

# ESCUELA AGRICOLA PANAMERICANA

## DEPARTAMENTO DE AGRONOMIA

### CB-1103 FISILOGIA VEGETAL



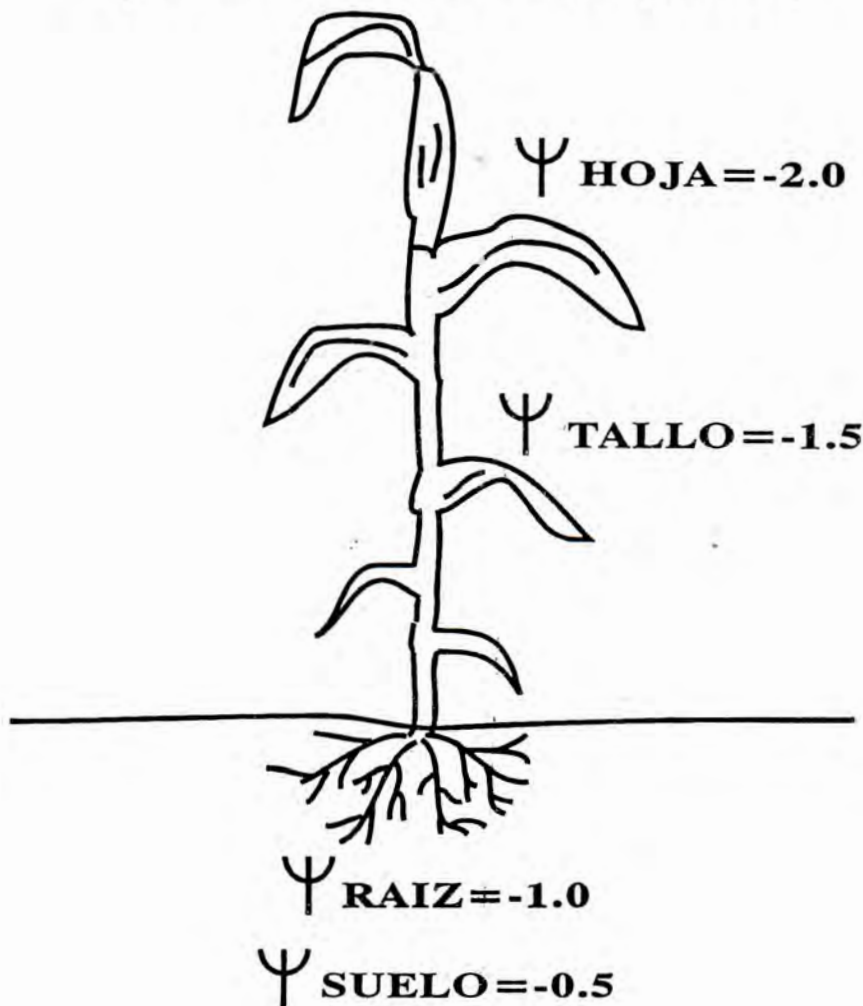
ZAMORANO

NOTAS DE CLASES 1994

PROFESOR: DR. WILFREDO COLON

---

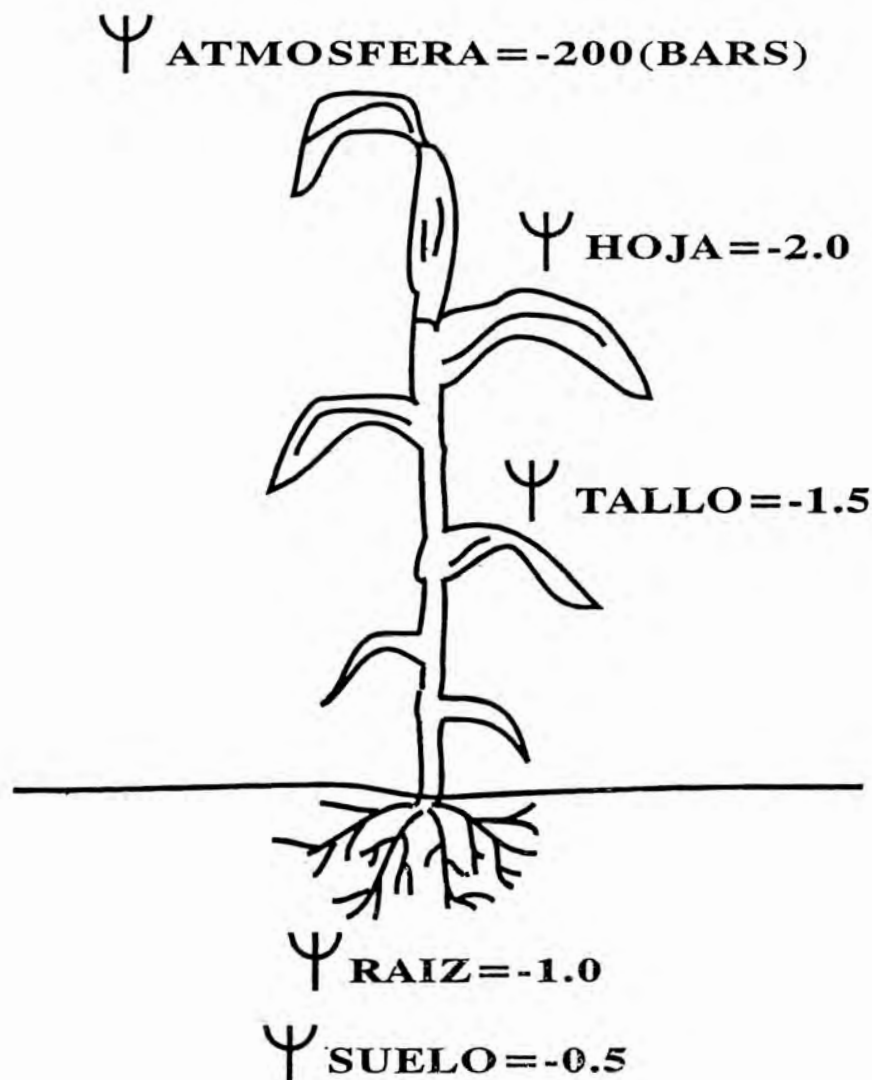
$\Psi$  ATMOSFERA = -200 (BARS)



ESCUELA AGRICOLA PANAMERICANA  
DEPARTAMENTO DE AGRONOMIA  
CB-1103 FISILOGIA VEGETAL

NOTAS DE CLASES 1994  
PROFESOR: DR. WILFREDO COLON

---



ESCUELA AGRICOLA PANAMERICANA  
DEPARTAMENTO DE AGRONOMIA  
CB-1103 FISILOGIA VEGETAL  
TABLA DE CONTENIDO

| TEMA                                 | PAGINA |
|--------------------------------------|--------|
| INTRODUCCION.....                    | 2      |
| RADIACION SOLAR.....                 | 2      |
| LA ATMOSFERA.....                    | 8      |
| -EL AGUA.....                        | 13     |
| ANATOMIA DE LA PLANTA.....           | 19     |
| MEDIDAS AGROMETEOROLOGICAS.....      | 27     |
| BIOQUIMICA.....                      | 37     |
| -FOTOSINTESIS.....                   | 40     |
| ENZIMAS.....                         | 46     |
| *FIJACION DE DIOXIDO DE CARBONO..... | 47     |
| *RESPIRACION.....                    | 53     |
| NUTRICION MINERAL.....               | 57     |
| GENETICA.....                        | 66     |
| *FITOHORMONAS.....                   | 72     |
| BIOTECNOLOGIA.....                   | 81     |

ESCUELA AGRÍCOLA PANAMERICANA  
DEPARTAMENTO DE AGRONOMÍA  
PROGRAMA DE CURSO

NOMBRE DEL CURSO : Fisiología Vegetal. CB-1103

CRÉDITOS : 3 (3 conferencias por semana)

DURACION : 15 semanas

CATEDRATICO : Dr. Wilfredo Colón

DESCRIPCION DEL CURSO : Se presentan los fundamentos fisiológicos y morfológicos del funcionamiento de las plantas. Se le enseña al estudiante a reconocer las estrategias de adaptaciones de las plantas a las condiciones abióticas.

OBJETIVOS DEL CURSO : Enseñar al estudiante a conocer y entender los procesos fisiológicos que coordinan el desarrollo y comportamiento de la planta. Esclarecer la relación entre los procesos físicos y químicos, que constituyen colectivamente la fisiología. Estudiar a fondo la influencia del ambiente (condiciones abióticas) y su efecto sobre los procesos fisiológicos. Entender como manipular las prácticas agronómicas para influenciar los procesos fisiológicos y lograr un mayor rendimiento de los cultivos.

TEXTO : Colón, W. 1994. Notas de Clase de Fisiología Vegetal.

METODOLOGIA : Las charlas magistrales serán complementadas con las notas de clase. Se asignara un trabajo escrito basado en un experimento en un invernadero y este será desarrollado y entregado en forma individual.

Evaluación : Trabajo escrito .15%  
Pruebas Cortas .40%  
Examen Mensual I 15%  
Examen Mensual II 15%  
Examen Final 15%  
100%

## Introducción

Este curso ha sido diseñado para guiar al estudiante a visualizar los componentes físicos y biológicos asociados directo y/o indirectamente con la fisiología vegetal. A diferencia de otros métodos de enseñanza de fisiología, este curso pretende llevar al estudiante por un camino donde podrá visualizar y entender el macroambiente y al mismo tiempo podrá visualizar y comprender los procesos abstractos a nivel molecular, característicos de la fisiología vegetal.

El primer paso será estudiar el ambiente (luz, aire, agua) que nos rodea, luego ir afinando el estudio al nivel del organismo (planta), tejido (mesófilo), célula, organelo (cloroplasto, mitocondria, etc), nivel submolecular (pigmentos localizados en las membranas) y finalmente al nivel molecular (moléculas individuales de enzimas, lípidos y proteínas). Esta trayectoria nos permitirá visualizar la fisiología vegetal como un triángulo invertido, con el ambiente amplio y distinguible arriba y el área molecular, más abstracta abajo. Siendo el ambiente el estímulo que ejerce una influencia sobre los procesos moleculares trayendo como consecuencia cambios fisiológicos y morfológicos.

---

CONDICIONES ABIOTICAS (LUZ, TEMPERATURA, AGUA)

PLANTA (MONOCOTILEDONEA, DICOTILEDONEA)

TEJIDO (PARENQUIMA, MESOFILO)

CELULA (GUARDA, RADICULAR)

ORGANELO (CLOROPLASTO, MITOCONDRIA)

NIVEL SUBMOLECULAR (PIGMENTOS)

GENES, PROTEINAS, ENZIMAS

---

### I. RADIACION SOLAR (LUZ)

Y dijo Dios: Sea la luz, y fue la luz.  
Y vio Dios que la luz era buena;  
y separó Dios la luz de las tinieblas.

Génesis 1:3-4

Propósito: Entender la naturaleza de la radiación solar y conocer como se relaciona con el crecimiento y desarrollo de las plantas.

La vida sobre la Tierra depende del flujo de energía procedente de las reacciones termonucleares que tienen lugar en el corazón del sol. La cantidad de energía que el sol suministra

a la Tierra en forma de radiación es de  $13 \times 10^{23}$  calorías por año. Esta energía se utiliza para correr los procesos de fotosíntesis, calentamiento del suelo, calentamiento del aire y evaporación. El clima a su vez, está determinado por el efecto de esta energía solar sobre el calentamiento del aire y la evaporación.

La energía radiante procedente del Sol es recibida por la Tierra en forma de ondas electromagnéticas, las cuales varían en longitud de onda desde alrededor de 290 nanómetros, nm ( $10^{-9}$  m), hasta 5000 nm. Ondas de 290 o menos son absorbidas totalmente por la atmósfera antes que alcancen la superficie de la Tierra. Debido a la reflexión y absorción por la atmósfera, aproximadamente la mitad de la radiación solar emitida por el Sol llega a alcanzar la superficie terrestre. Cuarenta y dos por ciento de la radiación solar es reflejada al espacio mientras que el 15% es absorbida por la atmósfera.

La figura de abajo muestra la trayectoria de la radiación electromagnética desde su punto de origen (el Sol) hasta la Tierra. Note que en su trayectoria hacia la Tierra la radiación es reflejada, absorbida y/o transmitida. Según nuestra discusión en clase usted podrá determinar cuales elementos atmosféricos absorben las diferentes radiaciones electromagnéticas.

### CLASIFICACION FISICA

Planck introdujo el "concepto de partículas", donde sugirió que la radiación electromagnética consiste en un flujo de partículas o cuántos. Cada partícula contiene energía y ésta energía está determinada por la siguiente ecuación:

$$E=hf$$

Donde  $h$  es la constante de Planck, con un valor de  $6.626 \times 10^{-34}$  J s, y  $f$  corresponde a la frecuencia (número de ondas que pasan un punto específico a un intervalo de tiempo). Mientras mayor sea la frecuencia ( $f$ ), mayor será el contenido de energía del cuanto.

1. Teoría de ondas electromagnéticas. La luz viaja a través del espacio en forma de ondas.
2. Teoría del cuanto. Estipula que la luz viaja como partículas de corriente llamadas fotones. La energía de un fotón se conoce como cuanto.

Mientras mayor es la frecuencia, más pequeña será la longitud de onda y más energía estará contenida en el fotón. Podemos entender esta relación por medio de la siguiente ecuación:

$$f = \frac{c}{\lambda}$$

Donde C es la velocidad de la luz en un vacío ( $3 \times 10^{10}$  cm/segundo) y L es la longitud de onda (Distancia entre ondas de energía de radiación electromagnéticas). La longitud de onda varían desde el diámetro de un átomo hasta varios kilómetros de longitud. La longitud de onda se mide como la distancia entre las ondas, mientras que la frecuencia se refiere al número de oscilaciones por distancia recorrida (Vea figura de abajo). Un nanómetro (nm) equivale a  $10^{-9}$  metros.

La radiación electromagnética se clasifica según su longitud de onda. De acuerdo con esta clasificación se dividen de la siguiente manera:

Radiación ultravioleta. 390nm o menos, en condiciones naturales son absorbidas, principalmente, por las moléculas de ozono ( $O_3$ ) y oxígeno ( $O_2$ ) en la atmósfera. Esta radiación es absorbida por los ácidos nucleicos de los organismos vivos y por consiguiente en los mamíferos puede causar cáncer de la piel.

Luz visible. 400-750nm, es capaz de pasar a través de la atmósfera de la Tierra con poca pérdida de energía, aunque puede ocurrir que una parte se refleje debido al vapor de agua y a las partículas del aire. El término "luz" se refiere solo a la parte visible del espectro electromagnético (380-780), mientras que a todas las regiones por ejemplo, ultravioleta, visible e infrarroja son radiaciones electromagnéticas. Esta porción de la radiación solar es la que juega un papel importantísimo en la fotosíntesis. De ahora en adelante estaremos designando arbitrariamente la longitud de onda de 400-700 nm como luz visible.

Radiación infrarroja. 750nm o más. Esta radiación es responsable en producir calor.

Radiación infrarroja cercana. 3000nm, la mayor parte de esta radiación es absorbida por moléculas de dióxido de carbono ( $CO_2$ ) y vapor de agua en la atmósfera. Esta es la radiación que juega un papel importante en el efecto de invernadero.

Radiación infrarroja lejana. 3000nm o más, se refleja de nuevo al espacio, a través de la atmósfera. Se utiliza para transmitir señales de radar, televisión y radio.

Cuadro 1. Tipos de radiación electromagnética, con su longitud de onda y frecuencia correspondiente.

| Tipo de radiación      | Longitud de onda                   | Frecuencia (s <sup>-1</sup> ) |
|------------------------|------------------------------------|-------------------------------|
| Ondas de radio         | 10 <sup>3</sup> -10 <sup>3</sup> m | 3 X 10 <sup>8</sup>           |
| Infrarrojo             | 800 nm                             | 3.8 X 10 <sup>14</sup>        |
| Visible (rojo)         | 680 nm                             | 4.4 X 10 <sup>14</sup>        |
| Visible (verde)        | 500 nm                             | 6.0 X 10 <sup>14</sup>        |
| Visible (azul violeta) | 400 nm                             | 7.5 X 10 <sup>14</sup>        |
| Ultravioleta cercana   | 200 nm                             | 1.5 X 10 <sup>15</sup>        |
| Ultravioleta           | 10 nm                              | 3.0 X 10 <sup>16</sup>        |
| Rayos X                | 0.01 nm                            | 3 X 10 <sup>19</sup>          |

Según este cuadro cuál radiación electromagnética contiene mayor energía y cuál contiene menor energía.

### ESPECTRO SOLAR

El Sol emite al espacio exterior radiación electromagnética mayormente en las bandas de longitud de onda entre 150 y 4000 nm, con 50% del total correspondiendo al espectro visible de longitud de onda (400-750). La mayoría de la radiación re-emitida por la Tierra cae entre 300 y 80,000 nm. Se puede considerar que el Sol emite una radiación de onda corta mientras que la Tierra emite una radiación de onda larga. La figura de abajo muestra qué ocurre con el espectro solar cuando llega a una hoja. Note que ocurre absorción, reflexión y transmisión de las radiaciones electromagnéticas en las regiones de 400 a 700 nm o sea luz visible.

Pueden notar que la hoja se comporta un poco como la atmósfera ya que puede absorber, reflejar y transmitir radiaciones electromagnéticas. La diferencia estriba en que la hoja tiene como propósito captar la luz visible para ser utilizada en el proceso de fotosíntesis.

Una porción del total de la radiación solar que llega a la Tierra es reflejada de nuevo hacia el espacio. Este grado de reflexión es una función de la longitud de onda a un intervalo dado. Se utiliza el termino albedo para describir la reflexión del rayo solar (300-4000 nm) independiente de la longitud de onda. A veces se utiliza solamente para describir la reflexión de la porción visible (400-700 nm) de la radiación solar.

Dependiendo de la superficie terrestre se determinará la cantidad de radiación solar reflejada hacia el espacio (Cuadro 2).



Cuadro 2. Porcentaje de radiación solar reflejada hacia el espacio o absorbida como función de la superficie terrestre prevalectente.

| SUPERFICIE        | % REFLEJADO | % ABSORBIDO |
|-------------------|-------------|-------------|
| NIEVE             | 75          | 25          |
| PREDIO CON ZACATE | 10-20       | 80-90       |
| ARENA SECA        | 25          | 75          |
| BOSQUE ESPESO     | 5           | 95          |
| PREDIO ARADO      | 5-25        | 75-95       |
| CULTIVOS          | 20-30       | 70-80       |
| AGUA              | 4-40        | 60-96       |

En el suelo la penetración de la luz ocurre a una profundidad de milímetros, lo que resulta que los suelos no transmiten el espectro solar. Pero estos si tienen la capacidad de absorber y reflejar la radiación solar.

En general el agua se caracteriza por reflejar ligeramente, absorber fuertemente y transmitir significativamente la radiación solar.

#### Unidades fotónicas

Las reacciones de luz en el proceso fotosintético depende de los fotones absorbidos por las moléculas o pigmentos de clorofila. Cabe mencionar que no todos los fotones tienen la energía necesaria para excitar los pigmentos de la hoja. Los de una longitud de onda de sobre 760 nm no proveen suficiente energía, mientras que los de 390 nm o menos puede causar ionización o degradación de los pigmentos fotosintéticos (muchas energía). Solamente los fotones con una longitud de onda de 390-760 nm (promedio de 400-700 nm, luz visible) tienen la cantidad de energía necesaria para correr los procesos fotosintéticos.

Las unidades fotónicas se basan en el número de fotones de cuánto, los cuales varían en energía con la longitud de onda. Por ejemplo, cuatro fotones a 400 nm tienen la misma energía que siete fotones a 700 nm. Los contadores de fotones se calibran para indicar el número total de fotones a un intervalo de longitud de onda, por ejemplo, 400-700. El proceso de fotosíntesis es más efectivo a 655 nm (rojo) y también a 440 nm (azul). Estas máximas coinciden con el espectro de absorción de la molécula de clorofila.

#### RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA (RFA)

Radiación de la banda de onda entre 400 a 700 nm. Las unidades son en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Esta unidad equivale al número de fotones sobre una superficie por unidad de tiempo. El rango de RFA va desde 0 (oscuridad) a 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (pleno sol de

verano, sin nubosidad).

El intervalo de longitud de onda entre 400 y 700 nm es la región típica de respuesta de la planta con respecto a la fotosíntesis. Se sabe que el espectro de acción fotosintético tiene picos máximos en las regiones azul y roja. Durante la fotomorfogénesis, las plantas responden a emisiones de longitud de onda de 690 nm (roja), 760nm (rojo más lejano) y 400 a 500 nm (azul). Estos intervalos de longitud de onda son importantes para el control del fotoperiodo, la floración o de ambos. En estos casos intervienen los pigmentos de fitocromo y no la clorofila.

La penetración de la luz (cualitativa y cuantitativa) en el dosel de los cultivos es de gran importancia ecológica. En muchos cultivos puede ocurrir una situación donde la penetración de la luz sea inadecuada y esto resulte en el factor principal que causa una reducción en el rendimiento del cultivo.

Del 75-85% de la radiación solar que recibe la superficie de un cultivo durante el día, este se utiliza para evaporar agua (transpiración); 5-10% se almacena como calor en el suelo; 5-10% interacciona con la atmósfera por los procesos de convección; y el 1-5% se utiliza en fotosíntesis (captado por las moléculas de clorofila).

La cantidad de radiación solar que recibe la Tierra en un punto específico (digamos el Zamorano, latitud 14°) depende de varios factores. Estos factores son:

1. Época del año (invierno y verano). Este efecto es más pronunciado a latitudes más al norte o al sur fuera del trópico.
2. Latitud (afecta el largo del día)
3. La atmósfera (cantidad de vapor de agua, ozono, dióxido de carbono, etc.)
4. Otros

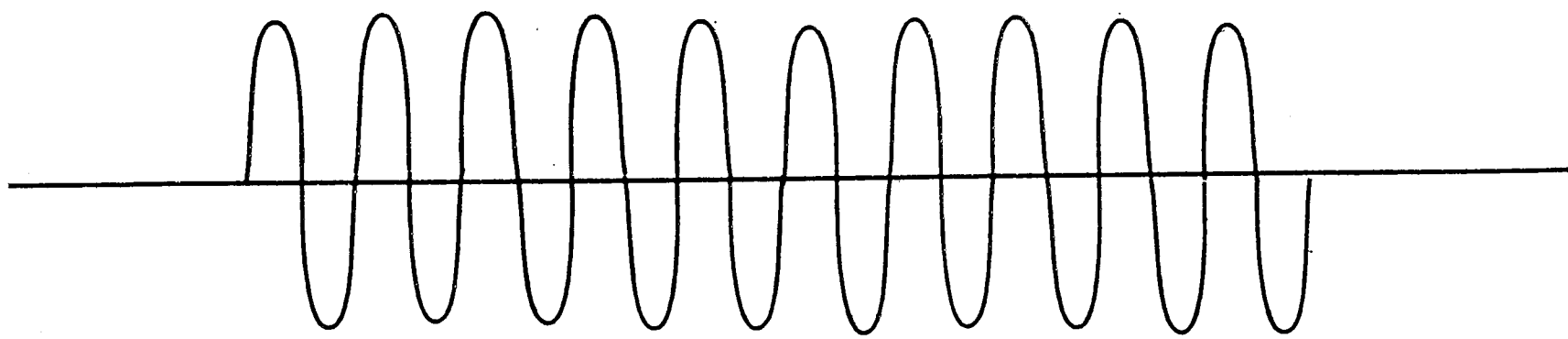
#### LUZ ARTIFICIAL

Las fuentes de radiación artificial no esta restringido a los márgenes de longitud de onda discretos de la clasificación física.

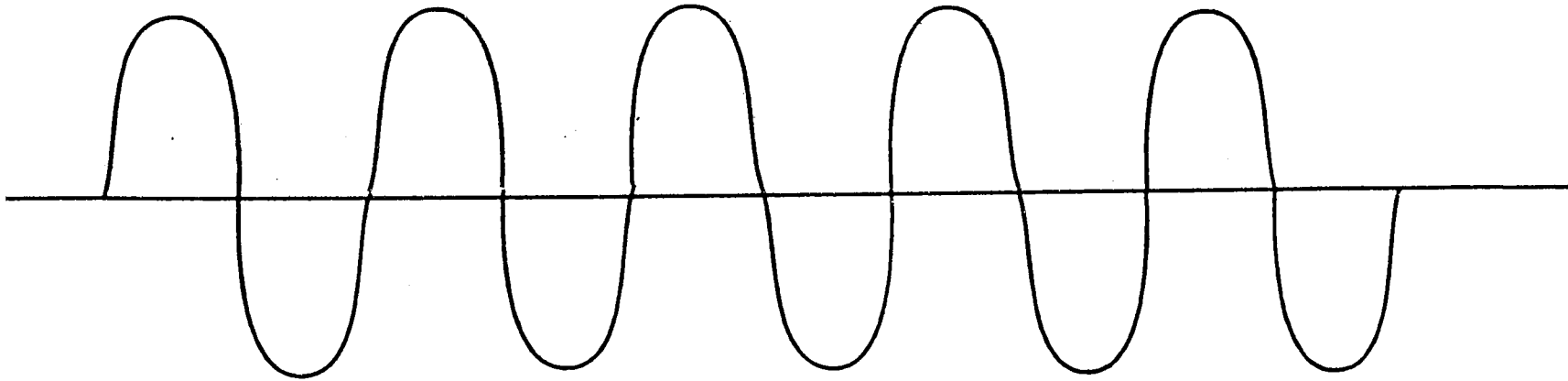
Las lámparas fluorescentes emiten principalmente en la región visible, pero tienen cierta energía en las bandas contiguas, ultravioleta e infrarroja.

Las lámparas incandescentes emiten relativamente más luz infrarroja y una cantidad menor de luz visible que el sol o las lámparas fluorescentes.

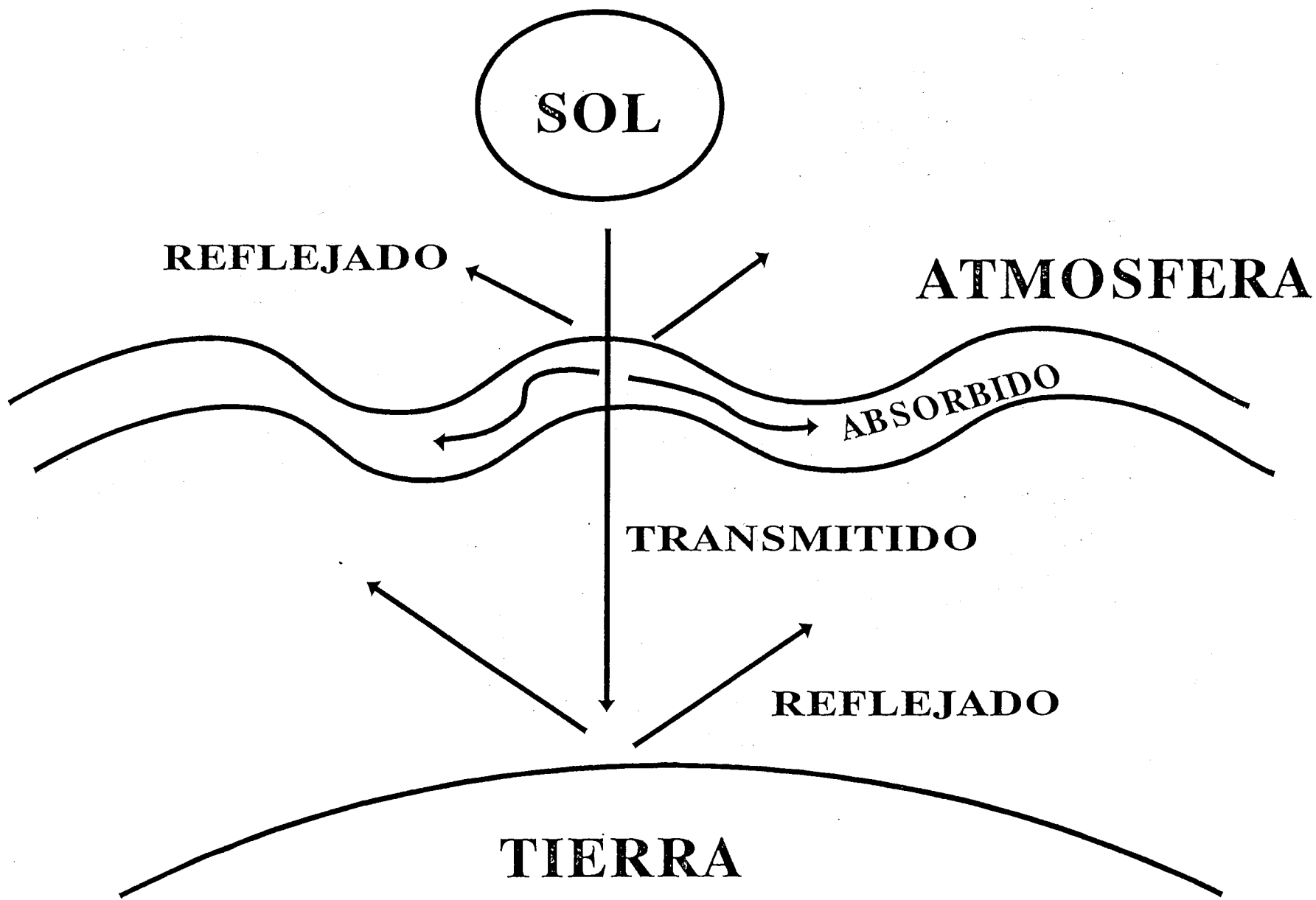
FRECUENCIA ALTA  
LONGITUD DE ONDA CORTA

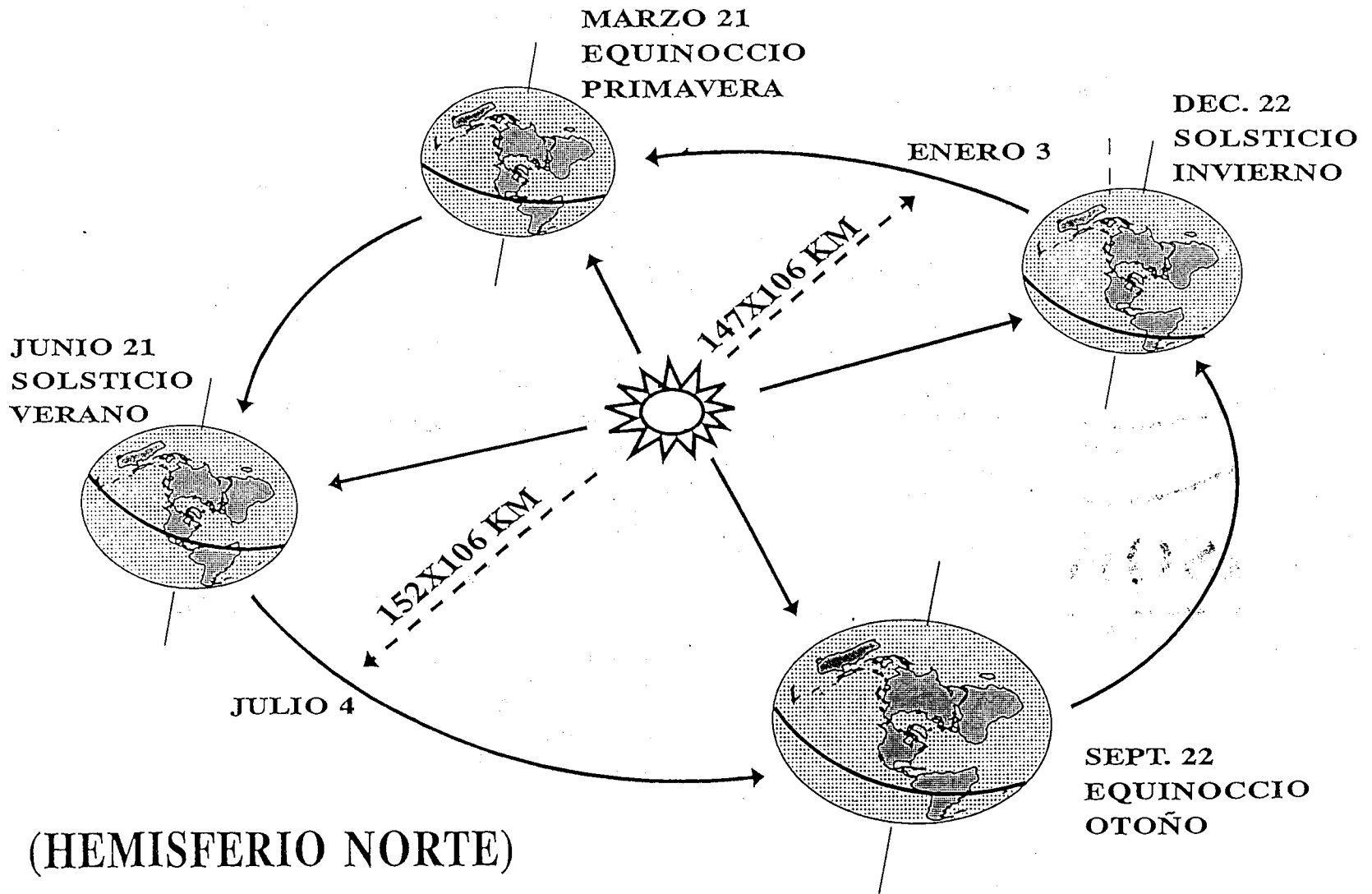


LONGITUD DE ONDA

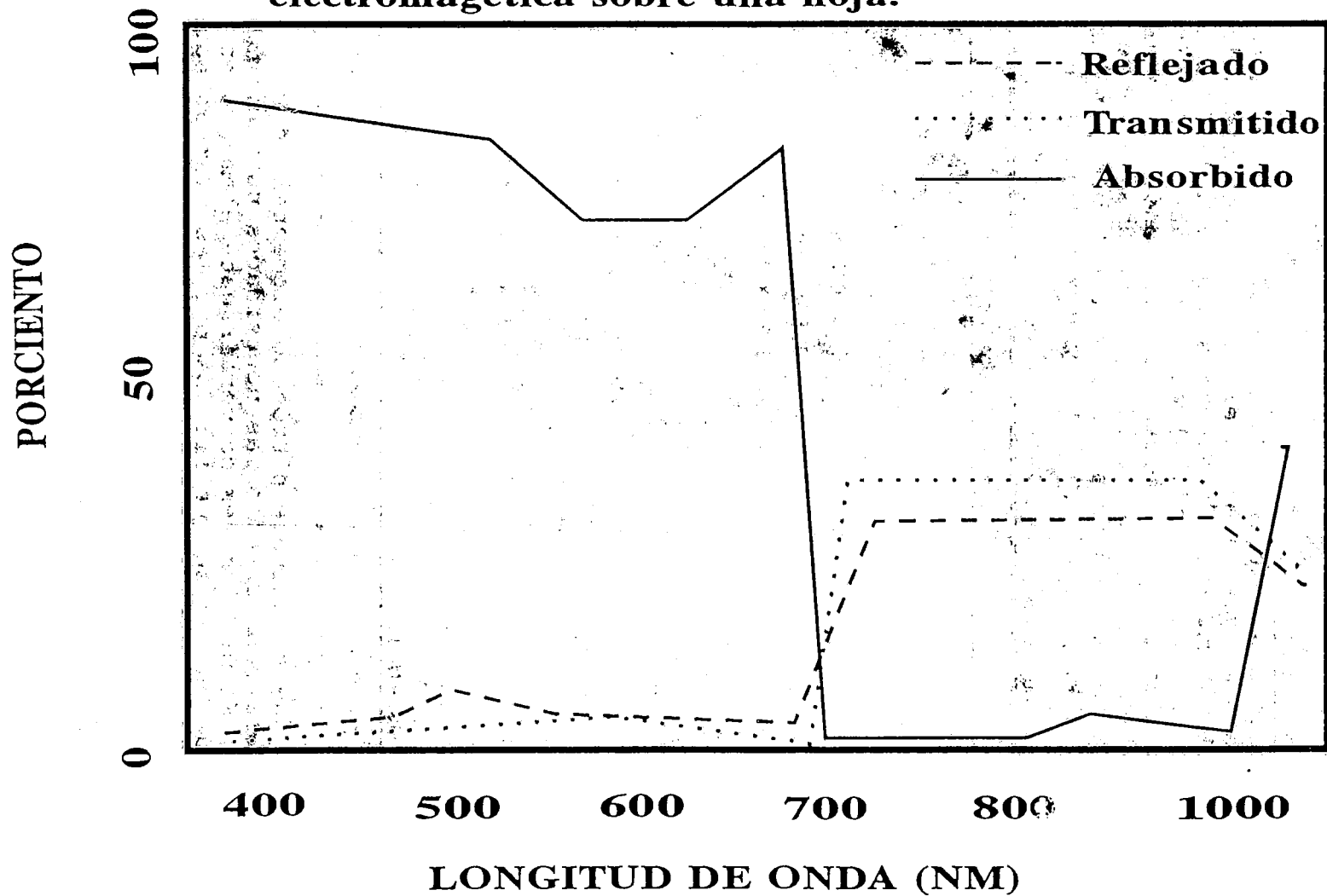


FRECUENCIA BAJA  
LONGITUD DE ONDA LARGA





# Absorción, transmisión y reflexión de la radiación electromagnética sobre una hoja.



## II. LA ATMOSFERA

Propósito: Entender los componentes de la atmósfera y como se relacionan con las plantas.

