

ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS FOTOSÍNTESIS

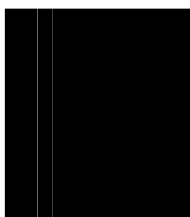
La fase luminosa de la fotosíntesis involucra el uso de la energía lumínica para generar ATP y poder reductor. El poder reductor en los organismos fotosintéticos del reino vegetal es el NADPH. Los electrones necesarios para convertir el NADP^+ en NADPH en la fase luminosa provienen del agua. En este proceso tiene lugar la formación de oxígeno. En la fase oscura el NADPH y el ATP, generado en la fase clara, son utilizados para convertir el CO_2 en carbohidratos. En las plantas superiores existen tres mecanismos diferentes para llevar adelante estos procesos, sin embargo, se puede establecer que existe un mecanismo básico con dos variantes. El mecanismo básico se denomina ciclo de Calvin o más recientemente denominado vía C3 o modo C3 de la fotosíntesis. Las dos variantes son el modo C4 y el proceso denominado metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). Las plantas que utilizan el modo C4 viven en ambientes tropicales y son denominadas plantas C4, y aquellas que utilizan el mecanismo CAM crecen en regiones desérticas y se denominan plantas CAM. Las plantas C3 convierten el CO_2 en carbohidratos solamente mediante el ciclo de Calvin. Las plantas C4 y CAM utilizan también este ciclo en la conversión del CO_2 en carbohidratos, pero presentan pasos enzimáticos previos.

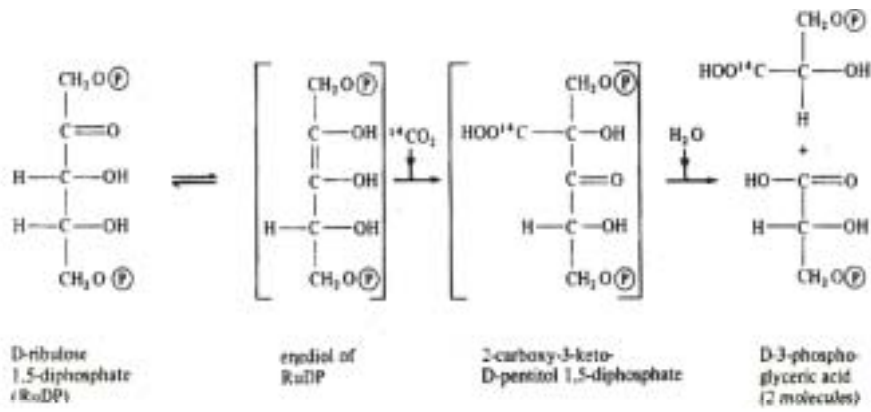
La morfología de las hojas está directamente relacionada con estos tres mecanismos de asimilación de CO_2 . Las plantas C3 y C4 tienen un amplio rango de concentración de estomas (5000 a 30000 estomas por cm^2 dependiendo de las especies). Sin embargo, los estomas de las plantas C4 tienen una gran resistencia a la difusión gaseosa en relación a los estomas de las plantas C3. Los estomas de las plantas CAM son menos numerosos (100-180 estomas por cm^2) y también presentan una gran resistencia a la difusión de gases. Las hojas de las plantas C4 están caracterizadas por una extensa trama de espacios aéreos que permiten poner en contacto a una gran proporción de células fotosintéticas directamente con el aire. Las plantas C4 han sido descritas por poseer capas concéntricas de dos tipos diferentes de células fotosintéticas, el mesófilo y las células que rodean el haz vascular. En una sección transversal las plantas C3 tienen una estructura menos abierta que aquellas presentes en las plantas C4. La estructura interna de las hojas de las plantas CAM tiene muy pocos espacios aéreos y las células fotosintéticas se llegan a distribuir en 7 a 9 capas de células. Estas adaptaciones minimizan las pérdidas de agua y provocan un pobre acceso del CO_2 a las células fotosintéticas.

Ciclo de Calvin.

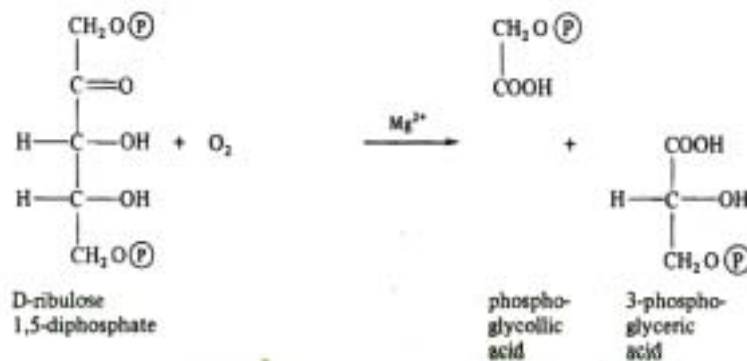
La reacción clave del ciclo de Calvin es como el CO_2 reacciona con la D-ribulosa 1,5 difosfato (RuDP) para formar dos moléculas de D-3- ácido fosfoglicérico (3-PGA), mediante una enzima RuDP carboxilasa (Fig. 1A). El CO_2 , en lugar del HCO_3^- , es el verdadero sustrato de la RuDP carboxilasa. Formas marcadas de $^{14}\text{HCO}_3^-$ nunca han sido incorporadas en la 3-PGA. El equilibrio entre el CO_2 disuelto y el HCO_3^- no es instantáneo en el agua pura. La enzima anhidrasa carbónica cataliza este equilibrio, esta enzima está ampliamente distribuida en las plantas y también ocurre en los cloroplastos. La RuDP carboxilasa tiene otra actividad catalítica, y funciona como una RuDP oxigenasa. Esta reacción origina 3-PGA y ácido fosfoglicólico (Fig. 1B). Este ácido es metabolizado en la fotorespiración. La actividad carboxilasa de esta enzima es inhibida por el O_2 y viceversa, por lo tanto las tasas relativas de estas dos reacciones dependen de las concentraciones de estos dos gases en el cloroplasto.

El 3PGA es fosforilado para dar lugar al ácido 1,3 difosfoglicérico (1,3 diPGA), el ATP generado en la fase luminosa es el agente fosforilante. La producción de ATP durante el día desplaza esta reacción hacia la formación 1,3-diPGA. El 1,3-diPGA es luego reducido al 3 fosfogliceraldehído (3-PGAlD) mediante el NADPH originado en la fase luminosa (Fig. 1C).

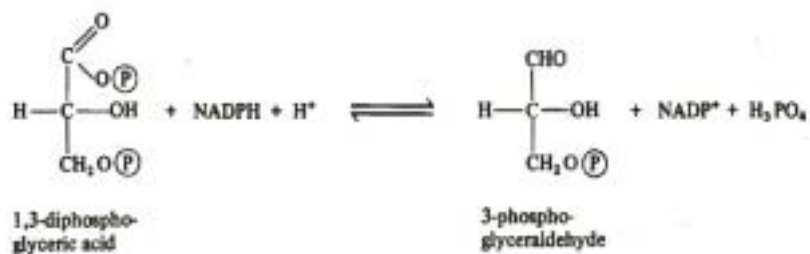
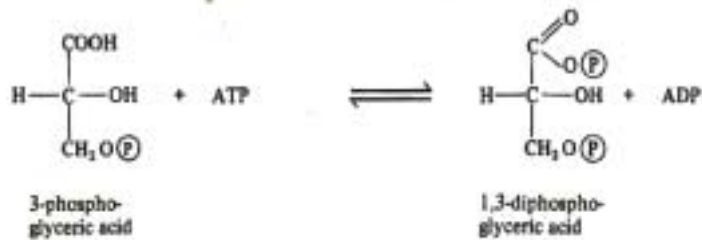




A



B



C

Fig.1. Reacciones de la fase oscura de la fotosíntesis (A y C). B. Incorporación de oxígeno en lugar de CO₂ por la Rubisco. Esquemas tomados de Goodwin & Mercer (1990).

