FISIOLOGÍA VEGETAL

PARTE IV

MORFOGÉNESIS, CRECIMIENTO Y DESARROLLO

REGULADORES DEL CRECIMIENTO

APLICACIONES AGRONÓMICAS DE LOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO

DESARROLLO REPRODUCTIVO

FISIOLOGÍA DE LA GERMINACIÓN

BASES FISIOECOLÓGICAS DE LA BIOPRODUCCIÓN

FISIOLOGÍA DE LA POST COSECHA

FISIOLOGÍA DEL ENRAIZAMIENTO

FISIOLOGÍA DEL INGERTO

Elaborado por: Fernando Pérez Leal

2017

MORFOGÉNESIS, CRECIMIENTO Y DESARROLLO

MORFOGÉNESIS

La **morfogénesis** (del griego *morphê* forma y *genesis* creación) es uno de los tres aspectos fundamentales de la biología del desarrollo, junto con el control del crecimiento celular y de la diferenciación celular. La morfogénesis incluye la forma de los tejidos, de los órganos y de los organismos completos y las posiciones de varios tipos de células especializadas. El estudio de la morfogénesis pretende comprender el proceso que controla la organizada distribución espacial de las células que aparece a lo largo del desarrollo embrionario de un organismo y que da lugar a las formas características de los tejidos biológicos, de los órganos y de la anatomía corporal.

Las primeras ideas en torno a cómo las constricciones físicas y matemáticas afectan al crecimiento biológico se las debemos a D'Arcy Wentworth Thompson y Alan Turing. En sus trabajos postularon la presencia de señales químicas y procesos físico-químicos como la difusión, la activación y la desactivación en el crecimiento celular y orgánico. La completa comprensión de los mecanismos implicados en los organismos actuales requirió el descubrimiento del ADN y el desarrollo de la biología molecular y de la bioquímica.

Varios tipos de moléculas son particularmente importantes durante la morfogénesis. Los morfogenes son moléculas solubles que pueden difundir y llevar señales que controlan las decisiones de diferenciación celular dependiendo de la concentración química.

Se llama morfogénesis al proceso responsable del desarrollo de la forma y estructura de los órganos vegetales, a través de la división, diferenciación y crecimiento celular.

Incluye la dinámica de la producción y muerte de los tejidos determinados por el flujo de C (carbono) y N (nitrógeno) para la formación de los mismos.

Este proceso puede ser definido a nivel de planta completa o a nivel de unidad vegetativa funcional: macollo en gramíneas o estolón enraizado en el caso de trébol blanco.

La morfogénesis posee control genético. Además, está directamente condicionada por los factores del medio ambiente como luz (intensidad y composición espectral), temperatura, disponibilidad de agua y nutrientes.

Los estudios sobre morfogénesis permiten reconocer similitudes y diferencias por ejemplo entre fitómeros de una misma planta así como entre fitómeros de diferentes géneros y especies. De esta manera se conoce que las distintas especies forrajeras poseen características morfogenéticas propias, las que determinan la estructura de la pastura que integran y su adaptación a diferentes patrones de defoliación.

Variables morfogenéticas de interés forrajero:

1. Cantidad y tamaño de hojas. En gramíneas esta variable está íntimamente relacionada con la cantidad y tamaño de los macollos (densidad). Se estudian como Morfogénesis foliar.
2. Crecimiento en largo y diámetro de tallos en leguminosas. Se estudian como Morfogénesis caulinar.
3. Crecimiento en largo y diámetro de las raíces. Se estudian como Morfogénesis radicular.

Morfogénesis foliar:

Los procesos de formación y desarrollo de las hojas son fundamentales dado el rol de las mismas en la fotosíntesis. Durante el estado vegetativo en gramíneas, se pueden agrupar las hojas que se forman a partir del meristema apical de cada macollo (y tallo principal) en tres grupos de edades:

a) aquellas completamente expandidas,

b) las que están en expansión, asomando por el cuello del fascículo foliar, y c) los primordios foliares que rodean al meristema apical.

Varios índices han sido propuestos para la evaluación de la producción de hojas, por ejemplo:

> Plastocrono: período de tiempo en días que media entre la aparición de dos primordios foliares sucesivos. También puede medirse en grados días.
> Filocrono: período de tiempo en días que media entre la aparición de dos hojas sucesivas. También puede medirse en grados días.

Variables morfogenéticas en gramíneas y leguminosas:

En un macollo de gramínea, las variables morfogenéticas se asocian a los siguientes procesos:

1. Tasa de aparición de hojas (TAH): Se refiere a la aparición de nuevas hojas, considerado como plastocrono o filocrono.
2. Tasa de elongación de hojas (TEH): Se refiere al incremento en longitud de las láminas en un intervalo de tiempo medido en días o grados días.
3. Vida media foliar (VMF): Se refiere al intervalo de tiempo que media entre la aparición de una hoja y el comienzo de su senescencia. Puede ser expresado como la cantidad de intervalos de aparición de hojas.

Para leguminosas como trébol blanco, las variables morfogenéticas se asocian a la diferenciación y crecimiento de fitómeros y de los órganos y sus partes dentro de cada fitómero del estolón, por ejemplo el crecimiento de los entrenudos, pecíolos y láminas. En este caso, varios autores consideran que los índices plastocrono y filocrono son equivalentes.

POLARIDAD

Un hecho que resulta evidente es el de que todas las especies vegetales muestran una forma característica. Dentro de las distintas formas, todas constan de un eje longitudinal que sirve de soporte a órganos laterales tales como hojas o flores. En otras palabras el eje está diferenciado en tallo y raíz. A este respecto, se puede decir que el eje muestra polaridad.

Se podría definir la polaridad como cualquier situación en la que los dos extremos o superficie de un sistema viviente son diferentes.

La polaridad del eje longitudinal de los vegetales se observa fundamentalmente como diferencias morfológicas, pero no hay que desconocer que también existen diferencias fisiológicas entre los extremos de un órgano. Aunque la polaridad axial es uno de los hechos más sobresalientes en un vegetal, no hay que olvidar que existen otras formas de polaridad, como la dorsiventralidad de las hojas o la polaridad radial de cuerpos esféricos, como el alga *Chorella* o una manzana.

Determinación de la polaridad

La polaridad del eje longitudinal de las plantas superiores está ya determinada desde la primera división desigual que sufre el zigoto. El extremo radicular de un embrión se dirige siempre hacia el micrópilo del óvulo, mientras que el futuro tallo se aleja de él. De esta manera la orientación del eje de polaridad

en los embriones parece determinada por las condiciones prevalecientes en el saco embrionario, es decir, la polaridad de la futura planta está predeterminada por la polaridad de los tejidos de la planta materna.

Sin embargo, la polaridad del zigoto no está predeterminada en plantas inferiores tales como el género de la alga parda *Fucus*, cuyos huevos no están inicialmente polarizados. El huevo esférico fertilizado muestra pronto polaridad, ya que en uno de los lados comienza a crecer el futuro extremo rizoidal, antes incluso de que tenga lugar la primera división. Puede determinarse que la polaridad del huevo fecundado de *Fucus.* En la mitad no iluminada del zigoto y que dará lugar al rizoide se induce un flujo de entrada de iones calcio, probablemente provocado por una redistribución de canales de calcio causada por la desigual iluminación, al mismo tiempo que tiene lugar una salida de calcio en el polo opuesto (el iluminado). Esta corriente transcelular genera una diferencia de potencial eléctrico que puede alterar otras propiedades de la membrana, como la distribución de las proteínas de la membrana, así como alterar también la composición iónica del citosol. En este estado la polaridad inducida es aún muy lábil. La polaridad queda fijada cuando se produce el ensamblaje rizoidal y cuando se forma una pared celular alrededor del zigoto. Finalmente, el zigoto se divide y la célula rizoidal comienza su crecimiento apical. La luz tiene un efecto similar en la determinación de la polaridad de las esporas de *Equisetum*, donde la orientación de la primera pared celular forma ángulo recto con la dirección del a luz incidente. Otros factores que pueden influir en la inducción de la polaridad en huevos y esporas incluyen gradientes de pH, CO_2 y O_2.

Persistencia de la polaridad

Una vez que la polaridad ha sido inducida en un organismo, bien sea un embrión, planta con flores, huevo fertilizado de *Fucus* o una espora de *Equisetum*, es muy difícil o casi imposible revertirla. Este hecho queda muy bien ilustrado en los experimentos de regeneración en plantas con flores. Si tomamos trozos de tallo de sauce y los suspendemos en una atmósfera húmeda, desarrollarán raíces adventicias en el extremo inferior y yemas en el superior; similarmente, si tomamos segmentos de raíces de achicoria o diente de león y las plantamos en suelo húmedo o arena, las raíces se desarrollarán fundamentalmente en el extremo inferior y las yemas en el superior. Así, aunque el trozo de tallo de sauce, y aún menos de trozos de raíz, no muestran ninguna diferenciación morfológica entre los extremos superior e inferior, es evidente que éstos órganos poseen una marcada polaridad fisiológica que afecta al modelo de regeneración de yemas y raíces. Esta polaridad es inherente a los tejidos mismos y no depende de la gravedad, iluminación u otras condiciones externas, como se demuestra invirtiendo la colocación de los segmentos de tallo de sauce, que seguirán

formando raíces en el extremo originalmente inferior, aunque ahora se encuentre en la posición superior, y yemas en el extremo originalmente superior. Lo mismo ocurre con los segmentos de raíces de achicoria. La polaridad fisiológica parece estar construida en los mismos tejidos. Se podría pensar que se debe a gradientes de metabolitos u otras sustancias a lo largo del tallo o raíz, pero no debe ser así, ya que la polaridad persiste desde una estación a la siguiente, a través incluso de un período de dormición en el que la actividad metabólica es muy escasa, de tal forma que es poco probable que persistan los gradientes de metabolitos. Es posible que el enraizamiento de los segmentos implique un gradiente de hormona de crecimiento dentro del tallo, pero este gradiente sería uno de los resultados de la polaridad de los tejidos y no su causa.

Polaridad celular

Si tal tallo (hablado anteriormente) se divide en dos, cada mitad se comporta de forma similar y el proceso puede incluso repetirse con piezas muy pequeñas de tallo. Si fuera posible llevar este proceso al límite, deberíamos concluir que cada célula individual exhibe polaridad y, de hecho, hay evidencia de que éste es el caso. El alga verde filamentosa *Cladophora* muestra la misma polaridad que el cuerpo vegetal, es decir, en el extremo basal forma un rizoide. Si las células de un filamento de *Cladophora* se plasmolizan de tal forma que los protoplastos se separan de las paredes celulares (estos rompe las conexiones protoplasmáticas entre las células) y son entonces desplasmolizadas, cada célula subsecuentemente regenera un nuevo filamento desarrollando un rizoide en el extremo basal de la célula. Este experimento suministra clara evidencia de la polaridad de células individuales de *Cladophora*. Evidencia comparable con células de plantas superiores es más difícil de obtener, aunque hay evidencia indirecta que apoya esta hipótesis, tal como la aparición de divisiones celulares desiguales.

Bases estructurales y moleculares de la polaridad

En los apartados anteriores se ha presentado una serie de datos que parecen sugerir lo siguiente:

1. La polaridad de los tejidos de tallo y raíz es muy estable y no es fácilmente reversible.
2. La polaridad persiste incluso después de períodos de dormición, cuando la actividad metabólica es muy baja.
3. La polaridad de un tejido refleja aparentemente la polaridad de células individuales.

Con ésta base, se ha sugerido que deben existir algunas bases estructurales permanentes para la polaridad celular. La observación de que una pieza de tallo

puede dividirse en otras más pequeñas y cada una muestra la misma polaridad de regeneración recuerda a un imán que puede ser similarmente dividido y cada pieza se transforma en un pequeño imán. En un imán cada átomo de hierro posee polaridad magnética y los átomos quedan alineados durante el proceso de magnetización de tal forma que los polos norte y sur de cada átomo quedan orientados a lo largo de la barra de imán. Por analogía, podemos postular que cada célula de órganos polarizados, tales como tallos, contiene moléculas polarizadas que están orientados a lo largo del eje de cada célula formando un citoesqueleto. Como la orientación de éstas moléculas no es destruida por la ciclosis, parece que éste citoesqueleto se encuentra localizado en las capas extremas del citoplasma, donde la ciclosis, probablemente no tiene lugar. Ha sido sugerido que este citoesqueleto podría consistir en moléculas fibrosas de proteínas orientadas longitudinalmente, aunque por ahora los intentos realizados para demostrarlo no han tenido éxito. Es interesante el que las únicas estructuras linealmente orientadas que se conocen en las capas más externas del citoplasma, los microtúbulos, están formando ángulos rectos con los ejes de polarización en tallos y raíces.

División celular polarizada

Los planos de la división celular durante el desarrollo de un órgano desempeñan un papel muy importante en la determinación de su forma y tamaño final. Puede comprobarse que sin divisiones celulares orientadas no existe forma organizada en ningún vegetal, caso que ocurre en los cultivos de callo de tejido en los que el plano de división celular es al azar, siendo los tejidos resultantes masas estructuralmente desorganizadas y sin ninguna forma característica. Así, las divisiones celulares polarizadas dan al vegetal su forma tridimensional. En el desarrollo de entrenudos, la mayoría de las divisiones celulares están orientadas de tal forma que los husos acromáticos mitóticos están en paralelo con el eje del entrenudo; consecuentemente, el entrenudo crece principalmente en longitud y mucho menos en diámetro. En frutos de calabaza de diferente forma, se ha demostrado que en los alargados las divisiones en las que el huso acromático está orientado en paralelo al eje longitudinal son mucho más frecuentes que las divisiones en las que el huso está en otros planos, mientras que en frutos redondeados, las divisiones en un plano particular no predominan.

Parece que el eje de polaridad del órgano entero tiene una fuerte influencia en el plano de división celular, afectando a la orientación del huso acromático. La regulación de este fenómeno es aún desconocida, pero se ha visto que parece estar determinado por la banda de microtúbulos que aparece en el citoplasma antes de la profase, en el plano de la futura placa ecuatorial. La polaridad no sólo

es importante en la determinación de la forma de los vegetales, sino que también es importante para otros aspectos de la diferenciación y morfogénesis.

División celular asimétrica

Ya sabemos que la primera división del óvulo fertilizado en las angiospermas es frecuentemente desigual, como resultado del a polarización del citoplasma celular. En este caso la división desigual es el primer acontecimiento en la historia de una nueva planta, pero las divisiones asimétricas son también frecuentes en estados posteriores de la diferenciación.

El hecho de que la división asimétrica esté precedida por diferencias polarizadas en el citoplasma queda bien ilustrado en el desarrollo de los granos de polen, en los que el huso está orientado de tal forma que un núcleo hijo pasa al extremo del a célula en el que el citoplasma es más denso y se transforma en el núcleo generativo, mientras que el otro núcleo hijo se traslada a la región de la célula con citoplasma menos denso y se transforma en el núcleo vegetativo.

En los casos citados de división asimétrica, la diferenciación citoplasmática, es más y menos densa, es anterior al ciclo mitótico. En otros casos, sin embargo, esta diferenciación citoplasmática es posterior a la mitosis, obteniéndose entonces, después de la división celular, dos células cuantitativamente idénticas. En la etapas posteriores, una de ellas perderá la mayor parte de los orgánulos citoplasmáticos, incluso el núcleo, mientras que la otra actuará como una célula normal, manteniéndose todos sus orgánulos y procediendo a una diferenciación estrictamente metabólica sin alterar la estructura celular.

CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Formación De La Planta

Las plantas con flores presentan un patrón de organización estructural muy uniforme que puede ser considerado como la sobre imposición de dos modelos. El modelo basado en el eje apical – basal en el que de arriba hacia abajo se origina: meristemo apical o del brote, cotiledones, hipocótilo, meristemo radicular y caliptra. Perpendicular a este eje tendríamos el modelo radial en el que a modo de capas concéntricas se generarían de afuera a dentro la epidermis, tejido basal, del que derivarían el córtex y la endodermos y en el centro el cilindro central con el periciclo, floema y xilema. Este sistema claramente deriva del embrión en su fase de forma de corazón. El embrión puede dividirse en tres partes: apical que produce el meristemo apical y la mayor parte de los cotiledones; central que produce el resto de los cotiledones, el hipocótilo y las iniciales del meristemo radicular, el centro quiescente y la caliptra.

Formación de la raíz

Todas las células del as raíces se desarrollan a partir de un meristemo, que desde el punto de vista funcional puede ser considerado como formado por dos meristemos opuestos que rodean a una zona con una actividad meristemática casi nula, el llamado centro quescente. Las células de estos dos meristemos opuestos muestran un crecimiento fuertemente polarizado. Las células del meristemo que se encuentran por debajo del centro quiescente, y que darán lugar a la caliptra, crecen en sentido acropétalo. La división celular cesa tan pronto como éstas alcanzan cierta distancia del centro quiescente, continuando después el crecimiento exclusivamente por elongación celular. Las células del meristemo que se encuentran por encima del centro quiescente y que darán lugar a la epidermis radicular, corteza y estela tienden a crecer en filas radiales. La zona de división celular puede extenderse más de un milímetro desde la punta de la raíz: por encima de esta zona, el crecimiento tiene lugar por elongación celular.

El centro quiescente es un depósito de células relativamente resistentes a la destrucción debido a su inactividad; en él pueden ocurrir divisiones ocasionales y pueden convertirse en un centro activo cuando son dañadas las células iniciales. La función del centro quiescente es por ahora desconocida, aunque se ha sugerido por algunos autores que puede ser el lugar de la síntesis de auxinas.

Los límites del cilindro vascular, córtex y epidermis comienzan a ser reconocibles a una cierta distancia de las células iniciales apicales. Las distintas zonas pueden distinguirse por el tamaño del as células y por los planos de división; las células de las capas más internas del córtex tienden a desarrollarse mediante divisiones periclinales mientras que los planos de división del futuro tejido vascular son menos regulares. El procámbium del floema es reconocible en un estado temprano del desarrollo debido a sus células pequeñas en sección transversal. Este procámbium se desarrolla en sentido acropétalo y la diferenciación del xilema y el floema sigue la misma dirección. Los primeros elementos del floema maduran típicamente más cerca del ápice que los primeros elementos del xilema. Por lo que respecta a las raíces laterales, éstas se originan a alguna distancia del meristemo apical de la raíz principal y a partir de un tejido situado a cierta profundidad. Tanto en las gimnospermas como en las angiospermas, la raíces laterales se originan en el periciclo de la raíz principal y crecen a través del córtex.

Estructura del ápice vegetativo del brote y desarrollo del tallo

Los ápices vegetativos del brote varían en tamaño, forma, estructura citohistológica y actividad meristemática. Los ápices del brote de las coníferas son

reducidos y de forma cónica. En algunas monocotiledóneas y dicotiledóneas es estrecho y alargado, con la zona distal muy elevada, libre de primordios foliares. Por otra parte, en muchas dicotiledóneas la zona distal apenas se eleva por encima de los primordios foliares o incluso se presenta por debajo de ellos.

En el ápice vegetativo del as angiospermas pueden distinguirse dos partes: una de ellas formada por varias capas de células, denominadas **túnica**, que rodea y envuelve el **cuerpo.** Estas zonas pueden distinguirse por los planos de división celular. En la túnica, las divisiones son predominantemente anticlinales, mientras que en el cuerpo son tanto anticlinales como periclinales. El grosor de la túnica es variable y puede estar constituida por una o más capas de células; incluso dentro de una misma especie puede variar con la edad o estado nutricional. La distinción entre túnica y cuerpo en gimnospermas está aún peor definida y aunque las divisiones en las capas de células externas en *Pinus* son predominantemente anticlinales, se suele dar con frecuencia una mezcla de divisiones anticlinales y periclinales.

El cuerpo primario del tallo de la mayoría de las plantas superiores deriva sólo indirectamente del meristemo apical. La mayoría de las células de los entrenudos se generan por meristemos situados por debajo del os primeros primordios foliares, que forman lo que se conoce como **meristemo subapical**. La longitud del tallo está determinada fundamentalmente por la actividad de dicho meristemo subapical.

Cuando este meristemo, por cualquier causa, se encuentra inactivo, se producen plantas enanas. Las células producidas por este meristemo sufren un proceso de elongación y finalmente de diferenciación. A medida que el procámbium se diferencia entre las células derivadas del meristemo apical, adquiere el perfil del futuro sistema vascular que se desarrollará a partir de él. La maduración de los elementos vasculares primarios puede tener lugar mientras el procámbium se halla todavía en división activa, o bien sucede después de que la mayoría de las divisiones se han completado. El primer caso se da con frecuencia en las plantas con semillas, donde la separación entre los tejidos vascular y fundamental no es precisa. En cambio. La delimitación temprana del sistema procambial es típica de muchas plantas vasculares inferiores. El comienzo de la delimitación del procámbium por debajo del ápice del brote puede reconocerse en las plantas con semillas mediante tinción diferencial entre las células derivadas del meristemo apical. Las células del meristemo fundamental pronto muestran vascuolización creciente, mientras que las células procambiales experimentan repetidas divisiones longitudinales. Pero se extienden sólo muy limitadamente en sentido transversal. Así el procámbium llega a distinguirse del resto por sus

células densas y estrechas, alargadas paralelamente respecto al eje longitudinal del órgano.

