
SOBRE LA ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS HALOFITAS Y DESERTICAS

ALBERT , R, F. HOTTERER, G. HERTENBERGER.

Instituto de Fisiología Vegetal de la Universidad de Viena
Althanstrasse 14, A-1091 Viena, AUSTRIA.

J. POLANIA

Apartado 52908, Bogotá, COLOMBIA.

RESUMEN

Se señalan aspectos de la tolerancia de las plantas superiores a los ambientes salinos y a las zonas áridas. La tolerancia a la sal y a la aridez se basa principalmente en la absorción selectiva de iones, la osmorregulación, la compartimentación celular y la síntesis de osmolitos.

SUMMARY

Some aspects of the tolerance of higher plants to salt environments and dry zones are pointed out. Salt and drought tolerance are mostly based on selective ion absorption, osmoregulation, cell compartmentation and synthesis of osmotic compounds.

Palabras claves: halófitas, Xerófitas, salinidad, aridez, osmolitos, osmorregulación.

INTRODUCCION

A lo largo de la evolución se desarrollaron en numerosos grupos sistemáticos dentro de las plantas superiores, independientemente unas de otras, taxa tolerantes a la sal. En forma análoga evolucionaron especies vegetales capaces de sobrevivir en lugares de aridez extrema. Los suelos salinos se cuentan entre los paisajes más inhóspitos para las plantas, especialmente cuando la humedad es baja. La combinación de ambos factores de tensión (sal - aridez) es justamente la regla en las regiones áridas y semiáridas de la Tierra, excepción hecha de las costas marinas.

A continuación se señalarán algunos hechos sobre el problema expuesto, profundizados en tiempos recientes por la investigación ecofisiológica, y que son de importancia capital para la comprensión de las estrategias de supervivencia de las plantas halófitas y de zonas secas.

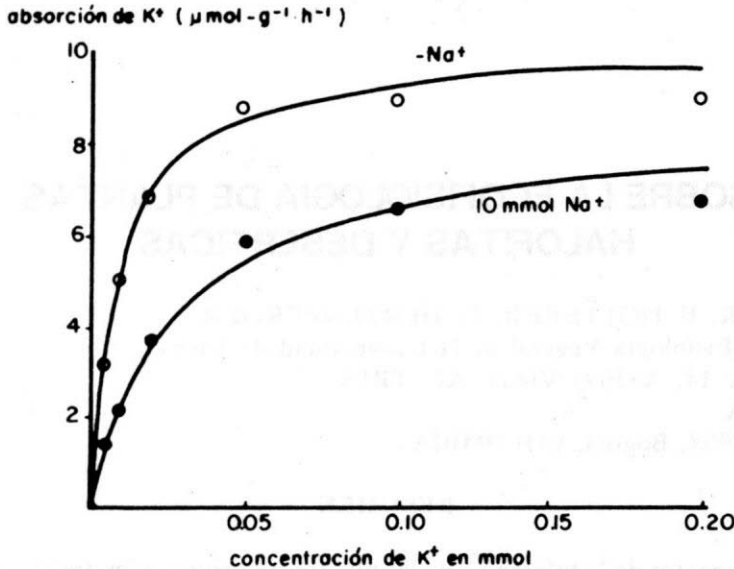


Fig. 1. Absorción de potasio en raíces de *Agropyrum elongatum* en relación con la concentración de KCl; efecto de 10 mmol^{-1} de sodio según (EPSTEIN 1969).

A. Plantas de ambientes salinos (halofitas)

La tolerancia salina de las plantas superiores se basa, en general, en tres propiedades fisiológicas:

1. Absorción selectiva de iones

A pesar del gran excedente de iones salinos tóxicos, sodio y cloro en el medio, las raíces de las plantas deben estar en disposición de absorber los iones nutritivos esenciales (como por ejemplo, potasio, magnesio, nitrato, fosfato). Esto ocurre por efecto de sistemas de absorción iónica altamente afines y selectivos, que se localizan en el plasmalema de la corteza radicular. El ejemplo de la fig. 1 muestra que aún un exceso de 100 veces (y más) de sodio reduce sólo en un 30% la capacidad de absorción del potasio por las raíces de *Agropyrum elongatum*, un pasto halófilo. Tenemos razones para suponer que las raíces de todas las halófitas reaccionan de manera similar (cf. EPSTEIN 1969).

