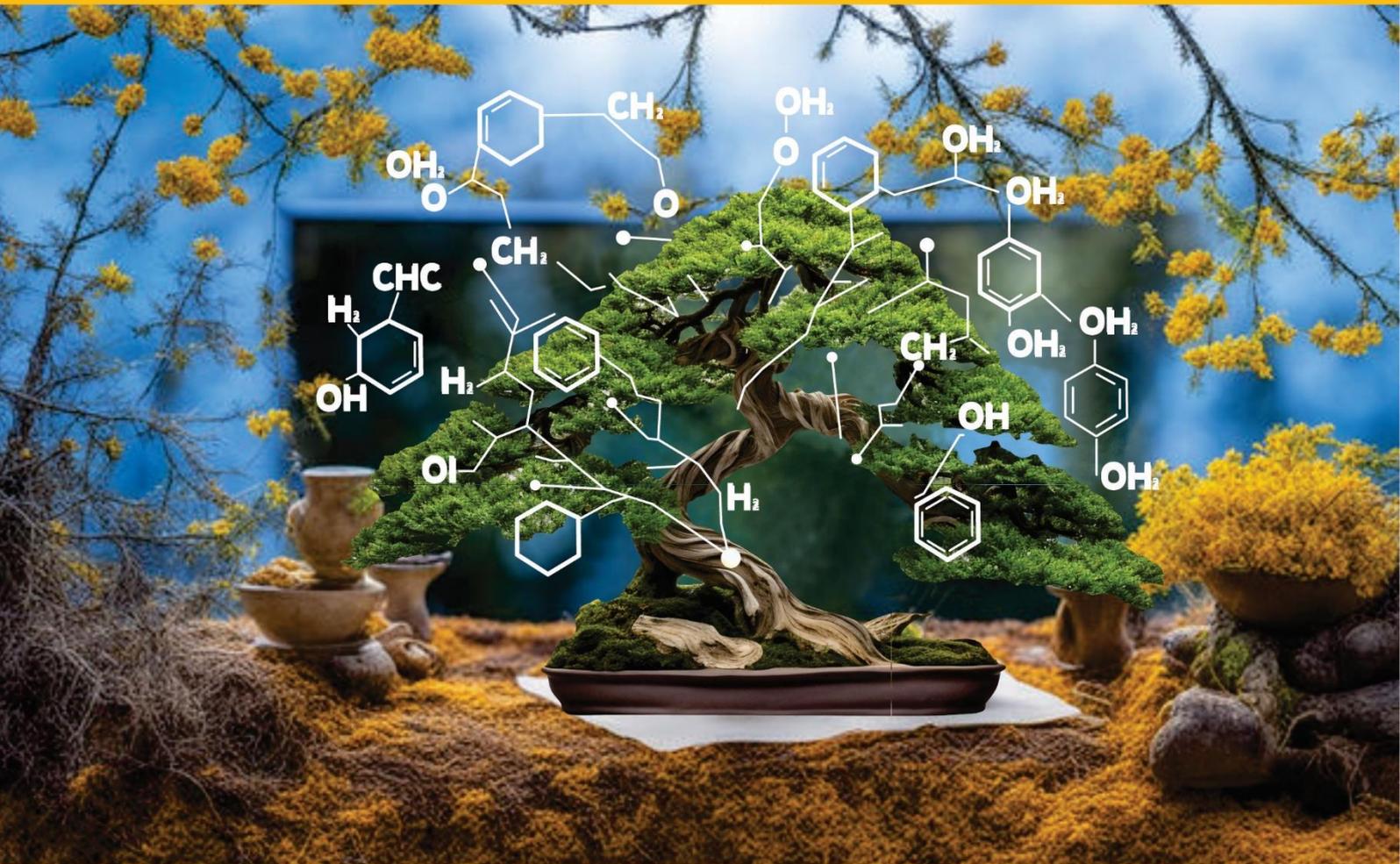


FUNDAMENTOS DE BIOQUÍMICA VEGETAL



Correa Salgado María de Lourdes
Herrera Feijoo Robinson Jasmany
Ruiz Sánchez Clara Isabel
Guamán Rivera Santiago Alexander



Fundamentos de Bioquímica Vegetal.

Autor/es:

Correa-Salgado, María de Lourdes

Universidad Técnica Estatal de Quevedo

Herrera-Feijoo, Robinson Jasmany

Universidad Técnica Estatal de Quevedo

Ruiz-Sánchez, Clara Isabel

Universidad Técnica Estatal de Quevedo

Guamán-Rivera, Santiago Alexander

Escuela Superior Politécnica de Chimborazo

Datos de Catalogación Bibliográfica

Correa-Salgado, M. L.
Herrera-Feijoo, R. J.
Ruiz-Sánchez, C. I.
Guamán-Rivera, S. A.

Fundamentos de Bioquímica Vegetal

Editorial Grupo AEA, Ecuador, 2024
ISBN: 978-9942-651-23-5
Formato: 210 cm X 270 cm

202 págs.



Publicado por Editorial Grupo AEA

Ecuador, Santo Domingo, Vía Quinindé, Urb. Portón del Río.

Contacto: +593 983652447; +593 985244607

Email: info@editorialgrupo-aea.com

<https://www.editorialgrupo-aea.com/>

Director General:	<i>Prof. César Casanova Villalba.</i>
Editor en Jefe:	<i>Prof. Giovanni Herrera Enríquez</i>
Editora Académica:	<i>Prof. Maybelline Jaqueline Herrera Sánchez</i>
Supervisor de Producción:	<i>Prof. José Luis Vera</i>
Diseño:	<i>Tnlgo. Oscar J. Ramírez P.</i>
Consejo Editorial	<i>Editorial Grupo AEA</i>

Primera Edición, 2024

D.R. © 2024 por Autores y Editorial Grupo AEA Ecuador.

Cámara Ecuatoriana del Libro con registro editorial No 708

Disponible para su descarga gratuita en <https://www.editorialgrupo-aea.com/>

Los contenidos de este libro pueden ser descargados, reproducidos difundidos e impresos con fines de estudio, investigación y docencia o para su utilización en productos o servicios no comerciales, siempre que se reconozca adecuadamente a los autores como fuente y titulares de los derechos de propiedad intelectual, sin que ello implique en modo alguno que aprueban las opiniones, productos o servicios resultantes. En el caso de contenidos que indiquen expresamente que proceden de terceros, deberán dirigirse a la fuente original indicada para gestionar los permisos.

Título del libro:

Fundamentos de Bioquímica Vegetal

© Correa Salgado, María de Lourdes; Herrera Feijoo, Robinson Jasmany; Ruiz Sánchez, Clara Isabel; Guamán Rivera, Santiago Alexander.

© Marzo, 2024

Libro Digital, Primera Edición, 2024

Editado, Diseñado, Diagramado y Publicado por Comité Editorial del Grupo AEA, Santo Domingo de los Tsáchilas, Ecuador, 2024

ISBN: 978-9942-651-23-5



<https://doi.org/10.55813/egaea.l.68>

Como citar (APA 7ma Edición):

Correa-Salgado, M. L., Herrera-Feijoo, R. J., Ruiz-Sánchez, C. I. & Guamán-Rivera, S. A. (2024). *Fundamentos de Bioquímica Vegetal*. Editorial Grupo AEA. <https://doi.org/10.55813/egaea.l.68>

Cada uno de los textos de Editorial Grupo AEA han sido sometido a un proceso de evaluación por pares doble ciego externos (double-blindpaperreview) con base en la normativa del editorial.

Revisores:

- | | | |
|---|--------------------------------------|---|
|  Ing. Cristhian David Chicaiza Ortiz, MSc. | Shanghai Jiao Tong University (SJTU) |  |
|  Ing. Cristina Vanessa Fernández Vélez, Mgs. | Universidad Técnica de Machala |  |



Los libros publicados por “**Editorial Grupo AEA**” cuentan con varias indexaciones y repositorios internacionales lo que respalda la calidad de las obras. Lo puede revisar en los siguientes apartados:



Editorial Grupo AEA

 <http://www.editorialgrupo-aea.com>

 Editorial Grupo AeA

 editorialgrupoea

 Editorial Grupo AEA

Aviso Legal:

La información presentada, así como el contenido, fotografías, gráficos, cuadros, tablas y referencias de este manuscrito es de exclusiva responsabilidad del/los autor/es y no necesariamente reflejan el pensamiento de la Editorial Grupo AEA.

Derechos de autor ©

Este documento se publica bajo los términos y condiciones de la licencia Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional (CC BY-NC-SA 4.0).



El “copyright” y todos los derechos de propiedad intelectual y/o industrial sobre el contenido de esta edición son propiedad de la Editorial Grupo AEA y sus Autores. Se prohíbe rigurosamente, bajo las sanciones en las leyes, la producción o almacenamiento total y/o parcial de esta obra, ni su tratamiento informático de la presente publicación, incluyendo el diseño de la portada, así como la transmisión de la misma de ninguna forma o por cualquier medio, tanto si es electrónico, como químico, mecánico, óptico, de grabación o bien de fotocopia, sin la autorización de los titulares del copyright, salvo cuando se realice confines académicos o científicos y estrictamente no comerciales y gratuitos, debiendo citar en todo caso a la editorial. Las opiniones expresadas en los capítulos son responsabilidad de los autores.

RESEÑA DE AUTORES

**Correa Salgado María de Lourdes**

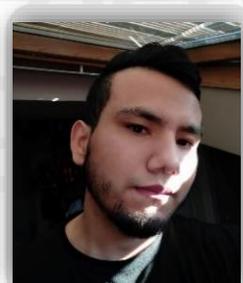
Universidad Técnica Estatal de Quevedo

mcorreas2@uteq.edu.ec<https://orcid.org/0000-0001-6130-9384>

Ingeniera Bioquímica; graduada en la Universidad Técnica de Ambato, además poseo un Máster en Ingeniería Biológica y Ambiental; de la Universitat Autònoma de Barcelona. Mi enfoque profesional se dirige a proyectos de gestión ambiental, ingeniería biológica, sostenibilidad y análisis de laboratorio, áreas donde mi formación y experiencia respaldan mi firme compromiso con la preservación del medio ambiente y el desarrollo sostenible. Certificada como Perito Judicial en Medio Ambiente y Auditor Interno ISO. La idea de escribir este libro permite consolidar información coherente y accesible, brindando a estudiantes, investigadores y profesionales una fuente actualizada que aborda los principios y procesos bioquímicos que sustentan la vida vegetal. Asimismo, puede servir como referencia para aquellos que buscan profundizar en temas específicos o aplicar los principios de la bioquímica vegetal en investigaciones y aplicaciones.

**Herrera Feijoo Robinson Jasmany**

Universidad Técnica Estatal de Quevedo

rherreraf2@uteq.edu.ec<https://orcid.org/0000-0003-3205-2350>

Ingeniero ambiental en la Universidad Estatal Amazónica, Ecuador. Máster en Tecnologías de la Información Geográfica y Teledetección en la Universidad de Extremadura, España. Experto en bibliometría aplicada, redacción científica y colaboración multidisciplinaria. PhD (candidato) en Biología en la Universidad Autónoma de Madrid, España. Docente-Investigador en la Universidad Técnica Estatal de Quevedo (UTEQ).

RESEÑA DE AUTORES



Ruiz Sánchez Clara Isabel



Universidad Técnica Estatal de Quevedo



cruizs@uteq.edu.ec



<https://orcid.org/0000-0003-2864-5137>



Ingeniera química de profesión dedicada gran parte de su carrera al trabajo de campo en el sector petrolero, y de la seguridad y salud en el trabajo. En la actualidad, desempeño el rol de docente de química en la Universidad Técnica Estatal de Quevedo. Mi compromiso con la educación me ha llevado a transmitir mi pasión por la química a través de la enseñanza universitaria. La obra que presento aquí representa una continuación y complemento de mi primera obra, centrada en los fundamentos de la química inorgánica. En ambos casos, busco inspirar a mis estudiantes, inyectándoles el entusiasmo por la química como una disciplina fascinante. Mi enfoque pedagógico se basa en compartir la belleza y la importancia de la química, contribuyendo así al desarrollo académico y profesional de mis alumnos.



Guamán Rivera Santiago Alexander



Escuela Superior Politécnica de Chimborazo (ESPOCH)



santiagaoa.guaman@epoch.edu.ec



<https://orcid.org/0000-0001-8699-0655>



Santiago Guamán Rivera de formación médico veterinario zootecnista, curso estudios de máster en producción y sanidad animal en la Universidad Complutense de Madrid. Además, cuenta con un doctorado en producción animal otorgado por la Universidad Autónoma de Barcelona. Investigador acreditado y categorizado de acuerdo con la SENESCYT, su área de experticia abarca la nutrición de rumiantes, pastos y forrajes, así como sistemas silvopastoriles como estrategia para reducir la emisión de gases de efecto invernadero. De igual forma, el uso de compuestos bioactivos para modular respuestas inmunes innatas. Santiago ha participado como autor, coautor y árbitro revisor de varios artículos científicos entre regionales y de alto impacto.

Índice

Reseña de Autores	IX
Índice	XI
Índice de Tablas.....	XIII
Índice de Figuras	XIV
Capítulo I: Introducción a la bioquímica vegetal	1
1.1. Resumen	7
Capítulo II: Composición y estructura de las células vegetales	9
2.1. Organismos procariontas	11
2.2. Organismos Eucariotas.....	12
2.3. Resumen	21
Capítulo III: Fotosíntesis: proceso y regulación	23
3.1. Portadores energéticos	26
3.2. Poder reductor	27
3.3. Otros transportadores de electrones	28
3.4. Fijación del CO ₂	29
3.5. Fotosíntesis	34
3.6. Resumen	44
Capítulo IV: Metabolismo de biomoléculas.....	49
4.1. Transporte de nutrientes en las plantas	53
4.1.1. Teoría del Flujo a Presión:	57
4.1.2. Teoría de la Transpiración-Cohesión-Tensión:	57
4.2. Carbohidratos y lípidos	59
4.3. Proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos, clorofila y otros compuestos nitrogenados.....	67
4.4. Resumen	72
Capítulo V: Respiración celular en plantas.....	77

5.1. Vía metabólica del almidón	80
5.2. Glicólisis	81
5.3. Regulación Metabólica en Condiciones Aeróbicas y Anaeróbicas en Mitocondrias Vegetales	84
5.4. Respiración celular	88
5.5. Respiración lipídica	90
5.6. Fotorrespiración	91
5.7. Resumen	94
Capítulo VI: Metabolismo secundario	99
6.1. Alcaloides	104
6.2. Tetrapirroles	106
6.3. Fenoles	107
6.4. Terpenoides	109
6.5. Flavonoides	111
6.6. Ácidos fenolcarbónicos	112
6.7. Glucosinolatos y glucósidos cianógenos	113
6.8. Coevolución química	114
6.9. Resumen	115
Capítulo VII: Hormonas vegetales y su papel en el crecimiento y desarrollo de las plantas	119
7.1. Resumen	127
Capítulo VIII: Enzimología vegetal	129
8.1. Cinética enzimática	135
8.2. Enzimología dentro de la célula vegetal	143
8.3. Resumen	155
Capítulo IX: Mecanismos de defensa de las plantas bajo estrés abiótico y biótico	159
9.1. Morfogénesis	161

9.2. Estrés abiótico	162
9.3. Estrés biótico	167
9.4. Resumen	168
Capítulo X: Perspectivas futuras en la investigación de la bioquímica vegetal	171
Glosario	177
Referencias Bibliográficas.....	183

Índice de Tablas

Tabla 1 <i>Ejemplos de metabolitos secundarios presentes en las plantas.....</i>	103
Tabla 2 <i>Principales hormonas y la función general que realizan.....</i>	122
Tabla 3 <i>Enzimas de importancia en la fotosíntesis</i>	143
Tabla 4 <i>Enzimas de importancia en el transporte de nutrientes dentro de las plantas</i>	146
Tabla 5 <i>Enzimas de importancia en el metabolismo de lípidos y carbohidratos en las plantas.....</i>	149
Tabla 6 <i>Enzimas de importancia en el de proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos, clorofila y otros compuestos nitrogenados.....</i>	150
Tabla 7 <i>Enzimas de importancia para la respiración celular de las plantas....</i>	151
Tabla 8 <i>Enzimas de importancia para la fotorespiración celular de las plantas</i>	153

Índice de Figuras

Figura 1 <i>Árbol filogenético de la vida, donde se distinguen los dominios Bacteria, Archaea y Eucarya.....</i>	12
Figura 2 <i>Orgánulos celulares de la célula animal y de la célula vegetal. (Edukiak 2014 & Eranicle n.d.).....</i>	13
Figura 3 <i>Esquema general de la fotosíntesis.....</i>	35
Figura 4 <i>Estructura del cloroplasto.....</i>	36
Figura 5 <i>Lumen Tilacoidal del Estoma Cloroplástico.....</i>	39
Figura 6 <i>Ciclo de Calvin-Benson.....</i>	41
Figura 7 <i>Estructura de la molécula de almidón.....</i>	80
Figura 8 <i>Reacciones de la glicolisis.....</i>	82
Figura 9 <i>Reacciones de la fotorespiración.....</i>	93
Figura 10 <i>Relaciones entre el metabolismo primario y secundario de las plantas, origen biosintético de los principales grupos de compuestos secundarios.....</i>	101
Figura 11 <i>Acción enzimática.....</i>	132
Figura 12 <i>Representación gráfica de la constante Michaelis-Menten (Km) ...</i>	139
Figura 13 <i>Gráfico del doble recíproco o de Lineweaver-Burk de $1/v_0$ en contraposición con $1/[s]$ usado para evaluar la Km y Vmax.....</i>	141

CAPITULO

01

INTRODUCCIÓN A LA BIOQUÍMICA VEGETAL



Introducción a la bioquímica vegetal

La frase más excitante que se puede oír en la ciencia, la que anuncia nuevos descubrimientos, no es “¡Eureka!” (¡Lo encontré!) si no “Es extraño...”.

Isaac Asimov

La bioquímica es la base química de la vida (*del griego bios = “vida”*), es una rama de la ciencia que, junto con la química orgánica, orientan a la comprensión de los fenómenos que ocurren en los seres vivos (procesos fermentativos, respiración, fotosíntesis, movimiento, cambios metabólicos, transmisión y expresión de componentes hereditarios y la regulación de vías fisiológicas) y sus componentes biomoleculares (proteínas, lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos).

La bioquímica se relaciona con la biología celular, la biología y la genética moleculares, tiene aplicaciones en áreas como la medicina, la biotecnología, la alimentación, la agricultura y la farmacología.

La Bioquímica Vegetal estudia los procesos bioquímicos que ocurren en las plantas, siendo una disciplina primordial para la comprensión de la fisiología vegetal, la biotecnología, la producción de alimentos y la conservación de la biodiversidad. Además de ser imprescindible en la lucha contra el cambio climático, ya que las plantas juegan un papel crucial en la absorción de CO₂ y la producción de oxígeno.

Desde hace varios siglos atrás las plantas han sido objeto de estudio por su influencia en el desarrollo del hombre, al ser utilizadas para la alimentación, la medicina, la construcción y la ornamentación. El avance de la ciencia ha permitido descubrir una gran variedad de compuestos químicos que las conforman, generando recursos valiosos.

La bioquímica vegetal se enfoca en los procesos bioquímicos que ocurren en las plantas, desde el nivel molecular hasta el nivel celular y tisular, esenciales para su crecimiento y adaptación al ambiente. A continuación, se describen los procesos bioquímicos más comunes que ocurren en las plantas:

1. La Fotosíntesis es el proceso bioquímico más importante que ocurre en las plantas, se lleva a cabo en los cloroplastos (orgánulos celulares que contienen pigmentos fotosintéticos como la clorofila), lugar donde la energía solar es capturada por los pigmentos fotosintéticos, y utilizada para sintetizar compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y agua, generando glucosa y otros compuestos orgánicos, que almacenan la energía química generada en el proceso.

La fotosíntesis es esencial para el crecimiento y la supervivencia de las plantas, así como para mantener el equilibrio de la atmósfera al absorber el dióxido de carbono y producir oxígeno.

2. La respiración es un proceso bioquímico que ocurre en todas las células de la planta, se lleva a cabo en las mitocondrias; orgánulos celulares que contienen enzimas respiratorias. Producen energía a partir de la glucosa y otros compuestos orgánicos; oxidándolos y liberando energía en forma de ATP, para todos los procesos celulares.

3. La síntesis de proteínas, lípidos y carbohidratos es esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Estos compuestos son sintetizados a partir de los precursores proporcionados por la fotosíntesis y la respiración. La regulación de la síntesis de estos compuestos es crucial para el crecimiento y la reproducción de las plantas.

a. La síntesis de proteínas es esencial para el crecimiento y desarrollo de la planta, se lleva a cabo en los ribosomas, tomando en cuenta que las proteínas se generan a partir de aminoácidos.

b. La síntesis de lípidos se lleva a cabo en los cloroplastos y en el retículo endoplásmico. Estos compuestos orgánicos son esenciales para la estructura y función de las membranas celulares.

c. La síntesis de carbohidratos se genera en los cloroplastos y en el citoplasma. Estos compuestos orgánicos son esenciales para la producción de energía y la síntesis de estructuras celulares.

4. La síntesis de compuestos secundarios incluye una amplia variedad de moléculas orgánicas, tales como alcaloides, terpenos, flavonoides, taninos, entre otros. También son llamados metabolitos secundarios y se producen por las plantas en respuesta a diversos factores ambientales,

tales como la luz, la temperatura, la presencia de nutrientes, la presencia de patógenos y depredadores, entre otros. También pueden tener aplicaciones medicinales y nutricionales para los seres humanos.

La síntesis de compuestos secundarios en las plantas es un proceso altamente regulado, que involucra una serie de enzimas y rutas metabólicas. Estos compuestos son producidos a partir de precursores comunes, como aminoácidos, ácidos grasos y carbohidratos, a través de una variedad de reacciones químicas y tienen diversas aplicaciones.

- a. Alcaloides: compuestos nitrogenados que se encuentran en plantas. Por ejemplo, la morfina y la codeína son alcaloides que se usan como analgésicos para aliviar el dolor.
- b. Flavonoides: compuestos existentes en muchas frutas, verduras y plantas medicinales. Tienen propiedades antioxidantes y antiinflamatorias.
- c. Carotenoides: pigmentos característicos de frutas y verduras de colores vivos, como zanahorias, tomates y espinacas. Tienen propiedades antioxidantes.
- d. Polifenoles: se encuentran en muchas plantas y que tienen propiedades antioxidantes y antiinflamatorias. Algunos polifenoles, como el resveratrol, se han relacionado con la prevención de enfermedades cardiovasculares y ciertos tipos de cáncer.
- e. Terpenoides: se encuentran en plantas, tienen propiedades antimicrobianas y antiinflamatorias. Algunos terpenoides, como el mentol, se usan en productos para el cuidado de la piel y la respiración.

Los metabolitos secundarios se investigan constantemente por su función y uso potencial.

5. La regulación del crecimiento y desarrollo es esencial para la adaptación de las plantas al ambiente, es un proceso complejo que implica una serie de procesos bioquímicos y fisiológicos. Las plantas pueden modificar su crecimiento y desarrollo en respuesta a estímulos como la luz, el agua, los nutrientes y los factores de estrés, a continuación, se describen algunos de los procesos bioquímicos más importantes involucrados:

- a. **Hormonas vegetales:** Compuestos químicos que regulan el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las principales hormonas vegetales son la auxina, la giberelina, la citoquinina, el ácido abscísico y el etileno. Cada hormona vegetal tiene un papel específico en el crecimiento y desarrollo de las plantas, y su efecto depende de la concentración de la hormona y de la presencia de otras hormonas.
- b. **Transducción de señales:** La transducción de señales es el proceso por el cual las señales externas, como la luz, el agua y los nutrientes, son interpretadas por las células de la planta y se transmiten a través de una serie de eventos bioquímicos intracelulares. La transducción de señales involucra una variedad de procesos bioquímicos, incluyendo la fosforilación de proteínas, la producción de segundos mensajeros y la activación de proteínas de unión al ADN.
- c. **Expresión génica:** La expresión génica es el proceso por el cual la información genética contenida en el ADN se transcribe en ARN y se traduce en proteínas. La regulación de la expresión génica es esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que determina qué proteínas se producen en las células y en qué cantidad. La regulación de la expresión génica involucra una variedad de procesos bioquímicos, incluyendo la modificación de la cromatina, la unión de factores de transcripción al ADN y la síntesis de ARN mensajero.
- d. **Metabolismo de carbohidratos:** El metabolismo de los carbohidratos es esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas, al ser la principal fuente de energía para la síntesis de proteínas y otros compuestos esenciales.

La regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas es un proceso complejo que involucra una serie de procesos bioquímicos y fisiológicos. Las hormonas vegetales, la transducción de señales, la expresión génica y el metabolismo de los carbohidratos son algunos de los procesos bioquímicos más importantes que están involucrados en la regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas. La comprensión de estos procesos

bioquímicos es esencial para el desarrollo de nuevas estrategias para mejorar el crecimiento y la productividad de las plantas, para su uso en diferentes aplicaciones, tales como la medicina, la agricultura y la alimentación.

1.1. Resumen

La bioquímica es una ciencia que investiga el fundamento químico de la vida y las biomoléculas que constituyen los seres vivos. Su enfoque se centra en procesos químicos a nivel molecular en las células vivas, con aplicaciones en medicina, biotecnología, alimentación, agricultura y farmacología.

La disciplina de bioquímica vegetal se dedica al estudio de los procesos bioquímicos en plantas, desde el nivel molecular hasta el celular y tisular, cruciales para su desarrollo y adaptación ambiental.

Entre los procesos bioquímicos propios de las plantas están la fotosíntesis, respiración y síntesis de proteínas, lípidos y carbohidratos. La comprensión de la bioquímica vegetal resulta esencial para la fisiología vegetal, biotecnología, producción de alimentos, conservación de biodiversidad y mitigación del cambio climático.

CAPITULO

02

**COMPOSICIÓN Y
ESTRUCTURA DE LAS
CÉLULAS VEGETALES**



Composición y estructura de las células vegetales

Dejamos de temer aquello que se ha aprendido a entender.

Marie Curie

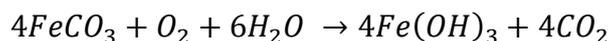
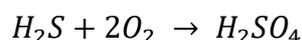
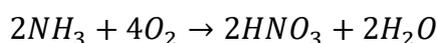
2.1. Organismos procariotas

Los organismos procariotas son los más numerosos y extendidos en la tierra, metabólicamente variados y dúctiles. Tienen estructuras relativamente simples, siendo en su mayoría unicelulares, aunque pueden formar filamentos o colonias de células independientes.

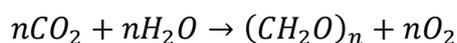
Los organismos procariones utilizan una amplia variedad de fuentes de energía metabólica.

Organismos autótrofos (*del griego autos = propio y trophos = alimentarse*) sintetizan todos sus constituyentes celulares a partir de moléculas simples como H₂O, CO₂, NH₃ o H₂S.

Los organismos quimiolitótrofos (*del griego lithos = piedra y trophos = alimentarse*) obtienen su energía por la oxidación de compuestos inorgánicos como NH₃, H₂S o incluso Fe²⁺. Algunos ejemplos de reacciones quimiolitotróficas son:



Organismos fotoautótrofos (*del griego photo = luz y trophos = alimentarse*) consiguen energía a través de la fotosíntesis, un proceso en el que la energía lumínica impulsa la transferencia de electrones de los donantes inorgánicos al CO₂ y produce hidratos de carbono [(CH₂O)_n]. En la forma más extendida de fotosíntesis, el donante de electrón en la secuencia de reacción está dirigido por el agua:

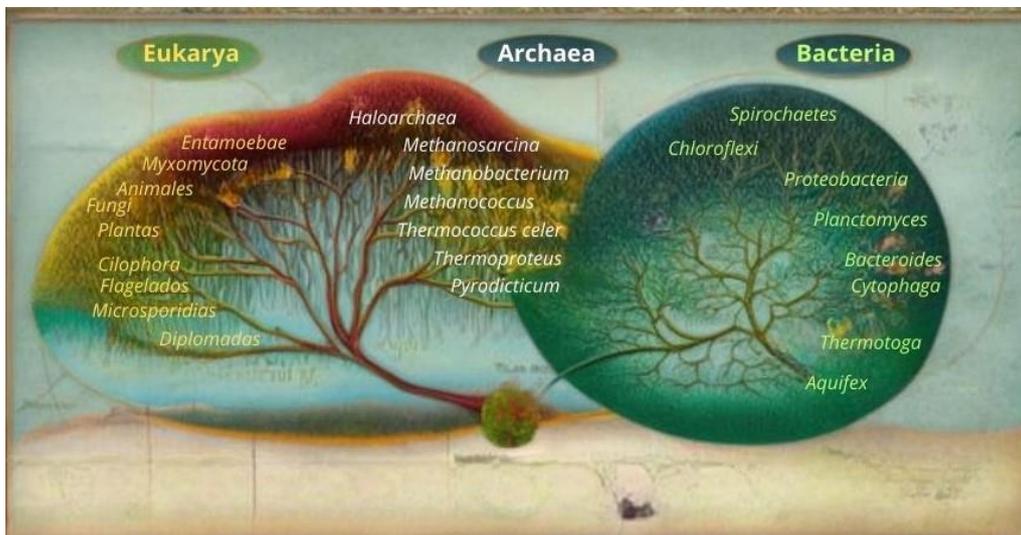


Los organismos heterótrofos (*del griego hetero = otro y trophos = alimentarse*) oxidan compuestos orgánicos para obtener energía; por lo tanto, dependen en última instancia de los autótrofos para obtener estas sustancias.

Según varios rasgos bioquímicos fundamentales que difieren entre los integrantes de Archaea, Bacteria y Eukarya, Woese propuso estos grupos como los tres dominios principales de la descendencia evolutiva, en lugar de la división tradicional: Procariota y Eucariota. La Figura 1 muestra un árbol filogenético de la vida.

Figura 1

Árbol filogenético de la vida, donde se distinguen los dominios Bacteria, Archaea y Eucarya



Nota: Autores (2024)

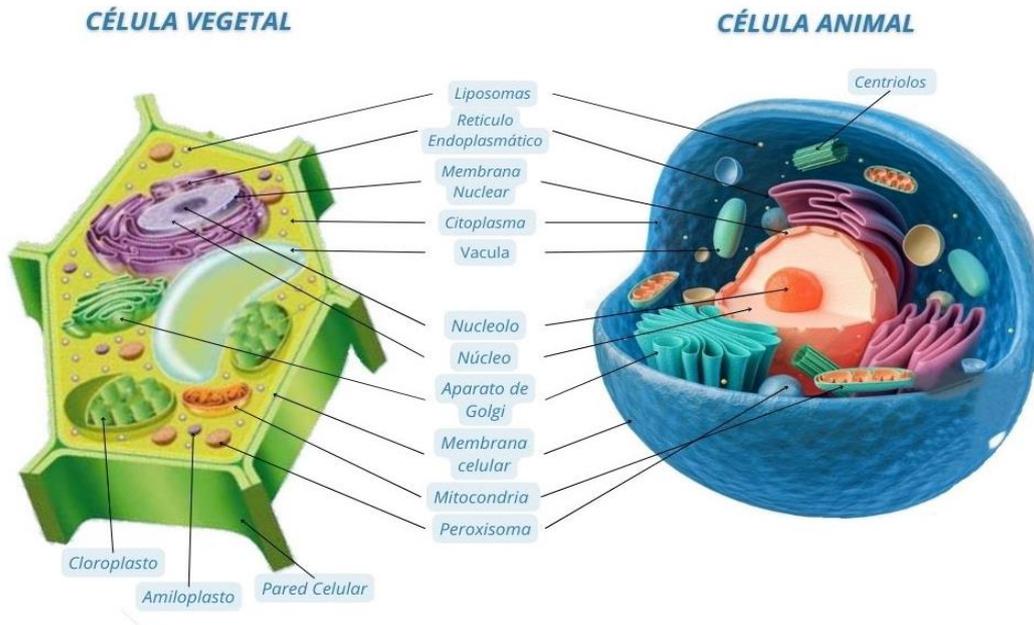
2.2. Organismos Eucariotas

Las células eucariotas son organismos celulares complejos que se caracterizan por tener un núcleo que contiene material genético, así como otros orgánulos membranosos como mitocondrias, cloroplastos, retículo endoplásmico y aparato de Golgi. A diferencia de las células procariotas, que carecen de núcleo y orgánulos membranosos, las células eucariotas pueden variar en formas y tamaños, desde células individuales hasta organismos multicelulares altamente especializados, además de la presencia de una profusión de orgánulos con una

función específica, encerrados en membranas, que se identifican tanto en la célula animal, como la célula vegetal de la Figura 2.

Figura 2

Orgánulos celulares de la célula animal y de la célula vegetal. (Edukiak 2014 & Eranicle n.d.)



Nota: Extraído de Edukiak (2014), Eranicle (s.f.)

Dentro de la célula eucariota la membrana plasmática es una estructura esencial y altamente dinámica. Además de sus funciones básicas como una barrera física y regulador del transporte de sustancias, tiene un impacto significativo en la capacidad de comunicación de la célula con su entorno y responder a los cambios ambientales.

La membrana plasmática es una estructura compleja compuesta principalmente de fosfolípidos, colesterol y proteínas, organizadas en una bicapa lipídica, que actúa como una barrera física, separando el interior de la célula del medio externo y controlando selectivamente el paso de sustancias a través de ella.

La comunicación entre células y la detección de señales químicas se da a través los receptores de proteínas y glicoproteínas de la membrana plasmática, desencadenando respuestas celulares específicas. La membrana también regula la concentración celular iónica interna y externa, manteniendo la homeostasis celular y previniendo la toxicidad por iones.

Asimismo, la membrana plasmática gracias a sus moléculas de carbohidratos actúa como un marcador de identidad celular, permitiendo el reconocimiento entre células, la adhesión en tejidos y la respuesta a patógenos y células extrañas, impulsando el sistema inmunológico.

La membrana plasmática tiene una serie de invaginaciones y proyecciones que aumentan su superficie disponible, para la realización de funciones especializadas y el intercambio de sustancias por la endocitosis y exocitosis. La endocitosis, es un proceso por el que la célula captura partículas del medio externo para su posterior digestión y aprovechamiento, mientras que la exocitosis es un proceso secretor que implica la liberación controlada de sustancias de la célula al medio extracelular. Estos son procesos vitales para la nutrición celular y la eliminación de sustancias no deseadas.

Dentro de la célula eucariota, el núcleo celular es una estructura esencial y vital, cuya función principal es almacenar y proteger el material genético junto con las proteínas asociadas al ADN. Además, cumple diversas funciones bioquímicas, como la replicación y transcripción del ADN, la regulación de la expresión génica, así como la síntesis y procesamiento de ARN. La envoltura nuclear, una membrana doble que rodea el núcleo, presenta numerosos poros de aproximadamente 90 Å de ancho, los cuales controlan de manera precisa el flujo de proteínas y ARN entre el núcleo y el citoplasma.

Durante la fase de replicación, el ADN experimenta una copia para facilitar la subsiguiente división celular. Asimismo, durante la transcripción, el ADN se transcribe en moléculas de ARN, que luego son trasladadas al citoplasma para participar en la síntesis ribosómica de proteínas.

La regulación de la expresión génica también recae en el núcleo, ya que las proteínas asociadas al ADN tienen la capacidad de activar o desactivar la expresión de genes específicos. Además, el núcleo celular desempeña un papel destacado en la síntesis y procesamiento de ARN, que madura en el citoplasma antes de ser empleado en la síntesis de proteínas. Este complejo sistema asegura la integridad y funcionalidad celular, permitiendo la ejecución precisa de los procesos vitales en la célula.

El retículo endoplasmático (RE) y el aparato de Golgi actúan para modificar las proteínas unidas a la membrana plasmática y proteínas secretoras. El retículo endoplasmático rugoso está incrustado con los ribosomas, que son los encargados de la síntesis de proteínas, ya sea unidos a la membrana o destinados a la secreción. El retículo endoplasmático liso está desprovisto de ribosomas y es el sitio de síntesis de los lípidos. Todos los productos sintetizados en el retículo endoplasmático se transportan al aparato de Golgi.

El Aparato de Golgi es un orgánulo membranoso presente en las células eucariotas que se encarga de procesar, modificar, clasificar y empaquetar proteínas y lípidos sintetizados en el retículo endoplasmático rugoso. Además, tiene la función de secretar proteínas y lípidos hacia su destino final, ya sea en la célula o fuera de ella.

El Aparato de Golgi está compuesto por una serie de cisternas aplanadas, que se organizan en pilas y se dividen en tres regiones principales: el cis-Golgi, el medial-Golgi y el trans-Golgi. En cada región, las proteínas y lípidos pasan por diversas modificaciones postraduccionales, como la glicosilación, la sulfatación y la fosforilación, que afectan su estructura y función. En general, el Aparato de Golgi desempeña un papel esencial en la síntesis, procesamiento y transporte de moléculas en las células eucariotas. El aparato de Golgi es un orgánulo celular que se encuentra en las células eucariotas y se compone de una serie de sacos membranosos aplanados llamados cisternas. Su función bioquímica principal es la modificación, clasificación, y empaquetamiento de proteínas y lípidos que son sintetizados en el retículo endoplasmático rugoso (RER) y el retículo endoplasmático liso (REL).

El proceso de modificación de proteínas y lípidos en el Golgi implica la adición o eliminación de grupos químicos específicos, como azúcares y fosfatos, lo que puede alterar significativamente su función. Además, el aparato de Golgi clasifica y empaqueta estas proteínas y lípidos en vesículas, que pueden transportarse a diferentes partes de la célula o incluso secretarse fuera de la célula a través de exocitosis.

El aparato de Golgi también tiene una función importante en la síntesis de moléculas de carbohidratos complejos, que se utilizan como componentes

estructurales en la pared celular de plantas y algunos microorganismos. Además, está involucrado en la producción de moléculas de glucosaminoglicanos, que son importantes en la formación de la matriz extracelular y la lubricación de las articulaciones en los animales.

El retículo endoplásmico (RE) es un orgánulo que tiene varias funciones bioquímicas en la célula. Existen dos tipos de RE: el RE rugoso, que tiene ribosomas adheridos a su superficie, y el RE liso, que carece de ribosomas.

El RE rugoso está involucrado en la síntesis y el procesamiento de proteínas. Los ribosomas unidos al RE sintetizan proteínas que luego son translocadas a través de la membrana del RE y entran en su luz o cavidad interna. Allí, estas proteínas se someten a una serie de modificaciones postraduccionales, incluyendo la adición de azúcares (glicosilación) y la formación de enlaces disulfuro, que son importantes para la estructura y función de las proteínas.

El RE liso en las plantas es un componente importante de la célula vegetal que se distingue por su apariencia tubular y la ausencia de ribosomas en su superficie. Aunque el REL es más comúnmente asociado con las células animales, también está presente en las células vegetales, aunque en menor cantidad en comparación con el retículo endoplasmático rugoso (RER).

El REL desempeña diversas funciones cruciales en las células vegetales. Una de sus funciones principales es la síntesis de lípidos, incluyendo fosfolípidos y esteroides. Además, participa en el metabolismo de los carbohidratos, el almacenamiento de calcio y la detoxificación de sustancias químicas, como la conversión de compuestos tóxicos en formas menos perjudiciales.

En las células vegetales, el REL se encuentra distribuido por todo el citoplasma y está interconectado con otros orgánulos celulares a través de membranas. Su presencia y actividad son esenciales para mantener la homeostasis celular y participar en diversas rutas metabólicas que son fundamentales para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

En general, el RE es un orgánulo esencial para la síntesis y el procesamiento de proteínas y lípidos, y para la detoxificación celular.

Las mitocondrias (del griego *mitos* = *hilo* y *chondros* = *gránulo*) son orgánulos celulares cruciales de la célula eucariota, donde se genera el metabolismo oxidativo o respiración celular (metabolismo aerobio), que produce la energía necesaria para que la célula realice sus procesos metabólicos.

La respiración celular es un proceso bioquímico que involucra la oxidación de nutrientes y la transferencia de electrones en dos etapas principales: la cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa. Para la producción de adenosín trifosfato denominado comúnmente ATP (fuente principal de energía utilizada por la célula).

La cadena de transporte de electrones se lleva a cabo en la membrana interna de las mitocondrias y utiliza una serie de enzimas y proteínas para transferir electrones de los nutrientes a una serie de moléculas transportadoras de electrones, generando un gradiente de protones que se utiliza para producir ATP a través de la fosforilación oxidativa. Además de la producción de ATP, las mitocondrias tienen un papel importante en la síntesis de ácidos grasos y en la regulación del calcio intracelular. También pueden inducir la apoptosis y producir especies reactivas de oxígeno (ROS), importantes en la señalización celular y la defensa contra patógenos.

Las mitocondrias son orgánulos altamente especializados que tienen una estructura compleja con dos membranas, crestas y dos compartimentos internos, el espacio de intermembrana y la matriz mitocondrial, que contiene ADN mitocondrial, ARN y ribosomas que participan en la síntesis de varios componentes mitocondriales. Las células eucariotas tienen alrededor de 2000 mitocondrias, lo que representa casi la quinta parte del volumen celular total.

Los lisosomas y los peroxisomas son orgánulos celulares calificados como los contenedores de las enzimas de degradación.

Los lisosomas se originan mediante el proceso de brotación a partir del aparato de Golgi y son estructuras membranosas en forma de bolsas. Estos orgánulos contienen una diversidad significativa de enzimas hidrolíticas, las cuales catalizan la hidrólisis de moléculas grandes, descomponiéndolas en moléculas más pequeñas mediante la adición de agua. Su función principal radica en la asimilación de materiales que han sido ingeridos por endocitosis, así como en el

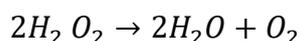
reciclaje de diversas clases de macromoléculas, entre las que se incluyen proteínas, lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos.

Bioquímicamente, los lisosomas desempeñan la función de degradación intracelular. Estos orgánulos se fusionan con vesículas que contienen materiales a degradar, y las enzimas hidrolíticas que se encuentran dentro de los lisosomas descomponen estas moléculas en componentes más pequeños que la célula puede reutilizar para sintetizar nuevas moléculas y generar energía.

Además, los lisosomas tienen un papel importante en la digestión extracelular, ya que las células fagocíticas (como los macrófagos) utilizan los lisosomas para degradar y eliminar patógenos y partículas extrañas que han sido engullidas por la célula. Otra función importante de los lisosomas es la regulación del pH intracelular. Las enzimas hidrolíticas del lisosoma son activas en un ambiente ácido, por lo que los lisosomas mantienen un pH ácido para asegurar la actividad enzimática óptima.

Si los lisosomas no funcionan correctamente y se acumulan moléculas no digeridas en la célula, puede ocurrir una enfermedad llamada enfermedad de almacenamiento lisosomal.

Los peroxisomas o microcuerpos son orgánulos limitados por una membrana de 0,5µm de diámetro, que contienen enzimas oxidativas. Su nombre se debe a que algunas reacciones generan peróxido de hidrogeno H₂O₂, una sustancia reactiva utilizada en la oxidación enzimática de otras sustancias o degradada por medio de una reacción de desproporción, catalizada por la enzima catalasa.



Se piensa que la función de los peroxisomas es proteger los componentes celulares sensibles del ataque oxidativo por el H₂O₂, es decir tienen una función importante en la desintoxicación celular y en la síntesis y degradación de lípidos.

Estos orgánulos contienen enzimas que utilizan peróxido de hidrógeno (H₂O₂) para oxidar y desintoxicar diversas sustancias tóxicas como alcoholes, ácidos grasos y aminoácidos. Además de su función en la desintoxicación celular, los peroxisomas también están involucrados en la síntesis y degradación de lípidos,

especialmente ácidos grasos de cadena muy larga, mediante una serie de enzimas especializadas.

También se sabe que tienen un papel en la regulación de los niveles de calcio intracelular y la síntesis de moléculas señalizadoras que controlan diversos procesos celulares, como la diferenciación celular y la respuesta inmune.