El establecimiento del procámbium es seguido por la diferenciación de algunas células en elementos floemáticos y xilemáticos. Los primeros elementos floemáticos se diferencian normalmente en sentido acropétalo a lo largo de la periferia externa del procámbium. La diferenciación xilemática se inicia en la parte interior del procámbium, generalmente cerca de la base del as hojas o en su nudo, y desde allí progresa acropétalamente hacia dentro del a hoja y basipétalamente hacia el interior del tallo.

El crecimiento del tallo producido por la actividad del meristemo apical, en conexión con el inicio de los primordios foliares, queda articulado en nudos y entrenudos, sobre todo por el crecimiento de estos últimos. El crecimiento de un entrenudo puede tener lugar acropétalamente o basipétalamente. El alargamiento de los sucesivos entrenudos puede ocurrir paso a paso o puede coincidir como en el caso de las gramíneas. En algunos entrenudos, la causa principal de alargamiento es la elongación celular, mientras que en otros es la división celular. El crecimiento del tallo en diámetro también ocurre por la división y elongación celular.

Si todas las células procambiales se diferencian en tejido vascular primario, no se forma cámbium; por el contrario, si parte del procámbium permanece en estado meristemático después determinar el crecimiento primario, se convierte en el cámbium del cuerpo secundario.

Desarrollo de la hoja

Las hojas se originan como resultado de una serie de divisiones celulares periclinales en los flancos del meristemo apical. Como resultado de esta serie de divisiones en un área muy localizada, se forma una pequeña protuberancia que dará lugar al futura primordio foliar. El número de capas celulares que intervienen en estas divisiones iniciales varía considerablemente en las diferentes especies.

Desarrollo de la flor

En algún momento del ciclo biológico del as angiospermas, uno o más de los ápices vegetativos de la planta cesan de producir nuevas hojas y yemas y se transforman en un ápice floral. Este cambio de la actividad vegetativa a reproductora implicará un cambio en la estructura del ápice vegetativo del brote. El primer cambio detectable es un aumento en la división celular en la región del cuerpo, que generalmente se extiende hacia abajo y hacia los flancos. Al mismo tiempo, se observa una reducción marcada de la división celular en la parte central

del meristemo, donde algunas de las células sufren una fuerte vacuolización. Como resultado de estos cambios, la región apical del brote queda transformada en una estructura consistente en una zona medular fuertemente vacuolizada, cubierta por un manto de células meristemáticas más pequeñas y densamente coloreadas. Este manto que incluye la túnica y las capas de células más externas del cuerpo, dará lugar a las brácteas y al primordio floral; este último se extenderá por toda la superficie del ápice, de tal forma que el tejido meristemático que da diferenciado.

Regulación Hormonal De La Morfogénesis

Podemos asumir razonablemente que la distribución y concentración de auxinas, giberelinas y citoquininas, además del ácido abscísico y etileno, son factores vitales en la regulación del a diferenciación y morfogénesis en los vegetales.

Los factores muy importantes en la coordinación y regulación de la diferenciación y morfogénesis en la planta entera son:

a) La localización de los lugares de síntesis de hormonas.
b) Su movimiento y distribución desde los lugares de síntesis.

Los lugares jóvenes, especialmente las hojas en desarrollo o las regiones apicales del brote, son sitios muy activos e la síntesis de auxinas. Parece que, en general, las auxinas son transportadas desde los lugares de producción en dirección predominantemente basipétala, aunque el mecanismo de este transporte no está totalmente aclarado. Las giberelinas parecen sintetizarse en hojas en crecimiento, frutos, raíces y semillas y son transportadas libremente en todas direcciones, probablemente por el floema y el xilema. La evidencia actual sugiere que la biosíntesis de citoquininas puede estar restringida a las raíces; las semillas en desarrollo son ricas en este tipo de hormona, pero si son sintetizadas allí, o acumuladas procedentes de otras partes de la planta, es por ahora desconocido.

Como resultado de la elevada proporción de auxinas en la región apical del brote y de su transporte basipétalo, se forma un gradiente de concentración de auxinas e la planta. También aparecen en el tallo gradientes en la concentración de giberelinas, estando la mayor concentración en las zonal apicales. El crecimiento de los entrenudos está afectado y puede ser controlado por las hormonas que le llegan desde la región apical del brote. Las hojas jóvenes en desarrollo tienen un efecto importante en la diferenciación del tejido vascular en el tallo, y se sabe ahora que este efecto está mediatizado por las auxinas y giberelinas producidas por las hojas jóvenes.

Las zonas de una planta en proceso de diferenciación y morfogénesis sintetizan sus hormonas precisamente en tejidos que soportan de manera preferencial la diferenciación, pero se establece la necesidad de que si ciertas hormonas presentan capacidades morfogenéticas, deberán ser exportadas a tejidos en vías de diferenciación algo alejados de los lugares de morfogénesis.

CORRELACIONES DE CRECIMIENTO

Los distintos procesos de crecimientos que ocurren simultáneamente en una planta no son independientes entre sí, sino que están íntimamente relacionados. Si observamos el crecimiento de una planta, veremos que el tallo crece en longitud por efecto del crecimiento del meristemo del ápice, y al mismo tiempo crece en grosor aumentando la rigidez de las zonas mas viejas. A su vez, este aumento en tamaño del tallo implica un incremento en las necesidades de agua y nutrientes y, para satisfacerlas, se equilibra con el crecimiento del sistema radicular, lo cual también significa un aumento en las necesidades de sustancias orgánicas que debe aportar el tallo.

Este tipo de crecimiento que implica una interdependencia entre el desarrollo de distintas partes de una planta se conoce como ***Correlaciones de crecimiento.*** En el ejemplo que hemos citado se trata de un crecimiento acompasado de dos zona de una planta, pero hay ocasiones en las que el desarrollo de una parte implica el cese del crecimiento de otra, como es el caso de la fructificación, que cuando se produce hace que cese el crecimiento vegetativo de la planta. En estos casos, el crecimiento activo queda restringido a ciertas zonas, mientras que en otras, donde es potencialmente posible, se detiene o no se produce.

Dentro de éste último tipo de fenómenos de correlación, el más estudiado ha sido el de la **dominancia apical** o inhibición correlativa de las yemas laterales. El meristemo apical de una tallo crece vigorosamente mientras que en las yemas laterales situadas por debajo de él, el crecimiento permanece inhibido. Dentro de este tipo de fenómeno se puede incluir también el caso de la inhibición del crecimiento de un tallo por la presencia de otro dominante. Este fenómeno de la dominancia apical está extendido por todo el reino vegetal.

El problema básico del a dominancia apical es porque las yemas laterales no se desarrollan normalmente n presencia del a yema apical. Una de las primeras hipótesis para explicar éste fenómeno es la llamada **teoría nutritiva** que asume que, dado que el meristemo apical está presente ya en el embrión y que es el primero en crecer durante la germinación, su mayor desarrollo hace que acapare

todos los nutrientes en detrimento del crecimiento de las yemas laterales que son de formación posterior. Según esto el ápice actuaría como un sumidero metabólico que mantiene un gradiente de concentración de nutrientes dirigiéndolos hacia él, lo cual impide el crecimiento de las yemas laterales.

FISIOLOGÍA DE LA GERMINACIÓN

El término germinación se utiliza para referirse a un gran número de procesos, tales como germinación de semillas, de esporas de bacterias, hongos y helechos, además de los que tiene lugar en la formación del tubo polínico.

La germinación de semillas puede ser definida como una serie de acontecimientos metabólicos y morfogenéticos que tiene como resultado la transformación de un embrión en una plántula que sea capaz de valerse por sí sola y transformarse en una planta adulta.

La germinación es el conjunto de fenómenos que se desarrollan en la semilla cuando pasa del estado de vida latente al de vida activa, es decir, cuando reanuda el crecimiento embrionario después de su periodo de descanso. El fin último de la germinación es producir una planta semejante a aquella de la cual procede la semilla.

La germinación de las semillas tiene lugar cuando se dan determinadas condiciones. En general, es preciso disponer de un suelo con pH, textura y estructura apropiadas, oxígeno, humedad, temperatura e insolación, y otros parámetros como la fertilización y drenaje adecuados. Si las condiciones de temperatura son extremas (excesivo frío o calor) se pierde capacidad de germinación. En algunos casos es necesario que la semilla esté expuesta a la luz durante un tiempo para que la germinación se produzca. Cuando el embrión comienza a desarrollarse se alimenta de las reservas contenidas en los cotiledones, recibiendo después el alimento a través de las primeras hojas que produzca; este embrión o planta incipiente se denomina plántula mientras dependa para su desarrollo de los nutrientes contenidos en la semilla.

La viabilidad de una semilla, es decir su capacidad de germinar y transformarse en nuevas plantas, no es una característica lineal. La germinación puede ser un proceso inmediato después de que las semillas se hayan dispersado, o pasar previamente por un periodo de descanso más o menos largo que dependerá de las condiciones ambientales. El poder de germinación de las semillas varía mucho de unas especies a otras; mientras que en algunas dura escasos días después de su diseminación, otras pueden conservarlo latente a lo

largo de varios años (en algunos casos hasta miles de años). Así, las semillas del sauce pierden todo su poder de germinación a los pocos días de desprenderse del árbol; y en el caso de una ninfeácea como es el loto blanco de Oriente (Nymhpaea lotus), se ha demostrado que puede germinar después de 3.000 años.

Es necesario respetar el periodo de viabilidad de cada especie, ya que sólo así se garantizará la producción de plantas fuertes y sanas. Las semillas que se distribuyen comercialmente suelen estar sujetas a determinadas leyes de calidad y pureza en cada país; los análisis y controles de viabilidad (índices de viabilidad), permiten establecer una garantía porcentual de que determinados lotes de semillas serán viables, y que no diferirán de la variedad deseada.

Como norma general, con la germinación de la semilla la testa se rompe y la radícula emerge. Una vez fuera, la radícula penetra el suelo, produce pelos absorbentes y a veces raíces laterales, comenzando los procesos de absorción de nutrientes el suelo. En muchas semillas los cotiledones y el ápice caulinar emergen cuando el hipocótilo se alarga como resultado de un crecimiento intercalar; este tipo de germinación se llama epigea. En muchas plantas los cotiledones que contienen las sustancias de reserva permanecen dentro de la testa y bajo el suelo, el hipocótilo no se alarga o apenas si lo hace. Este tipo de germinación se llama hipogea. En este caso la yema terminal del embrión es empujada hacia fuera por alargamiento del epicótilo, que es el entrenudo que hay sobre los cotiledones.

Acontecimientos Celulares Durante La Germinación

Cuando una semilla seca viable y no durmiente se encuentra en condiciones adecuadas de agua y temperatura, se ponen en marcha una serie de acontecimientos que tienen como resultado final la emergencia de la radícula, hecho indicativo de que la germinación se ha completado con éxito. Con la toma de agua la actividad metabólica se reanuda, siendo la respiración y la síntesis de RNA y proteínas acontecimientos celulares fundamentales para el éxito del a germinación y que preparan a la semilla para el crecimiento posterior y su transformación en una plántula autónoma.

Toma de agua y reanudación de la actividad metabólica

El primer proceso que tiene lugar durante la germinación es la toma de agua por la semilla. Esta toma de agua se conoce como **fase de inhibición.** La magnitud de la fase de inhibición está determinada por tres factores: composición química de la semilla, las semillas ricas en proteína absorben gran cantidad de agua, mientras que las oleaginosas absorben menos; *permeabilidad* de agua en el medio ambiente. La imbibición es un proceso físico sin ninguna relación con la

viabilidad de las semillas, ya que ocurre igual en semillas vivas que en semillas, ya que ocurre igual en semillas vivas que en semillas muertas por el calor. Durante la imbibición, las moléculas del solvente penetran en el interior de la semilla provocando un hinchamiento y un aumento en el peso fresco de la misma. La entrada de agua en el interior de las semillas da lugar a una dispersión de los coloides, necesaria para la vuelta a la vida activa, rehidrata las reservas alimenticias, que sólo pueden transformarse en sustancias asequibles al embrión en presencia de agua; por último, los sistemas enzimáticos responsables de la hidrólisis de las sustancias de reserva sólo se activan en presencia de agua que los hidrate.

La entrada de agua en el interior de la semilla se debe exclusivamente a una diferencia de potencial hídrico entre la semilla y el medio ambiente. Este potencial hídrico es mucho más bajo en las semillas secas maduras que en el medio ambiente en condiciones normales.

La toma de agua por la semilla seca madura es trifásica. La **fase I** se caracteriza por una toma rápida inicial debida, como acabamos de decir, a que el potencial hídrico de la semilla es mucho más bajo que el del medio húmedo que la rodea. La entrada de agua en esta fase puede producir algunas perturbaciones estructurales temporales, particularmente en las membranas, lo que provoca una rápida e inmediata salida de solutos y metabolitos de bajo peso molecular al medio. Este es un síntoma indicativo de la transición de los fosfolípidos de la membrana desde la fase de gel adquirida durante la desecación al estado hidratado normal. En un breve periodo de tiempo las membranas recuperan su configuración estable y el goteo de solutos se interrumpe. La **fase II** es una fase de meseta en la que el potencial hídrico de la semilla no excede valores de -1 a -1,5 MPa. Durante esta fase tiene lugar los principales acontecimientos metabólicos que conducen a la emergencia de la radícula en semillas no durmientes. Las semillas durmientes son también metabólicamente activas en esta fase. Sólo las semillas aptas para germinar entran en la **fase III**, en la que tiene lugar un nuevo incremento en la toma de agua y que es ocurrente con la elongación de la radícula.

Durante todo este proceso de toma de agua o imbibición se reanuda rápidamente la actividad metabólica en las semillas quiescentes. Se asume que las estructuras y enzimas necesarios para la reanudación de la actividad metabólica están presentes en la semilla seca y que han sobrevivido, al menos, parcialmente intactos la fase de desecación. La rehidratación es suficiente para reanudar la actividad metabólica, y durante algunas horas tiene lugar el recambio o sustitución de los componentes deteriorados.

Uno de los primeros cambios que se observan durante la imbibición es la reanudación de la actividad respiratoria, que puede ser detectada al cabo de algunos minutos.

Tres rutas respiratorias, glucólisis, ciclo de las pentosas fosfato y ciclo del ácido cítrico, son funcionales en las semillas inhibidas. Estas tres rutas producirán una serie de compuestos intermediarios del metabolismo vegetal, así como considerables cantidades de energía y poder reductor. La respiración de las semillas secas es muy débil, debido con toda seguridad al bajo contenido de agua que poseen y que oscila entre el 5 y el 10 por 100, ya que la mayoría de las semillas secas están equipadas con todo el equipo bioquímico necesario para llevar a cabo una intensa actividad respiratoria. La introducción de las semillas secas en agua tiene como resultado un aumento casi inmediato del intercambio de gases. Básicamente en el proceso de toma de oxígeno pueden distinguirse tres o cuatro fases. La primera se caracteriza por un aumento brusco del a respiración que dura aproximadamente entre 6 y 10 horas, debido fundamentalmente a la hidratación de enzimas respiratorias. La segunda fase se caracteriza por una estabilización en el intercambio gaseoso y tiene lugar cuando el hinchamiento de la semilla se ha completado: durante estas dos fases el cociente respiratorio es superior a la unidad debido probablemente a la actividad fermentativa observada en muchas semillas en estos primeros momentos de la germinación. La fase tercera se caracteriza por un segundo aumento en el intercambio gaseoso y que suele coincidir con la rotura de la testa por parte de la radícula, lo que hace que el intercambio de gases tenga lugar sin limitación impuesta a veces por la cubierta seminal; durante esta fase el cociente respiratorio es aproximadamente 1 en semillas con carbohidratos como reserva principal. Una cuarta fase que marca una disminución en la respiración y coincide con la desintegración de los cotiledones, una vez que se ha agotado las reservas nutritivas, puede observarse en muchas semillas. Los mecanismos de la respiración y fermentación pueden ser extraordinariamente variados. Sin embargo, el mecanismo mejor establecido de la respiración es el que comienza con la glucólisis, seguido por la oxidación del piruvato en el ciclo de Krebs. Un mecanismo alternativo es la oxidación directa de la glucosa fosfato por la ruta de las pentosas fosfato. El proceso fermentativo tiene lugar a través de la glucólisis, pudiendo el ácido pirúvico formado ser descarboxilado y reducido a alcohol, o bien reducido directamente formándose ácido láctico. El objetivo fundamentalmente del proceso respiratorio es el de formación de ATP y piridín nucleótidos necesarios para la intensa actividad metabólica que tiene lugar durante la germinación. La existencia de estos procesos respiratorios en semillas está perfectamente documentada, como se demuestra mediante la determinación de los enzimas necesarios o por la acumulación de etanol durante la germinación.

Los tejidos de las semillas maduras contienen mitocondrias y, aunque estos orgánulos se encuentran probablemente diferenciados como consecuencia de la fase de desecación, parecen contener cantidad suficiente de enzimas del ciclo de Krebs funcionales y oxidasas terminales como para suministrar cantidades adecuadas de ATP para mantener la actividad metabólica durante varias horas después de la imbibición. Parecen existir dos modelos distintos de desarrollo mitocondrial y dependen de la naturaleza de las reservas almacenadas. En las semillas amiláceas predomina el modelo de reparación y activación de orgánulos preexistentes, mientras que en semillas oleaginosas se forman nuevas mitocondrias.

Síntesis de proteínas durante la germinación

En la semilla seca están presentes todos los componentes necesarios para la reanudación de la síntesis de proteínas con la excepción de los polisomas, ausentes en la semilla seca madura. Sin embargo, después de un corto período de tiempo, 10 a 15 minutos desde el comienzo de la imbibición, ya se detecta la formación de polisomas, y la capacidad para sintetizar proteínas se pone en marcha.

Dos fases pueden distinguirse claramente e la síntesis de proteínas durante la germinación. Una primera utiliza mRNA preexistentes y que traducen mensajes residuales asociados con los procesos de desarrollo, como pueden ser proteínas LEA y que son degradas rápidamente durante la imbibición. También puede codificar proteínas requeridas durante las primeras fases de germinación y que son remplazadas por mensajes idénticos cuando la síntesis de proteínas se va haciendo más dependiente de los mRNA sintetizados ya durante la germinación. En la segunda fase se produce la síntesis de nuevos mRNA que son transcritos durante la germinación. La mayoría de estos genes codifican proteínas esenciales para el mantenimiento de las actividades metabólicas normales de una célula vegetal. Por otra parte, nos encontramos con aquellos genes específicos de la germinación, genes que, por ahora, están aún sin caracterizar, ya que los que más se han citado como específicos de la germinación son los que codifican enzimas implicados en la movilización de reservas y éste es un proceso que, pertenece a la fase de postgerminación y no a la germinación en sentido estricto.

Extensión de la radícula

La extensión de la radícula a través de las envueltas seminales es el acontecimiento que, salvo algunas excepciones, finaliza la germinación propiamente dicha y marca el inicio del crecimiento del a plántula. Esta extensión puede ir acompañada o no por división celular; en cualquier caso, dos fases

distintas de síntesis de DNA se dan en las células de la radícula después de iniciada la imbibición. La primera tiene lugar inmediatamente después del inicio de la imbibición y probablemente está relacionada con la respiración del DNA dañado durante la fase de desecación, así como también con la síntesis de DNA mitocondrial. La segunda fase está asociada con la división celular que tiene lugar ya durante la postgerminación.

La extensión del a radícula es un proceso regulado por el potencial de presión y requiere una flexibilización de las paredes celulares del eje embrionario situadas entre la caliptra y la base del hipocótilo. Tres posibles razones son las que se dan para explicar el proceso de la extensión celular. La primera está basada en la existencia de un potencial osmótico muy negativo en las células radiculares como consecuencia de la acumulación de solutos derivados de la hidrólisis de las reservas poliméricas. La disminución en el potencial osmótico conduciría a la toma de agua y la turgencia resultante dirigiría la extensión celular. Una segunda posibilidad es que sea la propia extensibilidad de las paredes la que le permita la elongación- la intervención del enzima xiloglucanendotrasglicosilasa (XET) y de las expansinas puede ser importante.

Una tercera posibilidad es la de que sean los tejidos seminales que rodean a la radícula los que se ablanden, permitiendo así la extensión radicular. Esta disminución en la resistencia puede estar mediatizada por la producción y secreción por el endospermo de hidrolasas, tales como hemicelulasas que contribuyan a la degradación de las paredes celulares.

