

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/44372777>

Introducción a la ecofisiología vegetal / Ernesto Medina

Article

Source: OAI

CITATIONS

3

READS

4,756

1 author:



Ernesto Medina

Venezuelan Institute for Scientific Research

239 PUBLICATIONS 6,688 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Mangrove Dynamics and Management - MADAM [View project](#)



ADAPTIVE MECHANISM OF PLANT BIODIVERSITY IN TROPICAL ARID LANDS [View project](#)

INTRODUCCION A LA ECOFISIOLOGIA VEGETAL

Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico
Departamento de Asuntos Científicos
Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos



INTRODUCCION A LA ECOFISIOLOGIA VEGETAL

por

**Ernesto Medina
Centro de Ecología
Instituto Venezolano de Investigaciones
Científicas
Caracas, VENEZUELA**

**Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico
Departamento de Asuntos Científicos
Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos
Washington, D.C. - 1977**

©Copyright 1977 by
The General Secretariat of the
Organization of American States
Washington, D.C.

Derechos Reservados, 1977
Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos
Washington, D.C.

Esta monografía ha sido preparada para su publicación en el
Departamento de Asuntos Científicos de la Secretaría General
de la Organización de los Estados Americanos

Editora: Eva V. Chesneau

Asesor Técnico: Ing. Edgardo Raúl Montaldi
Instituto de Fisiología Vegetal
Universidad Nacional de La Plata
La Plata, Argentina

A los lectores

El programa de monografías científicas es una faceta de la vasta labor de la Organización de los Estados Americanos, a cargo del Departamento de Asuntos Científicos de la Secretaría General de dicha Organización, a cuyo financiamiento contribuye en forma importante el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

Concebido por los Jefes de Estado Americanos en su Reunión celebrada en Punta del Este, Uruguay, en 1967, y cristalizado en las deliberaciones y mandatos de la Quinta Reunión del Consejo Interamericano Cultural, llevada a cabo en Maracay, Venezuela, en 1968, el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico es la expresión de las aspiraciones preconizadas por los Jefes de Estado Americanos en el sentido de poner la ciencia y la tecnología al servicio de los pueblos latinoamericanos.

Demostrando gran visión, dichos dignatarios reconocieron que la ciencia y la tecnología están transformando la estructura económica y social de muchas naciones y que, en esta hora, por ser instrumento indispensable de progreso en América Latina, necesitan un impulso sin precedentes.

El Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico es un complemento de los esfuerzos nacionales de los países latinoamericanos y se orienta hacia la adopción de medidas que permitan el fomento de la investigación, la enseñanza y la difusión de la ciencia y la tecnología; la formación y perfeccionamiento de personal científico; el intercambio de informaciones, y la transferencia y adaptación a los países latinoamericanos del conocimiento y las tecnologías generadas en otras regiones.

En el cumplimiento de estas premisas fundamentales, el programa de monografías representa una contribución directa a la enseñanza de las ciencias en niveles educativos que abarcan importantísimos sectores de la población y, al mismo tiempo, propugna la difusión del saber científico.

La colección de monografías científicas consta de cuatro series, en español y portugués, sobre temas de física, química, biología y matemática. Desde sus comienzos, estas obras se destinaron a profesores y alumnos de ciencias de enseñanza secundaria y de los primeros años de la universitaria; de estos se tiene ya testimonio de su buena acogida.

Esta introducción brinda al Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos la ocasión de agradecer al doctor Ernesto Medina, autor de esta monografía, y a quienes tengan el interés y buena voluntad de contribuir a su divulgación.

marzo de 1977

ÍNDICE

	Página
A los Lectores	iii
Prefacio	vii
CAPÍTULO PRIMERO. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Competencia Inter e Intraespecífica	1
1.2. Análisis y Síntesis Ecofisiológicas	4
CAPÍTULO SEGUNDO. INSTALACIÓN DE LOS INDIVIDUOS EN CONDICIONES NATURALES: GERMINACIÓN	7
2.1. Capacidad Germinativa y Viabilidad	7
2.2. Condiciones para la Germinación	8
2.2.1. Agua	8
2.2.2. Oxígeno y CO ₂	9
2.2.3. Efecto de la Temperatura y de la Luz ...	9
CAPÍTULO TERCERO. FLORACIÓN Y PRODUCCIÓN DE UNIDADES DISPERSANTES	15
CAPÍTULO CUARTO. RELACIONES DE AGUA EN LAS PLANTAS	21
4.1. Procesos Osmóticos a Nivel Celular	21
4.2. Absorción, Transporte y Pérdida de Agua por las Plantas	25
4.3. Determinantes Físicas para el Intercambio Gaseoso en la Superficie Asimilatoria: Balance Energético	29
4.4. Significación Ecofisiológica de la Hidratación del Citoplasma	31
CAPÍTULO QUINTO. ASIMILACIÓN DEL CARBONO	35
5.1. Estructura del Aparato Fotosintético de las Plantas Superiores	35
5.2. Cinética de la Fijación del CO ₂	36
5.3. Correlaciones Morfológicas	39
5.4. Fundamentos Bioquímicos de la Diferenciación Fotosintética en Plantas Superiores	42
5.4.1. Plantas con Alto Punto de Compensación de CO ₂	42
5.4.2. Plantas con Bajo Punto de Compensación de CO ₂	42
5.4.3. Plantas con Fijación Nocturna de CO ₂	43
5.4.4. Preferencia o Selección de Isótopos de Carbono por Plantas de Diferente Meta- bolismo Fotosintético	44

5.5.	Implicaciones Taxonómicas y Ecológicas de la Diferenciación del Metabolismo Fotosintético	45
5.6.	Adaptación del Aparato Fotosintético a la Luz y a la Temperatura	47
CAPÍTULO SEXTO. DISTRIBUCIÓN DE ASIMILADOS Y ANÁLISIS DE CRECIMIENTO		
6.1.	Análisis de Crecimiento	52
6.1.1.	Tasa de Crecimiento Relativo	52
6.1.2.	Tasa Foliar Unitaria o de Asimilación Neta	54
6.1.3.	Distribución de Asimilados	55
6.1.4.	Análisis del Crecimiento en Plantas Cultivadas	56
CAPÍTULO SÉPTIMO. RELACIONES NUTRICIONALES Y METABOLISMO RADICAL		
7.1.	El Suelo como Base de la Nutrición de las Plantas Terrestres	61
7.2.	Elementos Nutritivos Esenciales para el Crecimiento Vegetal	63
7.3.	Absorción y Transporte de Nutrientes Minerales ...	67
7.4.	Retención y Pérdida de Nutrientes en Plantas Terrestres	69
7.5.	Metabolismo y Crecimiento Radical	71
7.6.	Crecimiento de Plantas en Suelos Inundables	73
7.7.	Deficiencias de Nutrientes y Crecimiento en Suelos Oligotróficos	76
7.8.	Crecimiento de Plantas en Suelos Salinos: Halófitas	80
7.9.	Asociaciones Simbióticas en Plantas Terrestres y su Significación Nutricional	84
7.9.1.	Micorrizas	84
7.9.2.	Fijación de Nitrógeno Atmosférico	85
CAPÍTULO OCTAVO. ASPECTOS ESPECIALES DEL METABOLISMO VEGETAL: SÍNTESIS DE SUSTANCIAS TÓXICAS		
	Bibliografía	89

PREFACIO

El presente trabajo es un intento de sistematizar el campo de la ecofisiología de las plantas. Se parte de la planta misma con el propósito de analizar sus características fisiológicas y correlacionarlas con el ambiente donde ella crece. No es éste el único criterio aplicable al enfoque de la disciplina ecofisiológica, y debe tomarse, en consecuencia, como un experimento susceptible de evaluación y crítica.

Considero que la presentación del tema y su contenido representan un aporte a la definición del campo de la ecofisiología, en especial por tratarse de una disciplina intermedia entre la fisiología, la bioquímica y la ecología. Por otra parte, en la medida de lo posible cada uno de los capítulos contiene planteamientos originales del tema que inducen al desarrollo experimental con miras al esclarecimiento de importantes problemas de investigación. En este sentido, sin embargo, estoy consciente que el tratamiento no ha sido homogéneo en todos los temas, y las diferencias que se puedan apreciar se deben a mis intereses específicos en materia de investigación. Por ello esta monografía sólo abarca las plantas terrestres y algunos temas importantes, como la nutrición orgánica y los problemas del traslado de las sustancias orgánicas, no han sido tratados con profundidad.

vii

El trabajo pretende además servir de orientación conceptual de ciertos problemas ecofisiológicos que considero fundamentales, entre ellos, la regulación ambiental (climática y nutricional) de la capacidad de producción de materia orgánica por las plantas terrestres. Por esta razón, considero que, si bien puede ser de utilidad a los especialistas en la materia, es justificadamente más apropiado para aquellos estudiantes que se inician en la investigación en ecología y fisiología vegetal.

Finalmente, quiero dejar constancia de mi agradecimiento a Gun-Marie Herrera y Gisela Martínez por su extraordinaria ayuda secretarial, que permitió la elaboración de las cinco versiones de esta monografía en menos de tres meses. Igualmente deseo agradecer las críticas y sugerencias de mis colegas del Centro de Ecología y de la Universidad Central de Venezuela, que contribuyeron a mejorar el contenido del trabajo, y en especial a Milena Delgado, de la Facultad de Farmacia, por su invaluable ayuda en la revisión y crítica del manuscrito, Renata Wulff, de la Facultad de Ciencias, por sus sugerencias al capítulo de germinación, y Rafael Herrera, del IVIC, por su revisión crítica del capítulo de vuelos.

1

INTRODUCCIÓN

El problema básico del estudio de los seres vivos en sus condiciones naturales consiste en hallar las relaciones causales del ser vivo con su ambiente, tanto físico como biológico, de las cuales dependen su presencia y comportamiento en la naturaleza. El enfoque ecológico trata propiamente de establecer los requerimientos de los organismos y así explicar la distinta composición biótica de los hábitats en la biosfera. Se observa que para cada conjunto determinado de condiciones ambientales se ha desarrollado, en el curso de la evolución, un conjunto de seres (individuos ordenables taxonómicamente en categorías denominadas especies) capaces de utilizar los recursos energéticos disponibles con más eficiencia que individuos característicos de otros hábitats. Ese criterio de eficiencia, intuitivo inicialmente, es lo que permite caracterizar biológicamente los hábitats. Tres preguntas surgen de inmediato al observar analíticamente el cuadro actual de la naturaleza: a) ¿Cuáles son las bases funcionales que determinan esa mayor eficiencia en cada caso? b) ¿Cómo se han desarrollado en el curso de la evolución esas características, y qué peculiaridades se presentan cuando la acción de la selección natural actúa sobre distintos genotipos? c) ¿Cómo están organizados en el tiempo y en el espacio los componentes que integran un determinado hábitat, y qué relaciones presentan entre sí?

La ecofisiología pretende responder a estas preguntas desde el punto de vista de los procesos fisiológicos de los organismos, de sus características bioquímicas y sus potencialidades genéticas, en interacción con el ambiente donde los seres vivos se desarrollan.

1.1 COMPETENCIA INTER E INTRAESPECÍFICA

Se diferencia la ecofisiología de la fisiología en que su objeto no consiste en el estudio de los procesos fisiológicos *per se*, sino en la significación ecológica que estos tienen y en la respuesta de los organismos como un todo frente a la influencia del ambiente. Por eso, en condiciones naturales, no basta conocer los requerimientos fisiológicos de una determinada especie, pues ello no explica a satisfacción el comportamiento de ésta en competencia con otras por la ocupación del mismo hábitat, es decir, cuando interactúan genotipos diferentes. Veamos un ejemplo: se estudia el comportamiento fotosintético de las especies A y B en condiciones de laboratorio. Se halla que la especie A presenta una tasa fotosintética dos veces mayor que B; como de este proceso depende la producción de materia orgánica (azúcares, aminoácidos, etc.), nos sentimos inclinados a suponer que A debe desplazar a B en condiciones naturales. Puede ocurrir, sin embargo, que la repartición de los asimilados durante el crecimiento de B favorezca la formación de superficie asimilatoria con respecto a las raíces; por ello se puede encontrar con frecuencia que en condiciones naturales B desplaza a A, porque su capacidad de competencia respecto a A es mayor. En estos

casos el estudio en condiciones naturales permite constatar que $B > A$, pero es el análisis ecofisiológico el que permite establecer el porqué del fenómeno.

En la literatura se habla de óptimos fisiológicos y de óptimos ecológicos (Walter, 1960); los primeros reflejan las propiedades funcionales del individuo, en tanto que los segundos se refieren al margen de variabilidad y a la capacidad de supervivencia del individuo.

La competencia por la utilización de los recursos de un cierto hábitat se manifiesta bien entre especies distintas (competencia interespecífica) o bien entre los individuos que constituyen una población de una especie dada (competencia intraespecífica).

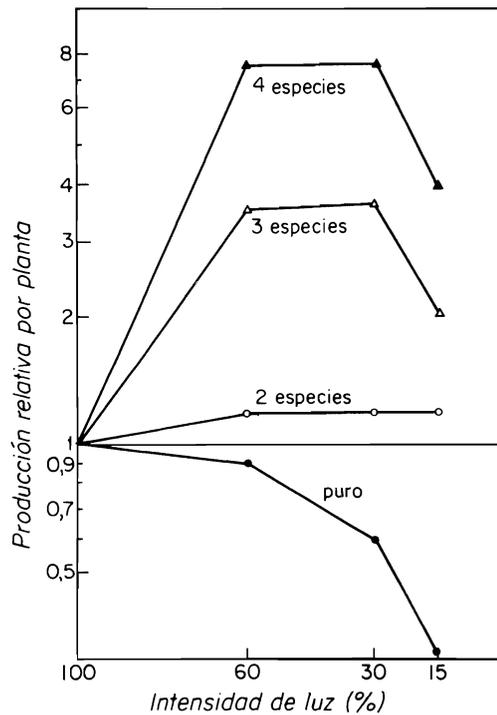
2 En una comunidad heterogénea las interacciones competitivas entre individuos de la misma o de distintas especies son muy complejas y la supervivencia individual o la específica dentro del hábitat es más una consecuencia de las relaciones de competencia que de la acción directa de los factores del hábitat. La medición de la intensidad de la competencia es difícil, y por lo general sólo se ha podido evaluar en cultivos experimentales puros o mezclados de diversas especies, en función de la producción de materia orgánica. En estos experimentos se pudo probar que la presencia o ausencia de competidores fuertes puede desplazar el valor óptimo de las condiciones ambientales. Un ejemplo claro lo ofrecen los experimentos de Bornkam (1970) sobre los requerimientos lumínicos de varias especies. En estos experimentos se sembraron lotes de 24 plantas, de una o varias especies, *Anagallis arvensis*, *Bromus secalinus*, *Agrostemma githago* y *Sinapis alba*, y se expusieron a diferentes intensidades de luz, 100, 60, 30 y 15% de la luz plena del día. En cultivos puros la mayor producción de materia orgánica total correspondió a *S. alba*, a la que siguieron *A. githago*, *B. secalinus* y *A. arvensis*. Como la forma y el hábito de las plantas es similar, se puede utilizar la producción de materia orgánica como criterio de la capacidad competitiva. En cultivos de plantas de dos especies la producción de materia orgánica por individuos dependió de la especie acompañante. En la Tabla 1 se hallan los resultados experimentales. Puede notarse que *A. arvensis*, el competidor más débil, produce la mayor cantidad de materia orgánica en cultivos puros y la menor cuando crece en combinación con el competidor más fuerte *S. alba*. Con ésta ocurre exactamente lo contrario, la menor producción por planta ocurre en cultivos puros y la máxima en combinación con *A. arvensis*.

Los resultados experimentales a varias intensidades de luz en el caso de *A. arvensis* constan en la figura 1.

En cultivos puros la producción por planta decrece logarítmicamente con la intensidad de luz, pero en combinaciones de dos especies, *A. arvensis* produce la misma cantidad de materia orgánica por planta a todas las intensidades; en combinaciones de tres especies, produce cuatro veces más por planta a intensidades intermedias, y en combinaciones de cuatro especies llega a siete veces más que la producción en luz plena. Se observa que *Anagallis* es más sensible al efecto de la competencia que a la reducción de la intensidad de luz.

Tabla 1. Peso Seco Promedio (g) por Planta de *Anagallis arvensis*, *Bromus secalinus*, *Agrostemma githago* y *Sinapis alba* en Cultivos Puros y en Combinación (Tomada de Bornkam, 1970)

	<i>Anagallis</i>	<i>Bromus</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Sinapis</i>
en combinación con:				
<i>Anagallis</i>	0,328	0,86	1,38	8,5
<i>Bromus</i>	0,042	0,54	1,35	5,1
<i>Agrostemma</i>	0,024	0,32	0,93	4,7
<i>Sinapis</i>	0,025	0,34	0,50	4,5



3

Fig. 1. Producción relativa de materia orgánica por planta en *Anagallis arvensis*, en cultivos puros o en mezclas de 2, 3 y 4 especies (24 plantas por pote en cada caso). (Tomada de R. Bornkam, *Ber. Geobot. Inst. d.E.T.H.*, Stiftung Rübél, Zurich, 34, 86, 1963. Reproducida con permiso.)

En todo estudio ecofisiológico de especies en condiciones naturales se hallan implícitos los conceptos de capacidad e intensidad de la competencia.

Al analizar el conjunto de las características de la adaptación de una especie a las condiciones fisicobiológicas del hábitat que ocupa en la naturaleza, se puede hablar de estrategia evolutiva, porque tales características han permitido a dicha especie sobrevivir y reproducirse en el curso de la evolución.

Otros aspectos importantes de interés ecofisiológico son la adaptabilidad de los genotipos a condiciones ambientales variables y la selección en la escala evolutiva de genotipos adaptados fisiológicamente a un conjunto de condiciones determinadas. El conocimiento de los mecanismos bioquímicos y fisiológicos resultantes de la variabilidad genética es indispensable para conocer los mecanismos de acción de la selección natural y las líneas probables de evolución seguidas por un genotipo dado. Un ejemplo típico de ello sería la adaptabilidad de la fotosíntesis a distintos regímenes térmicos; en especies de amplio intervalo de dispersión altitudinal puede observarse que las poblaciones correspondientes a cada altura varían en cuanto al óptimo térmico para la fotosíntesis (Mooney, 1972). Estas variaciones se deben en algunos casos a delicados cambios en la proporción de las enzimas que intervienen y revelan los procesos de adaptación de estas especies; en otros casos, de especies de distribución muy restringida; se observa una menor adaptabilidad térmica. En ambos casos se trata de variaciones cuantitativas, permitidas o no por la potencialidad génica de las especies consideradas.

4

Cuando las diferencias fisiológicas observadas permanecen en individuos de distintas poblaciones de una misma especie, cultivadas en un mismo ambiente, se trata de diferencias genéticas, y se habla de ecotipos o razas ecológicas. El estudio ecofisiológico de los ecotipos ha permitido comprender a fondo los procesos evolutivos que operan en la biosfera (Hiesey y Milner, 1965).

Desde el punto de vista metodológico, el análisis ecofisiológico requiere la aplicación de métodos propios de la bioquímica y la fisiología; y lo mismo ocurre para la determinación de la actividad de ciertas enzimas causantes de un proceso dado. En este aspecto el trabajo se ha facilitado en medida extraordinaria por el gran avance de la metodología bioquímica en los últimos años. El problema metodológico básico consiste en hallar procedimientos adecuados para medir el comportamiento de las plantas en su hábitat natural, porque esto permite evaluar directamente la capacidad competitiva de las diferentes especies sometidas al conjunto de condiciones características de su ambiente natural. La construcción de cámaras climáticas reguladas electrónicamente para el estudio del intercambio de gases, y el diseño de laboratorios móviles representan un avance notable en esta dirección (Mooney, 1972 a, b).

1.2. ANÁLISIS Y SÍNTESIS ECOFISIOLÓGICAS

El estudio ecofisiológico de un dado hábitat comprende dos aspectos fundamentales, aparte de la descripción tan exhaustiva como sea posible de las características fisicoquímicas del ambiente. El primer aspecto es analítico y está dirigido al individuo para determinar sus

características fisiológicas y sus requerimientos específicos. Es necesario conocer sus características de germinación, sus requerimientos nutricionales, su capacidad fotosintética y su proceso de reproducción tanto vegetativo como sexual. El segundo se dirige al estudio del comportamiento del individuo en comunidades, a sus interacciones, su organización temporal y espacial dentro de la comunidad y, finalmente, al estudio del proceso de producción de materia orgánica en condiciones naturales o experimentales.

En ambos enfoques es necesario recurrir a experimentos que simplifiquen la multitud de interacciones que ocurren en la naturaleza, y que permitan dilucidar los principios estructurales y funcionales que rigen la formación de comunidades naturales. Una discusión amplia de la naturaleza de esta investigación se encuentra en Eckardt (1965).

Aquí se expondrán algunos aspectos importantes de la ecofisiología de las plantas referidos a ejemplos de plantas superiores terrestres.

2

INSTALACIÓN DE LOS INDIVIDUOS EN CONDICIONES NATURALES: GERMINACIÓN

El ciclo vital de las plantas abarca en su fase de reproducción sexual la formación de estructuras que contienen un pequeño embrión. Este embrión resulta del crecimiento por división celular de la ovocélula fertilizada por el núcleo espermático del polen. Por lo general, en las plantas superiores la división del óvulo fertilizado prosigue hasta que se constituye una estructura en la cual se pueden diferenciar cotiledones, hipocotilo y radícula. En cierto momento este crecimiento se detiene y empieza un proceso de deshidratación de los tejidos, y el embrión queda en un estado caracterizado por un metabolismo muy reducido (tanto que prácticamente no puede registrarse intercambio gaseoso debido a la respiración). Se dice entonces que el embrión ha entrado en fase de vida latente. Este embrión está envuelto en un tegumento derivado del óvulo, en donde se desarrolló, el cual presenta capas protectoras, a menudo de gran resistencia y que protegen el embrión de condiciones desfavorables del ambiente. En general estas estructuras se denominan semillas. Sin embargo, ocurre con frecuencia que, además de las paredes del óvulo, rodean al embrión estructuras derivadas del ovario. Se presentan entonces unidades que, aunque muy semejantes a las semillas, son en realidad frutos; ocurre esto con los carióspsides de las gramíneas y con los aquenios de las compuestas. Así las semillas como estos frutos especiales favorecen la conservación, dispersión y reproducción de la especie. Por esto se designan por el término general de unidades dispersantes.

7

El embrión conserva su estado de vida latente dentro de la unidad dispersante por períodos de tiempo que varían de unas especies a otras. Si durante este período la unidad dispersante encuentra ciertas condiciones ambientales favorables de humedad, temperatura, iluminación y condiciones químicas, el embrión pasa a una fase activa, reanuda el crecimiento y produce una planta nueva.

El comienzo del crecimiento activo del embrión o sea su paso de vida latente a la vida activa, se denomina germinación, y es una de las fases críticas de la instalación de las plantas en condiciones naturales.

2.1. CAPACIDAD GERMINATIVA Y VIABILIDAD

Para la germinación de una unidad dispersante en condiciones favorables es necesario que ésta posea la capacidad de germinar, la cual sólo se puede determinar experimentalmente. Sin embargo, puede ocurrir que una unidad dispersante cuyo embrión está vivo no germine porque requiere el transcurso de un cierto período de posmaduración; se dice entonces que la unidad posee potencial germinativo.

La capacidad germinativa disminuye con la edad de la unidad dispersante. Así, por ejemplo, el apamate (*Tabebuia pentaphylla*) produce unidades dispersantes cuya capacidad germinativa desaparece, por muerte del embrión, a los 30 a 40 días de edad. En las plantas cultivadas la longevidad puede alcanzar de 5 a 6 años. Las semillas de algunas plantas silvestres pueden poseer períodos mucho más largos de longevidad; como ocurre en el caso de las leguminosas, cuyas semillas se caracterizan por su testa muy gruesa. Las semillas de muchas especies de malezas pueden permanecer viables en el suelo hasta por períodos de 50 años (Mayer y Poljakoff, 1964).

Es muchas veces de importancia agrícola el determinar con rapidez la viabilidad de una determinada muestra de semillas. Antiguamente se tomaba para ello un lote de semillas de la muestra y se ponían en condiciones germinativas favorables; después de uno a varios días se contaba el número de semillas germinadas y se expresaba como el tanto por ciento del lote. Esta prueba puede requerir más de una semana. Actualmente se utiliza un método rápido basado en ciertas propiedades bioquímicas del embrión en estado de vida latente. Si el embrión está vivo se admite que, al hidratarse, entren en actividad una serie de enzimas hidrolíticas y oxirreductasas (deshidrogenasas), de manera que, en el citoplasma de las células, se manifiesta un cierto poder reductor. De modo que si se cortan embriones de semillas previamente hidratadas y se las coloca en una disolución al 1% de cloruro de trifenil-tetrazolio, las partes vivas del embrión toman el color rojo carmín al cabo de unas 8 horas (temperatura alrededor de 20 °C) por reducción del tetrazolio incoloro a formazano cuyo color es rojo. Esta reacción permite determinar con rapidez la viabilidad de las semillas (Moore, 1973).

8

2.2. CONDICIONES PARA LA GERMINACIÓN

Los factores que más influyen en poner fin al estado de latencia y conducen a la germinación, en condiciones naturales, se pueden clasificar en:

- a) factores externos: agua, oxígeno, temperatura, luz, sustancias químicas
- b) factores internos: inhibidores, ritmos endógenos de germinación, maduración de las unidades dispersantes, etc.

Vamos a centrar la atención en los factores externos.

2.2.1. Agua

Hemos dicho que las unidades dispersantes se hallan en alto grado de deshidratación. Así, el peso del agua en las semillas maduras es un 10% o menos de su peso total. No puede sorprender pues que la carencia de agua sea el factor limitante de la germinación más corriente.

Si se coloca una semilla en agua, se hidrata (absorbe por imbibición a consecuencia del bajo potencial hídrico de sus tejidos).

Al hidratarse la semilla, se activan las enzimas hidrolíticas existentes en sus células y que movilizan las sustancias de reserva acumuladas en los cotiledones o en el endosperma, según el tipo de unidad dispersante (cotiledones: *Phaseolus*; endosperma: *Ricinus*). Durante este proceso se pueden distinguir dos etapas en la absorción de agua por las semillas: 1) la hidratación de las paredes de las semillas, y la de los coloides citoplasmáticos; este proceso es reversible sin causar daño al embrión. 2) Un período de incremento exponencial de la absorción de agua coincidente con el crecimiento del embrión, y es irreversible en el sentido que la deshidratación del embrión en esta etapa significa su muerte.

2.2.2. Oxígeno y CO₂

Poco después de comenzar la hidratación se puede notar el comienzo de la actividad respiratoria a causa de que el embrión necesita oxígeno para obtener energía y alimentos de las reservas del endosperma o de los cotiledones.

El suministro de oxígeno debe ser suficiente, de aquí que la mayoría de las semillas no germinen en condiciones anaeróbicas. Semillas como las del arroz constituyen una excepción ya que germinan bajo el agua y a una baja tensión de O₂. La curva de consumo de O₂ es paralela en general a la de hidratación durante las primeras fases de la germinación. Muchas veces la germinación de unidades dispersantes está limitada por efecto de testas gruesas y/o duras que oponen una barrera al paso del agua o de los gases. A veces las envolturas impermeables de las semillas impiden la salida del CO₂ resultante de la respiración y se sabe que, a alta concentración, dicho gas inhibe la germinación. La testa puede constituir incluso un obstáculo para el crecimiento del embrión. En semillas de este tipo (por ejemplo, de las leguminosas) es indispensable la rotura o destrucción de las cubiertas externas para que se produzca la germinación.

9

2.2.3. Efecto de la Temperatura y de la Luz

La germinación ocurre dentro de un cierto margen de temperatura, cuya amplitud y valores absolutos depende cada especie. En el caso de la germinación de semillas de plantas silvestres, la temperatura óptima y la máxima reflejan muchas veces las características térmicas del hábitat donde tales especies crecen. La Tabla 2 muestra algunos ejemplos de temperaturas constantes óptimas y máximas a que germinan plantas de diferente hábitat.

Muchas veces no basta la constancia de la temperatura para inducir la germinación de ciertas unidades dispersantes, sino que se alterne la temperatura, por lo general en ciclos de 24 horas. Este fenómeno se denomina termoperiodismo.

Went (1949) estudió este fenómeno en regiones áridas de las zonas templadas, donde el suelo está expuesto a la radiación solar directa, lo cual provoca oscilaciones diarias de la temperatura cuya magnitud y amplitud varían con la estación del año. En el desierto de California, Went pudo establecer que en muestras de suelo tomadas en el campo y sometidas a condiciones de laboratorio semejantes a las del verano

Tabla 2. Temperaturas Óptimas y Máximas para la Germinación

	Temp. ópt. (°C)	Temp. máx. (°C)	Zona
<i>Veronica hederifolia</i> *	7	20	Templada
<i>Espeletia schultzei</i> **	17	27	Tropical de alta montaña
<i>Emilia coccinea</i>	22	30	Tropical de montaña
<i>Amaranthus blitoides</i> *	35	42	Subtropical caliente

* Evenari, 1965.

** Pannier, 1969.

(27°C fototemperatura y 21°C nictotemperatura), o las de invierno (18°C fototemperatura y 13 a 8°C nictotemperatura), se desarrollan las semillas de especies que germinan en verano y en invierno, respectivamente. La Tabla 3 da un ejemplo de estos experimentos. Puede verse que en las especies estudiadas se observan comportamientos distintos frente al régimen de temperatura continua. *Pectis papposa* germina cuando la temperatura excede 20°C, mientras que *Baeria chrysostoma* sólo lo hace a temperatura menor de 20°C. En contraste, *Palafoxia linearis* germina por igual en toda la serie de temperaturas utilizadas.

Tabla 3. Germinación de Plantas del Desierto de California en Temperaturas Continuas (Went, 1949)

Especie	Germinación (°C)					
	30	25	20	15	10	5
<i>Pectis papposa</i>	++	++	+	-	-	-
<i>Baeria chrysostoma</i>	-	-	+	++	++	++
<i>Palafoxia linearis</i>	+	+	+	+	+	+

- No hay germinación.

+ Germinación mediana.

++ Germinación alta.

La Tabla 4 muestra a las claras los diferentes requerimientos de alternancia térmica de las plantas características de la flora de verano y de invierno en el desierto de California. Se diferencian nítidamente 2 grupos de especies, las del que requiere días calientes (27°C) seguidos de noches calientes (21°C) o indiferentes, y el de las especies

que requieren noches frías (13 a 8°C). *Nerium oleander* ocupa una posición especial pues germina en cualquier condición; esta planta es un arbusto perenne, muy resistente a la aridez.

Tabla 4. Germinación en Regímenes Térmicos Alternantes de Plantas Desérticas Anuales (Went, 1949)

	Noche Caliente	Noche Indiferente	Noche Fría
Día caliente	<i>Pectis papposa</i>	<i>Muhlenbergia</i> sp.	-
	<i>Amaranthus retroflexus</i>	<i>Euphorbia micromera</i>	-
	<i>Bouteloua aristoides</i>	<i>Bouteloua barbata</i>	-
Día indiferente	-	<i>Nerium oleander</i>	<i>Gilia aura</i> <i>Filago</i> sp.
			Gramíneas gen. <i>Eriophyllum wallacei</i>
Día frío	-	-	<i>Poa annua</i> <i>Plantago spinulosa</i>
	Fototemperatura (°C)	Nictotemperatura (°C)	
Verano	27	21	
Invierno	18	13 - 8	

Muchas semillas necesitan luz para germinar y el curso de la germinación en la luz y en la oscuridad varía de acuerdo con las especies. Dentro de cierto margen de temperatura muchas semillas pueden germinar en la oscuridad, pero por encima de ese margen requieren el estímulo lumínico para hacerlo. Este fenómeno puede observarse claramente en la planta *Emilia coccinea* (Tabla 5).

Tabla 5. Interacción de la Luz con la Temperatura en la Germinación de *Emilia coccinea* (Semillas Blancas)

Temperatura (°C)	Germinación (%)	
	luz	oscuridad
22	70	72
25	64	23
30	24	0

Esta especie presenta semillas de un marcado dimorfismo en una misma cabezuela, y cerca del 20% de ellas contienen clorofila en la testa, lo que no ocurre con el resto. Además, las primeras son oscuras cuando maduran, mientras que las demás son de color blanco. Estas diferencias tienen implicaciones en los requerimientos fisiológicos de luz para su germinación, pues las semillas oscuras requieren períodos más largos de iluminación para germinar a niveles semejantes que las blancas.