### COMPOSICION DE GASES

La atmósfera supone un 0.0001 por 100 de la masa total de la Tierra. Se estima que la atmósfera se extiende hasta los 1,600 kilómetros (1,000 millas) de altura sobre el nivel del mar. En los primeros 5.6 km (3.5 millas) está concentrado la mitad del peso de la atmósfera y es en esta sección donde se desarrolla el clima de la Tierra. Las moléculas que componen el aire próximo a la superficie de la atmósfera son átomos estables y moléculas como N<sub>2</sub> (78%), O<sub>2</sub> (21%), Ar, CO<sub>2</sub> (0.034%) y H<sub>2</sub>O (0-3%). (Cuadro 3).

Cuadro 3. Constituyentes de aire seco y limpio.

| CONSTITUYENTE          | VOLUMEN (%)                    |
|------------------------|--------------------------------|
| NITROGENO              | 78.08                          |
| OXIGENO                | 20.95                          |
| ARGON                  | 0.93                           |
| DIOXIDO DE CARBONO     | 0.032                          |
| NEON                   | 1.8 X 10 <sup>-3</sup>         |
| HELIO                  | 5.24 X 10 <sup>-4</sup>        |
| CRIPTON                | 1 X 10 <sup>-4</sup>           |
| HIDROGENO              | 5 X 10 <sup>-5</sup>           |
| XENON                  | 8 X 10 <sup>-6</sup>           |
| OZONO                  | VARIABLE; 1 X 10 <sup>-6</sup> |
| RADON                  | 6 X 10 <sup>-18</sup>          |
| ADEMAS                 |                                |
| VAPOR DE AGUA          | 0-3% ó MAS                     |
| POLVO                  | ?                              |
| POLEN                  | ?                              |
| EMISIONES INDUSTRIALES | ?                              |

FUENTE: R.J. LIST, ed., SMITHSONIAN METEOROLOGICAL TABLES 1966, p. 389.

Hay más que suficiente nitrógeno elemental en el aire, casi  $5 \times 10^{18}$  kg para cubrir todas las necesidades nutricionales de las plantas. El problema es convertir este elemento en compuestos que puedan ser utilizados por las plantas para sintetizar las proteínas. A temperatura ambiente y presión atmosférica el N<sub>2</sub> no reacciona con ningún otro elemento. Su inercia es debido a la fuerza del triple enlace que mantiene unida la molécula de N<sub>2</sub>.

Algunas bacterias encontradas en las raíces de ciertas

plantas, como guisantes, trébol y alfalfa, tienen la habilidad de fijar el nitrógeno a gran escala. Se estima que estas bacterias producen anualmente  $10^8$  toneladas de  $\text{NH}_3$  (amoníaco).

Nuestro clima está gobernado por el movimiento del vapor de agua desde la superficie de la Tierra a la atmósfera y en sentido contrario. Entre los muchos factores que afectan al clima están, la presencia de los gases: vapor de agua y dióxido de carbono. Obviamente, las nubes reducen la cantidad de radiación solar recibido por la Tierra, por los mecanismos principales de absorción y reflexión. La atmósfera actúa como un termostato al controlar la temperatura de la Tierra. La atmósfera trabaja como un aislante que evita que se escape el calor durante la noche.

### AGUA EN LA ATMÓSFERA

La atmósfera siempre contiene vapor de agua proveniente de la evaporación de agua en la Tierra. La evaporación ocurre en todo lugar ya que el 70.8% de la Tierra esta cubierta por agua. La cantidad de vapor de agua en la atmósfera se conoce como la humedad. La humedad relativa es la cantidad de vapor de agua que contiene el aire, expresado como un porcentaje de la cantidad total de vapor de agua que podía contener a esa temperatura. El aire caliente puede contener más vapor de agua que aire más frío. Cuando el aire con un contenido dado de vapor de agua se enfría, su humedad relativa aumenta, mientras si se calienta su humedad relativa se reduce.

El cuadro de abajo muestra que aire a  $30^\circ\text{C}$  se satura de vapor de agua cuando contiene 30.4 gramos de vapor de agua por metro cúbico. En otras palabras se encuentra a 100% de humedad relativa. Sin embargo, aire a  $20^\circ\text{C}$  de humedad relativa se satura de vapor de agua cuando contiene 17.3 gramos de vapor de agua por metro cúbico. Eso resulta en una diferencia de 13.1 gramos por metro cúbico y significa que cuando el aire a  $30^\circ\text{C}$  es enfriado a  $20^\circ\text{C}$ , este pierde 13.1 gramos de vapor de agua. Este vapor de agua forma nubes y si las condiciones son las correctas se produce la lluvia o cae nieve.

| TEMPERATURA                         | HUMEDAD RELATIVA |      |      |       |       |      |
|-------------------------------------|------------------|------|------|-------|-------|------|
| $86^\circ\text{F}/30^\circ\text{C}$ | 16%              | 24%  | 31%  | 45%   | 57%   | 100% |
| $68^\circ\text{F}/20^\circ\text{C}$ | 28%              | 42%  | 54%  | 79%   | 100%  |      |
| $61^\circ\text{F}/16^\circ\text{C}$ | 36%              | 53%  | 69%  | 100%  |       |      |
| $50^\circ\text{F}/10^\circ\text{C}$ | 52%              | 77%  | 100% |       |       |      |
| $43^\circ\text{F}/6^\circ\text{C}$  | 67%              | 100% |      |       |       |      |
| $32^\circ\text{F}/0^\circ\text{C}$  | 100%             |      |      |       |       |      |
|                                     | 4.85             | 7.27 | 9.41 | 13.65 | 17.31 | 30.4 |

gramos de vapor de agua por metro cúbico



El ciclo de agua esta gobernado por los procesos de evaporación, condensación y precipitación. El calor producido por la energía solar evapora millones de toneladas de moléculas de agua diariamente. Otra fuente de vapor de agua en la atmósfera proviene de la transpiración de las plantas. Un solo árbol de manzano puede mover 6,800 litros (1,800 galones) de agua a la atmósfera en un período de 6 meses de crecimiento activo.

En la atmósfera el aire caliente sube y en su trayectoria se va enfriando hasta que su humedad relativa alcanza 100%. En ese punto se forman las nubes y bajo ciertas condiciones se forma la lluvia o la nieve.

### EFECTO DE INVERNADERO

La temperatura media de la superficie de la Tierra es de unos 15°C. Esta temperatura está determinada por un delicado equilibrio entre la energía solar que absorbe y emite la Tierra. Esta energía cubre un amplio espectro de longitud de onda, desde el ultravioleta (<400nm) al visible (de 400 a 700nm) y hasta el infrarrojo (>800nm). Alrededor de 90% de la energía emitida por la Tierra hacia el espacio es absorbido por la atmósfera, particularmente por el vapor de agua, las nubes y el dióxido de carbono.

La energía remitida por la Tierra (albedo) al espacio consiste en radiación infrarroja, principalmente con longitudes de onda de entre 5000 y 25000 nm. Cualquier cambio en la cantidad de energía absorbida o emitida por la Tierra puede perturbar este equilibrio y afectar al clima. Parte de la radiación infrarroja emitida por la Tierra es absorbida por la atmósfera antes de salir al espacio.

Varios de los gases del aire, vapor de agua, dióxido de carbono, y metano absorben radiación infrarroja y actúan como una envoltura aislante para prevenir la perdida de calor. A este efecto se le conoce como efecto de invernadero. Si no fuera por este efecto, la temperatura media de la Tierra podría ser de -25°C en lugar de 15°C. En el planeta Marte, cuya atmósfera es muy ligera, la temperatura de la superficie es de -50°C. Por el contrario, el planeta Venus, que tiene una atmósfera muy densa formada casi exclusivamente por el CO<sub>2</sub>, tiene una temperatura de 400°C. Esta diferencia en la temperatura es mucho mayor que la que podría explicarse por su mayor proximidad al Sol; es, en gran parte, debida al efecto de invernadero.

De estos gases, el vapor de agua absorbe más radiación infrarroja que el dióxido de carbono, porque está en mayor concentración. El metano también absorbe más radiación infrarroja que el dióxido de carbono. Esta propiedad del vapor de agua hace que la temperatura descienda menos en las noches cuando el cielo está cubierto de nubes. En las regiones desérticas, donde hay muy poco vapor de agua, hay grandes diferencias de temperatura entre el día y la noche.

La concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera es pequeña (alrededor de 340 ppm), pero se sabe que está aumentando a un

ritmo de 0.4% por año. Este aumento se debe a las actividades del hombre. El aumento del consumo de los combustibles minerales es el principal responsable. La deforestación que libera y reduce la cantidad de CO<sub>2</sub> consumido por la fotosíntesis, es otro factor importante.

El metano es un producto secundario de la descomposición anaeróbica de la materia orgánica. Si comparamos el metano con el dióxido de carbono en base a un mol, el metano tiene 3.7 veces más capacidad de absorber radiación infrarroja que el dióxido de carbono. Actualmente el metano atmosférico (20 ppm) está aumentando a un ritmo de 1% por año. Se ha calculado que la contribución de este gas al efecto de invernadero es de alrededor de un 20%. Siendo la actividad humana (cultivo de arroz) responsable en contribuir un 60% de la fuente de metano atmosférico.

### OZONO (O<sub>3</sub>)

Hay un componente de la alta atmósfera que ha recibido más atención que ningún otro durante los últimos años. A una altura de 30 km está situada la capa de ozono. El ozono absorbe la mayor parte de la peligrosa radiación ultravioleta del Sol. El 95 al 99% de la radiación solar en el rango de longitudes de onda entre 200 y 300nm es absorbida por la capa de ozono en la alta atmósfera. Si ésta radiación alcanzase la superficie terrestre, podría tener muchos efectos nocivos. Un descenso de solo un 5% en la concentración de O<sub>3</sub> podría aumentar en un 25% los casos de cáncer de la piel.

La concentración de ozono en la atmósfera tiene un máximo de casi 10 ppm a una altura de 30 km. En esta zona el ozono se forma en dos etapas. La primera consiste en la disociación de una molécula de O<sub>2</sub>, la segunda, en una colisión entre un átomo de oxígeno y una molécula de O<sub>2</sub>.

### CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA

La contaminación atmosférica resulta por diferentes factores. Algunos contaminantes son partículas que pueden ser orgánicas, como las que se encuentran en el humo producido por la combustión de hidrocarburos y de basureros. O pueden ser inorgánicas, como las que producen los hornos de cemento, las fundiciones y los compuestos ricos en plomo desprendidos de la combustión de la gasolina. Estas partículas, son los principales componentes del humo contaminante ("smog"), reducen la cantidad de radiación solar que llega a la Tierra y también ejercen efectos desfavorables directos sobre las plantas.

Los compuestos fluorados, que aparecen en la atmósfera como productos de desechos de las fabricas de fosfatos, acero, aluminio, y otros productos industriales, actúan como venenos acumulativos que entran en las hojas a través de los estomas y provocan el colapso del tejido foliar, aparentemente mediante la inhibición de las enzimas implicadas en la síntesis de celulosa.

Los óxidos de azufre se desprenden por la combustión de los combustibles fósiles que contienen azufre. En el aire húmedo, los óxidos de azufre reaccionan con el vapor de agua y forman gotitas de ácido sulfúrico, un ácido fuertemente corrosivo y un componente de la lluvia ácida. Al caer, esta lluvia ácida tiene la capacidad de cambiarle el pH a cuerpos de agua como lagos y represas.

La contaminación atmosférica más común en los centros urbanos densamente poblados es la del "smog". El "smog" es producido por una reacción fotoquímica entre la luz solar con los gases de escape de los automóviles. Este contaminante es más notorio en las urbes que dependen en gran medida del transporte en automóvil y que están rodeadas por montañas que impide la dispersión de los contaminantes.

Uno de los principales ingredientes del "smog" fotoquímico es el dióxido de nitrógeno,  $\text{NO}_2$ , que se produce en cualquier proceso de combustión que tenga lugar en el aire y por lo tanto se encuentra en los gases de escape de los automóviles. Bajo la influencia de la luz, el  $\text{NO}_2$  se disocia en  $\text{NO}$  y oxígeno atómico. Este último es extremadamente reactivo y forma ozono,  $\text{O}_3$ , por la reacción con oxígeno molecular ( $\text{O}_2$ ). El ozono es una sustancia altamente tóxica, al dañar las células afectando aparentemente la permeabilidad de las membranas de las células y cloroplastos.

Los gases atmosféricos absorben en diferentes longitud de onda, lo que resulta que pueden afectar el clima y algunos procesos biológicos.

### III. EL AGUA

Propósito: Entender la naturaleza y propiedades del agua y como se relacionan con las plantas.

En cierto grado el estudio de la fisiología vegetal es el estudio del agua. Muchas de las funciones de las plantas dependen directamente de las propiedades del agua y de la sustancias disueltas en ella.

#### Propiedades de agua (H<sub>2</sub>O)

El agua es una molécula de 0.272 nm. Es altamente polar, electro-positiva en un extremo y electronegativa en el otro. El lado positivo de la molécula esta atraído por el lado negativo. Este enlace se conoce como el enlace de hidrógeno. Estos enlaces son débiles comparados a enlaces ionicos y covalentes.

#### Enlaces de Hidrógeno

El agua es retenida frecuentemente en moléculas orgánicas por enlaces de hidrógeno, y muchos rasgos del comportamiento del agua, por ejemplo sus altos puntos de congelación y ebullición, se deben a ligaduras de hidrógeno entre moléculas de agua.

Una planta esta compuesta por 70 a 90% de agua. El agua es por lo tanto indispensable para varias funciones fisiológicas dentro de la planta. Por ejemplo:

1. Actúa como disolvente y medio para las reacciones químicas.
2. Medio de transporte de solutos orgánicos e inorgánicos.
3. Provee turgencia a las células. La turgencia promueve el engrandecimiento de las células.
4. Facilita funciones catalíticas para las reacciones enzimáticas.
5. Se utiliza como materia prima en el proceso de fotosíntesis.
6. Refresca la superficie de la planta a través de la transpiración.

#### POTENCIAL HIDRICO

El agua tiene la capacidad de ejercer trabajo al moverse de un lugar de un potencial alto de energía a un lugar de potencial bajo de energía. El símbolo para el potencial hídrico es el psi, y tradicionalmente se ha medido en atmósferas (atm), bars o pascal (Pa), o dinas por centímetro cuadrado (dinas cm<sup>-2</sup>).

El potencial hídrico del agua pura, es por definición, cero. La presencia de cualquier sustancia disuelta en agua disminuye su potencial, de manera que el potencial de agua de una solución es inferior a cero. Esta definición sólo es valida a presión atmosférica. La elevación o disminución de la presión alrededor de un sistema, automáticamente asciende o desciende el potencial del agua en exactamente la misma manera.

El potencial hídrico total de las plantas o del suelo es la suma de los componentes de la siguiente ecuación.

$$\Psi_{\text{total}} = \Psi_{\text{mátrico}} + \Psi_{\text{osmótico}} + \Psi_{\text{presión}} + \Psi_{\text{gravitacional}}$$

$\Psi$  mátrico = valor negativo. Es la fuerza con que la planta y el suelo adhieren el agua. Ya sea por fuerzas de adsorción o capilaridad. Se usa para calcular todas las fuerzas que causan la imbibición o retención de agua en cualquier tipo de matriz.

Osmosis = La difusión de agua a través de una membrana diferencialmente permeable de una región de alto potencial (agua pura o solución débil) a otra de bajo potencial (solución concentrada).

$\Psi$  osmótico = valor negativo. Es el potencial con que el agua pura se difunde hacia una solución.

$\Psi$  presión = Los valores pueden fluctuar desde negativos a altamente positivos. Se manifiesta a través de la presión de turgencia, la cual es la presión ejercida sobre el líquido por las paredes de una célula turgente. Tiende a ser positivo. Es la fuerza causada por la presión hidrostática. Es de importancia menor en las suelos pero de importancia mayor en las células.

$\Psi$  gravitacional = Es insignificante en las plantas pequeñas pero significativa en los árboles.

Ejemplos de los componentes de  $\Psi$  total de una hoja y un suelo.

$$\Psi_{\text{Hoja}} = \Psi_{\text{osmótico}} + \Psi_{\text{presión}}$$

$$\Psi_{\text{Suelo}} = \Psi_{\text{osmótico}} + \Psi_{\text{mátrico}}$$

Ejemplo de  $\Psi$  total de un tallo a más de 10 metros de altura.

$$\Psi_{\text{Tallo}} = \Psi_{\text{osmótico}} + \Psi_{\text{presión}} + \Psi_{\text{gravitacional}}$$

El aire tiene un potencial hídrico muy negativo comparado con el potencial hídrico de las plantas y el suelo. Durante la noche los estomas se cierran y no hay pérdida de agua de la planta a la atmósfera. De modo que el potencial hídrico de la planta llega a un equilibrio con el potencial hídrico del suelo. Cuando los estomas se abren, la pérdida de agua de la hoja es continua resultando en la disminución del potencial hídrico y creando un gradiente dentro de la planta.

Anteriormente se había establecido que el potencial hídrico total de agua pura es cero. En la naturaleza podemos encontrar valores de cero y esto ocurre cuando la atmósfera está a 100% de humedad relativa. En esta situación se reduce el gradiente entre

el suelo-planta-atmósfera y resulta en un fenómeno llamado gutación. Este fenómeno ocurre como consecuencia de la presión del potencial hídrico de la raíz que causa que se formen gotitas de agua en las puntas de las hojas. Podemos observar la gutación temprano en la mañana cuando la atmósfera esta a 100% humedad relativa.

La humedad relativa de la atmósfera fluctúa mucho y como consecuencia fluctúa el potencial hídrico total de la atmósfera. En general siempre habrá un gradiente entre el potencial hídrico de la planta y de la atmósfera. Siempre y cuando haya suficiente humedad en el suelo los estomas estarán abiertos y se llevará a cabo el proceso de transpiración.

El Cuadro 4 muestra las fluctuaciones en los valores de potencial hídrico osmótico, de presión y total al comienzo del riego de un cultivo y tres días después correspondiendo al proceso de secado del suelo. Notase el gradiente en potencial hídrico total entre el aire (atmósfera), los componentes de la planta (raíz, tallo y hoja) y el suelo.

Cuadro 4. Valores típicos de potencial hídrico osmótico, de presión y total bajo condiciones de disponibilidad variada de agua. (Valores son en MPa)

|                                     | DIA 1  |        | DIA 2  |        | DIA 3  |        |
|-------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Hora:                               | 4 am   | 4 pm   | 4 am   | 4 pm   | 4 am   | 4 pm   |
| <b>AIRE</b>                         |        |        |        |        |        |        |
| total                               | -5.0   | -30.0  | -5.0   | -30.0  | -5.0   | -30.0  |
| <b>HOJA (células del mesófilo)</b>  |        |        |        |        |        |        |
| osmótico                            | -1.205 | -1.700 | -1.450 | -1.800 | -2.000 | -2.200 |
| presión                             | +1.100 | +0.100 | +0.150 | -0.400 | -0.600 | -0.800 |
| total                               | -0.105 | -1.600 | -1.300 | -2.200 | -2.600 | -3.000 |
| <b>TALLO (liquido en el xilema)</b> |        |        |        |        |        |        |
| osmótico                            | -0.152 | -0.005 | -0.100 | -0.010 | -0.040 | -0.020 |
| presión                             | +0.050 | -1.194 | -1.100 | -1.500 | -2.360 | -2.580 |
| total                               | -0.102 | -1.200 | -1.200 | -1.510 | -2.400 | -2.600 |
| <b>RAIZ (células corticales)</b>    |        |        |        |        |        |        |
| osmótico                            | -1.0   | -1.2   | -1.2   | -1.3   | -1.8   | -1.8   |
| presión                             | +0.9   | +0.2   | +0.1   | 0.0    | -0.4   | -0.6   |
| total                               | -0.1   | -1.0   | -1.1   | -1.3   | -2.2   | -2.4   |
| <b>SUELO</b>                        |        |        |        |        |        |        |
| total                               | -0.05  | -0.055 | -1.0   | -1.1   | -2.0   | -2.2   |

## PRINCIPIOS Y HIPOTESIS GENERALES DEL CUADRO 4.

1. A capacidad de campo el potencial hídrico del suelo se asume que sea  $-0.05$ . Amplia disponibilidad de agua que se asemeja al valor de cero (agua pura).
2. El porcentaje de marchitez permanente del suelo se asume que sea  $-1.5$  (MPa). Esto ocurre cuando la planta no puede extraer más agua del suelo debido a la competencia de las fuerzas de las partículas del suelo sobre las moléculas de agua.
3. El potencial hídrico del suelo disminuye en alrededor de un 4% desde la 4 am a las 4 pm en cualquier día. Este fenómeno se debe a la evaporación del agua de la superficie del suelo y la transpiración del agua a través de la planta.
4. Para que ocurra un movimiento del agua del suelo-planta-atmósfera en cada columna tiene que existir un gradiente en potencial hídrico total. El valor más alto (positivo) le corresponde al suelo, mientras que el valor más negativo le corresponde a la atmósfera.
5. La suma de los potenciales hídrico osmótico y de presión tiene que sumar al potencial hídrico total. En este ejemplo no consideramos el potencial gravitacional porque se trata de una planta de menos de 1 metro de altura.
6. El potencial hídrico mátrico es más significativo en el suelo, mientras que el potencial hídrico de presión es más importante en la planta.
7. El cambio más abrupto entre los potenciales hídricos ocurre entre la hoja y la atmósfera. Este gradiente tan marcado es la base del movimiento del agua, en forma de transpiración.

## AGUA DEL SUELO

1. Capacidad de campo: Cuando el suelo se ha humedecido por completo y se le permite drenar hasta que el movimiento capilar cese del todo.
2. Porcentaje de marchitez permanente: Cuando el potencial hídrico desciende demasiado, las plantas ya no son capaces de absorber el agua necesaria o de absorberla lo suficiente rápido para reemplazar la que se pierde por transpiración.

La siguiente figura muestra los tipos de humedad que existen en un suelo. Note que la única humedad disponible para las plantas esta entre capacidad de campo y el porcentaje de marchitez permanente.

| SECADO AL HORNO | PUNTO DE MARCHITEZ PERMANENTE | CAPACIDAD DE CAMPO | SATURACION |
|-----------------|-------------------------------|--------------------|------------|
| NO DISPONIBLE   | DISPONIBLE                    | DAÑINA             |            |
| HIGROSCOPICA    | CAPILAR                       | GRAVITACIONAL      |            |

### CAMBIOS MORFOLOGICOS

Estomas: Poros diminutos localizados en las superficie de las hojas. Representan no más del 0.1% de la superficie foliar. En algunas especies se encuentran en el haz y en el envés mientras que en otras especies se encuentran solamente en el envés. Es el lugar por donde ocurre el intercambio de gases entre la planta y la atmósfera.

- a) Desprendimiento de las hojas. El desprendimiento de las hojas o la menor producción de área foliar es una forma de reducir la perdida de agua. La perdida de hojas inferiores es común.
- b) Cambios del ángulo de la hoja. Los cambios del ángulo de la hoja, sea activo o pasivo, son respuestas ordinarios a la deficiencia de agua que conducen a temperaturas notablemente menores. El decaimiento pasivo, enrollamiento, o marchitez de la hoja reduce también su energía acumulada.
- c) Factores de la raíz. Otros cambios morfológicos de la respuesta a la deficiencia de agua incluyen una relación mayor de raíz/tallo. Esto puede deberse a una disminución del crecimiento del tallo, al aumento del crecimiento de la raíz o a ambos.

### CAMBIOS FISIOLÓGICOS

- a) Cera cuticular de la hoja. Una cutícula gruesa o cerosa reduce la perdida de agua. Ocurre una reflexión incrementada de la energía solar y una reducción en la permeabilidad cuticular.
- b) Ajuste osmótico. En un gran numero de especies se han observado gradientes y cambios del potencial osmótico. Es importante mantener la turgencia, ya que es esencial.



- para el alargamiento celular y para el crecimiento.
- c) Alargamiento de la hoja. En particular, el aumento en el tamaño de la hoja es sensible a la tensión hídrica si ésta es moderada. La tasa de alargamiento de la hoja es más sensible a la tensión hídrica que el proceso de la fotosíntesis.
  - d). Comportamiento de los estomas. El potencial hídrico, al cual se cierran los estomas, ésta afectado por una variedad de factores entre los cuales están la edad, las condiciones de crecimiento, la ubicación de la hoja y los antecedentes de influencia hídrica de la planta.
  - e) Fotosíntesis. El cierre de los estomas dan por resultado la pérdida reducida de agua y también, una reducción en la tasa fotosintética.
  - f) Translocación y distribución de los productos asimilados. La sequía reduce la cantidad de fotosíntesis encaminada al desarrollo del grano.
  - g) Acumulación de prolina. La prolina libre en la célula se acumula en los tejidos sometidos a tensión hídrica y la síntesis neta de prolina parece provenir a la síntesis de los carbohidratos. Se desconoce si la prolina tiene un papel benéfico, pero se han sugerido funciones como la osmótica, la de un agente protector o una reserva de nitrógeno después de la sequía.

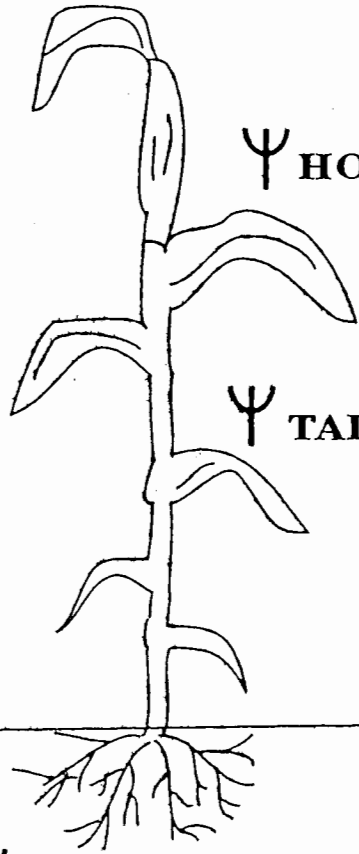
En general son los procesos fisiológicos los que van a tener mayor influencia sobre los rendimientos de los cultivos. Cualquier factor que cause un cierre de los estomas van a resultar en una disminución en la tasa fotosintética. Cabe mencionar que si no entra el dióxido de carbono atmosférico este no podrá ser convertido en material vegetativo.

Cuadro 5. Sensitividad de los procesos fisiológicos a cambios en el potencial hídrico total de la planta (Hoja).

| PROCESO   | RANGO DE Ψ TOTAL (BARS) |
|---|-------------------------|
| REDUCCION EN EL CRECIMIENTO CELULAR               | -2 a -6                 |
| REDUCCION EN LA SINTESIS DE LA PARED CELULAR      | -3 a -7                 |
| REDUCCION EN LA SINTESIS DE PROTEINAS             | -4 a -7                 |
| REDUCCION EN LA SINTESIS DE CLOROFILA             | -4 a -8                 |
| SINTESIS DE ABA                                   | -6 a -10                |
| CIERRE DEL PORO ESTOMATAL                         | -7 a -13                |
| REDUCCION EN LA ASIMILACION DE DIOXIDO DE CARBONO | -7 a -13                |
| REDUCCION EN LA TASA RESPIRATORIA                 | -8 a -17                |
| ACUMULACION DE PROLINA                            | -9 a -17                |
| ACUMULACION DE AZUCARES                           | -12 a -17               |

FUENTE: HSAIO ET AL., 1976.

$\Psi$  ATMOSFERA = -200 (BARS)

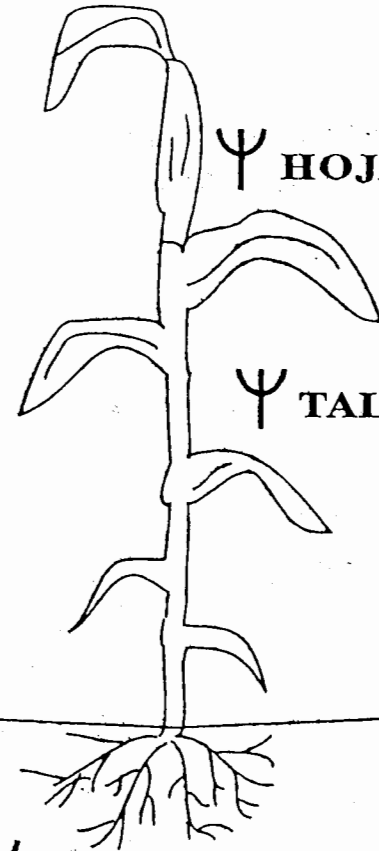


$\Psi$  HOJA = -2.0

$\Psi$  TALLO = -1.5

$\Psi$  RAIZ = -1.0

$\Psi$  SUELO = -0.5

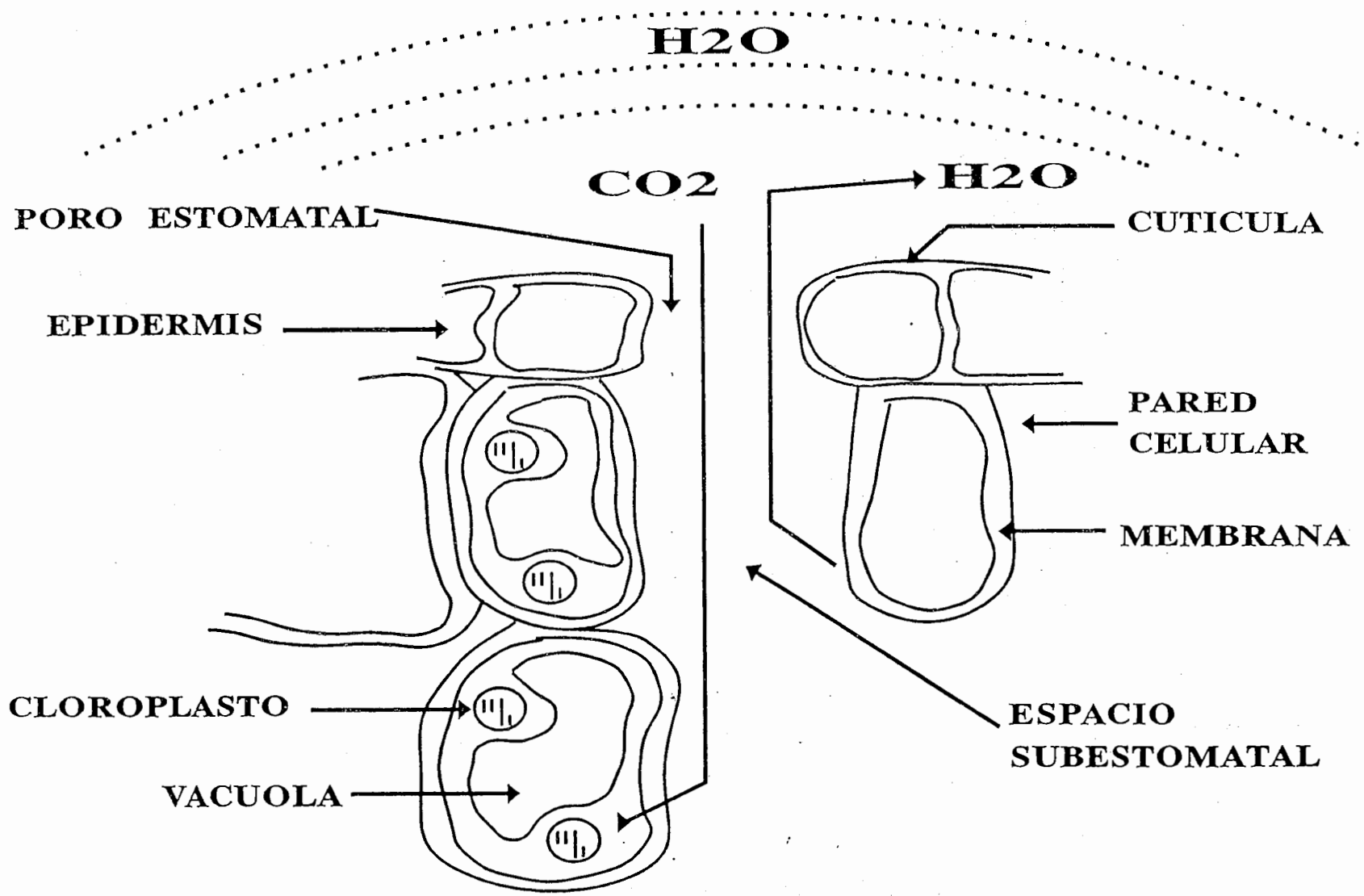


$\Psi$  HOJA = -2.0

$\Psi$  TALLO = -1.5

$\Psi$  RAIZ = -1.0

$\Psi$  SUELO = -2.0



#### IV. ANATOMIA DE LA PLANTA

Absorción y movimiento del agua del suelo a la planta.

Existen tres modos por el cual el agua y los iones disueltos en agua entran a la planta. Estos son por la pared celular (apoplasto) de las células epidérmicas o corticales, por el citoplasma (simplasto) moviéndose de célula a célula y finalmente de vacuola a vacuola. El apoplasto consiste de todo el espacio de las raíces que es equivalente a las paredes de células y espacios intercelulares. El simplasto consta de todos los protoplastos de las células, es decir a través de las membranas celulares y el citoplasma. (Vea figura de abajo).

La forma y el tamaño de las raíces está controlado mayormente por factores genéticos más que por los factores ambientales. Aunque la genética tiene más efecto, las condiciones del suelo pueden influenciar el desarrollo morfológico de las raíces.

La disponibilidad de humedad en el suelo depende principalmente del potencial mátrico y por el potencial osmótico en segundo plano. El potencial hídrico del suelo está relacionado con la capacidad de campo y el porcentaje de marchitez permanente.

Como se ha mencionado anteriormente, cuando el suelo se ha humedecido por completo y se le permite drenar hasta que el movimiento capilar cese del todo, se dice que el suelo está a capacidad de campo. Sin embargo, llega un momento en que el contenido de agua del suelo es tan bajo que las hojas no consiguen recuperarse de la marchitez.

El contenido de oxígeno de la atmósfera del suelo es de importancia vital para el desarrollo y la productividad adecuada de las plantas de cultivo, debido a la necesidad de oxígeno para la respiración aeróbica y los diversos procesos que requieren energía. Pocas plantas pueden sobrevivir bajo completa anoxia durante períodos prolongados.

#### A. HOJA

La apariencia y anatomía de las hojas típicas reflejan su capacidad para el intercambio gaseoso y la absorción de la radiación. Una estructura que absorba la radiación necesita ser ancha y delgada, y orientarse en ángulos rectos hacia la fuente de radiación para alcanzar su máxima eficiencia. Del mismo modo, para un intercambio de gases eficiente se requiere una lámina delgada que ofrezca el máximo área foliar por unidad de peso. Sin embargo, un intercambiador de gases eficaz es también un evaporador eficiente. Por lo demás, una estructura en forma de hoja sin ninguna cubierta protectora se secaría rápidamente. La epidermis con su cutícula protege a la hoja de la desecación, pero también reduce el intercambio gaseoso a niveles muy bajos. El sistema de pequeños poros o estomas, a través de los cuales difunden los gases, así como los pasadizos aéreos dentro de la

hoja, son sorprendentemente eficaces para el intercambio de dióxido de carbono.

Las hojas de numerosas plantas también se modifican de manera que les permite almacenar alimento (en los cloroplastos) y agua. La función fundamental de una hoja normal es la manufactura y exportación de alimento. Puesto que éste se produce en células parenquimatosas, debe colectarse y transportarse. Las hojas son muy vascularizadas; las nervaduras principales se subdividen en numerosas y diminutas nervaduras que se ramifican en diversos patrones por todo el tejido foliar, de manera que ninguna célula parenquimática está más allá de unas cuantas células de una nervadura. Los haces están incluidos en vainas de células parenquimatosas; esa vaina fascicular parece estar implicada en el transporte de alimento desde las células foliares al haz vascular y, en ciertas especies, también en los estadios finales de la fotosíntesis.

Las hojas se adaptan de diversas maneras a condiciones ambientales particulares. En casos extremos, como en algunos cactus del desierto, las hojas desaparecen totalmente como órganos de fotosíntesis, función que está a cargo del tallo. Sin embargo, en plantas que poseen hojas normales, se pueden producir amplias variaciones. Las modificaciones de las especies incluyen una diversidad de mecanismos que reducen la pérdida de agua en plantas xeromórficas: pelos superficiales, estomas hundidas, capa cerosa, etc. Aún en una sola especie, o en una misma planta, puede ocurrir considerables variaciones en respuesta a situaciones ambientales y fisiológicas.

