

ENERGIA DE BIOMASA

Fotobiología vegetal

Leonor Carrillo

Universidad Nacional de Salta
2004

Contenido

C A P Í T U L O 1		Influencia sobre los genes	15
Fotosíntesis	1	Respuest a la sombra	15
Las hojas	2	Fotoperiodicidad	16
Las clorofilas	4		
Fotosistemas	5	C A P Í T U L O 3	
Pigmentos antena	6	Luz azul	18
Fotorrespiración	8	Crecimiento asimétrico e inclinación	18
Limitaciones y mecanismos de protección	8	Inhibición del alargamiento del tallo	19
		Estimulación de apertura estomática	19
		Activación de la bomba de protones	20
		Regulación de las relaciones osmóticas	21
C A P Í T U L O 2		Fotorreceptores	22
Fitocromos	12		
Firorreceptores	12		
Respuestas a densidad de flujo	14	R E F E R E N C I A S	
Relación luz roja/ luz roja lejana	14		

Fotosíntesis

Tejidos, cloroplastos, tilacoides, clorofilas y otros pigmentos, absorción de la luz, sistema antena, fotosistemas, fotorrespiración, mecanismos de protección.

Las longitudes de onda entre 400 y 700 nm constituyen la radiación fotosintéticamente activa (PAR). Alrededor del 85 al 90% de la PAR es absorbida por las hojas o transmitida a través de las mismas. Como las clorofilas absorben intensamente en las regiones azul y roja del espectro, la luz transmitida y la reflejada por las hojas está enriquecida de verde (1).

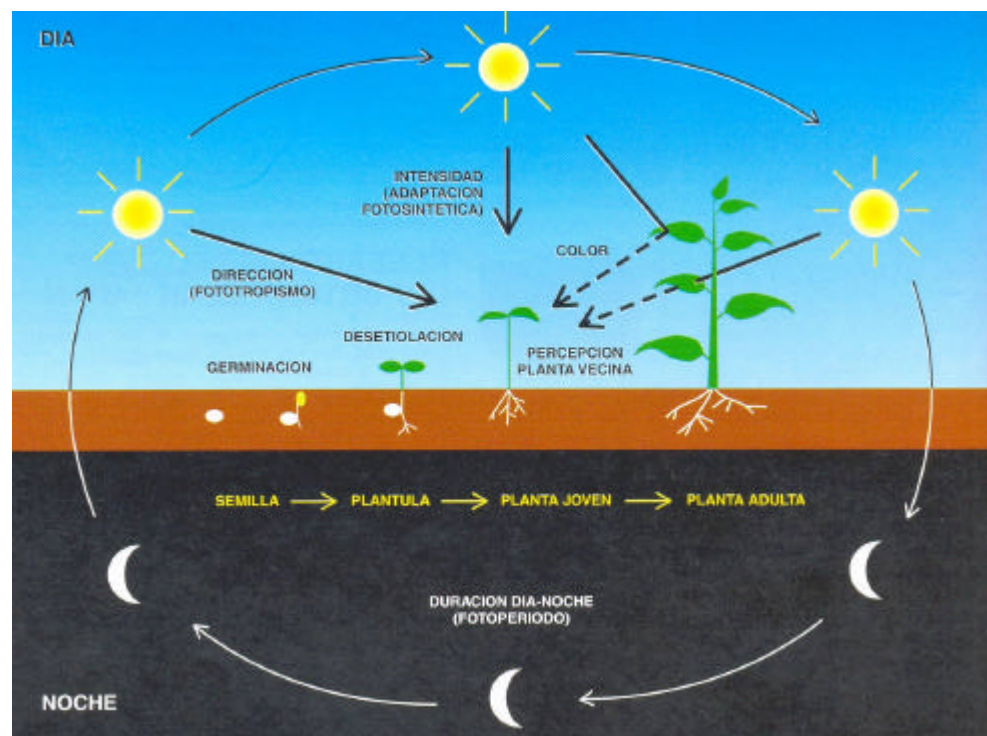


FIGURA1.1 Las plantas responden a la intensidad, dirección, duración y color de la luz (2).

El espectro visible al ojo humano cubre la región de 400 a 700 nm, mientras que las plantas perciben además las regiones del ultravioleta y del rojo lejano.

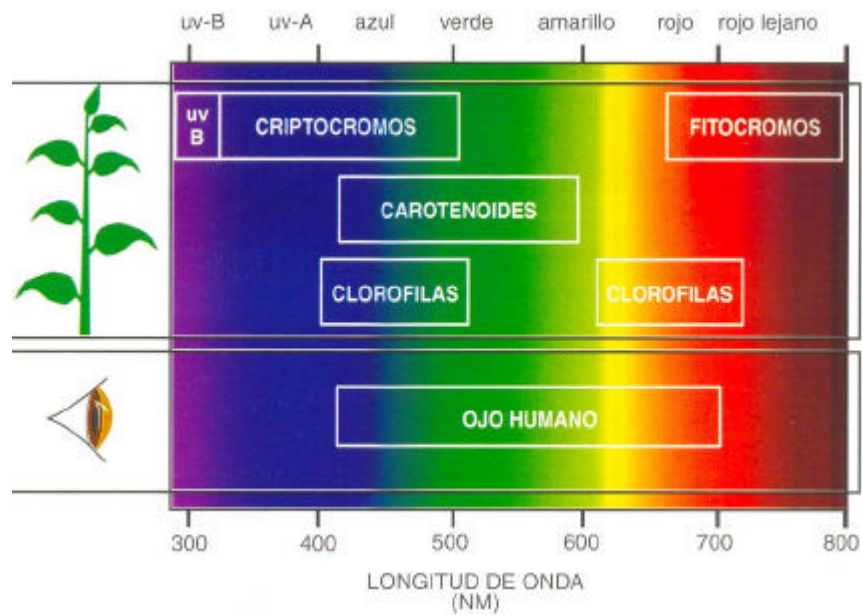


FIGURA1.2 Las plantas están dotadas de distintos tipos de receptores de luz. (2).

Las hojas

La anatomía de las hojas está especializada para absorber la luz. La capa más externa (epidermis) es comúnmente transparente a la radiación visible. Las células individuales son con frecuencia convexas y actuando como lentes pueden enfocar la luz para que la cantidad recibida por el cloroplasto quintuple la del ambiente. Esto es común entre las plantas herbáceas y se destaca en el sotobosque tropical donde el nivel de luz suele ser muy bajo.

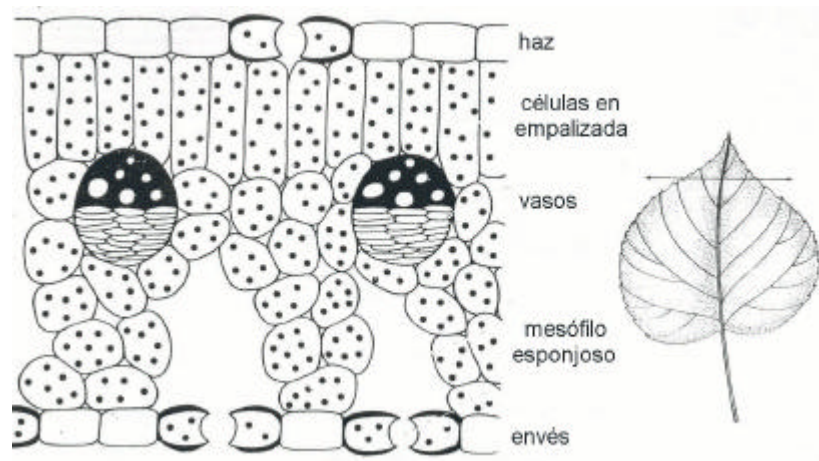


FIGURA 1.3 Corte transversal de una hoja (3).

Por debajo de la epidermis hay una capa de células fotosintéticas en empalizada y luego otras que parecen pilares formados por columnas paralelas de una a tres células de espesor, pero según las especies varía el número y tipo de células. La luz que penetra la capa de células en empalizada sufre **el efecto tamiz** debido a que la clorofila está confinada a los cloroplastos donde está empaquetada produciendo un

sombreado pero entre los cloroplastos no es absorbida. La **canalización de la luz** ocurre cuando algo de la radiación incidente se propaga a través de la vacuola

central de las células en empalizada y del espacio entre las células cuya disposición facilita la transmisión de la luz en el interior de la hoja. Por debajo está el mesófilo esponjoso, donde las células son irregulares en tamaño y forma, y están rodeadas de espacios mayores. Las interfases reflejan y refractan la luz produciendo su dispersión. La absorción es más uniforme dentro de la hoja (1).

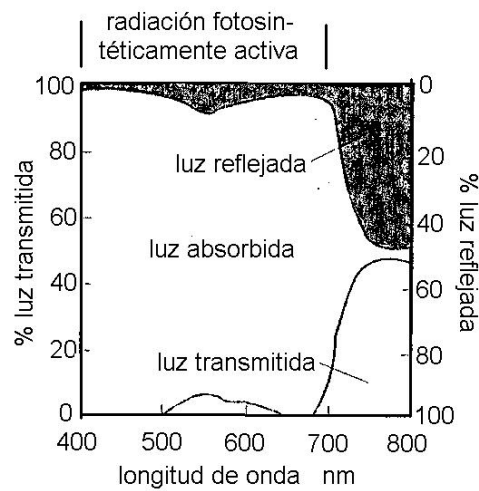


FIGURA 1.4 Luz absorbida, transmitida y reflejada por una hoja de poroto. (1).

ENERGÍA REMANENTE	PERDIDAS
100 % radiación total recibida	radiación infrarroja 50 %
50% radiación fotosintéticamente activa	reflexión, transmisión y absorción inespecífica 30%
35% radiación utilizable por los cloroplastos	conversión en radiación activa fotoquímicamente 25%
26% radiación fotoquímicamente activa	conversión en energía química 70%
8% energía química en carbohidratos sintetizados	respiración y fotorrespiración 40%
5% energía neta almacenada	---

Durante la fotosíntesis, la planta usa la luz para descomponer el agua y formar ATP (compuesto con enlaces ricos en energía) y NADPH (un reductor).

La compleja serie de reacciones ocurre en los tilacoides, que son las membranas internas especializadas de los cloroplastos. Ambos compuestos intervienen luego en los procesos que se desarrollan en el estroma de los cloroplastos para la síntesis de azúcares.

Aproximadamente solo un cinco por ciento de la energía radiante del sol que alcanza la tierra, es convertida en carbohidratos durante la fotosíntesis. La razón de un porcentaje tan bajo está en que la mayor proporción de la luz incidente tiene longitudes de onda muy cortas o largas para ser absorbidas por los pigmentos, además parte de la luz absorbida se pierde como calor y una pequeña porción como fluorescencia

Un tilacoide contiene unas 10^5 moléculas de pigmentos, de las que unas 500 están unidas a las aproximadamente 200 cadenas de transporte de electrones. A plena luz

solar unos 200 cuantos alcanzan cada centro de reacción por segundo. Una amplia variedad de proteínas que forman complejos con los pigmentos de los sistemas antena y los centros de reacción, están embebidas en la membrana tilacoide y en muchos casos se extienden hacia ambos lados (1).