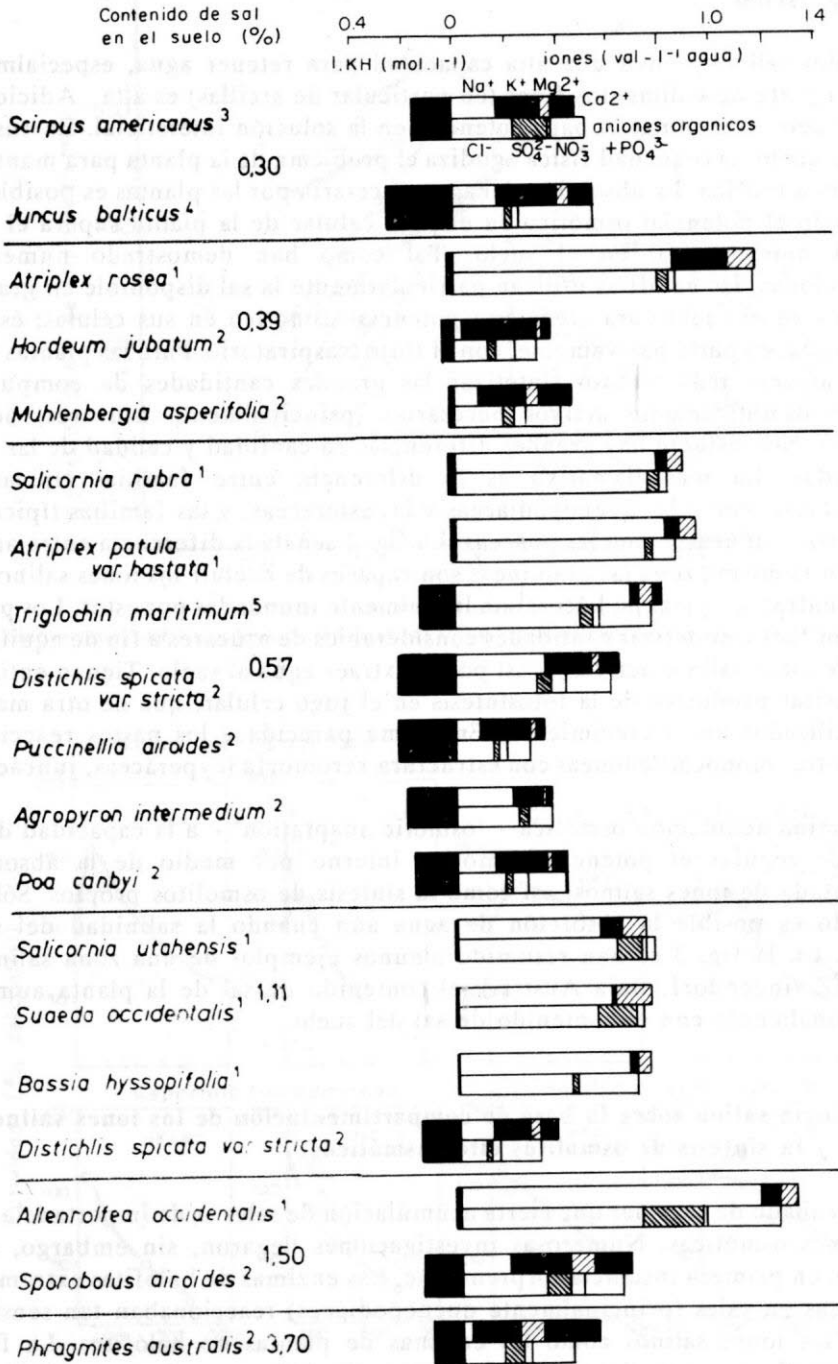


Fig.2. Concentraciones iónicas y carbohidratos solubles en jugos celulares de hidrohalófitas en la región del Gran Lago Salado en Utah (E.U.A.). Se resalta el oxalato por el remarcado de los bordes. Pruebas de 6 sitios de muestreo; contenido de sal del suelo: Na+Cl+SO₄; 1= quenopodiácea, 2= poácea, 3= ciperácea, 4= juncácea, 5= juncaginácea.

Osmorregulación

Los suelos salinos tienen una alta capacidad para retener agua, especialmente cuando la parte de sedimentos finos (en particular de arcillas) es alta. Adicionalmente se debe mencionar el bajo potencial en la solución intersticial. En caso de aridez del suelo, la sequedad física agudiza el problema de la planta para mantener su economía hídrica. La absorción del agua necesaria por las plantas es posible tan sólo cuando el potencial osmótico en el jugo celular de la planta supera el bajo potencial hídrico total en el suelo. Tal como han demostrado numerosas investigaciones, las halófitas utilizan particularmente la sal disponible en grandes cantidades en el suelo para crear este potencial osmótico en sus células; ésta es suministrada, en parte pasivamente, con el flujo traspiratorio. Para las plantas sería energéticamente más costoso sintetizar las grandes cantidades de compuestos orgánicos osmóticamente activos necesarias (principalmente azúcares, ácidos orgánicos). No obstante hay grandes diferencias en cantidad y calidad de las sales almacenadas: La más llamativa es la diferencia entre familias típicas de dicotiledóneas, como las quenopodiáceas y las asteráceas, y las familias típicas de las monocotiledóneas, como las poáceas. La fig. 2 señala la diferencia entre ambos grupos: en la misma zona las gramíneas son capaces de excluir los iones salinos del suelo, mientras las quenopodiáceas son literalmente inundadas por estos. Los pastos deben, por tanto, sintetizar cantidades considerables de azúcares a fin de equilibrar la falta de iones salinos activos, y así poder extraer agua al suelo. Tienen entonces que depositar productos de la fotosíntesis en el jugo celular, que de otra manera serían utilizados en el crecimiento. En forma parecida a los pastos reaccionan también otras monocotiledóneas con estructura xeromorfa (cyperáceas, juncáceas).

Se denomina adaptación osmótica - "osmotic adaptation" - a la capacidad de las plantas de regular el potencial osmótico interno por medio de la absorción incrementada de iones salinos, así como la síntesis de osmolitos propios. Sólo de este modo es posible la absorción de agua aún cuando la salinidad del suelo aumente. En la fig. 3 se han resumido algunos ejemplos de una zona salina en Austria (Zwingendorf, Baja Austria): el contenido de sal de la planta aumenta proporcionalmente con el contenido de sal del suelo.

