FS I para que se liberen **2 electrones**.

El FS I funciona así como un *fuerte reductor*, capaz de producir **NADPH**, que será utilizado en las reacciones de la fase oscura para reducir el CO₂ a carbono orgánico. Por otra parte, cuando la energía luminosa (*un fotón*) incide sobre el fotosistema II y es transferida en último término hasta la molécula P₆₈₀ de clorofila a, de su centro de reacción, provoca que *un electrón* de la molécula P₆₈₀ sea impulsado a un nivel energético superior, quedando P₆₈₀ en un estado inestable. El electrón se transfiere luego a una primera molécula aceptora de electrones, la **feofitina**, que capta electrones con un nivel electrónico superior al que puede tener la clorofila a. En las figuras **Figuras 4.21 y 4.22**, se puede notar que, el electrón desciende por una cadena de transporte electrónico formada por transportadores de nivel energético sucesivamente menor: **plastoquinona (PQ)**, **citocromo bf (cit bf)**, y **plastocianina (PC)**.

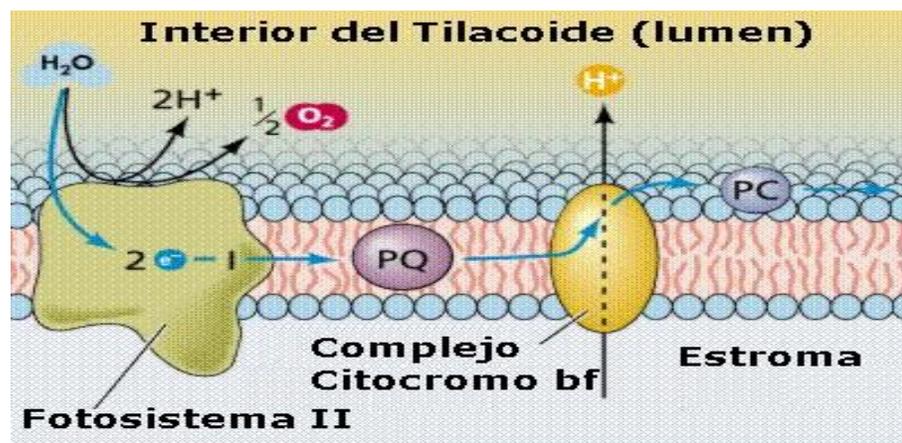


Figura 4.21: Disposición dentro de la membrana tilacoidal de los componentes principales del fotosistema II y de la cadena de transporte de electrones.

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

De este último compuesto, el electrón pasa a ocupar el “hueco” electrónico del P₇₀₀, que de esta manera recupera su estado normal y queda listo para volver a absorber energía y reiniciar el proceso. En el caso del P₆₈₀, su “hueco” electrónico será ocupado por un electrón procedente de la oxidación del agua.

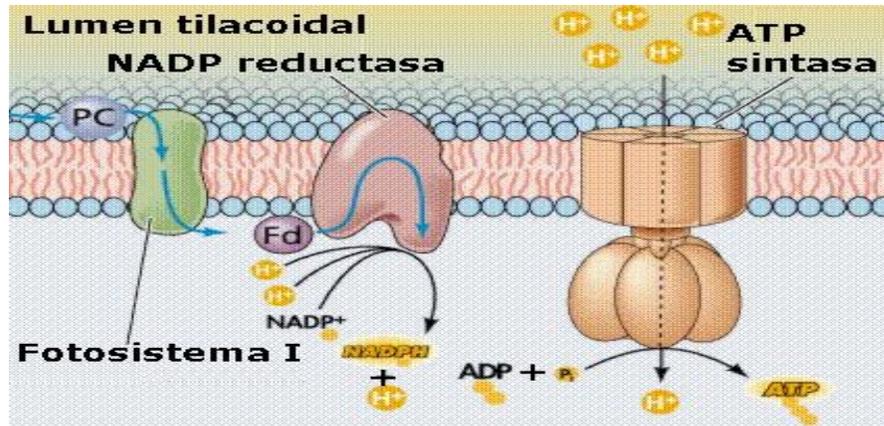
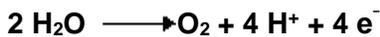


Figura 4.22: Disposición dentro de la membrana tilacoidal de los componentes principales del fotosistema I y de la ATP sintetasa.

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)

El P₆₈₀ se comporta como un *fuerte oxidante* que, en su estado inestable es capaz de inducir la *oxidación del agua (fotólisis del agua)*, en la que se desprende oxígeno (O₂) como puede verse en la siguiente reacción:



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 intratilacoidal, de donde proceden los H⁺ necesarios para reducir al NADP⁺.

Durante el transporte de electrones entre el FS II y el FS I, concretamente cuando pasan desde la PQ a los cit *bf*, se libera energía que sirve para bombear protones desde el estroma hacia el espacio intratilacoidal (lumen).

Esto hace que este espacio se vaya acidificando como consecuencia (1) de la acumulación de los protones que pierde el agua al oxidarse y (2) con los protones que se transfieren desde el estroma. La concentración de protones en este compartimiento pasa a ser mucho mayor que en el estroma, y se genera de esta manera un potencial de membrana. Se establece, por lo tanto, un gradiente de protones a través de la membrana tilacoidal. Los complejos de **ATP sintetasa**, dispuestos en la membrana tilacoidal, proporcionan un canal por el cual los protones pueden fluir a favor del gradiente, de nuevo hacia el estroma. Al hacerlo, la energía potencial del gradiente conduce a la síntesis de ATP a partir del ADP y

fosfato, en un proceso quimiostático característico de la fase luminosa denominado **fotofosforilación no cíclica**. Por cada molécula de ATP formada, dos electrones deben viajar por la cadena de transporte electrónico, desde el FS II al FS I.

Resumiendo, durante la **fotofosforilación no cíclica**, otros tres procesos se están produciendo simultáneamente

1. La molécula de clorofila P_{680} , habiendo perdido dos electrones, busca ávidamente repuestos. Los encuentra en la molécula de agua, a la cual se le arrancan los dos electrones y luego se parte en protones y oxígeno.
2. Una dosis adicional de energía luminosa es captada por la molécula reactiva de clorofila (P_{700}) del FS I. La molécula se oxida y los electrones son lanzados a un aceptor de electrones primario, a partir del cual descienden hacia el $NADP^+$. Dos electrones y un protón se combinan con el $NADP^+$ para formar NADPH.

Los electrones separados de la molécula P_{700} del FS I son sustituidos por los electrones que fueron captados por el aceptor primario de electrones del FS II y que han descendido por la cadena de transporte electrónico.

Por lo tanto, *cuando hay luz*, se produce un flujo continuo de electrones:



El recorrido de los electrones en el FS I puede seguir también un camino cíclico (**Figura 4.23 y 4.24**), regresando el electrón del P_{700} a esta misma molécula (a través de los *cit bf* y la PC); en este caso también se produce un bombeo de protones al espacio intratilacoidal que permite la *síntesis de ATP adicional (fotofosforilación cíclica)*, pero que *no generará poder reductor*, ya que los electrones no llegan al $NADP^+$, *ni se liberará oxígeno*, porque no podrá haber oxidación

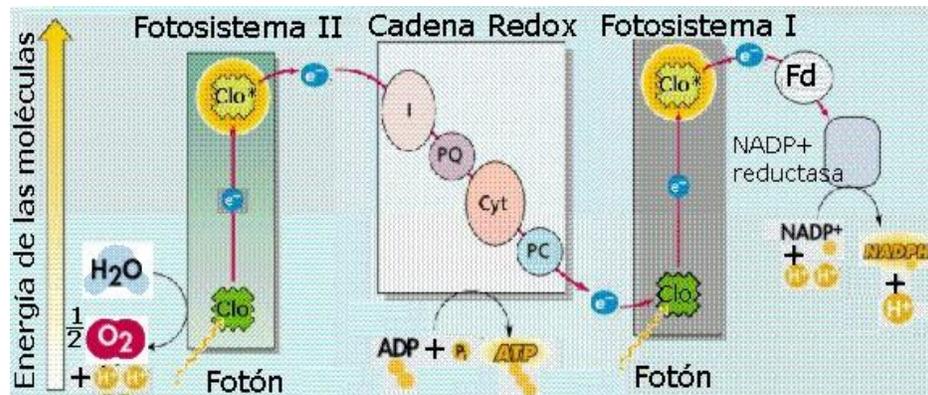


Figura 4.23: Esquema de la fotofosforilación no cíclica
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)

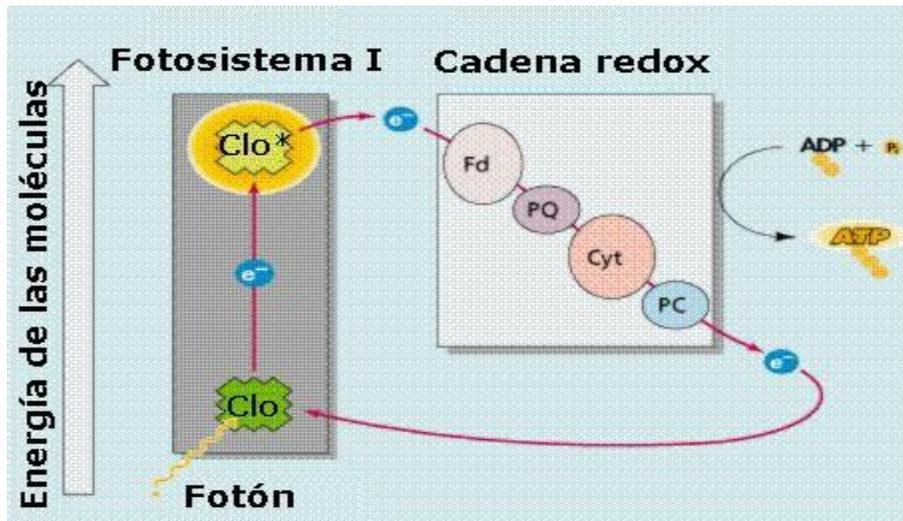


Figura 4.24 Esquema de la fotosíntesis cíclica.
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

4.8. Las reacciones independientes de la luz (la fase oscura).

En la primera fase de la fotosíntesis, la energía de la luz se convierte en energía eléctrica -el flujo de electrones- y la energía eléctrica se convierte en energía química que se almacena en los enlaces del **NADPH** (gran poder reductor) y **ATP** (alto contenido energético). En la segunda fase de la fotosíntesis, esta energía se usa para **reducir el carbono** y **sintetizar glúcidos sencillos** (**Figura 4.25**).

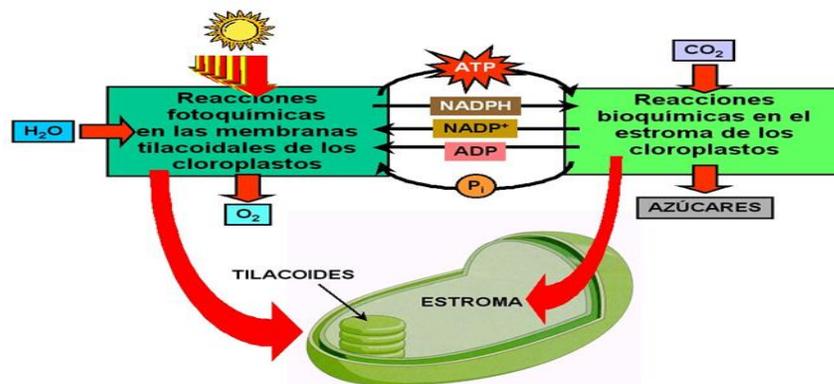


Figura .4.25 Principales moléculas fabricadas durante la fase luminosa que son necesarias para que se desarrolle la fase oscura. Localización de ambas fases en el cloroplasto células fotosintéticas obtienen el carbono del CO₂. Las células de las algas obtienen el CO₂ directamente del agua que las rodea.
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

En las plantas, en cambio, el CO₂ llega a las células a través de unos poros especializados, llamados **estomas**, que se encuentran en las hojas y tallos verdes (**Figura 4.26**).

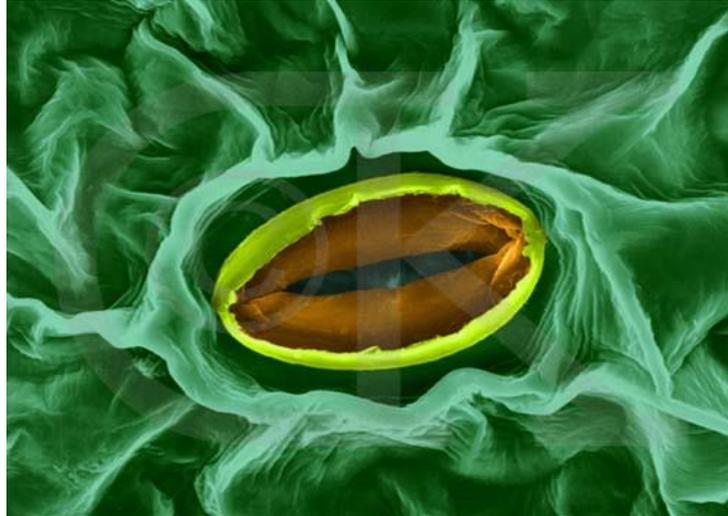


Figura 4.26 Micrografía electrónica de barrido de un estoma de *Vicea* sp.
<http://www.denniskunkel.com/>

Las reacciones de la segunda fase de la fotosíntesis requieren la presencia de las moléculas NADPH y ATP, que sólo se forman en presencia de luz. Sin embargo, mientras haya disponibilidad de estas moléculas, estas reacciones pueden producirse, independientemente de si hay luz o no. Por eso se denominan reacciones “independientes” de la luz.

4.9. El ciclo de Calvin. La ruta de las cadenas hidrocarbonadas.

La reducción del carbono tiene lugar en el estroma, en una serie cíclica de reacciones que toma el nombre de su descubridor, **Melvin Calvin**. El compuesto inicial (y final) del ciclo de Calvin (**Figura 4.27**), es un glúcido de cinco carbonos (pentosa) combinado con dos grupos fosfatos, la **ribulosa difosfato (RuDP)**. En este ciclo podemos distinguir tres etapas: una de **fosforilación**, una de **reducción** y una de **regeneración**.

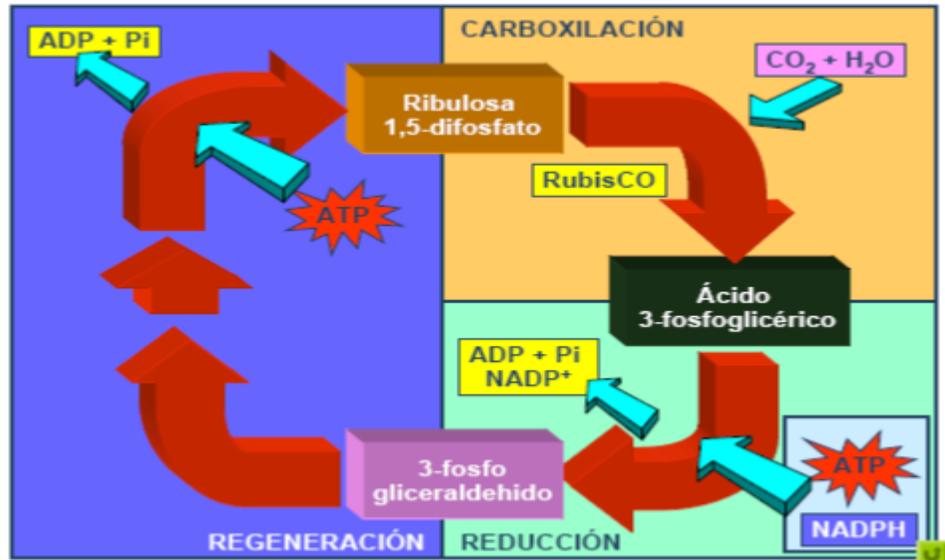


Figura 4.27 Esquema del ciclo de Calvin mostrando las tres etapas del mismo

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_26.jpg

El ciclo comienza cuando el dióxido de carbono se une a la RuDP, que se escinde inmediatamente en dos moléculas de **ácido fosfoglicérico** o **PGAc**. Esta reacción está catalizada por una enzima específica, la **RuDP carboxilasa oxigenasa** (conocida también como **RuBisCO**), que constituye más del 15 por ciento de la proteína del cloroplasto. De hecho, la RuBisCO se supone que es la proteína más abundante de la Tierra. Cada una de las moléculas de PGAc formadas en la reacción inicial contienen tres átomos de carbono; por esto, el ciclo de Calvin se conoce también como **ruta C₃**



El ácido fosfoglicérico (PGAc) debe reducirse, pero para ello el PGAc debe previamente activarse, lo que consigue añadiendo otro grupo fosfato a su molécula mediante una **fosforilación** que requiere el empleo de ATP (procedente de la fase 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 (PGAI)**. En esta **reducción**, se consume NADPH (procedente de la etapa luminosa), y se pierde el fosfato adicional:



El PGAI 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 lo esencial de la fotosíntesis. Las moléculas de PGAI 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 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-fosfato con cadenas de 4, 5, 6 y 7 átomos de carbono, como los fosfatos de eritrosa (4C), xilulosa (5C), fructosa (6C) y sedoheptulosa (7C), y que llevan a la síntesis de ribulosa-fosfato, que al

Las triosas-fosfato que se forman después de la reducción y no se emplean en la regeneración de la RuDP (PGAI y PDHA), se exportan al citosol, mediante un transportador de la membrana de cloroplasto (**Figura 4.28**) 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 en las que se forman fosfatos de fructosa y de glucosa, y UDP-glucosa; el proceso culmina al unirse la fructosa-fosfato y la UDP-glucosa para dar sacarosa-fosfato, cuya hidrólisis da P_i y sacarosa, la principal forma química de transporte de azúcares en las plantas.

Durante la síntesis de sacarosa se liberan grupos P_i , que al acumularse en el citosol pueden ser intercambiados por más triosas-fosfato 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

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.

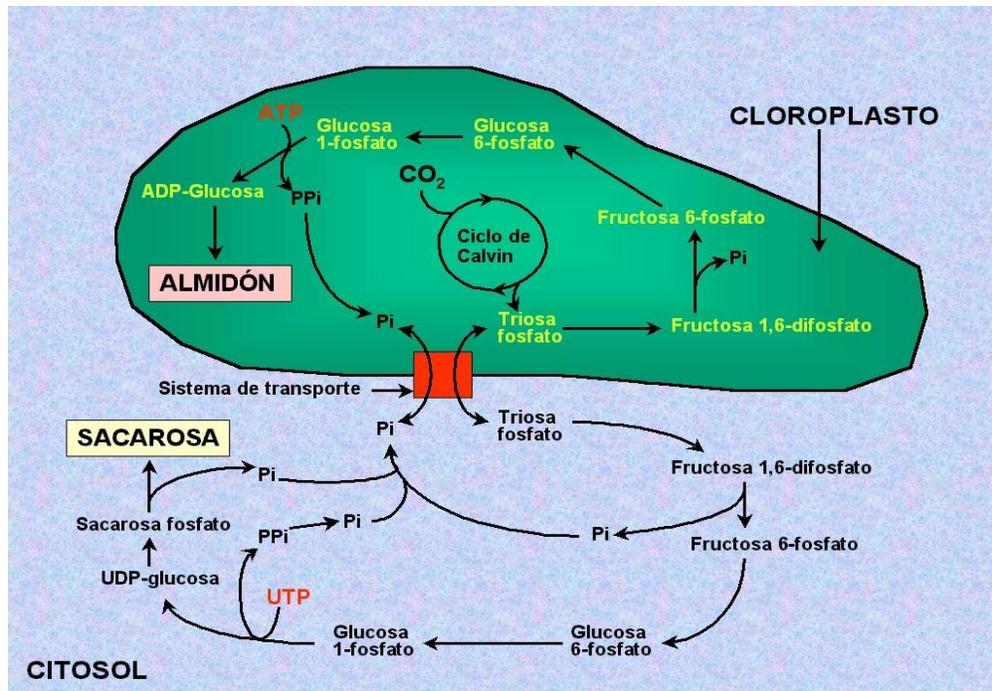


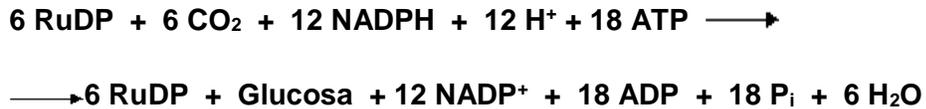
Fig. 4.28 Esquema de la síntesis de carbohidratos que tiene lugar a partir de las moléculas de triosa fosfato obtenidas en el ciclo de Calvin

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_29.jpg

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 PGAl 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:

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 PGAl 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:

3 RuDP (15C) + 3 CO₂ (3C) Seis giros del ciclo, con la introducción de seis moléculas de CO₂, son necesarios para producir el equivalente de un glúcido de seis carbonos. La ecuación global es la siguiente:



4.10. El problema de la fotorrespiración.

En presencia de suficiente CO₂, la enzima RuDP carboxilasa oxigenasa introduce el CO₂ dentro del ciclo de Calvin con una gran eficacia (actividad **carboxilasa**). Sin embargo, cuando la concentración de CO₂ en la hoja es muy pequeña comparada con la concentración de oxígeno, la misma enzima cataliza la reacción de la RuDP con el oxígeno (actividad **oxigenasa**), en vez del CO₂. Esta reacción es el primer paso de un proceso conocido como fotorrespiración, por el cual los glúcidos son oxidados a CO₂ y agua en presencia de luz. A diferencia de la respiración mitocondrial, la fotorrespiración es un proceso donde la energía se pierde, y no se produce ni ATP ni NADH. En algunas plantas, cerca del 50 % del carbono fijado en la fotosíntesis puede ser reoxidado a CO₂ durante la fotorrespiración.

El proceso fotorrespiratorio se resume en la **Figura 4.29.**, la reacción de una molécula de RuDP (5C) con O₂ produce una de PGAl (3C) y otra de **ácido fosfoglicólico**, que rápidamente es hidrolizado a **ácido glicólico** (2C), con pérdida de 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 convertido por la catalasa en agua y O₂.

El ácido glioxílico es transformado en **glicina** (2C), un aminoácido que pasa a las **mitocondrias**; en estos orgánulos, dos moléculas (4C) de glicina forman una de **serina** (3C), con liberación de una molécula de CO₂ (1C).

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 átomos de carbono perdidos inicialmente como ácido fosfoglicólico, es decir, 9 de cada 10 desviados en la oxigenación de la RuDP. Pero como un átomo de C ya fijado (ya que la RuDP que se oxigena procede del ciclo de Calvin) se pierde como CO₂, y sin haber producido ATP.

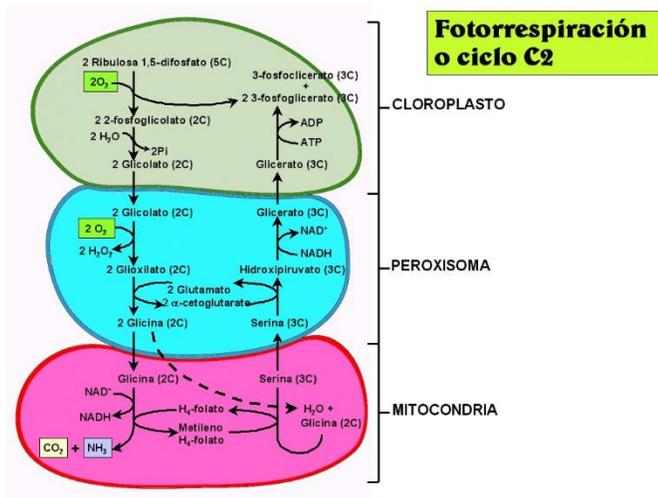


Figura 4.29 Esquema de la fotorrespiración

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_30.jpg

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 luminosas. La abundancia relativa de CO_2 y de O_2 en el cloroplasto, y el resultado de la competencia entre estos gases por la enzima RuBisCO, son los factores determinantes de que la RuDP siga la vía fotosintética o fotorrespiratoria.

Las condiciones que conducen a la fotorrespiración son bastante comunes. El CO_2 no siempre se encuentra disponible para las células fotosintéticas de la planta. Como ya hemos visto, entra en la hoja por los estomas, orificios especializados que se abren y se cierran, dependiendo, entre otros factores de la cantidad de agua. Cuando la planta está sometida a unas condiciones calurosas y secas, debe cerrar sus estomas para evitar la pérdida de agua. Esto provoca también una disminución del CO_2 y permite que el oxígeno producido en la fotosíntesis se acumule. También sucede que cuando las plantas crecen muy juntas y el aire está muy calmado, el intercambio de gases entre el aire que rodea la hoja y la atmósfera global puede ser muy reducido. En estas condiciones, el aire cercano a las hojas de la planta activa tendrá concentraciones de CO_2 demasiado pequeñas para sus actividades fotosintéticas. Incluso si los estomas están abiertos, el gradiente de concentración entre el exterior de la hoja y el interior será tan poco importante, que muy poco CO_2 se podrá difundir hacia la hoja. La combinación de concentraciones bajas de CO_2 y altas concentraciones de oxígeno conduce a la fotorrespiración.

La RuBisCO 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

O₂, por lo que las altas temperaturas (que además afectan al comportamiento de la enzima, aumentando su afinidad por el O₂) favorecen la oxigenación de la RuDP y, por tanto, la vía fotorrespiratoria. Esta pérdida de carbono fijado, en forma de CO₂ liberado por fotorrespiración, representa un lastre para la planta, 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 relictica heredada de tiempos geológicos en los que la relación CO₂/O₂ de la atmósfera era mayor que la actual. En cualquier caso, el papel de la fotorrespiración sigue sin conocerse con certeza.

4.11. Una solución al problema de la fotorrespiración: Otras vías de fijación del CO₂.

El problema de la fotorrespiración queda resuelto en algunas plantas mediante una ruta alternativa de fijación del carbono. En estos casos, la anulación de la vía fotorrespiratoria tiene lugar mediante un mecanismo de fijación de CO₂ previo al ciclo de Calvin que, combinado con ciertas peculiaridades bioquímicas, anatómicas y fisiológicas de estas plantas, logra aumentar la concentración de CO₂ en las inmediaciones de la enzima RuBisCO y así desplazar fuertemente la actividad de esta enzima hacia la carboxilación. En estas plantas, el primer paso de la fijación de carbono es la unión del dióxido de carbono a una molécula llamada **ácido fosfoenolpirúvico (PEP)**, formando un ácido de cuatro carbonos llamado **ácido oxalacético**. Hay dos grupos de plantas que utilizan esta alternativa, las plantas C₄ y las plantas CAM. Las restantes especies, en las que el CO₂ se fija para formar el compuesto de tres carbonos llamado ácido fosfoglicérico (PGA), se conocen como **plantas C₃** (Figuras 4.30 y 4.31).

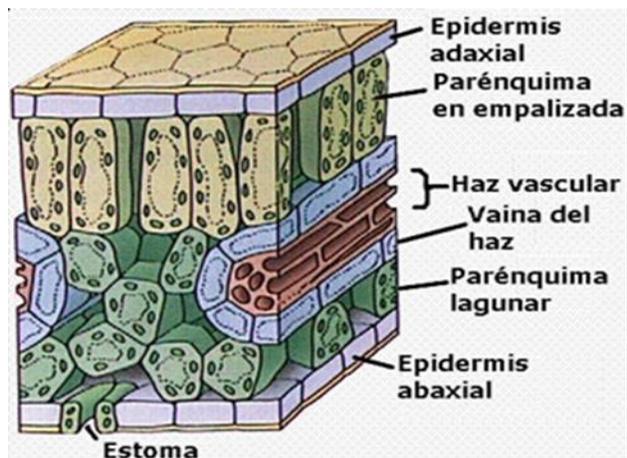


Figura 4.30 Esquema de la anatomía típica de una planta C₄.

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

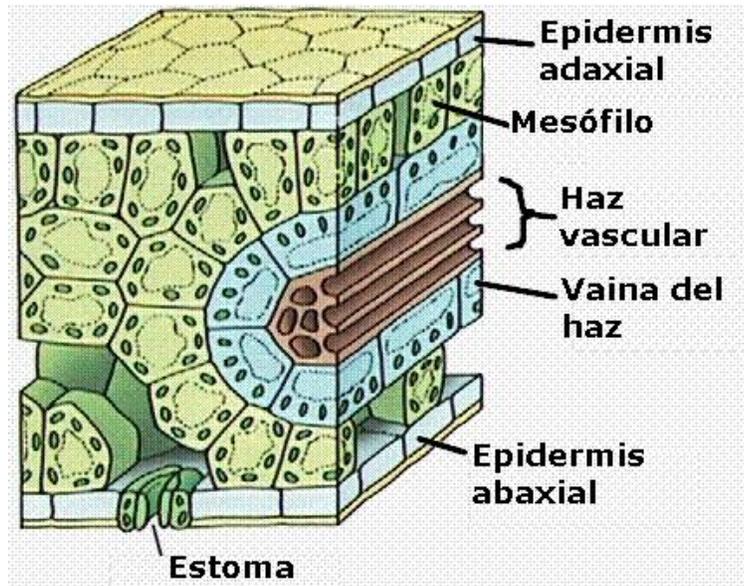


Figura 4.31 Esquema de una planta C₃ con la típica anatomía denominada Kranz o "en corona".

<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>

4.12. Las plantas C₄

Las plantas C₄ presentan una anatomía foliar peculiar, conocida como anatomía de tipo *Kranz* o en *corona*. En el corte transversal de estas hojas (**Figuras 4.32 y 4.33**) 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 *mesófilo*, menores y dispuestas por lo general más o menos radialmente alrededor de la vaina.

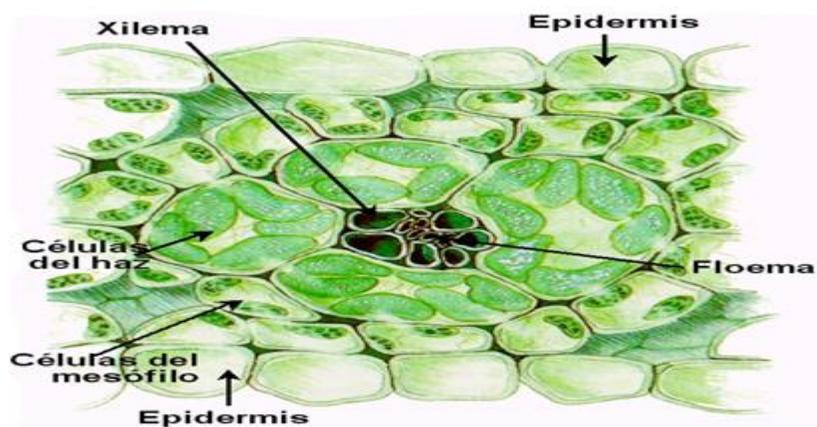


Figura 4.33: Anatomía típica de las plantas C₃

<http://www2.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/BioBookPLANTANAT.htm>

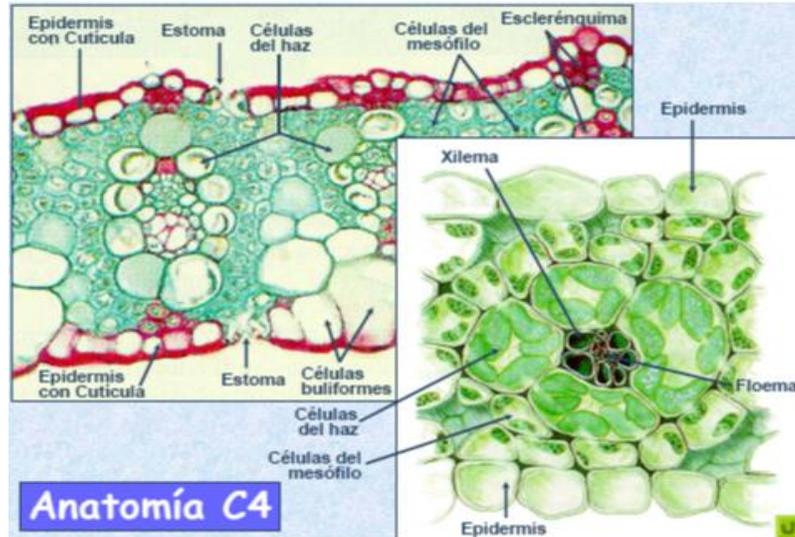


Figura 4.33: Micrografía óptica de una hoja C₃ de caña de azúcar mostrando la anatomía característica

<http://www2.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/BioBookPLANTANAT.htm>

En las plantas C₄ las reacciones previas al ciclo de Calvin constituyen la llamada *vía de Hatch y Slack*, que se resume en las **Figura 4.34**

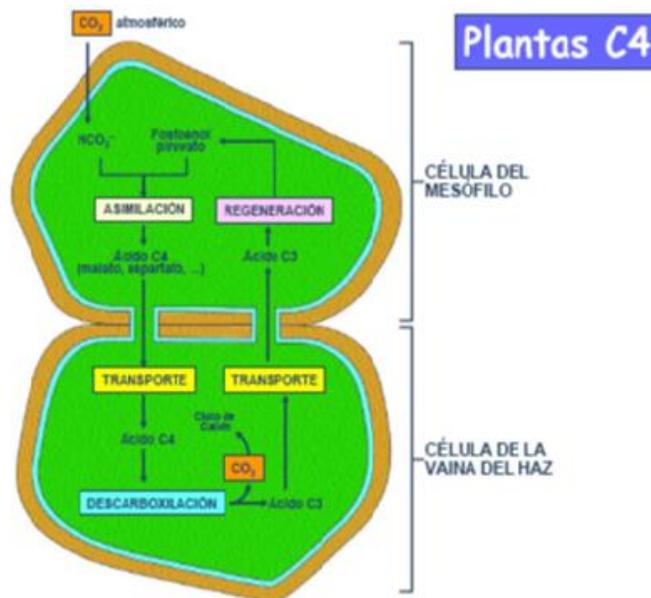


Figura 4.34: Esquema sencillo de la vía de Hatch y Slack presente en las plantas C₄.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_33.jpg

La fijación del CO_2 tiene lugar, en primer término de forma transitoria, en el citosol de las células del mesófilo, donde la enzima **PEP carboxilasa** lo une al ácido fosfoenolpirúvico (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** (Figura 4.35)

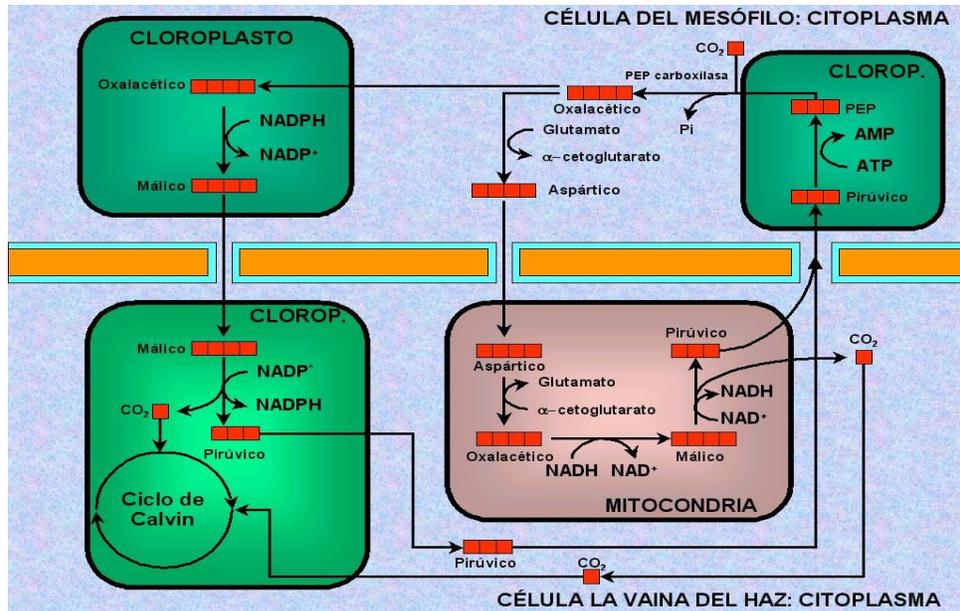


Figura 4.35: Esquema más detallado de las posibles rutas que desarrollan las plantas C₄ para evitar, en lo posible, la fotorrespiración.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_34.jpg

El oxalacético es luego transformado en otro ácido de 4C que será transportado, vía plasmodesmos, a las células de la vaina. En algunas plantas C₄ esta transformación es una reducción, que tiene lugar en los cloroplastos del mesófilo, 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 descarboxilado 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 descarboxilado a pirúvico. En todos los casos la descarboxilación **libera CO_2 en la vaina**, que puede entrar al ciclo de Calvin al

ser fijado por la enzima RuBisCO; el ácido pirúvico que queda es transportado nuevamente al mesófilo donde, previa fosforilación, podrá reiniciar el ciclo.

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

La enzima PEP carboxilasa tiene una enorme afinidad por el CO₂, y por otra parte, no tiene actividad oxigenasa, por lo que el O₂ no interfiere en la fijación

El CO₂ captado en el mesófilo y liberado en la vaina resulta mucho más concentrado en ésta que en el tejido fotosintético de las plantas C₃, de manera que compite mejor con el O₂ y se favorece así la actuación como carboxilasa de la RuBisCO.

El mecanismo de bombeo de CO₂ hacia la vaina tiene un costo energético ya que por cada molécula de CO₂ que se transporta del mesófilo al ciclo de Calvin se hidrolizan 2 ATP. Las plantas C₄, por tanto, emplean 5 ATP para fijar y reducir a carbohidrato una molécula de CO₂, mientras que en las plantas C₃ sólo se necesitan los 3 ATP del ciclo de Calvin. Por su mayor necesidad de energía en forma de ATP por molécula de CO₂ fijado, las plantas C₄ 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 C₄ no presentan niveles detectables de fotorrespiración; las plantas C₃, en las que parte del CO₂ 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 C₃ (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 C₄ es mayor que la de las C₃.

Por otra parte, en una atmósfera de baja unidad relativa (condición provocada o favorecida por las altas temperaturas), los estomas tenderán a cerrarse parcialmente, obstruyendo el flujo de CO₂ hacia el interior de la hoja. La menor concentración interna de CO₂ favorecerá la oxigenación de la RuDP en las plantas C₃, cuya eficiencia fotosintética disminuirá. En las plantas C₄, en cambio, la fijación vía PEP carboxilasa y la compartimentalización del proceso, favorecen una eficaz captura del CO₂ sin pérdidas por fotorrespiración, aun con una baja concentración

interna de CO₂ derivada del efecto de un déficit hídrico sobre el comportamiento estomático.

En suma, las plantas C₄ se ven favorecidas en condiciones de alta temperatura y baja humedad relativa, que son las predominantes en los climas tropicales y subtropicales, relativamente áridos, de las regiones de donde son originarias. Las plantas C₄ constituyen un grupo importante de especies, por lo general adaptadas precisamente a ambientes con altas temperaturas, iluminación intensa y escasez de agua; las especies C₄ pertenecen a unas cuantas familias de Angiospermas, entre las que destacan las Gramíneas, Amarantáceas, y Quenopodiáceas. 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 agresivas, como *Cynodon dactylon*, *Sorghum halepense*, *Cyperus rotundus* y diversas especies de *Amaranthus*.

Las plantas C₃ se comportan más eficazmente en condiciones de temperaturas no muy altas y alta humedad relativa. Son C₃ la mayor parte de las plantas cultivadas, como el trigo (*Triticum aestivum*), el girasol (*Helianthus annuus*) o las coles (*Brassica oleracea*).

4.13. Las 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 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 de 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 C₄, y se verifica asimismo una compartimentalización, 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 (**Figura 4.36**).

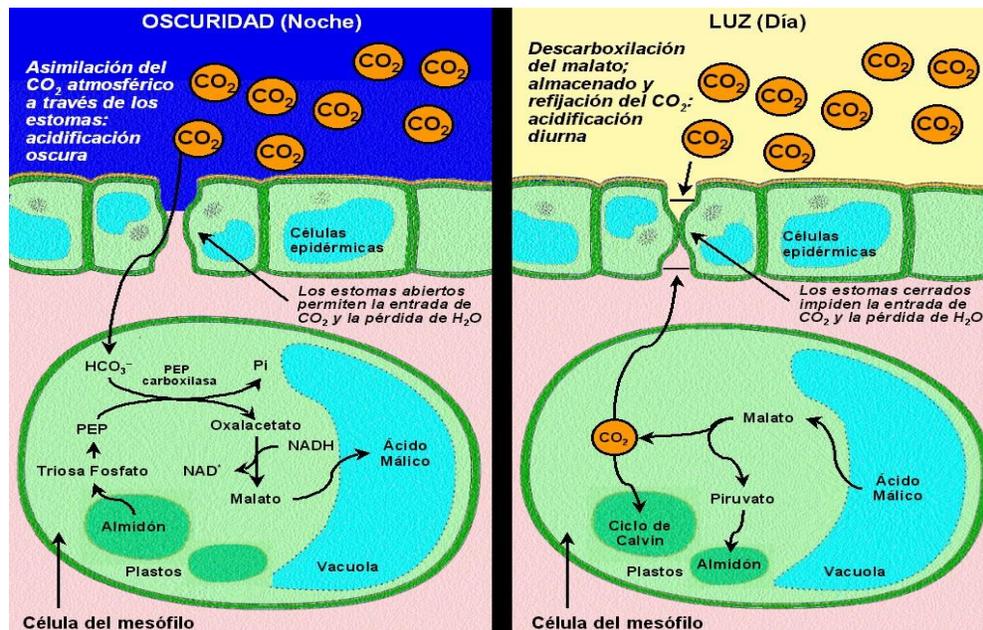


Figura 4.36. Metabolismo de las crasuláceas.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_35.jpg

Durante la noche, los estomas abiertos permiten la fijación del CO₂ atmosférico por el PEP carboxilasa en el citosol; el PEP sobre el que actúa esta 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 descarboxila a pirúvico; en esta reacción se libera CO₂, que entra a los cloroplastos para iniciar allí en 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 CO₂ al ciclo de Calvin tiene lugar con los estomas cerrados, su concentración dentro de la hoja es lo suficientemente alta como para impedir que la enzima RuBisCO 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 CO₂ a la hoja, en cambio, tienen lugar de noche, cuando la temperatura es menor, la humedad es mayor y las pérdidas de agua por transpiración son bajas.

Características de las plantas C4:

- El CO₂ que fija la enzima RuBisCo en el ciclo de Calvin no procede directamente de la atmósfera, sino que ha sido fijado transitoriamente en el mesófilo y vuelto a liberar en las células de la vaina.
- La enzima PEP carboxilasa tiene una gran afinidad por el CO₂ y por otra parte, no tiene actividad oxigenasa, por lo que el O₂ no interfiere en la fijación.
- El CO₂ captado en el mesófilo y liberado en la vaina resulta mucho más concentrado en esta que en el tejido fotosintético de las plantas C₃, compitiendo mejor con el O₂ y favoreciendo la actividad carboxilasa de la RuBisCo.
- Por cada CO₂ fijado, el metabolismo C₄ tiene mayor coste energético que las C₃:
 - Las plantas C₄ gastan 5 ATP y 2 NADPH
 - Las plantas C₃ gastan 3 ATP y 2 NADPH
- Condiciones ambientales
 - Plantas C₄: climas tropicales y subtropicales, relativamente áridas con iluminación intensa, altas temperaturas y baja humedad relativa
 - Plantas C₃: climas templados, temperatura no muy altas y alta humedad relativa.
- A alta temperatura (>30°C) se favorece la actividad oxigenasa de la RuBisCo y por lo tanto, las pérdidas por fotorespiración. Más eficacia en las C₄.
- Con baja humedad relativa, los estomas tienden a cerrarse, impidiendo el adecuado suministro de CO₂ al interior de las hojas. La menor concentración de CO₂ favorece la actividad oxigenasa de la RuBisCo. Las plantas C₄ fijan todo el CO₂ por escaso que sea, con la PEP carboxilasa y luego lo bombean a las células de la vaina del haz.

