

LA CIENCIA DE LAS PLANTAS APRENDIDA EN JARDINES, CASAS, PATIOS Y AZOTEAS

Carlos Vicente Córdoba

Académico Correspondiente

María Estrella Legaz González

Catedrática de Fisiología Vegetal

RESUMEN

PALABRAS CLAVE

Ciencia.
Conocimiento.
Divulgación científica.
Información.
Medio urbano.
Plantas.
Técnica.

La ciencia impregna prácticamente todos los aspectos de nuestra vida gracias a la rapidez con la que se genera el conocimiento científico, la velocidad con la que dicho conocimiento se transmite y la profunda tecnificación de nuestra vida cotidiana. Velocidad que muchas veces no permite ese instante de reflexión que es necesario para que el concepto se comprenda correctamente y se incorpore al acervo cultural de nuestra persona. En este trabajo se analizan las fuentes de información, su credibilidad y la disponibilidad de fuentes de conocimiento que nuestra vida diaria pone a nuestra disposición en relación con la ciencia de las plantas.

ABSTRACT

KEYWORDS

Science.
Knowledge.
Scientific disclosure.
Information.
Urban environment.
Plants.
Technique.

Science permeates practically every aspect of our lives thanks to the speed with which scientific knowledge is generated, the speed with which this knowledge is transmitted and the profound technification of our daily lives. Speed that many times does not allow that moment of reflection that is necessary to be correctly understood the concept and incorporated into the cultural heritage of our person. In this work, we analyze the sources of information, their credibility and the availability of sources of knowledge that our daily life puts at our disposal in relation to the science of plants.

1. INTRODUCCIÓN

No es desacertado afirmar que hoy día la ciencia y la técnica impregnan con cierta profundidad nuestra vida prácticamente en todos los estratos sociales. A ello ha contribuido notablemente la facilidad para la difusión del conoci-

miento y la dependencia de las nuevas técnicas para casi cualquier actividad, por insignificante que esta sea. Si la transmisión del saber otorga al científico un papel predominante en la información a los ciudadanos, un proceso de este tipo podría definirse como un fenómeno de «desconocimiento de lo lento», según lo explica Mühlmann (2006). «Lo lento» es, en este caso, lo adquirido para ser transmitido o mejor, la adquisición de saberes para ser posteriormente transmitidos. Mühlmann aclara que:

Lento es un movimiento que dura más de una generación. Para observarlo, hemos de recurrir a la colaboración de seres humanos que han vivido antes que nosotros y de los seres humanos que vivirán después.

Léase por vivido lo realizado en los años precedentes, susceptible de transformarse en conocimiento trascendente. Profesional de la ciencia y ciudadano se convierten así en eslabones de una cadena que elabora conocimiento al mismo tiempo que lo transmite en la vía por la que «lo lento» (en cuanto a ciencia se refiere) transcurre. Lo que hasta hace unos 50 años resultaba estructuralmente casi imposible, la colaboración con generaciones anteriores y posteriores, hoy es un hecho. La velocidad con la que el conocimiento científico se genera y se difunde, especialmente el conocimiento biológico, es tan rápida que la colaboración entre tres generaciones solapadas en el tiempo y laboralmente activas se establece con facilidad. Lo único que puede retrasar el proceso de transmisión del conocimiento es la resistencia, cuando no el rechazo de uno de los eslabones, generalmente segundo o tercero (es decir, profesional meramente transmisor y ciudadano) a la aceptación de los saberes.

Pero no solo ha contribuido a la impregnación social de lo científico la facilidad de generación del conocimiento sino también, y de manera muy singular, la tecnificación progresiva de la vida cotidiana. El ejemplo más claro de este aserto está en nuestra absoluta dependencia de multitud de electrodomésticos, lo que nos ha obligado a familiarizarnos con conceptos como voltaje, vatiaje, microondas, temperatura, congelación, bares, etc. Las modernas vías de comunicación nos han facilitado (a veces complicado) la vida en gran manera. Hoy, mediante el uso de un ordenador personal, podemos obtener billetes para viajar en coche, autobús, tren, barco o avión, podemos sacar desde nuestro domicilio entradas para el cine o el teatro, visualizar el estado de nuestra cuenta corriente, comprar ropa, zapatos, utensilios diversos e incluso hacer la compra diaria o semanal de verduras, frutas, carne o pescado. Claro que nuestro conocimiento de muchas de estas técnicas es solamente superficial, lo que solemos describir con el eufemismo de: «yo soy solo usuario», pero, a veces, sobre la falta de claridad del concepto aflora nuestra auténtica ignorancia. En otra parte

hemos descrito esta situación, partiendo de un hecho absolutamente verídico convertido en relato novelístico:

Llegaba Lucía al hotel cuando recordó que su grabadora no tenía pilas. Era una costumbre que había adquirido hacía varios años, grabar una serie de impresiones o ideas adquiridas después de una reunión. Tenía necesidad de establecer con calma una serie de conclusiones y oír las de nuevo al día siguiente, ya descansada. Era una rutina que le ayudaba a tomar decisiones. Vio el anuncio de una tienda de electricidad y entró en ella. Ya casi estaban cerrando, pero un señor mayor todavía era atendido por un dependiente. Se apoyó en el mostrador, cerca de ellos, para hacerse notar y tratar de ser atendida. El vendedor mostraba en aquel momento al cliente dos modelos distintos de vaporeta, explicándole sus características diferenciales:

— Las dos son buenísimas, entiéndame, pero hay diferencias entre una y otra. Las dos tienen calderín de acero inoxidable, dos litros y medio de cabida, seis boquillas para distintas operaciones, pero ésta, por ejemplo alcanza tres bares y medio mientras que la otra llega a cinco bares.

— No, mire usted, eso no me importa, porque yo no bebo. Lo que quiero es que limpie bien.

(Fragmento transcrito de: *YA ESTUVE DEMASIADO TIEMPO EN ESTE SITIO*. Vicente Córdoba, Carlos. Visión Libros, Madrid, 2008.).

Esta ignorancia subyacente, muchas veces independiente del nivel cultural de la persona, provoca en no pocas ocasiones la demonización colectiva de la ciencia, sin pararnos a pensar el gran número de beneficios que nos reporta. También dentro de la cultura está el considerar la ciencia en sus exactas dimensiones, ocupando su lugar preciso en la filosofía de la vida. La ciencia, en tanto que traducción de la naturaleza a un idioma comprensible para el ser humano, no es ni buena ni mala, sino neutra. No puede culparse a la ciencia de su utilización errónea por parte de los hombres. Después de la Gran Guerra se culpó a la química de millones de muertes por la utilización de gases tóxicos en la contienda. Después de la II Guerra Mundial, la física fue la bestia negra de la conciencia colectiva tras el doble holocausto de Hiroshima y Nagasaki. Hoy día la Biotecnología es la bestia negra de ecologistas, fundamentalistas y otros movimientos de concienciación de masas (Vicente, 2004), que se traduce principalmente en el rechazo de alimentos transgénicos, la resistencia activa contra las campañas obligatorias de vacunación y tantas otras desviaciones de lo lógico a las que estamos asistiendo. Hace relativamente poco tiempo escuchamos a una señora, ante

una frutería de un céntrico mercado de Madrid: «Póngame un kilo de tomates, pero que no sean de esos que tienen genes». Una vez más, la ignorancia cubierta de un barniz seudoculto. Pero estos errores no son tan graves ni tan extendidos y quedan restringidos al espacio de lo anecdótico. No justifica aquella afirmación generalista, tan *british* por otra parte, publicada en *Nature* como *Column, Wordl view*, que decía: *Albert Einstein, one of the few scientists whom people in Spain were able to name in a survey last month, once said that there is a driving force more powerful than steam, electricity and atomic energy: the will.* (Vela, 2012): «Albert Einstein, uno de los pocos científicos que los españoles pudieron nombrar en una encuesta realizada el mes pasado, dijo una vez que hay una fuerza motriz más poderosa que el vapor, la electricidad y la energía atómica: la voluntad».

El deber del científico en este caso es poner las cosas en su sitio. La ciencia hace avanzar al hombre. Siempre, sin paliativos. Que el hombre en su locura utilice la ciencia para destruirse a sí mismo no es un problema de la propia ciencia, sino de la psicología y la política, dos actividades netamente humanas, que tienden a la tergiversación de una manera automática. En otra parte (Vicente, 2012) hemos dicho:

En las políticas innovadoras y, en algún sentido, postmodernas actuales existe una inevitable tendencia a explicar cualquier cambio de las conductas sociales tradicionales porque el objeto del cambio es «algo que se da en la naturaleza». Este es otro ejemplo palmario de cómo el concepto básico puede ser tergiversado. La naturaleza no está sometida a la ética, sino a la evolución y en ella podemos encontrar conductas seleccionadas que, bajo el prisma de la psicología humana, no pueden ser consideradas de otra forma que horribles. A Gould (2000) le era particularmente atractivo el ejemplo de los icneumónidos, que ponen sus huevos en el interior de orugas vivas, a las que previamente han paralizado, de tal forma que el joven icneumónido recién nacido tiene alimento fresco a su disposición. Ni la conducta del icneumónido posee la genialidad de la inteligencia superior (característica que debemos seguir suponiendo como humana), ni el sufrimiento real de la oruga ni la falsa crueldad de la cría sirven para enseñarnos algo, porque carecen de cualquier sentido ético. Cada día es más aceptado el hecho de que el hombre vive separado de la naturaleza, de que el mundo natural no está hecho a nuestra medida y que los rasgos netamente humanos como serían (Aguirre, 1980).

«la conciencia de la responsabilidad y la libertad, de los valores éticos, se explican peor en la dinámica general de la vida y constituyen desde sus primeros desarrollos un nivel de integración

cualitativamente distinto de todos los logrados por aquella fuera del hombre»

Posiblemente haya llegado el momento de romper con esta concepción de las cosas, que fue tan útil como verdadera en el pasado. Pero hoy día no se puede vivir al margen de la ciencia, para lo cual ésta tiene que ser bien entendida, sin falseamientos ni distorsiones. Son errores que debemos ir corrigiendo a la máxima velocidad que las circunstancias lo permitan.

Se ha dicho que un país que no produce ciencia y tecnología está condenado a importar productos del exterior y, por tanto, a vivir perpetuamente endeudado, tanto económica como moralmente. Huntington (2000) explicaba que cuando dos países parten de idéntico PIB y uno de ellos destaca significativamente del otro en un periodo de unos diez años, lo único que justifica y avala esta diferencia en la desigual evolución de ambos es el nivel cultural del primero respecto al del segundo. La base cultural de un país es, en último término, lo que posibilita su emergencia como potencia política, como una voz a tener en cuenta en el conjunto de las naciones. Por lo tanto, para que un país avance y posea un grado cultural positivo e inequívoco, el científico debe interesar al ciudadano en sus descubrimientos y explicarlos con tal claridad que no se dé pie a tergiversaciones.

2. LA CIENCIA DE LAS PLANTAS, SU TRASCENDENCIA Y SU CONOCIMIENTO

Desde la más remota antigüedad, el hombre ha utilizado las plantas con fines alimenticios, curativos, decorativos y salutíferos. Para ello, ha desarrollado multitud de técnicas agrícolas, de domesticación de especies y de mejora genética para acelerar su crecimiento, aumentar su productividad y su resistencia frente a enfermedades. La moderna Biotecnología tiende a sustituir esas antiguas técnicas de mejora genética clásica, con periódicos altibajos de popularidad (Pineda y Pineda, 2017). La transmisión de estos conocimientos al gran público se realiza básicamente mediante noticias en la prensa periódica, radio, televisión o en las redes sociales, realización de foros informativos y mediante la publicación de libros divulgativos. De entre estos, cabe destacar por su popularidad el de Raoul Heinrich Francé, traducido al castellano bajo el título de *La maravillosa vida de las plantas* (1946), que engloba una copiosa literatura del autor: *Das Sinnesleben der Pflanzen* (La vida sensorial de las plantas), Berlín 1905, *Die Welt der Pflanze* (El mundo de las plantas), Berlín 1912, *Die Pflanze als Erfinder* (La planta como inventor), Stuttgart 1920, *Das Leben der Pflanze* (La vida de la planta), Stuttgart 1921, *Die Seele der Pflanze* (El alma de la planta), Berlín 1924, así como el menos conocido *Pflanzenpsychologie als Arbeits-*

hypothese der Pflanzenphysiologie (La psicología vegetal como hipótesis de trabajo de la fisiología vegetal), Stuttgart, 1909. A pesar de la popularidad que la obra tuvo en su momento, el libro no tiene hoy más valor que el histórico. Aunque fue publicado a comienzos del siglo XX, la obra de Francé está imbuida del espíritu del *Sturm und Drang*, del más frenético romanticismo naturalista alemán basado en la teoría de la metamorfosis, publicada por Goethe en 1790. Lo que Schiller calificara como hipótesis antes que como demostración de un hecho, ha tenido con el paso de dos siglos alguna confirmación. Por ejemplo, la pretérita existencia de un individuo ancestral del que derivaran el resto de las plantas, prevista por Goethe, ha sido hoy confirmada mediante estudios de filogenia molecular y multitud de descubrimientos paleobotánicos. Sauquet et al. (2017) han reconstruido por esta vía la flor de una angiosperma ancestral como un órgano bisexual y radialmente simétrico, con más de dos verticilos de tres periantios separados cada uno (tépalos indiferenciados), más de dos verticilos de tres estambres separados y más de cinco verticilos agrupados en espiral que constituyen carpelos separados. Si bien puede admitirse, por otra parte, que cotiledones, hojas y pétalos (Esau, 2008) representan un tipo similar de hoja (cambiante por metamorfosis ya que incluso los cotiledones derivan del eje embrionario), la verdad es que dichos cambios distan mucho de la metamorfosis como la conocemos en el reino animal. Basta para ello pensar en la transformación de un renacuajo, con un solo apéndice caudal, en rana adulta, poseedora de cuatro extremidades bien diferenciadas. Y lo mismo podría decirse de la transformación de un vegetal en animal y nuevamente en vegetal, cambios que Francé adjudica a *Vaucheria*.

Decididamente erróneas son otras interpretaciones antropocéntricas de hechos ecofisiológicos. Francé afirma que durante el invierno, cuando el agua del suelo se congela y no puede ser absorbida por las raíces de las plantas, las gimnospermas pierden un buen número de sus acículas para evitar las pérdidas de agua por transpiración, pérdidas que no podrían ser repuestas por captación radical. Es decir, le adjudica a un pino no solo el conocimiento sensible de la situación ambiental de sequía sino una clara intencionalidad en sus acciones para tratar de combatirla. Indudablemente, Francé intenta suscitar la admiración del lector ante la «inteligencia» de un pino, posiblemente como recurso para despertar el interés del lector por la vida vegetal. Nótese que, además de esta supuesta «inteligencia», las gimnospermas dispondrían de la capacidad volitiva para realizar esta acción de economía hídrica: la pérdida de parte de sus acículas para disminuir el volumen de vapor de agua transpirado sería un acto de «voluntad vegetal», lo cual dota a las plantas de dos de las potencias del alma: inteligencia y voluntad. No en balde, Francé publicó en 1924 un libro sobre *El alma de la*

planta. Una desviación de este tipo entra de lleno en la esencia del romanticismo naturalista alemán, en el que cada hecho biológico parece humano, conocido y familiar (Gode, 1941), lo que lo transforma en sorprendente. Pero éste no es un recurso válido, sino románticamente irreal, en la línea del famoso sermón de Brockes (1884): «Dios no quiere que le conozcamos y le comprendamos. Nuestro deber es la admiración».

No se puede construir una cultura científica sólida sobre estas bases. Hoy resolveríamos el problema diciendo que la imposibilidad de tomar agua sólida por parte del árbol condiciona un déficit hídrico que acelera el envejecimiento foliar. La economía de agua al reducirse las pérdidas como vapor sería solo una consecuencia física del hecho biológico. Si algún paralelismo, meramente hipotético y finalista, pudiera establecerse con el mundo animal, este sería el de la actividad de la musculatura de fibra lisa autoexcitadora, que genera potenciales de acción sin ningún estímulo extrínseco, actividad completamente automática sin que la voluntad inter venga en el proceso.