MOVILIZACIÓN DE LAS RESERVAS

Una vez que comienza la germinación, se van a producir una serie de reacciones metabólicas en el interior de la semilla, que darán como resultado la transformación de las macromoléculas de reserva en moléculas solubles mas sencillas y asequibles al embrión. Estas reacciones serán catalizadas por los correspondientes enzimas hidrolíticos, cuya actividad aumenta considerablemente durante la germinación, bien por activación de los enzimas preexistentes o bien por síntesis de nuevos enzimas.

a) *Carbohidratos.-* Aunque se han encontrado en semillas diversos polisacáridos como material de reserva, sólo el embrión ha sido extensamente estudiado en su metabolismo durante la germinación, debido a estar presente en casi todas las semillas y constituir en la mayoría de ellas la principal reserva de energía. Dos rutas catabólicas participan en la degradación del almidón. Una de ellas es hidrolítica e implica la acción de dos amilasas, la α y la β.
La amilasa y la amilopectina son atacadas por la α – amilasa que hidroliza los enlaces glucisídicos α 1, 4 de una manera desordenada en distintos puntos de

la cadena; debido a su incapacidad para hidrolizar los enlaces α 1,6 de las cadenas ramificadas de la amilopectina, se liberan grupos de sub unidades de glucosa muy ramificadas, las llamadas dextrinas límite que son hidrolizadas por unos enzimas desramificadores, produciendo oligosacáridos lineales. La acción combinada de α-amilaza y enzima desramificador es suficiente para la hidrólisis completa de almidón. La β-amilasa libera sub unidades de β-maltosa y β-dextrina límite. El disacárido maltosa es hidrolizado por la maltasa en dos moléculas de glucosa.

La otra ruta del catabolismo del almidón es fosforílica:

Amilasa + amilopectina + P $\xrightarrow{\text{Fosforilasa}}$ Glucosa-1-P + dextrina límite

La fosforilasa incorpora fosfato, en lugar de agua, a través del enlace α 1,4 entre el último y el penúltimo residuo de glucosa, en el extremo no reductor de la cadena del polisacárido, liberándose una molécula de glucosa -1-P. como este enzima no puede tampoco actuar sobre los enlaces α 1,6, se liberan también dextrinas límite.

Todos los enzimas descritos han sido encontrados en gran cantidad de semillas. Sin embargo, no está perfectamente claro el papel que *in vivo* tiene cada uno, ya que mientras el almidón en solución es fácilmente degradado en mayor o menor proporción por cualquiera de los enzimas mencionados, los gránulos de almidón son bastante resistente al ataque enzimático. Durante la germinación de las semillas, los gránulos de almidón están en contacto directo con el citoplasma, presentando una superficie rugosa en contraste con la lisa original, indicando que la hidrólisis se realiza *in situ.*

La tasa de desaparición del almidón se incrementa durante la germinación y hay dos fases claras en la evolución: una lenta durante los primeros días y otra rápida que desemboca generalmente en la práctica desaparición del polisacárido.

En general, todas las actividades enzimáticas sufren un incremento considerable durante la germinación. La β-amilasa, fosforilasa y amilopectina-1,6-glucosidasa suelen ser enzimas preexistentes y presentan un nivel de actividad considerable en las semillas sin germinar, comenzando el incremento de la actividad ya durante los primeros momentos de la germinación. La α-

amilasa, sin embargo, presenta una actividad muy baja en las semillas sin germinar. Este nivel se mantiene o aumenta muy poco durante el principio de la germinación, hasta que sufren un espectacular aumento al cabo de dos o tres días de germinación.

La movilización del almidón en los cotiledones de leguminosas comienza después de que la radícula ha comenzado su elongación. El primer enzima que aumenta su actividad en los cotiledones es la fosforilasa, seguida algunos días después por un aumento en las amilasas. Parece, por tanto, que la degradación inicial lenta del almidón en leguminosas es consecuencia de la actividad fosforolítica y que posteriormente la degradación rápida del almidón requiere la actividad amilolítica. El papel del a fosforilasa durante estos primeros momentos del a germinación podría ser también el de suministrar el sustrato para la glucólisis sin necesidad de consumir ATP.

b) *Proteínas.-* la degradación del as proteínas de reserva se logra por la acción mas o menos específica de enzimas proteolíticos cuyo importancia es vital para el desarrollo del a nueva plántula. Los enzimas proteolíticos o proteasas se han clasificado en cuatro grupos, basándose en las propiedades de sus centros activos: **serín-proteasas** que tienen serina en su centro activo; **sulfidrilproteasas**, que requieren un grupo –SH libre en su centro activo; **metaloproteasas**, que requieren iones metálicos como cofactores y son inhibidos por agentes quelantes; **ácido-proteasas**, que son activos a pH ácidos.

Estos enzimas pueden, a su vez, ser clasificados más específicamente con respecto a sus sustratos en los siguientes grupos: **endopeptidasas**, que rompen enlaces internos de las cadenas polipeptídicas, liberándose polipéptidos de menor tamaño; **aminopeptidasas**, que liberan secuencialmente los aminoácidos terminales comenzando su ataque por el extremo amino de la cadena polipeptídica; **carboxipeptidasas**, igual que en le caso anterior solo que el ataque se inicia por el extremo carboxil. Tanto éstas como las aminopeptidasas son **exopeptidasas.**

La hidrólisis de las proteínas en sus correspondientes aminoácidos puede hacerse por alguna de las dos rutas siguientes:

Polipéptidos → (Amino o carboxi peptidasas) → Aminoácidos

Polipéptidos → (Endopeptidasa) → Polipéptido más pequeño → (Péptido hidrolasa) → Aminoácidos

La movilización de las reservas proteicas ha sido estudiada con cierta profundidad en granos de cebada, en los que aparecen existir tres sistemas proteolíticos operando simultáneamente:

1. Un sistema que hidroliza las proteínas de la capa de aleurona y que suministra aminoácidos para la síntesis de enzimas hidrolíticos; este sistema se encuentra, probablemente, bajo el control del as giberelinas producidas por l embrión.
2. Un sistema responsable de la hidrólisis de las reservas proteicas localizadas en el endospermo; este sistema puede a su ves comprender dos componentes, una proteasa sintetizada y secretada por la capa de aleurona y también controlada por la giberelina, y otra proteasa preexistente en el endospermo y activada allí mismo.
3. Un sistema presente en el embrión y responsable del recambio de las proteínas durante el crecimiento del mismo, y de la hidrólisis de los pequeños péptidos transportados hacia el escutelo desde el endospermo.

c) *Lípidos.*- La principal reserva lipídica de las mismas son los triglicéridos. El paso inicial en su degradación implica la acción de lipasas que rompen los enlaces éster liberándose glicerol y ácidos grasos. El glicerol puede entrar en la ruta glucolítica, convirtiéndose en piruvato que será oxidado a través del ciclo de Krebs. Los ácidos grasos liberados pueden ser degradados por reacciones de oxidación. La principal ruta oxidativa de los ácidos grasos es la β-oxidación, que genera como producto final acetil –CoA.
La α-oxidación implica la eliminación de un átomo de carbono domo dióxido de carbono; es muy poco probable que la oxidación de los ácidos grasos se produzca por este mecanismo. Otra tercera ruta consiste en lo siguiente: los dobles enlaces de los ácidos grasos insaturados aparecen naturalmente en configuración *cis*, pero para que puedan ser oxidados por β-oxidación se necesita que adquieran la configuración *trans*; una isomerasa *cis-trans* realiza esta transformación.

El acetil CoA puede ser oxidado completamente por el ciclo de Krebs en CO_2 y H_2O, o utilizado a través del ciclo del glioxilato par producir carbohidratos, proceso este último muy importante e la germinación de semillas oleaginosas.

La degradación de las reservas lipídicas implica tres orgánulos distintos, además del citoplasma de las células que almacenan lípidos. Estos orgánulos son los **cuerpos lipídicos**, donde tiene lugar la lipólisis, los **glioxisomas**, donde tiene lugar la oxidación de los ácidos grasos y la síntesis de succinato a través del ciclo del glioxilato, y las mitocondrias, donde este succinato es transformado en oxalacetato; por último, en el citoplasma tiene lugar la conversión del oxalacetato en sacarosa a través de una ruta gluconeogénica.

La actividad de las lipasas suele variar con el progreso de la germinación.

Los glioxisomas son unos orgánulos celulares agrupados junto con los peroxisomas en la categoría denominada microcuerpos.

d) *Fosfato.-* El ácido fítico es la reserva principal de fosfato en las semillas y, dado que en su forma de almacenamiento se encuentra formando sales con K^+, Mg^{2+} y Ca^{2+}, es también la fuente principal de estos macro nutrientes en las semillas. Este compuesto es degradado por el enzima fitasa, cuya actividad es ya muy elevada en las semillas secas de cereales. En dicotiledóneas, por el contrario, la actividad es muy baja en semillas secas y aumenta durante la imbibición. Los catabolitos derivados de su degradación son transportados el eje embrionario donde son utilizados en la síntesis de fosfolípidos y nucleótidos.

e) *Ácidos nucleicos.-* Tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas se observa una disminución tanto en RNA como en DNA, bien en el endospermo o en los cotiledones. Responsables de esta degradación son los enzimas **ribonucleasas** y **desoxirribonucleasas**, depositados en los cuerpos proteicos. Ni la degradación en el endospermo ni en los cotiledones suministran los suficientes precursores requeridos para la síntesis de DNA y RNA en los ejes embrionarios, por lo que es de suponer que en su síntesis se utilizan otras fuentes alternativas de nitrógeno.

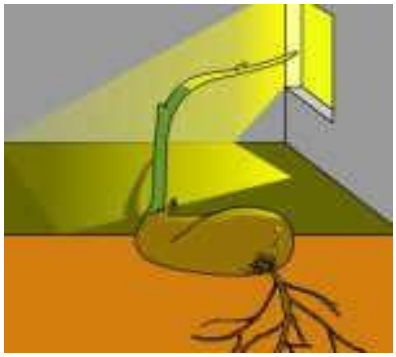
TROPISMOS

Movimientos de las plantas

Los seres vivos necesitan adaptarse al medio que los rodea para asegurar su supervivencia. Los animales se caracterizan por su capacidad de cambiar de lugar cuando las condiciones ambientales se lo exigen. Las plantas, a pesar de estar enraizadas en el suelo, necesitan también disponer de estrategias que les permiten desplazamientos para sobrevivir. Los principales son los siguientes:

Los tropismos: Son movimientos que experimentan las plantas cuando necesitan adaptarse a unas condiciones ambientales más favorables. Los movimientos se producen por fenómenos de crecimiento vegetal, con aumento de la masa total de la planta, por lo que, a diferencia de los movimientos que se producen en el reino animal, no pueden deshacerse y son totalmente involuntarios. Entre estas adaptaciones tenemos:

- *Fototropismos*: O reacciones de las plantas cuando son estimuladas por la luz. El tallo tiene fototropismo positivo. El caso contrario es la raíz con fototropismo negativo. Un ejemplo de fototropismo lo tenemos cuando colocamos un vegetal en una habitación junto a una ventana. Este, poco a poco, se irá doblando en dirección a la luz. Estos movimientos se producen porque las plantas poseen unos receptores especializados, llamados fototropinas, que activan la hormona vegetal auxina. Este fenómeno fue descubierto en 1880 por Charles Darwin y posteriormente desarrollado por Fritz Went. Ambos pusieron las bases de las importancia de las hormonas en el mundo vegetal como reguladoras de la mayoría de los procesos de las plantas.



- *Gravitropismo*: Se producen por la fuerza de la gravedad. La raíz presenta gravitropismo positivo, es decir tiende a crecer en la misma dirección que la fuerza de la gravedad, mientras el tallo presenta gravitropismo negativo, pues busca la dirección opuesta. El gravitropismo se produce por la presencia de amiloplástidos en células especializadas. Estos, al cambiar de posición dentro de las mencionadas células, producen una

descompensación de masa que es la que dispara un crecimiento desigual que origina los tropismos.

- *Tigmotropismos* : Reacciones de las plantas cuando están en contacto con objetos sólidos. Estos movimientos permiten a ciertas plantas poder trepar al aferrarse, a otras plantas u objetos circundantes como aquellas que poseen zarcillos, tallos volubles o raíces aéreas.

Plantas con tallos volubles del frijol. Plantas con zarcillos (foto campanilla)

- *Hidrotropismos*: reacciones vegetales frente al estímulo del agua.

Las Nastias

Las nastias: son movimientos de las plantas , que responden a estímulos externos, como el contacto. Estos movimientos, a diferencia de los anteriores no se dirigen en la misma dirección del estimulo y no presentan un aumento de la masa vegetal. Un ejemplo de ello lo tenemos en la *Mimosa pudica*, cuyas hojas reaccionan al contacto:

Ritmos circadianos: son cambios que experimentan las plantas en consonancia con estímulos ambientales y de acuerdo a unos estímulos biológicos predeterminados. Dentro de estas tendríamos, por ejemplo, los movimientos fotoperiódicos y estacionales, que son respuestas de los vegetales a las

variaciones de la luz solar entre el día y la noche y entre unas estaciones y otras. Estos cambios se manifiestan en la distinta posición de las hojas, en la cerrazón nocturna de las flores, el periodo de floración, la germinación de las semillas, etc. Se llevan a cabo porque los vegetales presentan proteínas fotorreceptoras, llamadas fitocromos, que activan hormonas femeninas, siendo entre ellas las auxinas las más importantes. La luz y la temperatura parecen ser los estímulos exteriores que más influyen en estos cambios.

GERMINACIÓN IN VITRO

Fundamentos de la Germinación In Vitro

Germinación Simbiótica y no Simbiótica de Semillas

Mediante la germinación in vitro, se reproducen semillas en frascos de vidrio o plástico sobre un medio de agar nutritivo que contiene los azúcares y minerales necesarios para que las semillas germinen y crezcan. Hay dos tipos básicos de germinación in vitro: simbiótica y no simbiótica.

En la germinación simbiótica, las semillas se siembran con una pequeña porción del hongo micorriza apropiado. El hongo crece en el medio, coloniza a las semillas en proceso de germinación y se origina una relación simbiótica que se espera alimente al protocormo hasta que éste produzca hojas y se vuelva autotrófico. Esta técnica es ampliamente usada para la propagación de orquídeas terrestres en zonas templadas.

Tiene la ventaja de usar un medio simple (uno de los más comúnmente usados consiste en avena en polvo con una pequeña cantidad de extracto de levadura), y como resultado las plantas micorrizales suelen ser más fuertes y resistentes a infecciones que sus contrapartes cultivadas asimbióticamente. Sin embargo, la desventaja es que se necesita seleccionar el tipo de hongo micorriza adecuado para que se origine la simbiosis y prevenir parasitismo y la consecuente muerte de las semillas. Se ha realizado poca investigación sobre la relación del hongo micorriza con las orquídeas tropicales, y por lo tanto no se dispone del hongo micorriza apropiado.

La germinación asimbiótica es usualmente usada en la propagación de orquídeas tropicales, las mismas que tienden a crecer fácilmente en comparación con sus parientes en zonas templadas. El medio usado para la germinación asimbiótica es más complejo que para la germinación simbiótica, ya que todos los nutrientes orgánicos e inorgánicos y los azúcares deben estar disponibles para la orquídea en una forma apropiada puesto que ya no existe la intermediación del hongo. La germinación asimbiótica es un método empleado actualmente en el

programa de germinación in vitro en la Reserva Orquideológica El Pahuma. En caso de disponer del hongo a partir de siembras in situ, habría la posibilidad de usar técnicas simbióticas en el futuro.

Fundamentos para mantener condiciones de esterilización

Tanto para la germinación simbiótica y asimbiótica es de vital importancia que el medio, los frascos, los aparatos y las semillas se mantengan desinfectadas desde el principio del proceso de germinación. Cualquier bacteria u hongo que se introduzca en los frascos crecerá más rápido que las semillas y pronto ocupará su espacio hasta matarlas.

Las condiciones de esterilización en la preparación del medio se crean autoclavando el medio y los frascos a utilizarse por 15 minutos a 15 atm. Esta temperatura y presión son suficientes para matar todas las esporas de bacterias y hongos presentes en el medio.

Las semillas deben ser esterilizadas y transferidas a los frascos sin introducir hongos o bacterias externos. Generalmente, este proceso se realiza sembrando desde la superficie desinfectada de cápsulas verdes, o desinfectando semillas maduras con hipoclorito de sodio o calcio, o peróxido de hidrógeno. Además de asegurarse que todos los instrumentos utilizados en la transferencia estén desinfectados. Con cierto cuidado y práctica se puede crear y mantener condiciones de esterilización desde la germinación hasta el transplante de las semillas.

En el programa de germinación para El Pahuma, la esterilización consiste en vaciar el medio y sembrar las semillas utilizando una cámara de flujo laminar. Otras técnicas para mantener estas condiciones de esterilización son posibles (Thompson 1980), sin embargo son técnicamente más complicadas y no deben ser desarrolladas en condiciones húmedas y sin limpieza adecuada.

- **Uso de la cámara de flujo laminar**

Se debe prestar atención a ciertas reglas básicas al usar la cámara de flujo laminar:

1. Siempre se la debe desinfectar por completo usando alcohol de 70-90% de concentración (de preferencia etanol, tener mucho cuidado si se utiliza alcohol antiséptico que contiene también metanol. El metanol es tóxico y puede causar ceguera si es ingerido). Use un roceador y limpie todas las superficies de la

cámara con un algodón empapado de alcohol (incluyendo las paredes y el techo). Se debe desinfectar tanto antes como después de utilizar la cámara. Tenga cuidado de no inhalar cuando se rocee el etanol para utilizar la cámara.

2. Todo lo que ingresará en la cámara debe estar esterilizado. Utilice guantes y desinféctelos completamente antes de usarlos, roceándo alcohol y guardándolos en la cámara hasta que el alcohol se haya secado. Con práctica, es posible en lugar de usar guantes, lavarse las manos y fregarse las uñas usando un jabón antibacterial, secarse y esterilizar con alcohol, sin embargo en caso de que existieran problemas con contaminación bacterial se debe volver a utilizar los guantes. Use un mandil de laboratorio y lávelo constantemente.

Asegúrese que los frascos de vidrio estén limpios. Los frascos de vidrio pueden ser roceados con alcohol al introducirlos en la cámara, pero con precaución. Cualquier nota escrita con marcador sobre el vidrio será borrada por el etanol. Si los frascos están limpios, rocearlos con etanol no será necesario. Los instrumentos pueden ser autoclavados antes de su uso, envolviéndolos previamente en papel de aluminio o papel de empaque café sellado con cinta adhesiva. Una vez en la cámara, la esterilización es asegurada sumergiéndola en etanol al 100% y encendiéndola tres veces antes de usarla. La mejor manera de conservar el etanol es en frascos grandes de vidrio para permitir la máxima exposición de los instrumentos al etanol. Después de flamear los instrumentos éstos deben ser ubicados rápidamente sobre un frasco de vidrio esterilizado para continuar con el flameado. Déjelos enfriar antes de su uso.

3. Recuerde que cualquier espora de bacteria u hongo dentro de la cámara flotará hacia el interior y en dirección a su persona. Nunca ponga las manos, mangas u otro objeto sobre o en dirección de algo desinfectado (como el medio). Mantenga movimientos leves y evite crear turbulencia de aire que pueda ocasionar contaminación. No hable, tosa o esturnede dentro de la cámara. Trabaje en lo posible por la parte de atrás de la cámara y minimice el tiempo de exposición de los medios cuando sea posible.

4. Mantenga las condiciones de esterilización mediante la limpieza regular de la cámara con alcohol, desinfecte nuevamente los instrumentos luego de su uso y lávese de nuevo las manos después de haber tenido contacto con cualquier objeto fuera de la cámara. De manera especial, no se toque el cabello o la cara con los guantes puestos.

- **Traspaso del Medio (verter en los frascos)**

Para verter el medio en los frascos o cajas petri esterilizadas, se debe usar la cámara de flujo laminar (vea el literal 1.2.3). Los frascos deben ser

jabonados y lavados completamente cuatro veces antes de usarlos, y desinfectados por 15 minutos a 15 p.s.i. en la autoclave. Si tiene frascos con tapa, recuerde de cerrarlas totalmente antes de meterlas en la autoclave. Si no se tiene tapas disponibles, se puede cubrir los frascos con un pedazo de papel de aluminio. También se puede usar papel de empaque café sellado con una cuerda, pero es más inadecuado. Se debe repetir la esterilización de los frascos que salgan de la autoclave con huecos en el papel aluminio o sin el papel aluminio.

1. Espere que el medio se enfríe lo suficiente para cogerle con las manos. Cuando el agar esté menos líquido y la botella o frasco no esté tan caliente, se puede verter el medio. Si se vierte el agar muy caliente se puede ocasionar una alta condensación.

2. Ponga en línea los frascos o cajas petri comenzando desde el fondo de la cámara de flujo laminar, aflojando las tapas de los frascos.

3. Saque las tapas de los frascos o cajas petri y vierte el agar moviendo de izquierda a derecha (si es diestro) para evitar que cualquier parte de la mano o del mandil de laboratorio roce con un frasco o caja abierta.