Características de las plantas CAM:

- Plantas que presentan una compartimentalización temporal respecto a la asimilación del CO₂.

- Propios de climas desérticos o subdesérticos, sometidos a intensa iluminación, altas temperaturas y pronunciados déficits hídricos (condiciones de aridez muy extremas).
- Abren sus estomas por las noches (asimilan el CO₂ atmosférico con la PEP carboxilasa) y los cierran por el día (el CO₂ intracelular se incorpora al ciclo de Calvin) con lo que la actividad carboxilasa de la RuBisCo es máxima.
- Este metabolismo supone un elevado coste energético (mayor que el de las plantas C₄) por lo que su rendimiento fotosintético por unidad de tiempo es menor y su crecimiento más lento.
- Es un metabolismo muy adaptado a evitar las pérdidas de agua.

Tabla 4.1: Energía consumida por moléculas de C₂, según tipo de plantas.

TIPO DE PLANTA Y VARIEDAD	ENERGIA CONSUMIDA POR MOLECULAS DE CO ₂					
	Mesofilo		Vaina del haz		total	
	ATP	NADPH	ATP	NADPH	ATP	NADPH
C ₃	3	2			3	2
C ₄ (Var.1)	2	0	3	2	5	2
C ₄ (Var.1)	2	1	3	1	5	2
C ₄ (Var.1)	3	1	1	1	4	2
CAM (Var.1)	6,5	2			6,5	2

Tabla 4: Resúmenes de las características y propiedades de las plantas C₄ y CAM comparadas con las C₃.

	Plantas C ₃	Plantas C ₄	Plantas CAM
Anatomía de la hoja:	Células de la vaina del haz sin apenas cloroplastos.	Células de la vaina del haz con grandes cloroplastos.	Células con grandes vacuolas
Carboxilasa Final:	RuBisCO	RuBisCO	RuBisCO
Metabolismo adjunto:	Ninguno	Transferencia CO ₂	Almacenaje de CO ₂
Carboxilasa adjunta:	Ninguna	PEP carboxilasa	PEP carboxilasa
Fotorrespiración:	Alta	Baja	Moderada
Abertura estomática:	Día	Día	Noche
Tipos celulares implicados en el proceso:	1	2	1
Incorporación directa del CO₂	Si	No	No
Gramos de H₂O necesarios para producir 1 g ps	450 a 950	250 a 350	50 a 55
Punto de compensación del CO₂ (ppm)	30-70	0-10	0-5
Temperatura óptima para la fotosíntesis	15-25 °C	30-47 °C	Sobre 35 °C
Ton de ps.ha⁻¹.año⁻¹	20-25	35-40	Baja y variable
Región climática:	Templada	Tropical	Árida

Tabla 4: Resúmenes de las características y propiedades de las plantas C4 y CAM comparadas con las C3.

Velocidades Máximas de Fotosíntesis de los Principales Tipos de Plantas en Condiciones Naturales		
Tipo de Planta	Ejemplo	Fotosíntesis máxima (mg CO ₂ /dm ² .h)
CAM	<i>Agave americana</i>	1-4
C3		
Árboles y arbustos tropicales, subtropicales y siempreverdes del Mediterráneo; coníferas templadas.	<i>Pinus sylvestris</i>	5-15
Árboles y arbustos de zonas templadas	<i>Fagus sylvatica</i>	5-20
Herbáceas de zonas templadas y cultivos C3	<i>Glycine max</i>	15-30
C4		
Cereales tropicales, dicotiledóneas, y cultivos C4	<i>Zea mays</i>	35-70

4.14. 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 CO₂**, 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 CO₂, 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 C₃, C₄, 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, los niveles hormonales y otros procesos metabólicos celulares (respiración y fotorespiración)

Tanto los factores internos como los ambientales interactúan 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 CO₂, 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 CO₂ y libera O₂, la fotorrespiración y la respiración mitocondrial consumen O₂ y liberan CO₂; una elevada concentración externa de O₂ 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 CO₂ en la atmósfera, en realidad se está midiendo la actividad de los tres procesos considerados globalmente y su resultado neto.

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:

$$FN = FB - (FR + RM)$$

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 de la planta, y pro tanto sobre el aumento del peso seco, directamente relacionado con el crecimiento.

4.15. Iluminación y Fotosíntesis Neta.

En la **Figura 4.37** se han representado los valores de FN que se obtienen con valores crecientes de iluminación, dejando constantes los restantes factores. 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 de la FR), pero la RM no se verá afectada. El valor de iluminación señalado como I₀, 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 I₀, FN será siempre positiva.

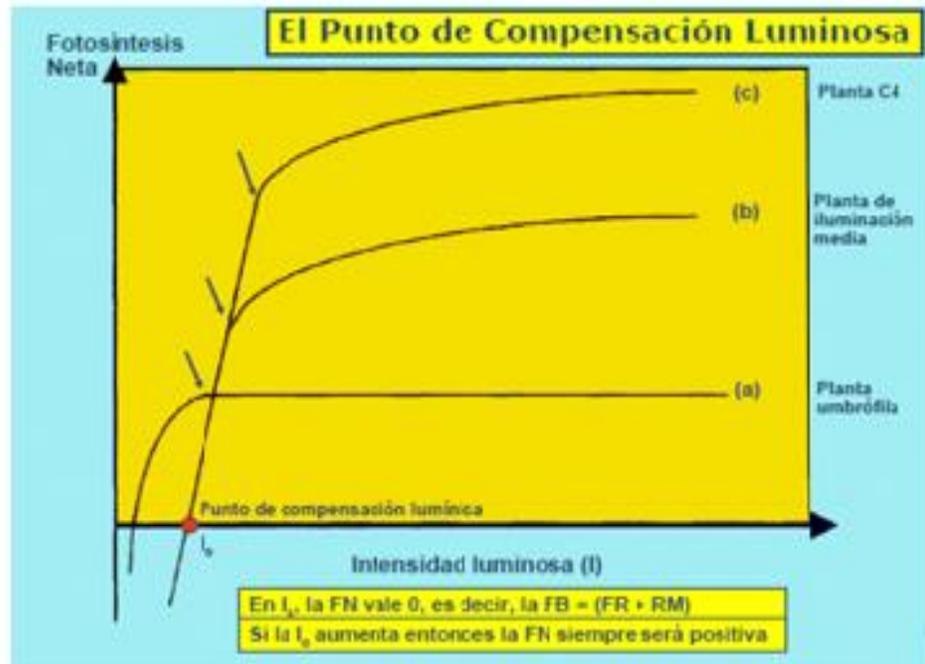


Figura 4.37: Respuesta de la fotosíntesis neta frente a la iluminación, de (a) una planta umbrófila, (b) una planta adaptada a condiciones de iluminación media, y (c) una planta C4.

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_44.jpg

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 (**Figura 4.38**).

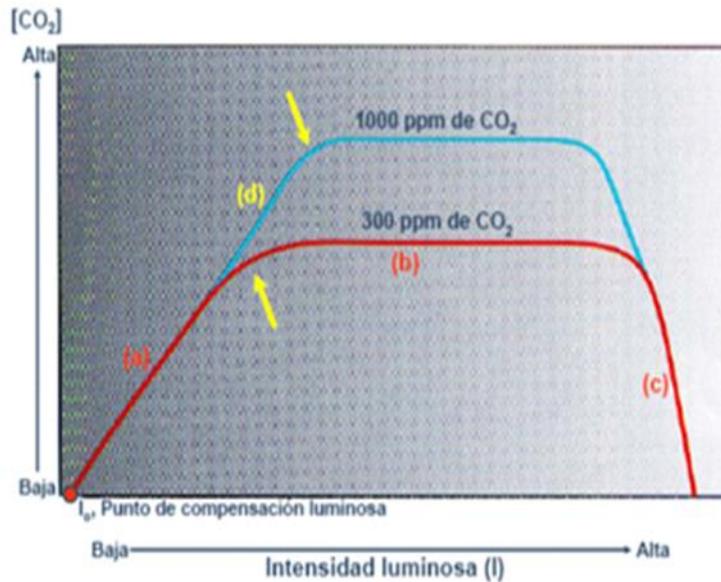


Figura 4.38 Respuesta de la fotosíntesis neta frente a la iluminación en dos atmósferas con distintas concentración de CO_2 .

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_45.jpg

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

4.16. Concentraciones 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 (Fig. 4.39). 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.

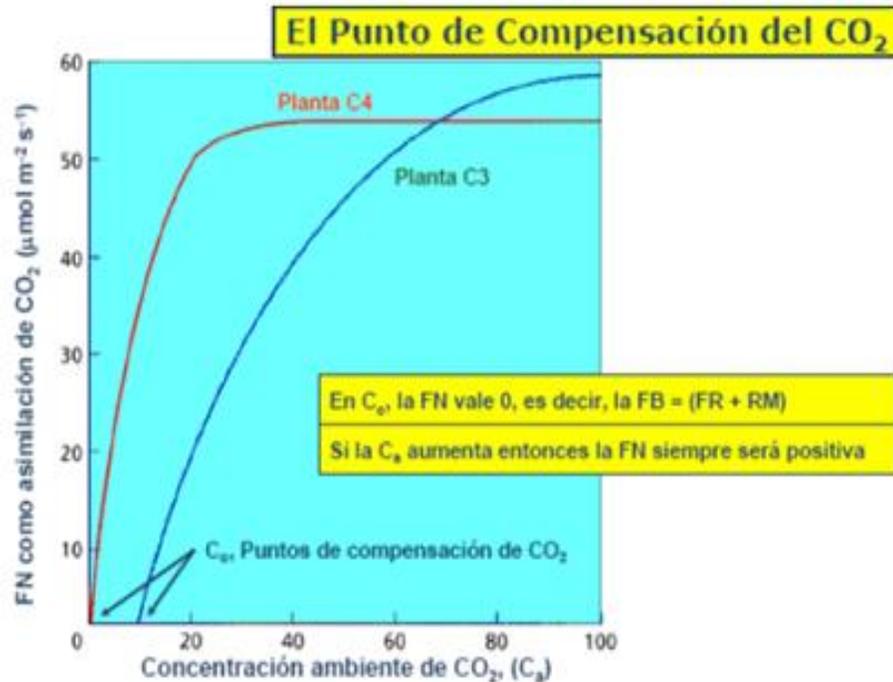


Figura 4.39: Respuesta de la fotosíntesis neta frente a la concentración de CO_2 , de una planta C3 y de una planta C4.

http://www.etsmre.upv.es/variados/biologia/images/Figuras_tema11/figura11_46.jpg

4.17. Factores que influyen en la fotosíntesis en los árboles

Los árboles son una parte esencial en el funcionamiento de la biosfera terrestre, especialmente en el ciclo del carbono. Cuando comparamos los árboles con el resto de las plantas terrestres, vemos como presentan características únicas que los distingue claramente, tales como su longevidad, gran tamaño y la presencia de componente no vivo en su biomasa, todo ello determina que presenten una compleja relación estructura-función.

La fotosíntesis está mucho menos estudiada en los árboles que en otras plantas, ello se debe a varias razones: por un lado el tamaño que alcanzan los árboles adultos hace muy difícil realizar las medidas, la dificultad de medir fotosíntesis en árboles enteros o parcelas de bosques y, por último, la casi ausencia de modelos de crecimiento basados en la fotosíntesis y los procesos fisiológicos.

Una de las primeras revisiones sobre la tasa de intercambio gaseoso de árboles y plantas leñosas fue realizada por Larcher (1969), en ella se incluía una lista de las tasas de fotosíntesis máximas y la respiración de oscuridad de numerosas especies. Posteriormente Schulze (1982) y Jarvis & Sandford (1986) hicieron una revisión de los árboles, que forman parte de bosques, relacionando la forma de crecimiento y la productividad. Nuevas revisiones sobre la fotosíntesis en árboles se encuentran en Ceulemans & Saugier (1991), Larcher (1992) y Jiménez (1996).

El gran interés de la respuesta integrada de la planta (principalmente de árboles) a la contaminación ambiental, las enormes posibilidades de producción de energía utilizando especies arbóreas de crecimiento rápido y la mejora en las técnicas de medida, han provocado un enorme impulso de los estudios ecofisiológicos de árboles y plantas leñosas en las últimas dos décadas.

La tasa de fotosíntesis en las hojas de los árboles es variable. Está influida por un amplio número de factores tanto ambientales como del propio árbol, que a menudo interactúan.

4.17.1. Factores ambientales

La fotosíntesis está influida por un gran número de factores ambientales, tales como luz, temperatura, concentración de O₂ y CO₂ del aire, humedad, disponibilidad de agua en el suelo, salinidad, contaminación, aplicación de productos químicos, insectos, enfermedades y todas sus posibles interacciones. Además, determinadas prácticas en cultivos, como aclarado, poda, fertilización o irrigación, alteran las condiciones ambientales de las plantas y con ello se ve afectada la fotosíntesis. A corto plazo (de días a semanas), las condiciones ambientales influyen sobre la fotosíntesis mediante la regulación de la conductancia estomática y la actividad fotosintética. A largo plazo, la fotosíntesis también es regulada según las condiciones ambientales, a través de cambios en el área foliar. En condiciones naturales los factores ambientales actúan conjuntamente y no de forma aislada. Entre ellos habrá siempre un factor limitante que será, durante un tiempo, el determinante de la asimilación, aunque los demás factores influyan de un modo imperceptible. A continuación, se describen los efectos principales de diferentes factores ambientales sobre la fotosíntesis.

Luz

La radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm de longitud de onda), es la fuente de energía para el proceso fotosintético. Además, promueve los procesos de apertura estomática, influyendo en la tasa de difusión de CO₂.

Los efectos de la luz sobre la fotosíntesis pueden modificarse por la interacción con otros factores ambientales. Así, por ejemplo, una alta intensidad luminosa puede producir daño en el aparato fotosintético (fotoinhibición), el cual puede aumentar bajo condiciones de sequía y temperaturas extremas (Powles 1984).

En oscuridad no se realiza la fotosíntesis, se libera el CO₂ producido por la respiración. A medida que se produce un aumento de luz, la tasa de fotosíntesis incrementa hasta llegar a un punto en el cual la toma de CO₂ por la fotosíntesis y la

pérdida de CO₂ por la respiración se equilibran, de manera que el intercambio gaseoso neto se hace cero (punto de compensación luminoso). Si la intensidad luminosa sigue aumentando se alcanza un valor máximo de fotosíntesis a partir del cual ya no se produce un aumento en la captura de CO₂ con la luz (punto de saturación luminoso).

El punto de compensación luminoso varía entre las especies, genotipo, tipo de hoja (las hojas de sombra tienen puntos de compensación más bajos que las hojas de sol), edad de la hoja (las hojas jóvenes tienen puntos de compensación más altos que las hojas viejas), concentración de CO₂ y temperatura (Kozlowski *et al.* 1991). A medida que aumenta la temperatura se produce un aumento de la respiración mayor que el aumento de fotosíntesis, esto hace que se produzca un aumento del punto de compensación luminoso, alcanzándose valores muy altos por encima de 30°C (Larcher 1983).

El punto de saturación luminoso también varía en función de la especie y el tipo de hoja, así es mayor en hojas de sol que en hojas de sombra.

Temperatura

La fotosíntesis en los árboles tiene lugar en un rango de temperatura que va desde cerca del punto de congelación hasta temperaturas por encima de 40°C. El rango de temperatura específico depende de la especie, genotipo, edad de la planta, origen y época. En la mayoría de las especies de las zonas templadas la fotosíntesis aumenta desde 0°C hasta alcanzar su máximo entre 15 y 25°C. En las especies tropicales la tasa de fotosíntesis disminuye a temperaturas por debajo de 15°C (Kozlowski & Pallardy 1997). También hay que destacar que, un periodo de adaptación o aclimatación a determinadas condiciones puede producir una variación en el comportamiento de las plantas frente a la temperatura.

La temperatura tiene una influencia directa en la fotosíntesis por su control en la actividad de varias enzimas, pero también de modo indirecto, afecta a la fotosíntesis mediante la influencia en la tasa de difusión de CO₂, movimientos estomáticos, transporte de asimilados, etc. Por lo general, temperaturas superiores a 40°C producen la inactivación de las enzimas lo que provoca una disminución en la fotosíntesis. Hasta el momento se ha hecho referencia al efecto de la temperatura del aire sobre la fotosíntesis, sin embargo, es también importante la temperatura del suelo, sobre todo por su efecto sobre la absorción de nutrientes por las raíces, nutrientes que van a afectar a la fotosíntesis.

Concentración de O₂ y CO₂ del aire

Un aumento en la concentración de O₂ disminuye la fotosíntesis favoreciendo el proceso de fotorrespiración (efecto Warburg), por el contrario una disminución de su

concentración favorecerá enormemente la fotosíntesis. Esto ha sido demostrado en condiciones experimentales modificando enormemente las concentraciones de O_2 . Sin embargo, dado que la concentración a la que se encuentra el O_2 en el aire (21%) es muy grande comparada con la de CO_2 (0.035%) cualquier pequeña oscilación, que en condiciones naturales se puede producir en su concentración, no afecta el funcionamiento del aparato fotosintético, mientras que una oscilación de la misma magnitud en la concentración de CO_2 produce cambios significativos. La concentración de CO_2 en el aire influye de gran manera en la fotosíntesis. Cuando la concentración de CO_2 aumenta, las plantas aumentan su fotosíntesis incluso dos o tres veces, con la excepción de las plantas C4 en las que apenas se nota este efecto.

En ausencia de viento el contenido de CO_2 fluctúa a lo largo del día, siendo en las primeras horas de la tarde cuando presenta los valores más bajos. La concentración de CO_2 a nivel de suelo, a menudo es mayor debido a los procesos de respiración de las raíces y a los procesos de putrefacción de la materia orgánica. Al mediodía, la concentración de CO_2 de un bosque puede descender una cuarta parte o más, debido al efecto de la fotosíntesis (Miller & Rüsche 1960), sin embargo, a veces esta limitación de CO_2 es compensada por el cierre estomático de mediodía, debido a condiciones de alta transpiración y estrés hídrico. En los días con niebla puede darse un aumento de la fotosíntesis si la luz no es limitante, porque el contenido en CO_2 del aire puede ser más alto que en días claros (Wilson 1948). Aunque hemos dicho que un aumento en la concentración de CO_2 produce un aumento en la fotosíntesis, en estudios realizados en el campo, invernaderos o bajo condiciones controladas, hay que tener una gran precaución porque no existe garantía de que este mismo efecto tenga lugar a escala global, ya que a este nivel interactúan otros factores como la deficiencia en el agua o en nitrógeno, los cuales inhiben la fotosíntesis (Kramer 1981; Jarvis 1986).

Disponibilidad de agua en el suelo

Tanto un déficit como un exceso de agua en el suelo afectan a la fotosíntesis. A corto plazo, la reducción de la fotosíntesis por la sequía se atribuye a un aumento en la resistencia a la difusión del CO_2 a los cloroplastos y a una reducción en la actividad fotosintética debida principalmente a un cierre estomático. A largo plazo, reduce el área foliar con lo que se reduce la superficie fotosintética. También es importante considerar la fotosíntesis en relación con el déficit de presión de vapor de agua en la atmósfera. Así la exposición a un alto déficit de presión de vapor produce un cierre estomático en la mayoría de los árboles de las zonas templadas (Davies & Kozlowski 1974; Grace *et al.* 1975; Turner *et al.* 1984) y tropicales (Meinzer *et al.* 1984; Sena Gomes *et al.* 1987; Clough & Sim 1989).

Nutrición mineral

La deficiencia de macro y micronutrientes, así como la falta de equilibrio en el balance de nutrientes, produce una disminución en la tasa de fotosíntesis. El efecto de la nutrición mineral sobre la fotosíntesis es complejo y puede ser debido a efectos directos o indirectos. Concretamente en las hojas, la deficiencia mineral produce una bajada en la tasa de fotosíntesis neta por diversos motivos: disminución en la síntesis de clorofila, disminución en la capacidad del transporte electrónico fotosintético, disminución en la actividad de carboxilación y de otras enzimas, descenso de la conductancia estomática y aumento en los procesos respiratorios (Kozlowsky & Pallardy 1997).

Salinidad

La salinidad produce una influencia negativa sobre la fotosíntesis ya sea directa o indirectamente, siendo diferentes los mecanismos implicados a corto y largo plazo. La principal causa de inhibición de la fotosíntesis se atribuye a efectos no estomáticos (Long & Baker 1986; Pezeshki *et al.* 1987; Ziska *et al.* 1990). Cuando los niveles de salinidad son muy altos, la presencia de iones tóxicos, la rotura de membranas y un completo cierre estomático son los responsables de la reducción de la fotosíntesis (Pezeshki & Chambers 1986). A corto plazo, la salinidad produce un descenso en la conductancia estomática que se refleja en una ligera disminución de la fotosíntesis. A largo plazo, la salinidad produce una fuerte disminución de la fotosíntesis. Los efectos de la salinidad a largo plazo son bastante complejos, ya que están implicados tanto efectos sobre el funcionamiento fotosintético, como modificaciones en el desarrollo del aparato fotosintético. Por último, debido a que la salinidad suprime el inicio de la formación de las hojas y su posterior expansión, también afecta a la cantidad de superficie fotosintética (Long & Baker 1986).

Contaminantes

La inhibición de la fotosíntesis debida a contaminantes generalmente tiene lugar antes de que se detecten daños visibles sobre la planta o a que se produzca reducción en el crecimiento. Así, altas dosis de dióxido de azufre (SO₂), dióxido de nitrógeno (NO₂) producen una merma en la capacidad fotosintética (Saxe 1989). También el óxido de magnesio, el óxido de hierro y los metales pesados producen una inhibición de la fotosíntesis. En el caso del ozono (O₃), la reducción de la fotosíntesis tiene lugar a niveles relativamente bajos (Saxe & Murali 1989). Los contaminantes alteran la tasa de fotosíntesis por diferentes mecanismos: 1) obstruyendo el poro estomático, 2) alterando las propiedades ópticas de las hojas por cambios en la reflectancia y por disminución de la intensidad de luz que llega al interior de la hoja, 3) modificando el balance térmico de la hoja, 4) inhibiendo el proceso fotosintético por rotura de moléculas de clorofila, cambios en la actividad de las enzimas fijadoras de nitrógeno, de la tasa de fosforilación y de la capacidad de

tamponar el pH, 5) rompiendo la integridad de las membranas y la ultraestructura de los orgánulos y 6) induciendo cambios en la anatomía foliar (Kozlowsky & Pallardy 1997). En el caso del ozono la disminución de la tasa fotosintética se atribuye a una bajada en la eficiencia de la carboxilación, así como del rendimiento cuántico (Matyssek *et al.* 1995).

Aplicación de compuestos químicos

Un gran número de compuestos químicos produce efectos adversos sobre la fotosíntesis, especialmente cuando se aplican a dosis más altas de las recomendadas (Ayers & Barden 1975; Kozlowski & Constantinidou 1986). Tales productos químicos incluyen insecticidas, fungicidas, herbicidas, antitranspirantes y sales utilizadas en el deshielo de las carreteras (Olofinboba *et al.* 1974; Kramer & Kozlowski 1979; Kozlowski 1986). La causa de la reducción de la tasa fotosintética debido a compuestos químicos está localizada principalmente a nivel de las hojas (Kozlowski *et al.* 1991).

4.17.2. Factores intrínsecos

La tasa de fotosíntesis varía no sólo con el ambiente, sino con diferentes factores hoja, la edad de la hoja, el tamaño de los estomas, la frecuencia estomática y el control de apertura estomática. A bajas intensidades de luz, la superficie de la hoja puede influir sobre la tasa de fotosíntesis. Así por ejemplo, las hojas pubescentes de *Encelia* absorben sólo un 30 % de la radiación global, mientras que las hojas glabras, con el mismo contenido en clorofila, absorben un 84 % (Ehleringer *et al.* 1976). La evolución de la fotosíntesis en función de la edad difiere según la especie y el género estudiado. Además, varía a lo largo del desarrollo. Así, la tasa de fotosíntesis en hojas jóvenes difiere de la de hojas adultas, y dentro de éstas se distinguen diferentes edades de adultos.

Normalmente la tasa de fotosíntesis es baja en las hojas jóvenes y va aumentando hasta alcanzar un máximo cuando la hoja está totalmente desarrollada, disminuyendo de nuevo con la senescencia. El aumento de fotosíntesis durante la expansión foliar está relacionado con: el desarrollo de tejido foliar interno y de los estomas, la síntesis de clorofila, un aumento en la conductancia estomática, la capacidad de transporte de electrones y la fosforilación, la síntesis proteica y la actividad Rubisco, y un fuerte descenso en la actividad respiratoria mitocondrial (Dickmann *et al.* 1975; Kennedy & Johnson 1981).

Resistencia del aparato fotosintético a temperaturas extremas

El aparato fotosintético es muy sensible a las temperaturas extremas. La exposición de las hojas a temperaturas que sobrepasan un nivel crítico produce un daño irreversible en el aparato fotosintético que las inhabilita para realizar la fotosíntesis

y por tanto con consecuencias fatales para la planta. La medida de fluorescencia de la clorofila se ha utilizado durante muchos años como un método sensible, eficaz y rápido para determinar el efecto de diferentes tipos de estrés ambiental, tales como sequía, exceso de luz, contaminación y también temperatura extrema sobre las plantas (Bolhàr-Nordenkampf *et al.* 1989).

Se ha demostrado que la fluorescencia de la clorofila es un método útil para la detección y el estudio de las perturbaciones inducidas por las bajas temperaturas tanto en plantas sensibles al frío (Smillie & Hetherington 1983; Havaux 1987; Hetherington & Öquist 1988; Larcher & Neuner 1989; Schapendok *et al.* 1989), como en plantas resistentes al frío pero sensibles a temperaturas por debajo de cero (Klosson & Krause 1981; Strand & Öquist 1985; Bolhàr-Nordenkampf & Lechner 1988), también ha sido utilizada en la selección de especies y variedades tolerantes a las heladas (Sundbom *et al.* 1982; Barnes & Wilson 1984; Lindgren & Hällgren 1993; Öquist *et al.* 1993).

Por otro lado, muchos investigadores consideran que los parámetros de la fluorescencia de la clorofila son indicadores sensibles de las alteraciones estructurales y funcionales del aparato fotosintético a altas temperaturas (Renger & Schreiber 1986; Havaux *et al.* 1991; Krause & Weis 1991). El PSII es, probablemente, el componente más termolábil de la fotosíntesis (Berry & Raison 1981). La desnaturalización del PSII en hojas que han sido calentadas lentamente provoca un rápido aumento en la emisión de la fluorescencia de la clorofila cuando es registrada a baja luz (Schreiber & Berry 1977), esto ha sido utilizado como una forma conveniente de medir la resistencia al calor en las plantas (Smillie & Nott 1979; Havaux *et al.* 1988). El brusco aumento de la fluorescencia inicial a las mismas temperaturas extremas a la cual la integridad del proceso fotosintético es inhibida, es el resultado de una merma en la transferencia de la energía de excitación de los centros de reacción del PSII (Schreiber & Berry 1977; Yordanov & Weis 1984). Así las características de la emisión de fluorescencia muestran como los cambios morfológicos están relacionados con la eficacia en la transferencia de energía entre los complejos de pigmentos (Armond *et al.* 1978; Schreiber & Armond 1978).

Como consecuencia, el daño producido por calor en el sistema fotosintético involucra tanto una disociación física como funcional del LHCII de los centros de reacción del PSII (Armond *et al.* 1979), es decir, el calor produce la inactivación del PSII, por una separación física de los pigmentos colectores de luz periféricos (LHCII) de los complejos del PSII (Schreiber & Berry 1977; Armond *et al.* 1978; Gounaris *et al.* 1984; Sundby *et al.* 1986) y una desorganización del sistema de desprendimiento de oxígeno a partir de la rotura del agua con la liberación de iones manganeso y de proteínas extrínsecas (Nash *et al.* 1985; Enami *et al.* 1994). Se asume que estos efectos son el resultado de cambios en las interacciones lípidos-proteínas asociado con una alta fluidez lipídica a altas temperaturas, lo que provoca una desorganización de las estructuras supramoleculares del PSII (Berry & Björkman

1980). De acuerdo con esta idea, están las observaciones, que muestran que, cambios en el ambiente que rodea a los lípidos del PSII es de importancia estructural (Webb & Green 1991) y que cambios en la composición de los lípidos de membrana están asociados con cambios en la termoestabilidad del PSII (Thomas *et al.* 1986; Kunst *et al.* 1989).

El conocimiento de los límites de resistencia del aparato fotosintético y su relación con los daños en otras estructuras de la hoja, rotura de membrana y daños visibles en general, nos da un conocimiento más completo de la caracterización fotosintética de las Plantas.

CAPITULO V: RESPIRACION

5.1. Introducción

La oxidación de la glucosa es el proceso fuente de energía en la mayoría de las células. Una proporción significativa de la energía contenida en la molécula vuelve a fijarse en los enlaces fosfato de las moléculas de ATP.

La primera fase en la degradación de la glucosa es la glucólisis que se efectúa en el citoplasma de la célula. La segunda es la respiración aeróbica, que requiere oxígeno y que en organismos eucarióticos, tiene lugar en las mitocondrias. La respiración comprende el ciclo de Krebs y el transporte terminal de electrones acoplado al proceso de fosforilación oxidativa.

También es posible calcular el rendimiento energético global de la oxidación de la glucosa, la cual puede dar como resultado un máximo de 38 moléculas de ATP, esta actividad de la glicólisis y la de la respiración son reguladas teniendo en cuenta las necesidades energéticas de la célula.

Cada célula debe producir energía química utilizable para llevar a cabo sus procesos que requieran de ella y que son necesarios para su actividad o sobrevivencia.

En el proceso fotosintético se rompe la molécula de agua, actividad dependiente de la energía, que origina la elevación de los hidrógenos a un nivel energético más alto. La Respiración consiste en el proceso inverso, es decir, la obtención celular de energía a partir de ruptura de este azúcar.

En la obtención celular de energía además de los carbohidratos, grasas y en algunos casos proteínas. Estos compuestos participan luego de su desdoblamiento en fragmentos pequeños que son introducidos en el mecanismo de las reacciones de la respiración en las cuales son oxidados con obtención de energía.

El proceso global de la respiración consiste en que la glucosa es desdoblada mediante el consumo de O₂ a dióxido de carbono y agua con la liberación simultánea de energía. La expresión para este evento global corresponde entonces a:



Y se liberan 675Kcal por mole de Glucosa.

En las células de todos los organismos heterótrofos y autótrofos se lleva a cabo el desdoblamiento de la glucosa en forma aerobia, es decir, mediante el consumo de

oxígeno, de ahí su designación como organismos aerobios. Pero hay diferentes grupos de microorganismos y en algunos tejidos de plantas superiores en los que tal desdoblamiento se lleva a cabo en ausencia de oxígeno, organismos anaerobios. También se encuentran grupos de organismos para los cuales el átomo de oxígeno es tóxico, en este caso el desdoblamiento se lleva a cabo por medio de otro átomo aceptor final de electrones, estos son los anaerobios obligados.

5.2. La respiración celular

La respiración es un proceso por medio del cual la energía química contenida en la molécula de glucosa producida en fotosíntesis se transforma en energía química que la célula puede utilizar, la molécula de ATP. Todos los seres vivos (animales, plantas y microorganismos) requieren de este tipo de energía. Para llevar a cabo sus actividades celulares. La respiración celular, se puede decir es como un tipo de combustión de los carbohidratos, donde por medio de este proceso, se libera la energía almacenada en la glucosa, para que pueda ser utilizada por la célula. La diferencia entre una simple combustión y la respiración celular es que en esta última la energía se libera por etapas y en forma controlada.

5.3. La mitocondria

Los organelos de la respiración, donde ocurren las reacciones del ciclo del ácido cítrico y la cadena respiratoria, incluyendo la formación de ATP, son las mitocondrias. El ciclo de Krebs se realiza en la matriz y en la membrana interna de las mitocondrias ocurre la cadena de transporte de electrones. Son espacios de reacción celulares separados del citoplasma que las rodea por medio de membranas, tienen un contenido mínimo de ADN producto de su origen ancestral como organismos independientes, además se hallan en ellas un cierto número de ribosomas. El número de mitocondrias por célula es variable y depende de la función o del tipo de metabolismo que ella realice. Las mitocondrias existen en todos los organismos aerobios, mientras que los anaerobios obligados carecen de ellas.

5.4. Etapas de la respiración

La obtención de energía químicamente utilizable ocurre en la mayoría de organismos siguiendo los mismos procesos bioquímicos. La materia prima Hexosa (Glucosa) es degradada aeróbicamente en un proceso enzimático mediante un gran número de reacciones individuales las cuales pueden ser agrupadas así: la Glucólisis, Ciclo de Krebs y la Oxidación Terminal.

5.4.1. Oxidación de la glucosa

La organización de los sistemas vivos permite atrapar esta energía libre, de modo que no se disipe al azar, sino que pueda usarse para hacer el trabajo de la célula.

Aproximadamente el 40% de la energía libre desprendida por la oxidación de la glucosa se conserva en forma de ATP. Fig. 5.1

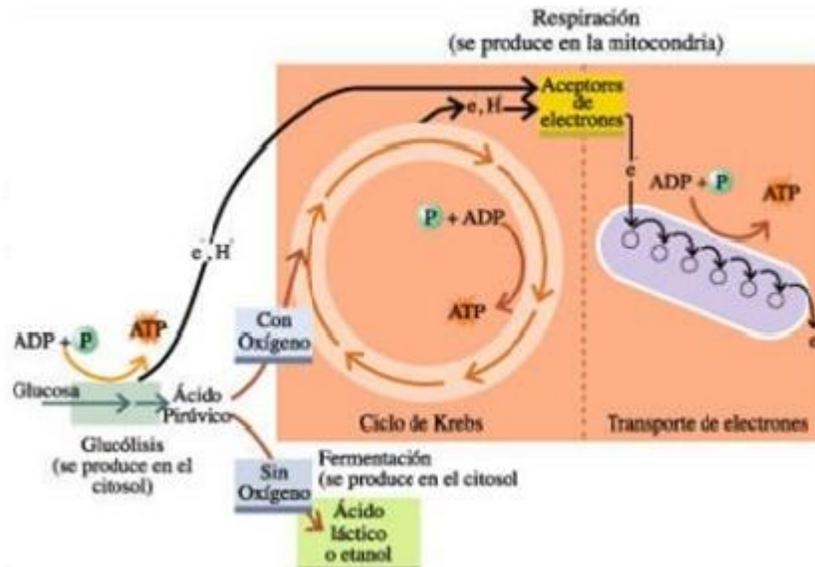


Fig. 5.1: Oxidación de la glucosa.

<https://sites.google.com/site/3ronatfotosintesis/procesos-relacionados-con-la-fotosintesis>

5.4.2. La glucólisis

La glicólisis o lisis de la glucosa es un proceso en el cual una molécula de glucosa de 6 carbonos se escinde en dos moléculas de 3 carbonos de ácido pirúvico, en una serie de nueve reacciones, cada una catalizada por una enzima específica.. Este proceso da como resultado un rendimiento neto de dos moléculas de ATP (a partir de ADP y fosfato inorgánico) y dos moléculas de NADH (a partir de NAD+).

Paso 1: fosforilacion de la glucosa. Para ello el grupo fosfato terminal se transfiere de una molécula de ATP a una de glucosa para formar glucosa-6-fosfato; parte de la energía libre se conserva en el enlace químico que une el fosfato con la molécula de glucosa activándola. Esta reacción es catalizada por la enzima hexoquinasa.

Paso 2: isomerizacion de la glucosa 6 p. El anillo hexagonal característico de la glucosa se transforma en el anillo pentagonal de la fructosa por medio de la enzima Fosfoglucoisomerasa.

Paso 3: Fosforización de la glucosa 6 p. La fructosa-6-fosfato gana un segundo fosfato y produce fructosa -1,6 - difosfato por medio de la enzima Fosfofructoquinasa. Hasta este momento se han convertido dos moléculas de ATP en ADP.

Paso 4: Síntesis de gliceraldehído 3 P. LA molécula de seis carbonos se escinde en dos moléculas de tres carbonos con la enzima Aldosa; formando Dihidroxiacetona fosfato y Gliceraldehído fosfato, éste último es consumido en las siguientes reacciones, mientras que la enzima isomerasa convierte toda la dihidroxiacetona fosfato en gliceraldehído fosfato.

Paso 5: Síntesis del 1-3 difosfogliceraldehído. Las moléculas de gliceraldehído fosfato (2) se oxidan, es decir, pierden los átomos de hidrógeno con sus electrones, y la NAD⁺ se reduce a NADH H⁺. Esta es la primera reacción en la que la célula obtiene energía. El gliceraldehído fosfato pasa a 1,3-Difosfoglicerato con la enzima fosfotriosa deshidrogenasa.

Paso 6: Síntesis de ácido 3 fosfoglicérico. Se libera un fosfato de la molécula de difosfoglicerato y se utiliza para recargar una molécula de ADP con la enzima fosfoglicerato quinasa produciendo ácido 3 - fosfoglicérico. Como esta reacción es altamente exergónica, impulsa todas las reacciones precedentes hacia delante.

Paso 7: Síntesis del ácido 2 fosfoglicérico. El grupo fosfato remanente se transfiere enzimáticamente de la posición tres a la dos con la enzima fosfogliceromutasa.

Paso 8: Síntesis de ácido pirúvico. El fosfato es transferido a una molécula de ADP, formando ATP con la enzima Piruvato quinasa. Produciendo ácido pirúvico.

Resumiendo: para iniciar la secuencia glucolítica es necesaria la energía de los enlaces fosfato de dos moléculas de ATP. Posteriormente se producen dos moléculas de NADH a partir de dos de NAD⁺ y cuatro de ATP a partir de cuatro de ADP: $\text{Glucosa} + 2\text{ATP} + 4\text{ADP} + 2\text{P}_i + 2\text{NAD}^+ \Rightarrow 2 \text{Ácido pirúvico} + 2\text{ADP} + 4\text{ATP} + 2\text{NADH} + 2\text{H}^+ + 2\text{H}_2\text{O}$

De esta forma, una molécula de glucosa se convierte en dos moléculas de ácido pirúvico. La ganancia neta, la energía recuperada, es dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH por molécula de glucosa. Las dos moléculas de ácido pirúvico contienen todavía una gran parte de la energía que se encontraba almacenada en la molécula de glucosa original. La serie de reacciones que constituyen la glucólisis se lleva a cabo virtualmente en todas las células vivas, desde las células procarióticas hasta las células eucarióticas de nuestros propios cuerpos.

5.4.3. Ciclo de krebs

Se inicia a partir del ácido pirúvico quien cede un grupo acetilo a la coenzima A y permite la formación de dióxido de carbono; los electrones pasan a los transportadores de electrones. En cada paso interviene una enzima específica. La coenzima A es el nexo entre la oxidación del ácido pirúvico y el ciclo de Krebs, en este paso se produce una molécula de ATP- En el ciclo completo se producen tres moléculas de NADH y una molécula de FADH₂ que representan la producción de energía.

Se necesitan dos vueltas del ciclo para completar la oxidación de una molécula de glucosa, así, el rendimiento energético total del ciclo de Krebs para una molécula de glucosa es dos moléculas de ATP, seis moléculas de NADH y dos moléculas de FADH. (Fig. 5.2).

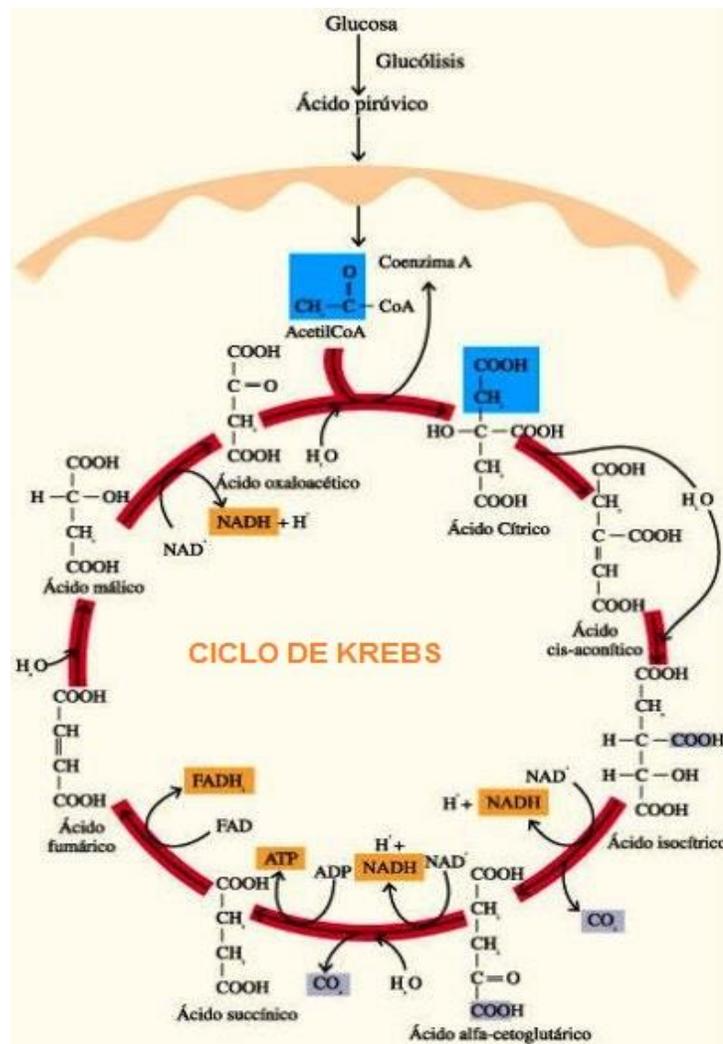


Figura 5.2. Ciclo de Krebs

http://www.fisicanet.com.ar/biologia/metabolismo/ap08_respiracion.php

5.4.4. Transporte terminal de electrones

La etapa final de la respiración es el transporte de electrones, que involucra una cadena de transportadores de electrones y enzimas incluidas en la membrana interna de la mitocondria. A lo largo de esta serie de transportadores de electrones, los electrones de alta energía transportados por el NADH de la glucólisis y por el NADH y el FADH₂ del ciclo de Krebs van hacia abajo hasta el oxígeno. En tres puntos a lo largo de la cadena de transporte de electrones, se desprende energía libre que impulsa el bombeo de protones (iones H⁺) hacia el exterior de la matriz mitocondrial. Esto origina un gradiente electroquímico a través de la membrana interna de la mitocondria.

Cuando los protones pasan a través del complejo de ATP sintetasa, a medida que vuelven a fluir a favor del gradiente electroquímico al interior de la matriz, la energía liberada se utiliza para formar moléculas de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico; este mecanismo, por el cual se lleva a cabo la fosforilación oxidativa, se conoce como acoplamiento quimiosmótico.

En la cadena respiratoria, las moléculas como: flavina mononucleótido (FMN), coenzima Q (CoQ) y los citocromos b, c, a y a₃, son los principales transportadores de electrones; al menos otras nueve moléculas transportadoras funcionan como intermediarias además de las que se han mencionado. (Fig. 5.3).