Otros libros divulgativos interesantes fueron los de Christopher Tompkins y Peter Bird (1973) y David Attenborough (1995). Ambos fueron excelentes en su momento, de una gran claridad a veces no exenta de rigor. Quizá el de Tompkins y Bird mezcle en exceso ciencia con fantasía, como las pruebas galvanométricas con las que intenta demostrar que una planta puede conocer las intenciones malignas de una persona que se le acerca y tratar de defenderse o de comunicar el peligro a otros individuos cercanos, de la misma especie. De alguna forma, los autores pretenden explicarnos que, si una planta es capaz de «reconocer» a un individuo que se acerca a ella con aviesas intenciones, esto es debido a la existencia de una «memoria vegetal» que recuerda situaciones o personas similares. Hoy, gracias a los trabajos de la prematuramente fallecida Dra. Lindquist, sabemos que los priones encarnan una especie de memoria de las condiciones ambientales, que se transmite entre generaciones sin necesidad de implicar a los genes (Chakrabortee et al., 2016). Un prion es una proteína que puede adoptar dos formas, inocua e infecciosa, y la forma inocua se convierte en infecciosa cuando toca a otro prion infeccioso. Cierta condición ambiental (el frío, por ejemplo) modifica la forma de un prion, y esta forma se propaga a los demás priones del mismo tipo, formando una estructura polimérica (compuesta por muchos priones del mismo tipo) que resulta muy estable a lo largo del tiempo o de las generaciones:

Las plantas forman memorias que registran la exposición previa a la sequía, el calor, el frío prolongado y los agentes patógenos. Por ejemplo, la memoria de la hibernación, conocida como vernalización, se forma tras una exposición prolongada al frío, y

luego promueve la floración en primavera; esta memoria puede persistir en una planta criada a partir de un esqueje que, en sí mismo, nunca ha estado expuesto al frío.

La memoria, la tercera potencia del alma vegetal, resulta ser una proteína que cambia de forma según las condiciones ambientales a las que la planta portadora está expuesta durante periodos de tiempo variables. La pre-existencia de esta proteína permite que una condición ambiental, por ejemplo, la acumulación de un número crítico de días de frío al año por nuestros cerezos del valle del Jerte, sea automáticamente percibida («recordada») y los árboles comiencen entonces a florecer, aún sin haber desarrollado las nuevas hojas primaverales.

Aparte de esto, si algún pero puede ponérsele a los libros de Attenborough y de Tompkins y Bird es el de su tendencia a lo extraordinario, tan alejado de la vida cotidiana de cualquier ciudadano. Las gigantescas y milenarias secuoyas, las grandes lianas leñosas que asfixian los árboles sobre los que se desarrollan, los míticos *Nepenthes*, devoradores de insectos y ranas, las grandes hojas flotantes de la *Victoria regia*, que soportarían el peso de un hombre. Nada que podamos encontrar nada más salir de casa. Si este sistema, el de la literatura de divulgación, tiene bondades objetivas, destruirlo sería un despilfarro, pero su adaptación a los nuevos intereses precisaría una «deconstrucción» para que las piezas de su esqueleto descoyuntado fuesen reorganizadas de forma distinta e incluso dejaran espacio para nuevas opciones susceptibles de ser injertadas sin rechazo. Una deconstrucción, en el sentido que le dio Derrida (2003), de un cuidadoso desmontaje de la metafísica de un sistema para tratar de privarlo de sus defectos. Este es un trabajo aún pendiente.

Otra fuente cotidiana de información sobre la ciencia de las plantas, no siempre acertada, es el creciente interés por la alta cocina. En multitud de programas culinarios se nos informa sobre la composición química de las plantas, sobre las técnicas de conservación y elaboración. Sabemos, por ejemplo, que las frutas se conservan en los cajones de las neveras en lugar de en las baldas porque en esas condiciones se mantienen en un cierto grado de hipoxia que, junto con el frío, retrasan la producción de etileno y, por tanto, su maduración. Al contrario, podemos acelerar la maduración de plátanos o chirimoyas envolviéndolas en papel de periódico y manteniéndolas a temperatura ambiente. Este tipo de papel contiene ligninas, eliminadas por el contrario del papel para escritura, y eso permite que pase a través de sus poros suficiente cantidad de oxígeno y por el contrario, retenga en contacto con los frutos una buena parte del etileno producido. Se han escrito magníficos tratados de cocina molecular en los que se nos explica cómo hay que cortar los tallos comestibles para minimizar la pérdida

de savia o como el calor inactiva las enzimas que transformarían moléculas precursoras en los compuestos aromáticos que definen el sabor de puerros, cebollas o coles (McGee, 2007), incluso en qué condiciones ambientales un sorbo de vino resulta más aromático y agradable al paladar (Spence, 2017).

Sin embargo, en nuestro país y singularmente en nuestra Andalucía, las plantas forman parte de nuestra vida más íntima, están en contacto directo con los seres humanos de una forma más inmediata en callejas y plazuelas, en patios y azoteas, en nuestras propias habitaciones. Las conocemos, sabemos de ellas y de sus necesidades, pero en la mayor parte de los casos desconocemos las razones que soportan nuestras costumbres hacia ellas. Sabemos que los ciclámenes no deben ser expuestos a corrientes de aire, o que las violetas africanas no deben recibir la luz solar directa. Sabemos que es mejor «asolear» (templar) en agua antes de regar nuestros geranios, jazmines y celindas, y que es conveniente que ese riego, al menos en primavera y verano, sea realizado al atardecer. Sabemos de abonos, podas o injertos, de la estación en que nuestras plantas dan flores, y conocemos sus perfumes. Pero casi siempre ignoramos las razones de nuestras acciones y de nuestras sensaciones. En otras palabras, las generaciones anteriores nos han transmitido ciertos usos y costumbres y, además, podemos observar directamente algunos fenómenos con los que el mundo vegetal inmediato nos obsequia. Pero, en general, desconocemos sus causas, es decir, nos falta el conocimiento. Claro es que podríamos conformarnos con lo heredado y observado. Stenger (2007) afirmaba: «Nótese que el principal propósito de los modelos científicos consiste en describir y no tanto en explicar los fenómenos».

Pero lo que realmente perseguimos es una ciencia que permita explicar (a pesar de lo que opine Stenger) casi todo lo que existe o sucede, que aclare las relaciones causa-efecto de los fenómenos naturales y sus manifestaciones, ciencia que sustituya en gran parte al miedo que surge del desconocimiento y la ignorancia. Precisamente por esto no se debería definir la ciencia con premisas falsas, incompletas o susceptibles de interpretaciones tendenciosas.

3. ALGUNAS DESVIACIONES POST-MODERNAS: EL SISTEMA NERVIOSO DE LAS PLANTAS INTELIGENTES

Posiblemente, el primer estudio completo que define un proceso nervioso en plantas, sea debido a Sir Jagadis Chunder Bose (1926), cuando identifica como nervios, y por tanto transmisores de la excitación y del impulso eléctrico, a los haces vasculares en raíces, tallos y peciolas de *Mimosa pudica*, aunque hay que especificar en su favor que no habla del sistema nervioso vegetal, sino de mecanismos nerviosos. Cabe entonces

interpretar esta «osada hipótesis» en el sentido de encontrar solamente analogías en el mecanismo de transmisión de un impulso eléctrico entre células animales y células vegetales.

Esta distinción entre la concepción de un fenómeno por parte de un electrofisiólogo y la percepción del mismo fenómeno por parte de un naturalista es importante para centrar el concepto y evitar tergiversaciones. Baluška et al. (2009) enfocan la cuestión basándose en las apreciaciones e interpretaciones de Charles Darwin en su libro *The power of movements in plants*, dedicado exclusivamente a los fenómenos de circumnutación, en el que afirma:

No es exagerado decir que el ápice de la radícula, así dotado [de sensibilidad] y con el poder de dirigir los movimientos de las partes adyacentes, actúa como el cerebro de uno de los animales inferiores; el cerebro situado en el extremo anterior de la cabeza, recibiendo impresiones de los órganos sensoriales, y dirigiendo los diversos movimientos.

Según Baluška et al. (2009), esta frase transmite dos importantes mensajes: primero, que el ápice de la raíz puede ser considerado como un órgano 'similar al cerebro', dotado de una sensibilidad que controla su navegación circumnutacional por el suelo para buscar eficazmente recursos naturales irregulares, como el agua, el oxígeno, los iones y el agua, componentes de la nutrición mineral de la planta (Yokawa y Baluška, 2018); en segundo lugar, que el ápice de la raíz representa el extremo anterior del cuerpo de la planta. Esta última afirmación sería manifiestamente errónea, dado que el crecimiento de los órganos aéreos y subterráneos procede en la misma dirección, pero en sentido contrario, como respuestas geotrópicas positiva y negativa, respectivamente. Esto transformaría a las plantas, según el criterio de Darwin, en animales inferiores con dos «cerebros» situados en dos diferentes partes anteriores de un único cuerpo, lo cual no tiene precedente en el mundo biológico conocido.

Antes de seguir discutiendo esta propuesta, debemos hacer una última precisión. Un órgano animal, el cerebro, por ejemplo, es por definición una agrupación de diversos tejidos que forman una unidad estructural encargada de realizar una función determinada en el seno de un organismo pluricelular. Un órgano está alojado en una **parte** del cuerpo, el cerebro está en el interior del cráneo, que no es un órgano, situado en la cabeza del animal. Resaltamos la palabra parte porque es esencial cuando se busca la analogía con los vegetales. Los vegetales están compuestos de **partes** o estructuras que se consideran como órganos, raíz, tallo, hojas, flores, frutos y semillas. La diferencia es clara: un órgano animal está alojado en una

estructura que se integra en una parte del cuerpo. Un órgano vegetal es una parte del cuerpo de la planta. Ya de por sí, esta diferencia sería definitiva para evitar inexactas analogías.

Exagerar las analogías entre animales y vegetales puede conducir a errores irreparables. Por ejemplo, el glutamato es un neurotransmisor excitatorio en el sistema nervioso central de vertebrados, lo que facilita el intercambio de información a larga distancia mediante la activación de receptores de glutamato. Toyota et al. (2018) han demostrado que el ataque de herbívoros sobre una planta actúa como una señal local que es transmitida al resto de la planta para activar respuestas de las partes no dañadas. Una de estas respuestas es el enrollamiento foliar provocado por un aumento en la concentración de calcio intracelular gracias a la modulación de canales iónicos de la familia GRL (**G**lutamate **R**eceptor **L**ike). ¿Es éste un ejemplo de mecanismo nervioso en plantas?

Otro tipo de señales externas pueden ser la percepción de la luz del final del día (roja) o la del anochecer (púrpura). El experimento diseñado en la Diagrama 1 (Vicente et al., 1999) indica que si una hoja es encerrada hasta su mitad en una cámara negra (impenetrable a la luz) e iluminada en su zona libre apical con luz roja, se crea un potencial de acción que se transmite desde la zona iluminada a la zona oscura en un tiempo máximo de 5 s (Diag. 1A). Este potencial de acción se atenúa grandemente cuando la iluminación se hace con luces roja y púrpura simultáneamente (Diag. 1B). La transmisión desde el ápice a la base es mantenida si se corta la hoja por la mitad y ambas mitades se conectan con agua (buena conductora de la electricidad, Diag. 1C) mientras que se anula cuando ambas mitades se conectan con aceite de parafina (mal conductor de la electricidad, Diag. 1D). El receptor de esta señal luminosa externa pertenece a una familia de cromoproteínas, denominadas fitocromos, cuyo cromóforo se ha especializado en absorber luz roja (660 nm de λ_{max}) o luz púrpura (730 nm de λ_{max}). Cuando el fitocromo actúa como forma absorbente de luz roja, simbolizado como P_R , utiliza la energía fotónica absorbida para isomerizar a una forma *trans*, absorbente del púrpura, denominada P_{FR} . Y a la viceversa, la absorción de luz púrpura por P_{FR} determina que el cromóforo revierta a su isómero *cis*, P_R . La unión de la forma *trans*, P_{FR} , a un receptor específico de membrana, presumiblemente una lipoproteína, permite la activación de una proteína G por GTP. La subunidad α de esta proteína G activa se desplaza por la membrana hasta activar una adenilato ciclasa cuyo producto, AMP cíclico, activa a su vez una proteína quinasa que fosforila una proteína de canal iónico, provocando su apertura. De esta manera, aumenta la concentración de Ca^{2+} citosólico, creando a su vez cambios en el potencial de membrana, que se hiperpolariza (Diagrama. 2).

La funcionalidad de los canales de Ca^{2+} como última consecuencia de la percepción de señales externas es un fenómeno común en plantas (Yamamoto y Kiss, 2002). La redistribución de Ca^{2+} marca la reorientación geotrópica positiva de raíces mantenidas en horizontal. Las células de la caliptra (ese cerebro inferior imaginado por los Darwin) actúan como receptores de la dirección del campo gravitatorio y mueven sus estatolitos los cuales, al interaccionar con las fibras del esqueleto de actomiosina, provocan vibraciones en sus puntos de anclaje a la membrana, lo que redistribuye cargas y crea el consabido potencial de acción (Blancaflor, 2013). Idéntico mecanismo sustenta el denominado fonotropismo, por el cual una planta puede reorientar sus órganos, raíces, tallos y hojas, de acuerdo con la dirección e intensidad del ruido que recibe (Rodrigo-Moreno et al., 2017).

En otras palabras, el glutamato es un efector (una molécula para la que existe un ligando específico) que posee receptores tanto en células animales como vegetales. Si se le considera como neurotransmisor es porque la unión a su ligando activa la mayor parte de sinapsis excitatorias del sistema nervioso central y es el principal mediador de la información sensorial, motora, cognitiva, emocional e interviene en la formación de memorias y en su recuperación, estando presente en el 80-90% de sinapsis del cerebro. En las plantas no hay neuronas, ni sinapsis, ni sistema nervioso central. Como tampoco poseen un sistema inmunitario ni células móviles distintas de las sexuales. Por tanto, si la convergencia evolutiva ha seleccionado sistemas de señalización válidos para animales y plantas, lo ha hecho posiblemente sobre la base de su simplicidad funcional, encargándose después los diversos organismos de aportar su propia complejidad al sistema. Hablar entonces de Neurobiología Vegetal (Baluška y Mancuso, 2007) o de Inteligencia Vegetal (Trewavas, 2005; Cvrčková et al., 2009) no son más que metáforas exageradas, un exceso de antropocentrismo sin ninguna base biológica, por muy atractivos y convincente que parezcan los argumentos expuestos por Mancuso y Viola (2015). Incluso la memoria en plantas está restringida a muy pocas funciones fisiológicas, como la vernalización antes descrita, y no implica facultad de elección basada en una experiencia previa: la respuesta fisiológica de una planta nunca es errónea, ya que está absolutamente sometida al medio y las condiciones del mismo.

