

Darwin botánico: origen, desarrollo y perspectivas de la fisiología vegetal

José López Bucio

Instituto de Investigaciones Químico Biológicas
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

Resumen

La fisiología vegetal surge a partir de la botánica experimental en la segunda mitad del siglo XIX gracias a los trabajos de Charles y Francis Darwin. Padre e hijo, respectivamente, sentaron las bases de una ciencia moderna, arraigada en el método científico y una forma de pensar que le llevó a conducirse por su propio cauce. Aunque los anales de la historia han registrado escasamente este acontecimiento, cuando hablamos de procesos, mecanismos, comunicación, e incluso inteligencia en organismos vegetales, necesariamente volvemos a los orígenes y la polémica renace como en tiempos de los Darwin. Nunca había sido tan pertinente abordar un acontecimiento tan significativo como en estos tiempos en que se cuenta con las técnicas de secuenciación masiva de los genes, de las proteínas, la identificación de los metabolitos que delimitan la identidad de una especie, el estudio de sus microbiomas, o cuando escudriñamos los secretos de las células vistas en color a través del microscopio. Las perspectivas que surgen, van desde la llamada biología translacional, la revolución genómica y las plantas transgénicas hasta su posible impacto en la búsqueda de una nueva “revolución verde”.

Abstract

The science of plant physiology evolved from experimental botany in the second half of the XIX century from the work of Charles and Francis Darwin. Father and Son, respectively, started a new science, following the principles of the scientific method and revolutionary thinking. Although scarcely recognized, their first steps set the basis to study the processes, mechanisms, communication and even intelligence of plants, and when we think about it, necessarily the origins come back and the polemics starts again as in Darwinian times. Never as today, becomes important to highlight the influence of the Darwin reasoning on the modern massive sequencing techniques to decipher the gene, protein and metabolic composition of plants and their microbiomes, or when we explore the secrets of their cells under the color of microscopy. The perspectives open the possibility of multiple applications from translational biology to the genomics revolution, transgenic plants or the search of a new “green revolution”.

Introducción

Los fisiólogos vegetales estudian el funcionamiento de las plantas a través de procesos como la fotosíntesis, la transpiración, la nutrición, las hormonas, los tropismos, los ritmos circadianos, la adaptación al estrés, la germinación de las semillas, así como la formación de órganos y tejidos. Formalmente, la fisiología vegetal es una ciencia que puede o no considerarse parte de la botánica. Los estudios pioneros de Carl von Linné (Linneo; 1707-1778), Alexander von Humboldt (1769-1859), Alphonse de Candolle (1806-1893), y las contribuciones de las escuelas francesa y alemana de finales del siglo XVIII y la primera mitad del siglo XIX, consolidaron a la botánica como una ciencia experimental, sentaron los fundamentos para los esquemas modernos de clasificación de los organismos y avanzaron el conocimiento sobre el funcionamiento de órganos y tejidos que más tarde darían lugar a la teoría celular (Friedman y Diggle, 2011).

El estudio de las plantas ha estado relacionado íntimamente con los procesos del desarrollo y organogénesis (**Figura 1**). Caspar Friedrich Wolff (1733-1794) y Johann Wolfgang Goethe (1749-1832), fundadores de la botánica comparativa y de la anatomía vegetal, enfocaron su atención en las estructuras más hermosas y llamativas, las flores, que se distinguen por la presencia de pigmentos y por la emisión de aromas, apreciadas por los humanos y cuya función natural radica en la

atracción de polinizadores. En 1759, Wolff publicó su tesis doctoral “*Teorías sobre el origen, la epigenesis en plantas y animales*”, en la que propone que las hojas son las unidades que conforman a los vegetales y que las flores son en realidad hojas modificadas. Por otra parte, Goethe (1790) en su obra “*Un intento para explicar la metamorfosis de las plantas*”, argumenta que los diversos órganos laterales y apicales del follaje surgen por la metamorfosis de las hojas. En Inglaterra, Erasmus Darwin realizó descripciones detalladas de plantas de jardín en sus obras “*El Jardín Botánico*” y “*Fitología*”, publicadas en 1791 y 1800, respectivamente (Coen 2001; Tooke y Battey, 2003).