El citosol y el citoesqueleto son dos componentes importantes de las células. El citoesqueleto es responsable de organizar el citosol, un gel altamente organizado que varía en su composición a lo largo de la célula gracias a la acción de los filamentos del citoesqueleto. Estos filamentos también confieren forma y movimiento a la célula, determinando la disposición y movimientos de los orgánulos internos.

El citosol, por su parte, es esencial para el funcionamiento celular. Contiene una gran cantidad de proteínas, enzimas, ribosomas y otras moléculas que llevan a cabo diversas funciones bioquímicas. La síntesis de proteínas es una de las funciones más importantes, realizada por los ribosomas presentes en el citosol. Además, el citosol almacena y libera energía en forma de glucosa, que es utilizada para producir ATP en la glucólisis, y mantiene un pH constante para el correcto funcionamiento de las enzimas y procesos celulares, es decir el citoesqueleto y el citosol trabajan juntos para garantizar la estructura, el movimiento y el funcionamiento de la célula.

La pared celular es una estructura presente en las células de plantas, hongos, bacterias y algunas células procariontas. La función bioquímica principal de la pared celular es proporcionar soporte y protección a la célula. La pared celular es una capa resistente y rígida que rodea la membrana plasmática y ayuda a mantener la forma y la integridad de la célula.

Además de su función estructural, la pared celular también desempeña un papel importante en la comunicación celular y en la interacción de la célula con su entorno. La pared celular actúa como una barrera selectiva que permite que ciertas moléculas y nutrientes pasen a través de ella, mientras que bloquea el paso de otras sustancias. Por ejemplo, la pared celular de las células vegetales permite el paso de agua y sales minerales, pero bloquea el paso de moléculas grandes como proteínas y ácidos nucleicos.

La pared celular también puede contener componentes bioquímicos especializados que ayudan a la célula a protegerse de patógenos y otros estresores ambientales. Estos componentes pueden incluir polisacáridos, proteínas y lípidos que actúan como barreras físicas y químicas contra la entrada de patógenos y la pérdida de agua.

La vacuola desempeña diversas funciones bioquímicas cruciales. Una de sus principales roles es el almacenamiento de sustancias vitales, incluyendo agua, nutrientes, iones y pigmentos, llegando a ocupar hasta el 90% del volumen total en las células vegetales, donde alcanza dimensiones especialmente grandes. Además de su función de almacenamiento, la vacuola contribuye significativamente a la regulación osmótica al absorber agua, reduciendo así la concentración de solutos en el citosol para mantener el equilibrio osmótico y prevenir daños celulares cuando la concentración de solutos es elevada.

Otro aspecto crucial de la vacuola es su capacidad para desintoxicar la célula, actuando como un compartimento que contiene enzimas capaces de degradar sustancias perjudiciales, como metales pesados. Asimismo, la vacuola participa en la degradación de macromoléculas como proteínas, lípidos y carbohidratos, liberando componentes esenciales para la célula gracias a las enzimas presentes en su interior. En conjunto, estas funciones convierten a la vacuola en un componente esencial para el mantenimiento de la homeostasis y la salud celular.

La vacuola es un espacio delimitado por una membrana llena de líquido, que genera la captación de agua por osmosis, incrementando la presión interna y contribuyendo a la rigidez turgente de las plantas leñosas, debido a la resistencia de las paredes celulares al estallido. Por lo tanto, la vacuola tiene una función esencial en la regulación de la turgencia de las células vegetales.

Los cloroplastos son orgánulos esenciales presentes en las células de plantas y algas, donde se produce la fotosíntesis, un proceso bioquímico crucial para la producción de energía y la generación de oxígeno. Los cloroplastos se reproducen por fisión y tienen su propio ADN, ARN y ribosomas. Son típicamente varias veces más grandes que las mitocondrias y constan de tres sistemas de membranas: la membrana externa, la membrana interna y los tilacoides, que

forman pilas interconectadas en forma de discos y contienen el pigmento fotosintético clorofila.

El tilacoide es responsable de utilizar la energía lumínica atrapada en la clorofila para generar ATP, que se utiliza en el estroma para dirigir las reacciones biosintéticas para formar hidratos de carbono y otros productos. Durante la fotosíntesis, los pigmentos fotosintéticos, como la clorofila, capturan la luz del sol y transfieren la energía a través de una serie de complejos proteicos integrados en la membrana del tilacoide del cloroplasto. Este proceso genera un gradiente electroquímico que es utilizado por la ATP sintasa para producir ATP. Además, la energía capturada también es utilizada para reducir la nicotidamida adenina dinucleótido fosfato NADP⁺ a NADPH, el cual se utiliza en la biosíntesis de carbohidratos y otros compuestos orgánicos.

Los cloroplastos también llevan a cabo otras funciones bioquímicas importantes, como la síntesis de lípidos, la fijación de nitrógeno y la producción de hormonas vegetales. Además, pueden almacenar aminoácidos y carbohidratos y regular el equilibrio osmótico de la célula mediante la acumulación de iones en su interior. El espacio de la membrana interna, llamado estroma, contiene muchas enzimas solubles que participan en la fotosíntesis y otros procesos bioquímicos importantes.

Los “eucariotes” modernos en su mayoría son “híbridos” genéticos, que presentan en forma simultánea líneas de descendientes nucleares, mitocondriales, peroxisómicas, tal vez ciliares – en el caso de los vegetales los cloroplastos.

2.3. Resumen

La membrana plasmática, esencial en células eucariotas, actúa como barrera física que regula el intercambio de sustancias y facilita la comunicación celular mediante proteínas receptoras.

El núcleo celular, orgánulo esencial, alberga y organiza el material genético, regulando la replicación y transcripción del ADN, así como la síntesis y procesamiento del ARN, con la envoltura nuclear manteniendo la integridad genética.

Retículo endoplasmático y aparato de Golgi, cruciales en células eucariotas, participan en la síntesis y transporte de proteínas y lípidos, agregando grupos de azúcar y clasificándolos.

Las mitocondrias, esenciales en el metabolismo oxidativo y respiración celular, también tienen roles en la síntesis de ácidos grasos, regulación del calcio, inducción de apoptosis y producción de especies reactivas de oxígeno. Su estructura compleja incluye membranas, crestas y compartimentos internos.

Células eucariotas albergan alrededor de 2000 mitocondrias, representando una quinta parte del volumen celular total.

Los lisosomas y peroxisomas, orgánulos celulares vitales, desempeñan funciones cruciales. Los lisosomas, encargados de la digestión intracelular y extracelular y regulación del pH, y los peroxisomas, dedicados a la desintoxicación, síntesis y degradación de lípidos, y regulación del calcio intracelular, son esenciales para el funcionamiento celular. Alteraciones en su función pueden causar enfermedades graves.

El citosol y el citoesqueleto, componentes fundamentales, cumplen roles esenciales en la célula. El citosol, un líquido, realiza funciones bioquímicas clave, como síntesis de proteínas, almacenamiento de energía y regulación del pH. Mientras tanto, el citoesqueleto, una red de proteínas compleja, contribuye al mantenimiento de la forma celular, movilidad y señalización celular. Ambos son vitales para el organismo.

La pared celular tiene una función bioquímica principal: proporcionar soporte, protección y regular el paso de sustancias. Además, puede contener componentes especializados que ayudan a la célula a defenderse de patógenos y estresores ambientales.

La vacuola, presente en células vegetales y algunos animales, desempeña funciones bioquímicas esenciales, como el almacenamiento de sustancias vitales, el mantenimiento del equilibrio osmótico y la capacidad de desintoxicación de metales pesados mediante enzimas contenidas. La vacuola es crucial en la regulación de la turgencia celular en las células vegetales.

Los cloroplastos, orgánulos especializados en fotosíntesis, generan energía y moléculas esenciales. Además de su función principal, también realizan otras funciones bioquímicas clave, contribuyendo significativamente a la supervivencia de las células vegetales.

CAPITULO

03

**FOTOSÍNTESIS:
PROCESO Y
REGULACIÓN**



Fotosíntesis: proceso y regulación

La ciencia se compone de errores, que a su vez son pasos hacia la verdad.

Jules Verne

La luz solar mantiene y aumenta el orden de la vida por dos métodos:

1. Directamente, en el proceso de fotosíntesis, que produce compuestos orgánicos complejos
2. Indirectamente, en la respiración de esos compuestos orgánicos, ya sea por el propio organismo o por otro organismo que los ingiera.

Estos dos métodos, son fundamentales en los distintos tipos de organismos.

La fotosíntesis es el proceso que los organismos fotoautótrofos, como las plantas verdes y las cianobacterias, usan para obtener energía directamente de la luz y asimilan pequeñas moléculas inorgánicas en sus propios tejidos. En contraste, los organismos heterótrofos, como los animales, los hongos y las bacterias no fotosintéticas, consumen moléculas orgánicas y obtienen energía a través de la respiración.

Todas las partes de una planta, incluyendo las hojas, tallos, raíces, madera y flores, son fotoautótrofas, lo que significa que son capaces de realizar la fotosíntesis y producir su propio alimento utilizando la energía del sol, dióxido de carbono y agua. La fotosíntesis ocurre principalmente en las hojas, donde se encuentran los cloroplastos que contienen clorofila. Los productos de la fotosíntesis, como los carbohidratos, se distribuyen a través del floema a todas las partes de la planta para su crecimiento y mantenimiento.

Hay que tomar en cuenta también que, durante el invierno, si las plantas han perdido sus hojas, toda la planta está compuesta de tejidos heterótrofos y mantiene su metabolismo por la respiración, consumiendo el almidón almacenado.

Asimismo, durante toda la vida de la planta, los tejidos a menudo cambian su tipo de metabolismo; las plántulas jóvenes son blancas y heterótrofas cuando se

encuentran o germinan bajo tierra; sobreviven con los nutrientes almacenados en los cotiledones o el endospermo. Las plántulas se vuelven fotoautótrofas solo después de que emergen a la luz del sol. Los frutos inmaduros pueden ser verdes y fotosintéticos, pero en las últimas etapas de maduración, los cloroplastos se convierten en cromoplastos (plástidos que contienen grandes cantidades de pigmentos distintos de la clorofila) y el metabolismo depende de los nutrientes importados o almacenados. Los primordios de hojas jóvenes son verdes, pero crecen más rápidamente de lo que permitiría su propia fotosíntesis; tienen un metabolismo mixto de fotosíntesis e importación de carbohidratos.

La fotosíntesis es un proceso complejo mediante el cual el dióxido de carbono se convierte en carbohidratos. Esto implica reacciones endergónicas impulsadas por ATP y que requieren nuevos orbitales de enlace llenados por electrones transportados a la reacción por NADPH. Antes de que esto pueda suceder, ATP y NADPH deben formarse en reacciones altamente endergónicas impulsadas por energía luminosa.

3.1. Portadores energéticos

El proceso fotosintético convierte la energía lumínica en energía química, captando la luz solar por los cloroplastos, pigmentos fotosintéticos que usan esta energía en las reacciones químicas.

El Adenosin Trifosfato (ATP) es una molécula esencial, que constituye una pequeña fracción de la estructura de la planta. Esta molécula es reciclada y reutilizada continuamente en un lapso menor a un segundo. Metabólicamente, el ATP se convierte en Adenosin Difosfato (ADP) al liberar un grupo fosfato. Este grupo fosfato puede unirse de nuevo a un enlace de alta energía gracias a la fotosíntesis o la respiración. Cada molécula porta energía y participa en reacciones que liberan y consumen energía.

Existen tres procesos mediante los cuales se lleva a cabo la fosforilación del ADP para la formación de ATP. El primero de ellos es la fotofosforilación, que aprovecha la energía lumínica generada durante la fotosíntesis. En este proceso,

los cloroplastos absorben la luz solar, desencadenando reacciones que culminan en la producción de ATP.

La segunda vía implica la creación de compuestos que almacenan grupos fosfato de alta energía. Estos compuestos tienen la capacidad de transferir dichos grupos fosfato al ADP, convirtiéndolo posteriormente en ATP. Cabe destacar que este método, conocido como fosforilación a nivel de sustrato, es una forma de fosforilación que no está vinculada a la presencia de luz solar.

En las etapas finales de la respiración, el ADP se fosforila a ATP mediante un proceso denominado fosforilación oxidativa. Este proceso tiene lugar en diferentes partes de la célula y aprovecha la energía liberada por reacciones exergónicas específicas.

Es importante destacar que la fosforilación oxidativa y la fosforilación a nivel de sustrato ocurren en todas las partes de la planta en todo momento, mientras que la fotofosforilación se lleva a cabo exclusivamente en los cloroplastos cuando hay presencia de luz.

3.2. Poder reductor

Cuando un átomo aumenta su número de electrones, se reduce, mientras que si pierde electrones se oxida. Por lo tanto, una reacción de reducción implica una disminución de la carga positiva, mientras que una reacción de oxidación implica un aumento de la carga positiva. Hay que tomar en cuenta que toda oxidación ocurre simultáneamente con una reducción, generando una reacción de “ÓXIDO – REDUCCIÓN” o reacción REDOX.

Sin embargo, los compuestos en el ambiente tienden a estar en estado oxidado predominantemente; ya que nuestra atmósfera es rica en oxígeno O_2 . Por otro lado, dentro de un organismo, los compuestos se encuentran en un estado reducido.

El Carbono usualmente se encuentra en forma de carbohidrato, con un estado de oxidación -2. El nitrógeno está presente en los grupo amino NH_3 ($N^{-3} H^{+1} H^{+1}$

H^{+1}), estado de oxidación -3. El azufre se presenta como SH_2 ($S^{-2} H^{+1} H^{+1}$), con un estado de oxidación -2.

Además de la energía los organismos también necesitan poder reductor; que es la capacidad de los compuestos para actuar como donadores de electrones o receptoras de protones en reacciones metabólicas REDOX.

El poder reductor es especialmente importante para las plantas ya que a partir del dióxido de carbono (CO_2) y el agua (H_2O); formas altamente oxidadas de carbono e hidrógeno, generan hidratos de carbono, grasas y otros compuestos muy reducidos.

El poder reductor -electrones- se mueve y gestiona usando moléculas pequeñas semiestables y móviles. Estas moléculas son el nicotinamida adenina dinucleótido NAD^+ y el nicotinamida adenina dinucleótido fosfato $NADP^+$. Ambas moléculas pueden captar un par de electrones y un protón, reduciéndose a $NADH$ y $NADPH$ respectivamente. Cuando un compuesto se reduce por la transferencia de sus electrones, se libera el protón y se regenera NAD^+ o $NADP^+$. En lugar de tener una gran cantidad de moléculas portadoras, la célula recicla cada molécula, usándola miles de veces por segundo mientras se desplaza entre las reacciones de producción y consumo de electrones.

El NAD^+ y $NADP^+$ captan electrones de otras moléculas, es decir son agentes oxidantes, ya que oxidan el material con el que reaccionan. Durante el proceso se forman $NADH$ y $NADPH$, dos fuertes agentes reductores que donan electrones a otras moléculas, reduciéndolas y oxidándose ellos mismos. La tendencia a aceptar o donar electrones varía mucho y se conoce como potencial redox de una molécula. Las células contienen una variedad de transportadores de electrones que difieren en su tendencia a aceptar o donar electrones.

3.3. Otros transportadores de electrones

Los citocromos son pequeñas proteínas que contienen un cofactor hemo, que sostienen un átomo de hierro. Estos citocromos transportan electrones y ciclan entre los estados de oxidación $2+$ y $3+$. Se encuentran en la membrana tilacoide

del cloroplasto y transportan electrones solo entre sitios cercanos dentro de la membrana, en lugar de difundirse por todo el estroma como lo hace el NADPH.

Las plastoquinonas también son transportadores de electrones y operan a distancias cortas dentro de la membrana. Estas moléculas recogen dos electrones y se unen a dos protones. Debido a su cola hidrocarbonada, son hidrofóbicas y se disuelven fácilmente en los componentes lipídicos de la membrana del cloroplasto.

La plastocianina es una proteína pequeña que transporta electrones y contiene un átomo de cobre. Cuando el átomo de cobre se oxida, está en un estado de oxidación 2+, pero al recoger un electrón, se reduce a un estado de oxidación 1+. Las plastocianinas están asociadas de manera flexible a la membrana del cloroplasto y pueden moverse a distancias cortas en su superficie.

3.4. Fijación del CO₂

La disponibilidad de CO₂ para las plantas se ve directamente influenciada por la apertura de los estomas, un proceso que desempeña un papel crucial en la eficiencia fotosintética. La enzima RuBISCO, clave en la fotosíntesis, muestra una baja afinidad por el CO₂, lo que contribuye a una fotosíntesis efectiva al disminuir la resistencia a la difusión a través de los estomas. No obstante, este escenario óptimo conlleva la pérdida de agua a través de la transpiración estomática, ya que un suministro adecuado de agua resulta fundamental para el rendimiento fotosintético. El coeficiente de transpiración promedio de una hoja es de 200 y 800 g H₂O/g CO₂ fijado durante la fotosíntesis.

La regulación de la apertura y cierre de los estomas, esenciales para la fotosíntesis, está vinculada a factores como la disponibilidad de agua, la concentración de CO₂, la luz y la temperatura. Estos estomas actúan como válvulas ajustables, siendo controlados por turgencias. Las células anexas, se evalúan gracias a la diferencia entre la turgencia de las células oclusivas y las células adyacentes, determinando directamente si se produce la apertura o el cierre.

Las variaciones en el potencial osmótico, centradas en las concentraciones de iones como potasio (K^+), cloruro (Cl^-) y/o malato ($malato^{2-}$), son responsables de regular la turgencia en las células oclusivas. La disminución de la concentración de CO_2 favorece la entrada de agua y la apertura estomática, mientras que un aumento en esta concentración conduce al cierre en este tipo de sistemas.

La luz desempeña un papel crucial en la regulación de los estomas, actuando tanto directa como indirectamente. Los receptores de luz azul aumentan el potencial osmótico de las células oclusivas, provocando la apertura de los poros estomáticos. Indirectamente, la fotosíntesis, estimulada por la luz, disminuye la concentración de CO_2 en los espacios intercelulares y, por ende, en las células oclusivas, contribuyendo al cierre estomático.

La temperatura también sigue la tendencia de la fotosíntesis en relación con los movimientos estomáticos. En condiciones de adecuada hidratación, a altas temperaturas, se reduce la dependencia del movimiento estomático respecto al CO_2 . Este fenómeno, beneficioso desde el punto de vista ecológico, permite que, en situaciones de elevada temperatura, el enfriamiento por transpiración evite el sobrecalentamiento de la hoja, manteniendo la temperatura óptima para la fotosíntesis.

Al gestionar la resistencia a la difusión de los estomas, las plantas pueden mantener una concentración relativamente constante de CO_2 en el espacio intercelular. Sin embargo, situaciones adversas como la sequía pueden afectar esta regulación. Las plantas adaptadas a climas cálidos y fríos, como las plantas C_4 y CAM, han desarrollado mecanismos adicionales para mejorar la eficiencia en el uso del agua y reducir los coeficientes de transpiración. Una de estas estrategias es la prefijación temporal de CO_2 , que actúa como una especie de "bomba" de CO_2 para el ciclo de Calvin. Tanto las plantas C_3 como las plantas CAM implementan este proceso de manera espacial y temporal

Las plantas tienen la capacidad de mantener la concentración de CO_2 en el espacio intercelular de manera relativamente constante al regular la resistencia a la difusión de los estomas. No obstante, esta regulación puede verse afectada por condiciones adversas como la sequía.

Plantas adaptadas a regiones áridas y cálidas, conocidas como C4 y plantas CAM, han desarrollado mecanismos adicionales para mejorar la eficiencia en el uso del agua y reducir los coeficientes de transpiración. Estos mecanismos incluyen la prefijación temporal de CO₂, que actúa como una "bomba" de CO₂ asociada al ciclo de Calvin.

En el contexto de las plantas C4, se lleva a cabo una prefijación temporal de CO₂ de manera espacial en células especializadas denominadas células del manto, antes de que el CO₂ sea incorporado al ciclo de Calvin en las células del haz vascular. Este proceso contribuye a disminuir la transpiración al concentrar el CO₂ específicamente en las células del manto.

En el caso de las plantas CAM, la prefijación temporal de CO₂ tiene lugar temporalmente durante la noche, aprovechando la apertura de los estomas, lo que permite que la planta capture CO₂ sin experimentar una significativa pérdida de agua. Posteriormente, durante el día, se produce una liberación gradual del CO₂ para ser parte en el ciclo de Calvin, posibilitando que la fotosíntesis siga reduciendo la pérdida de agua.

La fijación adelantada de CO₂ en las plantas C4 es un proceso que se lleva a cabo como parte de una estrategia fotosintética adaptativa para mejorar la eficiencia en la utilización del CO₂, especialmente en condiciones de altas temperaturas y bajos niveles de CO₂. Este mecanismo se da en ciertos tipos de plantas, denominadas plantas C4, que han evolucionado para optimizar la fotosíntesis y reducir la pérdida de agua durante la transpiración.

En las plantas C4, la fijación adelantada de CO₂ se produce en células especiales llamadas células del mesófilo, que rodean las células del haz vascular. A diferencia de las plantas C3, donde la fijación de CO₂ y la fotosíntesis ocurren en las mismas células (las células del mesófilo), las plantas C4 han desarrollado una separación espacial de las etapas iniciales de la fotosíntesis.

El proceso de fijación adelantada de CO₂ en las plantas C4 se puede dividir en dos etapas principales:

1. Fijación inicial en células del mesófilo: En esta etapa, el CO₂ se fija en una molécula de tres carbonos llamada fosfoenolpiruvato (PEP) con la ayuda

de la enzima PEP carboxilasa. Esta reacción forma un compuesto de cuatro carbonos conocido como oxalacetato. La PEP carboxilasa tiene una mayor afinidad por el CO_2 y no es sensible al proceso de fotorrespiración, lo que permite que las plantas C4 eviten las pérdidas de carbono asociadas con la fotorrespiración.

2. Transporte del oxalacetato a las células de haz vascular: El oxalacetato se transporta desde las células del mesófilo a las células de haz vascular, donde se libera el CO_2 en las cercanías de la enzima RuBISCO. Esta liberación de CO_2 en las células que rodean los haces vasculares, donde se encuentra la RuBISCO, minimiza la competencia con el oxígeno y reduce la probabilidad de fotorrespiración.

Este mecanismo de fijación adelantada de CO_2 en las plantas C4 permite superar las limitaciones asociadas con la fotorrespiración, especialmente en condiciones de altas temperaturas y bajos niveles de CO_2 , mejorando así la eficiencia fotosintética y la conservación de agua.

La fijación anticipada de dióxido de carbono en plantas con un ritmo diario de ácidos, también reconocidas como plantas CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), representa una estrategia fotosintética adaptativa que les permite minimizar la pérdida de agua durante la transpiración al llevar a cabo la captura de CO_2 en momentos específicos del día.

Las plantas CAM han desarrollado adaptaciones para sobrevivir en entornos con escasa disponibilidad de agua. En el proceso fotosintético de estas plantas, la captura de CO_2 y la fijación del carbono se diferencian temporalmente. El procedimiento consta de las siguientes fases:

1. Fase Nocturna (Fase de Captura): Durante la noche, cuando las condiciones son más frescas y la tasa de pérdida de agua es menor, las plantas CAM abren sus estomas para capturar el CO_2 atmosférico. En esta etapa, la planta utiliza la enzima PEP carboxilasa para fijar el CO_2 en una molécula de fosfoenolpiruvato (PEP), formando un compuesto de cuatro carbonos llamado ácido málico.
2. Fase Diurna (Fase de Fijación): A lo largo del día, cuando los estomas están cerrados para reducir la pérdida de agua, la planta utiliza el CO_2

almacenado en forma de ácido málico para llevar a cabo la fase de fijación de carbono. El ácido málico es transportado desde las células del mesófilo, donde se produjo durante la captura nocturna de CO_2 , a las células de los cloroplastos donde se realiza la fotosíntesis. En estas células, el ácido málico se descompone, liberando el CO_2 para su fijación por la enzima RuBISCO en el ciclo de Calvin.

Esta estrategia permite que las plantas CAM realicen la fotosíntesis de manera más eficiente en ambientes secos, evitando la pérdida excesiva de agua durante el día. La separación temporal de las etapas de captura y fijación de CO_2 permite que estas plantas conserven agua al tiempo que aprovechan la disponibilidad de CO_2 durante la noche, cuando las condiciones son más favorables.

La elevada concentración anticipada de dióxido de carbono en las plantas C4 a través de las bombas de bicarbonato describe un mecanismo específico que estas plantas emplean para incrementar su eficiencia en la fijación de CO_2 , especialmente en condiciones de elevadas temperaturas y radiación solar intensa. Aunque las plantas C4 son reconocidas por su anatomía especializada y la fijación de CO_2 en células mesófilas y de vaina, también exhiben adaptaciones a nivel bioquímico para optimizar el proceso, que se resumen en los siguientes pasos:

1. Captura de CO_2 : En las células del mesófilo, el CO_2 atmosférico se captura mediante la enzima PEP carboxilasa, que forma un compuesto de cuatro carbonos llamado ácido oxalacético (OAA).
2. Conversión de OAA a Malato: El OAA se convierte en malato en las células del mesófilo. El malato es un compuesto de cuatro carbonos que es transportado hacia las células de vaina.
3. Transporte de Malato a las Células de Vaina: Se lleva a cabo la transferencia del malato desde las células mesófilas hacia las células que forman la vaina alrededor de los haces vasculares.
4. Descomposición de Malato en Células de Vaina: En las células de vaina, el malato se descompone en CO_2 y piruvato, liberando el CO_2 que será utilizado en el ciclo de Calvin.

5. Concentración Incrementada de CO₂: Las plantas C4 emplean una estrategia llamada bomba de bicarbonato para elevar las concentraciones de CO₂ alrededor de la enzima RuBISCO presente en las células de la vaina. El bicarbonato (HCO₃⁻) actúa como transportador de CO₂ desde las células mesófilas hacia las células de la vaina. Posteriormente, en las células de la vaina, el bicarbonato se convierte nuevamente en CO₂, el cual se suministra a la RuBISCO, mejorando así la eficiencia de la fotosíntesis.

Este mecanismo de concentración adelantada de CO₂ permite a las plantas C4 superar las limitaciones de la enzima RuBISCO en condiciones de altas temperaturas y bajos niveles de CO₂. Al concentrar el CO₂ cerca de la RuBISCO, estas plantas minimizan la fotorrespiración y mejoran su capacidad para realizar la fotosíntesis incluso en ambientes desafiantes.

3.5. Fotosíntesis

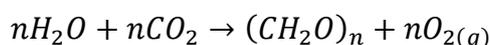
El dióxido de carbono (CO₂) y el agua (H₂O) son moléculas estables y, en términos de energía química, tienen en sí mismas una baja cantidad de energía almacenada, sin embargo, en procesos naturales como la fotosíntesis, estos compuestos pueden transformarse utilizando la energía lumínica en enlaces con mayor contenido energético, como los carbohidratos, convirtiéndolos así en excelentes depósitos de energía química.

Gracias al oxígeno; en la atmósfera terrestre la mayoría de los compuestos se encuentran en estado oxidado, mientras que dentro de los organismos estos se encuentran en estado reducido.

El dióxido de carbono (CO₂) y el agua se encuentran en disponibilidad y abundancia, proporcionando un beneficio significativo a las plantas al no requerir una cantidad considerable de energía para adquirir estas materias primas. Este proceso es fundamental para la producción de alimentos y energía, aspectos esenciales para la supervivencia en la Tierra. El carbono derivado del CO₂ se reduce a carbohidratos durante el proceso de fotosíntesis, para lo cual se

necesitan ATP generados gracias a la cadena de transporte de electrones y la fotofosforilación.

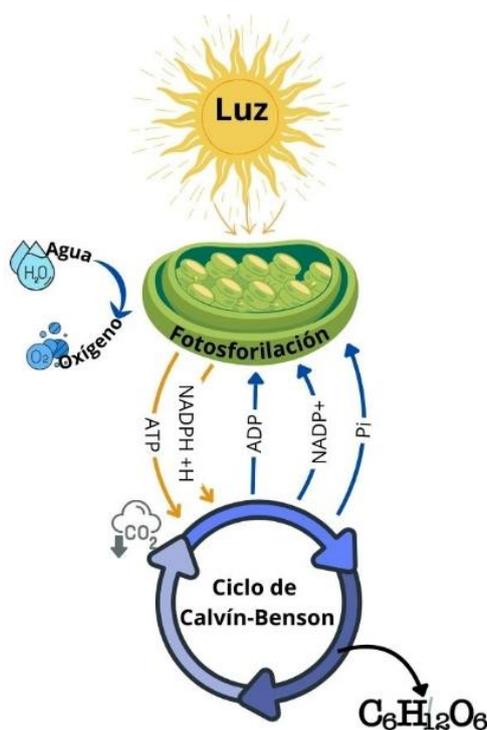
El estado de oxidación del carbono en el CO_2 es +4, mientras que en los carbohidratos puede variar dependiendo de la posición y la naturaleza de los grupos funcionales. En algunos carbohidratos, como la glucosa, el carbono en el grupo aldehído puede tener un estado de oxidación de +1, mientras que en otros carbonos no funcionales puede ser +0. Es necesario un suministro de electrones (agua) y energía (luz) para reducir el CO_2 , y estos actúan a través de intermediarios como ATP y NADPH generados en las reacciones dependientes de la luz. Luego, en las reacciones del estroma (fase oscura), se utilizan los electrones y la energía almacenada en ATP y NADPH para reducir el carbono en el CO_2 y producir carbohidratos. Este proceso es crucial para la conversión de la energía lumínica en energía química utilizable por las plantas y otros organismos fotosintéticos. La ecuación global del proceso fotosintético es:



Se resume el proceso fotosintético en la Figura 3.

Figura 3

Esquema general de la fotosíntesis

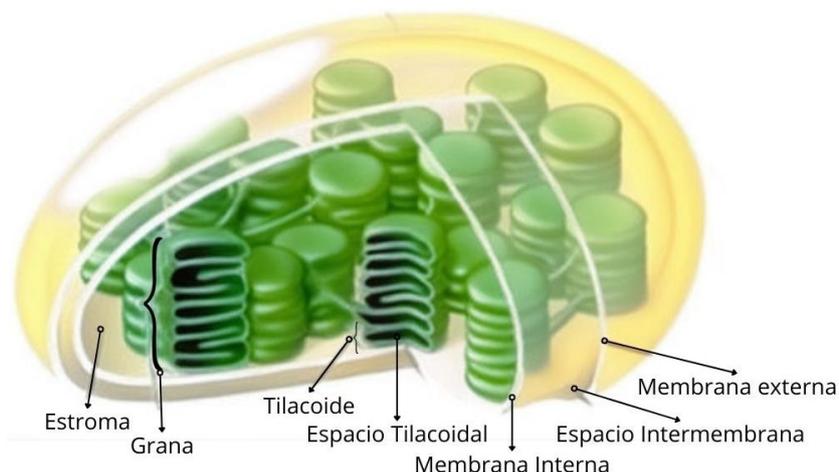


Nota: Autores (2024)

La fotosíntesis se desarrolla en organismos que cuentan con orgánulos llamados cloroplastos. Estos, a través de sus complejos sistemas enzimáticos, tienen la capacidad de absorber el CO₂ y generar ATP. La efectividad y el proceso de fijación del dióxido de carbono están estrechamente ligados a la estructura anatómica de las hojas, lo que conlleva variaciones significativas en este proceso entre distintas especies vegetales.

Figura 4

Estructura del cloroplasto



Nota: Extraído de Visor de libros (s.f.)

La energía lumínica viaja en forma de partículas llamadas fotones, unidades discretas de energía que se desplazan a la velocidad de la luz y pueden atravesar diferentes medios como el vacío, el aire, el agua o materiales transparentes. Pueden ser absorbidos, reflejados, refractados o transmitidos.

1. La absorción ocurre cuando la luz es capturada por un objeto y convertida en otra forma de energía, como calor.
2. La reflexión es el rebote de la luz en la superficie de un objeto sin ser absorbida.
3. La refracción sucede cuando la luz cambia de dirección al pasar de un medio a otro, como del aire al agua.

La fotosíntesis es un proceso fundamental para el crecimiento, desarrollo y producción de alimentos en las plantas, ya que convierte la energía lumínica en energía química. Este proceso comienza con la captura de fotones por

pigmentos como la clorofila y otros carotenoides. La clorofila, especialmente, absorbe principalmente la luz roja y azul del espectro visible, reflejando la verde y otorgando a las hojas su color característico.

La clorofila absorbe la energía lumínica, dando lugar a una serie de reacciones químicas que descomponen las moléculas de agua en electrones, protones y oxígeno. Durante la fase dependiente de la luz de la fotosíntesis, estos electrones generan ATP (trifosfato de adenosina) y NADPH (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato reducido). Luego, se inicia la fase oscura, también denominada ciclo de Calvin, donde el dióxido de carbono (CO_2) se convierte en carbohidratos, como la glucosa.

La *clorofila a* es un pigmento fotosintético esencial presente en plantas, algas y cianobacterias, encargado de capturar la energía lumínica. Este pigmento, de color verde, absorbe principalmente la luz roja y azul del espectro electromagnético. Además de la *clorofila a*, existen pigmentos accesorios como la clorofila b y los carotenoides. Estas moléculas amplían el espectro de acción de la fotosíntesis al ser capaces de absorber longitudes de onda no captadas eficientemente por la *clorofila a*.

Los pigmentos accesorios como la *clorofila b* y los *carotenoides* tienen un papel crucial en el proceso fotosintético al ampliar el rango de luz absorbida, complementando la acción de la *clorofila a*. Mientras la *clorofila a* principalmente absorbe la luz roja y azul, estos pigmentos adicionales capturan longitudes de onda no absorbidas por la *clorofila a*, lo que amplía la eficiencia en la captura de energía lumínica durante la fotosíntesis.

Los pigmentos fotosintéticos, capturan energía en dos complejos fotosintéticos llamados Fotosistema I (PSI) y Fotosistema II (PSII).

- Fotosistema II (PSII): En este Fotosistema, la *clorofila a* (específicamente la clorofila P680) absorbe la luz de alta energía, principalmente en el rango azul y parte del rojo del espectro. Esta energía se utiliza para desencadenar una serie de reacciones que llevan a la división de moléculas de agua en oxígeno, protones y electrones. Los electrones liberados son transferidos a través de una cadena de transporte de

electrones, generando energía en forma de ATP y otros portadores de electrones, como el NADPH.

- Fotosistema I (PSI): Los electrones transportados desde el PSII llegan al Fotosistema I, donde la *clorofila a* (específicamente la clorofila P700) absorbe luz de menor energía, principalmente del rango rojo. Estos electrones energizados son utilizados para reducir el NADP⁺ a NADPH, otro portador de electrones crucial en la fotosíntesis.

Los pigmentos, incluyendo las clorofilas y los carotenoides, se encuentran organizados dentro de estos Fotosistemas en complejas estructuras proteicas llamadas centros de reacción. La disposición precisa de los pigmentos dentro de estos centros permite capturar la luz y canalizar la energía hacia reacciones químicas específicas, donde se lleva a cabo la conversión de energía lumínica en energía química, necesaria para la producción de ATP y NADPH. Estas moléculas energéticas se utilizan posteriormente en la fase oscura de la fotosíntesis para convertir el dióxido de carbono en carbohidratos.

Los tilacoides, especialmente los grana, desempeñan un papel esencial al organizar y albergar los pigmentos fotosintéticos, como la clorofila y los carotenoides. Dentro de estas estructuras membranosas, existen complejas proteínas llamadas centros de reacción que organizan estos pigmentos de manera precisa. Esta organización específica permite una captura eficiente de la luz y su canalización hacia reacciones particulares llevadas a cabo en los fotosistemas I y II. La interacción de la luz con estos pigmentos en los centros de reacción desencadena la conversión de energía lumínica en energía química, generando moléculas cruciales como el ATP y el NADPH. Estas moléculas energéticas son fundamentales en la fase oscura de la fotosíntesis, donde el dióxido de carbono se transforma en carbohidratos, esenciales para el sustento vegetal y la producción de nutrientes.

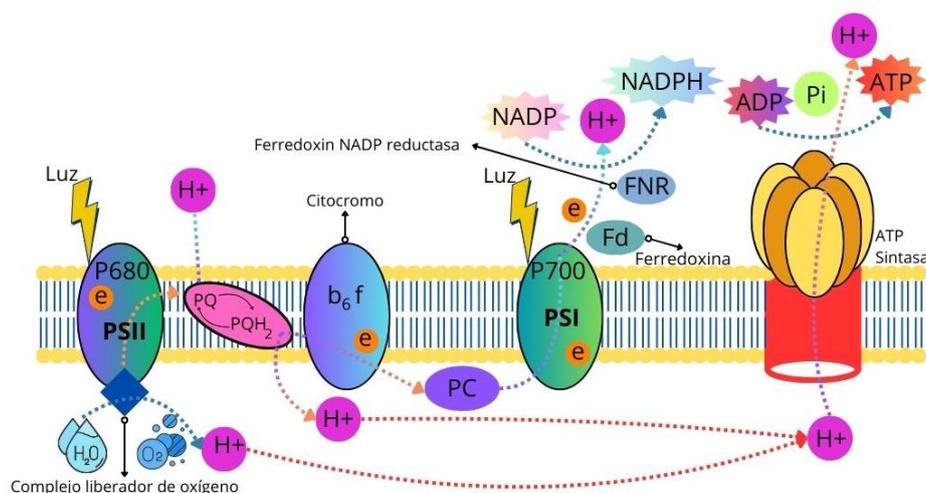
Los tilacoides, presentes en los cloroplastos, son estructuras membranosas cruciales en las células de plantas y algas, encargadas de la fotosíntesis. Estas membranas aplanadas y apiladas, conocidas como grana, contienen pigmentos fotosintéticos como la clorofila y otros elementos necesarios para convertir la energía lumínica en energía química durante este proceso. Su disposición en

grana amplía significativamente la superficie disponible para la absorción de la luz y la realización de las reacciones fotosintéticas, desempeñando un papel crucial en este proceso metabólico vital para las plantas y organismos fotosintéticos.

El lumen tilacoidal, con su membrana orientada hacia la luz, alberga enzimas y transportadores de electrones cruciales para los fotosistemas, facilitando la descomposición del agua y la producción de oxígeno. Mientras tanto, en la capa de membrana que apunta hacia el estroma, otras enzimas cumplen funciones esenciales en la fotosíntesis. En específico, las reacciones de separación del agua y producción de protones en el fotosistema II tienen lugar en el lado iluminado de la membrana tilacoide, donde se acumulan protones. Aunque ocurren en el lado del estroma, los electrones deben pasar al complejo citocromo b_6f a través de la plastoquinona reducida, desencadenando la liberación de protones en la luz. Estos protones se unen al creciente grupo en el lumen. Mientras se forma NADPH, capta protones del estroma, generando una escasez de protones allí. Luego, los protones regresan al estroma mediante las ATP sintetasas, impulsando la fosforilación de ADP a ATP en un proceso exergónico.

Figura 5

Lumen Tilacoidal del Estoma Cloroplástico



Nota: Extraído de Kurisu et al. (2013)

La membrana tilacoidal no permeable a protones, los acumula en su interior durante las reacciones luminosas. Esto genera un incremento de protones en el

lumen tilacoidal, en contraste con su menor presencia en el estroma. Las moléculas de ferredoxina-NADP reductasa, que producen NADPH, se ubican en la cara opuesta de la membrana, mirando hacia el estroma. Los protones que se unen al NADP^+ se originan de la descomposición natural del agua, formando OH^- y H^+ . Con su incorporación, la cantidad de protones en el estroma disminuye. Durante el transporte de electrones entre P680 y P700, la plastoquinona, además de movilizar los electrones, desplaza un protón hacia la luz del tilacoide por cada electrón transferido entre la feofitina y el complejo citocromo b6f. Esto contribuye al incremento de protones en la luz del tilacoide y a la disminución de su concentración en el estroma.

La marcada diferencia de concentración de protones entre el lumen del tilacoide y el estroma genera un flujo de protones hacia el estroma a través de canales específicos en la membrana. Estos canales, complejas enzimas que forman la ATP sintetasa, tienen dos componentes: CF0, que atraviesa la membrana y aloja el canal de protones, y CF1, encargado de convertir ADP en ATP. El flujo de protones a través de estos canales proporciona la energía necesaria para la fosforilación del ADP, creando enlaces de alta energía en el ATP. Este proceso es análogo a cómo el flujo de electrones en los cables de un automóvil impulsa el motor de arranque, mientras que, en los cloroplastos, el flujo de protones a través de los canales de la ATP sintetasa potencia la conversión de ADP en ATP.

El transporte de electrones no cíclico, donde los electrones fluyen desde el agua hasta el NADPH, genera un potencial quimiosmótico insuficiente para la producción de ATP en relación con la cantidad de NADPH generada. Para equilibrar esta relación, se activa una vía alternativa: cuando los electrones alcanzan la ferredoxina en el fotosistema I, en lugar de utilizarse para producir NADPH, se transfieren a las plastoquinonas del fotosistema II. Estas plastoquinonas, como si hubieran obtenido los electrones de Q, emplean su energía para impulsar la entrada de protones hacia la luz del tilacoide.

Esta es la ruta del transporte cíclico de electrones, que permite la generación adicional de ATP sin producir más NADPH. Esta estrategia asegura la producción equilibrada de ATP y NADPH, necesarios para las reacciones del estroma. Este proceso, una simple bomba de protones impulsada por la luz, es

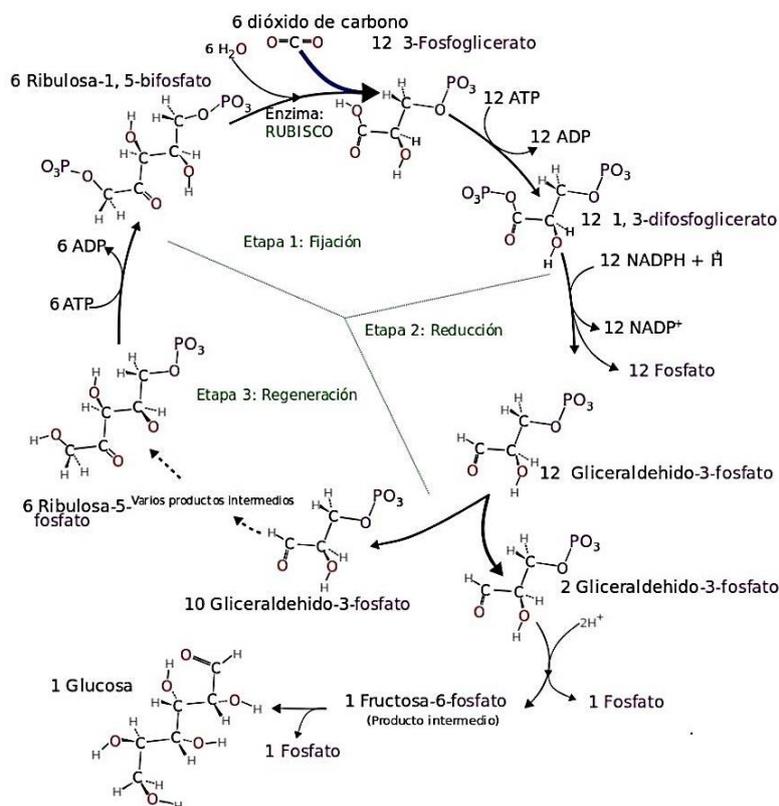
similar a otros sistemas encontrados en bacterias y puede haber sido el primer sistema de energía que evolucionó hace millones de años.

En la fase oscura de la fotosíntesis, también conocida como el ciclo de Calvin-Benson o ciclo C₃, las reacciones del estroma se llevan a cabo sin depender de la presencia de luz. Durante este proceso, el dióxido de carbono (CO₂) se transforma en carbohidratos a través de tres etapas distintas: la carboxilativa, reductora y regeneradora. Estas etapas son esenciales para la eficiente conversión de CO₂ en compuestos orgánicos necesarios para el crecimiento y desarrollo de la planta.

La fase carboxilativa involucra la interacción de la Ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP) con el CO₂, generando moléculas de tres carbonos. En la fase reductora, se añade energía y se produce la reducción de estas moléculas, mientras que la fase regeneradora asegura la continuidad del ciclo al restaurar la RuBP original. Este proceso global es crucial para la síntesis de compuestos orgánicos esenciales en ausencia de luz directa.

