

## Capítulo XVII

### Diferenciación y Crecimiento Diferencial: La Capacidad Motriz de Las Plantas

Gladys I. Cassab<sup>1</sup> & Yoloxochitl Sánchez Guevara

#### LA CAPACIDAD MOTRIZ DE LAS PLANTAS

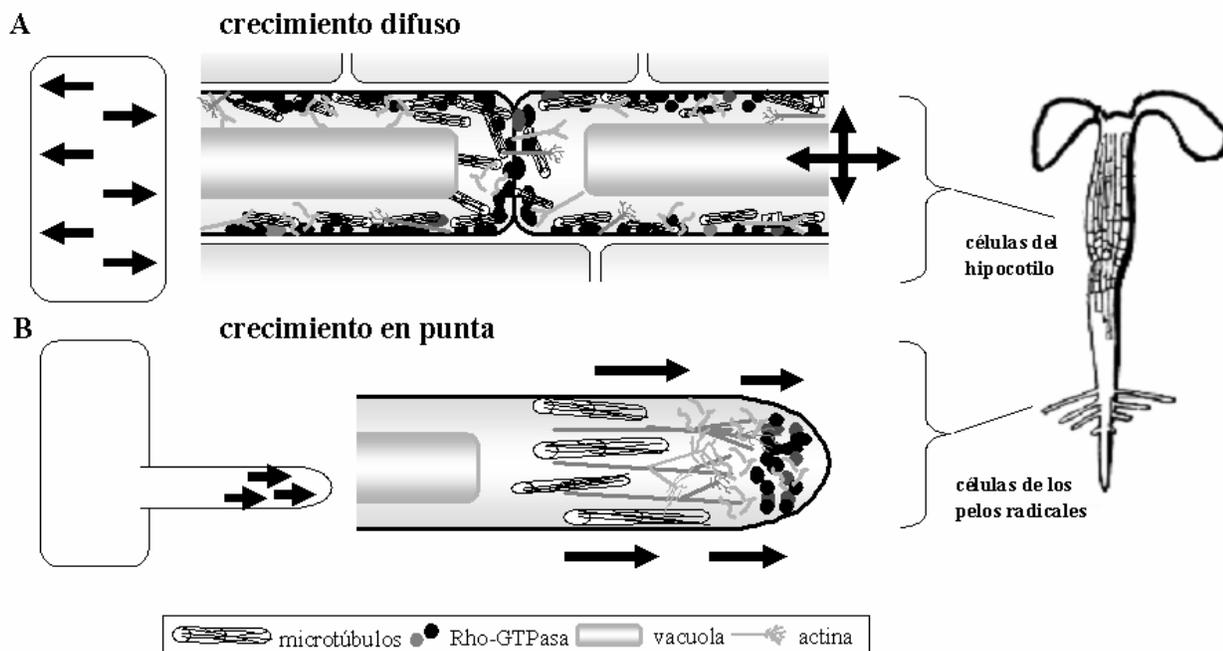
Las plantas al estar enraizadas son inmóviles y por lo tanto deben confrontar el destino que se les presente. Sin embargo, las plantas no son estáticas. Las flores se abren y se cierran. Las hojas se extienden hacia la luz del día y se doblan por la noche, o en las especies que aman la sombra, éstas se alejan de la luz directa del sol o, en *Mimosa púdica*, se colapsan repentina y dramáticamente al ser estimuladas mecánicamente. Las raíces navegan continuamente en su entorno con el fin de encontrar agua y nutrientes. También, las raíces evitan a horizontes del suelo con microorganismos peligrosos o con plantas competidoras. Además, en este mundo hostil, las plantas presentan diversos programas de desarrollo que les permiten sobrevivir y reproducirse. Por ejemplo, en la selva amazónica, la palma con zancos, también conocida como palma caminadora, crece hasta 22 metros de altura y tiene un tronco que no toca el suelo. Sus raíces, se colocan en forma cónica que la sostienen y le permite "caminar" lentamente cuando se aproximan competidores mediante la producción de nuevas raíces adventicias en el lado iluminado cuando percibe una grieta en el suelo. Las raíces en el lado oscuro son abandonadas (Allen, 1977). La vid se enrosca alrededor de un soporte acumulando una alta presión de agua de un lado de la célula y disminuyéndola del otro. Los lirios son capaces de mover sus bulbos a mayor profundidad en el suelo contrayendo sus raíces para protegerse del frío. Por otro lado, un bambú puede tomar tanta agua que puede crecer hasta 40cm en un solo día, y el concreto de una banqueta puede quebrarse por la germinación de unas cuantas semillas, ya que pueden producir una presión de miles de kilos por m<sup>2</sup>. Por lo que las plantas al igual que los animales utilizan comportamiento exploratorio para aumentar sus oportunidades de sobrevivencia al optimizar la búsqueda de agua y recursos alimenticios, y así garantizar su reproducción y paso de genes a la siguiente generación. Esto nos indica que las plantas construyen una perspectiva tridimensional de su ambiente y en consecuencia utilizan mecanismos evaluadores similares al de los animales.

**Extensión de los límites: una necesidad de los organismos vivos.** Sobrevivir requiere de una constante renovación de recursos. Por lo tanto, los organismos vivos exploran per-

<sup>1</sup> Departamento de Biología Molecular de Plantas, Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 510-3, Cuernavaca, Mor., 62250 México. E-mail: gladys@ibt.unam.mx

sistentemente su ambiente y extienden sus límites hacia regiones favorables. Evidencia molecular y celular reciente indica que a pesar de la naturaleza sésil de las plantas, las células vegetales poseen una maquinaria similar a la requerida para el movimiento de células animales. La extensión de los límites requiere de una "frontera guía" para células animales y plantas como la parte celular que se extiende. Las células vegetales presentan dos modos de expansión; uno conocido como crecimiento por la punta, donde el proceso de crecimiento se limita a una pequeña región que se extiende y forma una estructura tubular, y el segundo, se conoce como crecimiento difuso, donde este proceso está disperso en una área grande de la célula (Mathur, 2005) (Fig. 1). En células con crecimiento difuso, la vacuola es tan grande que incluso comprime al citoplasma, el cual forma una capa fina que rodea a la membrana (Fig. 1A). Aunque en esta capa de citoplasma no se aprecia una zonación tan clara como en las células con crecimiento en la punta, si se llega a identificar una malla cortical fina con haces de actina, lo cual indica una zonación celular similar en los dos tipos de crecimiento. Por otra parte, las células con crecimiento en la punta, como el tubo polínico y el pelo radical, al igual que los lamelipodios (la frontera guía de la ameba), exhiben una región apical con una membrana plasmática estirada, seguido de una zona libre sin organelos (Vidali y Hepler, 2001). Después, sigue una zona de actina F lábil que conlleva a una región de actina F densa donde los filamentos progresivamente forman haces. En células activas con crecimiento en la punta, la mayoría de los microtúbulos se extienden sólo hasta la orilla de la malla fina de actina F. Una gran vacuola, llena el resto de la célula (Fig. 1B).

Por el contrario, la zonación similar entre la membrana plasmática y los elementos del citoesqueleto en la región de activo crecimiento en las células vegetales como en las anima-



**Fig. 1.** Representación esquemática de la zonación intracelular en la "frontera guía" de células de plantas. A) Células del hipocotilo con crecimiento difuso contienen grandes vacuolas que presionan el citoplasma contra la membrana plasmática. Una malla de F-actina en la cara interior de la membrana plasmática, se asocia con microtúbulos citoplásmicos. B) Células de los pelos radicales que se elongan por crecimiento en punta que muestran la acumulación de vesículas en una zona libre de organelos. Se observa una malla de actina seguida de una región distal en la cual se esparcen microtúbulos. La vacuola ocupa el resto de la célula tubular. Las flechas muestran la extensión de la membrana.

les se extiende también a los mecanismos moleculares responsables de la creación de la "frontera guía". Existen numerosos complejos proteicos múltiples y moléculas reguladoras que se activan e interactúan para crear el "leading edge" o "frontera guía" en animales, que están conservados en plantas. Para las células móviles, la pérdida de movilidad conlleva a la inhabilidad de moverse hacia áreas ricas en recursos y ultimadamente lleva a la muerte. Consecuentemente, varias mutantes en animales para los elementos más importantes en la producción de la "frontera guía", muestran fenotipos letales. Para las células fotosintéticas (y por lo tanto auto-suficientes) vegetales, un cambio en la forma de la célula no lleva directamente a la muerte. Como resultado, varias mutantes comparables en plantas, son subvaluadas ya que pueden completar su ciclo de vida, dando la impresión errónea que estos genes no son tan vitales para las plantas como son para los animales. Sin embargo, cuando son crecidas compitiendo con otras plantas hermanas, la inhabilidad de las mutantes de extenderse en su medio apropiadamente llega a ser un discapacidad severa que afecta su posibilidad de sobrevivir.

### **Principios Físicos de los Movimientos en las Plantas**

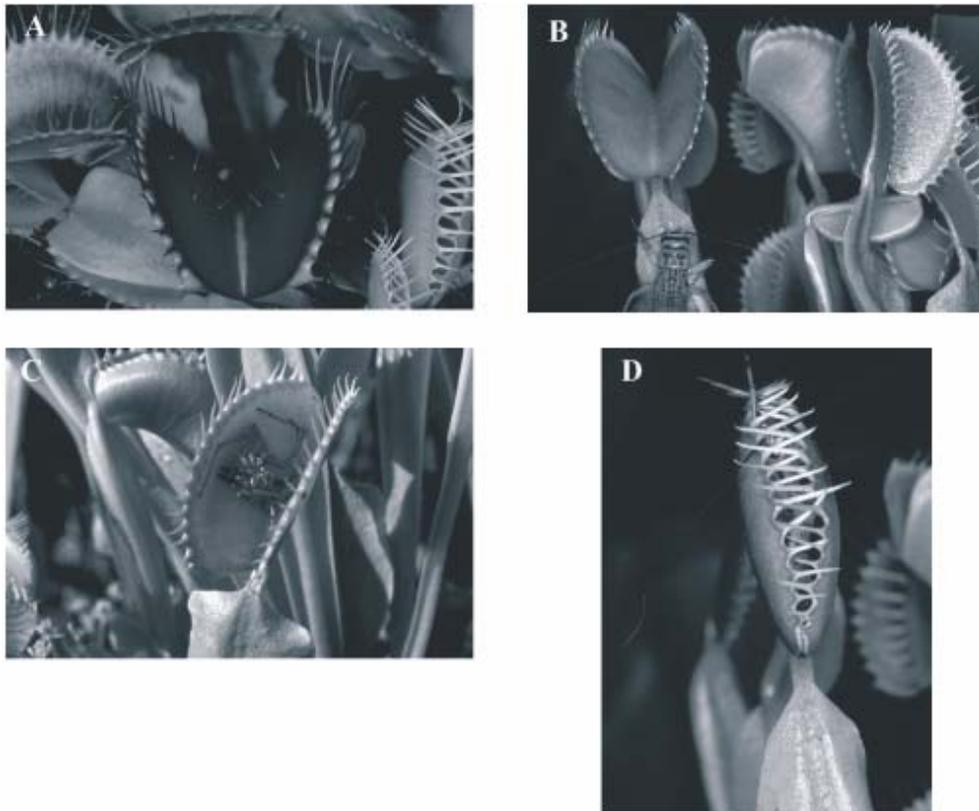
Las escalas típicas de los movimientos de las plantas varían sobre varios órdenes de magnitud tanto en tiempo como en duración, pero finalmente están basados en mecánica y en hidráulica, esto es, en la mecánica del transporte de agua a través de un tejido elástico. Del movimiento rotatorio de circumnutación de plántulas en crecimiento, a la apertura y cierre de los estomas, las plantas se están movimiento todo el tiempo, a veces es demasiado lento para ser percibido a simple vista. Los movimientos rápidos, aunque raros, son utilizados por varias plantas en funciones esenciales tales como la dispersión de semillas (*Hura crepitans*); o del polen (orquídeas del género *Catasetum*, o en plantas disparadoras como *Stylidium*, *Cornus canadensis* e *Impatiens sp.*) o defensa (*Mimosa*) y nutrición (plantas carnívoras como *Dioneae muscipula*, la Venus atrapamoscas). Las respuestas rápidas al tacto son conocidas como respuestas tigmotrópicas o tigonásticas (tigma es el griego de tacto). Las respuestas trópicas y násticas se distinguen por la influencia del vector del estímulo en la dirección del movimiento. Las respuestas trópicas ocurren de una manera determinada por la dirección o lugar del estímulo. Por el contrario, las respuestas násticas son movimientos, tales como el doblamiento de las hojas de *Mimosa pudica*, que ocurre en dirección completamente independiente del estímulo.