Estos requerimientos pueden reducirse y hasta eliminarse en algunos casos mediante variaciones de temperatura y también por aumento de la presión parcial de oxígeno o agregando ciertas sustancias que pueden poner fin al estado de latencia de la semilla en la oscuridad. Estas sustancias son muy diversas, y su efecto no es en modo alguno el mismo en los diferentes tipos de semillas; varían desde el KNO_3 y la tiourea hasta las giberelinas, citocininas y el ácido indolacético. La Tabla 6 muestra el efecto del KNO_3 y de la cinetina en la germinación de *Jussiaea suffruticosa* (= *Ludwigia octovalvis*).

Tabla 6. Efecto del KNO_3 y la Cinetina sobre la Germinación de *Jussiaea suffruticosa* (= *Ludwigia octovalvis*) (Según Wulff y Medina, 1969)

Período de Iluminación* (h)	Germinación (%)		
	Agua	KNO_3^{**}	Cinetina ^{***}
8	0	2	0
16	6	25	10
24	32	56	56
48	51	80	63

* Luz blanca fluorescente a 25 °C.

** 10^{-2} M.

*** 5×10^{-5} M.

Las semillas pueden agruparse según su respuesta a la luz como sigue:

- semillas que sólo germinan previo estímulo luminoso.
- semillas cuya germinación es estimulada por la luz, si bien un cierto porcentaje germina en la oscuridad.
- semillas insensibles a la luz.
- semillas cuya germinación es inhibida por la luz.

Las semillas cuya germinación es afectada por la luz se dicen fotoblasticas y este fotoblastismo puede ser positivo o negativo según provoque o inhiba la germinación. El fotoblastismo y la sensibilidad térmica de las unidades dispersantes son dos de las características más notables de la regulación por el ambiente del proceso de instalación de especies en condiciones naturales.

La sensibilidad fótica está determinada por el pigmento fitocromo, una cromoproteína que puede cambiar de configuración por el efecto de la radiación. La radiación roja (600 a 700 nm), y en menor proporción todo el resto del espectro de luz visible, transforma a la proteína de su forma inactiva fisiológicamente (Pr) a su forma activa (Pr1). El proceso es reversible, pues al iluminar con rojo lejano (entre 700 a 800 nm) el pigmento revierte casi totalmente a su forma inactiva. Esta transformación fotoquímica es de profunda trascendencia para el metabolismo celular y regula numerosos procesos morfogénicos en la planta (Borthwick y colaboradores, 1952).

En las semillas fotoblásticas la germinación es estimulada por la luz roja e inhibida por la roja lejana con un máximo en los 730 nm. En la Tabla 7 se muestra la fotorreversibilidad en una especie fotoblástica positiva, *Jussiaea suffruticosa* (= *Ludwigia octovalvis*). Las semillas de esta especie germinan sin luz sólo si se las escarifica; además requieren largos períodos de iluminación para germinar, pero el proceso inducido por la luz es posteriormente estimulado o inhibido según se irradie con rojo o rojo lejano de corta duración.

Tabla 7. Fotorregulación de la Germinación de Semillas de *Jussiaea suffruticosa* (= *Ludwigia octovalvis*) (Según Wulff y Medina, 1969)

Iluminación	Germinación (%)
LB*	63
LB - RL**	3
LB - RL - lb	69
LB - RL - lb - RL	3
LB - RL - lb - RL - lb	56,6
LB - RL - lb - RL - lb - RL	5,6
LB - RL - lb - RL - lb - RL - lb	65

* LB: primera iluminación, 24 h con luz fluorescente blanca a 25°C.

** RL y lb: iluminación posterior con rojo lejano (RL) y luz blanca fluorescente (lb) durante 20 minutos).

No todas las semillas fotoblásticas positivas son germinadores de luz obligados, ya que por lo general se encuentran poblaciones heterogéneas de semillas de la misma especie con diferentes requerimientos lumínicos, desde las que germinan en oscuridad hasta las que requieren largos períodos de iluminación. Frecuentemente la diferencia de los requerimientos se debe a efectos de posmaduración; las semillas jóvenes requieren más luz que las maduras. Este efecto se debe también al fitocromo, pues parece que durante el proceso de maduración se incrementa la concentración de su forma activa. Así se ha podido demostrar que, en semillas de tomate, las cuales no requieren normalmente luz para germinar, el proceso de germinación es regulado también por el fitocromo (Mancinelli y Borthwick, 1966). La influencia del proceso de posmaduración en el requerimiento lumínico y en la viabilidad de las semillas se observa claramente en las de *Hyptis suaveolens*. En esta especie las semillas son heterogéneas tanto en tamaño como en requerimientos de luz y temperatura. Las semillas pequeñas (< 2 mg) requieren mayor cantidad de luz que las semillas grandes de la

misma población (> 3 mg) (Wulff, 1973). La figura 2 muestra la variación de requerimientos lumínicos de la población durante su almacenaje (posmaduración) (Wulff y Medina, 1971). La variación de requerimientos lumínicos con la edad de las semillas y la variación interpoblacional en cuanto a tamaño y a requerimientos lumínicos pueden representar distintas adaptaciones al ambiente y pueden ser factores importantes en la capacidad colonizante de esta especie.

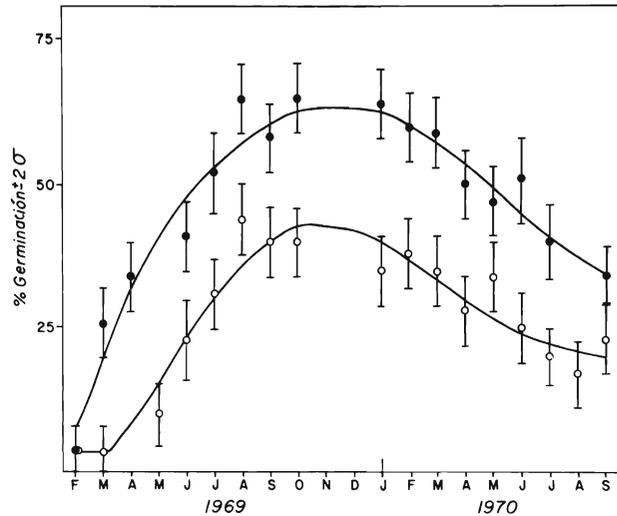


Fig. 2. Germinación de semillas de *Hyptis suaveolens* en luz (2 h de luz blanca) y oscuridad. Las semillas fueron colectadas en diciembre y se midió su capacidad germinativa cada mes durante el año siguiente. (Tomada de R. Wulff y E. Medina, *Plant Cell Physiol.*, 12, 567, 1971.)

La significación ecológica del sistema del fitocromo resulta obviamente de su regulación de la germinación en luz u oscuridad y por la transformación en la forma fisiológicamente activa por efecto de la radiación visible. La fotorreversibilidad del sistema fitocromo y su dependencia de la temperatura permite que el sistema sea sensible a otros dos componentes del ambiente radiativo, la intensidad y la composición espectral de la radiación incidente. Esta sensibilidad permitiría detectar condiciones de sombreado que pueden ser de importancia ecológica.

Así, por ejemplo, Wulff y colaboradores (1972) han demostrado la dependencia de la germinación de *Jussiaea suffruticosa* (= *Ludwigia octovalvis*) de la intensidad de luz roja, en especial a 30° C. Por otra parte, la transformación fotoquímica del fitocromo depende de la proporción de rojo/rojo lejano de la radiación incidente. Entre 680 y 730 nm la proporción de Pr1 (forma del fitocromo con máximo de absorción a 730 nm) respecto al fitocromo total (Pr1 + Pr) varía de 0,8 a cero. El efecto de diferentes estados fotoestacionarios, como se denominan las distintas proporciones de Pr1/P total, sobre la germinación ha sido demostrado claramente por varios autores (véase Gorski, 1975).

3

FLORACIÓN Y PRODUCCIÓN DE UNIDADES DISPERSANTES

Alcanzada cierta edad, variable de unas especies a otras de plantas superiores, y en condiciones fisiológicas favorables, la estructura de la planta se diferencia para entrar en la etapa de reproducción: la planta florece y produce semillas. La floración de la planta implica cambios fisiológicos profundos, pues todo el metabolismo de asimilados se dirige hacia la formación de unidades dispersantes. Este proceso es también regulado en forma muy compleja por la interacción de factores ambientales y factores internos. Uno de los factores más resaltantes del ambiente que regula la floración es la duración del día, fenómeno éste que se denomina fotoperiodismo, y en el que también interviene el fitocromo.

La duración del día varía de acuerdo con la estación anual y con la posición geográfica. Durante el verano geográfico del Hemisferio Norte, por ejemplo, la duración del día varía desde 12 h en el ecuador hasta casi 24 h en la región polar. Durante el invierno el día en el ecuador dura igual que en verano 12 h, mientras que en el extremo polar se reduce a cero. En correspondencia con estas variaciones, se han descubierto plantas que florecen cuando los días son cortos (DC) y otras cuando son largos (DL). La denominación es cualitativa y significa que las plantas de día corto no florecen en fotoperíodos cuya duración excede cierto valor; y por el contrario, las plantas de días largos no florecen en fotoperíodos más cortos que cierto valor; en ambos casos el valor del límite se denomina fotoperíodo crítico (Hillman, 1969).

Experimentalmente se ha establecido que no es el período luminoso, sino la duración del período de oscuridad el determinante de la respuesta fotoperiódica. Consideremos dos plantas A y B, una de día corto y otra de día largo, sometidas a un régimen de día corto, digamos de 8 h de luz y 16 de oscuridad. En estas condiciones la planta A florece mientras que la B permanece en estado vegetativo. Si en cambio se interrumpe el período de oscuridad cerca de la mitad, mediante iluminación con luz visible por unos pocos minutos, B florece y la floración de A queda inhibida. Es decir, la interrupción del período de oscuridad tiene el efecto de un día largo.

Por lo general el número de especies de día corto o día largo es mayor en zonas distantes del ecuador, donde es más marcado el cambio estacional del régimen fotoperiódico. En la Tabla 8 se encuentran algunos ejemplos típicos de plantas de diferentes tipos fotoperiódicos. En ella el requerimiento específico indica que la planta no florece si no se la somete al régimen fotoperiódico correspondiente, la respuesta es cualitativa; mientras que la promoción significa que la floración es más profusa en el régimen fotoperiódico indicado, en este caso la respuesta es sólo cuantitativa. Se puede observar que entre las plan-

tas de día corto de la lista se encuentran varias de típica distribución tropical, como el algodón, el arroz, la piña y el café.

Tabla 8. Tipos Fotoperiódicos Respecto a la Floración de Plantas Superiores (Tomada de Naylor, 1961)

Día Largo		Día Corto	
Requerimiento Específico	Promoción	Requerimiento Específico	Promoción
<i>Beta vulgaris</i>	<i>Allium cepa</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>	<i>Ananas comosus</i>
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Lactuca sativa</i>	<i>Xanthium pennsylvanicum</i>	<i>Coffea arabica</i>
<i>Hyoscyamus niger</i>	<i>Ricinus communis</i>	<i>Euphorbia pulcherrima</i>	<i>Gossypium hirsutum</i>
<i>Spinacea oleracea</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>Glycine max</i>	<i>Oryza sativa</i>
<i>Papaver somniferum</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>	<i>Saccharum officinarum</i>

16

Se presumió durante mucho tiempo que se encontrarían especies cada vez más sensibles a las diferencias en la duración del fotoperíodo cuanto más cerca del ecuador se encontrase su área de distribución. Y efectivamente, se ha descubierto que *Hyptis suaveolens*, por ejemplo, es una planta muy sensible a los cambios de la duración del día, y que responde a la variación del fotoperíodo entre 11 h (inductor) y 12 h (inhibidor). Este efecto se ha demostrado en condiciones naturales mediante siembras en meses sucesivos (Fig. 3). Fenómeno similar puede observarse en el café (Piringer y Borthwick, 1955).

El control de la fase de floración por medio del fotoperíodo tiene importancia para la supervivencia de la planta. En el caso de *H. suaveolens*, su carácter de planta de día corto está acoplado con el ritmo climático de lluvia y sequía. En las zonas con sequías marcadas, como en las sabanas tropicales, esta planta se comporta como una planta anual. La germinación ocurre al comienzo de las lluvias, y en septiembre, cuando los días empiezan a acortarse (en el Hemisferio Norte), se alcanza el fotoperíodo crítico de 12 h, y toda la población comienza a florecer; en este mes todavía llueve en abundancia, de modo que las semillas se forman, y cuando la planta se seca, entre noviembre y diciembre, el viento las dispersa. La respuesta fotoperiódica es alterada, al igual que la germinación, por las condiciones termoperiódicas, o sea, por la oscilación diaria de temperatura.

Otro fenómeno fisiológico de importancia ecológica observable en las plantas que crecen en zonas con marcada variación térmica estacional es el requerimiento de bajas temperaturas (cerca de 0°C) durante la germinación o en estado adulto, para desencadenar la floración en el



Fig. 3. A. Plantas de *Hyptis suaveolens* sembradas en distintas épocas del año, durante la estación de lluvia, para demostrar la floración simultánea durante el mes de septiembre, independientemente de la edad. B. Planta de 30 días de edad, donde se observa la formación de flores.

siguiente período de crecimiento. Este fenómeno se denomina vernalización y se ha observado principalmente en plantas herbáceas anuales (trigo, centeno, etc.) y bienales (coles, zanahorias, etc.), de las zonas templadas. Los cereales (trigo, avena, cebada, centeno) se vernalizan con temperaturas relativamente bajas (4 a 8°C, durante 20 ó 30 días), condiciones que se presentan en el invierno en las regiones templadas. Durante el verano los días largos satisfacen las necesidades fotoperiódicas y las plantas florecen.

17

Las especies bienales se vernalizan durante el primer año de crecimiento en la estación fría, permanecen en estado de roseta hasta el año siguiente y florecen cuando los días se alargan. El proceso de vernalización artificial tiene importancia práctica en agricultura (Napp-Zinn, 1961).

Un aspecto menos estudiado relacionado con la inducción de la floración es el efecto del potencial hídrico de las yemas vegetativas como consecuencia de períodos de sequía. Así, cuando las yemas florales del café se han diferenciado, no se abren si no disminuye el potencial hídrico. En este caso la diferenciación de la yema es inducida por los días cortos, mientras que la apertura la provoca un déficit hídrico seguido de un período de suministro normal de agua (Alvim, 1960).

En cada zona climática de la Tierra, del ecuador hacia los polos, puede observarse que la vegetación presenta una secuencia característica de los procesos de crecimiento y floración. En las zonas tropicales las plantas pueden agruparse en cuatro tipos de acuerdo con la periodicidad de su floración (Alvim, 1964):

- a) Plantas de floración continua. Producen flores todo el año si las lluvias son favorables, por ejemplo: *Hibiscus* spp., *Ficus* spp., *Carica papaya*.

- b) Plantas de floración no estacional. En general florecen todo el año, aunque no de continuo la misma planta. Se suelen observar variaciones de una planta a otra, e incluso entre una rama y otra de una misma planta; por ejemplo: *Spathodea campanulata*, *Cassia fistula*, *Ceiba pentandra*.
- c) Plantas de floración estacional. Son las que crecen en zonas de sequías periódicas o donde la duración del día varía en forma notable. Algunas especies no estacionales se comportan como estacionales si crecen en condiciones de sequías periódicas. Por ejemplo: *Ceiba pentandra*, *Tabebuia pentaphylla* (y muchas otras bignoniáceas), *Genipa caruto*.
- d) Plantas de floración gregaria. Son también de floración estacional dependiendo de las condiciones climáticas, y se caracterizan por la simultaneidad de floración de todos los individuos de una dada comarca, y por períodos cortos. Por ejemplo: *Coffea arabiga*, *Dendrobium crenatum*, *Zephyranthes rosea*, *Pereskia guamacho*.

En general en todas las regiones donde hay un período desfavorable al crecimiento de las plantas, como bajas temperaturas o sequías, ocurre una sincronización del proceso de la floración entre las diferentes especies. Se observan, sin embargo, variaciones en la época de floración. En las zonas templadas hay especies que florecen al comienzo de la primavera, con días cortos, especies que florecen en verano, con días largos, y otras que florecen en otoño, cuando los días comienzan a acortarse (Naylor, 1961). Diferenciación semejante ocurre en los trópicos. En cada caso se trata de estrategias reproductivas específicas que están sincronizadas con la máxima utilización de los recursos energéticos del hábitat y se acomodan a las variaciones estacionales de la actividad polinizadora de insectos u otros animales. Este aspecto de la secuencia fenológica del desarrollo vegetal presenta un amplio tema de investigación de los procesos coevolutivos de los ecosistemas (Janzen, 1975).

Los ciclos de floración están sometidos a ritmos endógenos por lo general adaptados a cambios de clima más o menos marcados. Veamos dos ejemplos contrastantes de zonas tropicales.

En los páramos andinos del norte de Suramérica se observa un marcado florecimiento durante la época de menor precipitación (Cuatrecasas, 1968). Durante este período no se deseca el suelo, de modo que el crecimiento vegetal puede continuar. Sin embargo es la época de menor nubosidad media y como consecuencia de temperaturas diurnas más elevadas. Se ha postulado que ésta podría ser la causa de la floración, además de los días relativamente más cortos, de la flora de los páramos húmedos (Walter y Medina, 1969).

De las sabanas se han hecho estudios fenológicos detallados y se han encontrado períodos de floración muy diversos de sus especies arbóreas y herbáceas (Monasterio, 1968). La floración de las gramíneas y en general de la mayoría de las especies herbáceas ocurre hacia mediados de la época de lluvia, pero se encuentran también especies herbáceas, como *Evolvulus sericeus*, cuya fenología no es estacional, y prác-

ticamente florecen durante todo el año. Entre las especies arbóreas hay dos tipos de floración, el de las que florecen en la época de lluvia, y otro más numeroso, de las que florecen durante la sequía. La sincronización del período de floración con los ciclos de abundancia de insectos polinizadores y depredadores de semillas ha sido estudiada en detalle en bosques deciduos de Costa Rica (Daubenmire, 1972; Frankie y colaboradores, 1974; Janzen, 1975).

La figura 4 resume el modo de floración de las especies de la sabana de los Altos Llanos Centrales de Venezuela, según Aristeguieta (1966) y Monasterio (1968). Se representan las especies arbóreas y herbáceas de los "islotos" de bosques semideciduos aislados en la sabana propiamente dicha.

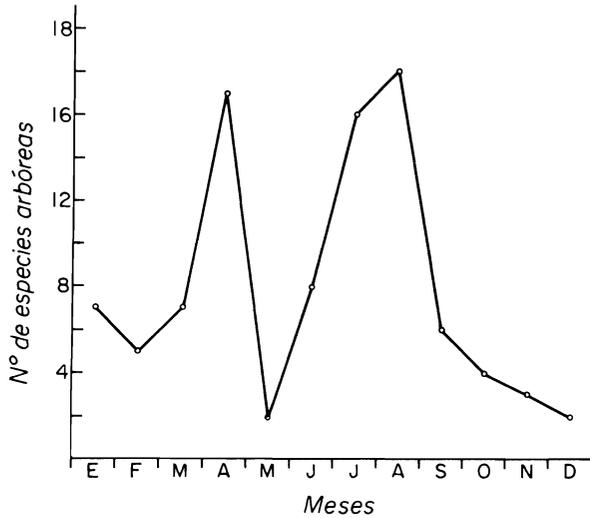


Fig. 4. Número de especies leñosas y herbáceas en floración en los Llanos Centrales de Venezuela. La época de lluvia abarca aproximadamente de abril a septiembre. (Tomada de M. Monasterio, Tesis de Grado, Montpellier, Francia, 1968.)

4

RELACIONES DE AGUA EN LAS PLANTAS

El metabolismo celular depende del grado de hidratación del plasma. Durante su crecimiento natural la planta está sometida a un fuerte gradiente de evaporación, cuya magnitud depende a su vez del grado de saturación hídrica del aire circundante y del contenido de agua del suelo en que penetran las raíces.

El agua desempeña estas importantes funciones en el desarrollo normal de una planta:

1. Es la sustancia más abundante de la célula vegetal, en especial de los tejidos en su fase de crecimiento activo; en los que constituye más del 80% del peso fresco total del tejido (ápices de crecimiento).

2. Interviene en numerosas reacciones metabólicas, desde la fotosíntesis hasta las reacciones hidrolíticas de macromoléculas.

3. Es además el solvente biológico universal, en donde ocurren todas las reacciones metabólicas y se disuelven minerales, gases y sustancias más complejas antes de ser incorporadas a las plantas, o transportadas dentro de ellas.

21

Un suministro continuo de agua es indispensable para mantener la turgencia de los tejidos vegetales, de extremada importancia, por ejemplo, para sostener la relativa rigidez de las hojas para la intercepción de la radiación solar incidente.

La vida de las plantas en condiciones naturales depende pues en alto grado del agua, y este factor es el determinante de la distribución en zonas de los tipos de vegetación no sólo en escala continental sino también local. La restricción del suministro de agua, temporal o permanente, constituye un factor selectivo en el curso de la evolución de las especies vegetales y ha estimulado el desarrollo de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten la supervivencia de plantas superiores en hábitats donde el agua escasea.

4.1. PROCESOS OSMÓTICOS A NIVEL CELULAR

Para comprender los conceptos fundamentales de la economía de agua en plantas superiores, tan importantes para interpretar el comportamiento de las plantas frente al factor hídrico, hay que analizar cómo son las relaciones del agua a nivel celular.

Una célula vegetal adulta se puede comparar con un sistema osmótico sencillo constituido por tres compartimientos: la pared celular, el citoplasma y la vacuola. Esta última ocupa la mayor parte del volumen

en las células vegetales. El citoplasma y la vacuola están rodeados por membranas de naturaleza lipoproteica, caracterizadas por ser diferencialmente permeables, es decir, que presentan resistencia variable al paso de solutos específicos y del agua (solvente). Por lo general iones y moléculas de bajo peso molecular pueden penetrar con facilidad. Moléculas no disociadas atraviesan pasivamente la membrana exterior con mayor rapidez que los iones cargados eléctricamente. El agua, además, difunde con mucha facilidad hacia el interior o el exterior de la célula y es a su movimiento a lo que nos vamos a referir aquí.

La pared celular es un conjunto macromolecular de celulosa, hemicelulosa y sustancias pécticas que no constituye una barrera al paso del agua cuando la célula posee un alto grado de hidratación. La membrana exterior del citoplasma (plasmalema) y la membrana interior que limita la vacuola (tonoplasto) acusan distintas características de permeabilidad, que se demuestran exponiendo células a disoluciones de electrolitos o sacarosa. Los primeros penetran rápidamente al citoplasma y elevan su hidratación mientras que su paso a la vacuola es más lento. La sacarosa puede atravesar el plasmalema, en tanto que el tonoplasto es prácticamente impermeable a ella (Walter y Kreeb, 1970). El tonoplasto presenta una gran resistencia a la salida de las sustancias en el jugo vacuolar, lo que permite mantener la turgencia celular. Sustancias como electrolitos, glicerina, úrea y otras lo penetran más fácilmente.

22

La vacuola está llena de una disolución acuosa de concentración variable según la especie a que pertenece y las condiciones fisiológicas específicas, mientras que el citoplasma y la pared celular se encuentran altamente hidratados en condiciones normales de funcionamiento.

Si imaginamos esta célula inmersa en una disolución acuosa de iones o moléculas se pueden diferenciar tres fases: jugo vacuolar, citoplasma y disolución exterior. En condiciones de equilibrio no hay flujo neto de agua hacia el interior o el exterior de la célula. La condición básica del equilibrio es que el potencial químico del agua (μ_a) en las distintas fases sea idéntico, o sea

$$\mu_a \text{ vacuola} = \mu_a \text{ citoplasma} = \mu_a \text{ disolución exterior.}$$

El potencial químico de una sustancia es una medida de la actividad de tal sustancia en un sistema dado, y se define termodinámicamente como el cociente de dividir la energía libre de Gibbs, de la molécula de dicha sustancia por el número de moles de la sustancia en la fase considerada (Spanner, 1966), en condiciones fijas de temperatura y presión. De esto se deduce que el máximo potencial químico de una sustancia se alcanza en su estado puro. En el caso del agua la dirección del flujo neto entre dos fases *A* y *B* en contacto está dado por el signo de la diferencia:

$$\mu_a^A - \mu_a^B.$$

Si éste es positivo significa que el potencial en *A* es mayor que en *B* y el agua fluye en la dirección *A* \rightarrow *B*, si es negativo el flujo tendrá la dirección *B* \rightarrow *A*.

No se puede medir el potencial químico absoluto de una sustancia, pero en termodinámica sólo interesa la diferencia de potenciales qui-

micos entre dos fases en contacto para conocer la interacción entre ellas.

En sistemas encerrados por una membrana expansible hay una presión parietal añadida a la presión atmosférica bajo la cual se encuentra el conjunto. Esa presión parietal (P) tiende a aumentar el potencial químico del agua en la fase interna. Si se trata de una disolución acuosa, el potencial químico del agua en la fase A es siempre menor que el potencial químico del agua pura (μ_a^0), luego

$$\mu_a = \mu_a^0 - \pi \bar{V}_a + P \bar{V}_a \quad [4.1]$$

donde μ_a es el potencial químico del agua en la fase considerada; π es la presión osmótica potencial de la disolución de la misma fase, y P representa la presión de la pared o presión de turgencia. \bar{V}_a es el volumen molar parcial del agua en cada fase (~ 18 ml). π y P son magnitudes medibles en sistemas físicos y biológicos, de manera que esta expresión puede transformarse así:

$$\frac{\mu_a - \mu_a^0}{\bar{V}_a} = P - \pi = -S = \Psi. \quad [4.2]$$

Esta expresión permite calcular el potencial hídrico (Ψ) (Slatyer, 1967) o el potencial de succión (S) de agua de una célula o de un tejido (Walter y Kreeb, 1970). La ecuación [4.2] aplicada a células vegetales debe incluir en rigor el potencial matricial (τ), el cual es una medida de la retención de agua en los coloides orgánicos del citoplasma y en la pared celular. Boyer (1967) demostró la existencia de este potencial en hojas y encontró que éste se presenta principalmente en la pared celular. En la práctica este potencial matricial debe ser un fenómeno que se presenta en tejidos con alto grado de deshidratación y es importante, por ejemplo, para evaluar el flujo de agua durante la imbibición de semillas. En la mayoría de tejidos vegetales su importancia es muy reducida por lo que se prefiere presentar la fórmula del potencial hídrico en la forma tradicional. El potencial hídrico de la célula es siempre igual o menor que cero porque representa la diferencia del potencial químico del agua más los solutos respecto a agua pura, mientras que el potencial de succión de la misma es siempre igual o mayor que cero porque representa la fuerza con que es "succionada" el agua hacia el interior de la célula. Las unidades son lógicamente de presión y se utilizan el bar, la atmósfera o julios/kg⁻¹ (1 atm = 1,013 bars = 101,3 J/kg⁻¹).

23

La igualdad del potencial de succión no se puede utilizar como criterio para el equilibrio si se prueba que existen mecanismos activos de incorporación de agua o cuando hay diferencias de temperatura de las fases consideradas. En este último caso se presenta el fenómeno denominado termoósmosis, por el cual pueden anularse grandes diferencias en la concentración de solutos osmóticamente activos. Así, una diferencia de 1°C entre dos fases equivale a más de 80 atm, en el sentido de que el agua se moverá de una disolución de 80 atm de potencial osmótico (por ejemplo, sacarosa 1,67 M) a agua pura que esté 1°C por debajo de la temperatura de la disolución (Spanner, 1966; Walter y Kreeb, 1970).

En condiciones isotérmicas, el potencial químico del agua, que determina la dirección del flujo entre dos fases en contacto, se expresa en términos que reflejan tanto la influencia de componentes energéticos como entrópicos (Spanner, 1966):

$$\mu_a = \underbrace{\mu_a^0}_{\text{término entrópico}} - \pi \bar{V}_a + \underbrace{P\bar{V}_a}_{\text{término energético}}.$$

Así en el transporte de agua del suelo a las raíces predomina el componente entrópico pues fundamentalmente las diferencias de π son las que determinan el gradiente de S ; mientras que en el transporte del agua de las raíces a las hojas predomina el componente energético, resultante de la evaporación del agua en las hojas.

El potencial de succión está relacionado con la presión de vapor por la siguiente ecuación:

$$S = \frac{RT}{\bar{V}_a} \ln \frac{p}{p^0}, \quad [4.3]$$

donde R es la constante universal de los gases, T la temperatura absoluta y p la presión de vapor del agua de la fase considerada, mientras que p^0 es la presión de vapor del agua pura bajo las mismas condiciones de temperatura y presión.

En una disolución a la presión atmosférica, la presión parietal es 0, luego

$$\pi = \frac{RT}{\bar{V}_a} \ln \frac{p}{p^0}. \quad [4.4]$$

24

El término $\ln p/p^0$ ha sido utilizado para representar el estado del agua en una célula, en un tejido o en el suelo, y se ha denominado hidratación por analogía con el término temperatura. La hidratación no expresa el contenido de agua de un sistema, sino la actividad del agua en el mismo (Walter y Kreeb, 1970). Más adelante se volverá sobre la significación ecológica de la hidratación.

Si hay suficiente control de temperatura, estas relaciones permiten medir con precisión el potencial de succión de tejidos o de disoluciones.

La ecuación $S = \pi - P$ indica la presión a que el agua es potencialmente incorporada a la célula. La incorporación real dependerá de la diferencia de potencial de succión entre la célula y el medio circundante.

El citoplasma de la célula se encuentra sometido a la misma presión de turgencia que la vacuola, y posee una presión de imbibición potencial igual siempre a la presión osmótica del jugo vacuolar. Este hecho tiene gran trascendencia porque implica que se puede conocer el grado de imbibición del citoplasma midiendo el potencial osmótico del jugo vacuolar. La medida de esta magnitud es sencilla, pues basta extraer el jugo vacuolar del tejido previa destrucción de la permeabilidad celular (por calentamiento, o congelación) y medir el descenso del punto de congelación del líquido extraído.

Al estudiar el efecto del régimen hídrico sobre el balance del agua de la planta, tanto en un cierto instante como a lo largo de las varias épocas del año, o al analizar la adaptación a condiciones de déficit hídrico, la medición del potencial osmótico del jugo vacuolar es de importancia ecológica, pues indica directamente el grado de imbibición del plasma, lo cual está correlacionado con la eficiencia metabólica de la especie objeto de estudio (véase 4.4).

4.2. ABSORCIÓN, TRANSPORTE Y PÉRDIDA DE AGUA POR LAS PLANTAS

La planta en crecimiento puede considerarse como una unidad interpuesta en el flujo de agua del suelo a la atmósfera. La atmósfera que envuelve a las plantas por lo general no está saturada de agua, por lo cual ejerce una presión de succión proporcional al logaritmo neperiano del cociente de la presión de vapor de agua actual del aire y la máxima posible a una cierta temperatura (véase la ecuación [4.3]). Tanto en el suelo como en la planta, en condiciones normales de crecimiento, hay un potencial de succión mucho menor que en la atmósfera, de modo que durante la mayor parte de la vida de la planta hay un flujo de agua en la dirección suelo \rightarrow planta \rightarrow atmósfera. La continuidad de este proceso mantiene la turgencia de las células foliares. Este flujo sigue el gradiente termodinámico de potenciales de succión. En casos extremos de sequía edáfica y donde se mojan las hojas por lluvia esporádica o rocío puede invertirse el flujo por lo menos de la atmósfera a las hojas. Este fenómeno, sin embargo, es de poca importancia ecológica. En plantas superiores el suministro de agua ocurre fundamentalmente por las raíces. Cabe pensar que el agua fluye a través de una serie de compartimientos, y que a este flujo se oponen resistencias, que dependen de las características de cada compartimiento y de la magnitud del flujo.

