

Mecanismos químicos de defensa en las plantas

Los vegetales poseen mecanismos de defensa que reflejen una gran diversidad bioquímica, resultado de interacciones complejas

Jorge M. Vivanco, Eric Cosío, Víctor M. Loyola-Vargas y Héctor E. Flores

Las plantas, organismos sésiles, están obligadas a discriminar entre los diferentes retos que les plantea su entorno y responder a ellos. Estas respuestas a su ambiente biótico y abiótico les permiten la mejor distribución de sus recursos para crecer, reproducirse y defenderse. No debe, pues, sorprendernos que gran parte de las reacciones de defensa se reflejen en una diversidad bioquímica que tiene muy pocos paralelos con otros grupos de organismos. De hecho, el repertorio bioquímico de las plantas es único.

La enorme diversidad fitoquímica y el largo tiempo de evolución de este metabolismo han resultado en interacciones de complejidad creciente. En el caso de las interacciones entre plantas e insectos, por ejemplo, ciertos compuestos con estructuras muy similares pueden ejercer actividades muy disímiles, desde insecticidas hasta repelentes o incluso atrayentes. Tamaña variedad de respuestas, resultado de una compleja coevolución, no sólo resulta fascinante desde el punto de vista biológico, sino que también acarrea consecuencias económicas importantes.

La interacción con organismos microbianos, herbívoros y otras especies de plantas puede ser de carácter positivo, negativo o neutral. Depende, en cada caso, de una serie de vinculaciones complejas, sobre la mayoría de las cuales conocemos muy poco. Haremos aquí hincapié en las interacciones de carácter negativo, casi siempre asociadas a la supervivencia ante el ataque de predadores, parásitos o patógenos; comportan un marco de competencia interespecífica.

Aunque los mecanismos químicos involucrados en estos tres tipos de interacciones pueden ser de naturaleza similar, para su mejor comprensión las abordaremos por separado.

Interacciones entre plantas y microorganismos

La propuesta de una función defensiva para los compuestos fitoquímicos se avanzó hace un siglo. En

1905, Marshall Ward postuló que los “anticuerpos” y las toxinas producidas por la planta desempeñaban una función importante para frenar el proceso infeccioso. Estos compuestos defensivos podían encontrarse, preformados, antes de la infección o podían sintetizarse en respuesta a la misma y ser, por tanto, inducibles o subsiguientes a la infección.

En 1941, Müller y Börger refinaron la concepción de Ward. Bautizaron con el nombre de fitoalexinas a los compuestos químicos sintetizados por la planta en respuesta a una invasión microbiana. La primera fitoalexina fue aislada y caracterizada en 1960 por Cruickshank y Perrin. Al compuesto aislado, un isoflavonoide pterocarpano, se le denominó pisatina; se había aislado a partir de las vainas de guisante (*Pisum sativum*).

La investigación ulterior ha puesto de manifiesto la amplia diversidad de la naturaleza química de las fitoalexinas. Cubre prácticamente todo el espectro químico de los productos naturales que hallamos en los vegetales.

Existe un extenso repertorio de “metabolitos secundarios”, presentes en concentraciones variables, en todos los tejidos vegetales adultos, cuya función primordial parece ser la defensa contra invasiones microbianas. A diferencia de las fitoalexinas, estos compuestos se caracterizan por su estado permanente. Tienen por misión servir de barrera inicial a la propagación de bacterias u hongos dentro de los tejidos de la planta. Pueden, pues, ejercer una presión selectiva sobre los patógenos potenciales; éstos, andando el tiempo, desarrollan, por mutación, mecanismos de resistencia, y perpetúan así el ciclo de cambio por mutación en patógeno y hospedador. A ese fenómeno se debe, en parte, la enorme diversidad química de los productos naturales derivados de plantas.

La función primordial de muchos de tales metabolitos secundarios no es necesariamente antibacteriana o antifúngica. Algunos inhiben la germinación de esporas. Varía también su localización en los tejidos. La



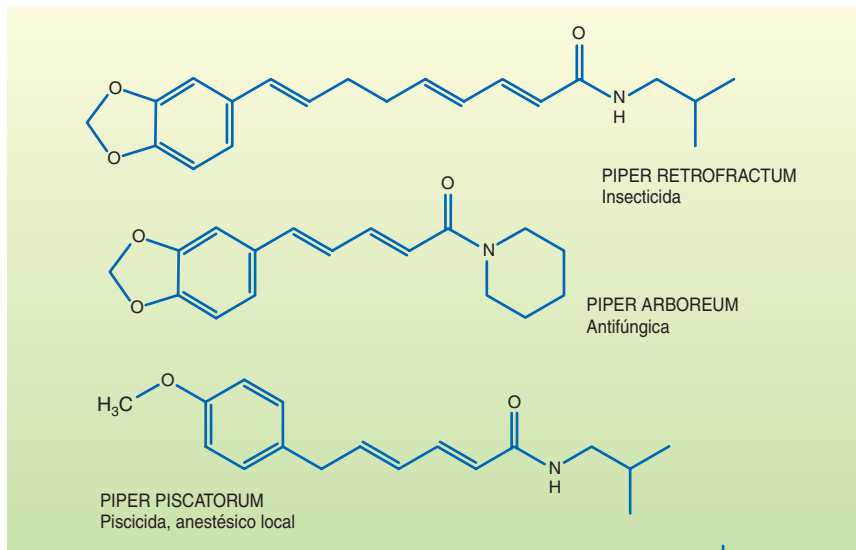
1. Ejemplar de Piperáceas (*arriba*). Compuestos producidos por plantas Piperáceas y su actividad biológica (*abajo*).