## **TIGMONASTÍA Y TIGMOTROPISMO – MOVIMIENTOS RÁPIDOS Y FASCINANTES**

### **Plantas carnívoras**

Los mecanismos involucrados en estos movimientos rápidos al tacto son variados: *Hura crepitans* utiliza fracturas explosivas para dispersar semillas a velocidades tan elevadas como  $70 \text{ ms}^{-1}$  y la Venus atrapamoscas utiliza inestabilidad elástica para atrapar insectos en 0.2 s. De la diversidad de estos movimientos hidráulicos no-musculares, conocidos como movimientos násticos surgen dos preguntas: ¿Podrían clasificarse de acuerdo a su base física? ¿Qué principios rigen el diseño biológico de los movimientos rápidos de las plantas? Las células de las plantas están rodeadas de una pared celular que les permite sustentar una alta presión interna (turgor) de hasta 10 atmósferas que puede utilizarse para crecer y moverse. De hecho, los movimientos son eventualmente generados por turgor diferencial, que puede estar regulado activamente (por control osmótico como en los estomas) o pasivamente (por secado diferencial como en *Hura crepitans*). En cualquier caso, la velocidad está limitada por la tasa del transporte del fluido. Consecuentemente, el flujo a través de un tejido expandirá las células en un lado y contraerá las células del otro, por lo tanto creará una fuerza diferencial. Las inestabilidades elásticas utilizadas por las plantas pueden dividirse en dos amplias categorías: cerrado a presión y fractura explosiva. Comparando a dos

plantas cercanamente relacionadas, *Aldrovanda vesiculosa* (una planta acuática muy pequeña) con la Venus atrapamoscas, las cuales cierran rápidamente sus hojas para atrapar a su presa; *Aldrovanda* cierra sus hojas en  $\sim 0.02$  segundos, mientras que la Venus atrapamoscas lo hace en  $\sim 0.2$  segundos. Sin embargo, aunque las hojas de la Venus atrapamoscas se cierran revertiendo su curvatura, las hojas de *Aldrovanda* están curvadas hacia adentro desde el inicio y por lo tanto al cerrarse no producen una presión. Ya que la hoja de *Aldrovanda* es 1/10 del tamaño de la hoja de la Venus atrapamoscas, puede moverse 100 veces más rápido y no requiere inestabilidad elástica para atrapar a su presa, mientras que la Venus sí la requiere. Estos movimientos explosivos caracterizan a los mejores intentos de la Naturaleza por alcanzar los límites físicos de los movimientos autónomos en tejidos elásticos. Esto implica que la producción de sistemas suaves, no musculares e hidráulicos para producir movimientos rápidos requieren de tamaños pequeños o en caso de presentarse tamaños grandes, de la implementación de inestabilidades elásticas (Skotheim y Mahadevan, 2005). La Venus atrapamoscas fue descrita por Darwin como “una de las plantas más maravillosas de la tierra” (Darwin, 1893). La trampa se cierra al estimularse mecánicamente los pelos disparadores. Darwin notó que la hoja de la Venus está curvada hacia fuera (convexa) en el estado abierto y que se curva hacia adentro (cóncava) en el estado cerrado (Fig. 2A). Las hojas especializadas bilobadas con pelos en forma de espinas en los márgenes están generalmente abiertas como invitando a visitantes. Cuando un insecto aterriza en una de las superficies ventrales de la hoja y toca uno de los pelos disparadores (Fig. 2B y 2C), se generan señales eléctricas intercelulares y se cree que éstas disparan el engrandecimiento diferencial de las células lobuladas de la hoja que resulta en el cierre de la trampa en  $\sim 0.2$  segundos (Braam, 2005). Por lo que, para cerrar la trampa se requiere



**Fig. 2.** *Dionaea muscipula* (Venus atrapamoscas). A) Se observan las hojas convexas (abiertas) y cóncavas (cerradas) B) hojas bilobadas con pelos en las márgenes para atracción de su presa C) los pelos atrapadores generan señales que promueven crecimiento diferencial en las hojas D) la hoja cambia su curvatura hasta cerrarse completamente. (Fotos por Barry Rice; <http://www.sarracenia.com/galleria/galleria.html>).

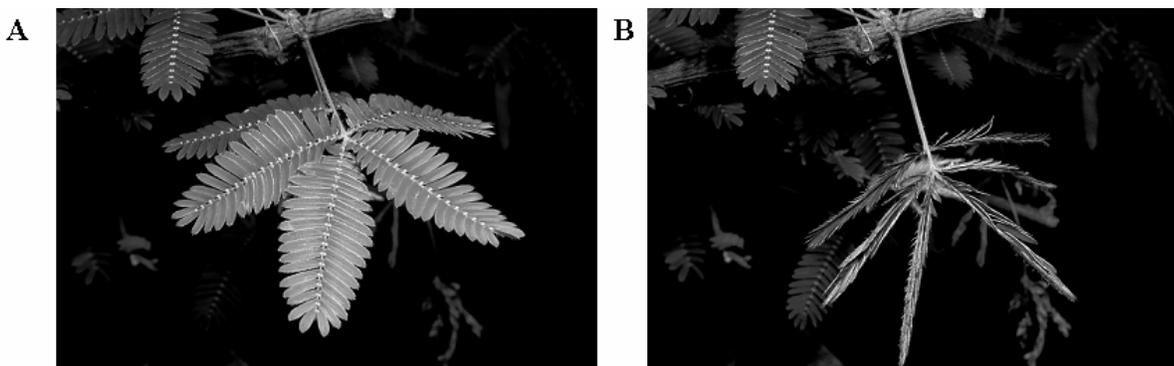
de un componente bioquímico activo y de uno elástico pasivo. Después de la estimulación, la hoja cambia activamente su curvatura natural, desconociéndose el mecanismo. Una vez que ocurre este cambio, la geometría de la hoja doblemente curvada provee el mecanismo por el cual se guarda y se libera energía elástica, y la naturaleza hidratada de la hoja induce una rápida humectación que es igualmente crucial para la captura eficiente de su presa (Forterre et al., 2005) (Fig. 2D). Este tipo de carnivoría provee nitrógeno a la Venus, permitiéndole vivir en ambientes pobres en nitrógeno tales como pantanos donde el pH ácido limita la degradación de materia orgánica.

Un mecanismo distinto de comportamiento carnívoro inducido por tacto se observa en *Drosera rotundifolia*, una especie examinada en detalle por Darwin (Darwin, 1893). Las droseras forman rosetas de hojas verdes o con manchas rojas con tentáculos en su parte superior. Cada tentáculo secreta glóbulos de mucílago que brillan con la luz del sol y atraen pequeños insectos que al aterrizar en la superficie del tentáculo quedan atrapados en el mucílago pegajoso. Los tentáculos son sensitivos y por lo tanto detectan la presencia y movimientos del insecto mientras lucha por liberarse. El tigmaestímulo resulta en varias respuestas: doblamiento de los tentáculos hacia la presa capturada, un aumento en la secreción de mucílago, el cierre de la hoja mediante el movimiento de los tentáculos restantes, y subsecuentemente la secreción de enzimas digestivas por la hoja (Lloyd, 1942). Tanto una respuesta tigmonástica como una tigmotrópica, ambas están implicadas en los movimientos de los tentáculos (Lloyd, 1942). La mecano-sensibilidad de los tentáculos es formidable, ya que son capaces de detectar un pelo humano con menos de un microgramo de peso (Darwin, 1880), pero no responden a gotas de lluvia o aún a la fuerza de tormentas (Darwin, 1880; Darwin, 1893). Cómo la planta distingue entre un estímulo no relacionado a comida, tal como la lluvia o el viento, de las perturbaciones ocasionadas por insectos, es completamente desconocido.

El comportamiento de *Utricularia* (planta vejiga) presenta el mecanismo de captura de presas más poderoso. *Utricularia* se distribuye por todo el mundo en terrenos acuáticos y húmedos. La trampa de esta planta acuática es una vejiga hueca cuyas paredes externas son cóncavas y generan presión hidrostática negativa y que además cuenta con una puerta a prueba de agua rodeada de pelos-guías muy largos. Crustáceos e insectos nadando a su alrededor pueden ser atraídos por estos pelos hacia la entrada donde los pelos disparadores (sensibles al tacto) perciben su presencia. En menos de 30 milisegundos de ser detectadas las presas, la puerta de la trampa se abre bruscamente, las paredes de la vejiga adquieren una forma convexa, resultando en una succión tremenda de agua hacia la vejiga. Todas las criaturas son llevadas hacia adentro con la corriente. La puerta se cierra y se inicia la comida (Lloyd 1942).

### **La planta sensitiva**

*Mimosa pudica*, conocida como sensitiva o dormilona, y otras plantas como *Cassia sensitivum* y *Oxalis* (Jaffe et al., 2002) son otros ejemplos de plantas tigmonásticas. Al tocarse las pequeñas hojas de estas plantas con hojas doblemente compuestas, éstas se doblan rápidamente (Fig. 3). Notablemente, la respuesta al tacto no se restringe a sus folíolos estimulados, sino que se puede propagar a toda la hoja. Un estímulo más fuerte, que resulta en herida, puede disparar el cierre de hojas en locaciones distantes. El doblamiento rápido de las hojas puede servir para asustar herbívoros potenciales dando la apariencia de un alimento menos succulento. Alternativamente, estos movimientos pueden ser un mecanismo que permite exponer a espinas protectoras. El cierre de los folíolos de *Mimosa* es mecánicamente similar a los movimientos rítmicos de hojas de otras especies relacionadas, tales como *Samanea saman*. En ambas, el movimiento resulta de una pérdida de turgor en las células extensoras del pulvinus, un órgano motor localizado en las bases de folíolos y pecíolos. En posición opuesta a los extensores están los flexores. Cuando los extensores pierden turgor, las células de los flexores se estiran. En conjunto, estos cambios reversibles en vo-



**Fig. 3.** *Mimosa pudica*. A) hojas compuestas por foliolos bipinados antes de la estimulación B) foliolos plegados hacia arriba mostrando una respuesta tigmonástica después de un estímulo. (Fotos por Barry Rice; <http://www.sarracenia.com/galleria/galleria.html>).

lumen y forma celular permiten los movimientos elaborados de los foliolos y pecíolos. La pérdida de agua disparada por ósmosis es extensa, con un cambio del 25% del volumen celular, y rápido, pues ocurre en 1 segundo. Esta pérdida de agua, tan rápida y dramática, probablemente es facilitada por acuaporinas o cotransportadores de agua-soluto. De hecho, en el movimiento epinástico de la hoja de tabaco se ha observado que la expresión de una acuaporina en particular es un componente importante del mecanismo de movimiento (Siefritz et al., 2004). Es incierto como los pulvinus localizados lejos del sitio inicial de estimulación reciben la señal. Potenciales de acción, probablemente viajan a través de células acompañantes y parénquima de floema y sean responsables del cierre de la hoja completa por la estimulación de un solo foliolo. Señales eléctricas, llamadas potenciales de onda lenta, también se detectan sistemáticamente después de una herida. Sin embargo, estas señales sistémicas tienen propiedades inconsistentes con los potenciales de acción ya que pueden viajar a través de tejido muerto. En parte, los fenómenos eléctricos detectados en *Mimosa* herida y en otras más, pudieran no ser señales propagadoras sino respuestas estáticas a cambios en presión hidráulica de solutos en el xilema. Alteraciones en la presión del xilema pueden distribuir presión radialmente hacia las capas epidérmicas y disparar despolarizaciones en sus membranas. Por lo que, la presión hidráulica, no los cambios eléctricos, pudiera ser el mecanismo de transmisión para responder a heridas a larga distancia. También, existe evidencia de la presencia de señales químicas en *Mimosa*. Desde 1916, se propuso una señal química, conocida como el factor de Rica, que podía viajar a través del xilema a hojas distantes en respuesta a heridas. Recientemente, diversas sustancias que inducen el cierre y apertura de hojas han sido caracterizadas, añadiendo aún más evidencia al papel potencial de la señalización química en la respuesta tigmonástica de *Mimosa*. Interesantemente, la mayoría de las plantas leguminosas cierran sus hojas en la noche y las abren en la mañana. Este ritmo en el movimiento de las hojas está controlado por el reloj biológico de estas plantas que regula el balance de la concentración entre las sustancias que las abren y las que las cierran (Ueda et al., 2001).

### Enrollamiento de zarcillos y escalamiento de hiedras

Varias plantas utilizan el sentido del tacto para crecer verticalmente, logrando alcanzar mayor exposición al sol y al mismo tiempo evitando el gasto de energía que implicaría desarrollar un tronco como soporte. Estas plantas pueden agarrarse de objetos fuertes y utilizarlos como soporte al enrollarse a su alrededor.

Los zarcillos son hojas o tallos modificados que semejan dedos largos capaces de enrollarse. La porción distal de los zarcillos es sumamente sensible al tacto. De hecho, algunos zarcillos tienen mayor sensibilidad al tacto que los humanos. Simons reporta que un hilo de 0.25 mg al sólo rozar a un zarcillo, provoca una respuesta (Simons, 1992), y Darwin docu-

mentó respuestas de zarcillos a estímulos en un rango de 1-5 mg (Darwin, 1906). La estimulación al tacto provoca un rápido enrollamiento de la punta del zarcillo, frecuentemente en segundos, que le permite asegurar una asociación segura con un objeto. Algunas especies tienen zarcillos tigmomásticos y otros tigmotrópicos, dependiendo si la dirección del enrollamiento por contacto es determinada por la estructura del zarcillo o por la dirección o punto de tigmoestimulación. La sensibilidad al tacto de los zarcillos comparte el nivel selectivo de sofisticación de los tentáculos de la planta carnívora *Drosera*. La aplicación de gotas de agua no provoca su enrollamiento y por lo tanto los zarcillos evitan enrollamientos no productivos durante tormentas. Además, el enrollamiento que ocurre en respuesta a una estimulación transitoria normalmente se revierte por desenrollamiento (Jaffe y Galston, 1968). La sensibilidad de los zarcillos parece deberse a la presencia de protuberancias dactilares en el lado ventral donde se observan paredes epidérmicas muy delgadas.