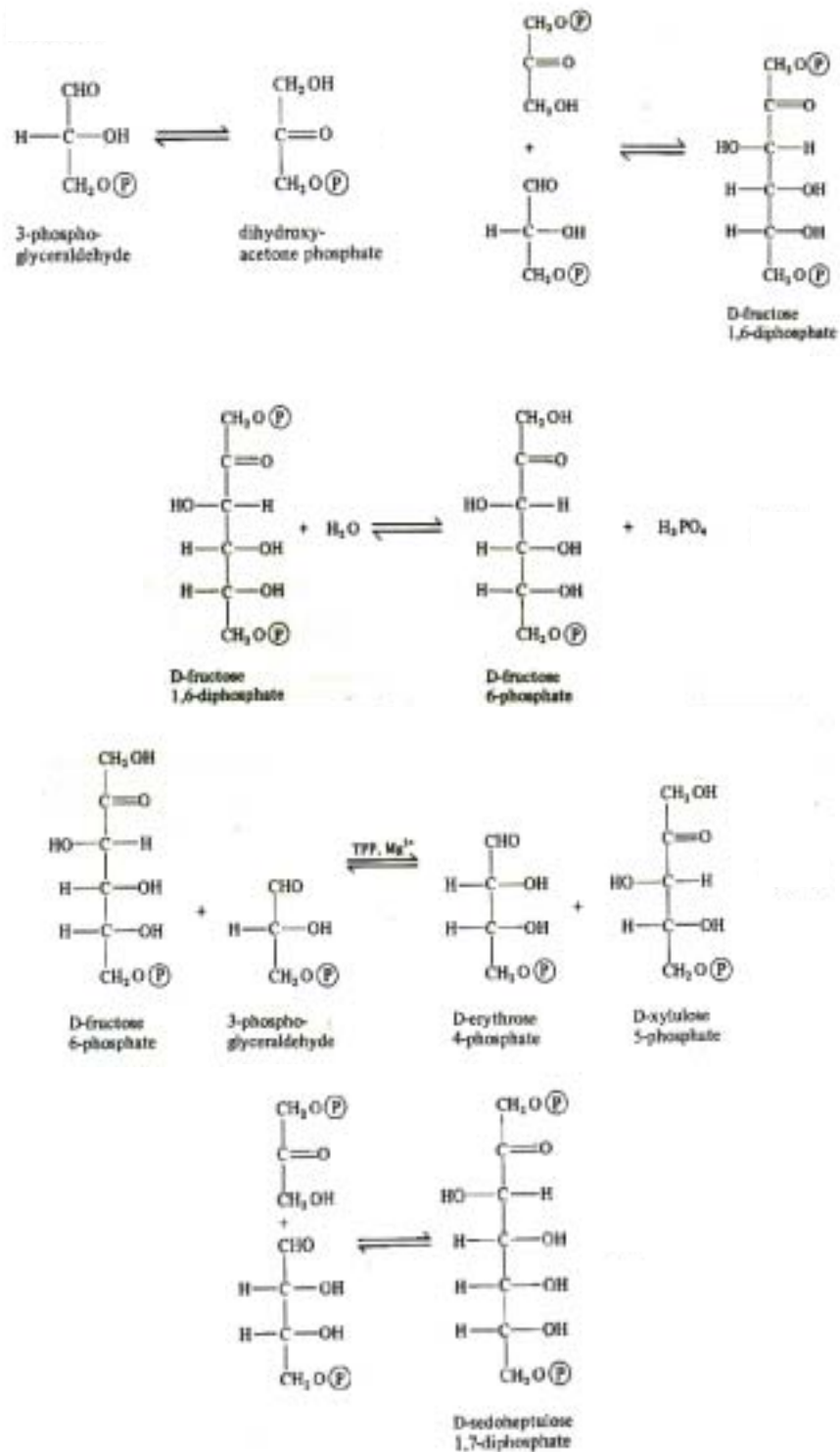


Fig. 2. Reacciones en que participa el 3-PGAld en el ciclo de Calvin. Esquemas tomados de Goodwin & Mercer (1990).