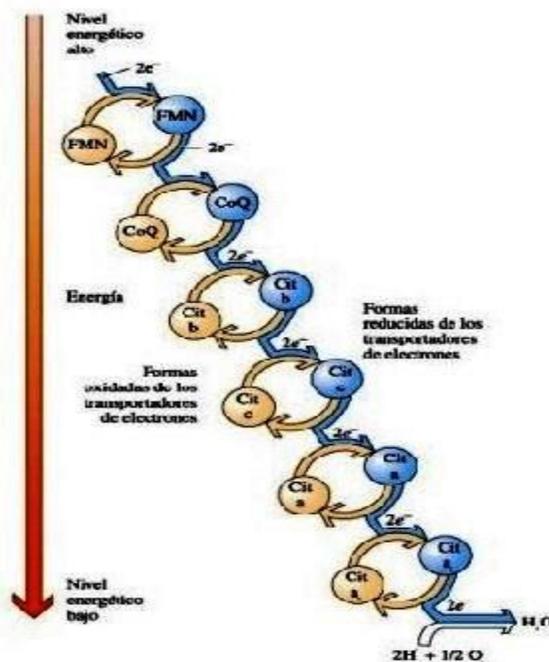


Fig. 5.3: Transporte terminal de electrones.

http://www.fisicanet.com.ar/biologia/metabolismo/ap08_respiracion.php

Los electrones transportados por la NADH entran en la cadena cuando son transferidos a la FMN, que entonces se reduce (azul); casi instantáneamente, el FMN cede los electrones al CoQ. El FMN vuelve así a su forma oxidada (naranja), listo para recibir otro par de electrones, y la CoQ se reduce; CoQ entonces pasa los electrones al siguiente aceptor, y vuelve a su forma oxidada. El proceso se repite en sentido descendente; los electrones, al pasar por la cadena respiratoria, van saltando a niveles energéticos sucesivamente inferiores.

Los electrones que son transportados por el FADH₂ se encuentran en un nivel energético ligeramente inferior que los del NADH; en consecuencia, entran en la cadena de transporte más abajo, a la altura de la CoQ, los electrones finalmente son aceptados por el oxígeno, que se combina con protones (iones hidrógeno) en solución, y forman agua.

De acuerdo con la teoría quimiosmótica, los protones son bombeados hacia afuera de la matriz mitocondrial, a medida que los electrones descienden a lo largo de la cadena de transporte electrónico, que se encuentra en la membrana mitocondrial interna; el movimiento de protones a favor del gradiente electroquímico, a medida que pasan a través del complejo de la ATP sintetasa, suministra la energía por medio de la cual se regenera el ATP a partir del ADP y el fosfato inorgánico. Fig. 5.4

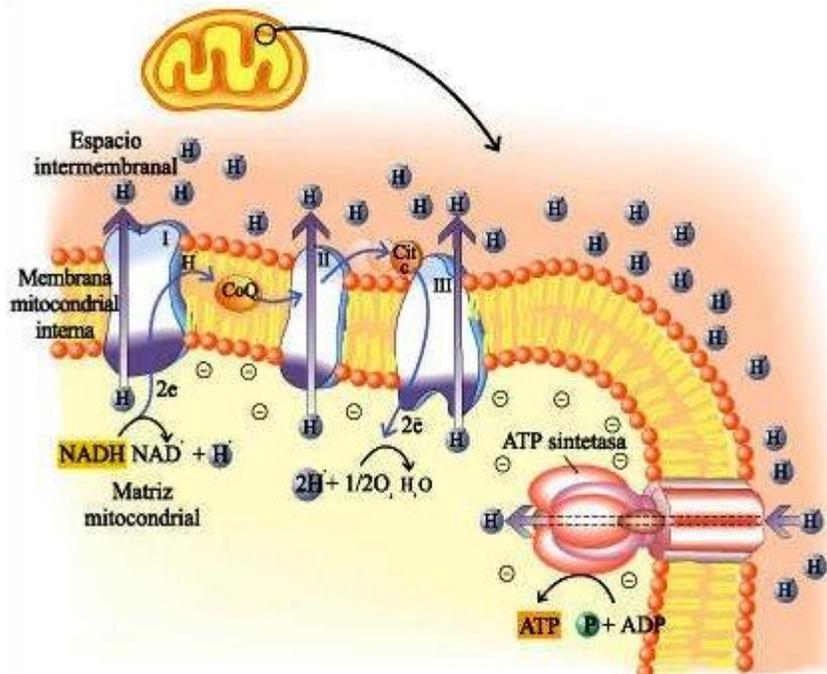


Fig. 5.4: bombardeo de protones en la matriz mitocondrial.
http://www.fisicanet.com.ar/biologia/metabolismo/ap08_respiracion.php

El número exacto de protones bombeados fuera de la matriz, a medida que cada par de electrones desciende a lo largo de esta cadena, aún debe ser determinado, al igual que el número que debe fluir a través de la ATP sintetasa por cada molécula de ATP que se forma; se estima que la membrana interna de una mitocondria, en la célula hepática, tiene más de 10.000 copias de cadenas transportadoras de electrones y complejos de ATP sintetasa.

5.4.5. Vías anaeróbicas

En ausencia de oxígeno, el ácido pirúvico puede seguir una de varias vías llamadas anaeróbicas. El ácido pirúvico puede convertirse en etanol (alcohol etílico) o en uno de varios ácidos orgánicos diferentes, de los cuales el ácido láctico es el más común, el producto de reacción depende del tipo de célula; por ejemplo, las levaduras, presentes como "florescencias" en la epidermis de las uvas, pueden crecer con o sin oxígeno.(Fuente: <http://www.genomasur.com/lecturas/Guia09.htm>).

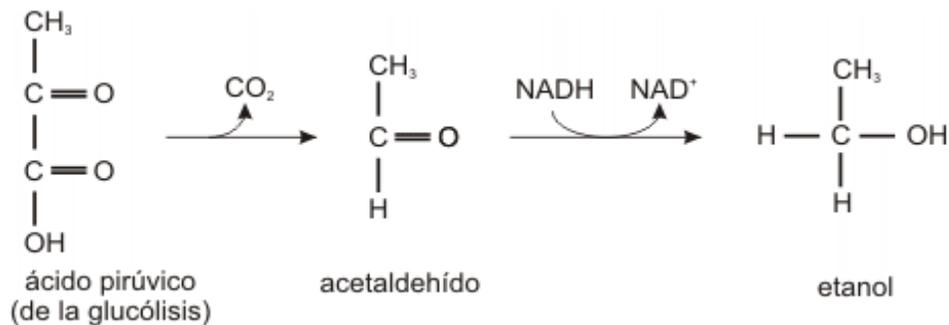


Fig. 5.5: Fermentación alcohólica
<http://www.genomasur.com/lecturas/Guia09.htm>

Cuando los jugos azucarados de las uvas y de otras frutas se extraen y se almacenan en condiciones anaeróbicas, las levaduras transforman el jugo de fruta en vino, convirtiendo la glucosa en etanol; cuando el azúcar se agota, las levaduras dejan de funcionar; en este momento, la concentración de alcohol es entre 12% y 17% dependiendo de la variedad de uvas y de la estación en la cual fueron cosechadas.

El ácido láctico se forma a partir del ácido pirúvico, por acción de una variedad de microorganismos y también por algunas células animales cuando el O₂ es escaso o está ausente. En el curso de esta reacción, el NADH se oxida y el ácido pirúvico se reduce. Las moléculas de NAD⁺ producidas en esta reacción se reciclan en la secuencia glucolítica; sin este reciclado, la glucólisis no puede seguir adelante. La acumulación de ácido láctico da como resultado dolor y fatiga muscular. (Fig. 06)

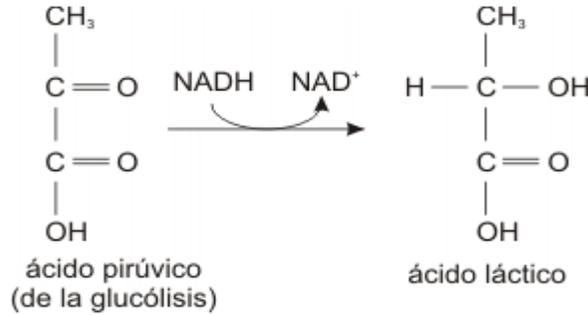


Fig. 5.6: Fermentación láctica.

<http://www.genomasur.com/lecturas/Guia09.htm>).

El ácido láctico se produce en las células musculares de los vertebrados durante ejercicios intensos, como en el caso de una carrera; cuando se corre rápido se aumenta la frecuencia respiratoria, incrementando de este modo el suministro de oxígeno, pero incluso este incremento puede no ser suficiente para satisfacer los requerimientos inmediatos de las células musculares; sin embargo, las células pueden continuar trabajando y acumular lo que se conoce como deuda de oxígeno.

La glucólisis continúa, utilizando la glucosa liberada por el glucógeno almacenado en el músculo, pero el ácido pirúvico resultante no entra en la vía aeróbica de la respiración sino que se convierte en ácido láctico que, a medida que se acumula, disminuye el pH del músculo y reduce la capacidad de las fibras musculares para contraerse, produciendo la sensación de fatiga muscular.

El ácido láctico se difunde en la sangre y es llevado al hígado; posteriormente, cuando el oxígeno es más abundante (como resultado de la inspiración y espiración profunda que siguen al ejercicio intenso) y se reduce la demanda de ATP, el ácido láctico se resintetiza en ácido pirúvico y nuevamente en glucosa o glucógeno.

La conversión de ácido pirúvico en acetil CoA, que ocurre dentro de la mitocondria, produce dos moléculas de NADH por cada molécula de glucosa y rinde, de esta forma, seis moléculas de ATP.

El ciclo de Krebs, que también se desarrolla dentro de la mitocondria, produce dos moléculas de ATP, seis de NADH y dos de FADH₂, o lo que es equivalente, un total de 24 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa.

La producción total a partir de una molécula de glucosa es de máximo de 38 moléculas de ATP.

El cambio de energía libre (DG) que ocurre durante la glucólisis y la respiración es -686 kilocalorías por mol.

Aproximadamente 266 kilocalorías por mol (7 kilocalorías por cada uno de los 38 moles de ATP) han sido capturadas en los enlaces fosfatos de las moléculas de ATP, que equivale a una eficiencia de casi un 40%.

Las moléculas de ATP, una vez formadas, son exportadas a través de la membrana de la mitocondria por un sistema de cotransporte que al mismo tiempo ingresa una molécula de ADP por cada ATP exportado.

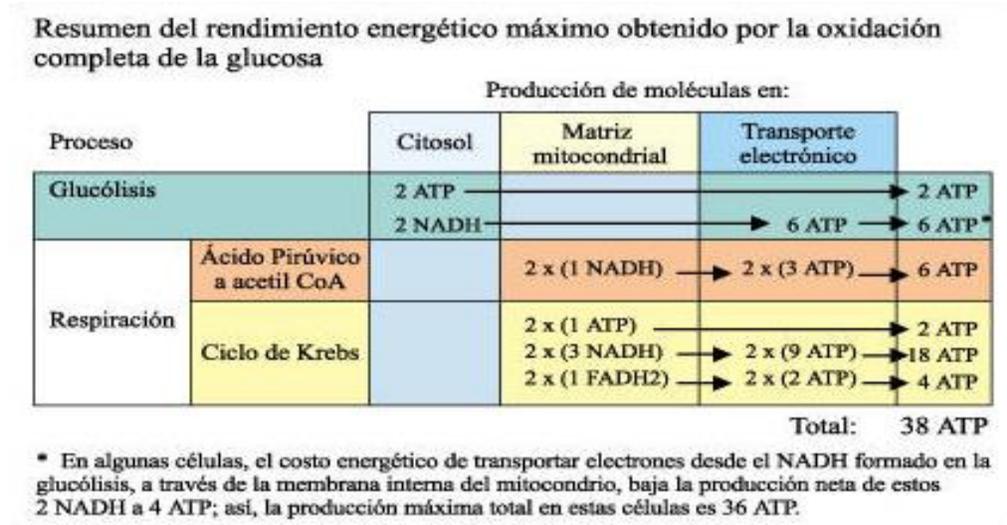


Fig. 5.7: Resumen del rendimiento energético máximo obtenido por la oxidación completa de la glucosa.

<http://www.vi.cl/foro/topic/1071-apuntes-de-biologia-y-quimica-revisado-y-corregido/page-62>

En algunas células, el costo energético de transportar electrones desde el NADH formado en la glucólisis, a través de la membrana interna de la mitocondria, baja la producción neta de estos 2 NADH a 4 ATP; así, la producción máxima total en estas células es 36 ATP. El número exacto de moléculas de ATP formadas depende de cuánta energía del gradiente protónico se utiliza para impulsar otros procesos de transporte mitocondriales y del mecanismo mediante el cual son transportados a la cadena respiratoria los electrones de las moléculas de NADH formados en la glucólisis. Generalmente, casi el 40% de la energía libre producida en la oxidación de la glucosa se retiene en forma de moléculas de ATP recién sintetizadas.

5.4.6. Regulación de la glucólisis y la respiración

Los procesos de oxidación de la glucosa y la respiración aeróbica están finamente regulados de modo que la célula disponga siempre de cantidades adecuadas de ATP; la regulación se

lleva a cabo mediante el control de enzimas que participan en pasos claves de esta vía metabólica.

La glucólisis está sincronizada con las necesidades energéticas de la célula; a través de un mecanismo de retroalimentación; la fosfofructoquinasa es inhibida por altas concentraciones de ATP; el cual, por otra parte, es un inhibidor a través de una interacción alostérica de inhibición del primer paso enzimático del ciclo de Krebs (citrato sintetasa).

Por lo tanto, altas concentraciones de ATP bloquean el proceso oxidativo del acetil CoA que lleva a la producción de NADH y FADH₂; a su vez, la reacción enzimática que lleva a la formación del acetil CoA, sustrato del ciclo de Krebs, está regulada negativamente por la concentración del producto.

Los electrones continúan fluyendo a lo largo de la cadena de transporte de electrones, suministrando energía para crear y mantener el gradiente de protones, solamente si se dispone de ADP para convertirse en ATP; así, la fosforilación oxidativa está regulada por el suministro y la demanda. Cuando los requerimientos energéticos de la célula disminuyen, se usan menos moléculas de ATP, hay menos moléculas de ADP disponibles y el flujo electrónico disminuye.

La regulación enzimática por retroalimentación permite controlar las velocidades de reacción en forma casi instantánea en respuesta a fluctuaciones en el metabolismo, sin embargo, las células tienen otros mecanismos de regulación enzimática a más largo plazo; los cuales involucran a la fosforilación que es llevada a cabo por las quinasas. La fosforilación de enzimas específicas puede activarlas, y así se regulan ciertos procesos metabólicos, además la remoción de grupos fosfato por parte de las enzimas fosfatasas también interviene en la regulación metabólica.

5.4.7. Otras vías catabólicas y anabólicas

La mayoría de los organismos no se alimentan directamente de glucosa, otros alimentos son degradados y convertidos a moléculas que pueden entrar en esta vía central. Los polisacáridos como el almidón, son degradados en sus monosacáridos constituyentes y fosforilados a glucosa-6-fosfato; entrando a la vía glucolítica.

5.5. BIOSÍNTESIS

Dado que muchas sustancias, como las proteínas y los lípidos, pueden degradarse y entrar en la vía central, se puede suponer que es posible el proceso inverso, o sea, que los distintos intermediarios de la glucólisis y del ciclo de Krebs pueden servir como precursores para la biosíntesis; sin embargo, las vías biosintéticas, aunque son semejantes a las catabólicas, se diferencian de ellas porque hay diferentes enzimas que controlan los pasos y hay varios pasos críticos del anabolismo que difieren de los procesos catabólicos. (Fig. 5.8)

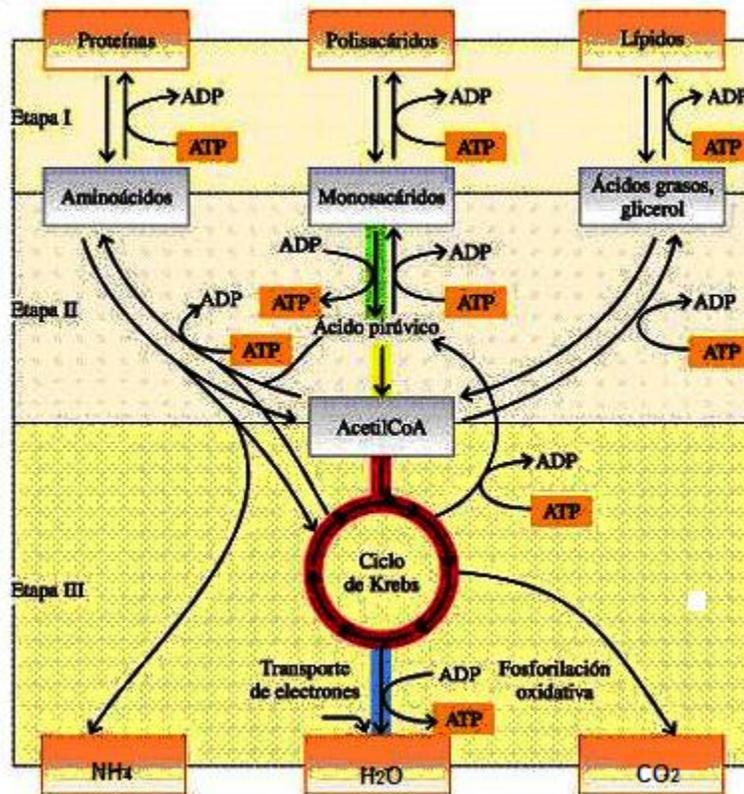


Fig. 5.8: Vías principales del catabolismo y el anabolismo en la célula.

<https://laspimas.wikispaces.com/Anabolismo+y+catabolismo+de+proteinas>

Para que ocurran las reacciones de las vías catabólica y anabólica debe haber un suministro constante de moléculas orgánicas que puedan ser degradadas para producir energía y deben estar presentes moléculas que serán los ladrillos de construcción. Sin el suministro de estas moléculas, las vías metabólicas dejan de funcionar y la vida del organismo finaliza. Las células heterótrofas (incluyendo a las células heterótrofas de los vegetales, tales como las células de las raíces) dependen de fuentes externas, específicamente de células autótrofas, para obtener las moléculas orgánicas que son esenciales para la vida. Las células autótrofas, por el contrario, son capaces de sintetizar monosacáridos a partir de moléculas inorgánicas simples y de una fuente externa de energía. Luego, estos monosacáridos se utilizan no sólo para suministrar energía, sino también para la construcción de una variedad de moléculas orgánicas que se sintetizan en las vías anabólicas.

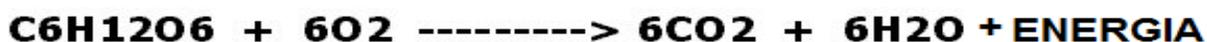
5.6. Respiración a nivel de planta entera

5.6.1. Coeficiente respiratorio

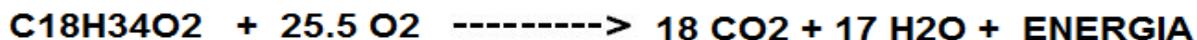
Los flujos metabólicos que convergen en la mitocondria para la síntesis de ATP dan pie a la emisión de dióxido de carbono y al consumo de oxígeno, además de producir agua y calor.

La producción de CO₂ proviene de la oxidación de compuestos de carbono, con generación de electrones que reducen el O₂ para formar H₂O. Tanto la emisión de CO₂ como el consumo de O₂ son parámetros que pueden ser utilizados para medir la tasa de respiración de las plantas. Si se mide simultáneamente el intercambio gaseoso de CO₂ y O₂ se puede calcular el cociente respiratorio (RO), que es la relación entre las moléculas de CO₂ emitidas y las moléculas de O₂ consumidas.

En el caso de la oxidación de la glucosa, el volumen de O₂ consumido es igual al volumen de CO₂ producido, según la siguiente ecuación:



Y el valor de RQ (6 CO₂/6 O₂) es 1.0. Por lo general cuando una planta respira carbohidratos, el valor de RQ se aproxima a la unidad. Si el compuesto oxidado es un ácido graso, como por ejemplo el ácido oleico:



El RQ para esta reacción es de 18 CO₂/25.5 O₂ = 0.71. Si los sustratos respiratorios son ácidos orgánicos, el valor de RQ será mayor que la unidad, porque el grado de oxidación de estos compuestos es mayor que el de los azúcares.

Así, el valor RQ es una medida dependiente del contenido de carbono, hidrógeno y oxígeno que tiene el sustrato respiratorio utilizado. La respiración de la mayor parte de las semillas tiene un RQ < 1 durante la germinación, lo que indica que para producir energía se están utilizando las reservas grasas (compuestos poco oxidados). En las hojas, el valor medio de RQ es 1.05, lo que sugiere que el sustrato respiratorio predominante son los azúcares. El RQ también refleja la actividad de otros procesos metabólicos. Por ejemplo, durante la reducción asimilatoria del nitrato se producen simultáneamente ácidos orgánicos y CO₂ lo que se traduce en un valor de RQ > 1.

Un caso extremo es el de las raíces que forman asociaciones simbióticas para asimilar el nitrógeno atmosférico, cuya respiración tiene valores de RQ en torno a 1.5.

5.6.2. Tasa respiratoria de la planta

En términos generales, un tejido vegetal o una planta respira más cuanto mayor es su demanda energética. Los tejidos, órganos o plantas jóvenes, en pleno crecimiento, experimentan mayores tasas de respiración específica (es decir, expresada por unidad de biomasa) que cuando los mismos tejidos están completamente desarrollados. La alta tasa de respiración específica de tejidos y plantas jóvenes se debe a la gran demanda de esqueletos de carbono para crear las nuevas estructuras vegetales, al reciclaje del poder reductor metabolizado durante su biosíntesis, y a la elevada demanda energética para sostener la tasa de crecimiento vegetativo. A medida que la planta se desarrolla y envejece, esta demanda se reduce, y la tasa de respiración específica también disminuye.

La respiración específica de las semillas en estado de latencia es muy limitada (entre 0.003 y 0.01 μ moles de CO₂ por gramo de peso seco y hora). Durante la imbibición de las semillas, la tasa respiratoria aumenta ligeramente. Durante el crecimiento del embrión, la respiración aumenta enormemente. Para la mayoría de las plantas herbáceas, éste es el estado de desarrollo en el que la respiración específica alcanza valores máximos.

En los tejidos meristemáticos foliares, la respiración puede llegar a consumir hasta un 10% de su biomasa seca durante el período nocturno. La tasa respiratoria por unidad de biomasa de las hojas que se forman a partir del meristemo, se reduce hasta alcanzar un valor constante una vez que la hoja ha llegado su estado de maduración completa. Durante su desarrollo, la respiración foliar puede disminuir en más de un 60%. En este estadio de máximo desarrollo de la hoja, los procesos respiratorios consumen menos del 1.5% de su peso seco durante la noche. Existe gran variabilidad en la tasa de respiración foliar específica entre grupos funcionales de vegetación. Las hojas de las especies agrícolas son las que respiran a mayor velocidad, mientras que las hojas de las coníferas o de las plantas que viven en condiciones de luz muy precarias son las que muestran las tasas de respiración más bajas. Durante la senescencia, la respiración foliar es variable. Por lo general, la respiración disminuye rápidamente al iniciarse la senescencia; sin embargo, en algunos casos se observa un pequeño incremento en la respiración, seguido por una rápida disminución.

La respiración de los tejidos reproductores se ha estudiado poco. Se considera que el ápice o primordio floral puede llegar a respirar casi todo el carbono que recibe de la planta, como en el caso del trigo. Un caso particular entre los tejidos reproductores es el del espádice de las aráceas durante el período de floración.

En estos espádices, la respiración específica (alrededor de 1000 μ mol de CO₂ por gramo de peso seco y hora) es unas cien mil veces mayor que en las semillas, y entre diez y cien veces mayor que en las hojas. La respiración ha sido más estudiada durante el proceso de llenado de las semillas. Por ejemplo, la respiración en los granos de los cereales disminuye durante el proceso de llenado, debido a que los carbohidratos son almacenados en los tejidos de reserva y no se utilizan en los procesos metabólicos. En el de llenado de las semillas de las legumbres, se observa que la respiración está limitada por la disponibilidad de sustrato (hexosas). La respiración llega a valores muy bajos durante el secado de las semillas.

La respiración de frutos jóvenes durante la fase de crecimiento es intensa, aunque disminuye rápidamente antes del proceso de maduración. Ciertos frutos carnosos, como el plátano o la manzana, muestran durante la maduración una respuesta respiratoria conocida como climatérica.

Al inicio de la maduración de los frutos climatéricos, la respiración aumenta de forma muy rápida, coincidiendo con los incrementos en la producción de etileno, que estimula la maduración. Las características organolépticas de los frutos climatéricos se desarrollan durante este período de incremento de la respiración. En los frutos no climatéricos, como es

el caso de los cítricos o de la uva, no se observa un aumento respiratorio durante la maduración, la cual es menos sensible a los niveles de etileno.

La tasa de respiración de las raíces depende de la actividad fotosintética de la planta. Cuanto más alta es la tasa de fotosíntesis, mayor es el aporte de carbohidratos a las partes subterráneas de la planta. De esta manera, la disponibilidad de sustrato es el determinante principal para la respiración de las raíces. Se ha observado que durante la noche, o en períodos en los que la tasa fotosintética es baja, la respiración de las raíces disminuye. La respiración de las raíces también depende del estado de desarrollo de la planta. Tras la germinación de la semilla, las raíces deben crecer rápidamente para sostener la planta y absorber los nutrientes necesarios para el crecimiento. Aunque estas dos funciones se mantienen a lo largo de la vida de la planta, la tasa respiratoria disminuye desde los estados iniciales y pasa a depender del aporte de sustrato. Hacia el final de la vida de la planta, las raíces dejan de crecer, y su tasa respiratoria específica disminuye.

5.6.3. Factores que influyen la tasa respiratoria

La respiración de los distintos órganos vegetales o de la planta entera depende de la edad del tejido o de la planta y de su estado de desarrollo. La respiración de las plantas también está enormemente influida por factores abióticos, como la temperatura, los niveles de oxígeno, la concentración de dióxido de carbono o la disponibilidad de agua y de nutrientes, entre otros.

La tasa respiratoria de una planta que crece en unas condiciones ambientales específicas determina la cantidad de energía utilizable que puede ser invertida en procesos de crecimiento, desarrollo y mantenimiento de la planta. Por tanto, la cantidad de compuestos de carbono destinada a los procesos respiratorios tiene un gran impacto sobre la producción neta de biomasa, y puede desempeñar un papel importante desde el punto de vista económico en la productividad vegetal.

5.6.4. Relación entre la respiración y la temperatura

Uno de los factores abióticos más significativos entre los que afectan a la tasa respiratoria es la temperatura. Independientemente de la tasa absoluta de respiración, los incrementos de la temperatura generan incrementos exponenciales de la respiración.

El efecto de la temperatura sobre la respiración se puede cuantificar a través del coeficiente de temperatura o factor Q_{10} , el cual refleja los cambios en la tasa de respiración por cada 10 °C de cambio en la temperatura a través de la siguiente expresión:

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

Para la mayoría de las plantas y los tejidos, el valor del factor Q_{10} respiratorio varía entre 1.9 y 2.8 cuando la respiración se mide entre 5 y 30 °C. Un valor de Q_{10} respiratorio de 2.0 significa que la tasa de respiración a 20 °C es el doble que la tasa respiratoria medida a 10 °C. Este valor coincide con el valor del factor Q_{10} de la mayor parte de las reacciones enzimáticas. Sin embargo, el valor Q_{10} respiratorio no es constante, y varía sustancialmente con temperaturas extremas.

A temperaturas muy bajas (menores de 5 °C), las membranas de los distintos compartimientos celulares pierden fluidez, lo que hace que el efecto de la temperatura sobre la respiración sea menor ($Q_{10} \approx 1.0$).

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

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

Aparte del factor Q_{10} respiratorio, la temperatura de crecimiento también influye en la respiración vegetal. Al comparar la respiración de plantas adaptadas a regiones climáticas muy dispares, se ha observado que las tasas de respiración específica medidas en condiciones de crecimiento son muy parecidas entre sí. Es decir, la tasa de respiración de la hoja de una planta de climas árticos medida a 4 °C es muy parecida a la tasa de respiración de una hoja de un árbol originario de climas tropicales medida a 30 °C. Esto indica que la respiración mantiene una cierta homeostasis respecto a la temperatura de crecimiento, lo que podría ser un mecanismo de adaptación y aclimatación de las plantas tanto a las variaciones locales del clima como a las distintas regiones climáticas del planeta.

5.6.5. Función del oxígeno en la tasa respiratoria

El oxígeno es el aceptor final de electrones durante el transporte electrónico mitocondrial y, como tal, su disponibilidad en el interior del tejido puede limitar la tasa respiratoria. El contenido de oxígeno en el aire es del 21%, y la concentración de oxígeno en la fase acuosa (como el citoplasma) a 25 °C es de 253 μM . Dado que la constante de Michaelis-Menten (K_m) para el oxígeno de la citocromo c oxidasa y de la oxidasa alternativa es inferior a 10 μM , el oxígeno es el aceptor final de electrones durante el transporte electrónico mitocondrial y, como tal, su disponibilidad en el interior del tejido puede limitar la tasa respiratoria. El contenido de oxígeno en el aire es del 21%, y la concentración de oxígeno en la fase acuosa (como el citoplasma) a 25 °C es de 253 μM . Dado que la constante de Michaelis-Menten (K_m)

para el oxígeno de la citocromo e oxidasa y de la oxidasa alternativa es inferior a 10 μM (lo que indica una alta afinidad), en condiciones normales el oxígeno no limita la respiración. Sin embargo, existen ciertas situaciones en las que el oxígeno podría limitar la tasa respiratoria; por ejemplo, en los tejidos compactos, como frutos o tubérculos con una baja relación superficie/volumen, la difusión del oxígeno hacia las células interiores del tejido es muy lenta respecto a la demanda de oxígeno por parte de las oxidasas respiratorias.

Existen mecanismos de adaptación a los bajos niveles de oxígeno en los tejidos que, con cierta frecuencia, se encuentran en hipoxia o anoxia. Uno de estos mecanismos es la expansión de los espacios intercelulares para formar espacios aéreos o aerénquimas en los tejidos en los que la difusión de oxígeno puede ser limitante. En las raíces, estos aerénquimas pueden llegar a ocupar más de un 45% del volumen total del tejido. Sin embargo, en los tubérculos de patatas, los espacios intercelulares representan menos del 2% del volumen total.

La finalidad de los aerénquimas es absorber el oxígeno del suelo o del aire y favorecer un intercambio gaseoso rápido y más eficiente entre las células que se encuentran alrededor. En condiciones extremas, en las raíces de las plantas que viven en terrenos inundados o pantanosos, como es el caso de los arrozales, el intercambio gaseoso entre el aerénquima de las raíces y el aire exterior se realiza a través de los tallos, donde la conexión raíz-tallo es permeable al dióxido de carbono y al oxígeno. Este mecanismo es común a muchas especies que viven en zonas que siempre están inundadas o que se inundan a menudo. La concentración de oxígeno en los aerénquimas de las raíces en casos como el del arroz puede llegar a mantenerse entre el 10% y el 16%. Además, la estructura de la raíz no facilita que el agua desplace al aire de los aerénquimas por lo que el intercambio gaseoso entre el interior y el exterior de los aerénquimas queda garantizado.

En condiciones naturales, la tolerancia a la anoxia prolongada en este tipo de especies vegetales es mayor cuando la temperatura y la tasa respiratoria son bajas y cuando las raíces o rizomas contienen suficientes reservas de carbono. La formación de aerénquimas es inducida por episodios de anoxia o hipoxia prolongada debido a la acumulación de etileno en las raíces anaeróbicas, lo que provoca la rotura de las células del córtex de la raíz.

Otra adaptación a los bajos niveles de oxígeno es la formación de neumatóforos. Los neumatóforos son raíces que crecen por encima de la superficie del agua, recogiendo oxígeno del aire y difundirlo hacia las raíces que se encuentran sumergidas. Tal es el caso de los mangles, árboles o arbustos leñosos que crecen en los manglares, comunidades vegetales de zonas costeras y pantanosas salobres de clima tropical o subtropical. Otras especies responden a condiciones de anoxia radicular formando raíces adventicias a partir de los tallos. En general, las plantas que no tienen mecanismos para tolerar la anoxia son sensibles a las inundaciones y pueden llegar a morir a causa de asfixia de las raíces, o por acumulación de compuestos derivados de la respiración anaeróbica (fermentación), si la inundación es prolongada.

5.6.6. Influencia del dióxido de carbono en la tasa respiratoria

Cuando las plantas u órganos vegetales son expuestos a atmósferas ricas en dióxido de carbono, la tasa respiratoria puede llegar a reducirse considerablemente. La respiración puede inhibirse cerca de un 50% a los pocos minutos de aumentar la concentración de dióxido de carbono desde los niveles atmosféricos normales (del 0.037%) hasta niveles de entre 1 y 5% en el aire. Otra característica de este efecto rápido y directo del dióxido de carbono sobre la respiración es que se trata de un fenómeno reversible; cuando la concentración de dióxido de carbono disminuye hasta los valores iniciales, la tasa respiratoria también recupera su valor original. Aun cuando el mecanismo inhibitorio del dióxido de carbono no se conoce bien, el fenómeno se aprovecha para la conservación y el almacenamiento de los frutos climatéricos en cámaras antes de su distribución. Al inhibirse la respiración del fruto, cuando el dióxido de carbono es elevado, no se producen ni etileno ni un aumento climatérico de la respiración, de manera que el proceso de maduración del fruto se retrasa considerablemente.

5.7. Los factores ambientales afectan a la actividad de las vías respiratorias mitocondriales

En los últimos años, diversos estudios han mostrado cómo la modificación de los factores ambientales produce cambios en las actividades de las dos vías respiratorias mitocondriales, la vía citocrómica y la vía alternativa. En este sentido, se han observado incrementos en la respiración por la vía alternativa en condiciones de estrés hídrico severo (Ribas-Carbó y cols., *Plant Physiology* 139:446-473, 2005), de limitación nutritiva de fosfato (González-Meler y cols., *Plant Cell and Environment* 24:205-215, 2001), de prolongada exposición a elevadas concentraciones de dióxido de carbono (González-Meler y Taneva, En: *Plant Respiration: From Cell to Ecosystem*, Lambers, H., Ribas-Carbó, M. (eds.), *Advances in Photosynthesis and Respiration Vol 18*, Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 225-240, 2005) Y en la recuperación del estrés por bajas temperaturas o chilling (Ribas-Carbó y cols., *Plant Physiology* 122:199-204, 2000). Estos recientes hallazgos ponen de manifiesto que la respuesta de la respiración frente a los cambios en las condiciones ambientales no debe estudiarse únicamente en relación con la tasa de respiración total, ya que, independientemente de que ésta se vea o no afectada, la contribución relativa de cada una de las vías respiratorias puede cambiar.

5.8. Métodos de estimación de la respiración del tronco de los árboles.

Los factores descritos previamente demuestran que la emisión de CO₂ debe considerarse solo como un indicador de la respiración de los tejidos vivos subyacentes. Midiendo la emisión de CO₂ en troncos, se podría subestimar su respiración y contribución a la respiración total del ecosistema debido al reciclaje de CO₂ y al transporte de CO₂ hacia la parte superior del árbol; pero también se podría sobrestimar la respiración de los troncos y su contribución a la respiración total del ecosistema debido al transporte interno de CO₂

desde las raíces hacia arriba. Teskey y McGuire (2007) observaron que el flujo radial de CO₂ y la respiración en un segmento del tronco no estaban ni siquiera correlacionados.

La desviación entre la emisión de CO₂ y la respiración real dependerá de la resistencia al flujo radial, de la solubilidad en la savia, del transporte axial, y del reciclaje de CO₂ en los tejidos leñosos. Así, las medidas de emisión de CO₂ pueden ser un indicador bastante realista de la respiración cuando la luz que penetra hasta el interior de los troncos es baja (árboles adultos con gruesos ritidomas o en bosques cerrados) y el flujo axial de CO₂ es insignificante (especies o periodos de tiempo con bajas tasas de transpiración; véase por ejemplo Rodríguez-Calcerrada et al. 2014b). Xu et al. (2000) propusieron un sencillo método para estimar la respiración del tronco a partir de la emisión de CO₂, utilizando un equipo portátil de intercambio gaseoso y una cámara para medir flujos de CO₂ en suelos ajustada horizontalmente a un acoplador en el tronco. Esta metodología resulta particularmente útil para medir árboles separados por distancias considerables, sin embargo, es laboriosa y poco exhaustiva cuando lo que se pretende es examinar las variaciones de respiración a lo largo del día. Para este fin, es más adecuado medir la emisión de CO₂ de forma automática con analizadores de gases no portátiles (Kuptz et al. 2011).

Existen métodos alternativos y más avanzados para estimar la respiración. La estimación propuesta por McGuire y Teskey (2004) basada en la medida simultánea de los flujos axiales, radiales y de almacenamiento de CO₂ supone un paso para cuantificar la respiración leñosa con mayor precisión, sobre todo a una escala temporal corta, de horas, en la que los procesos de resistencia radial, reciclaje y transporte axial de CO₂ son más evidentes. Sin embargo, esta estimación implica una metodología compleja, cara e invasiva., además de las técnicas basadas en la medición de la liberación de CO₂, merecen destacarse las técnicas basadas en el consumo de oxígeno (O₂) para estimar la respiración (Angert et al. 2012ab). Angert et al. (2012b) estimaron que la liberación de CO₂ equivalía a 2/3 del consumo de oxígeno, debido al reciclaje y transporte axial del CO₂ respirado. La cuantificación de la composición isotópica del carbono respirado (Ubierna et al. 2009, Kuptz et al. 2011, Maunoury-Danger et al. 2013, Mildner et al. 2014) o del oxígeno consumido (Angert et al. 2012b) por el tronco o por sus componentes con tejidos vivos – cambium, flema y albura –, constituye otro paso más hacia la comprensión del proceso de la respiración leñosa

CAPITULO VI: METABOLISMO VEGETAL

6.1. Metabolismo

Conjunto de reacciones químicas que tienen lugar dentro de las células de los organismos vivos, las cuales transforman energía, conservan su identidad y se reproducen. Todas las formas de vida, desde las algas unicelulares hasta los mamíferos, dependen de la realización simultánea de centenares de reacciones metabólicas reguladas con absoluta precisión, desde el nacimiento y la maduración hasta la muerte. Las células tienen una serie de enzimas o catalizadores específicos que se encargan de activar, controlar y terminar todas estas reacciones, cada una de las cuales está a su vez coordinada con muchas otras que se producen en todo el organismo. (Ver figura 6.1).

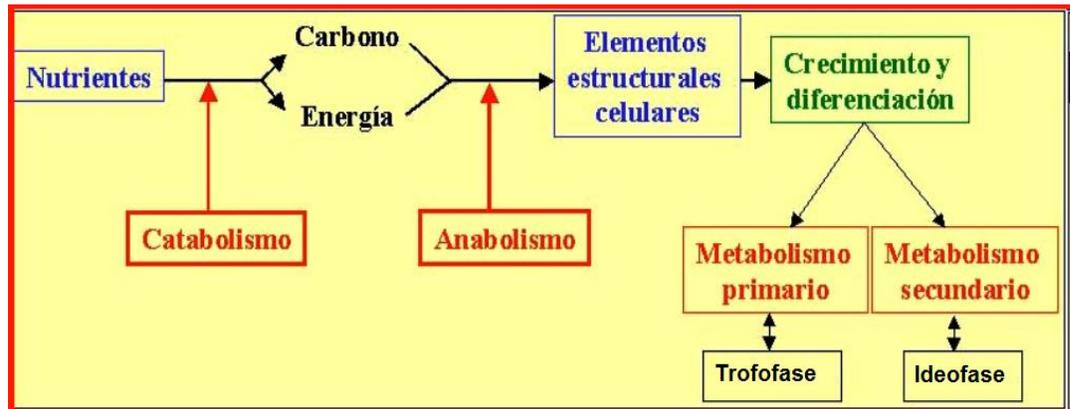


Fig. 6.1: Esquema general del metabolismo

<http://www.unavarra.es/genmic/metabolismo/metab-01.htm>

6.2. Fases del metabolismo

El metabolismo se divide en dos fases principales: el anabolismo y el catabolismo.

El anabolismo es la fase constructiva del metabolismo, en la cual tiene lugar la síntesis de los componentes moleculares de las células tales como los ácidos nucleicos, las proteínas, los polisacáridos y los lípidos a partir de moléculas precursoras de estructura más sencilla y menor tamaño. Este proceso biosintético requiere energía química para poder ser llevado a cabo, es decir, es un proceso endergónico. La construcción de biomoléculas orgánicas altamente hidrogenadas requiere electrones para reducir a sus

precursores relativamente oxidados. En resumen, el anabolismo es un proceso constructivo, reductor y endergónico.

El catabolismo es la fase degradativa del metabolismo, en la cual moléculas orgánicas complejas y relativamente grandes como los polisacáridos o las proteínas se degradan para dar lugar a moléculas de estructura más simple y menor tamaño tales como el ácido láctico, CO₂, agua, amoníaco o urea. Este proceso degradativo va acompañado de la liberación de la energía química inherente a la estructura de las moléculas orgánicas que se degradan; es por lo tanto un proceso exergónico. Muchas reacciones del catabolismo suponen una oxidación, es decir, una pérdida de electrones, de los sustratos orgánicos que se degradan.

En resumen, el catabolismo es un proceso degradativo, oxidante y exergónico. Las rutas metabólicas que forman parte del catabolismo se denominan rutas catabólicas, mientras que las que forman parte del anabolismo se denominan rutas anabólicas. Existen también algunas rutas que, en todo o en parte, son comunes al catabolismo y al anabolismo; reciben el nombre de rutas **anfibólicas**. De lo expuesto podría extraerse la falsa impresión de que catabolismo y anabolismo son procesos que transcurren por separado en el espacio y en el tiempo. En realidad ambos tienen lugar simultáneamente en el citoplasma celular puesto que las células están permanentemente en un proceso de renovación de sus componentes moleculares. Habría que considerar al catabolismo y al anabolismo, más que como fases, como dos "facetas" o "áreas de actividad" de una unidad funcional única que es el metabolismo.

Metabolismo primario

- Se producen en el curso de las reacciones metabólicas anabólicas o catabólicas que tiene lugar durante las fases de crecimiento y que contribuyen a la producción de biomasa o energía por las células.
- Se producen principalmente en la trofofase o fase de crecimiento

Metabolismo secundario

- Se producen por rutas anabólicas especializadas cuando no hay crecimiento.
- Significado evolutivo controvertido por ser imprescindibles.
- Pueden ser una estrategia para mantener en funcionamiento los sistemas metabólicos cuando no hay crecimiento.
- Son indicativos de diferenciación y se producen durante la idiofase de los cultivos.

6.3. Fuentes de energía metabólica

Para no incumplir las dos primeras leyes de la termodinámica, el organismo vivo no puede ni crear ni destruir energía, sólo transformarla de unas formas en otras. Así, la clorofila vegetal, que se encuentra en la base de la red trófica, captura la energía de la

luz solar y la utiliza para alimentar la síntesis de células vegetales vivas a partir de sustancias inorgánicas como dióxido de carbono, agua y amoníaco. Esta energía, en forma de productos de alto contenido energético (hidratos de carbono, grasas y proteínas) es ingerida por los animales herbívoros y por los carnívoros secundarios, para los que constituye la única fuente energética y de compuestos químicos para la construcción de células.