Las hojas que se desarrollan a la sombra tienden a ser más delgada con una pequeña capa en palizada (células parenquimatosas principales responsables de la fotosíntesis) y espacios de aire grandes y bien desarrollados. Las hojas de sol, en cambio, tienden a poseer una capa empalizada más gruesa y compleja y carece de espacios aéreos bien desarrollados.

### Intercambio de gases

Los gases ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ) atraviesan los estomas, puesto que se produce escaso intercambio gaseoso a través de las superficies foliares carentes de estomas. La mayor parte de la cutícula parece ser relativamente impermeable al intercambio de gases.

Puesto que, al parecer, no hay bombas en las hojas, los gases han de entrar y salir por difusión. La fuerza motriz debe ser un gradiente químico. El gradiente de concentración por debajo del cual el  $\text{CO}_2$  difunde al interior de la hoja es más bien somero. El gradiente de difusión para el vapor de agua es, sin embargo, extremadamente acentuado. Por consiguiente, puede notarse que las fuerzas que determinan la difusión del vapor de agua al exterior son mayores que las que movilizan el  $\text{CO}_2$  al interior de la hoja. Con todo, la planta trata de absorber el  $\text{CO}_2$  a una tasa máxima mientras al mismo tiempo la tasa de pérdida de agua se reduce al mínimo.

El vapor de agua se evapora de la superficie húmeda de las

células que están expuestas a la cavidad subestomatal. Luego se difunde por la cavidad estomatal, el poro estomatal, la cutícula y finalmente a través de la envoltura de vapor de agua. El  $\text{CO}_2$  atraviesa la misma ruta pero en dirección opuesta. La diferencia estriba en que al llegar a la célula, el  $\text{CO}_2$  tiene que disolverse en agua de la pared celular y difundirse en la fase líquida a través de las membranas y citoplasma hasta llegar a los cloroplastos. Las plantas están limitadas por tener un área foliar desarrollado requerido para la captura de luz y  $\text{CO}_2$ , pero el cual le permite la pérdida de agua a cambio. Las plantas terrestres todavía no han podido desarrollar un material que le permita la defunción de  $\text{CO}_2$  sin la pérdida de vapor de agua.

#### MOVIMIENTO ESTOMATICO

Las células guardas, a diferencia de otras células epidérmicas, contienen cloroplastos y poseen un curioso engrosamiento sobre sus superficies adyacentes. Cuando la presión de turgencia dentro de la célula guarda aumenta y las células se tornan túrgidas, asumen la forma de un plátano, con las paredes engrosadas separadas para formar un poro o apertura. Ello se debe a que conforme las células adquieren turgidez tienden a expandirse en toda dirección; en consecuencia, a medida que se alargan son forzadas a adquirir la forma de un plátano porque las paredes engrosadas no pueden dilatarse. Cuando disminuye la presión de turgencia, las células guardas se tornan flácidas, las paredes engrosadas se aproximan y los poros se cierran.

Los estomas se abren cuando el agua se difunde por osmosis al interior de las células guardas desde las células epidérmicas circundantes. Al acentuarse la presión de turgencia en las células guardas las induce a hincharse y los estomas se abren. El potencial osmótico puede originarse por varios y diferentes agentes o mecanismos: el bombeo activo de iones de potasio, la síntesis de azúcares o ácidos orgánicos en las células guardas, o la hidrólisis de almidón a azúcares.

#### FACTORES QUE AFECTAN LA APERTURA ESTOMATAL

##### EL AGUA:

1. Control hidropasivo: resulta del efecto sobre los estomas de todo el potencial de agua de la planta. Su efecto es usualmente rápido y completo. Cuando se alcanza el potencial hídrico foliar crítico (el cual varía entre plantas; de -8 a -11 bars en frijol) los estomas se cierran herméticamente, y por lo regular no se abren sino hasta que el potencial de agua de la planta ha recobrado su nivel de operación normal. Este mecanismo protege a las plantas del daño producido por la extrema reducción de agua.

2. Control hidroactivo: comprende la medición del potencial hídrico por la planta, la detección de una reducción de agua y la operación de un mecanismo o movimiento específico que cierra los estomas. Uno de tales mecanismos de control hidroactivo está bajo la influencia de la fitohormona ácido abscísico (ABA). Cuando existe agua en abundancia no se forma ABA y los estomas están abiertas; cuando se produce una ligera reducción del agua (demasiado escasa para determinar el cierre estomático hidropasivo), se forma una pequeña cantidad de ABA y los estomas se cierran ligeramente. El ABA interfiere o inhibe la bomba de protones en la plasmalema de la célula guarda y cambia el potencial hídrico osmótico de la célula guarda.

#### DIOXIDO DE CARBONO:

El dióxido de carbono tiene un efecto marcado sobre los estomas. Las bajas concentraciones promueven la apertura estomática, y las altas concentraciones causan el cierre rápido en la luz o en la oscuridad.

Cuando el dióxido de carbono es muy alto, los estomas tienden a cerrarse minimizando así la pérdida de agua sin comprometer la fotosíntesis.

#### LUZ:

Los estomas normalmente se abren a la luz y se cierran en la oscuridad. La cantidad de luz necesaria para que se abran los estomas varía entre especies. Algunas, como en el tabaco, necesitan sólo bajas intensidades luminosas, del orden de 2.5% de la luz plena del día; otras pueden requerir casi la luz plena y directa del sol para la completa apertura.

Al parecer la luz tiene una función doble. El espectro de acción del efecto luminoso sobre los estomas ofrece algunas pistas: parece ser en esencia el de la fotosíntesis, con una adicional sensibilidad a la luz azul. Unas cuantas plantas carecen de espectro fotosintético y sólo son sensibles a la luz azul. El componente fotosintético puede deberse muy bien a la fotosíntesis en las células guardas (las cuales, a diferencia de otras células epidérmicas, poseen cloroplastos). Esto afectaría la apertura estomática de tres maneras.

Primero, la fotosíntesis reduce la concentración de dióxido de carbono, que es un poderoso estímulo para la apertura de los estomas. Segundo, las sustancias osmóticamente activas como los azúcares son producidas en la fotosíntesis, lo cual contribuye a abatir el potencial hídrico de las células guardas. Tercero, la fotofosforilación (producción de energía) podría suministrar el ATP (compuesto energético) necesario para conducir los bombeos de transportadores de iones que movilizan algunos iones al interior de las células guardas. El componente de luz azul acaso se relacione con un control fotoactivo distinto, posiblemente a través del pigmento fitocromo.

## TEMPERATURA:

Parece que la temperatura si influye la apertura estomática, pero su efecto no es tan claro como el de la luz. En general, al incrementar la temperatura se acentúa la apertura de los estomas, mientras que el agua no llegue a ser limitante. Esto parece ser un mecanismo protector contra el calentamiento ya que la evaporación del agua transpirada ejerce un efecto refrescante.

## B. TALLO

Los tallos de dicotiledóneas y monocotiledóneas poseen en común numerosas estructuras y tipos celulares, pero tienen ciertas diferencias en la disposición de sus tejidos. Ambas tienen una capa externa de epidermis, usualmente cubierta en su externo con una cutícula cerosa. El tipo principal de célula del material fundamental es el de parénquima; ésta es una célula grande, de pared delgada y relativamente indiferenciada. Por fuera de los haces vasculares está la corteza, compuesta usualmente de elementos parenquimatosos más pequeños y diferenciados, y en el interior se localiza la médula compuesta de células algo mayores y paredes más delgadas.

Los haces vasculares de las monocotiledóneas están dispersos. Cada haz vascular contiene células de xilema hacia el centro y de floema hacia afuera. El xilema está compuesto principalmente de células conductoras muertas, de pared gruesa, ya sean vasos (células grandes sin paredes transversas que forman estructuras tubulosas que corren a lo largo del tallo) o traqueidas (mucho menor en diámetro, con paredes terminales, y por lo regular con engrosamientos secundarios más acentuados).

El floema está compuesto principalmente de células de diámetro grande y pared delgada con placas terminales características a manera de cribas, llamadas elementos cribosos, alineados extremo con extremo para formar tubos cribosos; éstos se asocian con pequeños células parenquimatosas llamadas células acompañantes. Los vasos y las traqueidas mueren conforme maduran y pierden sus contenidos celulares, pero las células floemáticas, así como las de parénquima no especializadas de la corteza y la médula permanecen vivas y conservan algo de su integridad estructural.

La principal diferencia entre tallos monocotiledóneos y dicotiledóneos está en la organización de los haces y en la existencia de tejido meristemático en los haces de dicotiledóneas. Los tallos de dicotiledóneos son más complejos y son capases de crecimiento secundario casi invariablemente. Inicialmente los haces se disponen en círculo alrededor de un núcleo central de médula. El xilema y el floema están separados por una capa de células capases de dividirse llamada cambium.



## C. RAÍCES

La parte central de la raíz es la estela, que contiene los tejidos conductores, xilema y floema, y ocasionalmente un núcleo central de médula. Las células del xilema y floema son esencialmente idénticas a las que se encuentran en los correspondientes tejidos del tallo. Los tejidos por fuera de la estela son, principalmente, la corteza, formado por células perenquimatosas, y la epidermis.

La endodermis es importante en el proceso de absorción y transporte de agua debido a que sus paredes transversal están fuertemente suberizadas, de manera que el agua no puede atravesar la endodermis por los espacios intercelulares sino a través de las células.

## EVAPORACION, TRANSPIRACION Y EVAPOTRANSPIRACION

### A. Evaporación

La evaporación es un proceso físico en donde el agua cambia de un estado líquido a un estado gaseoso o vapor de agua. Como hemos discutido anteriormente la fuerza promotora de este proceso es un gradiente en el potencial hídrico total.

### B. Transpiración

Es la evaporación del agua de las superficies celulares y su pérdida a través de las estructuras anatómicas de la planta (estomas, lenticelas, cutícula). Por ejemplo, la pérdida de agua de una planta de maíz puede fluctuar entre 3 a 4 litros/día, mientras que un cactus arbóreo del desierto pierde menos de 25 ml/día. Se ha calculado, que más del 99% del agua absorbida por una planta de maíz durante la estación de crecimiento se pierde por la transpiración.

### C. Evapotranspiración (ET)

Es la tasa de pérdida de agua del campo; causado por la evaporación (superficie del suelo) y la transpiración (a través de los estomas). La evapotranspiración es un proceso dependiente de la energía, resultando en un cambio del estado líquido del agua al estado gaseosa. La tasa de transpiración es una función del gradiente en vapor de presión, la resistencia al flujo, y la habilidad de la planta y el suelo de transportar el agua al lugar de transpiración. La transpiración crea la fuerza máxima, para absorber el agua en contra de la fuerza gravitacional y en contra de la resistencia de fricción a través de la planta.

La pérdida de agua a la atmósfera depende de factores ambientales y factores inherentes a la planta. El efecto ambiental sobre la ET se conoce como demanda atmosférica o demanda evaporativa. Mientras mayor sea la demanda atmosférica,

mayor será la tasa de evaporación de una superficie de agua libre.

### EFECTOS AMBIENTALES

1. Radiación solar. Del total de la radiación solar que es absorbida por la hoja, del 1 al 5% es utilizado en el proceso de fotosíntesis mientras que el 75 al 85% se utiliza para calentar la hoja y para la transpiración. Con un aumento en la radiación solar, aumenta la demanda atmosférica.
2. Temperatura. Con un aumento en la temperatura, aumenta la capacidad del aire de aguantar más agua, resultando en un aumento en la demanda atmosférica.
3. Humedad Relativa. Mientras mayor es el contenido de agua en la atmósfera, menos negativo será el potencial hídrico de la atmósfera. Esto significa que con aumentos en la humedad relativa disminuye la demanda atmosférica.
4. Viento. La transpiración ocurre cuando agua se difunde a través de los estomas. Cuando no hay viento, se crea una barrera al gradiente de difusión alrededor de los estomas.

Esto significa que el agua que se difunde a través de los estomas es igualado por el aumento de agua en el área inmediato a los estomas. Esto resulta en una disminución en el gradiente de difusión y una reducción en la tasa de transpiración. Cuando existe turbulencia (viento) la humedad acumulada alrededor de los estomas es removida y resulta en un aumento neto en la difusión de agua.

### EFECTOS FISIOLOGICOS

1. Apertura de los estomas. La mayoría de la transpiración ocurre a través de los estomas, ya que la cutícula es relativamente impermeable. Bajo condiciones de campo, la radiación solar y la humedad controlan la apertura de los estomas. Un potencial de agua muy negativo en la hoja resulta en la pérdida de turgencia y el cierre de los estomas.
2. El número y tamaño de los estomas tiene un efecto pequeño sobre la transpiración ya que es determinado por genotipo y factores ambientales. Si comparamos varias plantas con diferencias en densidad estomatal encontramos que la difusión de dióxido de carbono está relacionado positivamente con un aumento en el número de estomas.

3. Area foliar. Mientras mayor es el área foliar de la planta mayor será la evapotranspiración.
4. Enrollamiento de la hoja. Algunas especies de plantas tiene mecanismos para reducir la transpiración, por ejemplo, al enrollar sus hojas reduce el área foliar expuesto a la radiación solar (energía).
5. Expansión y profundidad de las raíces. Con aumentos en la expansión y profundidad de raíces en el suelo, se aumenta la disponibilidad de agua.

## V. MEDIDAS AGROMETEOROLOGICAS

### PARÁMETROS A MEDIR

#### 1. Precipitación

La cantidad de lluvia, su duración e intensidad durante períodos particulares del día y su distribución en el tiempo, son medidas importantes. Normalmente, se mide la precipitación diario (período de 24 horas).

El medidor de la precipitación (pluviómetro) es un cilindro vertical de boca abierta y lados rectos. Los modelos comerciales son de 5" (13cm) a 6" (15cm) en diámetro. Un embudo guía la lluvia del borde hasta una botella alojada dentro del recipiente, el cual está montado sobre un soporte pequeño de 10-15 cm sobre el suelo. La profundidad del agua en la botella es medida con una varilla graduada de inversión que acompaña al pluviómetro. La lluvia en exceso de la capacidad de la botella cae dentro del recipiente exterior y más tarde es vaciada dentro de la botella para ser medida. También, se encuentran en el mercado pluviómetros que registran automáticamente la cantidad de lluvia (pluviógrafos).

#### 2. Temperatura

Las medidas normales son temperaturas máximas y mínimas diarias. El termómetro de máxima, del tipo de líquido en cristal, tiene un bulbo lleno de mercurio. Cuando la temperatura se eleva, parte del mercurio en el bulbo es forzado a pasar a través de la parte estrecha del diámetro interior del tubo hacia la parte graduada. Cada vez que la temperatura baja, la columna de mercurio permanece en la parte graduada, de tal manera que cuando se baja el termómetro a una posición de lectura, la punta de la columna de mercurio indica la temperatura más alta alcanzada.

El termómetro de mínima del tipo líquido en cristal contiene una pieza oscura de cristal de forma de pesa de gimnasio, llamada "índice". Conforme la temperatura se eleva, el alcohol (líquido) se expande y fluye alrededor del índice sin desplazarlo. El menisco descendente (respuesta a la baja en temperatura) moviendo al índice con él. Cuando la temperatura se eleva de nuevo, la columna de alcohol se mueve hacia la punta del termómetro sin mover el índice, dejándolo de esta manera para indicar la temperatura más mínima alcanzada.

Las temperaturas de bulbo seco y bulbo húmedo, leídas en los termómetros respectivos (psicrómetro) se usan para determinar la humedad relativa (HR) y el punto de rocío (PR). La temperatura de punto de rocío es aquella en la que el aire es enfriado sin cambiar su contenido de agua, en ese momento se satura. La temperatura actual del aire es la lectura actual del termómetro de bulbo seco. Ambos termómetros son de mercurio y son montados verticalmente en la misma caseta que los termómetros de máxima y

mínima. El termómetro de bulbo húmedo tiene una cubierta ceñida al pabilo o mecha flojamente entretejido, que se sumerge en una botella con agua. El agua se evapora de la mecha húmeda en respuesta a los cambio en temperatura, la humedad y la presión atmosférica.

### 3. Evaporación

Se ha establecido que una bandeja de evaporación (1.22m diámetro X 25.40cm) y su plataforma (1.22m X 1.22m) tengan unas dimensiones específicas. La bandeja debe ser nivelada al instalarla y puede ser pintado de blanco o plata. El nivel del agua debe comenzarse con una marca de 5 cm de la parte superior del reborde. Siempre que el nivel del agua baje 2.5 cm debe ser llenado de nuevo hasta el nivel de los 5 cm.

El nivel del agua en la bandeja se lee mediante un medidor de gancho colocado en un receptáculo de aquietamiento. Cuando ha caído lluvia, se suma la cantidad de lluvia a la lectura anterior y de ésta se substraer la lectura actual.

### 4. Velocidad del viento

La velocidad del viento la mide un anemómetro que está equipado con un odómetro en el cual se puede leer la distancia total recorrida entre lecturas (24 horas). El anemómetro está equipado con tres copillas montadas sobre un dispositivo giratorio el cual está ligado al odómetro por medio de un cojinete. Las copillas usualmente están a 2 m sobre el nivel del suelo y se las sostiene mediante un poste vertical y alambres de apoyo.

### 5. Radiación solar

La duración de la luz solar se mide con un registrador de brillo solar Campbell-Stokes. Este es una esfera de cristal de cerca de 10 cm de diámetro que actúa como un lente de aumento, enfocando el rayo de luz fuerte sobre un papel especial de registro. Sobre este papel se va quemando una línea de registro conforme el sol se mueve a través del ciclo. Las cartas deben ser cambiadas de acuerdo con la diferente inclinación de los rayos solares durante diferentes períodos del año.

La radiación solar total (rayo solar directo + radiación difusa y dispersa del ciclo) se mide con un piranómetro. El elemento censor es un termopar con áreas calientes y frías (negro y blanco, respectivamente). Entre más mayor sea la intensidad de la radiación, mayor serán las diferencias registradas en temperatura mediante un termopar diferenciar cuya salida es casi lineal con la densidad de flujo de la radiación solar ( $W m^{-2}$ ). El domo o cubierta de cristal debe ser de un material que permita la entrada de la mayor porción del espectro solar.

## CALCULO DE LA EVAPOTRANSPIRACION DE LOS CULTIVOS: ET (cultivo)

Se suele estimar que el clima es uno de los factores más importantes que determinan el volumen de las pérdidas de agua por evapotranspiración de los cultivos. Prescindiendo de los factores climáticas, la evapotranspiración correspondiente a un cultivo dado, queda también determinada por el propio cultivo, al igual que sus características de crecimiento. El medio local, las condiciones de los suelos y su humedad, los fertilizantes, las infestaciones, enfermedades e insectos, las prácticas agrícolas y de regadío y otros factores pueden influir también en las tasas de crecimiento y en la evapotranspiración consiguiente.

Un método para determinar evapotranspiración consiste en relacionar la magnitud y la variación de la evapotranspiración con uno o más factores climáticos (horas de luz, temperatura, humedad, viento, insolación). Para ello, se utiliza datos de evapotranspiración obtenidos de una cubierta de gramíneas, suponiendo que la evapotranspiración de éstas es provocada en gran medida por las condiciones climáticas. Se introduce el valor de evapotranspiración de referencia (ETO), que se define como; la tasa de evaporación de una superficie extensa de gramíneas verdes de 8 a 15 cm de altura, uniforme, de crecimiento activo, que asombra totalmente el suelo y que no escasea el agua.

Existen cuatro fórmulas de predicción para calcular la ETO. Estos son las siguientes:

| Método         | T | H | V | I | R   | E | C.L.. |
|----------------|---|---|---|---|-----|---|-------|
| Blaney-Criddle | * | 0 | 0 | 0 |     |   | 0     |
| Radiación      | * | 0 | 0 | * | (*) |   | 0     |
| Penman         | * | * | * | * | (*) |   | 0     |
| Cubeta clase A |   | 0 | 0 |   |     | * | *     |

T, H, V, I, R, E, C.L.= temperatura, humedad, viento, insolación, radiación, evaporación y condiciones locales, respectivamente.

\* datos disponibles; 0 datos estimados; (\*) cuando puede disponer de ellos, pero no son indispensables

## ELECCION DEL COEFICIENTE DE CULTIVO: kc

1. Elección del período vegetativo del cultivo.
2. Determinación de las características del cultivo, el momento de siembra, el ritmo de crecimiento del cultivo y el período vegetativo.
3. Elección del coeficiente del cultivo, kc, para el cultivo correspondiente y su fase de crecimiento en las condiciones climáticas predominantes y preparación de una curva de coeficiente para cada cultivo.

## CALCULO DE LA EVAPOTRANSPIRACION DEL CULTIVO: ET (cultivo)

-Cálculo para cada período de 10 a 30 días de la evapotranspiración del cultivo.

$$ET \text{ (cultivo)} = kc * ETO$$

### MÉTODO DEL EVAPORIMETRO DE CUBETA

Los evaporímetros de cubeta permiten medir los efectos integrados de la radiación, el viento, la temperatura y la humedad relativa en función de la evaporación de una superficie de agua libre. De un modo análogo, la planta responde a las mismas variables climáticas, pero diversos factores importantes pueden introducir cambios significativos en la pérdida de agua. La capacidad de reflexión de la radiación que tiene una superficie de agua es tan sólo de un 5-8%, al paso que la de la mayoría de las superficies vegetales es de un 20-25% de la radiación solar recibida. El almacenamiento diurno de calor en la cubeta puede ser apreciable y provocar una distribución casi igual de la evaporación entre el día y la noche, al paso que la mayoría de los cultivos pierden un 95% ó más de la que corresponde a las 24 horas durante las horas diurnas.

A fin de relacionar la evaporación en cubeta con la evapotranspiración del cultivo de referencia ETO, se sugieren unos coeficientes, obtenidos empíricamente y que tienen en cuenta el clima, el tipo de cubeta y su medio circundante.

Los coeficientes de cubeta, Kp, presentados conjuntamente con los datos medidos de la evaporación en cubeta, Epan, reflejan los efectos del clima sobre la evapotranspiración del cultivo de referencia ETO. Para obtener esta relación, se ha utilizado datos detallados sobre la evapotranspiración de las gramíneas y el clima, tomados de los obtenidos en estaciones de investigación y de una revisión de literatura. Según la siguiente fórmula se puede predecir la evapotranspiración de referencia:

$$ETO = Kp * Epan$$

donde Epan = evaporación en la cubeta en mm/día y representa

Kp = el valor diario medio del período considerado  
= coeficiente de cubeta

En el Cuadro 6 se indica los valores de Kp para distintas condiciones de humedad atmosférica y viento que habrá que aplicar si están situadas en un medio abierto, con unos cultivos que no tengan más de 1 m de altura en un radio de 50 m de la cubeta. En el caso del Zamorano hemos tomado un valor promedio de 0.75 Kp para hacer nuestros cálculos de ET. Este cuadro les ayuda visualizar el efecto que tienen los vientos y la humedad relativa sobre la ET.

Cuadro 6. Coeficiente de cubeta Kp, en el caso de una cubeta de la clase A, para diferentes niveles de humedad relativa y vientos durante las 24 horas.

| Cubeta<br>Clase A    | Rodeada de cubierta verde baja                         |           |             |          |
|----------------------|--|-----------|-------------|----------|
|                      |  | bajo < 40 | media 40-70 | alta >70 |
| HR %                 |  |           |             |          |
| Vientos<br>km/día    | Distancia<br>barlovento de<br>la cubierta<br>verde (m) |           |             |          |
| Débiles<br><175      | 0  | .55       | .65         | .75      |
|                      | 10   | .65       | .75         | .85      |
|                      | 100  | .70       | .80         | .85      |
|                      | 1000   | .75       | .85         | .85      |
| Moderados<br>175-425 | 0  | .50       | .60         | .65      |
|                      | 10   | .60       | .70         | .75      |
|                      | 100  | .65       | .75         | .80      |
|                      | 1000   | .70       | .80         | .80      |
| Fuertes<br>425-700   | 0  | .45       | .50         | .60      |
|                      | 10   | .55       | .60         | .65      |
|                      | 100  | .60       | .65         | .70      |
|                      | 1000   | .65       | .70         | .75      |
| Muy fuertes<br>>700  | 0  | .40       | .45         | .50      |
|                      | 10   | .45       | .55         | .60      |
|                      | 100  | .50       | .60         | .65      |
|                      | 1000   | .55       | .60         | .65      |

### Ejemplo de los cálculos

Este ejemplo indica el procedimiento que debe seguirse para obtener el valor diario medio de la ETo en mm, en un mes dado. Se presentan a continuación los datos diarios promedios para cada mes del año, con el objetivo de exponer la selección de relaciones entre las condiciones climáticas y ambientales predominantes y la Kp para cada mes, utilizando el Cuadro 6.

Datos: El Zamorano; julio; Epan = 11.1 mm/día en una cubeta de la Clase A; HR = media; vientos = moderados. La cubeta se coloca en una parcela con unos cultivos circundantes de sorgo en postrera y maíz en invierno.

Cálculo: Utilizando el Cuadro 6 para HR = media y unos vientos = moderados cuando la distancia a barlovento es de 10 m, el valor de Kp = .70. Evapotranspiración del cultivo de referencia ETo en julio =  $0.70 * 11.1 = 7.2$  mm/día.

### ELECCIÓN DEL COEFICIENTE DEL CULTIVO: kc

El método descrito permite predecir los efectos del clima en la evapotranspiración del cultivo de referencia, ETo. Para tener en cuenta los efectos de las características del cultivo sobre



sus necesidades de agua, se presentan unos coeficientes de cultivo ( $k_c$ ), con el objeto de relacionar la ETo con la evapotranspiración del cultivo: ET (cultivo). El valor de  $k_c$  representa la evapotranspiración de un cultivo en condiciones óptimas y que resulta en la producción de rendimientos óptimos.

Se exponen los procedimientos pertinentes para escoger los valores apropiados de  $k_c$ , en los que se tienen en cuenta las características del cultivo al momento de la plantación o de la siembra y dependiendo de las fases de desarrollo vegetativo. También hay que tomar en cuenta las condiciones climáticas generales, en especial el viento y la humedad, sobre todo porque, después de la temperatura, el viento es lo que más repercutirá en la tasa de transpiración debido al grado de turbulencia del aire sobre la superficie sombreada por el cultivo. Por otra parte, la tasa de transpiración es más alta cuando los vientos son secos, en comparación con los vientos húmedos.

Los factores que repercuten en el valor del coeficiente de cultivo,  $k_c$ , son principalmente las características del cultivo, las fechas de plantación o siembra, el ritmo de desarrollo del cultivo y la duración del período vegetativo, las condiciones climáticas y, especialmente durante la primera fase de crecimiento, la frecuencia de las lluvias o del riego.

En relación con la ETo, la evapotranspiración del cultivo es mayor en climas cálidos, ventosos y secos que en los fríos, calmados y húmedos. La ET (cultivo) es la suma de la transpiración del cultivo y la evaporación de la superficie del suelo. Con una cubierta sombreada completa, la evaporación es insignificante pero durante la primera fase de crecimiento la evaporación de la superficie del suelo puede ser considerable, especialmente cuando esté húmeda durante la mayoría del tiempo debido al riego y a la lluvia.

En el Cuadro 7 se indican unas gamas aproximadas de ET (cultivo) estacional con respecto a distintos cultivos. Las magnitudes indicadas variarán en función de los factores examinados, a saber: principalmente las características del cultivo, el clima, la duración del período vegetativo y la fecha de siembra; otros factores son el tamaño del campo, los niveles de humedad del suelo y las prácticas agrícolas. También se indican valores comparados aproximados en los que el índice 100 corresponde a las gramíneas, con un período vegetativo de 12 meses en zonas en las que no hay heladas.

El período vegetativo se divide en cuatro fases. Procede destacar que es indispensable compilar datos in situ de cultivos de regadío, preferiblemente sobre el período vegetativo y el ritmo de desarrollo del cultivo.

Las cuatro fases de desarrollo del cultivo son las siguientes:

-fase inicial: germinación y crecimiento inicial, cuando la superficie del suelo está cubierta apenas o nada por el cultivo.

-fase de desarrollo del cultivo: desde el final de la fase inicial hasta que se llega a una cubierta sombreada efectiva completa.

-fase de mediados del período: desde que se obtiene la cubierta sombreada efectiva completa hasta el momento de iniciarse la maduración, tal como se pone de manifiesto por la descoloración de las hojas (frijoles) o su caída (algodón).

-fase de finales de período: desde el final de la anterior hasta que se llega a la plena maduración o a la recolección.

Cuadro 7. Variaciones aproximadas de la ET (cultivo) estacional en mm y en comparación con la ET (gramíneas).

| ET(cultivo) | mm       | %      | ET             | mm        | %       |
|-------------|----------|--------|----------------|-----------|---------|
| Aguacate    | 650-1000 | 65-75  | Sorgo          | 300-650   | 30-45   |
| Banana      | 700-1700 | 90-105 | Soya           | 450-825   | 30-45   |
| Frijoles    | 250-400  | 20-25  | Caña de azúcar | 1000-1500 | 105-120 |
| Cacao       | 800-1200 | 95-110 | Algodón        | 550-950   | 50-65   |
| Café        | 800-1200 | 95-110 | Papa           | 350-625   | 25-40   |
| Maíz        | 400-700  | 30-45  | Batata         | 400-675   | 30-45   |
| Cebolla     | 350-600  | 25-40  | Tomate         | 300-600   | 30-45   |
| Naranja     | 600-950  | 60-75  | Hortalizas     | 250-500   | 15-30   |
| Arroz       | 500-800  | 45-65  | Nogal          | 700-1000  | 65-75   |

#### CALCULO DE LA ET (cultivo)

Como ya ha quedado establecido en la introducción, la ET (cultivo) indica la tasa de evapotranspiración de un cultivo exento de enfermedades, que crece en un campo extenso (una o más hectáreas) en condiciones óptimas de humedad en el suelo, incluida una fertilidad y agua suficiente, en el que se llega al potencial de plena producción con arreglo al medio vegetativo dado.

El efecto de las características del cultivo sobre las necesidades de agua viene representado por el coeficiente de cultivo (kc). Conociéndose el cultivo, la fecha de siembra, el período vegetativo y la duración de desarrollo del cultivo, se puede determinar la ET (cultivo) mediante la fórmula  $ET \text{ (cultivo)} = kc * ETO$  para cada período de 10 a 30 días.

Datos: El Cairo, maíz, sembrado a mediados de mayo  
 duración total del período vegetativo 125 días  
 fase inicial 20 días  
 fase de desarrollo del cultivo 35 días  
 fase de mediados del período vegetativo 40 días

Cálculo:

|                        | mayo | junio | julio | agosto | sept. |
|------------------------|------|-------|-------|--------|-------|
| ET <sub>o</sub> , mm/d | 8.1  | 8.6   | 7.9   | 6.6    | 5.1   |
| kc                     | 0.35 | 0.60  | 1.14  | 1.08   | 0.75  |
| ETcultivo<br>mm/d      | 2.8  | 5.2   | 8.8   | 7.1    | 3.8   |

Cuadro 8. Períodos críticos con respecto a la tensión de humedad del suelo en el caso de diferentes cultivos.

|          |  |
|----------|--|
| Frijoles | Fase de floración y aparición de las vainas > antes > período de maduración. Sin embargo, el período de maduración > antes si no hay una tensión de humedad previa   |
| Lechuga  | Necesita unos suelos húmedos especialmente antes de la recolección   |
| Maíz     | Período de polinización desde la inflorescencia hasta la fructificación > antes de la inflorescencia > períodos de desarrollo del grano; período de polinización muy crítico si no hay una tensión de humedad previa |
| Papas    | Niveles altos de humedad; después de la formación de los tubérculos, de la floración a la recolección  |
| Sorgo    | Previo a la floración hasta el empuchamiento > después de la floración > llenado de grano  |
| Soya     | Fase de floración y fructificación, y posiblemente período de crecimiento vegetativo máximo  |
| Tomates  | Cuando se formen las flores y los frutos crezcan rápidamente   |
| Sandía   | Desde la florescencia hasta la recolección   |

Cuadro 9. Niveles de agotamiento del agua del suelo, expresados como tensiones de humedad del suelo, tolerados por distintos cultivos para los que la ET (cultivo) se mantiene en el nivel previsto y se obtienen unos rendimientos máximos.

|           |             |         |          |
|-----------|-------------|---------|----------|
| Banana    | 0.3-1.5 bar | Cebolla | 0.4-0.7  |
| Frijoles  | 0.6-1.0     | Papas   | 0.3-0.7  |
| Pepino    | 1.0-3.0     | Arroz   | inundado |
| Gramíneas | 0.4-1.0     | Sorgo   | 0.6-1.3  |
| Lechuga   | 0.4-0.6     | Soya    | 0.5-1.5  |
| Maíz      | 0.5-1.5     | Fresas  | 0.2-0.5  |
| Melón     | 0.3-0.8     | Tomates | 0.5-1.5  |

GLOSARIO

**CAPACIDAD DE CAMPO:** cantidad de agua que retiene el suelo después de un riego amplio o de una fuertes lluvias cuando el ritmo del movimiento descendiente ha disminuido sensiblemente, normalmente, de uno a tres días, después del riego o de la lluvia.

COEFICIENTE DE CUBETA,  $k_p$ : relación entre la evapotranspiración del cultivo de referencia  $E_{To}$  y la pérdida de agua por evaporación en la superficie de agua abierta de una cubeta,  $E_o$ .

COEFICIENTE DE CULTIVO,  $k_c$ : relación entre la evapotranspiración del cultivo,  $ET$  (cultivo), y la evapotranspiración del cultivo de referencia,  $E_{To}$ , cuando ambas se dan en grandes campos, en condiciones de crecimiento óptimas.

CUBIERTA SOMBREADA: porcentaje de la superficie del suelo a la que da sombra el cultivo, cuando los rayos del sol caen directamente.

EVAPORACIÓN,  $E$ : tasa de pérdida de agua líquida como vapor, debido a fenómenos puramente físicos. Se mide en mm/día.

EVAPORACIÓN EN CUBETA,  $E_{pan}$ : tasa de pérdida de agua por evaporación en la superficie abierta de un evaporímetro de cubeta. Se mide en mm/día.

EVAPOTRANSPIRACION,  $ET$  (cultivo): tasa de pérdida de agua debido a la transpiración de la vegetación, más la evaporación del suelo y la superficie húmeda de la vegetación. O más exacto la tasa de evapotranspiración de un cultivo exento de enfermedades en un campo extenso (una o más hectáreas) en condiciones de suelos óptimas, incluidas una fertilidad y agua suficientes, y que dicho cultivo alcance su pleno potencial de producción. Se mide en mm/día.

EVAPORACIÓN DEL CULTIVO DE REFERENCIA,  $E_{To}$ : tasa de evapotranspiración de una superficie extensa de 8 a 15 cm de cubierta vegetal alta de gramíneas verdes de altura uniforme, con crecimiento activo, que da una cubierta sombreada al suelo y que no escasea de agua. En mm/día.

PERÍODO CRÍTICO: período durante el crecimiento del cultivo, en que éste es más sensible a la escasez del agua, y esta escasez tendrá unos efectos permanentes en el crecimiento del cultivo y en los rendimientos.

PRECIPITACIONES: mm/día, cantidad total de precipitaciones (lluvia, llovizna, nieve, granizo, condensación y escarcha), expresada en profundidad del agua que cubriría un plano horizontal si no hubiera escorrentía, infiltración o evapotranspiración.

PORCENTAJE DE MARCHITEZ PERMANENTE: contenido de humedad del suelo por debajo del cual la planta no puede extraer

efectivamente agua del suelo; agua contenida en el suelo con una tensión de humedad del suelo de -15 bares; la humedad del suelo es nula.

TEMPERATURA EN EL PUNTO DE ROCÍO: temperatura a la que ha de enfriarse el aire para llegar a saturarse, y a la cual el vapor de agua empieza a condensarse.

TRANSPIRACIÓN: tasa de pérdida de agua a través de la planta regulada por unos procesos físicos y fisiológicos. En mm/día.

## VI. REACCIONES DE OXIDACIÓN Y REDUCCIÓN: REACCIONES REDOX

Las reacciones más comunes para la metabolización de energía son las de oxidación y reducción. La oxidación de un compuesto (o de una ligadura en un compuesto) se efectúa por la liberación de uno o, por lo general, dos electrones. La reducción se lleva a cabo adicionando electrones. En efecto, oxidación y reducción son la pérdida o ganancia de electrones respectivamente. Es evidente, dado que los electrones y otras partículas con carga no pueden existir independientemente, que cuando una sustancia se oxida otra debe reducirse. Los compuestos orgánicos tienden a perder o ganar electrones.

Reacción redox: Es una reacción en que los electrones se transfieren de una molécula a otra, durante el cual un compuesto se oxida y el otro se reduce. En general, las enzimas catalizan las reacciones redox en sistemas biológicos.