Figura 6

Ciclo de Calvin-Benson



Nota: Extraído de Morando (2017)

En la primera etapa se produce carboxilación, donde la *Ribulosa 1,5 bifosfato*; *RuBP*, actúa como aceptor molecular, al interactuar con un molécula de dióxido de carbono. En este proceso, la RuBP, estructuralmente tiene 5 carbonos, se combina con el carbono adicional del CO₂, generando una nueva molécula de 6 carbonos. Sin embargo, durante esta fase, el complejo enzimático no puede establecer enlaces orbitales estables entre los seis átomos de carbono debido a la presencia de múltiples átomos de oxígeno, que tienden a atraer electrones hacia sí mismos. En lugar de formar la molécula deseada, los orbitales experimentan una reorganización, dando como resultado la formación de dos moléculas idénticas, cada una con tres carbonos: el ciclo 3-fosfoglicerato (PGA), de ahí el término “ciclo C₃”.

Esta reorganización es un paso esencial en el proceso fotosintético y conduce a la posterior transformación de estas moléculas en compuestos orgánicos más complejos. Un componente clave en esta fase es el complejo enzimático de la RuBP carboxilasa; RuBISCO, que facilita la unión del CO₂ a la RuBP, iniciando así la ruta hacia la producción de materiales orgánicos esenciales para el crecimiento de las plantas y otros organismos fotosintéticos.

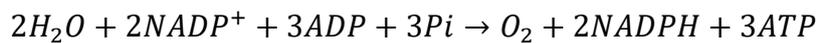
En las etapas subsiguientes, los electrones y la energía se incorporan de manera secuencial. En primer lugar, el ATP transfiere un grupo fosfato de alta energía al 3-fosfoglicerato, transformándolo en 1,3-difosfoglicerato. Posteriormente, gracias a la acción del NADPH, el 1,3-difosfoglicerato experimenta una reducción, convirtiéndose en 3-fosfogliceraldehído (PGAL), liberando un fosfato en el proceso. Este resultado implica la generación de un carbono reducido y energizado, que representa un paso clave en la producción de compuestos orgánicos durante la fotosíntesis.

Parte del 3-fosfogliceraldehído tiene la capacidad de ser transportado fuera del cloroplasto hacia el citoplasma, donde la célula vegetal puede emplearlo en la síntesis de diversos compuestos, como azúcares, grasas, aminoácidos y ácidos nucleicos, esenciales para su desarrollo y funcionamiento. Por otro lado, el resto del PGAL sigue participando en reacciones adicionales del estroma, donde se regenera en Ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP), la molécula aceptora original. Es fundamental señalar que la relación entre RuBP y CO₂ es de 1:1, lo que implica

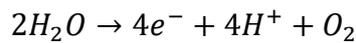
que, para asimilar cantidades significativas de dióxido de carbono, la planta requiere una abundante cantidad de RuBP o debe reciclar algunas moléculas de RuBP de manera repetida. Este proceso de reciclaje de RuBP asegura una utilización eficiente de los recursos y contribuye a la continuidad del ciclo fotosintético.

El proceso fotosintético se resume a través de ecuaciones como:

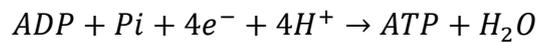
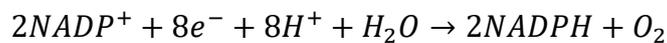
1. *Fase luminosa (en el tilacoide):*



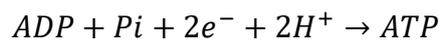
a. *Fotólisis del agua:*



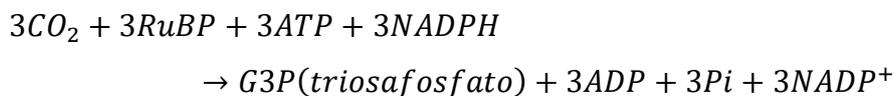
b. *Fosforilación no cíclica:*



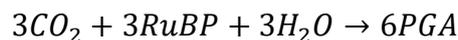
c. *Fosforilación cíclica:*



2. *Fase oscura (ciclo de Calvin, en el estroma del cloroplasto):*



a. *Carboxilación:*



b. *Reducción:*



c. *Regeneración de la RuBP:*



3.6. Resumen

Es relevante subrayar que la luz solar no solo resulta crucial para la supervivencia de los organismos fotosintéticos, sino que también impacta otros procesos biológicos, como la modulación del metabolismo en plántulas, el proceso de maduración de los frutos y la capacidad de las plantas para sobrevivir durante el invierno. En esencia, desempeña un papel esencial en el mantenimiento del orden de la vida en organismos vivos.

La luz solar utiliza principalmente la fotosíntesis y la respiración como los dos principales métodos para suministrar energía y preservar el orden en diversos tipos de organismos. Mientras los organismos fotoautótrofos obtienen energía directa de la luz, los heterótrofos la adquieren mediante la respiración de moléculas orgánicas. En el caso de las plantas, algunas partes son fotoautótrofas y otras son heterótrofas, permitiéndoles sobrevivir en variadas situaciones y condiciones.

La fotosíntesis, al proveer energía y compuestos orgánicos necesarios, es un proceso esencial para mantener y potenciar el orden de la vida. No solo beneficia a los organismos fotoautótrofos, sino también a los heterótrofos que se alimentan de ellos. Además, la fotosíntesis desempeña un papel crucial en la generación de oxígeno y en la regulación del ciclo global del carbono en la Tierra.

La fosforilación del ADP a ATP presenta tres métodos: la fotofosforilación, que utiliza la energía lumínica en la fotosíntesis; la fosforilación a nivel de sustrato, que implica compuestos con grupos fosfato de alta energía; y la fosforilación oxidativa, que tiene lugar en las etapas finales de la respiración. Cada uno de estos procesos ocurre en sitios específicos dentro de la célula y se vale de diversos tipos de reacciones exergónicas para capturar y almacenar energía.

Cuando los átomos ganan o pierden electrones, experimentan reducción u oxidación, respectivamente, lo que conlleva un cambio en la carga eléctrica. Estos procesos redox suceden de manera concurrente, y en el entorno, los compuestos tienden a estar en estado oxidado debido al oxígeno atmosférico, mientras que en los organismos, se encuentran en estado reducido. El carbono se manifiesta en forma de carbohidratos con un estado de oxidación +0, el nitrógeno en grupos amino con un estado de oxidación -3, y el azufre, como sulfuro de hidrógeno, con un estado de oxidación -2. Además de la energía, los organismos necesitan poder reductor para donar electrones o aceptar protones en reacciones redox. Las plantas, en particular, dependen del poder reductor para generar compuestos reducidos a partir de dióxido de carbono y agua. El NAD⁺ y

el NADP⁺ funcionan como agentes oxidantes al capturar electrones y protones, transformándose en NADH y NADPH. Estas moléculas son recicladas en la célula y utilizadas de forma repetida. Mientras el NAD⁺ y NADP⁺ capturan electrones, el NADH y NADPH los ceden para reducir otras moléculas. La capacidad de aceptar o ceder electrones varía y se conoce como potencial redox, siendo que las células disponen de transportadores de electrones con distintas afinidades para este intercambio.

Existen diversos transportadores de electrones en los sistemas biológicos. Los citocromos son proteínas de pequeño tamaño con un átomo de hierro en su cofactor hemo, encargadas de transportar electrones entre los estados de oxidación 2+ y 3+. Ubicados en la membrana tilacoide del cloroplasto, se limitan a transportar electrones en distancias cortas dentro de dicha membrana. Por otro lado, las plastoquinonas son moléculas hidrofóbicas que capturan electrones y protones, también actuando a distancias cortas en la membrana del cloroplasto. La plastocianina, una proteína que incorpora un átomo de cobre, se encarga de transportar electrones entre los estados de oxidación 2+ y 1+. Estos transportadores desempeñan una función crucial en los procesos de transferencia de electrones en las células.

La eficiencia fotosintética en las plantas está intrínsecamente relacionada con el suministro de CO₂ mediante la apertura de los estomas. La baja afinidad de la enzima RuBISCO por el CO₂ destaca la importancia de minimizar la resistencia a la difusión a través de estos estomas, lo cual optimiza la fotosíntesis pero resulta en la pérdida de agua debido a la transpiración estomática. Esto subraya la necesidad de un suministro adecuado de agua.

La regulación de los estomas, cruciales para la fotosíntesis, se vincula con la disponibilidad de agua, la concentración de CO₂, la luz y la temperatura. Estos estomas, actuando como válvulas ajustables, responden a las turgencias, donde las células oclusivas y las células adyacentes determinan la apertura o cierre. La regulación implica cambios en el potencial osmótico, centrados en iones como potasio, cloruro y/o malato.

La luz tiene impactos directos e indirectos en las plantas, incrementando la turgencia a través de los receptores de luz azul y disminuyendo la concentración de CO₂ mediante la fotosíntesis. La temperatura sigue la pauta fotosintética al reducir la dependencia estomática al CO₂ en climas cálidos, beneficiando el enfriamiento por medio de la transpiración. Para regular la concentración de CO₂, las plantas ajustan la resistencia estomática, siendo esta influenciada por condiciones desfavorables como la sequía.

Las plantas adaptadas a entornos cálidos y secos, como las C₄ y las plantas CAM, han desarrollado estrategias para mejorar la eficiencia en el uso del agua y disminuir la

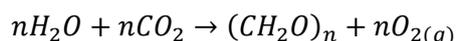
transpiración. La fijación temprana de CO₂ en las plantas C4 es parte de una estrategia fotosintética adaptativa que optimiza la utilización del CO₂, especialmente en condiciones de altas temperaturas y bajos niveles de CO₂. Este proceso ocurre en células especializadas conocidas como células del mesófilo, que rodean las células del haz vascular y difieren de las plantas C3 al separar espacialmente las etapas iniciales de la fotosíntesis. La fijación inicial implica la unión del CO₂ al fosfoenolpiruvato (PEP) mediante la enzima PEP carboxilasa, resultando en la formación de oxalacetato. Posteriormente, el oxalacetato se transporta a las células del haz vascular, donde el CO₂ se libera cerca de la enzima RuBISCO. Este mecanismo supera las limitaciones asociadas con la fotorespiración, mejorando la eficiencia fotosintética y conservando agua en condiciones desafiantes.

Las plantas CAM, asociadas al Metabolismo Ácido de las Crasuláceas, desarrollaron una estrategia fotosintética adaptativa para mitigar la pérdida de agua durante la transpiración. Este método consta de dos fases clave: durante la Fase Nocturna, en condiciones más frescas, las plantas abren sus estomas para capturar el CO₂ y emplean la enzima PEP carboxilasa para convertirlo en ácido málico. En la Fase Diurna, cuando los estomas están cerrados para minimizar la pérdida de agua, la planta utiliza el CO₂ almacenado en ácido málico para realizar la fijación de carbono. Este ácido se desplaza desde las células del mesófilo, donde se generó durante la captura nocturna de CO₂, hacia las células de los cloroplastos para su descomposición y liberación de CO₂. Luego, este CO₂ se fija mediante la enzima RuBISCO en el ciclo de Calvin. Esta estrategia posibilita una fotosíntesis más eficiente en ambientes secos al evitar la pérdida excesiva de agua durante el día y conservarla mientras aprovecha el CO₂ disponible durante la noche.

Las plantas C4 emplean un mecanismo específico para lograr la concentración temprana de CO₂, mejorando la eficiencia en su fijación, especialmente en condiciones de altas temperaturas y radiación solar intensa. A través de adaptaciones bioquímicas, inician el proceso con la captura de CO₂ en células del mesófilo mediante la enzima PEP carboxilasa, dando lugar a ácido oxalacético. Posteriormente, el malato resultante se transporta a las células de la vaina, donde se descompone en CO₂ y piruvato. Para optimizar la fijación, las plantas C4 emplean una estrategia de "bomba de bicarbonato", utilizando el bicarbonato como transportador de CO₂ desde las células del mesófilo hasta las de la vaina. Al transformarse nuevamente en CO₂ en las células de la vaina, este se suministra a la enzima RuBISCO, mejorando la eficiencia fotosintética al minimizar la fotorrespiración. Este ingenioso mecanismo permite a las plantas C4

realizar la fotosíntesis de manera efectiva, incluso en condiciones ambientales desafiantes.

En la fotosíntesis, el dióxido de carbono y el agua se transforman en carbohidratos usando energía lumínica. El proceso implica la reducción del carbono del CO_2 a carbohidratos mediante la energía del ATP, producido en la fase dependiente de la luz. A pesar de que la energía y los electrones no actúan directamente sobre el CO_2 , generan ATP y NADPH que se usan en la fase oscura para reducir el CO_2 y formar carbohidratos. Este proceso convierte la energía solar en energía química vital para plantas y otros seres fotosintéticos. La ecuación global del proceso fotosintético es:



La fotosíntesis, esencial para el desarrollo vegetal, tiene lugar en los cloroplastos, donde complejos enzimáticos facilitan la absorción de CO_2 y la generación de ATP. La eficacia y el proceso de captación de dióxido de carbono varían entre especies vegetales debido a la anatomía foliar. La energía lumínica, transportada como fotones, impacta en la fotosíntesis al ser absorbida, reflejada, refractada o transmitida.

El proceso inicia con la captura de fotones por pigmentos como la clorofila, que absorbe luz roja y azul. Esta energía desencadena reacciones donde se separan moléculas de agua, produciendo ATP y NADPH en la fase luminosa. Estos compuestos se utilizan en la fase oscura para transformar CO_2 en carbohidratos. La clorofila a, junto con pigmentos complementarios como la clorofila b y los carotenoides en los fotosistemas I y II, coordina la captura de luz y su conversión en energía química. Los tilacoides en los cloroplastos organizan estos pigmentos, canalizando la energía lumínica hacia reacciones específicas. La membrana tilacoidal, impermeable a protones, acumula protones durante las reacciones luminosas, generando un gradiente de concentración esencial para la producción de ATP.

En el ciclo C3 de la fase oscura de la fotosíntesis, la Ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP) reacciona con el dióxido de carbono (CO_2), formando inicialmente una molécula de 6 carbonos que se divide en dos moléculas de 3 carbonos. Este paso, catalizado por la enzima RuBISCO, es crucial para la eficiente transformación del CO_2 en compuestos orgánicos. En las fases posteriores, se incorporan electrones y energía, generando compuestos orgánicos como el 3-fosfogliceraldehído (PGAL). Parte del PGAL puede salir del cloroplasto para producir nutrientes esenciales, mientras que el resto se regenera en RuBP. La relación 1:1 entre RuBP y CO_2 destaca la importancia de una abundancia de RuBP o el reciclaje para asimilar cantidades significativas de CO_2 , garantizando una utilización eficiente de recursos y la continuidad del ciclo fotosintético.

CAPITULO

04

METABOLISMO DE BIOMOLÉCULAS



Metabolismo de biomoléculas

La vida posee propiedades de replicación, catálisis y mutabilidad.

Norman Horowitz

Las plantas dependen de los nutrientes para su crecimiento, desarrollo y mantenimiento, siendo los macronutrientes y micronutrientes las dos categorías principales. Los macronutrientes, esenciales en cantidades significativas, constituyen las biomoléculas fundamentales, como carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Por otro lado, los micronutrientes, como níquel, cloro, boro, molibdeno, cobre, manganeso, zinc, cromo y otros, son requeridos en cantidades más pequeñas, pero desempeñan funciones vitales en procesos celulares y enzimáticos específicos.

El equilibrio adecuado en la asimilación de estos macro y micronutrientes resulta fundamental para el óptimo funcionamiento de las plantas y otros organismos, garantizando su salud, metabolismo y la capacidad para llevar a cabo sus funciones biológicas.

Los macronutrientes se necesitan en cantidades mayores a $>20^{\text{mg/L}}$ para llevar a cabo funciones vitales, crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas, y su disponibilidad adecuada en el suelo es esencial para mantener la salud de las plantas y la síntesis de biomoléculas, los principales macronutrientes son:

1. Carbono (C): Es un componente fundamental de todas las biomoléculas orgánicas, incluyendo carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Las plantas obtienen carbono de dióxido de carbono (CO_2) durante la fotosíntesis.
2. Hidrógeno (H): Abunda en las moléculas orgánicas y es un componente clave de los enlaces químicos en carbohidratos, lípidos y proteínas. Se obtiene principalmente del agua (H_2O) durante la fotosíntesis.
3. Oxígeno (O): Es esencial para la respiración celular y se encuentra en muchas biomoléculas. Las plantas lo obtienen del CO_2 durante la fotosíntesis y lo liberan durante la respiración.

4. Nitrógeno (N): Es un componente esencial de aminoácidos, que son los bloques de construcción de las proteínas, y de ácidos nucleicos. Las plantas absorben nitrógeno principalmente en forma de nitrato (NO_3^-) o amonio (NH_4^+) del suelo.
5. Fósforo (P): Desempeña un papel fundamental en la síntesis de moléculas de energía, como el ATP, y en la estructura de ácidos nucleicos. Las plantas adquieren fósforo del suelo en forma de fosfato (PO_4^{3-}).
6. Azufre (S): Se encuentra en aminoácidos y vitaminas, y es esencial para la síntesis de proteínas. Las plantas absorben azufre principalmente en forma de sulfato (SO_4^{2-}) del suelo.
7. Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg): Son importantes para la estructura celular, la función de enzimas y la activación de ciertos procesos metabólicos.

Los micronutrientes son elementos esenciales necesarios en cantidades mucho más pequeñas en comparación con los macronutrientes, son elementos fundamentales para funciones específicas a nivel molecular y enzimático, algunos de los micronutrientes importantes incluyen:

1. Hierro (Fe): Participa en la fotosíntesis y es un componente de las proteínas transportadoras de electrones.
2. Zinc (Zn): Es esencial para la síntesis de proteínas y participa en la activación de enzimas.
3. Manganeso (Mn): Juega un papel crucial en la fotosíntesis y actúa como cofactor en diversas enzimas.
4. Cobre (Cu): Es necesario para la formación de clorofila y la función de varias enzimas.
5. Molibdeno (Mo): Actúa como cofactor en enzimas involucradas en la fijación de nitrógeno y la conversión de nitrato a amonio.
6. Boro (B): Es esencial para el desarrollo de la pared celular y la función de enzimas.
7. Cloro (Cl): Participa en la apertura y cierre de los estomas durante la fotosíntesis.

8. Níquel (Ni): Aunque se necesita en pequeñas cantidades, desempeña un papel importante en algunas enzimas.

La absorción adecuada de ambos micronutrientes y macronutrientes es esencial para mantener la salud y la función metabólica óptima de los organismos.

4.1. Transporte de nutrientes en las plantas

El suelo, compuesto por partículas diminutas de roca y materiales orgánicos con espacios llenos de aire y agua, desempeña un papel esencial para las plantas. Estas obtienen agua y sales minerales a través de un proceso en el cual los minerales disueltos en el agua ingresan a la raíz. Los nutrientes son absorbidos por células especializadas denominadas pelos absorbentes, mayormente situados en la zona de crecimiento activo de la raíz.

Los pelos absorbentes son células epidérmicas especializadas que, durante su desarrollo, experimentan una proyección para aumentar la superficie de absorción. Para llegar al sistema fotosintético de la planta, los nutrientes deben atravesar varios tejidos en la raíz hasta llegar al xilema, que los transportará.

El desplazamiento del agua y las sales desde la epidermis de la raíz hacia el cilindro vascular puede ocurrir mediante dos rutas: la vía transcelular o simplástica, que implica el paso de célula a célula a través de plasmodesmos, y la vía extracelular o apoplástica, aprovechando los grandes espacios entre las células en el córtex de la raíz. Dado que la concentración de sales en el suelo es menor que en el interior de la planta, su ingreso a la célula se realiza mediante transporte activo a través de proteínas transportadoras en las membranas celulares, con un costo energético en forma de ATP para la planta. Mientras tanto, el agua penetra en los tejidos de la raíz por ósmosis.

A pesar de que la mayoría del agua y las sales probablemente utilizan la vía extracelular, al llegar a la endodermis, la capa interna del córtex, ambas rutas convergen. Esto se debe a que esta capa resulta impenetrable para la vía extracelular, ya que los espacios intercelulares de la epidermis están cerrados por la banda de Caspari, un anillo de suberina que actúa como una barrera impermeable envolviendo las paredes radiales y transversales de estas células.

La mayor parte del agua y las sales probablemente se desplazan a través de la vía extracelular. Sin embargo, al llegar a la endodermis, la capa interna del córtex, ambas vías se unen. Esto sucede porque la vía extracelular encuentra un obstáculo en esta capa, que resulta ser impermeable debido a la presencia de la banda de Caspari. Esta banda de suberina actúa como un cinturón, sellando los espacios intercelulares en la epidermis y envolviendo las paredes radiales y transversales de las células, lo que hace que la vía extracelular sea ineficaz en este punto.

El transporte de agua y sales minerales por el xilema es esencial para el funcionamiento y el crecimiento de las plantas. Este proceso, conocido como ascenso de la savia bruta, se lleva a cabo principalmente a través de las raíces y el xilema, un tejido vascular especializado en el transporte de agua y nutrientes.

El agua y las sales minerales del suelo son absorbidas por las raíces de las plantas, especialmente a través de pelos absorbentes ubicados en la zona prolifera de las raíces. Estos pelos aumentan la superficie de absorción, permitiendo que las células especializadas absorban eficientemente el agua y los minerales disueltos en el suelo.

Una vez que el agua y las sales minerales son absorbidas por las raíces, se inicia su ascenso a través del xilema hacia otras partes de la planta. Este ascenso se debe en gran medida a un fenómeno llamado transpiración. La transpiración es la pérdida de agua en forma de vapor a través de los estomas en las hojas. A medida que el agua se evapora desde las células de las hojas, se crea una tensión negativa en el xilema, generando una fuerza de succión que ayuda a elevar la savia bruta.

El transporte de agua y sales minerales por el xilema es un proceso continuo y vital para la planta. Además de abastecer a la planta con los nutrientes necesarios, este flujo de savia bruta también ayuda a mantener la turgencia celular, proporcionando soporte estructural a la planta.

Las plantas llevan a cabo el intercambio gaseoso entre oxígeno y dióxido de carbono con la atmósfera mediante estructuras especializadas conocidas como estomas y lenticelas, ya que no poseen órganos respiratorios similares a los animales. Los estomas, presentes en la epidermis de las hojas y los tallos

jóvenes, consisten en dos células en forma de riñón llamadas células oclusivas, que crean un espacio entre ellas llamado ostiolo.

A pesar de ser células de la epidermis, las células oclusivas cuentan con cloroplastos y una pared celular engrosada alrededor del ostiolo, elementos esenciales para su función. El dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis ingresa por el ostiolo y se difunde a través de los espacios intercelulares hasta llegar a los cloroplastos. El oxígeno generado durante la fotosíntesis sale por el ostiolo, siguiendo una ruta inversa. Parte del dióxido de carbono utilizado en la fotosíntesis se produce durante la respiración celular, mientras que el oxígeno empleado en la respiración proviene tanto de la fotosíntesis como de la atmósfera.

Dado que los estomas también permiten la pérdida de vapor de agua, es crucial que las plantas regulen la apertura y el cierre de estos para equilibrar las pérdidas de agua con la entrada y salida de gases. El mecanismo de apertura y cierre estomático se controla mediante la entrada y salida de agua de las células oclusivas, regulando rigurosamente a nivel molecular. Cuando la pérdida de agua no puede ser controlada por la absorción a través de las raíces, las plantas cierran sus estomas para preservar su supervivencia. Este cierre estomático está regulado por una hormona vegetal denominada ácido abscísico (ABA). En situaciones de escasez de agua, el ABA se une a un receptor específico en la membrana de la célula oclusiva, desencadenando cambios que favorecen la salida de iones de potasio, la disminución de la concentración salina intracelular y, como consecuencia, el cierre del estoma.

Además de la regulación por agua, la apertura y cierre de los estomas están influenciados por otros factores, como la luz y la temperatura. A temperaturas elevadas, se estimula la respiración celular, lo que provoca un aumento en la concentración de CO_2 en las células del mesófilo. En estas condiciones, la bomba de protones no se activará y los estomas permanecerán cerrados. Por otro lado, la luz activa la fotosíntesis, lo que aumenta el consumo de CO_2 . Este aumento, combinado con el mecanismo mencionado anteriormente, promueve la apertura de los estomas.

Las lenticelas se configuran como pequeñas protuberancias que aparecen en la epidermis de tallos y ramas en plantas leñosas, y su función principal radica en facilitar el intercambio gaseoso. Estas estructuras se distinguen por sus células de forma redondeada y su disposición espaciada, generando espacios intercelulares significativos.

En el proceso fotosintético, que tiene lugar en las hojas, las plantas utilizan la energía solar para transformar dióxido de carbono y agua en glucosa y oxígeno. La glucosa y otros productos fotosintéticos contribuyen al crecimiento de la planta y se almacenan en diversas partes de la misma.

La savia elaborada, una combinación de azúcares (principalmente sacarosa), aminoácidos, agua y sales, es el resultado de la fotosíntesis en las hojas. El transporte de esta savia desde las áreas de producción (fuentes) hacia las áreas de consumo (sumideros) se efectúa a través del floema. Las hojas, como principales fuentes, son donde ocurre la fotosíntesis, mientras que los sumideros comprenden los órganos en crecimiento, como los meristemos de tallos y raíces, así como tejidos de almacenamiento, como frutos, semillas y raíces.

Los órganos sumidero, en momentos específicos, redistribuyen sus compuestos de reserva hacia otros órganos. Un ejemplo de esto es cuando las semillas actúan como sumideros durante su formación y, posteriormente, como fuentes durante la germinación al proporcionar nutrientes al embrión.

El movimiento de la savia elaborada a través del floema, que ocurre a un ritmo mucho mayor de lo que se esperaría si solo actuara la fuerza de gravedad, se explica mediante la hipótesis del flujo a presión. Esta hipótesis se basa en las diferencias de presión de agua hidrostática presentes entre la fuente y el sumidero.

El movimiento de la savia elaborada se produce a través del floema, que es el tejido conductor encargado del transporte de los productos fotosintéticos y otros compuestos orgánicos desde las hojas, donde se produce la fotosíntesis, hacia otras partes de la planta que lo necesitan, como los órganos de crecimiento y almacenamiento.

El proceso de transporte de la savia elaborada se explica principalmente por dos teorías: la teoría del flujo a presión y la teoría de la transpiración-cohesión-tensión.

4.1.1. Teoría del Flujo a Presión:

1. **Presión de Turgencia:** La fotosíntesis en las hojas produce una acumulación de solutos (como azúcares) en las células del floema. Esto genera una disminución del potencial hídrico y la entrada de agua a través de la ósmosis.
2. **Presión de Turgencia en las Células del Floema:** El agua que entra aumenta la presión de turgencia en las células del floema. Este aumento de presión impulsa la savia elaborada hacia áreas de menor presión, como los órganos de crecimiento o almacenamiento.
3. **Flujo de Presión:** La savia elaborada fluye desde áreas de alta presión (fuentes, como las hojas) hacia áreas de baja presión (sumideros, como los meristemos de crecimiento).

4.1.2. Teoría de la Transpiración-Cohesión-Tensión:

1. **Transpiración:** La pérdida de agua por transpiración en las hojas crea una tensión negativa en los tejidos del xilema (tejido conductor de agua).
2. **Cohesión y Adhesión:** El agua, al ser cohesiva, tiende a permanecer unida, y la adhesión la mantiene unida a las paredes de los vasos del xilema.
3. **Tensión:** La tensión generada por la pérdida de agua en las hojas crea un gradiente negativo que "tira" del agua hacia arriba desde las raíces, creando una columna continua de agua en el xilema.

Ambas teorías están interrelacionadas y contribuyen al movimiento de la savia elaborada en la planta. Por lo que la planta utiliza una combinación de presión generada por la fotosíntesis y la turgencia celular, junto con la tensión creada por la transpiración y la cohesión del agua, para transportar la savia elaborada a través del floema hacia las partes que lo necesitan

El proceso intrincado de distribución de nutrientes en las plantas, a nivel celular, inicia en las raíces, donde los pelos absorbentes facilitan la absorción de agua y

sales minerales del suelo. Una vez que estos nutrientes ingresan a las células radiculares, se desplazan hacia el xilema, un tejido vascular especializado encargado del transporte de agua y minerales. La membrana celular de las células vegetales desempeña un papel fundamental al poseer proteínas transportadoras que facilitan el movimiento selectivo de iones y moléculas, permitiendo el transporte activo de nutrientes.

La difusión y el transporte pasivo también contribuyen al proceso, permitiendo que ciertos nutrientes ingresen a las células sin requerir gasto de energía. Una vez dentro de la célula, estos nutrientes pueden ser almacenados en orgánulos específicos, como los plastos, donde los carbohidratos se almacenan en forma de almidón y las sales minerales se acumulan en vacuolas. Este almacenamiento resulta crucial para asegurar un suministro continuo de nutrientes cuando la planta lo requiere.

Además del xilema, el floema, otro tejido vascular, desempeña un papel vital en la distribución de nutrientes al transportar la savia elaborada, una mezcla de nutrientes producidos durante la fotosíntesis, desde las hojas (fuentes) hacia otras partes de la planta que actúan como sumideros y requieren estos nutrientes. Este proceso garantiza un suministro eficiente de nutrientes a todas las partes de la planta.

Una vez dentro de las células, los nutrientes son utilizados en procesos metabólicos esenciales. Por ejemplo, los carbohidratos se descomponen en glucosa durante la respiración celular, proporcionando la energía necesaria para diversas actividades celulares. Además, los nutrientes participan en la reproducción celular y el crecimiento, contribuyendo a la formación de nuevas células durante la división celular y la síntesis de nuevas estructuras celulares. En conjunto, estos procesos aseguran un equilibrio nutricional esencial para el desarrollo y la supervivencia de la planta.

A diferencia de los animales, las plantas no cuentan con sistemas especializados para la eliminación de desechos, sino que aprovechan de manera eficiente los productos de desecho del catabolismo, como el dióxido de carbono, agua y compuestos nitrogenados, reintegrándolos en procesos anabólicos como la fotosíntesis. En este contexto, las funciones excretoras de las plantas se centran

principalmente en actividades específicas, como la eliminación de dióxido de carbono en exceso por difusión, la acumulación de cristales de oxalato cálcico en las vacuolas como residuo metabólico, y la gestión del exceso de sal en ambientes salinos mediante conductos asociados a glándulas de sal presentes en las hojas.

Adicionalmente, las plantas llevan a cabo procesos de expulsión de otras sustancias, como resinas y aceites esenciales. Es crucial diferenciar entre excreción y secreción; en este último caso, la planta elimina sustancias con significado fisiológico. Ejemplos de secreción incluyen la resina de los pinos, que desempeña una función defensiva al sellar heridas y prevenir la entrada de insectos que se alimentan de la madera. Asimismo, las esencias y el néctar de las flores fomentan la polinización al atraer insectos. Además, el látex, una sustancia lechosa presente en conductos laticíferos de plantas como las euphorbia, la higuera o la amapola, contiene azúcares, taninos y sustancias venenosas que actúan como mecanismo de defensa contra herbívoros

Las plantas parasitarias, carnívoras y simbióticas han desarrollado estrategias únicas para obtener nutrientes en entornos específicos. Las plantas parasitarias dependen de otras plantas, a las que se adhieren y de las cuales extraen nutrientes, a menudo a través de estructuras especializadas llamadas haustorios. Por otro lado, las plantas carnívoras han evolucionado para complementar su dieta con nutrientes adicionales obtenidos de insectos y otros organismos. Utilizan trampas especializadas, como hojas modificadas en forma de jarros o pinzas, para capturar presas y digerirlas, absorbiendo así nutrientes valiosos como nitrógeno y fósforo. Por último, las plantas simbióticas establecen asociaciones beneficiosas con microorganismos, como hongos micorrícicos o bacterias fijadoras de nitrógeno. Estas asociaciones permiten a las plantas obtener nutrientes del suelo de manera más eficiente.

4.2. Carbohidratos y lípidos

El 3-fosfogliceraldehído, un compuesto altamente versátil, se convierte en la base para la síntesis de diversos componentes celulares cuando se combina con agua, nitratos, fosfatos o minerales en las plantas. Este compuesto sirve como

precursor para la generación de tejido en todo el organismo, desempeñando un papel crucial en el metabolismo vegetal. Dado que la mayoría de las biomoléculas son más grandes que el 3-fosfogliceraldehído, se requieren procesos de reorganización o alteración en el citoplasma para formar moléculas más grandes o complejas, caracterizando así las reacciones anabólicas.

Existen diversas vías anabólicas, pero dos de ellas son cruciales para el metabolismo energético: las vías sintéticas de polisacáridos y grasas, que actúan como formas cruciales de almacenamiento de energía y carbono. Aunque el NADPH y el ATP, producidos durante la fotosíntesis son fuentes energéticas excepcionales, enfrentan el desafío de no poder almacenarse debido a su alta reactividad e inestabilidad. Esta característica limita su uso en momentos en los que la fotosíntesis no es posible y dificulta su transporte eficiente a largas distancias. Esta restricción plantea un reto significativo para la supervivencia de la planta, ya que, incluso si las hojas tienen un suministro abundante de estos compuestos, las raíces podrían experimentar desnutrición en condiciones adversas.

La biomolécula esencial triosa-fosfato emerge como la ganancia primordial tras el proceso de fijación y reducción del CO_2 , desempeñando un papel vital en diversas funciones, especialmente en la síntesis crucial de sacarosa, un azúcar de transporte esencial. Adicionalmente, contribuye de manera significativa a la regeneración de la ribulosa 5-fosfato (RuBP) y a la síntesis de almidón en los cloroplastos, representando hasta un 30% de esta última. Este almidón, conocido como almidón transitorio, se descompone en triosa fosfatos y glucosa, los cuales son exportados al citoplasma y utilizados en la subsiguiente síntesis de sacarosa.

En el transcurso de la fotosíntesis, diversos compuestos orgánicos, como hidratos de carbono y aminoácidos, se generan rápidamente y son evacuados de la célula para ser transportados hacia los órganos necesarios. El intercambio de triosa fosfato entre el cloroplasto y el citoplasma se lleva a cabo mediante un transportador pasivo, conocido como transportador de trifosfato, que actúa como un antiportador de iones fosfato. Este mecanismo previene la disminución de fosfato en los cloroplastos, garantizando la sostenibilidad de la síntesis de ATP.

La síntesis de sacarosa en el citoplasma comienza con la fructosa 6-fosfato y la uridina difosfato glucosa (UDPG). La UDPG se forma mediante la acción de la UDP glucosa pirofosforilasa, utilizando UTP y glucosa 1-fosfato, en un equilibrio entre glucosa 1-fosfato, glucosa 6-fosfato y fructosa 6-fosfato, con la intervención de enzimas como la aldolasa. La sacarosa-fosfato resultante se fosforila de manera irreversible mediante la sacarosa fosfato fosfatasa. La sacarosa recién formada se transporta a través del floema hacia áreas de consumo y almacenamiento. Debido a la carencia de un extremo reductor y su inercia química, la sacarosa se convierte en un metabolito de transporte altamente eficiente, en contraste con las hexosas libres que poseen reactividad química debido a su función carbonilo.

Las variantes plastidiales de los enzimas citoplasmáticos facilitan la generación de hexosas-fosfatos a partir de triosas-fosfatos en el estroma de los cloroplastos. En el proceso de síntesis de almidón, se emplea una glucosa activada, específicamente la adenosina difosfato glucosa (ADPG), la cual se forma mediante la acción de la ADP glucosa-pirofosforilasa en una reacción catalizada por ATP y glucosa 1-fosfato.

La gestión de la producción fotosintética de hidratos de carbono y su distribución está regulada por mecanismos cruciales. La regulación lumínica del ciclo de Calvin implica una supervisión cuidadosa de los enzimas responsables de las reacciones irreversibles del ciclo, sometiéndolos a un control mediante la inhibición por parte del producto final. Esta estrategia preventiva evita la acumulación innecesaria de intermediarios metabólicos.

Las enzimas encargadas de las reacciones irreversibles, como la fructosa 1,6-bifosfato fosfatasa citoplasmática, involucrada en la síntesis de sacarosa, y la ADP glucosa-pirofosforilasa, contribuyente a la síntesis de almidón, son objeto de una regulación detallada. Específicamente, se presta atención a la sacarosa fosfato sintetasa en el citoplasma y a la almidón fosfato fosforilasa en los cloroplastos. Estos puntos de control aseguran una gestión eficiente y coordinada de las rutas metabólicas, permitiendo adaptaciones precisas a las cambiantes demandas de la célula vegetal en términos de producción y almacenamiento de carbohidratos.

El control preciso de la extracción de triosa-fosfato para la síntesis de sacarosa se logra mediante la regulación de las concentraciones de fructosa 6-fosfato, fosfato y triosa-fosfato. La fructosa 1,6-bifosfato fosfatasa experimenta inhibición en presencia de elevadas concentraciones de fosfato y fructosa 6-fosfato, permitiendo un ajuste refinado del nivel de triosa-fosfato. Además, la actividad de la sintetasa de sacarosa fosfato se activa en presencia de glucosa 6-fosfato, indicando el suministro de hexosas desde el citoplasma.

Aunque existen muchas incógnitas sobre la regulación de la formación de almidón en los cloroplastos, se observa que el 3-fosfoglicerato aumenta la actividad de la ADP glucosa pirofosforilasa, indicando una mayor fijación de CO_2 . La inhibición de la ADP glucosa pirofosforilasa por fosfato, especialmente durante la fase oscura cuando no hay fosforilación, señala la ausencia de activación del 3-fosfoglicerato. La enzima almidón fosforilasa se activa con fosfato como sustrato. Durante la fase oscura, la síntesis y descomposición del almidón se regulan por la concentración de fosfato, garantizando una movilización efectiva del almidón transitorio.

Las plantas, de hecho, absorben azufre en forma de sulfato (SO_4^{2-}) a través de sus raíces. La reducción del sulfato (SO_4^{2-}) a sulfuro (S^{2-}) se genera en los plastos, orgánulos celulares que incluyen los cloroplastos, los leucoplastos y los cromoplastos, presentes en diversas partes de la planta.

El proceso de reducción del sulfato se lleva a cabo en dos etapas principales:

1. Reducción en las Raíces: La primera etapa ocurre en las células de las raíces, donde el sulfato es reducido a sulfito (SO_3^{2-}) y, posteriormente, a sulfuro (S^{2-}). Este proceso implica una serie de enzimas y coenzimas.
2. Transporte y Utilización: El sulfuro producido en las raíces se transporta a otras partes de la planta, incluidos los cloroplastos, donde puede ser incorporado en moléculas orgánicas durante la fotosíntesis.

La renovación constante de los lípidos estructurales es esencial para la construcción y mantenimiento de la compartimentación en las células vegetales. Estos lípidos actúan como la principal forma de almacenamiento de carbono reducido en las células, siendo las semillas capaces de acumular hasta el 50% de su masa en forma de grasa. El almacenamiento de carbono en lípidos líquidos

requiere solo la mitad de la masa en comparación con los polisacáridos de reserva, lo que facilita la dispersión de semillas más ligeras. En ciertas células vegetales, como las que componen la cutina y la suberina, se depositan otros lípidos estructurales, como las ceras, en la cutícula externa.

Los glicocerolípidos, que funcionan tanto como lípidos de membrana como lípidos de reserva, están compuestos por glicerina trivalente y tres desechos esterificados. Dos de estos desechos están esterificados en los lípidos de membrana, mientras que el tercer grupo hidroxilo contiene un sustituyente polar. En las células vegetales, el metabolismo de los lípidos constituye un sistema complejo de reacciones que tienen lugar en plastidios, citoplasma y retículo endoplasmático.

La biosíntesis de ácidos grasos de novo, es decir, a partir de precursores simples, ocurre exclusivamente en los plastidios, que son orgánulos presentes en células vegetales y en ciertas algas. Esto incluye cloroplastos, cromoplastos, leucoplastos y protoplastidios. No obstante, en hongos, la síntesis de ácidos grasos tiene lugar en el citoplasma. El proceso se inicia con la condensación de un acetyl coenzima A al que se le incorporan sucesivas unidades C₂ proporcionadas por la malonil coenzima A.

El piruvato, un compuesto derivado de la glucólisis, marca el inicio de la degradación de la glucosa para obtener energía, dando inicio a la síntesis de ácidos grasos en los plastidios. En los plastidios, el piruvato se convierte en acetyl coenzima A, que sirve como punto de partida para la síntesis de ácidos grasos. Este proceso es esencial para la creación de lípidos, fundamentales en la construcción de membranas celulares y en el almacenamiento de energía en forma de grasas y aceites.

En las plantas, diversas enzimas y una proteína transportadora soluble de acilo colaboran en la generación de ácidos grasos. La síntesis de un compuesto monoinsaturado, como el aceite de oliva ACP, tiene lugar en el estroma de los plastidios. Estos productos pueden utilizarse para construir la membrana lipídica de los plastidios o exportarse al citoplasma. Posteriormente, cadenas más largas se forman en el retículo endoplasmático, generando ácidos grasos con 20 o más átomos de carbono, que son componentes clave de los lípidos de reserva.

Además, los glicolípidos producen ácidos grasos poliinsaturados que se desaturan en el retículo endoplasmático, contribuyendo esencialmente a la estructura y funcionalidad de las células vegetales.

La glicerina-3-fosfato, esencial para la formación del esqueleto de glicerina, se produce en el citoplasma o el estroma de los plastidios mediante la reducción del hidroxiacetona fosfato. Los desechos acil son transportados por la acilo ACP en la ruta plastidial, o por la acetil coenzima A a través de las aciltransferasas en la ruta del retículo endoplasmático.

La especificidad de estas enzimas es distintiva, caracterizada en los lípidos plastidiales por tener forzosamente un residuo C16 en la posición sn-2, mientras que en los lípidos de glicerol formados en el retículo endoplasmático llevan un residuo acilo C18 en dicha posición.

En una fase inicial, se genera un diacilglicerol fosfato, a partir del cual los plastidios elaboran glucolípidos como el manogalactosil-diacilglicérido. Tras la desaturación del residuo acilo, este se convierte en el punto de partida para la síntesis de sulfolípidos y fosfolípidos en los plastidios. Sin embargo, solo una fracción de los lípidos de membrana plastidiales se produce en estos organelos; otra porción se importa desde el retículo endoplasmático mediante el metabolismo del glicerolípidos-fosfatidilcolina.

En el retículo endoplasmático, se forma un ácido fosfatídico a partir de la glicerina-3-fosfato mediante una doble transferencia de acilos. Luego, el grupo cabeza fosfatidilcolina participa en la síntesis de un fosfolípido. La acción de las desaturasas sobre la fosfatidilcolina implica la introducción de dobles enlaces en los ácidos grasos que conforman este fosfolípido, crucial en la estructura de las membranas celulares.

Ciertas proteínas transportadoras de lípidos desempeñan un papel en la distribución de lípidos hacia otras membranas donde no pueden ser producidos localmente. La combinación específica de ácidos grasos en los lípidos de membrana influye en las propiedades físicas de la membrana, y se ha observado que esto es esencial para la tolerancia o sensibilidad de las plantas al frío. La fosfatidilcolina juega un papel destacado en este proceso, ya que las especies tolerantes al frío presentan una mayor proporción de ácidos grasos insaturados

en comparación con las especies sensibles al frío, que exhiben una mayor cantidad de ácidos grasos saturados. De hecho, es posible influir en la tolerancia al frío de las plantas mediante la alteración genética de la composición de lípidos.

De manera adicional, las plantas también llevan a cabo la síntesis de lípidos de almacenamiento, y todas las células almacenan proporciones significativas de triacilglicéridos. En el caso de las semillas, donde se acumulan grasas, estas pueden constituir hasta un 50% de la masa total, como se observa en las semillas de maní o cacahuete. En ciertos tejidos frutales de especies particulares, se encuentran concentraciones más elevadas de grasas neutras, pero su propósito no es ser reutilizadas; más bien, aumentan la atracción de los frutos para los consumidores y facilitan la dispersión de las semillas. En varias especies, el tapete produce cantidades significativas de triglicéridos, que llegan al lumen de las anteras al disolverse, formando una capa lipídica extracelular alrededor de los granos de polen maduros. Asimismo, los granos de polen pueden contener entre el 30% y el 120% en peso de lípidos de reserva extracelular. Los triacilglicéridos que predominan en ácidos saturados son sólidos a temperatura ambiente y son conocidos como grasas, mientras que aquellos que contienen ácidos insaturados y son fluidos a temperatura ambiente se clasifican como aceites.