4. LAS NUEVAS TENDENCIAS

Al margen de interpretaciones erróneas, la biología moderna está plagada de descubrimientos sorprendentes y maravillosos: la funcionalidad del sistema nervioso, la naturaleza del sistema inmunitario, los virus, los antibióticos, la doble hélice, los sistemas de comunicación celular. Y hay que

aclarar aquí que esta sorpresa no radica, como hace notar Gode (1941), al encontrarnos frente a frente con el hecho biológico en una especie de *déjà vu*, una especie de «¿dónde había visto antes yo algo semejante?» sino que se refiere al conocimiento del descubrimiento absolutamente inesperado. Sin duda, lo maravilloso es un acicate, un motivo de esperanza para un joven que comienza sus estudios universitarios. ¿A qué estudiante de Biología no se le aceleró el pulso leyendo *¿Qué es la vida?* (Schrödinger, 1944), *La doble hélice* (Watson, 2000) o *Los cazadores de microbios* (de Kruif, 2006)? Cada uno de los deslumbrantes descubrimientos que relatan estos libros entraña una promesa de protagonismo, ¿por qué no? Pero mantener este estímulo de lo maravilloso cuesta mucho trabajo. La rutina cotidiana, el esfuerzo del estudio, la multiplicidad de compromisos, el tedio de la labor rutinaria, hacen abandonar la empresa cuando otras alternativas de más inmediata satisfacción personal para un joven hacen que el efecto de lo maravilloso se diluya o se posponga para mejor ocasión. Pasa lo mismo con el arte. Lo sublime en el arte proporciona momentos de satisfacción intensa, pero se diluyen con la ausencia del objeto (no todo el mundo puede tener un da Vinci en su casa) y con el tiempo. Quizá entonces habría que buscar en lo cotidiano una fuente de estímulos para el ciudadano que se enfrenta a la comprensión de la ciencia, probablemente en el mismo sentido que Hegel (1989) le atribuye al arte: «Por mucho amor a lo maravilloso que se tenga, la tarea del arte es en último término hacer justicia a la cotidianidad».

¿No podría decirse lo mismo de la ciencia? Claro que, llegados a este punto, la pregunta debe ser diferente: ¿la curiosidad sobre el hecho biológico entra dentro de los intereses cotidianos de un ciudadano medio? La respuesta podría ser indistintamente sí o no, aunque en ambos casos con matizaciones. Partiendo de la base de que el porcentaje de personas que muestran una curiosidad primaria por algún hecho biológico suele ser bajo, la mayor parte los integrantes de este bajo porcentaje muestran interés por problemas y dentro de estos problemas, la mayor parte de ellos son de una naturaleza netamente patológica. ¿Ejemplos? Muchos. «En mi casa hay un castaño que tiene las hojas llenas de manchas rojas, ¿qué podría hacerse?» La pregunta no es inventada, sino real, y nótese que ni siquiera el interés primario es por la relación causa-efecto (qué causa la mancha roja y qué consecuencias puede tener su aparición), sino una simple demanda de solución. Un bajo (bajísimo) porcentaje de estas personas con curiosidad tienen inquietudes más básicas y, por tanto, plantean preguntas con mucha mayor opción propedéutica. «Mi madre fregó con amoníaco una mesa de piedra sobre la que tenía una planta de narciso y sus flores blancas se volvieron azules, ¿a qué puede deberse esto?»

La observación de hechos cotidianos, sorprendentes o demasiado familiares, pertenece al acervo de la memoria viva de cualquier individuo. Otra cosa es que dichas observaciones entren dentro del cuadro primario e inmediato de sus intereses. Si fuera así, perfecto; si no, siempre es posible inducirles a encontrar la concatenación del hecho observado con su explicación científica suscitando en el sujeto la capacidad de relación mediante el recuerdo asociativo. Esto, que parece a simple vista una empresa difícil de abordar, no lo es tanto si estudiamos algunos de los ejemplos que a continuación se exponen.

Cualquiera puede preguntarse, en relación con el mundo de las plantas, qué es la ciencia que practicamos:

- 1°. ¿Por qué en Andalucía dejan el agua «solearse» (templarse al sol) antes de regar las plantas con ella?
- 2°. ¿Por qué las macetas se recubren durante el invierno con un plástico transparente para evitar que se hielen?
- 3°. ¿Por qué se dice que en verano es mejor regar las macetas al atardecer?
- 4°. ¿Por qué se recomienda no exponer a los ciclámenes a las corrientes de aire?
- 5°. ¿Por qué los suelos excesivamente pisoteados (compactados) suelen ser pobres en vegetación?
- 6°. ¿Por qué muchas especies de plantas costeras tienen las hojas gruesas?
- 7°. ¿Por qué hay plantas que cuando comienzan a secarse enrollan sus hojas sobre su eje longitudinal hasta solapar sus bordes, formando una especie de cilindros?
- 8°. ¿Por qué hay setas que forman hileras o arcos más o menos abiertos sobre el suelo?
- 9°. ¿Por qué un plátano de sombra mantiene en diciembre un penacho de hojas verdes justo debajo de una farola del alumbrado público mientras que el resto de la copa se ha desfoliado completamente?
- 10°. ¿Por qué los geranios de varias macetas en la baranda de una terraza orientan ramas y flores hacia el exterior?
- 11°. ¿Por qué el tronco de un pino rodeno en la Sierra de Albarracín dibuja el contorno de una peña inmediata a donde ha crecido?
- 12°. ¿Por qué la parte más baja del tronco de un árbol se derrama sobre el cemento del borde del alcorque que lo circunda?

- 13°. ¿Por qué la luz del atardecer es púrpura en Madrid y rosa en Granada?
- 14°. Si las flores del diente de león y del hibisco se abren durante el día y se cierran durante la noche, ¿por qué las primeras se cierran a mediodía si se las riega y las segundas no?
- 15°. ¿Por qué almendros y cerezos florecen en el frío febrero?
- 16°. ¿Se da el fenómeno del fotoperiodismo en el ecuador?
- 17°. ¿Por qué una misma higuera da brevas e higos?
- 18°. ¿Por qué hay higueras que sólo dan higos?
- 19°. ¿Por qué una higuera puede dar higos en abril, brevas en julio e higos en septiembre?
- 20°. ¿Por qué las flores de los jazmines huelen de noche?
- 21°. ¿Por qué se podan los árboles en invierno?
- 22°. ¿Por qué suele decirse que un melón está maduro cuando su «cama» es amarilla?
- 23°. ¿Dónde están las semillas de los cocos y cómo germinan?
- 24°. ¿Por qué hay pinos y cedros que forman un círculo en el suelo, desnudo de vegetación herbácea, alrededor de su tronco?
- 25°. ¿Por qué algunas patatas, al ser cortadas, tienen puntos negros bien definidos mientras que el resto del tubérculo aparece blanco?
- 26°. ¿Por qué las hojas adultas de *Monstera deliciosa* (la costilla de Adán) están profundamente hendidas mientras que la hoja juvenil muestra un limbo continuo?
- 27°. ¿Por qué se oscurecen las manos al pelar cardos antes de cocinarlos?
- 28°. ¿Por qué no son verdes los espárragos blancos, mientras que sí lo son los llamados trigueros?
- 29°. ¿Es cierto que mordisquear una ramita de adelfa o la hoja de un laurel-cerezo puede resultar mortal?

Sin duda, la ciencia puede dar respuesta cumplida a estas y otras muchas curiosidades de cualquier persona. ¿Que estas cuestiones no tienen trascendencia alguna? Sí que la tienen, y mucha. Por eso es importante que las sientan. Y si los individuos no las sienten, pueden despertársele el sentimiento. Recibir la inquietud directamente, o suscitarla si no aflora de forma espontánea, son maneras de insertar lo maravilloso del conocimiento biológico en lo cotidiano de la vida de la persona, una forma de llevar un aspecto de la ciencia a la vida real del individuo. Los resultados de esta inserción solo pueden ser positivos para su formación integral.

5. ALGUNOS EJEMPLOS DE OBSERVACIONES SOBRE LA CIENCIA DE LAS PLANTAS EN EL ÁMBITO DE LO COTIDIANO

5.1. PERMEABILIDAD DE MEMBRANA Y NUTRICIÓN MINERAL

Las plantas captan del suelo, a través de sus raíces, el agua y las sales minerales en ella disueltas. La captación se realiza a través de las células radiculares, siendo las membranas de estas células la barrera de permeabilidad selectiva al paso de estas moléculas al interior de la planta. Los mecanismos de captación son muy variados: difusión pasiva, transportadores, canales iónicos, permeasas específicas. De una manera muy general, puede considerarse que una bicapa lipídica, constitutiva de la membrana celular, va a oponerse al paso de agua y sustancias hidrosolubles y tanta más resistencia opondrá a este paso cuanto mayor sea el número de moléculas integrantes de su estructura y cuanto mayor sea el orden espacial que estas moléculas adopten (Watson, 2015).

En la Fig.1 se muestran esquemáticamente varios estados transicionales de este orden espacial de las bicapas. Los lípidos integrantes de la membrana pueden asociarse enfrentando sus mitades hidrofílicas (esquema de la izquierda, llamado hexagonal I) permitiendo la formación de canales acuosos, pueden asociarse enfrentando sus mitades lipofílicas en forma de bicapa (esquema central) o esférica (esquema de la derecha, hexagonal II), permitiendo espacios acuosos entre diferentes agregados. La transición entre estos estados es dependiente de la temperatura (a menor temperatura, mayor orden; a mayor temperatura, mayor desorden) lo cual impide o favorece la permeación de moléculas hidrosolubles (Goñi, 2014).

En Andalucía, como se ha dicho antes, existe la costumbre de solear o asolear el agua con la que se riegan las plantas. El agua se almacena en barreros de zinc y se exponen al sol desde el mediodía hasta el atardecer, de tal forma que el agua se calienta (28-30° C). En ese mismo atardecer, el agua soleada se usa para regar las macetas. El contacto del agua templada con las raíces determina una ligera elevación de la temperatura de sus membranas celulares, lo cual implica una transición de estas estructuras hacia formas más desordenadas, lo que facilita la captación de las sales solubles de la tierra. El resultado es un crecimiento más eficiente de las plantas regadas de esta forma que aquellas que reciben el agua directamente recogida del grifo.

En la Fig. 2 se muestran plántulas de cebada, de siete días de vida, surgidas de la germinación de granos sembrados simultáneamente. En un caso, fueron regadas diariamente con 10 mL de agua calentada a 35° C mientras que en otro, el agua estaba a 18° C. Al cabo de estos seis días, la longitud media de la primera hoja fue de 8,3 cm, en el caso de las plántu-

las regadas con agua a 35° C, y de 6,1 cm en el caso de las plántulas regadas con agua a 18° C.

5.2. TRANSPORTE DE AGUA Y NUTRIENTES POR EL XILEMA

Las plantas absorben agua y nutrientes, tanto inorgánicos como orgánicos, desde el suelo en el que están ancladas. La absorción se realiza a través de la epidermis radicular y los pelos radicales y el transporte de masa lleva el conjunto de solutos y disolvente hasta el xilema. El xilema es un conjunto de vasos, derivados de células cuyas paredes se han lignificado y cuyo protoplasto muere. Por tanto, se trata de un espacio vacío que forma un *continuum* desde la raíz hasta las nervaduras de las hojas.

A lo largo de esta vía de transporte en los vasos no vivos del xilema ocurren interacciones importantes entre los solutos, disolvente, las paredes celulares de los vasos y las células parenquimatosas que rodean el xilema (Seleznayova y Hanan, 2018). Las principales interacciones son el intercambio de cationes polivalentes en las paredes celulares, y la resorción (toma) y liberación de elementos minerales y de solutos orgánicos por las células vivas circundantes (parénquima del xilema y floema).

Hay muchas formas de visualizar este transporte acrópeto y de entenderlo intuitivamente. Existen plantas que en alguna fase de su desarrollo o incluso durante periodos muy largos de su vida poseen tallos translúcidos, plantas que pueden incluso formar parte de nuestra vida familiar, como alguna de las especies ornamentales que decoran nuestras casas, por ejemplo, las llamadas vulgarmente alegrías. Bastaría con tomar una planta joven, de tallo suficientemente translúcido, sumergir sus raíces en una disolución de tinta china de color suficientemente intenso y acelerar su transpiración con un sencillo ventilador manual de aspas de plástico blando y movido a pilas. En poco tiempo, se puede observar cómo la tinta negra va ascendiendo por el interior del tallo gracias a su semi-transparencia.

En la secuencia de fotografías de la Fig. 3 se muestra una joven plántula de garbanzo (tres semanas de vida) cuyas raíces han sido sumergidas en agua (primera fotografía de la izquierda). En un momento determinado se añade tinta china a esta agua y al cabo de unas tres horas se observa cómo la base del tallo se va ennegreciendo tras la penetración de la tinta en sus elementos xilemáticos para iniciar la ascensión hasta las hojas.

5.3. TRANSPORTE DE FOTOASIMILADOS (TRANSPORTE BASÍPELO VIA FLOEMA)

James Bonner y Arthur W. Galston, del Instituto Tecnológico de California, describen en su clásico texto *Principios de Fisiología Vegetal*, pu-

blicado en castellano en 1961, que los primeros experimentos realizados para el estudio del transporte de azúcares por el floema consistieron en el descortezamiento anular de troncos leñosos. Si se separa de un tronco leñoso un anillo cortical que contenga los tubos cribosos, tiene lugar, inmediatamente después del descortezamiento, un crecimiento e hinchazón acompañados de una acumulación de azúcares y esto solo sucede cuando en la parte superior del tallo existen hojas verdes fotosintéticamente activas. Es fácil intuir entonces que los azúcares formados en las hojas, al ser transportados básipetamente por el floema, se acumulan en los espacios anteriores a la herida dado que la continuidad de los vasos conductores ha sido traumáticamente rota.

Sin embargo, no es necesaria la cirugía para obtener esta información. En un vivero de La Cabrera (Madrid) hemos observado troncos de plátano de sombra (*Platanus x hispanicus*, un híbrido de *P. orientalis* y *P. occidentalis*) que ha sido anillado mediante una abrazadera metálica, forrada de caucho para no hendir el tejido, fuertemente apretada sobre el tronco. Esta presión mecánica constriñe el floema externo, impidiendo que el flujo básipeto circule a la velocidad normal, o anulándolo incluso, con lo cual los azúcares fotosintetizados por las hojas sobre el anillamiento se van acumulando progresivamente en la parte superior de la zona comprimida (Fig. 4), formando un rodete engrosado semejante al descrito previamente.

5.4. LA FUERZA MECÁNICA DE LAS RAÍCES EN CRECIMIENTO ACTIVO

Las raíces de las plantas no solamente sirven para mantenerlas firmemente ancladas al suelo, sino también para tomar de él el agua y las sustancias minerales y orgánicas disueltas en esta agua. Por tanto, actúan como órganos de prospección, tratando de llegar a los espacios rellenos de líquido. En las capas más profundas del suelo, aquellas a las que la luz no llega, las raíces crecen siguiendo la dirección de la gravedad, lo que se conoce como gravitropismo positivo. Sin embargo, en aquellas zonas más superficiales, en las que la luz solar puede penetrar aunque con escasa intensidad, las raíces crecen siguiendo una pauta espiral, lo que se conoce como circumnutación. Se piensa que este movimiento tiene la ventaja de poder explorar con mayor eficiencia un área amplia porque las trayectorias dibujadas por el órgano en crecimiento sólo se cruzan y no se solapan durante este modo de movimiento.

Yokawa y Baluška (2018) han demostrado que raíces de maíz invertidas dentro de un capilar de vidrio crecen hacia arriba en la oscuridad. Pero si son iluminadas desde arriba inician un giro en U y comienzan a crecer hacia abajo, alejándose de la fuente de luz. Esta capacidad de realizar mo-

vimientos exploratorios necesita de la caliptra, algo que se conocía desde los experimentos de Darwin y Darwin (1880) sobre descortezamiento. Raíces desprovistas de caliptra anulan su capacidad de exploración circumnutal y de giro en U. Esto es debido a su capacidad de sintetizar y redistribuir auxina, la hormona de la que depende la elongación celular.

Este crecimiento, sea en línea recta o en espiral, separa partículas del suelo e incluso las disgrega, tanto por acción mecánica como por la secreción de sustancias abrasivas de carácter ácido. Por otra parte, la captación de agua determina un aumento de volumen que hace que la raíz actúe como una cuña entre partículas edáficas. Esta fuerza mecánica es de tal potencia que hace que las raíces de un plátano de sombra, en el alcorque de una acera, sea capaz de agrietar el asfalto de la calzada (Fig. 5A) o levantar los adoquines de una calle (Fig. 5B). Si a esta acción mecánica se le suma la actividad química de sus segregados, las plantas pueden agredir los materiales más duros, como se observa en la pared de ladrillo de la Fig. 6 después de retirar la hiedra que la cubría.