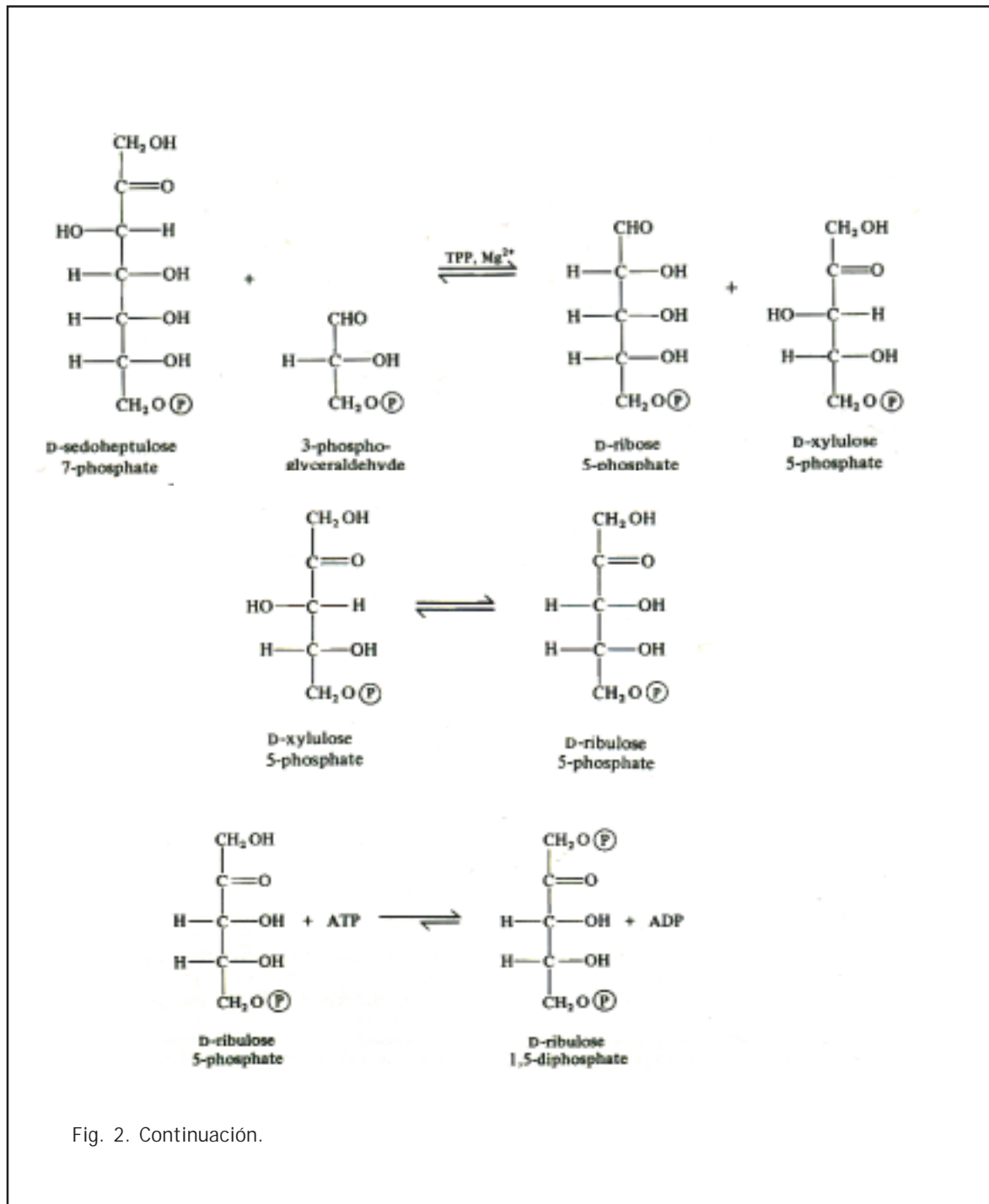


Fig. 2. Continuación.

El 3-PGAld puede ser utilizado en cuatro formas diferentes en el Ciclo de Calvin. La primera forma es isomerizada para formar dihidroacetona fosfato (DiHOAcP). En la segunda forma se puede unir con la DiHOAcP para formar D-fructosa 1,6 difosfato (F-1,6-diP). Este puede ser desfosforilado para formar D-fructosa 6-fosfato. La tercera vía, el 3-PGAld reacciona con una cantidad equivalente de F-G-P para producir D-xilulosa 5-fosfato (Xu-5-P) y D-eritrosa 4-fosfato (E-4-P). La E-4-P reacciona con una cantidad equivalente de DiHOAcP para formar D-seudoheptulosa 1,7 difosfato. La Su-1,7-diP es desfosforilada a 7-monofosfato y puede reaccionar con la 3-PGAld para formar Xu-5-P y D-ribosa 5 fosfato (R-5-P) (Fig 2).

Modo C4

El modo C4 de la fotosíntesis fue descubierta en dos gramíneas tropicales, ocurre en varias especies de esta familia y de Cyperaceae. Estas plantas se caracterizan por tener altas tasas de fotosíntesis (40-80 mg CO₂ por dm² de superficie foliar y por hora, en comparación con 15-40 de las plantas C3). Altas tasas de crecimiento, 4-5 g de peso seco por dm² de superficie foliar y por día, en comparación con 0.5-2 de las plantas C3. Bajas tasas de fotorespiración y reducidas tasas de pérdida de agua en relación a la cantidad de materia seca producida (250-350 g H₂O por gramo de peso seco, 450-950 para las plantas C3). La estructura anatómica se caracteriza por presentar espacios aéreos que se extienden desde la atmósfera hasta una gran cantidad de células fotosintéticas, lo que permite una eficiente asimilación de CO₂. Por otra parte presentan una doble capa de células alrededor de los haces vasculares, el mesófilo también se dispone en el mismo sentido y alrededor de la capa mencionada anteriormente. Por último, se destaca la presencia de varios plasmodesmos entre el mesófilo y las células que rodean el haz vascular. Las plantas C4 presentan dos reacciones de carboxilación, la primera de ellas tiene lugar en las células del mesófilo y en las que participa un compuesto de tres carbonos denominado fosfoenolpiruvato (PEP). La descarboxilación del ácido dicarboxílico de cuatro carbonos tiene lugar en las células que rodean el haz vascular y ahí mismo ocurre la segunda carboxilación catalizada por RuDP carboxilasa.

El CO₂ que ingresa al citoplasma se disuelve bajo la acción catalítica de las anhidrasa carbónica. El HCO₃⁻ es utilizado por la PEP carboxilasa para formar ácido oxalacético. El HCO₃⁻, en lugar del CO₂, es el sustrato de la PEP carboxilasa. La interconversión de OAA, ácido málico y ácido aspártico ocurre rápidamente en todas las especies C4. La utilización neta de los ácidos dicarboxílicos ocurre vía el ácido málico en las especies enzima NADP-málico, mediante el ácido aspártico en las enzimas NAD-málico, y por último existen las especies PEP carboxiquinasas. En el primer grupo de especies el OAA pasa al cloroplastos del mesófilo cuando la NADP malato deshidrogenasa cataliza su reducción a ácido málico. Este ácido málico pasa posteriormente a los cloroplastos de las células que rodean el haz vascular mediante los plasmodesmos. Luego es descarboxilado dando lugar a CO₂ y ácido pirúvico (Fig. 3A).

En aquellas plantas C4 que utilizan enzima málica NAD dependiente en el proceso de descarboxilación, el OAA es transaminado por la L-aspartato aminotransferasa utilizando el ácido L-glutámico como donador de grupo amino. El ácido aspártico pasa del citoplasma del mesófilo a la mitocondria de las células de la vaina vía plasmodesmos. El OAA es formado nuevamente mediante una reacción de transaminación y es reducido por la NAD malato deshidrogenasa a ácido málico. Este es descarboxilado para dar lugar a CO₂ y ácido pirúvico (Fig. 3B).

En aquellas especies C4 que utilizan PEP carboxiquinasa, la secuencia de reacciones es muy similar a la última mencionada, pero difiere principalmente que el OAA producido por la transaminación del ácido L-aspártico importado de las células del mesófilo es descarboxilado por la enzima PEP carboxiquinasa en CO₂ y PEP. El CO₂ producido en todas las variantes es utilizado por los cloroplastos de las células de la vaina mediante el ciclo de Calvin (Fig. 3C).

El consenso general establece que las reacciones particulares de este modo de fotosíntesis permiten concentrar el CO₂ en las células de la vaina. La alta resistencia a la difusión de gases en las plantas C4, explicarían la necesidad de concentrar el CO₂. Esta alta resistencia permite reducir las pérdidas de agua. En este contexto este mecanismo es una adaptación evolutiva a condiciones más calurosa y secas.