4. Deje que se asiente el medio y ponga de nuevo las tapas. Se puede tapar los frascos inmediatamente luego de que se ha vertido el medio, pero se puede provocar condensación. El agua sobrante en los frascos puede o no ser útil dependiendo de la madurez de las semillas.

La preparación completa del medio desde la mezcla de los ingredientes hasta el asentamiento del medio vertido tiene un tiempo estimado de 4 horas de duración. Si se ha preparado 2 litros de medio se puede utilizar una estufa para mantener la una botella caliente hasta terminar de utilizar la otra. La estufa caliente debe ser usada solamente por lapzos cortos de tiempo (emergencias), ya que en caso de períodos más prolongados (como una media hora) se provocará la precipitación del carbón activado.

SIEMBRA DE LAS SEMILLAS

- **Colección y Almacenamiento de las Semillas**

Las semillas pueden ser colectadas a partir de cápsulas verdes o cápsulas maduras.

Una cápsula verde que está madurando, y está lista para ser sembrada, se encuentra llena de semillas y no se deforma cuando se la aprieta con las pinzas, "queda intacta".

Las cápsulas pueden ser almacenadas por algunas semanas si se las envuelve en papel de cocina y si se las coloca en un lugar del refrigerador con bastante aireación (como el compartimiento para el queso). No se debe almacenar las semillas en fundas plásticas ya que las cápsulas sudarán y se podrirán.

Si es posible, es mejor colectar cápsulas que han estado expuestas a un día seco. Es aconsejable usar semillas frescas o secadas en una solución saturada de hexahidrato de calcio (Seaton & Pitchard, 19xx). Si este compuesto no está a la disposición, se las puede secar con clorito de calcio, sílica gel (más áspero que el clorito de calcio y solamente recomendado para usarlo a corto plazo) o simplemente dejarlas secar a la temperatura ambiente en una habitación (sólo en climas secos). Una vez que las semillas estén secas, se las puede almacenar por muchos meses en frascos cerrados dentro de un refrigerador (4-5°C). De nuevo, las semillas nunca deben ser almacenadas o transportadas en fundas plásticas o recipientes con aire encerrado.

El tiempo desde el florecimiento hasta la maduración de las semillas varía significativamente de acuerdo a la especie y el lugar. Por ejemplo, las semillas de *Epidendrum* o *Masdevallia* requieren aproximadamente de 3.5 meses para madurar mientras que las semillas de *Odontoglossum* requieren alrededor de 18 meses (Mónica de Navarro, conversación personal). Las estimaciones convencionales no toman en cuenta las diferencias climáticas; de hecho una cápsula que crece en un recipiente de vidrio caliente madurará mucho más rápido que una creciendo en el bosque nublado.

Todas las plantas colectadas en la Reserva Orquideológica El Pahuma deben ser marcadas con una cinta adhesiva y registradas con un código, y recuerde incluir este número en los detalles de la siembra.

- **Siembra de las Semillas**
  - **Cápsulas verdes vs. semillas secas**

Se puede sembrar semillas a partir de cápsulas verdes o a partir de semillas secas. A continuación se describen las ventajas y desventajas de ambos métodos:

1. Siembra a partir de cápsulas verdes. El interior de las cápsulas de orquídeas se mantiene estéril si las cápsulas están intactas. Entonces, si se esteriliza la parte exterior de las mismas, donde hongos y bacterias pueden desarrollarse, y se abre las cápsulas bajo condiciones de esterilización las semillas podrán mantenerse desinfectadas. La ventaja de este método es que no se requiere de la esterilización de las semillas, lo que podría provocar su deterioro. Además, algunas semillas tomadas de cápsulas casi maduras podrían germinar más rápido que las provenientes de cápsulas maduras a causa de los mecanismos de dormancia. La desventaja de este método es que al abrir la cápsula todas las semillas en ella deben ser utilizadas o eliminadas (algunas semillas maduras podrían secarse y ser almacenadas). También se debe considerar que las semillas sembradas a partir de cápsulas que no han madurado lo suficiente podrían germinar lentamente o simplemente no germinar.

2. Siembra a partir de semillas secas. Una vez que la cápsula es abierta, las semillas dejan de ser estériles y requieren de un proceso de esterilización. Comúnmente, se utiliza una solución de hipoclorito (cloro) de sodio, hipoclorito de calcio o peróxido de hidrógeno. Las semillas se agitan dentro de la solución que además contiene una gota de detergente para “humedecerlas”, luego se las enjuaga con agua destilada y se las siembra en el medio preparado. La ventaja de este método es que las semillas pueden ser colectadas, secadas al aire, almacenadas por varios meses en el refrigerador y utilizadas cuando sea necesario.

Se debe considerar que lo que se siembra está determinado por la disposición de cualquiera de las dos formas de encontrar las semillas de acuerdo a la época en que se colectan.

- **Siembra a partir de cápsulas verdes**

El método general para sembrar semillas a partir de cápsulas verdes es el siguiente:

1. Con la ayuda de un bisturí, remueva cuidadosamente la flor muerta de la cápsula.

2. Utilice un cepillo de dientes suave para fregar suavemente la cápsula con la

solución jabonosa.

3. Enjuage la cápsula en agua.

4. Introduzca la cápsula por 10 minutos aproximadamente en una solución de hipoclorito de sodio al 1% a la que se ha añadido una gota de detergente (tome en cuenta que el *cloro* común es hipoclorito de sodio al 5% por lo tanto hay que diluir lo necesario).

5. Transfiera la cápsula sumergida en la solución de cloro a la cámara de flujo laminar.

6. Saque la cápsula de la solución de cloro usando unas pinzas y tomándola preferiblemente de lo que queda del peciolo. Luego sumérjala en alcohol al 100% y pásela rápidamente por el fuego (flamear). Deje que el alcohol se queme completamente y que la cápsula y las pinzas se enfríen. Repita el proceso dos veces para las cápsulas grandes. Para el caso de las cápsulas pequeñas y frágiles decida Usted con discreción el tiempo de pasarlas por la llama (tal vez sólo una vez). Si no es posible sostenerlas del peciolo, cambie la posición de las pinzas antes de flamearlas nuevamente.

7. Transfiera la cápsula a una superficie desinfectada (como una caja petri esterilizada). Corte longitudinalmente la cápsula en la mitad con la ayuda de un bisturí desinfectado. Utilice una hoja de bisturí nueva para cada cápsula para prevenir la propagación de virus.

8. Levante la una mitad de la cápsula con las pinzas y golpéela ligeramente sobre el medio para discernir las semillas.

9. Repetir este paso hasta que todas las semillas faltantes se utilicen. Las semillas menos maduras se pueden extraer de la cápsula con las pinzas.

10.Normalmente se añaden unas gotas de agua en cada frasco de modo que ciertos grupos de semillas se separen y se distribuyan sobre el agar.

- **Siembra a partir de cápsulas dehiscentes (abiertas con semillas secas)**

  Existen diferentes métodos para la siembra a partir de semillas secas. Todos ellos se basan en la esterilización de las semillas y el lavado en agua destilada antes de sembrarlas, pero las técnicas varían. El tiempo de esterilización también varía dependiendo de la especie, del tiempo de maduración luego que la semilla es colectada, de las condiciones climáticas a momento de la colección y de los métodos de secado y almacenamiento.

Por ello, un rango de tiempos de esterilización es recomendado para las nuevas semillas.

El programa de conservación en El Pahuma usa principalmente dos técnicas para sembrar semillas maduras: el método de la jeringuilla y el método del paquete (o funda de papel). Es posible usar otras técnicas, como el método de filtración usando el embudo de Buchner, pero no están incluidas en este manual.

Tanto para el método de la jeringuilla como para el método del paquete es aconsejable esterilizar los instrumentos y el agua necesarios el día anterior, ya que el agua demora bastante en enfriarse luego del autoclavado.

En general, la técnica de la jeringuilla es usada para la mayoría de las semillas mientras que la técnica del paquete es utilizada para semillas más raras y pequeñas.

- **Método de la Jeringuilla**

1. Tome una jeringuilla de 5 ml, tape la punta de la jeringuilla con un trozo de algodón envuelto en un pedazo de tela de media nylon (vea el diagrama), inserte el émbolo nuevamente y autoclave. Al mismo tiempo, autoclave una cierta cantidad de agua destilada (en frascos o botellas) y las pinzas.

2. Saque el émbolo de la jeringuilla y vierta una pequeña cantidad de semillas en la jeringa. (Una gran cantidad de semillas formará una masa en forma de pasta si se usa la técnica 5b para la siembra, haciendo difícil la siembra apropiada). Inserte de nuevo el émbolo.

3. Absorber con la jeringuilla 4 ml de la solución de cloro al 1% (a la que se le añadió una gota de detergente). Agite la jeringa por 5 minutos (u otro tiempo de esterilización), asegúrese de que las semillas se mojen completamente en la solución y que no queden atrapadas en burbujas de aire. Expulse esta solución y absorba de nuevo otra porción de solución fresca. Agite por otros 5 minutos y vuelva a expulsarla.

4. Lave las semillas 3-4 veces absorbiendo agua destilada y esterilizada en la jeringuilla, agitando por un momento y luego expulsando el líquido.

5. Siembre las semillas ya sea a) esterilizando el cuello de la jeringuilla, vertiendo las semillas en el medio y eliminando el exceso de agua o b) expulsando todo el exceso de agua, sacando el algodón con unas pinzas y colocando las semillas sobre el medio.

- **Método del Paquete (o funda de papel)**

1. Elabore un paquete a partir de un pedazo de papel (vea el diagrama).

2. Esparza una pequeña cantidad de semillas dentro de los paquetes. Nuevamente, cantidades grandes de semillas provocará que se junten e impidan la penetración del cloro.

3. Doble y selle los paquetes usando grapas. Sumérjalos en agua destilada por 5-10 minutos, apretando suavemente para dispersar cualquier burbuja de aire.

4. Con la ayuda de pinzas, transfiera los paquetes a la solución de cloro al 1% y que además contiene una gota de detergente. Déjeles en la solución por 10 minutos (u otro tiempo de esterilización), agitándoles continuamente.

5. Transfiera el paquete más el cloro a la cámara de flujo laminar. Usando pinzas traspase el paquete a agua destilada (en un frasco). Agite. Repite este

procedimiento 3-4 veces para enjuagar las semillas.

6. Exprima suavemente los paquetes para eliminar el exceso de agua y transfiéralos a una superficie esterilizada. Corte y abra el paquete usando tijeras desinfectadas y siembre las semillas en el medio.

Normalmente, al emplear esta técnica se ponen los paquetes en un recipiente que contenga cloro y éste sobre una placa magnética. De acuerdo con la teoría, las grapas actuarán como campos magnéticos y agitarán los paquetes automáticamente. Esto nunca ha funcionado en mi experiencia personal. Tan sólo agitando los paquetes frecuentemente se

obtienen los mismos resultados, y al sumergir al mismo tiempo varios paquetes en cloro se puede acelerar el proceso de siembra.

Desarrollo reproductivo; envejecimiento

Fisiología de la germinación; reproducción; bases fisioecológicas de la bioproducción; post cosecha.

El formato de crecimiento, desarrollo, morfogénesis. Concepto de crecimiento y desarrollo, características del crecimiento y desarrollo, tipos de meristemas, bases celulares del crecimiento, aspectos cuantitativos del crecimiento, análisis del crecimiento. Control de los cambios morfogénicos, polaridad, diferenciación celular, histogénesis, organogénesis, regeneración, fotomorfogénesis, fitocromo, fototropismo, síntesis de clorofila.

Reguladores del crecimiento: Auxinas, Giberelinas, Citoquininas, Ácido abscísico, etileno, Brassino esteroides, Jasmonatos, fitoalexinas, retardantes, otros.

Aplicaciones agronómicas de los reguladores del crecimiento: enraizamiento, injertos, cuajado de frutos, control de la abscisión, raleo de flores y frutos, modificación de la expresión floral, retardo de la brotación y floración, modificación de la modalidad de crecimiento, retardo del envejecimiento, resistencia a factores adversos, maduración de frutos, herbicidas.

REGULADORES DE CRECIMIENTOS

CLASIFICACIÓN, ESTRUCTURA QUÍMICA, EFECTOS FISIOLÓGICOS DE LOS PRINCIPALES REGULADORES DEL CRECIMIENTO

INTRODUCCIÓN

Se entiende por hormonas vegetales aquellas substancias que son sintetizadas en un determinado lugar de la planta y se translocan a otro, donde actúan a muy bajas concentraciones, regulando el crecimiento, desarrollo o metabolismo del vegetal. El término “substancias reguladoras del crecimiento” es más general y abarca a las substancias tanto de origen natural como sintetizado en laboratorio que determinan respuestas a nivel de crecimiento, metabolismo o desarrollo en la planta.

DEFINICIONES:

REGULADORES DEL CRECIMIENTO

Se entiende por hormonas vegetales aquellas substancias que son sintetizadas en un determinado lugar de la planta y se translocan a otro, donde actúan a muy bajas concentraciones, regulando el crecimiento, desarrollo ó metabolismo del vegetal. El término “substancias reguladoras del crecimiento” es más general y abarca a las substancias tanto de origen natural como sintetizadas en laboratorio que determinan respuestas a nivel de crecimiento, metabolismo ó desarrollo en la planta.

REGULADORES DEL CRECIMIENTO

FITOHORMONAS Y HORMONAS VEGETALES

Las fitohormonas, también llamadas hormonas vegetales, son sustancias producidas por células vegetales en sitios estratégicos de la planta y estas hormonas vegetales son capaces de regular de manera predominante los fenómenos fisiológicos de las plantas.[1] Las fitohormonas se producen en pequeñas cantidades en tejidos vegetales, a diferencia de las hormonas animales, sintetizadas en glándulas. Pueden actuar en el propio tejido donde se generan o bien a largas distancias, mediante transporte a través de los vasos xilemáticos y floemáticos.

AUXINA

Las auxinas son un grupo de fitohormonas que funcionan como reguladoras del crecimiento vegetal. Esencialmente provocan la elongación de las células. Se sintetizan en las regiones meristemáticas del ápice de los tallos y se desplazan desde allí hacia otras zonas de la planta, principalmente hacia la base, estableciéndose así un gradiente de concentración. Este movimiento se realiza a través del parénquima que rodea a los haces vasculares.

La síntesis de auxinas se ha identificado en diversos organismos como plantas superiores, hongos, bacterias y algas, y casi siempre están relacionadas con etapas de intenso crecimiento.

Son las primeras hormonas que se describieron. Su estructura es un derivado del fenol o el indol, y tienen anillos aromáticos con dobles enlaces conjugados. Todas son ácidos. Se descubrieron a partir del efecto de curvatura de los tallos al cortar su parte apical. No se sabe el modo de acción pero está relacionado directamente con su estructura, ya que si se modifica pierde su función. Las auxinas principales son:

Ácido indolacético: es con la que más se ha experimentado.

Ácido 4-cloroindolacético

Ácido indolbutílico: actúa en el enraizamiento.

Ácido fenilacético

Efectos

Los efectos de las auxinas son:

Crecimiento: estimulan la elongación celular en tallos y coleoptilos (tallos jóvenes), incrementan la extensibilidad de la pared celular y estimulan la diferenciación del xilema y el floema.
Tropismos: responsables del fototropismo y gravotropismo.
Dominancia apical: la yema apical del tallo (produce la mayoría de auxinas) inhibe el crecimiento de yemas axilares cercanas.
Abscisión de órganos (hojas, flores y frutos): posee un control genético, y las auxinas retrasan la caída, aunque el etileno la induce.
Rizogénesis: estimulan la formación de raíces laterales o adventicias. Inhiben la elongación de la raíz principal.
Las aplicaciones agrícolas de las auxinas son la reproducción, la formación de frutos, floración, partenocarpia (frutos sin semilla), aparición de flores femeninas y creación de herbicidas.

PRECURSORES AUXÍMICOS

Las auxinas producidas en los tejidos vegetativos pueden ejercer su efecto en ese sitio, pero también se pueden translocar a otros sitios mediante un flujo hacia “abajo” y allá también ejercer su efecto. El transporte de las auxinas producidas en las raíces parece tener un flujo opuesto al de la parte vegetativa, mostrando ser hacia “arriba”. En ambos casos se reconoce que el problema es el tejido vascular por donde ocurre la translocación.
Las auxinas aplicadas a los cultivos no tienen mucha movilidad (excepto el 2,4-D), lo cual se debe a que inmediatamente después de entrar al tejido se “unen” a proteínas y pierden capacidad de movimiento.

SUSTANCIAS DE TIPO AUXIMAS

Otro fenómeno gobernado por las auxinas es la dominancia apical o inhibición del desarrollo de las yemas laterales por la yema apical. Este hecho parece estar producido por el transporte descendente de auxina. La caída de las hojas y frutos, así como la iniciación de la raíz, también parece ser gobernada por las auxinas. En el primer caso se ha observado que demora su desprendimiento, mientras que en el segundo estimulan la aparición de raíces, como es el caso de las raíces adventicias. Como vemos el abanico de procesos

ANTIAUXINAS

Compuesto que presenta analogía estructural con las auxinas, pero que no provoca sus efectos fisiológicos. Las antiauxinas se utilizan como inhibidores de la acción auxínica.

GIBERELINAS

Son hormonas que proceden de una estructura química, no de una función concreta. Su estructura química deriva del ent-giberelano. Es un grupo de hormonas muy heterogéneo, existen muchas formas aunque pocas con función. Hay 130 distintas repartidas en distintos reinos y especies, a veces sirven como criterio taxonómico.
La estructura química común está formada por un esqueleto carbonado de 20 carbonos (a veces 19) con 4 anillos de ent-giberelano. Son diterpenos, metabolitos secundarios. En ocasiones existe una modificación en forma de enlace entre los dos últimos carbonos que provoca que el esqueleto quede formado por 19 carbonos y 5 anillos. Las hormonas con esta modificación son las más activas y se piensa que las de 20 C se modifican antes de actuar. Poseen grupos carboxilos que pueden cambiar en posición y número, aunque el carboxilo en posición 7 aparece en todas las activas. También poseen grupos hidroxilos cuyas posiciones relevantes son la 2, la 3 y la13. En la 2 producen la pérdida irreversible de la actividad, y la 3 confiere actividad biológica. Todas son ácidos, y se denominan GAX, siendo x un número del 1 al 130 en función del orden de descubrimiento.

Efectos

Los efectos de las giberelinas son:

Estimulan el crecimiento de los tallos (elongación) e hipocótilos.

Tienen un papel mayor que las auxinas en plantas con crecimiento de entrenudos.

En la reproducción estimulan la floración, sobre todo en aquellas plantas con floración por factores ambientales o floración del día largo como las coníferas. No son universales, en algunas especies puede inhibir la floración (angiospermas leñosas y frutales). Producen partenocarpia (reproducción sin fecundación donde el fruto se genera sin semillas). Tienden a producir plantas masculinas en especies dioicas. Provocan la reversión a fases juveniles de la planta.
Pueden suplir los fotoperíodos y los termoperíodos necesarios para el crecimiento.
La germinación es su principal efecto. Casi todas las semillas germinan inducidas por GA. Posibilitan la movilización de reservasen la semilla.
Sustituyen requisitos ambientales.

CITOCININAS

Son un grupo más reducido de hormonas que deben su nombre a su función (citoquinesis). En conjunto con las auxinas estimulan la división celular. Derivan de adeninas, y las más frecuentes son la quinetina y benciladenina (sintéticas) y la zeatina (natural). La zeatina posee un doble enlace en el centro de la cadena y tiene isómeros cis y trans que parecen ser formas naturales. La zeatina puede estar en la base siguiente al 3’ del anticodón del ARNt.

Efectos

Los efectos que producen son:
Crecimiento: en conjunto con las auxinas estimulan la proliferación de células meristemáticas, y también estimulan la expansión de los cotiledones tras el primer haz de luz que reciben.
Dominancia apical: estimulan el crecimiento de yemas laterales inhibiendo la apical (contrario a las auxinas, por lo que deben estar en equilibrio).
Diferenciación y morfogénesis: provocan cambios en la morfología según el tipo de crecimiento. Junto a las auxinas estimulan la formación de raíces y tallos.
Senescencia: son anti-senescentes.

ETILENO

Es la molécula C2H4.Su peso molecular es 28, es un hidrocarburo insaturado liposoluble (capaz de transpasar la membrana), y es un gas volátil a temperatura ambiente.