3. Tolerancia salina sobre la base de compartimentación de los iones salinos en la célula y la síntesis de osmolitos citoplasmáticos

Hemos acabado de exponer que cierta acumulación de sales es de importancia vital por razones osmóticas. Numerosas investigaciones llegaron, sin embargo, a un resultado, en primera instancia sorprendente. Las enzimas de halófitas extremadamente ricas en sales (principalmente quenopodiáceas) reaccionaban tan sensiblemente a los iones salinos como las enzimas de plantas no halófitas. La fig. 4 ejemplifica el comportamiento descrito por medio de los experimentos clásicos de GREENWAY Y OSMOND (1972).

Resulta evidente que preparados enzimáticos de tejidos animales y vegetales, de halófitas, así como de la planta sensible a la sal, *Phaseolus vulgaris*, son inhibidos

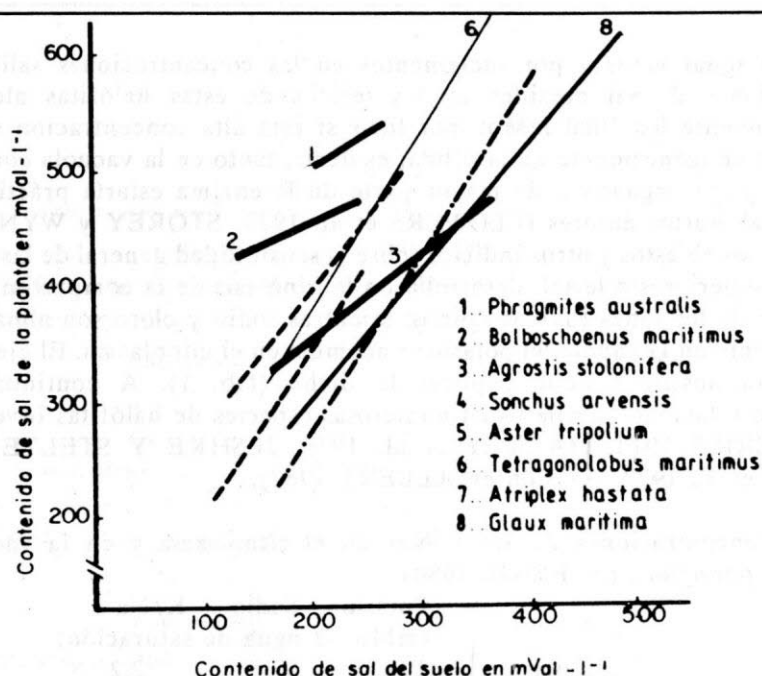


Fig. 3. Adaptaciones osmóticas de algunas halófitas en una zona de sal de Glauber (sulfato de sosa) en Austria

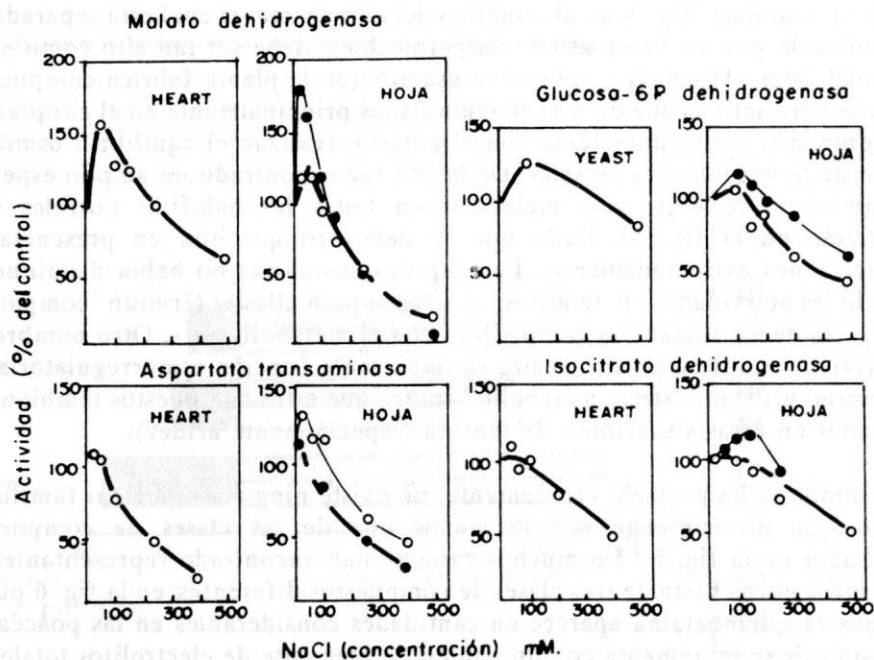


Fig. 4. El efecto de NaCl sobre la actividad de algunas enzimas in vitro; enzima de referencia (\square) *Atriplex spongiosa* (\blacktriangle), *Phaseolus vulgaris* (\bullet), *Salicornia australis* (\blacksquare); tomado de GREENWAY y OSMOND (1972)

in vitro de igual manera por incrementos en las concentraciones salinas. Las concentraciones de sal medidas en los tejidos de estas halófitas alcanzaron aproximadamente los 1000 mMol. por litro: si esta alta concentración salina se repartiera homogéneamente en la célula, es decir, tanto en la vacuola como en el citoplasma y sus organelos, la mayor parte de la enzima estaría prácticamente neutralizada! Varios autores (FLOWERS et al. 1977, STOREY y WYN JONES 1977), basados en estos y otros indicios sobre la sensibilidad general de las enzimas de plantas superiores a la sal, desarrollaron la hipótesis de la compartimentación intracelular de los iones tóxicos salinos: mientras sodio y cloro son almacenados principalmente en la vacuola, el potasio se acumula en el citoplasma. El ejemplo de una halófito austríaca debe explicar lo dicho (tab. 1). A continuación se encontraron relaciones similares en numerosas especies de halófitas investigadas (cf. JEFFERIES 1973, HARVEY et al. 1976, JESHKE Y STELTER 1976, FLOWERS et al. 1977, revisión en ALBERT 1982).

