



DARWINIANA

MONOGRÀFIC



Willy Ramos. *Orquídia 2*, 2008. Sèrie «L'evolució del color». Tinta xinesa i aquarel·la, 31,5 x 48,5 cm.

EL MISTERI DEL MOVIMENT DE LES PLANTES

DARWIN I LA CIRCUMNUTACIÓ DE LES ENFILADISSES

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.

És freqüent parlar de les plantes com a organismes sèssils que, a diferència dels animals, no poden canviar d'ubicació per a aconseguir aigua o aliments o per a fugir tant de depredadors com de condicions ambientals estressants. No obstant això, la capacitat d'executar determinats moviments és una característica de les plantes que els permet realitzar funcions com ara l'absorció d'aigua i nutrients i també optimitzar l'exposició a la llum. Aquests moviments inclouen els tropismes o creixements dirigits cap a un estímul extern –com ara el fototropisme o creixement cap a la llum, i també el geotropisme o creixement en direcció a la força de la gravetat–, els moviments nàstics la direcció dels quals depèn de la morfologia de l'òrgan mòbil, com és el cas d'algunes plantes carnívores que es tanquen sobre els insectes quan aquests les toquen, o en el dels moviments nocturns de les fulles d'algunes plantes, com les lleguminoses, propiciats per canvis en la turgència de cèl·lules especialitzades subjectes al ritme circadià.

A més, els òrgans de les plantes tenen la capacitat d'efectuar un moviment oscil·latori en espiral que denominem circumnutaació. Gràcies a la capacitat de girar al voltant d'un eix central durant el creixement, les plantes poden aconseguir ubicacions amb condicions ambientals

més favorables, com, per exemple, llocs que disposen d'una millor exposició a la llum. L'amplitud, el període i la forma de la circumnutaació depenen de l'espècie vegetal i del seu estat de desenvolupament, encara que les lianes –plantes de textura herbàcia o llenyosa, que posseeixen una tija allargada i flexible capaç d'enfilarse o d'arrossegar-se sobre un suport– mostren una capacitat de circumnutaació accentuada. Les plantes enfiladisses són capaces d'agafar-se a diversos suports simplement enrotllant-se al voltant d'un tutor, com ho fa la *Japanese morning glory (Ipomoea nil)*, o mitjançant l'ús de ganxets o uncínuls com la *Galium aparine*, també coneguda com apegalós, o s'agafen mitjançant circells, com fan algunes lleguminoses com el pèsol (*Pisum sativum*), o valent-se dels mateixos pecíols de les fulles (*Clematis glandulosa*), o d'arrels adventícies, com fa l'heura, *Hedera helix*.

**«CHARLES DARWIN
VA TRACTAR DE TROBAR
UNA EXPLICACIÓ PER
A LA DIVERSITAT BIOLÒGICA
I VA CONCLoure QUE
TOTES LES ESPÈCIES ESTAN
RELACIONADES LES UNES
AMB LES ALTRES, COM
A AVANTPASSATS
O COM A DESCENDENTS»**

■ L'INTERÈS DE DARWIN PER LA MORFOLOGIA DE LES PLANTES ENFILADISSES

El 2009 se celebra el dos-centè aniversari del naixement de Charles R. Darwin (1809-1882). Sempre m'ha sorprès l'interès per celebrar efemèrides succeïdes fa vint-i-cinc, cinquanta, cent o múltiples de cent anys. Com si el siste-



DARWINIANA

MONOGRÀFIC



ma decimal mantinguera alguna relació especial amb la successió de les coses i de les nostres vides. Personalment, i en tant ens referim al passat més o menys pròxim, preferesc pensar en termes de generacions humanes a les quals, si són recents, podem assignar un temps mitjà de vint-i-cinc a trenta anys. Així, el 2009, ens disposem a celebrar el naixement de Darwin, que va succeir fa unes set generacions, sis per a mon pare i cinc per al meu avi.

Charles Robert Darwin va tractar de trobar una explicació per a la diversitat biològica i va concloure que totes les espècies estan relacionades les unes amb les altres, com a avantpassats o com a descendents. Set generacions d'humans després de Darwin, un biòleg del desenvolupament diria que hi ha una gran unitat de disseny entre els milions d'espècies. El disseny genètic és molt semblant i per això molts gens són intercanviables entre els organismes tal com ho mostren els experiments de transgènesi.