En el interior del retículo endoplasmático, se lleva a cabo la síntesis de lípidos de almacenamiento, utilizando diversas moléculas de acetil coenzima A y glicerina 3-fosfato como sustratos. Este proceso se realiza mediante dos rutas principales:

1. Formación de ácido fosfatídico, que luego se desfosforila para convertirse en diacilglicerol. Este proceso finaliza con la transferencia del tercer residuo acilo al grupo hidroxilo liberado.
2. Formación del fosfolípido fosfatidilcolina a través de la fosfatasa de la colina y, finalmente, a la síntesis de triglicéridos. Se sugiere que, a través de esta segunda ruta, se forman preferentemente lípidos de reserva con ácidos grasos poliinsaturados.

Los triglicéridos, debido a su alta hidrofobicidad, se acumulan en ambas capas de la membrana lipídica del retículo endoplasmático, y al agruparse, ejercen

presión mutua hasta que se liberan, dando lugar a una gota lipídica independiente envuelta por una semimembrana elemental. Este orgánulo de almacenamiento de lípidos se conoce como oleosoma o esferosoma.

Los oleosomas son estructuras especializadas presentes en las células de plantas y ciertos microorganismos, destinadas al almacenamiento de lípidos. Su función principal radica en acumular lípidos, especialmente triglicéridos, que sirven como fuentes de energía durante el proceso de germinación de las semillas.

La información se refiere a dos componentes principales asociados con los óleosomas:

1. **Oleosinas:** Las oleosinas son proteínas que recubren la superficie de los óleosomas. Tienen la capacidad de estabilizar los óleosomas y prevenir su coalescencia o fusión durante la absorción de agua durante la germinación. Esto es crucial para mantener los lípidos almacenados en forma de pequeñas partículas dispersas, facilitando así su movilización durante el proceso de germinación.
2. **Oleorresinas:** Se producen en el retículo endoplasmático y se almacenan en la membrana de los oleosomas durante la liberación de las oleosinas. Estas sustancias se encuentran en los oleosomas de polen, semillas no deshidratadas y tejidos frutales con alto contenido lipídico. Debido a su contenido en compuestos aromáticos, las oleorresinas son comúnmente empleadas en la industria alimentaria y de fragancias.

La utilización de reservas lipídicas es un proceso crucial en el ciclo de vida de las plantas, especialmente durante la germinación de semillas y en situaciones de alta demanda energética, como el rápido crecimiento o situaciones de estrés. Este proceso implica la liberación y aprovechamiento de los lípidos almacenados, principalmente triacilglicéridos, para suministrar la energía necesaria y los componentes estructurales para el desarrollo y crecimiento de la planta.

Cuando las semillas germinan, las reservas lipídicas almacenadas en triacilglicéridos dentro de los óleosomas se movilizan para satisfacer las necesidades energéticas de la planta en crecimiento. Normalmente, este

proceso comienza con la acción de enzimas denominadas lipasas, que catalizan la hidrólisis de los triacilglicéridos en glicerol y ácidos grasos libres. Estos productos descompuestos se transportan a través de la planta y se utilizan en procesos metabólicos, como la respiración celular, donde se oxidan para liberar energía.

Durante la movilización lipídica, los óleosomas se descomponen, y las oleosinas, proteínas asociadas, desempeñan un papel crucial al prevenir la coalescencia de las gotas lipídicas y facilitar su dispersión en el citoplasma. Esta dispersión garantiza que los ácidos grasos y el glicerol se utilicen eficientemente en varias partes de la planta.

La movilización de lípidos de reserva no solo es esencial para el suministro de energía, sino que también contribuye a la formación de nuevas estructuras celulares y membranas durante el crecimiento y desarrollo. Además, en condiciones de estrés, como la escasez de nutrientes o condiciones ambientales adversas, la movilización de lípidos puede ser una estrategia clave para que las plantas mantengan su vitalidad y sobrevivan.

4.3. Proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos, clorofila y otros compuestos nitrogenados

Las plantas principalmente adquieren nitrógeno en forma de nitrato (NO_3^-) a través de sus raíces, aunque también tienen la capacidad de absorberlo como amonio (NH_4^+), el cual se incorpora directamente en aminoácidos en la raíz. El amonio puede originarse a partir de la descomposición de organismos o de la fijación de nitrógeno atmosférico por procariontas. La actividad de microorganismos nitrificadores en el suelo conduce a la oxidación del amonio a nitrato, pasando por nitrito. El nitrógeno, esencial para la síntesis de compuestos orgánicos, se utiliza en su forma reducida, principalmente como nitrógeno amoniacal. La reducción de nitrato a amonio ocurre en diversas partes de la planta, especialmente en hojas y raíces, y el amonio producido se emplea directamente en la biosíntesis de aminoácidos, como la glutamina y el glutamato. Es relevante señalar que los animales carecen de la capacidad para reducir el

nitrate, depending, for so much, of the metabolic activity of the plants to obtain reduced nitrogenous compounds.

In photosynthetically active cells, the cytoplasmic nitrate reductase enzyme plays an essential role in catalyzing the reduction of nitrate to nitrite. This reaction is crucial for the conversion of nitrate (NO_3^-) to ammonium (NH_4^+), a form of nitrogen essential for the synthesis of proteins and other nitrogenous compounds in plants.

The enzyme uses $\text{NADH}+\text{H}$ as the principal electron donor in photosynthetic cells, while in fungi $\text{NADPH}+\text{H}$ is used, and in bacteria, reduced ferredoxin acts as the electron donor. The structure of the enzyme is a homodimer and contains various cofactors, among them FAD, cytochrome b, and a molybdenum center. The molybdopterin cofactor, essential for its activity, is also found in other enzymes such as xanthine oxidase and aldehyde oxidase.

In the process of nitrite reduction to ammonium in chloroplasts, the nitrite reductase enzyme plays a key role. Here, the necessary electrons come from reduced ferredoxin and a cofactor Fe_4S_4 (sirohemin). This cofactor, present as a monomer in the enzyme, is bound directly to the central iron atom of the sirohemin through a cysteine-sulfur bridge. This process prevents the accumulation of reactive nitrite and is essential for the production and utilization of NH_4^+ and NO_3^- , being regulated by light in photosynthetic cells.

The ammonium ion (NH_4^+) functions as a decoupler of photosynthesis and is incorporated into irreversible reactions for the synthesis of glutamate through glutamine, avoiding its accumulation at high concentrations. The fundamental enzymes in this process are glutamine synthetase and glutamine-2-oxoglutarate aminotransferase (GOGAT). These enzymes facilitate a cycle driven by ATP and reduced ferredoxin, where NH_4^+ is first transferred to the γ -carboxyl group of glutamate, forming an amide bond, and then to a 2-oxoglutarate molecule, resulting in the formation of L-glutamate. Pyridoxal phosphate acts as a coenzyme in this process, fixing the amino group.

El L-glutamato sale de los cloroplastos en un intercambio con 2-oxoglutarato, y se transforma en glutamato mediante el amonio generado en la fotorespiración.

El ion nitrito (NO_2^-) es altamente reactivo, requiriendo una regulación estricta para evitar su acumulación en los cloroplastos en condiciones de oscuridad. La nitrato reductasa, encargada de convertir nitrato en nitrito, está sujeta a una precisa regulación, ajustando su síntesis según las necesidades mediante la regulación genética. Tanto la presencia de nitrato como la exposición a la luz activan la transcripción del gen de la nitrato reductasa. La luz también ejerce un control rápido sobre la actividad enzimática al desfosforilar una forma inactiva fosforilada mediante una fosfatasa activada por la luz. Además, la glutamina reprime la transcripción del gen de la nitrato reductasa. Estos mecanismos reguladores aseguran que la producción de nitrito solo ocurra cuando sea necesario, garantizando su consumo metabólico. En condiciones de oscuridad, el nitrato producido se almacena en los cloroplastos de las células mesófilas.

La asimilación del nitrato también puede ocurrir en tejidos fotosintéticos. En células sin cloroplastos, el nitrato se convierte en amonio a través del nitrito mediante la acción de la nitrito reductasa en los leucoplastos, donde la enzima recibe electrones del $\text{NADPH}+\text{H}$ generado en el ciclo de la pentosa fosfato. Este proceso no fotosintético de asimilación del nitrato ocurre en gérmenes, así como en plantas leñosas como árboles y arbustos, y en cantidades reducidas en la mayoría de las plantas hortícolas. Las plantas que realizan principalmente la asimilación fotosintética del nitrato almacenan grandes cantidades de este compuesto en el tronco y en el sistema radical. El nitrógeno amoniacal producido en las raíces se transforma en aminoácidos y se transporta al tallo a través del flujo de la savia en forma de glutamina y asparagina.

Las plantas poseen la capacidad de fabricar todos los aminoácidos proteicos, incluyendo aquellos esenciales para los humanos, como la fenilalanina, la tirosina y el triptófano, así como la valina, leucina e isoleucina. Los esqueletos carbonados de estos aminoácidos se originan a partir de la fotosíntesis. Aunque es probable, no se puede afirmar de manera definitiva que todos los aminoácidos se formen exclusivamente en los cloroplastos; muchos también se generan en otros compartimentos celulares. Por ejemplo, la glicina se produce en los

peroxisomas y la serina en las mitocondrias durante el proceso de fotorrespiración.

La clasificación de los aminoácidos se realiza en varios grupos según el origen de sus esqueletos carbonados, como la familia del 2-fosfoglicolato, la familia del shikimato y la histidina derivada de la ribosa 5-fosfato. La biosíntesis de histidina se produce a partir de la ribosa 5-fosfato. La mayoría de los aminoácidos derivan total o parcialmente del 3-fosfoglicerato a través del fosfoenolpiruvato. La formación de oxaloacetato a partir de piruvato ocurre en las mitocondrias. El citrato, exportado al citoplasma, puede transformarse allí en 2-oxoglutarato.

Los aminoácidos aromáticos triptófano, fenilalanina y tirosina son esenciales para la síntesis proteica y el metabolismo vegetal. Estos aminoácidos se producen a través de la ruta del shikimato, que se inicia con el fosfoenolpiruvato y la eritrosa cuatro fosfato. Es relevante señalar que la ruta del shikimato tiene lugar en plastidios y es compartida por plantas, hongos y bacterias, pero no está presente en animales.

Adicionalmente, la vía del shikimato destaca por su importancia, ya que no solo provee aminoácidos aromáticos, sino que también contribuye a la síntesis de diversos compuestos vegetales. Esta ruta marca la transición entre el metabolismo primario y secundario en las plantas, generando metabolitos secundarios con funciones específicas, como defensa contra patógenos, atracción de polinizadores y adaptación al entorno.

La eritrosa 4-fosfato desempeña una función clave como intermediario tanto en el ciclo de Calvin como en el ciclo oxidativo de la pentosa fosfato. Este compuesto se genera a partir de la glicólisis y se introduce en los cloroplastos para participar en las fases subsiguientes de la fotosíntesis.

En cuanto a la enzima mencionada, la 5-enolpiruvilshikimato 3 fosfato sintasa, es un blanco reconocido de herbicidas como el glifosato. Este último se destaca por su capacidad para inhibir la síntesis del aminoácido aromático conocido como ácido shikímico. Sin embargo, es esencial corregir la afirmación relativa a las consecuencias para las plantas tratadas con glifosato. Las plantas no sucumben debido a la acumulación de ácidos shikímicos tóxicos; más bien, la inhibición de la síntesis de aminoácidos aromáticos afecta la habilidad de la

planta para crecer y desarrollarse, conduciéndola eventualmente a su fallecimiento.

En la vía del shikimato, se destaca el control del producto final de las rutas metabólicas ramificadas. El triptófano actúa como inhibidor de su propia síntesis y estimula la formación de tirosina y fenilalanina, mientras que estas dos inhiben su propia producción. Este mecanismo evita la acumulación innecesaria de aminoácidos y permite la continua síntesis de los demás.

La síntesis de purinas y pirimidinas desempeña un papel crucial en las células vegetales, siendo esencial para la creación y mantenimiento de los ácidos nucleicos que constituyen la estructura genética y regulan las funciones celulares. Las purinas, como adenina y guanina, y las pirimidinas, como citosina y timina, son nucleótidos fundamentales que conforman tanto el ADN como el ARN. Estos procesos están finamente regulados y coordinados para garantizar la disponibilidad adecuada de nucleótidos necesarios en las funciones genéticas y metabólicas de las células vegetales. A continuación, exploraremos los pasos clave de estos procesos y su relevancia en la biología molecular de las plantas.

La síntesis de purinas en las plantas se inicia con la formación de fosforribosilpirofosfato (PRPP) a partir de ribosa-5-fosfato, obtenido de la vía de las pentosas fosfato. Los átomos de nitrógeno esenciales se incorporan secuencialmente desde el glutamato y la glutamina. Este proceso culmina con la producción de inosina monofosfato (IMP), un precursor común de las purinas. A partir del IMP, se generan los nucleótidos específicos de adenina y guanina, completando así la síntesis de purinas.

En cuanto a la síntesis de pirimidinas, el proceso se inicia con la formación de carbamoilfosfato a partir de amonio, bicarbonato, glutamina y ATP. Luego, el carbamoilfosfato se combina con aspartato para dar lugar al ácido orótico. Posteriormente, el ácido orótico se convierte en uridina monofosfato (UMP), un precursor común de las pirimidinas. A partir del UMP, se generan los nucleótidos específicos de citosina y timina, completando así la síntesis de pirimidinas.

4.4. Resumen

Los nutrientes, cruciales para el sustento de los organismos, se clasifican principalmente en dos categorías: macronutrientes y micronutrientes. Los macronutrientes, necesarios en cantidades significativas, constituyen la base de biomoléculas esenciales, mientras que los micronutrientes, requeridos en proporciones más reducidas, desempeñan funciones críticas en procesos celulares y enzimáticos. Entre los macronutrientes se incluyen el carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre, potasio, calcio y magnesio. En contraste, los micronutrientes, como hierro, zinc, manganeso, cobre, molibdeno, boro, cloro y níquel, son esenciales en cantidades más pequeñas pero cumplen roles cruciales en funciones moleculares y enzimáticas específicas. Una absorción equilibrada de estos nutrientes resulta fundamental para el óptimo funcionamiento y la salud tanto de las plantas como de otros organismos.

El suelo, elemento vital para las plantas, posibilita la absorción de agua y sales minerales a través de las raíces. Células especializadas, conocidas como pelos absorbentes, facilitan este proceso en la zona prolifera de la raíz. Dos vías, transcelular y extracelular, dirigen el movimiento de nutrientes hacia el xilema. La endodermis, impermeable gracias a la banda de Caspari, fusiona ambas vías, asegurando una regulación eficiente del transporte de nutrientes.

El xilema, esencial para el desarrollo, realiza el transporte de agua y sales. El ascenso de la savia bruta, facilitado por la transpiración y la turgencia celular, provee a la planta de nutrientes y mantiene su integridad estructural.

Las plantas llevan a cabo el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono a través de estomas y lenticelas. Los estomas, presentes en hojas y tallos jóvenes, regulan la entrada de gases y la pérdida de agua. La apertura y cierre estomáticos, controlados por el flujo de agua en las células oclusivas, son influenciados por la hormona ABA.

Factores como la luz y la temperatura impactan en la apertura de los estomas. Las lenticelas en los tallos facilitan el intercambio gaseoso.

Durante la fotosíntesis, las plantas generan savia elaborada en las hojas. Su transporte a través del floema, desde las fuentes (hojas) hacia los sumideros (meristemos y tejidos de almacenamiento), se explica mediante las teorías de flujo a presión y transpiración-cohesión-tensión. La primera se basa en diferencias de presión, mientras que la segunda se centra en la pérdida de agua y la cohesión del líquido en el xilema. Ambas teorías colaboran para facilitar el movimiento eficiente de la savia elaborada.

La distribución de nutrientes a nivel celular en las plantas es un proceso vital que comienza en las raíces, donde los pelos absorbentes facilitan la toma de agua y sales minerales del suelo. Estos nutrientes se desplazan hacia el xilema y son transportados a otras partes de la planta mediante el floema, asegurando una distribución efectiva. Una vez dentro de las células, estos nutrientes participan en procesos metabólicos cruciales, contribuyendo a la respiración celular, la reproducción y el crecimiento celular. Aunque las plantas carecen de sistemas especializados de eliminación de desechos, gestionan eficientemente productos de desecho del catabolismo en la fotosíntesis, limitando su función excretora a actividades específicas, como la eliminación de dióxido de carbono y la gestión del exceso de sal.

Además, las plantas llevan a cabo procesos de exudación para liberar sustancias con relevancia fisiológica. Por ejemplo, la resina de los pinos desempeña una función defensiva al cerrar heridas, mientras que las esencias y el néctar de las flores fomentan la polinización al atraer insectos. El látex, presente en plantas como las euphorbia, actúa como un mecanismo de defensa contra los herbívoros. Estos mecanismos aseguran un equilibrio nutricional esencial y demuestran la adaptación de las plantas a su entorno, resaltando su habilidad para utilizar eficientemente los recursos y gestionar tanto los nutrientes como los desechos.

Las plantas parásitas aprovechan a otras plantas como fuente de nutrientes, las plantas carnívoras complementan su dieta con organismos capturados, y las plantas simbióticas establecen relaciones colaborativas con microorganismos para mejorar la absorción de nutrientes. Cada estrategia evidencia la capacidad adaptativa de las plantas para sobrevivir y prosperar en diversos entornos.

El 3-fosfogliceraldehído, un compuesto clave, se convierte en un precursor para diversos componentes celulares en las plantas, participando en reacciones anabólicas mediante la combinación con agua, nitratos, fosfatos o minerales. Aunque es fundamental para el metabolismo vegetal, su tamaño requiere procesos de reorganización en el citoplasma.

Además, las plantas llevan a cabo procesos de exudación para liberar sustancias con relevancia fisiológica. Un ejemplo es la resina de los pinos, que actúa defensivamente al sellar heridas, mientras que las esencias y el néctar de las flores fomentan la polinización al atraer insectos. El látex, presente en plantas como las euphorbia, sirve como un mecanismo de defensa contra herbívoros. Estos mecanismos aseguran un equilibrio nutricional esencial y resaltan la adaptación de las plantas a su entorno, demostrando su capacidad para utilizar eficientemente los recursos y gestionar tanto nutrientes como desechos.

Las plantas parasitarias aprovechan otras plantas como fuente de nutrientes, las plantas carnívoras complementan su dieta con organismos capturados, y las plantas simbióticas establecen relaciones colaborativas con microorganismos para mejorar la absorción de nutrientes. Cada estrategia muestra la capacidad adaptativa de las plantas para sobrevivir y prosperar en diversos entornos.

El 3-fosfogliceraldehído, un compuesto clave, se transforma en un precursor para diversos componentes celulares en las plantas, participando en reacciones anabólicas mediante la combinación con agua, nitratos, fosfatos o minerales. Aunque es fundamental para el metabolismo vegetal, su tamaño requiere procesos de reorganización en el citoplasma.

Dos vías anabólicas cruciales son las sintéticas de polisacáridos y grasas, actuando como formas de almacenamiento de energía y carbono. A pesar de la excepcional producción de NADPH y ATP durante la fotosíntesis, la alta reactividad e inestabilidad de estos compuestos limitan su almacenamiento y transporte eficiente, presentando desafíos para la supervivencia en condiciones adversas.

La fijación y reducción del CO₂ generan triosa-fosfato, esencial para la síntesis de sacarosa y contribuye significativamente a la formación de almidón en cloroplastos. Durante la fotosíntesis, diversos compuestos orgánicos se generan y se transportan a través del cloroplasto y citoplasma mediante el transportador de trifosfato, evitando el empobrecimiento de fosfato en los cloroplastos y asegurando la sostenibilidad de la síntesis de ATP.

La síntesis de sacarosa se inicia en el citoplasma con fructosa 6-fosfato y UDP glucosa pirofosforilasa, transportándose eficientemente a través del floema como un metabolito de transporte. Las isoformas plastidiales de enzimas citoplasmáticas facilitan la formación de hexosas-fosfato, y la síntesis de almidón utiliza ADP glucosa, reguladas meticulosamente para una gestión coordinada y eficiente de las rutas metabólicas.

El control preciso de la extracción del triosa-fosfato para la síntesis de sacarosa se logra mediante la regulación de las concentraciones de fructosa 6-fosfato, fosfato y triosa-fosfato. Aunque la regulación de la formación de almidón en los cloroplastos presenta algunas incertidumbres, implica la interconexión de diversas enzimas y la movilización efectiva del almidón transitorio durante la fase oscura, asegurando una adaptación precisa a las demandas cambiantes de la célula vegetal.

La compartimentación celular en las células vegetales requiere una renovación constante de los lípidos estructurales para preservar la integridad de la membrana. Las

células almacenan carbono reducido en forma de lípidos, especialmente en semillas, que pueden acumular hasta un 50% de grasa, facilitando la dispersión de semillas más ligeras en comparación con los polisacáridos de reserva. Los lípidos estructurales, como las ceras, se depositan en la cutícula externa de ciertas células.

Los lípidos de membrana y de reserva son glicocerolípidos, compuestos por glicerina trivalente y tres residuos esterificados. La biosíntesis de ácidos grasos ocurre de novo en los plastidios, siendo esenciales para la construcción de lípidos fundamentales en la estructura de membranas celulares y el almacenamiento de energía.

En la síntesis de ácidos grasos, la glicerina-3-fosfato se genera en los plastidios o el citoplasma mediante la reducción de hidróxido de cetona fosfato. El retículo endoplasmático contribuye a la elongación de cadenas y a la desaturación de ácidos grasos, participando activamente en este proceso. La fosfatidilcolina, un fosfolípido crucial, ejerce influencia en la tolerancia al frío, siendo notorio que especies resistentes al frío exhiben una mayor proporción de ácidos grasos insaturados.

La biosíntesis de lípidos de reserva implica la formación de triacilglicéridos en el retículo endoplasmático, siendo las semillas capaces de acumular hasta un 50% de grasa. La movilización de lípidos de reserva resulta esencial durante la germinación, donde enzimas lipasas descomponen los triacilglicéridos en glicerol y ácidos grasos, proporcionando así energía y componentes necesarios para el crecimiento de la planta. Para facilitar la dispersión en el citoplasma, las oleosinas evitan la coalescencia de gotas lipídicas.

En lo que respecta a la absorción de nitrógeno en las plantas, prevalece la captación en forma de nitrato a través de las raíces, aunque el amonio también puede ser directamente incorporado en aminoácidos. La enzima nitrato reductasa, localizada en células fotosintéticas, cataliza la conversión de nitrato a amonio, proceso esencial para la síntesis de aminoácidos como glutamina y glutamato. La regulación genética y la respuesta a la luz garantizan un equilibrio en la producción de amonio, evitando la acumulación de nitrito reactivo durante periodos de oscuridad. Además, la asimilación del nitrato puede llevarse a cabo tanto en tejidos fotosintéticos como en aquellos no fotosintéticos, desempeñando un papel crucial en el metabolismo general de las plantas, que almacenan nitrato principalmente en el tronco y el sistema radical durante la asimilación fotosintética.

En células fotosintéticas activas, la enzima nitrato reductasa, que adopta una estructura de homodímero, utiliza NADH+H como dador de electrones para reducir el nitrato a nitrito, previniendo así la acumulación de nitrito reactivo en los cloroplastos. La luz

desempeña una función clave en la transcripción génica de la nitrato reductasa y en la rápida regulación de su actividad enzimática. Mientras que la asimilación del nitrato puede llevarse a cabo en tejidos sin cloroplastos, el proceso no fotosintético ocurre en leucoplastos, utilizando NADPH+H proveniente del ciclo de la pentosa fosfato. Estos mecanismos reguladores aseguran que la producción de nitrito se ajuste según las necesidades de la planta, evitando su acumulación no deseada y garantizando su consumo metabólico tanto en presencia de luz como en condiciones de oscuridad.

Las plantas tienen la capacidad de producir todos los aminoácidos proteínicos, incluyendo aquellos que son esenciales para los humanos, a través del proceso de fotosíntesis. Aunque la mayoría de estos aminoácidos se generan en los cloroplastos, algunos también se sintetizan en otros compartimentos celulares como los peroxisomas y las mitocondrias. La vía shikimato, presente en los plastidios, desempeña un papel crucial en la síntesis de aminoácidos aromáticos de importancia. La eritrosa cuatro fosfato, obtenida a partir de procesos como la glicólisis, tiene un papel clave en los ciclos de Calvin y pentosa fosfato. La enzima 5-enolpiruvilshikimato 3-fosfato sintasa, que es el blanco de herbicidas como el glifosato, influye en la síntesis de aminoácidos aromáticos. El control preciso de la síntesis de aminoácidos, especialmente de triptófano, fenilalanina y tirosina, se lleva a cabo para evitar acumulaciones innecesarias y garantizar la continuidad del proceso.

La síntesis de purinas y pirimidinas es un proceso esencial en las células vegetales, necesario para la formación y regulación de los ácidos nucleicos (ADN y ARN). Las purinas (adenina y guanina) y las pirimidinas (citosina y timina) son nucleótidos fundamentales en la estructura genética celular. Estos procesos, altamente regulados, aseguran la disponibilidad adecuada de nucleótidos para funciones genéticas y metabólicas. En la síntesis de purinas, se parte del fosforribosilpirofosfato (PRPP), derivado de ribosa-5-fosfato, incorporando átomos de nitrógeno provenientes de glutamato y glutamina para formar inosina monofosfato (IMP). La síntesis de pirimidinas comienza con la formación de carbamoilfosfato y progresa hasta uridina monofosfato (UMP). Ambos procesos completan la generación precisa de nucleótidos específicos en las células vegetales.

CAPITULO

05

RESPIRACIÓN CELULAR EN PLANTAS



Respiración celular en plantas

Lo bueno de la ciencia es que es cierta independientemente de si crees o no en ella.

Neil de Grasse Tyson

La respiración vegetal es el proceso celular que oxida los carbohidratos producidos en la fotosíntesis, convirtiéndolos en CO₂ y H₂O, y transformando la energía liberada, principalmente, en ATP. Aunque los lípidos y las proteínas también pueden ser oxidados, los carbohidratos son los sustratos respiratorios principales en las plantas. La energía resultante se emplea en el crecimiento, mantenimiento, transporte de metabolitos, regeneración de proteínas y reparación, además de la síntesis de ATP.

La respiración produce compuestos intermedios de carbono que sirven como precursores de aminoácidos, compuestos nitrogenados, ácidos grasos, porfirinas (como clorofila y citocromos), pigmentos carotenoides, flavonoides, compuestos fenólicos de lignina y polisacáridos de pared celular.

El proceso respiratorio comprende varias etapas, incluyendo la glucólisis, la vía de oxidación de las pentosas fosfato, la β -oxidación de ácidos grasos, el ciclo de los ácidos tricarbóxicos y la fosforilación oxidativa de ADP para la generación de ATP.

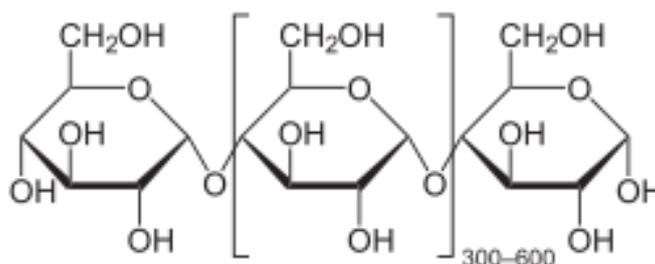
Las etapas metabólicas se dividen en degradación de almidón y sacarosa, vía glucolítica, oxidación de piruvato en la mitocondria, y utilización de NADH para la cadena de transporte electrónico mitocondrial en la generación final de ATP. La vía de las pentosas fosfato complementa la glucólisis, mientras que los ácidos grasos pueden participar mediante la β -oxidación, generando acetil-CoA para el ciclo de Krebs o el ciclo del glioxilato.

5.1. Vía metabólica del almidón

La ruta metabólica del almidón desempeña un papel fundamental como la principal reserva de carbono y fuente de energía en las plantas. El almidón, ilustrado en la Figura 7, consiste en cadenas de glucosa y sirve como una reserva de energía de fácil acceso para las plantas. Tanto la síntesis como la descomposición de este polisacárido están rigurosamente reguladas para cumplir con las demandas energéticas variables de la planta.

Figura 7

Estructura de la molécula de almidón



Nota: Extraído de León-Méndez et al. (2020)

La síntesis de almidón comienza con la fijación de dióxido de carbono durante la fotosíntesis, donde la glucosa-6-fosfato se produce a través de la glucólisis y la vía de las pentosas fosfato. Esta glucosa-6-fosfato se convierte en glucosa-1-fosfato y luego en UDP-glucosa, precursor directo del almidón. La enzima almidón sintasa cataliza la incorporación de unidades de glucosa en cadenas lineales de almidón.

Cuando la planta necesita energía, el almidón se descompone en glucosa para ser utilizado en la respiración. La amilasa es una enzima que rompe las cadenas de almidón en unidades de glucosa más pequeñas. Luego, la glucosa es metabolizada a través de la glucólisis y el ciclo de Krebs en la mitocondria, liberando energía almacenada en forma de ATP.



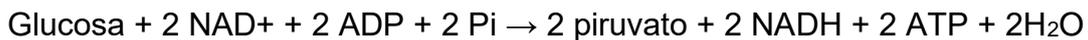
Esta vía metabólica del almidón sirve como un mecanismo eficiente para almacenar y movilizar energía, permitiendo que las plantas gestionen sus recursos de manera adaptativa según las condiciones ambientales y las necesidades de crecimiento y desarrollo.

5.2. Glicólisis

La relación entre la glucólisis y la respiración en las plantas es esencial para la obtención eficiente de energía. Estos procesos metabólicos están intrínsecamente vinculados y se llevan a cabo en diferentes compartimentos celulares para garantizar un suministro constante de energía.

La glucólisis, que tiene lugar en el citosol celular, es el proceso inicial donde la glucosa se descompone para producir piruvato. Durante la glucólisis, se generan pequeñas cantidades de ATP y NADH. En las plantas, este proceso puede ocurrir tanto en condiciones aeróbicas como anaeróbicas, proporcionando una ruta para la producción rápida de energía incluso en ausencia de oxígeno.

El piruvato resultante de la glucólisis es un punto de conexión crucial entre la glucólisis y la respiración en las plantas. En presencia de oxígeno, el piruvato ingresa a las mitocondrias, donde se oxida en el ciclo de los ácidos tricarbónicos (ciclo de Krebs). Durante este ciclo, se generan moléculas de NADH y FADH₂, que son utilizadas en la cadena de transporte de electrones mitocondrial.



La cadena de transporte de electrones utiliza la energía liberada por la transferencia de electrones para bombear protones a través de la membrana mitocondrial interna. Este proceso crea un gradiente electroquímico que impulsa la fosforilación oxidativa, donde el ADP se fosforila para formar ATP. Así, la respiración en las plantas, que incluye la oxidación del piruvato y la cadena de transporte de electrones, representa la fase aeróbica de obtención de energía.

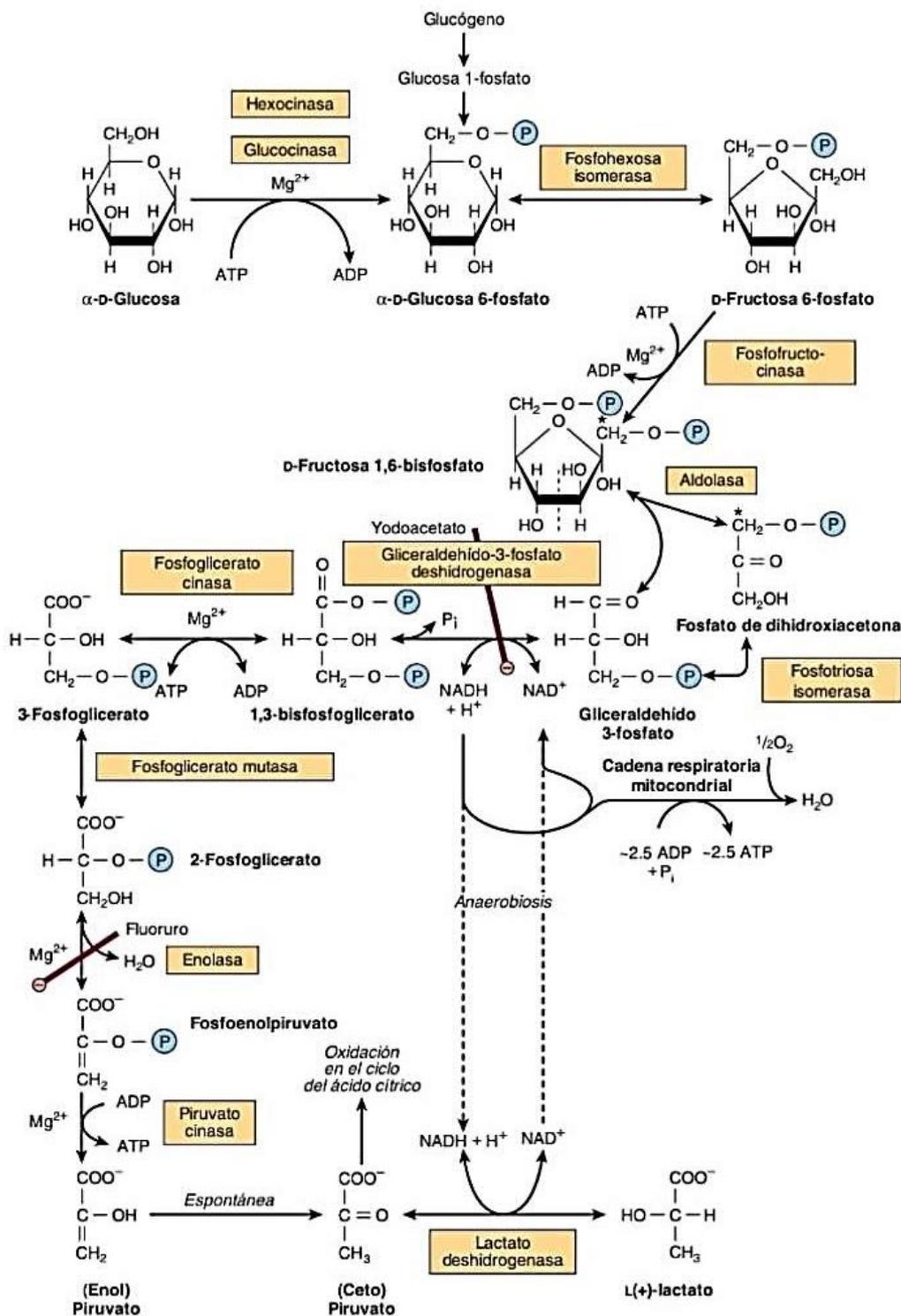
La glucólisis es la vía metabólica central mediante la cual la glucosa se convierte en piruvato, generando 2 moles de ATP por mol de glucosa. Además de alimentar el ciclo de Krebs para la oxidación del acetil coenzima, la glucólisis proporciona una vía esencial para metabolizar fructosa y galactosa. Una característica clave es su capacidad para generar ATP incluso en ausencia de oxígeno, siendo una vía anaerobia.

En condiciones de deficiencia de oxígeno, la célula puede temporalmente sintetizar ATP a través de la glucólisis, convirtiendo el piruvato en lactato como producto final. Cuando el oxígeno vuelve, el lactato se convierte nuevamente en

piruvato. Estas secuencias de reacciones anaeróbicas y aeróbicas se conocen como secuencia anaeróbica y secuencia aeróbica del catabolismo de la glucosa, respectivamente.

Figura 8

Reacciones de la glicolisis



Nota: Extraído de Harper (2013)

La fuente de glucosa se deriva de la degradación de sacarosa mediante invertidas o de almidón a través de amilasas o maltasas. La hexoquinasa desencadena la fosforilación de la glucosa, convirtiéndola en glucosa 6-fosfato y consumiendo ATP en el proceso. La fosfoglucomutasa transforma la glucosa 1-fosfato en glucosa 6-fosfato, mientras que la exoisomerasa equilibra la fructosa 6-fosfato, un intermediario crucial.

La aldolasa divide la fructosa 1,6-bifosfato en gliceraldehído 3-fosfato y dihidroxiacetona-fosfato. La triosa fosfato isomerasa convierte estos compuestos, y las reacciones de la glucólisis, repetidas para cada xosa, generan 2 ATP por triosa fosfato y 4 ATP por glucosa.

En el ciclo de Calvin, se llevan a cabo transformaciones opuestas desde la fructosa 1,6-bifosfato hasta el 3-fosfoglicerato. Aunque las enzimas difieren en estructura, la gliceraldehído fosfato deshidrogenasa en los cloroplastos depende de NAD.

La síntesis de ATP durante la glucólisis se conoce como fosforilación de cadena del sustrato y es exergónica. La piruvato quinasa cataliza una reacción prácticamente irreversible, conservando aproximadamente el 50% de la energía del enlace fosfenol en forma de ATP.

Bajo condiciones fisiológicas, la hexoquinasa experimenta una inhibición alostérica por parte de la glucosa 6-fosfato. En el hígado, la glucocinasa opera a un ritmo constante. Tanto la fosfohexosa isomerasa como la fosfofructocinasa participan en la regulación de la glucólisis, siendo esta última crucial. La aldolasa, fosfotriosa isomerasa y las enzimas subsiguientes continúan con la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato a 1,3-bisfosfoglicerato, generando ATP

La cadena respiratoria captura los equivalentes reductores del NADH, producido por la glucólisis, para la síntesis adicional de ATP. En ausencia de oxígeno, el NADH puede reducir el piruvato a lactato, regenerando NAD^+ y permitiendo la continuación de la glucólisis anaeróbica. Los equivalentes reductores son transportados a las mitocondrias mediante transbordadores para la oxidación.

5.3. Regulación Metabólica en Condiciones Aeróbicas y Anaeróbicas en Mitocondrias Vegetales

En condiciones aeróbicas normales, el ácido pirúvico desencadena el ciclo de Krebs en la mitocondria como sustrato principal. Sin embargo, en situaciones anaeróbicas, el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico o etanol, con la formación de este último predominando. Ambas vías involucran la reducción del ácido pirúvico mediante una molécula de NADH, disminuyendo la eficiencia en la síntesis de ATP, pero manteniendo activa la vía glucolítica.

El transporte eficiente de piruvato y malato al interior de la mitocondria resulta crucial en la regulación del metabolismo respiratorio. La doble membrana mitocondrial, con su membrana externa permeable y membrana interna altamente impermeable, utiliza proteínas transportadoras específicas para facilitar el intercambio de piruvato y malato por moléculas de OH^- y P_i , respectivamente.

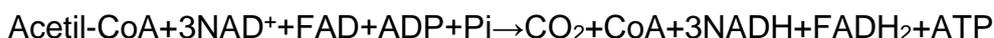
La vía de las pentosas fosfato, relacionada con la glucólisis, se vincula a la síntesis de diversos compuestos, incluyendo ácidos nucleicos y ligninas. A partir de glucosa 6-fosfato, se generan productos clave como ribulosa 5-fosfato y eritrosa 4-fosfato, intermediarios esenciales en la glucólisis y otras rutas metabólicas.

Las reacciones en condiciones aeróbicas del ciclo de Krebs y de la oxidación del piruvato son:

1. Entrada a la mitocondria



2. Ciclo de Krebs



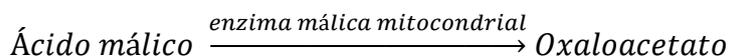
3. Oxidación del Piruvato



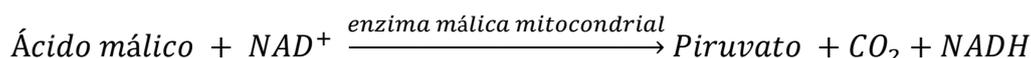
En el ciclo de Krebs, el ácido málico desempeña un papel crucial al participar directamente o ser convertido en componentes clave del ciclo. Su integración en

el ciclo de Krebs implica la síntesis de NADH y la generación de precursores para la biosíntesis de aminoácidos.

1. Entrada Directa en el Ciclo de Krebs:



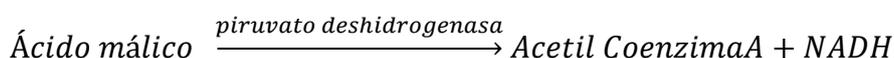
2. Oxidación a Ácido Pirúvico:



El piruvato resultante puede ingresar al ciclo de Krebs para continuar la generación de energía.

3. Ciclo de Krebs y Ácido Acetil Coenzima A:

a. Oxidación del Ácido Málico a Acetil Coenzima A:



b. Incorporación al Ciclo de Krebs:

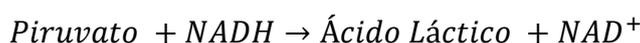


Este proceso contribuye a la generación de energía (NADH) y suministra sustratos para la formación de moléculas precursoras.

La versatilidad del ácido málico destaca su relevancia en el metabolismo celular al alimentar el ciclo de Krebs y contribuir a la producción de NADH, esencial para la síntesis de ATP y la biosíntesis de biomoléculas.

En presencia de oxígeno, el piruvato se oxida hasta CO₂, permitiendo la reoxidación del NADH. En situaciones de ausencia de oxígeno, las células tienen la capacidad de reoxidar el NADH mediante la fermentación láctica o alcohólica, asegurando la continuidad de la glucólisis y la disponibilidad de ATP, incluso en condiciones de deficiencia de oxígeno.

1. Fermentación láctica



2. Fermentación alcohólica



Estas reacciones ejemplifican la capacidad adaptativa de las células vegetales para generar energía en distintas condiciones, ya sea mediante la eficiente oxidación del piruvato en presencia de oxígeno o a través de procesos fermentativos en ausencia de este elemento.

La fermentación láctica, un proceso anaerobio, conlleva la producción de ácido láctico a partir de glucosa. Aunque generalmente asociado al tejido muscular de los animales, este fenómeno también se manifiesta en ciertas plantas superiores, como las papas, así como en microorganismos verdes como *Chlorella scenedesmus*.

En la fermentación láctica, el piruvato, derivado de la glucólisis, se reduce directamente a ácido láctico mediante la acción de la enzima lactato deshidrogenasa. Esta reacción, exergónica y fisiológicamente irreversible en condiciones normales, resulta esencial para la producción de energía en ausencia de oxígeno.

El rendimiento de ATP en la fermentación láctica es comparable al observado en la fermentación alcohólica. En condiciones estándar, el beneficio energético es del 31%, pero es crucial señalar que, al igual que en otros procesos fermentativos, dentro de la célula, este beneficio podría ser considerablemente mayor debido a las variaciones en las condiciones específicas de la célula.

La producción de alcohol etílico, como producto final de la descomposición anaerobia de la glucosa, no se limita únicamente a levaduras y bacterias, sino que también se encuentra en diversos microorganismos y tejidos de plantas superiores, como las semillas de especies como arroz y guisantes, así como en raíces, especialmente cuando las plantas experimentan condiciones de inundación, como es el caso del arroz y el maíz.

En entornos acuáticos, donde el etanol puede representar un riesgo debido a su alta permeabilidad en las membranas celulares, las plantas han desarrollado estrategias para su eliminación, expulsando el exceso de agua al exterior y, por ende, regulando la concentración de etanol.

No obstante, se considera que la fermentación alcohólica es un proceso poco eficiente debido a la liberación de grandes cantidades de dióxido de carbono (CO_2). Un paso clave en este proceso es la descarboxilación irreversible del piruvato, que resulta en acetaldehído y requiere la coenzima tiamina pirofosfato.

A pesar de su eficiencia relativamente baja, la fermentación alcohólica comparte similitudes con la glucólisis, ya que ambos procesos generan 2 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa. Es crucial destacar que en condiciones no estándar, donde los reactivos varían, el beneficio energético puede ser considerablemente mayor.