En la serie suelo-raíz-xilema-hoja (cámara subestomática), se puede decir, por ejemplo, que el flujo (F) de agua del suelo (1) a la raíz (2) depende de la diferencia de potenciales de succión $S_1 - S_2$ y de la resistencia al flujo entre el suelo y la raíz ($r_{1,2}$). La naturaleza de la resistencia puede ser muy compleja, pues intervienen fenómenos de hidratación, de superficie, etc. En condiciones en que el flujo a través de todos los compartimientos es constante se obtiene:

$$F = \frac{S_{1,2}}{r_{1,2}} = \frac{S_{2,3}}{r_{2,3}} \dots \frac{S_{n,n+1}}{r_{n,n+1}}.$$

Para un cierto flujo, las resistencias pueden variar de acuerdo con las diferencias de S en los compartimientos considerados, de modo que sería de esperar que la mayor resistencia al flujo de agua se encontrara donde el ΔS es mayor, y esta situación se presenta en condiciones de suministro constante de agua, entre la hoja y la atmósfera (Slatyer, 1967; Dainty, 1969).

El potencial de succión del suelo y en condiciones normales de suministro de agua varía entre 0, 1 y 10 atm; en las hojas, los valores típicos van de 2 a 15 atm, en tanto que en la atmósfera varían entre 100 y 2000 atm (Milthorpe y Moorby, 1974).

La diferencia de potenciales de succión entre la atmósfera y la planta explican por sí solos el ascenso de la columna de agua hasta la copa de los árboles más altos (ΔS 1 atm = 10 m). El ascenso del agua a lo largo de los canales xilemáticos se realiza en columnas continuas, pues la fuerza de cohesión de esta sustancia es considerable (medida en esporangios de helechos sobrepasa las 200 atm (Walter, 1962)) de modo que la columna de agua resiste sin partirse la tracción a la que es sometida. Por otra parte, las paredes del xilema se hidratan, y la tensión superficial del agua en los tubos capilares sinuosos de estas paredes impiden que la columna de agua se despreque de la pared.

La superficie foliar constituye un septo multiperforado, a través de cuyos poros ocurre el intenso intercambio gaseoso, de H_2O , O_2 y CO_2 , característico del metabolismo foliar. Estos poros o estomas, por lo general más numerosos en el envés de las hojas, representan la vía principal de paso a la atmósfera del vapor de agua que sale de las superficies celulares del mesófilo. El proceso de evaporación foliar se denomina transpiración.

Esquemáticamente se puede resumir el flujo transpiratorio de la siguiente manera. En la superficie húmeda de las paredes de las células del mesófilo foliar, sobre todo en la cámara subestomática, el agua se evapora y difunde hacia el exterior por los estomas o aun por la cutícula que cubre la hoja (transpiración estomática y cuticular, respectivamente). La resistencia al paso de agua por estas dos vías es muy distinta; cuando los estomas están abiertos, la diferencia alcanza varios órdenes de magnitud.

El aire que circunda la hoja no es homogéneo. Se puede comprobar que las capas de aire en contacto con la superficie son relativamente más viscosas y dificultan la difusión molecular. Esta capa se denomina capa limitante. Podemos así distinguir dos resistencias principales al flujo de vapor de agua de la hoja a la atmósfera: la resistencia foliar (r_f), suma de la resistencia estomática (r_e), de la cuticular (r_c) y otras inherentes al estado del agua en las superficies celulares de la cámara subestomática, y la resistencia de la capa limitante (r_a).

26

El flujo de evaporación de agua por unidad de superficie foliar (transpiración) se puede expresar en forma análoga a la ley de Fick (Dainty, 1969) por:

$$F = \frac{\Delta C}{r}$$

donde F es el flujo expresado en $g\ cm^{-2}\ s^{-1}$; ΔC es la diferencia de concentración de vapor de agua en $g\ cm^{-3}$ y r la resistencia difusiva cuyas unidades resultan ser $s\ cm^{-1}$.

ΔC es una expresión de concentración y puede expresarse en función de la diferencia de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera.

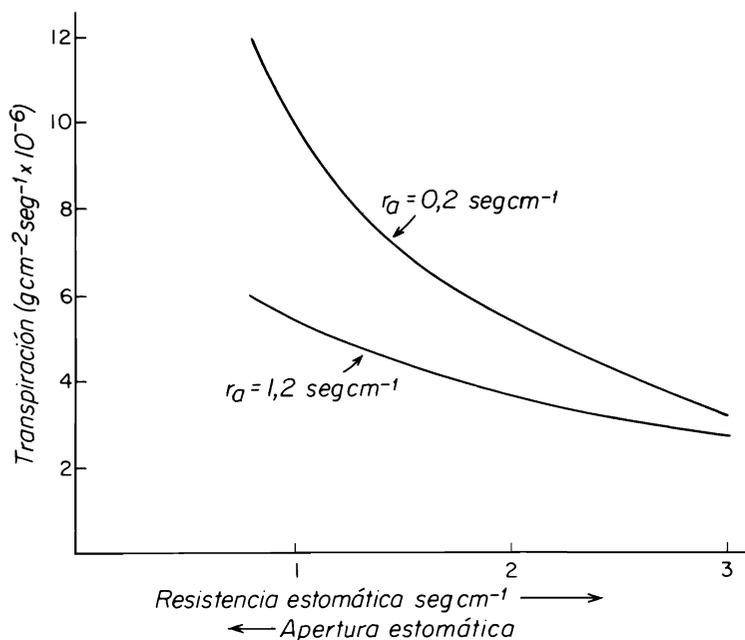
$$\Delta C = \frac{273}{PT} \rho v \Delta p$$

donde ρv indica la densidad del vapor de agua a presión y temperatura normal, P y T son los valores de presión y temperatura absoluta medidos y Δp la diferencia de presión de vapor.

La resistencia r_a de la capa limitante depende del espesor de ésta y el espesor depende a su vez de la velocidad de desplazamiento de la masa de aire cercana a la hoja. A un cierto grado de turbulencia, el espesor de la capa limitante también depende de las dimensiones y forma de la hoja (Gates y Papián, 1971). Las hojas grandes presentan una resistencia mayor al flujo de vapor de agua que las hojas pequeñas.

La resistencia de la hoja a la emisión del vapor de agua varía con la apertura estomática. La influencia de la variación de la resistencia

estomática es tanto más marcada cuanto menor sea la resistencia de la capa limitante. Esta relación puede verse claramente en la figura 5.



27

Fig. 5. Variación de la transpiración foliar en relación con el grado de apertura estomática, con dos valores diferentes de resistencia de la capa limitante.

Puede observarse que la respuesta del flujo transpiratorio a la resistencia de los estomas a la difusión es tanto más marcada cuanto mayor sea r_t respecto a r_s . Esto significa que al aumentar la velocidad del viento aumenta la importancia de r_t como reguladora de la transpiración.

La apertura y cierre del estoma se debe a la variación de la turgencia de las células que lo constituyen (células oclusivas). Estas células se caracterizan por un engrosamiento asimétrico de sus paredes. Las paredes relativamente engrosadas de las dos células oclusivas son colindantes y por ello al hincharse las células dejan un poro entre ellas.

El ambiente puede regular la apertura estomática en grado sensible. Todos los factores que coadyuvan a la apertura estomática son los que, en última instancia, afectan el grado de turgidez celular, provocando así los movimientos de apertura y cierre (Heath y Mansfield, 1969). En todos los casos también el aumento de la turgidez está asociado a la entrada de K^+ a las células oclusivas. Los factores principales del movimiento estomático son:

- a) Hídricos: la escasez del agua suministrada a las hojas reduce la turgencia de las células oclusivas, las que terminan por cerrarse y reducen así el flujo de agua hacia la atmósfera.
- b) Concentración del CO_2 : una concentración de CO_2 superior a la del aire en la cavidad subestomática causa el cierre del estoma, mientras que una baja estimula su apertura. El proceso parece estar relacionado con variaciones del pH del jugo vacuolar de las células oclusivas.
- c) Luz: la exposición a la luz de las células oclusivas suscita su apertura probablemente por la acción de dos fenómenos: la síntesis de azúcares en los cloroplastos de las células oclusivas (aumento de S), y el descenso de la concentración del CO_2 de la cámara subestomática por fijación de este gas en el mesófilo.
- d) Temperatura: un incremento moderado de la temperatura foliar provoca la apertura estomática, en tanto que un aumento excesivo causa el cierre, tal vez por incremento del nivel de CO_2 intercelular.

Los estomas tienen ciclos diurnos de apertura y cierre, en los cuales influyen todos los factores señalados, aunque en circunstancias particulares predomine alguno de ellos. Así, por ejemplo, al pasar de la luz a la oscuridad es probable que el cierre estomático sea consecuencia del incremento de la concentración de CO_2 en la cámara subestomática como consecuencia del cese de la fotosíntesis. Durante el día el ascenso marcado de temperatura foliar y el déficit de agua (causan pérdida parcial de la turgencia foliar) pueden producir cierre estomático parcial o total (Heath y Mansfield, 1969).

En la figura 6 se presenta el curso diario de la transpiración de *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, dos árboles típicos de las sabanas septentrionales de Suramérica (Vareschi, 1960). Se observa que la magnitud de la pérdida de agua aumenta en el curso del día, de manera similar a la temperatura del aire. Con el incremento de la radiación a medida que la luz solar incide más perpendicularmente (las mediciones se hicieron en la época de sequía) aumenta proporcionalmente la transpiración de *B. crassifolia*, mientras que en *C. americana* hay una merma de la pérdida de agua durante el mediodía como consecuencia del cierre estomático parcial (aumento de r_p). Parece claro que estos dos árboles se diferencian en su capacidad de transporte de agua desde las raíces hasta las hojas, por lo cual ocurren deficiencias hídricas transitorias en el follaje de *C. americana*, lo que provoca un cierre estomático hidroactivo.

El equilibrio de agua de las plantas es decisivo para la supervivencia de éstas en su hábitat y por ello una gran parte de la investigación relacionada con su adaptación se ha dedicado al análisis de la estructura y funcionamiento del aparato estomático. Por lo general el aparato estomático de las plantas de zonas secas es muy complejo, y su estructura dificulta en grado considerable la difusión del vapor de agua por los estomas. Igualmente, el grosor cuticular típico de estas plantas implica un alto valor de la resistencia difusiva por la cutícula. Por otra parte, la densa pilosidad frecuente en la superficie foliar es causa

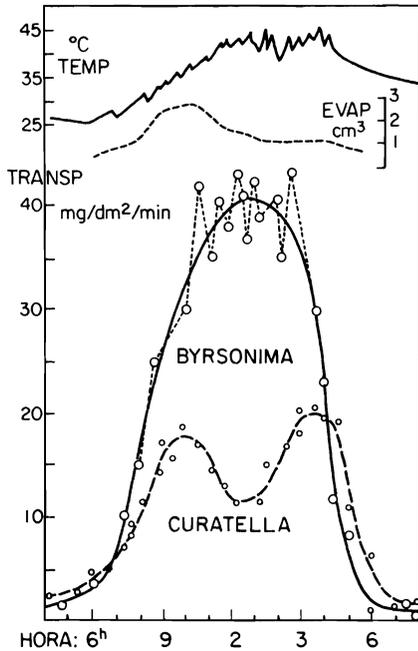


Fig. 6. Transpiración de *Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana* en condiciones naturales en las sabanas de los Llanos Centrales de Venezuela. (Tomada de W. Vareschi, *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, **21**(96), 39, 1960. Reproducida con permiso.)

de un aumento considerable de r_a , y como consecuencia de una drástica reducción del flujo de agua planta \rightarrow atmósfera.

29

Como por el estoma pasan tanto el agua como el CO_2 , todas sus características estructurales afectan en medida importante la resistencia al flujo del CO_2 , por lo cual se volverá a este tema al discutir la ecología de la fotosíntesis (capítulo 5).

4.3. DETERMINANTES FÍSICAS PARA EL INTERCAMBIO GASEOSO EN LA SUPERFICIE ASIMILATORIA: BALANCE ENERGÉTICO

En la superficie asimilatoria de las plantas superiores ocurre un intenso intercambio de CO_2 , O_2 y vapor de agua; este proceso se caracteriza por una entrada neta de CO_2 y la salida de O_2 y vapor de agua, durante el día, y durante la noche se invierte el flujo de CO_2 y O_2 . La intensidad y dirección de los flujos de CO_2 y O_2 son consecuencia de los procesos de fotosíntesis, fotorrespiración y respiración mitocondrial que ocurren a nivel celular y cuyas características bioquímico-fisiológicas se explicarán más adelante (véase 5.4).

El CO_2 entra en la hoja por los poros estomáticos. La apertura de estos expone también la superficie celular del mesófilo esponjoso al gradiente de presión del vapor existente entre la hoja y la atmósfera circundante. El flujo de agua que así se produce es un fenómeno acompañante de la fotosíntesis.

Por otra parte, la superficie asimilatoria expuesta a bruscos cambios diurnos de la radiación, a la circulación de las masas de aire que

la rodean y a las variaciones rápidas de la humedad relativa de tales masas de aire, se comporta como un ente físico cuya temperatura depende de su balance energético (Gates, 1968). El volumen de agua que una hoja pierde durante un día soleado es uno de los factores preponderantes de este balance energético por el alto calor específico del agua (la evaporación de 1 g de agua a 25° C requiere cerca de 580 cal).

La interacción energética de la hoja con su ambiente es esencial para entender el comportamiento productivo de las plantas en condiciones naturales, pues éste afecta una gran variedad de procesos como la transpiración, la fotosíntesis y el traslado de sustancias (Gates, 1968, 1975), y explica en gran parte la diferenciación de tipos de tamaño y forma foliares en hábitats de distinto clima (Parkhurst y Loucks, 1972; Taylor, 1975) y que condicionan una mayor eficiencia en el uso del agua.

El clima contiguo a la superficie foliar se puede describir adecuadamente mediante los siguientes parámetros: a) flujo radiante, b) temperatura del aire, c) velocidad del viento y d) humedad relativa. Dentro del clima "foliar" así definido, el intercambio energético hoja-ambiente comprende los siguientes procesos: 1) conversión de energía química por el metabolismo, 2) absorción y emisión de energía radiante, 3) intercambio convectivo de calor, 4) intercambio de calor latente por evaporación o condensación de agua, y 5) conducción.

30

Los términos 1 y 5 tienen por lo general poca importancia para el equilibrio energético, con excepción de los órganos masivos, suculentos, cuya relación área/volumen es pequeña, como ocurre en los espádice de las aráceas o en los vástagos columnares de las cactáceas.

Experimentalmente se ha establecido que el intercambio energético de una hoja se puede expresar por la siguiente ecuación (Gates, 1975):

$$Q_a = \epsilon \sigma T_f^4 + H(T_f - T_a) + LE$$

donde:

Q_a = Energía de la radiación absorbida ($\text{cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$).

ϵ = Emisividad de la hoja.

σ = Coeficiente de Stefan-Boltzmann para la radiación de cuerpo negro ($8,132 \times 10^{-11} \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1} \text{ K}^{-4}$).

T_f = Temperatura foliar en K.

T_a = Temperatura del aire en K.

H = Coeficiente de convección.

E = Cantidad de agua evaporada por transpiración.

L = Calor latente de vaporización del agua, dependiente de la temperatura en cal g^{-1} (580 cal g^{-1} a 30° C).

Esta ecuación permite calcular las pérdidas reales de agua de la hoja mediante la medición de la radiación incidente, la temperatura del aire y la temperatura foliar, si se conocen las propiedades físicas de las hojas, como coeficientes de absorción, emisividad y convección.

4.4. SIGNIFICACIÓN ECOFISIOLÓGICA DE LA HIDRATACIÓN DEL CITOPLASMA

La ecuación en que se basa el cálculo del potencial de succión de una célula o un tejido no permite conocer el estado del agua en el citoplasma mismo. Del grado de hidratación del citoplasma depende la actividad de las enzimas. Por la condición del equilibrio del potencial químico del agua entre fases en contacto, se puede demostrar que el grado de hidratación del plasma (expresado por el potencial de imbibición de sus proteínas) depende del potencial osmótico del jugo vacuolar (Walter y Kreeb, 1970).

Por lo general, las plantas que crecen en ambientes donde el suministro de agua no es óptimo, presentan en sus tejidos, sobre todo en las hojas, un potencial osmótico del jugo vacuolar mayor, es decir, menor hidratación del citoplasma. Esta deficiencia se refleja en la capacidad de crecimiento de la planta e incluso en la estructura de la superficie asimilatoria y de la radical. Este fenómeno se puede apreciar observando la estructura de "hojas de sol" y "de sombra" de una misma especie. Se denominan así las hojas que se han desarrollado expuestas a intensidades lumínicas distintas por diferencias en su localización dentro del follaje de la planta respectiva o de la comunidad vegetal. Las hojas de sol han crecido bajo exposición total, mientras que las de sombra crecieron dentro del follaje, a la sombra de otras hojas. Estas condiciones se dan con frecuencia en árboles que crecen en su hábitat natural y se pueden inducir experimentalmente. Las hojas de sol son más gruesas que las de sombra (mayor relación peso foliar/superficie foliar), poseen un parénquima de empalizada bien estructurado (bifacialidad acentuada), cutícula más gruesa, mayor densidad de estomas y nervaduras.

31

Estas variaciones morfológicas están relacionadas con un saldo de agua desfavorable a las hojas de sol por períodos prolongados. La hoja de sol recibe una dosis de radiación mayor, por lo cual, durante los períodos de iluminación, su temperatura es más elevada que en las de sombra. Por ello el gradiente de humedad hoja-atmósfera se acentúa, con lo cual para una misma resistencia difusiva, hay mayor pérdida de agua por transpiración. La medición del potencial osmótico del jugo vacuolar de hojas de sol y de sombra permite evidenciar que el grado de hidratación del citoplasma es mayor en las hojas de sombra porque crecen con un régimen más equilibrado de suministro de agua. En la Tabla 9 pueden verse las diferencias de potencial osmótico del jugo vacuolar, así como algunas características morfológicas de las hojas de *Robinia pseudoacacia* (Walter, 1960).

Tabla 9. Características Morfológicas y Potencial Osmótico del Jugo Vacuolar de las Hojas de *Robinia pseudoacacia* (Modificada de Walter, 1960).

Tipo de Hoja	Superficie Foliar (cm ²)	Espesor Foliar (μm)	Estomas por mm ²	Presión Osmótica del Jugo Vacuolar (Valores Extremos) (atm)
Hoja de Sol	40,8	154	495	17,3 - 18,1
Hoja de Sombra	351,8	126	352	12,2 - 12,6

Las características foliares de las hojas crecidas en condiciones hídricas temporalmente desequilibradas, se asocian con la xeromorffía, es decir, morfología de las plantas de zonas secas. Hay que mencionar que estas modificaciones estructurales repercuten en importante medida en el metabolismo fotosintético de las hojas y en la capacidad de producir materia orgánica por la planta, lo cual se analizará posteriormente (Caps. 5 y 6). Hay que tener en cuenta además que por deficiencias de nutrición mineral se pueden provocar modificaciones estructurales similares, y de hecho, la vegetación propia de suelos oligotróficos, aunque húmedos, presenta una morfología foliar análoga a la de zonas secas, lo cual puede ser consecuencia de factores de selección similares a los de la morfología foliar (véase 7. 7).

Las condiciones de balance de agua en la vegetación varían a diario a consecuencia de cambios de la incidencia de la luz, y según las estaciones a causa de las variaciones de las épocas de lluvia y sequía, de las temperaturas, de la insolación, etc.

Los cambios en el suministro de agua se reflejan en variaciones pasivas y reversibles, o activas y por lo general irreversibles, del potencial osmótico del jugo vacuolar.

32

Las variaciones diurnas del potencial osmótico del jugo vacuolar en plantas sometidas a radiación fuerte oscilan de 2 a 6 atm entre el valor máximo (mediodía) y el valor mínimo (amanecer). Estas variaciones se deben a un desequilibrio transitorio entre la absorción y la pérdida de agua por las hojas, por lo cual resulta un aumento de la concentración relativa del jugo vacuolar. Este fenómeno se puede poner de manifiesto si el producto del contenido de agua de la hoja por el potencial osmótico del jugo vacuolar permanece constante durante el día.

Cuando hay un balance desfavorable de la economía hídrica por períodos prolongados, como sucede en plantas de zonas secas o en hojas de sol, ocurren procesos activos de regulación que provocan un aumento permanente del potencial osmótico del jugo vacuolar, procesos estos de cuya naturaleza bioquímica apenas se sabe muy poco (Walter y Kreeb, 1970; Slatyer, 1967).

El estudio del balance de agua en plantas de zonas secas es básico para comprender los procesos de producción de materia orgánica en condiciones de déficits hídricos prolongados; por ello lo publicado sobre este punto y los tipos ecológicos que se han diferenciado con respecto a la hidratación del citoplasma y a las distintas estrategias evolutivas en vigor hasta ahora, se refieren principalmente a zonas subtropicales, donde se hallan los mayores desiertos de la Tierra. Se conoce muy poco acerca del comportamiento osmótico de los distintos tipos ecológicos que se encuentran en los bosques deciduos, sabanas, bosques pluviales y otros tipos de vegetación de las zonas tropicales.

Los aspectos ecofisiológicos del equilibrio hídrico son también necesarios al estudiar la evolución de las formas terrestres de las plantas (Walter, 1967). La ocupación de hábitats terrestres fue realizada por dos tipos de plantas siguiendo estrategias evolutivas contrapuestas:

- a) plantas poikilohidas, por lo general plantas inferiores, caracterizadas porque el grado de hidratación del plasma depende exclusivamente de la humedad relativa ambiental.
- b) plantas homoiohidras, únicamente plantas superiores, que sí pueden regular el grado de hidratación del plasma y por ello son menos dependientes de la humedad relativa ambiental.

La transición de las plantas acuáticas a las poikilohidas debe haber ocurrido en una fase muy temprana de su evolución. Tales plantas deben haber sido autótrofas inferiores, cianofíceas y clorofíceas, caracterizadas por células pequeñas y desprovistas de vacuolas. No pueden considerarse como plantas terrestres verdaderas, pues si bien crecen fuera del agua, sólo son activas si están humedecidas o rodeadas de una atmósfera prácticamente saturada de vapor de agua. De lo contrario el citoplasma se deshidrata y pasa a un estado de vida latente. Como las células no tienen vacuolas, la reducción de volumen de su contenido celular por desecación es tan pequeña que subsiste la estructura fina del plasma y al rehidratarse reanudan de nuevo su funcionamiento normal.

Plantas poikilohidas se encuentran hoy en todos los grupos taxonómicos con la excepción de las gimnospermas. Entre ellas se pueden citar:

algas	<i>Pleurococcus, Trentepohlia.</i>
bríofitas	Especies de <i>Riccia.</i>
helechos	<i>Selaginella, Ceterach.</i>
angiospermas	<i>Chamaejas, Myrothamnus (Scrophulariac), Vellozia (Velloziac).</i>

La forma de vida poikilohida en musgos, helechos y plantas superiores debe considerarse como una adaptación secundaria.

Las plantas homoiohidras probablemente se originaron cuando, en el curso de la evolución, aparecieron clorofitas con grandes células vacuolizadas. Estas algas tienen mayor capacidad de competencia por su mayor eficiencia en producir materia orgánica. La productividad depende de la superficie asimilatoria, la cual es pequeña en relación con el volumen total del protoplasma en las algas sin vacuolas. La formación de vacuolas y el desplazamiento del protoplasma con cloroplastos a una delgada capa parietal, permite incrementar en medida considerable la superficie asimilatoria por unidad de protoplasma. Para resistir la presión del jugo vacuolar se requiere sólo la estructuración de una pared celular rígida, constituida por carbohidratos provenientes de la fotosíntesis, mientras que la disminución relativa del protoplasma reduce las necesidades de nitrógeno para formación de proteínas, uno de los elementos más frecuentemente limitante en la nutrición de las plantas.

Con la aparición del mecanismo de turgencia, las células vacuolizadas alcanzan gran rigidez, pero pierden la capacidad de desecarse, probablemente por los efectos mecánicos de la deshidratación sobre la estructura fina del plasma. Por otra parte, la formación de la vacuola provee a la célula de un medio acuoso interno separado del citoplasma por el tonoplasto.

Las otras características que surgen en el curso de la ocupación de los hábitats terrestres son la constitución de una cutícula impermeable y un sistema de absorción y transporte de agua capaz de compensar aquella pérdida por los órganos asimiladores, necesariamente expuestos al gradiente de humedad relativa de la atmósfera para la fijación del CO_2 .

ASIMILACIÓN DEL CARBONO

El mecanismo fotosintético, o proceso mediante el cual los organismos autotrofos utilizan la energía radiante visible proveniente del Sol para la síntesis de compuestos orgánicos de alto contenido energético, constituye la base fundamental para el desarrollo de toda la diversidad biológica de nuestro planeta.

Mediante este proceso se fijan anualmente $698,9 \times 10^{18}$ cal, de las cuales $426,1 \times 10^{18}$ corresponden a la superficie terrestre y el resto a las superficies oceánicas (Golley y Lieth, 1972). El consumo energético total del mundo en 1970 fue de $47,8 \times 10^{18}$ cal, o sea, cerca del 7% de la fijación fotosintética total de la Tierra (Hammond, Metz y Maugh II, 1973).

5.1. ESTRUCTURA DEL APARATO FOTOSINTÉTICO DE LAS PLANTAS SUPERIORES

Las características fundamentales del aparato fotosintético de los vegetales superiores pueden resumirse así. Las plantas desarrollan un vástago el cual dispone de una superficie asimilatoria constituida por hojas. En las células de éstas hay pequeños corpúsculos hasta de unos $4 \mu\text{m}$ de diámetro, llamados cloroplastos, que contienen clorofila, pigmento responsable de la absorción de la energía radiante incidente (Fig. 7). Dichos corpúsculos albergan un sistema enzimático que cataliza la reducción del CO_2 atmosférico mediante la energía radiante de longitud de onda comprendida entre 400 y 700 nm. El cloroplasto contiene un sistema membranoso característico de una gran superficie donde ocurre la absorción de la luz por las moléculas de los pigmentos fotosin-

35

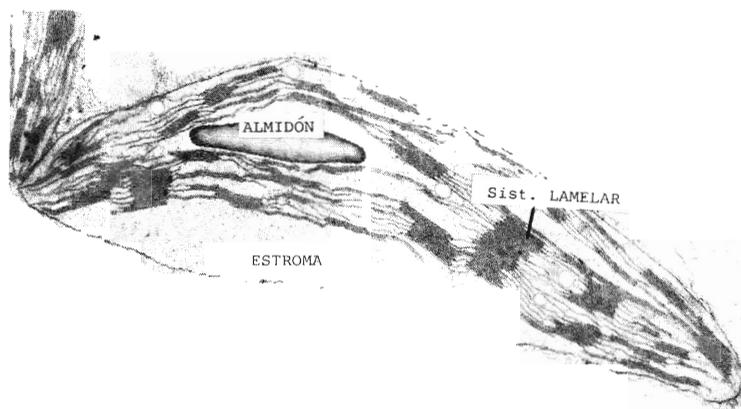


Fig. 7. Cloroplasto de *Atriplex patula*.

tetizantes, así como la transferencia de la energía (reacciones fotoquímicas). En la matriz, que rodea al sistema membranoso, el estroma, se realiza la fase bioquímica del proceso fotosintético.

5.2. CINÉTICA DE LA FIJACIÓN DEL CO₂

El proceso de fijación por fotosíntesis del CO₂ que ocurre en las superficies verdes de las plantas depende de manera característica de la luz, la concentración de CO₂ en la atmósfera y la temperatura, así como de un grado de humedad adecuado que mantenga la turgencia foliar. El proceso está también modificado por la magnitud del desplazamiento de las masas de aire circundantes a las hojas. Como vimos, el balance energético de las hojas depende en alto grado de la velocidad del viento, de la forma de las hojas y del suministro de agua.

La figura 8 permite diferenciar las características de las curvas de fijación del CO₂. La curva de incorporación neta del CO₂ por una hoja

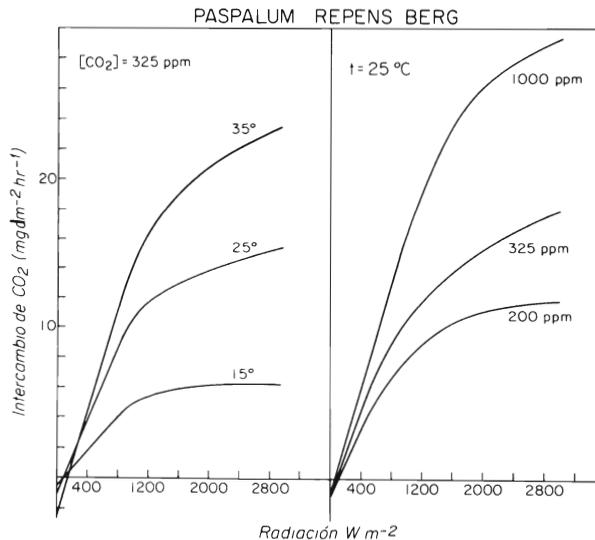


Fig. 8. Curvas de fotosíntesis de *Paspalum repens* en condiciones de laboratorio. (Modificada de J.J. San José. Reproducida por cortesía de la Academia Brasileira de Ciências.)

en función de la intensidad de la luz incidente se puede caracterizar así. A baja intensidad de luz hay una dependencia lineal entre el flujo del CO₂ y dicha intensidad. En la oscuridad, el flujo neto de CO₂ es negativo y su magnitud corresponde a la respiración mitocondrial. Cuando la hoja se ilumina comienzan a funcionar los cloroplastos, en cuya cadena de transporte de electrones se produce la síntesis del ATP (trifosfato de adenosina), de modo que en estas condiciones funcionan simultáneamente dos procesos productores de ATP: el fotosintético, a nivel de los cloroplastos, y el oxidativo, a nivel de las mitocondrias.

La intensidad de luz en la cual el intercambio neto de CO_2 es nulo, se denomina *punto de compensación de luz*. Por encima de cierta intensidad de la luz no hay incremento en el flujo neto del CO_2 ; este valor de la intensidad es el *punto de saturación de luz*. El valor de cada uno de estos parámetros depende de las especies y está correlacionado con las características del ambiente de crecimiento (véanse las secciones 5.6. y 7.7.); así las plantas del sotobosque (plantas de sombra) tienen menor tasa de respiración mitocondrial, así como menor punto de compensación de luz e inferior punto de saturación de luz en contraste con las plantas que han crecido expuestas a plena luz solar (plantas de sol). Estos parámetros también pueden hacerse variar experimentalmente cultivando las plantas bajo diferentes intensidades de luz.

La concentración natural del CO_2 en el aire (300 a 350 ppm) es un factor limitante de la fotosíntesis. La figura 8 muestra las características más importantes de la curva de fotosíntesis en función de la concentración del CO_2 . A baja concentración de CO_2 (0 a 1000 ppm) la curva sigue un curso lineal. Si el aire que circunda las hojas carece de CO_2 , a alta intensidad de luz, puede observarse que muchas plantas tienen un flujo neto negativo de CO_2 mientras que otras apenas despiden CO_2 al ambiente. Se trata de dos grupos de plantas cuyo respectivo metabolismo acusa fundamentales diferencias que se analizarán más adelante. Cinéticamente estos dos grupos se diferencian en cuanto al *punto de compensación* del CO_2 , o sea, aquella concentración del CO_2 a la cual el flujo neto de CO_2 de la hoja es nulo. En las plantas que no liberan CO_2 al aire circundante cuando se exponen a una atmósfera exenta de este gas, el punto de compensación de CO_2 es cercano a cero, mientras que en las plantas que sí producen CO_2 en esas condiciones, el punto de compensación oscila alrededor de las 60 ppm, y su magnitud depende de la temperatura. Por encima de cierta concentración de CO_2 ambiental no hay un incremento del flujo neto de CO_2 hacia la hoja, de modo que se habla entonces del *punto de saturación* de CO_2 .