5.5. LENTICELAS

Las lenticelas son partes delimitadas de la felodermis en las que el felógeno es más activo que en otras y produce un tejido que posee numerosos espacios intercelulares. El propio felógeno de la lenticela está provisto de dichos espacios. El felógeno es un meristemo lateral que forma el súber (= corcho o felema), tejido protector con células muertas en su madurez, constituido por células hijas localizadas hacia fuera tras la división de la célula meristemática, y la felodermis, constituida por células hijas hacia dentro tras la división de la célula meristemática, un tejido parenquimatoso formado por células vivas. Debido a esta estructura, la lenticela permite el intercambio de gases con la atmósfera desde raíces, tallos y ramas. Hacia fuera, la lenticela se presenta generalmente como una masa alargada horizontal o verticalmente formada por células laxas que sobresalen de la superficie a través de una fisura de la peridermis. La peridermis es el tejido de protección secundario que reemplaza a la epidermis en tallos y raíces que tienen crecimiento secundario. Se encuentra también en dicotiledóneas herbáceas, en las partes más viejas de tallos y raíces. Es la corteza externa.

El felógeno de una lenticela se continúa con el de la peridermis suberosa, pero normalmente se curva hacia dentro, de manera que parece alcanzar mayor profundidad. El tejido laxo formado por el felógeno de la lenticela hacia el exterior es el llamado tejido de relleno mientras que hacia el interior constituye la felodermis. Durante la estación de crecimiento, las lenticelas están abiertas pero, aun así, son muy pocas las bacterias y hongos

que penetran en los tejidos a través de ellas y avanzan posteriormente entre las capas celulares más profundas. La mayor parte de los patógenos que penetran a través de lenticelas también lo hacen a través de heridas de una forma más eficiente.

En las peridermis iniciadas en capas subepidérmicas, las primeras lenticelas se forman con frecuencia debajo de los estomas. Las células parenquimáticas que rodean la cámara subestomática se dividen activamente y forman el felógeno de la lenticela, que produce felodermis hacia adentro y células de relleno hacia afuera. Estas últimas se acumulan en cantidad, rompen la epidermis y sobresalen hacia afuera (Pinkard et al., 2006).

Muchas veces las lenticelas se forman antes de que se inicie el desarrollo de la peridermis (Fig. 7), como ocurre en los tallos de *Aristolochia* y *Menispermum*. Las manzanas presentan lenticelas, pero el fruto está protegido por epidermis, nunca forma una peridermis. En otros casos las lenticelas son independientes de los estomas, igual que en las peridermis iniciadas en capas profundas del tallo: una porción del felógeno deja de producir súber, y forma tejido de relleno hacia afuera, como en *Hedera helix*.

Las lenticelas de las dicotiledóneas pueden ser de tres tipos:

1. Sin capa de cierre, en las que el tejido de relleno está formado por células suberizadas bastante compactas, con espacios intercelulares. Pueden presentar capas anuales de crecimiento. Ejemplos: *Persea*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Salix* (Fig. 7).

2. Con una capa de cierre, capa suberizada que se forma al final de la estación. El tejido de relleno está formado por una masa laxa e células. Ejemplos: *Fraxinus*, *Quercus*, *Tilia*, *Sambucus*.

3. Con varias capas de cierre, siendo dichas capas y producidas anualmente. Son suberizadas y alternan con tejido laxo no suberizado. Las capas de cierre pueden tener una a varias líneas celulares de espesor y sujetan el tejido de relleno, de varias células de espesor. Ejemplos: *Betula*, *Fagus*, *Prunus*, *Robinia*. Son las lenticelas más especializadas.

En el corcho comercial, por ejemplo, en los tapones de las botellas de vino, las lenticelas se observan en corte transversal o corte radial como largos canales rellenos de polvo parduzco. Un corcho con demasiadas lenticelas pierde porosidad (B en la Fig. 8, señaladas con flechas rojas) y no es conveniente para conservar la calidad de la botella de vino. Lo mejor es el corcho bien prensado hasta soldar por completo la lenticela, aunque también se utilizan prensados de corcho granulado (A en la Fig. 8).

5.6. ESTOMAS

La transpiración tiene lugar en su casi totalidad a través de los estomas. Al ser un fenómeno de pérdida de vapor de agua proporcional al perímetro del poro, su grado de apertura es el primer parámetro determinante del volumen de vapor difundido. El grado de apertura puede ser relacionado con el volumen del par de células de guarda.

Los estomas son grupos de dos células epidérmicas especializadas cuya función es regular el intercambio gaseoso y la transpiración, llamadas células de guarda. Se hallan en los órganos verdes aéreas de la planta, particularmente en las hojas, en las que se distribuyen en el haz y más frecuentemente en el envés. Su número oscila entre 22 y 2.230 por mm^2 . Las raíces, por tanto, no tienen estomas, ni las plantas parásitas etioladas, como *Monotropa* y *Neottia*. Los órganos etiolados de las plantas, como las hojas variegadas, pueden tener estomas pero no son funcionales, al igual que los de los pétalos (Fig. 9).

Cada estoma está formado por dos células especializadas llamadas oclusivas o de guarda que dejan entre sí una abertura llamada ostiolo o poro. En muchas plantas hay dos o más células adyacentes a las oclusivas y asociadas funcionalmente a ellas, denominadas células de sostén. Las células oclusivas muestran una estructura diferencial de sus paredes celulares de tal forma que estas están fuertemente engrosadas en la cara que conforma la cavidad central del estoma mientras que la zona de contacto con las células de sostén es más delgada. Esto hace que la presión de turgor se ejerza fundamentalmente sobre la cara más delgada de la pared, provocando la retracción parcial de la cara más engrosada, con lo que el ostiolo se abre. La apertura del estoma se lleva a cabo mediante un aumento del volumen celular. De acuerdo con esto, el mecanismo comienza con una fase de tensión (*Spannungsphase*) a la que sigue una fase de apertura del estoma (*Motorphase*). Los cambios en el volumen de las células de guarda van a incrementar la presión de turgor que, ejerciéndose sobre las paredes celulares, causarán una extensión de sus polímeros, de naturaleza muy distinta a la lograda durante el crecimiento por aumento del volumen celular ya que aquí no hay ruptura micelar, sino cambios de configuración inducidos por tensiones físicas. Estos cambios pueden resumirse en un acercamiento de los polímeros vecinos y un alejamiento de sus sitios de cruzamiento (Daszkowska-Goleczy Szarejko, 2013). El ostiolo conduce a un amplio espacio intercelular llamado cámara subestomática, que ponen en comunicación el sistema de espacios intercelulares del parénquima con el aire exterior.

Dado que el vapor de agua sale de la cámara subestomática a la atmósfera exterior por los bordes del ostiolo (eflujo de vapor de agua proporcional

al perímetro del poro, no a su área) es necesario que los estomas estén lo suficientemente alejados entre sí para evitar la superposición de sus atmósferas individuales de saturación en ausencia de viento, dado que esta superposición sobresaturaría el aire en los bordes del ostiolo y opondría una mayor resistencia a la salida de nuevas moléculas de agua en estado de vapor.

Para una observación sencilla del aparato estomático se pueden seguir el siguiente protocolo. Tomar una hoja verde y tierna de una planta común: perejil, hierbabuena. Depositar sobre el envés de la misma una fina capa de laca de uñas transparente. Secar al aire y mantener unos minutos en el congelador. El frío hace que la laca pueda ser separada con facilidad, con el uso de unas pinzas, de la hoja. Observando la laca a través de una lupa, el contorno de las células de guarda y el ostiolo son perfectamente visibles en la especie de molde que queda grabado en el material adherente.

5.7. GUTACIÓN

La gutación, fenómeno observable como pequeñas gotas de agua en la epidermis foliar, se produce cuando la planta está en condiciones que favorecen la absorción rápida de agua y minerales junto con una transpiración mínima, como sucede durante la noche con las plantas que crecen en suelos húmedos. Esta exudación se realiza a través de hidatodos, un tipo especial de estoma (Singh, 2014).

Los iones minerales absorbidos de noche son bombeados al apoplasto que rodea a los elementos del xilema. Esta pérdida de solutos hace que disminuya el potencial agua en los elementos del xilema, generando un ingreso de agua desde las células circundantes. Al aumentar la presión dentro del xilema el agua es forzada eventualmente a salir a través de los hidatodos foliares. Las gotas pueden resbalar por la superficie de las hojas hasta concentrarse en los bordes del limbo foliar y caer al suelo, lo que supone una pérdida neta de agua y sales minerales, pueden evaporarse, dejando un depósito de sales sobre la epidermis foliar, o pueden ser reabsorbidas.

Los hidatodos se hallan distribuidos en muchas especies de Angiospermas (350 géneros pertenecientes a 115 familias botánicas). En plantas tropicales como *Colocasia* (Araceae), la cantidad eliminada por noche supera los 300 mL de agua.

En la fotografía de la Fig. 10 se muestran hojas de *Dieffenbachia bowmanii*, planta de interior, perteneciente a la familia de las Araceas, una hora después de haber sido abundantemente regada. Las gotitas exudadas de los hidatodos han ido resbalando sobre el haz inclinado hasta reunirse y comenzar a gotear al suelo desde el extremo apical del limbo foliar.

5.8. ENROLLAMIENTO FOLIAR

El enrollamiento de la hoja es una respuesta típica frente déficit hídrico en numerosas especies vegetales, tales como arroz, maíz, trigo y sorgo. Sin embargo, no solo es causado por el déficit hídrico, sino también por otros factores de estrés abiótico como sales, temperatura, metales pesados y radiación ultravioleta. Además de los factores abióticos, herbívoros, virus, bacterias y hongos son factores bióticos productores de hoja enrollada. El enrollamiento foliar es un mecanismo eficaz de protección de los efectos de los altos niveles de luces en campos agrícolas y protege las hojas de plantas de secano frente a daños foto-oxidativos. Quizá por esta razón, este mecanismo preventivo suele ir acompañado de un cremento en la actividad de ciertas enzimas involucradas en acciones destoxificantes frente a especies reactivas de oxígeno, como dihidroascorbato reductasa, glutatona reductasa y 2-oxoglutarato-e (II)-oxigenasa (Kadioglu et al., 2012).

El enrollamiento foliar reduce la transpiración y el área efectiva de la hoja y, por lo tanto, es un mecanismo de evitación de la sequía potencialmente útil para plantas de zonas secas. El enrollamiento foliar en gramíneas (maíz, arroz, caña de azúcar) es debido fundamentalmente a la contracción de las células buliformes en la cara adaxial de la hoja (Figs.11 y 12), de tal forma que produce una especie de cilindro (Fig. 13) de forma que los estomas transpiran vapor de agua al interior de este cilindro, provocando la saturación de una atmósfera tan cerrada. Esto trae como consecuencia la drástica disminución de la transpiración.

En la Fig. 13 se muestra un claro ejemplo de este proceso. Una especie del género *Dracaena* que, en condiciones de buen suministro de agua muestra sus hojas abiertas y expandidas (flecha dorada), las va enrollando progresivamente conforme va avanzando un proceso de sequía experimental (flecha roja).

5.9. MADERA DE REACCIÓN

La madera de reacción es un recurso de diferenciación celular que emplean algunas leñosas para reorientar sus troncos o ramas en el espacio o para evadir un obstáculo que se presenta en su desarrollo. Cuando un tronco o rama es obligado a adoptar una posición horizontal, se produce una acumulación de madera de compresión en la zona inferior del órgano de tal manera que le obliga a retomar su crecimiento vertical (Fig. 14). Por ejemplo, un pino rodeno (*Pinus pinaster*) de la Sierra de Albaracín, al encontrar en su crecimiento vertical un saliente rocoso, trata de evitarlo adaptándose a su contorno, según se observa en la fotografía de la Fig. 29. La producción de madera de reacción va asociada a una reorientación

geotrópica negativa, como se explicará más adelante. Un movimiento de tierras puede hacer que un tronco se incline y tras la formación de madera de compresión (de reacción), retoma su crecimiento vertical. La madera de compresión se produce por un aumento en la actividad mitótica del cambium vascular, seguido de un incremento del patrón de lignificación, en la parte inferior del órgano inclinado (Clair et al., 2006). Esto hace que se formen anillos de crecimiento excéntricos, los inferiores más anchos que los superiores, lo cual conduce al enderezamiento del órgano (ver dibujo de la Fig. 14). Esta madera de compresión es diferente tanto anatómica como químicamente, de la madera normal. Sus traqueadas son más cortas y el depósito de lignina le confiere un color más oscuro que el que muestra la madera normal. En los chopos de la avenida de Ramiro de Maeztu (Madrid) puede observarse cómo uno de ellos, presionado por el alambre de una cerca, ha ido formando madera de tensión (de reacción) hasta envolver el obstáculo en el interior de su tronco (Fig. 15).

En Angiospermas, la madera de reacción se forma en la cara superior de la rama o en la zona que toma contacto con un obstáculo insalvable para el crecimiento en grosor, hablándose en este caso de madera de tensión. Este fenómeno puede observarse, por ejemplo, en el aumento del diámetro de la base de los troncos de *Platanus x hispanicus* que adornan paseos y avenidas de nuestras ciudades. Cuando el crecimiento en grosor determina que la circunferencia de la base del tronco choca con el alcorque de cemento u hormigón, la formación de madera de tensión «desborda» el alcorque «derramándose» sobre la acera, como se muestra en la Fig.16. El obstáculo que se opone al crecimiento geotrópico negativo de los troncos puede ser meramente artificial, como sucede para las *Bougainvillea* que se muestran en la Fig.17. En estos casos, la formación de madera de compresión es un aditivo a la reorientación geotrópica negativa en leñosas, que se suma a la distribución lateral de auxina revelada en herbáceas.

La madera de tensión también colabora en reorientaciones geotrópicas, como en el caso de plantas trepadoras leñosas, en las que cada giro de circumnutación va acompañado de depósitos diferenciales de lignina en la cara superior de la espiral, como es el caso de *Wisteria sinensis*, una leguminosa arbórea de la familia Fabaceae, observable en el arboretum de la E.T.S.I. de Montes, en la Ciudad Universitaria madrileña. Este depósito de lignina, que forma la madera de tensión, facilita tanto el giro como la estabilidad de la espiral trepadora, que se va cerrando en espiral sobre un soporte adecuado (Fig. 30).

5.10. SISMONASTIAS

La especie de *Dracaena* que ha sido utilizada para ilustrar el enrollamiento foliar producido por desecación también muestra otros signos externos relacionados con el estado hídrico. Esta planta abate sus hojas durante la noche y las eleva a la posición erecta durante el día. Este mecanismo, que podemos observar en otras especies, está relacionado con la turgencia de unos pulvínulos situados en la base del peciolo de tal manera que, llenos de agua, turgentes, el peciolo se mantiene erecto mientras que se abate si los pulvínulos pierden su turgencia y se vacían del agua que contienen. Este llenado y vaciado pulvinular responde a diferentes estímulos. En el caso de *Dracaena*, el estímulo es la atenuación de la intensidad de la luz, por lo que podríamos hablar de sismofotonastia, para diferenciarla de las fotonastias debidas exclusivamente a un crecimiento asimétrico del órgano. En el caso de *Mimosa pudica*, en la que el estímulo es exclusivamente mecánico, hablaríamos de sismonastias en sentido estricto (Scott, 2008).

Cuando un insecto se posa en uno de los foliolos, o simplemente, se roza con un objeto o se toca con los dedos, los foliolos se repliegan sobre el rafe central como si púdicamente lo cubrieran, de donde viene el nombre específico de *pudica* (Fig. 18).