ubicación de los compuestos anti-patógenos difiere de la observada en los compuestos antiherbívoros o alelopáticos.

Los compuestos anti-patógenos se alojan principalmente en el exterior de los tejidos y órganos o en el interior de las vacuolas. Los compuestos ubicados en el exterior se hallan asociados por enlaces covalentes o disueltos en una matriz, tal como la pared celular o las cutículas que recubren el exterior de los órganos vegetales. Las agliconas de muchos flavonoides aparecen depositadas, incluso en forma cristalina, en el exterior de las hojas.

Los compuestos alojados en las vacuolas suelen establecer conjugados con carbohidratos o aminoácidos. Su forma activa, la aglicona hidrofóbica, es liberada por hidrólisis enzimática cuando el contenido vacuolar se vacía por la destrucción del tejido durante el proceso infeccioso.

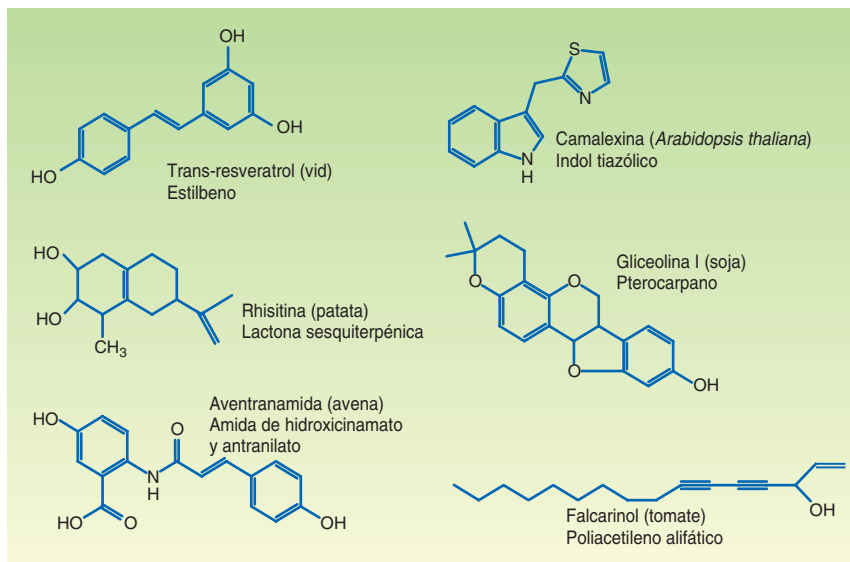
Las defensas fitoquímicas inducibles y las constitutivas se han ve-



nido entrelazando en el curso de la evolución. Se hallan, pues, sujetas a presiones selectivas similares. A pesar de las innumerables clases de productos naturales que una especie vegetal es capaz de sintetizar y acumular, no son muchos los que

sirven como defensas químicas inducibles.

Estos patrones de actividad biológica siguen relaciones taxonómicas. Las distintas familias vegetales poseen perfiles químicos característicos de fitoalexinas que sugieren la



2. Las fitoalexinas son de naturaleza química muy heterogénea.

existencia de mecanismos de activación génica originados a partir de un antepasado común. Uno de los ejemplos típicos de esta relación nos lo ofrecen las fabáceas (leguminosas, familia del fréjol), en las que un gran número de especies sintetizan fitoalexinas de tipo isoflavonoide; otro, las solanáceas (la familia de la patata y el tomate), donde las fitoalexinas típicas son sesquiterpenoides.

La existencia de excepciones en esos y otros casos avala la hipótesis según la cual las mutaciones pos-

teriores promovieron la activación de genes de vías biosintéticas alternativas que mostraban una ventaja evolutiva. Abundan las pruebas sobre tales puntos de ruptura en los procesos coevolutivos entre patógenos y sus hospedantes vegetales. Así, dentro de un grupo bastante homogéneo de leguminosas cultivadas que sintetizan fitoalexinas isoflavonoides, las habas fabrican fitoalexinas poliacetilénicas (wyerona). La aparición, por mutación, de nuevas fitoalexinas constituye una estrategia para levantar

un nuevo muro entre la planta y los fitopatógenos ya adaptados a sobrevivir al arsenal químico que existía con anterioridad.

