



Willy Ramos. *Orquídea 2*, 2008. Serie «La evolución del color». Tinta china y acuarela, 31,5 x 48,5 cm.

# EL MISTERIO DEL MOVIMIENTO DE LAS PLANTAS

## DARWIN Y LA CIRCUMNUTACIÓN DE LAS TREPADORAS

José Pío Beltrán

*The Mystery of Movement in Plants: Darwin and the Circumnutation of Climbing Plants.*

Plants are able to bow and bend, a movement known as circumnutation, by means of which they can wind around a central axis during growth. This ability is more highly developed in climbing plants, whose different organs –stems, branches, flower peduncles, petioles, central nerves of the leaves and adventitious roots– have the power to move, giving them access to the optimal environmental conditions in which to develop. Charles R. Darwin carried out the first systematized study on the movement of climbing plants and proposed brilliant evolutionary hypotheses to explain their origin and the perfection of the ways in which climbing mechanisms are supported. Thanks to molecular analysis we have now begun to understand the genetic bases of circumnutation movement.

Es frecuente hablar de las plantas como organismos sésiles que, a diferencia de los animales, no pueden cambiar de ubicación para conseguir agua o alimentos o para huir tanto de depredadores como de condiciones ambientales estresantes. Sin embargo, la capacidad de ejecutar determinados movimientos es una característica de las plantas que les permite realizar funciones como la absorción de agua y nutrientes y optimizar su exposición a la luz. Estos movimientos incluyen los tropismos o crecimientos dirigidos hacia un estímulo externo –como el fototropismo o crecimiento hacia la luz así como el geotropismo o crecimiento en dirección a la fuerza de la gravedad–, los movimientos násticos cuya dirección depende de la morfología del órgano móvil, como es el caso de algunas plantas carnívoras que se cierran sobre los insectos cuando éstos las tocan, o en el de los movimientos nocturnos de las hojas de algunas plantas, como las leguminosas, propiciados por cambios en el turgor de células especializadas sujetos al ritmo circadiano.

Además, los órganos de las plantas tienen la capacidad de efectuar un movimiento oscilatorio en espiral

que denominamos circumnutación. Gracias a la capacidad de girar alrededor de un eje central durante su crecimiento, las plantas pueden alcanzar lugares con condiciones ambientales más favorables, como, por ejemplo, sitios que disponen de una mejor exposición

a la luz. La amplitud, el período y la forma de la circumnutación dependen de la especie vegetal y de su estado de desarrollo, aunque los bejucos –plantas de textura herbácea o leñosa, que poseen un tallo alargado y flexible capaz de trepar o de arrastrarse sobre un soporte– muestran una capacidad de circumnutación acentuada. Las plantas trepadoras son capaces de agarrarse a diversos soportes simplemente enrollándose alrededor de un tutor, como lo hace la *Japanese morning glory (Ipomoea nil)*, o mediante el uso de ganchillos o uncinos como la *Galium aparine*,

también conocida como amor de hortelano o azotalenguas, o se agarran mediante zarcillos, como hacen algunas leguminosas como el guisante (*Pisum sativum*), o valiéndose de los propios pecíolos de las hojas (*Clematis glandulosa*), o de raíces adventicias, como hace la yedra, *Hedera helix*.

**«CHARLES DARWIN TRATÓ DE ENCONTRAR UNA EXPLICACIÓN PARA LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y CONCLUYÓ QUE TODAS LAS ESPECIES ESTÁN RELACIONADAS UNAS CON OTRAS, COMO ANTEPASADOS O COMO DESCENDIENTES»**



## ■ EL INTERÉS DE DARWIN POR LA MORFOLOGÍA DE LAS PLANTAS TREPADORAS

En 2009 se celebra el doscientos aniversario del nacimiento de Charles R. Darwin (1809-1882). Siempre me ha sorprendido el empeño por celebrar efemérides sucedidas hace veinticinco, cincuenta, cien o múltiplos de cien años. Como si el sistema decimal guardara alguna relación especial con el devenir de las cosas y de nuestras vidas. Personalmente y en tanto nos refiramos al pasado más o menos cercano prefiero pensar en términos de generaciones humanas a las que, si son recientes, podemos asignar un tiempo medio de veinticinco a treinta años. Así, en 2009, nos disponemos a celebrar el nacimiento de Darwin que sucedió hace unas siete generaciones, seis para mi padre y cinco para mi abuelo.