37

Todos los parámetros mencionados están afectados por la temperatura; por ejemplo, aumento de ésta puede provocar aumento de los puntos de compensación de luz y del CO_2 , así como aumento de los puntos de saturación de la luz y del CO_2 . Estas correlaciones pueden interpretarse a partir de la interacción de procesos bioquímicos y fotoquímicos principalmente en los cloroplastos, y también teniendo en cuenta procesos oxidativos asociados a las mitocondrias y a los peroxisomas. (Para información sobre estructura de células vegetales, véase Frey-Wissling y Mühlethaler, 1964.) A baja intensidad de luz, el sistema fotoquímico (generación de poder reductor, Fig. 9) limita la reducción del CO_2 , y este proceso es prácticamente independiente de la temperatura. Altas intensidades de luz saturan el sistema fotoquímico, y es la capacidad del sistema bioquímico la que regula el proceso; por ello el aumento de la temperatura o de la concentración del CO_2 incrementan en grado notable el flujo neto de CO_2 hacia el interior de la hoja.

Al estudiar el intercambio neto de CO_2 en plantas superiores pueden diferenciarse tres tipos básicos de comportamiento de aquellas (Fig. 10). En primer lugar se encuentran las plantas cuyo incremento diario de materia orgánica se debe exclusivamente a la fijación diurna

Esquema Funcional de Cloroplastos de Plantas Superiores

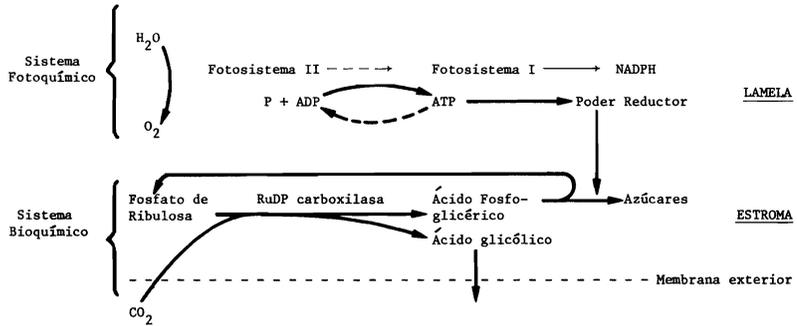


Fig. 9. Representación esquemática de la generación de energía y del "poder reductor" (ATP + NADPH) en el sistema lamelar de cloroplastos de plantas superiores.

de CO_2 (incluye las plantas con alto y bajo punto de compensación de CO_2 descritas anteriormente), mientras que las de un segundo grupo presentan ganancia neta diurna y nocturna de CO_2 . Bajo ciertas condiciones, este último grupo sólo acusa un balance positivo de CO_2 durante la noche. Este tipo de metabolismo, descubierto en ciertas cactáceas durante el siglo pasado por DeSaussure fue estudiado intensivamente en una familia de plantas suculentas, la de las Crassulaceae, y el proceso se denomina metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC), pues se caracteriza por drásticas fluctuaciones diarias de la acidez tisular.

38

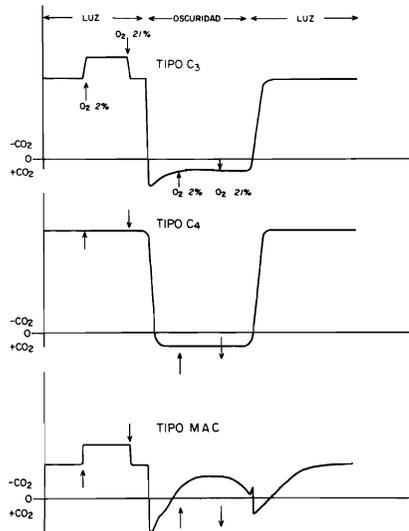


Fig. 10. Cinética de fijación del CO_2 en plantas de diferente metabolismo fotosintético. Obsérvese el efecto del oxígeno y de los fenómenos transientes de paso de luz a oscuridad y viceversa. (Medina y colaboradores, 1976.)

Dos características peculiares de la cinética del intercambio neto del CO_2 pueden observarse al cambiar la concentración de oxígeno del aire que circunda las hojas fotosintetizantes, y al pasar de la luz a la

oscuridad. Durante el período de luz, la disminución de 20% (concentración normal) a 2% de la concentración de O_2 del aire provoca en muchas plantas un marcado incremento, de hasta el 50%, de la tasa neta de incorporación de CO_2 . El fenómeno se interpreta como una inhibición de la fotosíntesis por el oxígeno (Björkman, 1966, 1973). El efecto del oxígeno en la fotosíntesis indica la existencia de un proceso oxidativo, que ocurre simultáneamente con la fotosíntesis y dependiente de ella, que se denomina fotorrespiración. Este proceso es mucho más sensible a la presión parcial del O_2 que la respiración "oscura" o mitocondrial, como se desprende del hecho de que la tasa de producción de CO_2 en la oscuridad no es alterada por cambios de la concentración del O_2 en el intervalo de concentraciones mencionado (véase la Fig. 10). La respiración mitocondrial se satura con el 2% de O_2 en tanto que la fotorrespiración no alcanza saturación ni siquiera en una atmósfera pura de O_2 (Chollet y Ogren, 1975).

El paso de luz a oscuridad muestra también un curso característico relacionado con el proceso de fotorrespiración. Las plantas con fotorrespiración presentan un nítido pico de producción de CO_2 al comienzo del período de oscuridad, que luego desaparece al estabilizarse la respiración. Se ha podido comprobar que este pico no se registra cuando las plantas se encuentran en una atmósfera de baja presión parcial de O_2 .

La diferenciación entre plantas con y sin fotorrespiración perceptible puede demostrarse siguiendo el curso de la producción de CO_2 en la luz y en la oscuridad rodeando a la planta de aire exento de CO_2 . Puede observarse que plantas, como el maíz, apenas producen CO_2 en la luz cuando están en aire carente de este gas, mientras que plantas, como la caráota (frijol negro, *Phaseolus* sp.), desprenden una cantidad considerable de él. La cantidad de CO_2 producida por fotorrespiración es dependiente de la intensidad de la luz, lo que indica que se trata de la oxidación de un substrato producido durante el metabolismo fotosintético, y además es muy sensible a la temperatura. Obsérvese entonces que la eficiencia en la fijación neta de CO_2 en plantas con fotorrespiración será relativamente menor a temperaturas más altas, mientras que no hay ninguna influencia sensible en las plantas sin fotorrespiración.

Cabe destacar que en las plantas con MAC puede detectarse fotorrespiración durante la fijación diurna del CO_2 , mas no en la nocturna.

5.3. CORRELACIONES MORFOLÓGICAS

Los tipos de plantas con o sin fotorrespiración o con fijación nocturna de CO_2 poseen una anatomía foliar característica que permite identificarlas mediante el microscopio. Hay así mismo una característica diversificación de la ultraestructura, que ha podido relacionarse con procesos fisiológicos específicos.

En un corte transversal de la hoja de una dicotiledónea con fotorrespiración (Fig. 11) puede observarse una característica diferenciación, consistente en un parénquima en empalizada, cuyas células prismáticas forman una fila apretada, y también en un parénquima esponjoso entre cuyas células redondeadas se hallan espacios intercelulares. Hay que destacar que la diferenciación tisular del parénquima

fotosintético, por lo menos en hojas de dicotiledóneas, es tanto más marcada cuanto mayor haya sido la intensidad de la luz bajo la cual se desarrolló la hoja, y también influye en ella parcialmente el régimen hídrico a que estuvo expuesta durante el proceso de diferenciación. Esta diferenciación estructural en plantas con fotorrespiración indica también la especialización fisiológica de los tejidos, aspecto que no ha sido estudiado aún experimentalmente y que tal vez muestre una compartimentación de la fotosíntesis en estas plantas.

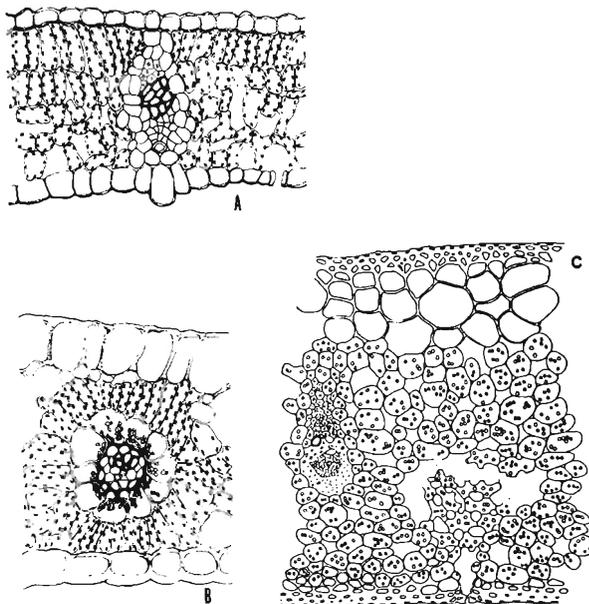


Fig. 11. Características anatómicas de hojas de plantas de diferente metabolismo fotosintético. A: C3; B: C4; C: MAC (A y B de M.L. Prieto y S. León, Ministerio de Agricultura y Cría, FONAIAP, Caracas, 1975, y C de L.M. Coutinho, *Bol. Fac. Ciênc. Let.*, U.S.P., no. 288, 83, 1963.)

La estructura foliar de una planta sin fotorrespiración aparente es radicalmente distinta (Fig. 11). Se observa en ella una vaina vascular constituida por células parenquimatosas más grandes que las del mesófilo circundante; con paredes más gruesas y con cloroplastos de mayor tamaño que los del parénquima dispuesto muchas veces en forma radial. Es la anatomía de "Kranz", descrita por Haberlandt en el siglo pasado (Huber, 1961). Como se observa, hay también una marcada diferenciación tisular, que refleja la especialización funcional.

La observación mediante el microscopio electrónico revela características peculiares de la ultraestructura. Las plantas con fotorrespiración muestran la típica estructura del cloroplasto con un sistema membranoso diferenciado en secciones granares e intergranares, inmersos en un estroma de naturaleza proteica. Todos los cloroplastos de la hoja muestran una estructura similar, aunque se observa una tendencia a la acumulación de almidón en los cloroplastos del parénquima esponjoso. Las plantas sin fotorrespiración muestran un claro

dimorfismo entre los cloroplastos de la vaina vascular y los del mesófilo circundante (Fig. 12). Por lo general, los cloroplastos del mesófilo radial no contienen gránulos de almidón sino grana bien desarrollados y presentan una característica estructura vesiculosa por debajo de la membrana exterior, que se denomina retículo periférico (Laetsch, 1971). Los cloroplastos de la vaina vascular se hallan típicamente repletos de almidón, y además pueden presentar un desarrollo granar variable. Se ha encontrado que los cloroplastos carentes de grana se originan por degeneración de los grana en el curso del desarrollo del cloroplasto, como ocurre en la caña de azúcar (Laetsch y Price, 1969).

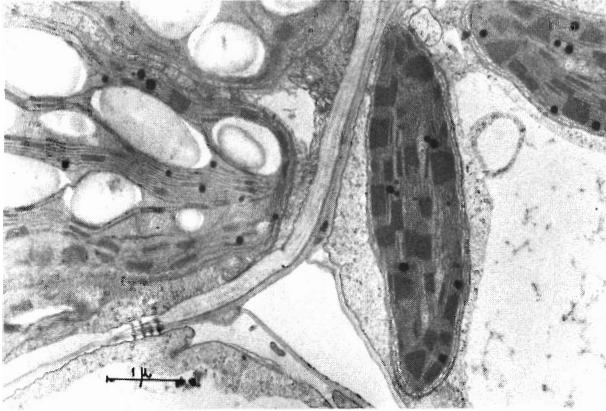


Fig. 12. Diferencias de los cloroplastos de la vaina vascular y el mesófilo de hojas de *Paspalum repens*. (Tomada de E. Medina y colaboradores, 1976.)

Las plantas con fijación nocturna de CO_2 poseen también una estructura foliar característica. Todas son plantas suculentas, es decir, que la relación de área/volumen de la hoja es pequeña en comparación con la de las plantas no suculentas. Su volumen vacuolar es considerable y se asocia con la acumulación de ácidos orgánicos, en especial el málico, como medio de almacenamiento del CO_2 fijado durante la noche (Fig. 11).

Para resumir lo descrito hasta ahora de los tres tipos fotosintéticos de plantas superiores veamos el siguiente esquema:

- Grupo I: Alto punto de compensación del CO_2 , fotorrespiración, sin vaina vascular con cloroplastos desarrollados, fijación del CO_2 durante el día.
- Grupo II: Bajo punto de compensación del CO_2 , sin fotorrespiración detectable, con anatomía "Kranz", fijación del CO_2 durante el día.
- Grupo III: Punto de compensación del CO_2 y fotorrespiración variables, tejido asimilatorio suculento, fijación diurna y nocturna del CO_2 .

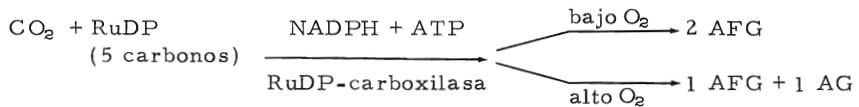
5.4. FUNDAMENTOS BIOQUÍMICOS DE LA DIFERENCIACIÓN FOTOSINTÉTICA EN PLANTAS SUPERIORES

Los aspectos bioquímicos de la diferenciación fotosintética de plantas superiores han sido ampliamente revisados (Black, 1971; Björkman, 1973; Hatch y colaboradores, 1975). Los puntos más relevantes podrían resumirse de la siguiente manera.

5.4.1. Plantas con Alto Punto de Compensación de CO₂

En estas plantas el CO₂ lo fija la enzima ribulosa-difosfato-carboxilasa (RuDP-carboxilasa) por medio de una reacción de la que resulta la síntesis de ácido fosfoglicérico (AFG). El producto es un ácido orgánico de 3 carbonos, por lo que en la literatura estas plantas se denominan C3.

A alta tensión de O₂, como ocurre en la atmósfera natural (20%), la RuDP-carboxilasa actúa también como una oxigenasa y genera 1 molécula de ácido fosfoglicérico y 1 de ácido glicólico (AG) por cada molécula de CO₂ fijada en la de difosfato de ribulosa (RuDP). A baja tensión de O₂ se produce sólo AFG. En forma esquemática el proceso es el siguiente:



42

El ácido glicólico sintetizado sale de los cloroplastos y se oxida en las peroxisomas con producción de CO₂. Este proceso se denomina fotorrespiración.

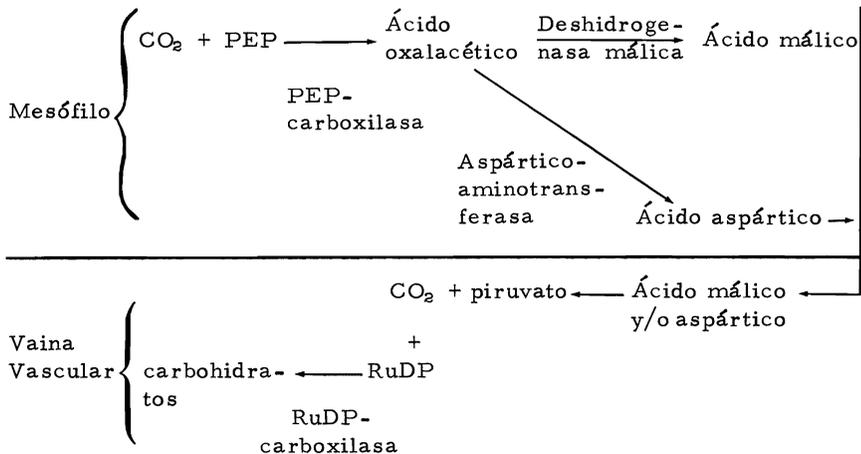
Como es obvio, hay consumo y producción simultáneos de CO₂, y además se comprende porqué la tasa de fotorrespiración depende de la intensidad de la luz. En estas plantas, alrededor de 1/3 del CO₂ consumido por fotosíntesis se libera de nuevo por la fotorrespiración. El punto de compensación del CO₂ representa el equilibrio de fijación por fotosíntesis y liberación por fotorrespiración.

Por otra parte, el CO₂ liberado por la hoja cuando se encuentra iluminada y rodeada por una atmósfera libre de este gas, proviene de la oxidación de substratos endógenos (carbohidratos). El CO₂ producido durante esta oxidación puede salir al exterior de la hoja o ser fijado a través del sistema de RuDP-carboxilasa con la consiguiente síntesis de ácido glicólico y la realización de todo el proceso descrito antes.

5.4.2. Plantas con Bajo Punto de Compensación de CO₂

En estas plantas, el CO₂ es fijado primariamente por la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP-carboxilasa) en las células del mesófilo mediante una reacción que resulta posteriormente en la síntesis de ácido málico y aspártico. Según la especie, predomina uno de los dos ácidos. Estos son ácidos orgánicos de 4 carbonos por lo cual estas plantas se han denominado C4.

El producto resultante de la fijación del CO₂ en las células del mesófilo pasa a las células de la vaina vascular, donde es descarboxilado. El CO₂ resultante se incorpora a carbohidratos mediante RuDP-carboxilasa en un proceso idéntico al de las plantas C3.



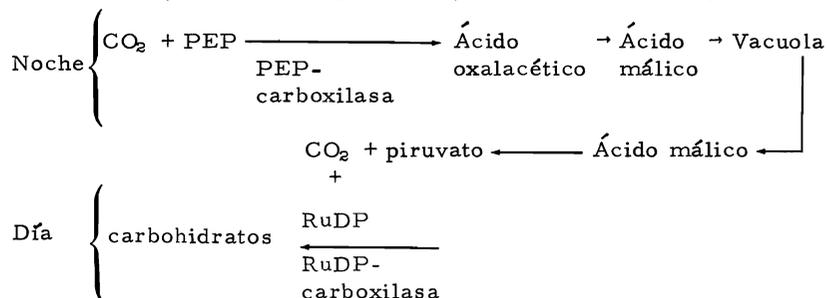
Como se observa hay un mecanismo de doble carboxilación. La fijación mediante la PEP-carboxilasa, enzima de gran afinidad por el CO₂, representa sólo un proceso intermedio, que permite aumentar la presión parcial del CO₂ a nivel de la vaina vascular. Este incremento disminuye la síntesis de ácido glicólico reduciendo en consecuencia la fotorrespiración y, por otro lado, la alta capacidad de fijación del CO₂ de las células del mesófilo impide que escape el producido por ese proceso en las de la vaina. En consecuencia en estas plantas no hay fotorrespiración manifiesta y su punto de compensación del CO₂ es prácticamente cero. Las plantas C4 se han diferenciado tanto en el sistema enzimático, responsable de la acumulación de ácido málico o aspártico (deshidrogenasa málica NADP dependiente, y aspártico-amino transferasa, respectivamente), como también en los procesos de descarboxilación del ácido de 4 carbonos en la vaina vascular. Gutiérrez y colaboradores (1974) y Hatch y colaboradores (1975) describen tres sistemas enzimáticos de descarboxilación presentes en otros tantos grupos de plantas C4: a) enzima málica NAD; b) enzima málica NADP y c) PEP-carboxiquinasa. Las dos primeras descarboxilan directamente al ácido málico, mientras que la tercera hace lo propio con el ácido oxalacético originado por la oxidación del málico.

5.4.3. Plantas con Fijación Nocturna de CO₂

Estas plantas fijan durante la noche la mayor parte del carbono requerido para el crecimiento, y lo convierten en carbohidratos al día siguiente. Se trata también de un sistema de doble carboxilación: durante la noche se fija CO₂ en el citoplasma mediante la PEP-carboxilasa con energía proveniente de la respiración; el ácido málico sintetizado se acumula en la vacuola, de donde sale al día siguiente, se descarboxila y utiliza en la síntesis de carbohidratos en los cloroplastos con energía lumínica.

De igual manera que en las plantas C₄, las plantas con MAC también se diferencian por las enzimas decarboxilantes del malato, principalmente la enzima málica NADP y la PEP-carboxiquinasa (Dittrich y colaboradores, 1973).

El proceso, en forma esquemática, ocurre del modo siguiente:



Mientras en las plantas C₄ las 2 carboxilasas actúan simultáneamente durante el día, su actividad en plantas de fijación nocturna de CO₂ está desfasada entre el día y la noche.

En la Tabla 10 se dan algunos ejemplos de plantas con diferentes sistemas fotosintéticos.

44

Tabla 10. Ejemplos de Plantas Comunes con Diferentes Tipos Fotosintéticos

	C3	C4	MAC
Monocotiledóneas	<i>Allium cepa</i>	<i>Saccharum officinarum</i>	<i>Ananas comosus</i>
	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Zea mays</i>	<i>Agave sisalana</i>
	<i>Canna indica</i>	<i>Echinochloa polystachia</i>	<i>Aechmea</i> spp.
Dicotiledóneas	<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>Amaranthus viridis</i>	<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>
	<i>Nicotiana tabacum</i>	<i>Chenopodium album</i>	<i>Echeveria</i> spp.
	<i>Sesamum indicum</i>	<i>Portulaca oleracea</i>	<i>Opuntia</i> spp.

5.4.4. Preferencia o Selección de Isótopos de Carbono por Plantas de Diferente Metabolismo Fotosintético

Las enzimas que causan la fijación primaria del CO₂ en plantas C₃ y C₄ se diferencian bioquímicamente en cuanto a su capacidad de utilizar ¹³CO₂ y ¹²CO₂. El carbono-13 es un isótopo estable que se en-

cuentra en la atmósfera en muy pequeña cantidad. La RuDP-carboxilasa utiliza de preferencia la molécula del $^{12}\text{C}\text{O}_2$, mientras que la PEP-carboxilasa no muestra preferencia por ninguno de dichos isótopos. La consecuencia es que la proporción del $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en la materia orgánica de las plantas C3 es menor que la correspondiente en las plantas C4. Esta relación ha sido ampliamente empleada para detectar indirectamente los tipos fotosintéticos de plantas superiores (Troughton y colaboradores, 1974; Smith y Brown, 1973).

5.5. IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS DE LA DIFERENCIACIÓN DEL METABOLISMO FOTOSINTÉTICO

La adopción de caracteres anatómicos y bioquímicos como medio de facilitar la comprensión de la filogenia es cada vez más frecuente en los estudios taxonómicos actuales. El caso del metabolismo C3 y C4 ha sido ampliamente aplicado al estudio de la evolución de las gramíneas (Brown W., 1975) y de las ciperáceas (Lerman y Raynal, 1972). También la distribución del MAC dentro de las bromeliáceas ha servido de fundamento a una hipótesis sobre el origen y la evolución de la familia (Medina, 1974). En las gramíneas, por ejemplo, la ocurrencia dentro del género *Panicum* de especies C3 y C4, así como consideraciones de tipo paleontológico y anatómico, es probable que conduzcan a una revisión de la taxonomía de este género (Brown W., 1975).

La importancia del metabolismo fotosintético C3 y C4 en las relaciones de competencia entre plantas superiores en condiciones naturales y su distribución en hábitats ecológicos específicos, derivan fundamentalmente de las siguientes consideraciones:

- a) La carencia de fotorrespiraciónes causa de que, por lo general, las plantas C4, posean fotosíntesis neta por unidad de área foliar significativamente mayor. En efecto, si se piensa en plantas cultivadas, resulta que especies C4, como maíz, sorgo y caña de azúcar, tienen una capacidad de producción de materia orgánica muy superior a la de los cultivos con especies C3.
- b) La mayor capacidad fotosintética de las plantas C4 y la dependencia térmica de la fotorrespiración de las C3, trae como consecuencia que la capacidad competitiva de las plantas C4 en hábitats cálidos y áridos sea considerablemente mayor que en las C3, debido sobre todo a la mayor eficiencia de las C4 en la utilización del agua. Las plantas C4 en condiciones normales de irrigación y de nutrición mineral consumen de 300 a 400 litros de agua por cada kilogramo de materia orgánica producida, mientras que en las mismas condiciones, las C3 consumen de 600 a 800 litros de agua (Walter, 1962; Black, 1971).
- c) El mayor costo energético del metabolismo C4, en comparación con el C3, lo excluye de hábitats sombreados, y reduce su ventaja competitiva en hábitats fríos, donde la fotorrespiración de las C3 es relativamente menos importante.
- d) La existencia de plantas que pueden fijar CO_2 de noche (o sea, que abren sus estomas cuando el gradiente hídrico planta-atmósfera es

menor) y que lo acumulan en forma de ácidos orgánicos para ser incorporado en carbohidratos al día siguiente, permite a las plantas con MAC ocupar hábitats de régimen pluvial tan reducido que excluye a la mayoría de las especies herbáceas C3 y a las C4. (Con la condición de que las temperaturas mínimas nocturnas no excedan los 25°C).

La revisión de la flora de algunas regiones importantes de rasgos tropicales, en especial en el caso de las gramíneas, permite observar que, en general, hábitats sombríos, fríos o muy húmedos están ocupados por especies C3, mientras que ocurre lo contrario en hábitats con alta irradiación y temperatura donde el régimen hídrico es más desfavorable. Esta situación, sin embargo, no se cumple siempre.

Incluso en las mismas condiciones macroclimáticas, se puede observar una gradación de las gramíneas de tipos C3 y C4 dentro de un gradiente ecológico donde el régimen hídrico parece ser el factor diferenciante principal. Esto ocurre en las sabanas inundables de zonas tropicales, como las sabanas de "bancos, bajíos y esteros" descritas en Venezuela y Colombia. Se trata de sabanas inundables parcialmente, cuya flora tiene una gran capacidad de producción de materia orgánica en comparación con la de otras sabanas tropicales (Ramia, 1967; Escobar y González-Jiménez, 1975). Cuando se analizan los datos de distribución y productividad (Escobar y González-Jiménez, 1975), se puede observar una secuencia de especies dominantes características (Fig. 13). Las especies señaladas producen más del 75% de la materia orgánica aérea en cada uno de los hábitats diferenciados. Puede observarse que en la zona donde las condiciones hídricas son favorables durante todo el año dominan las especies C3, mientras que en el banco, sometido a una drástica desecación al declinar las lluvias a partir de octubre, predominan las especies C4. Cuanto mayor es el período de

46

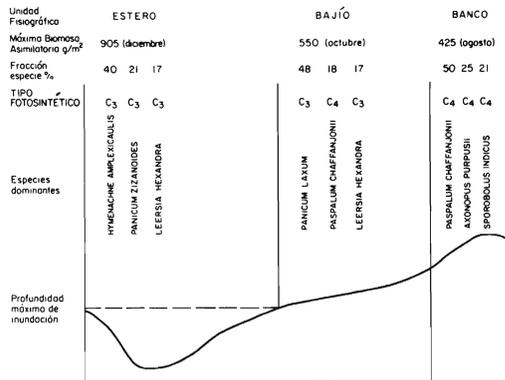


Fig. 13. Zonación de especies de gramíneas en sabanas inundables. (Elaborada con datos de A. Escobar y E. González Jiménez, 1975.)

inundación mayor es el número de especies C3 que sustituyen a las especies C4. Las diferencias que se observan en la máxima biomasa asi-

militoria se deben exclusivamente a la mayor duración del período favorable al crecimiento en la secuencia banco-bajo-estero. Al calcular las tasas de crecimiento totales, considerando como períodos de crecimiento para alcanzar el máximo 3, 5 y 7 meses respectivamente, se encuentra que visiblemente son algo mayores las tasas de producción correspondientes a las especies del banco (Escobar y González-Jiménez, 1975).

Las sabanas tropicales inundables ofrecen además una oportunidad única para el estudio de las relaciones de competencia entre gramíneas de distinto metabolismo fotosintético. Así, mientras *Hymenachne amplexicaulis* (C3) domina en los esteros (Fig. 13), en las sabanas de inundación periódica por desbordamiento, con un régimen hídrico mucho más cambiante, predomina, a veces en forma absoluta, *Paspalum fasciculatum*, una gramínea C4 muy productiva (Ramia, 1967). Por otra parte, en los ríos tropicales americanos, se encuentra en abundancia una planta C4 flotante, *Paspalum repens*, que presenta un marcado dimorfismo durante su ciclo vital, y obliga a pensar en la ecología de las plantas C4 de una manera más integral y no sólo en la eficiencia del aprovechamiento del agua como consecuencia de su metabolismo fotosintético (Medina y colaboradores, 1975).

Las diferencias fisiológicas entre plantas C3, C4 y MAC permiten comprender la distribución de estos tipos metabólicos en comarcas de suministro restringido de agua, porque la eficiencia de utilización del agua es en $MAC > C4 > C3$. Cuando hay adecuado suministro de agua las plantas MAC quedan excluidas, porque su crecimiento es muy lento, ya que la fijación nocturna de CO_2 es menos eficiente que la diurna, por estar limitada por la capacidad de almacenamiento de la vacuola. Sin embargo, no se comprende por qué siendo las plantas C4 más eficientes fotosintéticamente en condiciones de alta intensidad de luz y temperatura, no han desplazado a las formas C3 cuando conviven con ellas y disponen de agua suficiente. La respuesta a esta interrogante no es simple, porque no todo el comportamiento ecológico de una especie puede explicarse en función del metabolismo fotosintético. En un estudio comparativo de dos especies de *Atriplex*, una C3 y otra C4 (Slatyer, 1970), se demostró que, en condiciones favorables de irrigación, la especie C3 termina por producir más materia orgánica que la especie C4, porque la especie C3 dedica mayor proporción relativa de asimilados a la formación de superficie foliar, la que, en última instancia, determina la producción de materia orgánica tanto en escala individual como en escala colectiva (Walter, 1960).

47

5.6. ADAPTACIÓN DEL APARATO FOTOSINTÉTICO A LA LUZ Y A LA TEMPERATURA

La respuesta fotosintética de las plantas superiores depende de las condiciones ambientales en que se han desarrollado. Esto significa que pueden observarse variaciones del rendimiento fotosintético que representan una adecuación al ambiente energético. El margen de tolerancia a las condiciones de luz y temperatura y la adaptación del aparato fotosintético están además determinados genéticamente.

Si se analiza el intercambio de CO_2 de plantas que crecen en el sotto de un bosque y se lo compara con el de plantas que crecen a plena luz solar se encuentran diferencias marcadas. Las plantas del sotobosque, plantas de sombra (véase el aparte 4.4.) presentan un punto menor de compensación de luz, y una intensidad menor de saturación de luz que las plantas que crecen en plena luz, denominadas plantas de sol. La figura 14 muestra las diferencias típicas del intercambio gaseoso de plantas de sol y de sombra en función de la intensidad de la luz. La respuesta fotosintética puede variar si se cultivan las plantas de sol en condiciones de baja intensidad de luz.

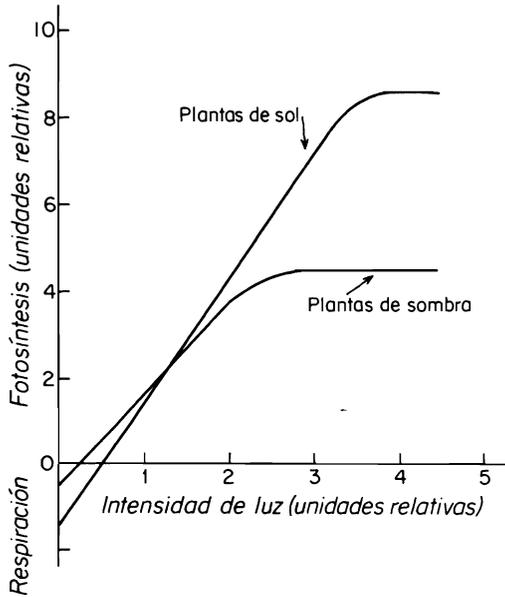


Fig. 14. Curvas ideales de la dependencia lumínica de la fotosíntesis en plantas de sol y de sombra.

48

La Tabla 11 muestra la relación entre la actividad de la RuDP-carboxilasa y la tasa máxima de fijación de CO_2 a una intensidad de luz saturante, la cual fue corroborada ampliamente por Björkman (1968).