Potencial redox: Se refiere a una medida cuantitativa (en voltios) de la tendencia de las sustancias de dar o aceptar electrones (afinidad de electrones). Cuando se mide bajo condiciones estándares ya establecidas se designa como  $E_o$  (Potencial Redox Estándar). Cuando se mide el potencial redox a un pH 7, a una temperatura establecida y con la misma concentración de agente reductor y agente oxidante se designa como,  $E'$  (potencial de oxirreducción estándar). Los valores negativos corresponden a agentes altamente reductores (tienen menos afinidad por los electrones) mientras que los valores positivos corresponden a agentes altamente oxidantes (tienen más afinidad para los electrones).

Agente reductor: Un compuesto que tiende a perder electrones (trasfiriéndolos a otro compuesto). Un agente reductor efectúa la reducción de otra especie, para ello debe ceder electrones a esa especie. Por ello el agente reductor se oxida a si mismo en la reacción.

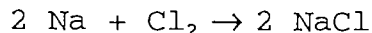
Agente oxidante: Un compuesto que tiende a atraer electrones es un agente oxidante. Un oxidante tiene cierta afinidad por los electrones. Un agente oxidante efectúa la oxidación de otra especie, para ello debe arrancarle electrones a esa especie. Por ello el agente oxidante se reduce a si mismo en la reacción.

Debe quedar claro que:

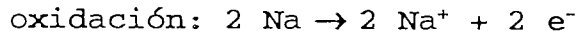
- La oxidación y la reducción ocurren a la vez, en la misma reacción: no se puede producir una sin la otra.
- No hay cambio neto de electrones en una reacción redox. Los electrones perdidos en la semirreacción de oxidación son los ganados por otra especie en la semirreacción de reducción.
- Los electrones aparecen a la derecha de la semirreacción de

oxidación; en una semirreacción de reducción, los electrones aparecen a la izquierda:

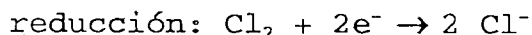
Un ejemplo simple de una reacción redox es la que se produce entre el sodio y el cloro en forma de elementos. El producto de la reacción es el compuesto iónico cloruro sódico (iones  $\text{Cl}^-$  y  $\text{Na}^+$ ):



Los átomos de sodio pierden electrones y se oxidan a iones  $\text{Na}^+$ :



Al mismo tiempo, los átomos de Cl de la molécula de  $\text{Cl}_2$  gana electrones y se reducen a iones  $\text{Cl}^-$ :



### Compuestos de alta energía:

Ciertas moléculas como ATP (Adenosín trifosfato) son importantes para dirigir muchas de las reacciones metabólicas o de síntesis en los sistemas biológicos. Estos compuestos contienen enlaces fosfato ( $\sim\text{P}$ ) de alta energía y al hidrolizarse (introducción de una molécula de agua) rinden gran cantidad de energía. Como regla general los compuestos de alta energía rinden por lo menos 7,000 cal/mol o tienen un valor  $E'$ , de +0.3 v o menos.

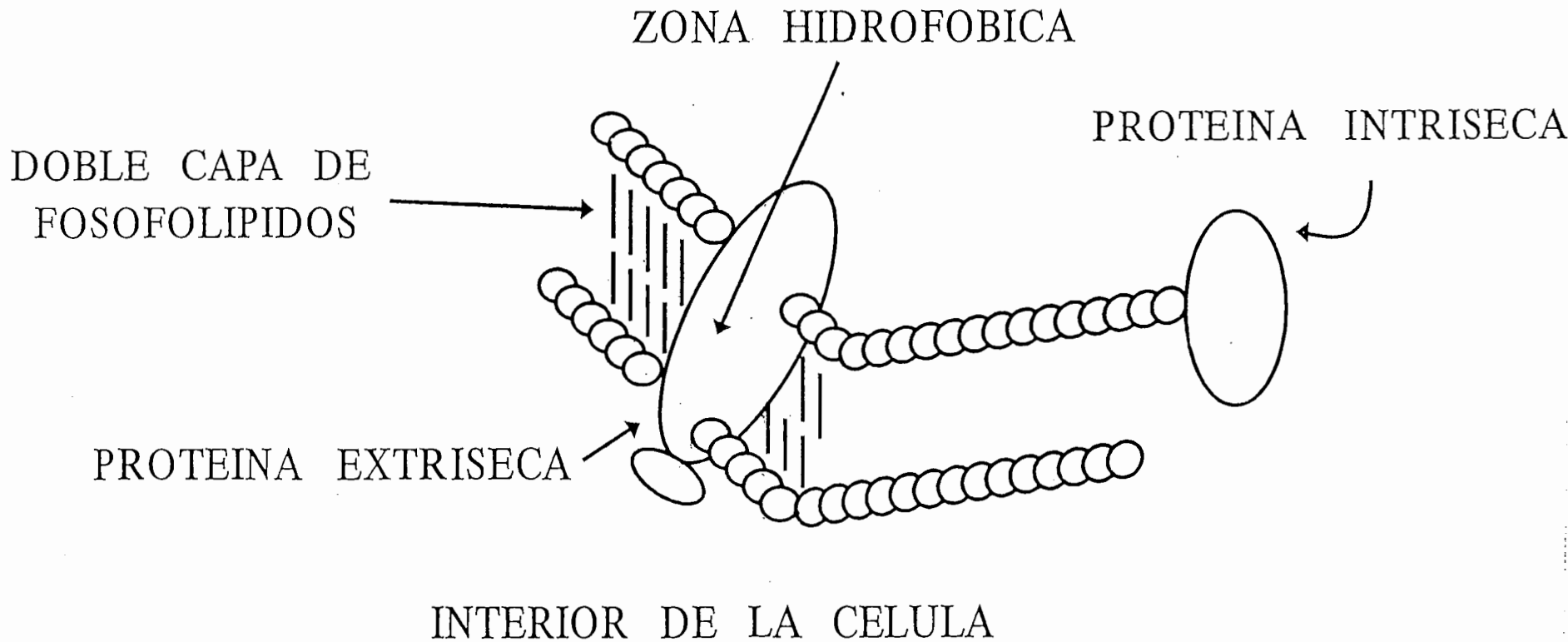
### HIPÓTESIS QUIMIOSMOTICA

La hipótesis quimiosmótica fue desarrollado por Peter Mitchell (Premio Nobel) para explicar la cohesión del sistema de transporte de electrones a la fosforilación. Esta hipótesis combina los resultados experimentales, que han demostrado la necesidad de la presencia de organelos intactos (mitocondria) o vesículas de membranas (lumen en los tilacoides de los cloroplastos), la presencia de factores de vínculo ("coupling factor", CF, enzimas) adheridos a la membrana, y el transporte de electrones. Esta hipótesis también aclara los resultados experimentales, que han demostrado que bajo luz el pH del estroma es alcalino.

Esta hipótesis especifica que la fotofosforilación en los cloroplastos y en las bacterias fotosintéticas al igual que la cadena de fosforilación oxidativa en las mitocondrias emplean el mismo mecanismo. Este mecanismo es conducido por el flujo de protones a través de la enzima ATP sintetasa (CF). La energía del sistema de transporte de electrones es conservado como una concentración alta de protones en el lumen versus una concentración baja en el estroma.

# MEMBRANA CELULAR (PLASMALEMA)

EXTERIOR DE LA CELULA





La captura de cuatro fotones resulta en la acumulación de 2 H<sup>+</sup> provenientes de la oxidación de una molécula H<sub>2</sub>O, y 2 H<sup>+</sup> son transportados del estroma (se convierte más alcalina) en el lumen por la bomba de plastoquinona.

La diferencia en concentración de H<sup>+</sup> entre el lumen y el estroma crea una diferencia en el potencial eléctrico. Debido a esta diferencia los H<sup>+</sup> se moverán del lumen a través de la membrana al estroma para preservar una neutralidad eléctrica y disminuir el gradiente de H<sup>+</sup>.

### Cloroplastos

Son plástidos que contienen los pigmentos fotosintéticos, principalmente clorofila, y llevan a cabo la fotosíntesis. Los cloroplastos son usualmente de 3-6 μ de diámetro y pueden ser muy numerosos en células fotosintéticas; sin embargo se conocen algunas de forma esférica o discoides. La estructura interna de los cloroplastos es altamente compleja. Gran número de estructuras planas, saculiformes llamadas tilacoides (*thylakos*, bolsa) se esparcen en el estroma o sustancia fundamental.

Cada tilacoide está limitado por una sola membrana, pero debido a lo aplanado de estas estructuras se ven como capas de doble membrana o lamelas. A intervalos más o menos frecuentes se localizan pilas de tilacoides densamente empaquetadas, llamados grana. Los tilacoides de los grana se conectan continuamente con tilacoides intergranales, o del estroma, en uno o más puntos de sus márgenes. El lumen constituye el área que queda rodeado por las membranas de los tilacoides.

Las moléculas de clorofila y la maquinaria que atrapa la energía luminosa se localizan en las membranas de los tilacoides, principalmente en los grana. Las enzimas que catalizan las reacciones del carbono de la fotosíntesis están presentes principalmente en el estroma.

Cuadro 10. Relación del tamaño aproximado de las células y sus partes.

|                       |            |
|-----------------------|------------|
| Célula                | 10 μ-10 mm |
| Núcleo                | 5-30 μ     |
| Cloroplasto           | 2-6 μ      |
| Mitocondria           | 0.5-5 μ    |
| Peroxisoma            | 1 μ        |
| Ribosoma              | 250 Å      |
| Retículo endoplásmico | 200 Å      |
| Unidad de membrana    | 75 Å       |
| Molécula proteica     | 20-100 Å   |

1 mm = 10<sup>3</sup> μ = 10<sup>4</sup> Å

## VII. FOTOSINTESIS

La fotosíntesis se distingue de otros procesos sensitivos a la luz, en que se acumula energía. La fotosíntesis ocurre en organismos tan diversos como las bacterias y los árboles, siendo similar, ya que se captura la luz a través de un pigmento y se convierte en energía química. Las plantas son organismos autotróficos, los cuales obtienen su energía para sus necesidades metabólicas de la luz y compuestos inorgánicos del ambiente.

La agricultura se puede considerar como un sistema que utiliza o explota la energía solar a través de la fotosíntesis.

Fotosíntesis: es el proceso por el cual organismos vivos convierten a la energía luminosa en energía o potencial químico estable por la síntesis de moléculas o compuestos orgánicas. Este proceso aumenta la energía libre total disponible al organismo y en forma directa o indirecta provee la energía para los organismos vivos.

Se puede considerar a la fotosíntesis como un proceso de tres fases:

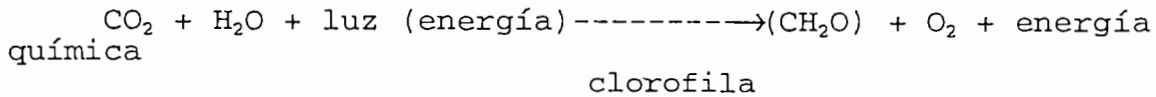
1. La absorción de la luz y retención de energía luminosa (Pigmentos).
2. La conversión de energía luminosa en potencial químico (Cadena de transporte de electrones).
3. La estabilización y almacenaje del potencial químico (Almidón y azúcares solubles).

Esta sección pretende examinar los mecanismos de como las moléculas inorgánicas simples, asociadas con la captura de energía luminosa, son transformados a formar productos bioquímicos complejos.

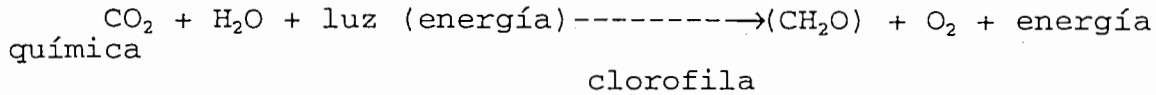
Cuando un cuanto de luz golpea un objeto -digamos una piedra negra- una molécula de la roca absorbe la energía del cuanto. Esta molécula queda momentáneamente más energética; es decir que un electrón de la molécula toma una energía orbital más alta y éste es elevado a un nivel de energía más alto. El electrón no queda largo tiempo en este nivel; casi inmediatamente cae de nuevo a su nivel primitivo (o estado basal) y la energía extra absorbida por la molécula de roca es remitida de golpe como calor.

Cuando un cuanto de luz golpea y es absorbida por una molécula de clorofila en una planta, la molécula se energiza y un electrón se eleva a un nivel de energía más alto, igual que en la roca. Pero en lugar de retornar al estado basal inmediatamente, el electrón permanece en el nivel energético alto, perdiendo como calor toda la energía absorbida al ser transferido a un compuesto aceptor de electrones apropiado. En el proceso, el compuesto que recibe el electrón se reduce y la energía que entra a la molécula de clorofila queda atrapada y se convierte en potencial químico

en un enlace reducido. El enlace inicial así formado puede ser muy inestable, pero se estabiliza por una serie de transformaciones químicas de modo que la energía es almacenada y puede ser liberada más tarde en las reacciones de la respiración.

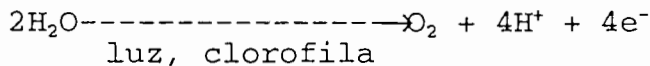


Conceptos de fotosíntesis:



La formación de glucosa requiere 2879 kJ mol<sup>-1</sup> de energía. Esta reacción requiere energía en la forma de "enlaces de alto contenido energético" provisto del compuesto ATP y el poder reductor de NADPH (nicotinamida adenina-dinucleótido fosfato). Estos compuestos son sintetizados por procesos bioquímicos complejos por acción de la energía solar (luz). La transformación de la energía y materia requiere miles de pasos individuales hasta llegar a formar el organismo completo.

El ATP y los compuestos reductores se utilizan para asimilar otros compuestos inorgánicos, por ejemplo, iones de nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>).



La reacción de arriba demuestra la oxidación de agua y la liberación de oxígeno; H<sup>+</sup> y e<sup>-</sup>, los cuales se usaran para las reacciones químicas. Los protones se acumulan en el lumen de los cloroplastos donde forman un gradiente de concentración cuya energía se emplea en la producción de los enlaces de alta energía (~P) de ATP.

El proceso de fotosíntesis esta dividido en las "reacciones de luz" donde se generan el NADPH y ATP y las "reacciones de oscuridad", donde estos compuestos reducen una gran variedad de compuestos inorgánicos y orgánicos.

La luz solar es la fuente de energía para todos los procesos biológicos. El aparato de captura de luz, tiene tres funciones que contribuyen a la utilización de luz (cuánto) para producir un intermedio químico de mayor estado energético.

1. Absorción de luz: la energía de un fotón es capturada por la molécula de un pigmento antena y se excita un electrón.
2. Transferencia de energía: la energía excitada se mueve a través de la antena a un centro de reacción, un tipo especial de pigmento en donde se excita un electrón.

3. Transferencia de electrones: un electrón excitado del centro de reacción, pasa a un aceptor químico y el centro de reacción de oxidación es reducido por un electrón proveniente de agua.

Estos procesos están controlados por características físicas y químicas de los pigmentos, particularmente clorofila (chl).

#### PIGMENTOS DE CAPTURA DE LUZ

Existen varios pigmentos que capturan la energía de la luz. Solamente las formas especiales de clorofila a (chl a) y bacterioclorofila (bchl) forman centros de reacción en las plantas superiores y bacterias fotosintéticas, respectivamente. Los otros pigmentos son pigmentos accesorios, localizados en la antena para capturar un fotón y donar la energía a los centros de reacción. Un grupo de muchas moléculas de antenas donan la energía a un solo complejo de centro de reacción (chl a). Los pigmentos absorben la luz de diferentes partes del espectro y en combinación le permiten al organismo absorber luz de diferentes longitudes de ondas. Esto presenta una ventaja ecológica, ya que le permite al organismo utilizar mayor fuentes de energía y crecer en ambientes de diferentes tipos de radiación. Por ejemplo, las algas rojas absorben luz azul, la cual predomina en aguas profundas donde crecen estas algas.

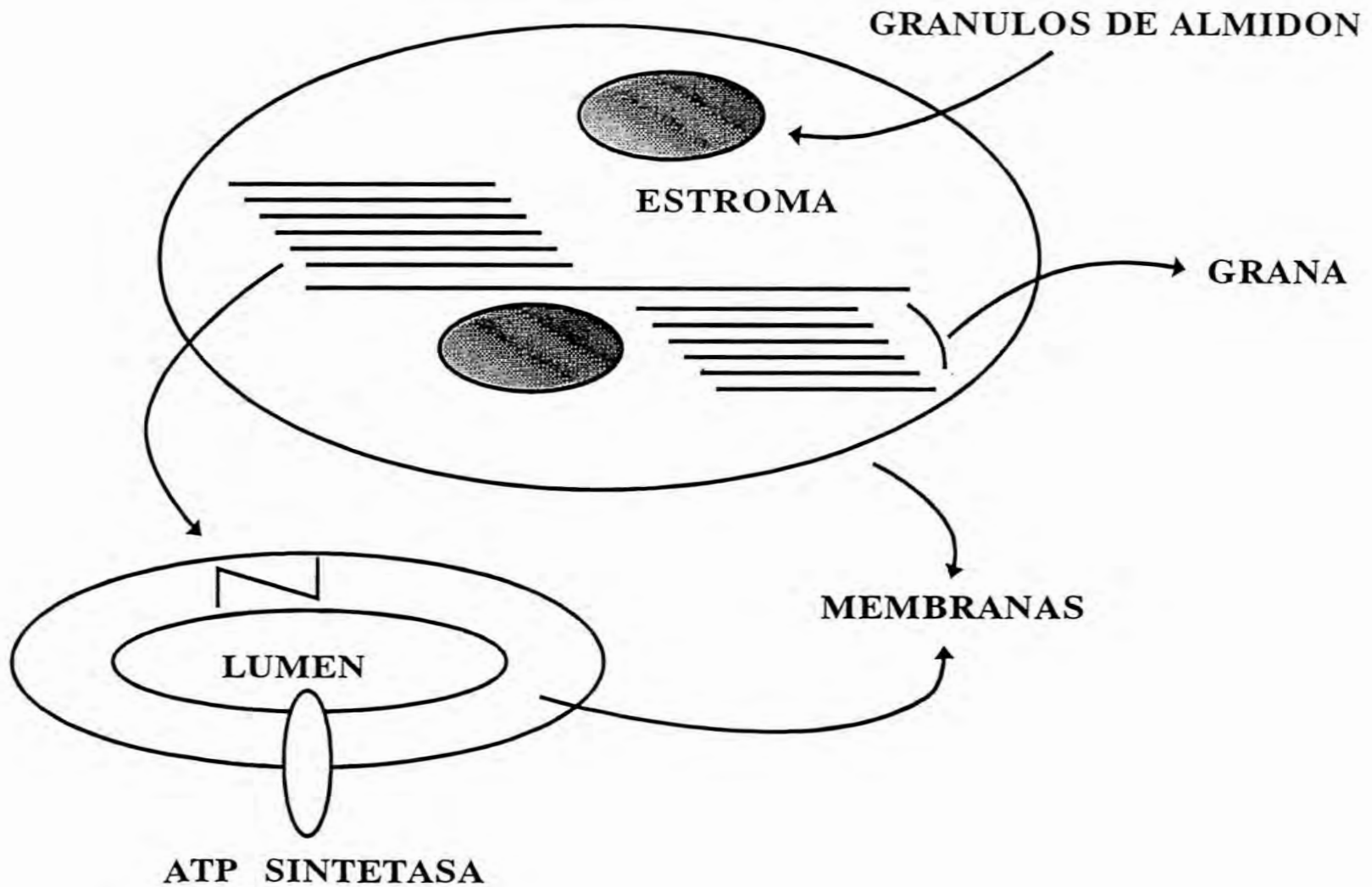
En las plantas superiores el clorofila b (chl b) se considera un pigmento auxiliar, ya que pasa la excitación a chl a. En todos los organismos que liberan oxígeno, la excitación se mueve al centro de reacción compuesto por chl a, que a su vez le pasa la energía, en forma de electrón excitado, a reacciones químicas.

#### CLOROFILA

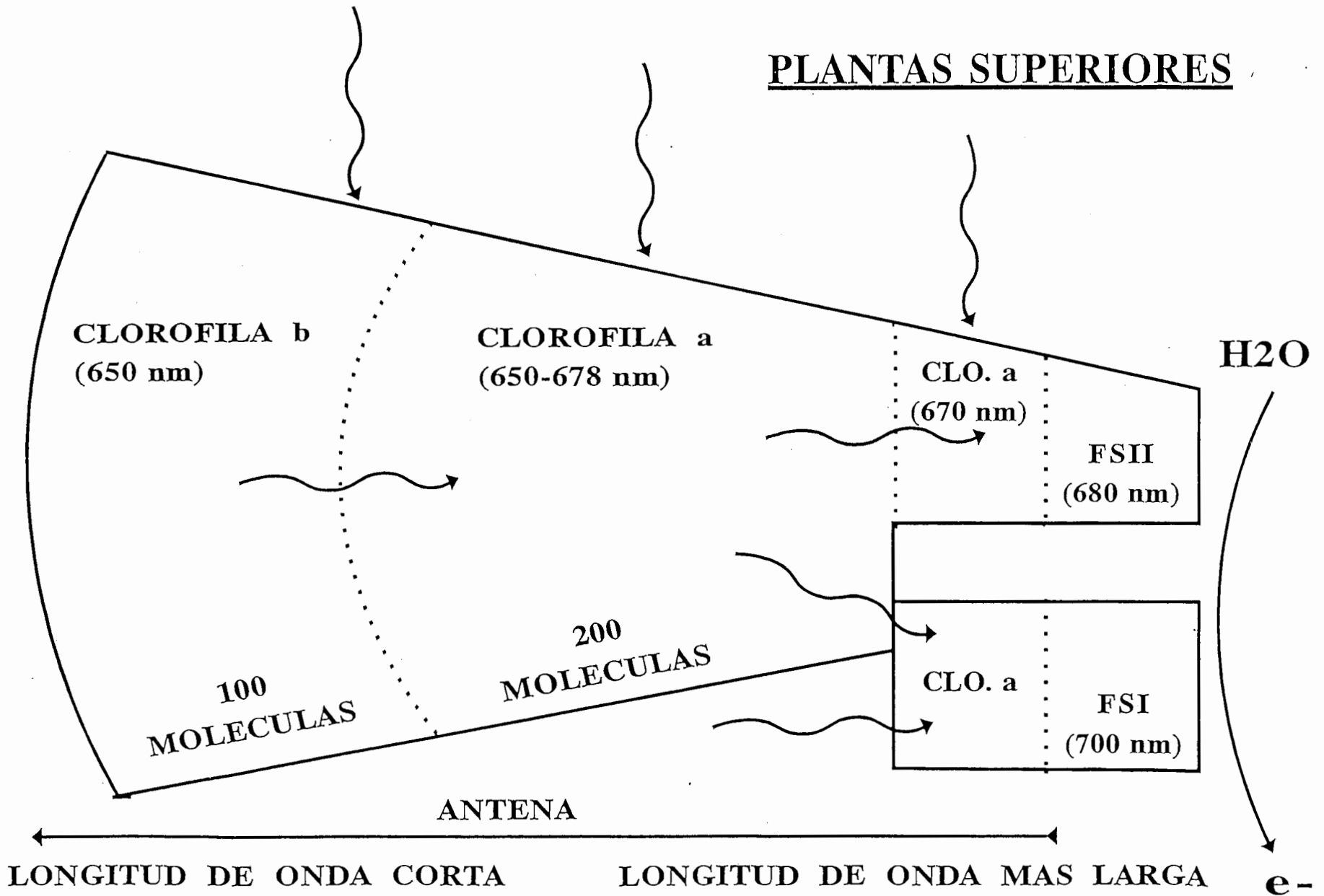
El mundo lo vemos verde debido a la absorción de luz azul y roja por parte de la clorofila. Las hojas pueden contener hasta 1 gramo de clorofila por  $m^2$  de área superficial, pero esta cantidad varía entre especies y nutrición (particularmente fertilización con nitrógeno), edad, etc. La clorofila es una molécula lipofílica localizada solamente en las membranas que contienen lípidos o proteínas hidrofóbicas. El grupo fitol de la molécula le permite a la clorofila colocarse en posición dentro de las membranas.

Los grupos químicos y los  $H^+$  localizados en la parte de afuera de la unidad de pirol, mantienen a los electrones en un solo plano, permitiéndole un aumento en la absorción de la onda de longitud roja. Esto es una ventaja para los organismos que habitan la tierra y la superficie de aguas. En el centro de la molécula se encuentra un átomo de magnesio. El magnesio es un catión divalente, el cual cambia su distribución de electrones y produce estados poderosos de excitación.

# CLOROPASTO



# PLANTAS SUPERIORES



En un día claro a mediodía ( $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), una molécula de clorofila es capaz de capturar alrededor de 45 fotones  $\text{s}^{-1}$ .

#### PIGMENTOS ACCESORIOS DE CAPTURA DE LUZ

Hay otros pigmentos que forma la antena de captura de luz. Estos pigmentos accesorios son importantes, en que capturan otras longitud de ondas que no son absorbidas por clorofila y la transfieren al centro de reacción.

Carotenoides. Tiene función de pigmentos accesorios y disipan la energía de estados excitados de oxígeno en las membranas de las plantas. Su función primordial es la disipación de energía excesiva de la clorofila y en la detoxificación de formas reactivas de  $\text{O}_2$ . Los carotenoides ocurren en todos los organismos fotosintéticos que liberan  $\text{O}_2$  y están estrechamente asociados a los centros de reacción. Las plantas que no contienen carotenoides, ya sea por inhibición química de su síntesis o por mutación, sufre daño durante la fotosíntesis. Los carotenoides pueden ser destruidos cuando existe demasiada energía en el sistema. Su estructura contiene nueve o más enlaces dobles, los cuales son esenciales para la disipación del exceso de energía. De este modo, los carotenoides actúan en forma de "válvula de emergencia" para disipar el exceso en energía de los pigmentos excitados. Esta función reduce el peligro de la fotodestrucción de los tejidos bajo condiciones intensas de luz, cuando la concentración de oxígeno es alta y hay deficiencia de aceptadores de electrones.

- 1) Caroteno: son pigmentos anaranjados, solubles en lípidos y con una absorción máxima a 530 nm.
- 2) Xantofila: son pigmentos que contienen oxígeno, por lo tanto no se clasifican como hidrocarburos.

#### SISTEMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES

La energía de la luz, absorbida por la clorofila, se usa para sacar electrones del agua (causando la liberación de oxígeno) y para elevarlos por un proceso de transporte en dos pasos al nivel reductor requerido para reducir el dióxido de carbono.

Todas las reacciones de transporte de electrones que siguen son realmente oscuras ya que pueden ser energizados químicamente y hacerlas ocurrir en la oscuridad.

Cada uno de los fotosistemas I y II son capaces de absorber cuanto de luz. Cada uno contiene moléculas de clorofila especializadas, capacitadas para perder electrones y recuperarlos a partir de otra fuente diferente. Estos centros reactivos contienen moléculas especializadas de clorofila a, que absorben a una longitud de onda más larga que la usual. El centro reactivo del fotosistema II absorbe luz de 680 nm y el pigmento se denomina  $P_{680}$ .

El centro de reacción correspondiente del fotosistema I es  $P_{700}$ , y tiene una absorción máxima de, aproximadamente, 700 nm.

Los electrones son expulsados de los radicales hidroxilo y transferidos vía el  $P_{680}$  en el fotosistema II a un aceptor de electrones "Q" aún no conocido, que tiene un potencial ( $E'_0$ ) de cero a -0.1 voltios. De hecho "Q" puede representar varios factores o un conjunto de quinonas o compuestos tipo quinona interactuantes. Los electrones son pasados luego a la plastoquinona, que transfiere tanto los iones hidrógeno como los electrones, del modo como lo hace la ubiquinona en la cadena de transporte de electrones de la respiración. La plastoquinona pasa los electrones al citocromo  $b_{559}$

y al citocromo f que a su vez los pasa a la plastocianina, una enzima con cobre que tiene una  $E'_0$  de cerca 0.4 v. Por cada par de electrones que desciende por esta cadena de transporte de electrones se genera una molécula de ATP a partir de ADP y  $P_i$ , de manera muy parecida a la fosforilación oxidativa (respiración).

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

Es posible también que los electrones pasen de "x" o de la ferredoxina a la plastoquinona vía citocromo 563 y de ahí hacia atrás al  $P_{700}$ , yendo por una cadena de transporte de electrones que probablemente incluye un agente transportador de hidrógeno, así como el conocido citocromo  $b_6$ . A esta transferencia de electrones se acopla una fosforilación (formación de un enlace de fosfato). Se acopla la fosforilación con la transferencia de  $H^+$  de la plastoquinona al lumen de los tilacoides. Como en este sistema los electrones siguen una vía cíclica del  $P_{700}$  y regresando a él a través de la ferredoxina, el proceso, que es capaz de generar ATP a expensas de la energía luminosa sin reducir al NADP se llama fosforilación cíclica.

La generación de ATP durante la transferencia de electrones del fotosistema II al fotosistema I se llama fosforilación acíclica. Una tercera posibilidad es que los electrones puedan ser transferidos de regreso de la ferredoxina al oxígeno, reduciéndolo a  $H_2O$ . Es posible que este proceso pueda también involucrar a la cadena de transporte de electrones y hacer ATP. Este paso se denomina como la fosforilación pseudocíclica. En resumen:

1. Fosforilación cíclica: genera ATP
2. Fosforilación acíclica: genera ATP y poder reductor a través el NADPH.
3. Fosforilación pseudocíclica: genera ATP



## FORMACIÓN DE ESPECIES REACTIVAS DE OXÍGENO

La radiación solar y los electrones provenientes de otras reacciones bioquímicas, causan la formación de especies reactivas de oxígeno. Los pigmentos excitados pueden pasar electrones a oxígeno formando superóxido ( $O_2^{\circ-}$ ), con un radical libre ( un electrón sin pareja). El superóxido es un agente reductor como también un agente oxidante.

Peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) se forma cuando oxígeno reacciona con los electrones provenientes de la fotosíntesis. Se forma un radical ( $OH^{\circ}$ ), el cual es bien reactivo y causa daño a los materiales biológicos.

El superóxido reacciona con  $H^+$  en la presencia de la enzima superóxido dismutasa (SOD). SOD se encuentra a través de toda la célula incluyendo el cloroplasto. De esta reacción se forma peróxido de hidrógeno el cual es destruido por la enzima catalasa.

## VIII. ENZIMAS

Un catalítico es cualquier sustancia que aumenta la tasa de una reacción química. Una enzima se puede definir como un complejo catalizador orgánico producido por células vivientes. Si fuéramos a excluir las bacterias y los hongos de una solución de sucrosa mezclada con agua, ésta se mantendría indefinitivamente sin hidrolizarse. Si le añadimos un ácido (HCl) se calienta la mezcla y se hidroliza la sucrosa en glucosa y fructuosa. En cambio, si le añadimos la enzima invertasa, la reacción ocurre a una tasa mayor y no hay necesidad de calentar la mezcla.

La sustancia sobre la cual trabaja la enzima, se conoce como sustrato. Todas las enzimas son proteínas. Algunas son proteínas simples ya que están compuestas en su totalidad por unidades de aminoácidos. Otras contienen una porción no-proteica, y son proteínas conjugadas. En este caso, el segmento del polipéptido se conoce como apoenzima, mientras que la porción no-proteica se conoce como coenzima.

La porción apoenzima es inactiva catalíticamente sin la unión de la coenzima. Hay muchas enzimas metalo-proteicas, en que los iones metálicos ( $Mg^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ) enlazan la porción apoenzima a la coenzima. Se designan los iones metálicos como un activador. Se ha postulado que estos iones metálicos actúan para formar un complejo coordinador entre la enzima y el sustrato, y para activar el sustrato promoviendo cambios electrónicos.

### MODO DE ACCION DE LAS ENZIMAS

En 1888, el químico suizo Arrhenius, propuso el esquema de la actividad catalítica de las enzimas. El postulo que la función de un agente catalítico es de combinar los reactivos para formar un compuesto intermedio. El compuesto intermedio es más reactivo que las especies originales individuales. Este esquema aplica a todas las reacciones catalíticas, ya sean inorgánicas, orgánicas, o bioquímicas.

Se cree que las reacciones catalíticas ocurren en dos pasos. -En el primer paso una molécula de la enzima (E) y una molécula del sustrato (S) chocan y forman un compuesto intermedio enzima-sustrato (E-S). Este primer paso es reversible y puede romperse resultando en los compuestos originales.

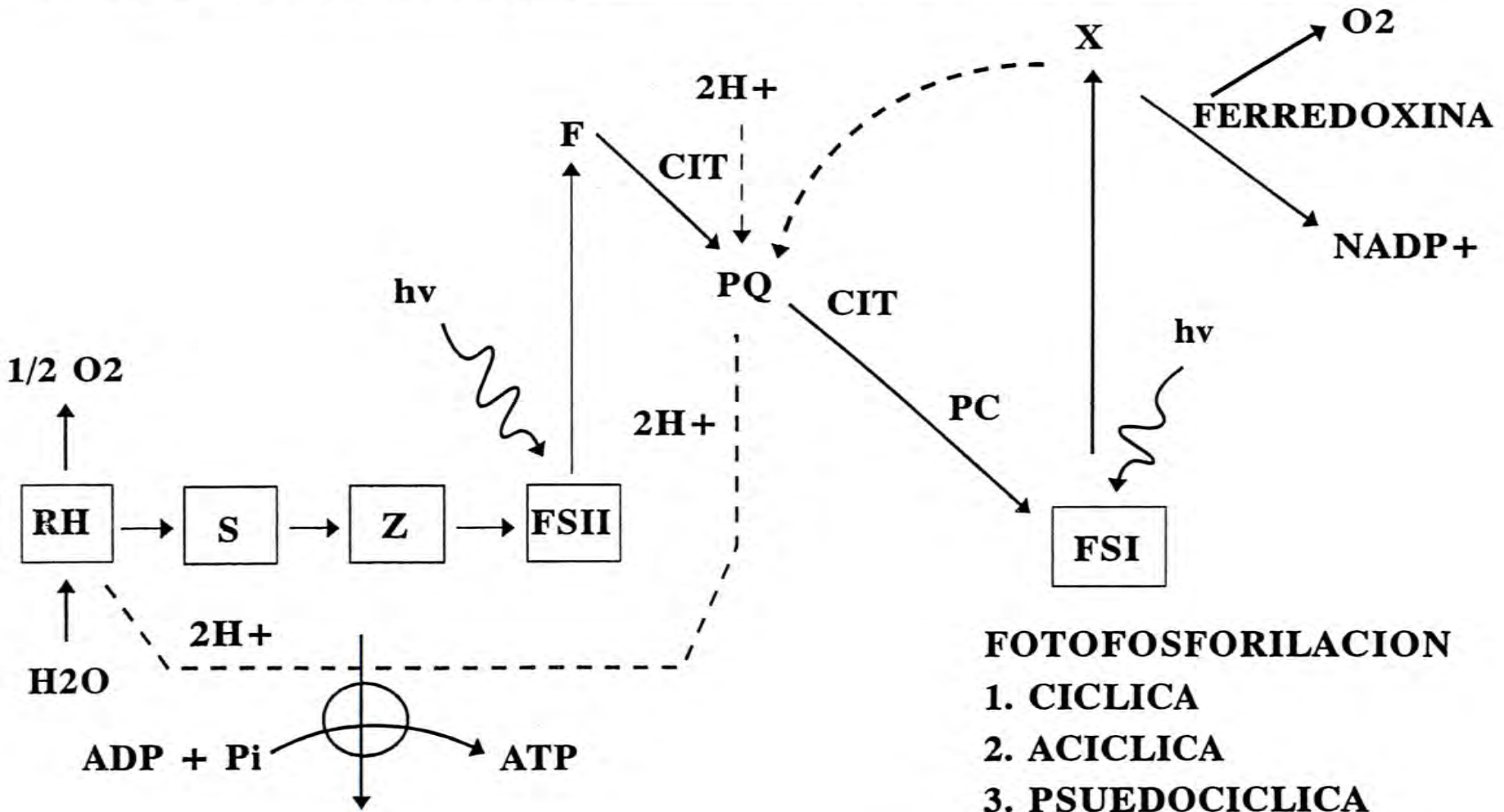
-El segundo paso envuelve la formación de los productos, seguido por su liberación desde la superficie de la enzima.