Efectos

Sus efectos fisiológicos son:
En cuanto al crecimiento:
Interviene en el desarrollo del síndrome de la triple respuesta., donde se provocan 3 alteraciones anormales: el tallo se curva perdiendo el hábito geotrópico normal, se inhibe el crecimiento en longitud de tallos y raíces y los tallos se engrosan (el etileno aumenta el grosor de las células parenquimáticas).
Epinastia foliar: en la zona superior de los peciolos se produce una estimulación temporal del crecimiento. El peciolo queda débil y las hojas no pueden orientarse quedando ineficaces.
Formación del “gancho” en plantas dicotiledóneas.
Estimula la elongación en tallos de plantas aromáticas, ya que éstas necesitan tener hojas fuera del agua rápidamente.
El etileno es una hormona de la abscisión casi universal. La abscisión está controlada por la planta de forma predeterminada. En el peciolo está la zona de abscisión, que con acción de enzimas se rompen las células provocando la caída de las estructuras. Los frutos pueden caer por otro fenómeno diferente a la abscisión.
Acelera la senescencia en tejidos vegetales. Es el responsable de la maduración de frutos climatéricos (tomate, manzanas, aguacate... cítricos no) y de otros tejidos como las hojas, tallos y flores. En los tomates transgénicos se inhibe la síntesis de etileno.
Estimula la germinación de semillas.
Es una hormona asociada a todas las situaciones de estrés de la planta (temperaturas extremas, heridas, patógenos...).
Interviene en la formación de parénquima, formando un tejido con huecos para favorecer la llegada de oxígeno a las raíces. Los huecos se obtienen mediante la lisis de células. También puede generarse un parénquima muy compacto para limitar el acceso de oxígeno.

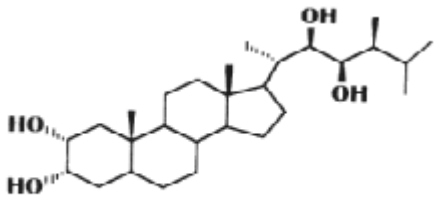
En cuanto a las aplicaciones agrícolas destacan la inducción de la floración en bromeliáceas (ya que en otros grupos induce la abscisión), la maduración controlada y el desverdecido (por ejemplo los cítricos pierden el color verde pero el fruto sigue estando inmaduro).

ÁCIDO ABSCÍCICOS

Históricamente se ha considerado como un inhibidor. Se trata de una molécula terpénica de 15 carbonos (sesquiterpeno) similar a los carotenoides pero con particularidades:
Es un ácido, por lo que posee un grupo COOH en un extremo.
Tiene una cadena con 2 dobles enlaces con sustituyentes distintos, normalmente el del carbono 2 es cis y el del carbono 4 es trans.
El anillo del primer carbono posee los 4 sustituyentes distintos, por lo que es asimétrico y tiene isomería óptica S/R.

Efectos

Estas hormonas proceden de la abscisión de órganos vegetales, pero no es la causante de éste en el 90% de los casos. Se trata de una hormona anti-estrés. Actúa contra el estrés hídrico provocando el cierre de estomas. Contrarresta el efecto de la auxina, pero no inhibe el crecimiento en sí. También provoca el letargo de las yemas (en ese sentido sí es anti-crecimiento). Es esencial para la biogénesis (formación de embriones viables). Evita la germinación prematura y por eso bloquea las giberelinas.

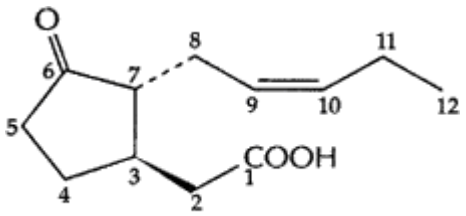


Estructura de la 6-desoxocastasterona (1)

BRASINO ESTEROIDALES

Son un grupo de hormonas esteroideas polihidroxiladas que juegan un papel importante en fenómenos de desarrollo de las plantas, como son: división y alargamiento celular de tallos y raíces, fotomorfogénesis, desarrollo reproductivo, envejecimiento foliar, respuestas al estrés y germinación.
Los brasinoesteroides se encuentran presentes en las plantas a muy bajas concentraciones, sin embargo tienen un fuerte efecto como promotores del crecimiento, estimulando tanto la división como el alargamiento celular. Estos actúan conjuntamente con otras hormonas vegetales en la regulación del crecimiento y la diferenciación. Una planta mutante de Arabidopsis es enana, ya que no sintetiza brasinoesteroide; sin embargo al aplicarle brasinoesteroide artificialmente, la planta se alarga y empieza a crecer normalmente, indicando que este es esencial para el alargamiento celular en plantas normales.

BR juega un papel importante en el desarrollo celular, promoviendo la diferenciación del xilema y suprimiendo la del floema. Promueve el desarrollo del tubo polínico desde el estigma y a través del estilo hasta el saco embrionario. Asi mismo, promueve la germinación de semillas de tabaco, independientemente del ácido giberélico.



(-) Ácido Jasmónico

JASMONATOS

La defensa de las plantas contra los herbívoros surge como una respuesta al daño ocasionado por insectos. Los insectos que se alimentan de las hojas de tomate dañan las células, conduciendo a la formación de una hormona polipeptídica la sistemina, lo que dispara la formación de otra hormona el ácido jasmónico como producto de la degradación de ácido linolenico, que es un ácido graso constituyente de la membrana celular. El ácido jasmónico entra en el núcleo de la célula, donde activa genes que programan la síntesis de un inhibidor de proteasas, lo que ocasiona que el insecto no pueda digerir las proteínas, retardando su crecimiento y provocando su muerte.
El ácido jasmónico se sintetiza a partir del ácido linolenico mediante la acción de enzimas que se encuentran en dos organelos celulares, los cloroplastos y los peroxisomas. El AJ activa la defensa de las plantas contra insectos y muchos hongos patógenos. Así mismo, regula otros aspectos del crecimiento de las plantas como son: el desarrollo de las anteras y el polen. Promueve la senescencia y abscisión de hojas, inhibe la germinación de semillas y el alargamiento de las raíces.

INHIBIDORES

Adsorción de agua e hinchamiento de materiales coloidales debido a la adsorción de moléculas de agua a las superficies internas de los materiales. Es el primer proceso que debe ocurrir en una semilla antes de la germinación.Mecanismo de control en el cual un incremento en la concentración de alguna molécula inhibe la síntesis posterior de dicha molécula.

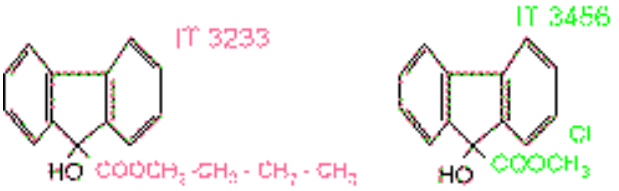
RETARDANTE

Compuestos químicos que retrasan la activación del meristema subapical responsable de la elongación de los tallos, no afecta de igual manera al meristema apical. Son principalmente derivados de cuatro grupos: Carbamatos (AMO 1618), derivados del ácido fosfónico (Fosofon D), análogos de la colina (CCC), ácidos succinamicos o maleamicos (SADH ó Alar).

MECANISMO DE ACCION:

MORFACTINA

Son sintéticas, derivan de un anillo de fluoreno con distintas sustituciones. Son inhibitorias específicas y actúan en un amplio rango de concentraciones, mucho más amplio que el del resto de los reguladores conocidos.



Mecanismo de acción:

Inhibitorias de manera específica

Inhiben el transporte del AIA, produciendo anormalidades en el crecimiento ya que rompen la dominancia apical y alterando los tropismos.

Aplicaciones en la Agricultura:

Inhiben la germinación de semillas.

Antagonizan con las giberelinas impidiendo la elongación del escapo floral en las plantas en roseta

Estimulas abscisión de flores y frutos

Herbicidas no toxicas, son altamente selectivas y no tienen perduración en el suelo

Promueve floración en plantas de días cortos

FITOALEXINAS

Las **fitoalexinas** son compuestos antimicrobianos que se acumulan en algunas plantas en altas concentraciones, después de infecciones bacterianas o fúngicas y ayudan a limitar la dispersión del patógeno.

Tienen varias características interesantes:

- Se sintetizan muy rápido, en pocas horas después del ataque microbiano.
- Su formación está restringida a una zona local alrededor del sitio de infección.
- Son tóxicas a un espectro amplio de hongos y bacterias patógenas en plantas.

Frecuentemente más de una fitoalexina es sintetizada durante una interacción con el patógeno, en tales casos las fitoalexinas son comúnmente relacionadas biosintéticamente. En frijol se han descrito cerca de 16 tipos diferentes, las más conocidas son faseolina, faseolidina, faseolinisoflavona y kievitona. En general las fitoalexinas no son potentes antibióticos y son de baja especificidad, muchas son biocidas y otras tienen efectos bioestáticos.

INHIBIDORES NATURALES

Inhibidores: actúan sobre las enzimas en forma directa, los fenoles actúan sobre la AIA oxidasa y por consecuencia en la concentración de AIA, las cumarinas actúan sobre la oxidación del AIA y los flavonoides tambíen sobre la AIA oxidasa y la producción de ATP en las mitocondrias

APLICACIONES AGRONÓMICAS DE LOS REGULADORES DE CRECIMIENTOS

MÉTODO DE TRATAMIENTO

LENTO

Este tiempo de espera se convierte en la variable influyente principal de todo el proceso, de manera que “a menos tiempo para generar raíces, más fácil se logra el éxito”.
Aunque muchos de los factores mencionados en el punto “Selección de las estacas” son influyentes en el tiempo de espera, el principal es, sin duda, la naturaleza más o menos recalcitrante del árbol a reproducir.

RÁPIDO

En general, más tarde o más temprano todas las estacas generarán raíces, el problema es que algunas pueden demorar hasta más de 7 meses en hacerlo, por lo que el reto principal al enraizar una estaca, es mantenerla viva por sí sola, sin raíces, y generalmente sin follaje, que es el generador de alimentos, durante ese tiempo de espera.

SUSTRATO ENRAIZANTE

Las hormonas de enraizamiento, es un producto químico que se utiliza, como bien se puede deducir, para favorecer el enraizamiento, tanto para plantones como para esquejes. Muy utilizado en la generación de frutales.
Las hormonas de enraizamiento o enraizantes las encontramos en el mercado en dos formatos (polvo o líquido), con o sin fungicida, etc..

NEBULIZACIÓN

Los sistemas de nebulización no sólo son herramientas útiles para el riego uniforme de las plantas, principalmente en espacios cerrados como los invernaderos, sino que además contribuyen a crear las condiciones de temperatura y limpieza del aire adecuadas para el crecimiento de los vegetales.

PRENDIMIENTOS DE INJERTOS

El prendimiento es el proceso mediante el cual el injerto es incorporado al lecho receptor y su éxito depende básicamente de la rapidez con que se restituya la irrigación de este tejido parásito isquémico. Este proceso se puede aplicar a cualquier tipo de injerto.
Tiene en 3 fases:

Inhibición plasmática:

- Normalmente dura entre 24 y 48 horas.
- Se forma una capa de fibrina entre el injerto y la zona receptora que mantiene la adherencia.
- El injerto absorbe nutrientes y O2 que difunden desde el lecho dador.

Inoculación:

- Los capilares de la zona dadora y receptora se alinean: *kissing capillaries*.

Revascularización. Existen 3 teorías que tratan de explicar este fenómeno:

- Anastomosis entre vasos del injerto pre-existentes y los vasos del lecho dador.
- Nuevos vasos desde la zona dadora invaden el injerto.
- Combinación de vasos nuevos y viejos.

CUAJADO DE FRUTOS Y PARTENOCARPIA INDUCIDA, CRECIMIENTOS DE FRUTOS

Se denomina cuaje al proceso que marca la transición del ovario de la flor a fruto. Este proceso involuca la iniciación de un crecimiento rápido de los tejidos del ovario, como consecuencia de una activa división celular, que constituye la primera fase del crecimiento del fruto. Si el crecimiento no se inicia, o una vez iniciado cesa, el ovario se desprende y, por lo tanto, no cuaja.
Para que se produzca el cuaje son necesarios tres requisitos:

1. la existencia de yemas florales maduras y bien formadas;
2. temperaturas durante la antesis e inmediatamente después que aseguren una adecuada polinización y fecundación;

3. un aporte adecuado de fotoasimilados o fotosintatos, es decir, de los productos de la fotosíntesis, cuando el ovario inicie el desarrollo.

En caso de que alguno de estos requisitos no se cumpla se produce la caída o abscisión de flores o frutos no cuajados. Esta abscisión ocurre en todas las especies cultivadas, y no es uniforme en el tiempo. Suelen producirse tres oleadas de caídas de flores y/o frutos.

1. En el período comprendido entre pre-antesis y caída de pétalos suele detectarse una primera caída, principalmente de flores que no fueron fecundadas. Las causas de ausencia de fecundación pueden ser varias: flores que presentan anomalías ovulares, polen que no desarrolló completamente en la antera, fallas en la dehiscencia de la antera, flores no visitadas por abejas, estigma no receptivo, polen que falló en su germinación, tubo polínico defectuoso, óvulos que perdieron su fertilidad, fertilización simple o incompatibilidades genéticas.
2. Una segunda caída se produce tras el cuaje de los frutos que inician su desarrollo.
3. La tercera caída tiene lugar al final de la fase de división celular. En el Hemisferio Norte, la última caída se presenta en el mes de junio, por lo cual se la denomina «caída de junio» o *June drop*;[31] en el Hemisferio Sur suele producirse en diciembre, con variaciones según la especie, el clima y la latitud.

PERAL

- **Planta:** árbol piramidal, redondeado en su juventud, luego oval, que llega hasta 20 metros de altura y por término medio vive 65 años. Tronco alto, grueso, de corteza agrietada, gris, de la cual se destacan con frecuencia placas lenticulares. Las ramas se insertan formando ángulo agudo con el tronco (45º), de corteza lisa, primero verde y luego gris-violácea, con numerosas lenticelas. Cuando son jóvenes son espinosas, luego inermes y frágiles.

Sistema radicular: raíz profunda, con el eje central muy desarrollado, por lo tanto permite un buen anclaje y es resistente a la sequía.
Hojas: ovales, finamente dentadas o enteras, coriáceas, glabras o rara vez tomentosas, algo lustrosas por el haz, con pecíolo de igual longitud que la lámina o más corto; al principio son algo pelosas, pero terminan por hacerse lampiñas y tienen el margen crenado-serrado o casi entero.
Flores: tienen largos cabillos y forman corimbos umbeliformes en la terminación de las ramillas; son de buen tamaño, con ovario ínfero y de color blanco o blanco-rosado; el cáliz está formado por 5 sépalos lanceolados, estrechados en punta; los pétalos miden generalmente 12-15 mm y son obovados y libres.
Fruto: en pomo, estrechado en la base; ésta puede ser redondeada o atenuada y prolongada en el pedúnculo. Sépalos marcescentes en el ápice umbilicado. Con

cinco celdillas, cada una con 1-2 semillas de cubierta exterior lisa o algo mucilaginosa. La piel del fruto es más o menos lisa, verde, que pasa a parduzca o amarillenta al madurar. Pulpa dura, muy ácida o astringente primero, a la madurez blanda, con células esclerosas esparcidas.

DURAZNO

Los melocotones poseen un patrón de crecimiento que se describe como dos curvas sigmoideas sucesivas. Este tipo de patrón se caracteriza por dos etapas de rápido crecimiento separadas por una fase intermedia en la cual el crecimiento del fruto es muy escaso. Durante la primera etapa de rápido crecimiento (fase I o etapa de crecimiento exponencial), el ovario y su contenido crecen de forma exponencial, salvo el embrión y el endospermo, principalmente como resultado de la división celular. Este período, inmediatamente posterior a la floración, es crítico para el tamaño final del fruto. Cualquier estrés ambiental (calor, frío, deficiencias hídricas o de nutrientes) tiende a acortar esta fase y a afectar el tamaño final del fruto. La segunda etapa (fase II), que semeja una meseta, se caracteriza por el crecimiento del embrión y el endospermo, la esclerificación (“endurecimiento”) del endocarpio, y un escaso crecimiento de la pared del ovario. En esta etapa, el fruto incrementa su tamaño lentamente, pero el embrión crece rápidamente dentro del carozo en vías de esclerificación. En la tercera etapa (fase III) tiene lugar un crecimiento rápido del mesocarpo, que produce un rápido incremento del tamaño y el peso del fruto. Le sigue una cuarta etapa (fase IV) en que se produce la maduración del fruto

VID

Crecimiento: se observa la aparición de las distintas partes de la ramas y de los órganos que portan (entrenudo zarcillos, inflorescencia).
Maduración de la madera: se trata de una lignificaron, acompañada de una puesta en reserva del almidón. Esto le confiere al sarmiento buena resistencia al frío invernal, permitiendo una brotación normal en la primavera siguiente.
Caída de hojas: se observa luego de la vendimia y se produce por la migración del almidón hacía la madera. Desde entonces se considera que termina la vida activa de la Vid y pueden comenzar los trabajos de invierno (poda),

Ciclo reproductivo

Floración: se observa dos meses después del desborre, durando diez días en condiciones normales, que son días soleados y entre 18 a 25 grados centígrados. Cuando no se reúnen esas condiciones la fecundación es imperfecta. Se observa entonces una caída de flores la cual puede darse por bajas temperaturas, fuertes lluvias, exceso de vigor (el crecimiento de las ramas compite con la floración) y ataque parasitarios, dando como resultado un fenómeno denominado corrimiento (racimos con pocas bayas).
Cuajado: se denomina cuajado a la transformación de la flor en fruto, es de suma importancia definiéndose la cosecha futura. Los granos permanecen verdes por un tiempo más sin dejar de crecer, luego se produce un cambio de color denominado

envero llegando al color definitivo madurez. Luego se produce el enriquecimiento de azúcares y la baja progresiva de la cantidad de ácidos orgánicos contenidos en las bayas que conduce a una fase llamada maduración tecnológica.

OTRAS PLANTAS

Cuando el tubo polínico alcanza el saco embrionario a través del micropilo, su célula generativa se ha dividido en dos núcleos espermáticos haploides. Uno de ellos penetra en el saco embrionario y se fusiona con la ovocélula, también haploide. Esta fusión genera un zigoto, diploide, que se divide dando lugar al proembrión. Las células delanteras orientadas hacia el centro del saco embrionario se dividirán sucesivamente hasta formar el embrión. El resto del proembrión se divide formando un tejido llamado suspensor, encargado de acercar al embrión hacia el tejido nutritivo en formación o endospermo. El segundo núcleo espermático se fusiona con el núcleo secundario del saco embrionario, diploide, dando lugar a un núcleo endospérmico, triploide, que forma el endospermo. De los tegumentos se forma la testa o espisperma que rodea al resto de tejidos para formar la semilla. El endospermo resulta vital para el desarrollo del embrión una vez la semilla ha madurado e inicia la germinación. Aquel acumula almidón, durante el crecimiento, propiciado por el efecto sumidero que confiere el embrión a través de la síntesis de giberelinas. De ello se aprovechan el resto de los tejidos del fruto para acumular carbohidratos, reclamar agua y, así, crecer.

CONTROL DE LA ABSCICIÓN DE FLORES Y FRUTOS

Es la separación de una parte de un cuerpo cualquiera. Es un término usado habitualmente en botánica para el proceso por el cual una planta pierde una o más partes de su estructura, como pueden ser la hoja, un fruto, una flor o una semilla.

La abscisión de una parte de una planta se produce para desechar un órgano que ya no es necesario, como puede ser una hoja en otoño, o el perianto de la flor luego de la fertilización. La mayoría de plantas caducifolias dejan caer sus hojas por abscisión antes del invierno, mientras que las perennes lo hacen continuamente durante todo el año. Otra forma de abscisión es la caída de los frutos.

REDES DE FLORES Y FRUTOS

Durante el desarrollo floral, la simetría de la flor cambia. Esta simetría está determinada ya sea por la dominancia o la falta de dominancia del lado abaxial y adaxial de las flores. Se cree que hay dos gradientes que están influenciando y determinando ésta dominancia; el gradiente acropétalo (eje principal) y el gradiente basipétalo (Bráctea que subtiende a la flor). Cuando hay una mayor expresión del gradiente acropetalo y por ende menor del basipetalo el lado adaxial tendrá un desarrollo tardío y por lo tanto va a ver una dominancia del lado abaxial.

Cuando ocurra lo contrario, es decir una menor expresión del gradiente acropétalo y mayor en el gradiente basipétalo el lado abaxial tendrá una desarrollo tardío y por ende una dominacia del lado adaxial. Esta diferencia en la expresión de los dos gradientes junto con expresiones genéticas determinará que se desarrollen flores monosimétricas o cigomórficas, ya que éstas se caracterizan por tener un único plano de simetría el cual fue determinado por la dominancia del lado abaxial o abaxial. Por el contrario si el grado de expresión de ambos gradientes es igual, la simetría de la flor será radial o actinomórfica (igual dominancia de lado abaxial y adaxial).

MODIFICACIÓN DE LA EXPRESIÓN FLORAL

Se conoce poco acerca de la transición fisiológica del desarrollo que lleva a la producción de estructuras de reproducción sexual (flores), desde estructuras vegetativas producto de la división de meristema apical. Sin embargo, se sabe que el proceso de floración o de desarrollo de flores se divide en tres procesos:

1. inducción,
2. evocación y
3. desarrollo.