La fermentación no se limita a la láctica y alcohólica; hay otras formas que se clasifican según los productos finales principales. Aquí se mencionan algunas de ellas:

- Fermentación del Ácido Propiónico:
 - Productos Finales: Ácido propiónico, dióxido de carbono.
 - Ejemplo: Algunos procesos de fermentación en el suelo, donde microorganismos descomponen materia orgánica, pueden dar lugar a la producción de ácido propiónico.
- Fermentación del Ácido Fórmico:
 - Productos Finales: Ácido fórmico, otros compuestos.
 - Ejemplo: Se ha observado en ciertos microorganismos asociados a las raíces de las plantas en condiciones anaeróbicas.
- Fermentación del Ácido Butírico:
 - Productos Finales: Ácido butírico, dióxido de carbono, otros subproductos.
 - Ejemplo: Puede ocurrir en entornos anaeróbicos del suelo donde se descomponen residuos orgánicos.
- Fermentación del Ácido Succínico:
 - Productos Finales: Ácido succínico, otros compuestos.

- Ejemplo: Procesos microbianos en el suelo asociados a las raíces de plantas pueden generar ácido succínico.

Cabe destacar que la denominada "fermentación acética" no se clasifica como una verdadera fermentación, ya que implica la participación del oxígeno. En este proceso, el alcohol se oxida a ácido acético en presencia de oxígeno, y no sigue el mecanismo anaerobio característico de las fermentaciones.

5.4. Respiración celular

En situaciones aeróbicas de generación de energía celular, como las que se dan en el entorno peruano, el ácido pirúvico se vuelve utilizable, y al mismo tiempo, se regenera el NAD^+ a partir del $\text{NADH}+\text{H}^+$, lo que conlleva a la producción de ATP. Estos procedimientos tienen lugar específicamente en las mitocondrias de células eucariotas. En este proceso, el piruvato, que es transportado desde el citoplasma, se introduce en la membrana mitocondrial interna mediante un transbordador de tipo antiporte, facilitando el intercambio de iones hidroxilo.

El NADH formado se transfiere a la cadena de transporte de electrones en la membrana mitocondrial interna de las mitocondrias en las plantas, a diferencia de lo que ocurre en las mitocondrias de los animales. Similar a las membranas de los cloroplastos, la membrana mitocondrial interna presenta una barrera prácticamente impermeable a los nucleótidos de piridina.

Dentro de las mitocondrias, la descomposición excitativa del piruvato se lleva a cabo en tres etapas:

1. La síntesis de acetil coenzima a partir del piruvato.
2. La transformación de la acetil coenzima en el ciclo del citrato, con la liberación de CO_2 y la generación de poder reductor.
3. El transporte electrónico en la cadena respiratoria, que recicla el poder reductor y utiliza la energía redox para la síntesis de ATP.

Durante la respiración celular en condiciones aeróbicas, la cadena respiratoria mitocondrial activa la reacción de la piruvato deshidrogenasa y el ciclo del citrato. En este proceso, los 10 electrones generados a partir de la oxidación del piruvato

se transfieren a coenzimas reducidas, como cuatro moléculas de $\text{NADH}+\text{H}^+$ y una de FADH_2 . Estas coenzimas reducidas ceden sus electrones a la cadena respiratoria, ubicada en la membrana mitocondrial interna, donde finalmente se transfieren al oxígeno, formando agua y liberando energía exergónica. Esta energía se aprovecha para establecer un gradiente de protones a través de la membrana, impulsando así la fosforilación oxidativa y la producción de ATP.

En la cadena respiratoria mitocondrial, se identifican complejos específicos como el complejo NADH-deshidrogenasa y el complejo citocromo a/a_3 , que facilitan la transferencia de electrones a lo largo de la cadena. Los complejos transmembrana, tales como el complejo uno, complejo citocromo b/c_1 y complejo citocromo a/a_3 , están compuestos por polipéptidos con sistemas redox, que incluyen flavinas, centros ferro-sulfurados y citocromos. La translocación de protones se vincula al transporte electrónico y tiene lugar a través de estos complejos en la membrana interna de las mitocondrias.

La generación de ATP en las mitocondrias se realiza mediante una ATP sintasa en la membrana mitocondrial interna, similar a la ATP sintasa CF_1/CF_0 presente en los cloroplastos. La fuerza impulsora para la síntesis de ATP es la fuerza protón motriz generada por la translocación de protones. A diferencia de los cloroplastos, donde se produce una compensación de cargas durante el transporte de protones, en las mitocondrias, la ausencia de esta compensación resulta en la rápida formación de un potencial eléctrico en la membrana mitocondrial interna. Por lo tanto, la síntesis de ATP en las mitocondrias está principalmente impulsada por el potencial eléctrico de la fuerza protón motriz.

A diferencia de los cloroplastos, que utilizan el ATP generado en la fase lumínica de la fotosíntesis, la generación de ATP en las mitocondrias tiene lugar en la matriz mitocondrial, y el ATP resultante se utiliza principalmente dentro de dichas estructuras para cubrir las demandas energéticas celulares. No se observa un transporte considerable de ATP desde las mitocondrias hacia el citoplasma.

Asimismo, las mitocondrias cuentan con membranas impermeables que restringen la difusión libre de moléculas, a diferencia de las membranas externas de los plastidios, que poseen porinas. La liberación de ATP desde las

mitocondrias al citoplasma generalmente implica mecanismos específicos y regulados, como canales de aniones y transportadores especializados.

La información proporcionada parece ser precisa en términos generales. Durante la glicólisis vegetal, la NAD deshidrogenasa externa, ubicada en el exterior de la membrana mitocondrial interna, oxida el NADH, transfiriendo electrones directamente a la ubiquinona sin la intervención del complejo I. Este proceso es relevante cuando la concentración citoplasmática de NADH es alta, ya que proporciona NAD⁺ en lugar de contribuir significativamente a la síntesis de ATP. Además, la oxidasa alternativa, localizada en el lado de la matriz de la membrana mitocondrial interna, oxida el NADH+H⁺, transfiriendo electrones a la ubiquinona y generando calor en lugar de ATP.

La oxidasa alternativa se activa en presencia de una alta concentración de piruvato en la matriz y no se inhibe por compuestos como N³⁻, CN⁻, CO, pero tiene otros inhibidores, como el ácido salicilhidroxámico. Este proceso de respiración, sensible a la inhibición, convierte la energía de NADH+H⁺ en calor sin producir síntesis de ATP. En algunas plantas, como aráceas, la termogénesis generada por la oxidasa alternativa facilita la volatilización de esencias florales. En especies como *Symplocarpus foetidus*, protege las inflorescencias del frío y acelera la degradación de ácidos orgánicos y carbohidratos durante el climaterio respiratorio de la maduración de los frutos.

5.5. Respiración lipídica

La respiración lipídica en las plantas es un proceso esencial que contribuye significativamente a la generación de energía. Este tipo de respiración implica la oxidación de lípidos, como grasas y aceites, para producir ATP y suministrar energía a diversas funciones celulares. Aunque la glucosa es la principal fuente de energía en la respiración celular, la oxidación de lípidos también desempeña un papel crucial, especialmente en situaciones específicas y durante ciertas etapas del desarrollo de las plantas.

La beta-oxidación es un proceso que ocurre durante la respiración lipídica en el que los triacilgliceroles, que son los lípidos almacenados, se descomponen en

ácidos grasos y glicerol. Este proceso ocurre en las mitocondrias de las células vegetales, donde los ácidos grasos se descomponen en fragmentos más pequeños que luego ingresan al ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones, produciendo NADH y FADH₂. Estos coenzimas reducidos sirven como portadores de electrones para la fosforilación oxidativa, que conduce a la síntesis de ATP.

La respiración lipídica en las plantas es particularmente relevante durante condiciones de estrés o en fases específicas del desarrollo, como la germinación de semillas o la respuesta a condiciones ambientales adversas. Durante la germinación, las reservas de lípidos en las semillas se movilizan para proporcionar la energía necesaria para el crecimiento inicial de la plántula antes de que pueda llevar a cabo la fotosíntesis de manera autónoma.

La respiración lipídica en las plantas no solo contribuye a la producción de energía, sino que también juega un papel importante en la regulación del metabolismo y la respuesta a las señales ambientales. La capacidad de utilizar lípidos como fuente de energía permite a las plantas adaptarse a condiciones cambiantes y sobrevivir en diferentes entornos.

5.6. Fotorrespiración

La fotorrespiración, conocida también como respiración lumínica, es un proceso en el cual se consume oxígeno y se libera oxígeno molecular (O₂). Este fenómeno ocurre cuando la enzima RuBISCO cataliza la fijación de una molécula de oxígeno (O₂) en lugar de dióxido de carbono (CO₂). Durante esta reacción oxigenasa, la ribulosa 1,5-bifosfato actúa como aceptor, resultando en la producción de una molécula de 3-fosfoglicerato y un compuesto de 2 carbonos, el 2-fosfoglicolato.

En condiciones de iluminación intensa, aproximadamente entre el 20% y el 30% de las reacciones de la RuBISCO pueden oxigenarse. Este porcentaje puede aumentar hasta un 30% en temperaturas elevadas, ya que la afinidad de la RuBISCO por el CO₂ disminuye con el aumento de la temperatura, y al mismo tiempo, la solubilidad del oxígeno en la planta también disminuye.

Aunque la fotorrespiración implica un gasto significativo para la planta al recuperar carbono del ciclo de Calvin en forma de 2-fosfoglicerato, es un fenómeno importante activado como respuesta adaptativa a condiciones ambientales específicas. Aunque no es altamente eficiente desde el punto de vista energético, desempeña un papel crucial en la homeostasis y la adaptación de las plantas.

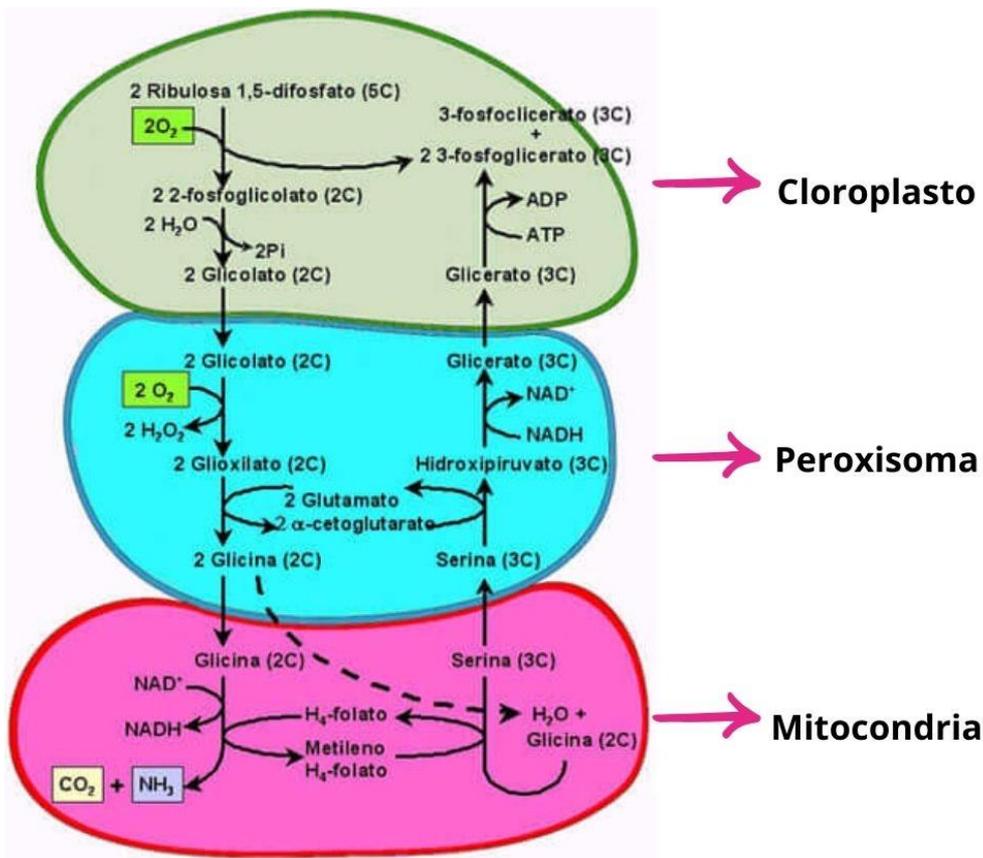
La fotorrespiración en las plantas surge debido a la limitada capacidad de la enzima RuBISCO para discriminar eficientemente entre oxígeno y dióxido de carbono como sustratos. Aunque esta limitación era insignificante en un entorno anóxico, con la aparición de la fotosíntesis oxigénica y el aumento gradual del oxígeno en la atmósfera, se activó la reacción oxigenasa de RuBISCO. A lo largo del tiempo, el centro catalítico de esta enzima no ha experimentado optimizaciones; en cambio, ha evolucionado un mecanismo bioquímico con tres compartimentos celulares para reparar los daños y pérdidas de carbono derivados de esta reacción oxigenasa.

La fotorrespiración puede desempeñar un papel crucial como mecanismo de protección contra daños oxidativos en los fotosistemas. Este papel protector podría ser especialmente relevante en condiciones de déficit hídrico, cuando los estomas se cierran y hay una limitada disponibilidad de CO_2 , junto con una alta irradiación de luz que resulta en la formación de ATP y NADPH. En este escenario, la fotorrespiración podría suprimir el oxígeno, el ATP y el NADPH, liberando simultáneamente CO_2 interno para mantener el ciclo de Calvin.

Las reacciones de fotorrespiración ocurren en tres compartimentos celulares: el cloroplasto, el peroxisoma y la mitocondria. Los peroxisomas y glioxisomas son orgánulos especializados presentes en las células del mesófilo. Aunque los cloroplastos y las mitocondrias a menudo están ubicados cerca uno del otro en las células, indicando un intenso intercambio metabólico, la fotorrespiración refleja la complejidad y la adaptabilidad de este proceso en las plantas.

Figura 9

Reacciones de la fotorespiración



Nota: Extraído de GeaSeeds (2018)

En el proceso de equilibrio, se generan dos moléculas de fosfoglicerato a partir de una molécula de 3-fosfoglicerato, y esta última se utiliza para completar el ciclo de Calvin. Este procedimiento permite recuperar el 75% de los carbonos extraídos del ciclo en forma de 2-fosfoglicerato, mientras que el 25% restante del carbono se libera como CO₂ durante la formación de L-serina en las mitocondrias, a partir de dos moléculas de glicina. De manera simultánea, el ion NH₄⁺, también producido en la reacción de glicina descarboxilasa, se incorpora eficientemente en los cloroplastos, donde se transforma en glutamato.

La glicina descarboxilasa, un complejo enzimático multifuncional similar al piruvato deshidrogenasa mitocondrial, constituye hasta el 30-50% de la proteína total de la matriz mitocondrial en las partes verdes de las plantas. En los tejidos no verdes, la enzima está ausente o presente en cantidades mínimas, lo que explica el elevado costo que la planta asume al llevar a cabo la fotorrespiración.

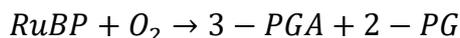
Además, se encuentra en cantidades significativas en los peroxisomas, siendo la enzima principal de estos orgánulos.

Las inclusiones cristalinas, a veces observadas por microscopía electrónica en los peroxisomas, están compuestas por catalasas. Esta enzima facilita la desproporción del peróxido de hidrógeno (H_2O_2) producido en la reacción de gluconato oxidasa, convirtiéndolo en H_2O y $\frac{1}{2} O_2$, lo que previene el daño celular en un entorno altamente oxidante.

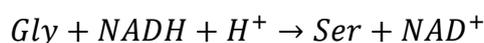
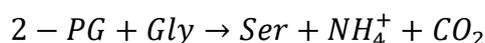
El intercambio de metabolitos entre los compartimentos involucrados en la fotorrespiración se logra mediante transportadores de la membrana interna de los cloroplastos o mitocondrias. Por otro lado, el intercambio metabólico a través de la membrana peroxisómica simple se lleva a cabo mediante las porinas, proteínas integrales de la membrana capaces de formar poros y permitir el paso no selectivo de compuestos moleculares más pequeños.

La fotorrespiración implica un consumo energético considerablemente mayor que la fijación de CO_2 . En este contexto, se establecen las siguientes ecuaciones:

1. *Fijación del oxígeno por la RuBISCO:*



2. *Recuperación del carbono (en las mitocondrias y peroxisomas)*



5.7. Resumen

La respiración vegetal, un proceso celular esencial, implica la oxidación de carbohidratos generados durante la fotosíntesis, liberando principalmente energía en forma de ATP. Aunque también se pueden oxidar lípidos y proteínas, los carbohidratos son los sustratos principales en las plantas, y la energía resultante se utiliza para diversas funciones como el crecimiento, el mantenimiento y la síntesis de ATP. Este proceso metabólico complejo involucra diversas etapas, incluyendo la glucólisis, la vía de

oxidación de pentosas fosfato, la β -oxidación de ácidos grasos y la fosforilación oxidativa para la producción de ATP.

La vía metabólica del almidón, crucial como reserva de carbono y fuente de energía, comienza con la formación de glucosa-6-fosfato durante la fotosíntesis. Este compuesto se transforma en UDP-glucosa, el precursor directo del almidón, mediante la glucólisis y la vía de las pentosas fosfato. La almidón sintasa cataliza la adición de unidades de glucosa, y cuando se necesita energía, el almidón se descompone en glucosa a través de la acción de la amilasa, metabolizándose en la mitocondria mediante la glucólisis y el ciclo de Krebs, liberando la energía almacenada en forma de ATP. Esta vía proporciona un mecanismo eficiente para gestionar y movilizar la energía en las plantas, adaptándose a las condiciones ambientales y a las demandas de crecimiento.

La interconexión esencial entre la glucólisis y la respiración en las plantas garantiza la obtención eficiente de energía. La glucólisis, que tiene lugar en el citosol, descompone la glucosa para formar piruvato, generando ATP y NADH en el proceso. El piruvato, punto de conexión crucial, penetra en las mitocondrias en presencia de oxígeno, donde experimenta oxidación en el ciclo de Krebs. La cadena de transporte de electrones mitocondrial, durante la respiración aeróbica, emplea la energía liberada para producir ATP mediante la fosforilación oxidativa. La glucólisis, central para la conversión de glucosa en piruvato, es anaeróbica y puede sintetizar ATP incluso en ausencia de oxígeno.

La disponibilidad de glucosa proviene de fuentes como sacarosa o almidón, y su fosforilación inicia la glucólisis. Las secuencias aeróbicas y anaeróbicas del catabolismo de la glucosa se activan según la presencia de oxígeno. En condiciones anaeróbicas, se forma lactato temporalmente, revirtiéndose cuando hay oxígeno disponible. La regulación de la glucólisis implica enzimas clave, mientras que la cadena respiratoria optimiza la producción de ATP.

En ambientes aeróbicos, el ácido pirúvico se convierte en el sustrato principal del ciclo de Krebs en la mitocondria, generando eficientemente ATP. Sin embargo, en condiciones anaeróbicas, el ácido pirúvico se convierte mayormente en ácido láctico o etanol, disminuyendo la eficiencia en la síntesis de ATP pero manteniendo activa la vía glucolítica. El transporte eficiente de piruvato y malato a la mitocondria es crucial, regulando el metabolismo respiratorio mediante proteínas transportadoras específicas.

La vía de las pentosas fosfato, vinculada con la glucólisis, contribuye a la síntesis de diversos compuestos, mientras que el ácido málico se incorpora al ciclo de Krebs, generando NADH y precursores para aminoácidos. En presencia de oxígeno, el piruvato

se oxida hasta CO_2 , permitiendo la reoxidación del NADH. En ausencia de oxígeno, la reoxidación del NADH se lleva a cabo mediante fermentación láctica o alcohólica, asegurando la continuidad de la glucólisis y la disponibilidad de ATP.

La fermentación láctica, observada en plantas como papas, implica la reducción directa del piruvato a ácido láctico. Aunque menos eficiente, presenta similitudes con la fermentación alcohólica, donde el piruvato se reduce a etanol y CO_2 . La producción de etanol también se registra en plantas superiores, como semillas de arroz y guisantes, especialmente en condiciones de inundación. La fermentación, que incluye otras formas según los productos finales, no se limita a la láctica y alcohólica, y la denominada "fermentación acética" no se considera como fermentación real, ya que implica la presencia de oxígeno.

En condiciones aeróbicas de producción de energía celular, el ácido pirúvico se vuelve utilizable en el Perú y regenera el NAD^+ a partir del $\text{NADH}+\text{H}^+$, generando ATP en las mitocondrias. Estos procesos comprenden la importación de piruvato desde el citoplasma mediante un transbordador antiporte en la membrana mitocondrial interna. En este contexto, la descomposición excitativa del piruvato se divide en tres etapas: síntesis de acetil coenzima a partir del piruvato, transformación de acetil coenzima en el ciclo del citrato y transporte electrónico en la cadena respiratoria, aprovechando la energía redox para producir ATP.

La cadena respiratoria mitocondrial inicia la reacción del piruvato deshidrogenasa y el ciclo del citrato, transfiriendo 10 electrones a coenzimas reducidas. Estos electrones son donados a la cadena respiratoria, ubicada en la membrana mitocondrial interna, y finalmente transferidos al oxígeno para formar agua, liberando energía que establece un gradiente de protones. Este gradiente impulsa la fosforilación oxidativa y la síntesis de ATP.

En contraposición a los cloroplastos que emplean su ATP internamente, las mitocondrias exportan una parte significativa del ATP al citoplasma mediante un translocador específico de ADP/ATP en la membrana mitocondrial interna. En el proceso de glicólisis vegetal, la NAD deshidrogenasa externa oxida el NADH, transfiriendo electrones a la ubiquinona sin la intervención del complejo I. La oxidasa alternativa, en el lado de la matriz mitocondrial, oxida el $\text{NADH}+\text{H}^+$, generando calor en lugar de ATP. Este fenómeno, susceptible a inhibidores como el ácido salicilhidroxámico, se observa en plantas como aráceas y *Symplocarpus foetidus*, contribuyendo a la termogénesis y el climaterio respiratorio en frutos.

La respiración lipídica en las plantas constituye un proceso esencial que complementa la respiración glucídica, suministrando una fuente adicional de energía cuando es necesario, especialmente en condiciones específicas de desarrollo y en respuesta a desafíos ambientales.

La fotorrespiración es un proceso en el cual la enzima RuBISCO, al catalizar la fijación de oxígeno en lugar de dióxido de carbono, desencadena una serie de reacciones secundarias. Aunque inicialmente poco significativa en la atmósfera anóxica, con la fotosíntesis oxigénica y el aumento del oxígeno atmosférico, se activó la reacción oxigenasa de RuBISCO. A pesar del tiempo transcurrido, el centro catalítico de RuBISCO no ha evolucionado de manera óptima, dando lugar al desarrollo de un mecanismo bioquímico con tres compartimentos celulares para reparar los daños y las pérdidas de carbono derivados de la fotorrespiración.

Este proceso puede fungir como un mecanismo de resguardo en situaciones de escasez hídrica al inhibir el oxígeno y liberar CO₂ interno para preservar el ciclo de Calvin. Las etapas de la fotorrespiración se desarrollan en tres compartimentos celulares: el cloroplasto, el peroxisoma y la mitocondria, poniendo de manifiesto la intrincada naturaleza y la capacidad de adaptación de este fenómeno en las plantas.

El desembolso energético asociado a la fotorrespiración es significativamente mayor que el requerido para la fijación de CO₂ en el ciclo de Calvin, y las ecuaciones ilustran cómo se emplean ATP y NADPH para mantener el equilibrio del carbono. Asimismo, se resaltan las reacciones relacionadas con la captación de oxígeno por parte de RuBISCO y la recuperación del carbono en las mitocondrias y peroxisomas.

CAPITULO

06

**METABOLISMO
SECUNDARIO**



Metabolismo secundario

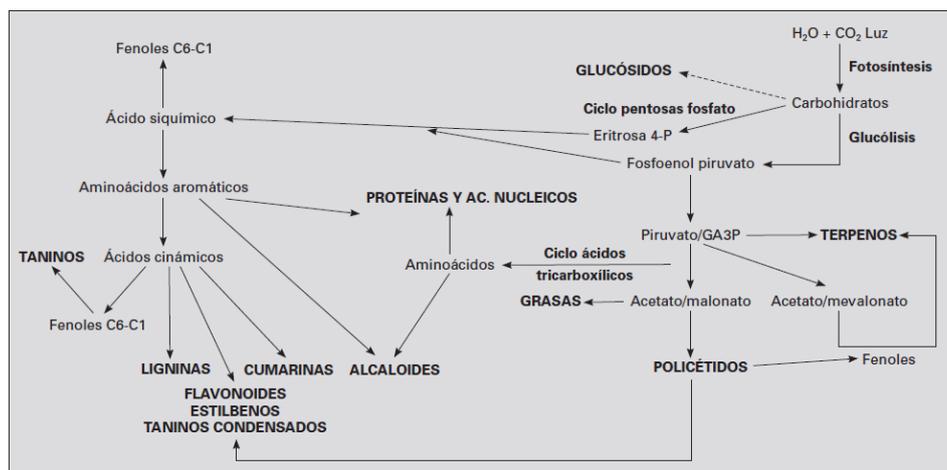
El aspecto más triste de la vida es que la ciencia reúne el conocimiento más rápidamente que la sociedad la sabiduría.

Isaac Asimov

Las células vegetales dentro del metabolismo primario tienen procesos metabólicos para formar compuestos como polisacáridos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos esenciales para la vida celular y, en general, para la de la planta, pero también presentan un metabolismo secundario donde se forman compuestos peculiares de ciertos grupos taxonómicos, estos productos se denominan metabolitos secundarios. Sin embargo, como los metabolitos secundarios derivan biosintéticamente de ciertos compuestos primarios ambas clases de metabolismo están interconectadas en una extensión que hace difícil establecer una clara división entre ellas.

Figura 10

Relaciones entre el metabolismo primario y secundario de las plantas, origen biosintético de los principales grupos de compuestos secundarios



Nota: Extraído de Azcon y Talón (2013)

Las reacciones metabólicas especializadas que no forman parte del metabolismo básico general, derivándose de este último, se agrupan bajo el término "metabolismo secundario". Los compuestos resultantes de estas reacciones son denominados metabolitos secundarios o sustancias vegetales secundarias. Conocemos más de 200,000 estructuras químicas distintas de estos

compuestos, que se encuentran típicamente en grupos específicos de plantas, teniendo así un significado quimiotaxonómico considerable.

Cada especie se caracteriza por la presencia de un espectro único de metabolitos secundarios, algunos de los cuales son constitutivos, mientras que la síntesis de otros solo se induce en respuesta a condiciones ambientales específicas, ya sean bióticas o abióticas. Estos compuestos desempeñan diversas funciones ecoquímicas, sirviendo como atractivos o repelentes, inhibidores del consumo, agentes microbicidas y sustancias inhibitorias frente a competidores vegetales. La abundancia de metabolitos secundarios crea, por así decirlo, un escudo químico protector que permite a las plantas defenderse activamente contra una variedad de herbívoros y patógenos microbianos.

Considerando la abundancia de potenciales amenazas, la estabilidad de la vegetación en la naturaleza, en su mayoría sin daño apreciable, destaca la eficacia de las medidas de protección. Junto a las sustancias vegetales secundarias, las barreras mecánicas también desempeñan un papel importante en este sistema de defensa vegetal.

Cada especie exhibe un conjunto único de metabolitos secundarios, algunos de los cuales son inherentes, mientras que la síntesis de otros solo ocurre en condiciones específicas, ya sean bióticas o abióticas. Estos compuestos desempeñan diversas funciones en el ecosistema, como atraer o repeler, inhibir el consumo, actuar como agentes microbicidas y frenar a competidores vegetales. La presencia abundante de metabolitos secundarios crea una barrera química que permite a las plantas defenderse activamente contra diversos patógenos y herbívoros microbianos. La estabilidad de la vegetación natural, en su mayoría sin sufrir daño significativo, resalta la eficacia de las estrategias de protección debido a la multiplicidad de amenazas potenciales. Tanto las barreras mecánicas como las sustancias vegetales secundarias desempeñan un papel crucial en este sistema de defensa vegetal.

Los metabolitos secundarios hallados en las plantas, que superan las 27,000 toxinas identificadas, desempeñan un papel esencial en las interacciones con organismos, incluidos los humanos. Desde las etapas tempranas de la evolución humana, se han reconocido y aprovechado diversos efectos de estas sustancias

vegetales secundarias. En muchos casos, la farmacología precede a la agricultura en la historia humana. Hasta hoy, muchos de estos metabolitos secundarios se han convertido en componentes fundamentales de la medicina oficial o han servido como precursores invaluable e insustituibles. Ejemplos notables incluyen glucósidos utilizados para tratar la insuficiencia cardiaca, la vinblastina y el taxol empleados en la lucha contra ciertos tipos de cáncer, así como compuestos como la codeína y la morfina, que se destacan como potentes analgésicos en la medicina actual. Estos ejemplos subrayan la continua importancia de los metabolitos secundarios en la investigación y desarrollo de nuevos tratamientos médicos.

Tabla 1

Ejemplos de metabolitos secundarios presentes en las plantas

Metabolito Secundario	Nivel de Toxicidad	Ejemplos Comunes	Usos en Agricultura	Usos en Otras Áreas
Alcaloides	Variable (puede ser alto)	Nicotina (tabaco), cafeína (café), morfina (papaverina).	Control de plagas y enfermedades.	Medicina (analgésicos, alcaloides psicoactivos), fabricación de colorantes.
Terpenoides	Variable	Mentol (menta), limoneno (cítricos), carotenoides (pigmentos de plantas).	Repelentes de insectos, defensa contra herbívoros.	Perfumería, industria farmacéutica (antimicrobianos, antiinflamatorios), fabricación de resinas.
Fenoles	Variable	Ácido salicílico (aspirina), resveratrol (uvas), taninos (en varias plantas).	Acción antimicrobiana, antioxidante.	Industria de alimentos (conservantes), productos de cuidado personal.
Glucosinolatos	Moderado a Alto	Sinigrina (col rizada, mostaza), glucorafanina (brócoli).	Defensa contra herbívoros, acción antifúngica.	Estudios en medicina, nutrición y potencial uso en control biológico.
Flavonoides	Bajo a Moderado	Quercetina (manzanas), kaempferol (espinacas), antocianinas (frutas rojas).	Pigmentos, atracción de polinizadores.	Antioxidantes, potencial uso en medicina preventiva.
Cianógenos	Moderado a Alto	Amygdalina (almendras amargas), linamarina (mandioca).	Defensa contra herbívoros.	Potencial uso en la industria farmacéutica (tratamiento del cáncer), control de plagas.

Nota: Autores (2024)

6.1. Alcaloides

Los alcaloides son, de hecho, un grupo diverso de sustancias químicas presentes en plantas, hongos y algunos animales. Se han identificado y caracterizado más de 10,000 alcaloides hasta el momento. Estas sustancias exhiben una estructura química variada y, en algunos casos, compleja.

Los alcaloides desempeñan diversas funciones en las plantas, como la defensa contra herbívoros y patógenos, así como la interacción con el entorno circundante. Además, muchos alcaloides tienen propiedades farmacológicas y se han utilizado en la medicina tradicional y moderna para diversos fines.

Los alcaloides son compuestos que contienen nitrógeno y están vinculados de manera heterocíclica, lo que implica que reaccionan catalíticamente. Estos compuestos, en su proceso de biosíntesis, pueden derivarse de aminoácidos y a menudo generan efectos específicos en el sistema nervioso de los vertebrados. Es importante distinguir entre alcaloides puros y pseudoalcaloides, siendo estos últimos aquellos en los que el nitrógeno no proviene de un aminoácido. La colina y el veneno de la curare son ejemplos de pseudoalcaloides, ya que el nitrógeno en ellos no se origina a partir del amoníaco.

Por otro lado, se utiliza el término "protoalcaloides" para referirse a aquellos alcaloides que se originan a partir de aminoácidos en los cuales el nitrógeno no se presenta en forma heterocíclica. Un ejemplo destacado de protoalcaloide es la mescalina, presente en la *Lophophora williamsii*. Este término resalta que, a diferencia de otros alcaloides, el nitrógeno en estos compuestos no está dispuesto de manera heterocíclica.

En su mayoría, los alcaloides actúan como principios amargos o toxinas que desempeñan un papel fundamental en la protección de las plantas contra la ingestión. Algunos de estos compuestos se sintetizan de manera más intensa en respuesta a infecciones patógenas, contribuyendo así a la producción de fitoalexinas, que son microbicidas. Un ejemplo representativo de alcaloide es la berberina, una benzofenantridina presente en la amapola Californiana.

La función protectora de los alcaloides no se limita únicamente a la protección contra la ingestión por parte de vertebrados, sino que también se extiende a

animales invertebrados. Un caso destacado es la nicotina, presente en el tabaco, que actúa como un insecticida altamente eficaz. Este ejemplo ilustra cómo los alcaloides pueden desempeñar un papel dual en la defensa de las plantas, protegiéndolas contra diferentes formas de herbivorismo.

Las betalainas son pigmentos nitrogenados que desempeñan el papel de alcaloides colorantes en las plantas. Este grupo de compuestos se divide en dos subgrupos principales: las betaxantinas y las betacianinas. Las betaxantinas, que presentan tonalidades amarillas a naranjas, tienen una estructura básica compuesta por un núcleo cíclico conjugado con un grupo amino. Por otro lado, las betacianinas, que exhiben colores que van desde el rojo hasta el violeta, comparten una estructura química similar con las betaxantinas, pero incorporan una cadena lateral con grupos nitrogenados.

Desde el punto de vista bioquímico, la biosíntesis de las betalainas se origina a partir de la tirosina, un aminoácido esencial. La primera etapa de este proceso involucra la conversión de la tirosina a L-dihidroxifenilalanina (L-DOPA) mediante la acción de la enzima tirosinasa. Posteriormente, la L-DOPA se transforma en dopaquinona. A partir de este punto, se bifurca en dos ramas: una que conduce a la formación de ciclobetalarina, precursora de las betaxantinas, y otra que lleva a la betalarina, precursora de las betacianinas. Estas sustancias finales confieren los característicos colores a las plantas que las producen.

Las plantas que contienen betalainas son principalmente aquellas pertenecientes a la familia *Caryophyllales*, como las remolachas, cactus y amapolas. Estos pigmentos desempeñan un papel crucial en la coloración de estas plantas, proporcionando colores vibrantes y llamativos. Su función no se limita solo al aspecto estético, ya que también actúan como antioxidantes, contribuyendo a proteger las células vegetales contra el estrés oxidativo.

El efecto de muchos alcaloides en el sistema nervioso central los convierte en drogas con una considerable capacidad de provocar adicción. Ejemplos notables incluyen la morfina de la adormidera *Papaver somniferum*, la mezcalina del cactus peyote, la cocaína de la coca y el alcaloide ácido lisérgico del cornezuelo del centeno. Algunos alcaloides también desempeñan un papel en antiguos rituales y cultos, como el alcaloide trópico escopolamina presente en ciertas

solanáceas, que era el principal componente de los ungüentos utilizados en la Edad Media por brujas y se cree responsable de las visiones asociadas con altas dosis.

A pesar de su potencial negativo, muchos alcaloides son una bendición en el campo médico y son irremplazables. Los alcaloides indólicos, como los dímeros vinblastina y vincristina derivados de la vinca de Madagascar, son fundamentales en el tratamiento de la leucemia. La quinina, extraída del árbol de la quina, se utiliza para la profilaxis de la malaria, y la codeína, derivada de la adormidera, es una sustancia eficaz contra la tos.

En términos generales, la biosíntesis de los alcaloides es un proceso complicado que involucra diversas etapas y rutas metabólicas.

6.2. Tetrapirroles

Los tetrapirroles son una clase de compuestos que contienen cuatro anillos pirrólicos conjugados y están relacionados con los pigmentos biológicos, especialmente con los pigmentos hemo y clorofila. Estos juegan un papel crucial en varias funciones biológicas y tienen una estructura tetrapirrólica común.

La estructura básica de los tetrapirroles consta de cuatro anillos pirrólicos unidos de manera conjugada. Esta estructura proporciona propiedades únicas que les permiten participar en procesos de transferencia de electrones y transporte de oxígeno. Los dos tipos principales de tetrapirroles importantes son los porfirinas y las clorinas.

En términos de función bioquímica, los tetrapirroles están asociados principalmente con la captación y transporte de gases y la transferencia de electrones en procesos biológicos. Los grupos hemo, por ejemplo, son componentes esenciales de hemoglobina y mioglobina, responsables del transporte de oxígeno en vertebrados. Por otro lado, las clorinas son fundamentales en la estructura de la clorofila, donde desempeñan un papel crucial en la fotosíntesis, permitiendo la captación y conversión de la energía lumínica en energía química.

La biosíntesis de tetrapirroles implica la formación de la estructura tetrapirrólica a través de una serie de reacciones enzimáticas. En la ruta del hemo, por ejemplo, el precursor inicial es el aminoácido glicina, que se combina con succinil-CoA para formar ácido delta-aminolevulínico (ALA). Luego, varias enzimas participan en la conversión de ALA en protoporfirinógeno IX, que es la estructura tetrapirrólica básica. Posteriormente, se convierte en hemo a través de reacciones adicionales, por ejemplo:

- Hemo: Presente en hemoglobina y mioglobina, es esencial para el transporte de oxígeno en vertebrados.
- Clorofila: Fundamental en el proceso de fotosíntesis, donde captura la luz solar y facilita la conversión de dióxido de carbono y agua en glucosa.
- Bilirrubina: Un producto de la degradación de la hemoglobina, su acumulación puede estar relacionada con trastornos hepáticos.
- Ficobilinas: Pigmentos encontrados en algas rojas, que juegan un papel en la captación de luz para la fotosíntesis.

6.3. Fenoles

Los compuestos fenólicos se caracterizan por tener al menos un anillo aromático con uno o más grupos hidroxilo, los cuales pueden ser sustituidos por grupos como -OCH o el grupo metoxi. Estos elementos son una presencia distintiva en todos los tejidos de las plantas. Los fenoles, que presentan una estructura aromática con uno o varios grupos hidroxilo, ya sea en forma libre o sustituida, abarcan el fenol básico, siendo la mayoría de ellos polifenoles. Dentro de esta categoría, con más de 8000 compuestos conocidos, destacan las quinonas fenólicas, cumarinas, lignanos, estilbenos y flavonoides, siendo estos últimos el grupo más amplio, con representantes notables como la quercetina.

Además de las estructuras monoméricas y dimeras, se encuentran polímeros fenólicos importantes como las ligninas y los taninos. Un ejemplo de unidad fenólica en compuestos nitrogenados es la tirosina, un aminoácido con característica aromática. En las plantas, los fenoles son propensos a la oxidación, facilitada por la presencia de fenolasas en sus tejidos. Estas enzimas

catalizan la oxidación de monofenoles a difenoles, difenoles a quinonas y, finalmente, la formación de flobafenos, polímeros de naturaleza amorfa que a menudo presentan una coloración rojiza. Por otro lado, los flavonoides, al ser polifenoles, actúan como antioxidantes, desactivando los centros activos de diversas enzimas, como las mencionadas fenolasas.

Desde una perspectiva económica, los polifenoles son relevantes debido a su contribución al sabor, aroma y color de alimentos y bebidas. Por ejemplo, el sabor y aroma del té están asociados al contenido de polifenoles en las hojas. La amargura de la cerveza se debe a la presencia de un derivado del floriglucinol, la humulona, mientras que el color rojo del vino se atribuye a las antocianinas. Las interacciones moleculares entre los fenoles vegetales, como los taninos, y las uniones peptídicas de las proteínas son destacadas en la reacción de "curtido".

En la naturaleza, los compuestos fenólicos juegan roles cruciales en la protección de las plantas contra depredadores, actuando como fitoalexinas y sustancias alelopáticas. Además, participan como señales químicas en procesos como la floración, polinización, simbiosis vegetal (por ejemplo, en la fijación del nitrógeno) y parasitismo vegetal (por ejemplo, por *Agrobacterium*). El contenido y la naturaleza de los fenoles en las plantas también pueden modular su crecimiento mediante la modificación de los niveles endógenos del ácido 3-indolacético (AIA). Los derivados fenólicos monohidroxilados actúan como cofactores de la enzima AIA-oxidasa, involucrada en la degradación de esta hormona, mientras que los derivados o-difenólicos, fácilmente oxidables, protegen el AIA de su degradación.

En cuanto a las vías metabólicas, diversas conducen a la formación de fenoles, como la vía del shikimato y sus derivadas, la vía del acetato malonato, y la síntesis de terpenos. Ejemplos de fenoles derivados de la ruta del shikimato incluyen transportadores de electrones en la fotosíntesis, como la plastoquinona y la filoquinona, junto con el ubiquinol en el sistema redox de la cascada respiratoria. La juglona, una quinona presente en hojas y frutos del nogal, exhibe propiedades antimicrobianas y alelopáticas.

Dentro del metabolismo fenólico, la familia del ácido cinámico y sus múltiples derivados, formados a partir de la fenilalanina en los plastidios, desempeñan un papel crucial. La variación de la estructura básica por sustitución contribuye a la diversidad de metabolitos secundarios en las plantas. Entre los derivados del ácido cinámico se encuentran las cumarinas, que, al ser sustancias amargas, exhiben un efecto inhibitorio del consumo.

6.4. Terpenoides

Los terpenoides, conocidos como isoprenoides, constituyen una amplia categoría de compuestos que se originan a partir de unidades fundamentales llamadas isoprenos, específicamente el isopentenil-pirofosfato. Estos compuestos, también denominados "terpenos", se caracterizan por su capacidad para descomponerse formalmente en unidades isopreno. La biosíntesis de los terpenoides implica la formación de unidades C₅, las cuales son sintetizadas tanto en el citoplasma como en los plastidios de las células vegetales.

La síntesis de la unidad C₅ tiene su origen en la biosíntesis citoplasmática, iniciándose a partir del acetyl coenzima A y utilizando el ácido mevalónico como intermediario. De manera simultánea, la biosíntesis plasto-vial, que ocurre en los plastidios, se inicia con el piruvato y el D-3 fosfogliceraldehído, utilizando 1-desoxi-D-xilosa-5-fosfato como intermediario. La clasificación de los terpenoides se lleva a cabo según el número de unidades de isopreno (C₅) que los conforman.

Los terpenoides constituyen grupos altamente representativos, desempeñando diversas funciones, entre ellas numerosas funciones ecoquímicas. Estos compuestos cumplen un papel crucial en la biología vegetal y están involucrados en una variedad de procesos biológicos. La versatilidad de los terpenoides los posiciona como actores fundamentales en la interacción planta-ambiente, participando en la defensa contra patógenos, la atracción de polinizadores y la regulación de respuestas a factores ambientales. Su meticulosa biosíntesis y su diversidad funcional los destacan como moléculas clave en la biología molecular y la ecología de las plantas.

Los terpenoides son una amplia y diversa clase de compuestos orgánicos que se derivan del isopentenil-pirofosfato, una unidad básica compuesta por cinco átomos de carbono. Dentro de esta categoría, se encuentran subgrupos importantes como los hemiterpenos, monoterpenos, sesquiterpenos, triterpenos, saponinas, tetraprenos y poliprenos, cada uno con características y funciones particulares.

Los hemiterpenos son los terpenoides más simples, constituidos por una sola unidad de isopreno. Aunque son menos comunes, algunos ejemplos incluyen formaldehído y isopreno mismo.

Los monoterpenos, por otro lado, consisten en dos unidades de isopreno (C10). Estos compuestos son abundantes en el reino vegetal y se encuentran en aceites esenciales de plantas. Ejemplos notables son el limoneno y el mentol, que contribuyen a los aromas característicos de cítricos y menta, respectivamente.

Los sesquiterpenos, con tres unidades de isopreno (C15), también son prominentes en aceites esenciales de plantas. Su estructura más grande les confiere propiedades únicas. Un ejemplo conocido es el humuleno, presente en el lúpulo y el cannabis.

Los triterpenos son aún más extensos, compuestos por seis unidades de isopreno (C30). Estos terpenoides son comunes en plantas y tienen funciones diversas, desde la protección contra patógenos hasta la regulación del crecimiento. Un representante notable es el ácido oleanólico, encontrado en diversas plantas.

Las saponinas son glucósidos de triterpenos que poseen propiedades detergentes y se encuentran en muchas plantas. Tienen aplicaciones tanto en la medicina tradicional como en la industria.