Darwin va publicar *L'origen de les espècies* el 1859, quan comptava cinquanta anys. Els principis bàsics de l'evolució dels éssers vius mitjançant la selecció natural que es produiria com a conseqüència de la lluita per la vida van proporcionar una explicació a la gran diversitat biològica. Establerts aquests principis durant una reflexió que li va costar més de vint anys, Darwin sembla dedicar una activitat frenètica a ordenar les seues observacions i a realitzar-ne de noves que situa en un marc general en què la successió temporal de les formes canviant estaria lligada al balanç entre extinció i aparició de noves espècies. És en aquest context en què Darwin realitza les primeres observacions sistematitzades sobre les formes de les plantes enfiladisses i les implicacions que tenen per als moviments de les plantes.

Les estufes-hivernacle de plantes de la casa de Down de Darwin es van construir al començament de 1862. Durant els tres anys següents, quan tenia una salut delicada, Darwin va ser capaç d'observar moviments de nutació en les plantes enfiladisses, tant en les mencionades estufes com al seu estudi. Va publicar les seues troballes el 1865 –tan sols sis anys després de la publicació de *L'origen de les espècies*– sota el títol «The Movements and Habits of Climbing Plants» en el *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*, vol. 9, pàgines 1-128, incloent-hi tretze gravats en el text. Aquest treball ofereix una visió meravellosa de Darwin com a experimentador que realitza observacions sobre molt diverses espècies vegetals, que para especial atenció a no modificar allò que s'ha observat mitjançant els mètodes d'observació i que realitza mesures acurades. En un moment donat, Darwin descriu



Els circells de la carabassera (*Cucurbita maxima*) s'abracen i s'enganxen als objectes, agarrant-s'hi fermament fins formar una molla perfecta.

© Fotos d'aquesta doble pàgina: Valentín Rodríguez

«LA CAPACITAT D'EXECUTAR DETERMINATS MOVIMENTS ÉS UNA CARACTERÍSTICA DE LES PLANTES QUE ELS PERMET REALITZAR FUNCIONS COM L'ABSORCIÓ D'AIGUA I NUTRIENTS I OPTIMAR L'EXPOSICIÓ A LA LLUM»

com «la planta va intentar enrotllar-se sense aconseguir-ho al voltant d'un tutor de 12,7 cm de diàmetre, mentre que sí que havia aconseguit enrotllar-se al voltant d'un altre de 9,16 cm». És fàcil imaginar-se Darwin en la seua estufa anotant aquestes mesures en el seu quadern amb l'ajuda d'un senzill peu de rei.

Darwin tractava els éssers vius com a organismes adaptatius en què les estructures morfològiques contribuïen a fer-los sobreviure. De fet, s'ha criticat Darwin per ser massa teleològic en les seues aproximacions, encara que en realitat les explicacions teleològiques poden ser útils si s'apliquen amb cautela i estimulen les investigacions creatives. Per a Darwin, els éssers vius realitzen accions orientades a aconseguir metes i pensant així li resultava més fàcil realitzar especulacions respecte a les lleis físiques i biològiques implicades. Començar des d'una posició teleològica i buscar després explicacions mecanicistes va proporcionar a Darwin un mètode adequat per a descriure formes, funcions, causes i efectes.

Charles Darwin va seguir interessat per l'estudi del moviment de les plantes després de la seua primera publicació sobre els moviments de les plantes enfiladisses el 1865. De fet, va realitzar una publicació conjunta amb el seu fill Francis el 1880, quan comptava 71 anys i tan sols dos anys abans de morir, titulada *The Power of Movement in Plants* on van exposar que els mateixos mecanismes proposats per a explicar els moviments de nutació de les enfiladisses són vàlids per a les plantes angiospermes en general.

■ TIPUS DE PLANTES ENFILADISSES SEGONS DARWIN: IMPLICACIONS EVOLUTIVES

D'acord amb el mètode de treball de Darwin des de l'enfocament teleològic al mecanicista, podem suposar que les plantes es converteixen en enfiladisses a fi d'assolir la llum i aconseguir exposar a l'acció d'aquesta i a la de l'aire fresc una gran superfície de les seues fulles. Les plantes enfiladisses aconsegueixen el seu objectiu amb una despesa molt petita en matèria organitzada si la comparem amb el que han d'efectuar els arbres, que han de disposar de troncs massissos capaços de suportar la càrrega de branques pesades. Aquesta despesa