Charles Robert Darwin trató de encontrar una explicación para la diversidad biológica y concluyó que todas las especies están relacionadas unas con otras, como antepasados o como descendientes. Siete generaciones de humanos después de Darwin, un biólogo del desarrollo diría que hay una gran unidad de diseño entre los millones de especies. El diseño genético es muy parecido y por eso muchos genes son intercambiables entre los organismos tal y como lo muestran los experimentos de transgénesis.

Darwin publicó *El origen de las especies* en 1859, cuando contaba cincuenta años. Los principios básicos de la evolución de los seres vivos mediante la selección natural que se produciría como consecuencia de la lucha por la vida proporcionaron una explicación a la gran diversidad biológica. Establecidos estos principios durante una reflexión que le llevó más de veinte años, Darwin parece dedicar una actividad frenética a ordenar sus observaciones y a realizar otras nuevas que sitúa en un marco general en el que la sucesión temporal de las formas cambiantes estaría ligada al balance entre extinción y aparición de nuevas especies. Es en este contexto en el que Darwin realiza las primeras observaciones sistematizadas sobre las formas de las plantas trepadoras y sus implicaciones para los movimientos de las plantas.

Las estufas-invernadero de plantas de la casa Down de Darwin se construyeron a comienzos de 1862. Durante los tres años siguientes, cuando tenía una salud delicada, Darwin fue capaz de observar movimientos de nutación en las plantas trepadoras, tanto en las mencionadas estufas como en su estudio. Publicó sus hallazgos en 1865 –tan sólo seis años después de la publicación de *El origen de las especies*– bajo el título «The Movements and Habits of Climbing Plants» en el *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*, vol. 9, páginas 1-128, incluyendo trece grabados en el texto.



Los zarcillos de la calabaza (*Cucurbita maxima*) se abrazan y se enganchan a los objetos aferrándose firmemente hasta formar un muelle perfecto.

«LA CAPACIDAD DE EJECUTAR DETERMINADOS MOVIMIENTOS ES UNA CARACTERÍSTICA DE LAS PLANTAS QUE LES PERMITE REALIZAR FUNCIONES COMO LA ABSORCIÓN DE AGUA Y NUTRIENTES Y OPTIMIZAR LA EXPOSICIÓN A LA LUZ»

© Fotos de esta doble página: Valentín Rodríguez





Este trabajo ofrece una visión maravillosa de Darwin como experimentador, realizando observaciones sobre muy diversas especies vegetales, poniendo especial cuidado en no modificar lo observado mediante los métodos de observación y realizando cuidadosas medidas. En un momento dado, Darwin describe cómo «la planta intentó enrollarse sin conseguirlo alrededor de un tutor de 12,7 cm de diámetro, mientras que sí que había conseguido enrollarse alrededor de otro de 9,16 cm». Es fácil imaginarse a Darwin en su estufa anotando estas medidas en su cuaderno con la ayuda de un sencillo pie de rey.

Darwin trataba a los seres vivos como organismos adaptativos en los que sus estructuras morfológicas contribuirían a su supervivencia. De hecho, se ha criticado a Darwin por ser demasiado teleológico en sus aproximaciones, aunque en realidad las explicaciones teleológicas pueden ser útiles si se emplean con cautela y estimulan las investigaciones creativas. Para Darwin, los seres vivos realizarían acciones orientadas a conseguir metas y pensando así le resultaba más fácil realizar especulaciones respecto de las leyes físicas y biológicas implicadas. Comenzar desde una posición teleológica y buscar luego explicaciones mecanísticas proporcionó a Darwin un método adecuado para describir formas, funciones, causas y efectos.