Los tetraprenos están compuestos por cuatro unidades de isopreno y son esenciales en procesos biológicos como la síntesis de la vitamina E y la ubiquinona.

Finalmente, los poliprenos son cadenas largas de unidades de isopreno y tienen funciones cruciales en la biosíntesis de moléculas importantes como la dolicoquina y la ubiquinona.

Estos diversos grupos de terpenoides destacan por su papel en la biología vegetal, participando en funciones que van desde la defensa contra patógenos hasta la atracción de polinizadores y la adaptación a condiciones ambientales específicas. Su versatilidad y presencia generalizada subrayan la importancia de los terpenoides en la biología y ecología de las plantas.

6.5. Flavonoides

Los flavonoides forman un conjunto de compuestos secundarios con amplia representación en diversas funciones, especialmente en angiospermas, y hasta el momento no se han identificado en algas y hongos. La clasificación de los flavonoides se establece según la estructura del anillo de flavano, compartida por todos ellos. La síntesis comienza con la activación del ácido p-cumárico, que se une a la p-cumaroil-coenzima A. Luego, la enzima chalcona sintasa añade progresivamente tres unidades de malonil-coenzima A, realizando descarboxilaciones y disociando los coenzimas A, lo que resulta en una sustancia intermedia policetídica. Esta sustancia, mediante la disociación de la cuarta molécula de coenzima A, se cicla para formar la chalcona. A través de las fases de creación de flavonas, dihidroflavonoles y flavan-3,4-diol, se llega finalmente al grupo de antocianidinas. En este grupo, los sistemas de electrones pi de los anillos aromáticos A y B están conjugados, confiriendo a las antocianidinas la capacidad de absorber luz visible, y sus soluciones exhiben tonalidades que varían desde rosa pálido hasta azul oscuro. Otros conjuntos de flavonoides absorben en la región ultravioleta.

La información proporcionada es precisa y verídica en términos generales. Describe correctamente la variabilidad estructural de los flavonoides mediante la sustitución del anillo B y la glicosilación, así como su almacenamiento en vacuolas y su función como protectores contra la radiación ultravioleta (UV). También destaca el papel de los antocianos, glucósidos de antocianidina, como pigmentos quimiosmóticos solubles en agua, presentes en diversas partes de las plantas con colores que varían según condiciones como el pH vacuolar y la combinación de cationes.

La referencia al efecto antioxidante de los flavonoides y su clasificación en el tipo catecol con dos grupos OH adyacentes en el anillo B es precisa. La información sobre la secreción de flavonoides tipo catecol por las raíces como sideróforos para la captación de hierro, y su participación en las interacciones con bacterias del género *Rhizobium* y *Agrobacterium*, también es correcta. En general, la descripción proporciona una visión precisa de la biología y funciones de los flavonoides en las plantas.

6.6. Ácidos fenolcarbónicos

La biosíntesis de ácidos fenolcarbónicos a partir del ácido cinámico se sitúa en la intersección fascinante de la química y la biología. Este proceso enzimático, que implica la oxidación beta del ácido cinámico, da origen a compuestos fundamentales como el ácido benzoico y el ácido salicílico. Estos ácidos fenólicos no solo desempeñan un papel clave en la protección de las plantas contra microorganismos, sino que también han capturado la atención de la investigación debido a su posible función como señales en la inducción de la resistencia sistemática adquirida.

Los alcoholes cinámicos, productos de la reducción del ácido cinámico, son protagonistas en la biosíntesis de lignina, un componente estructural crucial en la biología vegetal. La lignina, formada por unidades de alcoholes cinámicos, confiere resistencia y rigidez a las células vegetales, otorgándoles la capacidad de mantener su integridad estructural.

Esta intrincada red biosintética no solo ilustra la diversidad de productos químicos generados a partir de un precursor común, sino que también destaca la sofisticación de las vías metabólicas vegetales. La comprensión de estos procesos no solo amplía nuestros conocimientos en bioquímica, sino que también ofrece oportunidades para manipular selectivamente estas rutas con fines agronómicos y de ingeniería genética, abriendo nuevas perspectivas en la mejora de cultivos y la producción sostenible de biomateriales. En última instancia, la síntesis de estos compuestos químicos en las plantas nos brinda un fascinante vistazo a la complejidad y la armonía de los procesos bioquímicos que sustentan la vida vegetal.

6.7. Glucosinolatos y glucósidos cianógenos

Las sustancias secundarias vegetales desempeñan un papel crucial debido a su amplia presencia, destacando entre ellas los glucósidos cianógenos y los glucosinolatos. Estos compuestos, que actúan como mecanismos defensivos excluyentes para proteger a las plantas contra la ingestión, son no solo abundantes, sino también notoriamente diversos, con aproximadamente 60 glucósidos cianógenos y alrededor de 150 glucosinolatos identificados hasta la fecha. Se han registrado más de 250,000 especies autóctonas y alóctonas pertenecientes a diversas familias, resaltando la presencia prominente de glucósidos cianatos, especialmente en las familias del orden Capparales. Un ejemplo es el berro de Thale, que exhibe una sorprendente diversidad con más de 25 glucosinolatos distintos.

Tanto los glucosinolatos como los glucósidos cianógenos comparten un origen derivado de los aminoácidos y el primer paso de su biosíntesis, involucrando la formación del intermediario aldoxima. Un rasgo adicional común es que ambos grupos de compuestos se almacenan como glucósidos en las vacuolas, alcanzando concentraciones elevadas. Estos glucósidos sirven como precursores preformados de sustancias protectoras contra herbívoros y patógenos.

Cuando el tejido se daña, los glucósidos se descomponen mediante enzimas presentes en las células intactas. En el caso de los glucósidos cianógenos, se forma una cianhidrina con el azúcar, y esta cianhidrina se descompone en un aldehído y ácido cianhídrico (HCN) a través de la enzima hidroxinitril liasa. El ácido cianhídrico funciona como un fuerte inhibidor de la citocromo oxidasa, afectando la respiración mitocondrial. Las plantas tienen mecanismos de desintoxicación para manejar el ácido cianhídrico, que se forma continuamente en pequeñas cantidades durante la biosíntesis del etileno.

La descomposición enzimática de los glucosinolatos mediante mirosinasas genera, junto con la glucosa, una aglicona inestable que se descompone en varios productos, especialmente isotiocianato, aceite de mostaza y nitrilo, cuya síntesis también está controlada por enzimas.

Los aceites de mostaza, con un olor y sabor penetrantes similares al rábano picante, poseen propiedades inhibitorias del consumo y dañinas para las membranas, teniendo efectos tóxicos en bacterias y hongos. El isotiocianato, crucial en las interacciones planta-patógeno y defensa contra herbívoros, puede afectar negativamente a microorganismos y herbívoros, ofreciendo a la planta una estrategia de defensa química.

Tanto los glucosinolatos como los glucósidos cianógenos experimentan un proceso constante de formación y descomposición, no pudiendo considerarse exclusivamente como formas de sustancias protectoras de reserva. Además, se postula que funcionan como depósitos de nitrógeno y azufre, especialmente en raíces y semillas, pudiendo exhibir un alto contenido de estos metabolitos secundarios en ciertas circunstancias, como durante la germinación, como se evidencia en la rápida disminución del contenido de glucosinolato durante este proceso.

6.8. Coevolución química

La coevolución química se refiere a la interacción dinámica y evolutiva entre las especies en la que los compuestos químicos desempeñan un papel crucial. En el contexto de las plantas y sus interacciones con otros organismos, la coevolución química está estrechamente vinculada al metabolismo secundario de las plantas.

El metabolismo secundario de las plantas implica la producción de una amplia variedad de compuestos químicos, como alcaloides, terpenoides, fenoles, entre otros, que no son esenciales para el crecimiento o desarrollo básico de la planta, pero desempeñan funciones específicas. Estos compuestos pueden tener propiedades defensivas contra herbívoros, patógenos o competidores, o pueden estar involucrados en interacciones mutualistas con otros organismos.

En términos de coevolución química, las plantas pueden desarrollar y modificar sus metabolitos secundarios como respuesta a las presiones selectivas impuestas por herbívoros y patógenos. Por ejemplo, si una población de herbívoros desarrolla resistencia a ciertos compuestos químicos, las plantas

pueden evolucionar para producir variantes de esos compuestos o incluso nuevos compuestos con propiedades defensivas distintas.

A su vez, los herbívoros y patógenos pueden evolucionar para superar las defensas químicas de las plantas. Por ejemplo, algunas especies de herbívoros pueden desarrollar enzimas específicas que descomponen o inactivan los compuestos químicos tóxicos de las plantas. Este proceso de coevolución continua impulsa la diversificación y adaptación química tanto en las plantas como en los organismos que interactúan con ellas.

6.9. Resumen

El metabolismo secundario en las plantas comprende reacciones metabólicas especializadas que generan metabolitos secundarios o compuestos vegetales secundarios, con una cantidad superior a las 200,000 estructuras químicas conocidas. Estos compuestos son distintivos de ciertos grupos de plantas y desempeñan diversas funciones ecoquímicas, actuando como atrayentes, repelentes, inhibidores del consumo y agentes antimicrobianos. La presencia abundante de metabolitos secundarios constituye un escudo químico protector que capacita a las plantas para defenderse contra herbívoros y patógenos. Además de las defensas químicas, las barreras mecánicas también juegan un papel crucial. Dentro de estos metabolitos, se han identificado más de 27,000 toxinas, algunas de las cuales han demostrado efectos significativos en los seres humanos. Desde tiempos antiguos, la farmacología ha aprovechado estos compuestos, que han evolucionado para convertirse en componentes esenciales de la medicina, utilizándose, por ejemplo, en tratamientos para la insuficiencia cardíaca, ciertos tipos de cáncer y como analgésicos potentes. Esto destaca la continua importancia de los metabolitos secundarios en la investigación y el desarrollo médico.

Los alcaloides, un grupo diverso de más de 10,000 sustancias químicas, se encuentran en plantas, hongos y algunos animales, cumpliendo funciones como defensa contra herbívoros y patógenos. Estos compuestos, que contienen nitrógeno y presentan una estructura heterocíclica, pueden derivar de aminoácidos y afectar el sistema nervioso de vertebrados. Algunos son pseudoalcaloides, como la colina, y protoalcaloides, como la mescalina. Su función protectora no se limita a vertebrados, ya que también actúan contra animales invertebrados, como la nicotina, un insecticida eficaz presente en el tabaco. Los alcaloides también abarcan las betalainas, pigmentos nitrogenados que

aportan colores vibrantes a plantas como remolachas y cactus, además de actuar como antioxidantes. Aunque algunos alcaloides, como la morfina y la mezcalina, pueden tener efectos adictivos y fueron utilizados en rituales antiguos, muchos, como la vinblastina y la quinina, ofrecen beneficios en medicina, tratando condiciones como la leucemia y la malaria. Su biosíntesis es un proceso complejo.

Los tetrapirroles son compuestos que poseen cuatro anillos pirrólicos conjugados y desempeñan funciones biológicas fundamentales, especialmente en pigmentos como el hemo y la clorofila. Su estructura básica comprende cuatro anillos pirrólicos conjugados, otorgándoles propiedades únicas para participar en procesos de transferencia de electrones y transporte de oxígeno. Los tipos principales de tetrapirroles son las porfirinas y clorinas. Los grupos hemo son esenciales en la hemoglobina y la mioglobina para el transporte de oxígeno, mientras que las clorinas son fundamentales en la clorofila para la fotosíntesis. La biosíntesis implica la formación de la estructura tetrapirrólica, como en la ruta del hemo, comenzando con glicina y succinil-CoA para producir ácido delta-aminolevulínico (ALA) y avanzando hasta la síntesis de hemo. Los tetrapirroles desempeñan diversas funciones biológicas, como el transporte de gases y la transferencia de electrones, y se encuentran en compuestos como el hemo, la clorofila, la bilirrubina y las ficobilinas.

Los fenoles, presentes en todos los tejidos vegetales, comparten una estructura con al menos un anillo aromático sustituido por grupos OH o variantes como -OCH o metoxi. Esta categoría abarca el fenol básico y, predominantemente, los polifenoles, con más de 8000 conocidos, incluyendo quinonas fenólicas, cumarinas, lignanos, estilbenos y flavonoides, siendo estos últimos el grupo más extenso. Además de estructuras monoméricas y dímeras, se encuentran polímeros fenólicos como ligninas y taninos. Los fenoles son susceptibles a la oxidación por fenolasas presentes en las plantas, generando flobafenos con coloración rojiza. Los flavonoides, con funciones antioxidantes, inhiben enzimas como las fenolasas. Con relevancia económica, contribuyen al sabor, aroma y color de alimentos y bebidas. En la naturaleza, desempeñan roles en la protección contra depredadores, la señalización química en procesos como la floración y participan en rutas metabólicas como la vía del shikimato y la síntesis de terpenos. La familia del ácido cinámico, derivada de la fenilalanina, es crucial en el metabolismo fenólico, destacando en la diversidad de metabolitos secundarios presentes en las plantas, como las cumarinas con efecto inhibitorio del consumo.

La síntesis de ácidos fenolcarbónicos a partir del ácido cinámico representa un fascinante cruce entre la química y la biología. Este proceso enzimático, que incluye la oxidación beta del ácido cinámico, produce compuestos esenciales como el ácido benzoico y el ácido salicílico. Estos ácidos fenólicos juegan un papel crucial en la defensa de las plantas contra microorganismos y han despertado interés por su posible función como señales en la inducción de la resistencia sistémica adquirida. Los alcoholes cinámicos, productos de la reducción del ácido cinámico, son protagonistas en la biosíntesis de lignina, un componente estructural vital en la biología vegetal, confiriendo resistencia y rigidez a las células. Esta red biosintética compleja ilustra la diversidad de productos químicos derivados de un precursor común y destaca la sofisticación de las vías metabólicas vegetales. Comprender estos procesos no solo amplía nuestros conocimientos en bioquímica, sino que también abre oportunidades para manipular selectivamente estas rutas con fines agronómicos y de ingeniería genética, ofreciendo nuevas perspectivas en la mejora de cultivos y la producción sostenible de biomateriales. En última instancia, la síntesis de estos compuestos químicos en las plantas nos brinda un fascinante vistazo a la complejidad y la armonía de los procesos bioquímicos que sustentan la vida vegetal.

Los flavonoides, que se encuentran principalmente en angiospermas y están ausentes en algas y hongos, constituyen un conjunto diverso de sustancias secundarias con diversas funciones. Categorizados según la estructura del anillo B que contiene oxígeno, comparten el esqueleto flavánico. La biosíntesis se inicia con el ácido p-cumárico, al cual la enzima chalcona sintasa añade tres unidades de malonil coenzima A, dando lugar a una sustancia intermedia policétida que se cicla a chalcona. A través de etapas como flavona, dihidroflavonol y flavan-3,4-diol, se llega a las antocianidinas, que absorben la luz visible y proporcionan colores que varían desde rosa pálido hasta azul oscuro. Los flavonoides también se diversifican mediante la sustitución y glicosilación del anillo B. Los glucósidos flavonoides, almacenados en vacuolas, actúan como protectores contra la radiación ultravioleta. Los antocianos, que son glucósidos de antocianidina, funcionan como pigmentos en flores, hojas y frutos, exhibiendo colores variables según el pH vacuolar y la combinación de cationes. Algunos flavonoides poseen propiedades antioxidantes, y ciertos tipos se secretan de las raíces como sideróforos. Además, los flavonoides de las raíces actúan como señales para bacterias simbióticas y patógenas.

La síntesis de ácidos fenolcarbónicos a partir del ácido cinámico representa un intrigante cruce entre la química y la biología. Este proceso enzimático, que involucra la oxidación beta del ácido cinámico, genera compuestos esenciales como el ácido benzoico y el

ácido salicílico. Estos ácidos fenólicos desempeñan un papel crucial en la defensa de las plantas contra microorganismos y han despertado interés por su posible función como señales en la inducción de la resistencia sistémica adquirida. Los alcoholes cinámicos, productos de la reducción del ácido cinámico, son protagonistas en la biosíntesis de lignina, un componente estructural vital en la biología vegetal que confiere resistencia y rigidez a las células. Esta intrincada red biosintética ilustra la diversidad de productos químicos derivados de un precursor común y resalta la sofisticación de las vías metabólicas vegetales. La comprensión de estos procesos no solo amplía nuestro conocimiento en bioquímica, sino que también abre oportunidades para manipular selectivamente estas rutas con fines agronómicos y de ingeniería genética, ofreciendo nuevas perspectivas en la mejora de cultivos y la producción sostenible de biomateriales. En última instancia, la síntesis de estos compuestos químicos en las plantas nos brinda una fascinante visión de la complejidad y la armonía de los procesos bioquímicos que sustentan la vida vegetal.

Las sustancias secundarias de las plantas, como los glúcidos cianógenos y los glucosinolatos, cumplen una función esencial en la protección de las plantas contra la ingestión. Con alrededor de 60 glúcidos cianógenos y 150 glucosinolatos identificados en más de 250,000 especies, estas sustancias exhiben una impresionante diversidad. Ambos grupos comparten un origen derivado de aminoácidos y se almacenan como glucósidos en las vacuolas, actuando como precursores de defensas contra herbívoros y patógenos. Tras la destrucción del tejido, los glucósidos se descomponen y, en el caso de los glucósidos cianógenos, se genera ácido cianhídrico. Las plantas cuentan con mecanismos de desintoxicación para manejar este ácido. La descomposición de los glucosinolatos produce compuestos como isotiocianato y aceite de mostaza, que poseen propiedades tóxicas. Tanto los glucosinolatos como los glucósidos cianógenos no solo actúan como formas de defensa, sino también como depósitos de nitrógeno y azufre, especialmente durante la germinación, como se evidencia en la rápida disminución del contenido de glucosinolato durante este proceso.

La coevolución química y el metabolismo secundario de las plantas están estrechamente entrelazados, ya que las plantas, a lo largo del tiempo evolutivo, han desarrollado y ajustado sus compuestos químicos en respuesta a las presiones selectivas ejercidas por otros organismos en su entorno.

CAPITULO

07

**HORMONAS VEGETALES Y SU
PAPEL EN EL CRECIMIENTO Y
DESARROLLO DE LAS PLANTAS**



Hormonas vegetales y su papel en el crecimiento y desarrollo de las plantas

Hay que hacer de la vida un sueño y de un sueño una realidad.

Piere Curie

La comunicación en las plantas mayormente se lleva a cabo mediante procesos lentos, donde las hormonas desempeñan un papel crucial al ser transportadas a través de la planta. Estos compuestos orgánicos, sintetizados o almacenados en regiones de transducción, son llevados por el floema, el mesófilo y las células del córtex cuando se presenta un estímulo adecuado. Las hormonas actúan en concentraciones muy bajas y se unen a moléculas receptoras en el lugar de respuesta, aunque circulan en la planta sin ser específicamente dirigidas al objetivo. La capacidad de respuesta de las células receptoras reside en la información contenida en su núcleo, y las hormonas actúan como activadores de respuestas previamente programadas. Los genes en el núcleo, plastos y mitocondrias contienen la información esencial para el funcionamiento celular, y las hormonas actúan como comandos que activan programas específicos con objetivos celulares determinados.

Las plantas, en comparación con los animales, poseen sistemas más simples, lo que facilita la regulación de sus respuestas con menor cantidad de hormonas, aunque no necesariamente de manera más sencilla. Aún no se comprende completamente la totalidad de las hormonas de las plantas, y muchas respuestas no son exclusivamente activadas por una sola hormona, sino por la combinación de varias o por una hormona particular que induce respuestas diversas según su concentración. La tabla continuación expone algunas de las hormonas más conocidas:

Tabla 2

Principales hormonas y la función general que realizan

Hormona	Función	Tipo de Respuesta
Auxinas	Estimulan el crecimiento celular, desarrollo de raíces y formación de brotes.	Fototropismo (respuesta a la luz), alargamiento celular.
Citoquininas	Estimulan la división celular, retrasan el envejecimiento de tejidos.	Promoción de la división celular, inhibición de la senescencia.
Giberelinas	Promueven el crecimiento del tallo, la germinación de semillas y la floración.	Estimulación del crecimiento del tallo, aumento del tamaño de las hojas y frutos.
Ácido Abscísico	Inhibe el crecimiento, Induce la dormancia y respuesta al estrés.	Cierre de estomas, inhibición de la germinación en condiciones desfavorables.
Etileno	Regula la maduración de frutas respuesta al estrés y daño.	Inducción de la maduración de frutas, senescencia de tejidos y respuesta al estrés.

Nota: Autores (2024)

La primera hormona descubierta en las plantas fue la auxina, inicialmente asociada al fototropismo positivo en la planta de avena. A pesar de la dificultad para identificarla químicamente debido a su baja concentración, se confirmó posteriormente que la auxina se corresponde con el ácido indolacético (IAA), sintetizado en la planta mediante la acción de enzimas específicas. Aunque se pensaba que el IAA era la única auxina con efectos y funciones específicas, investigaciones posteriores revelaron una diversidad de compuestos relacionados. Además, la relación entre el IAA y el aminoácido triptófano es esencial para la biosíntesis de auxinas, ya que el triptófano sirve como precursor para la producción de IAA, desempeñando un papel clave en el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Es importante destacar que, mientras muchos compuestos sintéticos imitan el efecto de las auxinas, solo los productos naturales se consideran auténticas hormonas. El término "sustancias para el crecimiento de la planta" abarca tanto compuestos naturales como artificiales. Ejemplos incluyen el ácido naftalenacético, un compuesto artificial con efectos similares al IAA, y el ácido

2,4-diclorofenoxiacético, una auxina potente que interviene en el crecimiento y desarrollo de las plantas, comparándose a veces con un herbicida.

La concentración de hormonas, como el IAA, se regula no solo por la síntesis, sino también por procesos de destrucción y conversión a formas inertes. Dos vías de destrucción conocidas para el IAA son la eliminación de uno de sus lados y la oxidación de su anillo de cinco lados. El IAA puede transformarse en una forma conjugada, protegida de la destrucción, permitiendo su almacenamiento en semillas y su transporte durante la germinación. Este proceso posibilita una regulación rápida de los niveles libres de IAA. Aunque más del 80% de IAA en las semillas de avena se conjugan, este proceso puede revertirse durante la germinación, superando la velocidad de síntesis.

Además del transporte de hormonas por el floema, existe un segundo mecanismo conocido como transporte polar para las auxinas. Este mecanismo permite el movimiento basípeto desde el ápice hasta la base en brotes y hojas, y acrópeto desde el ápice de la raíz en las raíces. Este movimiento independiente de la orientación del tejido, a una velocidad constante de aproximadamente 1 mm/hora , destaca la capacidad del sistema de transporte polar para mantenerse frente a variaciones en el transporte del floema, adaptándose a cambios en sumideros y fuentes para carbohidratos y minerales.

Las citoquininas, llamadas así debido a su capacidad para interactuar con tejidos que contienen auxinas y azúcares, tienen un papel estimulante en la división celular o citocinesis. El primer hallazgo de citoquininas fue una versión artificial, pero posteriormente se identificaron dos estructuras naturales: la zeatina y la isopenteniladenina. Estas citoquininas son purinas, relacionadas con la adenina, y se han realizado estudios exhaustivos de análogos de adenina para comprender qué aspectos de su estructura química son cruciales para su función como citoquininas.

Se destaca que los compuestos activos de citoquininas tienen un grupo que contiene de cuatro a seis carbonos asociados al carbono 6 (C6). Si este lado del grupo es más largo o tiene grupos complejos, la molécula no actúa como una citoquina. Esto sugiere que la longitud y la complejidad de esta región son importantes para la interacción de la molécula con el receptor molecular de

citoquininas y su capacidad para cumplir su función en la regulación de la división celular.

La interacción entre auxinas y citoquininas juega un papel crucial en diversas respuestas en todas las partes de la planta. Una de las respuestas significativas es la coordinación entre raíces y brotes. Durante la activa fase de crecimiento de las raíces en primavera, se produce una abundante cantidad de citoquininas que se transportan hacia los brotes. Estas citoquininas pueden establecer conexiones que desencadenan la activación y el crecimiento celular en los brotes. Las altas concentraciones de citoquininas suelen observarse en las yemas y aparentemente desempeñan un papel clave en el control del desarrollo, la morfogénesis del embrión y la formación de semillas. Este proceso coordinado entre auxinas y citoquininas contribuye a la regulación armónica del crecimiento y desarrollo de la planta.

La existencia de al menos 125 giberelinas es conocida hasta el momento. La giberelina G3, actualmente denominada ácido giberélico, ha sido objeto de numerosos estudios, en parte debido a su accesibilidad para la investigación experimental. Sin embargo, cabe destacar que las giberelinas G1 y G19 son consideradas más activas e importantes en los procesos fisiológicos de las plantas. El metabolismo de las giberelinas es intrincado y, en la actualidad, solo se han identificado algunas de ellas como hormonas activas, mientras que otras funcionan como precursores o intermediarios en su transformación o activación.

La concentración de giberelinas en las plantas varía en respuesta a señales ambientales específicas. Por ejemplo, en condiciones de verano prolongado, se observa una disminución significativa en el nivel de GA19 en las espinacas, mientras que los niveles de GA20 y GA29 experimentan un aumento drástico. Por otro lado, GA17 y GA44 no muestran cambios sustanciales. El metabolismo de las giberelinas se produce en todas las partes de la planta, pero las semillas, raíces y hojas desempeñan un papel especialmente crucial en este proceso.

El ácido abscísico (ABA) aparentemente está asociado con la abscisión de frutas, hojas y flores, como su nombre indica, aunque la veracidad de esta asociación no está confirmada para todas las especies, sino solo para aquellas en las que se ha realizado investigación, como el sicomoro. El ABA es

reconocido como un inhibidor de crecimiento que probablemente induce la latencia en yemas y semillas, aunque la latencia no se limita únicamente a la inhibición del crecimiento, ya que puede complicarse por cambios en la preparación de la planta o las semillas debido a condiciones adversas.

El ABA está presente en diversos tipos de respuestas al estrés. Casos de estudio, como el calentamiento de las hojas y la exposición hídrica excesiva, así como la exposición a niveles elevados de salinidad, han demostrado incrementar los niveles de ABA. Cuando las plantas saludables son tratadas con ABA, se vuelven más resistentes a las condiciones de estrés. Durante el marchitamiento de las plantas, la concentración de ABA en las células de las hojas aumenta significativamente, pasando de 20 microgramos/kilogramo fresco a 500 microgramos/kilogramo. La producción de ABA inducida por el marchitamiento anula cualquier otro control estomático, lo que significa que otros mecanismos normales de apertura de los estomas son ineficaces cuando el ABA está presente. Los estímulos que desencadenan la aparición de ABA deben ser menores que la turgencia. Grandes cantidades de ABA son transportadas desde las hojas marchitas al resto de la planta a través del floema. La conversión de ABA en ácido faseico puede eliminar el ABA, aunque no se conoce su actividad hormonal específica.

El etileno es una hormona vegetal gaseosa que desempeña un papel crucial en la regulación del desarrollo y la maduración de las plantas. A pesar de ser un hidrocarburo simple con la fórmula química C_2H_4 , se reconoce como una hormona debido a su impacto en diversos procesos fisiológicos.

Una de las funciones más destacadas del etileno es su participación en la maduración de las frutas. Actúa como un desencadenante para la transformación de almidones en azúcares, lo que resulta en cambios en el sabor, color y textura de la fruta durante este proceso. Además, el etileno está asociado con la senescencia de los tejidos, contribuyendo al envejecimiento y eventual muerte de células y órganos vegetales, y regula la degradación de clorofila en las hojas, afectando el cambio de color en otoño.

El etileno también desempeña un papel en la respuesta al estrés en las plantas. Frente a factores estresantes como daño mecánico, patógenos o cambios en la

temperatura, las plantas pueden aumentar la producción de etileno para desencadenar respuestas adaptativas que les ayuden a enfrentar estas condiciones adversas. Además, en algunas especies, el etileno puede influir en el proceso de floración, estimulando o inhibiendo la formación de flores dependiendo de la planta y las condiciones ambientales.

La biosíntesis del etileno se produce principalmente a partir del aminoácido metionina y puede ser desencadenada por diversos estímulos, como la acción de otras hormonas vegetales, heridas en la planta o cambios en la disponibilidad de oxígeno. El etileno ejerce su acción uniéndose a receptores específicos en las células de las plantas, lo que desencadena una cascada de eventos moleculares que regulan genes y procesos celulares. La síntesis y acción del etileno están finamente reguladas por factores como la presencia de otras hormonas y condiciones ambientales como luz, temperatura y humedad para garantizar respuestas adecuadas a los estímulos y necesidades de la planta.

Los brassinoesteroides son una clase de hormonas vegetales esteroides que desempeñan un papel crucial en la regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas. Estas hormonas están involucradas en diversos procesos fisiológicos, como la elongación celular, la diferenciación de tejidos, la formación de flores y la respuesta al estrés. Actúan a través de receptores específicos de membrana y desencadenan cascadas de señalización que afectan la expresión génica, contribuyendo así al equilibrio hormonal y al desarrollo adecuado de las plantas.

El ácido jasmónico es una hormona vegetal que desempeña un papel crucial en las respuestas de defensa de las plantas contra el estrés biótico, como la herbivoría y las infecciones por patógenos. Además de su función en la defensa, el ácido jasmónico también participa en la regulación del crecimiento y el desarrollo, así como en la respuesta al estrés abiótico. Se produce en mayor medida en situaciones de daño o ataque, desencadenando respuestas de señalización que activan genes relacionados con la defensa y la adaptación.

El ácido salicílico es otra hormona vegetal clave, conocida principalmente por su papel en la respuesta de defensa contra el estrés biótico, especialmente frente a infecciones por patógenos. Actúa como un regulador de la inmunidad en las plantas, desencadenando respuestas de defensa sistémica que fortalecen la

resistencia a enfermedades. Además de su función en la defensa, el ácido salicílico también participa en la regulación del desarrollo y la respuesta al estrés abiótico, como la tolerancia a condiciones adversas.

7.1. Resumen

La comunicación en las plantas se realiza mayormente a través de procesos que transcurren lentamente, donde las hormonas desempeñan un papel clave al ser transportadas a lo largo de la planta. Estos compuestos orgánicos, como las auxinas, ejercen su acción en concentraciones bajas al unirse a moléculas receptoras en el sitio de respuesta, desencadenando respuestas específicas en las células. A diferencia de los animales, las plantas regulan sus respuestas con un menor número de hormonas, aunque la comprensión completa de estas sigue siendo un desafío.

Además, se lleva a cabo la regulación de la concentración de hormonas, como el Ácido Indolacético (IAA), mediante procesos de destrucción y conversión a formas inactivas. La conjugación del IAA posibilita su almacenamiento en semillas y su transporte durante la germinación, facilitando una rápida modulación de los niveles libres. Se destaca el transporte polar como un segundo mecanismo para las auxinas, resaltando su capacidad para mantenerse frente a variaciones en el transporte del floema.

Las citoquininas, denominadas así por su interacción con tejidos que contienen auxinas y azúcares, estimulan la división celular. Inicialmente descubiertas en formas artificiales como la zeatina y la isopenteniladenina, son purinas relacionadas con la adenina. Su estructura activa incluye un grupo de cuatro a seis carbonos asociados al carbono 6 (C6). La interacción con auxinas coordina respuestas en toda la planta, siendo crucial en la coordinación raíz-brote y contribuyendo al crecimiento y desarrollo armónico.

Se han identificado al menos 125 giberelinas, siendo la G3 (ácido giberélico) objeto de investigaciones específicas. Las G1 y G19 son consideradas más potentes en sus efectos. El metabolismo de estas hormonas es complejo, algunas actúan como hormonas activas mientras que otras son precursores. La concentración de giberelinas puede variar en respuesta a señales ambientales, como la disminución de GA19 observada en espinacas durante el verano. Las semillas, raíces y hojas son sitios cruciales para el metabolismo de las giberelinas.

El Ácido Abscísico (ABA), relacionado con la abscisión de frutas, hojas y flores, funciona como un inhibidor del crecimiento. Su presencia aumenta en respuesta al estrés y

durante el marchitamiento, anulando otros mecanismos de control estomático. Estudios de casos han demostrado su aumento en situaciones de estrés. La conversión a ácido abscísico faseico elimina el ABA, aunque no está claro su papel hormonal específico en todas las especies.

El etileno, un gas con impacto hormonal, regula la maduración de frutas al inducir la transformación de almidones en azúcares. Además, está asociado con la senescencia, afectando el envejecimiento y la degradación de clorofila. También participa en respuestas al estrés, aumentando su producción en condiciones adversas. Su función en la floración puede variar entre especies. La biosíntesis del etileno se inicia desde la metionina y su acción se lleva a cabo mediante la unión a receptores específicos, desencadenando eventos moleculares que regulan genes y procesos celulares. La síntesis y acción del etileno están finamente reguladas por otras hormonas y condiciones ambientales.

En conjunto, los brassinoesteroides, el ácido jasmónico y el ácido salicílico forman una red compleja de señalización que coordina diversas respuestas en las plantas. Su capacidad para modular el crecimiento, desarrollo y respuestas de defensa contribuye significativamente a la adaptabilidad y supervivencia de las plantas en su entorno cambiante.

CAPITULO

08

**ENZIMOLOGÍA
VEGETAL**



Enzimología vegetal

Saber y saberlo demostrar, es valor dos veces.

Baltasar Garc3a

La reacci3n de combusti3n de la glucosa con ox3geno es intr3nsecamente exerg3nica, pero, a temperatura fisiol3gica y presi3n normal, la glucosa permanece estable en presencia de ox3geno. A pesar de ser una reacci3n favorable, solo los elementos qu3micamente activados pueden iniciar un proceso qu3mico. En los organismos vivos, donde la mayor3a de los procesos metab3licos tienen lugar a temperaturas relativamente bajas y casi isot3rmicas, el aumento de la temperatura no resulta ser un m3todo eficaz para acelerar las reacciones metab3licas. Es en este contexto donde los catalizadores biol3gicos desempe

ñan un papel crucial. Un catalizador es una sustancia que, cuando se agrega a una mezcla de reactivos, incrementa la velocidad de la reacci3n al reducir la energ3a de activaci3n. A diferencia de los catalizadores qu3micos, los biocatalizadores, conocidos como enzimas, son mayormente prote3nas, con la excepci3n de algunos 3cidos ribonucleicos con capacidad catal3tica, tambi3n llamados ribozimas. Estas enzimas siguen los mismos principios que los catalizadores qu3micos. En una reacci3n enzim3tica, se forma un complejo enzima-sustrato (ES), que posteriormente se convierte en el complejo enzima-producto (EP). Este complejo se disocia r3pidamente, liberando los productos de la reacci3n (P) y regenerando la enzima libre (E). La energ3a total de activaci3n se determina a partir de la transformaci3n ES→EP, lo que, a su vez, regula la velocidad de la reacci3n global. Este mecanismo posibilita que las reacciones bioqu3micas ocurran eficientemente en condiciones de temperatura y presi3n biol3gicas.

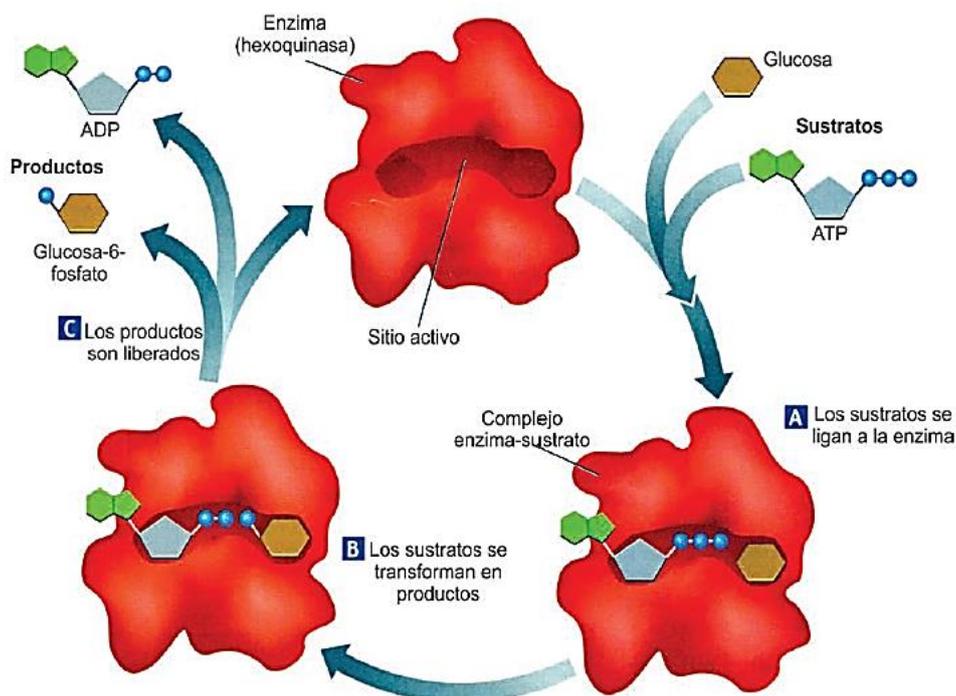


Las enzimas manifiestan tanto especificidad de sustrato como especificidad de acci3n, variando el grado de especificidad de sustrato entre diferentes enzimas. Esta caracter3stica se fundamenta en la complementariedad de forma entre el

sustrato y el sitio catalíticamente activo de la enzima, denominado centro activo. A pesar de que la metáfora de "llave y cerradura", propuesta por Emil Fischer en 1890, simplifica este concepto, la realidad es más dinámica. El proceso de unión del sustrato a la enzima es dinámico y modifica la conformación tanto de la enzima como del sustrato, conocido como complementariedad inducida. En muchos casos, el centro activo de la enzima se configura después de la unión al sustrato, provocando un cambio de conformación inducido. Un ejemplo es la fosfoglicerato quinasa, una enzima de la glicólisis que facilita la transferencia del ácido fosfórico del 1,3-bisfosfoglicerato al ADP, generando ATP y 3-fosfoglicerato. Este ejemplo ilustra la dinámica y complejidad de la interacción entre las enzimas y sus sustratos durante las reacciones bioquímicas.

Figura 11

Acción enzimática



Nota: Extraído de Harper (2013)

Además de la especificidad del sustrato, las enzimas presentan una especificidad de acción, lo que implica que cada biocatalizador cataliza una transformación específica entre las numerosas posibles desde una perspectiva termodinámica. La diversidad sistemática de las enzimas se basa en unos pocos tipos de reacciones fundamentales. La nomenclatura de las enzimas suele

derivarse del sustrato que descomponen, añadiendo la terminación "-asa" al nombre del sustrato. Por ejemplo, una proteínasa descompone proteínas, una amilasa hidroliza almidón (derivado de "*amylum*" en latín), y una lipasa descompone grasas (derivado de "*lipos*" en griego). La Comisión Internacional de Enzimas propuso un sistema uniforme y sistemático de clasificación y nomenclatura con carácter internacional (EC) para identificar claramente cada enzima, aunque algunos nombres antiguos y más cortos aún se utilizan junto con los nuevos.

Existen enzimas que son holoproteínas, compuestas únicamente por proteínas, mientras que otras, conocidas como holoenzimas, resultan de la unión de una parte polipeptídica (apoenzima) y una parte no polipeptídica (cofactor). Las holoenzimas requieren la presencia del cofactor para estar activas; sin este componente, la enzima permanece inactiva. Los cofactores pueden ser inorgánicos u orgánicos. Ejemplos de cofactores inorgánicos incluyen iones metálicos como magnesio (Mg^{2+}), manganeso (Mn^{2+}), zinc (Zn^{2+}), hierro (Fe^{2+}), hierro (Fe^{+3}), cobre (Cu^{+2}) y potasio (K^{+}), que participan en la fijación del sustrato al enzima o actúan como grupo catalítico en la reacción. Por otro lado, los cofactores orgánicos comprenden coenzimas y grupos prostéticos, como la porción hemo de los citocromos, unida covalentemente a la proteína. El término "holoenzima" se utiliza para referirse al conjunto de enzima y cofactor, mientras que la parte proteínica activa se denomina "apoenzima". En situaciones donde los cofactores se transforman estequiométricamente en sustratos, como en las reacciones redox, también se les puede llamar sustratos.

Las coenzimas y los grupos prostéticos desempeñan funciones esenciales en las reacciones enzimáticas, cumpliendo roles cruciales para facilitar la catálisis. Las coenzimas, moléculas orgánicas no proteicas, colaboran con las enzimas para llevar a cabo reacciones específicas. A diferencia de los grupos prostéticos, las coenzimas se asocian de manera reversible con las enzimas o los sustratos y actúan como transportadores temporales de grupos químicos o electrones durante las reacciones, desempeñando un papel clave en la transferencia de funciones químicas dentro del sistema enzimático.

Por otro lado, los grupos prostéticos están más estrechamente integrados en la estructura de la enzima. Se caracterizan por su unión covalente o no covalente, pero estable, a la proteína. Los grupos prostéticos se asocian de manera duradera y forman parte intrínseca de la estructura de la enzima. A menudo, están involucrados en reacciones que requieren cambios conformacionales significativos en la enzima.

En términos de función, tanto las coenzimas como los grupos prostéticos cumplen roles clave como cofactores, facilitando la actividad catalítica de las enzimas. Ejemplos de coenzimas incluyen el NAD⁺ (nicotinamida adenina dinucleótido) y el ATP (adenosín trifosfato), que participan en transferencias de electrones y grupos fosfato, respectivamente.

En el contexto de las plantas, los grupos prostéticos desempeñan roles cruciales en diversas enzimas y procesos metabólicos. La clorofila, con su anillo porfirínico que coordina un átomo de magnesio en el centro, juega un papel esencial en la captura de luz durante la fotosíntesis. El grupo hemo, presente tanto en animales como en ciertas proteínas vegetales, contribuye a procesos de síntesis de compuestos secundarios y la señalización. El FAD (Flavina Adenina Dinucleótido) y FMN (Flavina Mononucleótido) son fundamentales en reacciones de transferencia de electrones en el metabolismo vegetal. Estos componentes son esenciales para el funcionamiento adecuado de las enzimas, impulsando procesos clave para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

En las plantas, diversas vitaminas desempeñan un papel clave como precursores de coenzimas esenciales. Entre ellas, las vitaminas del complejo B, como la vitamina B6, B12, niacina y ácido fólico, se transforman en coenzimas durante su proceso de metabolismo. Estas coenzimas, una vez generadas, participan activamente en las reacciones enzimáticas dentro de las plantas. Su presencia facilita la transferencia de grupos químicos, contribuyendo así al funcionamiento eficiente de las enzimas vegetales y respaldando procesos metabólicos esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

8.1. Cinética enzimática

La cinética enzimática investiga procesos por los cuales las enzimas catalizan reacciones químicas y los motivos detrás de esta actividad. Durante este proceso, la enzima acelera una reacción química específica al interactuar con su sustrato correspondiente, la molécula sobre la cual ejerce su acción. La enzima exhibe su actividad catalítica en el sitio activo, actuando de manera específica sobre un sustrato determinado. A pesar de ser una proteína específica, la enzima cumple la función de catalizador al facilitar y acelerar una reacción química particular.

La formación del complejo enzima-sustrato (ES) resulta de la interacción entre la enzima y su sustrato asociado. Durante esta unión, la enzima modifica su conformación para adaptar el sustrato al sitio activo, donde se establecen las interacciones moleculares esenciales para catalizar la conversión del sustrato en productos. Este proceso es esencial en la cinética enzimática, brindando una comprensión detallada de cómo las enzimas dirigen y facilitan reacciones químicas específicas en los sistemas biológicos.

La formación de producto y la liberación subsiguiente son fases cruciales en la cinética enzimática. Una vez que el sustrato ha interactuado con la enzima en el sitio activo para formar el complejo enzima-sustrato (ES), se inicia la etapa de formación de producto. Durante esta fase, el sustrato experimenta transformaciones químicas específicas, que pueden implicar ruptura de enlaces, formación de nuevos enlaces o alteraciones en la configuración molecular. La enzima, al actuar como catalizador, facilita y acelera estas reacciones. Una vez que se ha completado la conversión del sustrato en productos, estos se liberan del sitio activo de la enzima. La liberación de los productos restaura la enzima a su forma original, lista para iniciar nuevas interacciones con sustratos adicionales. Este ciclo de unión, formación de producto y liberación es fundamental para el funcionamiento eficiente de las enzimas en los procesos biológicos, permitiendo la continuación de las reacciones químicas específicas que sustentan la vida.