A través de la ingeniería metabólica podría hoy lograrse un resultado similar. En un futuro próximo, podrían introducirse genes que codifican la síntesis de fitoalexinas novedosas. Rüdiger Hain y su grupo iniciaron en 1993 esa línea de trabajo, en el marco de una colaboración entre la empresa Bayer y varias universidades alemanas. Insertaron el gen de la estilbeno sintasa, proveniente de la vid, en tabaco transgénico. Adquirió éste una mayor resistencia a la infección por el hongo *Botrytis cinerea*.

En experimentos más recientes, desarrollados en el laboratorio de Brian McGonigle, de la compañía Du Pont, se logró la síntesis constitutiva de glucósidos del isoflavonoide daidzeína, un miembro de las fitoalexinas del tipo pterocarpano de leguminosas, en células en cultivo de maíz, una monocotiledónea. El gen introducido, de la enzima isoflavona sintasa, provenía de la soja, una dicotiledónea.

Lo propio y lo ajeno

Ante la invasión de tejidos vegetales por un microorganismo foráneo, la respuesta defensiva inducible más temprana es la muerte celular controlada. Esta “respuesta hipersensible” de las células vegetales ocurre en aproximadamente 24 horas después que la planta percibe un patógeno potencial. Se trata de un fenómeno conocido desde hace varios decenios. Comparte características generales con la apoptosis, o muerte celular programada. El objetivo de esta apoptosis en la zona en la que se ha detectado la penetración de un microorganismo patogénico es el de aislar al invasor.

En una suerte de equivalente biológico a una estrategia de “tierra quemada”, el fenómeno consiste en retirar los nutrientes al atacante, aislar el área por medio del refuerzo mecánico de las paredes celulares de células circundantes y secretar fitoalexinas en la zona aislada. Estos mecanismos resultan eficaces en el caso de fitopatógenos que no son necrotróficos, es decir, aquellos cuyas toxinas propias provocan la



3. *Catharanthus roseus*, que produce alcaloides bisindólicos en sus hojas usados para combatir el cáncer.

muerte celular, secretan enzimas digestivas que permiten al invasor aprovechar los nutrientes liberados del tejido muerto o producen ambos efectos.

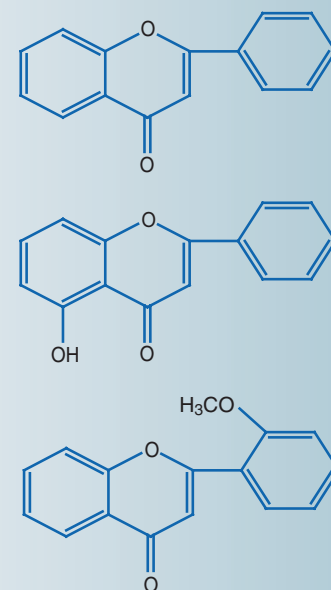
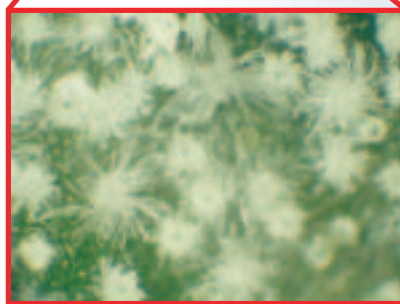
Los mecanismos de defensa inducibles requieren sistemas de percepción de microorganismos invasores que permitan activar los genes implicados en la respuesta defensiva. Lo mismo que en nuestro sistema inmunitario, este sistema de percepción debe hallarse capacitado para distinguir lo propio de lo ajeno. Tales equivalentes vegetales a los antígenos del sistema inmunitario recibieron el nombre de “inductores”.

El primer inductor caracterizado en plantas fue una proteína de bajo peso molecular, monilicolina A, aislada del hongo *Monilinia fructicola* por Cruickshank y Perrin en 1968. Desde entonces se han identificado numerosos inductores de naturaleza química diversa, con un denominador común: causan, de manera específica, la inducción de genes implicados en reacciones de defensa.

No hemos de olvidar, ciertamente, que las plantas carecen de sistemas de inmunidad celular y humoral propios de células u organismos animales; carecen también de los sistemas circulatorios que los harían posibles. Ahora bien, de ahí a concluir que los animales y las plantas poseen estrategias defensivas distintas media un abismo. Sea por procesos evolutivos de un antepasado común, sea por evolución convergente, plantas y animales parecen poseer mecanismos similares de “inmunidad intrínseca”, es decir, la primera línea de reconocimiento de lo ajeno al organismo.

Este mecanismo de defensa corresponde al que en comienzo se llamó, en las plantas, resistencia antihuésped (“non-host resistance”). Se trata de una respuesta defensiva de tipo general contra microorganismos que no son patógenos específicos de la planta en cuestión. A estos mecanismos intrínsecos hemos de añadir los de “inmunidad adaptativa” en animales o los de “resistencia de gen por gen” en los vegetales.