«DURANT TRES ANYS
DARWIN VA SER CAPAÇ
D'OBSERVAR ELS MOVIMENTS
DE NUTACIÓ EN LES
PLANTES ENFILADISSES,
TANT EN LES ESTUFES-
HIVERNACLE DE LA CASA DE
DOWN COM AL SEU ESTUDI»



mínima explicaria que hi haja tantes plantes enfiladisses, pertanyents a ordres molt distints, en tots els racons del món. Podem, amb Darwin, classificar aquestes plantes en quatre tipus, excloent-ne aquelles que únicament són capaces de reptar amb dificultat per damunt de les mates sense ajuda d'òrgans especialitzats. Així, distingim entre les plantes enfiladisses que s'ajuden de ganxets o uncínuls, que serien les menys eficaces de totes, almenys en els llocs de clima temperat, i que es poden enfilear només enmig d'una massa de vegetació embullada; les enfiladisses que es valen d'arrels adventícies que estan excel·lentment adaptades per a enfilear-se per les cares nues de les roques o per les soques dels arbres –no obstant això, quan s'enfilen per les soques estan obligades a romandre en l'ombra de manera que no poden

passar d'una branca a l'altra i cobrir la totalitat del cim de l'arbre pel fet que les seues radicles, per a poder adherir-se, requereixen un contacte estret i continuat amb una superfície estable–; les simplement enfiladisses, capaces d'enrotllar-se al voltant d'un suport o tutor, i aquelles altres que estan dotades d'òrgans sensibles, a saber, les plantes que s'enfilen amb ajuda de les fulles o les que són portadores de circells.

Preses en conjunt, les simples enfiladisses i les que disposen d'òrgans sensibles són més nombroses i disposen de mecanismes per a enfilear-se més perfeccionats que els dos tipus primers. De fet, les plantes enfiladisses que tenen la capacitat de girar espontàniament i d'agafar-se als objectes amb què entren en contacte poden passar amb facilitat des d'una

branca a una altra i s'asseguren una àmplia exposició a la llum del sol.

Els tipus de plantes simplement enfiladisses que s'enrotllen a un tutor, les plantes que s'ajuden de les fulles i les plantes portadores de circells mostren fenotips que s'aproximen gradualment els uns als altres i quasi totes tenen la capacitat de girar espontàniament. Ens podem preguntar amb Darwin si aquesta graduació es pot interpretar dient que les plantes que pertanyen a un tipus han passat o podrien passar al llarg d'un interval de temps prou llarg des d'un tipus a un altre. Per exemple, una planta portadora de circells ha assolit la seua estructura actual sense haver existit prèviament com





una enfiladissa que es val de les fulles o que s'enrotlla a un tutor?

Si considerem per separat les plantes que es valen de les fulles per a enfilar-se, la idea que potser inicialment van ser plantes simplement enfiladisses és molt atractiva. Els entrenusos de totes, sense excepció, giren exactament de la mateixa manera que les enfiladisses: unes poques poden encara girar bé i moltes altres ho fan de manera imperfecta. Uns quants gèneres d'enfiladisses que es valen de les fulles són pròxims a altres gèneres que s'enrotllen a tutors. També hem de considerar que la possessió de fulles amb pecíols sensibles, amb la capacitat consegüent d'agafar objectes, seria de poca utilitat per a una planta a menys que estiguera associada a la disposició d'entrenusos capaços de girar, mitjançant els quals les fulles poden entrar en contacte amb un suport. D'altra banda, els entrenusos que giren són suficients, sense cap altra ajuda, per a conferir la capacitat d'enfilar-se, de manera que sembla probable que les plantes que s'enfilen gràcies a les fulles van ser prèviament enfiladisses i posteriorment van ser capaces d'agafar-se a suports, una habilitat que representava un avantatge addicional.

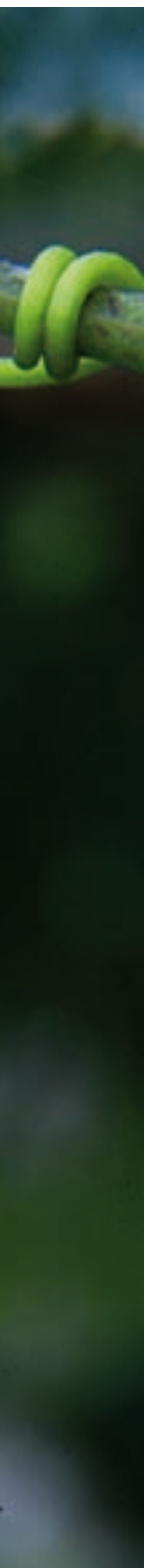
Per la mateixa raó, és probable que totes les plantes enfiladisses portadores de circells foren en el seu estat primigeni plantes simplement enfiladisses, és a dir, que siguin descendents de plantes que tenien la capacitat d'ascendir, enrotllant-se en espiral al voltant d'un suport. Els entrenusos de la major part de les enfiladisses amb circells giren i, en unes poques espècies, la tija flexible conserva la capacitat d'enrotllar-se en espiral a un tutor vertical. Com que les plantes portadores de circells han patit molts més canvis que les enfiladisses que s'ajuden de les fulles, no és sorprenent que els seus suposats hàbits primigenis de girar i enrotllar-se s'hagen modificat o perdut amb més freqüència que en aquestes altres.