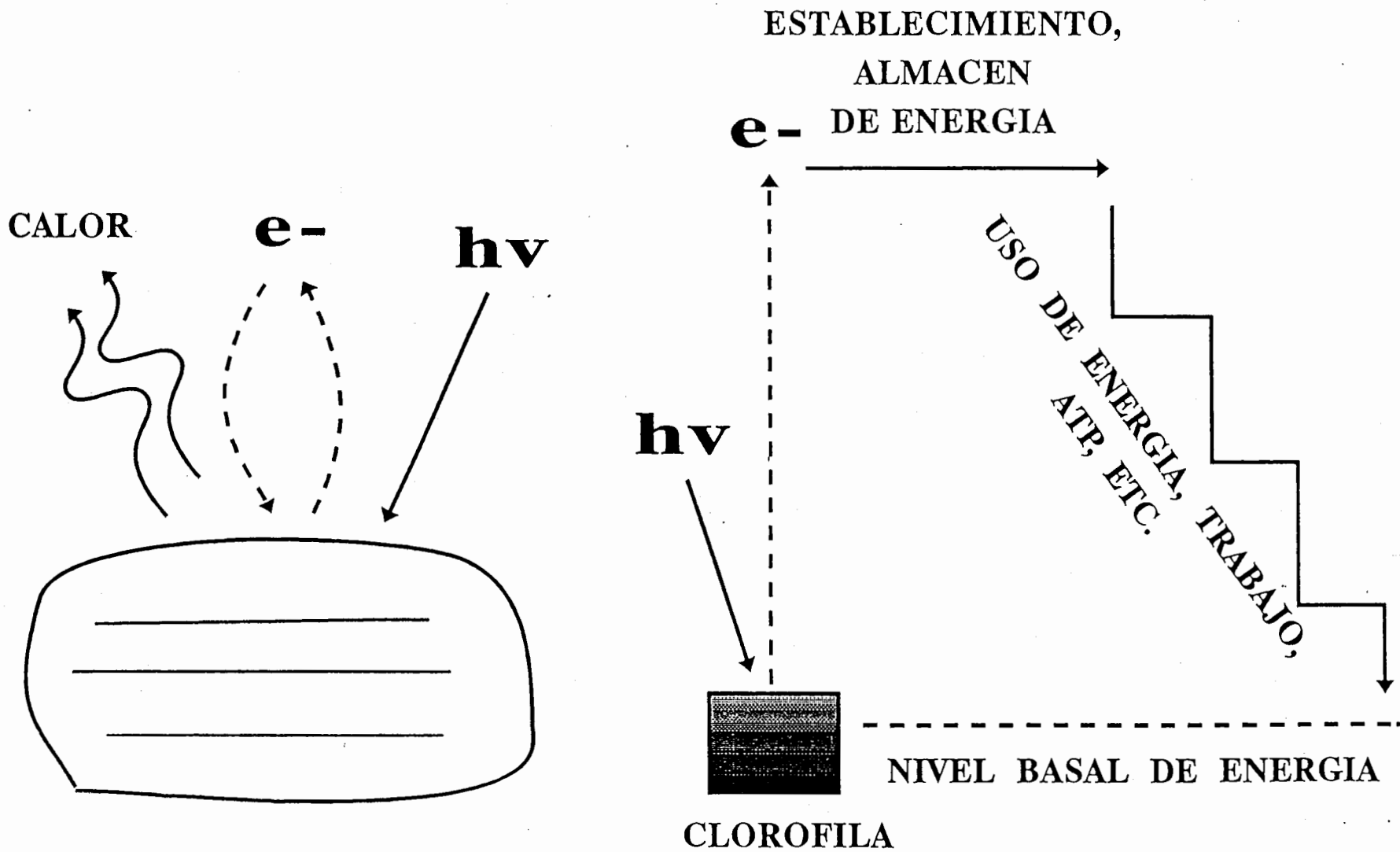
La sección de la enzima donde se combina el sustrato, y donde ocurre la transformación de sustrato a productos, se conoce como el punto activo. El punto activo posee una configuración particular que es complementaria a la estructura del sustrato.

En adición, las enzimas reducen la energía de activación de las reacciones metabólicas.

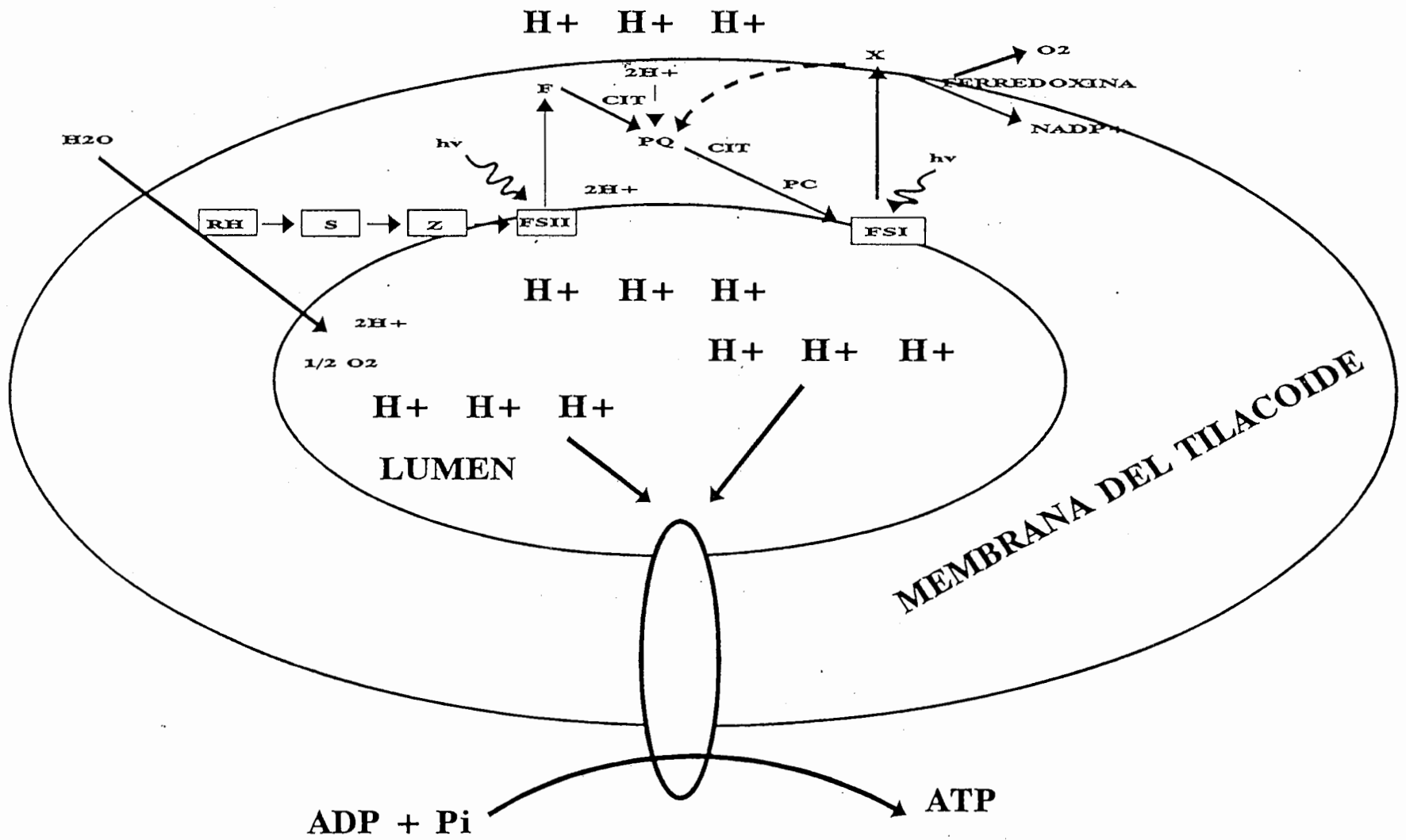
Un ácido (HCl) pueden catalizar la hidrólisis de disacáridos, polisacáridos, lípidos y proteínas. En cambio, se requieren diferentes enzimas para hidrolizar estas cuatro sustratos. Las enzimas demuestran una gran especificidad por los sustratos debido a las características de sus puntos activos.

# TRANSPORTE DE ELECTRONES EN LA MEMBRANA DEL TILACOIDE





# ESTROMA DEL CLOROPLASTO



SUSTRATO

PRODUCTOS

COMPLEJO  
ENZIMA--SUSTRATO

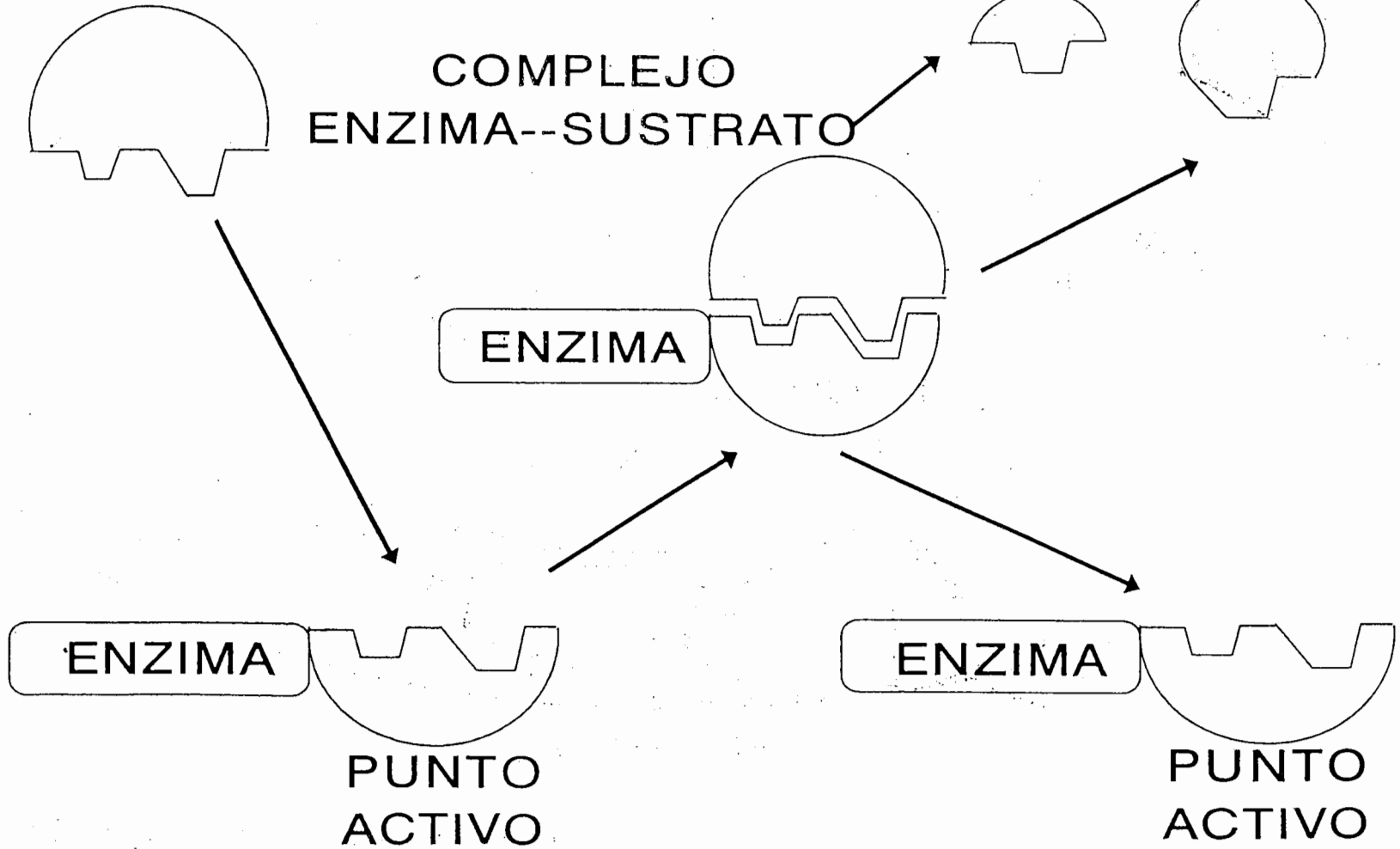
ENZIMA

ENZIMA

PUNTO  
ACTIVO

ENZIMA

PUNTO  
ACTIVO



## IX. FIJACION DE DIOXIDO DE CARBONO

Las reacciones luminosas dan por resultado la producción de poder reductor, que reduce al NADP, y la producción de ATP. En las reacciones oscuras estos productos se utilizan para reducir el CO<sub>2</sub>. Hasta el descubrimiento del carbono radioactivo sólo se podía tratar de adivinar los intermediarios y las transformaciones de la síntesis de azúcares. Cuando Calvin y sus colaboradores suministraron <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> a algas Chorella en suspensión, encontraron que el producto inicial más importante era el ácido 3-fosfoglicérico (PGA), de tres carbonos. Este producto fue aislado y degradado químicamente y se encontró que la mayoría del <sup>14</sup>C estaba en la posición carboxilos.

Las enzimas y reacciones individuales son las siguientes: en la primera reacción una molécula del azúcar de cinco carbonos, ribulosa bifosfato (RuBP), se carboxila. Se forma un intermediario de seis carbonos que se hidrolizan espontáneamente dando dos moléculas de ácido fosfoglicérico (PGA) así:

La enzima responsable de esta carboxilación, RuBP carboxilasa (RuBPCasa, conocida también como carboxidismutasa) ha sido objeto de mucho estudio y muchas de sus características in vivo son bien conocidas. La enzima se aísla de las hojas fácilmente y parece ser la fracción proteica mayor en los tejidos fotosintéticos.

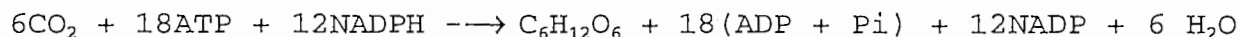
El PGA producido en la reacción por la RuBPCasa se fosforila (se prepara para la reacción de reducción) por la fosfoglicerokinasa, si es el ATP el donador. El ácido 1,3-difosfoglicérico resultante se reduce por medio de una triosafosfatodeshidrogenasa específico para el NADPH dando 3 fosfogliceraldehído (GAP). Parte del GAP se convierte luego en fosfato de dihidroxiacetona (DHAP) por la triosafosfato isomerasa y de las triosas se sintetiza fructosa difosfato (FDP) por la aldosa. La conversión de FDP a fructosa-6-fosfato (F-6-P) se lleva a cabo por una fosfatasa que da fosfato inorgánico. La fosfatasa parece ser específica para los difosfatos de hidratos de carbono. Este es uno de los tres pasos "gastadores de energía" del ciclo, que aseguran que las reacciones seguirán adelante y no se detendrán temporal o totalmente por la producción masiva de intermediarios.

La F-6-P sufre a continuación una reacción por la transcetolasa que remueve los dos carbonos superiores como derivado de glicol aldehído: el tiamina pirofosfato (TPP), dejando una tetrosa: la eritrosa-4-fosfato (E-4-P). La E-4-P se condensa con la DHAP por reacción con la aldosa para formar la sedoheptulosa difosfato (SDP), que se convierte, por un segundo paso con la liberación de energía, en sedoheptulosa-7-fosfato y Pi catalizando una fosfatasa. La S-7-P sufre una reacción por la transcetolasa en la que los dos carbonos superiores se separan como TPP-glicolaldehído, dejando la pentosa ribosa-5-fosfato (R-5-P). Esta se convierte en ribulosa-5-fosfato (Ru-5-P) por la fotopentosa isomerasa.

El TPP-glicolaldehído derivado de la F-6-P y F-7-P en la reacción catalizada por la transcetolasa se transfiere al GAP formando xilulosa-5-fosfato (Xu-5-P), que se convierte en R-5-P por la fosfopentosa epimerasa. La R-5-P pasa a Ru-5-P por una isomerasa y es fosforilada por la fosforribokinasa, con ATP como donador, produciendo ribulosa bisfosfato (RuBP) y ADP (una segunda reacción "preparadora" que dispone a la pentosa para su carboxilación). La utilización del ATP para hacer un enlace éter-fosfato de baja energía representa el tercer punto del ciclo en el que la energía se "gasta" para constituir un paso irreversible que mantiene la velocidad y dirección en el ciclo.

#### Balance de energía:

Las reacciones del ciclo pueden resumirse así:



Los 18 ATP representan un total de cerca de 140 kcal y los 12 NADPH un total cerca de 615 kcal. Por lo tanto, el ingreso de energía es de unas 755 kcal. La energía recuperada en la hexosa es de unas 670 kcal/mol, lo que representa una eficiencia de casi 90%. El 10% restante se utiliza en mantener el ciclo en movimiento.

#### Fotorespiración

La absorción de  $\text{O}_2$  y la producción de  $\text{CO}_2$  a la luz por el tejido fotosintético se denomina fotorespiración.

La RuBPcase es una enzima de doble función. Puede reaccionar tanto con el oxígeno (oxigenación) como con el dióxido de carbono (carboxilación). Tanto el  $\text{O}_2$  como el  $\text{CO}_2$  compiten por el punto activo de la RuBPcase. Esta actividad de la RuBPcase convierte a la RuBP en una molécula de ácido fosfoglicólico y una molécula de PGA, en lugar de formar dos moléculas de PGA cuando se fija el  $\text{CO}_2$ .

Si considerando que la concentración de oxígeno en la atmósfera es mil veces la concentración de dióxido de carbono, la fotorespiración puede causar una pérdida de 20-30% del carbono fijado. La fotorespiración es inhibida cuando se reduce la concentración de oxígeno. Algunas plantas han desarrollado mecanismos para evitar la fotorespiración (plantas  $\text{C}_4$ , MAC). Actualmente se está intentado modificar genéticamente la enzima RuBPcase para evitar su función de oxigenación, pero no han habido logros significativos.

Es claro que una oxidación en una secuencia de reducción como la fotosíntesis es un proceso inútil. La reacción por la oxigenasa puede ser la consecuencia inevitable del hecho de que la RuBPcase no hace clara distinción entre el  $\text{CO}_2$  y el  $\text{O}_2$ . Pero no se pierde todo el carbono que se desvía en esta reacción.



## VIA DEL GLICOLATO:

La vía del glicolato es un mecanismo que permite rescatar carbono que, de otro modo, se perdería como glicolato reintroduciendo al cloroplasto tres cuartas partes de él en forma de ácido glicérico. Este mecanismo ocurre a través de cuatro puntos principales.

1. El primer punto es que la vía del glicolato involucra tres lugares metabólicos distintos: cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias.
2. El segundo punto es que la reacción con la oxidasa del ácido glicólico produce  $H_2O_2$ , que es intoxicante por ser poderoso oxidante, y es destruido por la catalasa en los peroxisomas.
3. El tercer punto es la producción de glicina y serina por la vía del glicolato.
4. El cuarto punto que se deduce de la vía del glicolato es que por cada dos moléculas de glicolato que se oxidan se produce una molécula de  $CO_2$  y se absorbe una de  $O_2$ .

Es importante advertir, que la vía del glicolato no es un verdadero metabolismo respiratorio, pues no se asocia con transporte de electrones ni con producción de energía.

## X. BIOSINTESIS DE CARBOHIDRATOS

Todo el carbono reducido (carbohidratos) producido en la planta es provisto por el ciclo de Calvin (Ciclo Fotosintético de Reducción de Carbono). El almidón y la sucrosa son los dos compuestos principales producidos por el ciclo de Calvin. Bajo condiciones normales de metabolismo, el carbono que es asimilado en exceso, se utiliza para sintetizar otros materiales dentro del cloroplasto (almidón, intermediarios del ciclo de Calvin, lípidos, aminoácidos, y proteínas).

1. Almidón: El almidón se acumula durante la iluminación, en el estroma de los cloroplastos de muchas especies. Durante los períodos de oscuridad es remobilizado y consumido en el proceso de respiración. El almidón es sintetizado a partir del fructosa-6-fosfato (F-6-P) en el ciclo de Calvin. El almidón es el carbohidrato que se utiliza como compuesto de almacenamiento, tanto en los cloroplastos donde es producido por la fotosíntesis al igual que en los órganos de almacenamiento. En los órganos de almacenamiento el almidón se acumula en los amiloplastos (plástidos) donde se forma a partir de la translocación de sucrosa proveniente de las hojas.

2. Sucrosa: El DHAP y el PGA producidos en el ciclo de Calvin son translocados desde el estroma a través de la membrana del cloroplasto hasta el citoplasma de la célula. Ahí son transformados por una serie de reacciones bioquímicas, hasta la formación de sucrosa. La sucrosa actúa como una fuente de energía en la células fotosintéticas y es translocado a través del floema a los puntos de crecimiento.

## XI. CICLOS C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, MAC

1. Ciclo C<sub>3</sub>: Se refiere al primer producto del ciclo de Calvin o ciclo Fotosintético de Reducción de Carbono, el cual es un compuesto de tres carbonos (PGA).

2. Ciclo C<sub>4</sub>: Muchas familias de las plantas superiores, han evolucionado sistemas metabólicos que acumulan el dióxido de carbono y luego lo pasan al ciclo de Calvin. Bajo condiciones ambientales adversas, este sistema aumenta la eficiencia del proceso fotosintético. Un grupo de plantas que incluye las gramíneas tropicales (caña de azúcar, maíz, sorgo, pasto elefante), asimilan el dióxido de carbono y lo reducen a ácidos carboxílicos, compuestos de cuatro carbonos.

Los ácidos orgánicos de cuatro carbonos son producidos por CO<sub>2</sub> y la enzima carboxilante: fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP carboxilasa) en las células del mesófilo. El punto clave respecto a esta enzima, y el punto principal que la hace distinta a la RuBPCasa es que utiliza iones bicarbonato (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) en vez de CO<sub>2</sub>, como substrato. Posee una afinidad algo mayor hacia el bicarbonato, que la RuBPCasa por el CO<sub>2</sub>, así que puede mantener altas tasas de reacción en bajas concentraciones de CO<sub>2</sub>. Mucho más importante, sin embargo, es que una carboxilasa que utiliza bicarbonato no es sensible al O<sub>2</sub>. El uso de esta enzima, en consecuencia, libera la reacción de carboxilación fotosintética del efecto nocivo del O<sub>2</sub>. Además, como el efecto del O<sub>2</sub> sobre la RuBPCasa es competitivo, el de la carboxilasa se torna menos y menos efectivo conforme declina la concentración del CO<sub>2</sub> debido al incremento de la razón O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>. La PEP carboxilasa no sufre por este efecto; como resultado, las plantas poseedoras del ciclo C<sub>4</sub> pueden absorber CO<sub>2</sub> con mayor eficiencia que las plantas C<sub>3</sub> en niveles bajos de CO<sub>2</sub>.

El producto de la carboxilasa es el ácido oxaloacético. Este ácido C<sub>4</sub> inestable se convierte rápidamente por reducción o transaminación a malato o aspartato, los cuales se transportan luego a los cloroplastos de la vaina fascicular. Allí el ácido C<sub>4</sub> se descarboxila por uno o varios mecanismos y el CO<sub>2</sub> así liberado se fija mediante la RuBPCasa en el ciclo de Calvin de la manera usual. El ácido C<sub>3</sub> que permanece después de la descarboxilación, ya sea piruvato o alanina, es devuelto a las células del mesófilo y retroconvertido a PEP por el piruvato, fosfato dikinasa, una reacción que precisa dos moléculas de ATP.

La operación del ciclo C<sub>4</sub> posee un requerimiento energético adicional de dos ATP por CO<sub>2</sub> fijado por arriba del requerimiento

del ciclo de Calvin. La energía reductora necesaria para convertir el ácido oxaloacético a malato se regenera durante la descarboxilación del malato, así que no se contabiliza como un requerimiento extra del ciclo  $C_4$ .

El punto a enfatizar es que la evolución de la fotosíntesis  $C_4$  preciso no de la evolución de nuevas enzimas o nuevas vías metabólicas sino de una apropiada coordinación del metabolismo de varios organelos en diferentes células para producir un sistema metabólico coordinado para toda la planta, que supera bajo condiciones apropiadas los mejores esfuerzos posibles de los sistemas más simples.

#### ANATOMIA DE LAS HOJAS $C_3$ Y $C_4$

Anatomía Kranz: Se caracteriza por pequeños espacios intercelulares, nervaduras frecuentes y un pronunciado anillo de células de la vaina fascicular alrededor de cada haz, las cuales están dotadas de cloroplastos en abundancia.

En las hojas de plantas del ciclo  $C_3$ , las células de la vaina fascicular contiene pocos organelos. Mientras que las células del mesofilo son abundantes en cloroplastos. En las plantas del ciclo  $C_4$  la vaina fascicular tiene un alto contenido de organelos, especialmente cloroplastos de un tamaño considerable. Las paredes de las células de la vaina fascicular tienden a ser gruesas. Estas células se distinguen del mesofilo por tener un superior número y tamaño de granos de almidón y por lo general tiene una reducción notable en la formación de grana en los cloroplastos.

3. MAC: Algunos fisiólogos notaron que en ciertas suculentas de la familia Crassulaceae aumentaba marcadamente el contenido ácido durante la noche, disminuyendo durante el día. Más tarde se encontró que estas plantas absorben  $CO_2$  en la oscuridad, pero frecuentemente no a la luz. Este esquema general de metabolismo fotosintético se llama metabolismo ácido crasuláceo (MAC); involucra la síntesis de ácido málico por carboxilación del PEP durante la noche y el rompimiento de dicho ácido durante el día con liberación (descarboxilación) de  $CO_2$ , el cual se fija mediante el ciclo  $C_3$ . La fuente del PEP en la noche es el almidón; este se forma durante el día.

El MAC permite a las plantas operar bajo condiciones extremadamente secas cuando los estomas deben permanecer cerrados todo el día con el fin de conservar el agua. Se presentan dos hechos. Primero, el mecanismo estomático debe estar vinculado estrechamente al metabolismo fotosintético, puesto que el MAC requiere que los estomas estén abiertos de noche y generalmente cerrados durante el día.

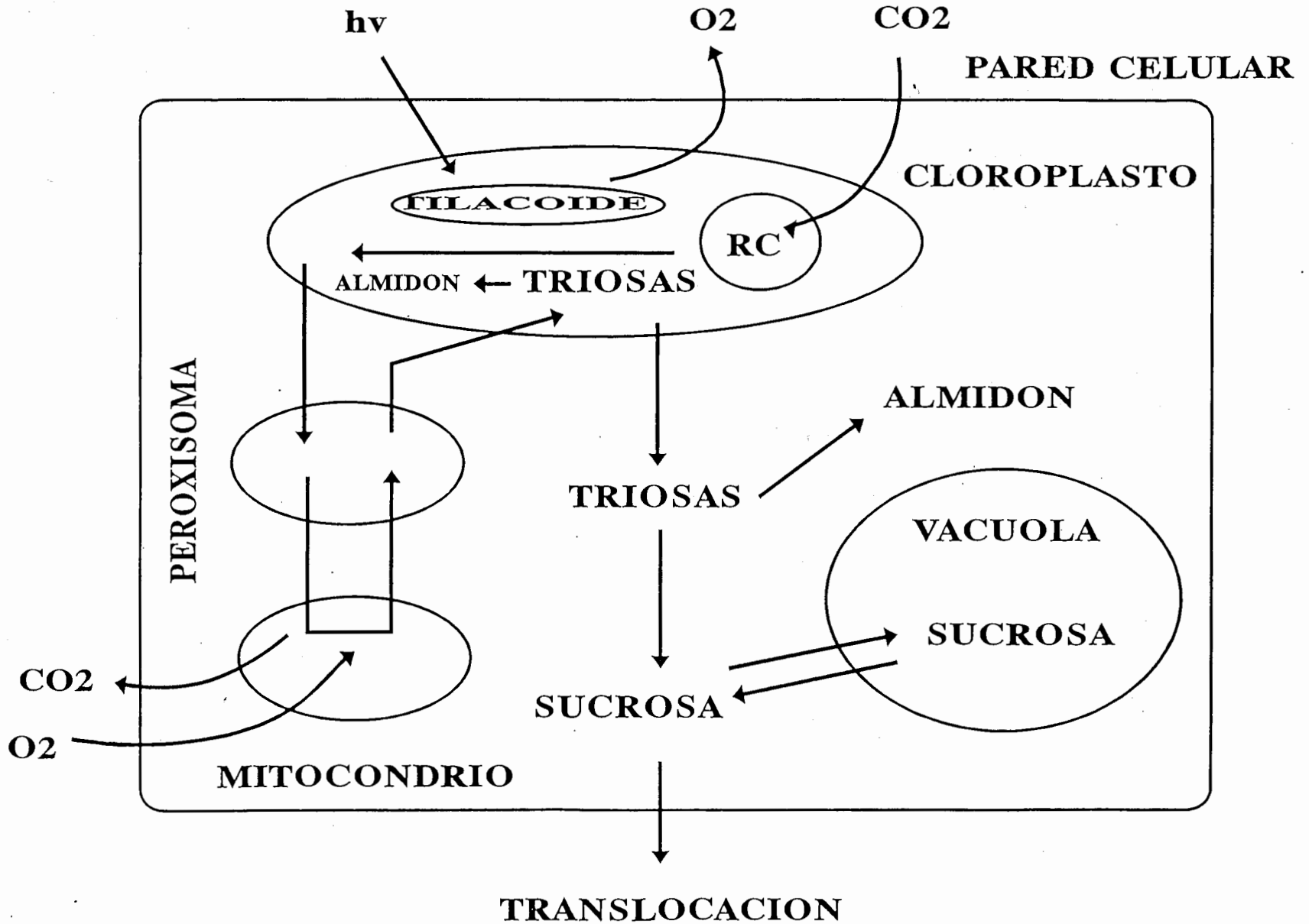
Los requerimientos importantes del MAC son, por lo tanto, mecanismos que permiten la regulación de las carboxilasas y decarboxilasas del metabolismo asociado a la producción y utilización de componentes  $C_3$ . Además, el mecanismo estomático necesita de una estrecha regulación.

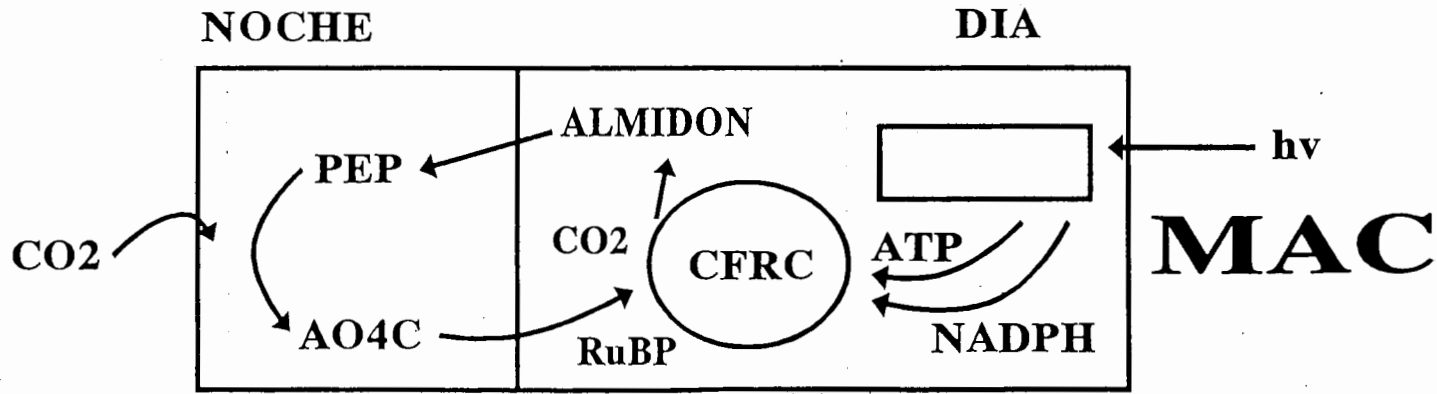
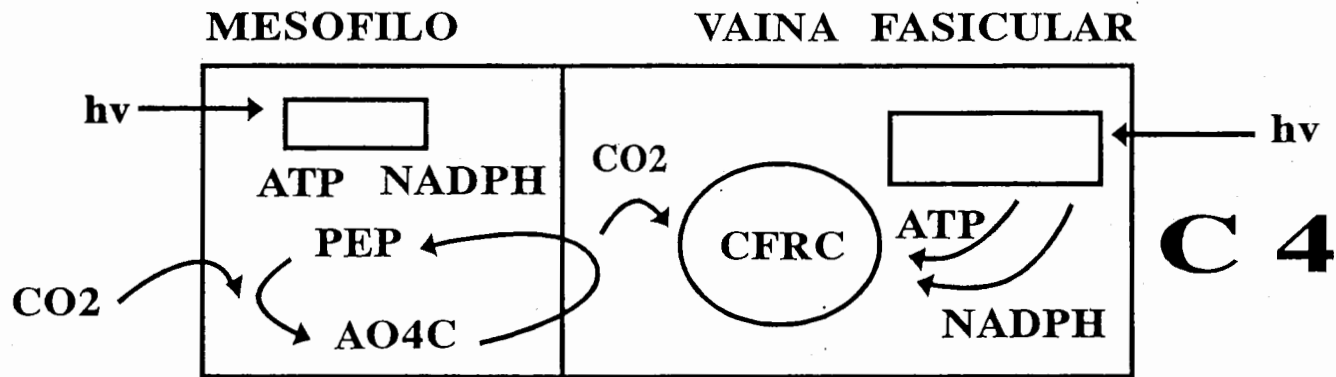
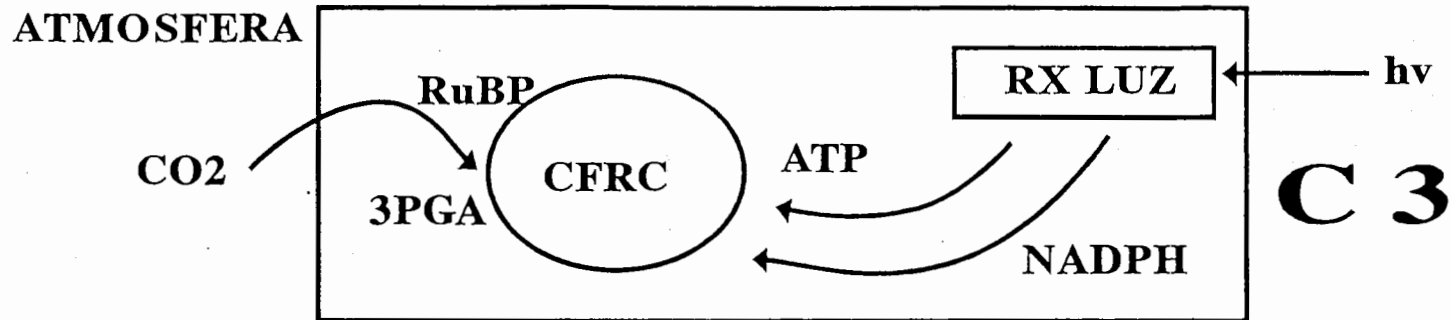
A diferencia de la fotosíntesis  $C_4$ , el MAC no confiere tasas elevadas de fotosíntesis a las plantas que lo poseen. Sin embargo, al igual que el ciclo  $C_4$  confiere ventajas decisivas bajo condiciones especiales. Si bien el ciclo  $C_4$  permite altas tasas de fotosíntesis bajo condiciones variadas de potencial hídrico en el suelo, el MAC permite la fotosíntesis y la sobrevivencia ante condiciones de extrema desecación. Muchos cactus y otras plantas desertícolas poseedoras de MAC pueden sobrevivir largos períodos bajo tales condiciones extremas en que no tiene lugar en absoluto ninguna fijación neta de  $CO_2$ . Otras plantas perderían  $CO_2$  por respiración, pero las plantas MAC recuperan (refijarían) todo el que perdieran. Por lo tanto, si bien no logran crecer, pueden sobrevivir mientras otras plantas estarían moribundas.

PATRONES DEL MAC. La siguiente figura muestra absorción de  $CO_2$ , contenido de ácido málico y comportamiento de una planta tipo MAC. El patrón se divide en cuatro fases.

- Fase 1. Durante la noche los estomas están totalmente abiertas y el  $CO_2$  es absorbido activamente y fijado por la PEP carboxilasa para formar ácido málico.,
- Fase 2. Cuando se prende la luz se recoge un poco de  $CO_2$ .
- Fase 3. Comienza con el cierre de los estomas, el cese de la asimilación del  $CO_2$  y el principio de la desacidificación.
- Fase 4. Los estomas posiblemente se abren y la fijación del  $CO_2$  se reanuda, pero ahora en dependencia de la RuBPCasa y el ciclo  $C_3$ .

La fijación del  $CO_2$  en las fases 1 y 2 es insensible a la concentración de oxígeno, lo que demuestra que la PEP carboxilasa es la vía principal de fijación de  $CO_2$  en estos períodos. En estudios con hojas de las que se ha desprendido la epidermis (y las estomas cerrados), se encontró que las fases 3 y 4 son inhibida por competencia mediante el oxígeno. Esto demuestra que la fijación en estas fases es por medio de la RuBPCasa.

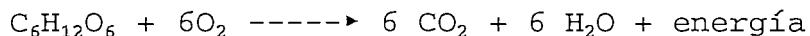




## XII. RESPIRACIÓN

La respiración constituye el medio por el cual la energía de los carbohidratos se transfiere al ATP, el transportador universal de energía, quedando así disponible para satisfacer las necesidades inmediatas de la célula. Las moléculas de carbohidratos que ceden energía generalmente se hallan almacenadas en las plantas en forma de sucrosa o de almidón. Antes de que se inicie el ciclo respiratorio, estas moléculas de almacenamiento deben hidrolizarse para constituir monosacáridos. En general; se considera que la respiración propiamente dicha comienza con la glucosa, la unidad básica que forma tanto la sucrosa como el almidón.