Los sistemas de inmunidad intrínseca no se ordenan al reconocimiento específico de patógenos del orga-



Flavonas secretadas por los tricomas de *Primula auricula*

4. Exudados foliares compuestos de flavonas disueltas en una matriz de terpenoides recubren la superficie de las hojas de *Primula auricula* y representan una estrategia defensiva de tipo constitutivo bastante común. Las flavonas son segregadas por los tricomas glandulares de la superficie de las hojas.

nismo, que poseen estrategias para poder evitar ser detectados por el organismo hospedante, sino a la percepción de factores cuya naturaleza química indica la presencia de microorganismos potencialmente nocivos por mecanismos oportunistas. Estos factores, que representan la mayoría de los inductores aislados hasta el momento, pueden ser polisacáridos, proteínas o peptidoglucanos, localizados extracelularmente o en la superficie del hospedante; difieren poco entre grupos de patógenos.

En la terminología actual, los inductores se llamarían PAMP (de las siglas en inglés de “patrones moleculares asociados a patógenos”). Los PAMP se unen a receptores de reconocimiento de patrones (PRR), que operan en la transducción de la señal y en la activación de genes de la célula vegetal comprometidos en las tareas de defensa.

Esta síntesis de las teorías de mecanismos defensivos esenciales en organismos multicelulares nos ha permitido contemplar el campo de las defensas inducibles desde una perspectiva unificada.

Respuestas locales y sistémicas

La respuesta de defensa se manifiesta en dos niveles. Ambos se inician, directa o indirectamente, con la percepción de un PAMP por un PRR (o el producto de un gen específico de un patógeno y su receptor correspondiente en la planta en las interacciones del tipo gen-gen).

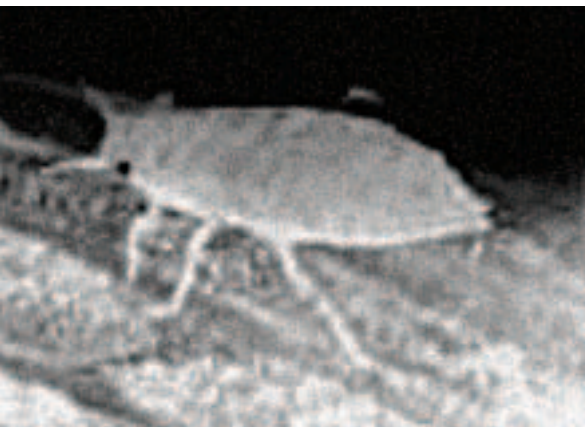
El primer nivel de respuesta es local, implica la síntesis de fitoalexinas y puede o no incorporar el elemento apoptótico de “respuesta hipersensible”. Los efectos posteriores son sistémicos, se manifiestan a distancia y vienen instados por la señalización secundaria producida por las células apoptóticas o células que han activado genes defensivos.

Las respuestas secundarias preparan a tejidos y órganos para defenderse de un proceso infeccioso. Tales reacciones comprenden una elevación de los niveles de toxinas defensivas constitutivas, de receptores de patógenos y de reforzamiento estructural de paredes celulares en tejidos. El proceso determina un cambio substancial en el perfil metabólico de las células activa-

das, con su repercusión consiguiente en la menor productividad de la planta.

Cuando están dirigidas contra patógenos, ese tipo de respuestas constituye lo que se ha dado en llamar “resistencia sistémica adquirida” (SAR) o “resistencia sistémica inducida” (ISR). Pese a las pruebas iniciales obtenidas por el grupo de Pieterse, de la Universidad de Utrecht, que distinguía estos dos fenómenos por sus señales químicas, se les tiende a usar aún de manera intercambiable. (Se debate hoy si “cebar” artificialmente a las plantas resulta más rentable que aplicar plaguicidas a los cultivos.)

La señalización sistémica secundaria se caracteriza por su complejidad. Intervienen el metabolismo secundario y el patrón bioquímico de los lípidos de membrana. A ese nivel, la señalización, de índole preferentemente general, se comparte entre las respuestas defensivas ante la agresión de microorganismos y ante herbívoros.



5. Fotografía del áfido *Diuraphis noxia* caminando sobre las raíces de *Arabidopsis thaliana*.

Todas las vías de la señalización identificadas contienen elementos volátiles. Al parecer, cumplen éstos una función de transmisión de la información en el seno de la propia planta y entre plantas distintas. Los tres elementos principales abordados han sido, en orden cronológico, etileno, ácido salicílico y su éster metílico y el ácido jasmónico y su éster metílico. Este último forma parte de un sistema extenso de mensajeros intracelulares e intercelula-

res, incluido el metabolismo de lípidos de membrana; dentro del sistema se siguen identificando nuevas señales moduladoras.