Tab. 1. Concentraciones de K⁺ y Na⁺ en el citoplasma y en la vacuola de *Scorzonera parviflora* (de BEIGL 1980).

	Potasio	Sodio	K/Na
	(mMol.-1 agua de saturación)		
citoplasma	124	57.5	2.2
vacuola	12.0	230	0.052

El problema derivado de la repartición desigual de los iones salinos es de naturaleza osmótica: el potencial osmótico del citoplasma, el cual está separado de la vacuola sólo por los tonoplastos semipermeables, debe ser tan alto como el de la vacuola! Como hipótesis adicional se asumió que la planta fabrica compuestos osmóticamente activos que deben ser acumulados principalmente en el citoplasma. Estos compuestos, conjuntamente con el potasio, realizan el equilibrio osmótico respecto de la vacuola rica en sales. De hecho fue encontrado un amplio espectro de compuestos de bajo peso molecular en todas las halófitas posibles (ver composición en la fig. 5). Dado que se demostró que aún en presencia de concentraciones extremadamente altas de estas sustancias no había disminución alguna de las actividades enzimáticas, se adoptó para ellas el término "compatible solutes" - es decir, sustancias compatibles con el metabolismo -. Otro nombre, el de "osmóticos citoplasmáticos", realza su importante función osmorregulatoria. El otro término utilizado "stress metabolite" indica que estos compuestos también son sintetizados en otras situaciones de tensión (especialmente aridez).

¡Hasta donde se ha probado críticamente, no existe ninguna especie o familia de halófitas que no contenga por lo menos una de las clases de compuestos mencionados en la fig. 5! En muchos casos se han encontrado representantes de dos, en otros pocos hasta de tres clases de compuestos diferentes: en la fig. 6 puede leerse que la glicinbetaína aparece en cantidades considerables en las poáceas, y que su síntesis se incrementa con un contenido creciente de electrolitos totales en los tejidos. Como particularidad de los pastos halotolerantes se hace énfasis en los bajos contenidos de sodio. La glicinbetaína sirve, por tanto, al balance osmótico respecto de las altas concentraciones de cloro (y potasio) en las vacuolas.

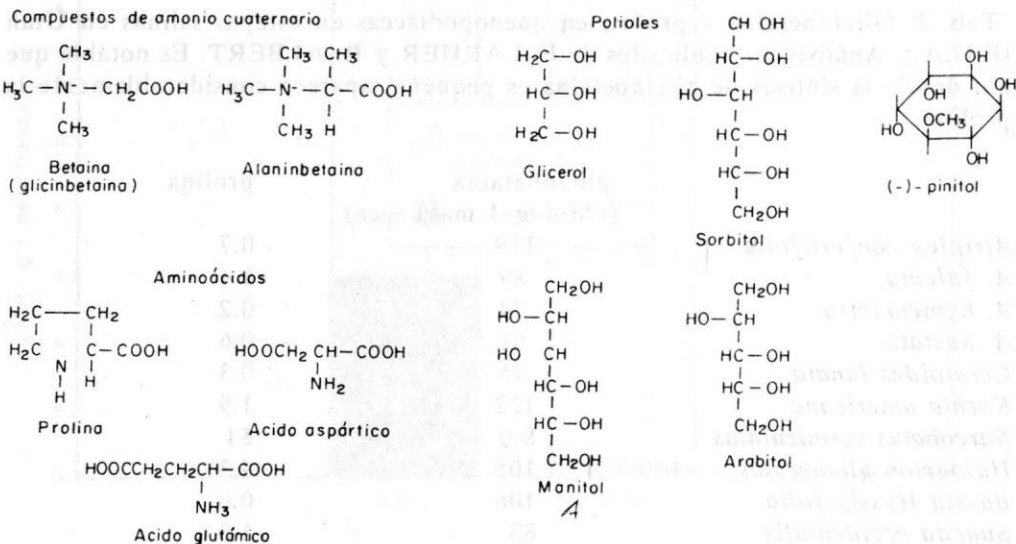


Fig. 5. Estructura molecular de "compatible solutes" que aparecen con frecuencia en plantas halófitas