La velocidad de una reacción enzimática se ve afectada por varios factores clave que pueden modular la eficiencia del proceso. La concentración de sustrato es

uno de los principales factores que influyen en la velocidad, ya que, en general, a concentraciones más altas de sustrato, hay más colisiones exitosas con los sitios activos de las enzimas, lo que aumenta la velocidad de la reacción hasta alcanzar un punto de saturación.

La concentración de la enzima también juega un papel crucial, ya que una mayor cantidad de enzimas disponibles puede procesar más sustrato, aumentando la velocidad. La temperatura es otro factor crítico, ya que, en condiciones óptimas, una temperatura más elevada suele aumentar la energía cinética de las moléculas, favoreciendo colisiones eficaces y acelerando la reacción. Sin embargo, temperaturas extremas pueden desnaturalizar la enzima y disminuir la velocidad. El pH también es un factor de influencia, ya que las enzimas tienen rangos de pH óptimos para su actividad; desviaciones significativas de este rango pueden afectar negativamente la velocidad. Estos factores interactúan de manera compleja para determinar la velocidad de la reacción enzimática, y comprender su interrelación es esencial para entender y regular los procesos biológicos.

La cinética enzimática utiliza herramientas como el modelo de Michaelis-Menten para describir la relación entre la velocidad de la reacción y la concentración del sustrato [S], lo que revela cómo las enzimas participan en las reacciones bioquímicas.

La eficiencia de las enzimas se destaca al observar cómo una sola molécula de enzima puede llevar a cabo múltiples ciclos de transformación de sustrato en producto, reciclándose en cada paso. Suponiendo que la velocidad limitante es la descomposición del complejo enzima-sustrato [ES] en enzima [E] y producto [P], el equilibrio se establece rápidamente. Al principio de la reacción, la velocidad de formación de productos es constante debido a la baja concentración de productos [P] y a que la reacción inversa de formación de sustrato a partir de productos es insignificante. Esta simplificación nos ayuda a entender por qué la velocidad inicial de aparición de productos se mantiene constante al inicio de la reacción y cómo esta velocidad inicial (v_0) aumenta proporcionalmente a la concentración de sustrato [S] cuando esta última es baja.

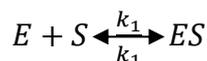
Bajo condiciones específicas, la velocidad de generación de producto es proporcional a la concentración de sustrato [S]. Sin embargo, al permitir que la reacción avance durante un tiempo prolongado, denominado t_α , la velocidad de reacción eventualmente alcanzaría cero, indicando que se ha alcanzado el equilibrio y la velocidad de la reacción depende de la concentración del complejo [ES], el cual actúa como intermediario para la formación de productos.

$$v = k_2[ES]$$

Donde k_p representa una constante cinética de la velocidad de formación de productos. En la mezcla de reacción, la concentración de sustrato [S] es considerablemente mayor que la de la enzima:

$$[S] \gg [E]$$

Esta suposición es válida ya que la enzima se encuentra en concentraciones "catalíticas" y no se destruye durante la reacción. Suponiendo que el paso limitante es la velocidad con la que el complejo [ES] se descompone en [E] y [P], el equilibrio se establece rápidamente



Durante el inicio de la reacción, la velocidad de formación de productos es constante, ya que la concentración de productos [P] es cercana a cero, haciendo que la reacción inversa de formación de sustrato a partir de productos sea insignificante. Esto simplifica la reacción total a la formación del complejo ES y la posterior formación de productos:



Como estamos al inicio de la reacción ($t \rightarrow 0$) nos vamos a referir a esta velocidad de reacción como velocidad inicial, v_0 y, por lo tanto, la ecuación de la velocidad quedará expresada como:

$$v_0 = k_2[ES]$$

En el inicio de la reacción, la constancia de la velocidad inicial (v_0) se debe a que la concentración de productos [P] es casi cero, haciendo que la tasa k_2 sea

despreciable. La condición para que v_0 sea constante es, que la concentración del complejo [ES] también lo sea. Esta condición se mantiene mientras no haya variaciones significativas en el pH y la temperatura durante el ensayo, ya que la constante cinética k_2 se mantiene constante.

El estado inicial de la reacción y alcanzar de forma rápida el equilibrio entre la enzima y el sustrato, puede identificarse como mientras se consume el sustrato S se consume, la concentración del complejo ES se mantiene casi constante en los primeros momentos de la reacción. Aunque la velocidad inicial v_0 puede medirse más fácilmente en otras magnitudes.

Se puede expresar [ES] en función concentraciones conocidas como, concentración sustrato inicial [S] y concentración total de enzima [ET], aunque la proporción entre enzima libre [E] y complejo [ES] se desconozcan.

$$[ET] = [E] + [ES]$$

El proceso de interacción ente entre la enzima y el sustrato, es crucial para comprender la cinética de la enzima, dentro de una reacción la enzima [E] puede unirse al sustrato [S] para formar el complejo enzima-sustrato [ES]. La constante de Michaelis-Menten (K_m) mide la afinidad de la enzima por el sustrato, cuando el K_m es bajo, la enzima tiene una alta afinidad por el sustrato, mientras que, si el K_m es alto, la enzima tiene una baja afinidad por el sustrato.

Bajo la ecuación

$$v_0 = \frac{K_2[ET][S]}{K_m + [S]}$$

Donde

- V_0 : velocidad inicial de la reacción, en $\mu\text{M}/\text{min}$.
- [ET]: concentración total de enzima, en mM.
- [S]: concentración de sustrato, en mM.
- K_m : constante de Michaelis-Menten, que representa la afinidad de la enzima por el sustrato, en mM.
- K_2 : constante de equilibrio asociada con la disociación del complejo enzima-sustrato (ES), en s^{-1} .

Cuando la concentración de sustrato [S] supera cierto límite, el equilibrio se desplaza hacia la formación del complejo enzima-sustrato [ES], de manera que prácticamente toda la enzima [E] estará unida al sustrato. En estas condiciones, [ES] será aproximadamente igual a [ET] (la concentración total de enzima), y la velocidad inicial v_0 no podrá aumentar al incrementar la concentración de sustrato más allá del valor límite.

En otras palabras, cuando la cantidad de sustrato alcanza niveles suficientemente altos, satura a la enzima, en ese punto, la velocidad de la reacción alcanza su máxima rapidez inicial. Esta velocidad límite se le denomina velocidad máxima (V_{max}). En este estado saturado, la enzima ha llegado al punto máximo de aceleración, sin importar si se adiciona más sustrato.

$$v_{max} = k_2[ET]$$

Dentro de este modelo, cuando la velocidad (v) es igual a la mitad de la velocidad máxima (V_{max}).

$$v = \frac{1}{2} v_{max}$$

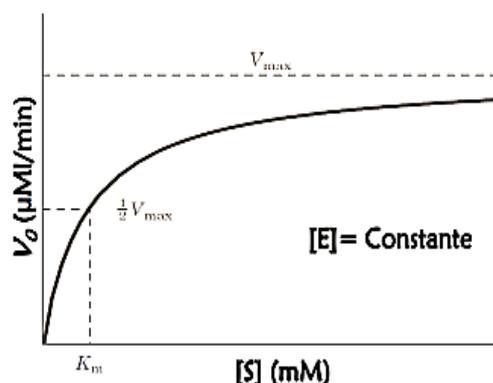
Puede decirse que:

$$[S] = K_m$$

En otras palabras, la constante de Michaelis-Menten (K_m) es igual a la concentración de sustrato, cuando la velocidad de la reacción alcanza el 50% de su velocidad máxima.

Figura 12

Representación gráfica de la constante Michaelis-Menten (K_m)



Nota: Lodeiro, A. (2016).

Entonces se asume que toda la enzima se encuentra formando el complejo enzima-sustrato [ES], teniendo:

$$[ET] = [ES]$$

Se puede reemplazar la velocidad máxima en lugar la multiplicación de la constante de equilibrio para la generación de producto por la concentración total de enzima, generando la ecuación de Michaelis-Menten:

$$v_0 = \frac{v_{max}[S]}{K_m + [S]}$$

Donde:

- V_0 : velocidad inicial de la reacción, en $\mu\text{M}/\text{min}$.
- v_{max} : velocidad máxima, en $\mu\text{M}/\text{min}$
- $[S]$: concentración de sustrato, en mM.
- K_m : constante de Michaelis-Menten, que representa la afinidad de la enzima por el sustrato, en mM.

La ecuación de Michaelis-Menten puede ser linealizada para determinar K_m y V_{max} , evitando el uso de concentraciones elevadas y poco prácticas hasta que se alcancen condiciones reales de saturación. A concentraciones de sustrato $[S]$ muy altas, la velocidad inicial (V_0) se aproxima asintóticamente a V_{max} . En la práctica, estimar directamente el valor de V_{max} a partir de gráficos de V_0 en función de $[S]$ resulta muy difícil. Por esta razón, se han desarrollado transformaciones de la ecuación de Michaelis-Menten que simplifican el cálculo de los parámetros cinéticos. Una de estas transformaciones es la de Lineweaver-Burk, también conocida como gráficos de dobles recíprocos.

Se toma el inverso de ambos lados de la ecuacion:

$$\frac{1}{v_0} = \frac{K_m + [S]}{v_{max}[S]}$$

Se factoriza

$$\frac{1}{v_0} = \frac{K_m}{v_{max}[S]} + \frac{[S]}{v_{max}[S]}$$

Se simplifica

$$\frac{1}{v_0} = \frac{K_m}{v_{max}} \frac{1}{[S]} + \frac{1}{v_{max}}$$

Obteniendo así una ecuación linealizada, que sigue la ecuación de la recta $y=ax+b$, donde:

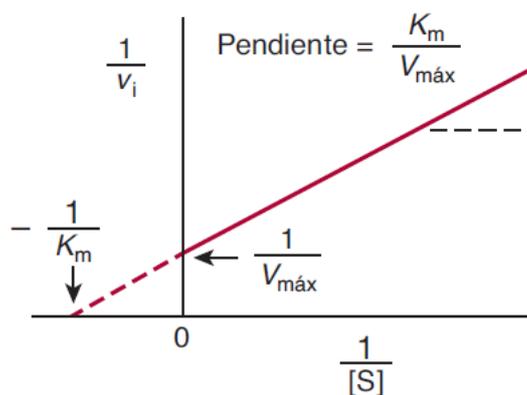
$$y = \frac{1}{v_0}$$

$$x = \frac{1}{[S]}$$

Cuya intersección en el eje y se define como $1/V_{max}$ y la pendiente se define como K_m/V_{max} . De este modo, K_m se calcula con mayor facilidad a partir de la intersección x negativa. Sin embargo, al usar un gráfico del doble recíproco para determinar constantes cinéticas, es importante evitar la introducción de sesgo por la agrupación de datos a valores bajos de $1/[S]$. Para evitar el sesgo, se prepara una solución de sustrato cuya dilución hacia una valoración producirá la concentración deseada máxima de sustrato.

Figura 13

Gráfico del doble recíproco o de Lineweaver-Burk de $1/v_0$ en contraposición con $1/[S]$ usado para evaluar la K_m y V_{max}



Nota: Lodeiro, A. (2016).

Existen también otras linealizaciones importantes como el de EadieHofsteeo la de HanesWoolf y que pueden usarse según necesidades específicas.

La inhibición enzimática se genera por moléculas inhibidoras, este un fenómeno afecta la actividad enzimática negativamente. Estos inhibidores pueden unirse a

la enzima y alterar su capacidad para catalizar una reacción química específica. La inhibición enzimática es un mecanismo regulador clave en la célula y puede ocurrir de diversas maneras. Estos son algunos tipos comunes de inhibición enzimática:

Inhibición competitiva:

Mecanismo: En este tipo de inhibición, el inhibidor se asemeja estructuralmente al sustrato normal de la enzima y compitiendo por la unión al sitio activo de la enzima.

Efecto: Cuando el inhibidor se une al sitio activo, impide que se genere el complejo enzima-sustrato. El aumento de la concentración de sustrato puede superar la inhibición competitiva.

Inhibición no competitiva:

Mecanismo: El inhibidor se une a un sitio diferente al sitio activo de la enzima, cambiando su conformación, afectando su capacidad para catalizar la reacción.

Efecto: La unión del inhibidor no competitivo altera la forma de la enzima, si el sustrato se une al sitio activo, la enzima es incapaz de catalizar la reacción eficientemente.

Inhibición acompetitiva:

Mecanismo: Este tipo de inhibición ocurre cuando el inhibidor se une al complejo enzima-sustrato [ES] y evita la liberación del producto.

Efecto: El inhibidor acompetitivo no afecta la unión inicial del sustrato al sitio activo, pero impide la liberación del producto, lo que ralentiza la reacción.

Inhibición irreversible:

Mecanismo: En este caso, el inhibidor forma enlaces covalentes o provoca cambios estructurales irreversibles en la enzima.

Efecto: La inhibición irreversible inactiva permanentemente la enzima y a menudo se utiliza como un mecanismo regulador a largo plazo.

La inhibición enzimática es esencial para regular las vías metabólicas y garantizar un equilibrio adecuado en las funciones celulares. Los inhibidores pueden ser moléculas endógenas (propias de la célula) o exógenas (como fármacos o toxinas).

8.2. Enzimología dentro de la célula vegetal

La enzimología en las células vegetales se refiere al estudio de las enzimas presentes en estas células y su papel en los procesos metabólicos. Las enzimas son proteínas que actúan como catalizadores, acelerando las reacciones químicas en las células. En las células vegetales, las enzimas desempeñan un papel crucial en diversas funciones, como la fotosíntesis, la respiración celular, la síntesis de carbohidratos, la descomposición de nutrientes y la defensa contra patógenos. Estudiar la enzimología en células vegetales ayuda a comprender cómo estas moléculas catalíticas son clave para el funcionamiento y la regulación de los procesos biológicos en las plantas.

La fotosíntesis es un proceso fundamental en el cual las plantas, algas y algunas bacterias convierten la luz solar en energía química para alimentar sus actividades celulares. Para asegurar la eficiencia de la fotosíntesis, varias enzimas desempeñan papeles cruciales en las diferentes etapas. Con este fin, se genera una tabla que resume algunas de las enzimas involucradas en la fotosíntesis y sus respectivas funciones y ubicaciones.

Tabla 3

Enzimas de importancia en la fotosíntesis

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Rubisco (Ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa)	Carboxilas Oxigenasa	a/ Fijación de CO ₂ en el ciclo de Calvin	Cloroplastos (estroma)	La enzima clave en la fotosíntesis, cataliza la incorporación de carbono en compuestos orgánicos.
Ribulosa-1,5-bifosfato sintasa y desoxigenasa (RuBP)	Sintasa y Desoxigenasa	y Involucradas en la regeneración de RuBP, asegurando la	Estroma del cloroplasto.	Esencial para la fase oscura de la fotosíntesis, garantizando la

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Fosforilación de Rubisco	Quinasa	continuidad del ciclo de Calvin en la fase oscura. Regula la actividad de Rubisco	Cloroplastos (estroma)	disponibilidad de RuBP. Ayuda a optimizar la función de Rubisco y evita la pérdida de carbono debido a la fotorrespiración.
Fosfoglicerato quinasa	Quinasa	Convierte 3-fosfoglicerato a 1,3-bifosfoglicerato	Cloroplastos (estroma)	Participa en la fase oscura del ciclo de Calvin, contribuyendo a la producción de carbohidratos.
Sedoheptulosa bifosfatasa	Fosfatasa	Interviene en la regeneración de ribulosa bifosfato	Cloroplastos (estroma)	Es esencial para la regeneración de ribulosa bifosfato en el ciclo de Calvin, permitiendo la continuación de la fijación de carbono.
Oxigenasa de Rubisco	Oxigenasa	Inicia la vía de fotorespiración	Cloroplastos (estroma)	Participa en la corrección de errores cuando Rubisco cataliza la fijación de oxígeno en lugar de dióxido de carbono.
Fosforribulocinasa	Quinasa	Facilita la adición de un grupo fosfato	Cloroplastos (estroma)	Contribuye al mantenimiento del flujo de carbono en el ciclo de Calvin mediante la fosforilación de ribulosa bifosfato.
Succinato deshidrogenasa	Deshidrogenasa	Implicada en la producción de malato	Cloroplastos (en algunas plantas)	En ciertas plantas, puede estar relacionada con la producción de malato, que se utiliza en la

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
ATP sintasa	Sintetasa	Sintetiza ATP a partir de ADP y fosfato	Cloroplastos (tilacos)	fijación de carbono. Produce ATP necesario para diversas reacciones en la fotosíntesis.
NADP+ reductasa	Reductasa	Reduce NADP+ a NADPH para la fase oscura	Cloroplastos (membranas tilacoides)	Suministra poder reductor (NADPH) para la reducción del CO ₂ en el ciclo de Calvin.
Plastocianina	Transportador	Transfiere electrones en la cadena de transporte	Cloroplastos (lumen tilacoidal)	Transporta electrones en la cadena de transporte de electrones durante la fase luminosa.
Ferredoxina	Transportador	Transfiere electrones al NADP+ reductasa	Cloroplastos (estroma)	Entrega electrones a la NADP+ reductasa para la producción de NADPH.
ATP sintasa	Sintetasa	Sintetiza ATP a partir de ADP y fosfato	Cloroplastos (tilacos)	Produce ATP necesario para diversas reacciones en la fotosíntesis.
NADP+ reductasa	Reductasa	Reduce NADP+ a NADPH para la fase oscura	Cloroplastos (membranas tilacoides)	Suministra poder reductor (NADPH) para la reducción del CO ₂ en el ciclo de Calvin.
Fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC)	Carboxilasa	Facilita la captura inicial de dióxido de carbono en condiciones de baja concentración.	En el citosol y el cloroplasto (en algunas plantas)	Importante en la adaptación de plantas a condiciones de baja concentración de CO ₂ .
Ferredoxina y FNR (Ferredoxin-NADP+-reductasa)	Ferredoxina: Proteína transportadora	Actúan como intermediarios en la transferencia de electrones en la fase luminosa.	Membrana tilacoide (cloroplasto)	Importante en la cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis.

Nota: Autores (2024)

Las enzimas juegan un papel fundamental en el transporte de nutrientes en las plantas al actuar como catalizadores que facilitan reacciones químicas

específicas. Una red intrincada de enzimas participa en la absorción y movilización de nutrientes esenciales, asegurando un flujo eficiente a través de las diferentes estructuras celulares. En este proceso, enzimas como las ATPasas y H⁺-ATPas desempeñan un papel crucial en la creación de gradientes de protones que impulsan el transporte activo de nutrientes. Además, enzimas como las amilasas, proteasas y sucreasas intervienen en la descomposición de compuestos orgánicos complejos, liberando nutrientes que pueden ser absorbidos por las células vegetales.

La acción coordinada de estas enzimas garantiza la disponibilidad de aminoácidos, azúcares y otros elementos esenciales para el crecimiento y desarrollo saludable de las plantas, demostrando así la importancia de la enzimología en los procesos vitales de estos organismos. En la tabla a continuación se expone un listado de algunas enzimas implicadas en este proceso.

Tabla 4

Enzimas de importancia en el transporte de nutrientes dentro de las plantas

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
ATPasa	Hidrolasa	Actúa en la bomba de protones para crear un gradiente de protones utilizado en el transporte de nutrientes.	Membranas celulares, especialmente membrana plasmática	Esencial para el transporte activo de nutrientes mediante la generación de un gradiente electroquímico.
H ⁺ -ATPasa	Hidrolasa	Bomba de protones que crea un gradiente de protones para facilitar el transporte de nutrientes.	Membrana plasmática	Fundamental en la creación de gradientes de protones necesarios para el transporte activo y la absorción de nutrientes.
H ⁺ -PPase	Hidrolasa	Contribuye al almacenamiento de nutrientes y regulación del pH intracelular.	Vacuolas	Importante para mantener el equilibrio de pH y almacenar nutrientes en las vacuolas.

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Aminopeptidasas	Hidrolasa	Participa en la descomposición de proteínas en aminoácidos.	Citosol	Crucial en la liberación de aminoácidos esenciales para la síntesis proteica y otras funciones metabólicas.
Sucreasa	Hidrolasa	Cataliza la hidrólisis de los disacáridos en azúcares simples.	Membrana plasmática y endomembranas	Facilita la descomposición de azúcares complejos para la absorción y uso eficiente de energía.
Fosfatasa ácida	Hidrolasa	Actúa en la liberación de fosfato de los compuestos orgánicos.	Citosol	Participa en la regulación del metabolismo del fosfato y la disponibilidad de este importante nutriente.
Nitrato reductasa	Oxidorreductasa	Convierte el nitrato en amonio, facilitando la absorción de nitrógeno.	Membrana del retículo endoplasmático (REL)	Esencial para la conversión de nitrato en una forma asimilable, asegurando la disponibilidad de nitrógeno para la síntesis de biomoléculas.
Fosfatasa alcalina	Hidrolasa	Participa en la liberación de fosfato, a menudo en asociación con la absorción de nutrientes.	Membranas celulares	Contribuye a la regulación del fosfato y la absorción de nutrientes en procesos metabólicos y de crecimiento.
Proteasas	Hidrolasa	Descomponen proteínas en péptidos y aminoácidos.	Citosol y organelos como el proteasoma	Clave en la degradación de proteínas dañadas o no necesarias, liberando aminoácidos para funciones metabólicas y estructurales.
Amilasas	Hidrolasa	Descomponen los almidones	Membrana plasmática y	Esenciales en la digestión de almidones para

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
		en azúcares más simples.	organelos como plastidios	proporcionar glucosa y otros azúcares para el metabolismo energético y la síntesis de carbohidratos.
Lipasas	Hidrolasa	Catalizan la hidrólisis de lípidos en glicerol y ácidos grasos.	Citosol y organelos como los peroxisomas	Cruciales en la descomposición de lípidos para la obtención de componentes esenciales como glicerol y ácidos grasos, utilizados en la síntesis de membranas y como fuente de energía.
Transportadores de iones	Proteínas de transporte	Facilitan el transporte de iones esenciales como K ⁺ , Na ⁺ , Mg ²⁺ , y Ca ²⁺ .	Membranas celulares y organelos específicos	Contribuyen a la homeostasis iónica, el mantenimiento de gradientes electroquímicos y la regulación de procesos celulares esenciales.

Nota: Autores (2024)

La eficiente regulación de los procesos metabólicos en las plantas depende en gran medida de la actividad enzimática en dos importantes rutas: el metabolismo de los carbohidratos y de los lípidos. Las enzimas, que actúan como catalizadores biológicos, desempeñan funciones cruciales en la síntesis y descomposición de estas moléculas fundamentales. En el metabolismo de los carbohidratos, enzimas como las amilasas y las fosforilasas descomponen los almidones en azúcares más simples, facilitando la liberación de glucosa esencial para diversas funciones celulares.

Por otro lado, en el metabolismo de los lípidos, enzimas como las lipasas, aciltransferasas y desaturasas participan en la síntesis, modificación y degradación de lípidos, siendo cruciales para la obtención de energía y la estructura celular. Este equilibrio enzimático es esencial para la homeostasis

metabólica de las plantas, garantizando una respuesta eficiente a las demandas energéticas y estructurales a lo largo de su ciclo de vida. Algunas de estas enzimas son:

Tabla 5

Enzimas de importancia en el metabolismo de lípidos y carbohidratos en las plantas

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Lipasas	Hidrolasa	Catalizan la hidrólisis de lípidos, liberando glicerol y ácidos grasos.	En el citosol y en organelos como los lisosomas.	Esenciales para la obtención de energía a partir de lípidos.
Aciltransferasas	Transferasa	Participan en la transferencia de grupos acilo durante la síntesis y degradación de lípidos.	En el retículo endoplásmico y en el citosol.	Implicadas en la biosíntesis y catabolismo de lípidos.
Desaturasas	Oxidorreductasa	Intervienen en la introducción de dobles enlaces en las cadenas de ácidos grasos.	Principalmente en el retículo endoplásmico.	Contribuyen a la diversificación de la composición de lípidos.
Amilasas	Hidrolasa	Descomponen almidones en azúcares más simples como la glucosa.	En el citosol y en los organelos como los cloroplastos.	Importantes en la liberación de glucosa durante la digestión de almidones.
Fosforilasas	Transferasa	Catalizan la eliminación de unidades de glucosa fosforiladas durante la glucogenólisis y la amilólisis.	En el citosol y en los organelos como los cloroplastos.	Regulan la movilización de glucosa almacenada en forma de glucógeno y almidón.
Fosfatasas	Hidrolasa	Participan en la liberación de fosfato de los compuestos orgánicos, regulando procesos metabólicos.	Distribuidas en diversos compartimentos celulares.	Contribuyen a la regulación de vías metabólicas mediante la modulación de la fosforilación.

Nota: Autores (2024)

Las enzimas desempeñan un papel crucial en el metabolismo de las plantas, participando activamente en la síntesis y descomposición de diversos compuestos nitrogenados esenciales. En el metabolismo de proteínas, las aminopeptidasas intervienen en la descomposición de proteínas en aminoácidos, facilitando su reciclaje y la obtención de bloques constructivos para nuevas síntesis proteicas. Asimismo, en la biosíntesis de aminoácidos, estas enzimas juegan un papel clave. Por otro lado, las enzimas como la nitrato reductasa son cruciales para la conversión del nitrato en amonio, una forma asimilable de nitrógeno utilizado en la síntesis de aminoácidos y otras moléculas nitrogenadas. Además, las fosfatasas ácidas participan en la liberación de fosfato, esencial en la formación de ácidos nucleicos y en la síntesis de ATP, proporcionando energía para numerosos procesos celulares. En el contexto de la fotosíntesis, las enzimas desempeñan un papel vital en la síntesis de clorofila, la molécula responsable de capturar la luz solar y convertirla en energía química. En la tabla 5, se resume las enzimas fundamentales regulando los procesos que sustentan la síntesis y degradación de compuestos esenciales para su crecimiento y desarrollo.

Tabla 6

Enzimas de importancia en el de proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos, clorofila y otros compuestos nitrogenados

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Proteasas	Hidrolasa	Descomponen proteínas en péptidos y aminoácidos.	Citoplasma, lisosomas	Crucial para la regulación del metabolismo proteico.
Aminopeptidasas	Hidrolasa	Participan en la descomposición de proteínas en aminoácidos.	Citoplasma, lisosomas	Importante en la degradación de proteínas y reciclaje de aminoácidos.
Glutamina sintetasa	Ligasa	Cataliza la síntesis de glutamina, un aminoácido esencial.	Citoplasma	Esencial para la síntesis de proteínas y el metabolismo de nitrógeno.
ADN polimerasa	Transferasa	Sintetiza cadenas de ADN durante la replicación.	Núcleo	Fundamental para la duplicación precisa del ADN.
ARN polimerasa	Transferasa	Sintetiza moléculas de	Núcleo	Clave en la transcripción

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Ribonucleasa	Hidrolasa	ARN a partir de una plantilla de ADN. Descompone moléculas de ARN en nucleótidos.	Citoplasma, núcleo	de la información genética. Importante para la degradación y reciclaje de ARN.
Nitrato reductasa	Oxidorreductasa	Convierte el nitrato en amonio, facilitando la absorción de nitrógeno.	Cloroplastos	Crucial en la asimilación de nitrógeno por parte de la planta.
Clorofila sintetasa	Transferasa	Cataliza la síntesis de clorofila, crucial para la fotosíntesis.	Cloroplastos	Esencial para la captura de energía lumínica durante la fotosíntesis.
Nitrogenasa	Oxidorreductasa	Participa en la fijación biológica del nitrógeno.	Nódulos de raíces	Fundamental para la conversión de nitrógeno atmosférico en formas utilizables por las plantas

Nota: Autores (2024)

La tabla 6, resume algunas de las enzimas clave involucradas en la respiración celular de las plantas, abarcando la vía metabólica del almidón, la glicólisis, la regulación metabólica en condiciones aeróbicas y anaeróbicas en mitocondrias vegetales, la respiración celular y la respiración lipídica. Estas enzimas desempeñan roles fundamentales en la generación de energía y el mantenimiento de procesos metabólicos esenciales para el funcionamiento celular.

Tabla 7

Enzimas de importancia para la respiración celular de las plantas

Vía Metabólica del Almidón				
Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Amilasas	Hidrolasa	Catalizan la hidrólisis de almidón, liberando glucosa y maltosa	Plastidios (cloroplastos y otros)	Inicia la liberación de glucosa almacenada en almidón para su posterior utilización en

procesos celulares.

Glicólisis

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Hexoquinasa	Transferasa	Fosforila glucosa, iniciando la glicólisis	la Citosol	Primer paso crucial en la vía glicolítica.
Fosfofructoquinasa	Transferasa	Regula la velocidad de la glicólisis, convirtiendo fructosa-6-P a fructosa-1,6-bifosfato	la Citosol	Punto clave en la regulación de la glicólisis.

Regulación Metabólica en Condiciones Aeróbicas y Anaeróbicas en Mitocondrias Vegetales

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Piruvato Deshidrogenasa	Deshidrogenasa	Convierte el piruvato en acetil-CoA, liberando dióxido de carbono y reduciendo el NAD ⁺ a NADH	Mitocondria	Conexión entre la glicólisis y el ciclo de Krebs

Respiración Celular

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Isocitrato Deshidrogenasa	Deshidrogenasa	Participa en el ciclo de Krebs, oxidando isocitrato a α -cetoglutarato	Mitocondria	Implicada en la generación de NADH y CO ₂ en el ciclo de Krebs.
α -Cetoglutarato Deshidrogenasa	Deshidrogenasa	Convierte α -cetoglutarato en succinil-CoA, liberando NADH	Mitocondria	Genera NADH y CO ₂ en el ciclo de Krebs.
Succinato Deshidrogenasa	Deshidrogenasa	Oxida succinato a fumarato, transfiriendo electrones al centro de hierro-sulfuro	Mitocondria (membrana interna)	Contribuye a la cadena de transporte de electrones y la generación de FADH ₂ .
Malato Deshidrogenasa	Deshidrogenasa	Convierte malato a oxalacetato, generando NADH	Mitocondria	Participa en la regeneración de oxalacetato en el ciclo de Krebs.
ATP Sintasa	Sintetasa	Sintetiza ATP utilizando la energía liberada durante el flujo de protones a través de la membrana mitocondrial interna	Mitocondria (membrana interna)	Esencial para la producción de ATP, fuente de energía celular.

Respiración Lipídica

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
--------	----------------	---------	-----------	------------

Lipasas	Hidrolasa	Catalizan la hidrólisis de lípidos, liberando glicerol y ácidos grasos	la de	Citosol, peroxisomas, entre otros	Cruciales en la descomposición de lípidos para obtener energía y precursores metabólicos.
---------	-----------	--	-------	-----------------------------------	---

Nota: Autores (2024)

La fotorespiración es un proceso metabólico en el que las plantas realizan una serie de reacciones bioquímicas para corregir errores que pueden ocurrir durante la fotosíntesis, especialmente en condiciones de estrés o altas temperaturas. Las enzimas desempeñan un papel crucial en la fotorespiración al catalizar las reacciones que conducen a la corrección de errores en la fijación del oxígeno por la RuBISCO, una enzima clave en el ciclo de Calvin. La RuBISCO normalmente cataliza la fijación del dióxido de carbono en el ciclo fotosintético, pero en condiciones de estrés, también puede fijar el oxígeno, dando lugar a la fotorespiración. Como se establece en la tabla 7, en este proceso, enzimas como la oxigenasa de RuBISCO y otras involucradas en las etapas posteriores de la fotorespiración intervienen para metabolizar los productos generados por la fijación de oxígeno. Estas enzimas contribuyen a la movilización y reutilización de compuestos orgánicos, asegurando la eficiencia del ciclo fotosintético y mitigando los efectos negativos de la fotorespiración en el rendimiento de las plantas. En resumen, las enzimas son esenciales para mantener la homeostasis y la eficiencia metabólica durante la fotorespiración, permitiendo que las plantas se adapten a condiciones ambientales cambiantes.

Tabla 8

Enzimas de importancia para la fotorespiración celular de las plantas

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Rubisco	Carboxilasa / Oxigenasa	Cataliza la fijación de CO ₂ y O ₂ en el ciclo de Calvin	Cloroplastos (estroma)	Enzima clave en la fotosíntesis; su actividad puede conducir a la fotorespiración
Oxigenasa de Rubisco	Oxigenasa	Participa en la vía de la fotorespiración	Cloroplastos (estroma)	Corrige errores cuando Rubisco fija oxígeno en lugar de dióxido de carbono.
Glicina deshidrogenasa	Oxidoreductasa	Convierte glicina a serina en la fotorespiración	Cloroplastos (mitocondrias y peroxisomas)	Crucial para el metabolismo de glicina en la fotorespiración.

Enzima	Tipo de Enzima	Función	Ubicación	Relevancia
Serina hidroximetil-transferasa	Transferasa	Participa en la conversión de glicina a serina	Cloroplastos (mitocondrias y peroxisomas)	Importante para la síntesis de serina, un componente esencial de las proteínas.
Glicina cinasa	Transferasa	Cataliza la fosforilación de glicina	Cloroplastos (mitocondrias y peroxisomas)	Participa en la ruta metabólica que regula la concentración de glicina durante la fotorespiración.
Glicina amidotransferasa	Transferasa	Interviene en la conversión de glicina a serina	Cloroplastos (mitocondrias y peroxisomas)	Importante para la utilización eficiente de nitrógeno en la fotorespiración
Serina:Glicina aminotransferasa	Transferasa	Facilita la conversión entre serina y glicina	Cloroplastos (mitocondrias y peroxisomas)	Juega un papel central en el equilibrio entre serina y glicina durante la fotorespiración.

Nota: Autores (2024)

El metabolismo secundario en las plantas comprende una red compleja de rutas bioquímicas especializadas que conducen a la síntesis de compuestos no esenciales para el crecimiento básico, pero esenciales para la adaptación, defensa y comunicación con el entorno. Las enzimas juegan un papel crucial en estas vías metabólicas, actuando como catalizadores biológicos que dirigen y regulan la producción de diversos metabolitos secundarios. Entre estos compuestos se encuentran alcaloides, terpenoides, fenoles y flavonoides, los cuales desempeñan funciones vitales en la respuesta a estímulos ambientales, la defensa contra patógenos y herbívoros, y la atracción de polinizadores. Enzimas como sintasas, hidroxilasas y transferasas participan activamente en catalizar reacciones específicas que contribuyen a la diversidad estructural y funcional de estos metabolitos. La capacidad de las plantas para modular la producción de metabolitos secundarios en respuesta a condiciones ambientales cambiantes destaca la importancia de la regulación enzimática en la adaptación y supervivencia de las plantas en su entorno, el listado a continuación establece la función de ciertas enzimas durante el metabolismo secundario.

1. Sintetas: Catalizan la síntesis de diversos compuestos, como terpenoides y alcaloides.
2. Hidroxilasas: Introducen grupos hidroxilo (-OH) en sustratos específicos, participando en la modificación de metabolitos secundarios.
3. Transferasas: Facilitan la transferencia de grupos funcionales, como metilos o grupos glicosilo, a moléculas objetivo.
4. Oxidorreductasas: Participan en reacciones de oxidación y reducción, contribuyendo a la diversidad de compuestos.
5. Glicosiltransferasas: Catalizan la adición de grupos glicosilo a moléculas, a menudo convirtiendo metabolitos en formas más solubles y transportables.
6. Metiltransferasas: Facilitan la transferencia de grupos metilo, desempeñando un papel en la modificación estructural de metabolitos.
7. Deshidrogenasas: Participan en reacciones de deshidrogenación, contribuyendo a la generación de compuestos específicos.
8. Isomerasas: Catalizan la isomerización de moléculas, afectando la configuración espacial de metabolitos.
9. Liasas: Actúan en la escisión de moléculas, generando productos específicos.
10. Monooxigenasas: Introducen átomos de oxígeno en moléculas, modificando la estructura de metabolitos secundarios.

Es importante destacar que la diversidad de metabolitos secundarios en las plantas resulta de la interacción y regulación precisa de estas y otras enzimas a lo largo de las rutas metabólicas especializadas.

8.3. Resumen

Las enzimas desempeñan un papel esencial al acelerar reacciones bioquímicas específicas, posibilitando la eficiencia de los procesos metabólicos en condiciones biológicas.

La combustión de la glucosa con oxígeno es altamente exergónica, pero, a temperatura fisiológica y presión normal, la glucosa permanece estable en presencia de oxígeno. Aunque la reacción es favorable, solo los elementos químicamente activados pueden

iniciarla. En organismos vivos, donde la mayoría de los procesos metabólicos ocurren a temperaturas relativamente bajas y casi isotérmicas, el aumento de temperatura no es un medio eficaz para acelerar estas reacciones. Aquí es donde las enzimas, catalizadores biológicos, juegan un papel crucial.

Las enzimas, proteínas catalíticas, actúan como sustancias que, al agregarse a una mezcla de reactivos, aumentan la velocidad de reacción al reducir la energía de activación. A diferencia de los catalizadores químicos, las enzimas siguen las mismas leyes. Durante una reacción enzimática, se forma un complejo enzima-sustrato (ES), que luego se convierte en el complejo enzima-producto (EP). Este complejo se disocia rápidamente, liberando los productos de la reacción (P) y regenerando la enzima libre (E). Este proceso facilita las reacciones bioquímicas a temperaturas y condiciones biológicas.

Además de la especificidad del sustrato, las enzimas también exhiben especificidad de acción, catalizando transformaciones específicas entre diversas posibilidades. La nomenclatura de una enzima se deriva del sustrato que descompone, añadiendo la terminación "-asa" al nombre del sustrato. Mientras algunas enzimas constan solo de proteínas, otras requieren cofactores, como iones metálicos o coenzimas orgánicas. La International Enzyme Commission propuso una clasificación uniforme, asignando un nombre de clasificación (EC) para identificar claramente cada enzima.

Algunas enzimas son holoproteínas, compuestas solo por proteínas, mientras que las holoenzimas resultan de la unión de una apoenzima (parte polipeptídica) y un cofactor (parte no polipeptídica), siendo este último esencial para la activación de la enzima. Los cofactores pueden ser inorgánicos, como iones metálicos (Mg^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+}), que participan en la fijación del sustrato o actúan como grupo catalítico, u orgánicos, como coenzimas y grupos prostéticos, como la porción hemo de los citocromos.

Las coenzimas, moléculas orgánicas no proteicas, colaboran temporalmente con las enzimas, actuando como transportadores de grupos químicos o electrones durante las reacciones. En contraste, los grupos prostéticos están más integrados en la estructura enzimática, unidos de manera duradera a través de enlaces covalentes o no covalentes, y participan en reacciones que a menudo requieren cambios conformacionales significativos en la enzima.

En el contexto de las plantas, los grupos prostéticos cumplen funciones esenciales en diversas enzimas y procesos metabólicos. Por ejemplo, la clorofila, con su anillo porfirínico que coordina un átomo de magnesio, desempeña un papel clave en la fotosíntesis. El grupo hemo, presente en ciertas proteínas vegetales, contribuye a

procesos de síntesis de compuestos secundarios y señalización. Los cofactores FAD (Flavina Adenina Dinucleótido) y FMN (Flavina Mononucleótido) son fundamentales en reacciones de transferencia de electrones en el metabolismo vegetal, siendo esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

La cinética enzimática se centra en comprender la velocidad y los mecanismos de las reacciones catalizadas por enzimas. Estas proteínas especializadas aceleran reacciones químicas específicas al actuar sobre sustratos, moléculas a las que se unen en el sitio activo de la enzima. La formación del complejo enzima-sustrato (ES) es crucial, representando la interacción entre la enzima y el sustrato, facilitando la conversión del sustrato en productos. Posteriormente, los productos se liberan, permitiendo que la enzima recupere su forma original.

La velocidad de la reacción enzimática se ve afectada por factores como la concentración de sustrato, la de enzima, la temperatura y el pH. La concentración de sustrato influye en la velocidad hasta alcanzar la saturación, donde la enzima está completamente ocupada. La temperatura y el pH óptimos son esenciales, ya que afectan la actividad enzimática. Además, la cinética enzimática se describe mediante el modelo de Michaelis-Menten, que muestra cómo la velocidad se relaciona con la concentración de sustrato, destacando la eficiencia de las enzimas y su capacidad para reciclarse en cada ciclo de transformación de sustrato en producto.

Bajo ciertas condiciones, la velocidad de generación de producto es proporcional a la concentración de sustrato [S]. A medida que la reacción avanza, la velocidad eventualmente alcanza cero, indicando equilibrio y dependencia de la concentración del complejo [ES], intermediario en la formación de productos.

La ecuación $v = k_2[ES]$ describe esta velocidad, donde k_2 es una constante cinética. Se asume que la concentración de sustrato [S] es mucho mayor que la de la enzima [E], ya que la enzima se encuentra en concentraciones catalíticas.

En el inicio de la reacción, la velocidad es constante, simplificándose a la formación del complejo [ES] y la posterior formación de productos: $E + S \xrightarrow{K^1} ES \xrightarrow{K^2} E + P$. La velocidad inicial v_0 se expresa como $v_0 = k_2[ES]$, siendo constante cuando la concentración de productos [P] es baja y k_2 es constante.

Para expresar [ES], se utiliza la relación $[ET] = [E] + [ES]$. La constante de Michaelis-Menten (K_m) mide la afinidad de la enzima por el sustrato.

Cuando [S] es alto, se satura la enzima y v_0 alcanza su velocidad máxima (V_{max}), expresada como $v_{max} = k_2[ET]$. Cuando v es la mitad de v_{max} , [S] es igual a K_m .

Se puede escribir la ecuación de Michaelis-Menten como:

$$v_0 = \frac{v_{max}[S]}{K_m + [S]}$$

La misma que puede linealizarse gracias a Lineweaver-Burk usada para determinar K_m y V_{max} , evitando concentraciones elevadas y poco prácticas, facilitando la regresión lineal.

La inhibición enzimática implica la regulación de las enzimas, que desempeñan roles cruciales en las vías metabólicas y funciones celulares, mediante la interferencia en su actividad catalítica. Se pueden identificar varios tipos de inhibición, como la competitiva, donde el inhibidor compite con el sustrato por el sitio activo; la no competitiva, donde el inhibidor se une a otro sitio, alterando la conformación enzimática; la acompetitiva, donde el inhibidor se une al complejo enzima-sustrato, ralentizando la liberación del producto; y la irreversible, que inactiva permanentemente la enzima. Estos mecanismos permiten un control preciso de las funciones celulares y pueden ser inducidos por moléculas endógenas o exógenas, como fármacos y toxinas.

La enzimología desempeña un papel fundamental en las células vegetales al proporcionar una comprensión detallada del papel de las enzimas en diversos procesos metabólicos. Esto incluye la fotosíntesis, la respiración celular, la síntesis de carbohidratos y la defensa contra patógenos. En el contexto de la fotosíntesis, se destacan enzimas clave que participan en diferentes etapas, asegurando la eficiencia del proceso. Además, las enzimas son esenciales para el transporte de nutrientes en las plantas, facilitando la absorción y movilización de sustancias esenciales. Asimismo, las enzimas desempeñan un papel crucial en el metabolismo de carbohidratos y lípidos, participando en la síntesis y degradación de estas moléculas fundamentales para el crecimiento y desarrollo de las plantas. En conjunto, la enzimología ofrece una comprensión integral de cómo las enzimas son clave para la homeostasis y el funcionamiento vital de las células vegetales en el metabolismo primario y secundario.

CAPITULO

09

**MECANISMOS DE DEFENSA
DE LAS PLANTAS BAJO
ESTRÉS ABIÓTICO Y BIÓTICO**



Mecanismos de defensa de las plantas bajo estrés abiótico y biótico

La dosis hace al veneno.

Paracelsus

9.1. Morfogénesis

La morfogénesis en plantas es un proceso altamente regulado que abarca desde la formación embrionaria hasta la madurez estructural. Comienza con el establecimiento de los ejes raíz/vástago durante la embriogénesis, definiendo la polaridad de la planta con una raíz dedicada a la absorción y un vástago encargado de la fotosíntesis y reproducción.