Tabla 11. Actividad de la RuDP-carboxilasa y Fijación de CO_2 *Atriplex patula* Cultivada en Alta y Baja Intensidad de Luz (Medina, 1971)

Intensidad de Luz de Cultivo	Actividad de RuDP-carboxilasa (μ moles CO_2 dm^{-2} min^{-1})	Fotosíntesis (μ moles CO_2 dm^{-2} min^{-1})
Alta 1×10^5 $\text{erg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$	26,6	10,59
Baja $0,35 \times 10^5$ $\text{erg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$	6,6	5,40

Al trasladar plantas de sol cultivadas en condiciones de baja intensidad de luz a condiciones de alta intensidad, ocurre un rápido incremento del nivel de RuDP-carboxilasa en las hojas, lo que determina una mayor tasa de fotosíntesis y eleva la intensidad de luz requerida para saturación. Este fenómeno no ocurre en las plantas de sombra, lo cual evidencia la diferenciación genética entre ambos tipos. Dentro de una misma especie pueden diferenciarse razas ecológicas o ecotipos de sol y de sombra, como en *Solidago virgaurea* (Björkman y Holmgren, 1963), en *Solanum dulcamara* (Gauhl, 1968) y *Teucrium scorodonia* (Mousseau, 1968). Las características del aparato fotosintético de plantas de sol y de sombra abarcan un conjunto de aspectos bioquímicos y estructurales bien definidos. El menor punto de compensación de luz característico de plantas de sombra está relacionado con una tasa respiratoria menor en la oscuridad. Su mayor capacidad de utilizar luz menos intensa está asociada con el hecho de ser mayor la proporción de moléculas de clorofila por centro de reducción fotoquímica, es decir, el tamaño de la unidad fotosintética es mayor en plantas de sombra, mientras que las de sol poseen un mayor número de unidades fotosintéticas por unidad de superficie foliar. En condiciones de baja densidad de flujo fotónico parece que el tamaño de la unidad fotosintética es el que determina la capacidad de utilizar fotoquímicamente la radiación incidente. Si se mide la relación clorofila/nitrógeno total en hojas de sol y de sombra, se puede observar que las plantas de sombra tienen una mayor proporción clorofila/nitrógeno (Medina, 1972), (Fig. 15).

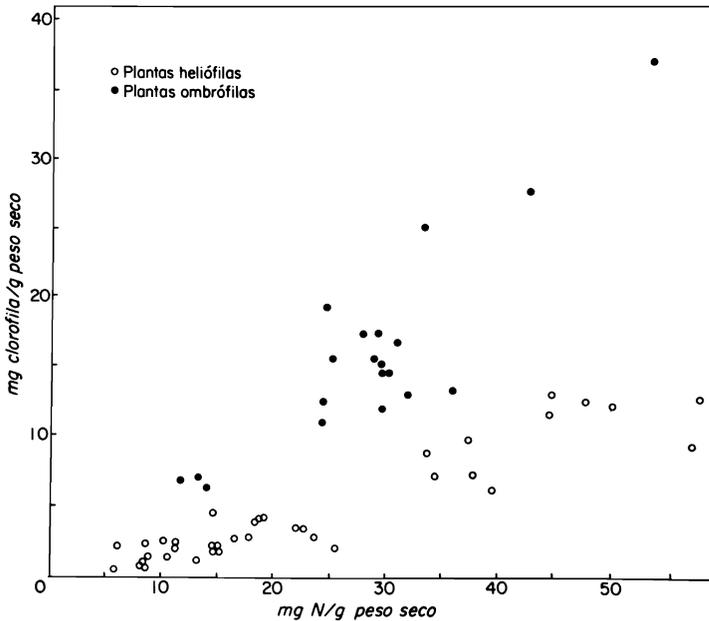


Fig. 15. Relación entre la concentración de clorofila y nitrógeno en hojas de plantas de sol y sombra. (Tomada de A. Azócar, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.C.V., Caracas, 1969.)

Se puede demostrar también que ocurre una aclimatación térmica del aparato fotosintético en relación con la temperatura de crecimiento, en el sentido de que el óptimo térmico de la fotosíntesis tiende a acercarse a la temperatura de crecimiento, e incluso a la temperatura previa al experimento (Mooney y Harrison, 1970). El margen potencial de tal aclimatación inducida varía entre especies que ocupan hábitats de regímenes térmicos contrastantes (Björkman, 1973). Fryer y Ledig (1972) muestran claramente la adaptación térmica del óptimo fotosintético de especies cuyo margen de distribución altitudinal es amplio.

6

DISTRIBUCIÓN DE ASIMILADOS Y ANÁLISIS DE CRECIMIENTO

El fin último de la ecofisiología vegetal es comprender el comportamiento de las plantas en condiciones naturales. Para ello no basta saber la fisiología de los órganos por separado, sino que se debe analizar la integración de los varios procesos fisiológicos en cada individuo, como ya se mencionó en el 1. 1.

El proceso fotosintético permite evaluar la capacidad intrínseca de la superficie asimilatoria para producir materia orgánica. Ahora bien, para el funcionamiento adecuado de la superficie asimilatoria se requiere una estructura de soporte, absorción y conducción de nutrientes (raíces, tallos) que, por lo general, son órganos consumidores, no autótrofos. De modo que la producción neta de materia orgánica por una planta depende de la proporción de los órganos productores (hoja) y de los órganos consumidores (raíces, tallos). Por otra parte, el crecimiento armónico de la planta requiere el concurso metabólico de todos los órganos componentes, pues hay en ella una regulación hormonal integral. Así, hormonas producidas en el ápice de crecimiento de cada vástago (ácido indolacético, giberelinas, etc.) regulan de una manera compleja la diferenciación y crecimiento de este órgano, en tanto que hormonas producidas por las raíces (cinetina) tienen una influencia general sobre el metabolismo de la planta, y regulan incluso los procesos de expansión foliar.

51

La proporción relativa de raíces, tallos y hojas varía según las especies y, como se verá después, también de un individuo a otro de una misma especie de acuerdo con las condiciones de crecimiento. Por ejemplo, la proporción de los órganos subterráneos respecto a los órganos aéreos es mayor en un cultivo de papa que en un cultivo de caña de azúcar. Igualmente, plantas que han crecido con restricción de agua o de nutrientes forman relativamente más raíces que plantas de la misma especie cultivadas en condiciones hídricas y nutricionales óptimas.

Puede observarse que plantas propias de ambientes distintos poseen economías de asimilados (Walter, 1960) o distribución de asimilados (Mooney, 1972b) que pueden diferir radicalmente. Si el proceso evolutivo conduce a una adecuación fenotípica al ambiente cada vez mayor, es claro que, para la supervivencia del individuo y de la especie en su conjunto, lo importante no es que, bajo un conjunto dado de condiciones ambientales, la fotosíntesis neta de una hoja sea positiva, sino que el balance total del carbono permita una ganancia neta, pues una proporción considerable de la planta no produce, sino que consume, materia orgánica. Por ello la economía de asimilados es un aspecto típicamente ecofisiológico.

6.1. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO

La medida a intervalos consecutivos de la distribución de recursos por las plantas --energía, materia orgánica, minerales--, permite distinguir varios comportamientos que reflejan la adecuación morfofuncional a condiciones ambientales específicas. El desarrollo y crecimiento de una planta muestran relaciones cuantitativas que permiten comprender su capacidad de producción de materia orgánica. Los conceptos y las técnicas del análisis del crecimiento vegetal se deben a Blackman y a sus seguidores en Inglaterra, y los han descrito minuciosamente Evans (1972) y Kvet y colaboradores (1971). Aquí sólo se presentan algunos de los conceptos fundamentales referidos al cultivo de caña de azúcar en el campo y al de plantas de tomate aisladas y cultivadas en el laboratorio (6.1.4.).

Se puede definir el crecimiento de una planta como el incremento en el tiempo de ciertos parámetros característicos, como tamaño o peso. La distribución de recursos se estudia por lo general mediante el peso seco o el contenido de energía y su distribución en las raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas.

En sentido estricto, el índice más preciso de la economía de asimilados en un ambiente dado es la distribución de los recursos energéticos. Por lo general, sin embargo, se utiliza el peso seco, pues con excepción de frutos y semillas, el contenido energético de la materia orgánica de las plantas oscila alrededor de las 4 kcal/g (Lieth, 1968).

52

Para el análisis de crecimiento de una especie dada, o de una comunidad se imponen ciertos requerimientos de homogeneidad, pues la medición del incremento en peso o contenido energético requiere la destrucción del individuo. Por ello la técnica del análisis de crecimiento se aplica a plantas cultivadas o unidades de vegetación homogéneas, como son, por ejemplo, los pastizales de las sabanas tropicales y las praderas de la zona templada.

6.1.1. Tasa de Crecimiento Relativo

Si medimos el incremento en peso (Δp) que experimenta una planta o un conjunto de ellas en un intervalo reducido de tiempo (Δt), se obtiene la tasa absoluta de crecimiento (C), o sea

$$C = \frac{\Delta p}{\Delta t}. \quad [6.1]$$

Esta tasa depende del área del terreno ocupado cuando se trata de plantaciones o comunidades naturales; luego

$$C = \frac{1}{AS} \times \frac{\Delta p}{\Delta t},$$

AS = superficie del suelo ocupado.

De la integración resulta:

$$C = \frac{P_2 - P_1}{AS(t_2 - t_1)}.$$

Las unidades en general utilizadas son $g\ m^{-2}\ sem^{-1}$.

La tasa absoluta de crecimiento no es constante en el tiempo, como consecuencia de la variación en la proporción de tejidos activos a lo largo del crecimiento, por ello se prefiere utilizar la tasa de crecimiento relativo (R), o sea el incremento en peso del individuo en función del peso alcanzado en un momento dado

$$R = \frac{1}{P} \times \frac{dP}{dt}. \quad [6.2]$$

Si R es constante, la tasa absoluta de crecimiento (C) aumenta linealmente respecto al peso total, de modo que la curva de incremento del peso en el tiempo es exponencial.

Esta curva es típica de las primeras fases de crecimiento de las plantas. Si R es constante resulta:

$$\int_{P_0}^{P_t} \frac{dP}{P} = R \int_0^t dt \quad [6.3]$$

t = tiempo

P_0 = peso inicial

P_t = peso al final del intervalo.

53

$$\ln \frac{P_t}{P_0} = Rt \quad [6.4]$$

$$P_t = P_0 e^{Rt}. \quad [6.5]$$

R varía en el curso del desarrollo por efecto de la maduración del individuo o porque los factores ambientales no permanecen constantes, de modo que para integrar la función hay que conocer la relación que hay entre R y P . Esto es posible si se reduce el intervalo entre las cosechas (valores pequeños de Δt) pues entonces se puede obtener un valor medio \bar{R} , constante, tal que

$$\bar{R}(t_2 - t_1) = \int_{t_1}^{t_2} R dt = \int_{P_1}^{P_2} \frac{dP}{P}. \quad [6.6]$$

$$R = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{t_2 - t_1} \quad [6.7]$$

\bar{R} es la tasa de crecimiento relativo, cuyas unidades son $g\ g^{-1}\ sem^{-1}$, o sea el incremento en gramos por gramo de materia orgánica presente en una semana. La unidad de tiempo depende del material con que se trabaja, y por lo general mientras menores sean los intervalos de tiempo, más precisas serán las mediciones de R .

6.1.2. Tasa Foliar Unitaria o de Asimilación Neta

Se ha dicho que la parte productiva de la planta es la superficie foliar, de modo que resulta lógico expresar el crecimiento en función de dicha superficie, ya que sería una medida directa de la eficiencia productiva de la planta. La ecuación básica para calcularla es la misma que la anterior, o sea la tasa foliar unitaria (E) que se expresa:

$$E = \frac{1}{A_F} \times \frac{dp}{dt} \quad [6.8]$$

A_F = área foliar de la planta.

E no es constante por las mismas razones que R , además, para integrar la ecuación hay que conocer la relación entre el incremento en peso y área. Si el intervalo entre las cosechas es lo bastante corto para que E permanezca constante, resulta:

$$\int_{p_1}^{p_2} dp = E \int_{t_1}^{t_2} A_F dt. \quad [6.9]$$

Para evaluar la segunda integral se requiere encontrar un valor medio de \bar{A}_F tal que

54

$$\bar{A}_F(t_2 - t_1) = \int_{t_1}^{t_2} A_F dt. \quad [6.10]$$

luego

$$E = \frac{P_2 - P_1}{\bar{A}_F(t_2 - t_1)}. \quad [6.11]$$

Esto significa que hay una relación lineal entre el incremento de peso y el del área. Además, si asumimos que A_F aumenta linealmente en el intervalo, se tiene:

$$A_F = \frac{1}{E} (A_{F_2} - A_{F_1}). \quad [6.12]$$

Si, por el contrario, el aumento de A_F en el intervalo es exponencial, hay que calcular la tasa de crecimiento relativa del área foliar (q)

$$q = \frac{1}{A_F} \times \frac{dA_F}{dt} \quad [6.13]$$

y de manera similar a R , $A_F = re^{qt}$, donde r y q son constantes

$$q = \frac{\ln A_{F_2} - \ln A_{F_1}}{t_2 - t_1} \quad [6.14]$$

luego

$$\int_{t_1}^{t_2} A_F dt = r \int_{t_1}^{t_2} e^{qt} dt = \frac{r}{q} e^{q(t_2 - t_1)} \quad [6.15]$$

sustituyendo q y re^{qt} por su expresión en términos de área foliar la integración de la ecuación [6.9] resulta:

$$P_2 - P_1 = E \times \frac{t_2 - t_1}{\ln A_{F_2} - \ln A_{F_1}} \times (A_{F_2} - A_{F_1})$$

luego

$$E = \frac{P_2 - P_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln A_{F_2} - \ln A_{F_1}}{A_{F_2} - A_{F_1}}. \quad [6.16]$$

Esta ecuación para calcular E es la más utilizada y es válida para intervalos relativamente cortos entre las cosechas. En los trabajos de Evans (l. c) y Kvet y Ondock (l. c) hay generalizaciones matemáticas para el cálculo de E , cuando hay distintas relaciones entre peso y área. E se expresa generalmente como incremento de peso en gramos por área foliar en m^2 , por período de tiempo, semana ($g\ m^{-2}\ sem^{-1}$).

6.1.3. Distribución de Asimilados

La distribución del peso de asimilados o energía en los varios órganos puede expresarse de diversas maneras. Los índices de uso más común son los siguientes:

- a) Relación vástago/raíz. Esta relación se encuentra con frecuencia en la literatura y expresa la proporción de asimilados que entra en la formación de los órganos aéreos y de los subterráneos.
- b) Cociente de área foliar (CAF). Es el resultado de dividir el área foliar (AF) por el peso total de la planta. Expresa en cada momento la proporción del área foliar cuya fotosíntesis mantiene a todo el individuo. Está relacionada con el cociente de peso foliar (CPF), el cual indica la porción de materia total que en un dado momento forma la superficie asimilatoria. Por lo general plantas cuyo índice CAF es mayor (por lo general lo mismo es cierto también para el CPF) producen más materia orgánica.
- c) Área foliar específica (AFE). Es el cociente del área foliar/peso foliar (AF/PF). Es un índice del costo energético o material para la formación de una unidad de superficie foliar. Es típica su disminución en el curso del crecimiento de las plantas. Las esclerófilas y suculentas tienen un índice AFE menor que las higrófitas o mesófitas.
- d) Duración del área foliar (DAF). Este índice se refiere a la duración del funcionamiento de la superficie asimilatoria, y es importante para interpretar el costo energético de la formación de la unidad de superficie foliar de la planta y su rendimiento en la producción de asimilados.

El análisis de crecimiento descrito se aplica con frecuencia a comunidades cultivadas, y para estimar la capacidad productiva de la comunidad es importante medir la extensión de la superficie asimilatoria

en relación con la superficie de suelo ocupado. Este valor se llama índice de superficie foliar (ISF), y sus valores expresan la magnitud del área fotosintetizante expuesta por el cultivo a la radiación solar incidente. La superficie foliar presenta peculiares características en cuanto a la distribución vertical y la disposición espacial. La penetración de luz en la plantación es tanto menor cuanto más horizontal sea la posición de las hojas (como ejemplo véase San José y Medina, 1970).

La estimación de los parámetros inherentes al análisis del crecimiento, los que se obtienen básicamente por medición de los pesos secos (o contenido energético) de plantas, distribuidos en los distintos órganos que las constituyen, en diferentes fases de su crecimiento, permite seguir la dinámica de la producción fotosintética neta y por ello es una técnica adecuada para medir el éxito de una especie dentro de un cierto hábitat, así como el grado de competencia intraespecífica en cultivos de diferente densidad midiendo el rendimiento por planta, o el grado de competencia interespecífica, cuando se hacen cultivos mezclados en diferentes proporciones. Por otra parte pueden evaluarse diferencias genéticas por medio del rendimiento de variedades agrícolas o especies silvestres o el efecto de prácticas agrícolas, como irrigación o fertilización.

6.1.4. Análisis del Crecimiento en Plantas Cultivadas

56

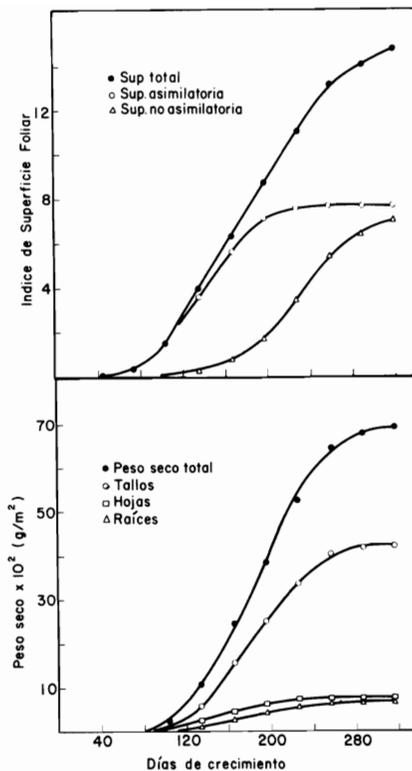
La figura 16 presenta los datos de peso seco y área de un cultivo de caña de azúcar, variedad PR 980 (San José y Medina, 1970). Obsérvese que las curvas de crecimiento de peso seco y área foliar totales tienen formas característicamente sigmoidales.

La curva de ISF alcanza un máximo cerca a los 200 días de crecimiento y luego permanece constante hasta los 300 días. La cantidad de hojas muertas aumenta rápidamente a partir de los 200 días, lo que indica el proceso de senescencia acelerada de las hojas sombreadas. La curva de peso seco acumulado alcanza su máximo a los 300 días. Las fuertes variaciones del incremento de peso seco y área foliar se muestran en la figura 17, donde se representan en forma gráfica C , R y E correspondientes al mismo experimento. Obsérvese que la tasa de crecimiento absoluto empieza a decrecer después de alcanzar sus máximos R y E . La disminución de los índices de crecimiento indica las variaciones de la proporción entre las partes asimilatorias y las no asimilatorias (hoja vs. tallos + raíz).

Los valores de E permiten comparar cuantitativamente las eficiencias de la arquitectura foliar en la fijación de la energía radiante incidente, o evaluar los efectos de distintas prácticas agrícolas sobre el crecimiento de una cierta especie.

La figura 18 muestra el peso seco total y el área de plantas de tomate que han crecido con suministro normal de nutrientes o con deficiencias marcadas de Fe y N (Motta, 1975). El efecto más marcado se observa entre la cuarta y quinta semana de crecimiento. La Tabla 12 muestra los valores correspondientes de C , R , E y el cociente de área foliar (CAF).

Fig. 16. Curvas de incremento en peso y área en un cultivo de caña de azúcar, var. PR 980. (Tomada de J.J. San José y E. Medina, 1970.)



57

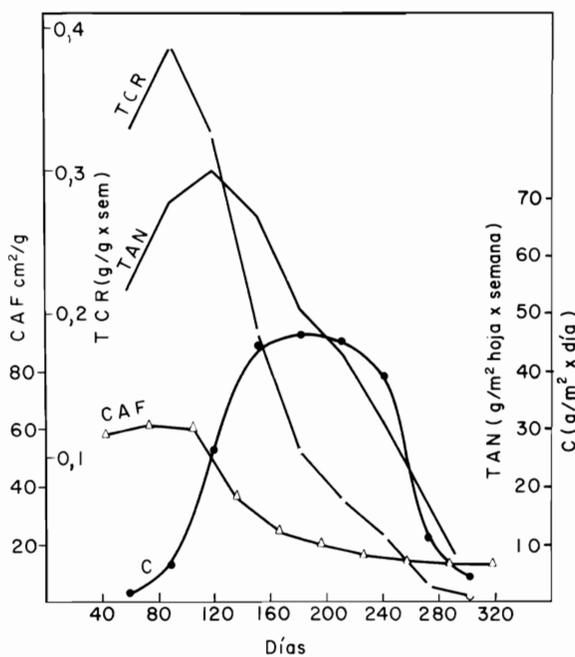


Fig. 17. Variaciones de la tasa absoluta de crecimiento (C), cociente de área foliar (CAF), tasa de crecimiento relativo (R) y tasa foliar unitaria (E) durante el año en un cultivo de caña de azúcar, var. PR 980. (Tomada de J.J. San José y E. Medina, 1970.)

Tabla 12. Tasas de Crecimiento Absoluto, Crecimiento Relativo y Foliar Unitaria Conjuntamente con el Cociente de Area Foliar de Plantas de Tomate Crecidas en Disoluciones Nutritivas Completas (Hoagland) o Deficientes en Fe o N (Motta, 1975)

Días de Crecimiento: 35

Tratamiento	Tasa Absoluta de Crecimiento C (g/planta \times día)	Tasa de Crecimiento Relativo R (g/g \times día)	Tasa Foliar Unitaria E (g/m ² \times día)	Cociente de Área Foliar CAF (cm ² /g)
Disolución completa	0,37	0,16	9,05	180
Fe	0,12	0,11	7,82	130
N	0,04	0,08	6,64	110

La comparación de la figura 18 y la Tabla 12 destaca un hecho relevante para la interpretación del crecimiento de plantas en condiciones desfavorables. Las deficiencias de Fe y N afectan con más intensidad la producción de materia orgánica que la eficiencia de la superficie foliar en la síntesis de asimilados. Mientras el peso total a los 35 días de crecimiento se reduce en un 60% en disoluciones deficientes en Fe y en un 84% en disoluciones deficientes en N, la tasa foliar unitaria sólo es un 14% menor en el caso del Fe y un 27% en el caso del N. La razón es que la reducción de la productividad depende en mayor grado de la superficie foliar total que de la eficiencia asimilatoria. Más adelante se volverá sobre esto.

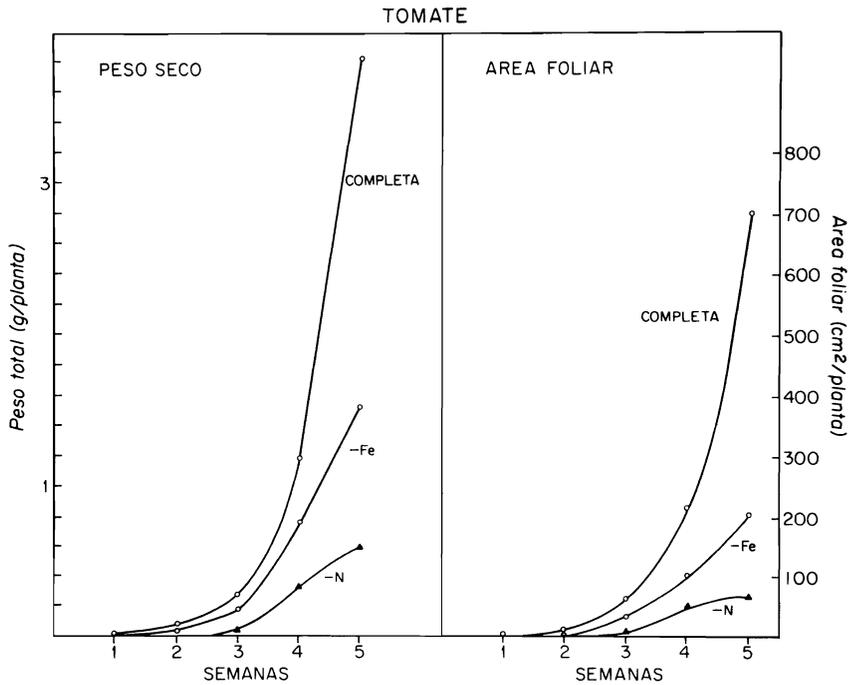


Fig. 18. Curvas exponenciales de crecimiento en peso y área de plantas de tomate en disoluciones Hoagland normal y deficientes en N y Fe. (Tomada de N.Motta, Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, U.C.V., 1975.)

RELACIONES NUTRICIONALES Y METABOLISMO RADICAL

El crecimiento y diferenciación normal de una planta requiere un suministro continuo de minerales que cumplen muy diversas funciones en el metabolismo vegetal, desde la estructuración de proteínas (N y S), la formación de paredes celulares (Ca), hasta cofactores enzimáticos (Mg, Mn, Ca, Mo). La cantidad de los elementos que se requiere para el crecimiento normal y las proporciones relativas dependen de la especie, de la edad de la planta y de las condiciones de crecimiento. El órgano de las plantas superiores especializado en la absorción de nutrientes es la raíz. Ésta crece y se ramifica dentro de la matriz del suelo, del cual proviene la mayor parte de los elementos minerales que la planta requiere. En este capítulo se tratará de las propiedades fisicoquímicas del suelo de que depende el suministro de nutrientes a la planta y de las características del metabolismo radical en cuanto atañe a la absorción de dichos nutrientes.

7.1. EL SUELO COMO BASE DE LA NUTRICIÓN DE LAS PLANTAS TERRESTRES

El estudio de las propiedades fisicoquímicas del suelo es una disciplina compleja y extensa. Nos limitaremos a aquellos aspectos que consideramos de interés para comprender el comportamiento de las plantas.

El suelo puede considerarse dividido en tres componentes principales: a) la matriz sólida, b) la disolución del suelo y c) la atmósfera del suelo.

La matriz sólida proviene de la meteorización de la roca madre, y está compuesta por partículas que se pueden clasificar en tres grandes grupos de acuerdo con su tamaño: arena 2,0 a 0,02 mm; limo 0,02 a 0,002 mm y arcilla < 0,002 mm. La proporción de cada uno de estos componentes determina algunas de las más importantes propiedades fisicoquímicas del suelo. Así, cuanto mayor sea la proporción de arena, menor será la capacidad del suelo de retener agua por unidad de volumen y menor también será la fuerza con que la retiene. Así se explica que en zonas áridas los suelos arenosos soportan una vegetación más productiva que los suelos arcillosos, mientras que en zonas de alta precipitación ocurre lo contrario.

Desde el punto de vista de la nutrición las partículas de menor tamaño desempeñan un papel fundamental. La fracción de arcilla y de materia orgánica del suelo pueden constituir partículas coloidales de carga negativa a cuya superficie se adsorben cationes. La atracción de estos cationes por las partículas coloidales es de naturaleza eléctrica y la fuerza de atracción depende de la densidad superficial de carga del coloide, de la valencia de los iones adsorbidos, así como de

su radio atómico y de su grado de hidratación. Lo que aquí interesa es que los cationes adsorbidos en los coloides del suelo se pueden desplazar o intercambiar por otros cationes.

La disolución del suelo, que llena el espacio entre las partículas sólidas, tiene una cierta concentración de aniones y cationes, estos últimos en equilibrio con la superficie de adsorción de los coloides del suelo. Los iones disueltos son más asequibles a las raíces de las plantas, y hay que notar que los aniones son más fácilmente lavables del suelo, pues no son retenidos por los coloides del suelo, cuya carga es predominantemente negativa. La capacidad de adsorción de iones por el coloide del suelo se denomina capacidad de intercambio catiónico, y se determina por desplazamiento con otros cationes. Mezclas en distinta proporción de materia orgánica y arcilla, y hasta distintos tipos de arcilla tienen capacidad de intercambio catiónico variable; las caolinitas, por ejemplo, tienen una estructura cristalina de menor capacidad de retención de nutrientes que la montmorillonita.

La disolución del suelo es, por lo general, más alcalina en zonas secas y más ácida en zonas de alta precipitación pluvial. En suelos ácidos la capacidad de intercambio catiónico depende de los iones H_3O^+ y Al^{3+} , o sea que el grado de saturación con los cationes nutrientes es bajo. La fracción mayor de los cationes metálicos se encuentra libre en la disolución del suelo y es más fácilmente lixiviable.

62

Una importante característica fisicoquímica del suelo es el llamado potencial hídrico. Como se vio en el capítulo 4.1, el potencial hídrico de una disolución depende de la concentración de partículas disueltas; en el caso del suelo, depende de la concentración iónica de la disolución acuosa contenida en él. El potencial hídrico del suelo es reducido también por la fuerza con que el agua se fija en la matriz sólida; este factor del potencial hídrico en el suelo se denomina potencial matricial (τ) (Slatyer, 1967).

La atmósfera del suelo es la mezcla de gases (CO_2 , N_2 y O_2 principalmente) que llena los poros del suelo no ocupados por la disolución del suelo. Su importancia estriba en que es la fuente de O_2 del metabolismo aerobio de las raíces y representa la vía de salida del exceso de CO_2 .

La atmósfera del suelo por lo general está en contacto con la atmósfera exterior a través de tortuosos canalículos en el suelo. La concentración de CO_2 de la atmósfera del suelo es por lo general hasta diez veces mayor que la del aire normal y la concentración de CO_2 y de O_2 en ella depende de las condiciones del suelo y de la actividad radical y microbiana.

La disponibilidad de nutrientes en un suelo dado para el crecimiento vegetal es una magnitud muy difícil de medir y debe definirse para cada especie en particular, pues un mismo suelo puede contener bastantes nutrientes para unas especies y no suficientes para otras. Las plantas se diferencian tanto por sus requerimientos nutricionales para un crecimiento normal como por su capacidad para extraer nutrientes del suelo.

7.2. ELEMENTOS NUTRITIVOS ESENCIALES PARA EL CRECIMIENTO VEGETAL

Como nutrientes vegetales se definen aquellos elementos que son necesarios para un desarrollo normal de la planta y que no pueden ser sustituidos en su función por ningún otro elemento químico (Mengel, 1972). Mediante experimentos se ha establecido que los nutrientes vegetales son los que se enumeran en la Tabla 13. Los elementos entre paréntesis forman parte en importante medida de las cenizas de las plantas, y por lo menos en algunas de ellas se ha comprobado que hay un efecto favorable al crecimiento, aunque su papel en el metabolismo no ha sido dilucidado por completo.

Tabla 13. Elementos Nutritivos Ordenados de Acuerdo con sus Características Químicas

No Metales	Metales Alcalinos y Alcalinotérreos	Metales Pesados	Halógenos
C			
O	K	Fe	
H	(Na)	Mn	Cl
N	Ca	Zn	
S	Mg	Cu	
P		Mo	
B			
(Si)			

63

La cantidad de cada uno de los elementos citados que forman parte de los tejidos de las plantas terrestres depende de numerosos factores, como la especie y la edad de la planta, las condiciones y el hábitat de crecimiento. En la Tabla 14 se dan los valores que, por lo general, se encuentran en plantas terrestres.

Lo dicho se refiere principalmente a plantas cultivadas. Las especies silvestres ofrecen rasgos peculiares en lo que atañe a la concentración de minerales. Dentro de una misma planta los elementos se distribuyen en forma característica; así los elementos N, P, S y K se encuentran, por lo general, en mayor proporción en las zonas jóvenes en crecimiento. Su concentración decrece con la edad. Duvigneaud y Denaeyer-De Smet (1973) han propuesto una clasificación ecológica de biotipos minerales de plantas superiores basados en sus estudios de la flora centro europea. El entendimiento de las relaciones entre concentración de nutrientes y distribución de las plantas, así como las bases metabólicas de los procesos de incorporación y acumulación de minerales, ofrece perspectivas a la interpretación de la variante edáfica en ecología vegetal.