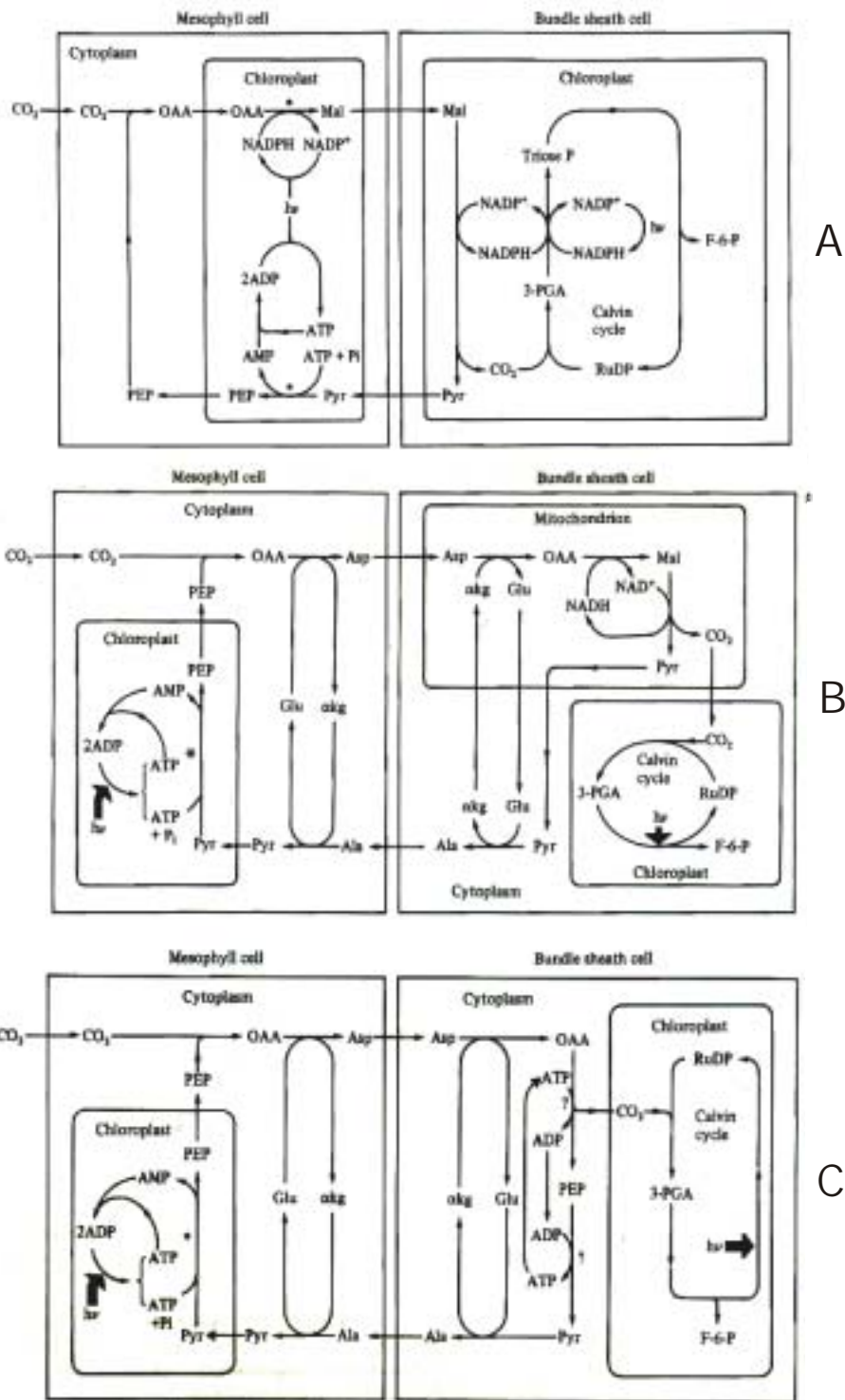


Fig. 3. Mecanismos de fijación del CO₂ en las especies C₄. A) NAD-málico. B) NAD-málico. C) PEP carboxiquinasas. Esquemas tomados de Goodwin & Mercer (1990).

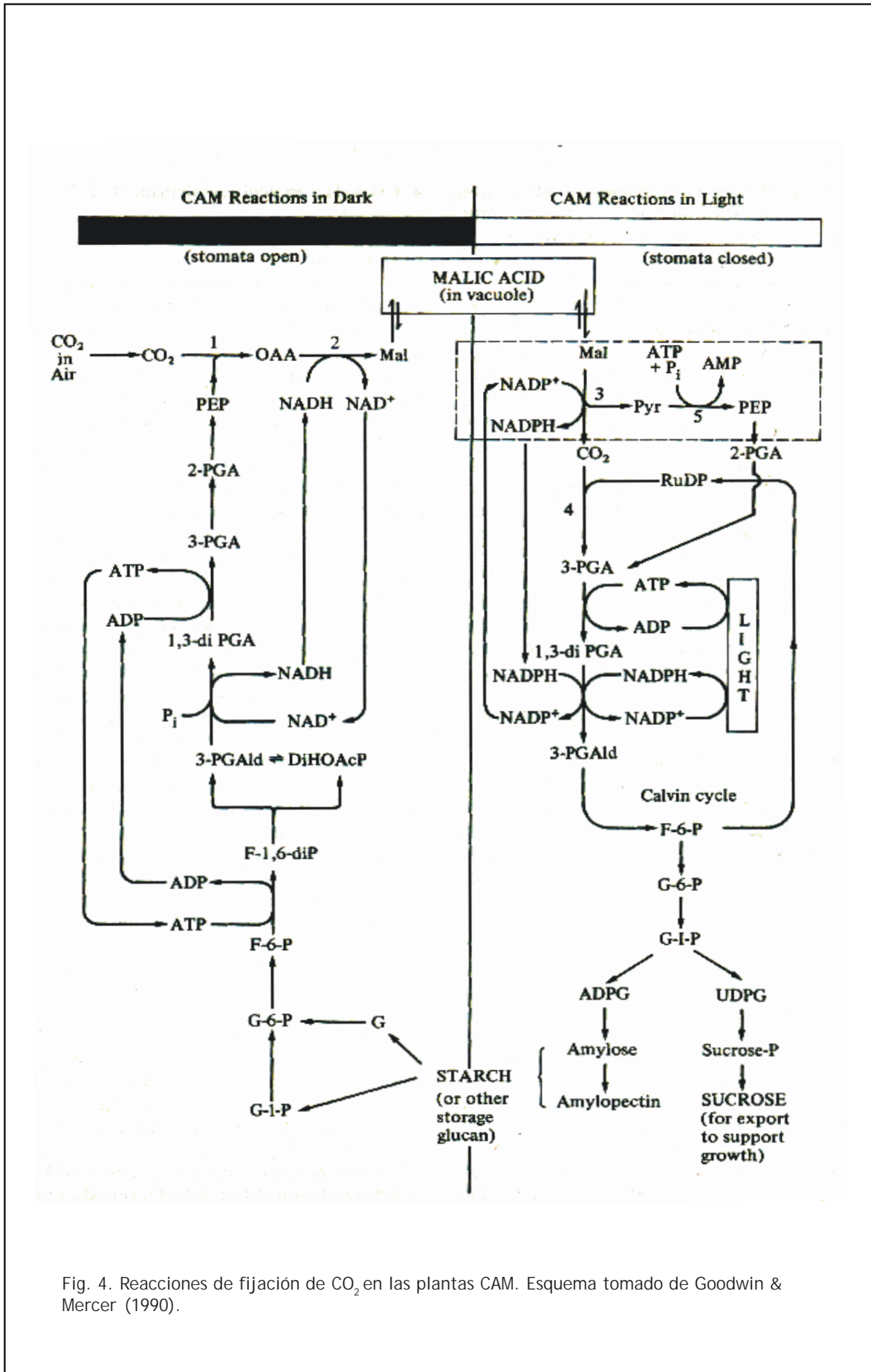


Fig. 4. Reacciones de fijación de CO₂ en las plantas CAM. Esquema tomado de Goodwin & Mercer (1990).