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



Esta ecuación representa la oxidación de una molécula de hexosa. Las reacciones del carbono en la respiración involucran tres fases distintas: glucólisis; ciclo de Krebs y cadena de transporte electrónico. En la glucólisis, la molécula de glucosa, de seis carbonos, se convierte en dos moléculas, de tres carbonos, de ácido pirúvico o piruvato (El ácido pirúvico se disocia para dar piruvato y un ion hidrógeno. El ácido pirúvico y el piruvato coexisten en un equilibrio dinámico y, por lo tanto, los dos términos pueden ser empleados indistintamente). En el ciclo de Krebs y en la cadena de transporte electrónico, las moléculas de piruvato se convierten a su vez en  $CO_2$  y agua.

A medida que la molécula de glucosa se oxida, se va extrayendo una parte de su energía a lo largo de una serie de pequeños pasos. Esta energía se almacena en enlaces de alta energía de ATP.

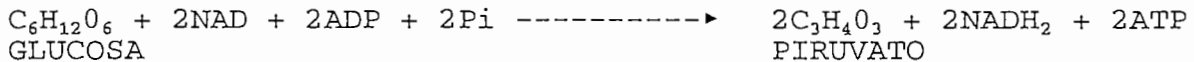
### A) Glucólisis

La glucólisis (de glyco, que significa "azúcar", y lysis, que significa "rotura") tiene lugar en una serie de nueve pasos, cada uno de ellos catalizado por una enzima específica. Esta serie de reacciones esta presente en prácticamente todas las células vivas, desde las bacterias hasta las células eucarióticas de los vegetales y los animales. La glucólisis es un proceso anaeróbico que tiene lugar en el líquido citoplasmático. Desde el punto de vista biológico, podemos considerar a la glucólisis como un proceso primitivo, en el sentido de que surgió antes de la aparición del oxígeno atmosférico y antes de que se originaran los organelos celulares.

## Resumen de la glucólisis:

La secuencia completa de la glucólisis comienza con una molécula de glucosa. Se incorpora energía en los pasos 1 y 3 por transferencia de un grupo fosfato procedente de una molécula de ATP (una en cada paso) a la molécula de azúcar. La molécula de seis carbonos se escinde en el paso 4, y a partir de este momento el proceso produce energía. En el paso 5, dos moléculas de NAD, en su conversión a dos moléculas de NADH<sub>2</sub>, almacenan parte de la energía procedente de la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato. Tanto en el paso 6 como en el 9, dos moléculas de ADP incorporan energía del sistema, mediante la formación de enlaces fosfato, y son fosforilados para formar dos moléculas de ATP (La fosforilación que tiene lugar durante la glucólisis se denomina fosforilación de sustrato).

En consecuencia, una molécula de glucosa da lugar a dos moléculas de piruvato. El balance final (la energía obtenida) consta de dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH<sub>2</sub>.



## Mitocondria

Las mitocondrias están recubiertas por dos membranas, la interna se halla replegada hacia dentro formando crestas. El compartimiento encerrado por estas crestas es una densa solución de enzimas, coenzimas, agua, fosfatos y otras moléculas relacionadas con la respiración. En consecuencia, una mitocondria es como una fábrica química independiente. La membrana externa permite el paso libre hacia adentro o hacia afuera a la mayoría de moléculas pequeñas, pero la interna sólo permite el paso de ciertas moléculas, como piruvato o ATP, mientras que impide el paso a otras. Las enzimas del ciclo de Krebs se encuentran en solución en el compartimiento interno. Las enzimas y otros compuestos relacionados con la cadena de transporte de electrones están unidos a la superficie de las crestas.

## B) El Ciclo de Krebs

Antes de entrar en el ciclo de Krebs, el piruvato se oxida y descarboxila. En el curso de esta reacción exérgica se produce una molécula de NADH<sub>2</sub> a partir de NAD. Hasta este momento, la molécula original de glucosa se ha oxidado a dos grupos acetilo; se han liberado dos moléculas de CO<sub>2</sub>; y se han formado dos moléculas de NADH<sub>2</sub> a partir de NAD.

A continuación cada grupo acetilo se une temporalmente al coenzima A (CoA). La combinación del grupo acetilo y CoA recibe el nombre de acetil CoA. Las grasas y los aminoácidos también pueden ser convertidos en acetil CoA y entrar en la secuencia respiratoria en este punto.



Al entrar en el ciclo de Krebs, el grupo acetilo de dos carbonos se combina con un compuesto de cuatro carbonos (oxalacetato) para producir otro de seis carbonos (citrato). En el curso de este ciclo, dos de los seis carbonos se oxidan a  $\text{CO}_2$  y se regenera oxalacetato; por lo tanto, esta secuencia es un ciclo en sentido estricto. En cada vuelta, el ciclo utiliza un grupo acetilo y regenera una molécula de oxalacetato que queda lista para volver a iniciar el proceso.

A lo largo de todos estos pasos, parte de la energía liberada en la oxidación de los átomos de carbono se utiliza para convertir ADP en ATP (una molécula por ciclo), y parte se usa para transformar NAD en  $\text{NADH}_2$  (tres moléculas por ciclo). Además, parte de la energía se utiliza para reducir un segundo transportador de electrones: el coenzima flavina denin dinucleótido (FAD).

En cada vuelta del ciclo se forma una molécula de  $\text{FADH}_2$  a partir de FAD. El oxígeno no está implicado directamente en el ciclo; todos los electrones y protones arrancados en la oxidación del carbono son aceptados por el NAD y el FAD.

oxalacetato + acetil CoA + ADP + 3NAD + FAD----->

oxalacetato +  $2\text{CO}_2$  + CoA + ATP +  $3\text{NADH}_2$  +  $\text{FADH}_2$

### C) Cadena de Transporte Electrónico

La molécula de glucosa se halla ahora completamente oxidada. Parte de su energía ha sido utilizada para producir ATP a partir de ADP. La mayor parte de ella, sin embargo, permanece aún en los electrones arrancados a los átomos de carbono cuando se oxidaron. Estos electrones han pasado a los transportadores de electrones NAD y FAD y se encuentran en un nivel energético alto. A lo largo de la cadena de transporte de electrones estos electrones pasan "cuesta abajo" al oxígeno, y la energía liberada se utiliza para formar ATP a partir de ADP. Este proceso se conoce con el nombre de fosforilación oxidativa.

Los transportadores de electrones de la cadena de transporte electrónico de las mitocondrias difieren del NAD y el FAD en su estructura química. Algunos de ellos pertenecen a una clase de compuestos denominados citocromos: moléculas de proteína con un anillo porfirínico con hierro, o grupo hemo. Cada citocromo difiere en su cadena proteínica y en el nivel energético en el que mantiene a los electrones. Los citocromos tan sólo transportan un electrón, sin el correspondiente protón.

Un tercer componente importante de la cadena de transporte de electrones son las moléculas de quinonas. Las quinonas son los compuestos más abundantes de la cadena. Las quinonas transportan el equivalente a un átomo de hidrógeno. Alternando de forma adecuada los transportadores son capaces o no de transportar protones juntos a los electrones, es posible trasladar protones a través de la membrana. Por ejemplo, cada vez que una molécula de quinona acepta un electrón de un

citocromo, también capta un protón del medio circundante. Cuando la quinona cede este electrón al siguiente transportador, es decir a un citocromo, el protón es de nuevo liberado al medio. Si los transportadores de electrones están situados en la membrana de forma que los protones son captados en un lado de la membrana y cedidos al otro, se crea un gradiente de protones. La mayoría de estas moléculas de quinonas no están unidas a proteínas y se cree que son capaces de moverse a través de la membrana.

Conforme los electrones fluyen a través de la cadena desde un nivel alto de energía a otro más bajo, la cadena aprovecha la energía liberada para convertir ADP en ATP. Al final de la cadena los electrones son aceptados por el oxígeno, que se combina con los protones (iones hidrógeno) para producir agua.

Los electrones sólo siguen fluyendo a través de la cadena de transporte de electrones si hay ADP disponible para su conversión en ATP. Por lo tanto la fosforilación oxidativa está regulada por la "ley de la oferta y la demanda." Cuando las necesidades energéticas de la célula disminuyen se utilizan menos moléculas de ATP, en consecuencia hay también menos moléculas de ADP disponibles, y el flujo de electrones disminuye.

**El mecanismo de la fosforilación oxidativa: acoplamiento quimiosmótico**

La hipótesis del acoplamiento quimiosmótico fue propuesta por primera vez en la década de los 60 por el bioquímico británico Peter Mitchell (Nobel de Química en 1978). La hipótesis propone que la fosforilación oxidativa se debe al gradiente de protones (diferencia de concentración de  $H^+$  a través de una membrana) produciendo entre las dos caras de la membrana mitocondrial interna durante el transporte de electrones. De acuerdo con esta ingeniosa idea, los protones son bombeados desde la matriz mitocondrial al compartimiento externo de la mitocondria mientras que los electrones procedentes del  $NADH_2$  pasan a través de la cadena de transporte electrónico, que forma parte de la membrana mitocondrial. Cada par de electrones atraviesa la membrana tres veces, a medida que pasa de un transportador de electrones al siguiente (y finalmente al oxígeno). Esto provoca un gradiente electroquímico de  $H^+$  a través de la membrana que impulsa el regreso de los protones a la matriz a través de conductos de difusión que se localizan en ciertas protuberancias que sobresalen en el lado de la matriz.

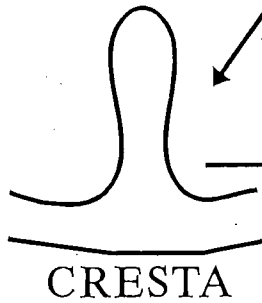
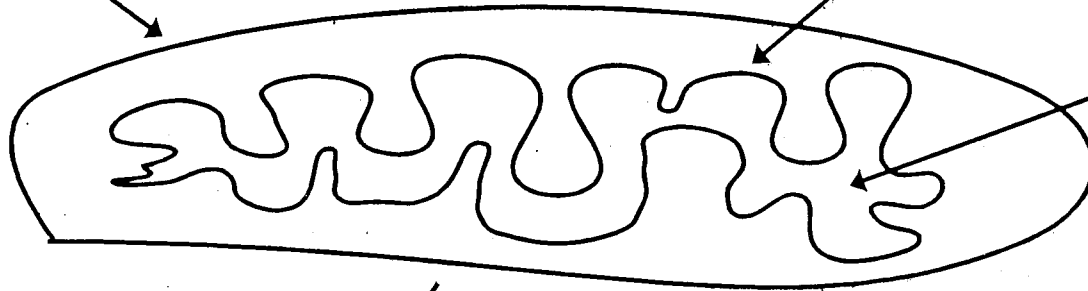
Ahora se sabe que el conducto a través del cual los protones fluyen hacia la matriz está compuesto por un complejo enzimático llamado ATP sintetasa.

MITOCONDRIA

MEMBRANA  
EXTERNA

MEMBRANA  
INTERNA

MATRIZ



FOSFORILACION  $H^+$

MEMBRANA  
MITOCONDRIAL  
INTERNA

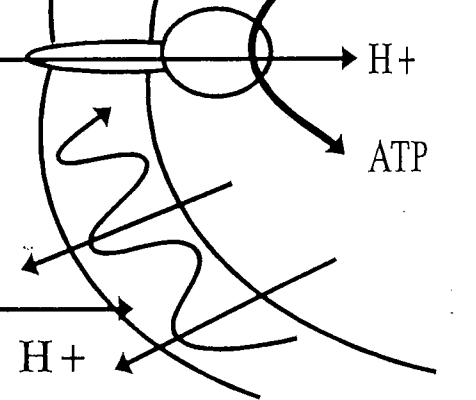
$H^+$

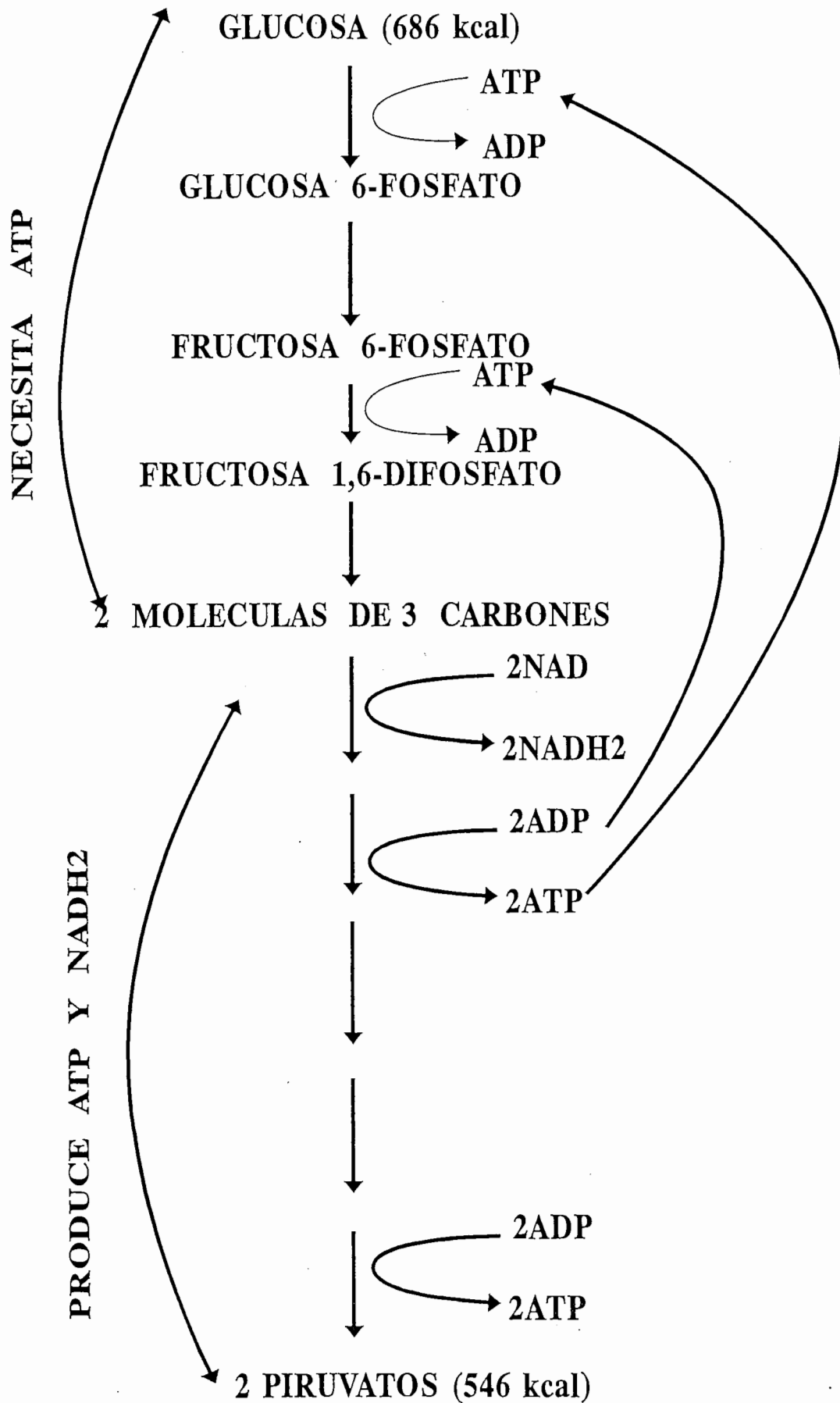
$H^+$

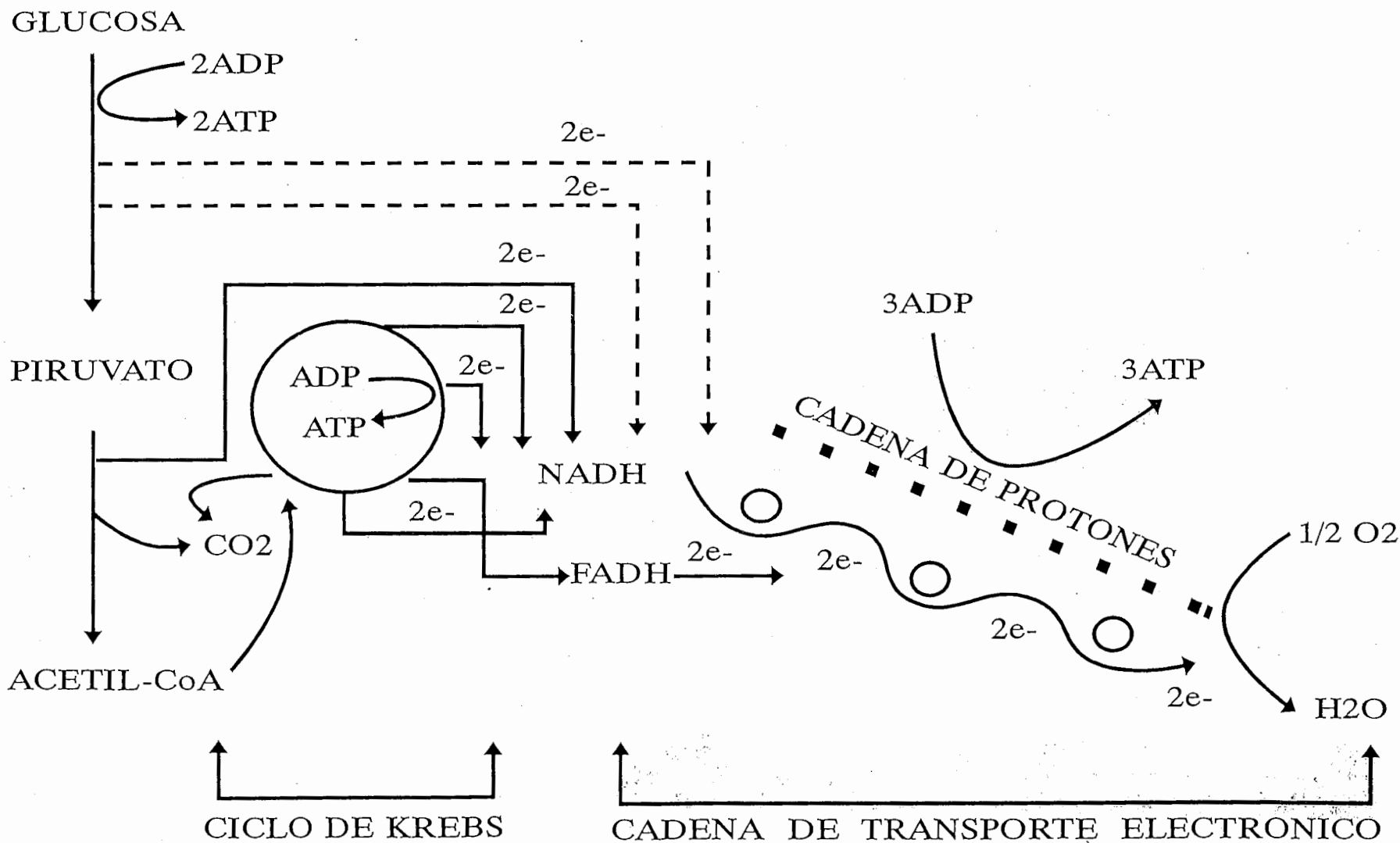
$H^+$

ADP + Pi

ATP







### XIII. NUTRICION MINERAL

Las plantas deben obtener de su ambiente las materias primas específicas necesarias para las complejas reacciones bioquímicas implicadas en el mantenimiento de sus células y en el crecimiento. Además de la luz, las plantas superiores necesitan agua y ciertos elementos químicos para su metabolismo y crecimiento. Gran parte de la evolución de las plantas se ha debido a una especialización estructural y funcional para optimizar la adquisición de estas materias primas y su distribución a todas las células vivas de la planta.

#### Funciones de los nutrientes

1. Catalizadores: Una misión importante que llevan a cabo los nutrientes inorgánicos es su participación como catalizadores en algunas de las reacciones enzimáticas de la célula de la planta. En algunos casos, son una parte estructural esencial de la enzima. En otros, sirven como activadores o reguladores de ciertas enzimas.
2. Transporte de electrones: Muchas de las actividades bioquímicas de las células, incluidas la fotosíntesis y la respiración, son reacciones de oxidación-reducción. En estas reacciones los electrones se suelen transferir a una molécula que actúa como aceptor de electrones o desde ella. Los citocromos, que contienen hierro, están relacionados con la transferencia de electrones.
3. Componentes estructurales: Algunos elementos minerales sirven de componentes estructurales de las células ya sea como parte de su estructura física o como parte de las estructuras químicas relacionadas con el metabolismo celular. El calcio se combina con el ácido péctico en la lamina media de la pared celular de la planta. El fósforo interviene en el esqueleto de la hélice del ADN y el ARN, y en los fosfolípidos de las membranas celulares. El nitrógeno es un componente esencial de los aminoácidos, las clorofilas y los nucleótidos. El azufre se encuentra en dos aminoácidos, y, por lo tanto, es un importante elemento estructural de las proteínas.
4. Osmosis: El movimiento de agua hacia adentro y hacia afuera de las células de la planta depende en amplia medida de la concentración de soluto en las células y en el medio circundante.
5. Efecto en la permeabilidad de la célula: El calcio tiene un efecto directo en las propiedades físicas de las membranas celulares. Cuando hay una deficiencia de

calcio, las membranas parecen perder consistencia, escapándose los solutos del interior.

## ASIMILACION DEL NITROGENO

Una vez que el nitrógeno entran en la célula de la planta los iones nitrato son reducidos a iones amonio. Este proceso de reducción requiere energía, al contrario que la nitrificación, en la que se oxida el  $\text{NH}_4^+$  y se desprende energía. Los iones amonio formados por reducción se transfieren a compuestos que contienen carbono para producir aminoácidos y otros compuestos orgánicos que contienen nitrógeno. Este proceso se denomina aminación. La incorporación de nitrógeno a compuestos orgánicos tiene lugar sobretodo en las células jóvenes de la raíz en crecimiento. Los primeros niveles en el metabolismo del nitrógeno aparentemente también se dan en la raíz; casi todo el nitrógeno que asciende por el tallo en el xilema esta ya en forma de sustancias orgánicas, principalmente moléculas de varios aminoácidos.

## FORMACION DE LOS AMINOACIDOS

Los aminoácidos están formados por iones amonio y acetoácidos. Estos últimos suelen ser producto de la degradación metabólica de azúcares. El aminoácido que más se forma de esta manera es el ácido glutamínico: el principal portador de nitrógeno a toda la planta. Del aminoácido producido por la aminación de un acetoácido se forman otros aminoácidos por el proceso de transaminación, que es transferencia del grupo amino ( $-\text{NH}_2$ ) de un aminoácido a un acetoácido y que produce un segundo aminoácido.

Las plantas, ya sea por aminación o transaminación, puede fabricar todos los aminoácidos que requieren, partiendo del nitrógeno inorgánico. Los animales sólo pueden fabricar 8 de los 20 aminoácidos que necesitan y deben obtener el resto en su dieta. Así, el mundo animal es completamente dependiente del mundo vegetal para obtener sus proteínas y sus carbohidratos.

En condiciones anaerobias, el nitrato suele reducirse a formas volátiles del nitrógeno, como el gas nitrógeno ( $\text{N}_2$ ) y el óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ), que vuelve a la atmósfera. Este proceso de reducción, llamado desnitrificación, lo realizan numerosos microorganismos. Las condiciones que requiere la desnitrificación, esto es, falta de oxígeno, son características de suelos inundados y habitats como ciénagas y fangales. Una provisión de materia orgánica fácilmente descomponible es la fuente de energía que necesitan las bacterias desnitrificantes.

## FIJACION DE NITROGENO

Si el nitrógeno que es extraído de la tierra no fuera continuamente reemplazado, toda la vida en la tierra desaparecería lentamente. El suelo vuelve a proveerse de este elemento por la fijación del nitrógeno.

La fijación del nitrógeno sólo la pueden realizar en cantidades significativas ciertas bacterias. De las diversas clases de organismos fijadores de nitrógeno, las bacterias simbióticas son con mucho las más importantes en cuanto a la cantidad de nitrógeno fijado. La más común de las bacterias fijadoras de nitrógeno es Rhizobium, una bacteria que invade las raíces de las leguminosas (alfalfa, soya, frijol). Una cosecha de alfalfa enterrada puede añadir de 300 a 350 kilogramos de nitrógeno por hectárea al suelo. Estos sistemas biológicos añaden a la superficie de la tierra por lo menos de 150 a 200 millones de toneladas de nitrógeno fijado al año.

### Simbiosis que fijan nitrógeno

En las asociaciones simbióticas entre Rhizobium y las leguminosas, la planta proporciona a la bacteria compuestos de carbono como fuente de energía para la fijación del nitrógeno y otras actividades metabólicas, así como un ambiente protector y, a su vez, recibe nitrógeno en una forma utilizable para la producción de proteínas vegetales. Las bacterias Rhizobium entran en los pelos radicales de las leguminosas cuando estas son aun plántulas. El establecimiento de la simbiosis empieza con el acoplamiento de la bacteria a los pelos en desarrollo de la raíz. Muchos de estos pelos de radicales se transforman en estructuras deformadas. Después del acoplamiento, la bacteria penetra en la pared de la célula del pelo radial.

La degradación de la pared celular en el lugar de entrada se debe probablemente a las enzimas que produce la bacteria. Durante la penetración de una célula de Rhizobium, el crecimiento de la punta del pelo de la raíz se detiene y es restringido al lugar de penetración, donde se deposita una cúpula de material de pared celular nuevo. Debido al crecimiento progresivo de la pared celular, desde esta cúpula hacia dentro del pelo de la raíz, se forma una estructura tubular denominada hebra de infección. En un solo pelo de la raíz puede penetrar varios Rhizobium. Una vez dentro del pelo, las bacterias son transportadas a través de la célula por las hebras de infección, primero a la base del pelo infectado y luego a través de las paredes celulares hacia el interior de las células de la región cortical de la raíz.

La bacteria también induce la división celular en regiones localizadas de la corteza, y luego penetra en ellas gracias al crecimiento y ramificación de las hebras de infección. Debido a la liberación de las bacterias de la hebra de infección en envolturas provenientes de las membranas citoplásmicas del pelo huésped y a la continua proliferación de bacteroides y las células corticales de la raíz, se forman unos crecimientos tumorales denominados nódulos.

Los nódulos de las raíces de las leguminosas están formados en parte por células infectadas con Rhizobium que adquieren un gran tamaño y en parte por células más pequeñas y no infectadas dispersas entre las anteriores.



Las leguminosas se pueden dividir en varios grupos según el principal compuesto nitrogenado transportado desde los nódulos a todas las partes de la planta. Por ejemplo, Vicia, Lupinus, y los guisantes pertenecen a un grupo que transportan el nitrógeno fijado principalmente en forma del aminoácido asparagina. La soya, Vigna y los frijoles pertenecen a un grupo que produce ureidos para el transporte de nitrógeno.

Las células no infectadas de los nódulos desarrollan grandes microcuerpos (peroxisomas) y abundante retículo endoplasmático tubular. Las enzimas implicadas en los pasos finales de la formación de ureidos están aparentemente localizadas en estos compuestos celulares.

La simbiosis entre una especie de Rhizobium y una leguminosa es bastante específica; por ejemplo, la bacteria que invade e induce la formación de nódulos en las raíces de Trifolium, no inducirá nódulos en las raíces de la soya. Actualmente se dispone comercialmente de variedades específicas de Rhizobium (inóculos), cultivadas en laboratorio. Mezclando la bacteria conveniente con la semilla de las leguminosa en el momento de la siembra, los agricultores se aseguran de que en el suelo se encuentre la bacteria adecuada para formar asociaciones efectivas con el cultivo, a fin de obtener una buena fijación del nitrógeno.

La bacteria y la leguminosa se reconocen mediante una proteína vegetal (lectina) que se encuentra en la superficie de la raíz. La lectina se acopla a un polisacárido de la superficie de una célula Rhizobium efectiva pero no a un polisacárido de la superficie de una bacteria no efectiva.

#### EL MOVIMIENTO DE LOS SOLUTOS EN LAS PLANTAS

La habilidad de la planta de transportar nutrientes orgánicos e inorgánicos, incluyendo el agua, a través del cuerpo de la planta es crítica a la hora de determinar la estructura y función fundamental de las partes que la componen, así como el desarrollo y formación de la planta como un todo.

#### ABSORCIÓN DE NUTRIENTES

La forma principal en que un elemento es absorbido es como ion (Especie con carga). Ya sea como catión, ion con carga positiva o como anión, ion con carga negativa.

Ya hemos discutido que el agua del suelo entra a la planta por el apoplasto, simplasto y de vacuola a vacuola. No queda preguntar, ¿Cómo entran los iones del suelo a la planta? Se ha determinado que las plantas pueden acumular los iones en contra de un gradiente de concentración.

En la siguiente gráfica se demuestra que las células pueden acumular selectivamente los elementos hasta tener una concentración interna mucho mas alta que la concentración ambiental. Se encontró que la vacuola puede acumular estos elementos a una concentración mucho mas alta que la concentración de sus ambiente. El objetivo de la próxima sección será de

explicar los mecanismos de absorción de iones desde el suelo hasta el simplasto de la planta.

La raíz esta compuesta por una hilera de células que forma la epidermis, tienen una serie de capas de células parenquimales que forman la corteza, existe una hilera de células con paredes gruesas que se conocen como la endodermis, seguidas por otra hilera de células que se conocen como el periciclo, y finalmente se encuentra la médula (en los monocotiledóneas) donde se encuentra los tejidos del xilema y floema. En los dicotiledóneas el centro de la raíz no contiene médula sino esta compuesto por los tejidos del xilema y floema. Los nutrientes inorgánicos entran por el apoplasto por medio de un gradiente de concentración o por difusión, como resultado de una asociación con el flujo de agua por efecto de la transpiración.

El agua y los iones tienen que atravesar la pared celular. La pared celular esta compuesta por microfibras de celulosa fijada en una matriz de carbohidratos amorfos. Existen espacios entre las microfibras de celulosa donde los iones hidratados pueden pasar sin problema. En raíces más viejas estas son impregnadas con suberina o lignina y reducen el flujo de iones y agua a través de la pared celular. La pared celular tiene varios grupos con cargas, por ejemplo grupos carboxilos de pectinas que son responsables de atar los cationes. Existen espacios entre la pared celular y la membrana que se conocen como espacios libre aparente. No hay barrera para el movimiento de los iones hasta este lugar.

Después de pasar la pared celular y llegar al espacio libre aparente, el agua y los iones tienen que pasar por una membrana en su recorrido hacia el xilema. Esta membrana se conoce como la plasmalema. La estructura de esta membrana se presenta en el siguiente diagrama.

La membrana tiene una doble capa interna de fosfolípidos mientras que las superficie en ambos lados están compuestos por proteínas. Esta región central es hidrofóbica y representa una barrera a la penetración del las especies con carga. La membrana tiene cadenas de polipéptidos que se entremezclan en el interior de la lamina doble de los lípidos. Cuando las proteínas sobresalen a ambos lados se conocen como proteínas extrínseca mientras que si no atraviesan la lamina doble se conocen como proteínas intrínseca. El transporte a través de la lamina doble esta bajo control de las proteínas extrínsecas. La descripción de esta membrana también corresponde a los componentes del tonoplasto (la membrana que separa la vacuola del citoplasma). Las membranas vivas son una barrera del movimiento indiscriminatorio de los iones.

Especies con carga (tanto aniones como cationes) puede atravesar la membrana pasivamente como resultado de un potencial químico o de concentración. También pueden moverse pasivamente como consecuencia a diferencias en un potencial eléctrico. Las membranas mantienen una diferencia en el potencial eléctrico de 100 a 200 mV a través de la membrana siendo negativo en el interior de la célula. Este gradiente eléctrico favorece la

entrada de los cationes pero rechaza la penetración de los aniones. En el siguiente diagrama se muestra una raíz que tiene una concentración de un ion interna mayor que la externa. Este diagrama también muestra que existe una diferencia en el potencial eléctrico.

Los cationes de potasio no podrán entrar desde un punto de vista de una diferencia en potencial químico. La concentración es mayor internamente. Desde el punto puramente eléctrico estos cationes podrán entrar porque existe un gradiente en el potencial eléctrico. El potencial eléctrico de este ejemplo es suficiente para contrarrestar la falta de gradiente en el potencial químico, por tal razón, el movimiento del potasio será pasivo del exterior de la raíz a través de la membrana hasta llegar al interior.

Para determinar si un ion entra pasivamente o activamente a través de una membrana tenemos que calcular su potencial electroquímico que corresponde a la suma de los efectos de los potenciales químicos y eléctricos. Siempre que exista un gradiente en el potencial electroquímico los iones atraviesan la membrana en forma pasiva.

La absorción de un catión es activo si la concentración interior excede la concentración exterior y si no hay suficiente gradiente en el potencial eléctrico para contrarrestar la diferencia en concentración. La absorción de un anión es activo si la concentración interior excede la concentración exterior solamente. Esto se debe a que la diferencia en potencial eléctrico a través de la membrana es siempre negativa. Bajo estas condiciones la absorción ocurre en contra de las diferencias de potenciales químicos y eléctricos.

Podemos dividir la absorción en:

**PASIVO:** Cuando la fuente de energía se debe a las fuerzas electroquímicas actuando sobre un ion.

**ACTIVO:** Cuando hay una necesidad directa de un acoplamiento entre la fuente de energía y el proceso de transporte.

Muchos investigadores dudan que los iones puedan difundirse libremente a través de las membranas por la naturaleza impermeable de la membrana. También porque la lamina doble de lípidos crea una resistencia a la difusión. De ahí surge la idea de que ambos procesos pasivos y activos están relacionados con las proteínas de las membranas y estas facilitan el transporte de los iones.

#### **CONCEPTO TRANSPORTISTA:**

Los iones inorgánicos se atan a las proteínas de las membranas y actúan como un transportista. Estas proteínas tienen una especificidad para estos iones de un modo similar a las enzimas con sus substratos. Primero se une un ion a un transportista específico y se forma un complejo ion-transportista el cual pasa

a través de la membrana y finalmente se suelta el ion en el citoplasma.

#### **CANALES:**

Existen canales que atraviesan la membrana celular. Los iones pueden moverse rápidamente a través de un solo canal por el efecto de un gradiente electroquímico. Los canales no deben confundirse con los transportistas que mueven los solutos en contra de un gradiente. Los canales son bastantes específicos para los diferentes iones. Existen canales de potasio y canales de calcio. Ciertos factores como potenciales eléctricos y las fitohormonas pueden regular el abrir y cierre de los canales.

#### **TEORÍA O HIPÓTESIS QUIMIOSMOTICA:**

Como consecuencia de las reacciones de reducción y oxidación en las membranas de las mitocondrias y cloroplastos, estos cambios en energía son conservados en la síntesis de ATP. Peter Mitchell (Premio Nobel) unió los mecanismos de la cadena de transporte de electrones y la síntesis de ATP a un gradiente de protones. Se sugirió que el transporte de electrones a través de una membrana estaba ligada directamente a un bombeo de protones a través de la membrana. Como resultado del transporte de electrones se crea un gradiente en el potencial electroquímico de los protones. Esta energía o potencial corre la síntesis de ATP. Este gradiente en potencial electroquímico representa una fuente de energía que puede ser utilizado para llevar a cabo trabajo bioquímico (síntesis de ATP) o trabajo biofísica (transporte de iones).

En las membranas de los cloroplastos y las mitocondrias este gradiente resulta en la síntesis de ATP por medio de la enzima ATP sintetasa que se localiza en las membranas. En el plasmalema existen la enzimas ATPasas que utilizan este gradiente para mover los iones de un lado a otro con la energía que proviene de la hidrolización de ATP a ADP + Pi (fósforo inorgánico).

Hemos establecido que el flujo de ciertos iones puede ser activo. Esta conclusión fue corroborada por unos experimentos que demostraron que inhibidores que evitan el transporte de electrones o la síntesis de ATP pueden obstruir el flujo de iones. Por ejemplo el cianuro y arsénico. Se determino que el transporte de iones puede ser energizado por los procesos metabólicos de la respiración o la fotosíntesis. Obviamente en los tejidos de las raíces la energía proviene de la respiración.

#### **IONES EN EL SIMPLASTO**

Tan pronto los iones entran al citoplasma estos serán asimilados, almacenados para uso futuro o transportados. La evolución del xilema ha permitido transportar los iones y agua del punto de absorción (raíces) al punto de utilización (tallos y hojas). Algunas especies por ejemplo las leguminosas reducen el nitrógeno a compuestos orgánicos en las raíces y estos son

translocados en forma de aminoácidos. El floema a su vez transporta los carbohidratos complejos (usualmente sucrosa) de las hojas a los tallos, raíces y otros puntos de crecimiento. En situaciones donde existe una limitación o deficiencia de nutrientes puede ocurrir la retranslocación de los elementos de tejidos mas viejos a tejidos mas jóvenes a través del floema.

A continuación se presenta una descripción de la trayectoria que atraviesan los iones hasta llegar a sus lugares de utilización.