5.11. LA ADQUISICIÓN DE LA FOTOERAGONIA

Una planta se genera a partir de una semilla que germina, haciendo que su eje embrionario crezca en dos direcciones del espacio, hacia arriba para formar el tallo y hacia abajo para formar la raíz o raíces. Hay muchas semillas que germinan bajo tierra, lo cual implica que en sus primeras fases del desarrollo, la plántula recién formada no recibe luz solar. Este hecho genera plántulas blancas o amarillentas, etioladas, que no pueden realizar fotosíntesis por no poder sintetizar clorofilas y que, por tanto, deben crecer utilizando las sustancias nutritivas almacenadas en los cotiledones, y el agua y las sales minerales que toma del suelo. La planta comienza a enverdecer cuando rompe la superficie del suelo y comienza a acrecer al aire libre, recibiendo la luz del sol. Ya que el color verde es debido a la producción de clorofilas, debemos buscar en este proceso la causa de la desetiología a la luz. En la síntesis de clorofilas, hay un paso ya muy al final de la ruta, cuando ya se ha incluido el magnesio en el núcleo tetrapirrólico, que requiere específicamente luz para llevarse a cabo. Se trata, por tanto de una reacción fotoquímica que transforma la protoclorofilida-holocromo en clorofilida. La planta empleará una enzima, una esterasa para unir el alcohol denominado fitol a un resto ácido de la clorofilida y formar finalmente clorofila (Reinbothe et al., 2010). Pero en ausencia de luz no hay forma-

ción de clorofilida y, por tanto, la planta no puede sintetizar las clorofilas necesarias para sustentar su fotoergonia. Esta síntesis procede paulatinamente. Las hojas de *Ficus benjamina* van enverdeciendo lentamente a lo largo de dos meses o más desde su brotación, aunque algunas zonas cercanas a su nervadura media puedan sintetizar clorofilas más rápidamente que el resto del limbo foliar en función de su menor reflectancia (Fig. 19). También puede verse como en caducifolias (pinos, abetos y especies relacionadas) las acículas jóvenes recién formadas tienen un color verdoso pálido, casi amarillento, frente al color verde oscuro de las acículas del año anterior (Fig. 20).

Las raíces, como órganos subterráneos que no perciben luz, no pueden sintetizar clorofilas. Sin embargo, ciertas epífitas constituyen la excepción que confirma la regla. Las orquídeas epífitas se adhieren a los troncos de sus fitóforos aprovechando grietas y discontinuidades en su corteza, de tal manera que no penetran en los tejidos del tronco sino que permanecen en superficie y, por tanto, expuestas a la luz. Estas raíces están recubiertas por un velamen transparente que se vuelve blanquecino cuando se seca, ocultando la naturaleza verde de los tejidos más internos. Este color puede observarse cuando el velamen se rehidrata y recupera su naturaleza translúcida. El color verde es debido a la capacidad de los tejidos radiculares de sintetizar clorofila a nivel de las células del parénquima cortical y estelar, incluida la endodermis (Benzing, 1990). Este color verde puede observarse en las floristerías, que mantienen sus orquídeas en macetas de cristal, pegándose sus gruesas raíces a cortezas de árbol desmenuzadas (Fig. 21) que actúan como sustrato.

Un ejemplo cotidiano muy claro que se puede aducir sobre la importancia de la luz en el enverdecimiento es la diferencia entre los espárragos blancos y los verdes, los llamados trigueros. No es que se trate de dos especies distintas. El agricultor sepulta el tallo el espárrago durante su crecimiento, acumulando tierra sobre él, o envolviéndolo en una bolsa opaca para evitar la percepción de la luz. De esta manera, el tallo (el espárrago) que se forma es blanco (Fig. 22).

Aunque no tenga relación con el tema, podemos obtener más información de una observación trivial relativa a los espárragos. Es de todos conocido el olor que la ingestión de espárragos provoca en la orina. Esto es debido a la gran cantidad de metionina que contienen sus tallos y que es rápidamente metabolizada por acción de una enzima llamada metionina- γ -liasa (Fig. 23). El metanotiol es una sustancia que se produce también por la putrefacción de la materia orgánica debida a la actividad microbiana. A veces se ha destacado el sentido evolutivo de tal propiedad, ya que la apa-

rición de este olor significa que un alimento que huele de esa forma no es apto para el consumo, lo cual impediría una grave intoxicación.

5.12. EL IRRITANTE PERFUME DE LA CEBOLLA

Otro olor característico y desagradable que se produce durante la manipulación de ciertos vegetales es el aroma irritante que desprende una cebolla al ser cortada y que provoca irritación ocular y lagrimeo. Esto es debido a la existencia de una enzima, denominada aliinasa, secuestrada en células especializadas, que, al ser liberada por el corte de los tejidos, se mezcla con un catabolito de la cisteína, llamado aliina para convertirlo en ácido alilsulfénico, que será por último transformado en sulfóxido de tiopropanal. Otra enzima diferente, una sintasa del factor lacrimógeno o LFS, convierte alternativamente este ácido en alicina (Fig. 24). Estos dos compuestos son los principales responsables del olor de la cebolla cortada. El sulfóxido de tiopropanal es espontáneamente hidrolizado en ácido sulfúrico, ácido sulfhídrico y propanal. Para que esta hidrólisis espontánea se lleve a cabo es suficiente el líquido que mantiene húmedo el cristalino de nuestros ojos. Se supone que son estos últimos ácidos los que producen la irritación ocular que desencadena la producción de lágrimas para proceder a su eliminación.

5.13. FOTOSÍNTESIS Y PRODUCCIÓN DE ALMIDÓN

Las conocidas como plantas C3 son aquellas que fijan el dióxido de carbono atmosférico sobre un azúcar de cinco átomos de carbono, doblemente fosforilado, para producir azúcares tres átomos de carbono (de ahí el nombre de plantas C3) que son empleados para la producción de hexosas (fructosa, glucosa, galactosa, etc.). La planta puede emplear estos azúcares con diversos fines. El primero de ellos es producir sacarosa como disacárido exportable al resto de la planta y ser empleado como sustrato de la respiración aerobia previa su hidrólisis en los dos monosacáridos constituyentes. La síntesis de sacarosa es citoplásmica. También puede utilizarlos para formar almidón en los cloroplastos y acumular este almidón como polisacárido de reserva. Por último, muchas plantas pueden formar, a partir de la sacarosa, polímeros de fructosa, de significación osmótica y de reserva, conocidos con el nombre de fructanos (Heldt y Piechulla, 2011).

El almidón es un compuesto que reacciona con el lugol, una disolución de yodo-yoduro potásico desarrollando un color azul-morado. La reacción es tan específica que puede usarse para la detección citoquímica de granos de almidón en cortes transversales de hojas (Fig. 25).

Un experimento sencillo para demostrar la relación entre fotosíntesis y acumulación de almidón en hojas se ilustra en la fotografía de la izquierda. Ocultando la zona apical de una hoja de poto (*Epipremnum aureum*) con papel de aluminio, la luz no penetra y por tanto esa zona no puede realizar fotosíntesis. Al cabo de unas horas de iluminación, las hojas se sumergen en una disolución de lugol. Al rato se observa que la mitad que no ha realizado fotosíntesis sigue mostrando su coloración verde característica mientras que la otra mitad, que ha sido iluminada al igual que las hojas circundantes, se tiñe de morado tras la reacción del almidón acumulado con el iodo-ioduro potásico (Fig. 26).

5.14. TROPISMOS

Los tropismos son reorientaciones de órganos vegetales en el espacio siguiendo la dirección de un estímulo vectorial. Si al tallo de una plántula de garbanzo se la sitúa cerca de una ventana que le proporciona luz lateral, sus tallos se orientan hacia esa luz lateral, como muestra la fotografía (Fig. 27). Unas macetas de geranio, colocadas en el barandal de una terraza que solo recibe luz solar directa por la tarde, orientan el haz de sus hojas hacia el oeste.

El receptor de la luz direccional es una proteína de membrana celular, denominada fototropina, la cual, al ser activada por luz azul, fosforila las proteínas PIN, colocadas en membrana celular de la cara inferior de las células, provocado su fosforilación y su desplazamiento hacia la cara lateral de la membrana más alejada de la fuente de luz. Igual sucede con las proteínas AUX transportadoras de auxina, originariamente ubicadas en la membrana de la cara superior de las células. Las proteínas PIN facilitan el transporte de auxina desde una célula donadora, mientras que las proteínas AUX internalizan la auxina en la célula siguiente, la célula receptora. De esta manera, la auxina se va acumulando en las células laterales del órgano vegetal más alejadas de la fuente direccional de luz, las células en sombra. Este aporte suplementario de auxina por transporte lateral hace que las células en sombra crezcan más deprisa que las células iluminadas y, por tanto, el tallo se incline hacia la fuente lateral de luz, dado que la auxina es un efector positivo de la elongación celular.

La orientación en vertical de los tallos y las raíces se denomina geotropismo, porque se orientan en la dirección del campo gravitatorio que perciben los órganos sensoriales de las plantas, situados en sus células más apicales. Ya que las raíces crecen hacia abajo, no solo siguen la dirección del campo gravitatorio, sino también su sentido, mientras que el crecimiento de los tallos hacia arriba sigue la dirección del campo pero en sentido con-

trario. Por ello, se dice que los tallos siguen desarrollan un geotropismo negativo (Fig. 28) mientras que las raíces muestran un geotropismo positivo (Fig. 29). El mecanismo de reorientación cuando, por ejemplo, se coloca una plántula de garbanzo en horizontal, es casi idéntico al descrito para el fototropismo, salvo en lo que se refiere al órgano receptor del estímulo externo. Para la percepción de la dirección del campo gravitatorio, las plantas han diferenciado amiloplastos en las células de la cofia radicular y en las células apicales de sus tallos que cambian de orientación con cada cambio que sufre el órgano, tendiendo siempre a ocupar una posición basal en la célula. Este movimiento de desplazamiento interacciona con el citoesqueleto de tal manera que se genera un potencial de acción que cambia el sentido del transporte de la auxina. En la Fig. 29 se observa como un grano de cebada, acostado horizontalmente sobre el sustrato, hace que su raíz recién formada recupere la orientación vertical y trata de hundirse entre las partículas de suelo, siguiendo un gravitropismo positivo.

El cambio de orientación del órgano comienza a ser percibido visualmente pocos minutos después de recibido el estímulo gravitropico, completándose la reorientación en un periodo máximo de 2-3-h para órganos no lignificados. Para una información más completa sobre estos movimientos de orientación, ver Esmon et al. (2005).

En la Fig. 30 se muestra un claro ejemplo de gravitropismo negativo. En pino rodeno en la sierra de Arbarración encuentra un saliente rocoso que le impide la progresión de su tronco en línea recta. Ante este impedimento insalvable, el tronco inicia un crecimiento lateral para rodear el obstáculo. Una vez que lo ha salvado, recupera su crecimiento en vertical siguiendo la percepción del estímulo gravitropico. En la Fig. 31 se muestra un ejemplar de *Wisteria sinensis* que crece alrededor de un estímulo mecánico. La resultante global del crecimiento sigue el patrón geotropico negativo, pero la percepción mecánica de la existencia del tutor provoca un transporte lateral de auxina hacia el exterior, de tal manera que sus células crecen más deprisa que las del interior del tronco. Este transporte lateral implica el inicio de un movimiento envolvente que se afianza mediante el depósito de madera de tensión en la cara exterior del tronco de tal manera que este consolida un movimiento de circumnutación alrededor de la barra metálica.

5.15. FOTONASTIAS

Las fotonastias son reorientaciones de órganos vegetales en el espacio como respuesta a la percepción de variaciones en la intensidad de luz percibida. Fotonastias típicas serían la apertura de flores durante el día y su

cierre al anochecer. Las fotonastias requieren fotorreceptores específicos denominados fototropinas. Son proteínas con cromóforos de naturaleza flavínica que inducen, tras la percepción del cruce de los umbrales de fotosensibilidad, una cascada de transducción de energía que permite el traslado de otra clase de proteínas, las llamadas PIN, de la zona basal de la membrana celular a la cara lateral de la misma. En esta cascada de señalización, el desplazamiento viene provocado por la actividad proteína quinasa (serina-treonina quinasa) de las fototropinas. Las proteínas PIN de la corola de la flor del hibisco funcionan como «facilitadoras» del transporte de auxinas y actúan asociadas a las proteínas AUX, permeasas transportadoras de auxina, localizadas en la zona apical de la membrana celular. La acción conjunta de ambas clases de proteínas, PIN y AUX, obligan a un transporte basípeto de la auxina. Sin embargo, este sentido basípeto del transporte puede ser cambiado transitoriamente si las proteínas PIN son desplazadas a las caras laterales de la célula. Si las células de la cara externa de los sépalos de una flor de *Hybiscus* reciben más auxina al percibir las fototropinas la disminución de la intensidad luminosa del atardecer, estas células crecerán más deprisa que las células de la cara interna del sépalo y este se curvará hacia dentro (van Doorn y van Meeteren, 2003). En el caso del hibisco, flor que ilustra este ejemplo, el crecimiento diferencial de los sépalos hace que estos se imbriquen entre sí en un proceso semejante al cierre de las láminas de un diafragma de cámara fotográfica (Fig. 32). El resultado es que la corola cierra durante la noche. El incremento en la intensidad luminosa tras el amanecer desencadenaría el proceso inverso y la corola abre durante el día (Fig. 32). Las flores de *Crocus*, una iridacea de interior, también presenta movimientos fotonásticos de apertura y cierre de su corola (Fig. 33).

5.16. LA FLORACIÓN DEL ALMENDRO

La floración de las plantas depende de la percepción de la longitud relativa del día y la noche. Una vez que se ha completado la fase de crecimiento vegetativo. La planta tiene suficientes recursos energéticos para hacer frente a la transición a la fase reproductiva. Las plantas de día largo son aquellas que florecen cuando la longitud del día supera un valor umbral, denominado longitud crítica del día, que es genéticamente impuesto. Las plantas de día corto, por el contrario, son aquellas que florecen cuando la duración del día es inferior a este valor crítico. Por ello, en nuestras latitudes, es sorprendente que almendros y cerezos comiencen a florecer en pleno invierno, finales de enero y comienzos de febrero, cuando el pie de planta ha perdido todas sus hojas y las temperaturas son realmente bajas. Sin embargo, el diseño floral ha comenzado a finales del verano. El desa-

rrollo de estambre continúa durante el otoño, y las yemas florales entran en letargo con un tejido esporogénico totalmente desarrollado. Este pre-desarrollo se lleva a cabo cuando aún sobre la planta persisten sus hojas fotosintéticamente activas, por lo que su ausencia en las primeras semanas del invierno no afecta al desarrollo de la yema. Aunque no se observa ningún cambio anatómico durante el letargo, la rotura del mismo ocurre tras una secuencia clara de acontecimientos. El primero de ellos es el alargamiento sensible del fotoperiodo. Los días comienzan a alargarse, lo que significa que almendros y cerezos son plantas de día largo, con un bajo valor de longitud crítica del día. La percepción de un fotoperiodo de 10 horas es suficiente para romper el letargo de la yema. El almidón se ha acumulado durante el otoño en sitios particulares, previniendo cualquier desarrollo en aquellas áreas hasta su movilización. Los haces vasculares se desarrollan entonces y las células de madre de polen entran en meiosis seguida del desarrollo de microspora. La percepción del alargamiento de los días, aun a pesar de las bajas temperaturas, permite la activación de una caja de genes consistente al menos en *AGAMOUS* (*AG*), *SEEDSTICK* (*STK*) y *SEPALLATA* (*SEP*), genes de identidad del órgano floral que juegan un papel fundamental en el desarrollo de los estambres, carpelo y óvulo (Sánchez-Pérez et al., 2014). Almendros, cerezos y muchas otras especies han desarrollado un mecanismo de vernalización, sumatorio a la percepción fototrópica, de tal forma que inician la floración con un fotoperiodo que apenas supera la longitud crítica del día siempre y cuando sus células meristemáticas hayan acumulado suficiente número de días de frío al año, acumulación necesaria para la activación de los priones correspondientes (Chakrabortee et al., 2016).