Charles Darwin siguió interesado por el estudio del movimiento de las plantas después de su primera publicación sobre los movimientos de las plantas trepadoras en 1865. De hecho, realizó una publicación conjunta con su hijo Francis en 1880, cuando contaba 71 años y tan sólo dos años antes de morir, titulada *The Power of Movement in Plants* donde expusieron que los mismos mecanismos propuestos para explicar los movimientos de nutación de las trepadoras son válidos para las plantas angiospermas en general.

#### ■ TIPOS DE PLANTAS TREPADORAS SEGÚN DARWIN: IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

De acuerdo con el método de trabajo de Darwin desde lo teleológico a lo mecanístico, podemos suponer que las plantas se convierten en trepadoras con objeto de alcanzar la luz y lograr exponer a la acción de ésta y a

la del aire fresco una gran superficie de sus hojas. Las plantas trepadoras consiguen su objetivo con un gasto muy pequeño en materia organizada si lo comparamos con el que tienen que efectuar los árboles cuyos troncos macizos soportan la carga de ramas pesadas. Este gasto mínimo explicaría que haya tantas plantas trepadoras, pertenecientes a órdenes muy distintos, en todos los rincones del mundo. Podemos, con Darwin, clasificar estas plantas en cuatro tipos, excluyendo aquellas que únicamente son capaces de reptar con dificultad por encima de las matas sin ayuda de órganos especializados. Así, distinguimos entre las plantas trepadoras que se ayudan de ganchillos o uncinos, que serían las menos eficaces de todas, por lo menos en los lugares de clima templado, y que pueden trepar sólo en medio de una masa de

vegetación embarullada; las trepadoras que se valen de raíces adventicias que están excelentemente adaptadas para trepar por las caras desnudas de las rocas o por los troncos de los árboles –sin embargo, cuando trepan por los troncos están obligadas a permanecer en la sombra de manera que no pueden pasar de una rama a la otra y cubrir la totalidad de la cima del árbol debido a que sus raicillas, para poder adherirse, requieren un contacto estrecho y continuado con una superficie estable–; las enredaderas capaces de enrollarse alrededor de un soporte o tutor, y aquellas otras que están dotadas con órganos sensibles, a saber, las plantas que trepan con ayuda de sus hojas o las que son portadoras de zarcillos.

Tomadas en conjunto, las enredaderas y las que disponen de órganos sensibles son más numerosas y

disponen de mecanismos para trepar más perfeccionados que los dos tipos primeros. De hecho, las plantas trepadoras que tienen la capacidad de girar espontáneamente y de sujetarse a los objetos con los que entran en contacto pueden pasar con facilidad desde una rama a otra y se aseguran una amplia exposición a la luz del sol.

Los tipos de plantas trepadoras clasificadas como enredaderas, las plantas que se ayudan de las hojas y las plantas portadoras de zarcillos muestran fenotipos que se aproximan gradualmente unos a otros y casi todas ellas tienen la capacidad de girar espontáneamente. Nos podemos preguntar con Darwin si esta graduación se puede interpretar como que las plantas que pertenecen

### «DURANTE TRES AÑOS DARWIN OBSERVÓ LOS MOVIMIENTOS DE NUTACIÓN EN LAS PLANTAS TREPADORAS, TANTO EN LAS ESTUFAS-INVERNADERO DE LA CASA DE DOWN COMO EN SU ESTUDIO»





a un tipo han pasado o podrían pasar a lo largo de un intervalo de tiempo suficientemente largo desde un tipo a otro. Por ejemplo, ¿una planta portadora de zarcillos ha alcanzado su estructura actual sin haber existido previamente como una trepadora que se vale de sus hojas o como una enredadera?