En la Tabla 15 se puede observar la distribución de los elementos principales en hojas de plantas leñosas del bosque tropical de montaña en Puerto Rico (Ovington y Olson, 1970). Puede decirse que cada planta

Tabla 14. Margen de Concentración de los Elementos Minerales Esenciales en Plantas Terrestres (Tomada de Gauch, 1972; Larcher, 1973, y Mengel, 1972)

Elemento	Contenido mg g ⁻¹ de Materia Seca
C	440
H	60
O	440
N	10-50
P	1-9
S	0,5-8
B	0,005-0,654
(Si)	2-8
K	5-50
Ca	5-50
Mg	1-10
Fe	0,040-0,1
Mn	0,014-0,40
Zn	0,006-0,229
Cu	0,002-0,030
Mo	0,0001-0,100

64

Tabla 15. Contenido de Nutrientes Mayores en Hojas de Plantas Leñosas del Bosque Tropical Montano de Puerto Rico (Tomada de Ovington y Olson, 1970)

Especies del Dosel Superior	(% peso seco)				
	K	Ca	Mg	P	N
<i>Cyrilla racemiflora</i>	0,26	0,23	0,12	0,035	0,83
<i>Dacryodes excelsa</i>	0,53	0,41	0,18	0,071	1,19
<i>Manilkara bidentata</i>	1,09	0,82	0,34	0,057	1,08
<i>Ormosia krugii</i>	0,64	0,34	0,14	0,088	2,35
<i>Sloanea berteriana</i>	0,68	0,77	0,17	0,070	1,23
<i>Tabebuia heterophylla</i>	1,47	0,44	0,29	0,085	1,33
Especies del Sotobosque					
<i>Palicourea riparia</i>	1,50	1,09	0,46	0,087	2,56
<i>Ixora ferrea</i>	0,68	1,44	0,40	0,050	1,47
<i>Hirtella rugosa</i>	0,63	0,74	0,44	0,045	0,87
<i>Drypetes glauca</i>	1,54	1,82	0,37	0,091	1,85
<i>Cordia borinquensis</i>	0,95	1,37	0,75	0,082	1,68
<i>Ocotea portoricensis</i>	0,72	1,00	0,26	0,074	1,68

tiene una constitución de nutrientes característica en lo que respecta a concentración y a proporciones entre ellos. En el caso de la concentración puede observarse que las plantas del sotobosque (hojas

de sombra) tienen una concentración mayor de nutrientes por peso seco que las hojas de las plantas que conforman el dosel del bosque (hojas de sol). En la mayoría de los casos esto se debe a la menor área foliar específica (área foliar/peso foliar) de las hojas de sol, ya que éstas son más gruesas y hay mayor acumulación de carbohidratos por unidad de área foliar. La interpretación fisiológica del significado de la concentración de nutrientes en un órgano dado no es simple, pues esta concentración varía según la edad de la planta, y las condiciones ambientales, sobre todo de índole nutritiva, en que se ha desarrollado. En las hojas es de mayor significación considerar el contenido de nutrientes inorgánicos por unidad de área foliar, en especial de aquellos elementos directamente relacionados con el proceso de la fotosíntesis. Al analizar la relación de área foliar específica de las plantas de la Tabla 15 (calculada a partir de los datos de Odum, 1970) puede observarse que mientras el promedio de la concentración de nutrientes por peso seco foliar es mayor en el sotobosque que en el dosel, la relación de concentración se invierte por unidad de superficie. Así, para el nitrógeno, las hojas del dosel consideradas tienen un promedio de 16 mg/cm^{-2} de hoja, mientras que las del soto tienen 11 mg/cm^{-2} . En lo que respecta a los nutrientes, su proporción puede variar de especie a especie, en forma cuya significación fisiológica no se ha aclarado aún. Por lo general la proporción relativa de nutrientes para una misma especie creciendo en diferentes condiciones se mantiene constante, con excepción de los déficit nutricionales marcados. En la figura 19 se comparan las concentraciones porcentuales de los nutrientes principales que se encuentran en hojas de plantas pertenecientes a varios grupos ecológicos. Se observan marcadas diferencias en la concentración entre *D. excelsa* (sol) y *P. riparia* (sombra); sin embargo las proporciones entre los nutrientes son similares, así las correspondientes a los metales alcalinotérreos es $\text{K} > \text{Ca} > \text{Mg}$. En *I. ferrea*, resulta $\text{Ca} > \text{K} > \text{Mg}$. Si se observan los ejemplos de una planta herbácea (*H. latispatha*) y una leñosa (*T. micrantha*) de vegetación secundaria en Centroamérica (Snedaker y Gamble, 1969) se ve que en *H. latispatha*, las concentraciones de K, Ca y Mg siguen la misma pauta que en *D. excelsa*, pero la relación N/P es mucho menor que en las tres especies anteriores. En *T. micrantha*, sin embargo, la relación de metales se invierte pues ocurre $\text{Mg} > \text{Ca} > \text{K}$. El significado fisiológico de estas proporciones y su relación con los factores de crecimiento no están claros aún. Experimentalmente se puede mostrar que alteraciones en la síntesis de proteínas debidas al cultivo con deficiencias de nitrógeno alteran a su vez la proporción de K/Ca.

65

Los diferentes órganos de la planta tienen distinta composición química como consecuencia en parte de las diferencias metabólicas y funcionales de cada uno. Por lo general, las hojas contienen mayor concentración de nutrientes minerales que las raíces y los tallos. En las paredes, en la corteza, etc. de estos últimos se acumula gran cantidad de materia orgánica como carbohidratos, mientras que en las hojas, por su gran actividad metabólica, la relación de proteínas/carbohidratos es mucho mayor. Los ápices de las raíces en activo crecimiento también tienen un alto contenido de nutrientes.

La Tabla 16 ilustra cómo varían la concentración y la proporción de nutrientes en dos especies del bosque húmedo subtropical de Puerto

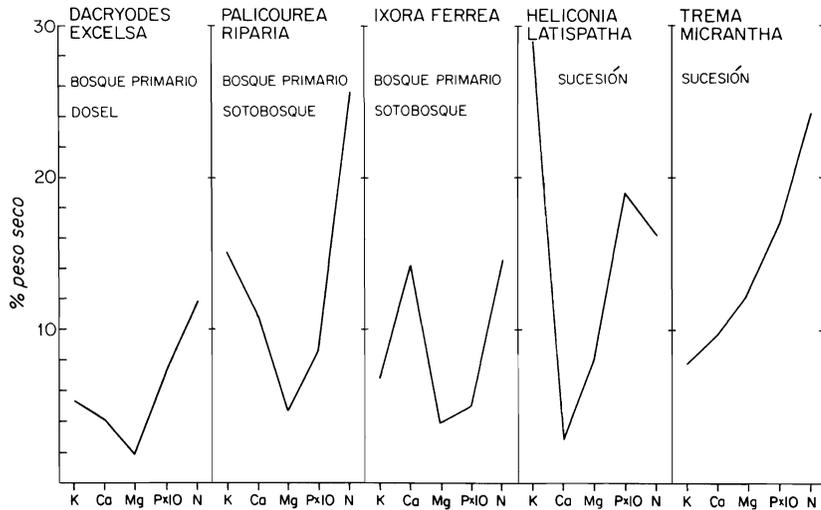


Fig. 19. Variación en el contenido de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg) de hojas adultas de plantas de diferentes tipos ecológicos. (Basada en datos de J.D.Ovington y J.S.Olson, 1970, y S.C.Snedaker y J.F.Gamble, 1969.)

Rico (Ovington y Olson, 1970). Obsérvese que no sólo disminuyen la concentración en la dirección hojas → raíces pequeñas → troncos, sino que también la proporción entre los elementos varía en grado considerable.

66

Tabla 16. Concentración de Nutrientes Minerales en Hojas, Tallos y Raíces Finas (Tomada de Ovington y Olson, 1970)

		% Peso Seco				
		K	Ca	Mg	P	N
<i>Dacryodes excelsa</i> (dosel)	hojas	0,58	0,46	0,18	0,079	1,29
	tallo	0,15	0,17	0,03	0,005	0,13
	raíces finas	0,07	0,36	0,11	0,026	0,64
<i>Palicourea riparia</i> (sotobosque)	hojas	1,56	1,00	0,40	0,079	2,49
	tallo	0,52	0,21	0,06	0,033	0,47
	raíces finas	0,36	0,16	0,11	0,029	0,70

El análisis químico de tejidos vegetales revela una gran variedad de elementos, entre los cuales se encuentran muchos acumulados en los tejidos que no desempeñan un papel fisiológico definido. Al parecer las plantas no pueden excluir la penetración de estos elementos por las raíces. Dos de los más importantes elementos de este grupo son el silicio y el aluminio. El primero parece estar asociado con la incorporación de agua a la planta y muchos autores piensan que es arrastrado por la corriente de transpiración (véase la literatura al respecto en Gauch, 1972),

aunque en fecha reciente se ha encontrado incorporado a moléculas orgánicas y su adición al medio de cultivo incrementa el rendimiento del arroz y caña de azúcar. Sin embargo, no se ha esclarecido si el Si juega algún papel en el metabolismo de las plantas superiores. El Al está asociado con los suelos ácidos en regiones con alto nivel de precipitación, y lo mismo ocurre con el Mn. Por otra parte, la concentración de Al en las hojas varía marcadamente entre las distintas especies. Algunas familias, como las Rubiaceae y las Vochysiaceae parecen ser acumuladoras de Al, mientras que otras parecen excluirlo eficientemente. La Tabla 17 muestra las variaciones de la concentración de Al y Mn en hojas de árboles de las sabanas de los llanos centrales de Venezuela, donde los suelos son levemente ácidos (pH ~ 5,5).

Tabla 17. Concentración de Aluminio y Manganeso en Hojas Adultas de Plantas Leñosas de Sabana (Concentración en ppm)*

Especies	Manganeso	Aluminio
<i>Bowdichia virgilioides</i> (Leguminosae)	86	69
<i>Luehea candida</i> (Tiliaceae)	1251	58
<i>Vochysia venezuelana</i> (Vochysiaceae)	356	16124
<i>Byrsonima crassifolia</i> (Malpighiaceae)	29	50
<i>Curatella americana</i> (Dilleniaceae)	105	171

* Análisis de polvo seco de hojas mediante activación neutrónica.

67

La concentración de nutrientes inorgánicos en los tejidos vegetales, en especial las hojas, varía también en forma sensible con la edad. En general la concentración de K, de P y de N es mayor en tejidos jóvenes en fase de crecimiento activo y se reduce por dilución y transporte a medida que el órgano crece. La del Ca y Mg tienden a aumentar con la edad pues estos elementos no son transferibles (Montes y Medina, 1975). Esto último también ocurre con la sílice.

7.3. ABSORCIÓN Y TRANSPORTE DE NUTRIENTES MINERALES

El sistema radical de las plantas superiores está en íntimo contacto con el suelo. Los ápices de las raíces poseen una morfología característica; la punta está cubierta por un tejido protector, superpuesto al meristema, denominado caliptra. Pocos milímetros más arriba se encuentra la zona de los pelos radicales, constituidos por la elongación de células epidérmicas; sus paredes son delgadas. A medida que la raíz crece los pelos radicales mueren y se forman otros nuevos, las raíces aumentan su diámetro en la porción superior y se cubren de una peridermis constituida por células muertas.

Las puntas de las raíces, en especial la zona de los pelos radicales, constituyen la zona principal de absorción de agua y nutrientes de la planta.

De la epidermis irradian los pelos radicales, y la corteza es una masa celular parenquimática laxa. Los iones en la disolución de suelo

pueden difundirse con facilidad a través de las paredes celulares de la epidermis y de las paredes y los espacios intercelulares de la corteza hasta la endodermis. Además pueden incorporarse al citoplasma de las células de la corteza y desplazarse por el simplasma gracias a los plasmodesmos que comunican las células a través de las membranas celulares. El paso a través de la endodermis sólo es posible a través del citoplasma.

La incorporación de iones puede ser un proceso activo o pasivo. En el primer caso la incorporación del ion requiere energía metabólica (ATP) y por lo general el ion migra en contra de un gradiente de concentración y aún electroquímico. La entrada puede ser pasiva por difusión a través de poros hidrofílicos de la membrana. Es obvio que cuanto menor sea la concentración exterior del ion en consideración, mayor será la importancia de los medios activos respecto de los pasivos para la absorción iónica. No se discuten aquí los detalles del proceso de absorción de nutrientes y sus relaciones con la estructura de la membrana de las células radicales. Baste decir, sin embargo, que del metabolismo de la raíz depende la continuidad del flujo de iones hacia las partes aéreas de la planta, por ello, la fase gaseosa del suelo desempeña un importante papel en el suministro del oxígeno necesario en la respiración radical.

68

Si bien la incorporación de iones por las raíces puede ser un proceso pasivo, parece claro que su transporte hasta el xilema es un proceso que requiere energía (Mengel, 1972). Una vez que los iones llegan al xilema son transportados por la corriente transpiratoria hasta las partes superiores de la planta. En este proceso de transporte de iones desde el xilema hasta las hojas, la presión radical puede tener un papel importante, sobre todo en aquellas plantas que viven en ambientes húmedos (sotobosque), donde no hay un flujo transpiratorio marcado.

Se ha discutido con frecuencia cuáles son las relaciones entre la incorporación de iones por la raíz y la tasa de transpiración de las plantas, y se encuentran opiniones contradictorias en la literatura (Gauch, 1972). Odum (1970) supone que el crecimiento achaparrado de los árboles de la zona de selva nublada (bosque enano), en Puerto Rico, puede deberse a un escaso transporte de nutrientes a causa de la inhibición de la transpiración por la alta humedad del ambiente. Puede afirmarse sin embargo, que en el caso de los iones de importancia metabólica, el transporte de iones a las partes aéreas no depende de la transpiración si la disponibilidad en la disolución del suelo es limitada, pero es proporcional a la transpiración si el suministro del ion es abundante (Russell y Shorroks, 1959; Russell y Barber, 1960). El ion boro es el único hasta la fecha cuya deficiencia se ha podido provocar inhibiendo la transpiración.

Al comparar plantas de distintas especies, o individuos de una misma especie cultivada de manera diferente desde el punto de vista nutritivo, hay que destacar dos características dependientes de la estructura y del metabolismo radical, que son la capacidad selectiva de sus raíces y la capacidad de extraer nutrientes del medio en que crecen.

Si colocamos una planta en una disolución nutritiva de composición conocida, al cabo de cierto tiempo se advierte que la composición de la disolución cambia notablemente. Algunos iones, como K^+ y NO_3^- , son absorbidos de preferencia, en proporción mucho mayor que el agua incorporada a la corriente transpiratoria, mientras que otros, como Ca^{2+} , Mg^{2+} o SO_4^{2-} , se absorben más lentamente que el agua. El efecto es más notable cuando se trata de iones no metabolizados por la planta. En la misma disolución hay un marcado incremento del HCO_3^- disuelto, como consecuencia de la actividad respiratoria de las raíces.

7.4. RETENCIÓN Y PÉRDIDA DE NUTRIENTES EN PLANTAS TERRESTRES

Los nutrientes minerales incorporados por las raíces son utilizados *in situ* parcialmente y el resto son transportados a los órganos aéreos de la planta. La función específica de cada uno de los nutrientes de la Tabla 12 es muy variada. Así, los elementos C, H, O, N, S y P son la base de la diversidad de moléculas orgánicas. Los elementos alcalinos y alcalinotérreos K, Mg y Ca están asociados a moléculas orgánicas en forma laxa, de modo que pueden desplazarse mutuamente. Ejercen además una acción fisicoquímica característica sobre las enzimas; la del K (y el sodio en suelos salinos) es hidratante sobre moléculas de proteínas, mientras que la del Ca y del Mg es deshidratante, y por ello tienen marcada influencia sobre el grado de hidratación del plasma. Es probable que el K, por su acción hidratante, sea un activador de gran número de enzimas. Los elementos pesados Fe, Mn, Cu, Zn y Mo se encuentran principalmente como componentes de enzimas, y su actividad depende con frecuencia de cambios de nivel de óxido-reducción del metal. El Mn y el Zn, de igual forma que el Mg, actúan como activadores enzimáticos.

69

La distribución y el traslado dentro de la planta dependen por lo tanto de la actividad metabólica de los tejidos vivos en los diferentes órganos, y también de la asociación orgánica de cada elemento. Por ejemplo, los depósitos de carbono como polisacáridos en las paredes celulares son prácticamente inmóviles una vez que han sido depositados. Los compuestos nitrogenados y los de fósforo y azufre son en cambio altamente móviles pues pasan de los órganos poco activos y senescentes a los tejidos jóvenes en desarrollo. El K es un elemento extraordinariamente móvil, mientras que el Ca y en gran parte el Mg, no se movilizan una vez que han sido distribuidos dentro de las plantas por vía de la corriente xilemática. Los metales pesados son por lo general poco móviles en la planta, por lo que se requiere un suministro constante por las raíces para la formación de nuevos tejidos.

El desarrollo de una planta se caracteriza por un flujo constante de nutrientes del suelo a las raíces y de allí a las partes aéreas. Una vez que los nutrientes penetran en la planta pueden ser utilizados repetidamente en el curso del metabolismo normal de los tejidos de crecimiento activo; pero su utilización no es la misma en todos los nutrientes como se deduce de las características de movilidad dentro de la planta antes mencionada.

Por otra parte, la utilización de los nutrientes, o la eficiencia de reutilización de los ya asimilados, presenta distintos patrones en relación con los tipos biológicos particulares.

Los nutrientes acumulados en los tejidos de las plantas vuelven al suelo cuando éstas mueren y se desintegran. Este retorno puede ocurrir en gran escala y en períodos relativamente cortos de tiempo, como sucede con las plantas herbáceas anuales, o puede durar largo tiempo durante el cual hay incorporación y pérdida constantes de nutrientes, como es el caso de las plantas perennes. En éstas tiene lugar un largo proceso de acumulación de materia orgánica y minerales que puede ser continuo, como en las plantas leñosas perennifolias tropicales, o estacional como en las plantas leñosas deciduas de varias zonas climáticas de la Tierra. Durante la vida de estas plantas hay una renovación constante de raíces, tallos y hojas; la eliminación de los órganos senescentes significa pérdida de materia orgánica y minerales, la cual tendrá mayor significación ecológica cuanto más restringidas sean las posibilidades nutritivas del hábitat. Se ha postulado, por ejemplo, que los hábitats oligotróficos favorecen a las plantas siempre verdes porque éstas son más eficientes en el uso de nutrientes (Monk, 1966; Small, 1972). Las hojas de plantas perennifolias representan un costo en nutrientes minerales mayor que el de las hojas caducas de corta duración, pero el uso de los nutrientes asimilados es más prolongado. En las hojas de plantas deciduas parte de los nutrientes utilizados en su formación pueden ser recirculados en la planta para su utilización en hojas nuevas, pero su caída representa una pérdida neta de elementos no móviles, como el Ca, Mg y los metales pesados. En el caso de suelos ácidos, pobres en Ca, esto significa para la planta un alto costo energético en la reincorporación de este ion desde el suelo.

70

En este mismo contexto, las plantas se diferencian en su capacidad de movilizar nutrientes acumulados en las hojas, y es probable que las plantas de suelos oligotróficos tengan un mayor factor de recuperación de elementos minerales que plantas de suelos eutróficos.

Un aspecto ecológico de importancia en el análisis del ciclaje de nutrientes en comunidades boscosas es el de lixiviación de nutrientes de hojas y tallos por el agua de lluvia. Se ha establecido que el K es un elemento muy propenso a lixivarse de las hojas y que aparece en gran concentración en el agua percolada por el follaje del bosque. En la Tabla 18 se compara el contenido de nutrientes del agua de lluvia y de la percolada a través del follaje del bosque húmedo tropical en Panamá (Golley y colaboradores, 1975).

La pérdida de elementos minerales y de sustancias orgánicas por lavado es un fenómeno que se acentúa con la edad de las hojas. Las viejas ceden más nutrientes al agua que las hojas jóvenes (Tukey, 1970). Por otra parte, la pérdida de nutrientes por lavado foliar varía marcadamente según las especies. Es probable que la estructura de la cutícula represente un papel decisivo en este proceso. Es notable que las plántulas de árboles del dosel superior del bosque tropical de Puerto Rico estudiadas por Tukey (1970) prácticamente no pierdan nutrientes por lavado, mientras que *Palicourea* sp., un arbolito del soto, pierde considerable cantidad de K y pequeña cantidad de otros ele-

Tabla 18. Composición del Agua de Lluvia y de Percolación del Follaje Durante Septiembre 1967 en un Bosque Húmedo Tropical de Panamá (Golley y colaboradores, 1975)

	ppm								
	P	K	Ca	Mg	Na	Cu	Fe	Mn	Zn
Lluvia	0,050	0,5	1,5	0,25	1,59	0,024	0,155	0,021	0,044
Percolación del Follaje	0,039	3,2	2,4	0,62	1,54	0,017	0,273	0,022	0,040

mentos minerales. Estas pérdidas de nutrientes por las hojas adultas pueden deberse a la acumulación de minerales en las cercanías de la cutícula y a una mayor fragilidad de esta capa protectora.

7.5. METABOLISMO Y CRECIMIENTO RADICAL

El sistema radical de las plantas superiores se desarrolla en la naturaleza en circunstancias cambiantes en cuanto a disponibilidad de nutrientes (por efecto de la precipitación estacional, por ejemplo), al pH de la disolución de suelo, a la concentración de oxígeno y de CO₂ y también a intensas variaciones diurnas o estacionales de la hidratación de los coloides edáficos y de la temperatura. Todos estos factores regulan en mayor o menor grado el metabolismo de las células radicales a cuyo través penetran en la planta el agua y las sales minerales. La evaluación de las características del medio radical no puede obtenerse simplemente por la medición de las propiedades del suelo en un momento dado, pues en la interfase raíz-suelo se constituye un ambiente especial, caracterizado por metabolitos exudados de las raíces, por una microflora distinta de la de zonas más alejadas de la raíz y por concentración de gases y nutrientes bien diferenciada. Ésta es la llamada zona de la rizosfera. Es en ella donde habría que medir el pH y la concentración de O₂ y de nutrientes para evaluar las condiciones de crecimiento radical en un suelo dado.

El metabolismo radical y su interacción con el ambiente edáfico se ha estudiado mucho menos que el comportamiento del vástago, en especial del aparato fotosintético. La razón de ello estriba, entre otras cosas, en la dificultad experimental de conocer con precisión las condiciones de la rizosfera.

La mayor parte del estudio del metabolismo radical de importancia ecológica se ha hecho mediante raíces aisladas o plantas completas crecidas en disoluciones nutritivas. En general puede afirmarse que el metabolismo de las células radicales posee un alto grado de adaptabilidad a las condiciones fisicoquímicas del suelo. Se ha hallado una íntima relación entre la respiración de las células radicales y el proceso de absorción y acumulación de sales (Beevers, 1961), probablemente por efecto de la generación de ATP que se requiere en los procesos a nivel de la membrana plasmática. De esto se postula una correlación entre la capacidad respiratoria de las raíces y la extracción de nutrientes

del suelo, como se ha observado en plantas típicas de suelos oligotróficos.

Otro aspecto importante es la capacidad de las raíces de compensar transitorios desequilibrios de nutrientes que se hallan en la disolución del suelo. Por ejemplo, una absorción predominante de cationes genera un incremento en la síntesis de ácidos orgánicos intercelulares como consecuencia de un estímulo de la fijación de CO_2 catalizada por la PEP-carboxilasa. Una absorción excesiva de aniones causa el efecto contrario, como puede observarse en la figura 20 (Hiatt, 1967). En ella se muestra el cambio en la concentración de ácidos orgánicos en el jugo vacuolar de raíces de cebada que han sido sumergidas por 6 h en disoluciones donde aniones y cationes se incorporan con distinta rapidez. Por regla general, K^+ y Cl^- se incorporan más rápidamente que Ca^{2+} y SO_4^{2-} . Se ve que hay un incremento o disminución proporcional del contenido de ácidos orgánicos en relación con una incorporación preva- lente o retardada, respectivamente, del catión.

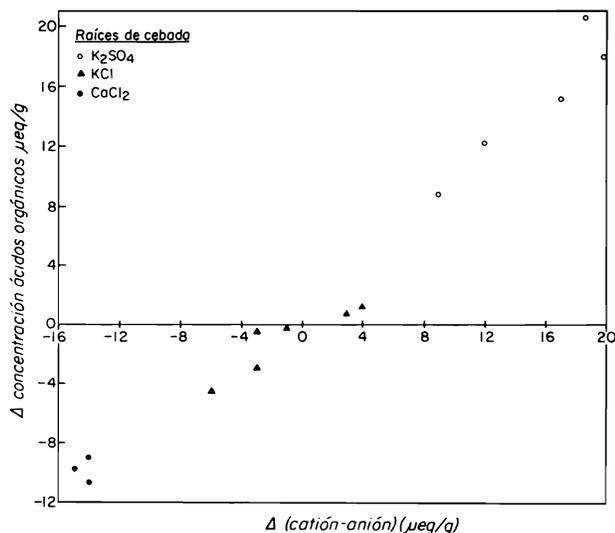


Fig. 20. Cambios en la concentración de aniones orgánicos en las células radicales de cebada que ocurren por diferencias de la permeabilidad de cationes y aniones de la disolución exterior. (Basada en datos de A.J. Hiatt, 1967.)

La actividad de las enzimas del metabolismo radical, sea por estímulo o por inhibición, puede también mostrar características adaptativas muy marcadas en relación con el hábitat de procedencia. Más adelante se mostrará cómo operan los mecanismos reguladores de las enzimas alcohol-deshidrogenasa, PEP-carboxilasa y deshidrogenasa málica en plantas de hábitats inundables.

El crecimiento de la raíz bajo diferentes condiciones del ambiente edáfico es también un indicador adecuado de la actividad de este órgano.

Por ejemplo, al estudiar el desarrollo del sistema radical de una planta en suelos heterogéneos no inundables, se observa una mayor profusión de raíces en las capas de suelo cuyo contenido de agua es mayor.

La determinación experimental de los óptimos de crecimiento radicular puede a su vez ser un indicador de los requerimientos ecológicos de una especie. La figura 21 muestra el crecimiento de la raíz de *Wigandia caracasana*, una planta invasora que crece en zonas de derrumbes hasta una altura superior a los 500 m en zonas neotropicales. Las curvas de temperatura y pH revelan la existencia de máximos nítidos, factibles de análisis en relación con los hábitats de procedencia o con variaciones interpoblacionales.

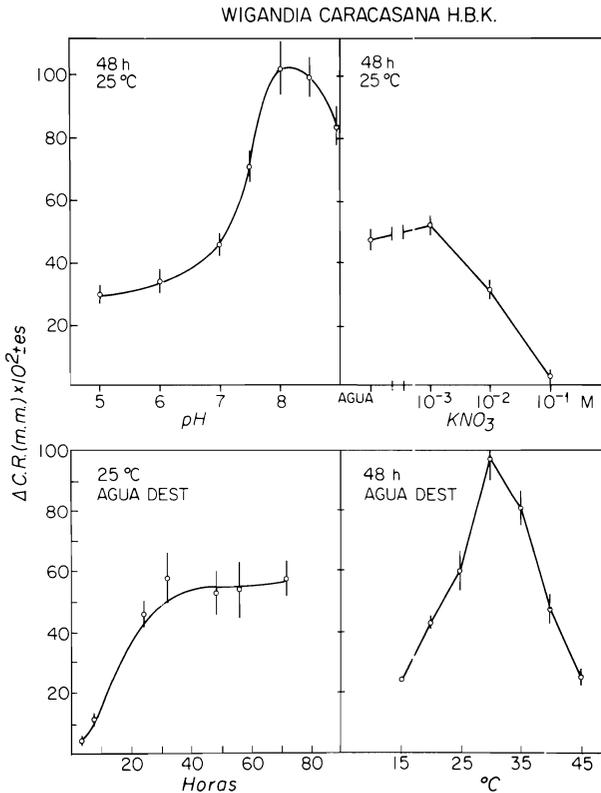


Fig. 21. Crecimiento de raicillas de *Wigandia caracasana* en diferentes condiciones. (Tomada de T. Wikander, Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, U.C.V., 1970.)

7.6. CRECIMIENTO DE PLANTAS EN SUELOS INUNDABLES

En terrenos bajos de regiones de abundantes precipitaciones, o en las márgenes de los ríos, se dan temporadas más o menos largas durante las cuales el aire del suelo es desplazado totalmente. Ocurre también en suelos pesados que la difusión de gases desde la atmósfera hacia el suelo y viceversa queda interrumpida. En cada caso se

produce una deficiencia de O_2 en las raíces, acompañada también de un incremento notable en la concentración de CO_2 .

Las consecuencias de las condiciones anaeróbicas para el metabolismo radical son similares a las que afectan a la mayoría de los tejidos vivos (Crawford, 1972), pues se trata del déficit de O_2 que sirve como aceptor de electrones a nivel de la citocromo oxidasa de la cadena respiratoria en las mitocondrias. La inhibición del ciclo de Krebs produce una acumulación del producto final de la glicólisis, del ácido pirúvico. Éste es transformado en acetaldehído, el cual es un substrato inductor de la deshidrogenasa alcohólica (ADH). El resultado es una rápida acumulación de etanol, la cual excede los niveles tóxicos para el metabolismo celular.

Las plantas terrestres pueden diferenciarse por su tolerancia al estado de anaerobiosis, que frecuentemente es consecuencia del régimen de inundación. Las adaptaciones observadas en las plantas tolerantes a la inundación son de dos tipos, morfológicas y metabólicas.

Casi en todas las plantas terrestres puede demostrarse que hay un flujo de O_2 del vástago hacia las raíces, pero por lo general en las plantas tolerantes a la inundación del sistema radical, la conductividad de los gases por el tallo es mucho mayor. La levisima madera de las Apocynaceas *Malouetia glandulifera* y *Ambelania laxa* de los ríos de aguas negras de América Tropical posee una morfología caracterizada por muchos espacios intercelulares. Su densidad es similar a la de la madera de balsa (*Ochroma lagopus*). En muchas otras plantas que crecen a la orilla de lagunas puede observarse la formación de un espeso tejido aerenquimático en los tallos y en las raíces, el cual sirve como de repositorio de O_2 y también de vía de salida del exceso de CO_2 resultante de la respiración radical.

74

Hay dos especies de mangle de morfología radical característica a plantas de suelos inundables o de mala aireación; ellas son *Rhizophora mangle* y *Avicennia nitida*. La *R. mangle* tiene raíces en forma de zancos, con curvaturas que sobresalen por encima del nivel del agua. En tales curvaturas hay numerosas lenticelas, estructuras típicas de la corteza del tronco y de la raíz de las plantas leñosas, que no son más que orificios a través de los cuales tiene lugar un intenso intercambio de gases por difusión. Un corte transversal de una raíz de *R. mangle* muestra una gruesa capa de tejido aerenquimático. La *A. nitida* posee numerosas raíces que crecen verticalmente, por geotropismo negativo, las que sobresalen por encima de la superficie del lodo característico de los hábitats de esta especie. Estas raíces aéreas, o neumatóforos, brotan de las raíces de crecimiento horizontal. Los neumatóforos tienen numerosas lenticelas en su exterior y casi toda la masa del tejido que las forma es aerénquima. Los canales aeríferos de los neumatóforos están conectados con el aerénquima, también abundante, de las raíces subterráneas.

Estas estructuras reducen total o parcialmente las deficiencias de O_2 en las raíces que crecen en suelos mal aireados, de modo que representan una adaptación para evitar las condiciones de anaerobiosis.

Las características metabólicas que permiten contrarrestar la deficiencia de O_2 representan también cambios adaptativos de índole genética, que permiten a la planta utilizar el O_2 del aire en la producción de energía en las raíces o bien utilizar un mecanismo bioquímico alternativo cuando no hay O_2 que impida la acumulación de sustancias tóxicas para el metabolismo celular. Tales mecanismos han sido descritos por varios investigadores y tienen que ver con la regulación de la glicólisis y el metabolismo de los ácidos orgánicos (McMannon y Crawford, 1971).

Uno de los principales mecanismos metabólicos que diferencia las plantas no tolerantes de las tolerantes a la inundación es la inducción de la deshidrogenasa alcohólica (ADH) en las no tolerantes cuando hay deficiencia de O_2 y la carencia o baja actividad de la enzima málica en las tolerantes (véase la Tabla 19).

Tabla 19. Algunas Características Bioquímicas que Diferencian el Comportamiento de Plantas Tolerantes y No Tolerantes a la Inundación (Deficiencia de O_2) (Según trabajos de Crawford y colaboradores)

	No Tolerantes	Tolerantes
Deshidrogenasa alcohólica	Inducción	Actividad no cambia o se reduce
Enzima málica	Activa	Inactiva o no detectable
Nitrato reductasa	Actividad constante	Incremento de actividad en ausencia de O_2
Productos de respiración acumulados con deficiencia de O_2	Etanol	Acido málico glicerina alanina ácido shikímico

En condiciones de anaerobiosis, el fosfopiruvato resultante de la glicólisis puede ser desfosforilado (fosfo-enol-piruvato-kinasa), o se puede utilizar como sustrato de carboxilación mediada por la PEP-carboxilasa activa en todas las raíces de plantas terrestres. La carboxilación del PEP conduce a la síntesis de ácido málico a través de oxaloacético, por la actividad de la deshidrogenasa málica, también presente en el tejido radical de todas las plantas. El piruvato resultante de la desfosforilización del PEP se transforma en acetaldehído (piruvato descarboxilasa), el cual a su vez sirve de sustrato a la ADH para la formación de etanol. En las plantas no tolerantes predomina la vía de síntesis de etanol, en parte por el incremento de la actividad de ADH que se registra al cesar el suministro de O_2 a las raíces, pero además todo el málico originado por carboxilación en la reacción catalizada por la PEP-carboxilasa revierte a piruvato por la actividad de la

enzima málica. En las plantas tolerantes no hay inducción de ADH ni actividad detectable de la enzima málica.