El etileno es la única hormona volátil específica de las plantas. Se descubrió en los albores de la fisiología vegetal, junto con las auxinas (derivados del triptófano). Su carácter de mensajero en tareas defensivas se halló, sin embargo, en fecha muy reciente. La emisión de etileno por tejidos vegetales dañados permite la activación sistémica de genes defensivos en tejidos sanos distantes de la zona dañada o de plantas alejadas que podrían estar expuestas al mismo agente invasor o herbívoro.

Bart Geraats, del laboratorio de Kees van Loon en la Universidad de Utrecht, ha obtenido pruebas de la participación decisiva del etileno en la resistencia contra patógenos. Trabajando con plantas de tabaco insensibles al etileno, mostraron éstas una susceptibilidad al ataque de patógenos muy alta en comparación con fenotipos silvestres. Más aún, sólo podían cultivarse en condiciones asépticas. Y lo que reviste mayor interés, la aplicación de activadores químicos sintéticos de SAR, tales como el benzotiadiazol (BTH), que inducen esta resistencia adquirida, no incrementaba la resistencia en este genotipo insensible al etileno.

Otro mensajero volátil es el éster metílico del ácido salicílico (un precursor de la aspirina). La inducción de la producción de esta señal sigue un mecanismo similar al del etileno. La emisión del éster sirve, además, como señal para cierto tipo de depredadores de insectos herbívoros. Mediante esa estrategia fascinante, la planta recluta ayuda externa y, al propio tiempo, revela a otras plantas la presencia de un patógeno o un predador. El metil salicilato es también un compuesto de funcionalidad versátil. Además de agente de señalización, participa en interacciones alelopáticas.

Tal vez la vía de señalización más compleja conocida entre las plantas corresponda a la tendida por lipasas y lipoxigenasas en las membranas celulares. La oxidación y degradación controlada de ácidos grasos insaturados de 18 carbonos

de longitud de cadena inicia la ruta de los octadecanoides, u oxilipinas, que tiene una serie de variantes. Entre éstas, el ácido jasmónico, cuyo éster metílico es un componente frecuente del aroma de algunas flores. (Se usa en perfumería.)

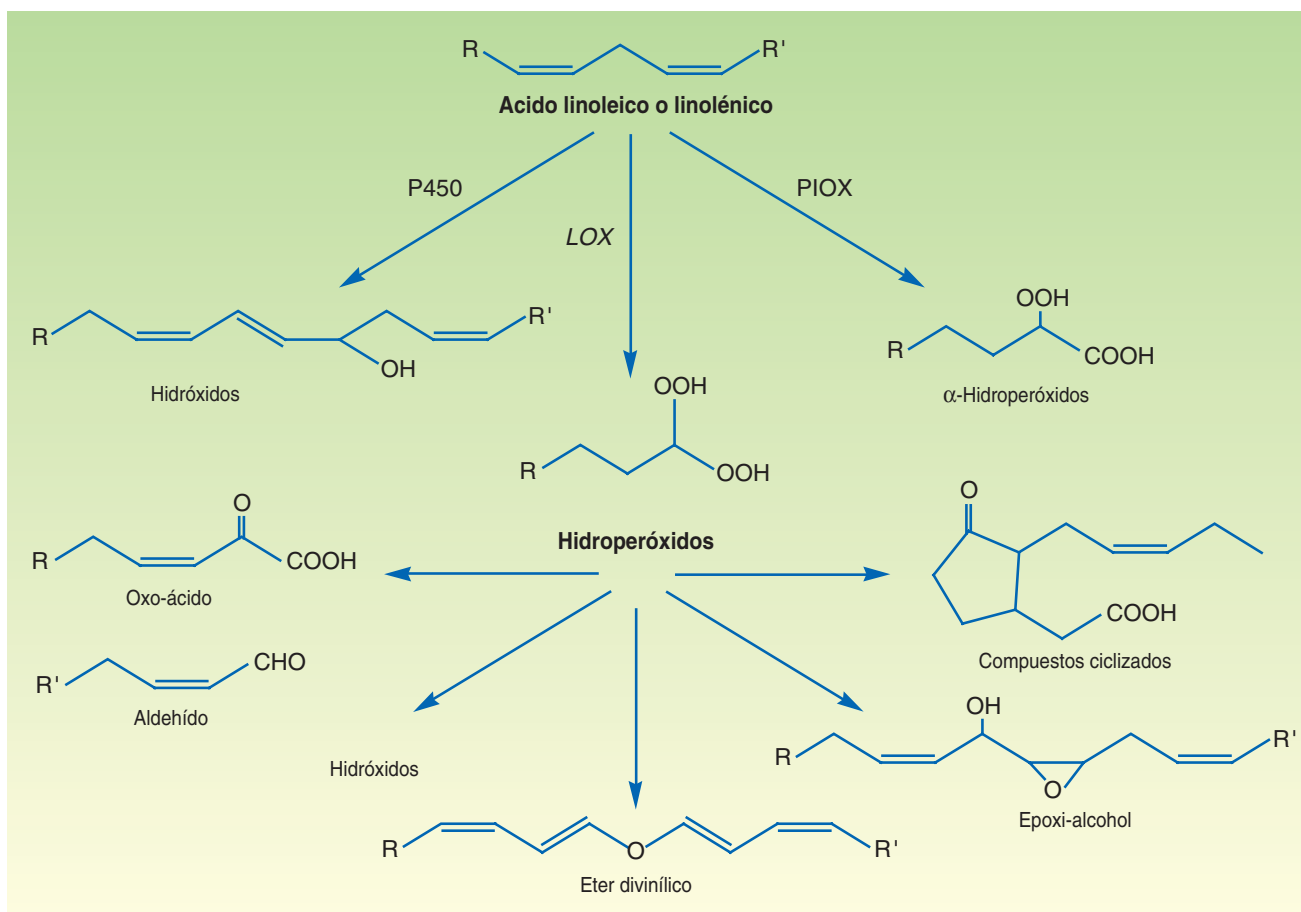
La función del metiljasmonato en la inducción de genes relacionados con la defensa fue descubierta a finales de los años ochenta por Clarence Ryan y Edward Farmer, entonces en la Universidad de Washington. Su identificación permitió la progresiva elucidación de una compleja vía de señales que comprende, aparte del jasmonato, una variedad de aldehídos volátiles, derivados de ácidos grasos por peroxidación y escisión de la cadena alifática y llamados “volátiles C6”, componente primario de la emisión. De manera similar al ácido salicílico, estos compuestos cumplen una función preponderante en las interacciones no sólo con microorganismos, sino también con herbívoros.