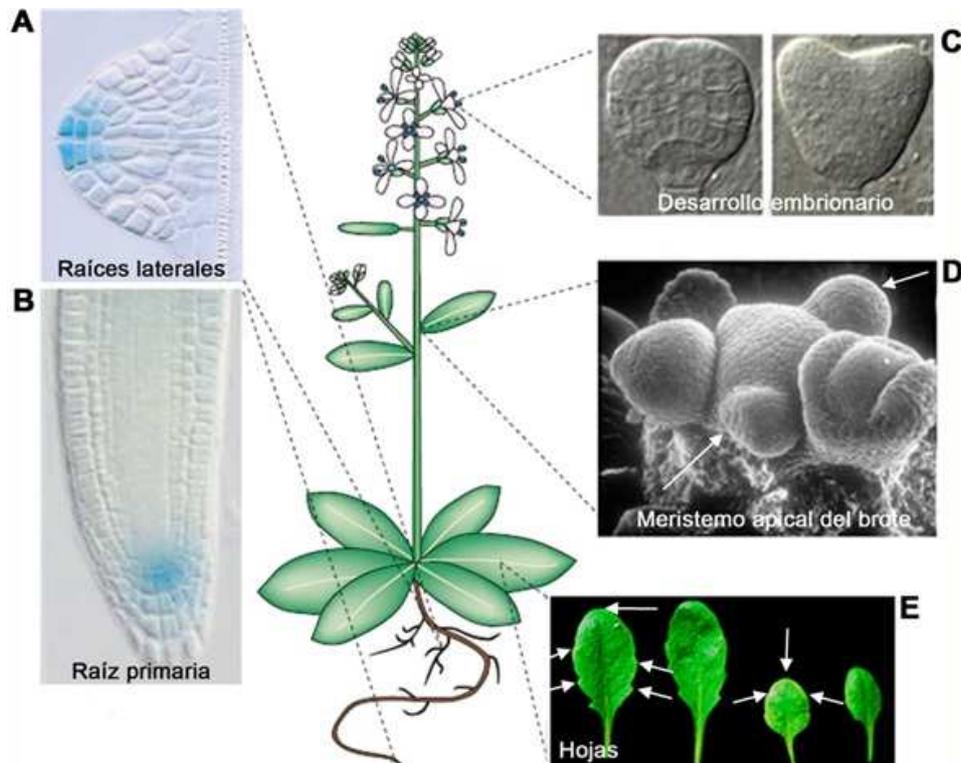


Figura 1. La organogénesis de las plantas. Esquema de *Arabidopsis thaliana* donde se muestran imágenes de las zonas de crecimiento, que son altamente sensibles a estímulos. (A) Primordio de una raíz lateral, con el meristemo en formación. (B) Región apical de la raíz primaria mostrando la cofia y el meristemo. (C) Embriones en desarrollo, (D) Meristemo del brote o tallo, (E) Sitios en las hojas donde ocurre la producción de auxinas (flechas blancas). Figura proporcionada por Amira Garnica-Vergara.

A partir de 1830, gracias a los avances en las técnicas de microscopía, investigadores en Francia, Alemania y Rusia describieron la estructura de los

meristemas, escudriñaron la forma como se desarrollan las hojas y las flores y se maravillaron al encontrar que dichos procesos son ubicuos en la mayor parte de las especies vegetales. Los reportes científicos incluían dibujos y representaciones artísticas detalladas de los especímenes bajo análisis que se publicaban en libros para todo público, en los que los gastos de publicación eran subvencionados por los autores o en común acuerdo, por los autores y editores con cargo a las ganancias obtenidas por las ventas de la obra. En Francia y Alemania, se establecieron revistas especializadas para reportar hallazgos novedosos, principalmente de investigadores vinculados a institutos, jardines botánicos y universidades, como ocurre hoy en día. Este momento marca un parte-aguas en la transición de la botánica hacia la fisiología vegetal, en 1835 el eminente botánico John Stevens Henslow (1796-1861), uno de los mentores más influyentes en la trayectoria de Charles Darwin (1809-1882), publicó su libro "*Botánica descriptiva y fisiológica*", donde anticipa que los principios (mecanismos) que subyacen la metamorfosis de hojas a flores obedecerían a reglas bien definidas y tendrían que abordarse con estrategias diferentes a la simple descripción de estructuras anatómicas (Henslow, 1835). No es casualidad que Henslow propusiera a Charles Darwin para la expedición del Beagle en su papel de botánico, la razón que se esgrime sería la confianza y el conocimiento que habría alcanzado su pupilo sobre los sistemas vegetales.