El ácido málico acumulado en las raíces de plantas tolerantes durante la anaerobiosis puede ser transferido al vástago, donde sirve de base a otros procesos biosintéticos. Es interesante anotar que dicha transferencia del ácido málico representa una ganancia de CO_2 para la planta, pues el málico proviene de la carboxilación del PEP.

En plantas tolerantes se han encontrado otros productos terminales de la respiración anaeróbica, que pueden acumularse sin efectos tóxicos en el metabolismo de las células radicales, tales como glicerina (en *Alnus incana*) alanina, ácido shikímico (*Iris pseudacorus*) (Crawford, 1972; McMannon y Crawford, 1971; Tyler y Crawford, 1970).

García-Novo y Crawford (1973) describen que la inducción de la nitrato-reductasa por anaerobiosis representa un sistema alternativo de resistencia a la escasez de O_2 pues permite utilizar el NO_3^- como aceptor de electrones en la cadena respiratoria. Sin embargo en los suelos de bosque climax no hay poblaciones importantes de bacterias nitrificantes (Rice y Pancholy, 1972) ni tampoco en los bosques inundables temporalmente, de manera que la fuente de nitrógeno en estas plantas no es seguramente el NO_3^- (Tiedje, 1976). Tal vez el estudio *in situ* de la naturaleza de la acumulación de sustancias orgánicas en las raíces de árboles de zonas inundables permita inferir los medios ecológicos de eliminación de los efectos nocivos de la deficiencia de O_2 a nivel de estos órganos.

76

El estudio del metabolismo radical en general y las adaptaciones a la inundación en particular constituye un fértil campo de investigación. En las vastas selvas inundables de la Cuenca Amazónica se encuentran plantas resistentes a la inundación y que pasan hasta varios meses totalmente cubiertas de agua; entre ellas las hay perennifolias y caducifolias (Gessner, 1968). La investigación del metabolismo de raíces, tallos y hojas en estas plantas no fue nunca encarada, aunque los mecanismos de resistencia a la anaerobiosis deben ser similares a los descritos ya.

7.7. DEFICIENCIAS DE NUTRIENTES Y CRECIMIENTO EN SUELOS OLIGOTRÓFICOS

Hemos visto que el crecimiento de la planta requiere adecuado y constante suministro de nutrientes para la formación de nuevos tejidos y sustituir los nutrientes perdidos por abscisión foliar, muerte de raíces, y ramas, etc. Estos nutrientes proceden en su mayor parte de la disolución del suelo. Los coloides del suelo, con los cuales la disolución del suelo se encuentra en equilibrio iónico, deben estar lo bastante saturados como para sustituir los iones a medida que van siendo absorbidos por las raíces; además deben permitir el mantenimiento de una disolución equilibrada del suelo, es decir, con una proporción de iones adecuada que compense los efectos tóxicos que se pueden presentar cuando en la disolución del suelo hay un predominio excesivo de un cierto ion. Son conocidos los efectos del antagonismo iónico entre sulfatos y cloruros,

o entre cationes mono- y divalentes, cuya explicación se basa en el efecto hidratante o deshidratante de los iones sobre el plasma (hidratación por electrólitos, Walter y Kreeb, 1970).

En condiciones naturales, se pueden distinguir plantas cuyos requerimientos nutricionales son distintos (véanse los Caps. 7.3 y 7.4) debidos a su capacidad de extraer nutrientes del suelo (metabolismo radical) o a requerimientos metabólicos generales. Se ha postulado, por ejemplo, que muchas especies propias de ambientes edáficos oligotróficos tienen una respiración radical más activa que otras especies propias de suelos más ricos en nutrientes. Igualmente se ha supuesto que la deficiencia natural de fósforo ejerce una presión selectiva que favorece a las plantas perennifolias esclerófilas, en suelos con regímenes hídricos muy variables (Beadle, 1954; Loveless, 1961, 1962), pues estas plantas, de crecimiento relativamente lento, poseen un metabolismo que opera con menores cantidades de fósforo. Además se ha encontrado que hojas de plantas mesófilas deciduas tienen una relación N/P mayor que la de hojas de plantas perennifolias, coriáceas (Montes y Medina, 1975).

En ecosistemas naturales es raro encontrar plantas con síntomas de deficiencia nutricional, pues en condiciones edáficas oligotróficas ya tuvo lugar una selección de los tipos metabólicos mejor adaptados a dichas condiciones. Sin embargo puede demostrarse que la capacidad productiva de muchos tipos de vegetación natural está limitada por efecto de la deficiencia de nutrientes. En estos casos como en el de todos los factores ambientales también puede demostrarse que el impacto del ambiente se revela principalmente en la variación de la capacidad de competencia de los componentes de la vegetación.

77

Mediante cultivos de plantas en disoluciones nutritivas se pueden explorar cuáles son los cambios fisiológicos que ocurren en la planta como resultado de la deficiencia de un nutriente en particular. Dada la importancia de estos estudios para el análisis del rendimiento de plantas de interés agrícola y de la determinación de las necesidades de fertilizantes de los suelos, se ha hecho una considerable investigación sobre el tema, cuyos resultados se encuentran resumidos en tratados sobre la nutrición mineral de las plantas (véase, por ejemplo, Gauch, 1972; Epstein, 1972; Mengel, 1972). Una revisión sobre la influencia de los nutrientes sobre la fotosíntesis de plantas superiores se encuentra en Nátr (1972).

Vamos a analizar aquí dos ejemplos que muestran los efectos de deficiencias nutricionales en la fotosíntesis, la síntesis de proteínas y el crecimiento. Se cultivaron plantas de *Atriplex patula* en disoluciones nutritivas equilibradas con suministro normal de nitrógeno en forma de nitrato (disolución de Hoagland con NO_3^- 33 mM), y con acentuada deficiencia de nitrógeno (disolución de Hoagland con NO_3^- 1 mM). Cuando las plantas tenían unos 50 días de edad, se midió la tasa de fotosíntesis, la actividad *in vitro* de la RuDP-carboxilasa y la acumulación de almidón en las hojas (Medina, 1971). La tasa de fotosíntesis a una intensidad saturante de luz se reduce en un 25%, en forma proporcional a la reducción de la actividad de la RuDP-carboxilasa (véase el cap. 5.6). Esta enzima constituye una fracción importante de la pro-

teína soluble foliar, por lo cual su actividad por unidad de proteína refleja nítidamente las condiciones de suministro de nitrógeno durante el crecimiento. En la figura 22 puede observarse que el cambio de actividad específica de la RuDP-carboxilasa y del contenido de proteína soluble foliar se producen en pocos días. El gráfico indica que la deficiencia de nitrógeno tiene una influencia más marcada en la síntesis de la RuDP-carboxilasa en comparación con el resto de las proteínas solubles de las hojas. En este experimento se transfirieron plantas de disoluciones nutritivas con suministro normal de nitrógeno a otras deficientes y viceversa.

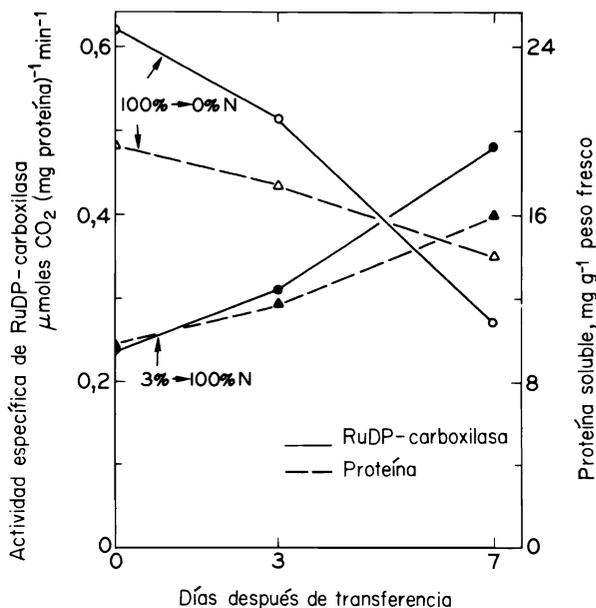


Fig. 22. Variaciones de la actividad de RuDP-carboxilasa y el contenido de proteína soluble en hojas de *Atriplex patula*. Las plantas se cultivaron durante más de 50 días en disoluciones nutritivas completas y deficientes en nitrógeno. Al comenzar el experimento se invirtieron las condiciones de suministro de nitrógeno.

Un fenómeno interesante que se observa en estos experimentos con deficiencias de nitrógeno es una acumulación de almidón en los cloroplastos de las plantas deficientes. Parece que por fotosíntesis se produce una cantidad mayor de carbohidratos de la que puede ser utilizada en la síntesis de proteínas. Es probable que esta condición conduzca también a una síntesis mayor de polisacáridos estructurales que se depositan para formar la pared celular, por lo cual las hojas deficientes son mucho más gruesas, y su cociente de área foliar es mucho menor que el de las hojas normales. La Tabla 20 muestra las variaciones diurnas del contenido de almidón foliar de *A. patula*. Las muestras se tomaron al comienzo y al final del día.

Tabla 20. Contenido de Almidón en Hojas de *Atriplex patula**
(Medina, 1971)

Hora	mg almidón g ⁻¹ peso seco	
	Normal (100% NO ₃)	Deficiente (3% NO ₃)
6 a. m.	9,5	226,8
10 p. m.	107,9	293,9

* Almidón determinado con antrona. Plantas: 51 días de edad; intensidad de luz: $1,0 \times 10^5$ erg cm⁻² s⁻¹; fotoperíodo: 16 h; temperatura: 25°C día y 20°C noche.

Este carácter de acumulación de almidón en los cloroplastos puede ser un indicador de regímenes de deficiencia nutricional en condiciones naturales. Muchas epífitas que ocupan hábitats con limitado suministro de nutrientes poseen cloroplastos normalmente repletos de almidón.

En las plantas de tomate del experimento descrito en 6.1.4 se puede observar claramente la forma en que las deficiencias nutricionales en N y Fe afectan el comportamiento fotosintético de las hojas (Fig. 23). Como se señaló anteriormente, hay una reducción mayor de la producción total de materia orgánica que el efecto que se observa en la tasa de fotosíntesis; la diferencia es explicable en función de la reducción de la superficie foliar, como puede verse en la Tabla 21. Se observa que el porcentaje de reducción del área foliar es similar al de la reducción de producción total de materia orgánica, mientras que sólo una fracción de la reducción se explica por la disminución de la capacidad fotosintética.

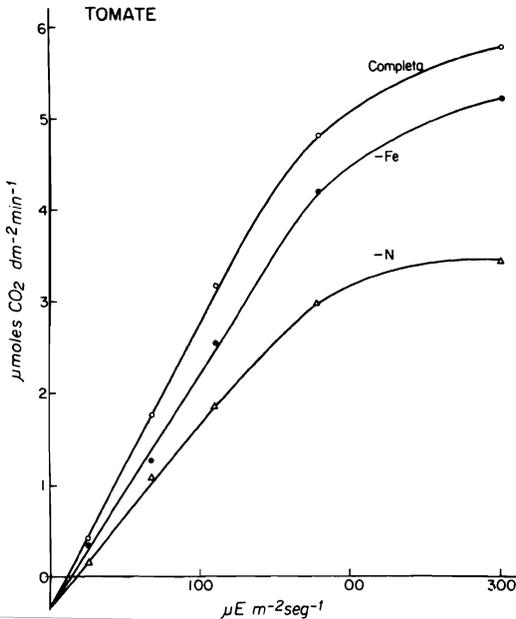


Fig. 23. Curvas de fotosíntesis de hojas adultas de tomate cultivadas en disoluciones nutritivas completas y deficientes en nitrógeno y hierro. (Tomada de N. Motta, Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, U.C.V., 1975.)

Tabla 21. Producción de Materia Orgánica, Extensión de Área Foliar y Fotosíntesis en Plantas de Tomate con Diferentes Suministros de Nutrientes* (Basada en datos tomados de Motta, 1975)

	Peso Seco		Area Foliar		Fotosíntesis en Luz Sat.	
	Total g	% red.	cm ²	% red.	mmol dm ⁻² h ⁻¹	% red.
Completa	3,830	-	704,8	-	346	-
Deficiente en Fe	1,528	60	205,9	70	312	10
Deficiente en N	0,611	84	68,8	90	204	41

* Plantas desarrolladas durante 35 días en cada una de las disoluciones. Intensidad de luz: 550 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$; fotoperíodo: 12 horas luz; termoperíodo: 30°C día y 17°C noche.

7.8. CRECIMIENTO DE PLANTAS EN SUELOS SALINOS: HALÓFITAS

Muchos hábitats se caracterizan por su alta concentración salina, por lo general con una clase de sal predominante. Se encuentran, por ejemplo, a lo largo de las costas marinas y en el continente en zonas de acumulación de agua donde se forman lagunas sin desagüe en las cuales la razón Precipitación/Evaporación es menor que 1. En estos lugares ocurre un enriquecimiento progresivo de sales en la superficie del suelo. En estos hábitats el problema ecológico principal no es la economía del agua, sino la economía salina, es decir, de qué modo el metabolismo de la planta se desenvuelve en presencia de altas concentraciones salinas.

El efecto en las plantas de altas concentraciones salinas no es primariamente osmótico, sino que tiene que ver con la interacción de los iones en altas concentraciones con el plasma celular. Así se puede observar que los iones tienen un marcado efecto en el grado de hidratación de las proteínas; se trata de una hidratación por electrólitos, no específica, en la que los iones monovalentes ejercen un efecto hidratante, mientras que los iones divalentes tienen por lo general un efecto contrario. Así, por ejemplo, aunque no se conocen los procesos moleculares que intervienen en el fenómeno de resistencia plasmática a determinados tipos de sales, se sabe que los cloruros incrementan la succulencia de los tejidos de las plantas, mientras que los sulfatos la disminuyen (Walter y Kreeb, 1970).

De acuerdo con el factor salino, las plantas pueden dividirse en halófitas y no halófitas. Para esta división se usa el criterio del requerimiento de una determinada sal para el crecimiento normal de la planta. Así, por ejemplo, el cloro es un elemento indispensable a todas las plantas superiores, si bien en cantidades mínimas. La mayoría de las halófitas crecen mejor en altas que en bajas concentraciones de cloruro. En cada caso es indispensable determinar el óptimo de crecimiento a fin de poder evaluar el requerimiento de la sal estudiada, para lo cual debe medirse también el contenido de sales en

los tejidos vegetales. Al parecer no hay diferencias generales entre halófitas y no halófitas (Kreeb, 1974), sino una variación gradual de la respuesta productiva que permite inferir también que la diferenciación en el grado de adaptación salina es, dentro de ciertos límites, continua. En este aspecto es de interés anotar que la germinación de las halófitas y la de las no halófitas no se diferencia en cuanto a la influencia de la concentración salina; en ambos casos se obtiene mayor y más rápida germinación en agua libre de NaCl (Walter y Kreeb, 1970).

Una clasificación ecológica de las halófitas basada en el contenido de Na y K, cloruros y sulfatos, ha sido propuesta por Walter (1968). Se hizo teniendo en cuenta el análisis de las cenizas de halófitas en el Asia Central. La clasificación diferencia entre cloro-halófitas (acumuladoras de cloruro), sulfato-halófitas (mayor concentración relativa de sulfato), alcalino-halófitas, caracterizadas por alta concentración de sodio, y las halófitas excretoras de sales, para lo cual poseen por lo general glándulas especiales.

No hay aún suficientes datos, en especial de sulfatos, para formular algunas conclusiones sobre las numerosas halófitas tropicales. En la Tabla 22 se observan algunos ejemplos tomados de la clasificación anterior. Nótese sobre todo el alto contenido de cenizas de estas halófitas, lo cual debe tenerse en cuenta cuando se exprese el contenido de agua, de proteína, clorofila, etc., por unidad de peso fresco o peso seco.

Tabla 22. Tipos de Halófitas Basados en el Contenido de Sales (Tomado de Walter, 1968)

	Especie	Cenizas (% peso seco)	mg g ⁻¹ peso seco			
			Na	K	Cl	S
Cloro- halófitas	<i>Salicornia europaea</i>	33	66,0	22,6	154,1	6,3
	<i>Salsola turcomanica</i>	24,5	52,6	8,1	99,7	4,4
	<i>Halocnemum strobilaceum</i>	31,5	48,9	12,7	90,0	8,0
	<i>Halostachys belangeriana</i>	31	84,9	14,0	95,8	7,4
Sulfato- halófitas	<i>Karelinia caspia</i>	15,5	22,0	12,4	33,8	16,2
	<i>Halimocnemis mollissima</i>	19,5	22,7	12,9	14,6	7,2
	<i>Salsola dendroides</i>	21	46,6	12,1	16,8	21,4
Alcalino- halófitas	<i>Suaeda microphylla</i>	35	107,5	15,6	72,8	7,2
	<i>Haloxylon aphyllum</i>	22,5	78,3	11,3	13,7	2,8
	<i>Anabasis salsa</i>	22,5	73,3	17,1	11,2	4,4
Halófitas ex- cretoras de sales	<i>Tamarix laxa</i>	16	20,1	33,1	12,8	23,0
	<i>Tamarix ramosissima</i>	14,5	7,5	7,2	8,7	17,6

Las cloro-halófitas se caracterizan por lo general por su gran succulencia, mientras que las sulfato-halófitas suelen poseer una estructura foliar más coriácea. En este sentido es posible distinguir entre halófitas que crecen en suelos donde hay humedad constante, de aquellas que crecen en suelos mucho más secos. En estos el contenido de sales no es alto medido en términos absolutos, pero dado su escaso contenido de agua, la disolución del suelo es muy concentrada. Con arreglo al contenido de agua de su hábitat, las halófitas se han dividido también en higró-halófitas (por lo general suculentas del tipo de las que acumulan cloruro) y las xero-halófitas (con frecuencia del tipo de las que acumulan sulfato) propias de zonas de baja precipitación, no necesariamente cercanas al mar.

Para determinar la naturaleza halofítica de una cierta especie se ha dicho que es necesario medir el efecto que sobre el crecimiento tienen ciertos iones, como Cl^- , Na^+ y SO_4^{2-} . Las cloro-halófitas, no sólo son estimuladas en su crecimiento por el NaCl en el medio, sino que también pueden acumular gran cantidad de cloruro cuando el medio en que crecen tiene baja concentración salina.

En condiciones naturales no basta constatar el carácter salino del suelo para inferir el carácter halofítico de su vegetación.

En las costas semiáridas de la faja tropical es frecuente observar en un mismo hábitat salino especies halofíticas y no halofíticas. En el borde interior de los manglares tropicales, en sitios de intensos cambios de humedad durante el año por efecto de la precipitación, crecen especies como *Batis maritima* y *Sesuvium portulacastrum*, dos halófitas extremas, juntamente con *Bromelia humilis*, *Opuntia wentiana* e incluso *Lemaireocereus griseus*, especies éstas de acentuada intolerancia salina (Walter, 1973). Esto se explica por la ocupación de nichos ecológicos distintos a lo largo del año. Las halófitas resisten la intensa concentración salina de las capas superficiales del suelo. Las cactáceas, por su sistema radical muy somero, no tienen raíces activas durante la estación seca. Al comenzar las lluvias y eliminarse las costras salinas superficiales, se desarrollan nuevas raíces rápidamente (en *O. wentiana* puede observarse formación de raíces nuevas en 24 horas) que recargan las reservas de agua del vástago. *B. humilis* no forma raíces funcionales en el suelo, pero sí las forma hacia el interior del embudo que constituyen las hojas. Esta planta sólo utiliza el agua de lluvia que se acumula entre las hojas. En este caso se trata además de cactáceas y bromeliáceas con metabolismo MAC, que tienen un uso muy parco de las reservas de agua durante períodos de sequía relativamente largos.

Otras veces se encuentran plantas no halófitas en suelos de superficie muy salina porque sus raíces pueden alcanzar estratos acuíferos profundos; tal es el caso de *Prosopis juliflora*.

En cualquier situación es necesario medir la concentración salina en los tejidos de la planta objeto de estudio a fin de saber si se trata o no de una halófitas.

La Tabla 23 ilustra algunos ejemplos de la distribución en zonas que se observa en algunas islas áridas del Caribe. En la isla La Orchila, al norte de Venezuela, la precipitación sólo asciende a 150 mm año⁻¹ (Walter y Medina, 1968), y en una reducida extensión pueden hallarse series de suelos desde los muy salados en la superficie hasta los no salinos. Dentro de cada tipo de suelo pueden observarse plantas de distintos tipos de fotosíntesis y diferentes grados de acumulación de iones.

Tabla 23. Zonación de Suelos y Acumulación de Iones en las Hojas de Plantas de La Orchila (Venezuela)

A. Espinar y Zonas Adyacentes No Salinas

	Cl	Na	K	Ca	Mg		
Suelo (mg/100 g p. s.)	3,9	4	3,6	2,8	1,7		
Plantas (mg/g p. s.)						Tipo Foto-sintético	Raíces
<i>Portulaca pilosa</i>	15,4	14	62,8	5,6	9,8	C4	Superficiales
<i>Jacquinia barbasco</i>	9,7	15	8,2	5,6	9,8	C3 (árbol)	Profundas

B. Zonas Planas, Suelos Poco Salados

Suelo	14,5	19	1,6	3,0	1,3		
Plantas							
<i>Euphorbia buxifolia</i>	3,5	2	18,1	20,7	3,9	C4	Superficiales
<i>Capraria biflora</i>	17,1	15	5,6	17,8	20,4	C3	Profundas
<i>Alternanthera muscoides</i>	17,4	39	23,0	8,0	37,8	C4	Superficiales

C. Zonas de Playa, Suelos Arenosos, Calcáreos, de Secamiento Rápido

Suelo (máximo)	251,7	133	2,9	14,9	18,5		
Plantas							
<i>Tournefortia gnaphalodes</i>	80,2	43	3,0	23,6	26,2	C3	Profundas
<i>Suriana maritima</i>	26,3	17	7,1	21,6	10,1	C3	Profundas
<i>Atriplex pentandra</i>	119,8	102	19,2	15,4	27,1	C4	Superficial difuso

D. Zonas Inundables, Suelos Pesados, Marcadamente Halinos

Plantas

Batis maritima

Salicornia fruticosa

Sesuvium portulacastrum

Vale la pena destacar que plantas de un mismo hábitat pueden tener acumulaciones de iones marcadamente distintas, como ocurre entre *Suriana maritima*, arbusto esclerófilo de raíces profundas, y *Atriplex pentandra*, en la zona C (Tabla 23). En la especie *Atriplex vesicaria* se ha demostrado en forma concluyente que el sodio es un nutriente mineral (Walter y Kreeb, 1970).

Las plantas del grupo D, bien conocidas en la literatura sobre el tema, son halófitas de amplia distribución (Waisel, 1972).

Dignos de mención como plantas halófitas de variada adaptación estructural y metabólica a suelos salinos son los mangles, entre otros *Rhizophora mangle*, *Avicennia nitida* y *Laguncularia racemosa*. Las especies de mangle han sido objeto de numerosas investigaciones ecofisiológicas para dilucidar su metabolismo salino, que no se discute aquí (véase la literatura en Walter y Kreeb, 1970, Waisel, 1972 y Walter, 1973).

7.9. ASOCIACIONES SIMBIÓTICAS EN PLANTAS TERRESTRES Y SU SIGNIFICACION NUTRICIONAL

En hábitats naturales las plantas deben adaptarse a la disponibilidad de nutrientes. Por su absorción selectiva de iones pueden sintetizar materia orgánica de una composición mineral característica, a pesar de las variaciones considerables del medio en que viven. En ambientes oligotróficos, o sea de mucha escasez de nutrientes pueden identificarse simbiosis entre plantas y microorganismos cuya función es incrementar la capacidad de extracción de nutrientes del medio. Ocurre por ejemplo con el nitrógeno, que, a pesar de su abundancia en la atmósfera (cerca del 80%), no pueden utilizarlo directamente las plantas superiores, y casi la totalidad de este elemento utilizado por la capa vegetal de la Tierra se obtiene mediante su fijación por microorganismos ora simbiosis o de vida libre.

7.9.1. Micorrizas

Las comunidades de coníferas sobre suelos arenosos podzolizados de la faja templada presentan la característica de que sus raíces están asociadas con hongos en una simbiosis denominada micorriza. La asociación ocurre en la punta de las raíces y es indispensable al flujo normal de nutrientes del suelo a la planta (Went y Stark, 1968). La micorriza se constituye en el momento mismo de germinar la semilla en su hábitat natural, pues en el suelo se encuentran los hongos que pueden ser de vida libre o tener su origen en las micorrizas ya establecidas en la planta madre. Cultivos experimentales de plantas en medios estériles han corroborado fehacientemente una reducción de la capacidad de crecimiento de las coníferas. En muchas regiones donde se cultivan especies de pino con fines maderables se ha comprobado la necesidad de añadir tierra de la zona de crecimiento original de la especie de pino utilizada para que los árboles plantados tengan un crecimiento normal.

En bosques tropicales, que generalmente crecen en suelos muy lixiviados, la mayoría de las especies de árboles presentan también

formaciones micorrízicas en sus raíces, lo cual sugiere la importancia de esta forma de asociación en el suministro de nutrientes a los componentes arbóreos de estos ecosistemas (Stark, 1971).

7.9.2. Fijación de Nitrógeno Atmosférico

El nitrógeno es un elemento químico fundamental de los seres vivos por ser el elemento básico para la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos. Se calcula que las plantas superiores consumen anualmente entre 10^9 y 10^{10} toneladas de nitrógeno. La deficiencia de este elemento provoca rápidamente síntomas de mal funcionamiento por la reducción de la síntesis de proteínas. Se encuentra que plantas crecidas con restricciones en el suministro de nitrógeno desarrollan una estructura foliar escleromorfa, con clorosis, y la actividad de la enzima a que se debe la asimilación del CO_2 por fotosíntesis, la RuDP-carboxilasa, se reduce en grado considerable.

El metabolismo del nitrógeno por las plantas depende de la presencia de NH_3 y de la síntesis de aceptores adecuados para su incorporación en compuestos orgánicos. Estos últimos provienen del metabolismo de los carbohidratos, mientras que el primero tiene que obtenerse del exterior, sea en forma de ion NH_4^+ o de ion NO_3^- . Por lo general la disponibilidad de estos compuestos en el ambiente de la planta es reducida, y las plantas superiores no pueden utilizar el N_2 atmosférico directamente, ni tampoco en forma de compuestos orgánicos, que es como se encuentra el 95% del nitrógeno del suelo. Sólo la intervención de microorganismos, tanto de vida libre como simbióticos, hacen posible un flujo de nitrógeno suficiente para mantener las altas tasas de producción de materia orgánica que se observan en la naturaleza.

El nitrógeno del aire puede oxidarse y formar el NO_3^- por efecto de la energía eléctrica de las tormentas, y de esta manera llegan al suelo en zonas tropicales entre 2 y 5 kg N ha^{-1} año^{-1} . Si se piensa que un cultivo corriente extrae del suelo hasta 100 kg N ha^{-1} se comprende lo insuficiente que resulta esta cantidad.

Se ha establecido que los organismos capaces de fijar N_2 del aire son todos del grupo de los procariontes (sin núcleo definido), o sea las bacterias y las cianofíceas. Estos tipos de organismos fijadores de N_2 del aire, diferenciados de acuerdo con las condiciones en que ocurre la fijación, se ejemplifican en la Tabla 24.

Tabla 24. Tipos de Organismos Fijadores del N_2 del Aire
(Tomada de Streicher y Valentine, 1973)

Anaeróbicos	Aeróbicos	Fotosintéticos
<i>Clostridium</i>	<i>Azotobacter</i>	Cianofíceas
<i>Klebsiella</i>	<i>Azotomonas</i>	<i>Rhodospirillum rubrum</i>
	<i>Rhizobium leguminosarum</i> (simbionte)	
	Actinomicetos (simbionte)	

Algunas bacterias de vida independiente, tanto aeróbicas como anaeróbicas participan también en el enriquecimiento en nitrógeno del suelo y este proceso se ha considerado de especial importancia en sabanas tropicales (Döbereiner, 1969; Hardy y Havelka, 1975) en donde ocurren asociaciones a nivel de la rizosfera.

La mayor importancia en el ciclo del nitrógeno en la capa vegetal, y de especial aplicación agrícola, se le atribuye a las bacterias que forman nódulos en las raíces de muchas leguminosas. Se trata de bacterias del género *Rhizobium* que forman nódulos donde ocurre la fijación de nitrógeno a nivel de las raíces. Plantas superiores de muchos otros géneros viven en simbiosis con organismos fijadores de nitrógeno. El estudio de la fisiología de estas plantas es imprescindible para interpretar su papel en los procesos de sucesión y en la ocupación de hábitats oligotróficos. En la Tabla 25 (parcialmente de Bond, 1976) se pueden ver algunos ejemplos de simbiosis en plantas tropicales.

Tabla 25. Plantas Superiores con Organismos Simbióticos Fijadores de N₂ del Aire

Planta Superior	Simbionte	Localización de la Simbiosis
Leguminosas	<i>Rhizobium</i> spp.	Nódulos en las raíces
<i>Alnus</i> sp.	Actinomicetes	Nódulos en las raíces
<i>Psychotria</i> spp.	<i>Klebsiella</i>	Nódulos foliares
<i>Coriaria thymifolia</i>	Actinomicetes	Nódulos radicales
<i>Gunnera</i> sp.	Cianofíceas	Inclusiones en el pecíolo foliar

Otras asociaciones de vegetales con otros organismos en condiciones naturales y que pueden tener importancia nutricional son la de las epífitas y las hormigas que forman sus nidos en el entramado de raíces de estas plantas y que acumulan allí una gran cantidad de residuos de alto contenido mineral y que puede ser fundamental en estos hábitats extremos oligotróficos.

8

ASPECTOS ESPECIALES DEL METABOLISMO VEGETAL: SÍNTESIS DE SUSTANCIAS TÓXICAS

Uno de los aspectos menos investigados de la ecofisiología de las plantas es el de los productos del llamado metabolismo secundario. Muchas plantas sintetizan cantidad considerable de sustancias que al parecer no tienen ningún papel funcional directo y que aparecen como productos terminales de ciertos pasos metabólicos. Entre muchos ejemplos podrían citarse las antocianinas, los alcaloides y los taninos.

Las antocianinas y sustancias relacionadas son solubles en agua y son la causa de la coloración de las flores y de muchos tipos de hojas. Su presencia en el aparato reproductivo de la planta se ha podido correlacionar con la atracción de polinizadores específicos, papel en el cual deben incluirse también las sustancias volátiles que dan su fragancia peculiar a muchas flores. El estudio de los mecanismos de coevolución de plantas y animales a nivel de ecosistemas (Janzen, 1975) ha permitido explicar la diversificación en la producción de colorantes y olores por las flores de las plantas superiores como recursos de atracción de animales polinizadores que garanticen la polinización cruzada de poblaciones de plantas más o menos dispersas.

87

De igual manera podría interpretarse la producción de hojas y frutos de alto contenido de sustancias tóxicas, entre ellos alcaloides y taninos, como medios de defensa contra la depredación por insectos y otros animales. Así, por ejemplo, Janzen (1975) postula que la alta proporción de plantas con sustancias tóxicas en las hojas entre plantas de suelos oligotróficos es un carácter que ha sido seleccionado evolutivamente por el alto costo energético que representa la depredación foliar en esos ambientes.

Es probable que haya que postularse también una selección evolutiva para explicar la producción de sustancias tóxicas por las hojas y las raíces de las plantas que inhiben total o parcialmente el crecimiento de otras plantas. Estos efectos alelopáticos en plantas han sido revisados por Rice (1974). Aquí nos limitamos a remitir a los trabajos mencionados y a señalar la necesidad de profundizar el estudio de la regulación ecofisiológica de la síntesis de estas sustancias.