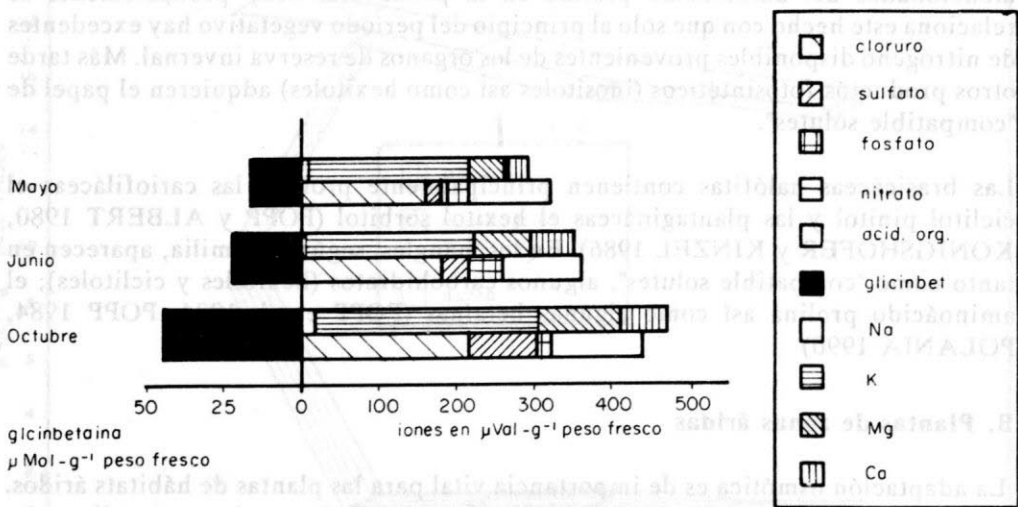


Fig. 6. Relación entre las concentraciones de glicinetaina y electrolitos totales en *Agrostis stolonifera*, un pasto en una zona de sal de Glouber en Austria.

No obstante, merecen mención especial las quenopodiáceas como familia de la glicinbetaína: es altamente probable que los contenidos en extremo altos de glicinbetaína aquí presentandos sean responsables del éxito de esta familia en regiones salinas así como en regiones áridas (cf. tab. 2).

Tab. 2. Glicinbetaína y prolina en quenopodiáceas en estepas salinas en Utah (E.U.A.). Análisis no publicados de F. LARHER y R. ALBERT. Es notable que allí donde la síntesis de glicinbetaína es pequeña, aparece considerablemente la prolina.

	glicinbetaína (uMoløg-1 masa seca)	prolina
<i>Atriplex confertifolia</i>	129	0.7
<i>A. falcata</i>	89	1.4
<i>A. hymenelytra</i>	74	0.2
<i>A. hastata</i>	61	0.6
<i>Ceratooides lanata</i>	75	0.3
<i>Kochía americana</i>	122	1.9
<i>Sarcobatus vermiculatus</i>	8.0	51
<i>Halogeton glomeratus</i>	105	4.3
<i>Bassia Hyssipifolia</i>	106	0.6
<i>Suaeda occidentalis</i>	83	1.3
<i>Salicornia rubra</i>	146	29

Las fig. 7 y 8 pretenden finalmente mostrar que algunas plantas han ganado la capacidad de sintetizar "osmólitos citoplasmáticos" a partir de diversas partes del metabolismo: asimismo es notable que en ambos casos sólo hay contenidos mencionados del aminoácido prolina en la primavera. Muy probablemente se relaciona este hecho con que sólo al principio del período vegetativo hay excedentes de nitrógeno disponibles provenientes de los órganos de reserva invernal. Más tarde otros productos fotosintéticos (inositoles así como hexitoles) adquieren el papel de "compatible solutes".

Las brasicáceas halófitas contienen principalmente prolina; las cariofiláceas el ciclitol pinitol y las plantagináceas el hexitol sorbitol (POPP y ALBERT 1980, KONIGSHOFER y KINZEL 1986). En los mangles, según la familia, aparecen en tanto como "compatible solutes", algunos carbohidratos (hexitoles y ciclitoles), el aminoácido prolina así como algunas betaínas (POPP et al. 1984, POPP 1984, POLANIA 1990)

B. Plantas de zonas áridas

La adaptación osmótica es de importancia vital para las plantas de hábitats áridos. es decir, para plantas desérticas, al igual que para las plantas de zonas salinas. La sequedad física del sustrato es, en tales zonas, el factor ecológico decisivo. De cualquier manera las plantas desérticas se ven obligadas a desarrollar un potencial suficientemente negativo para mantener la economía hídrica de sus tejidos. Tal