La fisiología vegetal surge con la aceptación del concepto de que las células son la unidad estructural y funcional de los organismos, construido por Friedrich Theodor Schwann (1810-1882), Matthias Jakob Schleiden (1804-1881) y Rudolf Virchow (1821-1902) y de que el fenotipo surge como una respuesta celular ante la influencia del ambiente, según se infiere en "*El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas preferidas en la lucha por la vida*", publicada en 1859. Aunque el prestigio universal de Charles Darwin se sostiene mayormente por el libro cuyo título se ha mencionado, su contribución a la botánica experimental y, en particular, al desarrollo de la fisiología vegetal, ha sido abordada muy esporádicamente en la literatura. Más aún, la trascendencia de su obra, continuada y enriquecida con las aportaciones de su hijo, Sir Francis (Frank) Darwin (1848-1925), permitió el surgimiento de una nueva ciencia que considera a los vegetales como organismos fascinantemente complejos, muy eficientes en los sistemas de integración y procesamiento de información (Trewavas, 2002; Chamovitz, 2012; Pollan, 2013).

Esta revisión no pretende ser ni extensiva ni exhaustiva, más bien busca contribuir con algunos puntos de opinión y destacar la contribución de Charles Darwin al nacimiento de la fisiología vegetal y su desarrollo, es opinión del autor que el pensamiento darwiniano continúa vigente y renovado. El entendimiento de los mecanismos de funcionamiento de las plantas y sus relaciones con otros organismos abre amplias posibilidades para innovaciones en el campo de la biotecnología agropecuaria, la formulación de nuevos productos y en la eficiencia de producción buscando un entorno más saludable y sustentable.

Charles Darwin y la botánica

En una era caracterizada por las computadoras, el internet y las redes sociales, y en la que los factores de impacto de las revistas dominan el trabajo de los científicos, resulta difícil imaginar cómo era la generación y transmisión del conocimiento, así como la difusión de los hallazgos, en los tiempos de Charles Darwin. Hacía tiempo que en Europa se habían minado los recursos naturales, su localización geográfica y la necesidad de documentar las riquezas de nuevos territorios se abría como oportunidad para individuos curiosos, capaces de invertir algunos meses o años para enrolarse en viajes de reconocimiento a otros continentes.

La incorporación de Charles Darwin en el Beagle (1831-1836), barco de la armada real británica cuya misión era cartografiar y documentar los recursos hidrológicos y geológicos de América del sur, le atrajo gran experiencia en el conocimiento de las especies vegetales en los territorios que visitaba (Hopper y Lambers, 2009). No es desconocida la afición que sentía por las plantas desde muy joven, que se convirtió en pasión con el paso de los años. En la última década de su vida, asistido por su hijo Frank, estudió el comportamiento vegetal, los tropismos y enfocó su interés en la biología de la raíz, hasta entonces ignorada por los botánicos.

Las siguientes obras fueron publicadas por Charles Darwin desde 1864 hasta 1880 con el apoyo y financiamiento del Editor John Murray: "*El movimiento y hábitos de plantas trepadoras*", "*Las variaciones de plantas y animales bajo domesticación*", "*Plantas insectívoras*", "*Sobre la fertilización de orquídeas por los insectos*", "*Los efectos de la polinización cruzada y la autofecundación en el reino vegetal*", "*Las diferentes formas de las flores en plantas de la misma especie*" y "*El poder del movimiento en las plantas*". Su libro sobre plantas insectívoras tuvo gran acogida y rápidamente alcanzó enormes ventas.