5.17. LOS TALLOS FLORALES

La transición del crecimiento vegetativo a la etapa reproductora en plantas con flores se realiza tras la percepción de señales, tanto externas como internas, que determinan la suspensión de la actividad de algunos genes e inician la actividad de otros. Se sabe, por ejemplo, que el gen denominado *TERMINAL FLOWER* (*TFL1*) determina la actividad del crecimiento vegetativo continuo de los meristemas. El desencadenamiento de la producción de transcritos por los genes *CONSTANTS* (*CO*), *FLOWERING LUCUS T* (*FT*), *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) y *FLOWERING LOCUS D* (*FLD*) inhibe la actividad de *TFL1* y permiten la transición del meristemo vegetativo al meristemo floral. La mayor parte de estos genes se activan mediante percepción de señales tanto externas como internas, es decir, son genes para la percepción de señales. Así, *CO* y *FT* se activan mediante la percepción de señales luminosas, como son la

duración relativa del día o el color dominante de la luz incidente. El gen *FLC* se activa por bajas temperaturas, mientras que el gen *FLD* es activado por un factor de crecimiento endógeno, de naturaleza hormonal, que se conoce con el nombre genérico de giberelina (Dayan et al., 2012). Sin embargo, no está claro en este último caso que las giberelinas sean realmente señales de iniciación de la floración o factores requeridos para una respuesta de crecimiento vegetativo particular, necesarios para la formación ulterior de flores.

Algunas plantas tienen el tallo tan corto que parece no existir, y sus hojas crecen muy juntas a ras del suelo. Son las llamadas plantas en roseta. En algunos casos, como la violeta africana (*Saintpaulia ionantha*), la planta presenta una roseta basal de donde surgen las hojas y los tallos florales, ambos de la misma longitud (Fig. 34). Los tallos florales no presentan hojas y en su ápice aparecen las flores. En otros, como la lechuga (*Lactuca sativa*) y algunas especies crasas, del centro de la roseta sale un tallo floral que puede alcanzar una longitud de varios metros, sobre el que se diferencian los órganos florales. Un ejemplo clásico es la pita (género *Agave*). El crecimiento de este tallo es un requerimiento absoluto para que los meristemas florales comiencen su actividad (Figs. 35 y 36). El crecimiento de este tallo requiere, a su vez, un aporte especial de giberelinas, necesarias para la división vegetativa de sus células meristemáticas.

Una vez que el grano de polen fecunda al óvulo (fusión de los núcleos haploides de ambas células), la flor pierde los estambres y los pétalos y el ovario comienza a hincharse para formar finalmente el fruto.

5.18. EL PAPEL DE LA LUZ EN LA GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

Pero la percepción de la duración del fotoperiodo no influye solamente en la formación de las flores. Las plantas contienen una familia de cromoproteínas, denominadas fitocromos, cuyo cromóforo se ha especializado en absorber luz roja (660 nm de λ_{\max}) o luz púrpura (730 nm de λ_{\max}). Esta especialización posibilita que las plantas usen estas cromoproteínas como reloj biológico, ya que las luces del amanecer y del atardecer son preferentemente púrpuras mientras que la del resto del día es predominantemente azul y roja. Cuando el fitocromo actúa como forma absorbente de luz roja, simbolizado como P_R , utiliza la energía fotónica absorbida para isomerizar a una forma *trans*absorbente del púrpura, denominada P_{FR} . Y a la viceversa, la absorción de luz púrpura por P_{FR} determina que el cromóforo revierta a su isómero *cis*, P_R . Por tanto, las plantas contienen durante el día P_{FR} , que revierte a P_R durante la noche.

P_{FR} actúa desreprimiendo genes específicos involucrados no solo en la floración, sino también en la formación de yemas, expansión foliar, letargo seminal, germinación, etc. En las semillas llamadas fotoblásticas, P_{FR} induce germinación. Son, generalmente, semillas de área regular y escaso peso de tal manera que al caer al suelo, quedan sobre su superficie y reciben, por tanto, luz solar directa. Es decir, durante el día contienen P_{FR} y, por tanto, germinan. Por el contrario, P_{FR} inhibe la germinación de las semillas denominadas afoblásticas. Suelen ser semillas muy pesadas de tal forma que, al caer al suelo, en hunden en él y no reciben luz, con lo que P_{FR} no puede formarse y, por tanto, no inhibe su germinación (Hartmann, 2016).

Los frutos translúcidos, como la uva o la ciruela, permiten el paso de luz a su interior y sus semillas, por tanto, tienen P_{FR} , lo que las haría germinar dentro del fruto. Para evitar esta germinación prematura deben recurrir a estrategias de tipo químico, como acumular inhibidores de la germinación que serían lavados solo cuando el fruto se abra y sus semillas caigan al suelo, rehidratándose tras un periodo de lluvia o episodios de riego. Los frutos de cubierta opaca no permiten que la luz pase a su interior, donde están instaladas las semillas y, por tanto, evitan que estas germinen en el interior del fruto. La moda actual de muchas fruterías, consistente en ofertar la mitad de grandes frutos, como sandías, melones, calabazas o payayas, aislando el fruto con una cubierta transparente, permite a veces que esas semillas fotoblásticas germinen en el interior del fruto antes de ser sembradas en un suelo adecuado (Fig. 37).

5.19. PIGMENTOS DE LAS PLANTAS

Muchos órganos vegetales incluso las hojas adquieren coloraciones diferentes gracias a la síntesis y acumulación de una gran variedad de pigmentos, la mayor parte de ellos de naturaleza fenólica: Taninos, fenilpropanos, flavonoides etc. Incluso esa coloración puede cambiar según las circunstancias ambientales o la manipulación que el hombre haga de dichas plantas, ya que muchas de estas sustancias pueden comportarse como indicadores de pH o indicadores redox (Tan et al., 2013). Por ejemplo, todo el mundo sabe que la lombarda tiene un color morado característicos. En muchas ocasiones, el comensal que va a comer un plato de lombarda, simplemente hervida y rehogada, suele añadirle un poco de vinagre para acentuar el sabor y observa entonces como el color morado intenso vira a rosado (Fig. 38). Pero podemos complicar un poco más este sencillo experimento. Lo mismo que el color de la hoja de lombarda cocida vira a rosa, igual el agua en el que hemos cocido la planta vira a rosado tras añadirle unas gotas de vinagre. Ahora, podemos añadir a ese caldo algún

compuesto alcalino que tengamos a mano en casa. Puede ser sosa, o el bicarbonato que usamos para corregir la hiperclorhidria, o simplemente perborato del que se usa para blanquear la ropa. Observaremos que el color del líquido vira instantáneamente a un violeta-azul muy denso.

El mecanismo es fácil. El color morado de la hoja de lombarda viene dado por la acumulación de las vacuolas de sus células parenquimatosas de un flavonoides denominado cianidina, principalmente en su forma glicosilada (Fig. 39). Este flavonoides es un indicador de pH, de tal manera que cuando añadimos vinagre, la acidificación provoca la protonación del pigmento, que vira a un color rojo-rosado. Sin embargo, cuando se añade suficiente sosa como para, no solo neutralizar el pH sino virarlo a básico, la forma desprotonada del compuesto proporciona el color morado-azul que observamos en nuestro pequeño experimento casero (Fig. 40).

Y como este, hay muchas más transformaciones observables en la cocina. Los cardos hay que «pelarlos» con cuchillo y guantes, ya que sí no, las manos se ennegrecen y es difícilísimo desprenderse de ese color. Hay muchos alimentos vegetales que ennegrecen cuando se les corta y se les deja al aire. Suele decirse que se trata de una oxidación y es muy cierto. Hagamos otro experimento sencillo. Tomemos una alcachofa y cortémosla por la mitad según el eje transversal. Una de las dos mitades se colocará en un plato con la cara de corte hacia arriba. Con la otra mitad se hará lo mismo, pero será rociada con abundante zumo de limón. Al cabo de muy pocos minutos, uno o dos, veremos cómo la mitad seca de la alcachofa se va oscureciendo progresivamente mientras que la mitad rociada con limón mantiene su color claro.

La explicación de este oscurecimiento es sencilla. La alcachofa, como tantas otras verduras y frutas, tiene una importante concentración de fenoles. También, como en el caso de la lombarda, produce flavonoides, principalmente luteolina, que es el pigmento que proporciona ese color rosado de la base de las brácteas más externas y de las que conforman el corazón de la alcachofa (Figs. 41 y 42). El resto acumula compuestos de tipo fenilpropanoide, principalmente ácido cafeico y compuestos relacionados. Estos fenoles son sustancias indicadoras del estado redox, de tal manera que pueden oxidarse con facilidad en contacto con el aire, mientras que esa oxidación es eficientemente evitada si se añade sobre la zona de corte una disolución de algún antioxidante fuerte, como es el zumo de limón, que contiene ácido ascórbico.

En la secuencia de la Fig. 43 se ilustra la oxidación (el oscurecimiento) en cuatro pasos del ácido 3,4-dihidroxicinámico, el precursor inmediato del ácido cafeico, hasta llegar a la forma doblemente oxidada, de color pardo.

5.20. GLÁNDULAS DE ACEITES ESENCIALES

En el pericarpio de los frutos de los cítricos, un grupo de células parenquimatosas entra en apoptosis para formar una gran cavidad lisigénica que se llena de aceites esenciales hasta constituir una glándula oleosa. La apoptosis o muerte inducida, se desencadena al activarse una batería de enzimas denominadas caspasa, que conducen a la hidrólisis de los ácidos nucleicos y de muchas proteínas, terminando en muerte celular. Esto es lo que sucede en la cáscara de las naranjas, por ejemplo, durante su maduración (Knight et al., 2001). Las cavidades lisigénicas acumulan gran cantidad de sustancias aromáticas producidas por las células vecinas, llenando todo el volumen abierto por apoptosis y constituyéndose en glándulas de aceites esenciales. Este aceite esencial está formado por cinco componentes; R-limoneno, linalol y citronelol, terpenos, el primero de ellos cíclico y los dos restantes monoterpénos alifáticos, y dos derivados del ácido mevalónico, geraniol y citral. Todos ellos son inflamables y dan el aroma característico de la piel de la naranja.

El hecho de ser inflamables (el R-limoneno lo es a partir de 48 °C) permite realizar un sencillo experimento. Se pela una naranja y se toma un trozo de esa piel entre los dedos pulgar e índice. Con la otra mano, se acerca a la superficie de esa piel un mechero o una cerilla encendidos y entonces se exprime fuertemente la cáscara entre ambos dedos. Esta presión de compresión hace que las glándulas oleosas expulsen con fuerza gotas de sus aceites esenciales que, al tomar contacto con la llama, chisporrotean al inflamarse (Fig. 44).

5.21. ENVEJECIMIENTO Y MUERTE DE LOS VEGETALES

Los procesos de muerte celular en las plantas pueden enfocarse de varias formas. Puede ocurrir una muerte celular, en casos concretos, dentro del programa general de diferenciación y desarrollo del individuo. En estos casos, la muerte celular no va precedida de envejecimiento del individuo. Así, por ejemplo, durante la germinación de los granos de cereales es preciso que la movilización de sus reservas proteicas surta al embrión de aminoácidos y nuevas proteínas que soporten su crecimiento. La hidrólisis por proteasas de las proteínas de reserva en las células de la capa de aleurona (el endospermo proteico) culmina con la muerte de dichas células, muerte necesaria para el correcto crecimiento del embrión (Bethke et al., 1999). Otro ejemplo de apoptosis es la formación de las hendiduras en las hojas adultas de *Monstera deliciosa*, la costilla de Adán, hasta conformar la morfología característica de las hojas de esta especie. Sus hojas juveniles poseen un limbo entero hasta que la apoptosis destruye líneas celulares desde el

borde del limbo hacia la nervadura media (Fig. 45), formando finalmente las hojas hendidas características de la especie (Dangl et al., 2000).

El llamado envejecimiento monocárpico es propio de las herbáceas anuales. Las hojas pierden sus clorofilas, se marchitan y la planta muere después de reproducirse sexualmente (Thomas, 2013). Por el contrario, el envejecimiento policárpico es aquel propio de plantas plurianuales mediante el cual solo envejecen los órganos caducos (hojas) y se pierden después de secarse (Fig. 46). En las perennifolias, parte de sus hojas mueren cada temporada y son sustituidas automáticamente por hojas nuevas (Fig. 20). Solo mueren todas las hojas, y la planta con ellas, en caso de enfermedad (Fig. 47).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado gracias a un Proyecto de Innovación para el Desarrollo y la Calidad de la Docencia (PIMCD). N° Ref. 121, del que uno de nosotros, MELG, ha sido investigador principal.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIRRE, E. (1980). El misterio de la vida. En *Biología*, (Alvarado, R., ed.). Carroccio, Barcelona, pág. 224-289.
- ATTENBOROUGH, D. (1995). *The Private Life of Plants: A Natural History of Plant Behaviour*. BBC Books, London.
- BALUŠKA, F., Mancuso, S. (2007). Plant neurobiology: from sensory biology, via plant communication, to social plant behavior. *Cogn. Process*, 10 (Suppl 1):S3–S7.
- BALUŠKA, F., Mancuso, S., Dieter Volkmann, D., Barlow, P.W. (2009). The 'root-brain' hypothesis of Charles and Francis Darwin revival after more than 125 years. *Plant Sign. Behav.*, 4: 1121-1127.
- BENZING, D.H. (1990). *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BETHKE, P.C., Lonsdale, J.A., Fath, A., Jones, R.L. (1999). Hormonally regulated programmed cell death in barley aleurone cells. *Plant Cell*, 11: 1033-1045.
- BLANCAFLOR, E.B. (2013). Regulation of plant gravity sensing and signaling by the actin cytoskeleton. *Am. J. Bot.*, 100: 143–152. 2013.
- BONNER, J., Galston, A.W. (1961). *Principios de Fisiología Vegetal*, Aguilar, Madrid.
- BROCKES, B.H. (1884). *Gebner und zweiten schlesischen Schule*. Ludwig Fulda, ed., Berlin.

- CHAKRABORTEE, S., Kayatekin, C., Newby, G.A., Mendillo, M.L., Lancaster, A., Lindquist, S. (2016). Luminidependens (LD) is an *Arabidopsis* protein with prion behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 113: 6065–6070.
- CHUNDER BOSE, J (1926). *The nervous mechanism of plants*. Longmans, Green and Co., London.
- CLAIR, B., Julien Ruelle, J., Beauchêne, J., Prévost. M.F., Fournier, M. (2006). Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. *IAWA J.*, 27:329–338.
- CVRČKOVÁ, F., Lipavská, H., and Žárský, V. (2009). Plant intelligence. Why, why not or where? *Plant Sign. Behav.*, 4: 394-399.
- DANGL, J.L., Dietrich, R.A., Thomas, H. (2000). Senescence as programmed cell death. In *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* (Buchanan, B.B., Gruisem, W., Jones, R.L., eds.), pp. 1044-1100. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland.
- DARWIN, C., Darwin, F. (1880). *The power of movement in plants*. John Murray, London.
- DASZKOWSKA-GOLEC, A., Szarejko, I. (2013). Open or close the gate – stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Front. Plant Sci.*, 4: doi: 10.3389/fpls.2013.00138.
- DAYAN, J., Voronin, N., Gong, F., Sun, T.P., Hedden, P., Fromm, H., Alonia, R. (2012). Leaf-Induced gibberellin signaling is essential for internode elongation, cambial activity, and fiber differentiation in tobacco stems. *The Plant Cell*, 24: 66–79.
- DERRIDA, J. (2003). *Espéctros de Marx*. Trotta, Madrid.
- ESAU, K, (2008). *Anatomía vegetal* (reeditado por Evert, R.F.). Editorial Omega, Barcelona.
- ESMON, C.A., Pedmale, U.V., Liscum, E. (2005). Plant tropisms: providing the power of movement to a sessile organism. *Int. J. Dev. Biol.*, 49: 665-674.
- FRANCÉ, R. (1946). *La maravillosa vida de las plantas*. Labor, Barcelona.
- GODE, Alexander (1941). *Natural Science in German Romanticism*. Columbia University Press, New York.
- GOULD, S.J. (2000). *Ciencia versus Religión. Un falso conflicto*. Crítica, Barcelona.
- GOÑI, F.M. (2014): The basic structure and dynamics of cell membranes: An update of the Singer–Nicolson model. *Biochim. Biophys. Acta*, 1838: 1467–1476
- HARTMANN, K.M. (2016): Photo-biological control of weed germination. *Med. Aromat. Plants*, 5: 247. doi:10.4172/2167-0412.1000247
- HEGEL, G.W.F. (1989). *Lecciones de Estética*. Ediciones 62 S.A., Barcelona.
- HELDT, H.W, Piechulla, B. (2011). *Plant Biochemistry (Fourth Edition)*, Chapter 9: Phloem transport distributes photoassimilates to the various sites of consumption and storage. Elsevier, Amsterdam, pp. 241-271.