La inducción floral hace referencia a los eventos que le sirven como señal a una planta para alterar el desarrollo de los meristemas aéreos, empezando así la producción de flores. Con la inducción, los meristemas apicales se reorganizan para producir primordios o botones florales en vez de primordios de hojas. Se sabe que la inducción floral puede ser producto de cambios en la duración del día, que son interpretados por la planta como modificaciones en la cantidad de luz que recibe diariamente. En respuesta a esta señal, el meristema produce cambios metabólicos que catalizan la producción de flores en lugar de la de hojas u otras estructuras vegetativas.

La evocación floral comprende a los eventos que comprometen al meristema apical con la producción de flores. Se cree que este proceso se basa en una alteración de la tasa de respiración del meristema, al igual que cambios en la cantidad de RNA producido y a la tasa de síntesis de proteínas. En efecto, se conoce que estos fenómenos son consecuencia de cambios en la expresión genética del meristemo apical de tallo, pero los mecanismos moleculares de estos procesos todavía permanecen ocultos.

Una vez que la evocación floral se da, la producción de flores es irreversible y la planta se compromete con las rutas metabólicas del desarrollo de flores. En este punto se dice que el desarrollo floral está determinado y los primordios florales se generan en los meristemas apicales aéreos. Estos mismos continúan su desarrollo produciendo así estructuras florales maduras.

RETARDO DE LA BROTACION Y FLORACIÓN

Se pueden iniciar nuevos ápices de ramas o brotes ya sea:

1) Directamente del explantE.

2) Indirectamente del callo que se forma en la superficie cortada del explante.

Los dos factores más importantes que afectan la iniciación de brotes adventicios son:

1) La relación del explante
2) El régimen de hormonas que se suministran a las plantas.

Entre los tipos de explantes hay los siguientes; Porciones de hojas que se usan en plantas como Saintpaulia y rábanos picantes que de manera natural se regeneran de esta forma. Se utilizan explantes de puntas de tallos en varias especies como en orquídeas, y helechos en los cuales se desarrollan masas de tejidos de tipo callo y regeneran a un gran número de brotes, con el tiempo las plantas iniciadas de puntas de callos con el propósito inicial de brotes axilares, pueden revertir a formar alto porcentaje de brotes adventicios.
Cotiledones, hipocotilos y otras estructuras de plántulas han sido en particular útiles como material inicial para coníferas en las cuales se puede usar segmentos de cotiledones separados para regenerar nuevos brotes, en presencia de citoquininas,
Se han usado fascículos de agujas de jóvenes procedentes de árboles coníferos viejos para regenerar tallos. Los explantes obtenidos de tejidos vegetales que han sido rejuvenecidos a un estado juvenil han sido en particular responsivos.
Los discos de tejidos de tubérculos de papa, separado de la corteza justo en el interior o exterior del anillo vascular tienen capacidad para regenerar brotes adventicios, pero no así de aquellos procedentes de la medula.
La iniciación directa principia con células de parenquima que están situadas ya sea en la epidermis o justo abajo de la superficie del tallo; algunas de esas células se vuelve meristemoides las cuales aparentemente se originan de células individuales, sin embargo, la respuesta de los explantes depende de la concentración de hormonas

RESISTENCIA A FACTORES ABSCÍSICOS

El estrés hídrico es un factor importante en la calidad poscosecha de los frutos. Puesto que el ácido abscísico (ABA) es un regulador clave en la respuesta a la deshidratación, entender cómo se percibe esta hormona puede ayudar a identificar genes diana para mejorar la resistencia a la deshidratación en cultivos hortícolas. Para estudiar la implicación del sistema de percepción del ABA en la respuesta a la deshidratación de los frutos cítricos, hemos realizado un análisis transcripcional comparativo de los componentes del signalosoma de ABA (CsPYR/PYL/RCAR-PP2CA-SnRK2) entre frutos estresados de la naranja ‘Navelate’ (Citrus sinensis L. Osbeck) y su mutante específico de fruto y deficiente en ABA, denonimado ‘Pinalate’, que es más propenso a la deshidratación.

MADURACIÓN DE FRUTOS

La maduración de los frutos puede ser definida como la secuencia de cambios mor

fológicos, fisiológicos y bioquímicos que conducen a la formación de un fruto apto para el consumo humano.

- El fruto alcanza su tamaño potencial máximo
- Se reduce la velocidad de crecimiento
- Disminuye la concentración del inhibidor de la maduración
- Se agotan los promotores de las semillas maduras
- Se trata de un proceso programado genéticamente

HERBICIDAS

La presencia de la maleza en los cultivos ocasiona mermas en el rendimiento y calidad de los productos cosechados e incrementa los costos de producción. El manejo de maleza debe integrar prácticas para el control de la maleza existente y para prevenir la producción de nuevos propágulos, reducir la emergencia de maleza en los cultivos y maximizar la competencia del cultivo hacia la maleza. El manejo integrado de maleza hace énfasis en la conjunción de medidas para anticipar y manipular las poblaciones de maleza, en lugar de reaccionar con medidas emergentes de control cuando se presentan fuertes infestaciones (Dieleman y Mortensen, 1997).

La maleza puede ser controlada en forma mecánica, cultural, biológica o química. El control químico de la maleza se realiza por medio de la aplicación de herbicidas y es una de las principales herramientas en la agricultura moderna. Sin embargo, el uso de herbicidas requiere de conocimientos técnicos para la elección correcta y aplicación eficiente y oportuna de estos productos (Anderson, 1996).

Un herbicida es un producto químico que inhibe o interrumpe el crecimiento y desarrollo de una planta. Los herbicidas son usados extensivamente en la agricultura, industria y en zonas urbanas, debido a que si son utilizados adecuadamente proporcionan un control eficiente de maleza a un bajo costo, Peterson et al., 2001). No obstante, si no son aplicados correctamente los herbicidas pueden causar daños a las plantas cultivadas, al medio ambiente, e incluso a las personas que los aplican. En la agricultura, los herbicidas han sido una herramienta importante para el manejo de maleza por muchos años. Desde la década de los 1940´s los herbicidas han sido cada vez más sofisticados en el espectro de control de maleza, duración del período de control y selectividad a los cultivos. Aunque los herbicidas son aplicados extensivamente, son probablemente el componente menos entendido de un sistema de manejo integrado de maleza (Baumann *et al.*, 1998).

HERBICIDAS DE CONTACTO

De contacto, herbicidas que eliminan sólo las partes de la planta con las que

entran en contacto y tienen un transporte limitado dentro de la planta, por lo que se recomiendan para el control de maleza anual.

FENOLES SUSTITUIDAS

Son herbicidas ampliamente usados a nivel mundial. Desde un punto de vista histórico su importancia estriba en que el 2,4 D y el MCPA, destacados componentes de este grupo, fueron los primeros herbicidas orgánicos desarrollados. Actualmente, los herbicidas Fenóxidos de importancia económica son 2,4-D; MCPA; y 2,4-DB. Otros herbicidas de este grupo son el 2,4,5-T y 2,4,5-TP.

SALES CUATERNARIO DE DIPIRIDILO

Inhiben el proceso fotosintético interfiriendo en la reacción de Hill, en el flujo de electrones en el fotosistema I ó II.
Estos herbicidas no son metabolizados por las plantas superiores. En especies tolerantes resultan reducidos interviniendo el aparato fotosintético, la luz y el oxígeno forman un radical libre (OH) o el peróxido (P2O2) los cuales aparentemente son los agentes tóxicos (radicales libres), provocando un rompimiento de las membranas del cloroplasto. Son herbicidas de contacto aplicados al follaje debido a que son retenidos con fuerza por los coloides del suelo. Causan una rápida desecación del follaje, seguida de necrosis. Si estuviera a disposición del sistema radical, podría haber algún movimiento vía apoplasto, no obstante se absorben a constituyentes celulares del parénquima cortical. El Paraquat no inhibe el transporte de electrones en el FSII, sino que más bien, se los quita a la ferredoxina provocándole su reducción y la liberación de radicales libres, y por ende, la peroxidación de las membranas.
AMIDAS: Son inhibidores generales del crecimiento al afectar el metabolismo de los lípidos, la síntesis de proteínas y la formación de ceras de la cutícula.
En gramíneas se absorben por el coleóptilo y en hojas anchas por las raíces y el brote. Afectan el crecimiento principalmente de las raíces.
Cuando se aplican al suelo son absorbidos por el sistema radical y rápidamente transportados hacia las hojas, vía apoplasto (xilema). Cuando se aplican al follaje se comportan como herbicidas de contacto, al no poder movilizarse vía simplasto (floema), puede darse un significativo movimiento vía apoplasto funcionando como herbicida de contacto.

SUSTANCIAS TRASLADABLES

ORGÁNICAS

- **TIPO AUXÍMICO**

Las hormonas son sustancias químicas que afectan procesos fisiológicos que regulan el crecimiento y desarrollo de la planta. Pueden ser naturales o sintéticas.

a) Las hormonas naturales son producidas por la planta y están reguladas por procesos intrínsecos. Dentro de este grupo están las auxinas y el ejemplo mas común es el ácido indolacético (AIA).
b) Ciertos herbicidas actúan como hormonas sintéticas, ya que pueden ejercer todas las acciones que ejerce el AIA, pero no están sujetos a regulación intrínseca.

- **DERIVADO DE ÁCIDO BENZOICO**

Son derivados clorados del ácido benzoico. Sus propiedades como reguladores del crecimiento son similares a las de los fenoxi. El primer benzoico desarrollado fue el 2, 3, 6-TBA (ácido 2, 3, 6 diclorobenzoico). Luego se desarrollaron el dicamba y el cloramben.
El herbicida más importante de este grupo es el dicamba (2-metoxi-3,6 diclorobenzoico). El nombre comercial mas común es Banvel

- **DERIVADO DE ÁCIDO PICONÍLICO**
  Son derivados del ácido Picolínico. Cabe mencionar en este grupo al triclopyr, clorpiralid y Picloram. Este último es el más utilizado y el nombre comercial más común es Tordon.

Su toxicidad es baja. Se suele utilizar para control de malezas de hoja ancha en cereales y de malezas perennes o leñosas en potreros. En este último caso, las aplicaciones van dirigidas a la parte aérea, a la base del tronco o son inyectadas en los árboles: la formulación Picloram (17,6%) +Triclopyr (33.4%) (Togar) mejora el control de leñosas.

ÁCIDOS ALIFÁTICOS

Son compuestos orgánicos constituidos por carbono e hidrógeno cuyo carácter no es aromático.

- ✓ Herbicidas para hoja angosta.
- ✓ Pertenecen al grupo de ácidos alifáticos
- ✓ Son generalmente muy fuertes y destructivos

CARBAMATOS Y TRICARBAMATOS

Los tiocarbamatos son muy volátiles y requieren incorporación mecánica por lo que se aplican en presiembra. Las cloroacetamidas se utilizan tanto en presiembra como en preemergencia y requieren de lluvia o riego en los primeros 15 días después de su aplicación para que su acción sea óptima y su período de control se extienda hasta por 12 a 15 semanas. Los cultivos y las malas hierbas de semilla grande sobreviven a la acción de estos herbicidas debido a que sus brotes y raíces pueden crecer a través de la zona del suelo con alta concentración de herbicida.
Estos herbicidas se absorben por los brotes de los zacates y las raíces de las hojas anchas y se transportan por el xilema hacia los puntos de crecimiento. Su selectividad es fisiológica, al transformar las plantas tolerantes estos herbicidas a

compuesto no tóxicos, y posicional al colocar el herbicida fuera de la zona de germinación de los cultivos (Vencill, 2002). En las hojas anchas se observa el arrugamiento de hojas, la inhibición de crecimiento de la nervadura central y en general la falta de desarrollo de las plántulas. Los daños a los cultivos tratados con esta clase de herbicidas se incrementan si se presentan períodos de clima frío y húmedo (Anderson, 1996).

TRIAZINA: La selectividad de las triazinas y triazinonas se debe principalmente al metabolismo de los herbicidas por las plantas; en cambio, en las fenilureas y uracilos la selectividad se debe principalmente a la ubicación del herbicida en el suelo, que debe estar fuera del área de absorción radical (Peterson et al., 2001).

ÚREAS SUSTITUIDAS

Las fenilureas y uracilos la selectividad se debe principalmente a la ubicación del herbicida en el suelo, que debe estar fuera del área de absorción radical (Peterson et al., 2001). La persistencia en el suelo de los herbicidas móviles de esta clase es excelente y controlan a las malas hierbas por varias semanas. Sin embargo, si el pH del suelo es superior a 7.2, la textura es arenosa o el contenido de materia orgánica es pobre, se pueden presentar daños a los cultivos tratados (Vencill, 2002).

UMITROL: Antes conocido como aminotriazol. Herbicida sistémico. Aplicado en postemergencia es absorbido por vía foliar interfiriendo la función clorofílica. Una vez en el interior de la planta es traslocado en sentido ascendente y descendente hasta acumularse en los órganos de reserva con lo que se impide su posterior regeneración. El producto que cae al suelo inhibe y destruye las plántulas procedentes de las semillas que germinan en la zona superficial del suelo. Su acción es progresiva, lo que facilita su traslocación y acumulación en los órganos de reserva, las plantas afectadas pronto dejan de competir con el cultivo. Aplicado en época de heladas se frena su acción pero no sus efectos finales. En el suelo es poco móvil y se degrada con rapidez por vía química y biológica a urea y amoníaco, no acumulándose, siendo bajo su riesgo de contaminación por lavado. Su persistencia depende de la dosis aplicada, pudiendo alcanzar 4 meses.

CLASIFICACIÓN Y USO DE LOS HERBICIDAS POR SU MODO DE ACCIÓN

INTRODUCIÓN

La presencia de la maleza en los cultivos ocasiona mermas en el rendimiento y calidad de los productos cosechados e incrementa los costos de producción. El manejo de maleza debe integrar prácticas para el control de la maleza existente y para prevenir la producción de nuevos propágulos, reducir la emergencia de maleza en los cultivos y maximizar la competencia del cultivo hacia la maleza. El manejo integrado de maleza hace énfasis en la conjunción de medidas para anticipar y manipular las poblaciones de maleza, en lugar de

reaccionar con medidas emergentes de control cuando se presentan fuertes infestaciones (Dieleman y Mortensen, 1997).

La maleza puede ser controlada en forma mecánica, cultural, biológica o química. El control químico de la maleza se realiza por medio de la aplicación de herbicidas y es una de las principales herramientas en la agricultura moderna. Sin embargo, el uso de herbicidas requiere de conocimientos técnicos para la elección correcta y aplicación eficiente y oportuna de estos productos (Anderson, 1996).

Un herbicida es un producto químico que inhibe o interrumpe el crecimiento y desarrollo de una planta. Los herbicidas son usados extensivamente en la agricultura, industria y en zonas urbanas, debido a que si son utilizados adecuadamente proporcionan un control eficiente de maleza a un bajo costo Peterson et al., 2001). No obstante, si no son aplicados correctamente los herbicidas pueden causar daños a las plantas cultivadas, al medio ambiente, e incluso a las personas que los aplican. En la agricultura, los herbicidas han sido una herramienta importante para el manejo de maleza por muchos años. Desde la década de los 1940´s los herbicidas han sido cada vez más sofisticados en el espectro de control de maleza, duración del período de control y selectividad a los cultivos. Aunque los herbicidas son aplicados extensivamente, son probablemente el componente menos entendido de un sistema de manejo integrado de maleza (Baumann *et al.*, 1998). Por lo anterior, el objetivo de este folleto es proporcionar información sobre cómo actúan los herbicidas en las plantas para promover su uso eficiente.

NOMENCLATURA DE LOS HERBICIDAS

Generalmente existe confusión al referirse al nombre de un herbicida. La etiqueta de un herbicida contiene tres nombres: el nombre químico, el nombre común y el nombre comercial. Por ejemplo, el herbicida vendido con el nombre comercial de Gesaprim, tiene el nombre común de atrazina, que es su ingrediente activo, y el nombre químico 6-cloro-N-etil-N´-(1-metiletil)-1,3,5, triazina-2,4-diamina. El nombre comercial es usado por la empresa de agroquímicos para promocionar la venta de su marca comercial y comúnmente es el nombre más conocido de un herbicida. El nombre común es el nombre genérico dado al ingrediente activo y está aprobado por autoridades apropiadas, como la Sociedad Americana de la Ciencia de la Maleza (WSSA) y International Organization for Standardization (ISO), y el nombre químico describe la composición química del compuesto herbicida (Caseley, 1996).

Las compañías de agroquímicos obtienen una patente para su herbicida antes de su introducción al mercado. Una compañía que desarrolló el producto tiene el uso exclusivo del mismo durante los 17 años que siguen a la aprobación de la patente (Caseley, 1996; Murphy, 1999). Después de que expira esta patente, otras compañías pueden acceder al mercado con este herbicida, sin embargo deben utilizar un nombre comercial diferente. Además, existen herbicidas que consisten de la mezcla de dos o mas herbicidas, por lo que es importante conocer los nombres comunes de los herbicidas.

Inhibidores de la fotosíntesis.

CLASIFICACIÓN DE LOS HERBICIDAS

Los herbicidas pueden ser clasificados de acuerdo a su época de aplicación, selectividad, tipo, familia química y modo de acción.

Época de aplicación

De acuerdo a su época de aplicación los herbicidas pueden clasificarse en forma general como preemergentes (PRE) y postemergentes (POST). Por lo general, los herbicidas PRE se aplican después de la siembra, pero antes de que emerjan la maleza y el cultivo. Los herbicidas PRE requieren de un riego o precipitación para situarse en los primeros 5 cm de profundidad del suelo, donde germina la mayoría de las semilla de maleza. Este tipo de herbicidas elimina a las malas hierbas en germinación o recién emergidas, lo que evita la competencia temprana con el cultivo. Por lo general la semilla de los cultivos se coloca por debajo de la zona de suelo con alta concentración de herbicida y la selectividad al cultivo puede ser tanto posicional como fisiológica. Los herbicidas PRE presentan una gran interacción con algunas características del suelo como son: textura, pH y materia orgánica que pueden afectar la cantidad de herbicida disponible en el suelo para controlar la maleza. Por lo general la dosis de este tipo de herbicidas se ajusta según el tipo de suelo y materia orgánica, requiriendo una mayor dosis en suelos arcillosos y con alto contenido de materia orgánica (Anderson, 1996).

Los herbicidas POST se aplican después de la emergencia del cultivo y la maleza. En la mayoría de los casos, la aplicación de herbicidas POST debe realizarse sobre malezas en sus primeros estados de desarrollo cuando son más susceptibles a los herbicidas y su competencia con el cultivo es mínima. Los herbicidas POST pueden ser más económicos para el productor al utilizarse sólo donde se presenta la maleza. La actividad de los herbicidas POST depende de factores como su grupo químico, especies de maleza presentes y condiciones de

clima como velocidad del viento, temperatura del aire, humedad relativa y presencia de lluvia (Buhler, 1998).

Selectividad

De acuerdo a su selectividad los herbicidas pueden ser clasificados como: Selectivos, herbicidas que a ciertas dosis, formas y épocas de aplicación eliminan a algunas plantas sin dañar significativamente a otras, por ejemplo, atrazina es un herbicida selectivo en maíz y sorgo. No selectivos: aquellos herbicidas que ejercen su toxicidad sobre toda clase de vegetación y deben utilizarse en terrenos sin cultivo o bien evitando el contacto con las plantas cultivadas. El glifosato es un ejemplo de herbicida no selectivo (Caseley, 1996).

Tipo de acción

Por su tipo de acción los herbicidas pueden ser: De contacto, herbicidas que eliminan sólo las partes de la planta con las que entran en contacto y tienen un transporte limitado dentro de la planta, por lo que se recomiendan para el control de maleza anual. Sistémicos: herbicidas que se aplican al suelo o al follaje y son absorbidos y transportados a toda la planta incluyendo sus raíces y otros órganos subterráneos. Debido a lo anterior, los herbicidas sistémicos son utilizados para el control de maleza perenne (Ross y Lembi, 1985).

Familia química

La clasificación de los herbicidas en familias químicas se basa en la composición de los diferentes compuestos usados como herbicidas. Los herbicidas dentro de una familia química tienen propiedades químicas similares y generalmente tienen el mismo modo de acción (Retzinger y Mallory-Smith, 1997). Algunos ejemplos de las principales familias químicas de herbicidas son: las triazinas, las dinitroanilinas, los fenoxiacéticos, las cloroacetamidas, las ciclohexanodionas, las sulfonilureas y los bipiridilos (Hance y Holly, 1990). En Estados Unidos en la actualidad existen alrededor de 200 ingredientes activos utilizados en la fabricación de aproximadamente 800 herbicidas comerciales (Vencill, 2002). En México, existen

65 ingredientes activos en alrededor de 300 herbicidas comerciales (Anónimo, 2007).