CAM

Algunas familias de monocotiledóneas como Liliaceae y otras de dicotiledóneas como Caryophyllaceae presentan este mecanismo de fotosíntesis descrita originalmente para la familia Crassulaceae. Las plantas CAM presentan las siguientes características. Los estomas están abiertos durante la noche y se cierran durante el día. El CO_2 se fija durante las horas de oscuridad y se sintetiza una cantidad considerable de ácido málico. Este ácido málico es almacenado en grandes vacuolas lo cual es característico de las células de las plantas CAM. Durante las horas del día el ácido málico es descarboxilado y el CO_2 resultando se convierte en sacarosa, mediante el ciclo de Calvin.

El factor más importante en la regulación de las plantas CAM es la disponibilidad de agua. Aquellas plantas CAM en donde la disponibilidad de agua es un problema menor, son capaces de pasar de un modo CAM a C3 durante los períodos de abundancia del agua, y regresar al modo CAM cuando la disponibilidad disminuye (Fig. 4).

ASPECTOS EVOLUTIVOS Y ECOLOGICOS DE LOS DIFERENTES MECANISMOS DE FOTOSINTESIS

El ciclo C3 es el modo primitivo, y tanto el ciclo C4 y CAM son mecanismos más recientes. De acuerdo a la evidencia geológica y paleontológica ha existido una disminución de los niveles atmosféricos de CO_2 y un continuo decrecimiento del cociente CO_2/O_2 . Estos dos factores tienen un impacto negativo en el modo C3, debido a una disminución de la difusión de CO_2 y a un incremento de las tasas de fotorespiración. En este contexto se postula que durante el Cretácico, esta tendencia favoreció la evolución de los mecanismos C4 de fotosíntesis. Las temperaturas cálidas en el pasado permiten suponer que este factor no fue tan importante como la reducción de CO_2 . La evidencia indica que el origen de las C4 tuvo lugar en el Mioceno, aproximadamente entre 5 y 7 millones de años atrás.

Los ambientes salinos imponen un estrés a las plantas que resultan en un cierre parcial de estomas y en donde la eficiencia del uso del agua es un factor muy importante. En los marismas, las plantas C3 incrementan su eficiencia en el uso de agua, pero sus valores no son tan altos como los que se registran en las plantas C4 las cuales tienden a reemplazarlas en estos sistemas.

Evidencia fósil de tejidos CAM no ha sido descubierta. El material más antiguo del que se tiene registro tiene 40.000 años. Este modo aparece en varios tipos de ambientes, en primitivas plantas acuáticas como *Isoetes* o en raíces aéreas de orquídeas. El común denominador en todos los casos es que el CO_2 durante el día no está disponible o esta con costos energéticos muy elevados (una baja difusión de CO_2 en el agua o un elevado costo de pérdida de agua durante la asimilación). El primer paso importante de la evolución de este modo fue la asimilación nocturna del CO_2 , originado durante la respiración del día como un suplemento de carbono.

Las abundancias naturales de los dos isótopos estables de carbono son $^{13}\text{C}= 1.108\%$ y $^{12}\text{C}=98.892\%$. Por lo tanto, el 1.108% de las moléculas de CO_2 de la atmósfera presentan ^{13}C , mientras que el resto presenta ^{12}C . Se ha demostrado experimentalmente que la RuDP carboxilasa discrimina las moléculas de CO_2 que presentan ^{13}C . Esto significa que la $^{13}\text{CO}_2$ tiene una probabilidad menor de convertirse en 3-PGA por la RuDP carboxilasa en relación a $^{12}\text{CO}_2$. En cambio la PEP carboxilasa no realiza esta discriminación. Desde que el modo C3 utiliza RuDP carboxilasa, la C4 y CAM utilizan esta y PEP carboxilasa existen diferencias en el cociente $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ del carbono fijado. En base a esta información no sólo se puede estudiar la evolución de los diferentes modos en el registro fósil, sino también establecer si los herbívoros presentan algunas selectividad. Algunos estudios han demostrado una mayor tasa de herbivoría en plantas C3 que en plantas C4, estableciendo que esta últimas son menos nutritivas (debido a diferencias anatómicas y menor contenido de proteínas). Las células de la vaina del haz vascular presentan células con paredes gruesas que la hacen menos palatables. En general se ha establecido un