De especial relevancia en sus investigaciones fueron las orquídeas, que crecían en abundancia en los campos cercanos a su residencia en Down, situada en el distrito londinense de Bromley. Según relata en su autobiografía, el interés sobre la polinización por insectos habría sido anterior a 1839, y le habría llevado a pensar que la transmisión cruzada del polen contribuye con la estabilidad del fenotipo de la especie vegetal, aspectos que abordó posteriormente en su obra sobre el origen de las especies (Yam *et al.*, 2009). A pesar de no contar con un laboratorio bien establecido, ya que los Darwin realizaban sus experimentos en los invernaderos de su casa, su enorme capacidad analítica les permitió formular teorías vanguardistas, llegando a proponer que la raíz contiene un grupo de células que funciona como un centro de recepción de información, similar al cerebro de un invertebrado, según se sostiene en “*El poder del movimiento en las plantas*” (Darwin y Darwin, 1880). Desafortunadamente, la enorme publicidad alcanzada por “*El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas preferidas en la lucha por la vida*”, la polémica suscitada por sus ideas revolucionarias, el desconocimiento de su trabajo con las plantas o su descalificación por los botánicos renombrados de la época, que consideraban a los Darwin *amateurs* en el campo, llevaron casi al olvido sus contribuciones.

La transición de la botánica hacia la fisiología vegetal

Lo que hace diferente el pensamiento darwiniano del resto de los botánicos del siglo XIX es el análisis de causa-efecto en el estudio de los procesos biológicos, la amplitud de sus análisis sobre el funcionamiento de organismos de diferentes reinos (plantas y animales), y la proyección de sus resultados. Llegó a comparar la riqueza de las adaptaciones en la morfología floral de las orquídeas con la observada en los picos de los pinzones, conjeturando que tal sofisticación obedecía a las mismas reglas en que opera la selección natural (Yam *et al.*, 2009).

En “*El poder del movimiento en las plantas*” (1880), libro publicado al final de su vida y que despertó considerable interés, ya que la primera impresión se vendió tan rápidamente que se hizo, de inmediato, una segunda, se presentan los resultados de numerosos experimentos con plantas trepadoras. Lo que más destaca en ella son las observaciones sobre tropismos, es decir, la dirección del movimiento de un órgano, llámese tallo o raíz, hacia un estímulo como la luz (fototropismo) o la gravedad (gravitropismo), que se percibe de forma unilateral o asimétrica en los tejidos. Aquí concluyó que la recepción del estímulo causa la acumulación de una