Por tanto, en última instancia, todos los organismos vivos obtienen la energía del Sol. Cuando se reproduce, cada uno, sea una planta verde, un herbívoro o un carnívoro; transmite ciertas instrucciones genéticas sobre la forma de interceptar, transformar y liberar la energía al medio ambiente durante su ciclo vital. Desde el punto de vista termodinámico, el metabolismo abarca los procesos por medio de los cuales las células interceptan químicamente y distribuyen la energía que de forma constante pasa por su organismo. Las células devuelven la energía libre al entrono fundamentalmente en forma de calor.

6.4. Fuentes de materia y energía para el metabolismo.

La maquinaria de transformación energética de las células está formada por biomoléculas Orgánicas. Estas biomoléculas poseen características similares en todas las formas de vida. Sin embargo, existen grandes diferencias entre distintos tipos de células en lo que se refiere a la forma en que obtienen de su entorno el carbono que necesitan para construir los esqueletos de sus biomoléculas constituyentes, así como otros elementos, como el nitrógeno y el azufre, que necesitan incorporar a algunas de ellas. Atendiendo a este criterio podemos distinguir dos tipos de células:

- a. Células autótrofas** (también llamadas litótrofas).- Obtienen el carbono en forma de CO₂ y otros elementos como el nitrógeno y el azufre en forma de sales minerales (nitratos y sulfatos), es decir, toman la materia de su entorno en forma de materia inorgánica y son capaces de transformarla después en materia orgánica. La palabra "autótrofa" significa etimológicamente "que se alimenta por sí misma" aunque quizás sea más adecuada la denominación "litótrofa" ("que se alimenta de piedra") si nos tomamos la licencia poética de llamar "piedra" a la materia inorgánica que estas células toman de su entorno. Las células autótrofas son relativamente autosuficientes ya que no dependen de otras células para alimentarse.
- b. Células heterótrofas** (también llamadas organótrofas).- No pueden utilizar el CO₂ ni las sales minerales, es decir, la materia inorgánica, y por lo tanto deben obtener tanto el carbono como otros elementos en forma de sustancias orgánicas, tales como monosacáridos, aminoácidos, etc., que han sido elaboradas previamente por las células autótrofas, de las cuales dependen para su alimentación. La palabra "heterótrofa" significa etimológicamente "que se alimenta de otros".

Por otro lado, aunque todas las células transforman la energía que extraen de su entorno en energía química de los enlaces de sus biomoléculas constituyentes, existen grandes diferencias entre distintos tipos de células en lo que se refiere a la forma en la que obtienen dicha energía. Atendiendo a este segundo criterio también podemos dividir las células en dos grandes grupos:

- **Células fotótrofas** ("que se alimentan de la luz").- Obtienen la energía que precisan en forma de energía radiante asociada a las radiaciones electromagnéticas, fundamentalmente la luz visible.
- **Células quimiótrofas**.- Obtienen la energía que precisan a partir de reacciones químicas exergónicas, concretamente reacciones redox, en las que determinadas sustancias ceden sus electrones (se oxidan) a otras que tienen tendencia a aceptarlos (reduciéndose así), lo cual conlleva un desprendimiento de energía.

Estas células pueden a su vez subdividirse en aerobias, si utilizan el O₂ como aceptor último de electrones en sus reacciones redox, y anaerobias, si utilizan alguna otra sustancia, generalmente de naturaleza orgánica. Muchas células pueden funcionar de modo aeróbico si hay oxígeno disponible y en modo anaeróbico en caso contrario; se dice que son facultativas. También hay células quimiótrofas que en ningún caso pueden utilizar el oxígeno e incluso resultan intoxicadas por él; se dice que son anaerobias estrictas.

Teniendo en cuenta simultáneamente los dos criterios enunciados podemos clasificar las células vivas en cuatro grandes grupos según sean las fuentes de materia y energía que utilizan para su metabolismo (Tabla 6.1)

Tabla 6.1: Clasificación de las células vivas según fuentes de materia y energía para el metabolismo.

<http://www.bionova.org.es/biocast/tema15.htm>

TIPO DE CÉLULA	FUENTE DE MATERIA	FUENTE DE ENERGÍA
Fotolitótrofas	Materia inorgánica	Luz
Fotoorganótrofas	Materia orgánica	Luz
Quimiolitótrofas	Materia inorgánica	Reacciones redox
Quimioorganótrofas	Materia orgánica	Reacciones redox

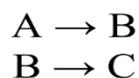
Es pertinente reflexionar sobre el hecho de que las células quimiolitótrofas y quimioorganótrofas utilizan respectivamente la materia inorgánica y la materia orgánica no sólo como materias primas para la construcción de sus biomoléculas sino también como sustancias dadoras de electrones en las reacciones redox mediante las cuales obtienen su energía. El mismo doble papel desempeñan respectivamente la materia inorgánica y la materia orgánica en las células fotolitótrofas y fotoorganótrofas, ya que, como veremos más adelante, éstas células, en realidad, también obtienen su energía a partir de reacciones redox, las cuales, a diferencia de las que tienen lugar en las células quimiótrofas, son endergónicas, por lo que requieren un aporte energético en forma de luz.

La mayor parte de las células vivas son o bien fotolitótrofas (células verdes de las plantas superiores, algas, cianofíceas y bacterias fotosintéticas) o bien quimioorganótrofas (células animales, células de los hongos y la mayor parte de los microorganismos). Sin embargo existe un reducido grupo de microorganismos quimiolitótrofos y fotoorganótrofos que no deben ser considerados meras anécdotas de la naturaleza, ya que algunos de ellos desempeñan importantes papeles en la biosfera (por ejemplo la fijación del nitrógeno atmosférico por algunos microorganismos del suelo).

6.5. Rutas metabólicas.

Los centenares de reacciones químicas que integran el metabolismo no tienen lugar de manera independiente unas de otras, sino que están articuladas en largas secuencias de reacciones consecutivas ligadas entre sí por intermediarios comunes, de manera que el producto de cada reacción resulta ser el sustrato o reactivo de la siguiente. Estas secuencias de reacciones reciben el nombre de rutas metabólicas.

La existencia de un intermediario común entre dos reacciones consecutivas hace posible la transferencia de energía química entre ellas. Por ejemplo en dos reacciones consecutivas tales como:



Parte de la energía química que reside en los enlaces de la sustancia A puede transferirse hasta la sustancia C a través del intermediario común B. Así, sobre la base de este principio del intermediario común, las rutas metabólicas constituyen eficaces medios para transferir la energía química desde aquellas reacciones exergónicas que la liberan hasta aquellas, endergónicas, que la requieren.

Las rutas metabólicas a su vez están organizadas en un complejo entramado en el que unas están conectadas con otras a través de encrucijadas metabólicas, en las cuales hay un metabolito común a dos o más rutas.

6.6. Uso y transferencia de energía

Las reacciones químicas que tienen lugar en los tejidos, sujetos tanto a degradación catabólica como a nueva síntesis anabólica, son exergónicas o endergónicas. Las primeras, propias del catabolismo, liberan energía a partir del sistema de sustancias en reacción; las endergónicas, que ocurren durante el anabolismo, necesitan tomar energía del exterior. Cuando las sustancias que intervienen en una reacción endergónica han absorbido energía, pueden iniciar una reacción exergónica. Las reacciones oxidativas desencadenan reacciones endergónicas dentro de las células. Cuando una reacción química activa otra, se dice que ambas están acopladas. El metabolismo es un conjunto de innumerables reacciones que desprenden o absorben energía, conectadas unas a otras en una compleja red intracelular de interrelaciones.

La energía química se intercambia en todas las células vivas por medio de trifosfato de adenosina o ATP, un compuesto que tiene enlaces fosfato ricos en energía. Las plantas utilizan ATP para transferir energía química desde las fuentes fotosintéticas. Al transferir energía a otras moléculas, el ATP pierde uno o dos de sus grupos fosfato, y se transforma en difosfato de adenosina (ADP) o monofosfato de adenosina (AMP). Las plantas transforman estos dos compuestos de nuevo en ATP a expensas de la energía química generada en las células fotosintéticas a partir de energía solar, mientras que los animales utilizan la energía química producida en las células heterotróficas.

6.7. Regulación del metabolismo

El hecho de que células y tejidos mantengan el equilibrio dinámico durante la vida del organismo demuestra con claridad que los procesos metabólicos están sujetos a un control exacto. Células y tejidos mueren continuamente, pero el metabolismo aporta, en un equilibrio casi perfecto, todos los ingredientes químicos necesarios para reponer y crear células y productos celulares nuevos.

Aunque todavía queda mucho por averiguar sobre los procesos metabólicos, los investigadores están de acuerdo en que las enzimas reguladoras o limitadoras de velocidad son elementos primordiales de estas reacciones. Cada una de estas moléculas enzimáticas, que influyen sobre las rutas metabólicas desde sus primeras etapas, tiene un punto específico o activo que encaja en el sustrato o compuesto sobre el cual actúa la enzima y se forma un producto. La precisión con que las enzimas limitadoras de la velocidad y los sustratos se acoplan para iniciar reacciones específicas impide que las reacciones se produzcan de forma indiscriminada dentro de las células, donde hay un continuo flujo de compuestos químicos muy diversos. Cantidades mínimas de una enzima de este tipo pueden inducir cambios profundos en el metabolismo celular.

El metabolismo, sobre todo en los animales superiores, está también regulado por el sistema nervioso, el páncreas, la glándula pituitaria y las glándulas suprarrenales. Las hormonas que se vierten en el torrente sanguíneo, alcanzan los tejidos diana y en muchos casos modifican la permeabilidad de las membranas celulares; alteran de ese modo las cantidades de sustancias que entran en las células y salen de ellas. Las hormonas, que también afectan al metabolismo vegetal, cambian las rutas metabólicas, para ello modifican los puntos catalíticos de las enzimas limitantes de la velocidad.

6.8. Conexiones energéticas en el metabolismo.

El metabolismo incluye procesos que liberan energía (los procesos exergónicos del catabolismo) y otros que la consumen (los procesos endergónicos del anabolismo). Esta liberación y este consumo de energía no tienen por qué ocurrir al mismo tiempo ni en el mismo lugar de la célula. Por lo tanto debe existir algún mecanismo que almacene esta energía y la transporte desde los lugares en que se libera hasta aquellos en que se consume, es decir, algún tipo de conexión energética entre el catabolismo y el anabolismo.

Dos son los sistemas que universalmente utilizan las células para llevar a cabo este almacenamiento y transporte de energía que conecta el catabolismo con el anabolismo: el sistema ADP/ATP y el sistema de las coenzimas transportadoras de electrones.

6.9. El sistema ADP/ATP.

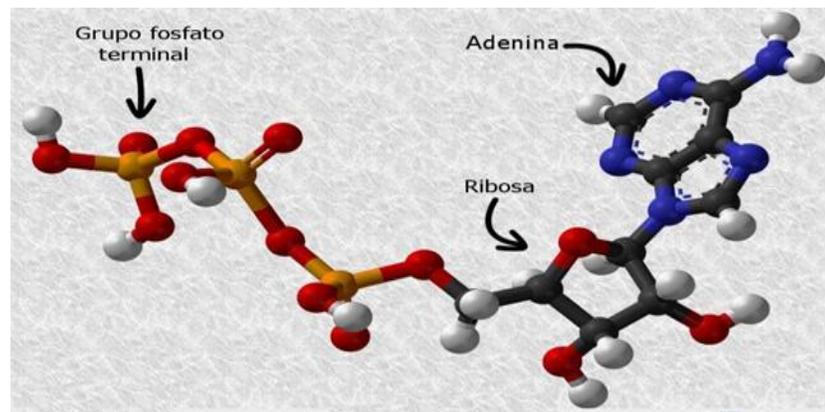


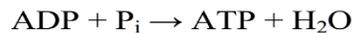
Fig. 6.2. Trifosfato de adenosina (ATP)

<http://www.bionova.org.es/biocast/tema15.htm>

Las células no pueden utilizar el calor como fuente de energía (son esencialmente isoterma), la energía que se desprende en los procesos exergónicos del catabolismo debe ser recuperada y almacenada en alguna otra forma más útil para producir trabajo, tal como la energía química inherente a ciertos enlaces.

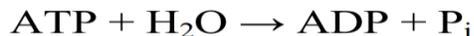
Las células recuperan y almacenan la energía desprendida durante los procesos degradativos del metabolismo en forma de la energía química del enlace fosfato terminal del trifosfato de adenosina (ATP) (Figura 6.2). La particular estructura química de este nucleótido hace que el enlace anhídrido que une sus grupos fosfato segundo y tercero sea un enlace rico en energía, es decir, un enlace que consume una cantidad importante de energía cuando se forma y que libera una cantidad importante de energía cuando se rompe.

La energía desprendida en las reacciones exergónicas del catabolismo se utiliza para formar enlaces fosfato terminales del ATP en un proceso endergónico que se denomina fosforilación y que tiene lugar mediante la reacción



Existen dos mecanismos para acoplar el desprendimiento de energía durante el catabolismo con la síntesis de ATP:

- a. **Fosforilación a nivel de sustrato.**- Se realiza en dos etapas. En la primera se forma un compuesto intermediario con algún enlace rico en energía. En la segunda se utiliza la energía desprendida en la hidrólisis de este compuesto para llevar a cabo la fosforilación. En el estudio de las distintas rutas catabólicas tendremos ocasión de ver varios ejemplos de este proceso.
- b. **Fosforilación acoplada al transporte electrónico.**- El transporte de electrones a través de unas cadenas de transportadores ubicados en la membrana mitocondrial interna o en la membrana tilacoidal de los cloroplastos libera energía, la cual es utilizada por un enzima, la ATP-sintetasa, para fosforilar el ADP a ATP. Si este proceso tiene lugar en la mitocondria se denomina fosforilación oxidativa y si tiene lugar en el cloroplasto fosforilación fotosintética. La energía así almacenada en forma de los enlaces fosfato terminales del ATP puede ahora ser ahora utilizada para impulsar las reacciones endergónicas del anabolismo mediante el acoplamiento de éstas con el proceso exergónico que es la hidrólisis del ATP (Figura 6.3)



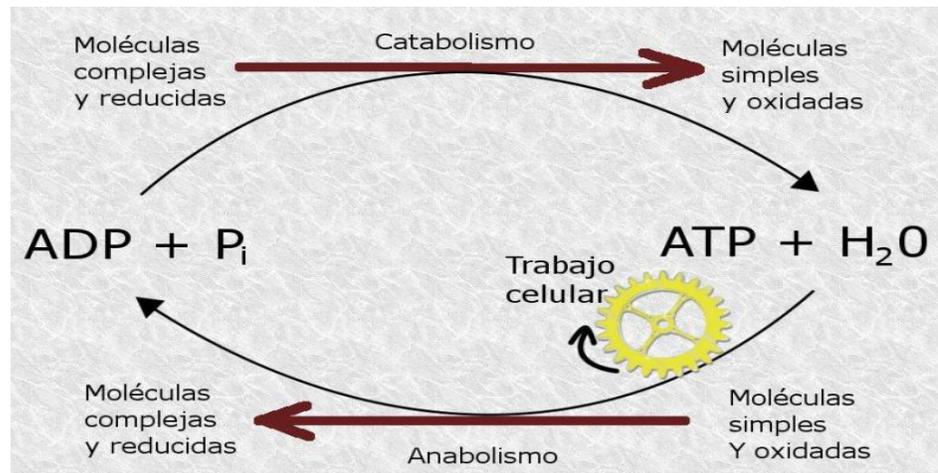


Fig. 6.3. Hidrólisis del ATP

<http://www.bionova.org.es/biocast/tema15.htm>

Este acoplamiento se realiza mediante enzimas que hacen posible la reacción global.

Generalmente el ATP cede en primer lugar su grupo fosfato terminal al sustrato de la reacción para dar lugar a un intermediario fosforilado que a continuación se hidroliza para rendir fosfato inorgánico y el producto de la reacción.

En tal sentido, se deduce que el ATP viene a ser una especie de "moneda energética" de la célula ya que es la molécula que almacena y transporta la energía química desde los procesos que la liberan hasta los que la consumen. Aunque existen otros compuestos cuya hidrólisis libera mucha más energía que la del ATP, el "cuántum" energético inherente a esta molécula parece ser el más adecuado para dosificar la energía de una manera eficaz, atendiendo así al principio de máxima economía que rige el metabolismo celular.

Finalmente, aunque el ATP es con mucho la molécula más utilizada por las células como almacén y transporte de energía, otros nucleótidos trifosfato pueden desempeñar funciones similares, como por ejemplo el UTP en la síntesis de polisacáridos o el GTP en la síntesis de proteínas. El ATP puede ceder su grupo fosfato terminal a diferentes nucleótidos difosfato para obtener los correspondientes nucleótidos trifosfato.

6.10. Coenzimas transportadoras de electrones.

Los electrones constituyen otro eficaz vehículo para canalizar hacia el anabolismo la energía química desprendida en el catabolismo. Como sabemos, muchas reacciones del catabolismo suponen una oxidación de los sustratos orgánicos que se degradan, es

decir, una pérdida de electrones por parte de éstos, mientras que la biosíntesis anabólica de moléculas orgánicas altamente hidrogenadas requiere electrones para reducir a sus precursores relativamente oxidados. Puesto que los procesos que liberan electrones y los que los requieren no tienen por qué suceder simultáneamente ni en el mismo lugar de la célula, debe existir algún mecanismo para transportar dichos electrones entre estos dos tipos de proceso. Este mecanismo está integrado por una serie de coenzimas transportadoras de electrones. Se trata de coenzimas cuya particular estructura química les permite aceptar o ceder electrones, es decir reducirse u oxidarse, de modo reversible.

Existen varias coenzimas transportadoras de electrones. Químicamente todos son nucleótidos que poseen como parte de su estructura alguna de las bases nitrogenadas nicotinamida y flavina, en las cuales reside precisamente su capacidad para aceptar o ceder electrones. Estas bases nitrogenadas, que son diferentes a las que se encuentran habitualmente en los ácidos nucleicos, no pueden ser sintetizadas por la mayoría de los animales superiores, por lo que éstos deben incorporarlas en la dieta en forma de las vitaminas ácido nicotínico y riboflavina respectivamente. En la siguiente tabla se reflejan los coenzimas transportadores más importantes en sus formas oxidada y reducida. Las figuras 6.4 y 6.5 muestran la estructura química de las coenzimas más importantes.

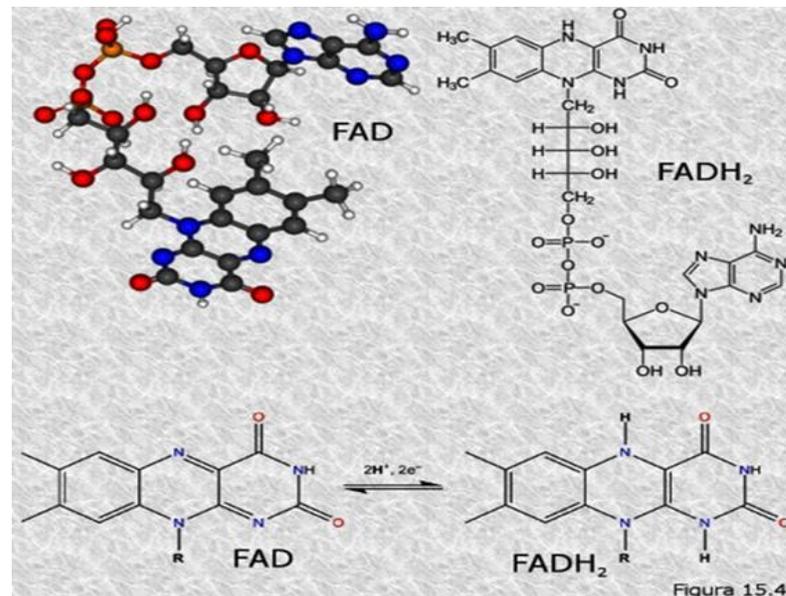


Fig. 6.4: Coenzimas transportadoras de electrones.

<http://www.bionova.org.es/biocast/tema15.htm>

FORMA OXIDADA	FORMA REDUCIDA
NAD ⁺	NADH + H ⁺
NADP ⁺	NADPH + H ⁺
FAD	FADH ₂
FMN	FMN ₂

Fig. 6.5: Coenzimas transportadoras de electrones.
<http://www.bionova.org.es/biocast/tema15.htm>

6.11. Metabolismo de los alimentos

Aunque los tres tipos principales de alimentos (proteínas, hidratos de carbono y grasas), tienen distintas composiciones químicas y siguen rutas bioquímicas independientes, en cierta fase de las reacciones metabólicas todos ellos forman compuestos de carbono. Estos compuestos siguen la misma pauta de reacciones oxidativas que terminan por rendir dióxido de carbono y agua, que se excretan del organismo. Cada etapa está formada por varias reacciones bioquímicas muy complejas y convergentes.

6.11.1. Proteínas

Las proteínas poseen una gran variedad de funciones: pueden actuar como vehículos de transporte, como catalizadores, como elementos estructurales, en los sistemas contráctiles y como elementos nutritivos de reserva. Las proteínas complejas, compuestas por una o varias cadenas polipeptídicas, se absorben en el aparato digestivo y se descomponen por hidrólisis en veinte aminoácidos esenciales, necesarios para el anabolismo celular. Los aminoácidos pueden experimentar nuevas alteraciones químicas que los transforman en compuestos de secreción interna, como hormonas, enzimas digestivas y elementos de protección (anticuerpos). Los aminoácidos que no hacen falta para reponer las células y fluidos orgánicos se catabolizan en dos pasos. El primero es la desaminación oxidativa, que consiste en la separación de la porción de la molécula que contiene nitrógeno, que a continuación se combina con carbono y oxígeno para formar urea, amoníaco y ácido úrico, que son los productos nitrogenados del metabolismo proteico. Después de la desaminación, los aminoácidos experimentan nuevas degradaciones químicas y forman nuevos compuestos que a su vez son catabolizados con frecuencia en rutas bioquímicas comunes a las que se unen compuestos similares derivados del catabolismo de hidratos de carbono y grasas. Los productos finales de estas porciones proteicas son dióxido de carbono y agua.

6.11.2. Hidratos de carbono

Los hidratos de carbono se absorben en el aparato digestivo en forma de azúcares simples, en especial glucosa, el principal combustible de la mayoría de los organismos vivos. Ésta se mantiene en la sangre a concentración aproximadamente constante y se catabolizan con facilidad para satisfacer las necesidades energéticas del organismo. En este proceso, la molécula de glucosa se descompone en compuestos de carbono que se oxidan a dióxido de carbono y agua, y a continuación se excretan. La glucosa que no se utiliza inmediatamente para la producción de energía se almacena en forma de glucógeno en el hígado y los músculos. Cuando estas reservas se colman, la glucosa se convierte en grasa y se deposita en el tejido adiposo. Las plantas también son capaces de almacenar glucosa pero en forma de polímeros, almidón y celulosa.

6.11.3. Grasas

En la digestión, las grasas se hidrolizan o descomponen en glicerina y ácidos grasos. A continuación, éstos se transforman mediante síntesis en triglicéridos, compuestos de colesterol y fosfolípidos, que son grasas combinadas con fósforo que circulan en la sangre. Las grasas pueden sintetizarse en las estructuras del organismo o almacenarse en el tejido adiposo en grandes células especializadas en el almacenamiento de grasa (adipocitos), de las que se toman cuando es necesario. En las fibras del músculo cardíaco se encuentran también pequeñas gotas de grasa que son utilizadas como fuente energética al transformarse en ácidos grasos. Como la glucosa, su catabolismo da lugar a compuestos carbonados que se descomponen en dióxido de carbono y agua.

6.11.4. Vitaminas

Las vitaminas son compuestos orgánicos esenciales para estimular el metabolismo de aminoácidos, hidratos de carbono y grasas en los organismos vivientes. Algunos de tales organismos, en particular las plantas verdes, sintetizan vitaminas, a menudo en cantidades superiores a las que necesitan. Salvo algunas excepciones, los animales no pueden sintetizar estas sustancias, y deben ingerirlas con los alimentos. Se clasifican en hidrosolubles y liposolubles. Ver Nutrición humana.

Errores metabólicos congénitos

Si una enzima falta del organismo a consecuencia de algún defecto hereditario, queda bloqueada la transformación química que debería regular. En consecuencia, hay productos celulares que dejan de sintetizarse o catabolizarse, de modo que se acumula una cantidad excesiva de otro producto metabólico que lesiona los tejidos, o impide que ciertos materiales intracelulares atraviesen la membrana celular.

Aunque el efecto de ciertos errores metabólicos se manifiesta en la primera infancia, otros sólo se observan en la madurez. Algunos de estos errores pueden ser mortales, otros no parecen ejercer ningún efecto nocivo y otros son persistentes. La enfermedad llamada

fenilcetonuria se debe a un error en el metabolismo de los aminoácidos; afecta a los lactantes y determina el bloqueo del metabolismo del aminoácido fenilalanina; los productos metabólicos acumulados (fenilpiruvato) pueden causar un retraso en el desarrollo cerebral normal. La galactosemia es un error del metabolismo de los hidratos de carbono que consiste en la ausencia de la enzima necesaria para que la galactosa se transforme en glucosa; la consiguiente incapacidad para metabolizar los azúcares de la leche determina la acumulación de galactosa en la sangre, lo que puede lesionar el cerebro y el hígado, y favorecer la formación de cataratas y el retraso mental.

6.11.5. Enzimas

Los enzimas son proteínas que catalizan reacciones químicas en los seres vivos. Los enzimas son catalizadores, es decir, sustancias que, sin consumirse en una reacción, aumentan notablemente su velocidad. No hacen factibles las reacciones imposibles, sino que solamente aceleran las que espontáneamente podrían producirse. Ello hace posible que en condiciones fisiológicas tengan lugar reacciones que sin catalizador requerirían condiciones extremas de presión, temperatura o pH.

A. Aspectos generales sobre los enzimas. Prácticamente todas las reacciones químicas que tienen lugar en los seres vivos están catalizadas por enzimas. Los enzimas son **catalizadores específicos**: cada enzima cataliza un solo tipo de reacción, y casi siempre actúa sobre un único sustrato o sobre un grupo muy reducido de ellos. En una reacción catalizada por un enzima:

1. La sustancia sobre la que actúa el enzima se llama **sustrato**.
2. El sustrato se une a una región concreta del enzima, llamado **centro activo**. El centro activo comprende (1) un sitio de unión formado por los aminoácidos que están en contacto directo con el sustrato y (2) un sitio catalítico, formado por los aminoácidos directamente implicados en el mecanismo de la reacción

Una vez formados los **productos** el enzima puede comenzar un nuevo ciclo de reacción

Los enzimas, a diferencia de los catalizadores inorgánicos catalizan reacciones específicas. Sin embargo hay **distintos grados de especificidad**. El enzima sacarasa es **muy específico**: rompe el enlace α -glucosídico de la sacarosa o de compuestos muy similares. Así, para el enzima sacarasa, la sacarosa es su **sustrato natural**, mientras que la maltosa y la isomaltosa son **sustratos análogos**. El enzima actúa con máxima eficacia sobre el sustrato natural y con menor eficacia sobre los sustratos análogos. Entre los **enzimas poco específicos** están las proteasas digestivas como la quimotripsina, que rompe los enlaces amida de proteínas y péptidos de muy diverso tipo.

B. Propiedades de los enzimas

Las propiedades de los enzimas derivan del hecho de ser proteínas y de actuar como catalizadores. Como proteínas, poseen una conformación natural más estable que las

demás conformaciones posibles. Así, **cambios en la conformación** suelen ir asociados en **cambios en la actividad** catalítica. Los factores que influyen de manera más directa sobre la actividad de un enzima son:

- pH
- temperatura
- cofactores

C. Efecto del pH sobre la actividad enzimática

Los enzimas poseen grupos químicos ionizables (carboxilos $-\text{COOH}$; amino $-\text{NH}_2$; tiol $-\text{SH}$; imidazol, etc.) en las cadenas laterales de sus aminoácidos. Según el pH del medio, estos grupos pueden tener carga eléctrica positiva, negativa o neutra. Como la conformación de las proteínas depende, en parte, de sus cargas eléctricas, habrá un pH en el cual la conformación será la más adecuada para la actividad catalítica. Este es el llamado **pH óptimo**.

La mayoría de los enzimas son muy sensibles a los cambios de pH. Desviaciones de pocas décimas por encima o por debajo del pH óptimo pueden afectar drásticamente su actividad. Así, la pepsina gástrica tiene un pH óptimo de 2, la ureasa lo tiene a pH 7 y la arginasa lo tiene a pH 10 (Figura de la izquierda). Como ligeros cambios del pH pueden provocar la desnaturalización de la proteína, los seres vivos han desarrollado sistemas más o menos complejos para mantener estable el pH intracelular: Los **amortiguadores fisiológicos**.

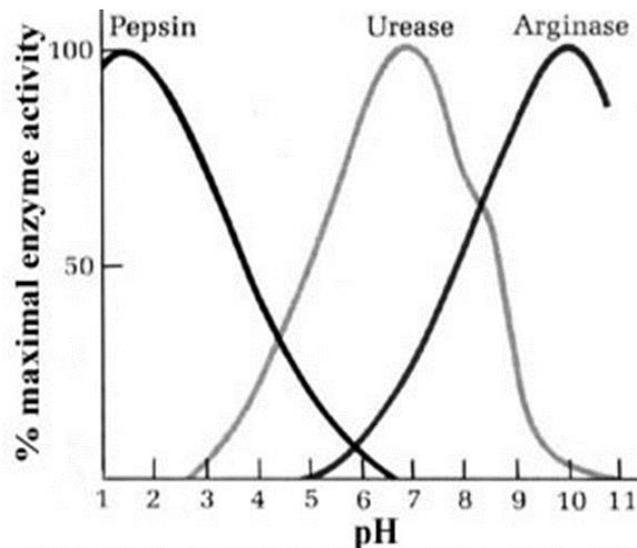


Fig. 05: Efecto del pH sobre la actividad enzimática

D. Efecto de la temperatura sobre la actividad enzimática

En general, los aumentos de temperatura aceleran las reacciones químicas: por cada 10°C de incremento, la velocidad de reacción se duplica. Las reacciones catalizadas por enzimas siguen esta ley general. Sin embargo, al ser proteínas, a partir de cierta temperatura, se empiezan a desnaturalizar por el calor. La temperatura a la cual la actividad catalítica es máxima se llama **temperatura óptima** (Figura de la derecha). Por encima de esta temperatura, el aumento de velocidad de la reacción debido a la temperatura es contrarrestado por la pérdida de actividad catalítica debida a la desnaturalización térmica, y la actividad enzimática decrece rápidamente hasta anularse.

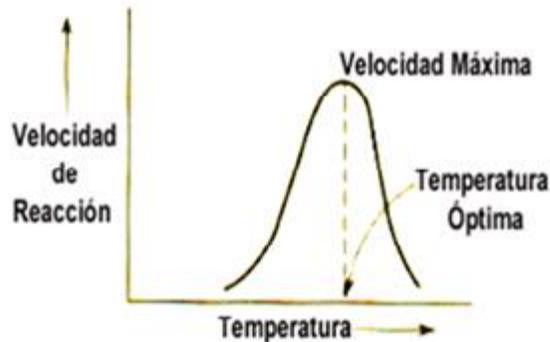


Fig. 06. Efecto de la temperatura sobre la actividad enzimática

E. Efecto de los cofactores sobre la actividad enzimática

A veces, un enzima requiere para su función la presencia de sustancias no proteicas que colaboran en la catálisis: los **cofactores**. Los cofactores pueden ser iones inorgánicos como el Fe^{++} , Mg^{++} , Mn^{++} , Zn^{++} etc. Casi un tercio de los enzimas conocidos requieren cofactores. Cuando el cofactor es una molécula orgánica se llama **coenzima**. Muchos de estas coenzimas se sintetizan a partir de vitaminas. En la figura inferior podemos observar una molécula de **hemoglobina** (proteína que transporta oxígeno) y su coenzima (el grupo hemo). Cuando los cofactores y las coenzimas se encuentran unidos covalentemente al enzima se llaman **grupos prostéticos**. La forma catalíticamente activa del enzima, es decir, el enzima unido a su grupo prostético, se llama holoenzima. La parte proteica de un holoenzima (inactiva) se llama apoenzima, de forma que: Desde el punto de vista químico, las enzimas están formadas de carbono (C), Hidrógeno (H), oxígeno (O), Nitrógeno (Ni), y Azufre (S) combinados, pero siempre con peso molecular bastante elevado y común propiedades catálicas específicas. Su importancia es tal que puede considerarse la vida como un "orden sistemático de enzimas funcionales". Cuando este orden y su sistema funcional son alterados de algún modo, cada organismo sufre más o menos gravemente y el trastorno puede ser motivado tanto por la falta de acción como por un exceso de actividad de enzima.

F. Características de las enzimas

Las enzimas son catalizadores de naturaleza proteínica que regulan la velocidad a la cual se realizan los procesos fisiológicos, producidos por los organismos vivos. En consecuencia, las deficiencias en la función enzimática causan patologías.

Las enzimas, en los sistemas biológicos constituyen las bases de las complejas y variadas reacciones que caracterizan los fenómenos vitales. La fijación de la energía solar y la síntesis de sustancias alimenticias llevadas a cabo por los vegetales dependen de las enzimas presentes en las plantas. Los animales, a su vez, están dotados de las enzimas que les permiten aprovechar los alimentos con fines energéticos o estructurales; las funciones del interno y de la vida de relación, como la locomoción, la excitabilidad, la irritabilidad, la división celular, la reproducción, etc. Están regidas por la actividad de innumerables enzimas responsables de que las reacciones se lleven a cabo en condiciones favorables para el individuo, sin liberaciones bruscas de energía a temperaturas fijas en un medio de pH, concentración salina, etc.; prácticamente constante.

A diferencia de un catalizador inorgánico que interviene en numerosas reacciones las enzimas producidas por los organismos vivos habitualmente solo catalizan un tipo de reacción o solo una reacción determinada; la especificidad de las enzimas es tan marcada que en general actúan exclusivamente sobre sustancias que tienen una configuración precisa; por ejemplo, si solo atacan a los aminoácidos que tienen su carbono α , asimétrico, con estructura L-, no muestran la menor actividad sobre formas idénticas de dichos aminoácidos, pero que sean del tipo D.

En los sistemas biológicos se llevan a cabo diversas reacciones a partir de la misma sustancia; por ejemplo algunos microorganismos convierten la glucosa en alcohol y bióxido de carbono, al paso que otros gérmenes la convierten en ácido láctico o ácido pirúvico o acetaldehído. Esto quiere decir que la glucosa puede descomponerse en distintos productos y aunque todas las posibilidades son teóricas y prácticamente posibles la presencia de ciertas enzimas favorece uno de los caminos que llevan a la acumulación de determinados compuestos.

Las enzimas, por lo tanto, se consideran como catalizadores altamente específicos que:

- Modifican la velocidad de los cambios promovidos por ellas
- Determinan que sustancias particulares, de preferencia a otras distintas son las que van a sufrir los cambios.
- Impulsan dentro de los distintos cambios posibles que pueda seguir una sustancia, cual de ellos en especial, será el utilizado.

Las enzimas representan las sustancias encargadas de graduar la velocidad de una reacción determinada en el interior de las células; como en las diversas células se realizan infinidad de reacciones, ya que en una de ellas se encuentran varios miles de sustancias, se deduce, también, la presencia de varios miles de enzimas. Es posible, por lo tanto, que

la mayor parte de esta estructura proteínica celular esté formada por enzimas, encargadas de las diversas funciones de síntesis, degradación, oxidación, etc. características de la actividad vital de los distintos organismos.

G. La estructura enzimática

Por su estructura y composición química puede afirmarse que el origen de las enzimas esta vinculando al origen de las sustancias proteicas. Al hablar del origen de la vida se ha citado el éxito de los experimentos realizados en el laboratorio para la producción de aminoácidos; estos aminoácidos son los que precisamente constituyen la base del edificio proteico. También en el laboratorio se ha intentado la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos.

La sede de las enzimas es el citoplasma. Los cloroplastos vegetales contienen una amplia gama enzimas encargadas de la función clorofílica, proceso que a través de reacciones químicas complejas y encadenadas transforman compuestos inorgánicos, como el agua, y el anhídrido carbónico, en sustancias complejas adecuadas para ser entre otras cosas el alimento fundamental de los animales.

En las mitocondrias existe un sistema de transporte de electrones que determinan importantes fenómenos de oxidorreducción, durante los cuales se forman notables cantidades de ATP, que es un compuesto altamente energético del que depende la mayor parte de metabolismo, y coma, por tanto el trabajo de las células; en las mitocondrias se produce el metabolismo enzimático de los ácidos grasos, los cuales son en parte elaborados también en el citoplasma.

En los ribosomas tiene lugar concretamente todas las síntesis de las sustancias proteicas, mientras que en los lisosomas se producen enzimas hidrolíticos cuya misión escindir, con la intervención del agua, moléculas grandes en otras menores, que pueden a su vez ser utilizadas por las células; en cambio, las enzimas glucolíticos están difundidos en el citoplasma.

H. Naturaleza química de las enzimas

Existen numerosas razones para afirmar que las enzimas son proteínas. Las más importantes son las siguientes:

- a. El análisis de las enzimas obtenidas en forma más pura, cristalizada, demuestra que son proteínas.
- b. Las enzimas son inactivadas a altas temperaturas y, en general, la cinética de la desnaturalización térmica de las enzimas da resultados muy parecidos a los de la desnaturalización térmica de las proteínas; por ejemplo el Q_{10} de la mayoría de las reacciones químicas es de 2 a 3, y, en el caso de las enzimas, a temperaturas elevadas, alrededor de 60 a 70 °C, la actividad neta aumenta varios cientos, como sucede con la velocidad de la desnaturalización térmica de las proteínas.

- c. Las enzimas son activadas en zonas muy restringidas de pH, y presenta un punto óptimo de pH donde su actividad es mayor. Las proteínas en su punto isoeléctrico, muestran propiedades parecidas desde el punto de vista de viscosidad, solubilidad, difusión, etc., que resulta del todo similares a las propiedades de este tipo que muestran las enzimas.
- d. Todos los agentes que desnaturalizan a las proteínas también destruyen o inactivan a las enzimas, ya sea el calor, los ácidos fuertes, o los metales pesados que pueden combinarse con ellas.
- e. Los problemas de solubilidad y de precipitación son comunes a las proteínas y las enzimas; en general, son solubles en agua o soluciones salinas, insolubles en alcohol, precipitan con determinadas concentraciones de sales neutras, etc.

I. Composición química de las enzimas

Los conocimientos sobre la composición química de las enzimas constituyeron materia de numerosas controversias hasta 1926, cuando J.B Sumner (1887-1955) consiguió cristalizar la ureasa, enzima que transforma la urea en anhídrido carbónico y amoníaco, y demostrar que era una sustancia proteica.

A, partir de entonces fueron aisladas otras enzimas en forma pura, cristalina, y el análisis demostraba siempre la presencia de una proteína, simple o conjugada. Cuando los analizó químicos demuestran que la enzima es una proteína conjugada, pueden distinguirse en dos partes bien diferenciadas:

- El grupo prostético (Coenzima)
- La proteína (Apoenzima)

En algunas enzimas oxidantes fue observada la presencia de la promoproteínas, en las cuales el grupo prostético está representado por un compuesto que contiene Fe y otro elemento, el cual desempeña un papel importante en la combinación de la proteína con el sustrato; otras veces este grupo prostético es derivada de vitaminas (como la vitamina B); 4en muchos casos resulta fácil de separar de la molécula proteica. No obstante una vez separadas, las dos unidades no muestran actividad enzimático; por tanto el grupo proteico (coenzima) y el grupo proteico (apoenzima) han de estar íntimamente ligados entre si para ser operativos. Por consiguiente, de las enzimas pueden distinguirse los formados por:

- Solo proteínas, que difieren entre si por la secuencia con que los aminoácidos están combinados, como la ureasa y las enzimas digestivas (la pepsina y la tripsina)
- Los conjugados, separados en dos entidades químicas bien definidas: la coenzima y la apoenzima.

Después del descubrimiento de Sumner, el número de enzimas y el estudio de sus actividades químicas proporcionaron un notable impulso en la enzimología, y la gran cantidad de las enzimas que rápidamente se acumulaban determinaron la necesidad de utilizar una clasificación o nomenclatura para evitar errores y facilitar la comprensión de futuros investigadores.

J. Nomenclatura y clasificación de las enzimas

Cien años atrás solo se conocían enzimas, muchas de estas, catalizaban la hidrólisis de enlaces covalentes. Algunas enzimas, de manera especial las que fueron descubiertas en un principio, recibieron nombres ligados mas bien a su sitio de procedencia anatómica que no siguen ninguna regla ni sistema; tal es el caso de la ptialina de la saliva, que ataca al almidón de la pepsina del estómago y de la tripsina del páncreas, que atacan proteínas; de la renina, que cuagula la leche; de la papaina, enzima proteolítica que se encuentra en la papaya y de las catepsinas, también proteasas, que se encuentran en las células. Las enzimas relacionadas con la coagulación de la sangre, como son la trombina, la plasmina, el plasminógeno, etc. reciben también nombres sistematizados.

Al descubrir nuevas enzimas y proceder a su caracterización estricta se aplicaron reglas de nomenclatura basadas en el nombre del sustrato atacado, o en el tipo general de sustrato, o en la reacción catalizada y se ha añadido convencionalmente, la terminación -asa. Por ejemplo: las lipasas (hidrolizan lípidos o grasas), las amilasas (hidrolizan almidón), las proteasas (hidrolizan proteínas), las esterases (basado en la unión general de tipo éster presentes en muchas sustancias), colesterol esterasa (si la esterasa es específica de los ésteres de colesterol) y acetilcolina esterasa (si la estersa de la acetilcolina). Otros ejemplos: Las fosfatasas son enzimas que atacan las uniones éster, pero en este caso, toman su nombre del grupo vecino a la unión que van a atacar, de manera que se denominan fosfatasas (cuando quitan una molécula de monofosfato), pirofosfatasas (cuando quitan el ácido fosfórico como ésteres dobles (pirofosfatos), o triples, etc.) De la misma manera, las carbohidrasas se denominan así genericamente, pero pueden comprender enzimas con nombres proveniente del sustrato particular sobre el que actúan como la amilasa que ataca al almidón y la celulasa que actúa sobre la celulosa y, en otras ocasiones, se denominan de acuerdo con la unión atacada, como la α -glucosidasa que actúa sobre las uniones α -glucosídicas. Los ejemplos se pueden extender a todos los terrenos de la actividad enzimática, como en las enzimas proteolíticas, las fosforilasas, las nucleasas, etc.

Esta manera de llamarlas, se demostró que era inadecuada porque al descubrirse varias enzimas, notaron que varias enzimas catalizaban reacciones diferentes del mismo sustrato, por ejemplo, oxidación o reducción de la función alcohol de un azúcar.

Aunque el sufijo -asa continúa en uso; actualmente, al nombrar a las enzimas, se enfatiza el tipo de reacción catalizada. Por ejemplo: las hidrogenasas catalizan la eliminación de hidrogeno y las transferasas, reacciones de transferencia de grupo. Con el descubrimiento de más y más enzimas, surgieron ambigüedades y con frecuencia no estaba claro cuál era la enzima que un investigador deseaba estudiar. Para remediar esta deficiencia, la Comisión para el estudio de las enzimas, que constituye con respecto a los sistemas anteriores un punto de vista más uniforme, preciso y descriptivo; está formada por la Unión Internacional de Bioquímica (IUB) adopto, en 1964, un sistema complejo pero inequívoco de la nomenclatura enzimática basado en el mecanismo de reacción.