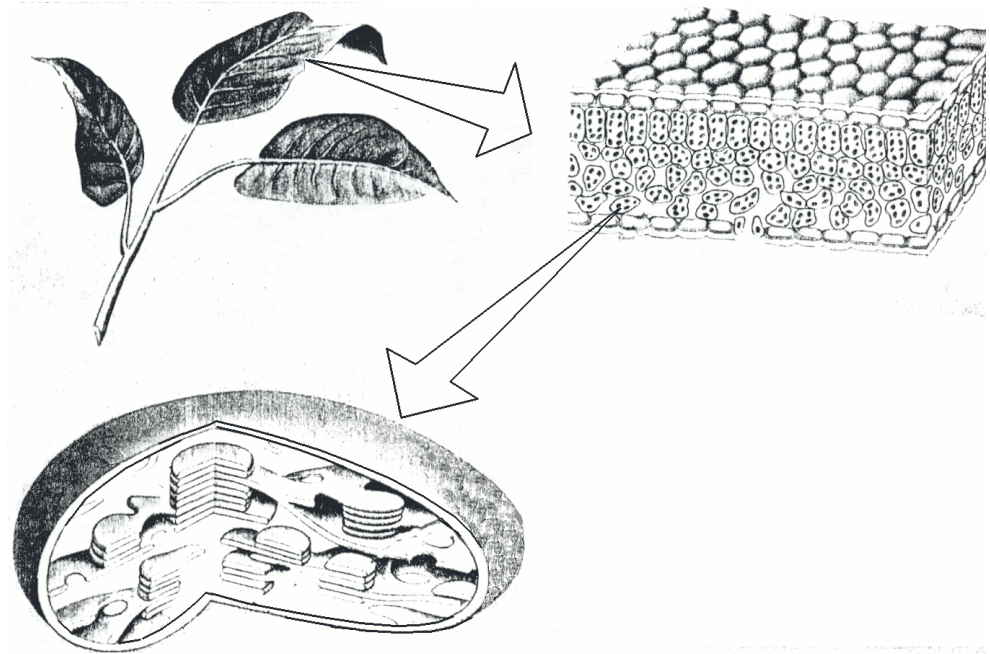


FIGURA 1.5 Corte transversal de un cloroplasto mostrando los tilacoides (4).

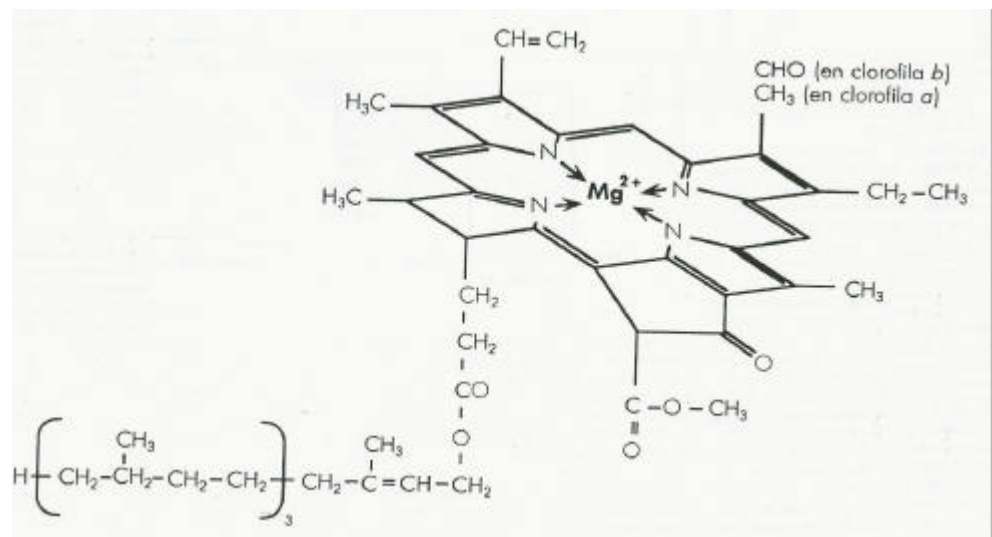


FIGURA 1.6 Molécula de clorofila (3).

Los pigmentos

Entre los distintos tipos de clorofila, la conocida como *a* desempeña el papel principal en todos los organismos que producen oxígeno durante la fotosíntesis. En

las plantas se halla además la clorofila *b* en una concentración de 1/3 respecto a la anterior.

Las clorofilas contienen un anillo de porfirina con magnesio como átomo central. La cadena lateral de ácido propiónico está esterificada en las clorofilas *a* y *b* con un alcohol lipofílico de cadena larga.

Las clorofilas tienen un mínimo de absorción allí donde es mayor la intensidad de la luz solar, o sea en el verde y el verde azulado. El espectro de absorción de la clorofila *a* es modificable por la vecindad de otras moléculas, sobre todo la de proteínas. El espectro *in vitro* difiere del *in vivo* (5).

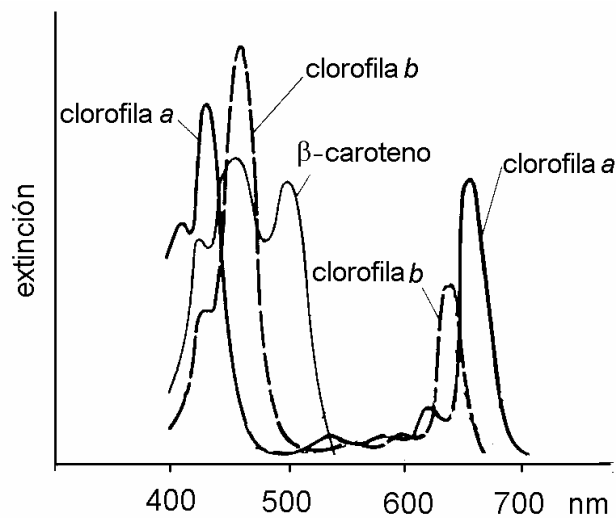


FIGURA1.7 Espectro de absorción de algunos pigmentos. (5).

Fotosistemas

En los cloroplastos, la energía lumínica es recogida por dos unidades funcionales diferentes, conocidas como fotosistemas. La molécula de clorofila absorbe un fotón y pasa a un estado excitado con mayor energía. La absorción de la luz azul excita a un nivel superior que el alcanzado con la luz roja.

La clorofila es muy inestable en el estado excitado de mayor energía y rápidamente cede algo de su energía al ambiente en forma de calor. Entra luego en un estado energético inferior donde se mantiene algunos nanosegundos y puede iniciar el proceso fotoquímico mediante reacciones extremadamente rápidas. Alternativamente puede emitir un fotón en un proceso de fluorescencia dentro de la región roja del espectro, o retornar al estado inicial convirtiendo la energía de excitación en calor o transferirla a otra molécula de pigmento.

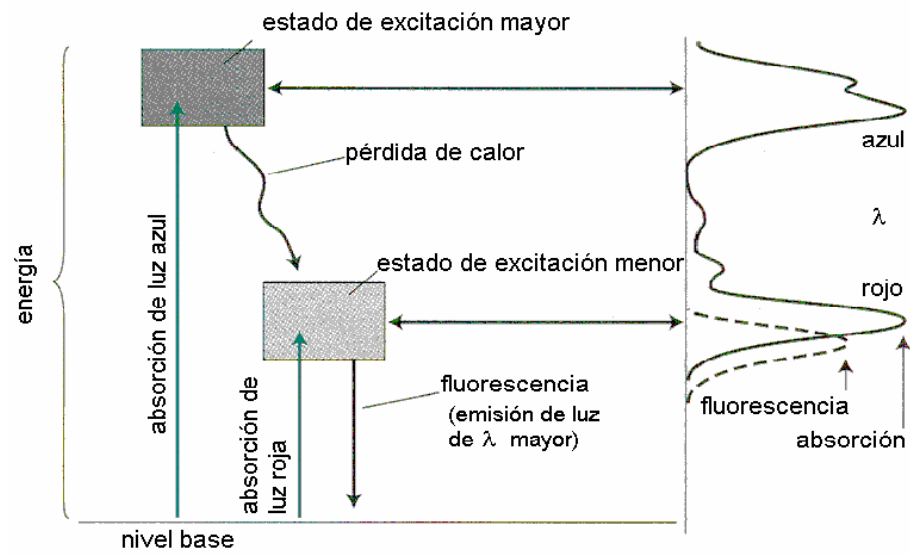


FIGURA1.8 Absorción y emisión de luz por la clorofila (1).

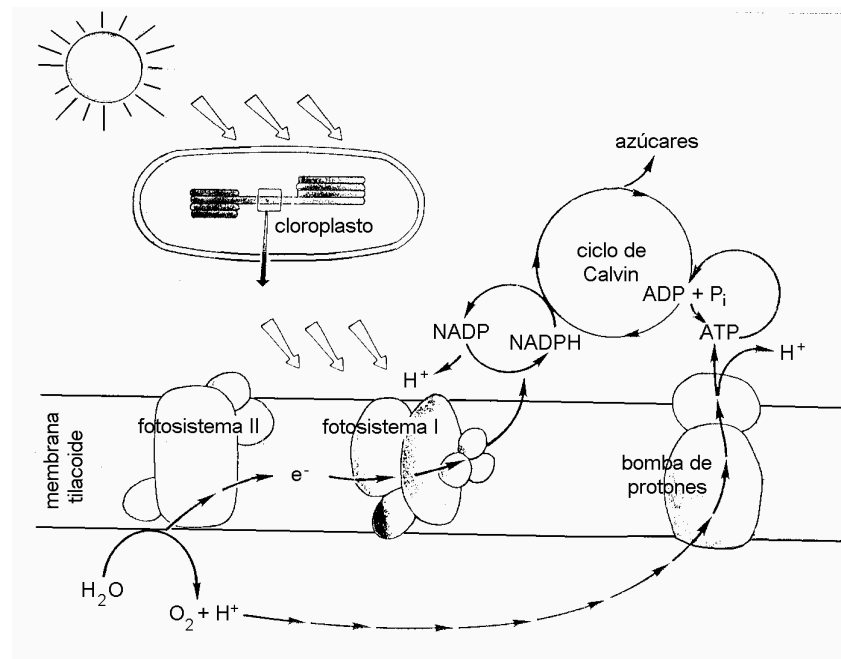


FIGURA1.9 Fotosistemas en la membrana de los tilacoides (3).