- HUNTINGTON, S.P. (2000). Introduction. In *Culture Matters* (Harrison, L.E., Huntington, S.P. eds.), Basic Books, New York, pp. 4-10.
- KADIOGLU, A., Terzi, R., Saruhan, N., Saglam, A. (2012). Current advances in the investigation of leaf rolling caused by biotic and abiotic stress factors. *Plant Sci.*, 182: 42-48.
- KNIGHT, T.G., Klieber, A., Sedgley, M. (2001): The relationship between oil gland and fruit development in Washington Navel orange (*Citrus sinensis* L., Osbeck). *Ann. Bot.*, 88: 1039-1047.
- KRUIF, P. (2006): *Los cazadores de microbios*. Editorial Porrúa, México.
- MANCUSO, S., Vittola, A. (2015): *Sensibilidad e inteligencia en el mundo vegetal*. Galaxia Gutenberg, Barcelona.
- MCGEE, H. (2007). *La cocina y los alimentos*. Random House Mondadori, Barcelona.
- MERCED, A., Renzaglia, K.S. (2017). Structure, function and evolution of stomata from a bryological perspective. *Bryol. Div. Evol.*, 39: 7–20.
- MÜHLMANN, H. (2006). Die Ökonomiemaschine. In: 5 Codes. Architekturstur, Paranoia und Risiko in Zeiten des Terrors (de Bruyn, G., ed.). Birkhäuser-Verlag für Architektur, Basel, pp. 227.
- PINEDA, R., Pineda, M. (2017). *Biología: aplicaciones y controversias*. UCO Press, Córdoba.
- PINKARD, E., Gill, W., Mohammed, C. (2006). Physiology and anatomy of lentil-like structures on leaves of *Eucalyptus nitens* and *Eucalyptus globulus* seedlings. *Tree Physiol.*, 26: 989–999.
- REINBOTHE, C., El Bakkouri, M., Buhr, F., Muraki, N., Nomata, J., Kurisu, G., Yuichi Fujita, Y., Reinbothe, S. (2010). Chlorophyll biosynthesis: spotlight on protochlorophyllide reduction. *Trend Plant Sci.*, 15: 614-624.
- RODRIGO-MORENO, A., Bazihizina, N., Azzarello, E., Masi, E., Tran, D., Bouteau, F., Baluska, F., Mancuso, S. (2017). Root phototropism: Early signalling events following sound perception in *Arabidopsis* roots. *Plant Si.*, 264: 9-15.
- SÁNCHEZ-PÉREZ, R., Del Cueto, J., Dicenta, F., Martínez-Gómez, P. (2014). Recent advancements to study flowering time in almond and other *Prunus* species. *Front. Plant Sci.*, 5: doi: 10.3389/fpls.2014.00334.
- SAUQUET, H., von Balthazar M., Magallón, S., Doyle, J.A., Peter K. Endress, P.K., Emily J. Bailes, E.J., Barroso de Morais, E., Bull-Hereñu, K., Carrive, L., Marion Chartier, M., Chomicki, G., Coiro, M., Cornette, R., El Ottra, J.H.L., Epicoco, C., Foster, C.S.P., Jabbour, F., Haevermans, A., Haevermans T., Hernández, R., Little, S.A., Löfstrand, S., Luna, J.A., Massoni, J., Nadot, S., Pamperl, S., Prieu, C., Reyes, E., dos Santos, P. Schoonderwoerd, K.M., Sontag, S., Soulebeau, A., Staedler, Y., Tschan, G.F., Leung, A.W.S., Schönenberger, J. (2017). The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Commun.*, 8:16047; DOI: 10.1038/ncomms16047.

- SCOTT, P. (2008): Physiology and behavior of plants. John Wiley and Sons, London.
- SCHRÖDINGER, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. Cambridge University Press, Cambridge.
- SELEZNYOVA, A.N., Hanan, J. (2018). Mechanistic modelling of coupled phloem/xylem transport for L-systems: combining analytical and computational methods. *Ann Bot.*, 121:991-1003.
- SINGH, S. (2014). Guttation: New insights into agricultural implications. *Adv. Agron.*, 128: 97-135.
- SPENCE, C. (2017). *Gastrofísica*. Espasa, Barcelona.
- STENGER, V.J. (2007). *God: the Failed Hypothesis*. Prometheus Books Publishers, Amherst.
- TAN, J., Wang, M., Tu, L., Nie, Y., Lin, Y., Zhang, X. (2013). The flavonoid pathway regulates the petal colors of cotton flower. *PLOS ONE*, 8: e72364.
- THOMAS, H. (2013). Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytol.*, 197:696–711.
- TOMPKINS, P., Bird, C. (2017): *La vida secreta de las plantas*. Capitán Swing Libros, Madrid.
- TOYOTA, M., Spencer, D., Sawai-Toyota, S., Jiaqi, W., Zhang, T., Koo, A.J., Howe, G.A., Gilroy, S. (2018). Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling. *Science*, 361: 1112–1115.
- TREWAVAS, A. (2005): Plant intelligence. *Naturwissenschaften*, 92: 401–413.
- VELA, C. (2012): Turn Spain's budget crisis into an opportunity. *Nature*, 486: 7.
- VICENTE, C. (2004): El papel de lo humanístico en la enseñanza profesionalizada. En: *Ante los problemas de la Universidad española, 65 propuestas para conectarla con el futuro* (Parra, F., ed.). Entrelíneas Editores, Madrid, pág. 171-182.
- _____ (2012): *Metabiología de la muerte. La muerte desde la ciencia y la creencia*. ADH Ediciones, Murcia.
- VICENTE, C., Legaz, M.E. (2010). Fotonastias en plantas, *Reduca (Biología)*. 3: 32-45.
- VICENTE, C., Segovia, M., Solas, M.T. (1999). Voltage-regulated short-term activation of adenylyl cyclase effected by phytochrome in the lichen *Evernia prunastri*. *Phyton (Austria)*, 39: 225-238.
- WATSON, H. (2015): Biological membranes. *Essays Biochem.*, 59: 43–70.
- YAMAMOTO, K., Kiss, J.Z. (2002). Disruption of the actin cytoskeleton results in the promotion of gravitropism in inflorescence stems and hypocotyls of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 128: 669-681.
- YOKAWA, K., Baluška, F. (2018): Sense of space: tactile sense for exploratory behavior of roots. *Commun. Integr. Biol.*, doi.org/ 10.1080/19420889.2018.1440881.

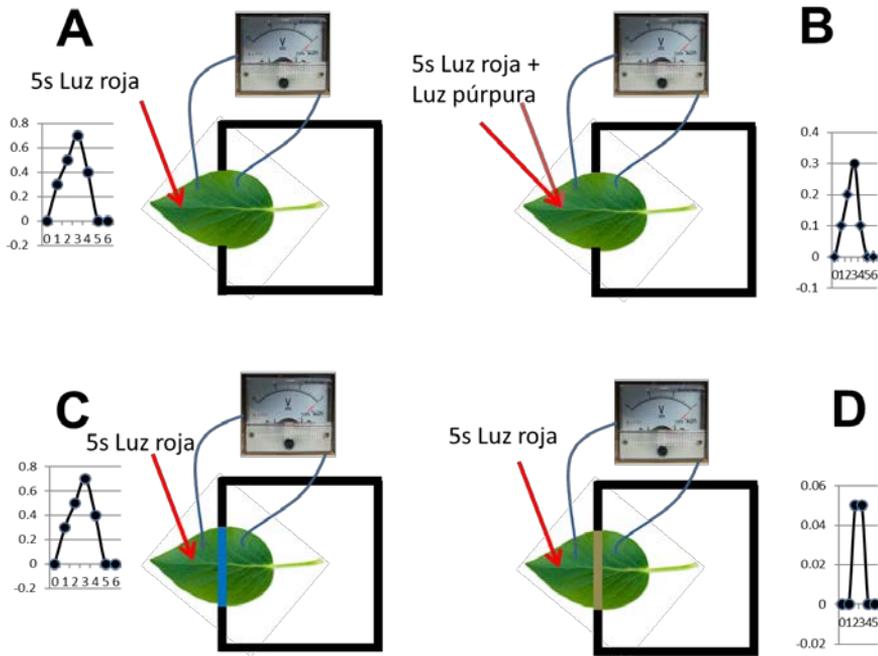


Diagrama 1. Diseño experimental de la medida de un potencial de acción generado por la percepción de luz roja y su transmisión desde el ápice a la base de una hoja. Cada uno de los pasos es explicado en el texto

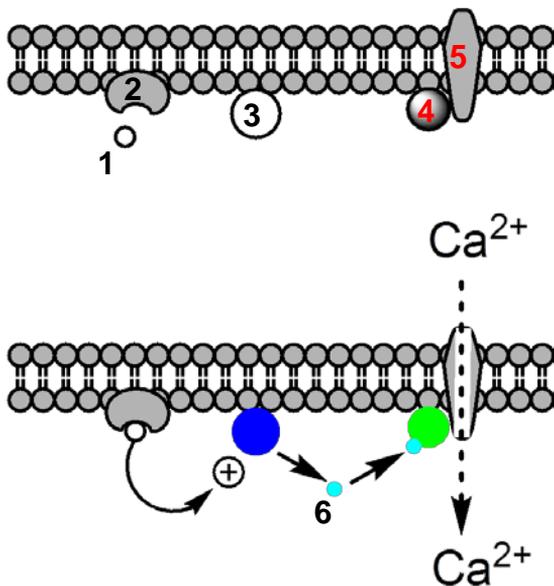


Diagrama 2. Cascada de señalización para la percepción de la luz roja. En la figura superior, el canal iónico que permite la salida del calcio al citoplasma aparece cerrado por ausencia de activación de una proteína G (2). Su activación por unión a una molécula de GTP (1) activa a su vez una adenil ciclasa (3) que sintetiza AMP cíclico (6). Una proteína quinasa (4) dependiente de AMPc fosforilaría la proteína de canal (5), lo que permite su apertura y el paso del calcio al citoplasma

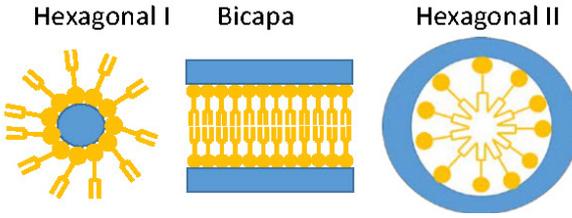


Fig. 1. Modelos de transición de las membranas celulares en función de los cambios de temperatura. La bicapa lipídica está representada en dorado mientras que las proteínas en fase acuosa están representadas en azul

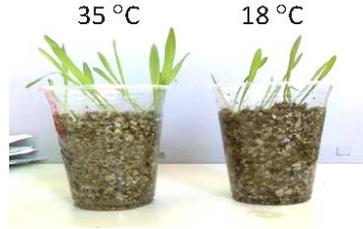


Fig. 2. Crecimiento de plántulas de avena (*Avena sativa*) regadas con agua a dos diferentes temperaturas



Fig. 3. El flujo xilemático, acrópeto, arrastra la tinta china absorbida por las raíces de las plántulas de garbanzo (*Cicer arietinum*)

Fig. 4. Anillamiento no invasivo de un tronco de plátano de sombra (*Platanus hispanica*) mostrando el rodete de acumulación de los fotoasimilados transportados basípetamente por el floema



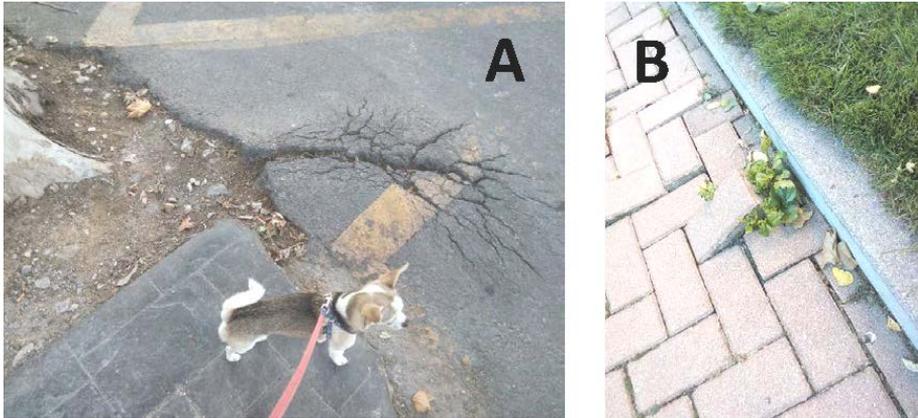


Fig. 5. La fuerza mecánica que las raíces ejercen durante su crecimiento, incluso las de las plantas de más pequeño porte, es de tal calibre que pueden romper el asfalto de una calle (A) o levantar los adoquines de un pavimento (B)



Fig. 6. Huellas de las raíces aéreas de la hiedra, *Hedera hélix*, sobre una pared de ladrillo



Fig. 7. Lenticelas del tronco de un álamo, *Populus alba*

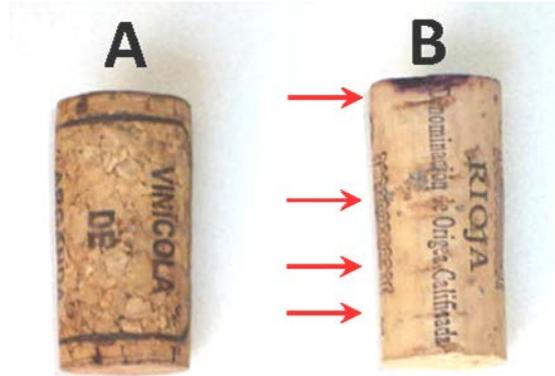


Fig. 8. En los taponos del corcho pueden encontrarse las huellas de lenticelas (flechas rojas)

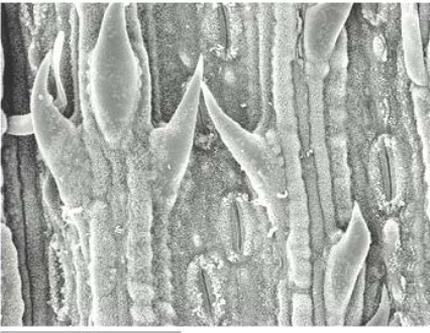


Fig. 9. Micrografía electrónica de barrido mostrando los estomas del envés de hoja de caña de azúcar. En hojas de nervaduras paralelas, los estomas aparecen alineados



Fig. 10. Gutación de las hojas de *Dieffenbachia bowmanii*

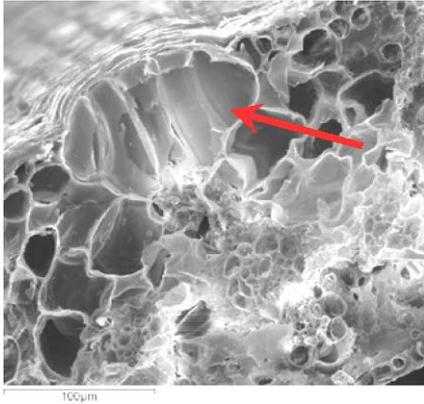


Fig. 11. Células buliformes de una gramínea (*Saccharum officinarum*)