Interacciones entre planta e insecto

Para percibir la presencia de insectos herbívoros, las plantas se valen de las secreciones orales del artrópodo. Entre las defensas vegetales directas inducidas por los herbívoros destaca la producción de metabolitos secundarios tóxicos o repelentes y de moléculas volátiles. Estas desempeñan también un importante papel en la defensa indirecta de la planta.

Algunos compuestos volátiles parecen ser comunes a muchas especies; encontramos entre ellos aldehídos, alcoholes, ésteres y terpenoides. Otros compuestos fitoquímicos tienden a ser, por contra, específicos de cada especie. Los hay que sirven para atraer depredadores y parásitos que destruyan a los herbívoros agresores; en otras palabras, ciertas especies vegetales reclaman la ayuda de otros artrópodos.

En algunos casos más complejos, la porción de ácido graso de ciertos compuestos, como la volicitina, sufre una modificación en el intestino de los insectos, que termina en la emisión de compuestos volátiles; éstos atraen parásitos del insecto y, por tanto, defienden a la planta.



6. Biosíntesis de oxilipinas.

Las plantas dañadas emiten diferentes mezclas de compuestos volátiles específicas del herbívoro. (Las avispas parasitarias, por ejemplo, pueden distinguir entre los componentes volátiles de la mezcla.) No sólo la actividad herbívora de los insectos provoca la liberación de atrayentes para parasitar a los depredadores, sino que también la oviposición induce dicha liberación. La liberación de sustancias volátiles por las plantas reduce la herbivoría hasta en un 90 %.

Los flavonoides modulan la ingestión y el desarrollo de la oviposición en los insectos. La enzima polifenoloxidasas cataliza la oxidación de metabolitos secundarios fenólicos, resultando en quinonas sumamente reactivas, que se polimerizan en una goma que atrapa a los insectos o reduce la calidad nutricional de las proteínas. El ataque por insectos induce, asimismo, la síntesis de proteasas de cisteína en maíz.

La identificación de mecanismos de respuesta hipersensible contra in-

sectos en varias familias de plantas respalda la hipótesis que admite una amplia distribución de tales mecanismos de defensa entre los vegetales. Muchos metabolitos secundarios podrían resultar tóxicos para los herbívoros no adaptados y obligar a los adaptados a invertir una gran cantidad de recursos en su detoxificación.

¿Cómo distinguen las plantas entre mordidas y heridas?

Los insectos herbívoros producen inevitablemente una herida en la planta hospedante. Por eso, las plantas despliegan sus mecanismos de respuesta cuando entran en contacto con los insectos.

Algunos resultados sugieren que las vías de transducción de señales responden ante los insectos de manera distinta de como operan ante un estrés mecánico. La mayoría de los insectos herbívoros causan un grave daño a los tejidos vegetales de los que se alimentan. Pero muchos insectos del orden Homoptera

se limitan a succionar el contenido vascular; para ello, insertan un estilete, circunscribiendo así la agresión celular y minimizando la inducción de la respuesta de herida.

Los insectos agresores activan tanto las defensas locales como sistémicas, mediante vías de señalización en las que toman parte la sistemina, el jasmonato, el ácido galacturónico y el peróxido de hidrógeno. Entre los componentes claves de la respuesta inducida se numeran los genes del estrés oxidativo, señales dependientes de calcio y mecanismos relacionados con la patogenicidad.