De especial importancia son las moléculas de clorofila **a** que al ser iluminadas con determinadas longitudes de onda, experimentan una variación reversible en la absorción y pierden temporalmente un electrón. Estas moléculas intervienen en el transporte fotosintético de electrones. En el fotosistema I la clorofila **a** tiene el máximo de absorción a 700 nm y solamente representa 1/400 de total del

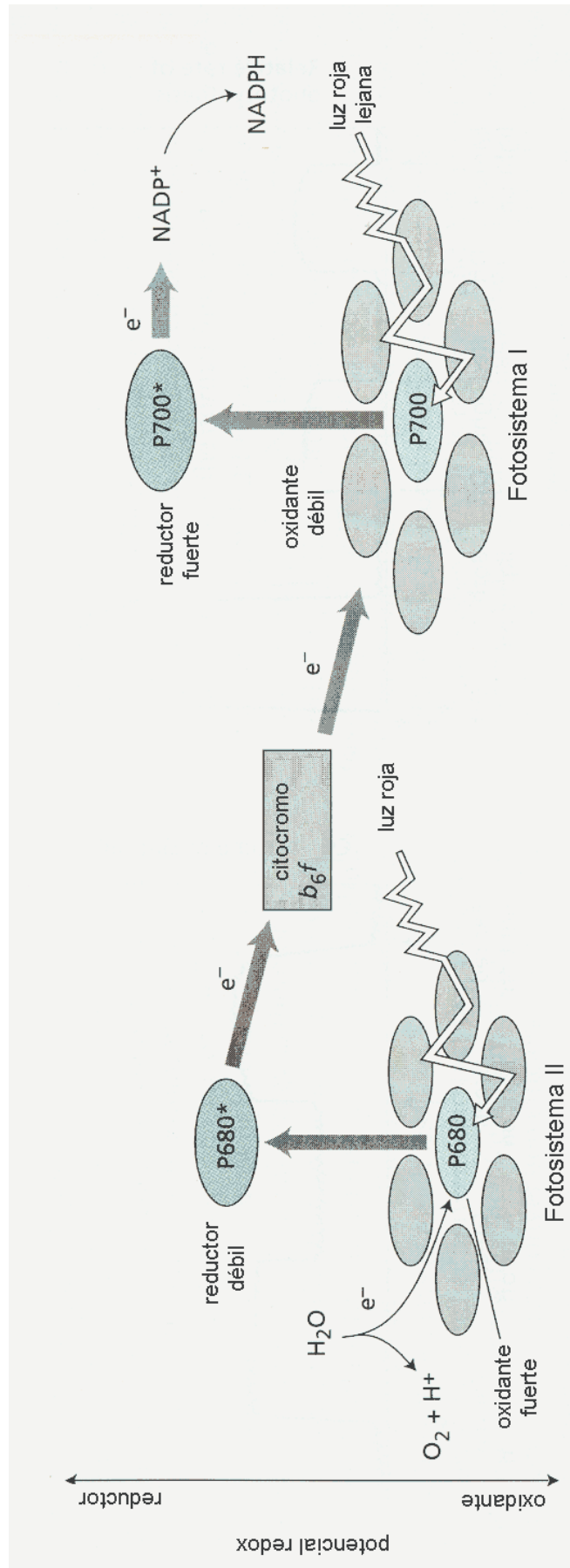


FIGURA1.10 Esquema Z de la fotosíntesis (1).

pigmento verde de los cloroplastos, mientras que en el fotosistema II la máxima absorción ocurre a 680 nm. La clorofila *b* solamente transfiere su energía de excitación a la clorofila *a* (1).

La transferencia de electrones y protones en la membrana de los tilacoides es llevada a cabo en cuatro complejos proteicos. El fotosistema II (FS-II) produce la descomposición del agua y la liberación de protones en el lumen del tilacoide. El fotosistema I (FS-I) reduce el NADP^+ a NADPH en el estroma del cloroplasto, mediante la acción de la ferredoxina (Fd) y una flavoproteína (Fp). Los protones también son transportados al lumen por acción del complejo de citocromos. Luego los protones difunden hacia la enzima ATP-sintasa que usa el gradiente de energía electroquímica para sintetizar ATP en el estroma. La plastoquinona reducida (PQH_2) y la plastocianina (PC) transfieren electrones al complejo de citocromos y al fotosistema I, respectivamente (1).

Pigmentos antena

La función de los sistemas antena es entregar energía eficientemente al centro de reacción, al cual están asociados en cada fotosistema. La energía absorbida por la antena es canalizada por una secuencia de pigmentos cuya máxima absorción se acerca progresivamente al rojo. Esto significa que la energía del estado excitado es un poco menor junto al centro de reacción que en la periferia del sistema antena y la diferencia se pierde como calor liberado al ambiente.

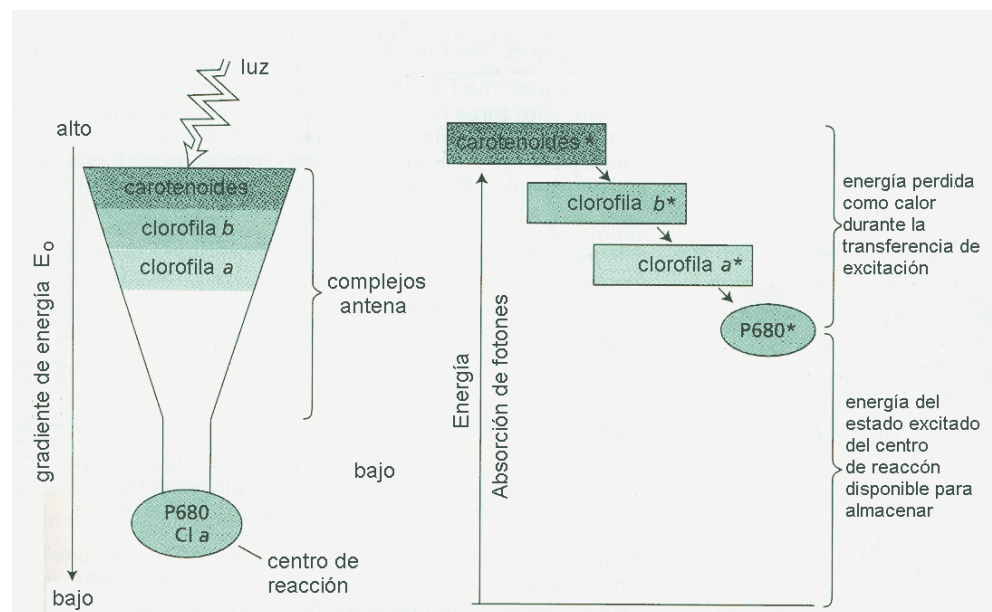


FIGURA1.11 Canalización de la excitación desde el sistema antena hacia el centro de reacción (1).

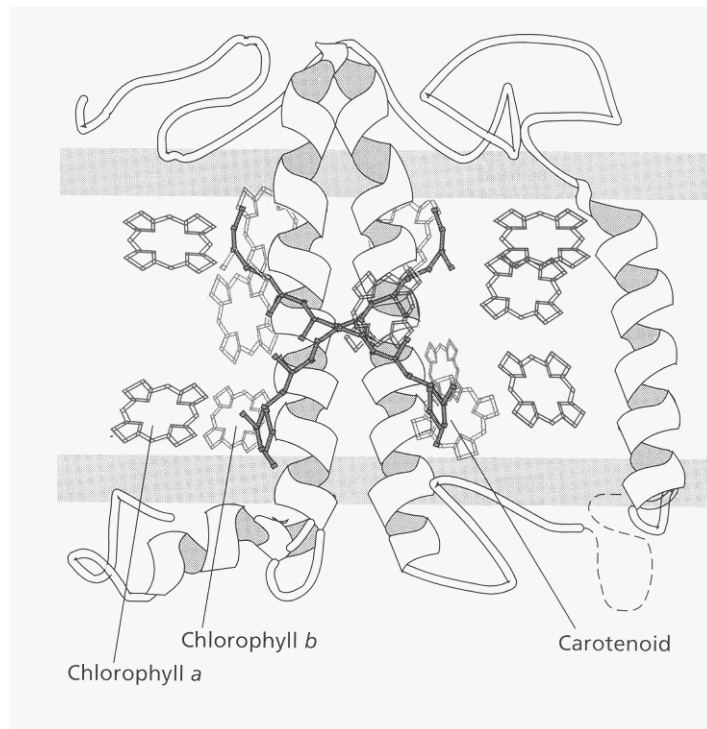


FIGURA1.12
Estructura del
complejo antena en la
membrana tilacoide
(1).

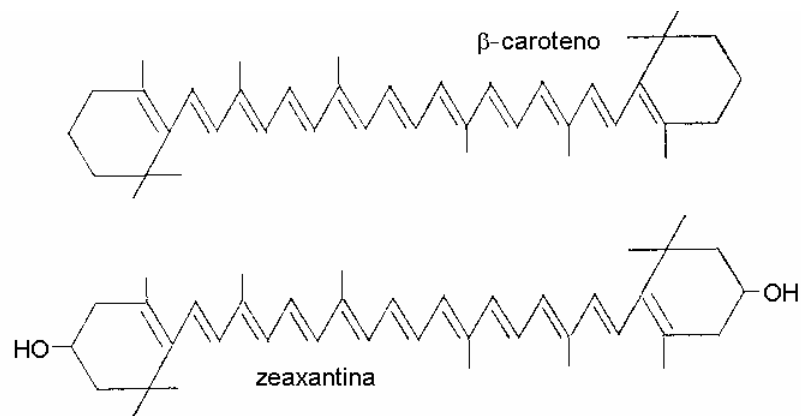


FIGURA1.13 Carotenoides (5).

- Los carotenos son pigmentos lipofílicos que poseen un gran número de dobles enlaces conjugados y presentan un color amarillo, anaranjado o rojo. El β -caroteno, cuyos extremos forman anillos de ionona, predomina en las plantas.
- Las xantófilas, son los derivados oxigenados de los carotenos.

Los carotenoides y las xantófilas absorben en la parte azul del espectro, entre 400 y 500 nm, un sector en que la absorción por la clorofila es

relativamente débil. La efectividad de la transmisión de la energía de excitación por los carotenos varía entre 20 y 50% respecto a la clorofila (5).

Fotorrespiración

Difiere de la respiración normal que ocurre en la célula verde a oscuras y en todas células no verdes aerobias, tanto en lo que respecta a la serie de reacciones como a los orgánulos participantes: cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias. La fotorrespiración compite con la fijación fotosintética de CO_2 bajando la eficiencia de esta última a 90 - 50% (3).

Limitaciones y mecanismos de protección

Los múltiples niveles de control de la fotosíntesis permiten a las plantas crecer en diferentes ambientes o en uno solo que cambia constantemente. Considerando la fotosíntesis a nivel de la hoja, puede estar limitada ya sea por una provisión inadecuada de luz o CO_2 .

Mediante el desplazamiento de los cloroplastos, las hojas pueden controlar cuánta luz es absorbida. Con poca luz los cloroplastos se reúnen en la superficie celular paralelos al plano de la hoja, para estar perpendiculares a la luz incidente. Con mucha luz se mueven para estar paralelos a la dirección incidente y evitar una absorción excesiva. Comúnmente este movimiento disminuye la luz absorbida por la hoja en un 15%. El movimiento de los cloroplastos es controlado por la luz azul y se deslizan a lo largo de los microfilamentos de actina dentro del citoplasma, donde el calcio regula su desplazamiento (1).