Algunas especies sufren una segunda serie de enrollamiento entre la punta enrollada en el soporte y el fijado del zarcillo al cuerpo principal de la planta. Este enrollamiento secundario, llamado enrollamiento libre, sirve para acercar a la planta escaladora a su soporte. Una vez que esto ocurre, se lignifican las paredes celulares del zarcillo para fortalecerse y prevenir su desenrollamiento.

El enrollamiento de los zarcillos se produce por crecimiento diferencial. La respuesta más temprana incluye la contracción de las células ventrales y una expansión de las células dorsales. El enrollamiento sostenido es seguido con una tasa diferencial de expansión celular a través de las superficies ventrales y dorsales.

Se ha observado un incremento en los niveles de octadecanoides al estimular mecánicamente a zarcillos de *Bryonia dioica* (Blechert et al., 1999), y que éstos son suficientes para provocar el enrollamiento de zarcillos fisiológicamente relevante en ausencia de un estímulo mecánico. Sin embargo, la señalización ocasionada por octadecanoides parece no estar universalmente involucrada en la estimulación del enrollamiento de zarcillos, ya que la aplicación de octadecanoides externos no es suficiente para inducir el enrollamiento de zarcillos de *Pisum sativum*. En *B. dioica*, la señalización de octadecanoides lleva a la acumulación de ácido indol acético (AIA), que por sí mismo es un inductor activo del enrollamiento de zarcillos. El papel central del AIA en el crecimiento diferencial que produce el comportamiento trópico está bien establecido (Friml, 2003), por lo que no es sorprendente que el AIA tenga un papel importante en este proceso.

Un derivado de un hongo parásito de plantas, alameticina (ALA), es capaz de formar canales iónicos dependiente de voltaje e inducir enrollamiento en zarcillos de *B. dioica* y *Pisum*. Ya que el efecto de ALA ocurre aun cuando la síntesis de octadecanoides es inhibida, podría ser que la inducción por ALA para despolarizar membranas puede inducir engarzamiento a través de alteraciones en la acumulación, transporte o acción del AIA.

La enredadera de *Monstera* tiene una técnica poco común para encontrar un árbol huésped para escalar. Ésta viaja creciendo sobre el suelo en búsqueda de oscuridad producida por la sombra de un árbol, y este movimiento se conoce como escototropismo (Strong y Ray, 1975). La guía de *Monstera* comienza su escalamiento en el árbol huésped y continúa su desarrollo de hojas y tallo en anticipación de luz y fotosíntesis productiva.

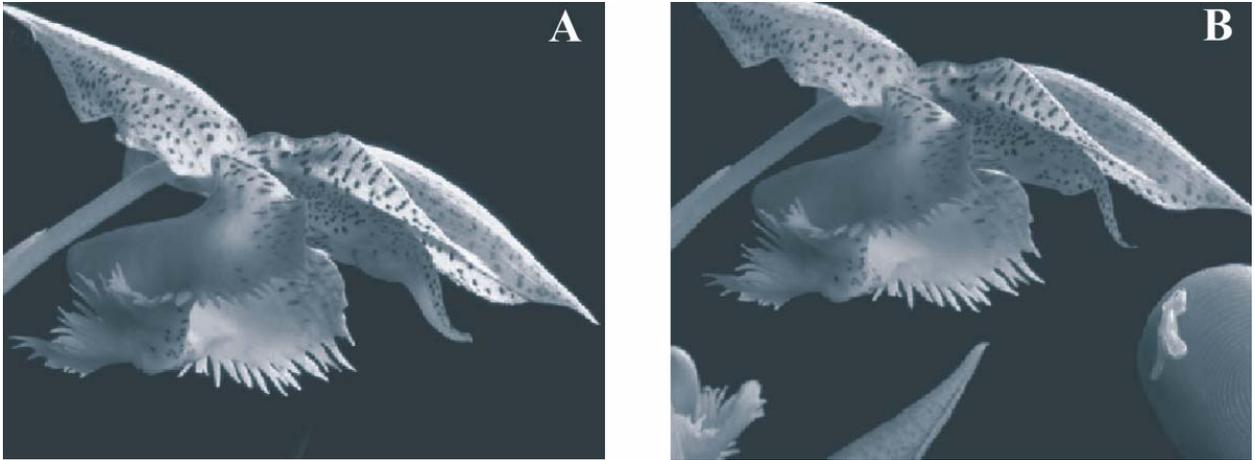
*Ficus costaricensis* tiene una interacción mas siniestra con su árbol huésped (Putz y Holbrook, 1989). La plántula comienza como epífita sobre el árbol huésped. Mientras se desarrolla, las raíces del *Ficus* se enrollan alrededor del tronco y las raíces que se tocan unas a otras se fusionan (Fig. 4). Las raíces al continuar su crecimiento alrededor del tronco, imponen una alta presión ya que producen grandes cantidades tejido cortical del lado de la raíz opuesto al tronco. Al incrementarse esta presión contra el tronco, el *Ficus* estrangulador eventualmente mata a su huésped y permanece solo ya sin competencia.



**Fig. 4.** Raíces de *Ficus costaricensis* enrolladas alrededor de un tronco-huésped. (Foto por Tim Skyme; <http://www.artzend.com>).

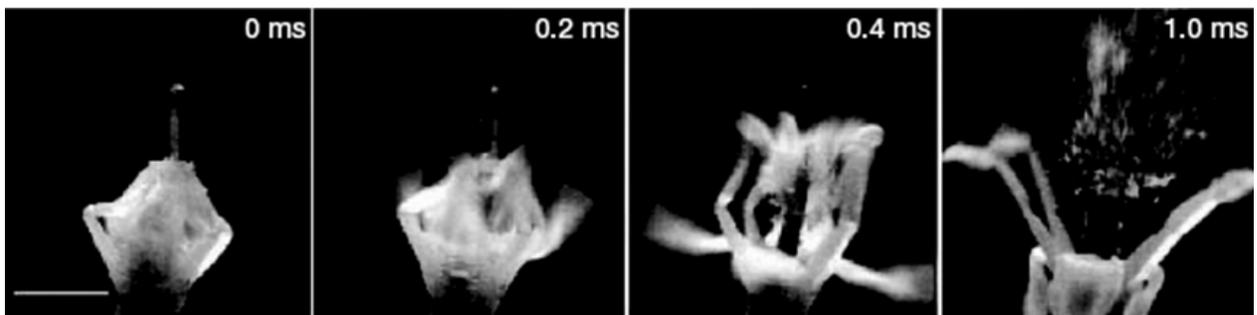
### **Tigmotropismo y tigmonastía en flores**

Varias flores han evolucionado diversos órganos sensibles al contacto de polinizadores visitantes y existen ejemplos de estambres, pétalos y pistilos tigmonásticos y tigmotrópicos en varias especies de plantas. La auto-polinización es evitada por una gran variedad de respuestas a estímulos mecánicos. Por ejemplo, algunos estigmas se doblan hacia los pétalos en respuesta a un insecto caminado hacia las anteras, aparentemente para evitar contacto con el visitante cargado de polen mientras éste se aleja. Estambres de otras especies evitan una polinización accidental doblándose lejos del estigma durante el cierre de la flor en el ciclo circadiano. Mas comúnmente, los estambres sensibles al tacto se doblan para depositar polen en los insectos visitantes (Simons, 1992). Algunas flores que responden a estímulos mecánicos presentan mecanismos de catapulta con respuestas más bien explosivas. Un ejemplo fascinante, es el comportamiento de las flores dimórficas de *Catantopium*. Las flores masculinas responden a visitantes que contactan las antenas localizadas en el centro de la flor, liberando a los estambres que están sostenidos bajo tensión por los pétalos (Fig. 5). La fuerza con la que un disco pegajoso con sacos de polen le pega al polinizador puede ser tal como para noquear a una abeja de la flor (Simons, 1992). Esta experiencia, mas la carga de tener pegado un saco grande de polen, puede ser tan traumática que la abeja evaluará cuidadosamente nuevas visitas y preferirá a las flores femeninas en vez de las masculinas explosivas. De esta forma, las flores de *Catantopium* parecen haber desarrollado derechos exclusivos de polinización para las flores femeninas (Romero y Nelson, 1986).



**Fig. 5.** Flores masculinas de orquídeas *Catastetum* A) antes y B) después de liberar el saco polínico. Cuando existe un estímulo mecánico, el polen se adhiere, por ejemplo a un polinizador. (Foto por Greg Allikas; <http://www.orchidworks.com>).

Otro ejemplo fascinante es la catapulta que presentan los estambres de las flores de *Cornus canadensis*, las cuales lanzan polen al aire mientras la flor se abre explosivamente (Fig. 6). La flor se abre en menos de 0.5 milisegundos, siendo el movimiento más rápido detectado hasta el momento en una planta (Edwards et al., 2005). Mientras la flor se abre, sus pétalos rápidamente se separan y liberan a los estambres con la energía elástica que habían previamente almacenado. Durante los primeros 0.3 milisegundos, los estambres aceleran hasta  $24,000 \pm 6,000 \text{ m s}^{-2}$  ( $2,400g$ ), alcanzando una alta velocidad ( $3.1 \pm 0.5 \text{ m s}^{-1}$ ) necesaria para catapultar al polen, el cual es ligero y rápidamente desacelera por la resistencia al aire (velocidad terminal  $0.12 \pm 0.03 \text{ m s}^{-1}$ ). Los granos de polen son enviados impresionantemente a una altura de 2.5 cm, la cual es más de diez veces la altura de la flor; a esta altura puede entonces ser acarreado por el viento. Los pétalos se abren independientemente, moviéndose sin estorbar durante los primeros 0.2 ms y alcanzan su máxima velocidad de  $6.7 \pm 0.5 \text{ m s}^{-1}$ , acelerando hasta  $22,000 \pm 6,000 \text{ m s}^{-2}$  (o  $2,200g$ ). El proceso de apertura de los pétalos y lanzamiento del polen en estas plantas ocurre más rápido que la apertura de los frutos de *Impatiens pullida* (2.8-5.8 ms); el cierre de la hoja de la Venus atrapamoscas (100 ms); el brinco de una rana (*Philaneaus spumerinus*, 0.5-1.0 ms); o, un zarpazo del camarón mantis (*Squilla mantis*) (2.7 ms). Finalmente, otro ejemplo



**Fig. 6.** Flor de *Cornus canadensis* en apertura, grabada en video a 10,000 cuadros por segundos. El tiempo transcurrido se especifica en cada cuadro. El primer cuadro muestra una flor cerrada con cuatro pétalos fusionados en una punta, agrupando los estambres. La escala equivale a 1 mm. (Edwards et al., 2005, con permiso de ©Nature Publishing Group).

son las flores de la orquídea *Melampyrum* las cuales sienten vibraciones de la abeja visitante y responden con una lluvia de polen.

### **Tigmotropismo en raíces**

Darwin (1880) contempló el destino de las raíces mientras viajaban en el suelo enfrentando varios obstáculos, como piedras en su camino. Él observó que cuando las raíces son bloqueadas en su camino hacia abajo por un obstáculo, tal y como una placa de vidrio, las puntas de las raíces se aplanaban, adquirirían una forma oblicua y se curvaban casi 90° para tomar una nueva dirección de crecimiento sobre la superficie de vidrio. Darwin hipotetizó que el ápice de la raíz era sensible a estímulos mecánicos y que el contacto resultaba en la transmisión de una señal que cambiaba la dirección de crecimiento en la región proximal de la raíz. Él también experimentó con raíces en cuya punta colocaba pedazos de papel arena para crear un estímulo mecánico. Observó que la raíz perdía su comportamiento gravitropico ya que el estímulo resultaba en un movimiento tigmotrópico lejos del punto de contacto.

Recientemente, Gilroy y colaboradores han reportado un comportamiento (evitar obstáculos) similar en raíces de *Arabidopsis* (Massa y Gilroy, 2003). Cuando las raíces de *Arabidopsis* se enfrentan a una barrera de vidrio, el gravitropismo se ve comprometido y ocurre en su lugar el tigmotropismo. Las raíces estimuladas mecánicamente ignoran su propensión a crecer hacia el vector de la gravedad y en su lugar crecen lejos del punto de contacto mecánico. La interacción de la gravedad con el estímulo mecánico ocurre a nivel subcelular; el tacto retrasa una de las primeras respuestas a la gravedad, la caída de gránulos de almidón en la parte inferior de las células de la columela de la cofia de la raíz (Masa y Gilroy, 2003).