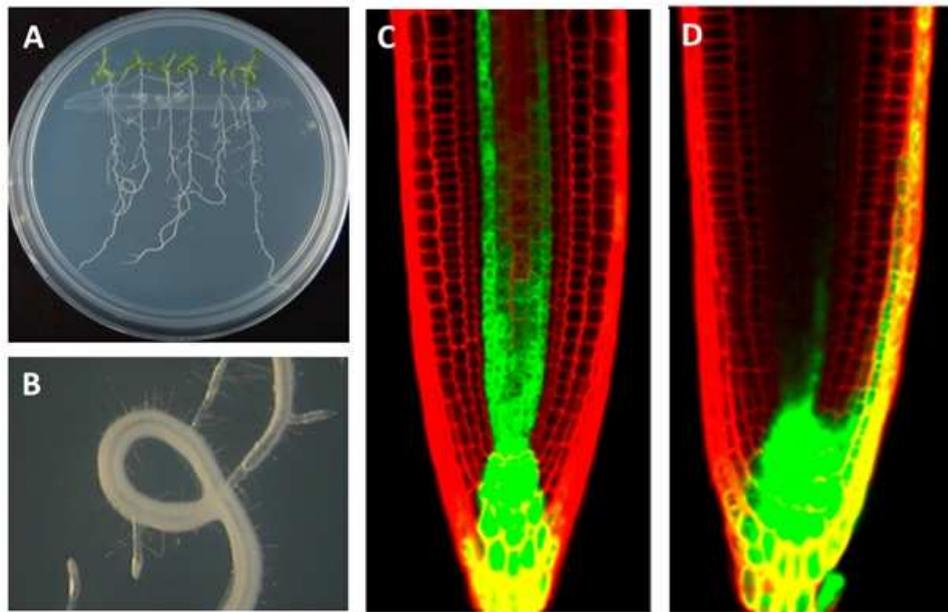


Figura 2. El gravitropismo y el transporte de auxinas. (A) Fotografía de plantas de *Arabidopsis thaliana* en co-cultivo con una rizobacteria que afecta la dirección del crecimiento de la raíz. (B) Se ilustra uno de los giros, causados por el movimiento autónomo. Los giros de la raíz coinciden con la desviación del flujo de auxinas desde la zona central (C), hacia la zona lateral de la raíz (D) en colores verde y amarillo. Imágenes proporcionadas por Salvador Barrera Ortiz y León Francisco Ruiz-Herrera.

substancia que se transmite a un sitio distante en donde ocurre la curvatura o giro de la estructura.

La escuela alemana de botánica tenía enorme prestigio en la Europa de finales del siglo XIX. Su representante más destacado era Julius von Sachs (1832-1897), profesor en Würzburg, investigador talentoso y autor prolífico que estudió diversos temas que van desde la germinación de las semillas hasta los tropismos, así como las estructuras sub-celulares y los organelos en diferentes tejidos vegetales. Al igual que Darwin, von Sachs proponía la existencia de sustancias específicas que se transportarían del tallo a la raíz y viceversa, determinando la naturaleza propia de un órgano. También proponía que las curvaturas en respuesta a los tropismos se debían a un crecimiento diferencial entre las células del lado cóncavo y el convexo del tejido químicamente sensible. Ambos investigadores tenían razón, décadas después se demostraría que la molécula responsable del fototropismo en los tallos y del gravitropismo en la raíz es el ácido-indol-3-acético (AIA), molécula que forma

parte de un grupo amplio de sustancias bioactivas conocidas como auxinas y que son producidas por plantas y microorganismos (**Figura 2**, Thimann y Schneider, 1939; Enders y Strader, 2015).

A partir de los estudios pioneros de Charles Darwin emergen tres áreas de enorme impacto: 1) La señalización química en eucariotas y su papel adaptativo en las plantas, 2) El funcionamiento de las fitohormonas y su transporte en el proceso de elongación celular y, 3) La búsqueda de los receptores y mecanismos asociados a la percepción de la luz y la gravedad (Holland *et al.*, 2009; Kutschera y Briggs, 2009). A pesar del reconocimiento que ya tenía Darwin cuando sus trabajos en plantas se hicieron públicos, la índole polémica de sus opiniones en las que consideraba a éstas como organismos sensibles, adaptables, eficientes, con movimiento autónomo y comportamiento inteligente, le dejaba fuera del campo de la botánica experimental y le mantuvo así más de un siglo. Al respecto, es pertinente mencionar los aportes de Francis Darwin a la colaboración con su padre, ya que por sí mismo habría aprendido las metodologías y las normas aplicadas en el laboratorio de von Sachs y sus alcances durante los periodos 1878-1879 y 1881. En este momento, la referencia a los trabajos de colegas en forma de citas comenzó a formar parte de los estándares en publicaciones científicas (Kutschera y Briggs, 2009).

Los sentidos de las plantas

Desde un punto de vista antropocéntrico, el desarrollo del cerebro y su funcionamiento como órgano integrador de información biológica y rector del funcionamiento corporal a través del sistema nervioso periférico, ha posicionado al hombre como la especie dominante en el planeta. La unidad celular implicada en la transmisión y almacenamiento de información cognitiva es la neurona, íntimamente vinculada con regiones funcionales discretas que reciben la información del ambiente a través de los sentidos de la vista, el olfato, el gusto, el tacto y el oído. Cada uno de los sentidos consiste de células especializadas que tienen receptores (proteínas) que reaccionan a estímulos específicos. Dichas células están conectadas por medio de redes neuronales al cerebro y la transmisión del estímulo se amplifica mediante impulsos eléctricos, corrientes iónicas y/o por la liberación de moléculas denominadas neurotransmisores que poseen diferentes estructuras químicas.