El sistema se basa en la reacción química catalizada que es la propiedad específica que caracteriza a cada enzima las cuales se agrupan en clases, porque catalizan procesos semejantes, y en subclases que especifican con mayor exactitud la reacción particular considerada. En general, las enzimas reciben un nombre de acuerdo con el sustrato o los sustratos que participan en la reacción seguido por el tipo de reacción catalizada y, por fin, la terminación -asa. A menudo los nombres así obtenidos resultan largos y complejos, por lo que es muy difícil que en la práctica se pueda excluir el uso de los nombres triviales, consagrados por la costumbre. Sin embargo, con fines de sistematización, se reconoce la necesidad de aceptar el nuevo sistema.

Aunque su claridad y carencia de ambigüedad recomiendan al sistema de nomenclatura IUB para trabajos de investigación, nombres más ambiguos, pero básicamente más cortos persisten en libros de texto y en el laboratorio clínico. Por esta razón, a continuación solo se presenta principios generales del sistema IUB:

1. Las reacciones y las enzimas que las catalizan se dividen en 6 clases principales, cada una con 4 a 13 subclases.
2. El nombre de la enzima tiene 2 partes: la primera es el nombre del o los sustratos; la segunda, con terminación -asa, indica el tipo de reacción catalizada.
3. Información adicional, si es necesario aclarar la reacción, puede seguir el parentesis. Por ejemplo: la enzima que cataliza $L\text{-malato} + \text{NAD}^{\ominus} = \text{piruvato} + \text{CO}_2 + \text{NADH} + \text{H}^{\oplus}$, se denomina como 1.1.1.37 L-malato:NAD⁺ oxidorreductasa (descarboxilante).
4. Cada enzima tiene un número clave (E.C.) que caracteriza al tipo de reacción según la clase (primer dígito), subclase (segundo dígito) y subclase (tercer dígito). El cuarto dígito es para la enzima específica. Así, E.C. 2.7.1.1 denota la clase 2 (una transferasa), subclase 7 (transferencia de fosfato), sub-clase 1 (una función alcohol como aceptor de fosfato). El último dígito denota a la enzima hexocinasa o ATP: D-hexosa-6-fosforotransferasa, enzima que cataliza la transferencia de fosfato desde el ATP al grupo hidroxilo de carbono 6 de la glucosa.

Al final de sus trabajos, clasifiqué las enzimas en seis grupos principales, correspondientes por sus términos a las acciones que cada enzima ejerce sobre el sustrato. Estos grupos se subdividen en otros, según el tipo de sustrato y los átomos concretos que son sensibles a sus acciones. Estos seis grupos son los siguientes:

1. Oxidoreductasas
 2. Transferasas
 3. Hidrolasas
 4. Isomerasas
 5. Liasas
1. Oxido-reductasas: Son las enzimas relacionadas con las oxidaciones y las reducciones biológicas que intervienen de modo fundamental en los procesos de respiración y fermentación. Las oxidoreductasas son importantes a nivel de algunas cadenas metabólicas, como la escisión enzimática de la glucosa, fabricando también el ATP,

verdadero almacén de energía. Extrayendo dos átomos de hidrógeno, catalizan las oxidaciones de muchas moléculas orgánicas presentes en el protoplasma; los átomos de hidrógeno tomados del sustrato son cedidos a algún captor.

En esta clase se encuentran las siguientes subclases principales: Deshidrogenasas y oxidasas. Son más de un centenar de enzimas en cuyos sistemas actúan como donadores, alcoholes, oxácidos aldehídos, cetonas, aminoácidos, DPNH₂, TPNH₂, y muchos otros compuestos y, como receptores, las propias coenzimas DPN y TPN, citocromos, O₂, etc.

2. Las Transferasas: Estas enzimas catalizan la transferencia de una parte de la molécula (dadora) a otra (aceptora). Su clasificación se basa en la naturaleza química del sustrato atacado y en la del aceptor. También este grupo de enzimas actúan sobre los sustratos mas diversos, transfiriendo grupos metilo, aldehído, glucosilo, amina, sulfató, sulfúrico, etc.
3. Las Hidrolasas: Esta clase de enzimas actúan normalmente sobre las grandes moléculas del protoplasma, como son la de glicógeno, las grasas y las proteínas. La acción catalítica se expresa en la escisión de los enlaces entre átomos de carbono y nitrógeno (C-Ni) o carbono oxígeno (C-O); Simultáneamente se obtiene la hidrólisis (reacción de un compuesto con el agua) de una molécula de agua. El hidrógeno y el oxidrilo resultantes de la hidrólisis se unen respectivamente a las dos moléculas obtenidas por la ruptura de los mencionados enlaces. La clasificación de estas enzimas se realiza en función del tipo de enlace químico sobre el que actúan.

A este grupo pertenecen proteínas muy conocidas: la pepsina, presente en el jugo gástrico, y la tripsina y la quimiotripsina, segregada por el páncreas. Desempeñan un papel esencial en los procesos digestivos, puesto que hidrolizan enlaces pépticos, estéricos y glucosídicos.

4. Las isomerasas: Transforman ciertas sustancias en otras isómeras, es decir, de idéntica fórmula empírica pero con distinto desarrollo. Son las enzimas que catalizan diversos tipos de isomerización, sea óptica, geométrica, funcional, de posición, etc. Se dividen en varias subclases.

Las racemasas y las epimerasas actúan en la racemización de los aminoácidos y en la epimerización de los azúcares. Las primeras son en realidad pares de enzimas específicas para los dos isómeros y que producen un solo producto común. Las isomerasas cis – trans modifican la configuración geométrica a nivel de un doble ligadura. Las óxido – reductasas intramoleculares catalizan la interconversión de aldosas y cetosas, oxidando un grupo CHOH y reduciendo al mismo tiempo al C = O vecino, como en el caso de la triosa fosfato isomerasa, presente en el proceso de la glucólisis; en otros casos cambian de lugar dobles ligaduras, como en la (tabla) isopentenil fosfato isomerasa, indispensable en el cambio biosintético del escualeno y el colesterol. Por fin las transferasas intramoleculares (o mutasas) pueden facilitar el traspaso de grupos acilo, o fosforilo de una parte a otra de la

molécula, como la lisolecitina acil mutasa que transforma la 2 – lisolecitina en 3 – lisolecitina, etc. Algunas isomerasa actúan realizando inversiones muy complejas, como transformar compuestos aldehídos en compuestos cetona, o viceversa. Estas últimas desarrollan una oxidorreducción dentro de la propia molécula (oxido rreductasa intramoleculares) sobre la que actúan, quitando hidrógeno, a algunos grupos y reduciendo otros; actúan ampliamente sobre los aminoácidos, los hidroxácidos, hidratos de carbono y sus derivados.

5. Las Liasas: Estas enzimas escinden (raramente construyen) enlaces entre átomos de carbono, o bien entre carbono y oxígeno, carbono y nitrógeno, y carbono y azufre. Los grupos separados de las moléculas que de sustrato son casi el agua, el anhídrido carbónico, y el amoniaco. Algunas liasa actúan sobre compuestos orgánicos fosforados muy tóxicos, escindiéndolos; otros separan el carbono de numerosos sustratos.
- 6 .Las Ligasas: Es un grupo de enzimas que permite la unión de dos moléculas, lo cual sucede simultáneamente a la degradación del ATP, que, en rigor, libera la energía necesaria para llevar a cabo la unión de las primeras. Se trata de un grupo de enzimas muy importantes y recién conocidas, pues antes se pensaba que este efecto se llevaba a cabo por la acción conjunta de dos enzimas, una fosfocinasa, para fosforilar a una sustancia A ($A + ATP \rightarrow A - P + ADP$) y una transferasa que pasaría y uniría esa sustancia A, con otra, B ($A - P + B \rightarrow A - B + P_i$). A este grupo pertenecen enzimas de gran relevancia reciente, como las aminoácido –ARNt ligasas conocidas habitualmente con el nombre de sintetasa de aminoácidos –ARNt o enzimas activadoras de aminoácidos que representan el primer paso en el proceso biosintético de las proteínas, y que forman uniones C-O; las ácido-tiol ligasas, un ejemplo típico de las cuales es la acetil coenzima A sintetasa, que forma acetil coenzima A a partir de ácido acético y coenzima A ; las ligasas ácido – amoniaco (glutamina sintetasa), y las ligasas ácido-aminoácido o sintetasa de péptidos, algunos de cuyos ejemplos más conocidos son la glutación sintetasa, la carnosina sintetasa, etc.

La acción de estas enzimas se manifiesta con la formación de enlaces entre átomos de carbono y oxígeno de diversas moléculas, o bien entre carbono y azufre, carbono y nitrógeno y carbono y carbono. Las ligasas utilizan siempre, para el proceso de reacción, la energía proporcionada por el ATP o compuestos homólogos que son degradados, Por consiguiente las enzimas de esta clase son los únicos que intervienen en reacción no espontánea desde un punto de vista termodinámico; Actúan sobre los sustratos más diversos y revisten particular importancia en el metabolismo de los ácidos nucleicos.

Grupo	Accion	ejemplos
1. Oxidoreductasas	Catalizan reacciones de oxidorreducción. Tras la acción catálica quedan modificados en su grado de oxidación por lo que debe ser transformados antes de volver a actuar de nuevo.	Dehidrogenasas Aminooxidasa Deaminasas Catalasas
2. Transferasas	Transfieren grupos <u>activos</u> (obtenidos de la ruptura de ciertas moléculas) a otras sustancias receptoras. Suelen actuar en procesos de interconversiones de azúcares, de aminoácidos, etc	Transaldolasas Transcetolasas Transaminasas
3. Hidrolasas	Verifican reacciones de hidrólisis con la consiguiente obtención de monómeros a partir de polímeros. Suele ser de tipo digestivo, por lo que normalmente actúan en primer lugar	Glucosidasas Lipasas Peptidasas Esterasas Fosfatasas
4. Isomerasas	Actúan sobre determinadas moléculas obteniendo de ellas sus isómeros de función o de posición. Suelen actuar en procesos de interconversion	Isomerasas de azúcar Epimerasas Mutasas
5. Liasas	Realizan la degradación o síntesis (entonces se llaman sintetetasas) de los enlaces denominados fuertes sin ir acoplados a sustancias de alto <u>valor</u> energético.	Aldolasas Decarboxilasas
6. Ligasas	Realizan la degradación o síntesis de los enlaces fuertes mediante el acoplamiento a sustancias ricas en energía como los nucleosidos del ATP	Carboxilasas Peptidosintetasas

K. Coenzima y grupos prostéticos

Aparte del sustrato, cuya transformación será condicionada por la enzima, existe otra parte del sistema enzimático, de peso moléculas bajo y por lo tanto dializable, termostable y en general, no proteica, adherida de más o menos laxa a la apoenzima y a la cual se le llama grupo prostético, si está muy intimamente ligada a la apoenzima, como es el caso del núcleo porfirínico de numerosas oxidasas o la estructura flavínica de la deshidrogenasa succínica o coenzima cuando la unión es débil y se separan fácilmente, como por ejemplo el DPN y el TPN que asisten a las funciones de varias deshidrogenasas. Es muy grande la importancia del grupo prostético o de la coenzima desde el punto de vista funcional pues suelen ceder y recibir alternadamente parte de los productos de la reacción. Por ejemplo en las reacciones de óxido – reducción, los hidrógenos desprendidos de un sustrato deben ser captados por una sustancia con lo que se expulsa al sustrato oxidado y es posible recibir una nueva molécula del sustrato con hidrógenos. Tal sustancia es una coenzima, como el DPN, el TPN, el FAD, etc., que, a su vez, suele cederlos a una tercera sustancia o, cuando las reacciones son reversibles los pasan al sustrato oxidado para reducirlo. Algunos autores denominan cosustratos a estos agrupamientos coenzimáticos para hacer énfasis en su carácter reversible, no catalítico y equimolecular con respecto al sustrato. Una proporción de las vitaminas forman parte de moléculas mas complejas que funcionan como coenzimas en diversas reacciones.

- **Muchas enzimas requieren una coenzima**

Muchas enzimas que catalizan la transferencia de grupos y otras reacciones requieren, además de su sustrato, una segunda molécula orgánica conocida como coenzima sin la cual son inactivas. Para distinguirlas de iones metálicos activadores y de las enzimas mismas, las coenzimas se definen como compuestos orgánicos termoestable, de peso molecular bajo, requeridas para la actividad de las enzimas. La mayor parte de las coenzimas se unen a las enzimas por fuerza no covalentes. Las que forman enlace covalentes con las enzimas se denominan también grupos prostéticos.

Entre las reacciones que requieren coenzimas están las oxidorreducciones, las reacciones de transferencia de grupo e isomerización y las reacciones que forman enlaces covalentes (claves 1,2,5 y 6;IUB). Las reacciones líticas que comprenden reacciones hidrolíticas catalizadas por enzimas digestivas no requieren de coenzimas.

- **Las coenzimas pueden considerarse como segundo sustrato**

La coenzima puede considerarse como un segundo sustrato o cosustrato por dos razones. En primer lugar, los cambios químicos en la coenzima compensa exactamente a los que realizan en el sustrato. Por ejemplo, en las reacciones o oxidorreducción (deshidrogenasa), una molécula de sustrato es oxidada y una molécula de coenzima es reducida.

Una segunda razón para dar igual énfasis a las reacciones de la coenzima es que, en realidad, este aspecto de la reacción es el que puede ser de significado fisiológico fundamental. Por ejemplo, la importancia de la capacidad del músculo que trabaja en condiciones anaerobias para convertir el piruvato en lactato no reside en el piruvato ni en el lactato.

La reacción sirve solamente para oxidar la coenzima reducida NADH a NAD⁺. Sin NAD⁺ la glucólisis no puede continuar y la síntesis anaerobias de ATP (y por tanto, en el trabajo) tiene que cesar. En condiciones anaerobias, la reducción del piruvato en lactato reoxida al NADH y permite la síntesis de ATP. Otras reacciones pueden servir igualmente bien. Por ejemplo, en las bacterias o levaduras que crecen en medio anaerobio, algunos metabolitos derivados del piruvato son utilizados como oxidante para el NADH y son reducidos en el proceso.

- Las coenzimas pueden clasificarse de acuerdo al grupo cuya transferencia facilitan

Basándose en este concepto podría clasificarse a las coenzimas como sigue:

Para la transferencia de grupos distintos del hidrógeno:

- Fosfatos de azúcares
- CoASH
- Pirofosfato de tiamina.
- Fosfato de piridoxal
- Coenzimas del folato
- Biotina
- Coenzimas de cobamida (B₁₂)
- Ácido lipoico
- Para la transferencia del hidrógeno:
- NAD⁺, DADP⁺
- FMN, FAD.
- Ácido lipoico
- Coenzima Q.

Muchas coenzimas derivan de vitamina B y del monofosfato de adenosina

Las vitaminas B forman parte de la estructura de numerosas coenzimas. Las vitaminas B; nicotinamida, tiamina, riboflavina y ácido pantoténico son constituyentes esenciales de las coenzimas para las oxidaciones y las reducciones biológicas y las coenzimas ácido fólico y cobamida funcionan en el metabolismo de compuestos de un solo carbono. Numerosas coenzimas contienen adenina, ribosa y fosfato y se derivan del monofosfato de adenosina AMP. Los ejemplos incluyen NAD⁺ y NADP⁺

L. Activadores

Las enzimas son catalizadores orgánicos que disminuyen la barrera denominada energía de activación; y por tanto facilitan el que se inicie una reacción. Este proceso implica el trabajo necesario para poner a dos moléculas en un contacto lo suficientemente estrecho como para que reaccionen; además, el trabajo debe realizarse sobre la unión química – una con covalencia en sentido estricto – para que pueda romperse y formar otros compuestos. Las enzimas, como muchos catalizadores, son partículas de gran superficie y muestran que tienen capacidad para atraer y captar diversas moléculas. Cualquier factor que permita por una parte atraer al sustrato a su centro activo se puede considerar como un activador, además algo que permita la rápida salida de los productos también puede considerarse como un activador. Así se reconocen diversas posibilidades:

- Activación iónica. Numerosos metales mono divalentes son necesarios para la actividad enzimática de diversos sistemas. Destacan entre ellos los siguientes: K^+ , Mn^{++} , Mg^{++} , Ca^{++} , Fe^{+++} , Cu^+ , Cu^{++} , etc. A menudo el metal, a estas condiciones, es el centro que permite la unión conjunta del sustrato, de la coenzima y de la misma apoenzima con la que forma quelatos (de chelos, garra; complejos moleculares sostenidos por un metal) al unirse con grupos cargados eléctricamente. Muy a menudo se demuestra que es posible sustituir los metales divalentes entre ellos, sin grandes modificaciones de la velocidad de la reacción.

Los metales como el hierro, el cobre y el molibdeno, actúan a menudo como transportadores de electrones y no se les puede considerar activadores en el sentido estricto pues forman parte integral del grupo prostético. Algunos aniones también son necesarios para la actividad de ciertas enzimas; bien conocido es el caso del Cl^- , el que puede sustituirse, aun cuando con baja de la velocidad, por Br^- , para la amilasa salival; o el propio radical fosfato que se requiere en reacciones de fosforilación.

- Activación por el grupo prostético. En determinadas reacciones estos son indispensables para el trabajo de la enzima y constituyen, en rigor, la parte funcional activa del sistema.
- Activación de la apoenzima. Consiste en la obtención de una correcta estructura del centro activo de la proteína con actividad enzimática, ya referido anteriormente.
- Integridad de los grupos funcionales del centro activo. Destaca la relacionada con los grupos sulfhidrilo, $-SH$. Cualquier alteración química que los destruya, bloquee u oxide a disulfuro, $-S-S-$, puede inactivar a las enzimas. Esto puede suceder incluso en las suaves condiciones del trabajo celular por exposición a agentes oxidantes o al oxígeno mismo, aunque puede lograrse por el efecto de sustancias que los ataquen y que combinen con ellos como la yodacetamida. En otras ocasiones la destrucción de los grupos $-SH$, aun a distancia del centro activo modifica de tal manera la estructura tridimensional de la enzima que el centro activo se deforma al grado de que no puede llevar a efecto su acción sobre las sustancias reaccionantes. Existen otros grupos funcionales cuyo bloqueo acaba por completo con la actividad enzimática; en tal caso estaría la acción de inhibidores o venenos enzimáticos.

- Medida de la actividad enzimática. Aparte del problema de medir las pequeñísimas cantidades de enzimas presentes en los tejidos; muy pocas de ellas poseen características químicas o espectroscópicas particulares que permita medirlas directamente. En general, las enzimas se cuentan siguiendo la actividad de la reacción que catalizan y se aceptan, en principio que dicha actividad es proporcional a la cantidad de enzima presente. Como la actividad de una enzima sólo rara vez se puede expresar en relación a su peso absoluto o a la molaridad de la enzima, lo habitual es expresarla en "unidades" fijadas de modo convencional con relación a la proteína presente en la preparación.

La actividad enzimática se mide por la desaparición del sustrato o la aparición de alguno de los productos de la reacción, siguiendo dichos cambios en el tiempo. Sin embargo, las condiciones del sistema no son uniformes a lo largo del tiempo: el grado de saturación de la enzima con el sustrato cambia constantemente, los productos que aparecen suelen inhibir a la enzima o se presentan modificaciones del pH que afectan a la reacción, etc. Para evitar estos problemas se hace la medida de la velocidad inicial, tomando en cuenta solo el comienzo, en forma de línea recta de la gráfica, lo que sucede en general cuando se ha consumido no más de una cuarta parte del sustrato.

La actividad puede expresarse, una vez determinada la reacción, en relación con el tiempo empleado por la enzima para producir un cambio determinado; mientras mayor sea el tiempo, la actividad de la enzima es menor. Por lo tanto, la recíproca del tiempo (la inversa del tiempo o sea el valor que resulta de dividir la unidad sobre el tiempo, $1/T$) es una medida de la actividad enzimática.

M. Relaciones entre la enzima y el sustrato.

Es universalmente aceptado, que la enzima, como todo catalizador, participa de una manera activa en la reacción. Existen pruebas experimentales de esta situación cuando menos para algunos.

Un ejemplo bien conocido es el de la peroxidasa que, en presencia de peróxido de hidrógeno, H_2O_2 , y un aceptor de hidrógeno adecuado, produce la reducción del H_2O_2 . La peroxidasa en ausencia de H_2O_2 muestra unas bandas de absorción características en el espectro visible; cuando se combina con el H_2O_2 , pero sin que exista el aceptor de los hidrógenos, aparece una nueva distribución de las bandas. Si se permite el paso de los hidrógenos a un aceptor, automáticamente desaparecen las bandas nuevas y reaparecen las originales de peroxidasa.

Se acepta corrientemente una hipótesis propuesta por Michaelis para explicar la actividad enzimática, sobre la base de la información de un compuesto de la enzima con el sustrato (complejo enzima – sustrato), previamente al ataque del sustrato por la enzima y a la liberación de los productos de la reacción. El desarrollo matemático que permitió a Michaelis formular su hipótesis, estuvo acorde con los datos experimentales obtenidos

una vez vencidos los enormes obstáculos de orden técnico para llevar a cabo la confirmación de la teoría en el laboratorio.

Si se hace el estudio de la actividad de una enzima en relación con la concentración de sustrato. En ella se registran, en las abscisas, la cantidad creciente de sustrato y, en las ordenadas, la cantidad de uno de los productos de la reacción liberada de un tiempo dado, que expresa, en rigor, la actividad de la enzima. La curva obtenida es la de una hipérbola rectangular, la cual tiene algunas propiedades interesantes; por ejemplo, la velocidad límite o velocidad máxima, es el valor que trata de alcanzar la curva a medida que se aumenta el sustrato y que, en la figura, está señalada con la línea V. Existe un punto, fijado arbitrariamente, en el que la mitad de la velocidad límite corresponde a una concentración específica del sustrato; esta concentración de sustrato se representa habitualmente como K_M , y se denomina constante de Michaelis, valor característico para un par – enzima – sustrato y que, por lo tanto, es la concentración de sustrato con la cual se alcanza la mitad de la velocidad límite o velocidad máxima de la reacción. Los resultados obtenidos experimentalmente concuerdan con los derivados de modo matemático, sobre la hipótesis de formación de un complejo enzima – sustrato.

La constante de Michaelis, K_M , indica en términos generales, las relaciones de afinidad entre el sustrato y la enzima; un K_M , implica la necesidad de una alta concentración de sustrato que, al combinarse con una enzima, produzca la mitad de la velocidad máxima, o sea, que la afinidad por la enzima y sustrato es pobre; por el contrario, si la concentración de sustrato que se requiere para alcanzar la mitad de la velocidad es muy pequeña (K_M pequeña), quiere decir que el sustrato tiene una gran afinidad por la enzima.

En ocasiones, la misma enzima puede ser más afín a un sustrato que a otro; por ejemplo, la sacarosa es 16 veces más activa para atacar a la sacarosa que a la rafinosa. Se conocen con exactitud los valores de K_M para muchos sustratos y enzimas, con los siguientes: la pepsina, actuando sobre albúmina, de huevo: K_M de 4.5. por ciento; la tripsina sobre la caseína : K_M de 2 por ciento; la amilasa sobre el almidón en presencia de Cl^- : K_M de 0.4 por ciento ; la sacarosa de levadura, sobre la sacarosa : K_M 0.016 a 0.04 M, etc.

N. Acción de inhibidores.

Si a un sistema enzimático se añaden sustancias que impidan la realización de la actividad propia de la enzima, se dice que el sistema ha sido inhibido, y la sustancia usada con estos fines se denomina inhibidor.

Muchos inhibidores son agentes que desnaturalizan a las enzimas, ya que éstas son moléculas proteínicas, susceptibles a una diversidad de agentes, especialmente químicos, como aniones complejos o metales pesados, Zn^{++} , Pb^{++} , Ag^{++} , etc. A menudo estos agentes que impiden la actividad enzimática actúan sobre casi todas las enzimas, lo que demuestra que su acción no es específica, sino que afectan a toda molécula proteínica. Tal es el caso de los inhibidores de sulfhidrilos, $-SH$, los cuales forman parte de una gran

variedad de enzimas. Otras sustancias bloquean específicamente determinadas reacciones enzimáticas y su especificidad es tal, que sólo cierto sustrato y cierta enzima son los susceptibles.

De acuerdo con esto, es posible clasificar los fenómenos de inhibición enzimática en diversos grupos : inhibición por competencia e inhibición por no competencia y ésta, a su vez, en la debida a agentes desnaturalizantes y a agentes inespecíficos.

Ñ. Inhibición por competencia

En este caso el inhibidor no permite la formación del complejo enzima – sustrato normal, ya que se forma un complejo enzima – inhibidor ; una vez que el inhibidor ocupa el lugar activo de la enzima, el complejo enzima – inhibidor, no se separa, en vista de que la enzima no tiene acción sobre el inhibidor y, por lo tanto, queda bloqueada la parte activa de la enzima. El sustrato no puede entrar al lugar activo, que está ocupado por el inhibidor y, de esta manera, se impide la acción enzimática.

El ejemplo clásico de inhibición competitiva es el de la enzima deshidrogenasa succínica que, en presencia de ácido succínico en ácido fumárico, reduciendo, simultáneamente, al acceptor de H. Diversas sustancias parecidas al ácido succínico, como el ácido malónico, el oxálico y el glutárico, se pueden combinar con la enzima e impiden su acción sobre el ácido succínico.

Al añadir el inhibidor, la actividad enzimática disminuye sin embargo, si se añaden cantidades mayores del sustrato natural de la enzima (en el ejemplo anterior, de ácido succínico) nuevamente empieza a aparecer actividad enzimática, y cuando las cantidades de ácido succínico añadido sobrepasan considerablemente a las presentes del inhibidor, la actividad enzimática se restablece por completo. Esta situación representa, aparentemente, un fenómeno de competencia entre el sustrato natural y el inhibidor para ocupar el sitio activo de la enzima; la cantidad presente de una sustancia o de otra, en un momento dado, en el sitio de la reacción, determina si se dirige en un sentido o de otro; si hay más inhibidor, la enzima queda bloqueada por éste, y no se lleva a cabo la reacción enzimática

O. Las enzimas reguladoras

Tienden a ser aquellas que catalizan una reacción temprana única (con frecuencia la primera) de una secuencia determinada de reacciones metabólicas.

La actividad catalítica de las enzimas reguladas puede modularse por ejemplo, cambios repetidos entre estados bajo y alto de actividad catalítica; cuando no hay síntesis proteínica nueva ni degradación proteínica.

La modulación se logra cuando metabolitos específicos se unen en forma covalente y no covalente, a la enzima regulada en general a sitios (alostéricos) bastantes separados del sitio catalítico.

Tres mecanismos generales regulan la actividad enzimática

Por ejemplo el flujo neto de carbono en una reacción catalizada en una reacción enzimática podría ser influido

1. Cambiando la cantidad absoluta de enzima presente.
2. Alterando el tamaño del conjunto de sustancias reaccionantes distintas de la enzima.
3. Alterando la eficacia catalítica de la enzima (estas tres opciones son utilizadas en casi todas las formas de vida).

La modulación de actividad enzimática por cambios en la conformación del sitio catalítico puede incluir la alteración de K_m para un sustrato de V_{max} . para la reacción global o para efectos sobre los dos, K_m y V_{max} .

A menudo las curvas de saturación de sustrato para la inhibición alostérica son sigmoideas, por ende la ecuación de Michaelis Menten no se aplica.

CAPITULO VII

NUTRICION MINERAL DE LAS PLANTAS

7.1. Introducción

El estudio de la nutrición mineral de las plantas amerita conocer su composición química, cuyo objetivo se puede alcanzar utilizando los dos métodos siguientes:

El análisis elemental, que determina la naturaleza y las proporciones en que se encuentran los elementos minerales en los tejidos vegetales.

El análisis inmediato, que trata de reconocer la naturaleza de los compuestos orgánicos que existen en las diversas partes de la planta.

Así mismo, es recomendable saber las proporciones de humedad y de materia seca en los órganos sometidos al análisis. La determinación del peso seco es indispensable, ya que el contenido de agua de los órganos vegetales está entre 6 y 90%; aunque para un órgano determinado puede variar también dependiendo de su estado de desarrollo.

Entre el **90-95%** del peso seco está constituido por carbono, oxígeno e hidrógeno, que son los principales constituyentes de las sustancias orgánicas que forman el cuerpo vegetal. El **5-10%** restante del peso seco corresponde a otros elementos cuya presencia es esencial para el correcto desarrollo de la planta. Se les llama nutrientes minerales, y entran en la planta, en general, en forma de iones inorgánicos disueltos en el agua que la planta absorbe por las raíces. Algunos se acumulan en la planta en cantidades considerables, son los **macronutrientes**: nitrógeno, fósforo, potasio, magnesio, calcio y azufre. Otros se encuentran en cantidades mucho menores, son los **micronutrientes**: hierro, cobre, cinc, molibdeno, manganeso, boro y cloro. Esta clasificación tiene una validez relativa, ya que en algunos casos algunos macronutrientes se acumulan en cantidades menores que ciertos micronutrientes.

7.2. La función de nutrición en los vegetales

La nutrición es el conjunto de procesos mediante los cuales los seres vivos toman sustancias del exterior y las transforman en materia propia y en energía.

- **Autótrofos**. Son capaces de producir su propia materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas sencillas (dióxido de carbono, agua y sales minerales) que toman del medio. Para ello, precisan de una fuente de energía. Según la fuente de energía, pueden ser:
 - **Fotosintéticos**. Obtienen la energía de la luz del Sol. En este grupo se incluyen las algas, las plantas y las bacterias fotosintéticas.

- **Quimiosintéticos.** Utilizan la energía liberada de ciertas reacciones químicas. Pertenecen a este grupo determinadas bacterias.

7.3. Procesos implicados en la nutrición de las plantas

En las plantas, los procesos implicados en la nutrición son:

Absorción de nutrientes

La absorción es el paso de agua y sales minerales desde el suelo hacia el interior de la raíz. Dicho proceso tiene lugar en los numerosos **pelos absorbentes**, unas finas ramificaciones que se encuentran en la raíz. El agua penetra en la raíz directamente desde el suelo. Las sales minerales entran disueltas en agua. El conjunto de sustancias inorgánicas absorbidas por la planta constituye la **saviabruta**, que sirve de materia prima para realizar la fotosíntesis.

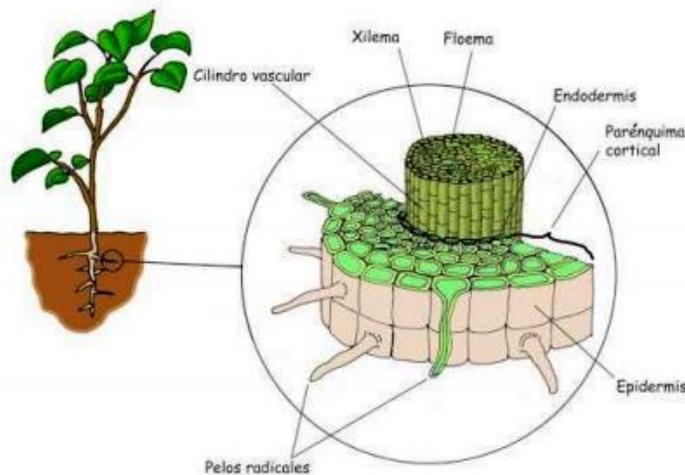


Fig. 7.1: Proceso de absorción de nutrientes del suelo

Transporte de savia bruta

Una vez que la savia bruta ha penetrado en el interior de la raíz, entra en unos vasos conductores, denominados **xilema** (vasos leñosos). Estos vasos están formados por filas de células muertas, alargadas y cilíndricas. Los vasos del xilema recorren el interior del tallo, y transportan la savia bruta a las hojas y otras partes verdes de la planta, donde se realiza la fotosíntesis.

Intercambio de gases

El dióxido de carbono es necesario para realizar la fotosíntesis, proceso en el que se libera oxígeno. A través de los estomas de las hojas, entra el dióxido de carbono y se libera el oxígeno producido.

Fotosíntesis

La fotosíntesis tiene lugar en los cloroplastos de las células, donde se encuentra la clorofila, un pigmento capaz de absorber la energía luminosa procedente del Sol. En el proceso de fotosíntesis se produce oxígeno y materia orgánica sencilla (glucosa $C_6H_{12}O_6$), que constituye la savia elaborada.

Transporte de savia elaborada

La savia elaborada debe repartirse desde las zonas donde se ha producido a todos los lugares de la planta. Este transporte se realiza por un conjunto de vasos conductores, denominados floema (vasos liberianos) , que están formados por células vivas.

Metabolismo y respiración celular en plantas

Los nutrientes orgánicos son empleados por la planta para fabricar, mediante reacciones anabólicas, sus propios compuestos orgánicos, como almidón, celulosa, enzimas, etc.

Otros nutrientes orgánicos son degradados, mediante reacciones catabólicas, en compuestos más sencillos, a través de la respiración celular, que tiene lugar en las mitocondrias, se precisa oxígeno, se desprende dióxido de carbono y se libera energía (ATP).

Excreción en plantas

Las necesidades de excreción son muy reducidas y carecen de aparato excretor. El dióxido de carbono producido en la respiración celular y el oxígeno que se libera en la fotosíntesis se expulsan por los estomas.

Otras sustancias de desecho de los vegetales se introducen en vacuolas, como ocurre con los aceites esenciales en las plantas aromáticas.

Las investigaciones sobre nutrición mineral han hecho muchos progresos al fabricarse compuestos químicos con un alto grado de pureza, al mismo tiempo de poner en práctica métodos de cultivos hidropónicos, con soluciones de composición química definida, que aseguren el crecimiento normal de las plantas y que permiten un control preciso del suministro de iones nutritivos a las raíces. Probablemente Woodward en 1699, realizó los primeros experimentos en cultivo de plantas en medio líquido, sin usar ningún sustrato sólido

A comienzos del siglo XIX se puso en evidencia que las plantas contienen elementos minerales. Utilizando las técnicas de la química analítica y micrométodos de análisis modernos se han identificado en los vegetales los elementos que se listan a continuación:

Tabla 7.1. Concentración usual de los elementos en las plantas superiores

<http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/nutricionmineral/>

MACRO ELEMENTOS	POR 100gr DE MATERIA SECA	PARTE POR MILLON
Carbono	45.0	450
Oxigeno	45.0	450
Hidrogeno	6.0	600
Nitrogeno	1.5	150
Calcio	0.5	50
Potacio	1.0	100
Azufre	0.1	10
Fosforo	0.2	20
Magnesio	0.2	20
MICRO ELEMENTOS		
Boro	2,0	20
Cloro	10,0	100
Cobre	0.6	60
Hierro	10.0	100
Manganeso	5.0	50
Molibdemo	0.01	0.1
Zinc	2.0	20
Niquel	0.3	3

En el siglo XIX se realizó una actividad intensa en el campo del crecimiento de plantas en soluciones nutritivas. Investigadores como Sachs, Boussingault y Knop, realizaron experimentos que ayudaron a determinar que ciertos elementos eran importantes para el crecimiento de las plantas. Knop en 1865, publicó los resultados del efecto de la composición nutritiva sobre el crecimiento e inventó la fórmula de una solución nutritiva simple, basada en relaciones moleculares, que ha sido el punto de partida para modificaciones posteriores por otros autores. Se puso énfasis en mejorar la presión osmótica de la solución, el balance de los elementos, pero manteniendo una composición simple.

Tabla 7.2. Solución nutritiva de Knop

<http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/nutricionmineral/>

Compuesto	g/litro
KNO_3	0.2
$Ca(NO_3)_2$	0.8
KH_2PO_4	0.2
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.2
$FePO_4$	0.1

Las primeras formulaciones propuestas, se prepararon con sales impuras, contaminadas con trazas de otras sales. Desde que se había demostrado que un elemento como el hierro, se requería en pequeñas cantidades, fue lógico pensar que otros elementos debían ser esenciales en cantidades muy pequeñas. Se encontró que mientras se suministraban sales más puras, el crecimiento de las plantas era más pobre, esto explica el suceso obtenido al comienzo con la solución de Knop. Arnon y Hoagland (1940), propusieron una solución nutritiva que ha sido ampliamente aceptada, ya que basaron su composición elemental en las proporciones absorbidas por plantas de tomate, incluyendo también micronutrientes.

Tabla 7.3. Fórmula de la solución nutritiva de Hoagland

<http://www.forest.ula.ve/~rubenhq/nutricionmineral/>

Solución patrón	A usar ml/litro
1 M K_2HPO_4	1.0
1 M KNO_3	5.0
1 M $Ca(NO_3)_2 \cdot 4 H_2O$	5.0
1 M $MgSO_4 \cdot 7 H_2O$	2.0
Solución patrón de micronutrientes (1)	g/litro
H_3BO_3	2.86
$MnCl_2 \cdot 4 H_2O$	1.81
$ZnSO_4 \cdot 7 H_2O$	0.22
$CuSO_4 \cdot 5 H_2O$	0.08
$H_2MoO_4 \cdot H_2O$	0.02

7.4. Criterios de esencialidad

La presencia de elementos nutritivos en las cenizas de una planta, no es indicador de las necesidades cualitativas y cuantitativas de los distintos elementos químicos para una planta fotoautótrofa, como ha sido demostrado por Arnon y Stout (1939) utilizando cultivos hidropónicos, al establecer tres criterios que debe cumplir un elemento para que pueda ser considerado como esencial. Inclusive si un elemento ayuda a mejorar el crecimiento o un proceso fundamental, no se considerará como esencial si no cumple con las tres reglas siguientes:

Regla 1. Un elemento es esencial si la deficiencia del elemento impide que la planta complete su ciclo vital. Todos los 17 elementos que aparecen en la tabla N° 1, cumplen con este criterio y deben ser suministrados a una planta para que germine, crezca, floree y produzca semillas.

Regla 2. Para que un elemento sea esencial, este no se puede reemplazar por otro elemento con propiedades similares. Ej. El sodio que tiene propiedades similares que el potasio, no puede reemplazar al potasio completamente; ya que trazas de potasio son esenciales en la solución.

Regla 3. El último criterio que debe cumplirse es que el elemento debe participar directamente en el metabolismo de la planta y su beneficio no debe estar relacionado solamente al hecho de mejorar las características del suelo, mejorando el crecimiento de la microflora o algún efecto parecido.

Las tres reglas anteriores pueden resumirse diciendo que: Un elemento es esencial si la planta lo requiere para su desarrollo normal y poder completar así su ciclo vital.

7.5. Elementos esenciales

Los elementos esenciales para las plantas son 17 incluyendo O, H y C provenientes de H₂O, CO₂ y aire, los demás corresponden a los nutrientes minerales, los cuales, según la cantidad absorbida por la planta, se clasifican en macronutrientes y micronutrientes. Los macronutrientes son nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, azufre, los cuales se encuentran en el tejido de las plantas en concentraciones superiores a 0,1%, con base en la masa seca. Los micronutrientes son requeridos en los tejidos de las plantas en concentraciones menores a 100 µg/g de masa seca. Con estos elementos y la luz del sol, las plantas son capaces de sintetizar todos los compuestos que necesitan. Sin embargo, otros elementos minerales, son considerados beneficiosos porque son esenciales para algunas especies de plantas bajo ciertas condiciones.

Existen tres criterios por los cuales un elemento es considerado esencial para las plantas, estos son:

- a) Un elemento es esencial si una planta no puede completar su ciclo de vida en ausencia de tal elemento.
- b) Un elemento es esencial si la función de este elemento no puede ser reemplazado por otro elemento mineral.
- c) Un elemento es esencial si forma parte de cualquier molécula o constituyente de la planta, que es en sí mismo esencial para ésta, como por ejemplo el nitrógeno en las proteínas o el magnesio en la clorofila.

La presencia de un elemento en altas concentraciones en una planta, no es un indicador seguro de su esencialidad; ya que existen plantas como *Astragalus*, *Stanleya* y *Lecythis* que son indicadoras de selenio. Estas plantas crecen en suelos con altas concentraciones de Se y por lo tanto son acumuladoras de éste elemento. Existen muchas plantas que acumulan sodio (halófitas), como algunas especies de mangles, sin embargo algunas plantas desérticas requieren sodio, tales como *Atriplex vesicaria*, de las regiones secas de Australia, y *Halogeton glomeratus* una maleza introducida en áreas salinas del oeste de Estados Unidos. El sodio es esencial para el *Amaranthus tricolor* (especie C-4), a bajas concentraciones de CO₂. Las diatomeas necesitan sílice, no solo en su pared celular, sino también como oligoelemento metabólico, especialmente en la división celular.

Ha sido propuesto que los silicatos presentes en hojas e inflorescencias de gramíneas, impiden la herbivoría causada por animales e insectos; lo que representa un requerimiento ecológico, más que una necesidad bioquímica o fisiológica.

El cobalto es esencial para muchas bacterias, incluyendo las algas verde-azules. Es requerido para la fijación de nitrógeno por las bacterias presentes en los nódulos de las raíces de las leguminosas; así como por las bacterias de vida libre que fijan nitrógeno. El cobalto es un componente de la vitamina B12, por lo que los organismos que lo requieren, incluyendo animales, sintetizan esa vitamina; mientras que en las plantas superiores y algas carentes de vitaminas B12, el cobalto no es esencial.

En la lista de los 17 elementos esenciales para las plantas superiores (tabla 1), se ha incluido el níquel (Ni); debido a que Brown (1967), ha demostrado su esencialidad para el crecimiento de la cebada. El níquel ejerce efectos beneficiosos en el crecimiento del tomate, avena, trigo; así como en algunas algas. La esencialidad del níquel (Ni²⁺) está asociada a la enzima ureasa, que cataliza la hidrólisis de la urea, produciendo CO₂ y NH₄⁺.

7.6. Macroelementos primarios

7.6.1. Nitrógeno

El nitrógeno es absorbido por las raíces de las plantas, preferentemente, en forma de nitrato (NO₃⁻) o de amonio (NH₄⁺). Los factores que influyen en la absorción de este elemento por parte de la planta son: la especie y el tipo de planta, la intensidad lumínica, la presencia de nitrógeno en el medio y la cantidad de nitrógeno almacenado en las vacuolas. En plantas de rosa se ha encontrado que a mayor intensidad lumínica hay mayor absorción de nitrógeno, esto mismo sucede en hortalizas. En fertirriego, el nitrógeno se suministra en mayor proporción en forma NO₃⁻ y en menor proporción en forma NH₄⁺, ya que permite mantener el pH estable en el sistema. En términos generales, se recomienda mantener una proporción de nitrógeno amoniacal entre 15 y 20 % del nitrógeno total. En rosa (*Rosa* sp.) se considera que el nitrógeno en forma NH₄⁺ puede ser de hasta un 20% del nitrógeno total y se ha reportado que un aumento en la forma NH₄⁺ limita la absorción del calcio. Una de las funciones más importantes del nitrógeno es la de tener una acción directa sobre el incremento de la masa seca porque favorece el desarrollo del tallo, el crecimiento del follaje y contribuye en la formación de frutos y granos. Sin embargo, un exceso de este elemento provoca un crecimiento excesivo del follaje, un escaso desarrollo en el sistema radical y un retardo en la formación de flores y frutos. La deficiencia de este elemento provoca una clorosis en las hojas inferiores y en caso de deficiencias agudas, éstas caen prematuramente y la clorosis se generaliza en toda la planta. En hortalizas como la lechuga, el tomate y el apio la deficiencia de nitrógeno se manifiesta en hojas pequeñas y de color verde amarillento. En rosa, la deficiencia de nitrógeno, ocasiona cambio de color en las hojas pasando de verde a verde amarillento, el área foliar y la longitud de los entrenudos se reduce. En cuanto a las flores, estas presentan manchas de color más encendido que lo

normal. En el cultivo del pompón (*Dendranthema grandiflora* Tzevelev), la deficiencia de nitrógeno presenta tallos con flores de diámetro pequeño, follaje clorótico y hojas de menor tamaño. En *Gypsophila paniculata* cv Perfecta, en condiciones de invernadero, se encontró que en la etapa de propagación, el nitrógeno contenido en el tallo y en las hojas se redujo, debido a que se transloca para la formación de raíz. Después del trasplante, se observó que la acumulación de nitrógeno es función de la acumulación de masa seca y, posteriormente, en la fase de floración, el nitrógeno disminuyó en las hojas y aumento en las flores. El exceso de nitrógeno ocasiona maduración dispereja en los tomates, los cuales presentan tintes amarillos y verdes alrededor del cáliz; en pepino (*Cucumis sativus*) ocasiona quemazón de los bordes de las hojas.