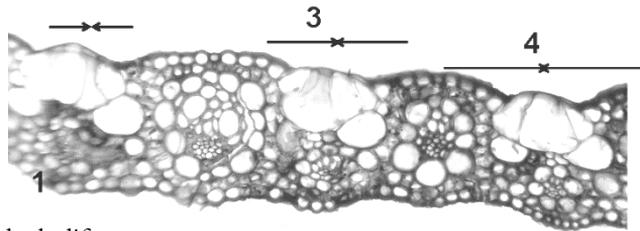


Fig. 12. Papel de las células buliformes en el enrollamiento foliar

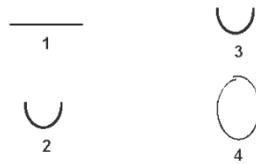


Fig. 13. Las hojas de *Dracaena*, sometidas a quince días de ausencia de riego, comienzan a enrollarse para minimizar la transpiración estomática. La flecha dorada indica una hoja aún hidratada. La flecha roja señala una hoja enrollada por deshidratación

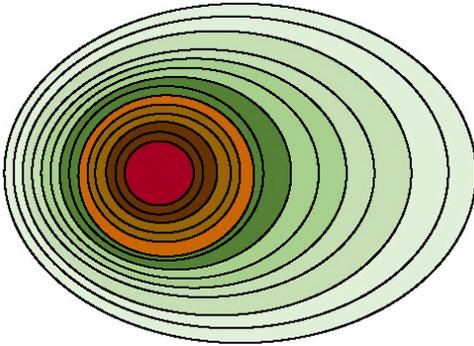


Fig. 14. Diagrama de la deposición de capas de madera de reacción



Fig. 15. El alambre de una cerca presiona sobre el tronco de un chopo negro, *Populus nigra* (A) que termina, al cabo de los meses, por envolver el alambre (B), recubriéndolo de madera de reacción como respuesta a la presión mecánica



Fig. 16. Madera de reacción en la base de un plátano de sombra al chocar contra el alcorque de cemento



Fig. 17. Reorientación de troncos de *Bougainvillea* por formación de madera de compresión ante el obstáculo de una celosía de piedra

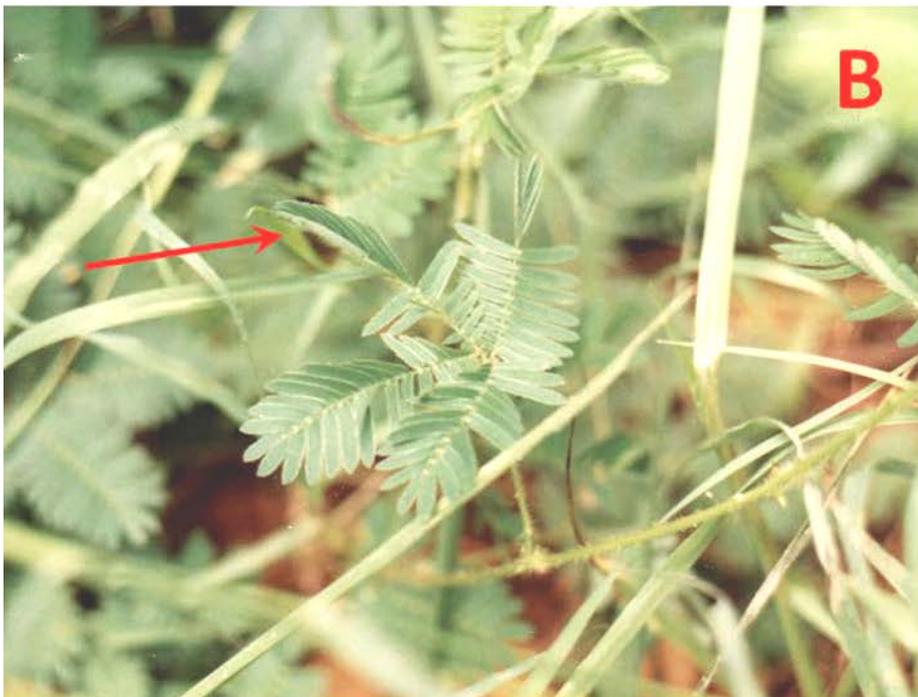


Fig. 18. Foliolos de *Mimosa pudica* erectos, antes de la mecanoestimulación (A) y plegados sobre su rafe, tras la mecanoestimulación (B)



Fig. 19. Enverdecimiento progresivo de una hoja de *Ficus benjamina*.



Fig. 20. Las acículas nuevas de un abeto (*Abies alba*) contienen menos clorofilas que las acículas viejas. Se trata de una especie perennifolia, en la que las acículas viejas mueren y caen para ser sustituidas por otras nuevas



Fig. 21. Raíces verdes de la orquídea *Phalaenopsis amabilis* cuyo velamen blanco se ha vuelto transparente por el riego



Fig. 22. Espárragos (*Asparagus officinalis*) blancos (etioldados) y verdes (dese-tiolados)

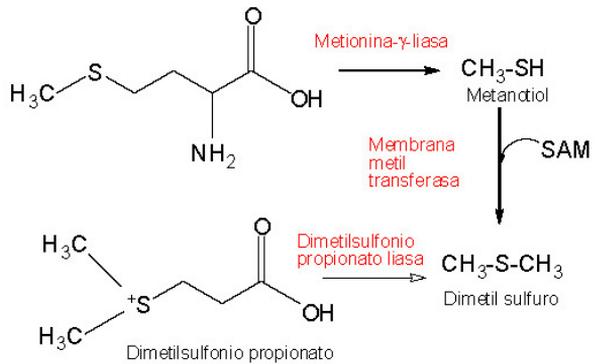


Fig. 23. Producción de metanotiol (olor a espárrago) a partir de metionina y su transformación en dimetil sulfuro

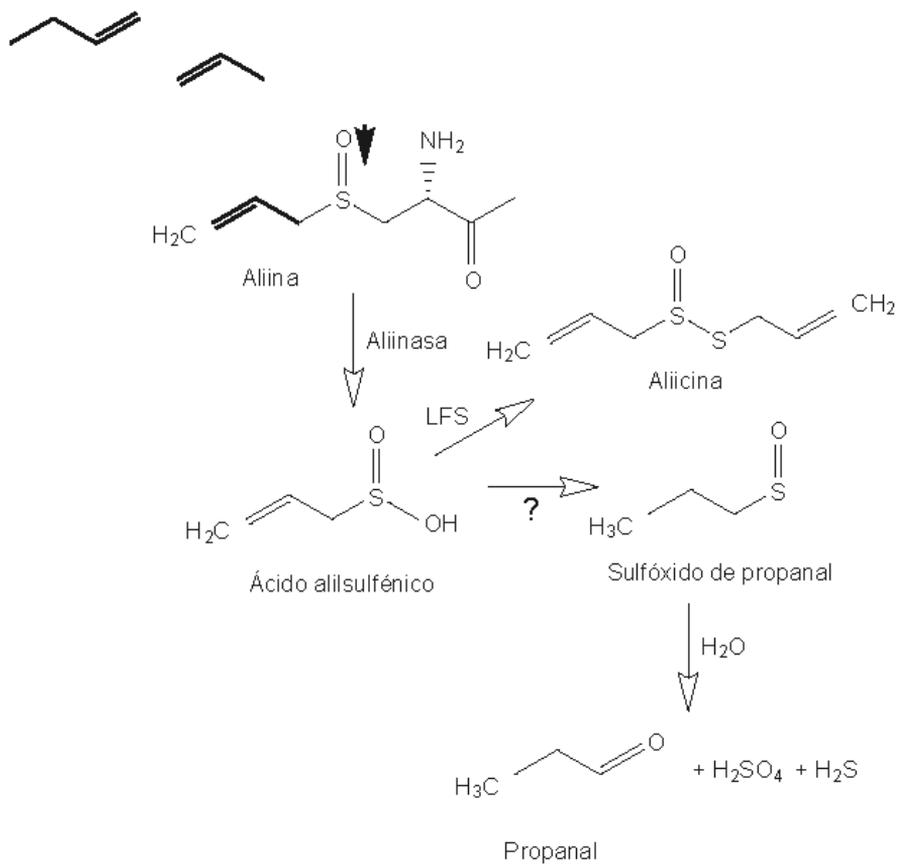


Fig. 24. El olor irritante de la cebolla picada (*Allium cepa*)



Fig. 25. Granos de almidón acumulados en los cloroplastos de las células de la vaina en hojas de caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), revelados por tinción con lugol. (Fotografía amablemente cedida por la Dra. Blanca Fontaniella)

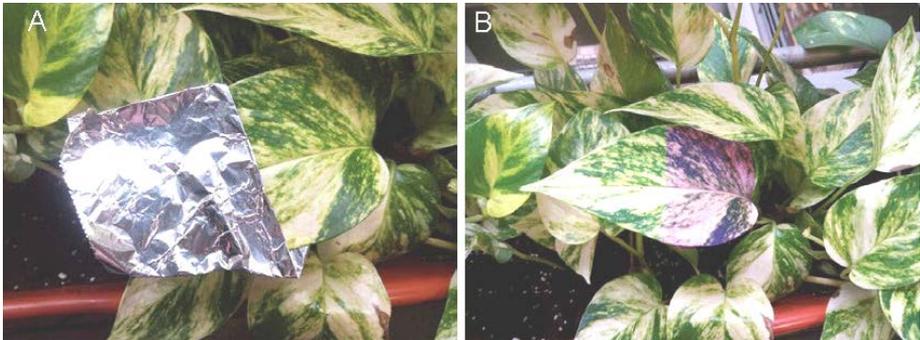


Fig. 26. Una mitad de la hoja de un poteo (*Epipremnum aureum*) ha sido cubierta con papel de aluminio y después iluminada la planta completa (A). El lugol no tiñe la mitad de la hoja que ha permanecido en oscuridad porque no ha formado almidón (B)



Fig. 27. Fototropismo de plántulas de garbanzo

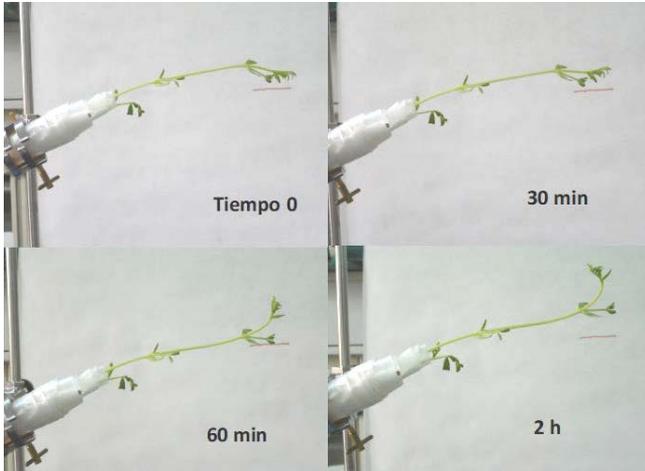


Fig. 28. Gravitropismo negativo de talos de garbanzo



Fig. 29. Gravitropismo positivo de raíces de cebada (*Hordeum vulgare*)



Fig. 30. Un ejemplar de pino rodeno (*Pinus pinaster*) se adapta en su crecimiento al contorno del saliente rocoso (reorientación gravitrópica negativa)



Fig. 31. *Wisteria sinensis* trepa alrededor de un tubo de hierro, formando una espiral por depósitos de madera de tensión en cada giro. (Fotografía amablemente cedida por la Dra. María Blanch)

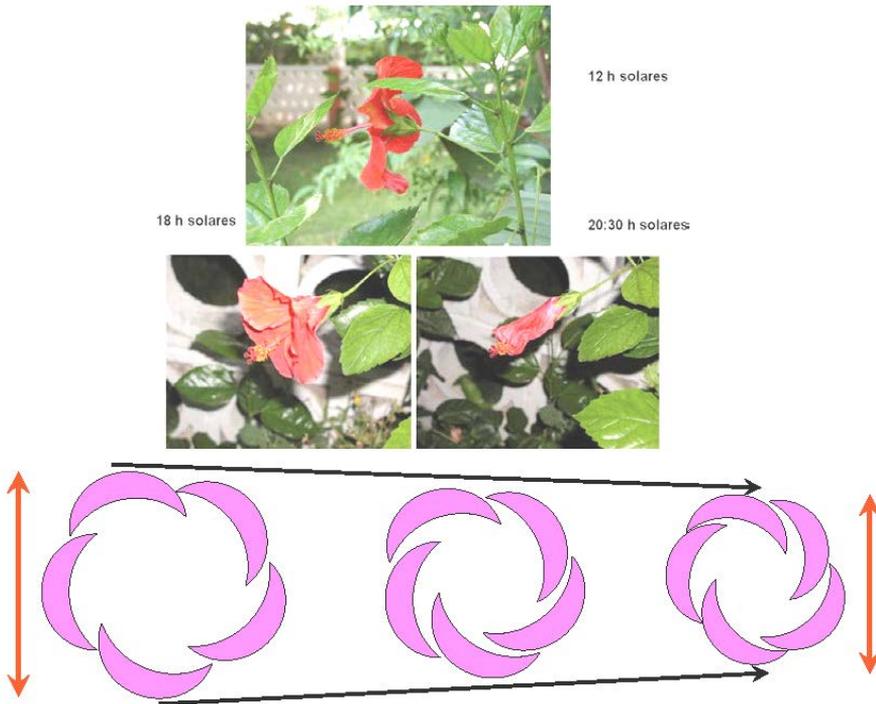


Fig. 32. Cierre fotonástico de la flor del hibisco (*Hibiscus syriacus*) y diagrama del sistema de cierre del cáliz. (Tomado de Vicente y Legaz, 2010)



Fig. 33. Apertura fotonástica de la flor de *Crocus*. (Fotografías amablemente cedidas por la Dra. Rocío Santiago)



Fig. 34. Violeta africana (*Saintpaulia* sp.) en flor. Un ramillete de flores sale del centro de la roseta vegetativa



Fig. 35. Escapo florales de una planta en roseta, pita o *Agave americana*, introducida por el hombre en la región macaronésica



Fig. 36. Pistilos de flores de azahar tras la fecundación del óvulo. Conserva los sépalos después de perder pétalos y estambres y se observa la hinchazón del ovario



Fig. 37. Semillas de calabaza (*Cucurbita pepo*), germinadas en el interior de un fruto que ha sido cortado y expuesto a la luz durante varios días



Fig. 38. Cambio de color de la hoja de lombarda (*Brassica oleracea* var. *capitata f. rubra*) cocida por acidificación con vinagre de mesa

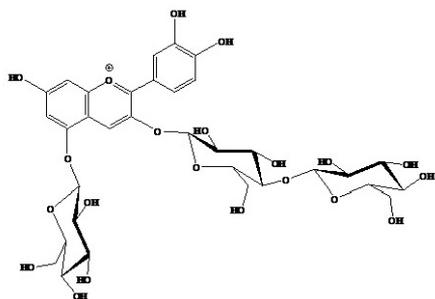
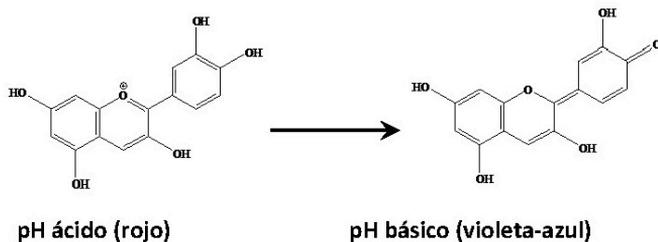


Fig. 39. Cianidina-3-O-diglicósido-5-O-glicósido



Cianidina

Fig. 40. Cambios de color de la cianidina al pasar de pH ácido a básico



Fig. 44. Los aceites esenciales, expulsados de las glándulas oleosas por compresión de la piel de naranja, se inflaman al contacto con la llama



Fig. 45. Apoptosis (flecha roja) y necrosis (dorada) en hojas de *Monstera deliciosa*



Fig. 46. Envejecimiento policárpico. *Ginkgo biloba* (arbórea caducifolia)



Fig. 47. Envejecimiento policárpico y muerte por enfermedad. *Thuja occidentalis* (arbórea perennifolia)