BIBLIOGRAFÍA

- (1) ALVIM, P. "Moisture Stress as a Requirement for Flowering of Coffee", *Science*, **132**, 354 (1960).
- (2) ALVIM, P. Tree Growth Periodicity in Tropical Climates. *En*: Zimmermann, H. (Ed.) Formation of Wood in Forest Trees, Academic, Nueva York, N. Y., págs. 479-495 (1964).
- (3) ARISTEGUIETA, L. "Flórula de la Estación Biológica de los Llanos", *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, **110**, 228 (1966).
- (4) AZÓCAR, A. Características Fotosintéticas de Plantas de Sol y de Sombra, Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas (1969).
- (5) BEADLE, N. C. W. "Soil Phosphate and the Delimitation of Plant Communities in Eastern Australia", *Ecology*, **35**, 370 (1954).
- (6) BEEVERS, A. Respiratory Metabolism in Plants, Harper & Row, Nueva York, N. Y., 232 págs. (1961).
- (7) BJÖRKMAN, O. "The Effect of Oxygen Concentration on Photosynthesis in Higher Plants", *Physiol. Plant.*, **19**, 618 (1966).
- (8) BJÖRKMAN, O. "Carboxydismutase Activity in Shade and Sun Adapted Species of Higher Plants", *Physiol. Plant.*, **21**, 1 (1968).
- (9) BJÖRKMAN, O. Comparative Studies on Photosynthesis in Higher Plants, Giese, A. (Ed.), *Photophysiol.*, **8**, 1 (1973).
- (10) BJÖRKMAN, O. y HOLMGREN, P. "Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to Light Intensity in Ecotypes from Exposed Habitats", *Physiol. Plant.*, **16**, 889 (1963).
- (11) BLACK, C. C. "Ecological Implications of Dividing Plants into Groups with Distinct Photosynthetic Production Capacities", *Adv. Ecol. Res.*, **7**, 87 (1971).
- (12) BOND, G. "Fixation of Nitrogen by Higher Plants Other than Legumes", *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **18**, 107 (1967).
- (13) BORNKAM, R. "Erscheinungen der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung", *Ber. Geobot. Inst. Eidg. Tech. Hochsch.*, Stiftung Rübel, Zurich, **34**, 86 (1963).

- (14) BORTHWICK, H. A., HENDRICKS, S. B., PARKER, M. W., TOOLE, E. H. y TOOLE, V. K. "A Reversible Photoreaction Controlling Seed Germination", *Proc. Nat. Acad. Sci. US.*, **38**, 662 (1952).
- (14a) BOYER, J. S. Matric Potential of Leaves, *Plant Physiol.*, **42**, 213 (1967).
- (15) BROWN, W. "Variations in Anatomy, Associations and Origins of Kranztissue", *Amer. J. Bot.*, **62**, 395 (1975).
- (16) COUNTINHO, L. M. "Algumas Informações Sobre a Ocorrência do "Efeito de DeSaussure" em Epífitas e Erváceas Terrestres da Mata Pluvial", *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr.*, U.S.P., **288**, 83 (1963).
- (17) CRAWFORD, R. M. N. "Physiologische Ökologie: Ein Vergleich der Anpassung von Pflanzen und Tieren an Sauerstoffarme Umgebung", *Flora*, 1961, 209 (1972).
- (18) CUATRECASAS, J. "Paramo Vegetation and Its Life Forms", *En: Geo-Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas, Colloquium Geographicum Band 9, Bonn*, págs. 163-186 (1968).
- (19) CHOLLET, R. y OGREN, W. "Regulation of Photorespiration in C₃ and C₄ Species", *Bot. Rev.*, **41**, 137 (1975).
- (20) DAINTY, J. The Water Relations of Plants. *En: Wilkins, M. B. (Ed.), Physiology of Plant Growth and Development, McGraw, Nueva York, N. Y.*, 695 págs. (1969).
- (21) DAUBENMIRE, R. "Phenology and Other Characteristics of Tropical Semideciduous Forest in North-Western Costa Rica", *J. Ecol.*, **60**, 147 (1972).
- (22) DITTRICH, P., CAMPBELL, W. H. y BLACK, C. C., Jr. Phosphoenolpyruvate Carboxykinase in Plants Exhibiting Crassulacean Acid Metabolism, *Plant Physiol.*, **52**, 357 (1973).
- (23) DÖBEREINER, J. "Nonsymbiotic Nitrogen Fixation in Tropical Soils". *En: Biology and Ecology of Nitrogen, Nat. Acad. Sci. US.*, (1969).
- (24) DUVIGNEAUD, P. y DENAEYER-DE SMET, S. "Considerations sur l'Ecologie de la Nutrition minéral des Tapis végétaux naturels", *Oecol. Plant.*, **8**, 219 (1973).
- (25) ECKARDT, F. E. "Remarques préliminaires concernant la Méthodologie de l'Éco-physiologie végétale et l'Organisation du Colloque de Montpellier". *En: Methodology of Plant Eco-physiology, Eckardt, F. E. (Ed.), Proc. Montpellier Symp., UNESCO, París* (1965).
- (26) EPSTEIN, E. "Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives", Wiley, Nueva York, N. Y., 412 págs. (1972).

- (27) ESCOBAR, A. y GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. "Production primaire de la Savana inondable", III Symp. d'Ecology Tropicale, Lubumbashi, Zaire (1975).
- (28) EVANS, G.C. The Quantitative Analysis of Plant Growth, California Univ. Press, Berkeley, Calif., 734 págs. (1972).
- (29) EVENARI, M. "Light and Seed Dormancy", *Handb. Plant Physiol.*, **15**(2), 804 (1965).
- (30) FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. y OPLER, P.A. "Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica", *J. Ecol.*, **62**, 881 (1974).
- (31) FREY-WISLING, A. y MÜHLETHALER, K. Ultrastructural Plant Cytology, Elsevier, Amsterdam, 377 págs. (1964).
- (32) FRYER, J.A. y LEDIG, F.T. "Microevolution of the Photosynthetic Temperature Optimum in Relation to the Elevational Complex Gradient", *Can. J. Bot.*, **50**, 1231 (1972).
- (33) GARCÍA-NOVO, F. y CRAWFORD, R.M.N. "Soil Airation, Nitrate Reduction and Flooding Tolerance in Higher Plants", *New Phytol.*, **72**, 1031 (1973).
- (34) GATES, D. "Toward Understanding Ecosystems", *Adv. Ecol. Res.*, **5**, 1 (1968).
- (35) GATES, D. "Biophysical Ecology". *En: Perspectives in Biophysical Ecology*, Gates, D.M. y Schmerl, R.B. (Eds.), Ecological Studies No. 12, Springer Verlag, Nueva York, N. Y., 609 págs. (1975).
- (36) GATES, D. y PAPIAN, L. Atlas of Energy Budget of Plant Leaves, Academic, Nueva York, N. Y., 277 págs. (1971).
- (37) GAUCH, H. Inorganic Plant Nutrition, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penn., 488 págs. (1972).
- (38) GAUHL, E. Differential Photosynthetic Performance of *Solanum dulcamara* Ecotypes from Shaded and Exposed Habitats, Carnegie Inst. Year Book **67**, 487 (1968).
- (39) GESSNER, F. "Zur Ökologischen Problematik der Überschwemmungswälder des Amazonas", *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, **53**, 525 (1968).
- (40) GOLLEY, F. y LIETH, H. "Bases of Organic Production in the Tropics". *En: Tropical Ecology, Papers from the New Dehli Symposium*, Athens, Ga. (1972).
- (41) GOLLEY, F.B., MCGINNIS, J.T., CLEMENTS, R.G., CHILD, G.I. y DUEVER, M.J. Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest Ecosystem, Univ. Georgia Press, Athens, Ga., 245 págs. (1975).

- (41a) GORSKI, T. "Germination of Seeds in the Shadow of Plants", *Physiol. Plant.*, **34**, 342 (1975).
- (42) GUTIÉRREZ, M., GRACEN, J. E. y EDWARDS, G. E. "Biochemical and Cytological Relationships in C₄ Plants", *Planta*, **119**, 279 (1974).
- (43) HAMMOND, S. L., METZ, W. D. y MAUGH II, T. H. Energy and the Future, AAAS, Washington, D. C., 184 págs. (1973).
- (44) HARDY, R. W. F. y HAVELKA, V. D. "Nitrogen Fixation Research: A Key to World Food", *Science*, **188**, 633 (1975).
- (45) HATCH, M. D., KAGAWA, T. y CRAIG, S. Subdivision of C₄-pathway Species Based on Differing C₄ Acid Decarboxylating Systems and Ultrastructural Features, *Austr. J. Plant. Physiol.*, **2**, 111 (1975).
- (46) HEATH, O. V. S. y MANSFIELD, T. A. The Movement of Stomata. *En: Physiology of Plant Growth and Development*, Wilkins, M. B. (Ed.), McGraw, Nueva York, N. Y., 695 págs. (1969).
- (47) HIATT, A. J. "Relationship of Cell Sap pH to Organic Acid Change During Ion Uptake", *Plant. Physiol.*, **42**, 294 (1967).
- 92 (48) HIESEY, W. M. y MILNER, H. W. "Physiology of Ecological Races and Species", *Ann. Rev. Physiol.*, **16**, 203 (1965).
- (49) HILLMAN, W. S. Photoperiodism and Vernalization. *En: Physiology of Plant Growth and Development*, Wilkins, M. B. (Ed.), McGraw, Nueva York, N. Y., 695 págs. (1969).
- (50) HUBER, B. Grundzüge der Pflanzenanatomie, Springer Verlag, Berlín, 243 págs. (1961).
- (51) JANZEN, D. Ecology of Plants in the Tropics, Studies in Biology No. 58, Arnold, Londres, 66 págs. (1975).
- (52) KREEB, K. "Pflanzen an Salzstandorten", *Naturwissenschaften*, **61**, 337 (1974).
- (53) KVET, J., ONDOK, J. P., NECAS, J. y JARVIS, J. P. Methods of Growth Analysis. *En: Plant Photosynthetic Production*, Sestak, Catsky & Jarvis (Eds.), Junk, Holanda, 818 págs. (1971).
- (54) LAETSCH, W. M. Chloroplast Structural Relationships in Leaves of C₄ Plants. *En: Photosynthesis and Photorespiration*, Hatch, M. D., Osmond, C. B. y Slatyer, R. O. (Eds.), Wiley-Interscience, Nueva York, N. Y., 323 págs. (1971).
- (55) LAETSCH, W. M. y PRICE, I. Development of Dimorphic Chloroplasts of Sugar Cane. *Amer. J. Bot.*, **56**, 77 (1969).

- (56) LARCHER, W. *Ökologie der Pflanzen*, UTB, Ulmer Verlag, Stuttgart, 320 págs. (1973).
- (57) LERMAN, J. C. y RAYNAL, J. "Le Teneur en Isotopes stables du Carbone chez les Cyperacees: Sa Valeur taxonomique", *Compt. Rend. Acad. Sci. Ser. D.*, **275**, 1931 (1972).
- (58) LIETH, H. The Measurement of Calorific Values of Biological Material and the Determination of Ecological Efficiency. *En: Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*, Proc. Copenhagen Symp., UNESCO, París, pág. 273, (1968).
- (59) LOVELESS, A. R. "A Nutritional Interpretation of Sclerophylly Based on Differences in the Chemical Composition of Sclerophyllous and Mesophytic Leaves", *Ann. Bot.*, **25**, 168 (1961).
- (60) LOVELESS, A. R. "Further Evidence to Support a Nutritional Interpretation of Sclerophylly", *Ann. Bot.*, **26**, 551 (1962).
- (61) MANCINELLI, A. L. y BORTHWICK, H. A. "Phytochrome Action in Tomato Seed Germination", *Bot. Gaz.*, **121**, 1 (1966).
- (62) MAYER, A. M. y POLJAKOFF, M. A. *The Germination of Seeds*, Pergamon, Oxford, 2^a ed., 191 págs. (1975).
- (63) McMANNON, M. y CRAWFORD, R. M. N. "A Metabolic Theory of Flooding Tolerance: The Significance of Enzyme Distribution and Behavior", *New Phytol.*, **70**, 299 (1971).
- (64) MEDINA, E. Photosynthetic Capacity and Carboxydismutase Activity in *Atriplex patula* Leaves as Determined by Nitrogen Nutrition and Light Intensity During Growth. Proc. II. Int. Congr. Photosynthesis **3**, 2527 (1971).
- (65) MEDINA, E. Nutrición y Fotosíntesis, *Acta Cient. Venez.*, **23** (Supl. 3), 75 (1972).
- (66) MEDINA, E. Dark CO₂ Fixation, Habitat Preference and Evolution Within the Bromeliaceae, *Evolution*, **28**, 667 (1974).
- (67) MEDINA, E., BIFANO DE, T. y DELGADO, M. Patrones Fotosintéticos en Gramíneas Acuáticas, *Acta Cient. Venez.*, **26**, 56 (1975).
- (67a) MEDINA, E., BIFANODE, T. y DELGADO, M. Diferenciación Fotosintética en Plantas Superiores. *Interciencia*, **1**, 96 (1976).
- (68) MENGEL, K. *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze*, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 470 págs. (1972).
- (69) MILTHORPE, F. L. y MOORBY, J. *An Introduction to Crop Physiology*, Cambridge Univ. Press, Londres, 202 págs. (1974).

- (70) MONASTERIO, M. Observations sur les Rhythmes annuels de la Savane tropicale des "Llanos" du Venezuela, Tésis, Montpellier, Francia (1968).
- (71) MONK, C. D. "An Ecological Significance of Evergreenness", *Ecology*, **47**, 504 (1966).
- (72) MONTES, R. y MEDINA, E. Seasonal Changes in Nutrient Content of Leaves of Savanna Trees with Different Ecological Behavior. III Symp. Tropical Ecology, Zaire (1975).
- (73) MOONEY, H. "Carbon Dioxide Exchange of Plants in Natural Environments", *Bot. Rev.*, **7**, 87 (1972a).
- (74) MOONEY, H. "The Carbon Balance of Plants", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**, 315 (1972b).
- (74a) MOONEY, H. y HARRISON, A. T. The Influence of Conditioning Temperature on Subsequent Temperature Related to Photosynthetic Capacity in Higher Plants. *En: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*, Centre for Agric. Publ. Doc. Wageningen, Holanda, 632 págs. (1970).
- (75) MOORE, R. P. Tetrazolium Staining for Assessing Seed Quality. *En: Seed Ecology*, Heydecker, W. (Ed.), págs. 347-366, Butterworths, Londres (1973).
- (76) MOTTA, N. Crecimiento y Fotosíntesis de Tomate en Etapas Tempranas de Crecimiento en Deficiencias Nutricionales, Tésis de Licenciatura, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela (1975).
- (77) MOUSSEAU, M. "Les Phenomènes de Regulation structurelle et fonctionelle de l'Appareille photosynthetique de *Teucrium scrodonia*", *Oecol. Plant.*, **2**, 15 (1968).
- (78) NAPP-ZINN, K. Vernalisation und Verwandte Erscheinungen. *En: Encyclopedia of Plant Physiology*, Ruhland, W. (Ed.), Springer Verlag, Berlín, Vol. XVI (1961).
- (79) NATR, L. "Influence of Mineral Nutrients on Photosynthesis of Higher Plants", *Photosynthetica*, **6**, 80 (1972).
- (80) NAYLOR, A. W. The Photoperiodic Control of Plant Behavior. *En: Encyclopedia Of Plant Physiology*, Ruhland, W. (Ed.), Springer Verlag, Berlín, Vol. XVI (1961).
- (81) ODUM, H. Summary: An Emerging View of the Ecological System at El Verde. *En: A Tropical Rain Forest*, Odum, H. T. y Pigeon, P. F., (Eds.), Div. Technical Information, U. S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tenn., 1678 págs. (1970).
- (82) OVINGTON, J. D. y OLSON, J. S. Biomass and Chemical Content of El Verde Lower Montane Rain Forest Plants. *En: A Tropical Rain Forest*, Odum, H. T. y Pigeon, P. F., (Eds.), Div. Technical Information, U. S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tenn., 1678 págs. (1970).

- (83) PANNIER, F. "Untersuchungen zur Keimung und Kultur von Espeletia, eines endemischen Megaphyten der Alpenen Zonen (Páramos) der venezolanischen-Kolumbianischen Anden", *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **82**, 559 (1969).
- (84) PARKHURST, D. F. y LOUCKS, D. L. Optimal Leaf Size in Relation to Environment, *J. Ecol.*, **60**, 501 (1972).
- (85) PIRINGER, A. A. y BORTHWICK, H. A. Photoperiodic Responses of Coffee, *Turrialba*, **5**, 72 (1955).
- (86) PRIETO, M. L. y LEÓN, S. Las Malezas del Ajonjolí (*Sesamum indicum* L.) en el Edo. Portuguesa, Ministerio de Agricultura y Cría, FONAIAP, Caracas, 96 págs. (1975).
- (87) RAMIA, M. "Tipos de Sabanas de los Llanos Venezolanos", *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **27**, 264 (1967).
- (88) RICE, E. L. Allelopathy, Academic, Nueva York, N. Y., 368 págs. (1974).
- (89) RICE, E. L. y PANCHOLY, S. K. Inhibition of Nitrification by Climax Ecosystems, *Am. J. Bot.*, **59**, 1033 (1972).
- (90) RUSSELL, R. S. y BARBER, D. A. "The Relationship Between Salt Uptake and the Absorption of Water by Intact Plants". *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **11**, 127 (1960).
- (91) RUSSELL, R. S. y SHORROCKS, V. M. "The Relationship Between Transpiration and the Absorption of Inorganic Ions by Intact Plants", *J. Exp. Bot.*, **10**, 301 (1959).
- (92) SAN JOSÉ, J. J. y MEDINA, E. "Análisis de la Productividad en Caña de Azúcar PR 980", I. *Turrialba*, **20**, 143; II. *ibid*, **20**, 149 (1970).
- (93) SAN JOSÉ, J. J. Gas Exchange in *Paspalum repens* Ber. a C₄ Aquatic Species, *Amazoniana* (en prensa).
- (94) SLATYER, R. Plant-water Relationships, Academic, Londres, 366 págs. (1967).
- (95) SLATYER, R. "Comparative Photosynthesis, Growth and Transpiration of Two Species of *Atriplex*", *Planta*, **93**, 175 (1970).
- (96) SMALL, E. "Photosynthetic Rates in Relation to Nitrogen Recycling as an Adaptation to Nutrient Deficiency in Peat Bog Plants", *Can. J. Bot.*, **50**, 2227 (1972).
- (97) SMITH, B. N. y BROWN, W. V. "The Kranzsyndrome in the Gramineae as Indicated by Carbon Isotopic Ratios", *Amer. J. Bot.*, **60**, 505 (1973).

- (98) SNEDAKER, S. C. y GAMBLE, J. F. "Compositional Analysis of Selected Second-growth Species from Lowland Guatemala and Panama", *BioScience*, **19**, 536 (1969).
- (99) SPANNER, D. C. Introduction to Thermodynamics, Academic, Londres, 278 págs. (1966).
- (100) STARK, N. "Nutrient Cycling Pathways and Litter Fungi", *BioScience*, **22**, 355 (1972).
- (101) STREICHER, S. L. y VALENTINE, R. C. "Comparative Biochemistry of Nitrogen Fixation", *Ann. Rev. Biochem.*, **42**, 279 (1973).
- (102) TAYLOR, E. Optimal Leaf Size. *En: Perspectives in Biophysical Ecology*, Gates, D. M. y Schmerl, R. B. (Eds.), Ecological Studies No. 12, Springer Verlag, Berlín, 609 págs. (1975).
- (103) TIEDJE, J. Reporte sobre Estudios de Fijación de Nitrógeno en el Proyecto Amazonas del IVIC (manuscrito) (1976).
- (104) TROUGHTON, J. H., CARD, K. A. y HENDY, C. H. Photosynthetic Pathways and Carbon Isotope Discrimination by Plants, Carnegie Institution Year Book 73, 786 (1974).
- (105) TUKEY, Jr., H. B. Leaching of Metabolites from Foliage and its Implication in the Tropical Rain Forest. *En: A Tropical Rain Forest*, Odum, H. T. y Pigeon, P. F. (Eds.), Div. Technical Information, U. S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tenn., 1678 págs. (1970).
- (106) TYLER, P. D. y CRAWFORD, R. M. N. The Role of Shikimic Acid in Water-logged Roots and Rhizomes of *Iris pseudocorus*, *J. Exp. Bot.*, **21**, 677 (1970).
- (107) VARESCHI, V. Observaciones sobre la Transpiración de Árboles Llaneros Durante la Epoca de Sequía, *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **21**, (96), 39 (1960).
- (108) WAISEL, Y. Biology of Halophytes, Academic, Nueva York, N. Y., 395 págs. (1972).
- (109) WALTER, H. Grundlagen des Pflanzenlebens, Ulmer Verlag, Stuttgart, 494 págs. (1962).
- (110) WALTER, H. Standortslehre, Ulmer Verlag, Stuttgart, 566 págs. (1960).
- (111) WALTER, H. "Die Physiologischen Voraussetzungen für den Übergang der Autotrophen Pflanzen vom Leben im Wasser zum Landleben", *Z. Pflanzenphysiol.*, **56**, 170 (1967). (Véase la versión en inglés: *BioScience*, **18**, 694 (1968)).
- (112) WALTER, H. Die Vegetation der Erde, Tomo I, 3ª ed., VEB Fischer Verlag, Jena, 743 págs. (1973); y Tomo II, *ibid*, 1001 págs. (1968).

- (113) WALTER, H. y KREEB, K. "Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre Öko-physiologische Bedeutung", *Protoplasmatologia*, **II C 6** (1970).
- (114) WALTER, H. y MEDINA, E. "La Temperatura del Suelo como Factor Determinante para la Caracterización de los Pisos Subalpino y Alpino en los Andes de Venezuela", *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, **28**, 201 (1969).
- (115) WENT, F. "Ecology of Desert Plants", *Ecology*, **29**, 2; *ibid.* **30**, 1; *ibid.* **30**, 26 (1948-49).
- (115a) WENT, F. y STARK, N. "Mycorrhiza", *BioScience*, **18**, 1035 (1968).
- (116) WIKANDER, T. Germinación y Crecimiento Radicular en *Wigandia caracasana*, Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela (1970).
- (116a) WULFF, R., ARIAS, I., PONCE, M. y MUÑOZ, V. A Bimodal Temperature Response and Effect of Light Intensity in the Photocontrol of Germination of Seeds in *Jussiaea suffruticosa*, *Planta*, **107**, 369 (1972).
- (117) WULFF, R. "Intrapopulation Variation in the Germination of Seeds in *Hyptis suaveolens*", *Ecology*, **54**, 646 (1973).
- (118) WULFF, R. y MEDINA, E. The Germination of Seeds in *Jussiaea suffruticosa*, *Plant Cell. Physiol.*, **10**, 503 (1969).
- (119) WULFF, R. y MEDINA, E. Germination of Seeds in *Hyptis suaveolens* Poit, *Plant Cell Physiol.*, **12**, 567 (1971).

COLECCIÓN DE MONOGRAFÍAS CIENTÍFICAS

Publicadas

Serie de matemática

- N° 1. La Revolución en las Matemáticas Escolares, por el Consejo Nacional de Maestros de Matemáticas de los Estados Unidos de América.
- N° 2. Espacios Vectoriales y Geometría Analítica, por Luis A. Santaló.
- N° 3. Estructuras Algebraicas I, por Enzo R. Gentile.
- N° 4. Historia de las Ideas Modernas en la Matemática, por José Babini
- N° 5. Álgebra Lineal, por Orlando E. Villamayor.
- N° 6. Álgebra Lineal e Geometría Euclidiana, por Alexandre Augusto Martins Rodrigues.
- N° 7. El Concepto de Número, por César A. Trejo.
- N° 8. Funciones de Variable Compleja, por José I. Nieto.
- N° 9. Introducción a la Topología General, por Juan Horváth.
- N° 10. Funções Reais, por Djairo G. de Figueiredo.
- N° 11. Probabilidad e Inferencia Estadística, por Luis A. Santaló.
- N° 12. Estructuras Algebraicas II (Álgebra Lineal), por Enzo R. Gentile.
- N° 13. La Revolución en las Matemáticas Escolares (Segunda Fase), por Howard F. Fehr, John Camp y Howard Kellogg.
- N° 14. Estructuras Algebraicas III (Grupos Finitos), por Horacio H. O'Brien.
- N° 15. Introducción a la Teoría de Grafos, por Fausto A. Toranzos.
- N° 16. Estructuras Algebraicas IV (Álgebra Multilineal), por Artibano Micali y Orlando E. Villamayor.
- N° 17. Introdução à Análise Funcional: Espaços de Banach e Cálculo Diferencial, por Leopoldo Nachbin.

99

Serie de física

- N° 1. Concepto Moderno del Núcleo, por D. Allan Bromley.
- N° 2. Panorama de la Astronomía Moderna, por Félix Cernuschi y Sayd Codina.
- N° 3. La Estructura Electrónica de los Sólidos, por Leopoldo M. Falicov.
- N° 4. Física de Partículas, por Igor Saavedra.
- N° 5. Experimento, Razonamiento y Creación en Física, por Félix Cernuschi.
- N° 6. Semiconductores, por George Bemski.
- N° 7. Aceleradores de Partículas, por Fernando Alba Andrade.
- N° 8. Física Cuántica, por Onofre Rojo y Harold V. McIntosh.
- N° 9. La Radiación Cósmica, por Gastón R. Mejía y Carlos Aguirre.
- N° 10. Astrofísica, por Carlos Jaschek y Mercedes G. de Jaschek.
- N° 11. Ondas, por Oscar J. Bressan y Enrique Gaviola.
- N° 12. El Láser, por Mario Garavaglia.

Serie de química

- N° 1. Cinética Química Elemental, por Harold Behrens Le Bas.
- N° 2. Bioenergética, por Isaias Raw y Walter Colli.
- N° 3. Macromoléculas, por Alejandro Paladini y Moisés Burachik.
- N° 4. Mecanismo de las Reacciones Orgánicas, por Jorge A. Brioux.
- N° 5. Elementos Encadenados, por Jacobo Gómez-Lara.
- N° 6. Enseñanza de la Química Experimental, por Francisco Giral.
- N° 7. Fotoquímica de Gases, por Ralf-Dieter Penzhorn.
- N° 8. Introducción a la Geoquímica, por Félix González-Bonorino.
- N° 9. Resonancia Magnética Nuclear de Hidrógeno, por Pedro Joseph-Nathan.
- N° 10. Cromatografía Líquida de Alta Presión, por Harold M. McNair y Benjamín Esquivel H.
- N° 11. Actividad Óptica, Dispersión Rotatoria Óptica y Dicroísmo Circular en Química Orgánica, por Pierre Crabbé.
- N° 12. Espectroscopia Infrarroja, por Jesús Morcillo Rubio.
- N° 13. Polarografía, por Alejandro J. Arví y Jorge A. Bolzan.
- N° 14. Paramagnetismo Electrónico, por Juan A. McMillan.
- N° 15. Introducción a la Estereoquímica, por Juan A. Garbarino.
- N° 16. Cromatografía en Papel y en Capa Delgada, por Xorge A. Domínguez.
- N° 17. Introducción a la Espectrometría de Masa de Sustancias Orgánicas, por Otto R. Gottlieb y Raimundo Braz Filho.

100

Serie de biología

- N° 1. La Genética y la Revolución en las Ciencias Biológicas, por José Luis Reissig.
- N° 2. Bases Ecológicas de la Explotación Agropecuaria en la América Latina, por Guillermo Mann F.
- N° 3. La Taxonomía y la Revolución en las Ciencias Biológicas, por Elías R. de la Sota.
- N° 4. Principios Básicos para la Enseñanza de la Biología, por Oswaldo Frota-Pessoa.
- N° 5. A Vida da Célula, por Renato Basile.
- N° 6. Microorganismos, por J. M. Gutiérrez-Vázquez.
- N° 7. Principios Generales de Microbiología, por Norberto J. Palleroni.
- N° 8. Los Virus, por Enriqueta Pizarro-Suárez y Gamba.
- N° 9. Introducción a la Ecología del Bentos Marino, por Manuel Vegas Vélez.
- N° 10. Biosíntesis de Proteínas y el Código Genético, por Jorge E. Allende.
- N° 11. Fundamentos de Inmunología e Inmunología Química, por Félix Córdoba Alva y Sergio Estrada-Parra.
- N° 12. Bacteriófagos, por Romilio Espejo T.
- N° 13. Biogeografía de América Latina, por Angel L. Cabrera y Abraham Willink.
- N° 14. Relación Huésped-Parásito. Mecanismo de Patogenicidad de los Microorganismos, por Manuel Rodríguez Leiva.

N° 15. Genética de Poblaciones Humanas, por Francisco Rothhammer.

N° 16. Introducción a la Ecofisiología Vegetal, por Ernesto Medina.

En Preparación

Serie de matemática

Estructuras Algebraicas V (Teoría de Cuerpos), por Darío J. Picco.
Estructuras Algebraicas VI (Estructuras de Algebras), por Artibano Micali.

Biomatemática, por Alejandro Engel.

Introducción al Análisis, por Manuel Balanzat.

Introducción a la Integral de Lebesgue en la Recta, por Juan Antonio Gatica.

Introducción a los Espacios de Hilbert, por José I. Nieto.

Introducción a la Computación, por Jaime Michelow.

Programación Lineal, por Fernando I. Garagorry.

Serie de física

Oceanografía Física, por Luis E. Herrera.

Teoría de Fluidos en Equilibrio, por Antonio E. Rodríguez y Roberto E. Caligaris.

Aplicação da Teoria de Grupos na Espectroscopia Raman e do Infra-Vermelho, por Jorge Humberto Nicola y Anildo Bristoti.

Teoría Estadística de la Materia, por Antonio E. Rodríguez y Roberto E. Caligaris.

Geofísica, por Alvaro F. Espinosa.

Introducción a la Espectroscopia Atómica, por Mario Garavaglia y Athos Giacchetti.

Serie de química

Fotometría de Llama por Emisión, por Juan Ramírez Muñoz.

Fotometría de Llama por Absorción Atómica, por Juan Ramírez Muñoz.

Fluorescencia Atómica, por Juan Ramírez Muñoz.

Cromatografía de Gases, por Harold M. McNair.

Síntesis Orgánica, por Eduardo Sánchez.

Catálisis Homogénea, por Eduardo Humeres A.

Catálisis Heterogénea, por Sergio Droguett.

Fuerzas Intermoleculares, por Mateo Díaz Peña.

Introducción a la Electroquímica, por Dionisio Posadas.

Corrosión, por José Rodolfo Galvele.

Coloides, por Javier Garfias.

Química de Suelos, por Elemer u. Bornemisza.

Introducción a la Metalurgia Física, por Joaquín Hernández Marín.

Serie de biología

Procesos Microbianos Aerobios de Importancia Industrial, por Carlos Casas-Campillo.

Etología: El Estudio del Comportamiento Animal, por Raúl Vaz-Ferreira.

Citogenética Básica y Biología de los Cromosomas, por H. Cardoso.
Citogenética Ultraestructural y la Biología Molecular de los Cromosomas, por R. Wettstein y J. Roberto Sotelo.
Análisis de Sistemas en Ecología, por Gilberto C. Gallopín.
Ecología de Poblaciones Animales, por Jorge E. Rabinovich.
Sistemas Ecológicos y el Hombre, por Ariel E. Lugo y Greg Morris.
Biología Celular de la Transformación Maligna, por Manuel Rieber.
Comportamiento y Aprendizaje, por Héctor Maldonado y Josué A. Nuñez.
Principios Básicos de la Contracción Muscular, por Carlos Caputo.
Transporte a Través de la Membrana Celular, por Patricio J. Garrahan y Alcides Rega.
Duplicación Cromosómica y Heterocromatina a Nivel Molecular y Citológico, por Nestor O. Bianchi.
Germinación, por Luiz Gouvêa Labouriau.

Nota: Las personas interesadas en adquirir estas obras deben dirigirse a la Unidad de Ventas y Promoción, Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C., 20006 o a las Oficinas de la Secretaría General de la OEA en el país respectivo.