Esta respuesta de evitar obstáculos ha sido propuesta como un componente importante de la respuesta a ondulamiento de las raíces de *Arabidopsis* crecidas en placas con agar concentrado y en posición inclinada (Okada y Shimura, 1990). Bajo estas condiciones de crecimiento, las raíces forman un patrón de ondas sinusoidales como consecuencia de las direcciones alternantes de expansión celular diferencial en la zona de elongación y el doblamiento de las células de la punta. Mutantes defectuosas en este patrón tan elegante de crecimiento han provisto evidencia de la importancia del transporte polar de auxinas y la función de los microtúbulos para un ondulamiento apropiado (Nakajima et al., 2004; Sedbrook et al., 2004).

### **Movimiento subcelulares inducidos por tacto**

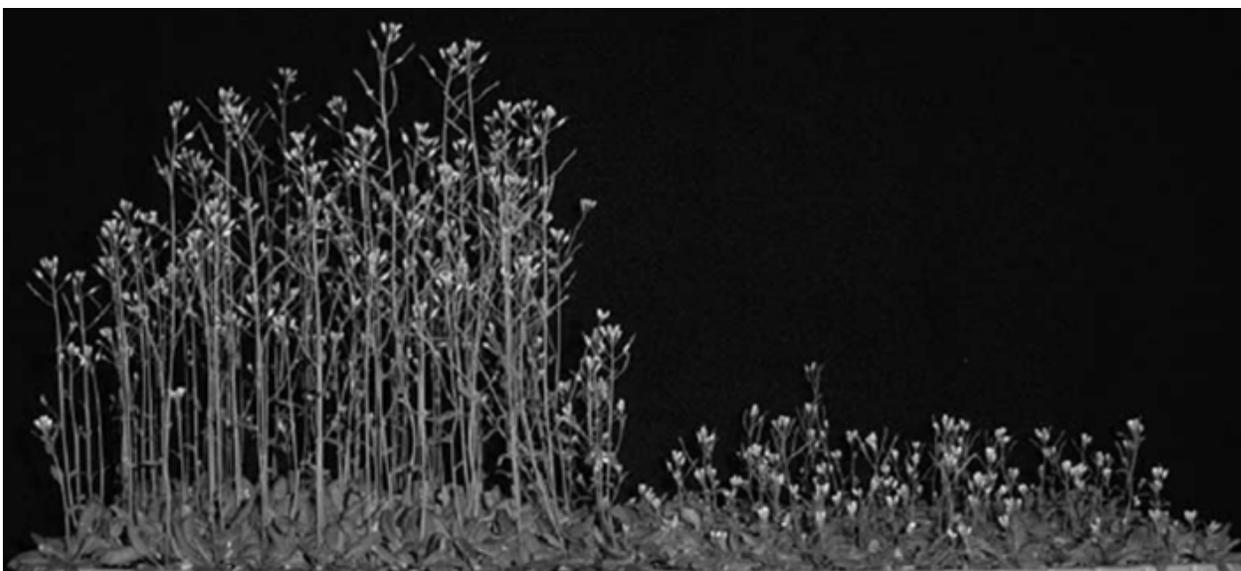
Respuestas al tacto también ocurren a nivel celular; los organelos se mueven en dirección dirigida al perturbar mecánicamente a células. Por ejemplo, estimulación con una capilar de vidrio induce migración de cloroplastos lejos del punto de contacto. Este comportamiento es dependiente de la actividad de canales sensibles a gadolinio y lantano, lo que sugiere un papel de los canales activados por expansión o estiramiento dominantes en respuestas a luz. Además, el movimiento de prevención de cloroplastos juega un papel importante en la protección a foto-daño por altos niveles de luz (Sato et al., 2001). Cuando las plantas se exponen a niveles de luz más altos que los requeridos para la fotosíntesis, se generan especies reactivas de oxígeno en los cloroplastos que ocasiona foto-daño. En este movimiento de prevención, los cloroplastos se alejan del lado de la pared de la célula recibiendo condiciones altas de luz. Mutantes defectuosas en este movimiento son más susceptibles al foto-daño que las plantas silvestres, ya que se daña el aparato fotosintético en las mutantes que también pierden su color verde en las hojas. De ahí que, este movimiento realmente disminuye la cantidad de absorción de luz por los cloroplastos, y podría por lo tanto ser un mecanismo importante para las plantas aún creciendo en condiciones naturales (Kasahara et al., 2002).

La migración de núcleos también es afectado por perturbaciones mecánicas en la superficie celular; los núcleos se mueven hacia el punto de contacto de la aguja y deforman la pared celular (Guz-Mayer et al., 1998).

### Tigmomorfogénesis

Por el contrario a las repuestas tigmonásticas y tigmotrópicas rápidas de plantas u órganos especializados a responder a estreses mecánicos, alteraciones morfogénéticas graduales en respuesta a estímulo del tacto o al viento son comunes y universales en las plantas superiores. Estos cambios morfogénéticos ocurren lentamente y por ende con frecuencia no son fácilmente apreciadas; sin embargo, estas respuestas pueden ser muy dramáticas (Fig. 7). Mark Jaffe, quien ha estudiado sistemáticamente el crecimiento de planta en respuesta a perturbaciones mecánicas en los últimos 30 años, inventó el término "tigmomorfogénesis" para describir la respuesta al tacto de plantas no especializadas (Jaffe, 1973). La característica más común de la tigmomorfogénesis del tallo en varias especies vegetales es la disminución de la elongación y un incremento en la expansión radial. Estos cambios de crecimiento son probablemente adaptativos, ya que le permite a las plantas a soportar estreses mecánicos adicionales. Los cambios inducidos por la tigmomorfogénesis están correlacionados con un aumento en la producción de tejido de soporte para mejorar la resistencia a daño por perturbaciones mecánicas. Algunas especies en respuesta a la perturbación mecánica aumentan la rigidez de sus tejidos mientras que otras alcanzan mayor flexibilidad (Telewski y Jaffe, 1986).

La primera respuesta fisiológica detectable a respuestas a tacto incluyen cambios en segundos en la resistencia eléctrica (Jaffe, 1976) y bloqueos en el floema en 1 o 2 minutos después de la estimulación. Tejidos más jóvenes muestran respuestas de mayor magnitud que los más viejos. Señalización a larga distancia es también probable ya que alteraciones en el crecimiento no se limitan en regiones directamente estimuladas sino en otros sitios no estimulados directamente. Además de los efectos en crecimiento en general, la tigmomorfogénesis puede inducir otros cambios que varían dentro de diferentes especies de plantas



**Fig. 7.** La tigmoestimulación repetitiva provoca retraso en la floración y en la elongación de la inflorescencia en *Arabidopsis*. Las plantas de la derecha fueron tigmoestimuladas dos veces al día; las plantas de la izquierda nunca fueron estimuladas y sirven como control en el experimento. (Foto por Dereth Phillips, Universidad de Rice, Houston, Texas).

como el tiempo de floración, dormancia, senescencia, contenido de clorofila, resistencia a baja temperatura, engrosamiento del tallo, apertura estomática y resistencia a patógenos (Biddington, 1986).

La tigmomorfogénesis pudo haber evolucionado en respuesta al viento. Árboles que pueden mecerse al exponerse a fuertes vientos tienden a tener talla mas baja y troncos mas gruesos que aquéllos que están bien asentados y no pueden mecerse. Estas alteraciones tigmomorfogenéticas parecen ser muy ventajosas ya que árboles bien asentados al exponerse a



**Fig. 8.** Tigmomorfogénesis como respuesta al viento. A) Tronco de *Castanea sativa* (castaño español) muestra la formación de una espiral en el tronco que lo hace mas flexible. B) *Pinus sylvestris* (pino silvestre) que muestra un crecimiento con tendencia lateral causada por el viento.

fuertes vientos pueden dañarse. Fuertes vientos combinados con frío y sequía pueden afectar dramáticamente la forma de los árboles ya que estos desarrollan "rodillas" o se contorsionan fuertemente, siendo quizás la manifestación mas extrema de tigmomorfogénesis (Fig. 8).

### **El papel de la tensión y mecanismos de retroalimentación**

Sin la presencia de órganos especializados, tal como los pelos disparadores de la Venus atrapamoscas o los de *Utricularia* para monitorear perturbaciones mecánicas, ¿cómo perciben estos estímulos las plantas no especializadas? Experimentos recientes indican que la percepción de tensión longitudinal es crítica así como los mecanismos de retroalimentación en la determinación de la respuesta de los tejidos a perturbaciones mecánicas. Existe una fuerte correlación entre el grado de tensión longitudinal experimentado y el grado de respuesta tigmomorfogenética (Coutand et al., 2000). Consistente con papel central de la tensión en inducir cambios tigmomorfogenéticos, plantas de tabaco transgénicas con xilema reducido en fuerza tensil sufre un aumento en el desarrollo de xilema y logra un endurecimiento del tallo comparable a plantas silvestres (Hepworth y Vincent, 1999). Una producción enriquecida de tejido de soporte, tal y como el xilema del cilindro del tallo de tabaco, puede ser un mecanismo de respuesta a las propiedades materiales del tejido y de su pro-

pensión a experimentar tensión. Por lo que, las plantas pueden compensar por defectos en componentes de su pared celular generando un abundancia de tejidos fortalecedores. Esta evidencia de retroalimentación de las propiedades a la biogénesis de la pared es reminiscente de lo observado en mutantes deficientes en celulosa que presentan un aumento en el contenido de pectina (His et al., 2001), y que la inhibición de la síntesis de lignina resulta en aumento en la acumulación de celulosa (Hu et al., 1999). De ahí que, las plantas presentan mecanismos múltiples de adaptación a deficiencias de la pared y logran compensar retos que puedan afectar su integridad estructural.

Tigmomorfogénesis puede no sólo presentarse en respuesta a estreses mecánicos externos que resultan en tensión. El crecimiento progresivo de la planta es suficiente para provocar cambios tigmomorfogenéticos, tal vez incrementando tensión en algunos tejidos en respuesta al aumento de peso. Por ejemplo, un incremento en la producción de xilema ocurre en *Arabidopsis* en respuesta a un aumento de peso asociado con un aumento en altura; aumento en la diferenciación de cambium puede mimetizarse añadiendo peso a inflorescencias inmaduras (Ko et al., 2002). Tal como el desarrollo de hueso y masa muscular aumenta en correlación a la cantidad de fuerza experimentada (Goldspink, 1999), tensión tisular en plantas puede inducir crecimiento y diferenciación que contribuye al re-enfortamiento de la integridad estructural. Re-enfortamientos similares ocurren en los puntos de ramificación de los tallos. De esta manera, las plantas se adaptan a cambios ambientales y morfológicos que les permite mantener su continuo crecimiento aún en ambientes con mucho viento o ricos en estreses.

Cómo la perturbación mecánica causada por tensión es percibida a nivel celular es aún un misterio, aunque han sido propuestos dos modelos de mecano-percepción a nivel de la membrana plasmática y/o pared celular. Como en células animales o bacterias, la membrana plasmática tienen canales activados por tensión que pueden ser responsables de disparar cambios en el flujo iónico en respuesta a perturbaciones mecánicas en la membrana (Ding y Pickard, 1993).

Una posibilidad alternativa es que proteínas que enlazan la matriz extracelular con la membrana plasmática y/o citoesqueleto pueden actuar como mecano-receptores de manera similar a como funcionan las integrinas en células animales (Ingber, 1998; Jaffe et al., 2002). Es también posible que actividades de canales y proteínas transmembranales ancladas colaboran en la percepción de tensiones mecánicas a nivel celular disparando fluctuaciones iónicas como segundos mensajeros, como se propone en células animales (Mobasher et al., 2002).

### **Papel de las hormonas y señalización en tigmomorfogénesis**

Un número de componentes de señalización inter e intracelular, incluyendo hormonas y potenciales segundos mensajeros, han sido implicados en las respuestas inducidas por tacto en la morfogénesis vegetal. Sin embargo, la señal primaria que controla por completo las mecano-respuestas, si tal señal existe, no ha sido identificada.

El calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) intracelular ha sido desde hace mucho implicado como un importante segundo mensajero en la señalización mecano-sensitiva tanto en plantas como en animales. Aumentos muy rápidos de  $\text{Ca}^{2+}$  intracelular se detectan en células y tejidos perturbados mecánicamente (Batiza et al., 1996; Calaghan y White, 1999). Plantas transgénicas expresando el gene de acuaporina de la anémona *Aequoria*, una proteína luminiscente dependiente de  $\text{Ca}^{2+}$ , ha probado ser una herramienta útil para monitorear fluctuaciones de  $\text{Ca}^{2+}$  en respuesta a diferentes estímulos (Knight, 2000). En particular, plantas transgénicas con acuaporina han mostrado un aumento rápido de  $\text{Ca}^{2+}$  intracelular en respuesta a estímulos por tacto o por viento (Knight et al., 1991). El hecho que estímulos mecánicos provocan estiramiento de las membranas de organelos y también evocan liberación de  $\text{Ca}^{2+}$  de organelos en extractos citoplásmicos de *Nitella flexilis*, sugiere que las perturbaciones mecáni-

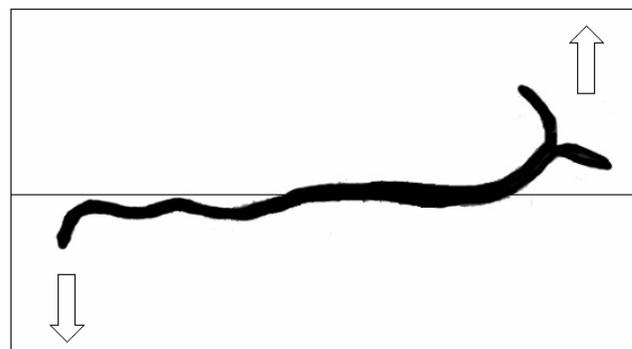
cas pueden ser directamente percibidas por compartimientos membranales sub-celulares (Kikuyama y Tazawa, 2001).