Si consideramos por separado las plantas que se valen de sus hojas para trepar, la idea de que pudieron ser inicialmente plantas enredaderas es muy atractiva. Los entrenudos de todas, sin excepción, giran exactamente de la misma forma que las enredaderas: unas pocas pueden aún girar bien y muchas otras lo hacen de forma imperfecta. Varios géneros de trepadoras que se valen de sus hojas son cercanos a otros géneros que son simplemente enredaderas. También debemos considerar que la posesión de hojas con pecíolos sensibles, con la capacidad consecuente de agarrar objetos sería de poca utilidad para una planta a menos que estuviera asociada a la disposición de entrenudos capaces de girar, mediante los cuales las hojas pueden entrar en contacto con un soporte. Por otra parte, los entrenudos que giran son suficientes, sin ninguna otra ayuda, para conferir la capacidad de trepar, de manera que parece probable que las plantas que trepan gracias a sus hojas fueron previamente enredaderas y posteriormente, fueron capaces de agarrarse a soportes, una habilidad que representaba una ventaja adicional.

Por la misma razón, es probable que todas las plantas trepadoras portadoras de zarcillos fueran en su estado primigenio plantas enredaderas, esto es, que sean descendientes de plantas que tenían la capacidad de ascender, enredándose en espiral alrededor de un soporte. Los entrenudos de la mayor parte de las trepadoras con zarcillos giran y, en unas pocas especies, su tallo flexible retiene la capacidad de enrollarse en espiral a un tutor vertical. Como las plantas portadoras de zarcillos han sufrido muchos más cambios que las trepadoras que se ayudan de sus hojas, no es sorprendente que sus supuestos hábitos primigenios de girar y enredarse se hayan modificado o perdido con más frecuencia que en éstas otras.

Es posible que Darwin conociera las observaciones de Johann Wolfgang von Goethe —ya que este pertenecía a

la generación de su abuelo— sobre la metamorfosis de las plantas, en las que propuso que todos los órganos de las plantas son hojas modificadas. En cualquier caso, resultan una delicia los experimentos de Darwin con diversas especies de *Lathyrus* en los que describe la transformación de hojas en zarcillos y cómo en ese caso se produce un desarrollo exagerado de las estípulas como mecanismo compensatorio a la ausencia de hojas. Estas observaciones le llevaron a proponer que las plantas portadoras de zarcillos, que se forman a partir de hojas modificadas, fueron primigeniamente plantas trepadoras que se ayudan de sus hojas. Emergen así los zarcillos como elementos adaptativos que, de acuerdo con Darwin, muestran un alto estado de organización en las plantas trepadoras: inicialmente, los zarcillos se enderezan debido a la

fuerza de la gravedad, responden a la luz curvándose hacia ella o desde ella o la ignoran según resulte más ventajoso. Giran durante varios días, espontáneamente, con un movimiento constante. Luego golpean algún objeto y se rizan rápidamente, se agarran firmemente al mismo y en el transcurso de unas horas se contraen en espiral y forman un muelle perfecto. Cesan todos los movimientos y los tejidos se hacen fuertes. Los zarcillos han hecho su trabajo y de forma admirable.

**«PARA DARWIN, LOS SERES VIVOS REALIZARÍAN ACCIONES ORIENTADAS A CONSEGUIR METAS Y PENSANDO ASÍ LE RESULTABA MÁS FÁCIL ESPECULAR RESPECTO DE LAS LEYES FÍSICAS Y BIOLÓGICAS IMPLICADAS»**