### 1. Absorción de iones

El 20% de los iones absorbidos del suelo por acción de las raíces son retenidos en estos órganos mientras que 80% son translocados a los tallos y hojas. Hemos visto que las células del endodermis localizada entre la corteza y la estela representa una barrera al paso de los iones desde el apoplasto al simplasto. Para entrar al simplasto tiene que ser en forma pasiva (gradiente en el potencial electroquímico), activa (por medio del enlace directo o indirecto utilizando la energía provista por la hidrolización del ATP por las ATPasas), por los canales y/o por las proteínas transportistas.

### 2. Translocación a través de las células parenquimales

El movimiento de los iones de célula a célula se logra por medio de los plasmodesmos. Se ha calculado que hay  $10^4$  plasmodesmos por célula. Los plasmodesmos son cien veces más conducentes al movimiento de solutos que la plasmalema. El movimiento a través de estas estructuras es por difusión (gradiente en concentración).

### 3. Liberación en el xilema

- a) Hipótesis de un bombeo: Estipula que los iones son bombeados activamente al simplasto pero se mueven pasivamente del simplasto de la raíz a los vasos del xilema. Un grupo de investigadores han encontrado que  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$  y  $NO_3^-$  se mueven pasivamente del simplasto a los vasos del xilema.
- b) Hipótesis de dos bombes: Estipula que los iones son absorbidos activamente al simplasto y su entrada a los vasos del xilema envuelve un segundo paso activo. Se ha encontrado que las células parenquimales del xilema tienen un citoplasma muy denso con muchas mitocondrias.

Cabe mencionar que no se ha comprobado cual de las dos hipótesis es correcta.

#### 4. Translocación a los tallos y hojas

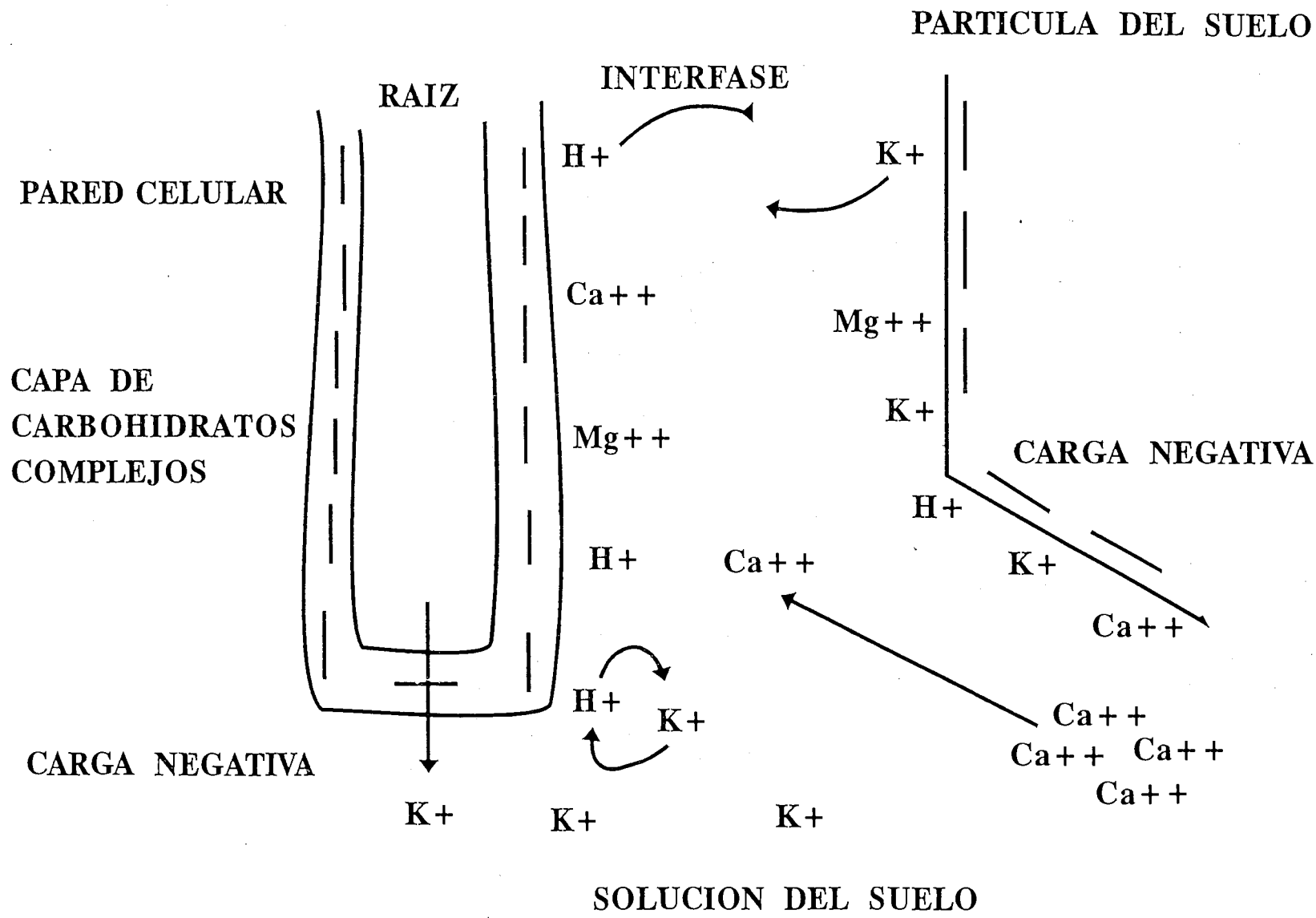
Ya cuando los iones se encuentran en los vasos del xilema estos son translocados por un flujo en masas por medio de la transpiración. Este flujo es puramente pasivo y ocurre por la diferencia en el potencial hídrico de la planta con el potencial hídrico de la atmósfera. Algunos estudios ha encontrado que la savia del xilema contiene 1 a 20 mg de materia seca, con un pH de 5.2 a 6.5 (floema 8.0), es una solución mas diluida que el floema, y contiene los elementos esenciales  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Pi$ ,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$ ,  $SO_4^{2-}$  en forma de iones inorgánicos. En las leguminosas se encuentran las formas reducidas de nitrógeno.

#### RETRANSLOCACION

La retranslocación de elementos puede ocurrir bajo ciertas condiciones como en plantas silvestres que crecen en suelos poco fértiles o en cultivos agrícolas que ha sido fertilizados al sembrar y durante la época de crecimiento se agotan los nutrientes.

Las plantas evitan un déficit de los elementos al almacenarlos en exceso a sus requisitos inmediatos. El lugar de almacenamiento es la vacuola. Se ha determinado que el 90% del  $NO_3^-$  celular se encuentra en la vacuola. Al comienzo de un estrés nutricional comienza la retranslocación a jugar un papel importante. Los nutrientes móviles (N, P, K, Cl) son translocados fácilmente de las hojas viejas a las hojas nuevas, por tal razón los síntomas de deficiencias aparecen en las hojas viejas. En cambio los nutrientes menos móviles (Ca, B) demuestran los síntomas de deficiencia en los tejidos más jóvenes.

En conclusión podemos notar la importancia del balance energético de la planta para la absorción de los nutrientes del suelo. También este proceso depende en gran manera de la disponibilidad de agua en el suelo y del proceso de la transpiración.

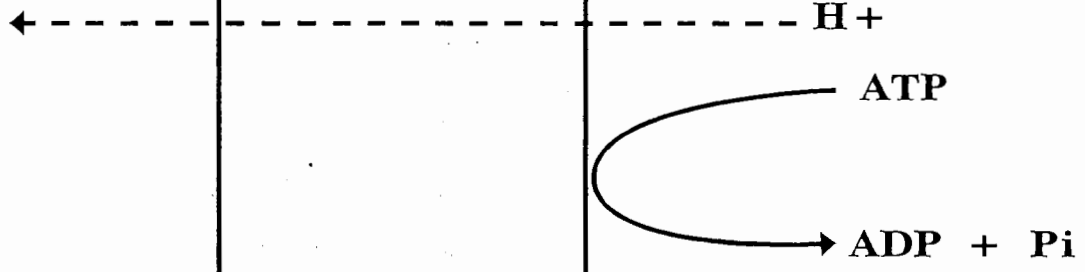


AFUERA

ADENTRO

ENLACE DIRECTO

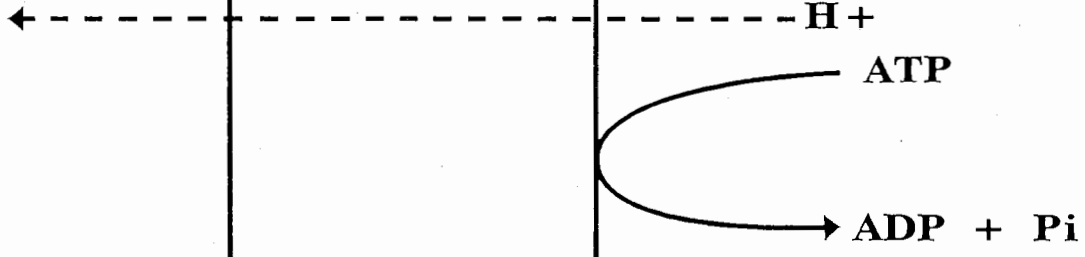
MEMBRANA



K+ Ca2+

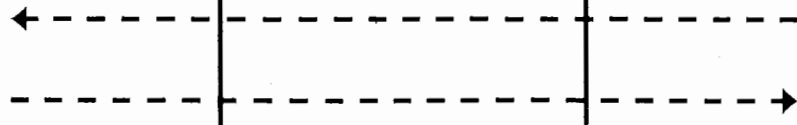


ENLACE INDIRECTO



OH-

ANIONES





#### XIV. GENÉTICA

Hace mucho tiempo que los biólogos saben que la herencia esta asociada con el núcleo de las células y, en particular, con los cromosomas. Los cromosomas de los eucariotas son complejos de ácido desoxirribonucleico (ADN) y proteínas que cuando se tiñen y observan con el microscopio óptico a menudo aparecen en forma de finas hebras. El ADN esta presente en los cromosomas de todas las células, y se encuentra principalmente en ellos. En general, las células de las plantas y de los animales contienen el doble de ADN que sus gametos.

LA NATURALEZA DEL ADN: En 1951, el genetista americano James D. Watson marchó a Inglaterra, donde empezó a trabajar con Francis Crick del Cavendish Laboratory de Cambridge. Watson y Crick (Premio Nobel, 1962) estaban convencidos de que el ADN, y no las proteínas, constituían el material genético. En las palabras de Watson, el ADN es "la más preciada de todas las moléculas".

En sus investigaciones para conocer la forma en que se organizaba la molécula de ADN, Watson y Crick se basaron parcialmente en el concepto de genes (unidades de la herencia que se encuentran en los cromosomas) que se había desarrollado hasta ese momento. Ellos sabían que si el ADN era el material genético, este debía reunir al menos cuatro condiciones:

1. Debía transportar la información genética de célula a célula y de generación en generación; además debía transportar una gran cantidad de información. (Consideremos cuantas instrucciones debe contener un grupo de genes que dirijan, por ejemplo, el desarrollo de un elefante, de un árbol, o incluso de una bacteria).
2. Debía autocopiarse, ya que el cromosoma lo hace antes de cada división celular; más aun debía replicarse con gran precisión. (Por ejemplo, a partir de los datos acumulados sobre las proporciones de las mutaciones humanas sabemos que un gen humano debe copiarse durante millones de años sin error).
3. Por otro lado, un gen a veces debía cambia, o mutar. (Cuando un gen cambia, esto es, cuando tiene lugar un error, el "error" debe ser copiado. Esta es la propiedad más importante, quizás el único atributo de los seres vivos; sin la capacidad de replicar "errores", no podría haber evolución por selección natural).
4. Debía haber algún mecanismo para "leer" la información almacenada y traducirla en algo en el individuo vivo.

Watson y Crick eran bien conscientes de que la molécula de ADN podía ser el material genético solo si poseía el tamaño, la configuración y la complejidad necesarios para codificar la enorme cantidad de información que necesitan los organismos vivos y para realizar copias exactas de este código.

La información que Watson y Crick utilizaron para demostrar que el ADN era realmente el material genético procedía de estudios bioquímicos previos de la molécula de ADN. Algunos de estos datos son;

1. La molécula es muy grande y también muy larga y fina.
2. Los tres componentes (una base nitrogenada, un azúcar, y un fosfato) están ordenados en nucleótidos).
3. La larga molécula de ADN está formada por unidades repetidas regularmente que se disponen en espiral o, más exactamente, en hélice.
4. La proporción de nucleótidos con adenina y con timina es de 1 a 1, como también lo es la proporción de nucleótidos con guanina y citosina.

#### ACIDOS NUCLEICOS

Los ácidos nucleicos son polímeros de nucleótidos que son moléculas complejas formadas por tres subunidades: (1) un grupo fosfato; (2) un azúcar de cinco carbonos (pentosa); (3) una base nitrogenada, así denominada porque su estructura anular contiene nitrógeno además de carbono.

Hay dos tipos de ácidos nucleicos: ADN (ácido desoxirribonucleico) y ARN (ácido ribonucleico). El ADN es una molécula donde se almacena la información genética. El ARN sirve para traducir y transmitir esta información genética. Es a través del ARN que el ADN dicta la estructura y función de la célula.

Los nucleótidos contienen dos tipos de bases nitrogenadas; las pirimidinas que poseen un único anillo, y las purinas que tienen dos anillos unidos. Las tres pirimidinas encontrados en los nucleótidos son la timina, la citosina y el uracilo. El ADN contiene timina y citosina; el ARN, citosina y uracilo. Las dos purinas de los nucleótidos son la adenina y la guanina, ambas presentes en el ARN y en el ADN. El ADN y el ARN también contienen azúcares ligeramente distintos: el ADN contiene desoxirribosa y el ARN ribosa. "Desoxi" significa "menos un oxígeno".

#### LA DOBLE HELICE

Watson y Crick dedujeron que el ADN no era una hélice de hebra simple, como sucede en muchas proteínas, sino una enorme doble hélice entrelazada. Imaginémos la estructura de una

escalera de caracol.

En una molécula de ADN los dos bordes están formados por moléculas de azúcar de desoxirribosa alternadas con grandes fosfato. Los travesaños de la escalera de mano están formados por dos bases nitrogenadas -adenina (A), timina (T), guanina (G) y citosina (C)- una base por cada azúcar fosfatada. Las bases apareadas se encuentran transversalmente a la doble hélice y se unen entre si gracias a puentes de hidrógeno del mismo tipo que los enlaces químicos relativamente débiles que juegan un papel tan importante en la conformación de la estructura secundaria y terciaria de las proteínas. En la analogía de la escalera de caracol, los peldaños están formados por bases apareadas.

La distancia entre dos bordes es de 2 nanómetros. Dos purinas se extienden a una distancia superior de los 2 nanómetros, y dos pirimidinas no alcanzan dicha distancia. Pero se obtiene un ajuste perfecto porque cada purina se aparea con una pirimidina. Las parejas de bases son, por lo tanto, siempre combinaciones purina-pirimidina. Por esta razón, la relación de purinas y pirimidinas en una molécula de ADN es siempre de uno a uno.

Watson y Crick observaron que a lo largo de una cadena de doble hélice los nucleótidos podían ensamblarse en cualquier orden, tal como ATGCGTACATT, y así sucesivamente. Puesto que una molécula de ADN puede constar de varios miles de nucleótidos de largo, son posibles una gran variedad de combinaciones. El número de pares de bases oscila de los cerca de 5,000 del virus más simple hasta los 5 billones estimados en los 46 cromosomas del ser humano. El ADN de una sola célula humana, que si lo extendiéramos en forma de una única hebra alcanzaría cerca de 1.5 metros de longitud, contiene una cantidad de información equivalente a 600,000 páginas impresas de 500 palabras cada una, lo que equivale a una biblioteca de 1000 libros. En resumen, la molécula de ADN tiene realmente la capacidad de almacenar la información necesaria.

La molécula que se copia a si misma: Una propiedad importante del modelo de la molécula de ADN es que las dos cadenas son complementarias, esto es, cada cadena contiene una secuencia de bases que es complementaria de la otra. Cuando la molécula de ADN se replica a si misma simplemente se abre como si fuera una cremallera; las bases nitrogenadas se separan por los puentes de hidrógeno. Las dos cadenas se separan y se forman nuevas cadenas a lo largo de cada una de las viejas.

Si en la original había una T (timina), sólo una A (adenina) puede aparearse con ella en la nueva cadena; una G (guanina) se apareará con una C (citosina), y así sucesivamente. Así, cada cadena forma una copia complementaria de si mismo, produciéndose dos replicas exactas de la molécula original.

Posteriormente se observo que debido a que la molécula de ADN es muy larga, doblemente entrelazada, y helicoidal, la replicación es un proceso complejo, que requiere muchos pasos catalizados por enzimas específicos para separar y desenrollar

las cadenas de ADN, así como para situar los nucleótidos en la posición correcta. La forma en que estas enzimas funcionan da la clave para comprender cómo se replica el ADN. Durante el proceso de replicación del ADN en la bacteria Escherichia coli se sabe que actúan más de 14 enzimas distintas, y el proceso es aun más complicado en los eucariotas.

#### ¿COMO TRABAJAN LOS GENES?

La estructura y función de las células dependen casi exclusivamente de las proteínas que ellas fabrican, en particular de sus enzimas. Por lo tanto, los pasos por los que la información genética de la molécula de ADN se utiliza en la formación de proteínas específicas poseen un especial interés. Mediante estos pasos una secuencia específica lineal de bases se traduce en la correspondiente secuencia lineal de aminoácidos (la estructura primaria de la proteína); la secuencia particular de aminoácidos es muy importante para determinar la forma (estructura) y la función de la proteína. En varios pasos de la síntesis proteica participa una molécula estrechamente relacionada con el ADN, el ARN. La participación del ARN se sospecho durante mucho tiempo ya que los células que sintetizan grandes cantidades de proteínas contienen siempre grandes proporciones de ARN.

Hay tres clases de ARN conocidos como el ARN mensajero, el ARN de transferencia y el ARN ribosómico.

1. ARN mensajero (mARN) es una molécula grande; su tamaño oscila desde unos pocos cientos a cerca de 10,000 nucleótidos. Se forma a lo largo de una cadena de la hélice de ADN por el mismo principio de apareamiento de bases que rige la formación de una nueva cadena de ADN. La presencia de adenina en la cadena original de ADN dará lugar a la inserción de una unidad de uracilo en la cadena de mARN. Cada secuencia de tres bases en la molécula de mARN especifica un aminoácido durante la traducción; esta secuencia se denomina codón.
2. ARN de transferencia (tARN) se dice a veces que es "el diccionario del lenguaje de la vida". Hay muchos tipos distintos de tARN, aparentemente un tipo especial para cada uno de los codones del código genético, esto es, el código por el cual la secuencia de bases del ADN especifica la secuencia de aminoácidos de la proteína que será sintetizada. Cada molécula de tARN consta de alrededor de 80 nucleótidos que forman una cadena simple y larga replegada sobre si misma. Parte de la especificidad de una molécula particular del tARN reside en la naturaleza de su anticodón, es decir, la secuencia del triplete antiparalelo, que determina que solo reconozca un triplete particular, el codón, del mARN.

Se han descubierto las secuencias de bases de bastantes moléculas distintas de tARN. Cada tipo de tARN difiere en su secuencia de nucleótidos, pero todos tienen un número similar de bases y una forma parecida.

Igual de importante que la especificidad de la molécula de tARN es su capacidad de unirse a un aminoácido particular, el que codifica el anticodón. Esta especificidad se consigue por las enzimas de activación, que son enzimas específicas que reconocen un determinado aminoácido y un tARN particular. Estas enzimas de activación son los elementos clave en la traducción del mensaje genético; determinan que aminoácido deberá asociarse con un tARN particular (y de este modo con qué triplete anticodón).

3. ARN ribosómico (rARN) se encuentra, junto a proteínas características, en los ribosomas. Un ribosoma está compuesto por dos subunidades, cada una de ellas con sus tipos característicos de ARN y proteínas. Por ejemplo, en *E. coli* la subunidad pequeña del ribosoma posee un tipo de rARN, y la subunidad grande tiene otros dos tipos. El mARN y el tARN se unen en el ribosoma. Presumiblemente, la función del ribosoma es colocar en la posición correcta al mARN, tARN, aminoácidos, y la proteína que está formándose para una precisa interrelación entre todos ellos durante el proceso de la síntesis proteica. Las proteínas ribosómicas son también activas; por ejemplo, una de ellas es una enzima que forma los enlaces peptídicos.

El ARN se transcribe o copia, del ADN de forma similar a la replicación del ADN, es decir, por bases complementarias. En las células eucariotas hay diferentes enzimas, llamadas ARN polimerasas, para la transcripción del tARN, rARN y mARN.

#### Traducción del mARN a proteína

En la traducción de una molécula de mARN, la secuencia de codones se lee desde el extremo 5' al extremo 3' de la molécula, como ocurre en la duplicación de la cadena de ADN. La primera porción de la molécula de mARN está implicada en la dirección del proceso que la une a los ribosomas.

En las bacterias y los eucariotas, el extremo en crecimiento de la cadena proteínica se une al complejo ribosoma-mARN por una molécula de tARN. El siguiente aminoácido, unido a su molécula de tARN específica, entra en el complejo y se une (mediante el anticodón del tARN) a las tres bases siguientes (el codón) del mensaje. El grupo amino del aminoácido entrante cede un protón al ribosoma y forma un enlace peptídico con la cadena polipeptídica en crecimiento. Como resultado, esta cadena está ahora unida al complejo tARN-aminoácido que acaba de entrar, mientras que el tARN desde el cual se liberó el polipeptídico queda libre para disociarse. El ribosoma continúa moviéndose a lo largo del mARN de codón a codón, llevando consigo la cadena polipeptídica. Cada

vez que se mueve, se añade otro aminoácido y el proceso se repite.

La síntesis de una cadena polipéptida finaliza cuando el ribosoma encuentra una de las tres señales de finalización, o codones de "stop": UAA, UAG o UGA. Estos codones sin sentido no especifican aminoácidos; en cambio, su presencia inicia un proceso que conduce a la ruptura del enlace que une el último aminoácido del péptido con su tARN. Cuando esto sucede, la síntesis proteica se detiene.

Uno de los más importantes descubrimientos de la biología molecular es que el código genético es idéntico en todos los organismos, con muy pocas excepciones que se refieren a pequeños detalles. Los genes de las bacterias pueden funcionar perfectamente, en unas circunstancias apropiadas, en las células de los mamíferos. Del mismo modo, los genes vegetales, en una fase apropiada de su expresión, pueden ser introducidos en bacterias donde sintetizarían sus propios productos. Esta observación no solo nos da una demostración fehaciente del hecho de que toda la vida en la Tierra posee un origen común, sino que también nos da las bases para las técnicas de la ingeniería genética.

## XV. FITOHORMONAS

Uno de los aspectos más asombrosos de la fisiología vegetal es que un pequeño grupo de compuestos de gran simplicidad química, las fitohormonas, produzcan una variedad de efectos tan extraordinaria en un número tan grande de situaciones diferentes. Las fitohormonas son un grupo de sustancias orgánicas naturales que influyen los procesos fisiológicos a concentraciones muy bajas. Los procesos que influyen consisten mayormente en el crecimiento, la diferencia-ción, el desarrollo y el movimiento estomatal en las hojas.

El termino "hormona" proviene del griego y se usa en la fisiología animal para referirse a un mensajero químico. El uso de este termino en la fisiología vegetal se deriva del uso de la palabra hormona en los animales. Las plantas no contienen un sistema nervioso como los animales, por lo tanto las fitohormonas pueden funcionar en sustitución para transmitir información de un lugar a otro. Por ejemplo, la citocininas juegan un papel importante cuando transmiten información de las condiciones de la raíz hacia las hojas. El resultado produce unas hojas nuevas más pequeñas en los árboles recién trasplantados, comparado a árboles ya establecidos. De este modo se reduce la superficie foliar e indirectamente se reduce la transpiración.

La síntesis de fitohormonas puede ser localizado en una célula específica o ocurrir en un rango amplio de tejidos o células dentro de tejidos. Estos compuestos pueden ser transportadas a lugares lejanos donde ocurre su acción o pueden actuar sobre el tejido o célula donde fueron sintetizadas.

El termino regulador de crecimiento, a diferencia de fitohormonas, se refiere a los reguladores de crecimiento sintéticos producidos por la industria de los agroquímicos.

El descubrimiento de las fitohormonas.

Went (1928) identificó a la auxina, el ácido indol-3-acético (AIA) como el compuesto que transporta una señal en el fenómeno del fotoperiodismo de los coleótilo. A base de los estudios fitopatológicos se descubrieron las giberelinas (GA). Las citocininas se descubrieron durante el desarrollo de las técnicas de cultivo de tejidos. En los estudios del control de la abscisión y del letargo o inactividad de los tejidos, se descubrió el ácido abscísico (ABA). Finalmente de los estudios de los efectos del humo en el crecimiento de las plantas se descubrió el etileno.

Las fitohormonas no actúan solas, sino en conjunto o en oposición entre ellas. Estas interacciones resultan en que la condición final de crecimiento esta gobernado por el balance hormonal. Dentro de la clasificación de la fitohormonas, estas se pueden dividir en dos grupos:

1. Estimuladores de crecimiento: Auxinas, Giberelinas, Citocininas
2. Postergación de crecimiento: Acido abscísico, etileno.

## AUXINAS (AIA)

El nombre auxina (del griego auxein, crecer) fue dado a las sustancias reguladora de crecimiento producido en el ápice del coleóptilo de avena. El ácido indol-3-acético es la auxina más común en las plantas. Algunas plantas contienen otros compuestos que demuestran una actividad débil similar a las auxinas. Algunas auxinas sintéticas o reguladores de crecimiento se utilizan en aplicaciones comerciales.

### Lugar de biosíntesis

Las auxinas se sintetizan del triptófano en el primordial de las hojas u hojas jóvenes y en semillas en estado de desarrollo.

### Transporte

Las auxinas se transportan polarmente de un lugar a otro de célula a célula (de simplasto a simplasto). Las auxinas llegan a las raíces a través del floema.

### Efectos

1. Engrandecimiento de las células y crecimiento del tallo.
2. Estimulación de la división celular en el cambium y en combinación con las citocininas en el cultivo de tejidos.
3. Estimula la diferenciación del floema y el xilema.
4. Iniciación de raíces de esquejes y de plántulas en cultivo de tejido.
5. Sirve de mediador en las respuestas de las plantas a la luz y a la gravedad.
6. La concentración de auxinas en la yema apical reprime el crecimiento de las yemas laterales.
7. Muchos efectos más.

Existen una correlación entre la concentración de auxinas y la producción de etileno. Resulta que las altas concentraciones de auxinas inhiben el crecimiento radicular debido a un aumento en la producción de etileno.

## GIBERELINAS

Las giberelinas son una familia de compuestos formadas de diterpenos, los cuales están compuestos por cuatro unidades de isopreno, por lo común formando tres anillos, además se presenta un puente de lactona. En la naturaleza existen muchas giberelinas, nombradas de la siguiente manera, GA<sub>1</sub>, GA<sub>2</sub>, GA<sub>3</sub> y así sucesivamente, llegando hasta GA<sub>40</sub>.



## Lugar de biosíntesis

Las giberelinas se sintetizan a partir del ácido mevalónico en tejidos jóvenes del tallo y en semillas en estado de desarrollo.

## Transporte

Probablemente a través del floema y el xilema.

## Efectos

1. Causan un hiperallargamiento del tallo al estimular el alargamiento y división de las células. La aplicación de giberelinas produce plantas altas versus plantas enanas.
2. Causan el alargamiento del tallo como respuesta a los días largos.
3. Pueden causar germinación de semillas que requieren frío o luz para su germinación.
4. Estimulan la producción de numerosas enzimas durante la germinación de semillas de cereales.

Las giberelinas se producen en el embrión en el caso de una semilla en estado de germinación y estimula la secreción de enzimas hidrolítica (amilasas). Estas enzimas son responsables en movilizar los carbohidratos de almacenamiento (almidón) al embrión.

## CITOCININAS

El nombre genérico de las citocininas es empleado para aquellas sustancias químicas que pueden estimular la división celular o citocinesis. Casi todas las citocininas conocidas, tanto naturales como sintéticas, son derivados de la adenina y se caracterizan por su habilidad de inducir la división celular en cultivos de tejido (en presencia de auxinas). La citocinina más común en las plantas es la zeatina.

## Lugar de síntesis

La síntesis de citocininas ocurre a través de una modificación de una adenina. Ocurre en los puntos de crecimiento de las raíces y en semillas en estado de desarrollo.

## Transporte

Las citocininas se transportan de las raíces al tallo a través de xilema.

## Efectos

1. Induce la división celular en cultivo de tejidos y en la formación de tumores en los tallos de las plantas.
2. Promueve la iniciación de tallos.
3. Libera las yemas en estado de reposo del efecto de la dominancia apical.
4. Estimula la apertura del poro estomatal en algunas especies de plantas.
5. Otros efectos.

## ETILENO

El gas etileno ( $C_2H_4$ ) se sintetiza de metionina en muchos tejidos, como respuesta a tensiones ambientales. Se cree que este compuesto no es esencial para el crecimiento normal. Es el único hidrocarburo que tiene efectos pronunciados sobre las plantas.

### Lugar de síntesis

El etileno se sintetiza en la mayoría de los tejidos como respuesta a tensiones ambientales. En muchos casos se sintetiza durante el proceso de maduración, en ambientes anaeróbicos y períodos de senectud.

### Transporte

Siendo un gas el etileno se mueve por difusión desde el lugar de síntesis.

## Efectos

1. Libera los tejidos de la inactividad.
2. Promueve la diferenciación de tallos y raíces.
3. Formación de raíces adventicias.
4. Abscisión de frutas y hojas.
5. Maduración de frutos.
6. Otros efectos.

El etileno es un contaminante ambiental común que puede causar daños a las plantas. Uno de los síntomas clásicos del etileno sobre las plantas es la epinastia (crecimiento hacia abajo de los peciolos). Este síntoma ocurre como resultado de una redistribución de auxinas, donde las auxinas aumentan en la porción superior del peciolo.

Algunas especies de la Bromeliaceae florecen en respuesta a fuentes exógenas (originando de fuentes externas) de etileno. Una práctica común en el cultivo de la piña es inducir la floración con el tratamiento de compuestos que liberan etileno (Por ejemplo, Ethrel, ácido 2-cloroetilfosfónico).

## ACIDO ABSCISICO

El ácido abscísico (ABA) es un compuesto solitario. Se le conoce comúnmente como una fitohormona de estrés.

### Lugar de síntesis

El ABA se sintetiza a partir del ácido mevalónico en hojas maduras como respuesta al estrés hídrico. Además las semillas son una fuente ricas en ABA. La siguiente figura demuestra la concentración de ABA durante los períodos de embriogénesis, maduración y germinación de las semillas.

### Transporte

El ABA se transporta desde las hojas a otros puntos de crecimiento a través del floema. Existe alguna evidencia que el ABA puede circular a las raíces y luego regresar a las hojas a través del xilema.

Se cree que la plasmalema de la célula guarda contiene una bomba de protones (manejado por la producción de ATP proveniente de la fotofosforilación cíclica en los cloroplastos de las células guardas) que activamente bombea protones fuera de la célula. La salida de los protones es contrarrestado por el movimiento pasivo de los iones de  $K^+$  hacia adentro de la célula. La pérdida de los protones en el citoplasma causa que aumente el pH a un rango entre 8-9, el cual es óptimo para el funcionamiento de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPcase). Esta enzima cataliza la conversión de PEP (proveniente del almidón) a OAA (ácido oxaloacético) y después lo reduce a malato. El malato se acumula en la vacuola donde causa que se torne más negativo el potencial hídrico total. Con una disminución en el potencial hídrico total, el agua se mueve hacia adentro de la célula causando que el poro estomatal se abra.

Se cree que el ABA interrumpe en la secuencia normal de estos eventos al interferir con la bomba de protones.

### Efectos

1. Estrés hídrico causa un aumento en ABA y esto resulta en el cierre del poro estomatal.
2. El ABA estimula el transporte de fotoasimilados hacia las semillas en desarrollo.
3. Induce la síntesis de proteínas de almacenamiento en semillas.
4. Otros factores.

## EL USO DE FITOHORMONAS EN CULTIVO DE TEJIDOS Y MICROPROPAGACION

El termino cultivo de tejido se refiere a cultivo in vitro (tubo de ensayo). Pueden ser células, protoplastos, callos, tejidos, organelos y hasta plantas enteras.

## AUXINAS

En cultivo de tejido las auxinas promueven la división celular. Las auxinas naturales (AIA) son un poco inestables (se degradan por efectos de la luz, el calor y los microorganismos) y por tal razón se utilizan auxinas sintéticas. Las auxinas sintéticas de más uso son el ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), el ácido naftalenacético (NA) y el ácido indolbutírico (AIB).

## CITOCININAS

En cultivo de tejido se utiliza el compuesto sintético 6-bencil-aminopurina (BA). La inducción en vitro de órganos por las citocininas esta encaminada a la formación de yemas, las cuales son obtenidas con base en una proporción citocinínica alta con respecto a las auxinas.

Organogénesis puede ser manipulado por la razón auxinas:citocininas. Cuando el nivel de auxinas es mayor que el de citocininas se forman raíces. Cuando la situación es a la inversa, se forman tallos. Si las concentraciones son iguales entonces se forma tejido de callo (células parenquimales).

## GIBERELINAS

Las giberelinas, específicamente la GA<sub>3</sub>, se usa muy infrecuentemente en el cultivo de tejidos.

## ACIDO ABSCISICO

El ABA se utiliza para reducir las tasas de crecimiento y para moderar los efectos de las citocininas y auxinas.

## USO DE FITOHORMONAS Y REGULADORES DE CRECIMIENTO EN CULTIVOS AGRÍCOLAS

### AUXINAS

#### Estimulación de cuaje de frutas

En California se le hace un tratamiento a los tomates sembrados en primavera con 25-50 ppm de la auxina sintética ácido clorofenoxiacético-4 (4-CPA) para estimular el cuajado de frutas. Durante esa época del año ocurren temperaturas bajas durante la noche que inhiben el cuaje de frutas. Este tratamiento resulta en un aumento en rendimiento y una cosecha más temprana.

#### Raleo químico

En árboles como la pera y la manzana es practica común remover el numero excesivo de frutos jóvenes. Aunque se reduce el rendimiento biológico esta práctica se realiza por las siguientes dos razones:

1. Para aumentar el total de frutas óptimas para la venta al aumentar el tamaño de las frutas.
2. Para reducir el fenómeno de la producción bienal y para mantener el mismo nivel de producción año tras año.

En la manzana el raleo químico debe hacerse 30 días después de la floración completa. Los dos compuestos que se utilizan en el raleo químico de la manzana y la pera son naftaleno ácido acético (NAA) a 2-5 ppm en manzana a 7-20 días después de la florecían total y el naftalenacetamida (NAAM) durante el mismo período pero a unas concentraciones mas altas (17-34 ppm) en la pera. Se cree que ambos compuestos NAA y NAAM induce el aborto del embrión o funcionan al mediar en la producción de etileno que sí estimula la abscisión de las frutas.

#### Prevención de la caída de frutas

En muchas ocasiones la frutas maduras de manzana, pera, limón y toronjas se caen previo a la cosecha. Obviamente este fenómeno reduce los rendimientos y puede causar que los agricultores tengan que cosechar antes de tiempo. Ya hemos discutido que las auxinas pueden estimular la abscisión de la fruta. Cuando las frutas ya están por la mitad de desarrollo las auxinas (NAA, 2,4-D, 2,4,5-TP) evitan o demoran la caída de las frutas. En los cítricos el 2,4-D a 25 ppm evita la caída prematura de las frutas y extiende la época de cosecha.

#### Propagación

La auxina que se utiliza para el enraizamiento de esquejes es el AIB, el cual es estable e insensitivo a las enzimas que degradan las auxinas y a demás se translocan con facilidad. Las auxinas estimulan el desarrollo de las raíces al inducir las primordias de raíces las cuales se diferencian de los tejidos del floema, cambium y médula.

#### Acción de herbicidas

El 2,4-D y el picloram ("4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid") son dos herbicidas tipo auxinas. En concentraciones bajos estos causan los mismos efectos que el AIA, mientras que a concentraciones altas son herbicidas. El 2,4-D se utiliza para controlar la malezas de hoja ancha y el picloram para el control de vegetación en terrenos baldíos, ya que tiene una alta actividad y persistencia.

#### GIBERELINAS

##### Aumento en el tamaño de las frutas en uvas

Las giberelinas se utilizan para mejorar y aumentar el tamaño de la frutas en las uvas sin semillas. Se asperjan con 20

ppm de giberelinas justo antes de la floración. Este tratamiento induce el alargamiento del raquis y de este modo se crea un ramillete más suelto y se reduce la susceptibilidad a las enfermedades. Aplicaciones de giberelinas durante la floración resulta en una disminución en el cuaje de frutas y aumenta en el peso por fruta. Generalmente las variedades con semillas no responden a los tratamientos con giberelinas.