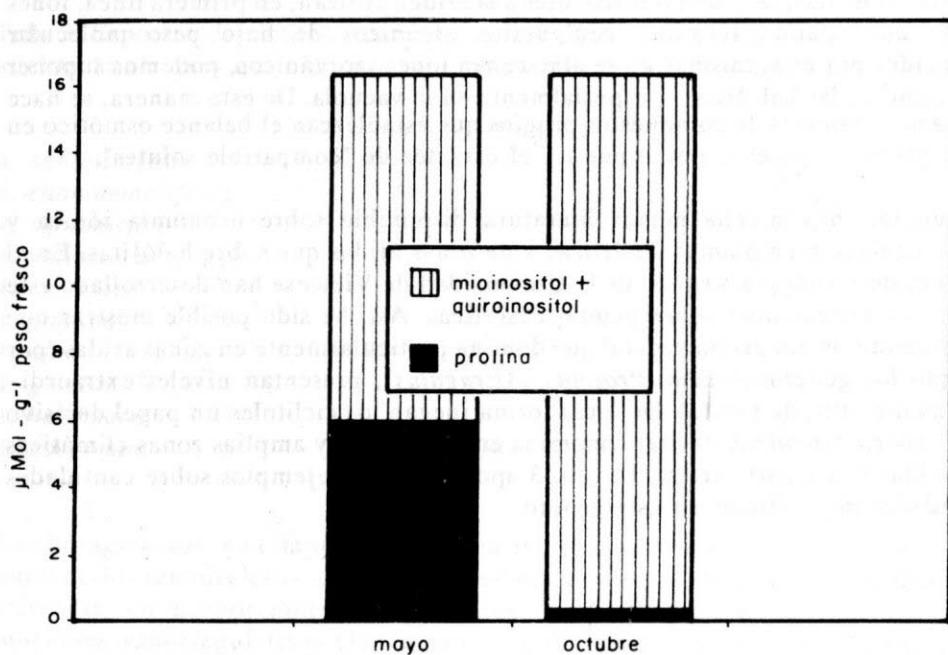


Fig. 7. "Compatible solutes" en *Sonchus arvensis* en una zona de sal de Glauber en Austria.

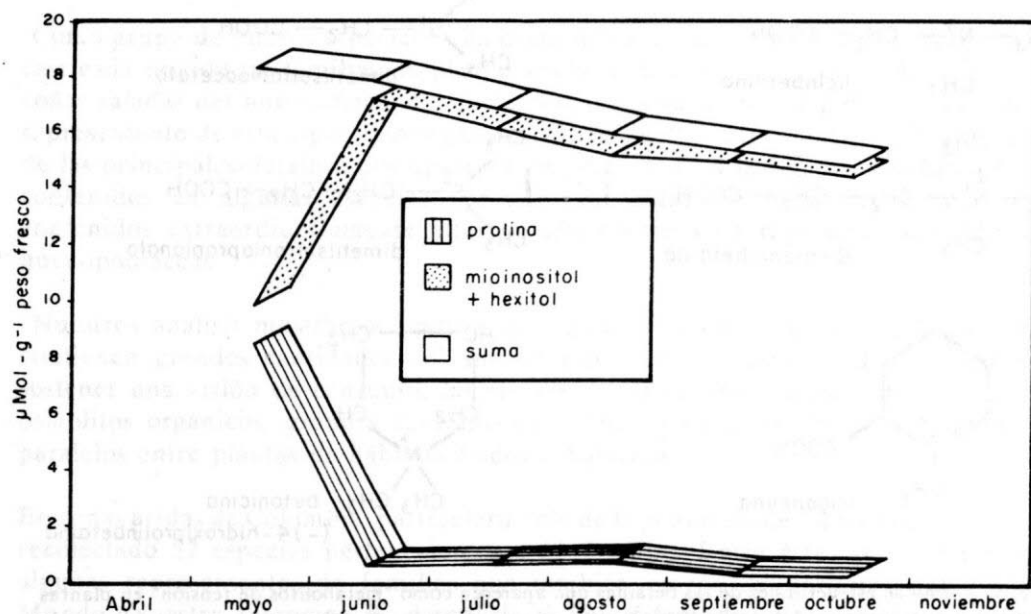


Fig. 8. "Compatible solutes" en *Glaux maritima* en una zona de sal de Glauber en Austria

como las halófitas, las plantas resistentes a la aridez utilizan, en primera línea, iones y sólo en segundo término, compuestos orgánicos de bajo peso molecular producidos por ellas mismas. Si se almacenan iones inorgánicos, podemos suponer - tal como en las halófitas -, especialmente en la vacuola. De esta manera, se hace necesaria la síntesis de compuestos propios que establezcan el balance osmótico en el citoplasma y posean, por supuesto, el carácter de "compatible solutes".

En general, hay mucha menos literatura disponible sobre economía iónica y osmorregulación en plantas desérticas y de zonas áridas que sobre halófitas. En el Instituto de Fisiología Vegetal de la Universidad de Viena se han desarrollado este tipo de investigaciones sobre plantas desérticas. Así, ha sido posible mostrar que las leguminosas, un grupo vegetal que domina particularmente en zonas áridas (por ejemplo los géneros *Acacia*, *Prosopis*, *Astragalus*), presentan niveles extraordinariamente altos de pinitol. De igual forma juegan los ciclitoles un papel decisivo en el género *Artemisia*, el cual codomina en numerosas y amplias zonas climáticas semiáridas (y en parte frías). La tab. 3 aporta algunos ejemplos sobre cantidades y calidades de ciclitoles en este género.