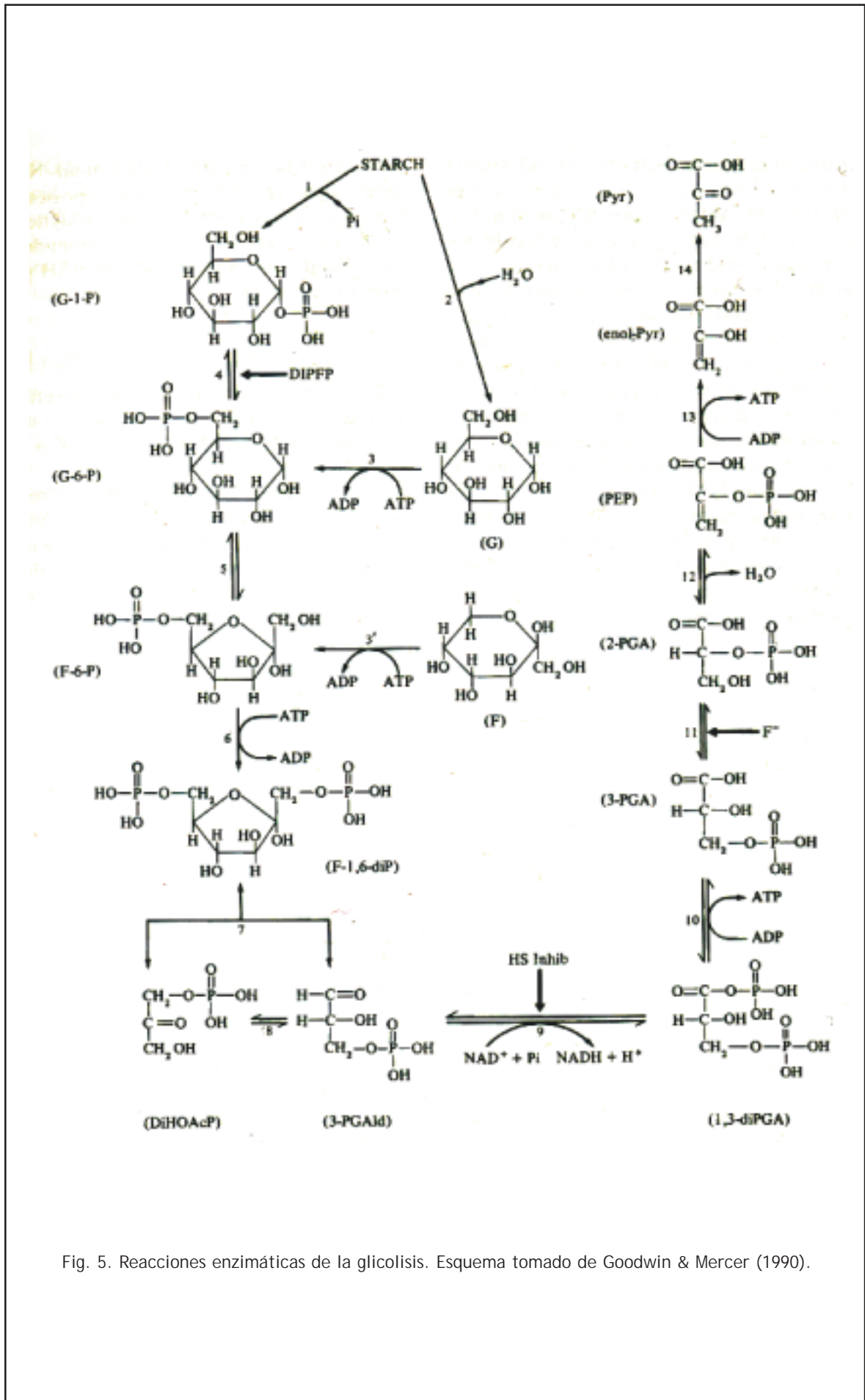
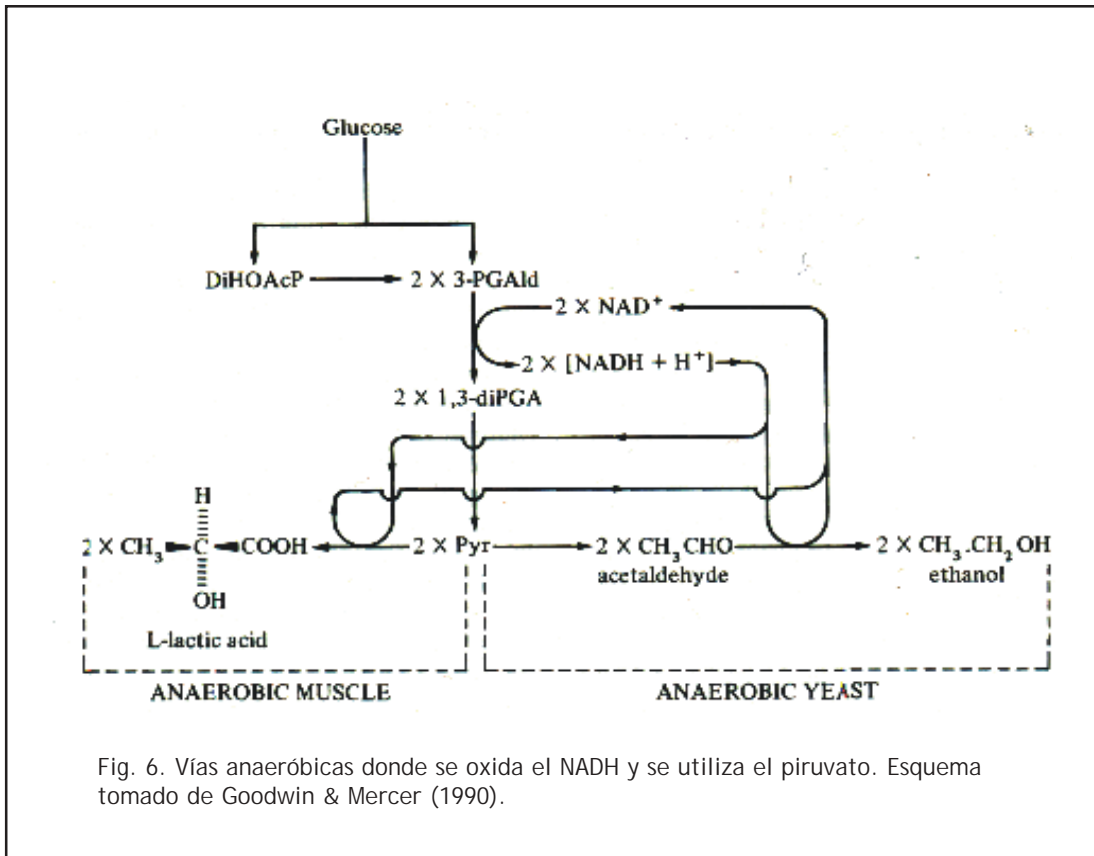


Fig. 5. Reacciones enzimáticas de la glicolisis. Esquema tomado de Goodwin & Mercer (1990).

preferencia de C3 >NADPme C4>NADme C4. Sin embargo, estas tendencias tiene variaciones,



por ejemplo las plantas NADme C4 no presentan sustancias tóxicas, mientras que las otras dos formas si.

Por último y de acuerdo a los cambios globales actuales, la situación que favoreció la aparición del modo C4 está cambiando. Los valores de CO₂ rápidamente se incrementan y la presión selectiva que favoreció el establecimiento de las C4 desaparecen.

RESPIRACION GLICOLISIS

La glicólisis es la principal vía del metabolismo de los carbohidratos. En este proceso se desintegran los monosacáridos para la formación de ácido pirúvico (dos moléculas por cada molécula de monosacárido degradado) (Fig. 5). En las plantas la D-glucosa y la D-fructosa son los principales monosacáridos metabolizados por la glicólisis. Este proceso es anaeróbico, pero puede ocurrir en ausencia o en presencia de oxígeno. La glicólisis es un componente metabólico clave del proceso respiratorio en el cual se forma ATP en las células donde la fotosíntesis no tiene lugar. Por lo tanto, es un proceso sumamente importante en la germinación y en las células no fotosintética de la planta adulta. En condiciones anaeróbicas el NADH producido en este proceso no puede ser re-oxidado por la cadena transportadora de electrones. En estas condiciones el NADH es re-oxidado en un proceso que produce etanol. El piruvato formado en la glicólisis es descarboxilado a acetaldehído. Este último es reducido a etanol mediante la acción de la alcohol deshidrogenasa. El proceso que conduce desde la glucosa al etanol, se denomina fermentación alcohólica. La re-oxidación del NADH en tejidos animales determina la reducción del ácido pirúvico y la formación de ácido láctico. Por lo tanto el L-lactato es el producto final de la glicólisis. En algunas especies vegetales se adopta este mecanismo. En