La sistemina es un mensajero químico implicado en la transducción de señales instada por la mordida de un insecto en la planta. Induce una cascada de señales basada en oxilipinas, que involucra la producción de jasmonato; este metabolito lidera el sistema de defensa contra insectos herbívoros, que incluye la inducción de inhibidores de proteasas, compuestos fenólicos y polifenoloxidasas.



7. *Datura stramonium*, que produce alcaloides derivados del tropano en sus raíces.

En la respuesta sistémica adquirida interviene la acción de la fenilalanina amonioliasa. Esta enzima cataliza el primer paso en la biosíntesis de los fenilpropanoides y la producción de ácido salicílico (un derivado de esta vía), el cual regula los niveles de metabolitos laterales de la vía de los fenilpropanoides, tales como el ácido clorogénico. A su vez, los productos laterales modifican el sabor y la disponibilidad de la planta para los insectos.

Existe una estrecha relación entre los niveles de ácido jasmónico y los de ácido salicílico. Según parece, los niveles elevados de salicilato inhiben la síntesis de ácido jasmónico y la capacidad de la planta para responder a las señales provenientes de una herida. Pero el ácido jasmónico bloquea la capacidad del ácido salicílico para producir proteínas inducidas por patógenos.

En respuesta a la herbivoría se genera una acumulación de transcritos distinta de la formada ante el daño mecánico. El ácido jasmónico desempeña un papel central en la acumulación de transcritos en plantas expuestas a herbívoros. Un estudio de microhileras en *Arabidopsis thaliana* mostró que más de 700 ARNm son afectados durante la respuesta a los herbívoros. En *Nicotiana attenuata*, alrededor de

500 ARNm están involucrados en la respuesta a los insectos. Mediante la técnica de despliegue diferencial y la reacción en cadena de la polimerasa, se ha determinado que la agresión de *Manduca sexta* sobre *N. attenuata* provoca la respuesta de más de 500 genes.

Inhibidores de proteasas

Los inhibidores de proteasas fabricados por las plantas son pequeñas proteínas que contribuyen a la defensa contra insectos. Al bloquear la síntesis de proteasas intestinales, frenan el crecimiento y provocan la muerte por ayuno. Los inhibidores de proteasas bloquean las proteasas de serina, cisteína y aspartato, así como a las metalocarboxipeptidasas. Estos inhibidores se encuentran principalmente en los granos y tejidos de reserva de las plantas; alcanzan concentraciones bastante altas (5-15 % de la proteína total).

En respuesta a las señales desencadenadas durante la producción de una herida, los inhibidores de proteasas no sólo se sintetizan localmente, sino también a distancia. Las señales que induce esta síntesis incluyen algunos oligosacáridos, señales eléctricas, ácido abscísico y sistemina, un pequeño péptido de 18 aminoácidos. La acumulación sistémica de inhibidores

de proteasas en las partes no heridas decae con la edad; no se observa en plantas maduras. Por ello, se ha sugerido que la función de estos péptidos en los sistemas de defensa podría estar restringida a una ventana de desarrollo bastante estrecha. Sin embargo, la respuesta local persiste a lo largo de la vida de la planta.

Algunos insectos recurren a estrategias diversas para eludir la defensa vegetal: incrementan su actividad proteolítica, inducen enzimas proteolíticas insensibles a los inhibidores de proteasas o expresan proteasas que degradan específicamente a los inhibidores de proteasas producidos por las plantas y para las cuales no tiene inhibidores.

Además, algunas poblaciones de insectos varían genéticamente en su tolerancia a los inhibidores de proteasas. De hecho, los insectos pueden desarrollar con suma celeridad tolerancia a los inhibidores de proteasas, a partir incluso de fuentes nuevas.

Respuestas de los herbívoros

Como resultado de la coevolución, los insectos herbívoros se han adaptado a las defensas de las plantas. Observamos así que los coleópteros y los lepidópteros hacen frente a la presencia de los inhibidores de proteasas mediante la síntesis de proteasas insensibles a la inhibición. Se trata de una capacidad característica de la especie.

Muchos insectos se hallan dotados para detoxificar metabolitos secundarios; para ello, se sirven de monooxigenasas citocromo P450 y glutatión *S*-transferasas. Otros insectos secuestran las defensas químicas de las plantas y las aplican contra sus propios depredadores. Un caso típico de esta estrategia nos lo ofrece la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), cuyas orugas secuestran cardenólidios de las plantas del género *Asclepias* que consumen y los incorporan a su organismo hasta en la etapa adulta. Estos compuestos son tóxicos para las aves depredadoras. Las mariposas aposemáticas, con su coloración llamativa, advierten a sus potenciales agresoras del posible contenido tóxico de sus cuerpos. Dentro del juego interminable de la evolución

y adaptación, otros insectos se sirven de su capacidad para suprimir la respuesta de defensa asociada con la herida.