Modo de acción

La forma más útil de clasificación de los herbicidas es según su modo de acción (Duke y Dayan, 2001; Schmidt, 2005). El modo de acción es la secuencia de eventos que ocurren desde la absorción del herbicida hasta la muerte de la

planta. Los herbicidas con el mismo modo de acción tienen el mismo comportamiento de absorción y transporte y producen síntomas similares en las plantas tratadas (Gusolus y Curran, 1996). Además la clasificación de los herbicidas según su modo de acción permite predecir, en forma general, su espectro de control de maleza, época de aplicación, selectividad a cultivos y persistencia en el suelo (Ashton y Crafts, 1981). Finalmente este tipo de clasificación permite diseñar los programas de control químico de maleza más eficientes y evitar los posibles efectos negativos del uso de herbicidas como son la residualidad en el suelo, el cambio de especies de maleza y el desarrollo de biotipos de maleza resistentes a herbicidas (Heap, 2001; Regehr y Morishita, 1989).

Aunque es común que los términos modo y mecanismo de acción de los herbicidas sean usados como sinónimos, existen claras diferencias entre estos términos. El modo de acción se refiere a los eventos que provocan los herbicidas y el mecanismo de acción al sitio o proceso bioquímico específico que es afectado (Baumann et al., 1998; Gunsolus y Curran, 1996).

Las siguientes clases de herbicidas según su modo de acción incluyen a la mayoría de los herbicidas en el mercado en México. En cada clase se citan ejemplos de los principales herbicidas y en algunos casos se incluyen herbicidas que aún no se comercializan en nuestro país, pero que son importantes en la clase. En el Cuadro 1 se citan los herbicidas comercializados en México en 2005, con su nombre común, nombres comerciales, modo de acción y empresa comercializadora (Anónimo, 2004).

1. REGULADORES DEL CRECIMIENTO

Los reguladores del crecimiento incluyen a las familias químicas: fenoxicarboxílicos, benzóicos, piridincarboxílicos y quinolincarboxílicos (Cavanaugh et al., 1998; Devine et al., 1993). El modo de acción de los reguladores del crecimiento incluye la epinastia o retorcimiento de pecíolos y tallos, la formación de callosidades, la malformación de hojas y finalmente la necrosis y muerte de la planta. La acción de estos herbicidas es lenta y requiere de una a dos semanas para matar a las malezas. Esta clase de herbicidas son usados principalmente para el control de especies dicotiledóneas u “hojas anchas” anuales y perennes en gramíneas. Una excepción es el 2,4-DB utilizado para el control de hojas anchas en leguminosas. Los reguladores del crecimiento se absorben por hojas y raíces y se transportan por el floema y xilema. Sin embargo, su uso principal es en postemergencia a cultivo y maleza (Sterling et al, 2005).

Los síntomas de daño a gramíneas cultivadas incluyen el enrolla miento de hojas o “acebollamiento”, la “cristalización” de tallos, los que se quiebran fácilmente, la curvatura de tallos la fusión de raíces, la distorsión espigas y la esterilidad de flores. Los daños de los reguladores de crecimiento se acentúan en períodos de alta humedad en el suelo y alta temperatura (Sterling et al., 2005). Estos herbicidas son fácilmente acarreados por el viento a cultivos sensibles por lo que se deben utilizar con precaución. Los herbicidas de la familia de los fenoxicarboxílicos se formulan como ésteres o sales aminas. Los ésteres son volátiles y pueden causar daños a cultivos sensibles por el acarreo de vapores, mientras que las sales amina tienen baja volatilidad. Además, el equipo de aspersión debe ser cuidadosamente lavado para evitar daños a otros cultivos. En general, los reguladores de crecimiento no dejan residuos en el suelo que afecten la rotación de cultivos por un tiempo prolongado. Sin embargo, el picloram es soluble en agua y es persistente en el suelo, por lo que debe evitarse su uso en suelos arenosos con mantos freáticos poco profundos (Cavanaugh et al., 1998).

FAMILIA QUÍMICA	**NOMBRE COMÚN**	**NOMBRE COMERCIAL**	**CULTIVOS**
Fenoxicarboxílicos	2,4-D	Hierbamina y otros	Maíz, sorgo, cereales
	2,4-DB	Butyrac	Soya,
Benzoicos	Dicamba	Banvel, Fortune,	Maíz, sorgo, cereales
Piridincarboxílicos	Picloram	Tordon, Combo	Maíz, pastos
	Clopiralid	Stinger, Reclaim	Pastos, trigo
	Fluroxipir	Starane,	Pastos, trigo
	Triclopir	Garlon	Áreas no agrícolas
Quinolincarboxílicos	Quinclorac	Facet	Arroz

2. INHIBIDORES DEL CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS

Estos herbicidas actúan en las plántulas poco después de su germinación y antes de su emergencia, por lo que es común que sus efectos no sean visibles, ya que las plantas dañadas no llegan a emerger. Los inhibidores del crecimiento de plántulas tienen muy poca actividad foliar y se aplican en presiembra o preemergencia. Los inhibidores del crecimiento de plántulas se dividen en dos grupos: inhibidores de radículas e inhibidores de brotes (Murphy, 1999).

Inhibidores de radículas. Los inhibidores de raíces incluyen a la familia química de las dinitroanilinas. El modo de acción de estos herbicidas es la inhibición del desarrollo de radículas en las plántulas. Las plantas mueren por no poder tomar agua y nutrimentos del suelo. El mecanismo de acción es la inhibición de la división celular al impedir la mitosis en las células. Los inhibidores de raíces son más efectivos en el control de hojas anchas y zacates de semilla pequeña ya que se concentran en los primeros centímetros del suelo (Gusolus y Curran, 1986). Los cultivos y las malas hierbas de semilla grande sobreviven a la acción de estos herbicidas debido a que sus brotes y raíces pueden crecer a través de la zona del suelo con alta concentración de herbicida. Estos herbicidas se absorben por los brotes y raíces y presentan poco o nulo transporte dentro de las plantas y su selectividad es posicional. Su solubilidad en agua es muy baja y en su mayoría son volátiles y degradables por la luz, por lo que deben incorporarse mecánicamente al suelo. Los daños de los inhibidores de raíces en los cultivos incluyen la tumoración de las raíces, ausencia de raíces secundarias y el engrosamiento de hipocotilos en dicotiledóneas.

FAMILIA QUÍMICA	**NOMBRE COMÚN**	**NOMBRE COMERCIAL**	**CULTIVOS**
Dinitroanilinas	Trifluralina	Treflan, Otilan,	Soya, algodón
	Pendimetalina	Prowl, Patrol	Maíz, soya, algodón, arroz
Cloroacetamidas	Metolaclor	Dual Maxx	Maíz, soya, algodón
	Acetochlor	Harness, Surpass,	Maíz, Agave
	Dimetenamida	Frontier 2X	Maíz, soya, sorgo
Tiocarbamatos	EPTC	Eptam, Eradicane	Maíz
Acidos Benzoicos	Clortal-dimetil	Dacthal	Hortalizas

Inhibidores de brotes. Los inhibidores de brotes incluyen a las familias químicas de las cloroacetamidas, los tiocarbamatos y ácidos benzoicos. El modo de acción de estos herbicidas es la inhibición del desarrollo de las

plántulas en proceso de emergencia. El mecanismo de acción no está bien definido pero se cree que afectan la síntesis de lípidos y proteínas en las plántulas. Los inhibidores de brotes son más efectivos en el control de hojas anchas y zacates de semilla pequeña y algunos herbicidas de esta clase controlan ciperáceas (Caseley, 1996). Los tiocarbamatos son muy volátiles y requieren incorporación mecánica por lo que se aplican en presiembra. Las cloroacetamidas se utilizan tanto en presiembra como en preemergencia y requieren de lluvia o riego en los primeros 15 días después de su aplicación para que su acción sea óptima y su período de control se extienda hasta por 12 a 15 semanas. Los cultivos y las malas hierbas de semilla grande sobreviven a la acción de estos herbicidas debido a que sus brotes y raíces pueden crecer a través de la zona del suelo con alta concentración de herbicida. Estos herbicidas se absorben por los brotes de los zacates y las raíces de las hojas anchas y se transportan por el xilema hacia los puntos de crecimiento. Su selectividad es fisiológica, al transformar las plantas tolerantes estos herbicidas a compuesto no tóxicos, y posicional al colocar el herbicida fuera de la zona de germinación de los cultivos (Vencill, 2002). Es común que las gramíneas cultivadas con tolerancia a estos herbicidas requieran el uso de protectores en la semilla para evitar sus daños. Los daños de los inhibidores de brotes en gramíneas incluyen la distorsión de las hojas que no pueden extenderse normalmente al crecer, hojas quebradizas y de color verde oscuro. En las hojas anchas se observa el arrugamiento de hojas, la inhibición de crecimiento de la nervadura central y en general la falta de desarrollo de las plántulas. Los daños a los cultivos tratados con esta clase de herbicidas se incrementan si se presentan períodos de clima frío y húmedo (Anderson, 1996). Cuando se usan protectores en la semilla de los cultivos la presencia de lluvias torrenciales después de la siembra puede lavar el protector y promover el daño de estos herbicidas.

3. INHIBIDORES DE LA FOTOSÍNTESIS

Los inhibidores de la fotosíntesis pueden clasificarse en herbicidas móviles o sistémicos y herbicidas no-móviles o de contacto. Los inhibidores de la fotosíntesis móviles incluyen a las familias químicas de las triazinas, triazinonas, triazolinonas, fenilureas y uracilos y los de contacto a los nitrilos, benzotiadizoles y amidas (Markwell et al., 2005). Los inhibidores de la fotosíntesis se utilizan principalmente para el control de maleza de hoja ancha pero tienen efectos sobre gramíneas. El modo de acción de los inhibidores móviles de la fotosíntesis se caracterizan por la clorosis intervenial, o amarillamiento entre las nervaduras, que se transforma en necrosis de las plantas tratadas, que empieza en los márgenes de las hojas. En los herbicidas de contacto de esta clase se presenta clorosis que se transforma rápidamente en necrosis del tejido tratado. El mecanismo de

acción de los inhibidores de la fotosíntesis es la interrupción del flujo de electrones en el fotosistema II, que provoca la destrucción de la clorofila y los carotenoides, lo que causa la clorosis, y la formación de radicales libres que destruyen las membranas celulares provocando la necrosis (Duke y Dayan, 2001).

Los herbicidas sistémicos de esta clase se aplican al suelo y se transportan en las plantas por el xilema. Por lo anterior, los síntomas se manifiestan primero en las hojas más grandes y viejas que consumen más agua. Estos herbicidas no previenen la emergencia de la maleza y su acción se manifiesta hasta que las plantas desechan sus cotiledones e inician la fotosíntesis. La selectividad de las triazinas y triazinonas se debe principalmente al metabolismo de los herbicidas por las plantas; en cambio, en las fenilureas y uracilos la selectividad se debe principalmente a la ubicación del herbicida en el suelo, que debe estar fuera del área de absorción radical (Peterson et al., 2001). La persistencia en el suelo de los herbicidas móviles de esta clase es excelente y controlan a las malas hierbas por varias semanas.

Sin embargo, si el pH del suelo es superior a 7.2, la textura es arenosa o el contenido de materia orgánica es pobre, se pueden presentar daños a los cultivos tratados (Vencill, 2002).

FAMILIA QUÍMICA	**NOMBRE COMÚN**	**NOMBRE COMERCIAL**	**CULTIVOS**
Triazinas	Atrazina	Atranex, Gesaprim y	Maíz, sorgo
	Ametrina	Ametrex, Amigan,	Caña
	Prometrina	Gesagard, Prometrex	Soya, algodón
Triazinonas	Metribuzina	Sencor, Lexone,	Soya, tomate
	Hexazinona	Velpar, Hexapar	Caña
Triazolinonas	Amicarbazone	Orión, Pegaso	Agave, maíz
Fenilureas	Fluometuron	Cotoran, Cottonex	Algodón
	Diuron	Karmex, Cañex y	Maíz, algodón
	Linuron	Linurex, Lorox	Soya, papa
Uracilos	Bromacil	Hyvar	Cítricos
	Terbacil	Sinbar	Caña, forrajes
Benzotiadizoles	Bentazon	Basagran	Maíz, soya
Nitrilos	Bromoxinil	Brominal, Buctril	Maíz, cereales
Amidas	Propanil	Pantox, Stamfos	Arroz

Los herbicidas no-móviles de esta clase se aplican en postemergencia y tienen un transporte limitado dentro de la planta, por lo que requieren un cubrimiento total de la misma (Baumann et al, 1998), por lo que se deben aplicar en malezas pequeñas para lograr un buen control. Estos herbicidas tienen una residualidad limitada en el suelo. La selectividad de los inhibidores de la fotosíntesis no-móviles se basa en la capacidad de las plantas tolerantes de metabolizar estos herbicidas en compuestos no tóxicos. En algunas ocasiones estos herbicidas causan quemaduras ligeras en las hojas de los cultivos tratados sin afectar las hojas nuevas.

4. INHIBIDORES DE LA SÍNTESIS DE PIGMENTOS

Los pigmentos de las plantas son compuestos que absorben la luz en ciertas regiones del espectro visible. Las longitudes de onda que no son absorbidas son reflejadas, por ello, la clorofila al absorber la luz en el espectro rojo y azul, refleja el verde, lo que da este color a las plantas. Los carotenoides son pigmentos de color amarillo y naranja que están asociados con la clorofila y la protegen al disipar el exceso de energía en las reacciones luminosas de la fotosíntesis (Devine et al, 1993). Los inhibidores de pigmentos inhibe la formación de carotenoides en las plantas que resulta en la destrucción de la clorofila. Este grupo de herbicidas incluye a las familias químicas: isoxazolidinonas, triazoles, isoxazoles y piridazinonas (Peterson et al., 2001). El modo de acción de estos herbicidas incluye el albinismo en las plantas susceptibles, que en algunos casos desarroll an un color rosa a violeta, y la necrosis de las hojas y tallos. Las plantas susceptibles a estos herbicidas mueren al no poder realizar la fotosíntesis por la ausencia de clorofila.

Los inhibidores de pigmentos se absorben por las raíces y se transportan por el xilema hacia la parte aérea. Esta clase de herbicidas son usados para el control PRE y POST de hojas anchas y gramíneas anuales. La selectividad a este grupo de herbicidas es por metabolismo de los herbicidas a compuestos no tóxicos. En el caso del clomazone, la aplicación de un insecticida organofosforado junto a la semilla en el suelo protege al algodón de la acción de este herbicida. Estos herbicidas pueden tener alta residualidad en el suelo y pueden causar daños a cultivos sembrados en rotación (Baumann et al, 1998).

FAMILIA QUÍMICA	NOMBRE COMÚN	NOMBRE COMERCIAL	CULTIVOS
Isoxazolidinonas	Clomazone	Gamit, Command	Soya, algodón
Triazoles	Amitrole	Amitrol	Areas
Isoxazoles	Isoxaflutole	Balance	Maíz
Tricetonas	Mesotrione Tembotrione	Callisto Laudis	Maíz

Benzoilpirazoles	Topramezone	Convey	Maíz
Piridazinonas	Norflurazon	Zorial, Solicam	Algodón, Soya

Clasificación de los herbicidas

Los ocho modos de acción

1. Inhibidores de la síntesis de aminoácidos.
El modo de acción de la inhibición de la síntesis de aminoácidos incluye herbicidas de las siguientes familias químicas: sulfonilureas, imidazolinonas, triazolopirimidinas, inhibidores de la epsp sintetasa, e inhibidores de la glutamina sitetasa. Las sulfonilureas, imidazolinonas, y las triazolopirimidinas también se conocen como inhibidores de ALS o AHAS. Todos los herbicidas dentro de este modo de acción actúan sobre enzimas específicas para prevenir la producción de aminoácidos. Los aminoácidos son las unidades a partir de las cuales se forman las proteínas para el crecimiento y desarrollo de la planta. Dado el gran número de familias dentro de este modo de acción, existen muchos productos comerciales que incluyen Classic (ALS), Pursuit (ALS), Roundup (EPSP), y Liberty (Glutamina).

Daño típico que resulta de la aplicación de un herbicida ALS.

Ejemplo de un herbicida ALS, Pursuit, aplicado a varias plantas.

2. Inhibidores del crecimiento de las plántulas.

El modo de acción de la inhibición del crecimiento de las plántulas interrumpe crecimiento y desarrollo nuevo de la planta. Los herbicidas dentro de este modo de acción requieren ser aplicados al suelo y ya sea inhibir el crecimiento radical o el del brote de plántulas en emergencia. Los carbamotiatos, las acetamidas, y las dinitroanilinas conforman el grupo de familias químicas dentro de este modo de acción. Algunos nombres comerciales comunes en este modo de acción incluyen Eptam, Dual, Harness, Prowl, y Treflan.

Síntomas de los herbicidas que inhiben el crecimiento de las plántulas.

Ejemplo del Dual II Magnum, un inhibidor del crecimiento de las plántulas aplicado a la dosis 2X.

2. Reguladores del crecimiento.

A los reguladores del crecimiento amenudo se les llama auxinas, debido a que esta clase de herbicidas imita la acción de las auxinas naturales de la planta, causando un crecimiento rápido y descontrolado. Se cree que el sitio de acción son los receptores de las hormonas dentro de la célula, pero el sitio completo de acción todavía no se entiende. Las familias de herbicidas dentro de este modo de acción incluyen a los fenoxis, ácidos benzoicos, ácidos carboxílicos, y los ácidos picolínicos. Este es el modo de acción más viejo de los herbicidas sintéticos ya que esta clase incluye al herbicida 2,4-D. El nombre comercial de algunos herbicidas clasificados como reguladores del crecimiento incluye Clarity, Stinger, Tordon, MCPA, and Paramount.

Los reguladores del crecimiento comúnmente causan el retorcimiento y epinastia que se observan en la foto.

Los herbicidas reguladores del crecimiento como el Banvel y el 2,4-D, se pueden volatilizar y moverse a especies que no se deseaba afectar, como estas plantas de soya.

3. Los inhibidores de la fotosíntesis son uno de los próximos modos de acción más importantes que siguieron a los reguladores del

crecimiento. Los herbicidas dentro de este modo de acción, como lo implica su nombre, inhiben uno de varios sitios de enlace en el proceso de la fotosíntesis. Sin la fotosíntesis, la planta no puede elaborar su comida. Además, durante la inhibición de la fotosíntesis se acumulan varios compuestos secundarios destructivos y, por lo tanto, la causa puntual de la muerte de la planta es más que la falta de fotoasimilados (hambre). Puesto que los herbicidas dentro de este modo de acción inhiben la fotosíntesis, los herbicidas inician su actividad hasta que las plantas emergen y se exponen a la luz. Las familias dentro de este modo de acción incluyen triazinas, uracilos, fenilureas, benzothiadiazoles, nitrilos, y piridazinas. Herbicidas comerciales comunes incluyen Atrazine, Sencor, Hyvar, Karmex, Basagran, y Buctril.

Los herbicidas fotosintéticos producen síntomas de necrosis eventualmente liquidando a las especies susceptibles.

Síntomas de herbicidas que inhiben la fotosíntesis, como el buctril, inician con necrosis en la zona distal de la hoja.

4. Inhibidores de la síntesis de lípidos.

Los inhibidores de la síntesis de lípidos típicamente inhiben la síntesis de lípidos de las plantas. Si no se producen lípidos dentro de la planta entonces no continua la producción de membranas celulares, por lo que se detiene el nuevo crecimiento. Los ariloxifenoxipropionatos y las ciclohexanodionas son las dos familias dentro de este modo de acción. ejemplos de productos comerciales dentro de este modo de acción son Poast, Assure II, y Select.

Planta de una gramínea tratada con un inhibidor de la síntesis de lípidos. A menudo mostrarán coloración morada y eventualmente la muerte en el punto de crecimiento de la planta.

Poast Plus, un herbicida que inhibe la síntesis de lípidos, aplicado a varias plantas. Note que las especies de hoja ancha no son afectadas.

5. **Rompen membranas celulares.**

Los herbicidas dentro del modo de acción de ruptura de las membranas celulares reaccionan dentro de la planta para formar compuestos como superóxidos y radicales hidroxilo, los cuales luego destruyen las membranas celulares. Estos herbicidas por lo general no se transportan por lo que sólo afectan áreas de las plantas con las que entran en contacto, si bien luego de penetrar a las células de esas áreas. Las familias de herbicidas dentro de este modo de acción incluyen: difenileter, aril triazolinonas, fenilpthalamidas, y bipiridilos. Algunos productos comerciales comunes incluyen Cobra, Blazer, Authority, Aim, y Gramoxone.

Los destrucotres de las membranas celulares son herbicidas de contacto, por lo que una buena cobertura del follaje a eliminar, durante la aspersión, es fundamental para asegurar la muerte

Como sugiere su nombre, los herbicidas que rompen las membranas celulares lo hacen en células de plantas susceptibles, como esta hoja de Abutilon theophrasti, que se asperjó

de las plantas tratadas. **con Blazer.**

6. **Inhibidores de pigmentos.**

El modo de acción de la inhibición de pigmentos trabaja previniendo la producción de compuestos que protegen a la planta de la destrucción de la clorofila. En vez de ser verdes, los tejidos se tornan blancos. Los herbicidas dentro de este modo de acción generalmente se usan como preemergentes; sin embargo, unos cuantos también tienen actividad postemergente. las Isoxazolidinonas, los isoxazoles, y las piridazinonas constituyen las familias de este modo de acción. Algunos nombres comerciales de herbicidas que inhiben los pigmentos incluyen: Balance, Callisto y Command.