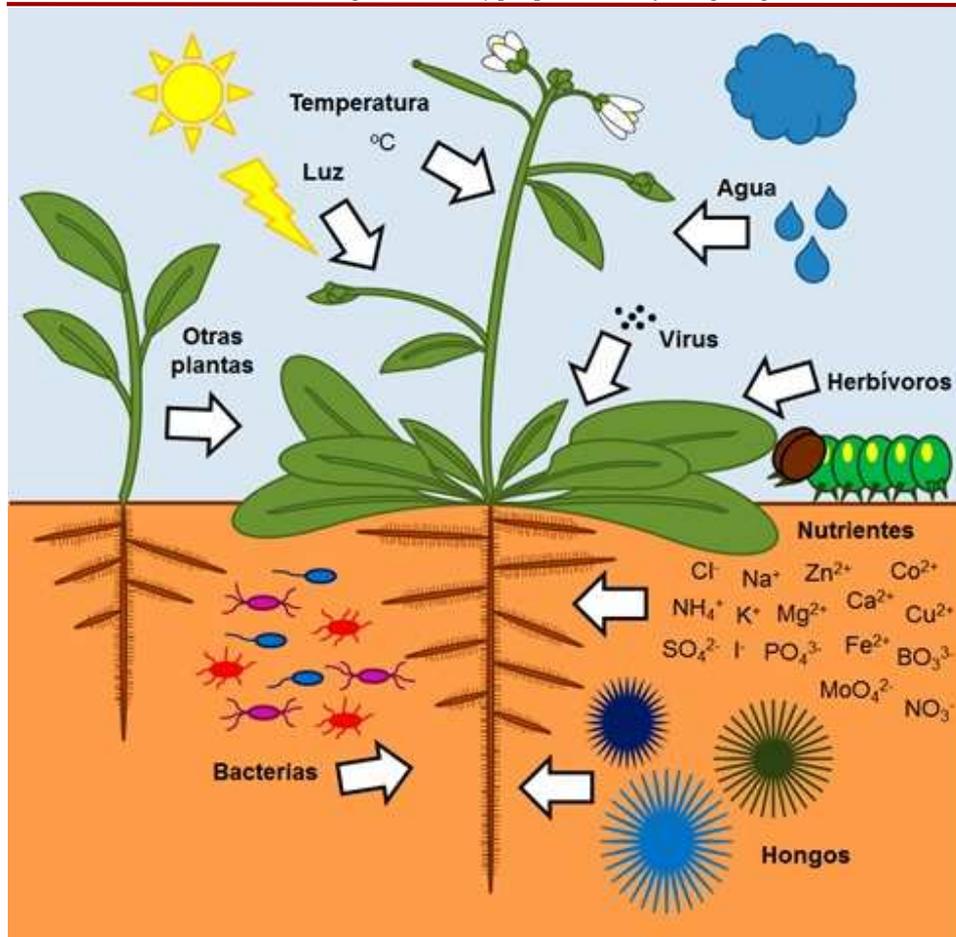


Figura 3. Percepción de estímulos. Las plantas detectan una variedad muy amplia de estímulos, como la densidad poblacional y presencia de microorganismos, las moléculas que se emiten como volátiles, los nutrimentos minerales, así como factores ambientales como la calidad e intensidad de la luz, la temperatura y el viento. Imagen proporcionada por el M.C. Salvador Barrera Ortiz.