Las hojas absorben la mayor parte de la luz cuando están perpendiculares al rayo incidente. Algunas plantas controlan la absorción por la localización solar (heliotropismo), ajustando continuamente la orientación de las hojas para que estén perpendiculares. En muchos casos la orientación es controlada por un órgano especializado (pulvino) que se encuentra en la unión de la hoja y el pecíolo. Contiene las células motoras que cambian su potencial osmótico, generando las fuerzas mecánicas que determinan la orientación de la hoja.

En otras plantas la orientación de la hoja es controlada por pequeños cambios mecánicos a lo largo del pecíolo y por movimientos de las partes más jóvenes del tallo. La localización solar es una de las respuestas a la luz azul. Manteniendo las hojas perpendiculares al sol desde el amanecer hasta el ocaso, estas plantas logran el máximo rendimiento fotosintético durante todo el día. En las regiones áridas algunas plantas provistas de heliotropismo evitan una exposición total a la luz, minimizando la absorción de calor y la pérdida de agua (1).

El viento al agitar la vegetación, modifica la forma y afecta a la cantidad de luz absorbida o recibida. Los álamos temblones presentan las hojas unidas a la rama por un pecíolo largo y flexible en forma perpendicular al plano de la hoja, y así tiemblan con el viento. Las rápidas oscilaciones de las hojas causan variaciones de alta frecuencia (3 a 5 hertz) en la radiación PAR que se recibe por debajo de ellas.

En general cuanto mayor es la velocidad del viento, mayor es la radiación PAR que las hojas temblorosas dejan pasar y puede ser utilizada por más hojas (6).

Se corre el riesgo de sobrecalentamiento de las hojas cuando la temperatura del aire es alta y la transpiración foliar está disminuida por déficit hídrico. Si el espesor efectivo del agua en la hoja fuera de 300 μm podría alcanzar la temperatura de ebullición en pocos minutos, sin embargo el calor puede ser disipado por la emisión de radiación de onda larga, el enfriamiento debido a la evaporación del agua y la conducción y convección hacia el aire. Además en algunas plantas la emisión de isopreno estabiliza las membranas fotosintéticas(1).

Puede producirse un daño fotoquímico si la fotosíntesis se encuentra limitada por algún factor interno o externo y no se desvía la radiación incidente antes de que llegue a los fotosistemas responsables de canalizar los fotones hacia las rutas bioquímicas implicadas en la fijación del carbono.

En ambientes áridos las plantas se encuentran a altas radiaciones. Allí los factores limitantes de la fotosíntesis son la sequía y las temperaturas extremas. Sometidos a estas condiciones algunas plantas limitan la eficiencia fotoquímica mediante la acumulación de pigmentos fotoprotectores del ciclo de las xantófilas que pueden desviar 60% o más de la energía de excitación a calor, o sea evitan el daño fotoquímico a cambio de un menor rendimiento fotosintético. La tolerancia a las radiaciones altas se alcanza no solo mediante adaptaciones fisiológicas de las hojas, sino también a través de la forma de la copa que cela parte de la luz incidente (6).

Las plantas con hojas permanentes no presentan en el decurso de las estaciones cambios significativos de la superficie foliar ni del ángulo o la orientación de las hojas. Exponen meos de un 30% del área fotosintética total durante el mediodía debido a la verticalidad de esa superficie y a un importante auto somreado entre las unidades del follaje. De esta forma evitan la radiación intensa durante las horas menos productivas del día.

Por el contrario, las plantas con hojas caducas exponen un 50% de la superficie de las hojas a mediodía pero solo durante la primavera. Se trata de especies que manifiestan fluctuaciones anuales en el área foliar y en el ángulo y orientación de de las hojas. Durante el verano pueden perder más de la mitad del follaje y las hojas ofrecen una verticalidad mayor que en primavera para evitar la iluminación intensa durante la estación menos productiva (6).

La plasticidad fenotípica explica por qué una misma especie presenta distinto aspecto cuando crece al sol que cuando crece a la sombra. Su genotipo produce fenotipos diferentes a instancias del medio y algunos árboles y arbustos muestran un aspecto bastante distinto. Las plantas de sombra presentan hojas y tallos más horizontales y espaciados entre sí para evitar el autosombrado y aumentar la eficiencia con que las hojas absorben la luz. A pleno sol, sobre todo en las zonas áridas, la radiación compromete la supervivencia de las plantas que no están fotoprotegidas.

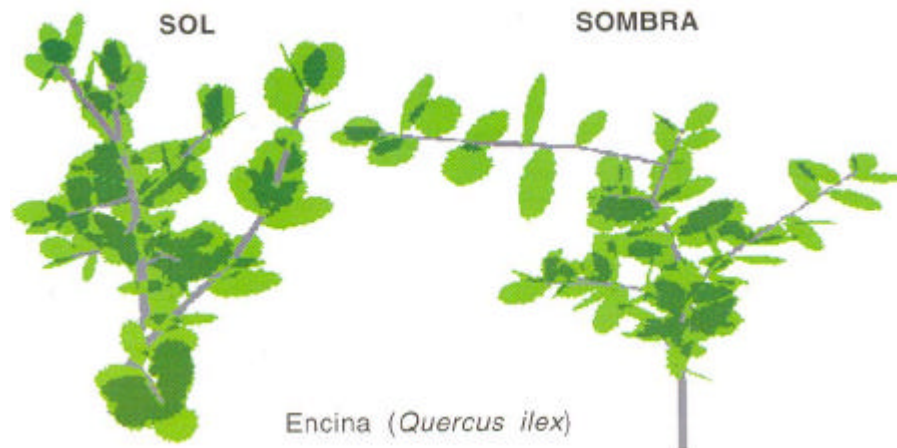


FIGURA1.14 El genotipo produce fenotipos diferentes a instancias del medio (6).

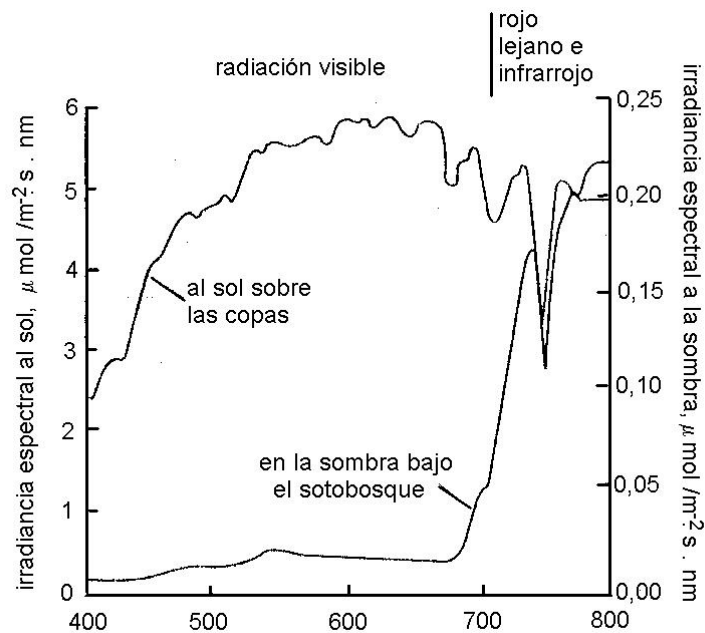


FIGURA1.16 La luz del sotobosque es menos intensa y de distinto espectro que la de los claros (1).

Las ventajas y los inconvenientes de una respuesta plástica a la luz dependen de la importancia de la disponibilidad hídrica, los nutrientes, la competencia, la herbivoría, entre otros factores. Las características anatómicas contrastantes también suelen hallarse en las hojas de una misma planta si están expuestas a diferentes regímenes de iluminación (6).

Las modificaciones morfológicas y bioquímicas están asociadas con las especializaciones fisiológicas frente a la calidad y la intensidad de la luz. En algunos ambientes sombríos la PAR recibida es menor al 1% de la disponible en los lugares soleados y las hojas adaptadas son con frecuencia incapaces de sobrevivir en otro tipo de ambiente.

Las hojas de sombra tienen más pigmentos totales en cada centro de reacción y la relación clorobila *b*/clorofila *a* es mayor que en las hojas asoleadas. Estas últimas tienen mayores concentraciones de proteínas, enzima rubisCO y xantófilas. Las plantas de sombra muestran adaptaciones, tal como una relación fotosistema II/fotosistema I igual a 3 en los centros de reacción, mientras que es igual a 2 en las plantas asoleadas. Otras plantas de sombra en vez de alterar la relación entre los fotosistemas (FS), agregan más clorofila al FS II.

Estas adaptaciones parecen aumentar la absorción de luz y la transferencia de energía en los ambientes umbrosos donde la luz roja lejana es más abundante. La luz roja lejana es absorbida primeramente por el FS I y la alteración de la relación FS II/FS I o bien un cambio en las antenas captadoras de luz asociadas a la fotosíntesis, hace posible el mejor balance del flujo energético entre los dos fotosistemas. Las plantas de sol y de sombra también difieren en su velocidad respiratoria, y esto altera la relación entre respiración y fotosíntesis.

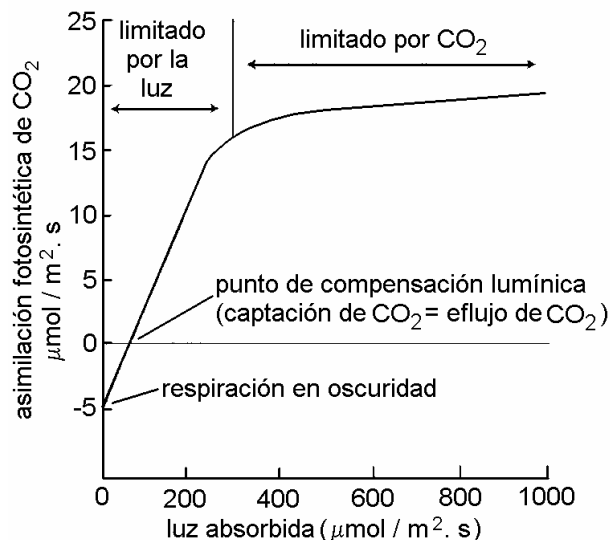


FIGURA1.16 Respuesta de la fotosíntesis a la irradiación en una planta C₃ (1).

En la obscuridad, el CO₂ es eliminado por la planta debido a la respiración. Cuando aumenta la iluminación, la captación de CO₂ por la fotosíntesis crece hasta igualar a la cantidad liberada por la respiración mitocondrial en el punto de compensación lumínica. El flujo de fotones para que las hojas alcancen este punto varía con las especies y las condiciones ambientales. En las plantas asoleadas está entre 10 y 20 mmoles/m² * s mientras que en las de sombra se halla entre 1 y 5 mmoles/m² * s. Los valores para las plantas de sombra son menores porque la velocidad de respiración es muy baja (1).