7.6.2. Fósforo

El fósforo es absorbido predominantemente como anión monovalente fosfato (H_2PO_4^-) y en menor cantidad como anión divalente (HPO_4^{2-}). La presencia de una u otra forma iónica depende del pH. El H_2PO_4^- se encuentra en un pH entre 4,5 y 7 y el HPO_4^{2-} se encuentra a pH básico. En un pH alcalino la disponibilidad del fósforo está limitada por la formación de fosfatos de calcio, no aprovechables por las plantas. Igualmente, en condiciones de pH bajo, la alta solubilidad del aluminio y del hierro precipitan el fósforo, limitando la disponibilidad de este elemento para las plantas. El fósforo juega un papel importante en el metabolismo energético de la planta, porque hace parte de las moléculas AMP, ADP y ATP. Forma parte de los ácidos nucleicos ADN y ARN y, además, participa en la fotosíntesis, la respiración y la síntesis de almidón. El fósforo también forma parte de otros compuestos como el ácido fítico, importante en la germinación de semillas y en el desarrollo de la raíz. La deficiencia de fósforo afecta el desarrollo debido a que la producción de proteínas es muy baja y la síntesis de almidón, celulosa y sacarosa se reducen. Un efecto notorio de la deficiencia de fósforo es la reducción en la expansión celular, razón por la cual, las plantas pueden presentar enanismo. El fósforo se encuentra en mayor proporción en las hojas jóvenes, flores y semillas en desarrollo. La deficiencia de éste elemento en plantas de girasol (*Helianthus annuus*) provoca un desarrollo insuficiente de las flores. En la coliflor (*Brassica oleracea*) se manifiesta en hoja erguidas y rígidas. En pepino se presenta rigidez en la planta. En rosa los brotes se desarrollan lentamente y las hojas más viejas se enrollan hacia abajo.

7.6.3. Potasio

El potasio es un catión univalente (K^+) y junto con el nitrógeno son absorbidos en grandes cantidades por las plantas. La mayor parte del potasio absorbido depende de la difusión del elemento y de otros factores, como contenidos muy altos de calcio y magnesio, los cuales disminuyen la absorción del potasio. Este nutriente mineral es el más abundante en el citoplasma, y su importancia fisiológica radica en el papel que juega en el metabolismo de los carbohidratos y las proteínas. Por otra parte, contribuye a la economía del agua porque regula la apertura estomatal, importante para la absorción de CO_2 y el control de la transpiración. Así mismo, aumenta la velocidad de reacción en más de 50 enzimas y, en algunos casos, aumenta la afinidad por el sustrato. Entre las enzimas sobre las cuales actúa el potasio, se encuentra la piruvato quinasa, enzima

esencial en la respiración y en el metabolismo de los carbohidratos. En plantas deficientes de potasio hay disminución en los niveles de almidón y aumento de compuestos nitrogenados solubles. La deficiencia de este nutriente produce un estancamiento en el desarrollo de la planta: los entrenudos de los tallos son cortos y los tallos resultan débiles, así mismo, la producción de granos y frutos se ve afectada. En el fruto, la presencia de potasio asegura un buen contenido de azúcares, ácidos y aroma. En forma general, la deficiencia de potasio en frutos disminuye la acidez, aumenta la respiración y, por lo tanto, induce el deterioro. En rosa la deficiencia de potasio produce flores pequeñas, el área foliar disminuye y presenta quemazón marginal en las hojas más viejas.

En colirrábano (*Brassica oleracea* var *Gangylodes*) y en tomate la deficiencia de potasio ocasiona necrosis marginal de las hojas. En frutos de tomate, la deficiencia de potasio da frutos con síntomas de “dorso verde”, frutos pequeños, insípidos y blandos. En el tallo, la médula se desintegra. En pompón, la deficiencia de potasio reduce el tamaño de la flor y la longitud de los tallos, así como el tamaño de la hoja. En plantas de *Gypsophila*, se observó una fuerte ganancia de potasio en el tallo después del transplante.

En plantas de clavel, con alta incidencia de rajados de tallo, se encontró una alta concentración de potasio y una deficiencia de calcio, este desbalance está asociado a un exceso de absorción de nitratos. Con esta información se realza la importancia de mantener un suministro balanceado tanto de potasio como de calcio. A este respecto, algunos autores recomiendan cantidades equilibradas de potasio y calcio en clavel, para mantener los niveles óptimos de estos elementos en los tejidos.

7.7. Macroelementos secundarios

7.7.1. Azufre

Las raíces de las plantas absorben el azufre en forma de aniones de sulfato ($SO_4^{=4}$) y su contenido en los tejidos vegetales es variable, siendo las Crucíferas las que tienen un contenido mayor. El azufre forma parte de proteínas y vitaminas como la tiamina y la biotina, y es componente de numerosas enzimas. Es constituyente de compuestos volátiles (isotiocianatos y sulfóxidos) responsables por el olor característico de algunas especies como la cebolla y el ajo. Además, es componente de los sulfolípidos, los cuales son constituyentes de la membrana y ayudan a regular el transporte de iones. Debido a que los compuestos fertilizantes forman iones en el agua, se recomienda no mezclar sales que aporten calcio con aquellas que aporten sulfatos o fosfatos, como es el caso del sulfato de amonio ($(NH_4)_2SO_4$) con el nitrato de calcio ($Ca(NO_3)_2$). La reacción de estos dos fertilizantes da como resultado sulfato de calcio ($CaSO_4$), el cual se precipita, limitando la disponibilidad tanto del calcio como del azufre. En la Tabla 1 se presentan las fuentes fertilizantes que contienen sulfatos y su incompatibilidad con otras fuentes fertilizantes

Tabla 7.4: Fuentes de fertilizantes con sulfato y su incompatibilidad con otros fertilizantes.

FUENTE FERTILIZANTES CON SULFATO	INCOMPATIBLE CON:
Sulfato de amonio	Nitrato de calcio
Sulfato de potasio	Nitrato de calcio
Sulfato de Fe, Zn, Cu Mn	Nitrato de potasio, fosfato de amonio, ácido fosfórico y ácido nítrico
Sulfato de magnesio	Nitrato de calcio y fosfato de amonio

Fuente fertilizantes con sulfato incompatible con: Sulfato de amonio Nitrato de calcio Sulfato de potasio Nitrato de calcio Sulfato de Fe, Zn, Cu, Mn Nitrato de potasio, fosfato de amonio, ácido fosfórico y ácido nítrico Sulfato de magnesio Nitrato de calcio y fosfato de amonio La deficiencia de azufre en plantas de tomate reduce la masa seca de la raíz, igualmente, inhibe la síntesis de proteínas. En plantas de *Gypsophila* el azufre es importante en la fase de enraizamiento para la formación de raíz, posteriormente, en la fase vegetativa hay una alta concentración de este elemento en el tallo. En el cultivo de pompón, las plantas con deficiencia inducida de azufre presentaron disminución en la altura y flores de mala calidad, con pétalos tubulares y marchitez rápida.

7.7.2. Calcio

El calcio (Ca^{2+}) es un elemento esencial porque interviene en la estabilidad de la membrana plasmática y en la integridad de la célula, ya que es componente básico de la lámina media de la pared celular, en forma de pectatos de calcio. Estos pectatos le confieren consistencia y cierto grado de rigidez a la pared celular. Igualmente, preserva la estructura de las membranas celulares al regular su permeabilidad. La presencia de pectatos de calcio en las paredes celulares protege los tejidos contra el ataque de hongos. Por otra parte, es un elemento importante en el crecimiento del tubo polínico. La deficiencia de este elemento impide el desarrollo de la planta, ya que los tejidos meristemáticos de la parte aérea y de la raíz se afectan por división celular incompleta. Como consecuencia, las hojas y las raíces nuevas se desarrollan con deformaciones. La deficiencia de calcio en plantas de girasol ocasiona el tallo curvado hacia abajo antes de la aparición de la flor. En coliflor, la deficiencia se observa en las hojas más jóvenes, presentándose una deformación en forma de garra. En el follaje de tomate causa clorosis y necrosis marginal y hojas de bordes rizados hacia delante, en frutos ocasiona la pudrición apical. Esta misma sintomatología se presenta en frutos de pimentón. En rosa las raíces se tornan quebradizas, las hojas y los pétalos de las flores presentan deformaciones. Es importante destacar que el calcio en la planta se moviliza por el xilema, por lo tanto, su deficiencia puede ser inducida por condiciones climáticas que no favorecen la corriente transpiratoria en la planta, lo cual está relacionado con los mecanismos de absorción de éste nutriente, que se realiza por intercepción radical y flujo de masas. En frutos de tomate, el período crítico para la absorción del calcio, es cerca de dos semanas después de la antesis, cuando la tasa de

crecimiento del fruto es alta. Por lo tanto, días nublados en esta etapa, conllevan a la pudrición apical del mismo. Otro factor a considerar, es el antagonismo entre el calcio y el magnesio. Una deficiencia de calcio puede provocar mayor absorción del magnesio, provocando síntomas de fitotoxicidad. En el caso contrario, altos contenidos de calcio regulan la absorción del potasio, evitando el consumo de lujo de éste elemento.

7.7.3. Magnesio

El magnesio es absorbido por las plantas como un catión divalente (Mg^{2+}), su absorción puede ser afectada por relaciones altas de Ca/Mg , en cuyo caso las plantas absorben menos magnesio. La deficiencia de magnesio puede acentuarse con dosis altas de potasio. El magnesio tiene funciones importantes dentro de la planta: es el átomo central de la molécula de la clorofila, interviene en la síntesis de proteínas, en el metabolismo del fósforo, en la respiración y en la activación de varios sistemas enzimáticos en las plantas. Entre estos sistemas se tiene la fructosa 1,6 difosfatasa, la cual regula la síntesis de almidón. La deficiencia de magnesio se caracteriza por una clorosis de las hojas bajas. Si la deficiencia continua, la clorosis se generaliza en toda la planta. En rosa hay reducción del crecimiento de los brotes y del tamaño de la hoja. También se pueden presentar pigmentos antocianínicos, con coloraciones púrpura y posteriormente necrosis. En plantas de *Gypsophila* el magnesio se encontró en mayor proporción en las hojas. En clavel (*Dianthus caryophyllus* L.) se requieren altos niveles de magnesio para un crecimiento óptimo, aunque este valor es menor que los de potasio y calcio

7.8. Microelementos

Ocho de los 17 nutrientes esenciales para las plantas se denominan microelementos y, en general, son los elementos por excelencia catalíticos, ya que son esenciales en las reacciones redox a nivel biológico. Los microelementos aceptados como esenciales son: B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni y Zn. Estos elementos son tan importantes para la planta como los nutrientes primarios y secundarios, a pesar que son requeridos en concentraciones menores a $100 \mu g/g$ de masa seca. Los elementos menores como el cobre, el zinc, el hierro y el manganeso se aplican en forma de quelatos, mientras que el boro y el molibdeno se aportan en forma de sales.

7.8.1. Boro

El boro es absorbido por la planta en forma de anión $H_2BO_3^-$, posiblemente por un proceso de difusión pasiva a través de la membrana plasmática con la formación de enlaces β -cis-diol con azúcares u otros componentes polihidroxílicos. Este elemento es básicamente transportado por el xilema, lo que implica que su distribución en las plantas está determinada principalmente por la transpiración ya que es un elemento poco móvil. El papel de boro en la nutrición de las plantas es de los menos comprendidos. Sin embargo, es conocido que la deficiencia de boro inhibe la elongación de la raíz y la síntesis de ADN. Igualmente, la deficiencia de boro induce la acumulación de fenoles que al ser activados por la luz producen radicales superóxidos que pueden dañar las membranas. Es esencial para la germinación de los granos de polen y el crecimiento del tubo polínico. Por otra parte, su deficiencia se observa en las yemas más jóvenes, las cuales se decoloran y pueden morir. Esto promueve la proliferación de brotes con entrenudos cortos, dando la

aparición de una roseta. También, puede ocurrir clorosis intervenal en las hojas maduras. Así mismo, se puede registrar un incremento en el diámetro de los pecíolos y tallos de las hortalizas, y caída de yemas, flores y frutos en desarrollo. En estructuras de almacenamiento como son las raíces de la zanahoria y la remolacha, ocurre necrosis de las áreas de crecimiento, lo que puede producir la sintomatología conocida como corazón negro. Además, pese a que el número total de semillas no es afectado, si se reduce la viabilidad de las mismas. En girasol se observan deformaciones en la inflorescencia y puede ocasionar muerte del meristemo apical. En coliflor, la deficiencia de boro reduce el tamaño de la cabeza y la corona se puede tornar blanda y parda. En rosa, la deficiencia de boro produce flores deformes y descoloridas, también se observa clorosis foliar y los brotes son reducidos o senescentes. En crisantemo las flores son deformes y descoloridas, en plantas con deficiencias severas los meristemos apicales mueren y las hojas se deforman. En *Gerbera* sp. la deficiencia tardía de boro, produce flores deformes en forma de cuchara y ocasiona la muerte de los meristemos apicales. En poinsetia, la deficiencia del elemento se manifiesta en hojas cloróticas y meristemos apicales muertos. En plantas de *Gypsophila* se encontró que a pesar de la baja movilidad del elemento, éste se removilizó desde las hojas hacia las flores en formación. La fitotoxicidad por boro se manifiesta en girasol con clorosis y necrosis marginal de las hojas. En tomate el exceso de boro se observa en las hojuelas del cáliz, las cuales se tornan rizadas con puntas necróticas. En lechuga, el exceso de boro produce necrosis marginal en las hojas más viejas.

7.8.2. Cloro

El cloro es fácilmente tomado por las plantas en su forma de ión inorgánico (Cl⁻) y es altamente móvil dentro de la misma. Este elemento está involucrado en la fotosíntesis, ya que es requerido para la fotólisis del agua en el sitio de oxidación del fotosistema II, además, juega un papel importante en la regulación estomática, sirviendo de anión acompañante al potasio en su entrada y salida de las células guardas. También, está implicado en el balance de las cargas y en el ajuste osmótico dentro de las células. Otra función menos conocida tiene que ver con la división celular. En muchas plantas, la ausencia de cloro se manifiesta en una reducción del área foliar y, por tanto, en la masa seca de la planta, resultado de la disminución en las tasas de división y de extensión celular. Sin embargo, es difícil que se presente la deficiencia de este elemento en las plantas cultivadas, porque, generalmente, el agua de riego tiene suficiente cantidad de cloro para suplir las necesidades del cultivo. Entretanto, los excesos de cloruros si causan problemas. En plantas de rosa los excesos de cloruros y sodio causan necrosis y defoliaciones fuertes en las hojas viejas. Estos excesos pueden causar el agrietamiento del tallo causando alta incidencia de enfermedades.

7.8.3. Cobre

El cobre es un catión divalente (Cu²⁺) que junto con el hierro y el manganeso interviene en la síntesis de la clorofila. Se suministra en forma de quelatos en la solución fertilizante. Hace parte de numerosas enzimas, entre las cuales se destacan las siguientes

- 1) Plastocianina, la cual tiene por función la transferencia de electrones en el fotosistema I. En general, más del 50% del cobre localizado en los cloroplastos está ligado a la plastocianina;
- 2) Citocromo oxidasa, actúa en el transporte de electrones en las mitocondrias y, por tanto, en los ciclos respiratorios; y
- 3) Polifenol oxidasas, involucradas en la biosíntesis de lignina y alcaloides y en la formación de sustancias melanóticas, que actúan como fitoalexinas inhibiendo la germinación de esporas y el crecimiento de hongos.

En condiciones de deficiencia, la disminución en la actividad de las enzimas es drástica y está correlacionada con la acumulación de fenoles y el decrecimiento de formación de sustancias melanóticas. En las plantas deficientes de cobre se presenta marchitamiento en las hojas jóvenes, lo cual resulta de dificultades en el transporte del agua, debido a una insuficiente lignificación en las células del xilema. Es importante en la fotosíntesis, por lo que su deficiencia repercute en bajas tasas fotosintéticas y, por lo tanto, bajos niveles de carbohidratos. La deficiencia de cobre ocasiona hojas deformes en girasol. En rosa, hojas cloróticas y botones marchitos. En crisantemo, necrosis marginal de las hojas, éstas se deforman y las láminas foliares y los pecíolos se observan curvados. En tomate, los frutos se agrietan antes de madurar. Un gran número de especies tiene un desarrollo óptimo en un medio con pH entre 5 y 7, por lo que, es necesario considerar que el cobre a pH básico se precipita formando hidróxidos insolubles que no son disponibles para la planta.

7.8.4. Hierro

Las formas de hierro más comunes en el suelo y en las soluciones nutritivas son los quelatos de Fe^{3+} y de Fe^{2+} . Sin embargo, la forma catiónica que es absorbida significativamente por las raíces es Fe^{2+} , mientras que, el hierro en forma Fe^{3+} necesita ser reducido en la superficie de las raíces antes de ser transportado al citoplasma. Es un elemento asociado con el desarrollo de los cloroplastos, la síntesis de ferredoxina y la de clorofila. La ferredoxina actúa en varios procesos metabólicos como la fotosíntesis y la reducción del nitrógeno. En condiciones de crecimiento controladas, aproximadamente el 80% del hierro está localizado en los cloroplastos de hojas de rápido desarrollo, lo cual evidencia la importancia del hierro en la fotosíntesis. La deficiencia de hierro puede tener varias causas: 1) Por un desbalance con otros elementos, como el exceso de fósforo y los altos niveles de bicarbonato; 2). En pH básico, porque el hierro forma compuestos insolubles no disponibles para las plantas. En suelos ácidos, el aluminio soluble es más abundante y restringe la absorción del hierro. La deficiencia de hierro se caracteriza porque las plantas desarrollan una clorosis intervenal pronunciada. Debido a que este elemento es poco móvil dentro de la planta, los síntomas de deficiencia aparecen en las hojas jóvenes de la parte superior de la misma. Las plantas de rosa son sensibles a la deficiencia de hierro, que puede ser inducida por el exceso de nitratos en la rizosfera, lo que puede originar clorosis en las hojas, que pueden llegar a ser severas. En el sistema de riego, el hierro puede ocasionar taponamiento de los sistemas por goteo. En los casos en que el agua proviene de pozos profundos ricos en este mineral, al llegar a la superficie forma $Fe(OH)_3$, el cual se precipita y es insoluble. Estos precipitados se forman lentamente, por lo que es conveniente tomar medidas correctivas, con el fin de evitar daños al sistema

7.8.5. Manganeso

El manganeso se absorbe sobre todo como catión manganeso (Mn^{2+}), aunque en el suelo también puede existir como Mn^{3+} o Mn^{4+} , óxidos insolubles y quelatos. El manganeso es soluble a pHs ácidos y en suelos encharcados. Su solubilidad se reduce en suelos alcalinos o ácidos con alto contenido de materia orgánica. El manganeso es importante en el proceso fotosintético, ya que junto con el cloro, participa en la fotólisis del agua. Por otra parte, la presencia de este elemento en el fotosistema II favorece la fotofosforilación, la reducción del CO_2 , y la reducción del nitrito y del sulfato. Además, parece ser constituyente estructural de los ribosomas. Por tal razón, su deficiencia podría ocasionar una fuerte reducción de la tasa fotosintética. Aunque la deficiencia de este elemento no es común, es importante tener en cuenta que este es un elemento poco móvil en la planta y su deficiencia se manifiesta primero en las hojas jóvenes. Al respecto, se ha identificado una sintomatología foliar para monocotiledóneas y dicotiledóneas. En monocotiledóneas, las deficiencias aparecen en forma de puntos de color gris verdoso. Mientras que en dicotiledóneas, se manifiesta por la presencia de puntos amarillos en las hojas jóvenes. En fases avanzadas únicamente las nervaduras y las zonas adyacentes se mantienen verdes. La presencia de carbonatos y altos contenidos de fósforo disminuyen la disponibilidad de este micronutriente. Así mismo, un desbalance a favor del Fe, Cu y Zn disminuyen la toma de este elemento por parte de la planta.

7.8.6. Molibdeno

Este micronutriente es absorbido bajo la forma de oxianión molibdato (MoO_4^{2-}). Su absorción por las raíces puede ser afectada por la presencia del ión SO_4^{2-} , porque los mecanismos que controlan la absorción de SO_4^{2-} también pueden afectar la remoción de MoO_4^{2-} . La importancia del molibdeno radica en que es un constituyente esencial de las enzimas que tienen que ver con la fijación biológica de nitrógeno y con la reducción de nitrato a amonio; estas enzimas son la nitrogenasa y la nitrato reductasa respectivamente. Por estas razones, las deficiencias de molibdeno están correlacionadas con el metabolismo del nitrógeno. La coliflor y el repollo son sensibles a la deficiencia de este elemento, presentando como sintomatología característica “la cola de látigo”, que se caracteriza por desarrollar la nervadura central con una área foliar mínima. La deficiencia de este elemento puede presentarse en suelos ácidos, con presencia de óxidos de hierro y aluminio, los cuales adsorben el molibdeno. Su disponibilidad aumenta por factores tales como el incremento del pH y la presencia de fósforo. Por otra parte, el magnesio aumenta la toma de molibdeno por parte de la planta.

7.8.7. Zinc

El zinc es absorbido por la planta como catión divalente (Zn^{2+}) o quelato vía radical o foliar. Este es un elemento transportado vía xilema y relativamente poco móvil en el interior de la planta. El zinc es importante, porque es constituyente de la enzima anhidrasa carbónica, que cataliza la formación de ácido carbónico a partir de CO_2 y agua. Esta enzima está localizada tanto en los cloroplastos como en el citoplasma. Por otra parte, este micronutriente se requiere para el mantenimiento de las biomembranas, donde forma complejos con grupos fosfolípidos y sulfidrilos, protegiendo los lípidos de membrana y

proteínas frente a daños oxidativos, por lo tanto, su deficiencia ocasiona un aumento en la permeabilidad de las membranas. Otra función importante, es que hace parte del aminoácido aromático triptófano, precursor de las auxinas. En plantas de tomate con deficiencia de zinc, hay retardo en la elongación del tallo, lo que está correlacionado con una disminución de la síntesis de ácido indol-3-acético (AIA). La deficiencia de zinc comienza en las hojas jóvenes, las cuales presentan un amarillamiento progresivo y disminución del tamaño de la hoja. En rosa, la deficiencia de este nutriente se manifiesta por la muerte de los puntos de crecimiento, que con el consecuente desarrollo de brotes laterales, se presentan desarrollos vegetativos en forma de roseta. La disponibilidad de este nutriente aumenta con la disminución del pH y la presencia de sulfato. Mientras que su disponibilidad disminuye a pH básico. Otros factores como la interacción con cobre, hierro, manganeso y suelos con alta disponibilidad de fósforo reducen la toma de zinc.

7.8.8. Níquel

Este es el último elemento adicionado a la lista de elementos esenciales para las plantas. Su importancia radica en que hace parte de la enzima ureasa que disocia la urea en CO₂ y NH₄⁺. En plantas con deficiencia de níquel, la concentración de urea aumenta en las hojas hasta niveles tóxicos. La esencialidad de este elemento fue demostrada en cebada, donde se encontró que después de tres generaciones sin níquel, las semillas eran incapaces de germinar y presentaban deformaciones anatómicas. En general, el níquel juega un papel importante en el metabolismo de la urea y de los ureidos, en la absorción del hierro, en la viabilidad de las semillas, en la fijación del nitrógeno y en el desarrollo reproductivo.

7.9. Elementos esenciales beneficiosos

Estos elementos estimulan el crecimiento y el desarrollo en las plantas pero no se consideran esenciales porque no cumplen con los criterios de esencialidad. Sin embargo, se ha encontrado que algunos de estos minerales son esenciales para ciertas especies de plantas, bajo condiciones específicas. Este criterio se aplica especialmente al sodio, al silicio y al cobalto, aunque el selenio y el aluminio podrían ser beneficiosos para algunas plantas.

7.9.1. Sodio

El sodio es considerado un elemento beneficioso por tres aspectos: es esencial para ciertas especies, puede reemplazar funciones del potasio en las plantas y tiene un efecto positivo en el desarrollo vegetal. Se cree que algunas plantas necesitan el sodio como micronutriente, como es el caso de las plantas CAM y C4. Las plantas C4 desarrollan síntomas de deficiencia, tales como clorosis y necrosis, sobre todo si crecen en lugares donde las concentraciones de CO₂ son relativamente bajas. Se ha encontrado que las plantas CAM crecen más rápido en la presencia de sodio. En cuanto a las funciones del sodio y el potasio, algunas plantas pueden aumentar su masa seca con sodio aunque existan deficiencias de potasio. Sin embargo, existen plantas que son afectadas negativamente por absorción del sodio. En especies de importancia económica como la remolacha azucarera, la fertilización con sodio tiene efecto sobre la expansión celular y el

balance hídrico, pues, se han obtenido producciones más altas que en los cultivos fertilizados con potasio. El sodio se usa en tierras de pastura, ya que este mineral incrementa la aceptabilidad del forraje por parte de los animales. Pero, la absorción de grandes cantidades de sodio por las raíces puede crear dificultades para la toma de otros elementos como el potasio o el fósforo.

7.9.2. Silicio

Se ha demostrado que el silicio es beneficioso para especies de la familia *Cyperaceae* como *Equisetum arvense* y algunas gramíneas como el arroz y la caña de azúcar. En caña de azúcar, el silicio parece estar asociado a la protección contra altas intensidades lumínicas. Esto, en razón a que las plantas de caña de azúcar cultivadas bajo invernadero presentan bajos requerimientos de este mineral, cuando son comparadas con las plantas expuestas al sol. En arroz, la deficiencia de silicio ocasiona un retraso generalizado en el desarrollo, se incrementa la transpiración y las hojas más antiguas mueren. En dicotiledóneas como el pepino, el silicio incrementa la rigidez de las hojas maduras, incrementa el contenido de clorofila y reduce la senescencia. En tomate, la deficiencia de silicio reduce el desarrollo y las hojas nuevas presentan deformaciones y muchas plantas no dan frutos. En cuanto a la interacción con otros nutrientes, el silicio evita la toxicidad que pueda causar el manganeso, redistribuyéndolo en el tejido foliar, evitando la formación de puntos necróticos en las hojas causados por el manganeso. En forma general, el silicio mejora la resistencia contra patógenos y parásitos, y protege contra pérdidas de agua por transpiración cuticular.

7.9.3. Cobalto

El cobalto es necesario para la fijación del nitrógeno en las leguminosas y es un mineral esencial para los rumiantes ya que es constituyente de la vitamina B12. Se ha demostrado que en ambientes pobres de cobalto la fijación del nitrógeno es escasa. En leguminosas, el cobalto está ligado a la nodulación y consecuente fijación del nitrógeno, por lo tanto, su deficiencia se refleja en la deficiencia de nitrógeno. La disponibilidad del cobalto aumenta en medios ácidos y disminuye con la presencia de óxidos cristalinos de manganeso.

7.9.4. Selenio

Este elemento es absorbido por las plantas como anión SeO_4^{2-} y forma proteínas al igual que el azufre, pero las proteínas que tienen selenio no son funcionales. Existen plantas acumuladoras de selenio en miembros de la familia *Cruciferae*, como el brócoli, pero la mayoría de las plantas cultivadas no acumulan este nutriente. En el género *Astragalus*, que es una planta acumuladora de este mineral, se encontró que el selenio previene la absorción excesiva de fosfatos a niveles tóxicos. Pese a que no se reportan otros beneficios, este es un elemento esencial para animales y humanos.

7.9.5. Aluminio

Este mineral podría ser beneficioso en bajas concentraciones para las plantas con alta tolerancia al aluminio. Sin embargo, son más conocidos los efectos negativos en

condiciones de pH bajo porque precipita el fósforo e inhibe la división celular. Además, disminuye la absorción de fósforo, calcio, magnesio, potasio, hierro y boro.

Tabla 7.5: Resumen de las funciones más importantes de los nutrientes inorgánicos en las plantas.

(Tabla tomada de [Taiz, L. and Zeiger, E., 1998, "Plant Physiology". 2nd ed., Sinauer Associates, Inc., Publishers](#)).

ELEMENTO	FORMA PRINCIPAL EN LA QUE EL ELEMENTO ES ABSORBIDO	CONCENTRACIÓN USUAL EN PLANTAS SANAS (% DEL PESO SECO)	FUNCIONES PRINCIPALES
Macronutrientes:			
Carbono	CO ₂	≈ 44 %	Componente de compuestos orgánicos.
Oxígeno	H ₂ O u O ₂	≈ 44 %	Componente de compuestos orgánicos.
Hidrógeno	H ₂ O	≈ 6 %	Componente de compuestos orgánicos.
Nitrógeno	NO ₃ ⁻ o NH ₄ ⁺	1-4 %	Aminoácidos, proteínas, nucleótidos, ácidos nucleicos, clorofila y coenzimas.
Potasio	K ⁺	0,5-6 %	Enzimas, aminoácidos, y síntesis de proteínas. Activador de muchas enzimas. Apertura y cierre de estomas.
Calcio	Ca ²⁺	0,2-3,5 %	Calcio de las paredes celulares. Cofactor enzimático. Permeabilidad celular. Componente de la calmodulina, un regulador de la membrana y de las actividades enzimáticas.
Fósforo	H ₂ PO ₂ ⁻ o HPO ₄ ²⁻	0,1-0,8 %	Formación de compuestos fosfatados de "alta energía" (ATP y ADP). Ácidos nucleicos. Fosforilación de azúcares. Varios coenzimas esenciales. Fosfolípidos.
Magnesio	Mg ²⁺	0,1-0,8 %	Parte de la molécula de clorofila. Activador de muchas enzimas.
Azufre	SO ₄ ²⁻	0,05-1 %	Algunos aminoácidos y proteínas. Coenzima A.

Micronutrientes:			
Hierro	Fe ²⁺ o Fe ³⁺	25-300 ppm	Síntesis de clorofila, citocromos y nitrogenasa.
Cloro	Cl ⁻	100-10.000 ppm	Ósmosis y equilibrio iónico, probablemente esencial en reacciones fotosintéticas que producen oxígeno.
Cobre	Cu ²⁺	4-30 ppm	Activador de ciertas enzimas.
Manganeso	Mn ²⁺	15-800 ppm	Activador de ciertas enzimas.
Zinc	Zn ²⁺	15-100 ppm	Activador de ciertas enzimas.
Molibdeno	MoO ₄ ²⁻	0,1-5,9 ppm	Fijación del nitrógeno. Reducción del nitrato.
Boro	BO ₃ ⁻ o B ₄ O ₇ ²⁻	5-75 ppm	Influye en la utilización del calcio.
Elementos esenciales para algunas plantas u organismos:			
Cobalto	Co ²⁺	Trazas	Requerido por microorganismos que fijan el nitrógeno.
Sodio	Na ⁺	Trazas	Equilibrio osmótico y iónico, probablemente no es esencial para muchas plantas. Requerido por algunas especies del desierto y marismas. Puede ser necesario en todas las plantas que utilizan fotosíntesis C4.

7.10. El floema como sistema conductor de solutos.

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 translocación y se lleva a cabo, en general, por el floema.

El xilema y el floema juntos forman un sistema vascular continuo que penetra prácticamente en todas las partes de la planta. Así como el agua y los solutos inorgánicos ascienden a través del xilema, o corriente de transpiración, los azúcares manufacturados durante la fotosíntesis salen de la hoja a través del floema, o corriente de asimilables (Figura 13.1) hacia lugares donde se utilizan, como el vástago en crecimiento y la caliptra de la raíz, y a lugares de almacenamiento como frutos, semillas y el parénquima de almacenamiento de tallos y raíces

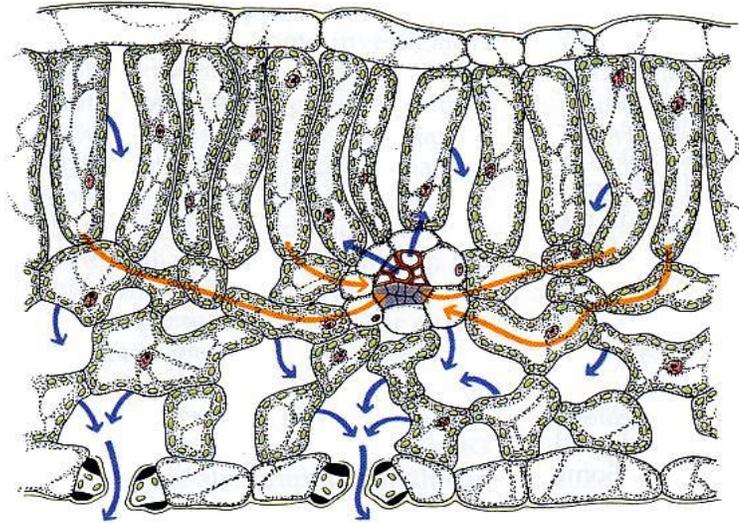


Fig. 13.1: Diagrama de la hoja que muestra los caminos seguidos por las moléculas de agua de la corriente de transpiración a medida que se mueven desde el xilema de un vaso menor hacia las células mesofíticas

http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema13/Figura13_2.jpg

Las células conductoras del floema de las Angiospermas son los elementos cribosos 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

Las células conductoras del floema de las Angiospermas son los elementos cribosos 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 translocación de fotoasimilados. 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.

CAPITULO VIII

DESARROLLO VEGETAL

8.1. Desarrollo vegetal

Conjunto de cambios graduales y progresivos que tienen lugar durante la elaboración del cuerpo de una planta, y que la capacitan para desarrollarse plenamente en su ambiente, se denomina desarrollo o morfogénesis. En el control del desarrollo de las plantas están involucrados, los genes de la planta, la disponibilidad de nutrientes, las hormonas vegetales y factores ambientales como la luz y la temperatura.

El desarrollo comprende dos procesos: el crecimiento, de carácter cuantitativo y la diferenciación, de carácter cualitativo. La célula única del cigoto llega a formar un embrión en el que, después de la germinación, se lleva a cabo la diferenciación celular para dar lugar a los diversos tejidos de la planta.

8.2. Crecimiento, diferenciación y morfogenesis

8.2.1. Crecimiento

La vida de una planta superior comienza en el momento en que una semilla germina. Las semillas son los órganos elaborados por la reproducción de las plantas adultas. Tienen la posibilidad de ser transportadas a distancia de donde son producidas, ya sea por el viento, el agua y/o los animales (diseminación), para generar nuevas plantas en otros sitios. La gran mayoría de las semillas pueden permanecer en un estado de respiración reducida o prácticamente suspendida, interrupción del crecimiento y parcial deshidratación, por un tiempo más o menos largo (latencia o letargo), hasta que las condiciones externas son adecuadas para la iniciación del crecimiento de la nueva planta.

El crecimiento incluye tanto división como expansión celular. El control de la división celular reside en el ciclo celular, que viene regulado por factores internos, con la participación de ciclinas y quinasas dependientes de ciclinas (CDKs), y por estímulos externos, entre los que destacan los de carácter hormonal. La expansión celular ocurre por una mayor extensibilidad de la pared, con intervención de expansinas, endoglucanasas, etc., y un aumento en la presión de turgencia. Esta extensión se convierte en irreversible una vez que la pared recupera su rigidez. A su vez, el tamaño celular regula también la frecuencia de división. De hecho, en citocinesis asimétricas, la célula hija más voluminosa entra en mitosis antes que la de menor volumen.

Durante el crecimiento, la formación de los tejidos de las plantas sigue básicamente tres pasos: la división (o mitosis) de las células embrionarias para formar nuevas

células, el agrandamiento y/o alargamiento de estas células y su diferenciación final en células con una función específica, ya sean vasos, células fotosintéticas, almacenadoras, epidérmicas, etc., que desempeñarán su función durante el resto de su existencia ya sea en forma viva o no, dependiendo de cuál sea el tejido u órgano que se esté desarrollando.

8.2.2. Diferenciación

La transformación morfológica y fisiológica de las células meristemáticas en tejidos adultos o diferenciados constituye el proceso de **diferenciación celular**. Para que el cuerpo de la planta se desarrolle es necesario un proceso de diferenciación celular, en que las células se especialicen para formar parte de un órgano concreto. Este proceso depende básicamente de la expresión diferencial de los genes. Estas células perderán la capacidad de convertirse en células de crecimiento pero podrán dar lugar a células de órganos especializados. Aun así, a diferencia de la mayoría de las células animales, muchas células vegetales son totipotentes, de tal forma que, prácticamente a partir de esquejes de cualquier órgano, se puede regenerar una nueva planta. Las células tienen capacidad (competencia) para reconocer unos tipos de señales (hormonales y/o medioambientales) que activan una ruta particular de diferenciación y especifican el destino celular (determinación).

Esta determinación celular es menos estable en células vegetales que en animales. La división celular (la posición que ocupa una célula meristemática), muchas veces asimétrica, y la comunicación entre células a través de plasmodesmos controlan la diferenciación celular. Sin embargo, a medida que esta progresa, las células van perdiendo estas conexiones, y señales de otra naturaleza deben tomar el relevo. Aunque aún desconocidas, en algunos sistemas parecen residir en moléculas de la pared celular.

8.2.3. Morfogénesis.

Es el origen de una morfología determinada que va a ser el resultado de la diferenciación celular, en función a las unidades de crecimiento:

Unidades del crecimiento:

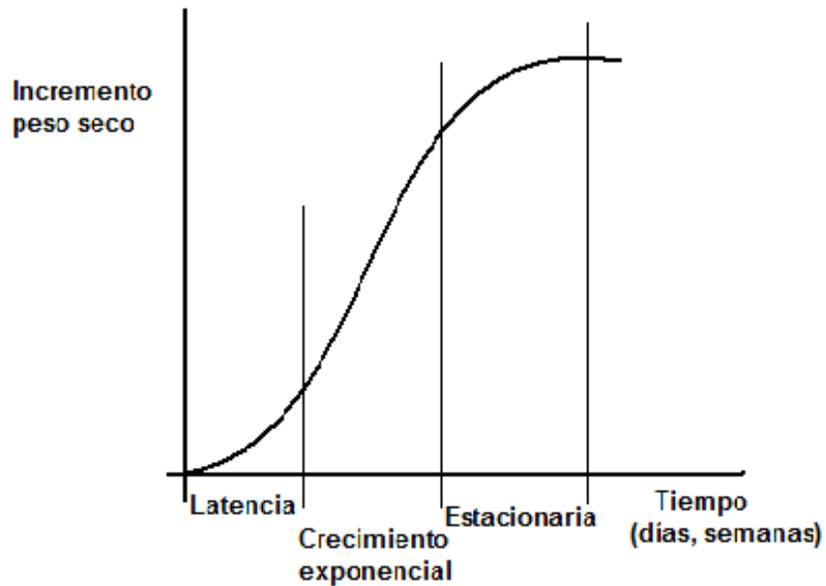
- Incremento del número de células.
- Incremento de biomasa.
- Incremento de volumen.
- Incremento de longitud.

Estos parámetros son susceptibles de cuantificar el crecimiento amplio, pero en sentido estricto, adecuándonos a la definición debemos utilizar como parámetro, el incremento de peso seco, y dentro de él, el factor determinante sería el incremento de proteína.

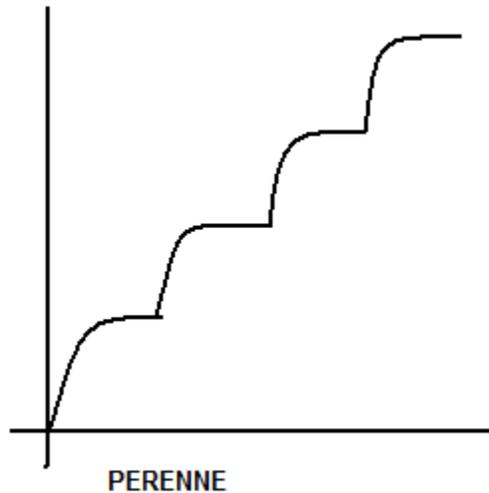
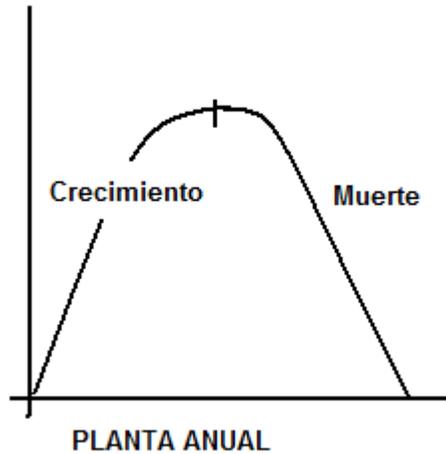
Una tasa o velocidad de crecimiento que experimenta un sistema referido al tiempo, la curva de crecimiento es sigmoidea. Va en relación del tiempo y del peso seco (8,1).

Hay tres etapas:

- Latencia
- Crecimiento exponencial
- Etapa estacionaria



Pero la gráfica cambia dependiendo de que tipo de planta sea:



8.3. Ciclo vital de las plantas

En eucariotas fotosintéticos sencillos, como algunas algas unicelulares, el ciclo vital lo constituye simplemente la multiplicación vegetativa por mitosis y crecimiento de las células hijas. Sin embargo, el ciclo vital de vegetales más complejos pasa por el fenómeno de alternancia de generaciones con formas de reproducción distintas: el esporofito, que generará esporas, y el gametofito, a partir del cual se formarán los gametos. Ambas generaciones pueden estar formadas por individuos morfológicamente distintos e independientes, como en los helechos, o íntimamente unidos, como en los briofitos, en que el esporofito vegeta sobre el gametofito, y en las

plantas espermatofitas (con semillas) en que los gametofitos están muy reducidos e incluidos en el esporofito (en estróbilos o piñas en las gimnospermas y en flores en las angiospermas).

En estas últimas, el gametofito femenino coincide con el contenido del saco embrionario maduro (dentro de piñas en las gimnospermas o del pistilo en las angiospermas), y el gametofito masculino lo forman el grano de polen y en angiospermas, además, su tubo polínico. El ciclo vital en las espermatofitas pasa por la embriogénesis, germinación de la semilla, la formación de la plántula, el desarrollo vegetativo hasta planta adulta, el desarrollo reproductivo (floración o desarrollo de estróbilos y formación de gametos) y nuevamente embriogénesis (con fructificación en las angiospermas). La senescencia es la última etapa de la vida de la planta entera o de alguno de sus órganos (hojas, flores, frutos) o algún grupo de células dentro de estos.