La forma como las células animales reconocen los estímulos es sorprendente, baste mencionar dos ejemplos: 1) Las células responsables del olfato en un mamífero pueden reconocer más de 10,000 olores diferentes, los cuales se detectan por no menos de 1,000 proteínas codificadas por igual número de genes, descubrimiento que valió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina a Richard Axel y Linda B. Buck (Buck y Axel, 1991). 2) El sentido de la vista nos pone en comunicación con el

mundo que nos rodea. En los ojos existen millones de células especializadas en la foto-recepción que son ricas en proteínas sensibles a la luz denominadas foto-receptores y cuyo funcionamiento permite reconocer formas, tamaños, colores y movimiento. Es tan sensible la respuesta que una sola célula puede reaccionar a tan sólo 10 fotones y mandar la información al cerebro que la interpreta como un haz de luz (Nathans, 1987).

Las plantas no son tan distintas de los animales en la forma como perciben los estímulos. Para la detección de aromas, poseen un sistema de recepción análogo al olfato de los animales y se han identificado al menos 1,700 moléculas como parte de compuestos volátiles responsables del olor de las flores, o los que se producen ante el daño de las hojas por la mordedura de insectos o depredación por herbívoros y que activan respuestas de alerta en plantas vecinas e incluso en otros organismos de diferentes reinos (**Figura 3**; Baldwin, 2010). Adicionalmente, se han reportado compuestos volátiles provenientes de hongos y de bacterias que influyen en los procesos de crecimiento y desarrollo y al mismo tiempo fortalecen la inmunidad vegetal (Ping y Bolland, 2004; Garnica-Vergara *et al.*, 2015), lo que anticipa la existencia de una extensa familia de receptores, cuya naturaleza estructural y funcional permanece elusiva.

La forma como las plantas reaccionan ante la luz y la obscuridad y sus gradientes, y el hecho de que las especies vegetales compiten por la luz como un elemento esencial, ha llamado la atención del ser humano desde tiempos inmemoriales. Una sofisticación de este comportamiento motivó a Charles Darwin a estudiar la biología de las plantas trepadoras, que son muy comunes en las regiones tropicales y en cuyos ecosistemas existen enormes gradientes de sombra, llegando a la conclusión de que el hábito de trepar constituía un comportamiento inteligente para competir por la adquisición de luz. Como en los animales, las plantas han desarrollado diferentes tipos de foto-receptores para percibir la luz en sus diferentes longitudes de onda, incluyendo el fitocromo, el criptocromo y la fototropina. Dichas proteínas tienen una importancia fundamental para el funcionamiento del organismo, ya que aspectos como la germinación de la semilla, la floración, el desarrollo de los frutos, y la fotosíntesis, están íntimamente vinculados con la disponibilidad de luz (Smith, 2000; Briggs y Olney, 2001). La actividad de los foto-receptores modifica la biosíntesis de las fitohormonas como las auxinas, las giberelinas, el ácido abscísico y las citocininas (Sun y Deng, 2010).

En animales, la transmisión del impulso eléctrico en las sinapsis de las neuronas ocurre mediante la liberación de sustancias de naturaleza química diversa,

conocidas comúnmente como neurotransmisores. La existencia de neurotransmisores en las plantas es un hecho bien conocido, de tal forma que se han conducido investigaciones para clarificar su posible bioactividad e influencia en la fisiología de éstos organismos. Moléculas como el glutamato, la melatonina y la serotonina inhiben o promuevan la formación de órganos y tejidos vegetales, por ejemplo, en la raíz inducen la ramificación y la formación de pelos radiculares, que son células especializadas en la captación de agua y nutrientes minerales (Pelagio-Flores *et al.*, 2011; 2012; Forde, 2014). Más aún, a pesar de no poseer neuronas, nervios o cerebro, algunas plantas como la mimosa (*Mimosa pudica*) y especies carnívoras como *Dionaea muscipula*, usan señales eléctricas para mover rápidamente las hojas o sus trampas para atrapar insectos. En estos casos, ocurre la generación y transmisión de un estímulo eléctrico que se propaga muy rápidamente (a una velocidad de 3 centímetros por segundo), similar a lo registrado en las neuronas y se identificó a dos receptores de glutamato que juegan un papel clave en la transmisión de las señales eléctricas y su dispersión a regiones distantes del tejido vegetal donde se percibe estímulo (Mousavi, 2013). Las respuestas al contacto breve de las hojas con plantas vecinas, o de la raíz al contacto con otras raíces, al movimiento inducido por el viento o la lluvia, o el daño causado por el ataque de herbívoros o la depredación, inducen cambios profundos en el comportamiento de las plantas y activan la comunicación química a través de sustancias volátiles, lo que tendría un impacto positivo en la sobrevivencia de la población ante cambios desfavorables en el ambiente (Markovic, 2016; Muñoz-Parra *et al.*, 2017).