El flujo de fotones por sobre el punto de compensación lumínica permite un incremento proporcional de la velocidad de la fotosíntesis en un rango solo limitado por la luz. La pendiente de la curva da el rendimiento cuántico máximo (fig.). Aumentando el flujo de fotones hasta 500 – 1.000 mmoles/m² * s, la respuesta fotosintética alcanza la saturación. El flujo de fotones de la luz solar está alrededor de 2.000 mmoles/m² * s. Los niveles de saturación lumínica son

obviamente menores en las plantas de sombra. Por otra parte solo una pequeña fracción de las hojas de un árbol están expuestas totalmente al sol a cualquier hora del día y por lo tanto solo raramente la fotosíntesis está saturada a nivel de toda la planta (1).

Fitocromos

Fotorreceptores, luz roja y roja lejana, fitocromos, respuestas a la densidad de flujo, influencia sobre los genes.

La luz no es solo energía para la fotosíntesis sino que rige la vida de la planta desde antes que el brote rasgue la cubierta seminal pues constituye la fuente de información sobre el entorno.

Los fitoreceptores que captan y transmiten señales de diferentes regiones del espectro, participan en el control de la fotomorfogénesis:

1. el receptor de luz UV-B,
2. los criptocromos que absorben la luz azul y UV cercana,
3. los fitocromos que perciben la luz roja (650 a 680 nm) y roja lejana (710 a 740 nm).

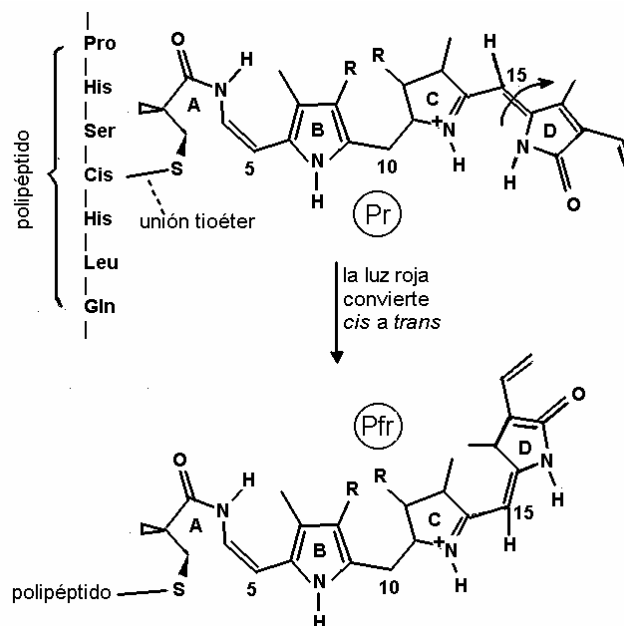


FIGURA 2.1 Estructura del cromóforo de las formas Pr y Pfr del fitocromo, y de la región peptídica donde se inserta (2).

Los fitocromos son proteínas solubles que cumplen dos funciones, una sensora y otra reguladora. La primera implica la percepción de la señal luminosa incidente. Compete a la función reguladora transferir la información recibida a los componentes de la cadena de transducción de la señal, encargada de transmitir la información captada a otros componentes celulares. (2). Los fitocromos operan a la manera de interruptores moleculares que informan a la planta de la presencia y los cambios en las proporciones relativas de luz roja y roja lejana para que acometa las respuestas fisiológicas oportunas. (1)

El dímero del fitocromo existe en dos formas fotoconvertibles:

- Pr, que absorbe la luz roja y
- Pfr, que capta la luz roja lejana.

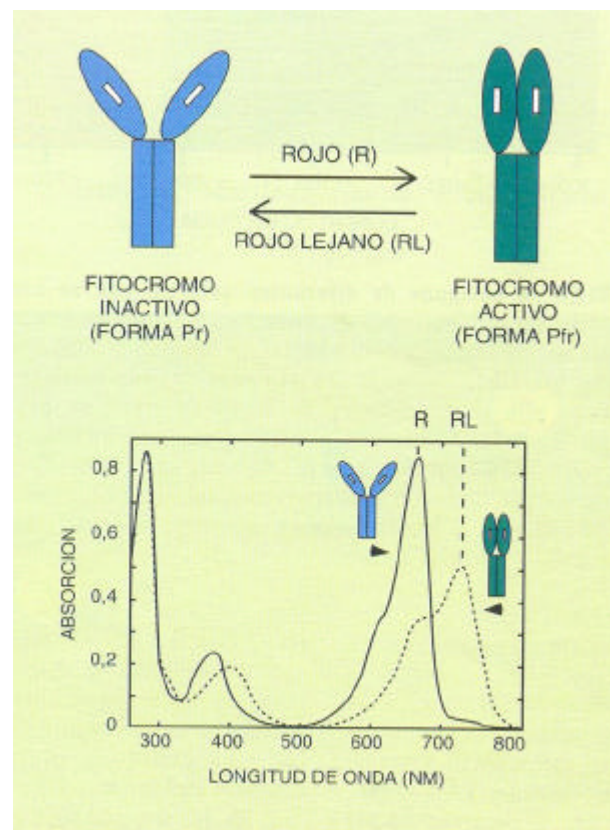


FIGURA 2.2 Dímero del fitocromo y espectros de absorción de las formas activa (Pfr) e inactiva (Pr) (2).

Se sintetizan en la forma inactiva Pr (azul) y la absorción de la luz roja produce un cambio reversible en su conformación que la convierte en la forma activa Pfr (verde azulado). Esta última puede inactivarse y volver a la conformación Pr al captar luz roja lejana. Los espectros de absorción de ambas se solapan en buena parte y ambas coexisten siempre en un fotoequilibrio establecido por la proporción relativa de luz roja y roja lejana. Además, absorben en la región azul del espectro (1). Cada subunidad consta de una porción globular que termina en un grupo amino, a la que se une el cromóforo, y de otra porción que termina en un carboxilo implicada en la dimerización y en la función reguladora propia del fitocromo (2).

La variedad y complejidad de las respuestas fisiológicas mediadas por luz roja y roja lejana se debe a la existencia de un fitocromo A fotolábil y a uno B fotoestable. El fitocromo A se acumula en las plántulas preemergentes desarrolladas en la obscuridad (etioldadas) para decaer de inmediato tras la exposición a la luz roja o blanca, debido a la fotolabilidad en la forma activa de la proteína, así como a una represión coordinada de la expresión del que la codifica. En las plántulas crecidas a la luz y en plantas adultas, los niveles de fitocromo A son muy bajos, y de los restantes fitocromos predomina el B (2).

El fitocromo A fotolábil interviene en las transiciones de oscuridad a iluminación como las que ocurren durante la germinación de la semilla bajo tierra, mientras que los fitocromos fotoestables participan en los procesos regulados por las luces roja y roja lejana en las plantas crecidas bajo iluminación (1).

Cuadro 1. Funciones de los diferentes miembros de la familia de los fitocromos (7).

Condiciones ecológicas	Señal luminosa	Miembro de la familia	Respuesta
Disturbio del suelo	oscuridad→luz→oscuridad	fit A (fit E)	germinación de la semilla
Emergencia del suelo	Oscuridad → luz	fit A, fit B	Des.etiolación de la plántula
Vecindad	alta R/RL → baja R/RL	fit B (modulado por fit A), fit D, fit E (fit C)	crecimiento de las hojas, germinación de las semillas, floración
Hora del día	oscuridad→luz→oscuridad	fit A, fit B, fit D, fit E	Ritmos circadianos (expresión de los genes, posición de las hojas, etc.)
Estación	fotoperiodicidad	fit A	floración

Respuestas a la densidad de flujo

Según la cantidad y duración de la irradiación requerida para inducir los diferentes procesos del ciclo biológico de la planta en condiciones controladas, se tienen tres tipos de respuestas:

- a una densidad de flujo baja (RBF),
- a una densidad de flujo muy baja (RMBF),
- a una irradiación alta (RAI).

Las RBF son inducidas por pulsos breves de luz roja y se anulan si se suministra un pulso de luz roja lejana a continuación. Son las observadas en los procesos controlados por fitocromos como la germinación. Para desencadenar una RMBF bastan cantidades exiguas de cualquier longitud de onda entre 300 y 780 nm. Ocurre así en la expresión de los genes que cifran proteínas del aparato fotosintético.

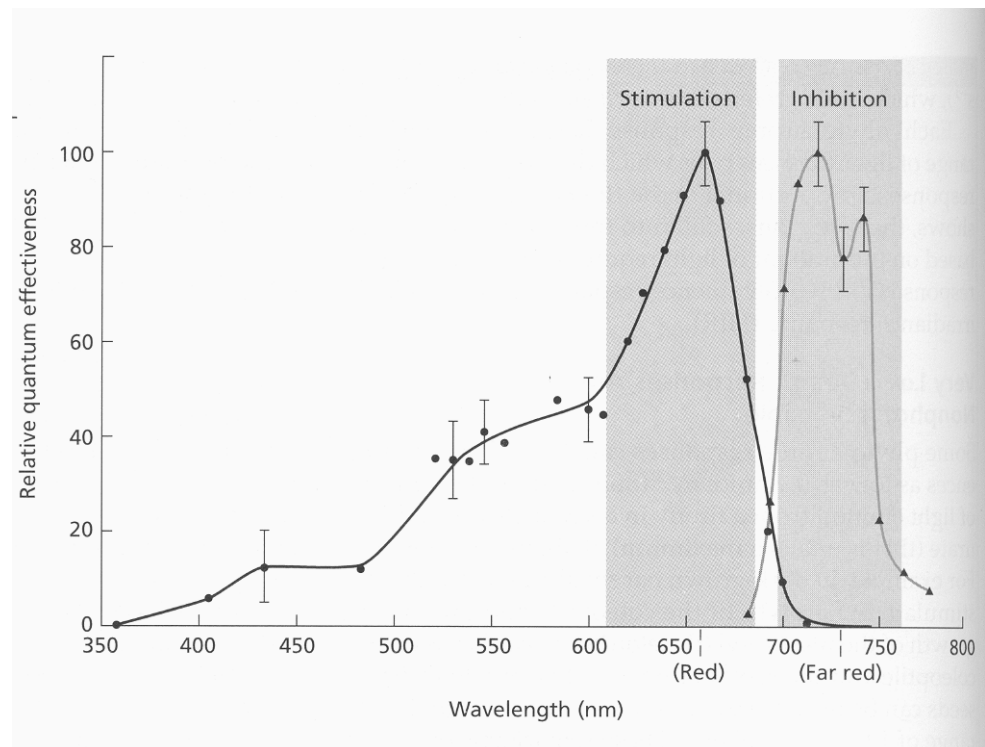


FIGURA 2.3 Espectro de acción de la luz roja lejana en la inhibición y estimulación fotorreversible de la germinación de semillas (1).

Las RAI se presentan ante una irradiación e intensidad moderada o elevada y continua de luz roja (R) o roja lejana (RL), por ejemplo en el proceso de desetiologización que consiste en el conjunto de cambios en el desarrollo de las plántulas germinadas en la oscuridad cuando se exponen a la luz. Las RMBF y RAI que no revierten pueden iniciarse con luz roja lejana, un pulso en el primer caso o continuada en el segundo (1).