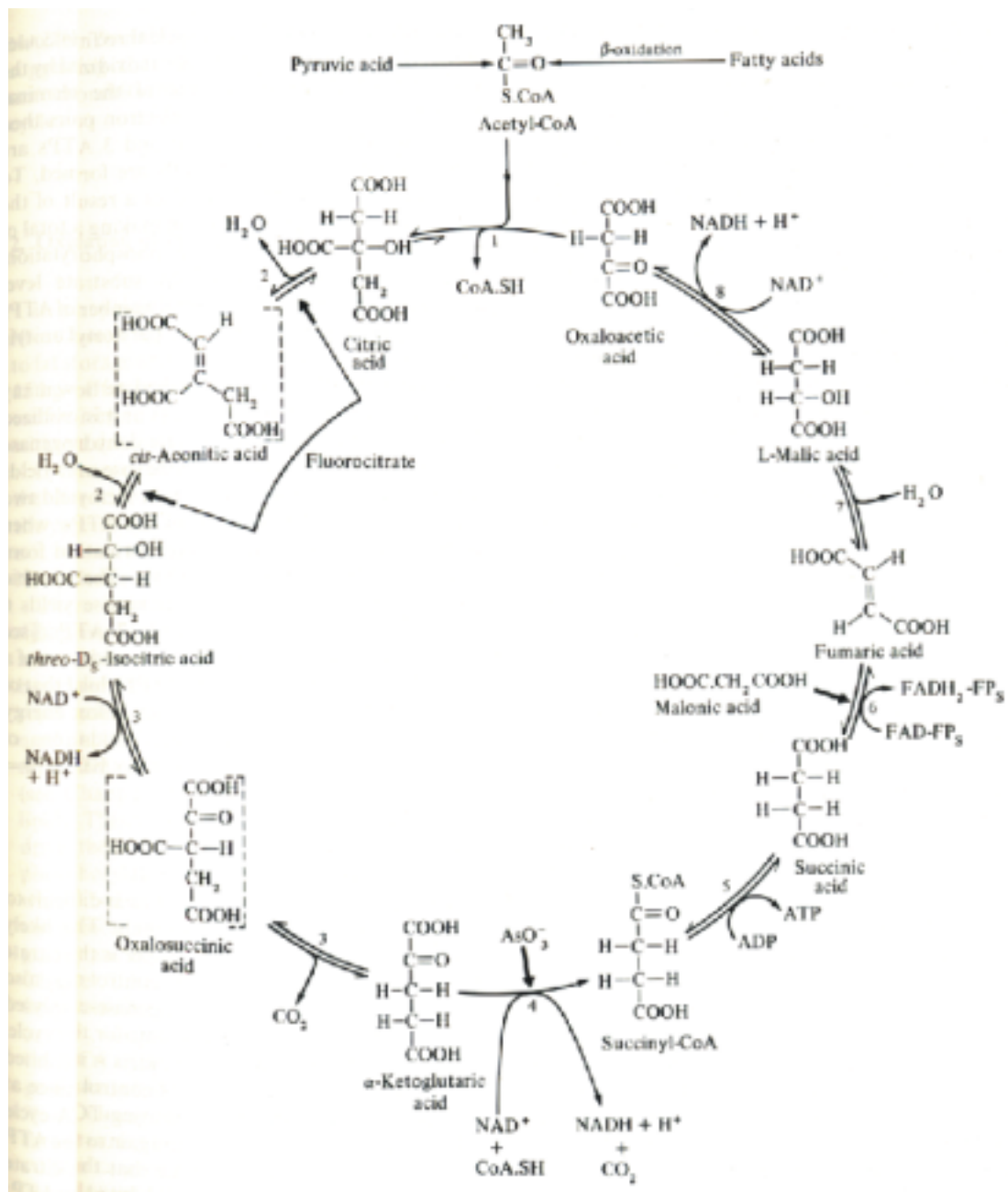


Fig. 7. Utilización aeróbica del piruvato en el ciclo del ácido tricarbóxico. Esquema tomado de Goodwin & Mercer (1990).

otras especies se produce la re-oxidación en presencia de CO_2 dando lugar a la formación de L-malato (Fig. 6).

CICLO DEL ACIDO TRICARBOXILICO

Bajo condiciones aeróbicas el piruvato formado por la glicólisis difunde en la mitocondria y es completamente oxidado a CO_2 con la producción de más ATP. Esta oxidación del piruvato involucra dos etapas, la descarboxilación oxidativa del piruvato a acetil-CoA y la oxidación del grupo acetilo de la acetil-CoA en el ciclo del ácido tricarboxílico. Este grupo acetilo es oxidado a CO_2 (Fig. 7).

OXIDACION DE LAS GRASAS (TRIGLICERIDOS)

En general las plantas no utilizan las grasas como fuente de energía y el nivel de triglicéridos en los tejidos vegetales es muy bajo. Sin embargo, existe una importante excepción a esta regla, las semillas de varias especies almacenan grasas y la utilizan como soporte del crecimiento hasta que comienzan los procesos fotosintéticos. Durante esta etapa las grasas son convertidas en carbohidratos, proteínas y otros lípidos. Estos procesos requieren de energía para activarlos. El metabolismo de los triglicéridos involucra tres etapas: la rotura hidrolítica de enlaces ésteres originando glicerol y ácidos grasos, el metabolismo del glicerol y el metabolismo de los ácidos grasos. El glicerol es primero fosforilado y el glicerol 3-fosfato es luego oxidado a la DiHOAcP , en este paso se utiliza como agente oxidante el NAD^+ . La DiHOAcP es metabolizada a ácido pirúvico mediante la glicólisis.

Las rutas metabólicas más importantes de los ácidos grasos son conocidas como las vías beta-oxidación y beta-oxidación espiral. En estos procesos se forma NADH y acetilCoA que es posteriormente metabolizada en el ciclo del ácido tricarboxílico.

METABOLISMO OXIDATIVO DE LAS PENTOSAS.

Existen otros procesos respiratorios que no están ligados a la generación de ATP, como la fotorespiración y la ruta de las pentosas. Si bien la glicólisis es la principal ruta metabólica de las hexosas, las células vegetales tienen una ruta alternativa que se denomina proceso oxidativo de las pentosas. Este ciclo puede ser dividido en dos fases, la primera desde la glucosa 6-fosfato a la ribulosa 5-fosfato, es fisiológicamente irreversible, mientras que la fase 2, desde la Ru-5-P a la F-6-P y 3-PGA es reversible. Este proceso tiene tres funciones principales, el primer lugar genera NADPH , el cual es un agente reductor en varios procesos metabólicos y que adquiere gran importancia cuando no es formado durante la fotosíntesis. En segundo lugar se genera R-5-P el cual es muy importante en la síntesis de nucleótidos y ácidos nucleicos. En tercer lugar genera E-4-P precursor del ácido shikímico que a su vez es precursor de anillos aromáticos. El NADPH no se utiliza como sustrato de la cadena transportadora de electrones.

ANTECEDENTES EN PLANTAS ACUATICAS

Las plantas varían en su habilidad para crecer y sobrevivir con sus partes subterráneas en un ambiente inundado. Una de las principales características de los suelos inundados es la falta de oxígeno y esto es probablemente el factor más importante que limita el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas superiores en estos ambientes. El mayor efecto es la limitación de la cadena transportadora de electrones y el bloqueo de los mecanismos que forman la mayor parte del ATP. La mayoría del ATP producido en condiciones de anoxia se forma mediante la fermentación. Este proceso presenta dos inconvenientes, este proceso da lugar a tres moles de ATP por mol de hexosa mientras que en la respiración se originan 39. Por lo tanto, se debe consumir un mayor cantidad de sustrato en condiciones de anoxia para producir la misma

cantidad de ATP que en condiciones de aerobiosis. La desintegración del sustrato es incompleta y los productos finales incluyen compuestos orgánicos como el etanol y el lactato. En general, los organismos multicelulares presentan una menor habilidad en depositar los productos finales de la fermentación en relación al CO₂. Por último, algunas de estas sustancias en concentraciones elevadas tienen efectos tóxicos.

Algunos datos experimentales en *Spartina alternifolia* en condiciones de aerobiosis o anaerobiosis revelan algunas de las adaptaciones fisiológicas más usuales. Las raíces de esta especie responden al descenso de la concentración de oxígeno con un fuerte incremento de la actividad de la ADH, provocando un estimulación de la fermentación alcohólica. Esta tasa de estimulación es dependiente de la demanda de oxígeno del suelo. Este mecanismo también ha sido observado en plantas de arroz y en otras especies herbáceas. En otras especies no se observa los cambios mencionados sino un incremento de malato, sin embargo no todas las especies adaptadas a condiciones reductoras presentan este comportamiento, incluso algunas disminuyen la concentración de malato en anoxia o hipoxia. Algunos autores sostienen que la acumulación de malato es una forma de evitar la fermentación alcohólica y la producción de etanol, otros consideran que la acumulación de malato responde a un desbalance iónico debido a una excesiva asimilación de cationes en condiciones de anaerobiosis. Si el malato se acumulara en respuesta a un excesivo aporte de cationes, uno esperaría un incremento en su concentración en suelos muy reducidos. En este contexto, resultados experimentales indican que este compuesto juega un papel muy importante en condiciones intermedias de reducción. *Spartina* tiene una gran capacidad de remover etanol de sus tejidos. Otras investigaciones demuestran que el 98% de total de etanol producido en las plantas de arroz es liberado al medio externo.