És possible que Darwin coneguera les observacions de Johann Wolfgang von Goethe –ja que aquest pertanyia a la generació del seu avi– sobre la metamorfosi de les plantes, en les quals va proposar que tots els òrgans de les plantes són fulles modificades. En tot cas, resulten una delícia els experiments de Darwin amb diverses espècies de *Lathyrus* en què descriu la transformació de fulles en circells i com en aquest cas es produeix un desenvolupament exagerat de les estípules com a mecanisme compensatori de l'absència de fulles. Aquestes observacions el van portar a proposar que les plantes portadores de circells, que es formen a partir de fulles modificades, van ser primigèniament plantes enfiladisses que s'ajuden de les fulles. Emergeixen així els circells com a elements adaptatius que, d'acord amb Darwin, mostren un alt estat d'organització en les plan-



© Fotos d'aquesta doble pàgina: Valentín Rodríguez

Algunes plantes enfiladisses s'agarren mitjançant els circells –tiges, fulles o pecíols especialitzats, capaços d'enfilar-se al voltant dels objectes que toquen. És el cas de la parra (*Vitis vinifera*) de les imatges.



tes enfiladisses: inicialment, els cercells es redrecen a causa de la força de la gravetat, responen a la llum corbant-se cap a o des d'aquesta o la ignoren segons resulte més avantatjós. Giren durant uns quants dies, espontàniament, amb un moviment constant. Després topeten amb algun objecte i es cargolen ràpidament, s'hi agafen fermament i en el transcurs d'unes hores es contrauen en espiral i formen una molla perfecta. Cessen tots els moviments i els teixits es fan forts. Els cercells han fet la seua feina, i de manera admirable.

■ LES BASES GENÈTIQUES DELS MOVIMENTS DE LES PLANTES

Set generacions després de les observacions de Darwin sobre el moviment de les plantes enfiladisses avui conegut com circumnutació comencem a comprendre les bases moleculars que el sustenten. La major part de les plantes és capaç de realitzar un moviment oscil·latori denominat circumnutació mitjançant el qual pot rotar al voltant d'un eix central durant el creixement. Aquesta capacitat és major en les plantes enfiladisses i, encara avui, discutim si es tracta d'un moviment endogen de tipus nàstic o, al contrari, depèn del gravitropisme.

La relació entre circumnutació i gravitropisme ha estat proposada per Kitazawa i els seus col·laboradors basant-se en observacions sobre un mutant insensible a la gravetat de *Ipomoea nil* denominat *weeping* (ploró). La tija mostra un fenotip de caiguda cap al sòl i, a més, és incapaç de circumnutar. També abonen aquesta hipòtesi les observacions sobre mutants gravitropics d'*Arabidopsis thaliana*, amb cèl·lules perceptores de la gravetat o estatocists que presenten disfuncions. Els estatocists es localitzen en cèl·lules del centre de la columel·la de la caliptra de l'arrel i en les cèl·lules endodèrmiques adjacents al teixit vascular de les tiges. Aquestes cèl·lules es valen d'amiloplasts densos denominats estatolits per a moure's en resposta a la gravetat. Doncs bé, mutants d'*Arabidopsis* amb baix contingut en midó i, per tant, amb estatolits defectuosos tenen reduïda tant la seua capacitat de resposta a la gravetat com la de circumnutar.

A més, el mutant *scr* (de *scarecrow* o "espantall"), que no té endodermes, té una tija insensible a la gravetat i ha perdut dràsticament la seua capacitat de circumnutar. El gen *SCR* s'ha caracteritzat a escala molecular i pertany a una família gènica de factors transcripcionals que són necessaris perquè es produesquen les divisions cel·lulars asimètriques requerides durant la diferenciació de l'endoderma en tiges i arrels. Com que els fenotips del mutant *weeping* de *Ipomoea* i *scarecrow* d'*Arabidopsis* són semblants, s'han realitzat estudis de funcionalitat del gen *SCR* consistents a aïllar l'esmentat gen de *Ipomoea nil* (*Pn SCR*) i comprovar que és capaç de complementar la mutació en el fons genètic *scr* d'*Arabidopsis*. Açò abonaria la idea que el gen *SCR* és necessari per a la diferenciació de l'endodermis i per a la percepció de la gravetat en *Ipomoea*.