8.3.1. Embriogénesis

La embriogénesis, que tiene lugar dentro del saco embrionario del óvulo en espermatofitas, es el proceso que inicia el desarrollo de la planta. Comienza normalmente con la fecundación de la célula huevo del saco embrionario con una célula espermática del polen, para formar un cigoto. En las angiospermas tiene lugar una doble fecundación. A la formación del cigoto acompaña la unión de una segunda célula espermática del grano de polen con dos núcleos polares del saco embrionario, para constituir un núcleo triploide a partir del cual se desarrolla el endospermo, tejido de reserva alimenticia para el embrión. Además, otras estructuras del saco embrionario completarán la formación de una semilla. En algunas especies (dicotiledóneas), el endospermo se reabsorbe antes de completarse el desarrollo de la semilla.

En plantas, el embrión es un tanto rudimentario, constituido por un eje embrionario y, en dicotiledóneas, dos cotiledones que sustituyen en su función al endospermo, pero aún no contiene los tejidos y órganos de la misma, a diferencia de los embriones animales.

No obstante, en el embrión está establecido el plan de desarrollo del cuerpo de la planta, prácticamente determinado por la distribución espacial de las células. Así, la embriogénesis vegetal determina la distribución apical-basal (células que darán lugar a la raíz y al tallo) y la distribución radial de los tejidos que formarán parte de raíz o tallo. La expresión génica diferencial determinará la futura diferenciación celular.

La embriogénesis establece también los futuros meristemos primarios, que permitirán el crecimiento continuo de la planta. No obstante, estos meristemos sólo serán activos tras la germinación, cuando también se desarrollarán los meristemos secundarios o laterales darán lugar a los tejidos vasculares como el xilema y el floema.

8.3.2. Desarrollo de la raíz

La raíz se desarrolla a partir del meristemo primario radicular. Durante su avance en el suelo, se encuentra protegido por una caliptra. Por división celular anticlinal (perpendicular a la dirección de la raíz) y posterior expansión se originan filas de células unidireccionales. Sólo una minoría de células se divide en forma periclinal (paralela a la raíz) dando lugar a una nueva columna de células.

En la raíz que se pueden definir cuatro zonas de desarrollo:

- Columela: región central de la caliptra.
- Zona meristemática: zona de máxima división celular.
- Zona de elongación: en que las células se expanden rápidamente. La división celular es menor pero el crecimiento mucho mayor.
- Zona de maduración: el crecimiento celular es mucho menor y las células comienzan a especializarse.

8.3.3. Desarrollo del tallo

El crecimiento del tallo es en dirección opuesta al de la raíz, en busca de la luz para llevar a cabo la fotosíntesis. La estructura y desarrollo del meristemo apical del tallo es mucho más complejo que el de la raíz. El meristemo apical del tallo se divide lateralmente en varias zonas:

- Meristemo central: cuyas células inician el desarrollo del tallo.
- Meristemo periférico: origina los primordios de los órganos laterales.
- Meristemo medular: origina la médula del tallo y los tejidos vasculares.

La actividad repetitiva de este patrón de regiones meristemáticas genera un desarrollo por sucesión de unidades, llamadas fitómeros. En cada fitómero se desarrollará un nudo, que llevará unida una o varias hojas, en cuya región axilar se localizará un meristemo axilar (yema), y un entrenudo.

La especialización celular viene regulada genéticamente aunque la localización de las células dentro del primordio también tiene un papel importante en su especialización.

8.3.4. Desarrollo de las hojas

Las hojas se originan en los meristemos apicales de tallo. Su formación está estrechamente asociada a la construcción del tallo. El desarrollo de la hoja está ligado inicialmente a la aparición de los primordios foliares en el ápice, luego depende de factores ambientales (Hay & Kemp 1990).

Un primordio foliar se inicia en la región periférica del ápice del vástago por medio de divisiones celulares localizadas que determinan la formación de una protrusión o protuberancia.

La iniciación de las hojas produce cambios periódicos en el tamaño y la forma del ápice del vástago. El período de tiempo o intervalo comprendido entre el comienzo de dos primordios sucesivos se llama plastócrono.



Fig., 8.4: Ápice del vástago de Elodea sin cambios plastocrónicos (Corte longitudinal, foto MO)

[http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema10/10-4yemas.htm#primordio foliar](http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema10/10-4yemas.htm#primordio_foliar)

8.3.5. Regulación hormonal y ambiental

El desarrollo de una planta, más aún en un medioambiente cambiante, requiere la acción coordinada de células y tejidos, que tiene lugar gracias a los procesos químicos relacionados con las hormonas vegetales.

A diferencia de los animales, las plantas no disponen de glándulas endocrinas, sino que cada órgano puede sintetizar hormonas, aunque de forma y manera diferente. El control de la respuesta hormonal se lleva a cabo a través de cambios en la concentración hormonal y en la sensibilidad de los tejidos para las mismas.

Existen cinco grupos de hormonas totalmente aceptados: auxinas, giberelinas, citoquininas, ácido abscísico y etileno. También existen otros tipos de moléculas (ácido salicílico,

poliaminas, ácido jasmónico) que parecen tener una función hormonal, pero todavía están en discusión.

Las hormonas vegetales también juegan un papel importante en la recepción de estímulos ambientales. Las células deben percibir la señal hormonal, generar y transmitir la señal a la célula (transducción) y finalmente responder al estímulo hormonal (cambio bioquímico). La señal hormonal se percibe por proteínas, de membrana o solubles. Estas proteínas se unen a la hormona formando un complejo hormona-proteína. La transducción se lleva a cabo por cascadas de proteína quinasas y/o por segundos mensajeros. El control hormonal puede ser simple, cuando sólo interviene una hormona, o normalmente, múltiple cuando el efecto es causado por una interacción de hormonas. De ahí que la regulación de muchos procesos del desarrollo venga determinada por el balance de distintos grupos hormonales.

8.4. Mecanismos de regulación del desarrollo

La regeneración de los árboles y arbustos del bosque es una secuencia demográfica que incluye la producción de frutos, la dispersión de las semillas, su germinación y establecimiento como plántulas. La fase de plántula suele ser crucial en la dinámica de las poblaciones vegetales. La plántula recién emergida ya no tiene la capacidad de resistencia de la semilla, pero tampoco tiene la robustez física de los árboles adultos (Kitajima y Fenner 2000). Durante este período vulnerable, la joven planta debe crecer rápidamente, establecer una raíz profunda que le asegure el agua en los períodos de sequía, competir por el espacio, la luz y los nutrientes con las hierbas y arbustos del sotobosque, y dotarse de defensas químicas y mecánicas para resistir la presión de los herbívoros. Es bien conocido que el crecimiento está influenciado por las condiciones ambientales, por ejemplo las plantas crecen más rápido cuando disponen de abundancia de agua y nutrientes; pero las tasas de crecimiento tienen también un importante componente genético. La tasa de crecimiento resultante del genotipo y del ambiente tiene consecuencias ecológicas en cuanto a la regeneración natural de las poblaciones y la dinámica de las comunidades, así como implicaciones evolutivas. El componente genético de la tasa de crecimiento se ha comprobado en diferentes especies cultivadas en condiciones uniformes que mostraron una gran variabilidad en las tasas de crecimiento y la distribución de biomasa y nutrientes. Estos patrones observados en igualdad de condiciones ambientales reflejarían diferentes presiones selectivas de sus hábitats originales, así como constricciones de su historia filogenética.

El análisis del crecimiento de las plantas se ha desarrollado durante las últimas décadas como una disciplina, relacionada con la ecofisiología, la ecología vegetal y la agronomía, con sus propios conceptos, términos (donde abundan las siglas) y herramientas de cálculo (véanse revisiones en Evans 1972; Hunt 1982, 1990; Poorter 1989a; Lambers y Poorter 1992; Hunt *et al.* 2002; cuadros 7.1 y 7.2). El concepto central es la **tasa de crecimiento relativo** (también conocida por las siglas **RGR**, del inglés “relative growth rate”), que se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo (véase cuadro 7.1). Durante los primeros estadios de una planta, el crecimiento suele tener una dinámica

exponencial y suele reflejar diferencias significativas entre especies. Por ejemplo, en un estudio de 24 especies leñosas cultivadas en invernadero, bajo condiciones favorables y cercanas al óptimo para su crecimiento, se observaron grandes diferencias en la evolución de la biomasa con el tiempo (Figura 7.1; sólo se muestran 7 especies para mayor claridad), que reflejaron a su vez las diferencias inherentes entre estas especies en sus respectivas tasas de crecimiento relativo y las diferencias en la biomasa inicial debido al peso de la semilla (Antunez *et al.* 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005).

8.5. Análisis de crecimiento: definiciones y fórmulas

La tasa de crecimiento relativo (RGR, siglas del inglés “relative growth rate”) es la medida principal del análisis de crecimiento y se define como la ganancia de biomasa por unidad de biomasa y tiempo.

Asumiendo que el crecimiento de las plántulas en los primeros estadíos suele ser de tipo exponencial, el peso de la plántula en un momento determinado vendría determinado por la ecuación:

$$P2 = P1 * x e^{RGR * (t2-t1)}; \text{ (ecuación 1)}$$

Siendo P2 y P1 el peso de la plántula en los tiempos 2 y 1 (t2 y t1, respectivamente) y RGR la tasa de crecimiento relativo. Si hacemos los logaritmos neperianos a los dos términos de la ecuación, tenemos que:

$$\ln P2 = \ln P1 + RGR * (t2-t1);$$

Despejando, tendríamos la fórmula para calcular la RGR: RGR =

$$(\ln P2 - \ln P1) / (t2-t1) \text{ (ecuación 2)}$$

En general, es difícil realizar medidas de la biomasa total de una misma planta en distintos intervalos de tiempo, condición necesaria para poder calcular su RGR. En algunos estudios (por ej., Villaret *et al.* 1998), que han utilizado plantas en cultivo hidropónico (donde las raíces de las plantas se encuentran en agua enriquecida con nutrientes y oxígeno), se han podido pesar los mismos individuos en diferentes tiempos. Así, con este método se puede determinar la RGR para cada individuo (calculada a partir del peso fresco), pero es necesario comprobar que no se producen interferencias en el crecimiento durante la manipulación y pesado de las plántulas y que la relación peso fresco/peso seco se mantenga constante (Villar *et al.* 2005). Dada la cierta complejidad del citado método, se utilizan otras aproximaciones para el cálculo de la RGR, que consiste en cosechar un número suficiente de plantas (replicados) en tiempos distintos (ver Cuadro 7.2 para más detalles metodológicos). La tasa de crecimiento se calcula con los promedios de peso en los dos tiempos distintos (ecuación 2), por tanto se necesita un número relativamente elevado de replicados [se recomiendan más de 12 individuos por especie y tiempo, en el caso de las plantas leñosas; ver Poorter y Garnier (1996)]. En cuanto al cálculo para obtener

RGR, se aplica la ecuación 2, pero hay que tener presente que el resultado puede variar según la forma de hacer los cálculos. Por ejemplo, se puede calcular primero, para cada tiempo, el peso medio (P1 y P2) y a continuación aplicarlos logaritmos, y seguir con los cálculos de la ecuación 2, pero esta opción puede inducir a errores (Hoffman y Poorter 2002). Alternativamente, se pueden calcular primero los logaritmos neperianos de los pesos individuales de las plantas y luego calcular, para cada tiempo, la media de esos logaritmos; ésta sería la opción recomendable (Hoffmann y Poorter 2002).

La proporción de raíz (RMF, siglas del inglés “root mass fraction”) es la relación de biomasa de raíz y biomasa total de la planta. Se expresa en kg (raíz) kg⁻¹ (planta).

La razón de área foliar (LAR, siglas del inglés “leaf area ratio”) es la relación de área foliar y peso total de la planta. Se expresa en m² (hoja) kg⁻¹ (planta). **El área específica foliar** (SLA, siglas del inglés “specific leaf area”) es la relación de área foliar y peso de hoja. Se expresa en m² (hoja) kg⁻¹ (hoja).

La proporción de hoja (LMF, siglas del inglés “leaf mass fraction”) es la relación de biomasa de hojas y la biomasa total de la planta. Se expresa en kg (hoja) kg⁻¹ (planta).

La proporción de tallo (SMF, siglas del inglés “stem mass fraction”) es la relación de biomasa de tallo y biomasa total de la planta. Se expresa en kg (tallo) kg⁻¹ (planta).

El contenido de materia seca (DM, siglas del inglés “dry matter”) es la relación de peso seco y el peso fresco de la planta. Se expresa en kg (peso seco) kg⁻¹ (peso fresco). La razón de área foliar (LAR) es igual al producto de SLA por LMF: [m² (hoja) kg⁻¹ (planta)] = [m² (hoja) kg⁻¹ (hoja)] × [kg (hoja) kg⁻¹ (planta)]

La tasa de asimilación neta (NAR, siglas del inglés “net assimilation rate”) es la tasa de incremento en el peso de la planta por unidad de área foliar. Se expresa en kg (planta) m⁻² (hoja) día⁻¹.

La tasa de crecimiento relativo (RGR) es igual al producto de LAR por NAR: [kg kg⁻¹ día⁻¹] = [m² (hoja) kg⁻¹ (planta)] × [kg (planta) m⁻² (hoja) día⁻¹]

Hunt *et al.* (2002) han publicado un artículo en el que se explica como realizar todos estos cálculos y se incluye un fichero de Microsoft Excel 2000 para realizarlos. en la dirección: <http://aob.oupjournals.org/content/vol90/issue4/images/data/485/DC1/Mcf214suppl.xls>

8.6. Hormonas que intervienen en el crecimiento y desarrollo de las plantas

8.6.1. Auxinas

Las auxinas fueron las primeras hormonas descubiertas en plantas. El primer indicio de su existencia se derivó de estudios relacionados con los tropismos. Los experimentos de Darwin (1880), Boysen-Jensen (1913) y Paúl (1919) sobre curvatura de coleóptilos de

gramíneas en respuesta a la luz, llevaron a postular la existencia de sustancias que se moverían de forma polarizada y transmitiría la señal lumínica desde el ápice hacia la parte basal del coleóptilo. Llamaron a esa sustancia auxina, del griego “auxein” (crecer), pues uno de sus principales papeles es regular la elongación de tallos jóvenes. Hasta pasado el año 1930 no se descubrió la estructura de la primera auxina: el ácido indolil-3-acético, comúnmente indolacético o AIA.

Biosíntesis, transporte y metabolismo

El AIA es la principal forma de auxina natural sintetizada en plantas, aunque hay toda una familia de compuestos con efectos parecidos. No obstante, dentro de la familia de las auxinas hay sustancias bastante diferentes al AIA. También hay auxinas sintéticas, como el ácido 2-4-diclorofenoxiacético (2,4-D), con aplicaciones comerciales.

La característica estructural principal de todas las moléculas con actividad auxina es que, a pH neutro, tienen una fuerte carga negativa en un carboxilo separada de una carga residual positiva por una distancia de 0.55nm. Esta separación de carga parece ser esencial para la actividad de la auxina.

Existen varias vías de síntesis del ácido indolacético (AIA) dependientes de su principal precursor, el triptófano. Existen también vías de síntesis del AIA no dependientes del triptófano, como la del indol-glicerofosfato, aunque todavía están bajo estudio y su importancia relativa todavía desconocida.

Las auxinas pueden ser transportadas por el floema de forma apolar. El AIA se sintetiza principalmente en el ápice de las yemas, y se transporta polarmente hacia la raíz a través de las células parenquimáticas asociadas al tejido vascular. Una vez llegada al tejido receptor, el transporte de las auxinas es a través de las células de forma polar, activa y unidireccional con el consiguiente consumo energético. De acuerdo con un modelo quimiosmótico, el gradiente de pH entre la pared celular (pH~5) y el citoplasma (pH~7) facilita la entrada de la forma reducida de las auxinas (AIAH) a través de la membrana citoplasmática, mientras que impide la salida de la forma oxidada de la auxina (AIA) de la célula. Esta se lleva a cabo a través de transportadores específicos situados en la parte basal de la membrana celular.

La respuesta de la planta a las auxinas para un tejido determinado depende de su concentración y sensibilidad a ellas. La degradación de las auxinas es irreversible, así, como forma de control de su concentración, las auxinas suelen encontrarse de forma conjugada o ligada con otras moléculas. Las formas conjugadas son inactivas pero tienen varias funciones: almacenamiento, transporte, protección y desintoxicación. De esta forma, el nivel intracelular de auxina activa depende de su síntesis, transporte, degradación y compartimentación.

Efectos fisiológicos de las auxinas

Las auxinas afectan a tanto a la división, como al crecimiento y diferenciación celular, por lo que están implicadas en numerosos procesos del desarrollo, muchos de ellos en interacción con otras hormonas. A saber,

- Regulan el fototropismo, el gravitospismo y el tigmotropismo mediante la redistribución lateral de la auxina
- Provocan la elongación celular mediante el incremento de la extensibilidad de la pared celular
- Estimulan el crecimiento de los tallos y los coleóptilos
- Inhiben el crecimiento de la raíz y estimulan la formación de raíces secundarias
- Inducen la formación de raíces adventicias a partir de esquejes
- Causan dominancia apical
- Retardan la abscisión de los órganos
- Inducen el desarrollo floral
- Contribuyen a la regulación del desarrollo del fruto
- Inducen la diferenciación vascular

Mecanismos de acción

Las auxinas promueven el crecimiento principalmente por aumento de la expansión celular. De acuerdo con la hipótesis de crecimiento por acidificación, las auxinas estimularían la actividad H⁺-ATPasa del plasmalema y provocarían el bombeo de protones hacia la pared celular (aún por dilucidar si por activación de las bombas existentes o/y por inducción de síntesis de nuevas H⁺-ATPasas). Ello causaría una disminución del pH que provocaría la activación de expansinas, que rompen enlaces de hidrógeno y debilitan la pared, permitiendo el depósito de nuevos materiales, cuya síntesis y transporte también son activados por auxinas.

Además de su acción directa sobre la actividad H⁺-ATPasa de la membrana plasmática, se están estudiando candidatos a receptores de auxinas para una posterior transducción de la señal, en la que el Ca²⁺ y cambios en el pH citoplasmático jugarían un importante papel como segundos mensajeros. Se han detectado muchos genes cuya expresión se modifica por auxinas. Entre ellos, genes de repuesta a gravitropismo, genes reguladores del ciclo celular, proteínas moduladas por calcio de unión al ADN o asociadas a paredes celulares, así como algunos relacionados con metabolismo secundario y estrés.

Las auxinas también inducen la síntesis de giberelinas, hormonas que promueven el crecimiento del tallo; por tanto, también estimulan de esta forma indirecta el crecimiento.

Aplicaciones comerciales

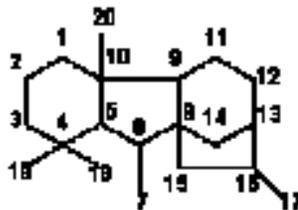
La aplicación de auxinas sintéticas como fitoreguladores se utiliza en prácticas agronómicas y biotecnológicas para:

- El enraizado de esquejes
- La estimulación de la floración
- El retraso en la caída y el cuajado de los frutos o la modificación de su aspecto
- Como herbicidas

8.6.2. Giberelinas

Alrededor de 1930, científicos japoneses obtuvieron cristales de compuestos promotores del crecimiento en *Gibberella fujikuroi*, hongo causante del “bakanae” (planta loca) en arroz, enfermedad caracterizada por un crecimiento excesivo del tallo de arroz y una inhibición de la producción de semillas. Las llamaron giberelinas. A partir de 1955, en que se hizo con el ácido giberélico, estas sustancias se purificaron y analizaron estructuralmente. Desde entonces se han aislado más de 120 giberelinas (GA_s) a partir de plantas y del hongo *Gibberella*. La numeración de las giberelinas (subíndice) viene dada por el orden en el que han sido descubiertas.

Las giberelinas son terpenoides de 19 o 20 átomos de carbono, cuya estructura química está constituida por un anillo *ent*-giberelano (figura). Su aplicación estimula el crecimiento en plantas mutantes deficientes en su producción, que suelen tener fenotipos enanos. No obstante, sólo un reducido número de giberelinas tiene realmente actividad hormonal en las plantas. Las demás son formas precursoras e inactivas.



Biosíntesis, transporte y metabolismo

La síntesis de giberelinas se lleva a cabo a través de la vía de los terpenoides y tiene lugar en los plastidios y en el citoplasma. Comienza con formación de anillos para dar lugar al *ent*-kaureno en proplastidios de tejidos meristemáticos y posterior oxidación a aldehído (GA₁₂-aldehído) en el retículo endoplasmático. A partir de él, las distintas GA_s se sintetizan en el citosol. Tanto las enzimas como los genes implicados en la síntesis están caracterizados.

La síntesis de GA_s está controlada por el fotoperíodo y la temperatura, y es inducida por auxinas. Además la expresión génica tiene una regulación por retroalimentación. La conjugación con monosacáridos también regula la cantidad de GA_s activas disponibles.

El transporte de GA_s es floemático. La síntesis se lleva a cabo en ciertos tejidos (órganos reproductores, ápices de tallos, flores, raíces, entrenudos, semillas inmaduras, frutos) y se transportan a otros. Las formas de transporte son normalmente intermedias o inactivas, que se terminan de sintetizar o de activarse en el tejido receptor.

Efectos fisiológicos de las giberelinas

Los principales efectos de las giberelinas sobre el desarrollo son:

- Inducción del crecimiento del tallo
- Regulación de la transición entre la fase juvenil y adulta
- Inducción de la floración y determinación sexual de la flor
- Promoción de la producción de frutos
- Inducción de la germinación de semillas (pérdida de dormición y movilización del endospermo)

Mecanismos de acción

La estimulación del crecimiento por GA_s es debido a la estimulación de la elongación y la división celular. El incremento de flexibilidad en la pared celular por estimulación de la enzima xiloglucano endotransglicosasa (XET) parece estar correlacionado con el crecimiento inducido por GA. A su vez, las giberelinas estimulan la transición entre la replicación de ADN y la división celular, acelerando así el ciclo celular. En presencia de giberelinas se induce la degradación de factores de transcripción represores de genes relacionados con el crecimiento.

En las células de la aleurona de las semillas de cereales, las GA_s del embrión activan la transcripción de los genes para la α -amilasa a través de la producción de una proteína inductora de la transcripción.

En ambos procesos, la ruta de transducción es probablemente similar. Un receptor de la GA situado en la membrana citoplasmática dispara una señal de transducción que regula la expresión de factores de transcripción. Aunque todavía con ciertas dudas, en esta vía de transducción parecen estar implicadas proteínas G, GMP cíclico y el ion Ca²⁺.

Aplicaciones comerciales

Las GA_s tienen diversas aplicaciones comerciales relacionadas con los efectos que tienen sobre el crecimiento de los tallos o la formación de frutos. Entre ellas se encuentran:

- La aplicación de GA_s en uvas sin semillas provoca un aumento del tamaño de la uva al aumentar el espacio entre granos por estiramiento de la branca.
- El aumento del tamaño de las manzanas.
- En los cítricos, las GA_s retrasan la senescencia del fruto, lo que permite un mayor tiempo del fruto en el árbol, alargando la temporada de cosecha.
- La aceleración del proceso de producción de malta de cebada.
- El aumento de la producción de azúcar en la caña de azúcar.

Asimismo, los inhibidores de la síntesis de giberelinas son utilizados en floricultura para disminuir el crecimiento de ciertas especies, para evitar el encamado de cereales o la altura excesiva de frutales.

8.6.3. Citoquininas

Son el grupo de hormonas menos conocido hasta el momento. No se han obtenido mutantes con defectos en citoquininas, y se desconocen por tanto, los genes responsables de su síntesis. La esencialidad de estas hormonas puede hacer que las mutaciones en sus genes de síntesis sean letales. Además, muchos microorganismos que establecen relaciones con las plantas, son capaces de sintetizarlas, por lo que se especula con la posibilidad de que las plantas sean “simbiontes obligados” de algunos de estos microorganismos, como *Methylobacterium*, que han sido detectadas incluso en cultivos *in vitro* de tejidos axénicos. En 1956 se aisló una aminopurina, a partir del ADN de esperma de salmón autoclavado, con capacidad para inducir división celular en tejidos vegetales. Se le llamó quinetina. En estudios llevados a cabo en células aisladas de tabaco, se observó que las auxinas sólo podían estimular un alargamiento celular y era imprescindible la presencia de “quinetina” para inducir la división celular. En general, las citoquininas (de citocinesis) no sólo inducen división celular, sino que, como el resto de hormonas, tienen otros efectos fisiológicos. La primera citoquinina purificada fue la “zeatina”, que es la más abundante en plantas. Posteriormente, se han descubierto más de un centenar de productos con efectos parecidos.

Biosíntesis, transporte y metabolismo

Las citoquininas naturales son purinas substituidas. Son derivados de la adenina con un substituyente, isoprenoide (citoquininas isoprenoídicas) o aromático (citoquininas aromáticas), en el nitrógeno amínico de la posición 6.

Se pueden encontrar como bases libres o formando conjugados, principalmente con nucleósidos (ribósidos o ribótidos), glucósidos, derivados de la alanina o derivados de la metiltionina (CH₃S-). La forma activa de las citoquininas es como base libre. Algunas forman parte de algunos tRNA como bases inusuales en el extremo 3' del anticodón. Estos tRNA podrían ser una fuente de citoquininas aunque su aportación no parece ser muy importante.

La mayor parte de las citoquininas son sintetizadas *de novo*. Su síntesis comienza por la adición de isopentenil pirofosfato al N₆ de un nucleótido de AMP. A partir de la formación de este ribótido de isopenteniladenina se deriva la ruta, muchas de cuyas etapas son todavía desconocidas.

Se considera que la síntesis de citoquininas se lleva a cabo, mayoritariamente, en el ápice de la raíz, aunque también en menor medida, en embriones, meristemas jóvenes de hojas, frutos y callos, como los inducidos por infección bacteriana. Su transporte, regulado desde la parte aérea, se realiza como conjugados ribósidos de forma pasiva a través del xilema hacia los tallos y hojas donde son transformadas a forma libre.

Las plantas, además de por conjugación, regulan su nivel inactivándolas irreversiblemente por oxidación de la cadena lateral.

Efectos fisiológicos de las citoquininas

En la mayoría de estos procesos en que están implicadas, las citoquininas participan junto con otras hormonas, especialmente auxinas. Así, ambas controlan el ciclo celular, actuando de forma sinérgica: las auxinas inducen la expresión de genes de CDKs (genes *Cdc* o “cell division cycle”), que se sintetizan inactivas por la presencia de un grupo fosfato. Las citoquininas inducen la síntesis de fosfatasas encargadas de activar a las CDKs.

Además de la inducción de la división celular, las citoquininas están implicadas, entre otros procesos, en:

- Diferenciación de las células indeterminadas de agallas y callos a órganos dependiente del cociente citoquinina/auxina. Si es favorable a las citoquininas, se induce formación de yemas y tallos (caulogénesis), y si lo es a las auxinas, se inducen raíces (rizogénesis).
- Proliferación de yemas axilares (disminución de la dominancia apical), por una razón elevada citoquinina/auxina.
- Retraso de senescencia foliar por represión de genes promotores de la misma.
- Desarrollo de cloroplastos por inducción de síntesis de sus componentes de forma sinérgica con la luz.

Mecanismos de acción

Las citoquininas aumentan la abundancia de muchos ARNm y la síntesis de numerosas proteínas, como las cloroplásticas. Sin embargo, esta inducción puede también ser regulada por otras hormonas o factores como la luz o diversos tipos de estrés. Así, los mecanismos de acción de las citoquininas son bastante desconocidos. Se ha identificado un posible receptor similar a los reguladores bacterianos de dos componentes (un sensor en el extremo N-terminal y un regulador de la respuesta en el C-terminal), y muy similar al de etileno (podría por tanto ser compartido). Además, se han identificado varias proteínas que se unen

a citoquininas y podrían ser receptores o transportadores, pero todavía no se ha podido demostrar su función biológica.

Aplicaciones comerciales

Las citoquininas se utilizan comúnmente en biotecnología para regenerar plantas a partir de callo. La generación de plantas transgénicas para estudio de diversos procesos y la propagación de plantas transgénicas a nivel industrial, dependen de esta capacidad de las citoquininas en combinación con las auxinas.

La disminución de la dominancia apical por aplicación de citoquininas se utiliza para incrementar la ramificación en árboles frutícolas o plantas ornamentales.

8.6.4. Ácido abscísico

El ácido abscísico (ABA) debe su nombre al descubrirse en 1963 como una sustancia que provocaba la abscisión de los frutos del algodón. Se trata de un sesquiterpeno obtenido a partir de carotenoides. Aunque sigue manteniendo ese nombre, no es el causante de la abscisión, sino que estimula la síntesis de la hormona responsable de la misma: el etileno. No obstante, el ABA por sí mismo juega papeles importantísimos en el desarrollo como el de ser una señal que dispara mecanismos antiestrés o controlar la maduración y dormición de semillas (de ahí que el nombre de “dormina”, aunque sin éxito hasta el momento, pudiese ser alternativo al de ABA).

Biosíntesis, transporte y metabolismo

La estructura química del ABA ($C_{15}H_{20}O_4$) determina su actividad fisiológica. Su fotoisomerización produce isómeros *cis*, que es la forma activa, e isómeros *trans*, forma inactiva.

La síntesis de ABA tiene lugar en todas aquellas células que contienen cloroplastos o amiloplastos y se encuentra en todas las células vegetales. La vía de síntesis de ABA es una ruta indirecta, que parte del isopentenil pirofosfato (IPP) para sintetizar epoxi-carotenoides (xantofilas), a partir de las cuales se escinden moléculas con los primeros 15 carbonos, que se oxidarán hasta transformarse en ABA.

El ABA se puede inactivar irreversiblemente por hidroxilación, dando lugar al ácido faseico y dihidrofaseico (DPA), o reversiblemente por conjugación con monosacáridos. La forma glucosilada del ABA se almacena en la vacuola, donde no se degrada y sirve de reservorio.

El transporte de ABA se realiza tanto a través del floema como del xilema. La distribución de ABA está directamente relacionada con el pH de los distintos compartimentos. Es un ácido débil, y las membranas son permeables a la forma protonada, pero no a la ionizada. Por tanto, la forma disociada se acumulará en compartimentos alcalinos.

Así, el ABA puede ser redistribuido por variación de gradientes de pH, sin variar la cantidad total de hormona. Uno de los efectos más típicos del ABA es la inducción del cierre estomático en respuesta a estrés hídrico. Al principio del estrés, el pH del xilema se alcaliniza, por lo que aumenta la forma disociada de ABA, que se transportará desde la raíz a las hojas, donde no podrá atravesar la membrana de las células del mesófilo, por lo que una mayor cantidad de ABA llega por transpiración a las células de guarda de los estomas, inhibiendo la H^+ -ATPasa de membrana y forzando la salida de K^+ . Al invertirse el flujo de K^+ , la turgencia disminuye, causando por tanto el cierre estomático.

Efectos fisiológicos del ABA

Además del ya mencionado cierre estomático en respuesta a estrés, el ABA tiene otras funciones en la planta. Muchos de ellos relacionados con la maduración y protección de las semillas.

- Induce la acumulación de proteínas de reserva durante la embriogénesis.
- Inhibe el viviparismo o germinación precoz en el fruto.
- Induce tolerancia a la desecación de los embriones, promoviendo la síntesis de proteínas que favorecen la resistencia a la desecación.
- Junto con las giberelinas, controla la dormición de las semillas que poseen esta característica (además de agua, necesitan un estímulo para germinar). El cociente ABA/GA alto inhibe la germinación. Cuando este se invierte tras embeber las semillas en un ambiente determinado, como baja temperatura o iluminación, se dispara la germinación.

En relación con este proceso

- Inhibe enzimas inducibles por giberelinas.
- Induce el crecimiento de la raíz e inhibe el crecimiento del tallo en estrés hídrico.
- Induce la senescencia foliar independientemente del etileno.
- Se incrementa en respuesta a estrés, no sólo hídrico, sino de otros tipos, como salino, térmico, o heridas mecánicas, por lo que puede ser una señal antiestrés bastante generalizada.

Mecanismos de acción

Los efectos del ABA a corto plazo, como el caso del cierre estomático o a largo plazo, como la maduración de las semillas, tienen distintos mecanismos de acción.

En el caso del cierre estomático, el ABA se uniría a su receptor en la membrana de las células guarda (del que se tiene evidencia aunque aún no se ha identificado). Esta señal causaría una despolarización de la membrana mediada por un incremento citosólico de Ca^{2+} que bloquearía al canal de entrada de K^+ e inhibiría a la H^+ -ATPasa y causaría el cierre estomático tal y como se ha descrito anteriormente. También hay evidencias de un receptor intracelular, de forma que el ABA endógeno también causaría el mismo efecto.

En efectos a largo plazo, como la adaptación a bajas temperaturas, la tolerancia a la salinidad o la maduración de las semillas, el ABA regula la expresión génica de muchos enzimas. Se han identificado numerosos elementos de respuesta a ABA y factores de transcripción que se pueden unir a esta hormona. Además, la regulación de la expresión génica se llevaría a cabo mediante la unión del ABA a ciertas secuencias del ADN.

Etileno, Poliaminas y otros reguladores del crecimiento

8.6.5. Etileno

En el siglo XIX, cuando las lámparas de carbón iluminaban las ciudades, se observó mayor defoliación de los árboles vecinos a estas lámparas que en los más alejados. El gas etileno, procedente de la combustión de estas lámparas, se identificó como el componente causante de este efecto. En 1901, se observó el fenómeno que luego se conocería como "triple respuesta". En plántulas etioladas de guisante, el etileno reducía la elongación, engrosaba el hipocótilo y cambiaba la orientación del desarrollo del epicótilo, que crecía horizontalmente. En 1910 se descubrió que el etileno era producido de forma natural por las plantas.

Estructura, síntesis y medida del etileno

La estructura del etileno (C_2H_4) es muy simple, con un peso molecular de 28 Da. Su característica más importante es su baja densidad, es un gas más ligero que el aire, inflamable y fácilmente oxidable.

La síntesis de etileno tiene lugar en todos los órganos vegetales, aunque en diferente medida dependiendo del tejido y del estado de desarrollo. La mayor síntesis de etileno la llevan a cabo los frutos climatéricos y los tejidos senescentes. Las heridas físicas inducen la síntesis temporal de etileno. Los hongos y bacterias también sintetizan y responden a etileno. Incluso hay evidencias de respuestas en animales, concretamente en algún espongiario y en cultivos celulares de mamíferos (no en organismos), aunque no de su síntesis.

La síntesis del etileno se produce a partir de la S-adenosil metionina (SAdoMet), precursora también de otros compuestos, procedente del ciclo de la metionina o de Yang. La enzima ACC sintasa actúa sobre la SAdoMet produciendo ACC (ácido 1-amino-ciclopropano-1-carboxilo), que será oxidado a etileno mediante la acción de la enzima ACC oxidasa (anteriormente denominada EFE (Enzima Formadora de Etileno)).

El etileno es activo a concentraciones muy bajas, del orden de 1 ppm (parte por millón). Las plantas pueden oxidar fácilmente al etileno hasta CO_2 , aunque, dada su alta volatilidad, la regulación de su concentración se lleva a cabo en la síntesis, mediante el control de la ACC sintasa y la ACC oxidasa.

La actividad de la ACC sintasa es estimulada por:

- Maduración del fruto
- Senescencia foliar (y, por tanto, por ABA)
- Auxinas
- Lesión física
- Lesión por congelación
- Estrés hídrico

La ACC oxidasa también tiene una fuerte regulación. Esta enzima se inhibe a altas concentraciones de CO₂, en condiciones anaeróbicas o a temperaturas por encima de los 35°C, mientras que es estimulada durante la maduración del fruto.

El etileno también puede autorregular su síntesis, estimulándola o inhibiéndola, en un proceso denominado autocatálisis.

Efectos fisiológicos del etileno

Aunque se ha asociado con procesos inhibidores del crecimiento, el etileno es realmente una hormona implicada en la adaptación de las plantas al ambiente cambiante. Muchos de sus efectos están relacionados con los efectos de otras hormonas, de tal forma que, más que la concentración de etileno, en la regulación de estos procesos, manda el balance hormonal.

- Induce la maduración de los frutos climatéricos. Existe un incremento en la concentración de etileno previo al aumento brusco de la respiración que conduce a la rápida maduración en estos frutos.
- Incrementa la expansión celular lateral, produciendo el engrosamiento típico de la “triple respuesta”. El etileno induce la reorientación de los microtúbulos, cambiando la dirección de crecimiento de la pared celular.
- Estimula la epinastia (curvatura de las hojas) como respuesta a una señal radicular.
- Mantiene el gancho de los cotiledones etiolados, que los protege de lesiones durante la emergencia del suelo. Posteriormente, la luz lo abrirá para permitir el crecimiento apical del tallo. De ahí que en oscuridad, al mantener cerrado el gancho, el etileno provoque un crecimiento horizontal del epicótilo.
- Estimula la germinación y rompe la dormición de las semillas.
- Estimula la elongación de los tallos en plantas acuáticas. En hipoxia se induce la ACC; en agua, disminuye la difusión de etileno, y su incremento conduce a un aumento en la cantidad y en la sensibilidad a giberelinas.
- Induce la formación de raíces y de pelos radiculares.
- Acelera la velocidad de senescencia foliar, que dependerá del balance entre ABA y etileno como estimuladores y citoquininas como inhibidores.
- Juega un importante papel en la abscisión foliar, conjuntamente con las auxinas. El etileno induce genes de degradación de pared en la zona de abscisión.

- En muchas especies también regula la abscisión natural de órganos perocederos, como pétalos de flores.
- Controla las respuestas a diversos tipos de estrés. Su aumento en las zonas dañadas por algún estrés (herida, infección, o daño por agente químico o físico) puede servir de señal de alarma al resto de la planta. Además, el etileno puede conducir a la abscisión de la zona u órgano deteriorado.

Mecanismos de acción

Los mayores efectos provocados por el etileno son a nivel de la expresión génica. Existen varias vías de transducción de la señal de etileno hasta el núcleo, algunas de ellas bastante bien descritas. Todas ellas parecen implicar la unión del meristemo a receptores de membrana situados en el retículo endoplásmico. Los receptores de etileno son del tipo de receptores de dos componentes, similares a los descritos para citoquininas. Su unión con etileno precisa de un metal, probablemente Cu o Zn, y es bloqueada por Ag, que se utiliza como inhibidor de la respuesta a etileno. Esta unión provoca la activación de una o más vías de transducción, de las que se conocen algunos componentes, que llevarán a la respuesta celular.

Se han encontrado unas secuencias reguladoras denominadas ERE (elementos de respuesta al etileno) que inducen la respuesta al etileno, que se mantendrían inhibidas. Una vez el receptor estuviera unido al etileno se llevaría a cabo la inactivación de un regulador negativo, lo que permitiría la activación de una proteína tipo canal transmembrana, la entrada del correspondiente ion activaría el factor de transcripción que daría lugar al aumento de la transcripción de las secuencias ERE, que dispararían la respuesta a etileno.

Aplicaciones comerciales

La inhibición de la síntesis de etileno permite retrasar la maduración de los frutos. Así pues, la aplicación de altas concentraciones de CO₂, bajas concentraciones de oxígeno y bajas temperaturas, son muy comunes en cámaras de conservas frutales y de transportistas.

La aplicación de un inhibidor de la síntesis de etileno como el ion plata (Ag⁺) es muy común para mantener vivas flores cortadas.

Asimismo, la posibilidad de inducir la síntesis de etileno es utilizada para inducir la cerezas o las almendras.

La aplicación de técnicas moleculares permite la creación de plantas incapaces de sintetizar etileno. Estas plantas necesitan de la aplicación externa de etileno para madurar. Ello permite controlar totalmente la maduración o la caída de los pétalos en flores cortadas.

8.7. OTROS REGULADORES DEL CRECIMIENTO

8.7.1. Poliaminas

Las poliaminas son compuestos catiónicos con varios grupos aminos.

Entre ellos se encuentran:

- Putrescina – 2 grupos aminos
- Espermidina – 3 grupos aminos
- Espermina – 4 grupos aminos
- Cadaverina – 5 grupos aminos

Estos compuestos se encuentran generalmente en concentraciones elevadas, lo que ha dificultado su catalogación como hormonas o reguladores del crecimiento.

Su síntesis se lleva a cabo a partir de la arginina o ornitina más la adición de (S-adenosil metionina), precursor de la síntesis de etileno.

El carácter policatiónico de las poliaminas, a pH intracelular, les proporciona la capacidad de unirse con las cargas negativas de los grupos fosfato de los ácidos nucleicos, incrementando la transcripción y la traducción de los mismos.

Los efectos fisiológicos conocidos de las poliaminas son:

- la estimulación de la división celular.
- la estabilización de las membranas.
- la estimulación del desarrollo de algunos frutos.
- la disminución del efecto causado por el estrés hídrico.
- el retraso en la senescencia.

Su actividad se correlaciona con su capacidad antioxidante y su papel como estabilizantes de membranas.

8.7.2. Ácido salicílico

El ingrediente activo de la aspirina (ácido acetil-salicílico) tiene varios papeles relevantes en la regulación del crecimiento vegetal y, especialmente, en la transmisión de señales. Las actividades fisiológicas en las que se ha demostrado intervención del ácido salicílico son:

- Estimulación de la respiración resistente al cianuro.
- Inducción de la Resistencia Sistémica Adquirida (SAR). Después de una infección patógena, en la zona de infección se produce una cantidad elevada de ácido salicílico, el cual es transportado, vía floema, al resto de la planta, iniciándose un efecto de respuesta de tipo inmunológico.

8.7.3. Jasmonatos

El ácido jasmónico y el jasmonato de metilo tienen un papel dentro de las respuestas al estrés y de defensa. También se ha comprobado que estos compuestos pueden modular procesos como la viabilidad del polen, la maduración de frutos o el crecimiento de la raíz.

Su síntesis es a partir del ácido linoleico, proveniente de las membranas celulares, y su síntesis involucra a la lipoxigenasa.

8.7.4. Brasinoesteroides y oligosacarinas

Los brasinoesteroides son de naturaleza terpenoide. Sus efectos son parecidos a los de las auxinas, aunque recientemente se ha demostrado que son independientes. Se supone que actúan sinérgicamente con las auxinas. Se han demostrado sus efectos sobre genes regulados por la luz.

Las oligosacarinas son carbohidratos complejos liberados de la pared celular. Tiene efectos antagónicos con las auxinas, probablemente alterando su metabolismo o la sensibilidad a estas. También pueden inducir distintas defensas frente a patógenos.

GLOSARIO DE TERMINOS

Abiótico: Contrario a la vida.

Absorción: El proceso de acumulación, como la absorción por las raíces.

Ácido: Un donador de protones (H^+), una sustancia que libera protones y por lo tanto causa que el pH de una solución sea menor de 7,0.

Ácido: Que posee un número relativo grande de protones y tiene un pH menor de 7,0.

Ácido desoxirribonucleico (ADN): Un ácido nucleico de doble cadena, compuesto de adenina, guanina, citosina, timina, desoxiribosa y fosfato.

Ácido Ribonucleico (ARN): Un ácido nucleico de una sola cadena, compuesto de adenina, guanina, citosina, uracilo, ribosa y fosfato.

Ácido ribonucleico mensajero (ARNm): Un ácido ribonucleico que se transcribe a partir de la matriz de ADN.

Ácido ribonucleico ribosomal (ARNr): Un ácido ribonucleico que participa en la formación de los ribosomas.