En general las plantas presentan varias respuestas frente a la anoxia impuesta por el medio y apelan a una combinación de estrategias fisiológicas y anatómicas. Otras respuestas se observan a nivel de la ultraestructura de las células. Los mayores cambios observados corresponden a la estructura del retículo endoplasmático y de la estructura fina de la mitocondria. En condiciones de anoxia el retículo endoplasmático se dispone en esferas concéntricas. Los ribosomas continúan unidos a la membrana, pero el análisis de estas superficies indican que estas no están organizadas en polisomas. Estos cambios son rápidos y reversibles. La forma extendida del retículo endoplasmático en condiciones aeróbicas constituiría una estructura inestable y cuyo mantenimiento requiere energía, por ello cuando el suministro de ATP se reduce por la anoxia esta estructura se colapsa y se forman esos verticilos. Se especula que la remoción de polisomas tendría un efecto importante en la síntesis de proteínas.

SALINIDAD.

La salinidad es un factor crítico y probablemente uno de los más complejos que condiciona la distribución de la vegetación en estuarios, ambientes costeros y excepcionalmente en los ambientes continentales. Sin embargo, es extremadamente complejo definir salinidad como un factor ambiental. Cualquier cambio en la salinidad puede provocar cambios en la conductividad, en la concentración de hidrogeniones, en la densidad, en la presión osmótica y en la proporción relativa de iones, además del cloro y del sodio.

La mayoría de las especies de agua dulce son muy susceptibles al incremento de la salinidad. Muy pocas especies habitan las aguas salobres, entre ellas se destacan especies de *Najas*, *Ruppia*, *Scirpus* y *Zannichellia*. En ambientes marinos sólo se encuentran angiospermas sumergidas como *Zostera*. Se han realizado un gran número de clasificaciones de aguas marinas y salobres, sin embargo la utilidad de estas ha quedado limitada por la inhabilidad para incluir las fluctuaciones de salinidad. Los ambientes marinos y costeros se encuentran sometidos a grandes fluctuaciones condicionados por el régimen de mareas y las oscilaciones no cíclicas asociado a eventos climáticos e hidrológicos.

En el estudio de la tolerancia salina, las euhalofitas (verdaderas halofitas, toleran altos niveles de salinidad) son extremadamente interesantes. Casi todas las especies de halofitas no presentan la condición de obligatoria, la mayoría de las veces se pueden establecer en sustratos no salinos. Generalmente no son abundantes en estas últimas condiciones.

La evidencia reciente indica que las plantas presentan tres respuestas primarias para adaptarse a los cambios de la salinidad externa. Alterar el volumen celular, cambiar el contenido celular mediante alteraciones en las concentraciones iónicas y/o en los solutos orgánicos.

El potencial osmótico de las células del floema es altamente negativo. En muchos casos el potencial osmótico del xilema no es altamente negativo y puede ser similar al del agua pura. Para obtener agua del suelo circundante, el potencial dentro del xilema debe ser negativo. En este contexto, algunas halofitas son conocidas como acumuladores de sales. En estas especies, el potencial osmótico continúa negativo inclusive en la estación de crecimiento cuando las sales son activamente absorbidas. Sin embargo, la solución del suelo no es directamente incorporada en la planta. Basados en la cantidad de agua transpirada por la planta, es relativamente fácil determinar si la solución del suelo fue completamente absorbida, la planta presentaría entre 10 a 100 veces más de la concentración de sales observada. La capa de la endodermis de la raíz constituye una importante barrera osmótica. Aquellas halofitas en donde la concentración salina dentro de la planta no se incrementa durante la estación de crecimiento se denominan reguladores de sales, limitando las acumulaciones de Na^+ y Cl^- .

En otras ocasiones las sales penetran en la planta, pero las hojas aumentan su volumen incorporando agua, la concentración no se incrementa sustancialmente. Esto origina la succulencia (un alto cociente volumen/superficie), una característica muy común en las halofitas. El crecimiento rápido es otro mecanismo para diluir la concentración de sales. En estos casos y cuando las sales han sido excluidas por las raíces (como en los manglares), se incrementan la concentración de compuestos orgánicos sin efectos tóxicos para mantener el balance osmótico con la solución del suelo. La prolina es el ejemplo más común, pero otros aminoácidos y compuestos orgánicos como el galactosil glicerol cumplen esta función.

En algunas ocasiones se excretan sales en la superficie de la hoja, ayudando a mantener la concentración de sales constante dentro de los tejidos. En muchas especies se observan glándulas que consisten en algunos casos en sólo dos células. A pesar que el Na^+ es un ion esencial, es probable que sea transportado fuera del citoplasma con la entrada de H^+ . Este traslado de iones involucra la participación de las vacuolas centrales y de los espacios extracelulares. Algunas especies de halofitas son húmedas al tacto debido a la secreción de NaCl que absorbe higroscópicamente el agua de la atmósfera. Algunos autores argumentan que estas especies incorporarían el agua a través de las hojas o por vía de las raíces cuando la concentración salina de suelo no es muy elevada. Cualquiera de los dos mecanismos requieren el suministro de energía.

Grandes cantidades de materiales orgánicos e inorgánicos son excretados desde las hojas, relacionado con la remoción de materiales dentro del tejido. En algunos de estos casos pueden provocar importantes modificaciones como el incremento de la salinidad de los niveles superiores del suelo o sustrato.

Otro problema potencial para las plantas que crecen en medio salinos, es la obtención de suficiente cantidad de potasio. Este problema existe porque el sodio compite con la asimilación de K^+ , y en los suelos salinos el K^+ se encuentra en menor cantidad que el Na^+ . En estos casos la presencia de Ca^{+2} es importante, si existe una concentración elevada de este el sistema tiene preferencia para el transporte de K^+ y las plantas obtienen cantidades suficientes de potasio y restringen la entrada de sodio. Varios estudios demuestran que el Ca^{+2} protege la membrana de los efectos adversos del Na^+ , manteniendo la integridad de la misma.

LECTURAS RECOMENDADAS

Ehleringer, J. & R. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:411-39.

Goodwin, T. & E. Mercer. 1990. *Introduction to Plant Biochemistry*. Pergamon Press. Exeter.

Mendelssohn, Y. & K. McKee. 1987. Root metabolic response of *Spartina alterniflora* to hypoxia. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. R. Crawford (ed.). Blackwell, London. pp. 239-253.

Rees, T., L. Jenkins, A. Smith & P. Wilson. 1987. The metabolic of flood-tolerant plants. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. R. Crawford (ed.) Blackwell, London. pp 227-238.

Salisbury, F. & C. Ross. 1992. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company. Belmont.