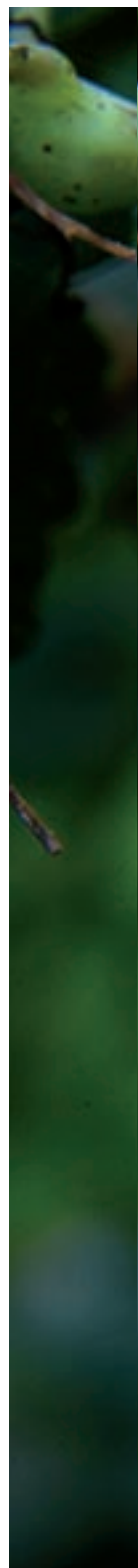
#### ■ LAS BASES GENÉTICAS DE LOS MOVIMIENTOS DE LAS PLANTAS

Siete generaciones después de las observaciones de Darwin sobre el movimiento de las plantas trepadoras hoy conocido como circumnutación comenzamos a comprender las bases moleculares que lo sustentan.

La mayor parte de las plantas es ca-

paz de realizar un movimiento oscilatorio denominado circumnutación mediante el cual puede rotar alrededor de un eje central durante su crecimiento. Esta capacidad es mayor en las plantas trepadoras y, aún hoy, discutimos si se trata de un movimiento endógeno de tipo nástico o, por el contrario, depende del gravitropismo.

La relación entre circumnutación y gravitropismo ha sido propuesta por Kitazawa y sus colaboradores basándose en observaciones sobre un mutante insensible a la gravedad de *Ipomoea nil* denominado *weeping* (llorón). Su tallo muestra un fenotipo de caída hacia el suelo y, además, es incapaz de circumnutar. También apoyan esta





Algunas plantas trepadoras se aferran mediante zarcillos –tallos, hojas o pecíolos especializados capaces de trepar alrededor de los objetos que tocan. Es el caso de la parra (*Vitis vinifera*) de las imágenes.

© Fotos de esta doble página: Valentín Rodríguez

hipótesis las observaciones sobre mutantes gravitrópicos de *Arabidopsis thaliana* cuyas células receptoras de la gravedad o estatocitos presentan disfunciones. Los estatocitos se localizan en células del centro de la columela de la caliptra de la raíz y en las células endodérmicas adyacentes al tejido vascular de los tallos. Dichas células se valen de amiloplastos densos denominados estatolitos para moverse en respuesta a la gravedad. Pues bien, mutantes de *Arabidopsis* con bajo contenido en almidón y, por tanto, con estatolitos defectuosos tienen reducida tanto su capacidad de respuesta a la gravedad como la de circumnutar.

Además, el mutante *scr* (de *scarecrow* o espantapájaros), que carece de endodermis, tiene un tallo insensible a la gravedad y ha perdido drásticamente su capacidad de circumnutar. El gen *SCR* se ha caracterizado a nivel molecular y pertenece a una familia génica de factores transcripcionales que son necesarios para que se produzcan las divisiones celulares asimétricas requeridas durante la diferenciación del endodermo en tallos y raíces. Como los fenotipos del mutante *weeping* de *Ipomoea* y *scarecrow* de *Arabidopsis* son similares, se han realizado estudios de funcionalidad del gen *SCR* consistentes en aislar dicho gen de *Ipomoea nil* (*Pn SCR*) y comprobar que es capaz de complementar la mutación en el fondo genético *scr* de *Arabidopsis*. Esto apoyaría la idea de que el gen *SCR* es necesario para la diferenciación de la endodermis y para la percepción de la gravedad en *Ipomoea*.

También se ha caracterizado la mutación del gen *Pn SCR* en el mutante *weeping*. La proteína que codifica el gen mutado presenta una inserción de un aminoácido en el motivo altamente conservado VHIID de este factor de transcripción. Se ha comprobado que dicha mutación es la causa de una circumnutación defectuosa comparando la respuesta gravitrópica en *Ipomoea nil* silvestre y en plantas transgénicas de *Arabidopsis* que expresan el alelo mutante *scr*. Finalmente, se ha comprobado que otros mutantes de *Arabidopsis* que, aunque tienen endodermis, muestran un movimiento anormal de sus estatolitos, presentan también un movimiento de circumnutación anormal. Todas estas observaciones sugieren que los movimientos oscilatorios de circumnutación están acoplados directamente a la percepción del estímulo externo de la gravedad, al menos en *Pharbitis* y *Arabidopsis*.