Perspectivas

Con frecuencia se proponen métodos de control biológico como alternativa a los insecticidas sintéticos, para así reducir su impacto en el medio agrícola. En este contexto, se confía en los enemigos naturales de las plagas para limitar el daño ocasionado a los cultivos. Sin embargo, no debe olvidarse que los organismos viven en un contexto multitrofico, basado en interacciones quimiobiológicas, y han evolucionado en ese trasfondo. Por lo tanto, dicha medida, aunque deseable, conlleva complejidades y quizá sorpresas.

Los progresos alcanzados en el conocimiento de las respuestas inducidas en las plantas y su regulación, junto con la revolución en genómica y proteómica, prometen replantear la investigación en este

campo para encaminarla hacia la explotación predecible de los mecanismos de resistencia endógena. Para comprender las interacciones planta-microorganismo-insecto en la naturaleza y en los ecosistemas agrícolas, se requiere mayor información sobre la fisiología y la genómica de los insectos y sobre su genética poblacional. Una información que revestirá particular interés para reducir la velocidad a la cual los insectos herbívoros adquieren tolerancia natural a las plantas transgénicas.

El etileno y los ácidos salicílico y jasmónico no activan los sistemas de defensa de la planta en forma independiente a través de cascadas lineales, sino a través de complejas redes metabólicas y genéticas que determinan respuestas específicas. El conocimiento de estas interacciones puede aplicarse en el futuro a un diseño racional de plantas transgénicas con resistencia a las enfermedades y a los insectos.

Los autores

Jorge M. Vivanco, Eric Cosio, Víctor M. Loyola-Vargas y Héctor E. Flores investigan los mecanismos de defensa de las plantas desde distintos enfoques. Vivanco, profesor de la Universidad estatal de Colorado, se ha centrado en las interacciones entre las plantas y otros organismos. Cosio, docente en la Pontificia Universidad Católica del Perú en Lima, trabaja en bioquímica y fisiología de productos naturales de las plantas. Loyola-Vargas se ha consagrado desde hace varios años a los metabolitos secundarios de plantas en el Centro de Investigación Científica de Yucatán. Flores, decano de la facultad de ciencias de la Universidad estatal de Arkansas, investiga la bioquímica y biología de las raíces de plantas alimenticias y medicinales.

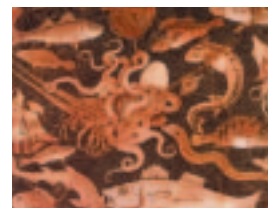
Bibliografía complementaria

- THE ADAPTATION OF INSECTS TO PLANT PROTEASE INHIBITORS. M. A. Jongmsa y C. Bolter en *Journal of Insect Physiology*, vol. 43, págs. 885-895; 1997.
- FITNESS COSTS OF INDUCED RESISTANCE: EMERGING EXPERIMENTAL EVIDENCE SUPPORT FOR A SLIPPERY CONCEPT. M. Heil e I. T. Baldwin en *Trends Plant Science*, vol. 7, páginas 61-67. 2002.
- SYSTEMIC ACQUIRED RESISTANCE IN CROP PROTECTION: FROM NATURE TO A CHEMICAL APPROACH. F. Gozzo en *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, vol. 51, págs. 4487-4503; 2003.
- MOLECULAR INTERACTIONS BETWEEN THE SPECIALIST HERBIVORE *MANDUCA SEXTA* (LEPIDOPTERA, SPHINGIDAE) AND ITS NATURAL HOST *NICOTIANA ATTENUATA*: V. MICROARRAY ANALYSIS AND FURTHER CHARACTERIZATION OF LARGE-SCALE CHANGES IN HERBIVORE-INDUCED MRNAs. D. Hui, J. Iqbal, K. Lehmann, K. Gase, H. P. Saluz y I. T. Baldwin en *Plant Physiology*, vol. 131, págs. 1877-1893; 2003.
- PLANT-INSECT INTERACTIONS: MOLECULAR APPROACHES TO INSECT RESISTANCE. N. Ferry, M. G. Edwards, J. A. Gatehouse y A. M. Gatehouse en *Current Opinion in Biotechnology*, vol. 15, págs. 155-161; 2004.
- INNATE IMMUNITY IN PLANTS AND ANIMALS: STRIKING SIMILARITIES AND OBVIOUS DIFFERENCES. T. Nürnberger, F. Brunner, B. Kemmerling y L. Piater en *Immunological Reviews*, vol. 198, págs. 249-266; 2004.

BIBLIOTECA SCIENTIFIC AMERICAN

TAMAÑO Y VIDA

THOMAS A. McMAHON Y JOHN TYLER BONNER



Un volumen de 22 x 23,5 cm
y 255 páginas, profusamente
ilustrado en negro y en color.

SUMARIO

- Historia natural del tamaño
- Proporciones y tamaño
- Física de las dimensiones
- Biología de las dimensiones
- Ser grande
- Ser pequeño
- Ecología del tamaño



Prensa Científica, S. A.