Especies reactivas de oxígeno (ROS) son señales importantes en la respuesta a estímulos y en la morfogénesis vegetal (Mori y Schroeder, 2004). Las ROS han sido detectadas inmediatamente después de una perturbación mecánica (Yahraus et al., 1995). Cambios coincidentes de ROS y  $\text{Ca}^{2+}$  en varios comportamientos de plantas y la evidencia que la regulación por ROS de los canales de  $\text{Ca}^{2+}$  sugiere que estas dos señales subcelulares pueden ser generadas interdependientemente y estar al mismo tiempo ligadas (Mori y Schoreder, 2004).

Por varios años, se ha propuesto que el etileno regula algunos aspectos de tigmomorfogénesis. Aplicación exógena de etileno puede resultar en cambios morfológicos y fisiológicos que semejan aspectos de la tigmomorfogénesis. Plantas estimuladas mecánicamente producen etileno (Takahashi y Jaffe, 1984). Estudios con mutantes e inhibidores, sin embargo, han sugerido que aunque el etileno puede tener participar en procesos de tigmomorfogénesis, como la expansión radial, la producción y/o respuesta a etileno no se requieren para la reducción en elongación inducida por la perturbación mecánica (Biro y Jaffe, 1984). Estos resultados y estudios similares con enrollamiento de zarcillos son consistentes con la idea de que la producción de etileno puede ser una de las respuestas a perturbaciones mecánicas, pero que probablemente no sea la molécula señalizadora primaria que controla todas las respuestas al tacto.

### GRAVITROPISMO

La gravedad es una señal ambiental única ya que está presente continuamente, es unidireccional y tiene esencialmente una intensidad constante. Las plantas han desarrollado mecanismos que utilizan a este indicador constante de su ambiente para guiar su dirección de crecimiento y proveer acceso óptimo a recursos esenciales. Este tropismo asegura que las raíces crezcan hacia abajo en el suelo donde pueden tomar agua y minerales (gravitropismo positivo), mientras que los tallos crecen hacia arriba en el aire, donde pueden fotosintetizar, reproducirse y dispersar sus semillas (gravitropismo negativo) (Perrin et al., 2005) (Fig. 9). También el gravitropismo permite a las plantas cultivadas desvanecidas por el viento o tormentas a enderezarse para ser recolectadas evitando así podrirse por la humedad de suelo. Para responder a este tropismo, la planta tiene que sentir su orienta-



**Fig. 9.** Plántula de *Arabidopsis* crecida en posición vertical graviestimulada (colocándola en posición horizontal). En 3.5 horas, la raíz inicia su curvatura siguiendo el vector de gravedad (gravitropismo positivo) y la parte aérea tiende a curvarse en contra del mismo estímulo (gravitropismo negativo). La dirección del vector de gravedad ( $g$ ) se muestra con la flecha negra.

ción en el campo gravitatorio. Percepción de un cambio en la orientación del órgano (gravi-estimulación) por las células receptoras de la gravedad (estatocitos) resulta en la formación de una señal bioquímica que se transmite al sitio del órgano donde se desarrolla la curvatura. Darwin postuló que durante la gravi-estimulación había "algo" que se movía de la punta a la zona de la raíz que le permitía desarrollar una curvatura (Darwin 1880). En la primera parte del siglo XX, Cholodny (1927) y Went y Thimann (1937) independientemente propusieron que debido a la redistribución de una sustancia promotora del crecimiento en un sólo lado de la raíz o tallo se producía la respuesta gravitrópica. Ellos llamaron a esta sustancia "auxina" que es el griego de "aumentar", un nombre apropiado debido a sus propiedades promotoras de la elongación celular. La auxina se purificó muchos años después pero llegó a ser la primera sustancia vegetal llamada "hormona". De ahí que la señalización disparada por la gravedad controla aspectos específicos del transporte de auxinas y de hecho mutaciones en los transportadores de auxina afectan al gravitropismo en tallos o en raíces (Boonsirichai et al., 2002).

La hipótesis de los estatolitos-almidón postula que la percepción de la gravedad en plantas es mediada por la sedimentación o presión/tensión ejercida por los plástidos llenos de almidón (estatolitos) dentro de las células de la columela de la cofia en raíces y dentro de la capa de almidón de la endodermis en tallos (Blancaflor y Masson, 2003). Este modelo está apoyado por la observación de que la depleción genética o fisiológica de almidón en ambas células resulta en un gravitropismo alterado. Se desconoce cómo sienten la sedimentación de amiloplastos los estatocitos de la raíz o la endodermis del tallo. Es posible que los estatolitos al sedimentar contacten receptores embebidos en las membranas de la célula y consecuentemente disparen la señalización de la gravedad dentro de la célula (Braun, 2002). Sin embargo, el modelo de interacción receptor-estatolito es inconsistente con las observaciones que sugieren que la sedimentación de amiloplastos *per se* parecen no ser necesarios para la percepción de la gravedad. Por ejemplo, mutantes deficientes en almidón aún muestran respuesta gravitrópica en la raíz, aunque disminuida (Caspar y Pickard, 1989). También, es posible disparar la señalización de la respuesta gravitrópica al someter a plántulas a estímulos gravitrópicos muy cortos y consecutivos que son insuficientes en promover la sedimentación de amiloplastos (Perbal, et al., 2002). De ahí que hasta la fecha, no existe un buen candidato para un receptor de la fuerza de la gravedad ejercida por los amiloplastos en estructuras intracelulares. Sin embargo, no se puede excluir la posibilidad que varias vías actúen en concierto para percibir la gravedad en raíces (Barlow, 1995; LaMotte y Pickard, 2004). Además, evidencia de más de un siglo apoya la existencia de un mecanismo secundario de percepción de la gravedad en raíces, particularmente en la zona distal de elongación, con una capacidad de percepción de aproximadamente 20% (LaMotte y Pickard, 2004). Es posible que este sistema provee la redundancia necesaria al sistema principal regulando la actividad de los transportadores de auxina a lo largo de la zona distal de elongación de la raíz.

La mayoría de los mecanismos de la percepción de gravedad postulan la activación de canales de iones mecano-sensibles como primer paso en la transducción de la señal gravitrópica. Sin embargo, la identidad molecular de estos canales continúa siendo un misterio. Recientemente, anotaciones en el genoma de *Arabidopsis* revela la existencia de diez proteínas que comparten dominios funcionales con los canales mecano-sensibles de bacterias. Algunos de estos genes se expresan altamente en la punta de la raíz y uno de ellos es regulado por la graviestimulación (Kimbrough et al., 2004).

Varios iones han sido postulados como participantes importantes en la transducción de señales durante el gravitropismo. Por ejemplo, experimentos que miden cambios en el pH citosólicos y apoplásticos documentan una alcalinización dramática del citoplasma de los estatocitos acompañada de una acidificación del apoplasto segundos después de la graviestimulación. Pero, se desconoce cómo los cambios de pH citosólicos transducen las señales de la gravedad en los estatocitos. Los protones difunden fácilmente en el citoplasma, por lo

que esta alcalinización podría tener un papel regulador global en la célula, en vez de regular cambios específicos en la célula o una polarización lateral. El  $\text{Ca}^{2+}$  también ha sido postulado como un segundo mensajero en la transducción de la señal de la gravedad. Desafortunadamente, la mayoría de los experimentos que tratan de detectar cambios transitorios de  $\text{Ca}^{2+}$  citosólico durante la graviestimulación han fallado (Legue et al., 1997).

Dos proteínas con dominio J, ARG1 y ARL2, también contribuyen a la transducción de la señal de la gravedad en los estatocitos (Boonsirichai et al., 2003). ARG1 es una proteína de membrana asociada con varios componentes del tráfico vesicular. Su expresión en estatocitos de raíces e hipocotilo es necesaria para que estos órganos den una respuesta gravitropica. La función de estas proteínas parece ser la modulación del tráfico o de la actividad de proteínas de membrana que median el transporte lateral de auxina en la cofia.

Análisis de los cambios inducidos por la gravedad en el transcriptoma de raíces de *Arabidopsis* ha revelado nuevos transductores de esta señal. Uno de los cinco primeros genes que responden a la gravedad codifica una isoforma de la S-adenosil-L-metionina: carboxil metil transferasa, una enzima que transfiere grupos metilos a partir de S-adenosil-L-metionina (AdoMet) a una molécula aceptora desconocida (Kimbrough et al., 2004). AdoMet provee sustratos para la biosíntesis de etileno, poliaminas, y dona grupos metilo a reacciones metabólicas en sustratos tan diversos como auxinas, citocininas, jasmonato, ácido salicílico, pectinas, ligninas, etc. Por lo que el ciclo de AdoMet y sus compuestos derivados podrían controlar la transducción de la señal de la gravedad en raíces.

Recientemente, se observó una acumulación diferencial de citocininas en raíces graviestimuladas, presentando una activación elevada en células laterales de la cofia inferiores (Aloni et al., 2004). Esta respuesta precede la activación asimétrica inducida por la gravedad de un reportero de nivel de auxinas, e inclusive la aplicación de citocininas exógena en un lado de raíces verticales promueve curvatura en la dirección de la aplicación de la hormona (Aloni et al., 2004). De ahí que, un gradiente lateral de citocininas parece generarse en la cofia después de la graviestimulación y se transmite a la raíz donde podría contribuir en la fase de la curvatura inicial.

En conclusión, todos los avances genéticos y de análisis genómicos del gravitropismo sugieren vías múltiples de modulación de la transducción de la señal de gravedad en la raíz e hipocotilo. Por lo que, experimentos futuros tendrán que enfocarse a la identificación de redes reguladoras que conecten vías paralelas y a entender los mecanismos que integran a estas redes con otras respuestas trópicas.

Sin embargo, durante el curso de desarrollo de una planta, varios órganos pueden alterar su ángulo de crecimiento con respecto al vector de la gravedad al percibir cambios en su micro-ambiente y por lo tanto responder trópicamente a, humedad (hidrotropismo), luz (fototropismo), distribución de nutrientes (quimiotropismo), obstáculos (tigmotropismo), etc. A continuación discutiremos los avances en los otros dos tropismos mejor caracterizados, fototropismo (respuesta a luz direccional) e hidrotropismo (respuesta a disponibilidad de agua).

## FOTOTROPISMO

Fototropismo es la curvatura direccional de órganos de la planta en respuesta a condiciones desiguales de luz y es generalmente considerado un mecanismo adaptativo importante durante el establecimiento de la plántula ya que optimiza la fotosíntesis. Mientras la plántula crezca en la oscuridad, el gravitropismo es la respuesta dominante que guía la orientación de su crecimiento. Después de que la plántula se expone a la luz, numerosos cambios foto-

morfogenéticos ocurren mientras la plántula sufre la transición de crecimiento heterótrofo a autótrofo. Una vez que el tallo y la raíz primaria están apropiadamente orientadas, los órganos secundarios, como las ramas laterales, comienzan a crecer, la luz y la gravedad continúan interactuando para controlar la dirección del crecimiento de las diferentes partes de la planta. Para que una planta logre la máxima intercepción de luz e intercambio gaseoso para la fotosíntesis, los órganos laterales crecen del tallo primario a varios ángulos. Los ángulos de crecimiento de los diferentes órganos es controlado tanto por el vector de la gravedad como por la modulación de la luz. Finalmente, en plantas maduras, los movimientos guiados por la disponibilidad de luz desigual están generalmente restringidos a cambios en la orientación de hojas.

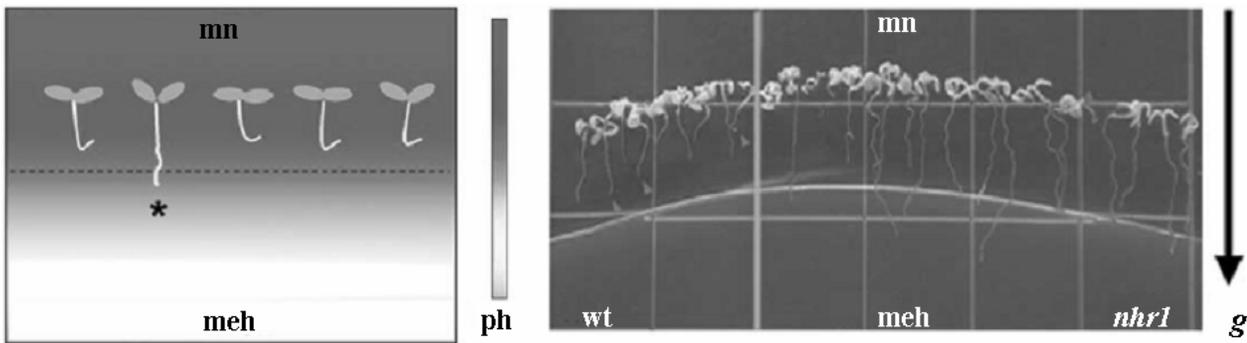
Numerosos estudios fotofisiológicos indican que la percepción de gradientes de luz en tallos es mediado por una clase de fotorreceptores a luz azul y a rojo/rojo lejano, conocidos como fototropinas y fitocromos respectivamente.