Por el contrario, Charles y Francis Darwin propusieron que la circumnutación responde a un estímulo y a un aparato regulador internos de la planta. Existen también otras observaciones actuales, como las realizadas con plantas de girasol a bordo del transbordador espacial *Columbia*, que sugieren que la circumnutación puede dissociarse de la percepción de la gravedad ya que se puede dar el movimiento en ausencia de acele-







Willy Ramos. *Abisal*, 2008. Serie «La evolución del color». Acuarela, 56,5 x 38 cm.



Willy Ramos. *Puerco espín*, 2008. Serie «La evolución del color». Acuarela, 50 x 35 cm.



© Valentín Rodríguez

Es probable que las plantas portadoras de zarcillos fueran originalmente plantas enredaderas que tenían la capacidad de ascender trepando en espiral alrededor de un soporte. En la imagen, zarzaparrilla (*Smilax aspera*).

raciones gravitacionales significativas, como es el caso de la microgravedad. Las plantas de girasol tienen una gran capacidad de circumnutación, pues bien, Brown y su equipo demostraron que el 93% de las plántulas de girasol pueden realizar el movimiento oscilatorio en condiciones de microgravedad, aunque con una amplitud y duración menor que las plantas crecidas en la Tierra. Dada la dificultad de repetir estudios en condiciones de microgravedad hoy por hoy no es posible aclarar si las discrepancias aquí descritas tienen una explicación basada en la especie vegetal utilizada en los estudios o si tienen una base asociada al diseño experimental (i.e. lugar de germinación de las semillas, etc.).

En resumen, para explicar la circumnutación de las plantas se postula, por una parte, un modelo que basaría su control de este movimiento en un oscilador interno ligado a ritmo circadiano y, por otra parte, un modelo dependiente de la fuerza de la gravedad consistente en la denominada teoría de Cholodny-Went. Esta teoría explica las asimetrías en la velocidad de crecimiento de un órgano o tejido por asimetrías en las concentraciones de auxinas que se producen antes y durante el crecimiento asimétrico. Así, las oscilaciones de la circumnutación



© MÈTOPE

Las plantas conocidas como *Japanese morning glory* (*Ipomoea nil*), en la imagen, son capaces de trepar en varios soportes enrollándose alrededor de un tutor.

se interpretarían como una serie continua de respuestas compensatorias de la planta a los cambios de orientación de su aparato sensor de la gravedad respecto del vector de la fuerza de la gravedad.

Por último, hay defensores de un tercer modelo, integrador de los dos anteriores, que se basaría en dos osciladores. De acuerdo con este modelo, la circumnutación supone una reacción gravitrópica que actúa como un oscilador que se retroalimenta externamente junto a otro oscilador interno que le proporciona una señal rítmica. ☺

#### BIBLIOGRAFÍA

- DARWIN, Ch., 1865. «On the Movements and Habits of Climbing Plants». *The Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London (Botany)*, 9: 1-128.
- DARWIN, Ch. y F. DARWIN, 1880. *The Power of Movement in Plants*. John Murray. Londres.
- KISS, J. Z., 2006. «Up, down, and all around: How plants sense and respond to environmental stimuli». *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 103: 829-830.
- KITAZAWA, D. et al., 2005. «Shoot circumnutation and winding movements require gravisensing cells». *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 102: 18742-18747.
- MORITA, M. T. y M. TAsAKA, 2004. «Gravity sensing and signalling». *Curr. Opin. Plant Biol.*, 7: 712-718.

José Pío Beltrán. Instituto de Biología Molecular y Celular de Plantas (CSIC - Universitat Politècnica de València).