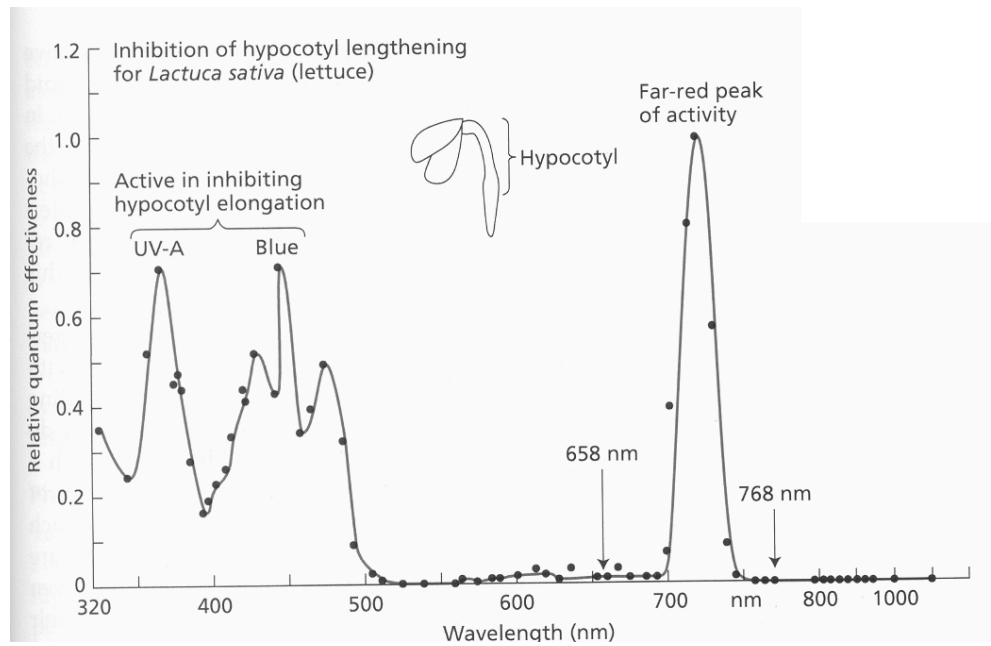


FIGURA 2.4 Espectro de acción RAI en la inhibición del alargamiento del hipocótilo en plántulas desarrolladas en la oscuridad (1).

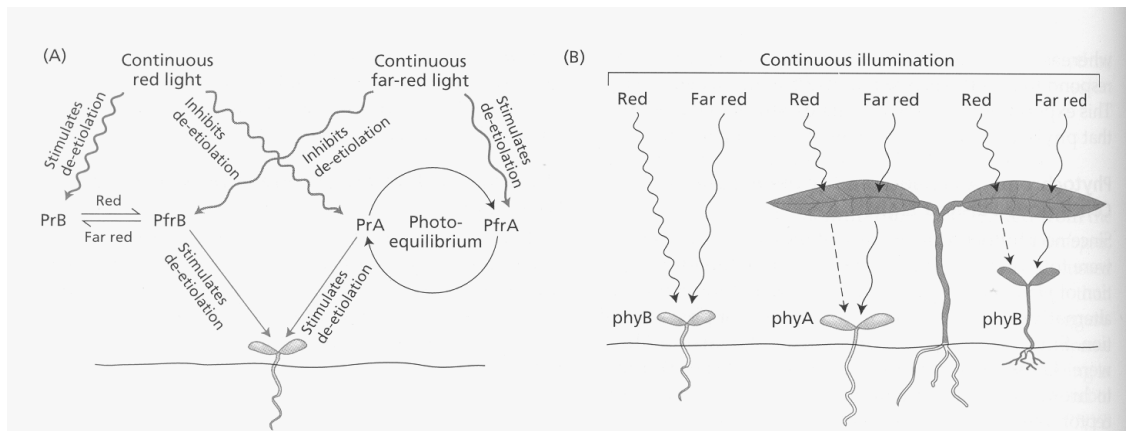


FIGURA 2.5 Roles antagónicos de los fitocromos A y B (1).

Relación luz roja a roja lejana

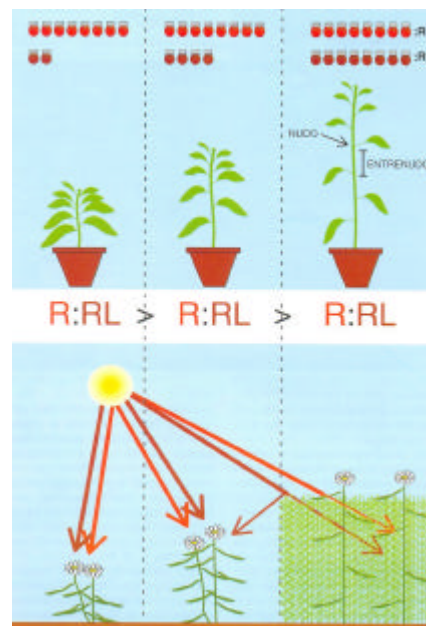
La razón entre la luz roja y la roja lejana (R/RL) constituye un índice de la densidad y proximidad de la vegetación. Esta razón establece un fotoequilibrio entre las formas Pr y Pfr de los fitocromos. En la radiación solar directa R/RL es constante y con valores entre 1,05 y 1,25. Las condiciones climáticas apenas alteran la relación, aunque en un día muy nublado la intensidad total se puede reducir hasta diez veces.

Los pigmentos fotosintéticos de las plantas absorben luz de casi todo el espectro visible mientras que son casi transparentes al rojo lejano. Por eso en la zona de sombra vegetal la relación R/RL disminuye hasta valores entre 0,05 y 0,15 (1).

La relación R/RL de la luz que se filtra en el suelo, informa a la semilla enterrada o a la plántula emergente de las condiciones en la superficie. Asimismo un incremento de la relación R/RL puede informar a las plantas acuáticas de la profundidad a que se hallan, ya que el agua absorbe la luz roja lejana (2).

Respuesta a la sombra

En los monocultivos de alta densidad, el síndrome de huida a la sombra frena la producción de hojas, frutos y semillas. La cercanía de las plantas provoca una disminución de la relación R/RL percibida a través de los fitocromos fotoestables que modulan la longitud de los entrenudos en plantas adultas y estos son más largos cuanto menor es esa relación (2).



En las plántulas, la percepción de luz roja lejana por el fitocromo A fotolábil ejerce un efecto antagonista al de los fitocromos fotoestables, que provoca la reducción del alargamiento del vástago. Pero el fitocromo A no abunda en la planta adulta, razón por la cual este fotorreceptor deja de controlar el alargamiento del tallo en esta etapa. (1)

FIGURA 2.6 Modulación de los entrenudos por acción de los fitocromos en condiciones naturales y de laboratorio (2).

Influencia sobre los genes

Tras la percepción de la luz, los fitocromos transforman la información ambiental en una señal celular. Ésta se transmite a la cadena de mensajeros moleculares desde el fitocromo hasta los genes implicados en los cambios fisiológicos y de desarrollo de adaptación a la luz (2).

La llegada de la señal luminosa al núcleo celular afecta la expresión de ciertos genes, y en el caso de desetiologización de las plántulas se activa un grupo de genes que estaban silentes en la oscuridad. La expresión de un gen es dictada principalmente por las secuencias de su promotor, a éste se une la maquinaria responsable de la transcripción del ADN en ARN-mensajero (1)

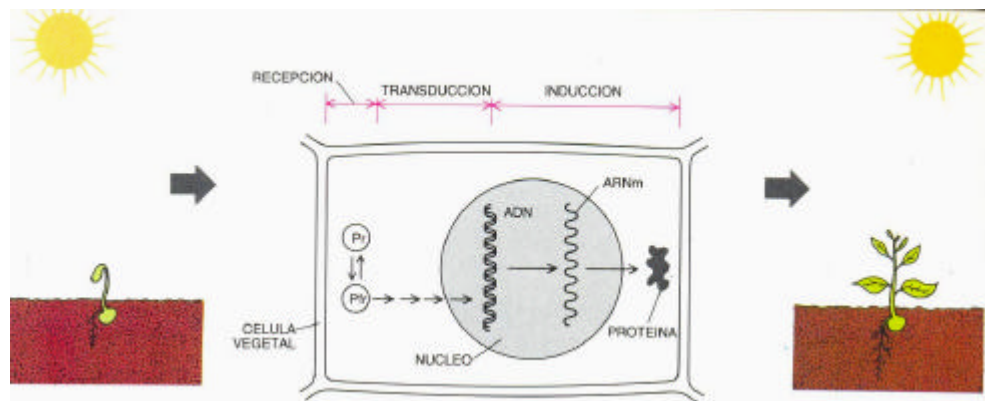


FIGURA 2.7 La fotomorfogénesis es el proceso por el que la luz influye sobre los genes (8).

Las plantas transgénicas de tabaco que sobreproducen niveles moderados de fitocromo A desarrollan un enanismo condicionado por la proximidad de otras plantas aumentando la producción de biomasa cosechable en un 15 a 20% (2).

Fotoperiodicidad

La capacidad de un organismo para detectar la longitud de la luz diurna hace posible una respuesta estacional de la planta. Las categorías principales de fotoperiodicidad son:

- plantas que florecen solo en los días cortos o la floración es acelerada por los mismos,
- plantas que presentan floración o aceleración de la misma en los días largos,
- plantas que florecen en días de longitud determinada, por ejemplo 12 a 14 hs para cierta variedad de caña de azúcar.

Sin embargo la longitud del día es una señal ambigua si no se considera la temperatura (1).

La regulación del desarrollo vegetal por la luz implica cambios en la expresión génica de las células u órganos fotosensibles. En la tuberización de la papa y en la floración del tabaco, la percepción del fotoperíodo ocurre en las hojas mientras que la respuesta tiene lugar en los estolones (tuberización) o en los meristemas apicales (floración). La comunicación entre las hojas y los órganos de respuesta se debe principalmente a hormonas.

En la tuberización, las condiciones inductoras alteran los niveles de giberelinas en las hojas y los estolones. En la floración, el fotoperíodo desencadenante provoca cambios en la expresión de genes relacionados con la biosíntesis de hormonas,

aumentando los niveles de giberelinas activas en las hojas y en el meristema apical que estimulan la producción del tallo floral (2).

El fitocromo es el principal receptor en la fotoperiodicidad, pero en algunas plantas de días largos también la luz azul puede promover la floración (1).