La citometría embrionaria se refiere a la medida de las propiedades celulares durante el desarrollo embrionario, mientras que el término "meristema apical" se refiere a tejidos embrionarios que son responsables del crecimiento en las plantas, pero no están directamente relacionados con la citometría embrionaria. La formación de tejidos, incluyendo la epidermis, corteza y procambium, es un proceso complejo que involucra la división y diferenciación celular, pero no se asocia específicamente con la citometría embrionaria.

La morfogénesis incluye, de hecho, la configuración de estomas, que son aberturas cruciales para el intercambio gaseoso y la transpiración en las plantas. Además, la forma y distribución de los estomas están influenciadas por factores genéticos y ambientales. Las células parenquimáticas son, de hecho, dominantes en el tejido vegetal y desempeñan un papel crucial en la morfología y el almacenamiento de nutrientes.

La simetría radial se observa en órganos como las flores, mientras que la polaridad es fundamental en el crecimiento de raíces hacia abajo y vástago hacia arriba. Estas características son esenciales para el desarrollo estructural y funcional de la planta.

Los factores ambientales modelan la morfogénesis. Luz, temperatura y disponibilidad de nutrientes influyen en la adaptación morfológica. Las plantas desarrollan espinas en climas áridos o raíces adicionales en suelos pobres, ejemplificando adaptaciones que les permiten sobrevivir y prosperar en diversos entornos.

Las plantas, como organismos, se ven constantemente confrontadas por una variedad de factores de estrés, tanto abióticos como bióticos, que tienen el potencial de impactar negativamente su crecimiento y supervivencia. Para hacer frente a estos desafíos, las plantas han evolucionado desarrollando una serie de mecanismos de defensa, permitiéndoles adaptarse y resistir situaciones adversas. A continuación, se examinan algunos de estos mecanismos, destacando cómo la morfogénesis desempeña un papel crucial en la respuesta y adaptación de las plantas a dichos factores de estrés, desencadenando cambios en su desarrollo morfológico como una estrategia para subsistir en condiciones desafiantes.

El estrés que sufren las plantas se asocia tanto al estrés abiótico, derivado de factores no vivos como condiciones climáticas extremas y suelos adversos, como a estrés biótico, proveniente de factores vivos como patógenos, herbívoros y competencia entre especies. Estos dos tipos de estrés desencadenan respuestas específicas en las plantas, y la morfogénesis juega un papel clave en cómo se desarrollan y adaptan a estas situaciones desafiantes.

9.2. Estrés abiótico

Las plantas, expuestas a factores de estrés abiótico como sequía, frío, salinidad, radiación y metales pesados, han evolucionado mecanismos de defensa para resistir estas condiciones adversas.

Entre estos mecanismos se encuentran la regulación de la apertura estomática, donde las plantas pueden cerrar los estomas durante la sequía para prevenir la pérdida excesiva de agua. Además, las plantas acumulan solutos compatibles, como aminoácidos y azúcares, para mantener la turgencia celular y evitar la deshidratación en condiciones de sequía o salinidad.

En respuesta al estrés abiótico, las plantas sintetizan proteínas de choque térmico, que protegen contra la muerte celular y la desnaturalización de proteínas inducidas por temperaturas elevadas o radiación. Asimismo, la síntesis de antioxidantes, como ácido ascórbico y carotenoides, es crucial para contrarrestar los efectos nocivos de los radicales libres generados durante el estrés abiótico.

En el contexto de la fotosíntesis, se debe considerar la compleja influencia de diversos factores, como el suministro de agua, sales minerales, intensidad de iluminación, temperatura y concentración de CO₂. La ley del mínimo destaca que el factor limitante determina el rendimiento fotosintético. Por ejemplo, incluso en condiciones óptimas de luz, agua y temperatura, una baja concentración de CO₂ puede limitar la fotosíntesis. Además, se destaca la importancia de la estructura de la hoja para optimizar la absorción de luz y cómo la posición de los cloroplastos se ajusta para maximizar la captura de fotones.

El fototropismo positivo, que implica que las hojas sigan la trayectoria del sol, desempeña un papel crucial al garantizar una iluminación óptima y minimizar las pérdidas por reflexión. A pesar de las fluctuaciones en la intensidad lumínica, el contenido de clorofila generalmente no limita la fotosíntesis, ya que las hojas logran absorber suficientes fotones incluso en condiciones de baja concentración de clorofila y baja intensidad lumínica.

Además de proporcionar la energía necesaria para la fotosíntesis, la luz también suministra información valiosa sobre el entorno. Esto incluye la dirección, o más precisamente, el gradiente de luz que permite a la planta orientar sus hojas hacia la fuente de luz, y la región de brillo, que incrementa la luz disponible para la fotosíntesis. La duración de la luz, por otro lado, brinda información sobre la época del año. La temperatura del aire es un factor crucial, ya que el descenso abrupto de la temperatura durante el otoño puede transitar rápidamente hacia un frío intenso, lo que limita el tiempo que las plantas tienen para inactivarse. Sin embargo, es importante señalar que la duración del día se presenta como un indicador confiable de la estación en curso.

En entornos naturales, la cantidad de clorofila no constituye un factor limitante para la intensidad fotosintética. Incluso en condiciones de baja luminosidad, las hojas con cantidades reducidas de clorofila mantienen la capacidad de absorber

una cantidad significativa de fotones, equiparándose al rendimiento de un aparato fotosintético saturado. Sin embargo, un exceso de clorofila en las hojas puede desempeñar un papel clave al permitir una absorción más eficiente de las partes del espectro fotosintéticamente utilizables, especialmente de la luz que ha atravesado otras hojas.

Como consecuencia, las hojas en sombra generalmente presentan concentraciones más elevadas de clorofila por unidad de superficie foliar en comparación con las hojas expuestas al sol. Además, exhiben una mayor cantidad de tilacoides, que pueden apilarse hasta 100 capas. Las plantas de sombra muestran un aumento en el número de moléculas de pigmento por cadena de transporte de electrones o por unidad fotosintética, lo que resulta en antenas más grandes.

Esta mayor concentración de clorofila en hojas de sombra se traduce en una relación clorofila a:b reducida y una mayor participación del fotosistema II en comparación con el fotosistema I. Es común que las hojas en sombra sean más delgadas que las expuestas al sol, reduciendo así la sombra proyectada por los cloroplastos. Esta adaptación es esencial en la regulación del desarrollo de las hojas, ya que se requiere un sistema fotorreceptor sensible al rojo, conocido como fitocromo.

La orientación selectiva hacia la gravedad, denominada gravitropismo, resulta ventajosa para muchas plantas y sus partes. Un tallo que crece verticalmente puede soportar más peso en comparación con uno que crece en direcciones aleatorias. Cuando una planta se inclina debido a factores como inundaciones o deslizamientos de ladera, tiende a ajustar su crecimiento hacia una dirección vertical para mantener su estabilidad. Por otro lado, si la planta continúa creciendo en un ángulo inclinado, necesitará ajustar su estructura produciendo más fibras para sostener su peso y conservar su forma. Este ejemplo ilustra cómo las plantas responden a los estímulos ambientales para optimizar su crecimiento y supervivencia.

En algunas situaciones, la dirección de la gravedad actúa como guía para importantes procesos. Las raíces que crecen hacia abajo están asociadas con la absorción de agua y minerales. Los brotes que crecen hacia arriba, por ejemplo,

en busca de luz para la fotosíntesis, se benefician de la iniciación y distribución de semillas. Cuando los brotes de semillas germinan bajo tierra, deben determinar la dirección adecuada para salir, y en este caso, la gravedad sirve como una guía única.

La orientación hacia la gravedad desempeña un papel crucial en la simetría de las flores y en la interacción con polinizadores. Las flores que son bilateralmente simétricas tienden a alinearse con su propio cuerpo simétrico y seguir el patrón de vuelo de los polinizadores. Es cierto que algunas flores, aunque verticalmente simétricas, pueden proyectarse horizontalmente, adaptándose a los movimientos naturales de insectos y aves que no vuelan al revés o de lado.

Además, la orientación de las flores sigue el gradiente gravitacional de arriba hacia abajo, permitiendo que se alineen de manera efectiva con el entorno. Aunque la gravedad en sí no cambia con el tiempo, la fuerza que ejerce sobre un órgano específico puede cambiar a medida que el peso que soporta ese órgano varía. Por ejemplo, en el caso del pedicelo de la flor de un manzano, las fibras adicionales no se producen hasta que son necesarias, y esto es un mecanismo eficiente para adaptarse a las demandas cambiantes de soporte de peso en la planta.

Las partes de la planta a menudo exhiben un crecimiento que responde al contacto con diversos objetos. Algunos tipos de contacto pueden ser perjudiciales, como cuando una raíz se dirige hacia una piedra o cuando dos ramas se rozan entre sí. En estas situaciones, la planta desarrolla una corteza gruesa como barrera protectora, limitándose a producir esta defensa solo en las áreas que están en contacto, de manera proporcionada a la necesidad real.

Por otro lado, existen tipos de contacto beneficiosos. Por ejemplo, cuando un zarcillo entra en contacto con un objeto, crece alrededor de él utilizándolo como soporte. En el caso de las plantas carnívoras, como la Venus atrapamoscas, el contacto de un insecto con los sensibles pelos gatillo provoca el cierre de la trampa, atrapando y reteniendo al insecto para su posterior digestión.

En algunas situaciones, el contacto se establece entre dos primordios en crecimiento que presentan características de desarrollo. En el caso de muchas flores con pétalos o sépalos, los primordios individuales pueden comenzar

creciendo separados para luego fusionarse, actuando como una unidad simple durante el desarrollo. Aunque la acción física del contacto es similar, cada órgano responde de manera única, demostrando la capacidad de adaptación de la planta. La diversidad de respuestas a los contactos sugiere una adaptación precisa y específica a cada situación.

Las variaciones de temperatura, tanto diarias como anuales, desencadenan desarrollos específicos en muchas plantas. Durante el invierno, cuando se espera que muchas plantas entren en un estado de inactividad, ocurre un porcentaje significativo del metabolismo crítico. Este metabolismo generalmente no se activa en temperaturas que oscilan entre 1 y 7 °C. Las temperaturas frías son esenciales para el florecimiento normal en plantas bienales y muchas perennes. Específicamente, las especies de árboles perennes adaptadas a inviernos fríos, como las manzanas, suelen requerir temperaturas cercanas al punto de congelación para romper la latencia de sus yemas florales, formadas en veranos anteriores.

El proceso de invernización, que implica la exposición a bajas temperaturas invernales, provoca un cambio de estado en la planta. Esto le permite percibir y responder a estímulos que inducen la formación de flores. En el primer año de preinvernización, el verano no tiene un efecto significativo, mientras que, en el segundo año, la postinvernización induce la floración. Si una planta no experimenta invernización, no producirá flores. Las bajas temperaturas son esenciales para inducir una latencia profunda en árboles y arbustos de regiones templadas.

Además, los días cortos de otoño llevan a las plantas a prepararse para el invierno, entrando en un estado leve de letargo. Sin embargo, la resistencia completa no se alcanza hasta que la planta percibe temperaturas frías. Estos procesos son esenciales para la adaptación de las plantas a las estaciones y aseguran un desarrollo adecuado en respuesta a las condiciones ambientales cambiantes.

Aunque el agua es un requisito esencial para la vida, su presencia no necesariamente actúa como una señal en la vía de otros factores para las plantas. Si la cantidad necesaria de agua está disponible, las plantas crecen; de

lo contrario, se marchitan e incluso pueden morir. Algunas raíces, al encontrarse cerca del agua, experimentan un crecimiento más rápido al estar en un entorno favorable, creciendo en todas direcciones. Por el contrario, las raíces que se alejan del agua tienden a crecer más lentamente, no solo debido al entorno seco, sino también porque no encuentran un estímulo para dirigir su crecimiento de manera específica, a diferencia de cómo responden a la gravedad.

La escasez de agua desencadena respuestas adaptativas específicas en las plantas. Una de las primeras respuestas es la producción de la hormona del ácido abscísico, la cual provoca que las células protectoras pierdan potasio cerca de los estomas. Este proceso ocurre en la mayoría de las plantas, incluso cuando las células tienen suficiente agua para llevar a cabo el metabolismo básico. Si el estrés hídrico persiste o se intensifica, se desencadenan nuevas respuestas que pueden inhibir la productividad de nuevas hojas. Esto se logra mediante el aumento del grosor de la cutícula en las hojas existentes o la abscisión de hojas para conservar la humedad y maximizar las posibilidades de supervivencia en condiciones de sequía.

9.3. Estrés biótico

Las plantas, a pesar de su aparente inmovilidad, enfrentan constantemente amenazas bióticas que pueden afectar su salud y supervivencia. Este tipo de desafíos, conocidos como estrés biótico, abarcan una variedad de situaciones, como la presencia de patógenos que causan enfermedades o las lesiones provocadas por herbívoros. En respuesta a estas amenazas, las plantas han desarrollado ingeniosos mecanismos de defensa para resistir y contrarrestar los efectos perjudiciales de los factores bióticos.

Un aspecto destacado de estas estrategias defensivas es la síntesis de compuestos antimicrobianos, mediante la cual las plantas producen una amplia gama de sustancias que poseen propiedades antimicrobianas para combatir patógenos invasores y garantizar su supervivencia en un entorno dinámico y desafiante. Estas situaciones desencadenan respuestas complejas a nivel molecular, celular y fisiológico en las plantas, marcando una interacción dinámica y continua en su entorno biótico.

A nivel molecular, las plantas son capaces de generar respuestas específicas ante la presencia de patógenos. Los receptores de reconocimiento de patrones (PRRs) activan cascadas de señalización, desencadenando respuestas de defensa como la síntesis de fitoalexinas y la expresión de genes relacionados con la resistencia. Este reconocimiento molecular es crucial para la activación rápida de respuestas inmunitarias.

A nivel celular, las plantas pueden usar mecanismos físicos y químicos para combatir herbívoros. Existen mecanismos de defensa química como la producción de fitoquímicos tóxicos, como alcaloides y terpenoides. Además, la respuesta inducida por herbívoros puede activar la liberación de compuestos volátiles que alertan a plantas vecinas, facilitando una respuesta coordinada en la comunidad vegetal.

A nivel fisiológico, las plantas despliegan cambios en su arquitectura y fisiología en respuesta al estrés biótico. La inhibición del crecimiento, la modulación en la apertura de estomas y la redistribución de recursos son estrategias comunes. Siendo necesaria la activación de rutas de señalización hormonal, como el ácido jasmónico y el ácido salicílico, que juega un papel clave en la coordinación de respuestas adaptativas.

Entender las respuestas del estrés biótico es fundamental para mejorar la resistencia de los cultivos y promover la salud de los ecosistemas. Investigaciones recientes han profundizado en los mecanismos moleculares y las interacciones planta-patógeno/herbívoro, proporcionando valiosas perspectivas para el diseño de estrategias agronómicas y de conservación.

9.4. Resumen

La morfogénesis en las plantas, desde la formación embrionaria hasta la madurez, es un proceso meticulosamente regulado. Se inicia con el establecimiento de ejes raíz/vástago durante la embriogénesis, definiendo las funciones distintivas de la raíz y el vástago. Este proceso implica la citometría embrionaria, la configuración de estomas, así como la consideración de la simetría y polaridad. Factores ambientales, tales como la luz y la temperatura, influyen en la morfología resultante. Las plantas desarrollan adaptaciones específicas, como la formación de espinas en climas áridos, como parte

del proceso de morfogénesis. Estas adaptaciones son cruciales para enfrentar tanto el estrés abiótico, como el causado por condiciones climáticas extremas y suelos desafiantes, como el estrés biótico, provocado por patógenos y la competencia con otras plantas. La morfogénesis juega un papel esencial al permitir a las plantas realizar cambios morfológicos que les permiten sobrevivir y prosperar en su entorno.

Las plantas, expuestas a condiciones de estrés abiótico como sequía, frío y salinidad, han evolucionado mecanismos de defensa sofisticados. Estos mecanismos incluyen la regulación de la apertura estomática, la acumulación de solutos y la síntesis de proteínas de choque térmico y antioxidantes. En el proceso de fotosíntesis, factores como el agua, la luz y el CO₂ impactan directamente en el rendimiento de las plantas. El fototropismo positivo asegura una exposición óptima a la luz solar. Además, la duración del día y la temperatura son indicadores cruciales de la estación, mientras que la orientación selectiva hacia la gravedad guía el crecimiento de raíces y brotes. El contacto con objetos y las variaciones de temperatura son factores determinantes en el desarrollo de flores, y la presencia de agua, aunque esencial, desencadena respuestas adaptativas, como la producción de ácido abscísico y alteraciones en la morfología foliar.

A pesar de su falta de movilidad, las plantas enfrentan constantes amenazas bióticas, como patógenos y herbívoros, lo que desencadena respuestas defensivas complejas. La síntesis de compuestos antimicrobianos se presenta como una estrategia clave, permitiendo a las plantas generar sustancias que combaten patógenos. A nivel molecular, activan receptores específicos en respuesta a patrones de patógenos, desencadenando respuestas inmunitarias. A nivel celular, emplean defensas químicas y físicas contra herbívoros, liberando compuestos volátiles para alertar a plantas vecinas. Fisiológicamente, ajustan su arquitectura y funciones, incluyendo la inhibición del crecimiento y cambios en la apertura de estomas, en respuesta al estrés biótico. Las rutas hormonales, como el ácido jasmónico y el salicílico, desempeñan un papel fundamental en estas respuestas. La comprensión de estos mecanismos de respuesta es crucial para mejorar la resistencia de los cultivos y conservar los ecosistemas. Las investigaciones actuales ofrecen valiosas perspectivas para desarrollar estrategias agronómicas y de conservación efectivas.

CAPITULO

10

**PERSPECTIVAS FUTURAS EN
LA INVESTIGACIÓN DE LA
BIOQUÍMICA VEGETAL**



Perspectivas futuras en la investigación de la bioquímica vegetal

La perfección se logra cuando no nada más que añadir, sino cuando no hay nada más que quitar.

Antonie de Saint-Exupéri

Existen áreas e investigaciones que actualmente se desarrollan basados en la bioquímica vegetal.

La metabolómica Vegetal explora los perfiles metabólicos de las plantas para comprender cómo diferentes procesos bioquímicos afectan el crecimiento, la adaptación el estrés y la síntesis de compuestos útiles.

Dentro de esta área algunos estudios destacan la eficacia del silicio, yodo y hierro en la mejora del crecimiento y la calidad nutricional de diversos cultivos, contribuyendo así a la seguridad alimentaria y la biofortificación.

El aumento en la demanda mundial de pimientos (*Capsicum annuum*) genera desafíos en su producción, relacionados con problemas nutricionales y patógenos. En este contexto, existe una evaluación detallada sobre los efectos del silicio en el crecimiento y rendimiento del cultivo de pimiento bajo condiciones controladas. Los resultados indican que la aplicación de 10 g de silicio/planta conduce a un aumento de 12 cm en el crecimiento y mejora significativamente el rendimiento agrícola en comparación con otros tratamientos evaluados.

Asimismo, se llevó a cabo un estudio sobre el aumento de la concentración de yodo (KI) en berenjenas, para potenciar la calidad nutricional de los frutos, concluyendo que este tratamiento mejora la actividad antioxidante y aumenta la concentración de minerales esenciales en los frutos. Además, se abordan temas de biofortificación con hierro en lechugas mediante aspersion foliar, evidenciando que la masa de hojas y el área foliar no se ven afectadas por el tratamiento, destacando la importancia de establecer épocas específicas para su aplicación, asegurando resultados más eficientes en términos nutricionales.

Existen también estudios comparativos entre propiedades fisicoquímicas y antioxidantes de las hojas de batata común y biofortificada. La batata biofortificada exhibe niveles más altos de proteínas, carotenoides, flavonoides, antocianinas y actividad antioxidante en comparación con la variedad común. Estos hallazgos refuerzan la relevancia de la biofortificación para mejorar la calidad nutricional de los cultivos.

También dentro de la metabolómica vegetal se explora la interacción entre plantas, como en el caso de bosques de *Nothofagus antarctica* (ñire), donde la presencia de arbustos como *Berberis microphylla* (calafate) establece un papel protector y promotor de crecimiento para la regeneración de ñire, y provee frutos para la fauna local.

En el contexto de árboles frutales como el castaño (*castanea sativa Mill.*), al evaluar su resiliencia frente a eventos climáticos extremos, como aumento de temperatura y olas de calor, proporciona información para programas de mejora genética asociadas a los efectos del cambio climático en la producción forestal.

Existen además estudios de híbridos de *Eucalyptus globulus* por *Eucalyptus nitens*, sometidos a estrés abiótico, con un enfoque en la influencia de ARNs no codificantes de cadena larga (lncRNAs), generando datos que destacan la importancia de entender los mecanismos moleculares para mejorar la tolerancia al estrés térmico, ofreciendo una perspectiva valiosa para los programas de mejora genética en estos cultivos madereros.

Todas las especies se ven afectadas por diversos tipos de estrés, el conocimiento basado en metabolómica vegetal brinda una comprensión de estas complejas interacciones generando guías agrícolas y forestales más efectivas y sostenibles, así como estrategias de mejora genética para enfrentar los desafíos emergentes en la producción de alimentos y madera.

El proceso inicial de mejora de los cultivos, conocido como domesticación y selección, fue llevado a cabo por los agricultores a lo largo del tiempo, eligiendo semillas de plantas más productivas o adaptadas a diferentes condiciones de crecimiento, generando una mejora genética más precisa, enfocándose en características agronómicas específicas. En el caso del lino, la colza y el cártamo, experimentaron un mejoramiento genético, influenciado por su

importancia a nivel mundial y local, destacando su inclusión en sistemas productivos y la importancia relacionar las investigaciones con la participación de los agricultores para llegar a objetivos sostenibles.

Las plantas superiores tienen la capacidad de sintetizar una variedad de productos orgánicos, conocidos como metabolitos secundarios, a partir de precursores inorgánicos. Estos metabolitos secundarios incluyen compuestos como alcaloides, terpenoides y flavonoides, que desempeñan funciones esenciales en respuestas a estímulos ambientales, defensa contra patógenos y atracción de polinizadores.

Es importante destacar que la extracción directa de estos metabolitos de plantas silvestres puede tener impactos negativos en la biodiversidad al afectar el equilibrio natural de los ecosistemas. En este contexto, la aplicación de técnicas biotecnológicas, como el cultivo in vitro de tejidos y células vegetales, se presenta como una alternativa sostenible para la obtención de estos compuestos. Además de ser una herramienta valiosa para la producción sostenible de metabolitos secundarios, las técnicas biotecnológicas también son cruciales para la investigación tanto básica como aplicada en este campo.

El mejoramiento genético de cultivos como el aguacate ha experimentado avances significativos gracias a la biotecnología moderna y el cultivo in vitro. Estas herramientas son esenciales para el desarrollo de protocolos eficientes de regeneración y transformación genética. Aunque se han logrado avances, persisten desafíos, como la diversidad de respuestas morfogénicas dependientes del genotipo. Este estudio contribuye al desarrollo de protocolos en aguacate, abordando desafíos como la estandarización de protocolos específicos para cada variedad y la mejora de tasas de regeneración.

En un contexto más amplio, la aplicación de la biotecnología en la agricultura ha revolucionado la forma en que se cultivan y mejoran los cultivos. Desde la domesticación inicial hasta las técnicas modernas de cultivo in vitro, la biotecnología ha permitido adaptar las plantas a las necesidades humanas, mejorando la producción de alimentos y contribuyendo a la salud humana. Este enfoque ofrece un equilibrio entre la tradición agrícola y las herramientas

científicas avanzadas para abordar los desafíos alimentarios y promover la sostenibilidad en la producción agrícola.

La bioquímica vegetal es una disciplina crucial que influye directamente en diversos campos de investigación, destacando la biofortificación para mejorar la calidad nutricional de los cultivos, la metabolómica vegetal para comprender los perfiles metabólicos y adaptaciones de las plantas, la biotecnología y el mejoramiento genético para desarrollar variedades más resistentes y productivas, las interacciones planta-microorganismo para comprender las asociaciones simbióticas y patogénicas, la ecofisiología vegetal para analizar las respuestas de las plantas a su entorno y las nuevas tecnologías analíticas para avanzar en métodos de estudio y análisis. Además, la investigación en producción de biomasa y biocombustibles busca aprovechar eficientemente los recursos vegetales para contribuir a soluciones sostenibles en el ámbito energético. Estos puntos de investigación demuestran la multidimensionalidad y la importancia de la bioquímica vegetal en la comprensión y el avance de la agricultura, la ecología y la biotecnología.



Glosario

Glosario

Absorción: Proceso por el cual las sustancias atraviesan membranas y son incorporadas por las células o tejidos.

Ácidos grasos: Moléculas compuestas principalmente por una cadena de carbono y hidrógeno, con un grupo carboxilo en un extremo. Son componentes esenciales de los lípidos.

Anabolismo: Conjunto de procesos metabólicos que implican la síntesis de moléculas complejas a partir de moléculas más simples, requiriendo energía.

Antiportador de iones: Proteína de membrana celular que transporta iones a través de la membrana en direcciones opuestas.

Apoptosis: Muerte celular programada, un proceso regulado genéticamente que contribuye al desarrollo y al mantenimiento del equilibrio en organismos multicelulares.

Biofortificación: Estrategia para aumentar el contenido de nutrientes esenciales en los alimentos a través de prácticas agronómicas, mejoramiento genético u otras técnicas.

Cadena de transporte de electrones: Serie de proteínas en la membrana mitocondrial o cloroplástica que transporta electrones durante la fosforilación oxidativa para generar ATP.

Células del córtex: Células en la capa exterior de un órgano o estructura biológica.

Células del mesófilo: Células en el tejido interno de una hoja, donde ocurre la fotosíntesis.

Crasulácea: Familia de plantas suculentas que incluye muchas variedades de suculentas ornamentales.

Electrón: Partícula subatómica con carga negativa que orbita alrededor del núcleo de un átomo.

Endocitosis: Proceso por el cual las células absorben moléculas grandes al rodearlas con su membrana celular.

Especies reactivas de oxígeno (ROS): Moléculas altamente reactivas que contienen oxígeno, como los radicales libres, que pueden causar daño celular.

Evaginación: Proceso de protrusión o salida de una estructura, como la evaginación de una membrana celular.

Exergónica: Reacción química que libera energía.

Fermentación: Proceso metabólico que libera energía en ausencia de oxígeno, generalmente mediante la degradación de azúcares.

Fitocromo: Pigmento vegetal sensible a la luz que regula varios procesos de desarrollo en las plantas.

Fosforilación oxidativa: Proceso en el cual se genera ATP a través de la transferencia de electrones en la cadena respiratoria.

Fotoautótrofo: Organismo que produce su propio alimento mediante la fotosíntesis, utilizando luz como fuente de energía.

Glucosaminoglicanos: Moléculas compuestas de azúcares que forman parte de la matriz extracelular.

Heterótrofo: Organismo que obtiene su alimento de otras fuentes orgánicas.

Homeostasis: Mantenimiento del equilibrio interno en un organismo.

Inclusiones cristalinas: Estructuras celulares que contienen cristales, a menudo de sales minerales.

Iones: Átomos o moléculas cargados eléctricamente debido a la pérdida o ganancia de electrones.

Meristemos: Tejidos embrionarios en plantas responsables del crecimiento y desarrollo.

Metabolismo oxidativo: Proceso metabólico que implica la oxidación de moléculas para liberar energía.

Mutualismo: Relación simbiótica en la que ambas partes se benefician mutuamente.

Ósmosis: Paso de agua a través de una membrana semipermeable desde una región de baja concentración de solutos hacia una región de alta concentración.

Pigmento: Sustancia que proporciona color, como los pigmentos fotosintéticos en las plantas.

Porinas: Proteínas integrales de membrana que forman poros y facilitan el paso de moléculas a través de las membranas celulares.

Primordios de hojas: Etapas tempranas del desarrollo de las hojas.

Profusión: Abundancia o gran cantidad.

Protón: Partícula subatómica con carga positiva.

Enlace fosfenol: Enlace químico de alta energía utilizado en la transferencia de fosfato durante la fosforilación.

Regulación y expresión génica: Control de la actividad de los genes y su expresión en respuesta a señales celulares o ambientales.

Replicación, el ADN: Proceso de copia del material genético en la célula.

Ribosomas: Orgánulos celulares donde tiene lugar la síntesis de proteínas.

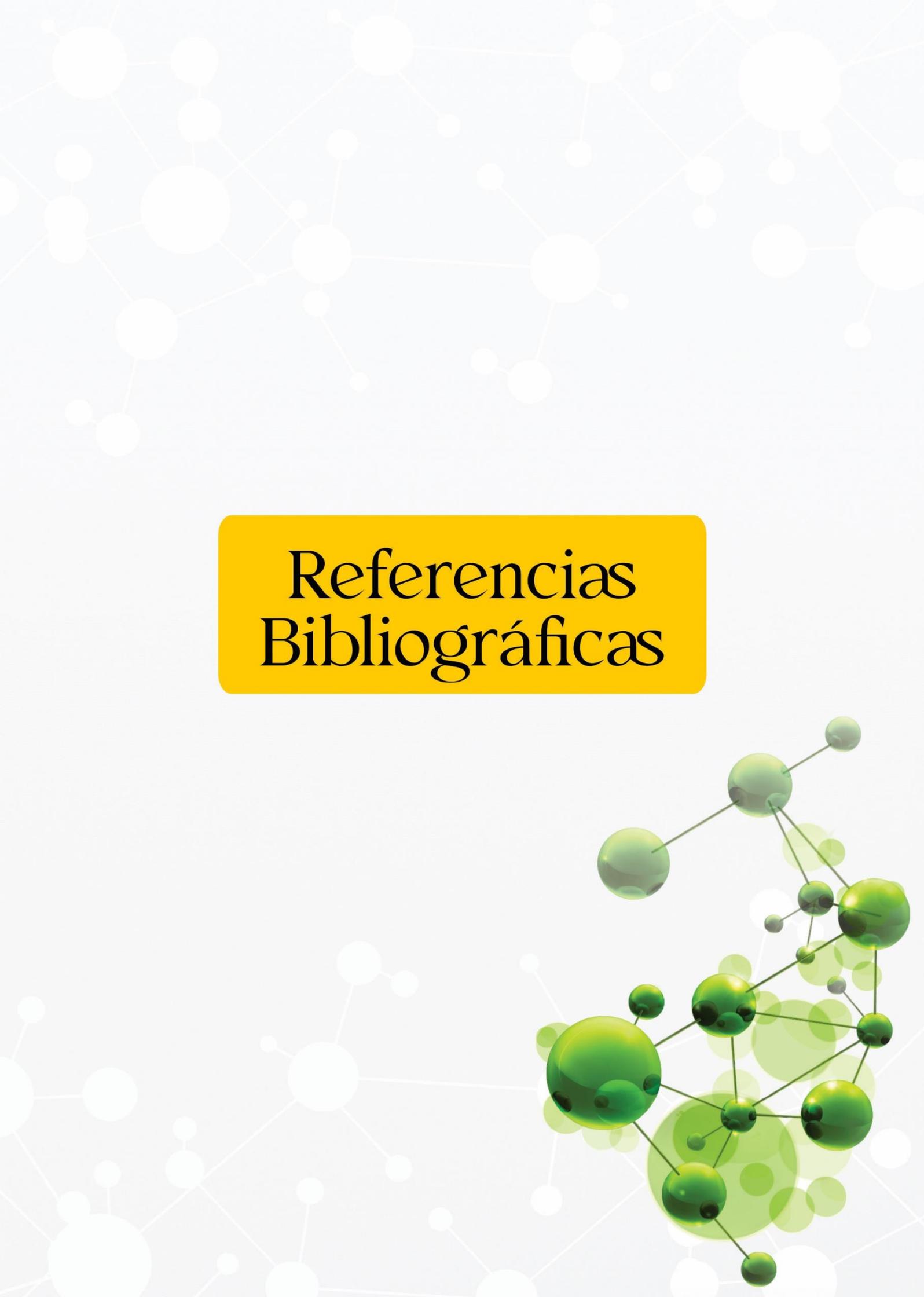
Sistema inmunológico: Conjunto de órganos y células que protegen al organismo contra enfermedades y patógenos.

Transbordador de tipo antiporte: Proteína de membrana que transporta moléculas en direcciones opuestas.

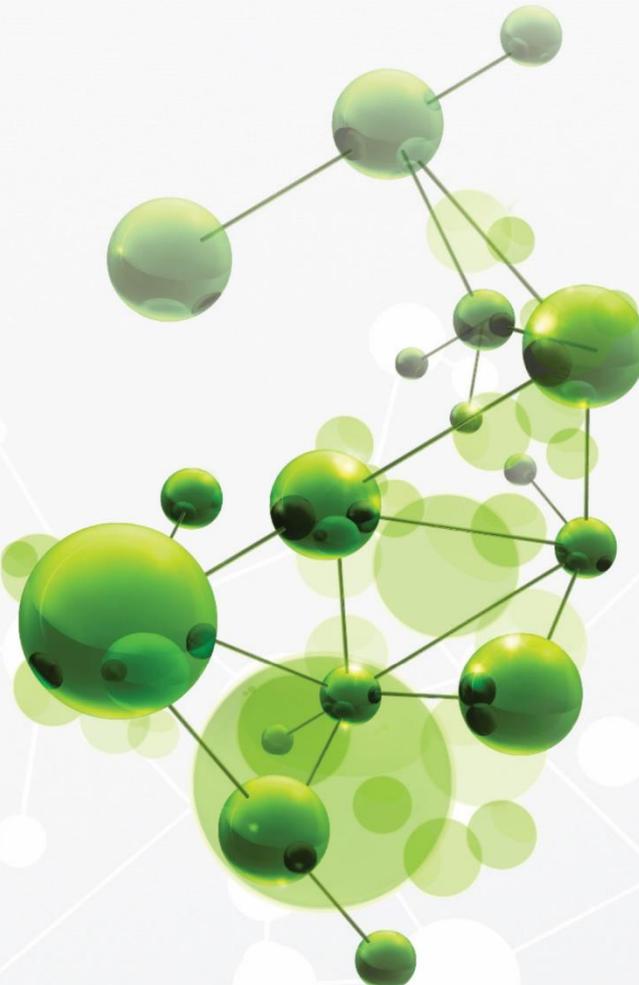
Transcripción, el ADN: Proceso en el cual se copia la información genética del ADN para formar ARN mensajero.

Transferencia de electrones: Movimiento de electrones entre moléculas en una reacción química.

Vástago: Parte aérea de una planta, que incluye tallos, hojas y flores.



Referencias Bibliográficas



Referencias Bibliográficas

- Alvia, A. M., Astudillo, J. R. H., Holguín, D. M. C., Solórzano, F. a. V., Álava, M. M. S., Valdivieso, P., Alvia, M. J. M., Sornoza, J. W. S., Macías, M. J. E., Saltos, S. P. U., Espinoza, S. X. A., Macías, O. E. T., Reyes, J. M. P., Villamar, L. a. M., Cedeño, D. I. C., & Sánchez, K. J. I. (2018). INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LA BIOQUÍMICA. In *Editorial Científica 3Ciencias eBooks*. <https://doi.org/10.17993/ccyll.2018.28>
- Arroyo-Marín M. J. & Machuca-Herrera A. E. (2023). Actividad promotora del crecimiento vegetal de especies de morchella provenientes de bosque nativo y de plantaciones forestales del centro- sur de Chile. <http://repositorio.udec.cl/handle/11594/10725>
- Aubert, D. (2013). La transition bimembranées/unimembranées : une révolution au royaume des bactéries? ResearchGate. https://www.researchgate.net/publication/272177027_La_transition_bimembraneesunimembranees_une_revolution_au_royaume_des_bacteries
- Azcon-Bieto, J., & Talón, M. (2013). Fundamentos de fisiología vegetal (2da ed.). McGRAW-HILL - INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S. L.
- Das, S. K., Ray, M. K., Panday, D., & Mishra, P. (2023). Role of biotechnology in creating sustainable agriculture. *PLOS Sustainability and Transformation*, 2(7), e0000069. <https://doi.org/10.1371/journal.pstr.0000069>
- Dorado-Reyes, F. J. (2023). Resiliencia de *castanea sativa Mill.* ante factores de estrés relacionados con el cambio global. <https://dehesa.unex.es/handle/10662/16573>
- Edukiak. (2014). Edukiak. Recuperado el 24 de febrero de 2024, de https://www.edebe.com/educacion/documentos/111142-0-529-Natura5EPEUSAlumno_6UD.pdf
- Eranicle. (n.d.). 3d rendering of biological animal cell with organelles cross section. iStock. <https://www.istockphoto.com/es/foto/representaci%C3%B3n-3d-de-c%C3%A9lulas-animales-con-org%C3%A1nulos-gm1327572238-411891342>
- Fagundes, M. E., Lucchetta, L., De Souza, D. M., Guimarães, A. T. B., & Kottwitz, L. B. M. (2023). CARACTERIZAÇÃO FÍSICO-QUÍMICA e DE COMPOSTOS BIOATIVOS DE FOLHAS DE BATATA-DOCE COMUM e

- BIOFORTIFICADA. Revista Faz
 Ciência, 24(40). <https://doi.org/10.48075/rfc.v24i40.29933>
- Fernández, M. (2023). ARN no codificante de cadena larga en respuesta a estrés abiótico en híbridos de *Eucalyptus nitens* x *Eucalyptus globulus*. <http://repositorio.udec.cl/handle/11594/11442>
- Fruton, J. S. (1999). *Proteins, Enzymes, Genes: The Interplay of Chemistry and Biology* (1.a ed.). Yale University Press.
- GeaSeeds. (2018, May 8). FASE DE LA FOTORRESPIRACIÓN EN LAS PLANTAS. Blog Cannabico De GeaSeeds. <https://geaseeds.com/blog/fase-fotorrespiracion-plantas/>
- Harper, H. A. (2013). *Harper. Bioquímica ilustrada*. Mc Graw Hill Education.
- Howe, G. A., & Jander, G. (2008). Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*.
- Kurusu, G., Zhang, H., Smith, J. L., & Cramer, W. A. (2013). Structure–Function of the Cytochrome b6f Complex of Oxygenic Photosynthesis. In *Elsevier eBooks* (pp. 329–334). <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-378630-2.00158-4>
- Lara-Izaguirre, A. Y., Rojas-Velázquez, Á. N., Jáuregui, J. a. A., Alia-Tejacal, I., Méndez-Cortés, H., & Hernández-Montoya, A. (2023). BIOFORTIFICACIÓN CON YODO, ACTIVIDAD ANTIOXIDANTE Y MINERALES EN FRUTOS DE BERENJENA (*Solanum melongena* L.). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 46(4), 399. <https://doi.org/10.35196/rfm.2023.4.399>
- León-Méndez, G., León-Méndez, D., Monroy-Arellano, M. R., De La Espriella-Angarita, S., & Barros, A. H.-. (2020). *Modificación química de almidones mediante reacciones de esterificación y su potencial uso en la industria cosmética*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.4263410>
- Lodeiro, A. (2016). *Catálisis enzimática*. Editorial de la Universidad de la Plata <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/59590>
- Morando, A. (2017). *Ciclo de Calvin Kelvin incluyendo una breve explicación del mismo, Esquemas y mapas conceptuales de Bioquímica*. Docsity. <https://www.docsity.com/es/ciclo-de-calvin-kelvin-incluyendo-una-breve-explicacion-del-mismo/2336665/>
- Pandey, S. P., & Somssich, I. E. (2009). The role of WRKY transcription factors in plant immunity. *Plant Physiology*.
- Pérez, J. J. R., Rodríguez-Rodríguez, S., Torres-Rodríguez, J. A., Llerena-Ramos, L. T., Hernández-Montiel, L. G., & Ruíz-Espinoza, F. H. (2023). Biofortificación con Silicio en el Crecimiento y Rendimiento de Pimiento

- (*Capsicum annum* L.) en Ambiente Controlado. *Terra Latinoamericana*.
<https://doi.org/10.28940/terra.v41i0.1749>
- Pieterse, C. M., Van der Does, D., Zamioudis, C., Leon-Reyes, A., & Van Wees, S. C. (2012). Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*.
- Reynolds, T., Weiner, T. E., Stocking, C. R., & Barbour, M. G. (1972). Botany. An Introduction to Plant Biology. In *Kew Bulletin* (Vol. 27, Issue 2, p. 385).
<https://doi.org/10.2307/4109487>
- Sánchez Vallduvı́, G. E., & Chamorro, A. M. (2023). Lino, colza y cártamo. oleaginosas que aportan a la diversificación productiva.(1st ed.). Editorial de la UNLP.
- Significados. (2022). Célula animal y vegetal: diferencias y semejanzas. Significados. <https://www.significados.com/celula-animal-y-vegetal/>
- Sitte, P., Weiler, E. W., Kadereit, J. W., Bresinsky, A., & Körner, C. (2004). Tratado de botánica [Texto impreso] / autores originales, E. Strasburger. [et al.; traducción, Ma Jesús Fortes Fortes] 35a ed. <https://epub.uni-regensburg.de/33086/>
- Soler, R. (2023). Asociación espacial de *Nothofagus Antarctica* y *Berberis microphylla*: Mecanismos de facilitación sobre la regeneración arbórea en sistemas silvopastoriles. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/158588>
- Thaler, J. S., Humphrey, P. T., & Whiteman, N. K. (2012). Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science*.
- Varela, H. A. (2023, febrero 5). Cultivo de tejidos y células vegetales como estrategia biotecnológica para la producción de compuestos bioactivos. <http://revistaibio.com/ojs33/index.php/main/article/view/112>
- Visor de libros: Cloroplastos. (n.d.). www.educa2.madrid.org. Retrieved February 24, 2024, from https://www.educa2.madrid.org/web/argos/inicio/-/book/-copia-de-citologia-celular?controlPanelCategory=portlet_book_viewer_WAR cms_tools&book_viewer_WAR cms_tools_chapterIndex=60d9d59d-3ee7-47f2-b510-89e408c35e19
- Voet, D., & Voet, J. G. (2006). *Bioquímica*. Ed. Médica Panamericana.
- Waldir, M. C. J. (2023). Biofortificación del cultivo hidropónico de la lechuga (*Lactuca sativa* L.) con Hierro. <https://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/20.500.12996/5900>

RESUMEN

Se establecen los principios bioquímicos fundamentales que rigen el desarrollo de las plantas, explorando la composición y estructura de sus células. Además, se aborda la fotosíntesis como un proceso metabólico esencial. El metabolismo de biomoléculas, que incluye el transporte de nutrientes y la síntesis de carbohidratos, lípidos, proteínas y otros compuestos, es analizado en profundidad. Asimismo, se abordan temáticas cruciales como la respiración celular en plantas, la biosíntesis de metabolitos secundarios y el papel de las hormonas vegetales en el crecimiento y desarrollo. La enzimología vegetal, con énfasis en la cinética enzimática, se presenta como un componente esencial del metabolismo vegetal. Además, se examinan los mecanismos de defensa de las plantas frente al estrés abiótico y biótico, abordando la morfogénesis y los desafíos que enfrentan las plantas en su entorno. El libro concluye con una visión hacia el futuro en la investigación de la bioquímica vegetal.

Palabras Clave: Bioquímica vegetal, enzimología vegetal, estrés abiótico, estrés biótico.

Abstract

The fundamental biochemical principles that govern the development of plants are established, exploring the composition and structure of their cells. In addition, photosynthesis as an essential metabolic process is addressed. The metabolism of biomolecules, which includes the transport of nutrients and the synthesis of carbohydrates, lipids, proteins and other compounds, is analyzed in depth. Crucial topics such as cellular respiration in plants, biosynthesis of secondary metabolites and the role of plant hormones in growth and development are also addressed. Plant enzymology, with emphasis on enzyme kinetics, is presented as an essential component of plant metabolism. In addition, plant defense mechanisms against abiotic and biotic stresses are examined, addressing morphogenesis and the challenges plants face in their environment. The book concludes with a look into the future of plant biochemistry research.

Keywords: Plant biochemistry, plant enzymology, abiotic stresses, biotic stresses.



<http://www.editorialgrupo-aea.com>



[Editorial Grupo AeA](#)



[editorialgrupoaea](#)



[Editorial Grupo AEA](#)

ISBN: 978-9942-651-23-5



9 789942 651235