Varias mutaciones han sido identificadas que afectan al fototropismo en *Arabidopsis* (Esmon et al., 2005). Aunque los sistemas de percepción son distintos para el fototropismo y gravitropismo, el sistema de señalización río abajo comparte un gran número de características. En particular, en ambas respuestas se genera crecimiento diferencial por la redistribución lateral de auxinas (Went y Thimann, 1937). Esto último está apoyado por la identificación de mutaciones que inhiben ambas respuestas (Liscum y Briggs, 1996).

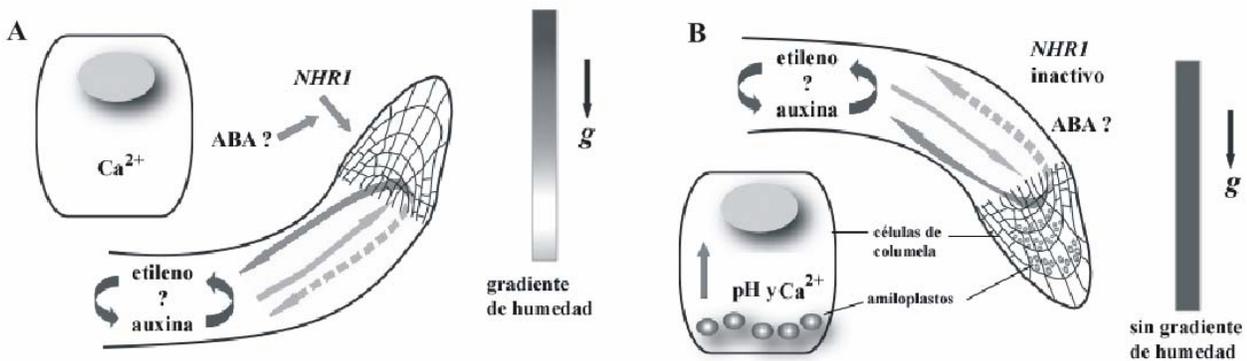
## HIDROTROPISMO

La sobrevivencia de las plantas terrestres depende la capacidad de las raíces para obtener agua y nutrientes del suelo. El crecimiento direccional de las raíces en relación a la disponibilidad de agua se conoce como hidrotropismo y comienza en la cofia con la percepción del gradiente de humedad. Aún cuando la carencia de agua es uno de los factores mas importantes que afectan a la agricultura, existen muy pocos estudios sobre este tropismo en comparación con gravitropismo o fototropismo. Por ejemplo, el aislamiento de mutantes sin respuesta hidrotropica fue reportado 19 años después de las primeras mutantes agravitrópicas (Eapen et al., 2005). Consecuentemente, no es sorprendente que aún no sepamos cómo y en qué células de la cofia se perciben los gradientes de humedad. El análisis del hidrotropismo siempre ha sido difícil de realizar porque la respuesta de la raíz a la gravedad interactúa fuertemente con la respuesta hidrotropica. De ahí que, varios métodos, tales como el uso de mutantes agravitrópicas, microgravedad en el espacio, y clinorotación hayan sido utilizados para diferenciar entre ambas respuestas trópicas. El uso de la mutante de chícharo *ageotropum* en estudios de hidrotropismo fue significativo ya que se observó que sus raíces agravitrópicas respondían al hidrotropismo, indicando la independencia de las vías de percepción y señalización para ambos (Jaffe et al., 1985).

Comparado con el gravitropismo, el hidrotropismo no ha sido popular en estudios genéticos por la dificultad de establecer un sistema de escrutinio a gran escala que provea una apropiada interacción estímulo-respuesta. De ahí que la implementación de un sistema de escrutinio para el aislamiento de mutantes con respuestas aberrantes a gradientes de potencial de agua es significativo (Eapen et al., 2003). Este sistema de tamizado está compuesto de una caja Petri cuadrada con un medio sólido nutritivo normal en la parte superior (donde se colocan las semillas de *Arabidopsis*), y un medio sólido de estrés hídrico en la parte inferior (Fig. 10). Las raíces silvestres de *Arabidopsis* crecen hacia abajo y después de 5-6 días muestran curvatura en respuesta del estímulo hidrotropico en el medio normal, evitando así el sustrato con bajo potencial de agua del medio estresante. Mutantes putativas fueron seleccionadas de acuerdo a su inhabilidad de desarrollar una curvatura hidrotropica positiva y de mantener crecimiento continuo en las condiciones severas de déficit de



**Fig. 10.** Selección de mutantes hidrotropicos de *Arabidopsis*. Sistema de tamizado formado por un medio normal (nm) en la parte superior y un medio sólido de estrés hídrico en la parte inferior (meh). Las raíces silvestres de *Arabidopsis* (wt) crecen hacia abajo y muestran curvatura en respuesta del estímulo hidrotropico en el medio normal, evitando el sustrato con bajo potencial hídrico del medio estresante. Mutantes putativas (*nhr1*) fueron seleccionadas de acuerdo a su inhabilidad de desarrollar una curvatura hidrotropica positiva y de mantener crecimiento continuo en las condiciones severas de déficit de agua del medio estresante (\*). La flecha negra indica la dirección del vector de la gravedad (*g*); la barra blanca-negra indica el gradiente de humedad; barra negra representa la ausencia de gradiente de humedad.



**Fig. 11.** La percepción de la gravedad ocurre en las células columela, que contienen amiloplastos, los cuales sedimentan siguiendo a la gravedad y son responsables de su percepción. Una vez que el estímulo se percibe, una señal asimétrica se origina en las células de la columela, que produce un movimiento lateral de auxinas. La percepción de gradientes de humedad puede ocurrir en cualquier célula de la cofia (probablemente en las células de la cofia lateral), y dispara la degradación de amiloplastos en las células columela. Se desconoce la cadena de eventos que continúan, pero podrían incluir a un transporte lateral de auxinas, que orientarían a la raíz en la dirección del gradiente de humedad. La flecha negra indica la dirección del vector de la gravedad (*g*); la barra blanca-negra indica el gradiente de humedad; barra negra representa la ausencia de gradiente de humedad; y, las flechas dentro de las raíces denotan la dirección del transporte de auxinas. El grosor de estas flechas correlaciona con los niveles de auxinas transportados. La flecha dentro de la célula indica un incremento en la concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  y el pH de la misma.

agua del medio estresante. Esto último es importante para distinguir mutantes no hidrotropicos de mutantes resistentes a sequía. Se encontraron dos mutantes a las que se les llamó *nhr 1* y *nhr2* (no hydrotropic response). Raíces de *nhr1* mostraron una respuesta gravitropica positiva más rápida que la observada en raíces silvestres. Por lo que la ausencia de la respuesta hidrotropica en raíces de *nhr1* parece aumentar su respuesta gravitropica positiva. Además, raíces de *nhr1* contienen amiloplastos muy grandes en los estatocitos, que probablemente también aceleran su percepción y respuesta a la gravedad. *nhr1* es un mutante que incrementa la sensibilidad al crecimiento en presencia de ácido abscísico (ABA), un hormona implicada en la respuesta a sequía.

Se sabe relativamente poco acerca de los mecanismos moleculares que utiliza la cofia para integrar gradientes de agua, gravedad, obstáculos y varios estímulos mas para generar sólo la respuesta apropiada. La habilidad de la cofia de percibir gradientes de humedad parece generar una señal dominante que debilita la percepción y respuesta a la gravedad. Se ha observado que la respuesta reducida a la gravedad en raíces hidroestimuladas de *Arabidopsis* y rábano se debe en parte a la degradación simultánea de amiloplastos en sus estatocitos (Takahashi et al., 2003). Raíces estimuladas por tacto retardan la tasa de sedimentación de los amiloplastos, reduciendo también la respuesta gravitrópica (Massa y Gilroy, 2003). Sin embargo, la respuesta hidrotropica ejerce un efecto más dramático que el tigmotropismo quizás por la importancia del agua para la sobrevivencia de las plantas (Fig. 11). Estos mecanismos indican que los estatocitos parecen haber adquirido durante su evolución diferentes tipos de receptores para percibir una gran variedad de estímulos que además sean capaces de integrar cuantitativamente las diferentes señales e iniciar la respuesta trópica adecuada (Eapen et al., 2005). Los estatocitos consecuentemente podrían utilizar elementos comunes de señalización localizados río abajo (redistribución de auxina, cambios en el pH,  $Ca^{2+}$ , etc.) en todos los sistemas perceptores y así sincronizar la respuesta. Sin embargo, aún se desconoce el lugar y mecanismo de percepción de agua por lo que estudios futuros tendrán que responder a esta pregunta.

### CIRCUMNUTACIÓN

La circumnutación es un patrón universal, circular e innato de crecimiento de todos los órganos de la planta que no está disparado por un estímulo. Darwin (1880) estudió este movimiento a detalle y demostró que todos los órganos en crecimiento están continuamente circumnutando.

Este movimiento es de gran utilidad para la raíz y el hipocotilo o epicotilo cuando emergen de la semilla para abrirse paso en el suelo. Darwin (1880) postuló que un incremento en turgencia de las células junto con la extensibilidad de sus paredes celulares provocan a este movimiento, cuyo mecanismo aún después de más de un siglo sigue sin entenderse.

### MADERA DE REACCIÓN

La transición de madera juvenil (formada durante los primeros 10 o 20 años de vida de un árbol) a madera adulta es una transformación típica que ocurre durante el ciclo de vida de un árbol a lo largo del cuál ocurren otras modificaciones. Los árboles controlan la forma de sus tallos a través de la generación de estreses de crecimiento durante el proceso de formación de madera. En situaciones en que se requiere un control en la orientación, la mayoría de las plantas leñosas tienen la capacidad secundaria de reorientar sus ejes, por ejemplo modificando sus células y formando tejidos de reacción, generalmente xilema secundario excéntrico. Experimentos con *Gnetum gnemon*, una gimnosperma con arquitectura diferenciada en ejes ortotrópico y plagiortrópico, demuestran la presencia de tejidos de reacción extra-xilema que difieren entre coníferas y plantas con flores (Tomlinson, 2003)

La madera de reacción es madera con características anatómicas y físicas distintivas, formada principalmente en los tallos inclinados y en ramas que tienden a recuperar su posición cuando ésta ha sido modificada o para prevenir que los tallos y ramas se doblen y fracturen debido a su mismo peso, recuperando su estabilidad estructural. La aparición de madera de reacción, es entonces, una forma de respuesta a la orientación no-vertical del tallo causada por vientos constantes, nevadas, pendientes, gravedad, etc.

En los tallos y las ramas que parecen estar en equilibrio en un plano vertical no se forma madera de reacción, pero si pierden esta posición, la madera de reacción actúa mecánicamente, por contracción, para doblar hacia arriba el tallo inclinado. Los árboles que crecen y se desarrollan en los bosques generalmente forman madera normal. Su necesidad por desarrollar madera de reacción es mínima debido a que generalmente están rodeados de otros árboles que les ayudan a sostenerse. Sin embargo, cuando uno de los árboles cercanos es removido, los que quedan tienden a doblarse pues no tienen la suficiente fuerza para soportar su propio peso ya que cuentan con poca madera de reacción.

El primer estímulo para la formación de madera de reacción parece ser la gravedad misma: cuando la madera de reacción es inducida por graviestimulación, desarrolla células del xilema en todos los estados de diferenciación para responder a este estímulo y si la inducción no se mantienen a lo largo de todo el proceso de diferenciación, las células regresan a su patrón normal de diferenciación. Entonces, la distribución de sustancias involucradas en la transducción de señales de inducción deben actuar en todas las células del xilema de las filas radiales y la inducción debe ser mantenida en éstas células mientras la madera de reacción es formada. Un estímulo puede propiciar una distribución asimétrica de reguladores de crecimiento alrededor de la circunferencia del brote que se transportan a través de los rayos. Se ha sugerido que la distribución de giberelinas y citocininas estimula el crecimiento excéntrico y que la distribución de auxina provoca la formación de madera de reacción proponiendo que cuando se dobla una rama, se produce una acumulación de esta última hormona que al llegar al cambium vascular, inicia la formación de madera de reacción. Diversos experimentos de aplicaciones de IAA o inhibidores del transporte de IAA habían sugerido que la madera de reacción es formada por redistribución de IAA alrededor del tallo, así, la madera de tensión se formaría en la región deficiente de IAA, mientras que la madera de reacción aparecería por el incremento de auxinas. Sin embargo, Hellgren et al., 2004, analizan la distribución endógena de IAA en la región del cambium tanto en álamos como en pinos y demuestran que la formación de madera de reacción y el crecimiento diferencial de la madera de tensión es estimulado sin aumento de IAA, fenómeno contrario a lo que ocurre en la respuesta gravitrópica de las raíces, en que la distribución de IAA parece ser necesaria (Hellgren et al., 2004).