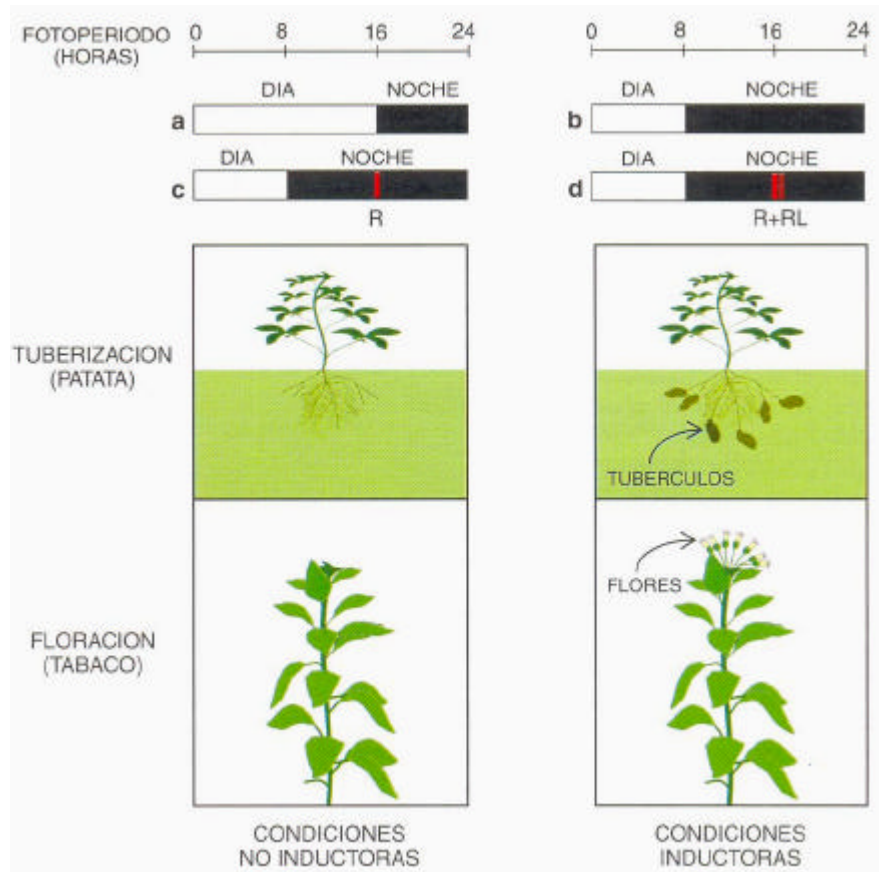


FIGURA 2.5 Floración y tuberización debida a los cambios en el fotoperíodo (2).

En ciertas variedades de papa la tuberización depende del fotoperíodo, en días largos las plantas no tuberizan y en días cortos desarrollan tubérculos. En algunas variedades de tabaco la floración sigue un comportamiento similar. Si en fotoperíodos inductores de días cortos, se interrumpe la noche con un pulso de luz blanca o roja las plantas no tuberizan ni florecen, pero se puede anular el efecto inhibitor mediante otro pulso de luz roja lejana (2).

Luz azul

Hay dos grupos de respuestas a las señales luminosas: las debidas a los fitocromos (vistas en el capítulo anterior) y las respuestas a la luz azul. El espectro de acción de la luz azul tiene una estructura fina que se divide en “tres dedos” en la región de 400 a 500 nm. Esto no se observa en los espectros de los fotorreceptores de la fotosíntesis ni en los fitocromos (1).

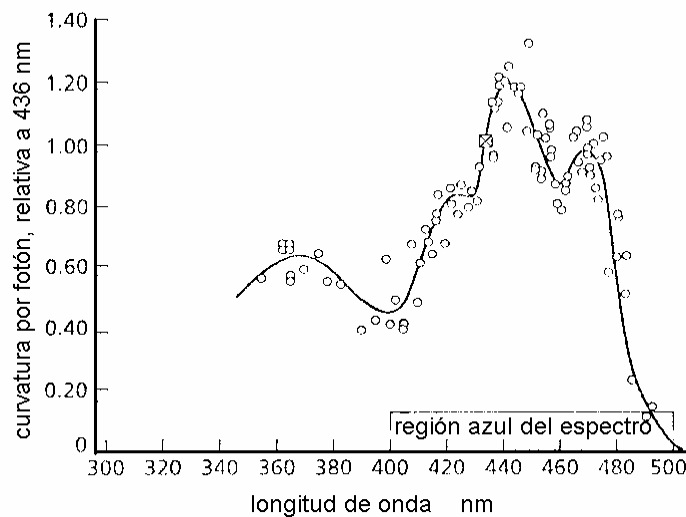


FIGURA 3.1

Espectro de acción para el fototropismo estimulado por la luz azul en coleóptilos de avena (1).

Las plantas responden a la luz azul de varias maneras: fototropismo, inhibición del alargamiento del hipocótilo, estimulación de la síntesis de clorofilas y carotenoides, activación de la expresión de algunos genes, movimiento de los estomas.

Crecimiento asimétrico e inclinación

El fototropismo es un ejemplo de cómo las plantas alteran su diagrama de crecimiento es respuesta a la dirección de la radiación incidente.

La inclinación hacia la luz es una respuesta de fotomorfogénesis particularmente apreciable en las plántulas desarrolladas en la oscuridad, ya sean mono o dicotiledóneas. También se observa cuando la plántula es expuesta a dos fuentes lumínicas de distinta intensidad.

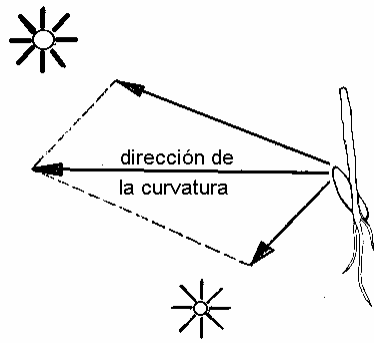


FIGURA 3.2 Dirección de la curvatura fototrópica que tomará el coleóptilo al ser iluminado por dos fuentes desiguales (5).

La inclinación fototrópica ocurre solamente en los órganos en crecimiento. Los coleóptilos y vástagos que ya han detenido su desarrollo no se inclinan cuando son expuestos a una luz unilateral. La percepción de la iluminación desigual por el coleóptilo etiolado causa la acumulación de concentraciones distintas de auxina en los lados iluminado y en sombra, provocando un crecimiento desigual y la inclinación del mismo (5).

Inhibición del alargamiento del tallo

Una baja densidad del flujo de luz azul aplicado sobre un fondo de luz amarilla intensa puede inhibir la velocidad de alargamiento del hipocótilo hasta en un 50%. Otra diferencia entre las respuestas a la luz azul del hipocótilo respecto a las observadas frente a los fitocromos, es la velocidad. Mientras que los cambios debido a fitocromos ocurren en 15 a 90 minutos, según la especie, las respuestas a la luz azul pueden ser medidas dentro de los 15 segundos (1).

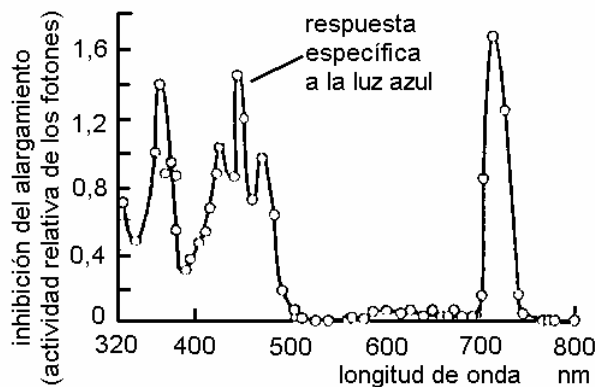


FIGURA 3.3 Espectro de la inhibición del alargamiento del hipocótilo en plantulas desarrolladas en la oscuridad (5).

Estimulación de la apertura de los estomas

La respuesta de los estomas a la luz azul es rápida y reversible, estando localizada solo en las células oclusivas. Los estomas tienen el principal rol regulador en el intercambio gaseoso de las hojas. Se abren cuando el flujo de fotones incidentes aumenta y se cierra cuando decrece. Debido a que los estomas son muy sensibles a

las concentraciones ambientales de CO_2 es difícil separar las respuestas al mismo de las debidas a la luz en la hoja intacta, pero no trabajando con la epidermis desprendida.

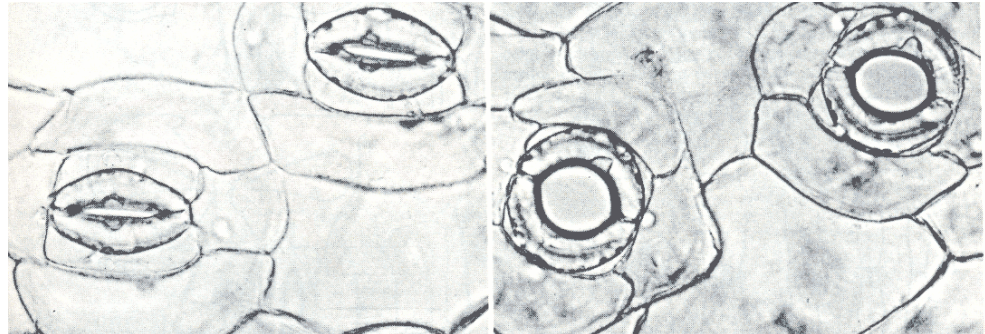


FIGURA 3.4 Estomas cerrados (izquierda) y abiertos (derecha) (5).

La respuesta a la luz es la expresión de dos sistemas fotorreceptores distintos en las células oclusivas, uno dependiente de la fotosíntesis y otro impulsado específicamente por la luz azul. Los protoplastos de células oclusivas se inflan en respuesta a la luz azul indicando que es percibida dentro de los mismos. Esto también demuestra que las células oclusivas funcionan como válvulas de turgencia. La captación de iones y la acumulación de solutos orgánicos en estas células causan un descenso del potencial osmótico (aumento de la presión osmótica) y un aumento de la turgencia, que se traduce mecánicamente en un aumento de la apertura de los estomas (1).

Activación de la bomba de protones

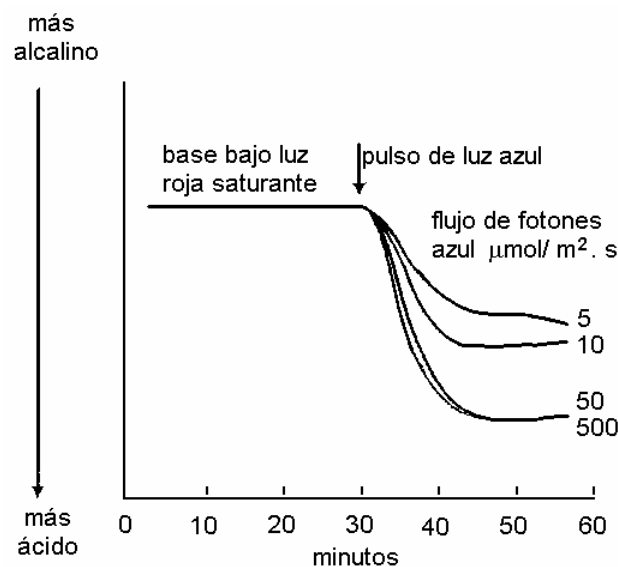


FIGURA 3.5 Acidificación estimulada por la luz azul en el medio de suspensión de protoplastos de células oclusivas (1).