Los herbicidas inhibidores de pigmentos permiten la destrucción de la clorofila lo que resulta en que las plantas muestren tejidos blancos.

Esta planta blanca de Ipomoea sp es el resultado de una aplicación preemergente de Callisto.

CONCLUSIONES:

Comprender el MdA de los herbicidas es importante tanto en la I&D como en el uso práctico. Continuamente se están lanzando nuevos productos, pero un nuevo MdA es cada vez más raro. De hecho, a excepción de unos pocos herbicidas menores cuyos MdA nunca han sido descubiertos, la totalidad de los casi 300 ingredientes activos comercializados alguna vez se pueden incluir en no más de 25 MdA. Es saludable darse cuenta de que los ‘días dorados’ de descubrimiento parecen haber pasado hace tiempo con una marcada reducción a comienzos de la década del '70 y el último MdA nuevo fue la inhibición de la HPPD.La resistencia de las malas hierbas

BIBLIOGRAFIA

Anderson, W. P. 1996. Weed Science: Principles. 3rd edition. West Publishing Co., St. Paul, MN. 338 p.

Anónimo. Diccionario de Especialidades Agroquímicas PLM. 2007. 17ª Edición. Thompson PLM, S.A. de C.V. Versión en CD.

Ashton, F. M. and A. S. Crafts. 1981. Mode of action of herbicides. Wiley-Interscience, New York, NY. 525 p.

Baumann, P. A., P. A. Dotray and E. P. Prostko. 1998. Herbicide mode of action and injury symptomology. Texas Agriculture Extension Service. The Texas A&M University System. SCS-1998-07. 10 p.

Buhler, D.D. 1998. Tillage systems and weed population dynamics and management. pp:

223-246. *In:* J.L. Hatfield, D.D. Buhler and B.A Stewart, eds. Integrated Weed and Soil

Management. Ann Arbor Press.
Chelsea, MI.

Caseley, J.C. 1996. Herbicidas. *In:* Labrada, R., J. C. Caseley y C. Parker, eds. Manejo de malezas para países en desarrollo. Estudio FAO Producción y Protección Vegetal 120. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia. http://www.fao.org/docrep/T1147S/t1147s0e. htm#TopOfPage

Cavanaugh, K. J., B. R. Durgan, R. K. Zollinger and W. A. Selberg. 1998. Herbicide and nonherbicide injury symptoms on spring wheat and barley. North Dakota Extensión Service. BU-06967. 30 p.

CICLOS REPRODUCTIVOS DE LOS ORGANISMOS

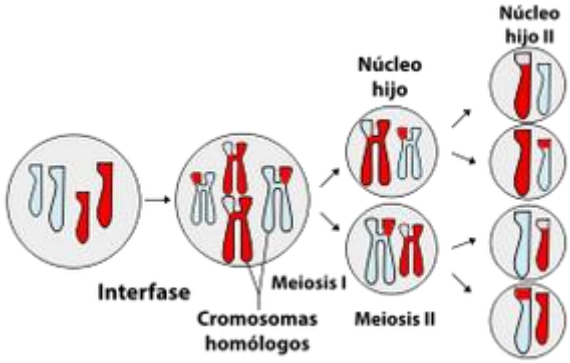
La mitosis y la meiosis son procesos que se encargan del crecimiento, la reparación de tejidos y la reproducción de los seres vivos.

La mitosis la realizan las células del cuerpo durante la mayor parte del tiempo para crecer y renovar tejidos. La meiosis se encarga de la madurez sexual para producir gametos, que den origen a un nuevo organismo.

El ciclo de vida diploide se da cuando los organismos con fase diploide, predominan durante casi toda la vida, el ciclo de vida haplointe se da en organismos como los moluscos y helechos que alternan la fase haploide y la fase diploide.

MEIOSIS

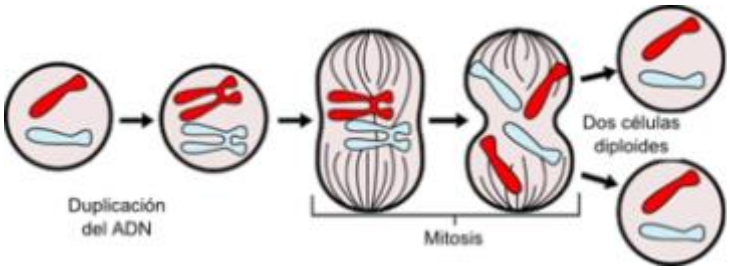
2 ABRIL, 2014 DEJA UN COMENTARIO



MEIOSIS: Es una de las formas de la reproducción celular, este proceso se realiza en glándulas sexuales para la reproducción de gametos. Es un proceso de división celular en el cual una célula diploide experimenta dos divisiones sucesivas. Con la capacidad de generar cuatro células haploides. En los organismos con reproducción sexual tienen importancia ya que es el mecanismo por el que se produce los óvulos y los espermatozoides.
Tanto la meiosis 1 y como la 2 tienen 4 fases, profase, metafase y telofase.

PROFASE 1: La envoltura nuclear se fragmenta, el nucléolo se desorganiza, los centrosomas migran en sentidos opuestos uno respecto del otro y las fibras del huso se organizan y ensamblan. Los cromosomas homólogos se unen formando bivalentes en la sinopsis, ocurre el entrecruzamiento e intercambios de cromáticas lo que posteriormente traerá como consecuencia que las cromáticas dejen de ser genéticamente idénticas.
METAFASE 1: Los bivalentes se mantienen unidos en los quiasmas, los cromosomas son movilizados por la fibra del huso hacia la placa metafasica en el ecuador de la célula. En la metafase 1 las fibras del huso están plenamente constituidas y organizadas, alineados los bivalentes en la placa metafasica .
ANAFASE 1: Los homólogos de cada bivalente se separan y se dirigen hacia los polos, cada cromosoma posee dos cromatidas.
INTERCINESIS: Este periodo entre la meiosis1 y 2 es similar a la interface entre las divisiones mitóticas. Sin embargo, no ocurre replicación de DNA ya que los cromosomas fueron duplicados previamente.

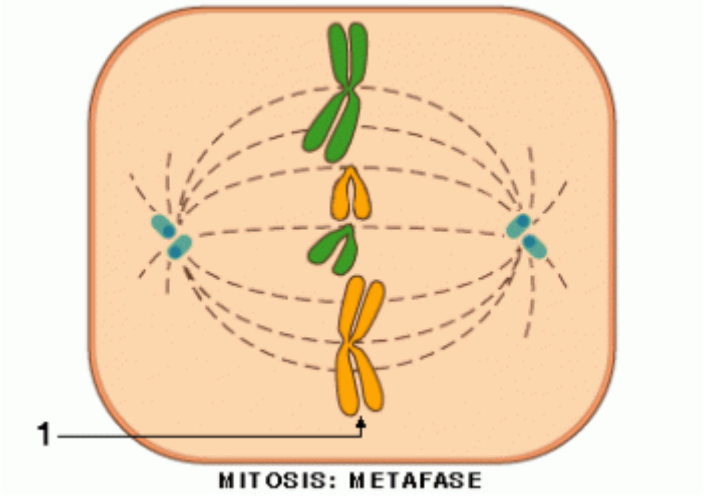
MITOSIS
30 MARZO, 2014 DEJA UN COMENTARIO



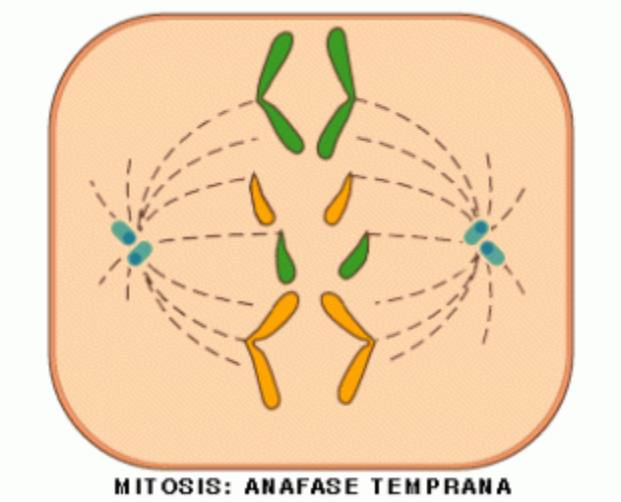
Es un proceso que ocurre en el núcleo de las células eucariotas y que se producen inmediatamente a la división celular, consiste en reparto equitativo. Del material ideritario (ADN) característico. Este tipo de división ocurre en las células somáticas y normalmente concluyen con la formación de dos núcleos separados (cariocinesis) seguido de la partición del citoplasma (citocinesis), para formar dos células hijas.

PROFASE: En esta primera etapa, el material cromosómico llamado cromatina se condesa y aparece gradualmente como barras cortas y los cromosomas pueden comenzar a a observarse con el microscopio.
Cada cromosoma costa de dos hebras llamadas cromatinas, las cuales se mantienen unidas por una parte llamada centró mero, poseen además una zona externa llamada cinetocoro.

METAFASE: es la segunda etapa de la mitosis durante la cual los pares cromatinas se mueven hacia el centro o ecuador de la célula, las cromatinas se disponen en una fila formando ángulos rectos con la fibra del huso mitotico.

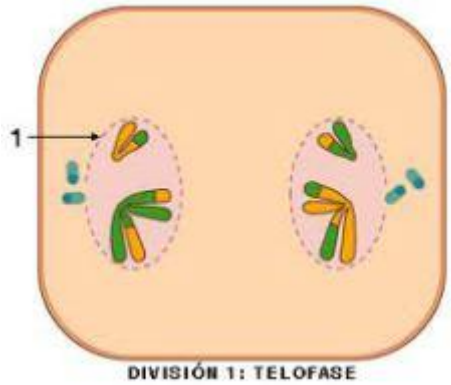


ANAFASE: Es la tercera etapa de la mitosis, al comienzo, el centromero de cada par se divide y los cromosomas separados son jalados hacia los polos o extremos del huso mitotico por las fibras del huso que se han pegado al cinetocoro.



TELOFASE: Es la ultima etapa de la mitosis, los cromosomas toman la forma de hilos, se alargan y quedan como estaba al comienzo de la profase en cada

polo de las celulas se encuentran las cromatinas duplicada, se observa una reducción a la mitad de la carga genética.

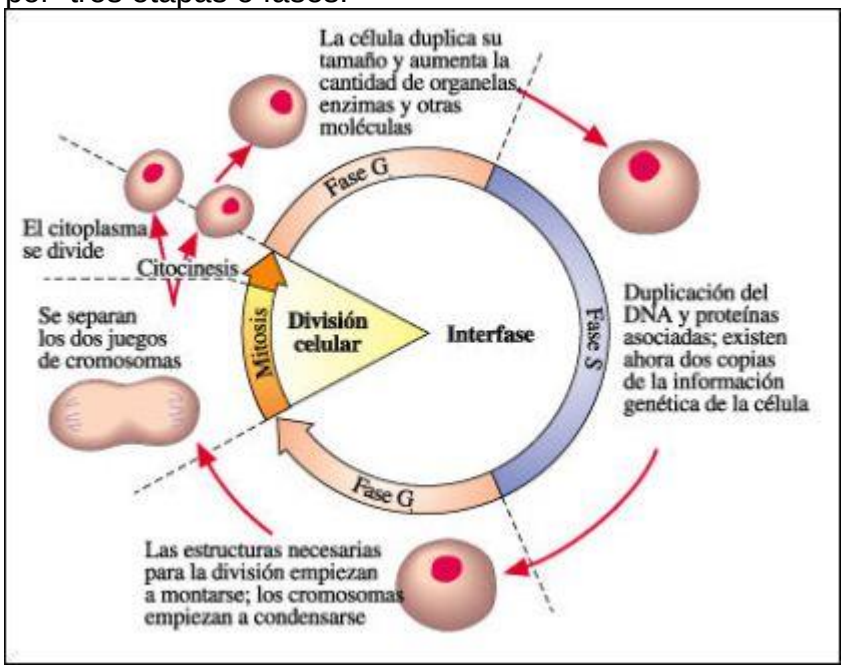


CICLO CELULAR
28 MARZO, 2014 DEJA UN COMENTARIO

Es un conjunto de etapas que una célula debe para dividirse y producir dos células idénticas a la madre. La duración depende el tipo de células algunas bacterias, como:

Escherichia coli dura 30 minutos en el ciclo celular las neuronas duran toda la vida sin dividirse.

INTERFACE: La interface, es por excelencia la etapa predecesora a una mitosis, la cual ocupa la mayoría del ciclo celular (95%) y está compuesta por tres etapas o fases.



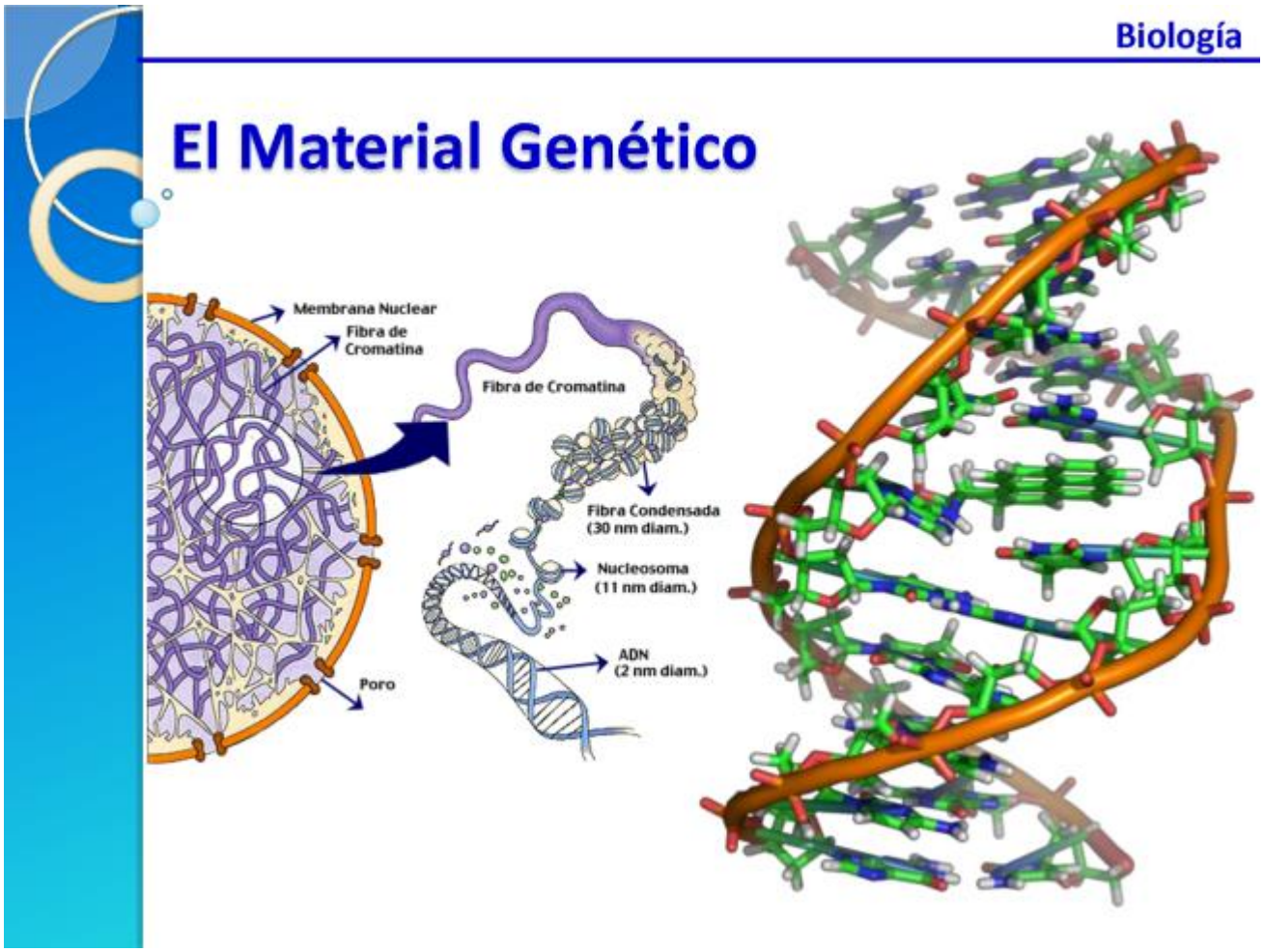
FASE G1: Este periodo toma lugar entre m y s y aquí la célula opta entre dos posibilidades de seguir, continuar con el ciclo hasta una nueva mitosis o detener el ciclo y diferenciarse.

Si debido a la regulación celular, la célula opta por continuar hasta S, entonces comienza un proceso de crecimiento y proliferación, para estar en condiciones de S replicar su AND. Este crecimiento implica síntesis de proteínas, de ARN y un continuo crecimiento de todos los componentes celulares para luego en mitosis poder repartirlos equitativamente.

FASE S: Luego de pasar el punto de control localizado al final del G1, célula entra en la fase S. En esta fase ocurren dos importantes sucesos. Primero la replicación de ADN. La cual es semiconserva y segundo la duplicación del centrosoma, constituidos por dos centriolos. Como resultado la replicación del material genético, la célula pasa a tener sus cromosomas duplicados, los cuales por lo tanto quedan formados por dos cromatidas hermanas.

FSE G2: Esta fase, la cual precede a M ha sido considerada como un simple transito necesario a seguir para llegar a miosis. Sin embargo es aquí donde la célula revisa todos los procesos llevados a cabo en S, y determina si la célula está en condiciones de seguir adelante o si posee fallas las cuales resultarían en que las células hijas “nazcan” dañadas.

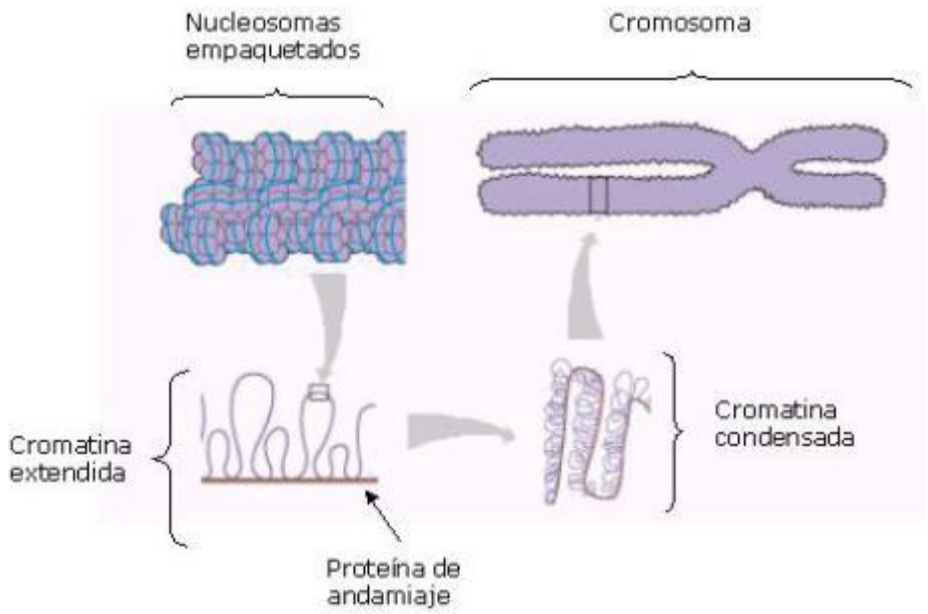
EL MATERIAL GENÉTICO
15 FEBRERO, 2014 DEJA UN COMENTARIO



La genética de una forma de vida orgánica y está almacenado en el núcleo de la célula. Para todos los organismos conocidos actualmente, el material genético es casi exclusivamente ácido desoxirribonucleico Algunos virus usan ácido ribonucleico como su código genético.

pueden representarse de dos formas, en forma de cromatina y de cromosomas.

CROMATINA: Esta constituida por proteínas y ADN, guarda información genética en unos segmentos llamados genes, en los genes se almacenan amanera de código, información útil para la formación de las características internas y externas de los órganos. Durante el proceso de divicion celular la cromatina se condensa (espesa) y se empaquetan en estructuras individuales llamadas cromatinas.



CROMOSOMAS:

Los cromosomas fueron descubiertos por Karl Wilhelm von Nägeli en 1842. En 1910, Thomas Hunt Morgan describió a los cromosomas como los portadores de los genes. El nombre**CROMOSOMA** les fue dado por Wilhelm von Waldeyer en 1889 (cuerpo *coloreado). S*u nombre se debe a que se dejan teñir fácilmente.(cromo = color) (soma= cuerpo).

los cromosomas se hacen visibles después de a verse duplicado en el proceso de DIVICION CELULAR como recolectando del intervienen proteínas llamadas listonas, aparecen conformados por dos brazos llamados cromatinas hermanas las