La distribución e interacción con otras fitohormonas también parecen estar provocando este tipo de respuesta, por ejemplo, el etileno (Plomion et al., 2001). Entonces la aparición de madera de reacción en el tallo del árbol es esencialmente dependiente de varios factores de crecimiento, principalmente los que produce la planta en respuesta a estímulos externos. Sin embargo la naturaleza de la reacción difiere de acuerdo al fenotipo, que resulta en una gran variedad de tipos de madera de reacción. Por lo tanto, la identificación de factores genéticos involucrados en la biogénesis es necesaria para entender la formación y regulación de la madera de reacción. Pero, la mayoría de estudios para identificar madera de reacción se basan en características anatómicas y a partir de ello se ha propuesto la existencia de dos tipos de madera de reacción: la madera de compresión (MC) y la madera de tensión (MT).

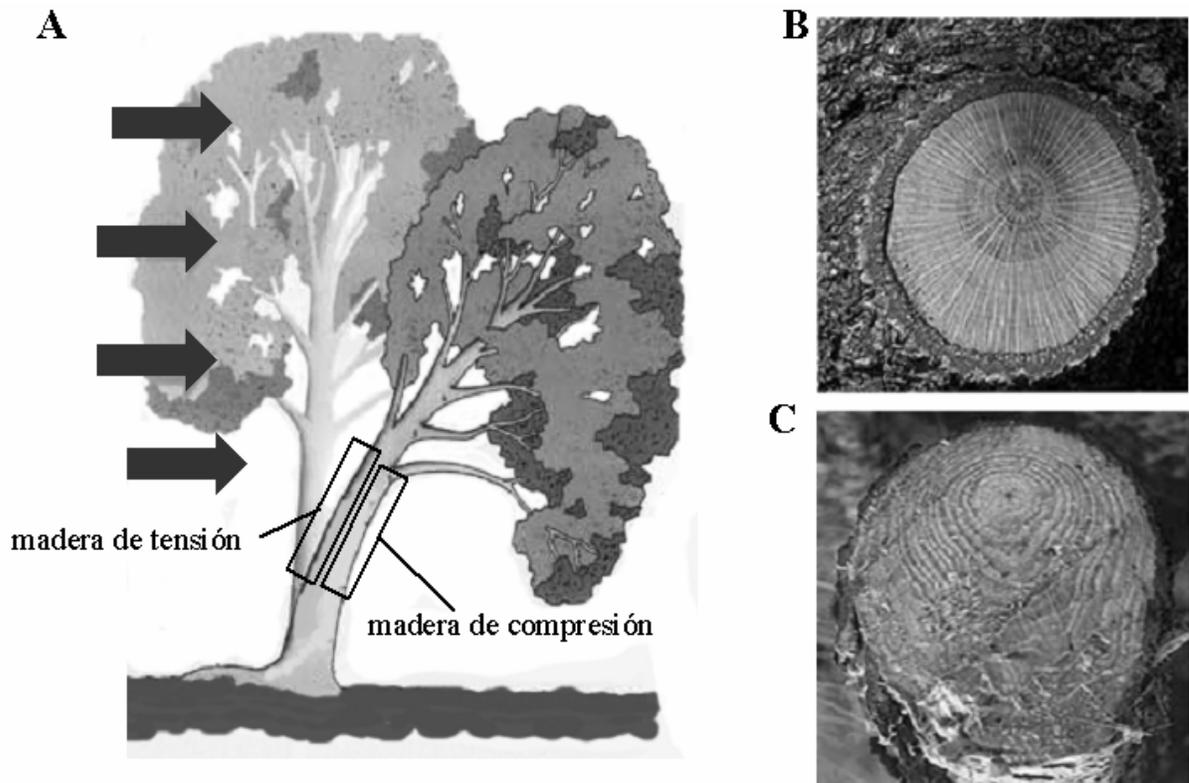
En angiospermas, como álamos y abedules, la madera de reacción se produce en la parte superior del tronco inclinado y se conoce como MT. La MT, generalmente se identifica por sus fibras con  $S_g$  especial o una capa gelatinosa en pared celular. Estas fibras gelatinosas tienen bajo contenido de lignina y presentan diminutos y escasos vasos, pero un gran contenido de celulosa, mayor que el de la madera normal, que le permite resistir ser doblada hacia abajo. Estas fibras gelatinosas son las encargadas de contraer y tensar el tallo hacia arriba ("lo jalan"). Pero son estas mismas fibras las que dan resistencia a cortes y hacen que la madera de tensión sea frágil y quebradiza. Para distinguir la MT es necesario hacer cortes microscópicos, principalmente en aquellas especies en que no forman fibras gelatinosas, por ejemplo, *Tilia*. La MT es más difícil de apreciar porque los cambios ocurren en las paredes celulares. En éstas últimas, la capa gelatinosa sólo puede ser vista con una tin-

ción adecuada y bajo el microscopio.

En gimnospermas, como en el pino, la madera de reacción se llama MC y se produce en el lado inferior del tallo o un tronco inclinado. El estiramiento diferencial de la madera de compresión respecto a la madera normal, permite que el tallo se levante ("lo empuja" hacia arriba). Este tipo de madera de reacción contiene espacios intercelulares, menor cantidad de celulosa que la madera normal y está altamente lignificada con subunidades  $p$ -hidroxifenil, lo que causa un estiramiento menor en la parte superior del tallo, provocando un crecimiento diferencial. Comparando con la madera normal, en la madera de reacción generalmente las traqueidas y las fibras son las células con más diferencias. En un corte transversal de MC, se observan traqueidas redondas, una capa  $S_2$  relativamente delgada en la pared celular y los altos contenidos de lignina se observan en la pared celular secundaria. La MC es muy común en las coníferas y a simple vista, se observa en disecciones transversales como bandas más oscuras en la madera asociadas con resina (Fig. 12).

A pesar de que la MC raramente se encuentra en tallos verticales de gimnospermas, la MT si puede ser encontrada en tallos verticales de algunas angiospermas. En *Abies*, infestaciones con áfidos puede inducir MC en tallos verticales y la MC puede formarse alrededor de ramas de especies de alto crecimiento como pinos.

La madera de reacción no es común en la madera de las raíces. Cuando está presente en raíces, la MT está distribuida alrededor de la circunferencia de éstas. Hay algunos ejemplos de formación de MT en las raíces: raíces aéreas verticales de *Ficus* forman MT alrededor de la circunferencia durante un corto período de tiempo justo después de que las raíces alcanzan el suelo y comienzan a formar ramas profundas. La MC puede encontrarse en algunas



**Fig. 12.** La formación de madera de reacción A) en respuesta a estímulos ambientales, como el viento. B) Los robles forman un tipo de madera de reacción llamada *madera de tensión* en el lado superior de la rama. C) Las coníferas como el pino, forman un tipo de madera de reacción llamada *madera de compresión* en las superficies inferiores de ramas horizontales.

raíces de gimnospermas, en algunas especies sólo aparece en raíces que han estado expuestas a la luz y se forma en la superficie inferior.

La madera de reacción es importante porque ayuda a establecer la arquitectura de los árboles, reorienta los tallos y maximiza la intercepción de luz, pero no es muy útil para usarse en trabajos de carpintería puesto que cuando se seca tiende a encogerse repentinamente, reaccionando de manera irregular ante los cambios de humedad de las estaciones del año. Cuando se trabaja con madera, es necesario considerar que la madera de reacción posee diferente resistencia que la madera normal. La madera de reacción tiene un gran encogimiento longitudinal, lo que ocasiona que los tablones se pandeen o se comben bajo cualquier cambio de humedad.

La madera de reacción es más densa que la madera normal, con una gravedad específica de 30 a 40% mayor en la de compresión y de 5 a 10% en la de tensión. En la madera de reacción las contracciones (o encogimientos) longitudinales se aumentan, diez veces en la MC y cinco veces en la MT. La madera de compresión es de color más oscuro que la madera que la rodea y suele presentarse en veteados longitudinales. La madera de tensión tienden a ser más pálida o más oscura que la madera normal y se reconoce por tener demasiadas contracciones longitudinales y por lo tanto más crespas y ásperas al trabajarla.

## RESUMEN DEL CAPITULO

Las plantas tienen comportamientos exploratorios para sobrevivir al optimizar la búsqueda de agua y recursos alimenticios garantizando su reproducción, crecimiento y desarrollo principalmente en respuesta a señales ambientales extendiendo así sus límites hacia medios favorables.

Los movimientos de las plantas varían tanto en tiempo como en duración y las respuestas se diferencian también por la influencia del vector del estímulo en la dirección del movimiento.

Los *movimientos násticos* ocurren en dirección independiente del estímulo. Algunos ejemplos de movimientos son las respuestas rápidas al tacto, conocidas como respuestas tigmotrópicas o tigmonásticas, que inician con señales eléctricas que al ser traducidas a señales químicas que provocan movimientos de iones que a su vez pueden provocar cambios de turgor que resultan en un movimiento. Estas respuestas se observan, por ejemplo en plantas carnívoras o enrollamiento de zarcillos, en los que se observa crecimiento diferencial. Otros ejemplos son la *nictinastía* que se define como una respuesta a ritmos de luz y oscuridad y la *hidronastía* que se observa principalmente en hojas como respuesta a un estrés hídrico.

Por el contrario, las *respuestas trópicas* son mediadas por la dirección o el lugar del estímulo. Dentro de algunos tropismos podemos mencionar:

*Tigmotropismo*: es un movimiento en respuesta al tacto o tigmoestímulo, común por ejemplo en enredaderas.

*Gravitropismo*: crecimiento en respuesta a la gravedad, resultado de una acumulación diferencial de auxinas en un lado de raíces o tallos.

*Fototropismo*: crecimiento resultante de un estímulo unidireccional de luz. Puede ser debido a la acumulación diferencial de auxinas o producción de inhibidores en el lado iluminado que provoca elongación celular y curvatura.

*Hidrotropismo*: crecimiento direccional en relación a la disponibilidad de agua.

La *tigmomorfogénesis* resulta en un notorio crecimiento radial en plantas, debido a perturbaciones mecánicas del medio como vientos, granizos, nevadas, etc. Estas respuestas involucran señales eléctricas y cambios en niveles de hormonas e interacción entre ellas, principalmente auxinas y etileno. Un ejemplo de esta respuesta se observa en los árboles situados en la periferia de los bosques que presentan un crecimiento adaptativo, generalmente son menos altos y con troncos mas anchos, lo que les permite ser mas estables.

Cuando los árboles son desviados de su eje vertical de crecimiento, otra manera de contrarrestar esta perturbación, es mediante la formación de *madera de reacción*. En coníferas este tipo de madera se llama de compresión y en angiospermas se conoce como madera de tensión. La aparición de madera de reacción es una forma de respuesta a la orientación no-vertical del tallo causada por vientos constantes, nevadas, pendientes, gravedad, etc.

### Preguntas y Problemas

1. ¿Cuál es la diferencia entre un movimiento nástico y un movimiento trópico?
2. ¿Cómo se orienta una semilla cuando es plantada en el suelo? ¿Qué estímulo percibe durante su crecimiento?
3. Discuta la importancia biológica para las plantas de: fototropismo, tigmotropismo, gravitropismo, hidrotropismo y los movimientos násticos.
4. ¿Qué le pasa a la IAA en un tallo orientado horizontalmente que es iluminado por el lado inferior?
5. ¿Qué experimento propondrías para separar una respuesta hidrotrópica de una gravitropía durante el crecimiento de la raíz de una planta?
6. Las señales eléctricas son importantes en las plantas para su crecimiento y desarrollo, incluyendo diferenciación celular, desarrollo embrionario, crecimiento del tubo polínico, resistencia a patógenos, etc. ¿Podemos encontrar estas mismas señales en animales? ¿Existen diferencias entre ellas?
7. Compara el movimiento de los pulvinus con la apertura y cierre de estomas. ¿Qué diferencias encuentras?
8. ¿Podemos hablar de circunmutación en animales? ¿Porqué?
9. A través de la observación de la forma y distribución de la vegetación en una zona ¿es posible establecer las condiciones ambientales y cambios climáticos que ocurren frecuentemente?
10. ¿Pueden considerarse los anillos de crecimiento presentes en un árbol, como una forma de madera de reacción?

### Lecturas Generales

- MOORE R, CLARCK WD & VODOPICH DE. 1998. Botany. 2<sup>nd</sup> ed. WCB/McGraw-Hill. USA. 919 pp.
- SALISBURY FB & CW ROSS. 1992. Plant Physiology. 4<sup>th</sup>. ed. Belmont, CA. Wadsworth. USA. 682 pp.
- TAIZ, L & ZEIGER E. 2006. Plant Physiology. 4<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, U.S.A.

### Literatura Citada

- ALLEN PH. 1977. The rain forests of Golfo Dulce. Standford University Press, Standford, California.
- ALONI R, M LANGHANS, E ALONI & C ULRICH. 2004. Role of cytokinin in the regulation of root gravitropism. Planta 220: 177-182.