Ácido ribonucleico de transferencia (ARNt): Una molécula pequeña de ácido ribonucleico, que participa en la transferencia de aminoácidos específicos para la síntesis de una proteína.

Actina: Proteína globular, participa en los mecanismos de contracción de los microfilamentos.

Adenina: Base nitrogenada halladas en el ADN y ARN.

Adenosin trifosfato.(ATP): Compuesto orgánico que contiene , adenina, ribosa y tres grupos fosfatos. La mayor fuente de energía química para las reacciones metabólicas.

Aeróbico: Organismo que metaboliza en presencia de oxígeno molecular.

Aleurona: Producto de naturaleza proteica, que se almacena en las semillas y que se moviliza durante la germinación.

Alcalina: Sustancia que libera iones hidroxilos en solución. Aumenta el pH por encima de 7,0.

Alcaloide: Un grupo de compuestos nitrogenados orgánicos de origen vegetal, de carácter básico. Muchos alcaloides tienen propiedades medicinales, alucinógena o tóxica.

Alga verde azul: Organismo procaríote, con pigmentos de ficobilina para realizar la fotosíntesis.

Almidón: Un polisacárido compuesto por moléculas de α -glucosa, es el principal producto de reserva de las plantas.

Aminoácido: Un ácido orgánico con un grupo amino (NH_2) y un grupo carboxilo ($-COOH$). Los aminoácidos se unen entre sí para formar las moléculas de proteínas.

Amilasa: Una enzima que hidroliza el almidón convirtiéndolo en azúcares.

Anaeróbico: Organismo que funciona en ausencia de oxígeno molecular.

Antocianinas: Un grupo de pigmentos flavonoides, solubles en agua , que le dan las coloraciones, azul, rojo y morado a las flores.

Aparato de Golgi: Orgánulos compuestos de pilas de membranas aplanadas , que funcionan en el empaquetamiento y síntesis de membranas y pared celular.

Apoplasto: Está formado por la pared celular y los espacios intercelulares, que constituyen el espacio libre del tejido. El agua y los solutos se mueven a través del espacio libre.

Autotrófico: Un organismo que produce sus propios alimentos a través de la fotosíntesis, p. ej. las plantas verdes.

Buffer: Cualquier sustancia que absorbe o libera protones para mantener el pH de la solución estable, inclusive si se añade un ácido o una base.

Campo de punteaduras primario: Región en la pared primaria, donde los plasmodesmos atraviesan la pared celular.

Capa de aleurona: Un grupo de células ricas en gránulos de proteínas y localizada como la capa externa del endospermo de muchas semillas

b -caroteno: Un carotenoide vegetal importante, precursor de la vitamina A.

Carbohidrato: Un compuesto orgánico que contiene carbono, hidrógeno y oxígeno en el patrón básico CH_2O ; como los azúcares, almidón y celulosa..

Carotenoide: Un terpeno compuesto por ocho unidades de isopreno, sintetizado por muchas plantas. Pigmentos de colores anaranjado rojizo, que se encuentran en la zanahoria, hojas, etc.

Catalizador: Cualquier sustancia que acelera la velocidad de una reacción sin participar en ella. En las reacciones bioquímicas las enzimas, son proteínas que actúan como catalizadores, disminuyendo la energía de activación.

Células somáticas: Todas las células del soma o cuerpo, diferentes de las células sexuales, que contienen al menos los dos conjuntos de cromosomas heredados de ambos padres.

Celulosa: Una enzima que hidroliza la celulosa, convirtiéndola en glucosa.

Celulosa: El principal carbohidrato estructural de las células vegetales. Es un polímero de la glucosa (está compuesta de muchas unidades de glucosa).

Cigoto: Célula diploide ($2n$) resultante de la unión de dos gametos haploides (n), óvulo fecundado como resultado de la fertilización.

Clorofila: La molécula responsable de captar la energía luminosa en los primeros eventos de la fotosíntesis. Es un pigmento de color verde.

Cloroplastos: Orgánulos encontrados en las partes superiores de las plantas (tallos, hojas, frutos, etc.), contienen clorofila y realizan la fotosíntesis.

Cromatina: Es el material nuclear que se tiñe de oscuro, presente durante la interfase. Está compuesta de ADN y proteínas.

Cromoplasto: Orgánulos rodeados por una membrana que almacenan carotenoides.

Cromosoma: Filamentos microscópicos dentro del núcleo de células eucarióticas, que tienen el ADN responsable de la herencia. Contienen las unidades hereditarias o genes.

Clon: Organismos genéticamente idénticos.

Cresta: Pliegues presentes en la membrana interna de las mitocondrias.

Cianobacteria: (Gr. kyanos, azul oscuro). Algunas veces llamadas algas verde azules, bacterias fotosintéticas; productores importantes de oxígeno para la evolución de la vida sobre la tierra.

Ciclosis: Circulación del citoplasma en el interior de la célula junto con algunos orgánulos.

Citoplasma: El contenido viscoso de la célula, que se encuentra en la parte interna de la membrana plasmática, excluyendo al núcleo.

Citosol: Es la savia celular, es el medio acuoso, en el que están suspendidos los orgánulos y las partículas insolubles de la célula.

Desoxirribosa: Un azúcar de cinco carbonos que forma parte del ADN.

Difusión: El movimiento de moléculas al azar, de una región de alta concentración a otra de baja concentración.

Dióxido de carbono: Una molécula gaseosa compuesta de un átomo de carbono y dos de oxígeno, que participa en la fotosíntesis y es liberada en la respiración.

Doble hélice: Una hélice compuesta de dos cadenas moleculares que se enrollan entre sí, como en el ADN.

Envoltura nuclear: La membrana que rodea el núcleo en células eucarióticas.

Enzima: Es un biocatalizador de naturaleza proteica.

Ergástico: Inclusiones de material relativamente puro, frecuentes en plastidios o vacuolas, p ej. cristales como el de oxalato de calcio, grasas, granos de almidón, taninos, cuerpos proteicos.

Estroma: La matriz proteica entre las granas de los cloroplastos. Sitio de las reacciones oscuras de la fotosíntesis.

Etanol: El alcohol etílico es el producto final de la fermentación alcohólica.

Eucariote: Organismo cuyas células poseen núcleo delimitado por membrana.

Fisión: Proceso de reproducción asexual, en el que un organismo u orgánulos se divide en dos partes más o menos iguales. La forma más común de reproducción en procariotes.

Fosforilación oxidativa: Producción de ATP por las mitocondrias, acoplada al consumo de oxígeno.

Fotosíntesis: Es la producción de carbohidratos por la combinación de CO_2 y H_2O , en los cloroplastos, catalizada por la luz, con la liberación de O_2 .

Gen: La unidad de la herencia. Un grupo de nucleótidos en la molécula de ADN responsable por la herencia de un carácter particular. Codifica una proteína.

Genoma: El complemento genético total de un organismo.

Grasas: Moléculas orgánicas que contienen gran cantidad de carbono e hidrógeno, pero poco oxígeno. Los aceites son grasas en el estado líquido.

Glucosa: Un monosacárido de 6-carbonos (azúcar simple), el primer sustrato de la respiración.

Glucólisis: Una serie de reacciones que preceden la respiración aeróbica o anaeróbica, en la que la glucosa es oxidada a ácido pirúvico.

Glioxisoma: Un micro cuerpo su celular presente en el citoplasma de muchas semillas oleaginosas. Las enzimas del glioxisoma convierten lípidos a carbohidratos durante el proceso de la germinación.

Grana: Estructuras en el interior de los cloroplastos, que se observan como gránulos verdes con el microscopio óptico y con el microscopio electrónico como una pila de membranas en forma de discos. La grana contiene las clorofilas y carotenoides y son el sitio de las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

Hemicelulosa: Un polisacárido componente de la pared celular primaria; similar a la celulosa, pero degradado más fácilmente.

Herencia: La transmisión de caracteres genéticamente controlados de padres a hijos a través de la reproducción sexual.

Heterotrófico: Un organismo que obtiene sus alimentos a partir de otros organismos. Histonas. Proteínas básicas que constituyen una porción del material nuclear, asociadas funcionalmente al ADN.

Hidrólisis: El rompimiento de una molécula grande en moléculas pequeñas, mediante la adición de agua.

Hidrofílico: La propiedad que tiene una sustancia de atraer agua.

Hidrofóbico: La propiedad que tiene una sustancia de repeler el agua.

Impermeable: Que tiene la propiedad de restringir el pasaje de sustancias.

Inorgánico: Un compuesto químico sin carbono en su esqueleto atómico.

Interfase: La condición nuclear entre una mitosis y la próxima. Los cromosomas no son visibles, aunque ocurre una intensa actividad metabólica.

Ion: Un átomo o molécula que ha ganado o perdido un electrón, haciendo que la partícula se cargue eléctricamente.

Lámina media: La capa cementante de sustancias pépticas entre dos paredes celulares primarias.

Leucoplasto: Orgánulo rodeado por una membrana, especializado en el almacenamiento de almidón.

Lignina: Una molécula orgánica compleja hallada como componente importante de las paredes secundarias; imparte rigidez y fortaleza a las microfibrillas de celulosa.

Lípido: Un aceite o grasa, formado por glicerol y ácidos grasos.

Lumen: La cavidad central de una célula.

Macrofibrilla: Un agregado de microfibrillas en la pared celular, visibles con el microscopio óptico.

Macromolécula: Una molécula muy grande. Término generalmente aplicado a polisacáridos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos.

Membrana: En los organismos vivos, una bicapa de fosfolípidos impregnada con proteínas y otros compuestos; funciona en la compartimentalización de la actividad celular.

Membrana diferencialmente permeable: Una membrana que permite el paso de ciertas partículas e impide el paso de otras; también se conoce como membrana selectivamente permeable.

Meristema: Es una zona o tejido, a partir del cual se forman células nuevas por división.

Metabolismo: La suma de todas las reacciones químicas que ocurren en una célula, incluyen tanto las de síntesis, como las de degradación.

Microfibrilla: Un cordón alargado de moléculas de celulosa.

Microtúbulos: Estructuras delgadas cilíndricas, formados por la proteína tubulina, que son importantes en la síntesis de algunas membranas.

Mitocondria: Un orgánulo celular rodeado por una doble membrana, cuya función es la respiración aeróbica.

Mitosis: La división nuclear de las células somáticas, que da como resultado dos núcleos hijos idénticos.

Mosaico fluido: Se refiere al modelo de la estructura de las membranas, que consiste en una bicapa de lípidos con proteínas globulares flotando y con movimiento lateral.

Mucigel: Un material mucoso segregado por los ápices de las raíces y los pelos radicales.

Mucilaginoso: Que contiene un mucilago, compuesto de mucopolisacáridos.

Nucléolo: Estructura nuclear especializada, con regiones densas de ADN asociadas a ciertos cromosomas, lugar de síntesis de los precursores de los ribosomas.

Núcleo: Es el orgánulo más grande de la célula eucarióte, rodeado por una envoltura nuclear, contiene los cromosomas y mucho del ADN celular.

Orgánulo: Partícula subcelular que realiza una función determinada en la célula.

Organizador nucleolar: Un área en ciertos cromosomas, asociada con la formación del nucléolo.

Ósmosis: Un caso especial de difusión de agua, a través de una membrana selectivamente permeable.

Pared celular: La capa rígida más externa encontrada en las células de las plantas, muchos protistas y algunas bacterias. En las plantas formada principalmente de celulosa.

Pared celular primaria: La pared celular celulósica de todas las células vegetales, depositada durante la mitosis y citocinesis.

Pared celular secundaria: Una pared celulósica, impregnada con lignina, depositada en la parte interna de la pared primaria de muchas especies leñosas.

Pectina: La substancia cementante encontrada en la lámina media, compuesta principalmente de ácido pectico y pectato de calcio.

Permeabilidad: Una propiedad de la membrana de dejar pasar libremente sustancias.

Peroxisoma: Un microcuerpo celular que contiene las enzimas de la fotorrespiración.

pH. Es el logaritmo negativo de la concentración de iones de hidrógeno. Una escala numérica utilizada para medir la acidez y basicidad de una substancia.

Plasmodesmos: Cordones microscópicos de citoplasma, que atraviesan la pared celular y ponen en comunicación los citoplasmas de dos células contiguas.

Plasmólisis: La pérdida osmótica de agua del citoplasma y la vacuola, causa que el citoplasma se separe de la pared celular.

Plastidios: Orgánulos de la célula vegetal, entre los cuales están los cloroplastos, cromoplastos y leucoplastos.

Polímero: Una macromolécula formada por la unión de pequeñas moléculas (monómeros) idénticas, p ej. celulosa, almidón.

Polisoma: Un grupo de ribosomas relacionados funcionalmente y unidos por un cordón de ARNm.

Poros nucleares: Regiones perforadas en la envoltura nuclear, a través de las cuales el ARNm migra hacia los ribosomas del citoplasma.

Presión de turgencia: Una presión hidrostática desarrollada en el interior de una célula, como resultado de la ósmosis y que empuja el contenido celular contra la pared celular.

Procariotes: Organismos cuyas células no contienen núcleo, incluyen a las bacterias y cianobacterias.

Profase: Es la primera etapa de la división nuclear, se caracteriza por la desaparición de la envoltura nuclear y la aparición de cromosomas acortados.

Proplastidios: Partículas rodeadas por membrana, que desarrollan una estructura interna; pueden dar origen a cloroplastos, cromoplastos o leucoplastos.

Proteína: Una macromolécula compuesta por una secuencia lineal de aminoácidos. Contienen C,H,O,N,S. Las proteínas son los principales componentes estructurales de las células.

Proteínas integrales: Proteínas que penetran en la bicapa lipídica de las membranas celulares o que la atraviesan por completo.

Proteínas periféricas: Proteínas asociadas con la superficie de las membranas biológicas.

Protoplasto: La porción viva de la célula. Se excluye la pared celular.

Respiración: Es el proceso mediante el cual se convierte la energía de la glucosa en ATP, ocurre en las células de todos los organismos vivos y libera CO₂ como un subproducto. La respiración aeróbica requiere la presencia de O₂; aunque algunos organismos pueden respirar anaeróbicamente.

Retículo endoplasmático: Una red de membranas aplanadas que recorren el citoplasma celular; si tienen ribosomas adheridos se denomina retículo endoplasmático rugoso; si no se encuentran presentes ribosomas, la membrana se denomina retículo endoplasmático liso.

Ribosa: Un azúcar de cinco carbonos importante en el ARN y otros compuestos.

Ribosoma: El organelo celular responsable de la traducción de la síntesis de proteínas

RUDP: Ribulosa 1,5 difosfato, el azúcar de 5 carbonos que se combina con el CO₂ en el ciclo de Calvin, de la fotosíntesis.

RUDP carboxilasa: La enzima que fija el CO₂ en el ciclo de Calvin de la fotosíntesis.

Simplástico: Movimiento de agua y soluto a través de los tejidos atravesando las membranas biológicas

Sistema transportador de electrones: El transporte de electrones excitados a través de una serie de moléculas o transportadores, resultando en la síntesis de ATP.

Taninos: Compuestos orgánicos de origen vegetal, contienen C,H,O, de sabor astringente. Se usan industrialmente por sus propiedades curtientes en la industria del cuero. Le sirven a la planta como defensa contra el ataque de parásitos o la acción de animales fitófagos.

Tilacoides: Pilas de sacos membranosos aplanados, que forman las granas en el interior del cloroplasto.

Tejido: Un grupo de células similares en origen y estructura, que realizan una función particular.

Tonoplasto: La membrana que rodea la vacuola.

Totipotencia: Este término implica, que todas las células somáticas de un organismo tienen la información genética para completar todo su ciclo vital, o sea pueden formar una nueva planta, si el medio ambiente es adecuado. Esto significa que todas las células tienen un complemento completo de ADN, que puede dar origen a una planta completa, p. ej. Una célula parenquimática de una raíz de zanahoria, puede originar un embrión que se diferencia en una planta adulta de zanahoria. ! La oveja Dolly!

Traducción: Conversión de la información contenida en el ARN en una secuencia específica de aminoácidos, durante la síntesis de una proteína en la superficie de un ribosoma.

Transporte activo: El movimiento de iones o moléculas hacia el interior de una célula, en contra de un gradiente de concentración, usando energía metabólica.

Tubulina: Proteína que compone los microtúbulos.

Turgencia: Acción y efecto de hincharse, como consecuencia de la absorción de agua por ósmosis.

Unidad de membrana: La interpretación mediante el uso de microscopio electrónico de las membranas biológicas, que consisten en dos líneas oscuras con una línea clara en el centro. Tiene un espesor de 7,5 a 10 nm.

Vacuola: Una inclusión citoplasmática, con un contenido acuoso, rodeada por el tonoplasto y que almacena iones y moléculas de bajo peso molecular.

Vesícula: Un saco pequeño rodeado de una membrana, que se separa de una membrana mediante una constricción como en el aparato de Golgi.

Virus: Una partícula parecida a un cristal, que tiene una cubierta proteica y un núcleo de ADN o de ARN, pero no de ambos.

Xilema: En las plantas vasculares es el tejido conductor de agua y sales minerales. En varias plantas el xilema está compuesto por vasos, traqueidas, fibras y parénquima.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.

1. Alarcón V., A. 2000. Nutrición mineral: elementos esenciales y dinámica en el sistema suelo-planta. En: Tecnología para cultivos de alto rendimiento. p. 109-129.
2. Águeda G. (1998) Caracterización Fotosintética de Árboles de la Laurisilva Canaria (*Laurus azorica*, *Persea indica* y *Myrica faya*). Universidad de la Laguna. Tesis Doctoral España 268 pp. Amthor JS. Respiration and Crop Productivity. New York, Springer-Verlag, 1989.
3. Ángel, M. y R. Campos. 1988. Estudio del efecto de las deficiencias de nutrientes minerales en el cultivo del pompón (*Chrysanthemum morifolium*) en la sabana de Bogotá. En: IX Congreso colombiano de la ciencia del suelo (memorias). Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia - Facultad de ciencias Agrarias, Tunja.
4. Angert A, J Muhr, R Negrón Juárez, W Alegría Muñoz, G Kraemer, J Ramírez Santillan, JQ Chambers, SE Trumbore. 2012a. The contribution of respiration in tree stems to the Dole Effect. *Biogeosciences* 9: 4037-4044.
5. Angert A, J Muhr, R Negrón Juárez, W Alegría Muñoz, G Kraemer, J Ramírez Santillan, E Barkan, S Mazeh, JQ Chambers, SE Trumbore. 2012b. Internal respiration of Amazon tree stems greatly exceeds external CO₂ efflx. *Biogeosciences* 9: 4979-4991.
6. Armond P.A., Schreiber U. & Björkman O. (1978). Photosynthesis acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata*. II. Light-harvesting efficiency and electron transport. *Plant Physiology* 61: 411-415.
7. Aponte L., A., 1999. Bases fundamentales de anatomía y fisiología vegetal. En: Cultivos protegidos con técnica hidropónica y biológica, Bogotá, p. 23-41.
8. Armond P., Björkman O. & Staehelin L. (1979). Dissociation of supramolecular complexes in chloroplast membranes: A manifestation of heat damage to the photosynthetic apparatus. *Carnegie Institute Washington Year Book* 78: 153-157.
9. Ayers J.C. & Barden J.A. (1975). Net Photosynthesis and dark respiration of apple leaves as affected by pesticides. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 100: 24-28.
10. Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2001. Fundamentos de fisiología vegetal. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, 522p.
11. Azcón-Bieto., J y M. Talon. 1996. Fisiología y Bioquímica Vegetal. Editorial Interamericana – McGraw-Hill, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona. España. 581p.
12. Barceló C., J., Nicolás R., G., Sabater G., B. y R. Sánchez T. 1995. Nutrición mineral. En: Fisiología vegetal. 7 ed. Ediciones Pirámide S.A., Madrid, p 151-167.
13. Barnes J.D. & Wilson J.M. (1984). Assessment of the frost sensitivity of *Trifolium* species by chlorophyll fluorescence analysis. *Annals of Applied Biology*. 105: 107-116.
14. Berry J.A. & Björkman O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 491-543.
15. Berry J.A. & Raison J.K. (1981). Responses of macrophytes to temperature. In:

- Encyclopedia of Plant Physiology, Vol 12. Lange O., Osmond C.B. & Nobel P.S., eds., Springer-Verlag, Berlin pp. 277-338.
16. Bidwell, R. G. S. 1993. Fisiología Vegetal. Primera Edición en Español, A.G.T. Editor, S.A., Progreso 202 - Planta Alta. Mexico Distrito Federal. Impreso y hecho en México. Printed and made in Mexico. ISBN: 968-463-015-8. 804 p.
 17. Bolhàr-Nordenkampf H.R. & Lechner E. (1988). Winter stress and chlorophyll fluorescence in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). In: Applications of chlorophyll fluorescence. Lichtenthaler H.K., ed. Dordrecht, pp. 173-180.
 18. Bolhàr-Nordenkampf H.R., Hofer M. & Lechner E.G. (1991). Analysis of light-induced reduction of the photochemical capacity in field-grown plants. Evidence for photoinhibition?. *Photosynthesis Research* 27: 31-39.
 19. Bonner, J. y Galston, A. W. 1965. Principios de Fisiología Vegetal. Cuarta Edición, Aguilar S. A. Ediciones, Madrid – España 485p.
 20. Bergman, W., 1993. Ernährungs-störungen bei kultur-pflanzen. Gustav Fischer Verlag SenaStuttgart. Cabral, S. 2006. Morfología de Plantas Vasculares – Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina 220p.
 21. Cabrera, R. I., Evans, R.Y. y J. L. Paul. 1995. Cyclic nitrogen uptake by greenhouse roses. *Scientia Horticulturae* 63: 57-66.
 22. Calderón, F. 1996. ¿Por qué se tapan los sistemas de riego por goteo? En: Labnews. Serie divulgativa No 5. Dr. Calderón Labs. Bogotá.
 23. Calderón, F. 2001. Contribución al conocimiento sobre el rajado del tallo en clavel (*Dianthus caryophyllus* L.). En: <http://www.drcalderonlabs.com>.
 24. Clavijo P., J. 1994. Metabolismo de los nutrientes en las plantas. En: Fertilidad de suelos. Silva M., F. (ed.). Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Bogotá, p.13-28.
 25. Clover, A. 1991. A new theory on calcium transport. *Grower* 7: 3-5.
 26. Curtis H., y Barnes N., 1997. "Invitación a la Biología, 5º ed. Edi. Panamericana: Madrid España 180p.
 27. Estrada, G. 1997. Caracterización y preparación de fertilizantes líquidos para fertirrigación. En: Fertirrigación. Silva M., F. (ed.). Sociedad Colombiana de la ciencia del suelo, Bogotá, p. 61- 72.
 28. Davies DO. The Biochemistry of Plants. Vol. 2. Metabolism and Respiration. New York, Academic Press Inc. 1980.
 29. Day DA, Copeland L. Respiración. En: Azcón-Bieto J, Talón M. (eds.) Fisiología y Bioquímica Vegetal. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 1993; 173-191.
 30. Davies W.J. & Kozlowski T.T. (1974). Stomatal responses of five woody angiosperm species to light intensity and humidity. *Canadian Journal of Botany* 52: 1525- 1534.
 31. Enami Y., Briantais J-M., Tomo T., Isokawa Y., Ohta H. & Katoh S. (1994). Is the primary cause of thermal inactivation of oxygen evolution in spinach PSII membranes release of the extrinsic 33 kDa protein or of Mn?. *Biochimica et Biophysica Acta* 1186: 52- 58.
 32. Ferreyra, R. y Selles, G. 2012. Efecto del agua aplicada en las relaciones hídricas y productividad de la vid Santiago de Chile. 109pp.
 33. García, A. 1997. Manejo de la problemática de la salinidad en cultivos fertirrigados. En:

- Fertirrigación. Silva M., F. (ed.). Sociedad Colombiana de la ciencia del suelo, Bogotá, p. 91- 106.
34. González-Meler MA, Drake BG, Azcón-Bieto J. Rising atmospheric carbon dioxide and plant respiration. En: Breymer AI, Hall DO, Melillo JM, Ågren GI (eds.) *Global Change: Effects on Coniferous Forests and Grasslands*. UK, John Wiley & Sons Ltd., 1997; SCOPE, vol. 56:161-181.
 35. Gounaris K., Brain A.R.R., Quinn P.J. & Williams W.P. (1984). Structural reorganization of chloroplasts thylakoid membranes in response to heat-stress. *Biochimica et Biophysica Acta* 766: 198-208.
 36. Grace J., Malcolm D.C. & Bradbury I.K. (1975). The effect of wind and humidity on leaf diffusive resistance in Sitka spruce seedlings. *Journal of Applied Ecology* 12: 931-940.
 37. Graham I. A, Eastmond PJ. Pathways of straight and branched chain fatty acid catabolism in higher plants. *Progress in Lipid Research* 2002; 41:156-181.
 38. Guerrero, R. 1993. Los nutrientes de las plantas. En: *Fertilización de cultivos en clima frío*. (vol. 3). Monómeros Colombo Venezolanos S. A. (E.M.A.), Barranquilla, p. 9-13.
 39. *Handbook for modern greenhouse rose cultivation*. 2001. Applied Plant Research, Netherlands, 220p.
 40. Havaux M. (1987). Effects of chilling on the redox state of the primary electron acceptor QA of photosystem II in chilling-sensitive and resistant plant species. *Plant Physiology and Biochemistry* 25: 735-743.
 41. Havaux M., Ernez M. & Lannoye R. (1988). Correlation between heat tolerance and drought tolerance in cereals demonstrated by rapid chlorophyll fluorescence test. *Journal of Plant Physiology* 133: 555-560.
 42. Havaux M., Greppin H. & Strasser R.J. (1991). Functioning of photosystems I and II in pea leaves exposed to heat stress in the presence or absence of light. Analysis using in vivo fluorescence, absorbance, oxygen and photoacoustic measurements. *Planta* 186:88-98.
 43. Hernández-Gil, R. Deficiencia de boro en una Plantación de *Pinus radiata* y *Pinus oocarpa* situada en el vergel-Mérida. XXVIII Convención anual de ASOVAC, Maracay 12-17 de noviembre de 1978.
 44. Hernández Gil, R. 1989. *Nutrición Mineral*. Facultad de Ciencias Forestales. ULA. Mérida 81p.
 45. Hobson GE. Maduración del fruto. En: Azcón-Bieto J, Talón M (eds.). *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 1993; 463-478.
 46. Holley, W.D. and R. Baker. 1991. *Carnation production*. Colorado State University. Kendall/Hunt Publishing company. Iowa, p.39-49.
 47. Jarvis P.G. & Sandford A.P. (1986). Temperate forests. In: *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Baker N.R. & Long S.P., eds. Elsevier Science Publishers B.V., The Netherlands, pp. 199-236.
 48. Jiménez M.S. (1996). Fotosíntesis en árboles. In: *Tendencias en ecofisiología vegetal*. Morales Méndez D., ed. Universidad de La Laguna, Vicerrectorado de Investigación. pp 31-51.

49. Kennedy R.A. & Johnson D. (1981). Changes in photosynthetic characteristics during leaf development in apple. *Photosynthesis Research* 2: 213-223.
50. Klosson R.J. & Krause G.H. (1981). Freezing injury in cold-acclimated and unhardened spinach leaves. II. Effects of freezing on chlorophyll fluorescence and light scattering reactions. *Planta* 151: 347-352.
51. Kozłowski T.T. (1986). The impact of environmental pollution on shade trees. *Journal of Arboriculture* 12: 29-37.
52. Kozłowski T.T. & Constantinidou H.A. (1986). Responses of woody plants to environmental pollution. Part I. Sources, types of pollutants, and plant responses. *Forest Abstracts* 47: 5-51.
53. Kozłowski T.T. & Pallardy S.G. (1997). *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego. 411 pp.
54. Kozłowski T.T., Kramer P.J. & Pallardy S.G. (1991). *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
55. Kramer P.J. (1981). Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. *BioScience* 31:29-33. .
56. Kramer P.J. & Kozłowski T.T. (1979). *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York
57. Krause G.H. & Weis E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313-349.
58. Kunst L., Browse J. & Somerville C. (1989). Enhanced thermal tolerance in a mutant Of *Arabidopsis* deficient in palmitic acid unsaturation. *Plant Physiology* 91: 401-408.
59. Kuptz D, R Matyssek, TEE Grams. 2011. Seasonal dynamics in the stable carbón isotope composition (d13C) from nonleafy branch, trunk and coarse root CO2 efflux of adult deciduous (*Fagus sylvatica*) and evergreen (*Picea abies*) trees. *Plant, Cell & Environment* 34: 363-373.
60. Laguna, J. 1998. *Bioquímica*, 2ª ed., Facultad de Medicina, UNAM, México D.F. Fournier S.A.
61. Lambers H, Ribas-Carbó M. (eds.) *Plant Respiration: from Cell to Ecosystem*. *Advances in Photosynthesis and Respiration*. Dordrecht, Springer, 2005; Vol. 18.
62. Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer-Verlag, 1998; 96-238.
63. Larcher W. (1969). The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3: 167-198.
64. Larcher W. (1983). *Physiological Plant Ecology*. 2nd Ed. Springer-Verlag, Berlin.
65. Larcher W. (1987). Vitalitätsbestimmung. In: *Methoden der Pflanzenökologie*, 2ª Edición. Kreeb K.H. (ed.). Fischer, Jena.
66. Larcher W. (1992). Basi ecofisiologiche della produttività dei boschi. *Italia forestale emontana* 4: 173-190. Larcher W. (1994). Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events.
67. León, L. A. 1994. Evaluación de la fertilidad del suelo. En: *Fertilidad de suelos*. Silva M., F. (ed.). Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Bogotá, p. 154-186.

68. Lindgren K. & Hällgren J.E. (1993). Cold acclimation of *Pinus contorta* and *Pinussylvestris* assessed by chlorophyll fluorescence. *Tree Physiology* 13: 97-106.
69. Long S.P. & Baker N.R. (1986). Saline terrestrial environments. In: *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Baker N.R. & Long S.P., eds. Elsevier, New York, pp. 63-102.
70. López, Y. 2000. Relaciones~ hídricas~ en el continuo agua-suelo-atmosfera. Facultad de Ciencias Agropecuarias Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira 90pp.
71. López-Gálvez, J. y C. Segovia. 1996. La fertilización. En: *Sistemas de producción e incidencia ambiental del cultivo en suelo enarenado y en sustratos*.
72. López-Gálvez, J y J. M. Naredo (eds). *Fundación Argentaria-Visor Distribuciones*, Madrid, p. 95-110.
73. Lora S., R. 1994. Factores que afectan la disponibilidad de nutrientes para las plantas. En: *Fertilidad de suelos*. Silva M., F. (ed.). Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Bogotá, p.29-56.
74. Maldonado, J. M. 1996. Asimilación del nitrógeno y del azufre. En: *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Azcón-Bieto, J. y M. Talón (eds.). Interamericana-McGraw-Hill, Madrid, p. 215 - 236.
75. Maunoury-Danger F, NC Prevost-Boure, J Ngao, D Berveiller, C Brechet, E Dufrene, D Epron, J-C Lata, B Longdoz, C Lelarge-Trouverie, J-Y Pontailier, K Soudani, C Damesin. 2013. Carbon isotopic signature of CO₂ emitted by plant compartments and soil in two temperate deciduous forests. *Annals of Forest Science* 70: 173-183.
76. McDonald, J., T. Ericsson and C.-M. Larsson. 1996. Plant nutrition, dry mater gain and partitioning at the whole-plant level. *Journal of Experimental Botany*. 47:12-45-53.
77. McGuire MA, RO Teskey. 2004. Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external flxes of CO₂. *Tree Physiology* 24: 571-578.
- Marschner, H. 1998. *Mineral Nutrition of higher plants*. Academic Press, San Diego, 889 p.
78. Matyssek R., Reich P., Oren R. & Winner W.E. (1995). Response mechanisms of conifers to air pollutants. In: *Ecophysiology of Coniferous Forests*. Smith W.I. & Hincklet T.M., eds. Academic Press, San Diego, pp. 255-308.
79. Medina, A. 1999. Manejo de la nutrición en el rosal después de la cosecha de San Valentin. En: *Mantenimiento de plantas de Rosa, curso de actualización profesional*. Lee, R. (ed.). Centro de Investigaciones y asesorías agroindustriales Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Chía, p. 31-48.
80. Medina A., G. A., Bolivar R., J. L. 1993. Análisis de crecimiento y acumulación de nutrientes. De *Gypsophila paniculata* L. cv perfecta bajo condiciones de invernadero en la sabana de Bogotá. Tesis de grado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 163 p.
81. Meinzer F.C., Goldstein G. & Jaimes M. (1984). The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *CanadianJournal of Botany* 62: 591-595.
82. Mildner M, MK Bader, S Leuzinger, RT Siegwolf, C Körner. 2014. Long-term C provides evidence for temporal and spatial carbon allocation patterns in mature *Picea abies*. *Oecologia* 175: 747-762.

83. Miller R. & Rüş J. (1960). Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Walder. Forstwiss.Centralbl. 79: 42-62.
84. Moore, R., Clark, W.D., and Vodopich, D.S., 1998, "Botany"; 2nd ed., WCB McGraw-Hill. Madrid. España 220pp
85. Nash D., Miyao M. & Murata N. 1985. Heat inactivation of oxygen evolution in photosystem II particles and its acceleration by chloride depletion and exogenous manganese. Biochimica et Biophysica Acta 807: 127-133.
86. McBride, M.B. 1994. Trace and toxic elements in soils. In: Environmental chemistry of soils. Oxford University Press. Oxford, p. 308-341.
87. Olofinboba M.O., Kozlowski T.T. & Marshall P.E. (1974). Effects of antitranspirants on distribution and utilization of photosynthesis in *Pinus resinosa* seedlings. Plant Soil 40: 619-635.
88. Öquist G., Hurry V.M. & Huner N.P.A. 1993. Low-temperature effect on photosynthesis and correlation with freezing tolerance in spring and winter cultivars of wheat and rye. Plant Physiology 101: 245-250. Ortega R., D. Fertirrigación en cultivos de flores. En: Fertirrigación. Silva M., F. (ed.). Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Bogotá, p.135-148.
89. Pezeshki S.R. & Chambers J.L. 1986. Effect of soil salinity on stomatal conductance and photosynthesis of green ash (*Fraxinus pennsylvanica*). Canadian Journal of Forest Research 16: 569-573.
90. Pezeshki S.R., De Laune R.D. & Patrick W.H. (1987). Effect of salinity on leaf ion content and photosynthesis of *Taxodium distichum* L. American Midland Naturalist 119: 185-192.
91. Powles S.B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. Annual Review of Plant Physiology 35: 15-44.
92. Plaxton Wc. The organization and regulation of plant glycolysis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 1996; 47:185-214.
93. Renger G. & Schreiber U. (1986). Practical applications of fluorometric methods to algae and higher plants research. In: Light Emission by Plants and Bacteria. Govindjee, Amesz J. & Fork D.C. (ed.) pp. 587-619. Academic Press, Orlando-San Diego- New York-Austin- Boston-London-Sydney-Tokyo-Toronto.
94. Robalo, M. y Rojas, M. 2005. Fisiología Vegetal Experimental. Ed.LIMUSA. Ciudad de Mexico. 270p.
95. Resh, H. 1992. Nutrición de las plantas: En: Cultivos hidropónicos: Nuevas técnicas de producción. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, p. 23-48.
96. Ribas-Carbó M, Berry JA, Yakir O et al. Electron partitioning between the cytochrome and alternative pathways in plant mitochondria. Plant Physiology 1995; 109:829-837.
97. Rodríguez-Calcerrada J, R López, R Salomón, GG Gordaliza, M Valbuena-Carabaña, J Oleksyn, L Gil. 2014b. Stem CO₂ efflux in six co-occurring tree species: underlying factors and ecological implications. Plant, Cell & Environment DOI: 10.1111/pce.12463 Rodwel. et alli Bioquímica de Harper, 13ª ed., s.d. LIMUSA, Mexico DF. 2004
98. Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1992. Plant physiology. (4th. ed.), Wadsworth Publishing,

- Belmont, 662p.
99. Saxe H. & Murali N.S. (1989). Diagnostics parameters for selecting against novel spruce (*Picea abies*) decline: III. Response of photosynthesis and transpiration to O₃ exposures. *Physiologia plantarum* 76: 356-361.
 100. Schreiber U. & Armond P.A. (1978). Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat-damage at the pigment level. *Biochimica et Biophysica Acta* 502: 138-151.
 101. Schreiber U. & Berry J.A. (1977). Heat-induced of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* 136: 233-238.
 102. Schulze E.D. (1982). Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. In: *Physiological Plant Ecology. Encyclopedia of Plant Physiology.* Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. & Ziegler H., eds. New Series, vol 12/B, 2nd de., SpringerVerlag, Berlin-New York, pp. 615-676.
 103. Sena Gomes A.R., Kozlowski T.T. & Reich P.B. (1987). Some physiological responses Of *Theobroma cacao* var. catongo seedlings to air humidity. *New Phytology* 107: 591-602.
 104. Smillie R.M. & Hetherington S.E. (1983). Stress tolerance and stress-induced injury in crop plants measured by chlorophyll fluorescence in vivo. Chilling, freezing, ice cover, heat and high light. *Plant Physiology* 58: 62-68.
 105. Smillie R.M. & Nott R. (1979). Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 6: 135-141.
 106. Strand M. & Öquist G. (1985). Inhibition of photosynthesis by freezing temperature and high light levels in cold-acclimated seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris*). II. Effects on chlorophyll fluorescence at room temperature and 77K. *Physiologia Plantarum* 65: 117-123.
 107. Sundbom E., Strand M. & Hällgren J.-E. (1982). Temperature-induced fluorescence changes - a screening method for frost tolerance of potato (*Solanum* sp.). *Plant Physiology* 70: 1299-1302.
 108. Sundby C., Melis A., Mäenpää P. & Andersson B. (1986). Temperature-dependent changes in the antenna size of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta* 851: 475-483.
 109. Sumner, James B. (James Batcheller), 1887-1955. *Fundamentals of Protein Structure and Function.* <https://books.google.com.pe/books?isbn...>
 110. Taiz., L. and E. Zeiger. 1998. *Plant physiology.* (2th ed.). Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, 792p.
 111. Teskey RO, MA McGuire. 2007. Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. *Plant, Cell & Environment* 30: 570-579.
 112. Thomas P.G., Dominy P.J., Vigh L., Mansourian A.R., Quinn P.J. & Williams W.P. (1986). Increased thermal stability of pigment-protein complexes of pea thylakoids following catalytic hydrogenation of membrane lipids. *Biochimica et Biophysica Acta* 849: 131-140.

113. Turner N.C., Schulze E.-D. & Gollan T. (1984). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63: 338-342.
114. Universidad Nacional Agraria la Molina. 1996. Hidroponía. En: Curso taller internacional. Centro de investigación de hidroponía y nutrición mineral, Lima.
115. Welch, R. M. 1995. Micronutrient nutrition of plants. *Critical Reviews in Plant Science*, 14(1):49- 82.
116. Webb M.S. & Green B.R. (1991). Biochemical and biophysical properties of thylakoid acyl lipids. *Biochimica et Biophysica Acta* 1060: 133-138.
117. White, J. 1987. Fertilization. In: *Roses a manual of greenhouse rose production*. Langhans, R.W. (ed.). Published by Roses Incorporated, Michigan, p.87-142.
118. Wilson C.C. (1948). Fog and atmospheric carbon dioxide as related to apparent photosynthetic rate of some broadleaf evergreens. *Ecology* 29: 507-508.
119. Ubierna N, AS Kumar, LA Cernusak, RE Pangle, PJ Gag, JD Marshall. 2009. Storage and transpiration have negligible effects on $\delta^{13}\text{C}$ of stem CO_2 efflux in large conifer trees. *Tree Physiology* 29: 1563-1574.
120. Xu M, TA DeBiase, Y Qi. 2000. A simple technique to measure stem respiration using a horizontally oriented soil chamber. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1555-1560.
121. Yordanov I.T. & Weis E. (1984). The influence of leaf-aging on the heat-sensitivity and heat-hardening of the photosynthetic apparatus in *Phaseolus vulgaris*. *Z.Pflanzenphysiol.* 113: 383-393.
122. Ziska L.H., Seemann L.H. & Dejong T.M. (1990). Salinity induced limitations of photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. *Plant Physiology* 93:864-870.

PAGINAS DE INTERNET

<http://www.vi.cl/foro/topic/1071-apuntes-de-biologia-y-quimica-revisado-y-corregido/page-62>
<http://www.gobersucre.gov.co/FISIOLOGIA%20VEGETAL.pdf>
<http://www.utadeo.edu.co/programas/tecnologias/postcosecha/plan.php> - 32k
<http://www.biologia.eia.edu.co/biologia1/documentos/fisiologiavegetal.htm> - 57k
<http://www.buenastareas.com/ensayos/Rastgyfletcher/2309>
<http://www.botanical-online.com/funcionesplantas.htm>
<http://zukyzo.blogspot.es/>
<http://www.botanica.cnba.uba.ar/Pakete/6to/Fotosintesis/Fotosintesis6to.htm>
<http://www.educadormarista.com/pqedison/fotosintesis.html>
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)
<http://www.nyu.edu/pages/mathmol/library/photo>)
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>
<http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)
http://www.biologia.edu.ar/plantas/cell_vegetal.htm
<http://www.biologia.edu.ar/bacterias/micro1.htm>

<http://www.arrakis.es/~lluengo/celula.html>
http://www.uv.cl/escuelas/biologia/EVOCEL99_1.htm
Célula típica; <http://www.arrakis.es/~lluengo/celula.html>
Cell-biology <http://www.cell-biology.com/>
Célula eucariota de la Univ. de Salamanca
<http://edicion-micro.usal.es/web/educativo/micro2/tema04.html>
Dictionary of Cell Biology : <http://on.to/dictionary>
<http://www.euita.upv.es/varios/biologia/programa.htm>: www.biologia.edu.ar/botanica
http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/ciencias/2000051/docs_curso/contenido.html
<http://www.monografias.com/trabajos15/todorov/todorov.shtml#INTRO>
<http://www.monografias.com/trabajos10/carso/carso.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos10/trabi/trabi.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos10/cuasi/cuasi.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos15/informe-laboratorio/informe-laboratorio.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos16/estrategia-produccion/estrategia-produccion.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos10/compo/compo.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos14/problemadelagua/problemadelagua.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos10/cani/cani.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos14/metabolismo/metabolismo.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos/fintrabajo/fintrabajo.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos7/gepla/gepla.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos11/methods/methods.shtml#ANALIT>
<http://www.monografias.com/trabajos10/compo/compo.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos15/proteinas/proteinas.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos13/visco/visco.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos14/dinamica-grupos/dinamica-grupos.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos10/lamateri/lamateri.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos11/teosis/teosis.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos/alcoholismo/alcoholismo.shtml>
www.monografias.com/trabajos11/veref/veref.shtml
www.monografias.com/trabajos15/medio-ambiente-venezuela/medio-ambiente-venezuela.shtml
www.monografias.com/trabajos7/alim/alim.shtml
www.monografias.com/trabajos/termodinamica/termodinamica.shtml
www.monografias.com/trabajos10/cani/cani.shtml
www.monografias.com/trabajos/salud/nutricion
www.monografias.com/trabajos10/costo/costo.shtml
www.monografias.com/trabajos10/hongo/hongo.shtml
<http://www.monografias.com/trabajos7/compro/compro.shtml>
<http://www.monografias.com/trabajos/bacterias/bacterias.shtml>