#### Estimulación de cuaje de frutas

En cítricos, por ejemplo naranjas mandarinas, el cuaje de fruta es muy pobre. Aplicaciones de giberelinas durante la floración completa aumenta el cuaje de frutas.

#### Modificación de forma

La mezcla de benciladenina y GA<sub>4/7</sub> se conoce como promalina. Este compuesto se utiliza en manzana para controlar la forma de la fruta. Las altas temperaturas durante la floración causan que las frutas de manzana sea muy redondas y no alargadas. La promalina se aplica durante la floración para aumentar la razón altura: diámetro de la fruta. Este tratamiento también resulta en un aumento en el tamaño de la fruta.

La promalina se usa para aumentar la ramificación lateral en árboles de manzana. Se aplica a árboles pequeños ya que estos tienden a tener un crecimiento de un tallo central con pocas ramas laterales.

#### Maduración de frutas

En limón, las giberelinas causan un retraso en la maduración de la fruta. De este modo se puede programar la cosecha cuando existe más demanda para estas frutas.

#### Aumento en rendimiento en la caña de azúcar

La caña de azúcar es muy sensitiva a la reducción de la temperatura promedio diario, situación que ocurre durante los meses de invierno en diferentes regiones del mundo. Las aplicaciones de GA se usa para superar esta reducción de crecimiento que ocurre en los internodos 3-5.

#### Superación de restricciones ambientales

Tratamientos con GA ayudan romper la inactividad de las plantas que no han recibido un período de enfriamiento adecuado para resumir su crecimiento normal.

#### Usos en el fitomejoramiento de las plantas

Las giberelinas pueden controlar la expresión del sexo de las flores de algunas cucurbitáceas, donde tienden a promover el desarrollo de plantas machos.

## ETILENO

### Aumento de hule en Hevea

Se aplica el compuesto "Ethephon" (compuesto que al descomponerse libera etileno) cerca de la región donde esta la incisión y esto causan que aumente la duración del flujo del latex.

### Promoción de abscisión

Ethephon se aplica 10 días antes de la cosecha de la cereza para reducir la fuerza necesaria para remover la fruta por la cosechadora mecánica.

## RETRASADORES DE CRECIMIENTO

Existen un grupo diverso de materiales sintéticos que reducen el alargamiento del tallo y generalmente causan que las hojas desarrollen un color verde oscuro. Estos compuesto inhiben la división celular en la zona sub-apical del meristemo del tallo. Por otro lado, tienen muy poco efecto sobre la producción de hojas o crecimiento de la raíz. Los efectos fisiológicos de estos compuestos pueden ser cancelados por la aplicación de GA. Algunos de estos compuestos son el "ancymidol" , el "paclobutrazol" , el "daminozide" y "chlormequat chloride", algunos de los cuales reducen los niveles naturales de GA en las plantas.

### Controlan el alargamiento del tallo

¿ Cuando se aplican los retrasadores de crecimiento a plantas en macetas estas resultan en plantas más cortos, con tallos más regidos y follaje más verde.

Estos compuestos se utilizan en las siguientes plantas:

Crisantemo

Poinsettias (flor de pascua)

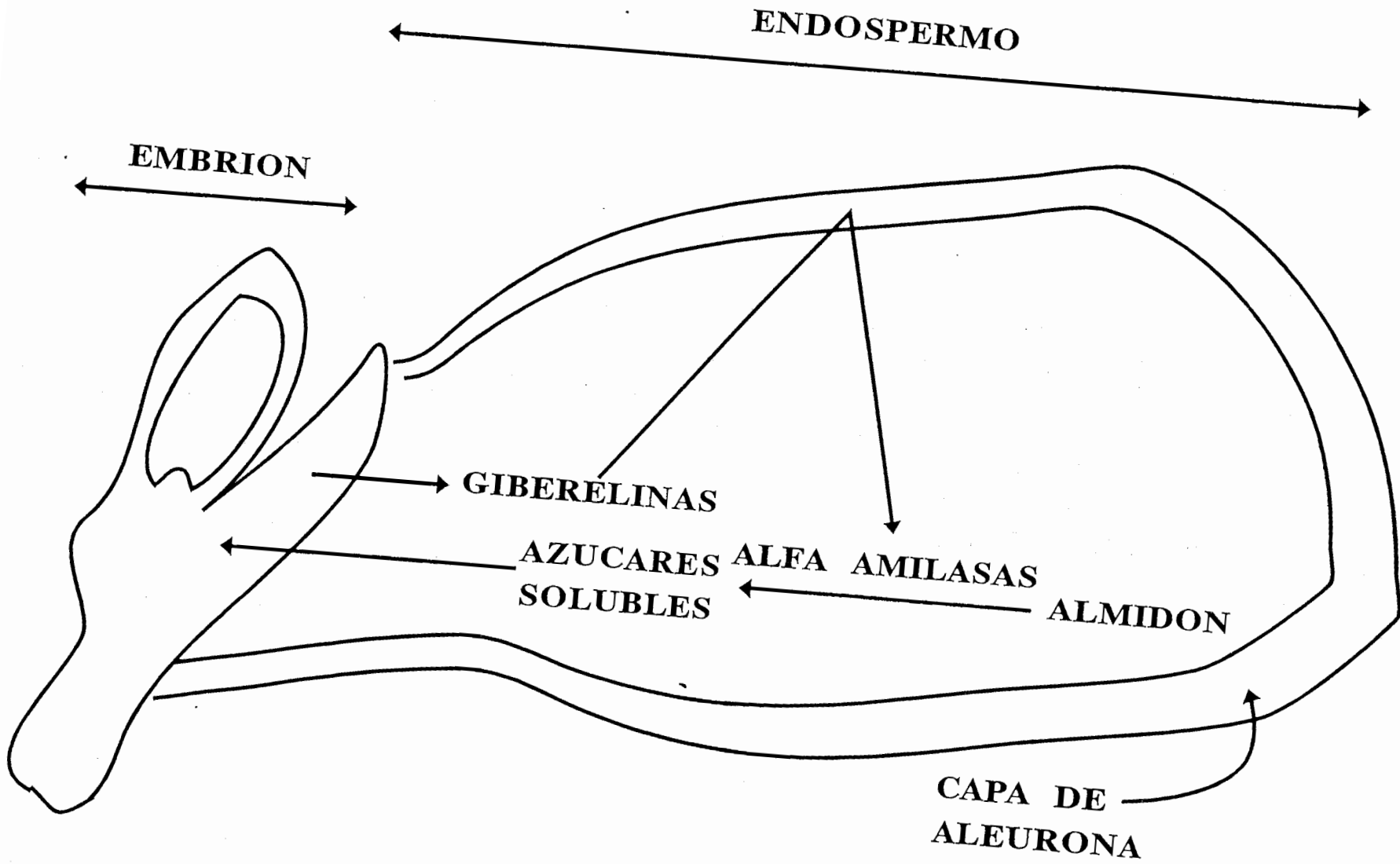
Lirios ("Easter lily")

Algodón

Cereales (para reducir el acame)

Césped (reducción de crecimiento)

manzana y cereza (desarrollo del color de la fruta)



**ENDOSPERMO**

**EMBRION**

**GIBERELINAS**

**AZUCARES ALFA SOLUBLES**

**ALFA AMILASAS**

**ALMIDON**

**CAPA DE ALEURONA**



## XVI. BIOTECNOLOGIA

La biotecnología se puede definir como el conjunto de técnicas que nos permiten modificar los organismos vivos partiendo de plantas enteras, organelos, tejidos, células, protoplastos, cromosomas y genes. Algunas de estas técnicas que se agrupan bajo la sombrilla de la biotecnología son: mapeo del genomio, ADN recombinante, transformación genética utilizando la bacteria Agrobacterium tumefaciens o bombardeo de microproyectiles, fusión de protoplastos, rescate de embriones, cultivo de anteras y micropropagación. Utilizando estas técnicas se han producido plantas con resistencia a enfermedades y plagas, y con tolerancia a herbicidas y sequía.

Durante la última década la compañía Monsanto ha invertido sobre \$300 millones en biotecnología. Hasta el momento esta compañía no ha obtenido ganancia alguna sobre esta inversión. El primer producto biotecnológico que espera comercializar Monsanto, es una hormona de vacas lecheras modificada por la ingeniería genética. Esta hormona, "bovine somatotropin" o BST ha demostrado que aumenta la producción de leche en un 10 a 25 por ciento. Además, Monsanto espera introducir al mercado plantas alteradas genéticamente que muestra resistencia a virus, insectos y su propio herbicida (Round-up). En adición a Monsanto existen sobre 400 compañías norteamericanas que están invirtiendo \$2 billones en investigación y desarrollo de la biotecnología, no solamente en agricultura sino también para usos médicos e industriales. Algunas compañías involucradas en esta faena son American Cyanamid, Dow Chemical, DuPont, Eli Lilly, Upjohn y W.R. Grace.

Los progenitores de la biotecnología fueron los científicos Stanley N. Cohen y Herbert W. Boyer de la Universidad de California en San Francisco. En 1973 estos investigadores lograron aislar fragmentos de un gen de una bacteria e insertarlo a otra bacteria. De este modo crearon un organismo diferente.

### ¿QUE ES LA BIOLOGÍA MOLECULAR?

La biología molecular es aquella rama de las ciencias biológicas que intenta proporcionar una explicación de los fenómenos biológicos en términos de la interacción de moléculas y de sus polímeros. Las ciencias básicas de esta disciplina son: genética, bioquímica y físico-química. Es claro que la biología molecular suministra un recurso elegante, aunque no necesariamente útil, que responde a las preguntas específicas en relación con la naturaleza química y el comportamiento de las moléculas biológicas.

La división de la iniciativa científica entre la investigación aplicada y la básica o los esfuerzos a corto y a largo plazo ha oscurecido hasta cierto grado, el espectro de los objetivos de las diferentes disciplinas. Sin embargo, dentro de este espectro, los biólogos moleculares se consideran por sí mismos como los principales investigadores de problemas de

interés científico intrínseco; mientras que los científicos agrícolas han enfatizado en el mejoramiento de cultivos o procesos determinados. En la medida que las cuestiones particulares en las ciencias agrícolas requieren más que respuestas operacionales, la biología molecular puede aportar una explicación completa. Esto no quiere decir que todas las cuestiones necesitan esta clase de explicación. No obstante, la aclaración de las bases moleculares para varios fenómenos fisiológicos y la enumeración, mapeo y manipulación de los genes relacionados con características fenotípicas importantes deberían proveer las bases para lograr un cultivo y fitomejoramiento más exitoso.

## MICROORGANISMOS IMPORTANTES EN LA BIOTECNOLOGIA

### BACTERIAS

Las bacterias son organismos simples que carecen de un núcleo organizado limitado por una envoltura nuclear. No tienen complejos cromosómicos como los de los eucariota, y no se reproducen sexualmente, aunque a veces se da recombinación genética.

Las bacterias carecen de orgánulos delimitados por membranas, pero tienen otras estructuras que juegan papeles similares. La diversidad metabólica de las bacterias las capacita para degradar sustancias orgánicas de muy diferentes tipos. Por esta razón, las bacterias han sido investigadas como posibles descomponedores de sustancias sintéticas indeseables, como los pesticidas, tintes y derivados del petróleo.

La principal forma de reproducción de las bacterias es asexual; simplemente cada célula aumenta su tamaño y se divide en dos células. En este proceso, llamado fisión, la membrana citoplasmática y la pared celular crecen hacia el interior, hasta acabar dividiendo la célula en dos. Se cree que la molécula de ADN de doble cadena, única y circular, que contiene la información hereditaria de la bacteria, se fija en un punto a la superficie interna de la membrana citoplasmática. Después de su replicación hay dos moléculas circulares idénticas unidas a la membrana citoplasmática.

### Recombinación genética

La recombinación genética en bacterias es el resultado de la transferencia de una porción de la molécula de ADN de una bacteria a otra. Este fragmento de ADN puede actuar simultáneamente con la molécula de ADN de la célula en la que entra produciendo directamente ARN mensajero, o puede incorporarse a la molécula de ADN de la célula receptora. Si se incorpora, la molécula de ADN alterada pasa a las células hijas junto al resto del material hereditario. El proceso de recombinación es el mismo tanto si los fragmentos pasan de una célula a otra por contacto directo (conjugación), como si son

transportados al interior de la célula por un virus (transducción), o si entran en la célula en forma de ADN "desnudo" en solución (transformación).

Prácticamente todas las bacterias contienen pequeños fragmentos circulares de ADN, los plásmidos, además de la gran molécula de ADN circular, el cromosoma bacteriano. Algunos plásmidos pueden integrarse y replicarse con el cromosoma bacteriano. En algunas cepas bacterianas es frecuente la conjugación y la trasmisión de tales fragmentos. Esta recombinación es importante en la dispersión de características como la resistencia a los antibióticos de un tipo de bacterias a otra. La ingeniería genética se basa principalmente en este proceso.

El material genético también puede pasar de una cepa de bacterias a otra mediante un proceso conocido como transducción. En este proceso, los virus bacterianos o bacteriófagos pueden incorporar pequeñas porciones del cromosoma bacteriano en su material genético particular y transportarlo a otras bacterias. Entonces el ADN viral y el ADN bacteriano puede incorporarse a los cromosomas de las nuevas cepas de bacterias huéspedes.

## VIRUS

Un virus está constituido fundamentalmente por un genoma que se autoreplica en el interior de una célula huésped utilizando directamente la maquinaria de la célula para sintetizar las proteínas y los ácidos nucleicos víricos. Los virus llevan a cabo los procesos de biosíntesis en la célula huésped utilizando sus propios ácidos nucleicos para "ordenar" al huésped la producción de nuevas partículas víricas. De esta manera se produce una competencia con el material genético de la célula huésped a la hora de regular las funciones celulares.

Puesto que ningún virus puede crecer o replicarse por sí mismo, los virus no se consideran seres vivos atendiendo a la definición de vida normalmente aceptada. Están constituidos por secuencias altamente organizadas de ácidos nucleicos, ya sean ADN o ARN, de una sola cadena o de dos cadenas, según los diferentes tipos de virus. Todos los virus tienen una cubierta proteica o cápside, la cual encierra al ácido nucleico. Algunos virus tienen también una envoltura rica en lípidos que rodea por fuera a la cápside. La cubierta de proteínas o lipoproteína determina las superficies a las cuales un tipo particular de virus quedará adherido. Además, protegen al ácido nucleico cuando el virus pasa de una célula huésped a otra.

Los virus son muy utilizados en los estudios sobre replicación de ADN, regulación de genes, transcripción, síntesis de ARN y traducción. Los virus son sistemas naturales de transferencia y expresión de genes; de esta manera, se han convertido en herramientas indispensables en la biotecnología moderna como poderosos vectores de genes para bacterias, animales y, más recientemente, para células vegetales.

## Estructura de las partículas víricas

El virus del mosaico del tabaco es una partícula de aproximadamente 300 nanómetros de longitud y 15 nanómetros de ancho con una única molécula de ARN constituida por más de 6000 bases. La cápside está formada por más de 2000 moléculas idénticas de proteína dispuestas siguiendo una simetría helicoidal.

Otros virus grandes y complejos pueden estar formados por varios tipos de moléculas diferentes de ADN o ARN, junto a muchas proteínas distintas. Tales virus pueden llegar a tener hasta 200 genes diferentes. Sin embargo, la mayoría de los virus poseen una estructura relativamente sencilla y tienen tan solo unos pocos genes; por ejemplo, el virus del mosaico del tabaco tiene sólo tres genes.

## Replicación de los virus

Muchos virus se despojan de sus cápsides y, en el caso de que las tengan, de sus envolturas antes de comenzar a replicarse. Cuando el genoma vírico se libera de su cápside y de su envoltura (en el caso de que exista) y se encuentra en el interior de la célula huésped, puede ocurrir una de dos cosas, en el que la combinación huésped-virus sea posible.

1. El virus puede multiplicarse utilizando la maquinaria genética de la célula. La multiplicación del virus tiene tres etapas. En la primera, los ácidos nucleicos del virus hacen que las células huésped produzcan nuevas enzimas víricas. En segundo lugar, se sintetizan los ácidos nucleicos víricos y las proteínas estructurales, cada uno de ellos en las cantidades necesarias. Finalmente estos materiales se ensamblan para dar lugar a nuevas partículas víricas. Generalmente estas fases conducen a la producción de muchas (en ocasiones millares) nuevas partículas de virus en cada célula. Cuando el proceso de multiplicación se ha completado, las nuevas partículas de virus escapan de la célula huésped, lo cual implica normalmente su muerte. Se dice entonces que dicha célula ha sufrido una lisis (del griego lysis, rotura).
2. Los virus pueden fijarse en la célula huésped como una parte estable de su genoma.

## INGENIERÍA GENÉTICA

La ingeniería genética, o técnica del ADN recombinante o manipulación genética, podría definirse, muy ampliamente, del modo siguiente: es la técnica con que se forman artificialmente combinaciones nuevas de material hereditario (ADN, ARN) mediante la inserción de moléculas de ácidos nucleicos -producidos fuera

de la célula- dentro de virus, plásmidos bacterianos u otro vector de ácidos nucleicos; estos vectores incorporan las nuevas moléculas de ácido nucleico dentro de un organismo hospedero, en el cual estas no se hallan presentes en condiciones naturales pero pueden ser replicadas.

Uno de los principales métodos según el cual se mejoraran los cultivos en el futuro consiste en la ingeniería genética. En los últimos años, los biólogos moleculares han aprendido a transferir genes extraños al interior de células vegetales. La hibridación natural, que ocasiona la recombinación del material genético vegetal, desempeña un importante papel en la continuación del proceso evolutivo. De manera similar, el criador de plantas ha utilizado las técnicas de hibridación para recombinar el material genético con objeto de desarrollar plantas de caracteres mejorados. Lo que es innovador en la ingeniería genética es introducir genes individuales en un organismo de manera precisa y simple. Los caracteres de interés son entonces seleccionados directamente, sin precisar el retrocruzamiento y la selección de la descendencia originada, como ocurría anteriormente.

Otra propiedad importante de la ingeniería genética es que las especies implicadas en la transferencia genética no tienen necesariamente que hibridar una con otra. En la reproducción normal ocurría lo contrario; dicho de otro modo, los genes de una especie no podían ser combinados con los genes de otra. La ingeniería genética, por lo tanto, aumenta muchísimo las posibilidades del criador de plantas para mejorar las propiedades beneficiosas de las plantas o para crear nuevas. Por ejemplo, se están haciendo intentos para introducir los genes fijadores de nitrógeno de algunas bacterias a las plantas. Esta transferencia en particular ha resultado ser mucho más difícil que la de otros genes relacionados con el crecimiento, pero el desarrollo de cultivos con la capacidad de fijar nitrógeno sería uno de los mayores logros de la investigación agrícola.

La ingeniería genética se basa en la habilidad para cortar moléculas de ADN en segmentos específicos y recombinarlos para producir nuevas combinaciones. El procedimiento depende de la existencia de las llamados enzimas de restricción, enzimas que rompen la molécula de ADN por lugares con una secuencia nucleotídica específica. Estas secuencias son normalmente de cuatro a seis nucleótidos de longitud y siempre son simétricas. Como consecuencia de ello, los extremos de las cadenas de ADN tienen fragmentos complementarios y, por lo tanto, pueden unirse unos con otros. Cualquiera de los fragmentos producidos por una misma enzima de restricción puede unirse a otros utilizando una enzima llamada ligasa. Esta propiedad hace posible que virtualmente existan infinitas recombinaciones del material genético, ya que la fuente original del ADN no influye en cuanto a si los segmentos se unirán o no. Por ejemplo, si se desease, los fragmentos de ADN procedentes de un pino podrían ser recombinados con otros procedentes de una bacteria del tracto intestinal humano y el resultado obtenido podría ser introducido

en los cromosomas de un tercer organismo no necesariamente relacionado con los anteriores.

A pesar de ello, no siempre se asegura la expresión de los genes manipulados. Además, la mayoría de una característica de una planta puede suponer el empeoramiento de otras; por ejemplo, un determinado proceso, como puede ser la fijación de nitrógeno, puede necesitar mucha energía y ello puede limitar otros procesos importantes, como la producción de azúcar.

Básicamente, hay dos sistemas para introducir genes en el genoma de las plantas: la transferencia directa y la transferencia mediada por bacterias del género Agrobacterium. El primero consiste en la introducción directa de genes empleando técnicas como la microinyección o el bombardeo de partículas de oro con un acelerador de partículas. El segundo utiliza las propiedades biológicas de la bacteria del suelo Agrobacterium sp. para introducir el ADN foráneo.

### Introducción directa de genes

Se considera que la introducción directa de genes es una transformación de las moléculas de ADN dentro de la célula vegetal sin la mediación de los microorganismos. La transformación puede ser mediada por sistemas que transportan las moléculas de ADN hasta la célula. Ejemplo de estos sistemas son los liposomas, la microinyección, y el bombardeo con partículas de oro. Vea la figura de abajo.

La introducción directa de moléculas de ADN exógenas ha hecho posible la transformación de protoplastos. Existe, sin embargo, una gran limitante: deben establecerse sistemas de obtención de protoplastos y de regeneración de plantas a partir de ellos. La falta de estos sistemas es especialmente notoria en los cereales; solamente en el arroz existe un sistema de regeneración a partir de protoplastos. Como solución a esta limitante, se desarrolló la inyección directa de moléculas de ADN en los retoños florales o la microinyección de moléculas de ADN en embriones, ya que se pueden regenerar plantas a partir de ellos.

Desde 1973, la técnica de insertar fragmentos de ADN extraño en células bacterianas utilizando un virus o un plásmido como elemento introductor se ha convertido en una rutina. Si las bacterias se insertan distintos genes, sean humanos o no, por ejemplo, que codifican una proteína deseada, se puede obtener relativamente a bajo precio y en grandes cantidades (como es el caso de la insulina y muchas sustancias de gran importancia comercial).

El insertar genes extraños en plantas ha sido más difícil, ya que no presentan demasiados plásmidos asociados a virus que puedan actuar como agentes introductores de los bloques de material genético. Un método según el cual pueden realizar estas transferencias se basa en el uso del plásmido bacteriano Ti, asociado a la bacteria productora de la agalla de corona Agrobacterium tumefaciens. Cuando esta bacteria infecta a las

plantas, el plásmido Ti causa el desarrollo de partes engrosadas denominadas tumores (división celular excesiva) en agalla de corona. Cada plásmido Ti consta de una molécula de ADN circular y cerrada de unos 100 genes. Cuando los plásmidos se incorporan al ADN de la planta, en primer lugar estimulan al vegetal a producir grandes cantidades de lo que aparentan ser fitohormonas normales, pero que están relacionadas con la formación del tumor. Otros genes del plásmido luego inducen a la síntesis de unas sustancias derivadas de aminoácidos que reciben el nombre de opinas. Las opinas son utilizadas por la bacteria que introdujo los plásmidos en primera instancia como fuente de alimento.

Si incorporamos a un plásmido Ti determinado genes, asociados con propiedades que deseamos introducir en una planta dada, podemos incorporarlos a la planta mediante la infección con la bacteria productora de agallas de corona. Utilizando este método, se han incorporado en plantas diversos genes de levaduras, se han transferido genes de resistencia a antibióticos de petunias a la planta del tabaco. Todavía no está claro si Agrobacterium tumefaciens es útil para infectar monocotiledóneas; se presentó un indicio en 1984 según el cual esto se podría realizar sin originar los tumores característicos. Debido a que muchos de nuestros cultivos más importantes son plantas monocotiledóneas -cereales, bananeros, caña de azúcar, cocos y palmeras- la cuestión es de gran importancia económica. Es necesario encontrar otros métodos para transferir material genético entre vegetales, posiblemente por medio del uso de otros plásmidos y virus, y de hecho esto constituye en la actualidad uno de los objetivos más importantes de numerosos laboratorios de investigación.

Normalmente se intenta incorporar genes a plantas con objeto de mejorar su resistencia a enfermedades, al frío, a plagas y también para incrementar su productividad. Las plantas que se producen siguiendo estos métodos requieren menor cantidad de pesticidas, fungicidas y fertilizantes. Un serio obstáculo para tales intentos radica en el comportamiento incompleto de la base genética, a menudo muy compleja, de las propiedades de las plantas que pretendemos mejorar mediante la ingeniería genética, como es el caso de la tolerancia a la aridez y a la salinidad. Se estima que como promedio una planta contiene unos 20,000 genes distintos, cada uno de los cuales puede estar presente en unos 5 millones de copias en una única célula: determinar qué genes están implicados en la productividad agrícola y en qué combinaciones es una tarea exorbitante.

## DETECCIÓN DE PATOGENOS

Los virus son entes muy pequeños que se multiplican sólo en célula viva (como parásitos intracelulares) y tienen la habilidad de causar enfermedades.

Los virus son parásitos obligados por lo cual crecen ni se multiplican en medios artificiales dependiendo para ello de las células del hospedero. La razón es que carecen de metabolismo

propio y en consecuencia tienen que emplear el aparato bioquímico de las células para tal fin.

Los virus están compuestos de ARN o ADN y proteína. Estos no se dividen y no producen estructuras reproductivas especializadas como esporas, sino que tienen la facultad de transformar los ácidos nucleicos del hospedero en copias exactas de sus de ellos mismos, es decir que se multiplican induciendo a las células hospederas a formar más virus, alterando su metabolismo y haciendo que desarrollen sustancias anormales y condiciones perjudiciales para las funciones y vida de las células del organismo.

Cuando una enfermedad en una planta es causada por un virus, las partículas individuales no pueden ser vistas con un microscopio de luz, aunque ciertos virus producen cuerpos de inclusión o cristales que pueden verse en la células infectadas por ellos.

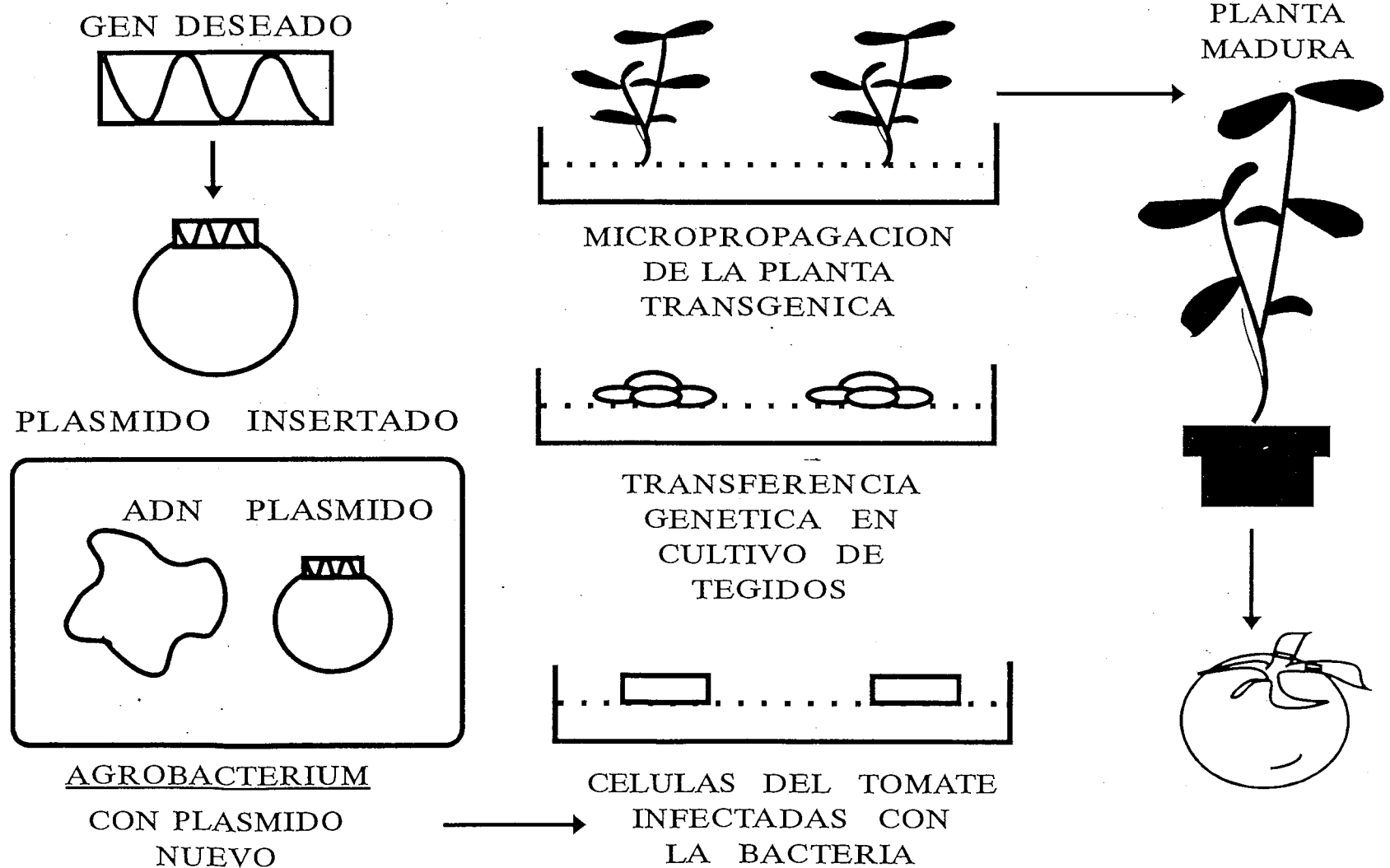
Muchos síntomas causadas por virus se parecen a los causados por mutaciones, deficiencias o toxicidades nutricionales, secreciones de insectos, patógenos y otros factores. Por lo tanto, la determinación de que ciertos síntomas en las plantas son causados por virus involucra la eliminación de cualquier otra posible causa de la enfermedad. La transmisión de un virus a plantas sanas es a través de injertos, frotamiento de las hojas de una planta sana con savia de una planta enferma, insectos y plantas parasíticas (Cuscuta sp.).

#### PRUEBAS SEROLOGICAS

Los organismos vivos reaccionan de diferentes maneras a la presencia de cuerpos extraños (antígenos) en su interior. En animales de sangre caliente la inoculación de bacterias o virus induce al organismo a producir anticuerpos que reaccionan específicamente contra dicho antígeno. Estos anticuerpos se encuentra en el suero sanguíneo y pueden ser aislados y purificados mediante técnicas de centrifugación y cristalización. Al ser colocados en contacto con el antígeno en un medio artificial lo atacan y la reacción puede expresarse de forma precipitación o formación de una franja de exclusión. Al igual que los virus los hongos pueden ser identificados mediante reacciones bioquímicas en las cuales un anticuerpo reconoce alguna proteína específica que es producida por el género de hongo a identificar.

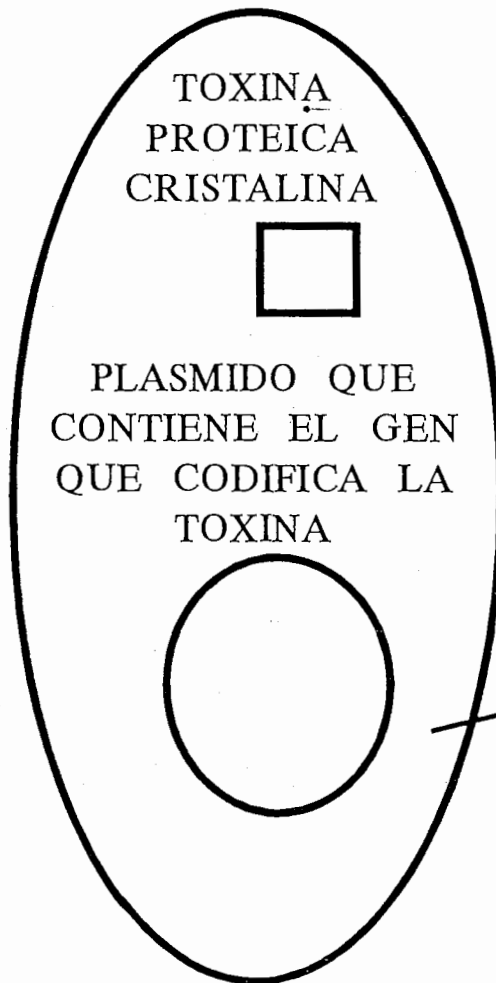


# PROCESO DE TRANSFERENCIA DE GENES



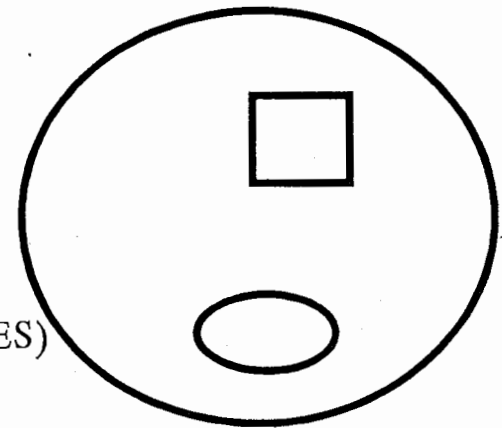
# INTRODUCCION DE UN GEN EN BACTERIAS EXOGENAS Y ENDOGENAS

## BACILLUS THURINGIENSIS

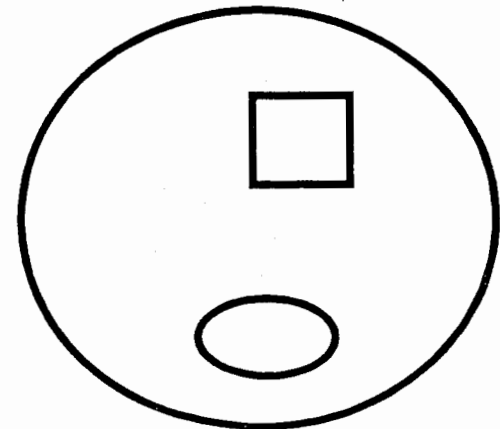


GEN (SECUENCIA DE BASES)  
SE INTRODUCE EN  
EL PLASMIDO  
DE LAS OTRAS  
BACTERIAS

## PSEUDOMONAS FLUORESCENS

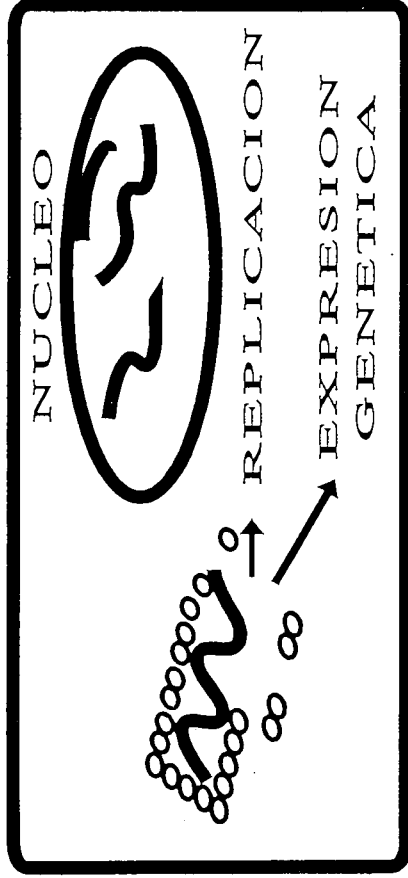


## CLAVIBACTER SP.

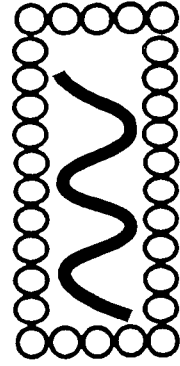


PLANTA TRANSGENICA RESISTENTE A VIRUS

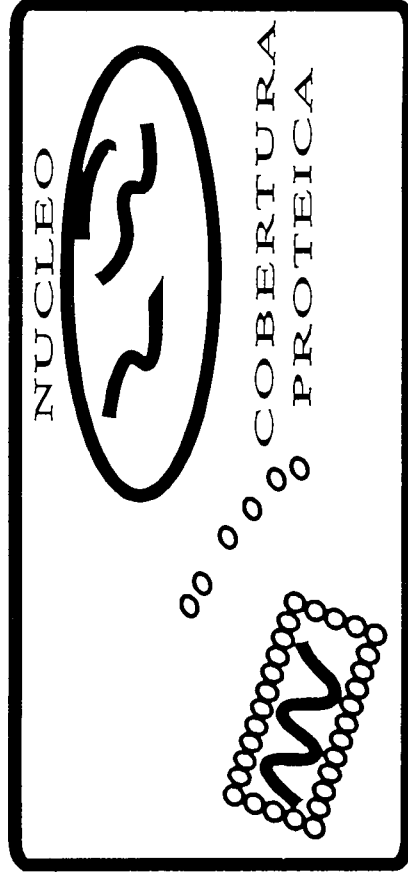
CELULA



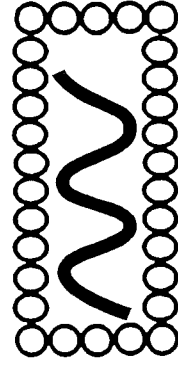
A) VIRUS



CELULA



B) VIRUS



SE BLOQUEA LA  
EXPRESION GENETICA  
DEL VIRUS