- BARLOW P. 1995. Gravity perception in plants – a multiplicity of systems derived by evolution. *Plant, Cell and Environment* 18: 951-962.
- BATIZA AF, T SCHULTZ, & PH MASSON. 1996. Yeast respond to hypotonic shock with a calcium pulse. *Journal of Biological Chemistry* 271: 23357-23362.
- BIDDINGTON NL. 1986. The effects of mechanically-induced stress in plants—a review. *Plant Growth Regulation* 4: 103-123.
- BIRO R & MJ JAFFE. 1984. Thigmomorphogenesis: ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. *Physiologia Plantarum* 62: 289-296.
- BLANCAFLOR EB & PH MASSON. 2003. Plant gravitropism. Unraveling the ups and downs of a complex process. *Plant Physiology* 133: 1677-1690.
- BLECHERT S, C BOCKELMANN, MV FUBLEIN, T SCHRADER, BA STELMACH, U NIESEL, & EW WEILER. 1999. Structure-activity analyses reveal the existence of two separate groups of active octadecanoids in elicitation of tendril-coiling response of *Bryonica dioica* Jacq. *Planta* 207: 470-479.
- BOONSIRICHAH K, C GUAN, R CHEN & PH MASSON. 2002. Root gravitropism: an experimental tool to investigate basic cellular and molecular processes underlying mechanosensing and signal transmission in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53: 421-447.
- BOONSIRICHAH K, J SEDBROOK, R CHEN, S GILROY & PH MASSON. 2003. ARG1 is a peripheral membrane protein that modulates gravity-induced cytoplasmic alkalinisation and lateral auxin transport in plant statocytes. *Plant Cell* 15: 2612-2625.
- BRAAM J. 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist* 165: 373-389.
- BRAUN M. 2002. Gravity perception requires statoliths settled on specific plasma membrane areas in characean rhizoids and protonemata. *Protoplasma* 219: 150-159.
- CALAGHAN SC & E WHITE. 1999. The role of calcium in the response of cardiac muscle stretch. *Progress in Biophysics Molecular Biology* 71: 59-90.
- CASPAR T & BG PICKARD. 1989. Gravitropism in a starchless mutant of *Arabidopsis*: implication for the starch-statolith theory of gravity sensing. *Planta* 177: 185-197.
- CHOLODNY N. 1927. Wuchshormone and tropismen bei den pflanzen. *Biol Zentralbl* 47: 604-626.
- COUTAND C, JL JULIEN, B MOULIA, JC MAUGET & D GUITARD. 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. *Journal of Experimental Botany* 51: 1813-1824.
- DARWIN C. 1880. The power of movement in plants. William Clowes and Sons, Ltd. London, UK.
- DARWIN C. 1906. The movements and habits of climbing plants. John Murray. London, UK.
- DARWIN C. 1893. Insectivorous plants. John Murray. London, UK.
- DING JP & BG PICKARD. 1993. Mechanosensory calcium-selective cation channels in epidermal cells. *The Plant Journal* 3: 83-110.
- EAPEN D, ML BARROSO, G PONCE, ME CAMPOS, & GI CASSAB. 2005. Hydrotropism: root growth responses to water. *Trends in Plant Science* 10: 44-50.
- EAPEN D, ML BARROSO, ME CAMPOS, G PONCE, G CORKIDI, JG DUBROVSKY & GI CASSAB. 2003. A no hydrotropic response root mutant that responds positively to gravitropism in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 131: 536-546.
- EDWARDS J, D WHITAKER, S KLIONSKY & MJ LASKOWSKI. 2005. A record-breaking pollen catapult. *Nature* 435: 164.
- ESMON CA, UV PEDMALE & E LISCUM. 2005. Plant Tropisms: Providing the power of movement to a sessile organism. *International Journal of Developmental Biology* 49: 665-674.
- FORTERRE Y, JM SKOTHEIM, J DUMAIS, L MAHADEVAN. 2005. How the Venus flytrap snaps. *Nature* 433: 421-425.
- FRIML J. 2003. Auxin transport—shaping the plant. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 7-12.
- GOLDSPINK G. 1999. Change in muscle mass and phenotype and the expression of autocrine and systemic growth factors by muscle in response to stretch and overload. *Journal of Anatomy* 194: 323-334.
- GUS-MAYER S, B NATION, K HAHNBROCK, E SXHMELZER. 1998. Local mechanical stimulation induces components of the pathogen defense response in parsley. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 8398-8403.
- HELLGREN JM, K OLOFSSON & B SUNDBERG. 2004. Patterns of auxin distribution during gravitational induction of reaction wood in poplar and pine. *Plant Physiol* 135: 212-220.
- HEPWORTH DG & JFV VINCENT. 1999. The growth response of the stems of genetically modified tobacco plants (*Nicotiana tabacum* 'Samsun') to flexural stimulation. *Annals of Botany* 83: 39-43.
- HIS I, A DRIOUICH, F NICOL, A JAUNEAU & H HOFTE. 2001. Altered pectin composition in primary cell walls of korrigan, a dwarf mutant of *Arabidopsis* deficient in a membrane-bound endo-1,4-beta glucanase. *Planta* 212: 348-358.

- HU WJ, SA HANDING, J LUNG, JL POPKO, J RALPH, DD TOKKE, CJ TSAI & VL CHIANG. 1999). Repression of lignin biosynthesis promotes cellulose accumulation and growth in transgenic trees. *Nature Biotechnology* 17: 808-812.
- INGBER DE. 1998. Cellular basis of mechanotransduction. *Biological Bulletin* 194: 323-327.
- JAFFE MJ & AW GALSTON. 1968. The physiology of tendrils. *Annual Review of Plant Physiology* 19: 417-434.
- JAFFE MJ. 1973. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* 114: 143-157.
- JAFFE MJ. 1976. Thigmomorphogenesis: Electrical resistance and mechanical correlates of the early events of growth retardation due to mechanical stimulation in beans. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 78: 24-32.
- JAFFE MJ, AC LEOPOLD & RC STAPLES. 2002. Thigmoresponses in plants and fungi. *American Journal of Botany* 89: 375-382.
- JAFFE MJ, H TAKAHASHI & RL BIRO. 1985. A pea mutant for the study of hydrotropism in roots. *Science* 230: 445-447.
- JOHNSTON D. 1991. La madera. Clases y características. CEAC, España. 160 pp.
- KASAHARA M, T KAGAWA, K OIKAWA, N SUETSUGU, M MIYAO & M WADA. 2002. Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature* 420: 829-832.
- KIKUYAMA M & M TAZAWA. 2001. Mechanosensitive  $Ca^{2+}$  release from intracellular stores in *Nitella flexilis*. *Plant Cell Physiology* 42: 358-365.
- KIMBROUGH J, R SALINAS-MONDRAGON, W BOSS, C BROWN & H WINTER SEDEROFF. 2004. The fast and transient transcriptional network of gravity and mechanical stimulation in the *Arabidopsis* root apex. *Plant Physiology* 136: 2790-2805.
- KNIGHT H. 2000. Calcium signaling during abiotic stress in plants. *Internal Review of Cytology* 195: 269-324.
- KNIGHT MR, AK CAMPBELL, SM SMITH & AJ TREWAVAS. 1991. Transgenic plant aequorin reports the effects of touch and cold-shock and elicitors on cytoplasmic calcium. *Nature* 352: 524-526.
- KO J-H, K-H HAN, S PARK & J YANG. 2004. Plant body weight-induced secondary growth in *Arabidopsis* and its transcription phenotype revealed by whole-transcriptome profiling. *Plant Physiology* 135: 1069-1083.
- LaMOTTE C & BG PICKARD. 2004. Control of gravitropic orientation. II. Dual receptor model for gravitropism. *Functional Plant Biology* 31: 109-120.
- LEGUE V, E BLANCAFLOR, C WYMER, G PERBAL, D FANTIN, S GILROY. 1997. Cytoplasmic free  $Ca^{2+}$  in *Arabidopsis* roots changes in response to touch but not gravity. *Plant Physiology* 114: 789-800.
- LISCUM E & WR BRIGGS. 1996. Mutations in *Arabidopsis* in potential transduction and response components of the phototropic signaling pathway. *Plant Physiology* 112: 291-296.
- LLOYD FE. 1942. The carnivorous plants. *Chronica Botanica Co.* Waltham, MA, USA.
- MASSA GD & S GILROY. 2003. Touch modulates gravity sensing to regulate the growth of primary roots of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 33: 435-445.
- MATHUR J. 2005. Conservation of boundary extension mechanisms between plants and animals. *Journal Cell Biology* 168: 679-682.
- MINORSKY PV. 2004. Is auxin involved in reaction wood formation?. *Plant Physiol* 135: 2
- MOBASHERI A, SD CARTER, P MARTÍN-VASALLO & M SHAKIBAEI. 2002. Integrins and stretch activated ion channels: putative components of functional cell surface mechanoreceptors in articular chondrocytes. *Cell Biological International* 26: 1-18.
- MORI IC & JI SCHROEDER. 2004. Reactive oxygen species activation of plant  $Ca^{2+}$  channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiology* 135: 702-708.
- NAKAJIMA K, I FUTURANI, H TACHIMOTO, H MATSUBARA, & T HASHIMOTO. 2004. *SPIRAL1* encodes a plant-specific microtubule-localized protein required for directional control of rapidly expanding *Arabidopsis* cells. *Plant Cell* 16: 1178-1190.
- OKADA K & Y SHIMURA. 1990. Reversible root-tip rotation in *Arabidopsis* seedlings induced by obstacle-touching stimulus. *Science* 250: 274-276.
- PASTENES C, P PIMENTEL & J LILLO. 2005. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *Journal of Experimental Botany* 56: 425-433.
- PERBAL G, B JEUNE, A LEFRANC, E CARNERO-DÍAZ & D DRISS-ECOLE. 2002. The dose-response curve of the gravitropic reaction: a re-analysis. *Physiologia Plantarum* 114: 336-342.
- PERRIN RM, L-S YOUNG, N MURTHY, BR HARRISON, Y WANG, JL WILL & PH MASSON. 2005. Gravity signal transduction in primary roots. *Annals of Botany*. In press, doi: 10.1093/aob/mci227
- PLOMION C, G LEPROVOST & A STOKES. 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiology* 127: 1513.

- PUTZ FE & NM HOLBROOK. 1989. Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the Llanos of Venezuela. *American Journal of Botany* 76: 781-788.
- ROMERO GA & CE NELSON. 1986. Sexual dimorphism in *Catsetum* orchids: Forcible pollen emplacement and male flower competition. *Science* 232: 1538-1540.
- SATO Y, A KADOTA & M WADA. 1999. Mechanically induced avoidance response of chloroplasts in fern protonemal cells. *Plant Physiology* 121: 37-44.
- SEEDBROOK JC, DW EHRHARDT, SE FISCHER, W-R SCHEIBLE & C SOMERVILLE. 2004. The Arabidopsis *SKU6/SPIRAL1* gene encodes a plus end-localized microtubule-interacting protein involved in directional cell expansion. *Plant Cell* 16: 1506-1520.
- SIEFRITZ F, B OTTO, GP BIENERT, A VAN DER KROL & R KALDENHOFF. 2004. The plasma membrane aquaporin NtAQP1 is a key component of the leaf unfolding mechanism in tobacco. *The Plant Journal* 37: 147-156.
- SIMONS P. 1992. *The action plant*. Blackwell Publishers. Oxford, UK.
- SKOTHEIM JM & L MAHADEVAN. 2005. Physical limits and design principles for plant and fungal movements. *Science* 308: 1308-1310.
- STRONG DRJ & TSJ RAY. 1975. Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science* 190: 804-806.
- TAKAHASHI FW & MJ JAFFE. 1984. Thigmomorphogenesis: the relationship of mechanical perturbation to elicitor-like activity and ethylene production. *Physiologia Plantarum* 61: 405-411.
- TAKAHASHI N, Y YAMAZAKI, A KOBAYASHI, A HIGASHITANI & H TAKAHASHI. 2003. Hydrotropism interacts with gravitropism by degrading amyloplasts in seedling roots of Arabidopsis and radish. *Plant Physiology* 132: 805-810.
- TELEWSKI FW & MJ JAFFE. 1986. Thigmomorphogenesis: field and laboratory studies of *Abies fraseri* in response to wind or mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum* 66: 211-218.
- TOMLINSON, PB. 2003. Development of gelatinous (reaction) fibers in stems of *Gnetum gnemon* (Gnetales). *American Journal of Botany* 90: 965-972.
- UEDA M, N TAKADA & S YAMAMURA. 2001. Molecular approach to the nyctinastic movement of the plant controlled by a biological clock. *International Journal of Molecular Sciences* 2: 156-164.
- VIDALI L & PK HEPLER. 2001. Actin and pollen tube growth. *Protoplasma* 215: 64-76.
- WENT FW & KV THIMANN. 1937. *Phytohormones*. Macmillan. New York, USA.
- WILSON BF & R ARCHER. 1977. Reaction wood: induction and mechanical action. *Ann Rev Plant Physiol* 28:23-43.
- YAHRAUS T, S CHANDRA, L LEGENDRE & PS LOW. 1995. Evidence for a mechanically induced oxidative burst. *Plant Physiology* 109: 1259-1266.