També s'ha caracteritzat la mutació del gen *Pn SCR* en el mutant *weeping*. La proteïna que codifica el gen mutat presenta una inserció d'un aminoàcid en el motiu altament conservat VHIID d'aquest factor de transcripció. S'ha comprovat que aquesta mutació és la causa d'una circumnutació defectuosa comparant la resposta gravitropica en *Ipomoea nil* silvestre i en plantes transgèniques d'*Arabidopsis* que expressen l'al·lel mutant *scr*. Finalment, s'ha comprovat que altres mutants d'*Arabidopsis* que, encara que tenen endodermis, mostren un moviment anormal dels seus estatolits, presenten també un moviment de circumnutació anormal. Totes aquestes observacions suggereixen que els moviments oscil·latoris de circumnutació estan adaptats directament a la

percepció de l'estímul extern de la gravetat, almenys en *Ipomoea* i *Arabidopsis*.

Charles i Francis Darwin, per contra, van proposar que la circumnutació respon a un estímul i a un aparell regulador interns de la planta. Hi ha també altres observacions actuals, com les realitzades amb plantes de gira-sol a bord del transbordador espacial *Columbia*, que suggereixen que la circumnutació pot dissociar-se de la percepció de la gravetat, ja que es pot donar el moviment en absència d'acceleracions gravitacionals significatives, com és el cas de la microgravetat. Les plantes de gira-sol tenen una gran capacitat de circum-

«PER A DARWIN, ELS ÉSSERS VIUS REALITZEN ACCIONS ORIENTADES A ACONSEGUIR METES I PENSANT AIXÍ LI RESULTAVA MÉS FÀCIL REALITZAR ESPECULACIONS RESPECTE DE LES LLEIS FÍSQUES I BIOLÒGIQUES IMPLICADES»





© Valentín Rodríguez

És probable que les plantes portadores de circells foren originalment simples enfiladisses que tenien la capacitat d'ascendir enfilant-se en espiral al voltant d'un suport. En la imatge, sarsaparrella (*Smilax aspera*).

nutació, doncs bé, Brown i el seu equip van demostrar que el 93% de les plàntules de gira-sol poden realitzar el moviment oscil·latori en condicions de microgravetat, encara que amb una amplitud i durada menor que les plantes crescudes a la Terra. Atesa la dificultat de repetir estudis en condicions de microgravetat, ara com ara no és possible aclarir si les discrepàncies ací descrites tenen una explicació basada en l'espècie vegetal utilitzada en els estudis o si tenen una base associada al disseny experimental (i.e. lloc de germinació de les llavors, etc.).

En resum, per a explicar la circumnutació de les plantes es postula, d'una banda, un model que basaria el control d'aquest moviment en un oscil·lador intern lligat al ritme circadià i, d'altra banda, un model dependent de la força de la gravetat consistent en la denominada teoria de Cholodny-Went. Aquesta teoria explica les asimetries en la velocitat de creixement d'un òrgan o teixit per asimetries en les concentracions d'auxines que es produeixen abans i durant el creixement asimètric. Així, les oscil·lacions de la circumnutació s'interpretarien com una sèrie contínua de respostes



© METROE

Les plantes conegudes com la *Japanese morning glory* (*Ipomoea nil*), en la imatge, són enfiladisses capaces d'enfilar-se a diversos suports enrotllant-se al voltant d'un tutor.

compensatòries de la planta als canvis d'orientació del seu aparell sensor de la gravetat respecte del vector de la força de la gravetat.

Finalment, hi ha defensors d'un tercer model integrador dels dos anteriors que es basa en dos oscil·ladors. D'acord amb aquest model, la circumnutació representa una reacció gravitròpica que actua com un oscil·lador que es retroalimenta externament juntament amb un altre oscil·lador intern que li proporciona un senyal rítmic. ☺

BIBLIOGRAFIA

- 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. i 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. i M. TASAKA, 2004. «Gravity sensing and signalling». *Curr. Opin. Plant Biol.*, 7: 712-718.

José Pío Beltrán. Institut de Biologia Molecular i Cel·lular de Plantes (CSIC-Universitat Politècnica de València).