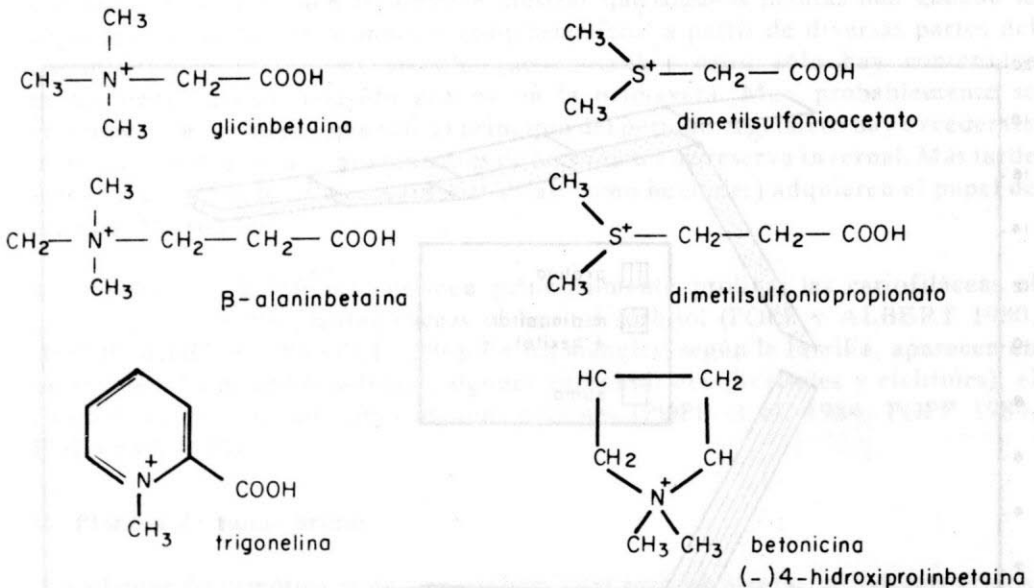


Fig. 9. Fórmulas estructurales de las betaínas que aparecen como "metabolitos de tensión" en plantas desérticas norafricanas; el dimetilsulfonioacetato no aparece en la naturaleza, si no que fue adicionado como estándar interno a las pruebas para la determinación de las betaínas por medio de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC).

Tab. 3. Espectro de ciclitoles en algunas especies de *Artemisia*; pin= pinitol que= quebrachitol, qui= quiroinositol, sci= sciloinositol, mio= mioinositol.

	pin	(% masa seca)			
<i>A. santolinifolia</i>	0.51	-	1.30	+	0.19
<i>A. chamaemelifolia</i>	1.50	-	0.94	+	0.37
<i>A. santonicum</i>	0.91	+	0.17	-	0.28
<i>A. vallesiaca</i>	0.16	0.12	0.56	+	0.23
<i>A. austriaca</i>	-	0.74	0.15	0.02	0.21
<i>A. pontica</i>	-	1.60	0.04	0.04	0.64
<i>A. alba</i>	-	2.75	-	+	0.28
<i>A. gmelini</i>	-	6.75	0.24	0.27	0.17
<i>A. keiskeana</i>	-	+	0.81	0.46	0.30
<i>A. gorgonum</i>	-	1.86	0.03	0.07	0.11

Las boragináceas, una importante familia en regiones áridas del Mediterráneo, así como de los semidesiertos de regiones vecinas al sur y al este, se caracterizan por presentar, en proporciones variadas, tres compuestos diferentes que ejecutan funciones osmorregulativas: (1) fructanos o polisacáridos compuestos por unidades de fructosa, (2) el ciclitol bornesitol y (3) pectinas hidrosolubles, es decir, ácido poligalacturónico. Pudimos mostrar que el contenido total de estos compuestos en especies de boragináceas adaptadas a climas particularmente áridos son más altos que en especies de zonas menos áridas o francamente húmedas (cf. POLLAK y ALBERT 1990).

Como grupo de interés especial se ha destacado recientemente el de las betaínas: casi cada una de las familias de plantas investigadas provenientes de desiertos y zonas saladas del norte africano y de la cercana Asia, contiene por lo menos un representante de esta clase de compuestos. En la fig. 9 se representan las fórmulas de las principales betaínas que aparecen en plantas, y en la fig. 10 se señalan los contenidos en algunas especies vegetales escogidas. Se hace énfasis en los contenidos extraordinariamente altos de glicinbetaína en representantes de las quenopodiáceas.

Nuestros análisis mostraron también que las brasicáceas resistentes a la aridez contienen grandes cantidades del aminoácido prolina. Hasta donde es posible sostener una visión de conjunto, las plantas de climas secos almacenan, junto a osmolitos orgánicos, grandes cantidades de iones inorgánicos. Se establecen así paralelos entre plantas de hábitats áridos y halofitas.

En zonas áridas de Colombia, particularmente de la península de La Guajira, hemos recolectado 52 especies pertenecientes a 23 familias. Entre éstas se encuentran algunas representantes de familias que también crecen en desiertos del viejo Mundo. Nuestra intención es descubrir si hay diferencias entre las sustancias osmóticas de estas estirpes cercanas, y cómo reaccionan a la tensión árida aquellas familias (cactáceas, bignoniáceas, etc.) que no crecen en desiertos del Viejo Mundo.