Cuando los protoplastos de células oclusivas de los estomas se mantienen bajo una densidad de flujo saturante de luz roja y luego son irradiadas con un bajo flujo de

fotones de luz azul, el pH del medio de suspensión se acidifica debido a la extrusión de los H^+ por activación de la bomba de protones en la membrana citoplasmática (fig. 3.3).

En contraste a la típica respuesta fotosintética que se activa y cesa muy rápido, las respuestas a los pulsos de luz azul continúan a la máxima velocidad durante varios minutos. Esto se debe a que la forma inactiva del fotorreceptor es convertida en activa por la luz azul y se revierte lentamente en ausencia de ésta. Los pulsos de la misma duración pero con un flujo de fotones creciente producen respuestas más largas hasta que se alcanza la saturación.

La respuesta a la luz azul en los estomas depende de la dosis total de luz y no del flujo de fotones o del tiempo de exposición usado. La estrecha interrelación entre el número de fotones de la luz azul incidente, el bombeo de protones en la membrana citoplasmática de las células oclusivas y la apertura de los estomas, indica que la respuesta a la luz azul funciona como el componente de la fotorrespuesta del estoma que siente cuánta luz alcanza la superficie de la hoja. El efecto de la luz roja de fondo sobre la apertura de los estomas estimulada por la luz azul, muestra una interacción entre la respuesta específica a la luz azul y la fotosíntesis en las células oclusivas, debido a la acumulación de carotenoides (1).

Regulación de las relaciones osmóticas

Los iones potasio, malato y cloruro aumentan en las células oclusivas cuando los estomas se abren y disminuyen cuando se cierran. La concentración de potasio puede aumentar unas ocho veces en el estado abierto, dependiendo de la especie de la planta y las condiciones ambientales, así como la proporción de malato o cloruro. Como el potasio, el cloruro es introducido a las células oclusivas durante la apertura del estoma y sacado durante el cierre. El malato es sintetizado en el citosol de las células oclusivas y su concentración disminuye durante el cierre de los estomas.

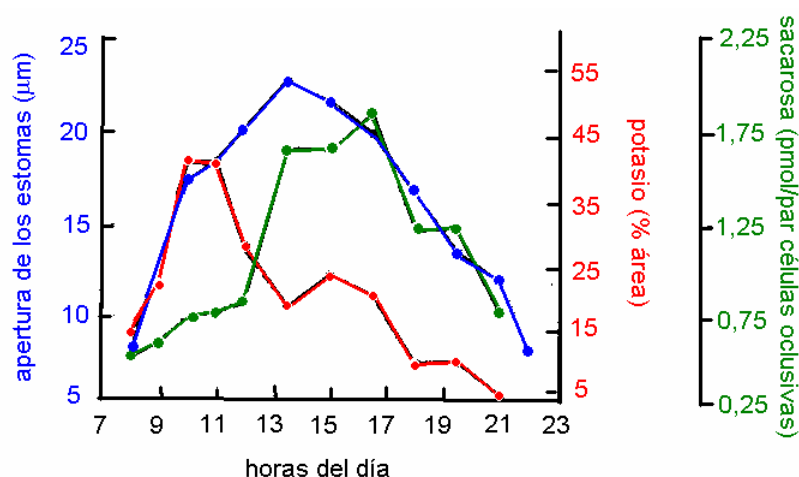


FIGURA 3.6 Cambios a lo largo del día en la apertura estomática y el contenido de potasio y sacarosa de las células oclusivas en hojas intactas (1).

El flujo de potasio y cloruro depende de los mecanismos de transporte secundarios impulsados por la bomba de protones. La extrusión de protones hace más negativa la diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana citoplasmática de las células oclusivas, alcanzándose una hiperpolarización dependiente de la luz y un gradiente de pH de casi 0,5 a 1 unidad, que proveen una fuerza impulsora para la captación de potasio. El cloruro es captado via el simporte cloruro – protón.

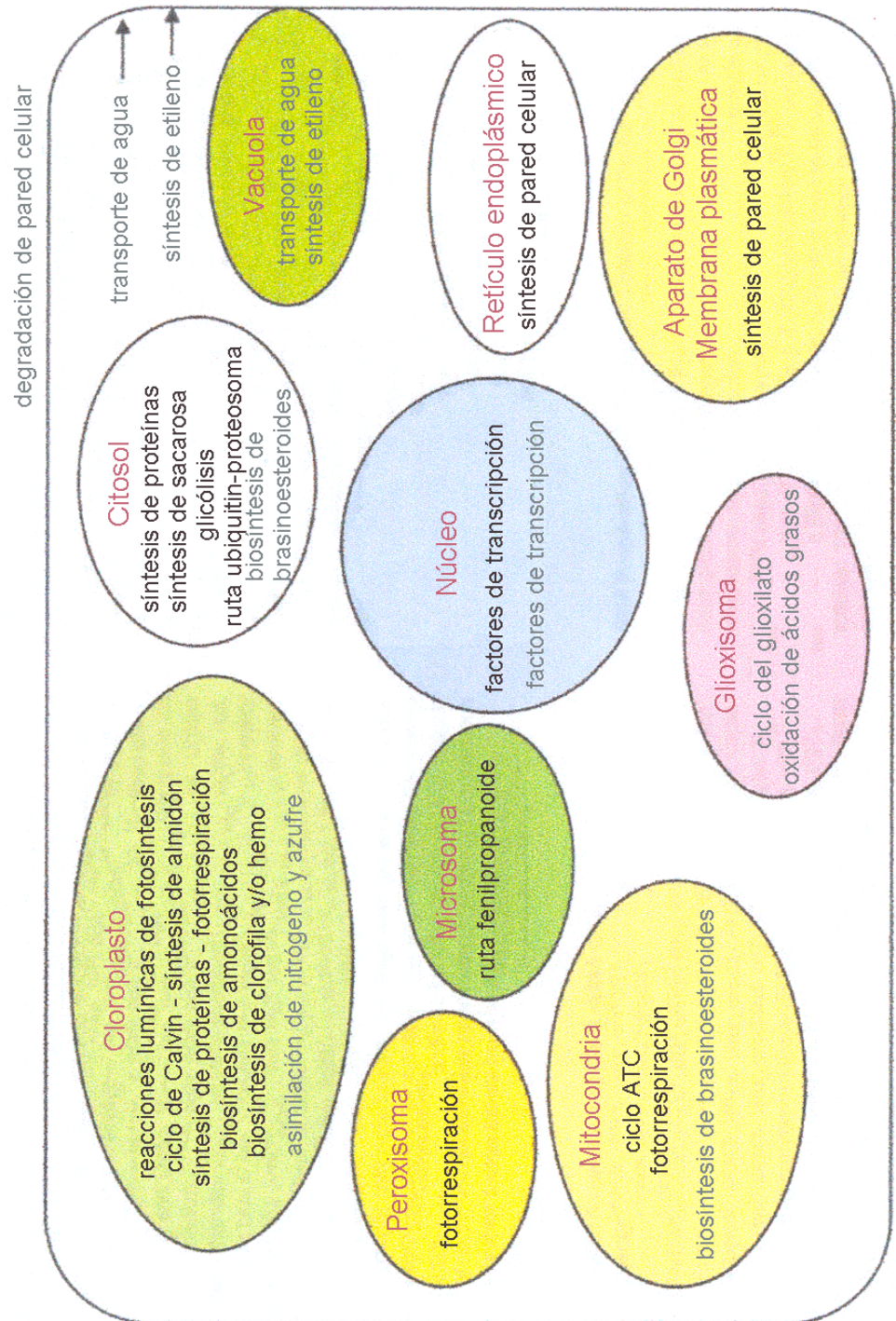
El contenido de potasio en las células oclusivas aumenta junto con la abertura de los estomas al amanecer pero decrece durante la tarde bajo condiciones en las cuales las aperturas continúan aumentando. El contenido de sacarosa en las células oclusivas aumenta ligeramente en la mañana, pero luego por el eflujo de potasio pasa a ser dominante, mas al cerrarse los estomas al final del día ha disminuído (1)

Fotorreceptores

Los receptores de la luz azul y UV-A son flavoproteínas: criptocromos y fototropinas. Los criptocromos están constituidos de un cromóforo FAD (flavin adenin dinucleótido) y una apoproteína, y están implicados en la fotomorfogénesis y la fotoperiodicidad, observándose una fotoestabilidad distinta en los criptocromos CRY1 y CRY2. El espectro de absorción del CRY1 está caracterizado por máximos cerca de 370 y 450 nm y una empinada caída por sobre los 500 nm (9)

Las fototropinas son los fotorreceptor implicados en el fototropismo en respuesta a la luz azul y la inhibición del crecimiento del hipocótilo en la des-etiolación. Son flavoproteínas con FMN (flavin mononucleótido) como cromóforo y están implicadas en el movimiento de los cloroplastos hacia la luz azul (ver pág. 8). La apertura de los estomas es otra respuesta debida a las fototropinas (10) que fue anteriormente atribuída al carotenoide xantofílico zeaxantina (11).

FIGURA. Diagrama de las rutas metabólicas y regulatorias de la célula vegetal controladas por la luz (en negro, las favorecidas y en gris, las inhibidas (12).



Referencias

1. Taiz L, Zeiger E. 1998. Plant Physiology. 2° ed. Sinauer Assoc. Publ. Sunderland, Massachusetts.
2. Martínez García JF, Monte E, Ruiz Cantón FJ. 2002. Fitocromos y desarrollo vegetal. *Investigación y Ciencia* **305**: 20 – 29.
3. Somerville CR, Somerville SC. 1984. La fotosíntesis de las plantas. *Mundo Científico* **37**: 612 – 623.
4. Mathis P, Rutherford AW. 1994. La producción de oxígeno en las plantas. *Mundo Científico* **144**: 240 – 247.
5. Sitte P *et al.* 1994. Strasburger - Tratado de Botánica. 8° ed. Omega, Barcelona.
6. Valladares F. 2001. Luz y evolución vegetal.. *Investigación y Ciencia* **303**: 73-79.
7. Casal JJ, Luccioni LG, Oliverio KA, Boccalandro HE. 2003. Light, phytochrome signalling and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Photochem. Photobil. Sci.* **2**: 625-636.
8. Moses PB, Chua N-H. 1988. La luz, activadora de genes vegetales. *Investigación y Ciencia* **141**: 61 – 66.
9. Aphalo PJ. 2001. Light signals and the growth and development of plants. University of Joensuu, Joensuu, Finlandia
10. Lin C. 2002. Blue light receptors and signal transduction. *The Plant Cell supplement* S207-S225.
11. Zeiger E, Zhu J. 1998. Rol de zeaxanthin in blue light photoreception and the modulation of light-CO₂ interactions in guard cells. *Journal of Experimental Botany* **49**: 433-442.
12. Ma L, Li J, Qu L, Hager J, Chen Z, Zhao H, Deng XW. 2001. Light control of *Arabidopsis* development entails coordinated regulation of genome expression and cellular pathways. *The Plant Cell* **13**: 2589-2607.