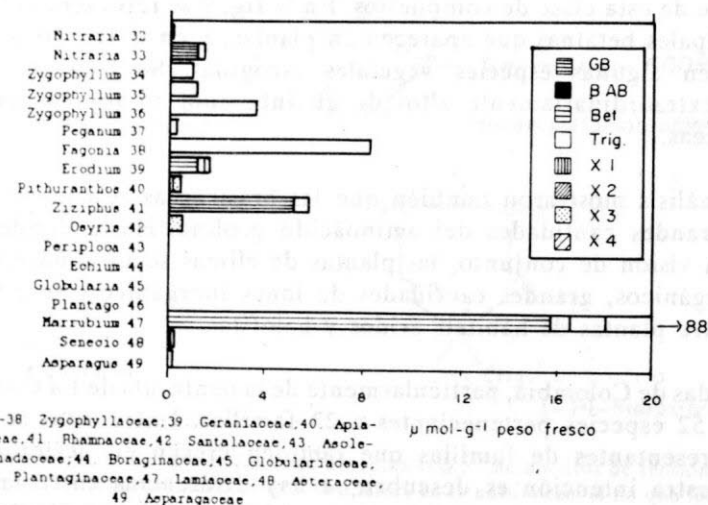
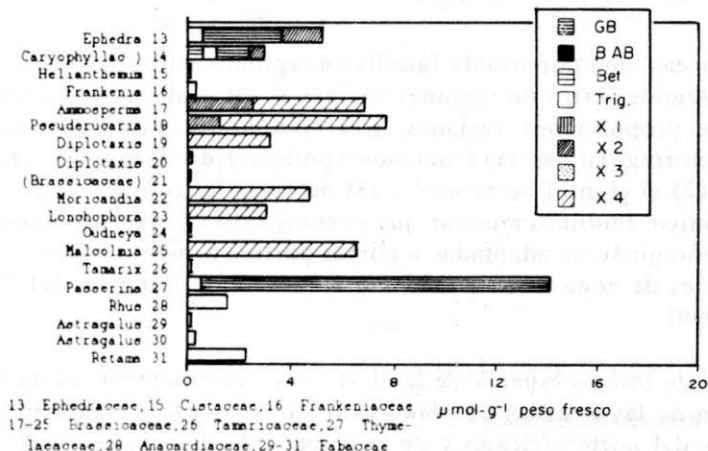
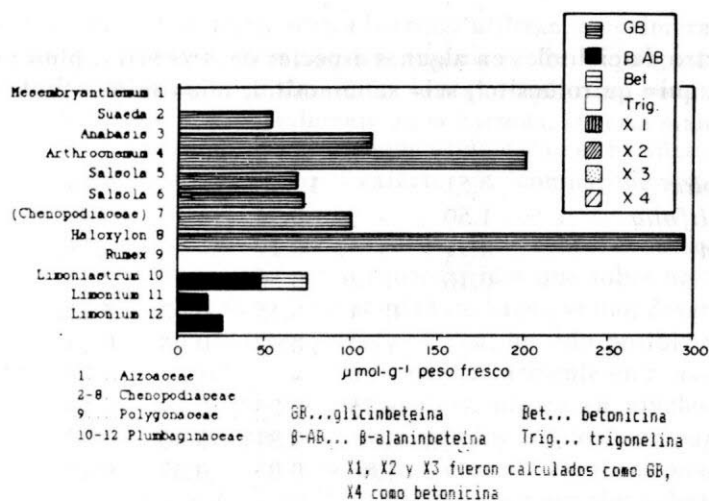


Fig. 10. Contenidos de betainas en plantas desérticas y halófitas del norte de África

BIBLIOGRAFIA

- ALBERT, R.: Halophyten. In: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel (Hrsg. H. KINZEL), 33-204. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1982.
- BEIGL, E.: Verteilung der Alkaliionen zwischen Cytoplasma und Vakuole in Zellen höherer Pflanzen. Eine neuartige Untersuchungsmethode. Diss. Univ. Wien 1980.
- EPSTEIN, E.: Mineral Metabolism of Halophytes. In: Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants (Ed. I.R. RORISON), 345-355. Blackwell Scientific Publications, Oxford & Edinburgh 1969.
- FLOWERST.J., TROKE, P.F. & YEO, A.R.: The Mechanisms of Salt Tolerance in Halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 89-121, 1977.
- GREENWAY, H. & OSMOND, C.B.: Salt Responses of Enzymes from Species Differing in Salt Tolerance. *Plant Physiol.* 49, 256-259, 1972.
- HARVEY, D.M.R., FLOWERS, T.J. & HALL, J.L.: Localization of Chloride in Leaf Cells of the Halophyte *Suaeda maritima* by Silver Precipitation. *New Phytol.* 77, 319-324, 1976.
- JEFFERIES, R.L.: The Ionic Relations of Seedlings in the Halophyte *Triglochin maritima* L. In: Ion Transport by Plants (Ed. W.P. ANDERSON), 297-321. Academic Press, London & New York 1973.
- JESCHKE, W.D. & STELTER, W.: Measurement of Longitudinal Ion Profiles in Single Roots of *Hordeum* and *Atriplex* by Use of Flameless Atomic Absorption Spectroscopy. *Planta (Berl.)* 128, 107-112, 1976.
- KONIGSHOFER, H. & KINZEL, H.: Zum Ionenhaushalt einiger Plantago-Arten. *Flora* 178, 167-176, 1986. POLANIA, J.: Anatomische und physiologische Anpassungen von Mangroven. Diss. Univ. Wien 1990.
- POLLAK, J. & ALBERT, R.: Stoffwechselphysiologische Charakterisierung der Boraginaceen unter besonderer Berücksichtigung ökologischer Aspekte. *Flora* 184, 151-168, 1990.
- POPP, M.: Chemical Composition of Australian Mangroves. II. Low Molecular Weight Carbohydrates. *Z. Pflanzenphysiol.* 113, 411-421, 1984.
- POPP, M. & ALBERT R.: Freie Aminosäuren und Stickstoffgehalt in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes. *Flora* 170, 229-239, 1980.
- POPP, M., LARKER, F., & WEIGEL, P.: Chemical Composition of Australian Mangroves. III. Free Amino Acids, Total Methylated Onium Compounds and Total Nitrogen. *Z. Pflanzenphysiol.* 114, 15-25, 1984.
- STOREY, R. & WYN JONES, R.G.: Quaternary Ammonium Compounds in Plants in Relation to Salt Resistance. *Phytochemistry* 16, 447-453, 1977.