Darwin es reivindicado: Un renacimiento en los conceptos de comportamiento e inteligencia en los vegetales

En la primera década del siglo XXI, un grupo de eminentes fisiólogos redescubrieron las ideas de Darwin y con base en sus propios conocimientos sobre el funcionamiento de los vegetales, replantearon la tesis de que las plantas actúan como organismos inteligentes. Anthony Trewavas, Profesor Decano de la Universidad de Edinburgo, bien conocido por sus trabajos de más de cuatro décadas sobre el funcionamiento de las fitohormonas y los mensajeros celulares como el calcio, publicó un trabajo en la revista *Nature* (Trewavas, 2002), y en su autobiografía (Trewavas, 2015), donde expuso diversos puntos de vista sobre aspectos adaptativos y de comportamiento que son análogos a la “toma de decisión” que tipifica la inteligencia en los animales. Frantisek Baluska y Stefano Mancuso, Profesores en las Universidades de Bonn y Florencia, respectivamente, han

conducido grandes esfuerzos para introducir los conceptos de redes sensoriales, sistemas de comunicación y respuestas inteligentes, algunos muy criticados, que sin embargo, podrían explicar la gran diversidad y capacidad adaptativa de las plantas en su ambiente natural, y que han permitido reivindicar los postulados darwinianos emitidos en “*El poder del movimiento de las plantas*” (Baluska *et al.*, 2009).

Las opiniones de dichos autores se han apoyado en información experimental muy sólida. Las raíces de las plantas pueden detectar y diferenciar la disponibilidad de cada uno de los elementos minerales como el fosfato, el nitrato y el sulfato, o micronutrientes como el hierro (López-Bucio *et al.*, 2003, Ruíz-Herrera *et al.*, 2015). También pueden reaccionar a la presencia de metales como el aluminio (Ruíz-Herrera y López-Bucio, 2013) o reconocer los tipos de microorganismos que las colonizan por las sustancias difusibles y volátiles que éstos emiten (Ortiz-Castro *et al.*, 2011). Una planta individual llega a desarrollar miles de raíces independientes, cada una con un centro de integración de información localizado cerca de su ápice, lo que nos permite imaginar las consecuencias de integrar tamaña red de información y las respuestas locales o a larga distancia que son procesadas, e incluso su transmisión a otros individuos.

Una nueva forma de pensar y sus posibles aplicaciones

La forma ancestral de considerar a las plantas como objetos casi inanimados y que la inteligencia y el comportamiento son propiedades exclusivas de los animales, precisa de una revaloración urgente. Las plantas, los animales y los seres humanos hemos co-evolucionado en un planeta maravilloso y único, y hemos coexistido con base en esas diferencias, hasta el punto de alcanzar una interdependencia en el metabolismo y las reacciones bioquímicas. Las plantas nos proporcionan alimentos, como semillas, frutos, follaje y tubérculos, además nos dotan de oxígeno, que son fundamentales para la sobrevivencia, pero también son organismos sésiles, tipificados en estructura por sus paredes celulares rígidas y por la forma como reaccionan ante los retos del ambiente en que viven. ¿Por qué es importante aceptar el comportamiento y la inteligencia como una propiedad de los vegetales? La respuesta es porque debemos cambiar la forma como nos relacionamos con ellas. Pensemos en una actividad humana, la agricultura. Cada año se aplican a las parcelas miles de toneladas de fertilizantes y agroquímicos para satisfacer la demanda mundial de alimentos, una estrategia basada en el pensamiento de que al igual que en los animales, la provisión de altos suministros de satisfactores

conducirá a un mejor crecimiento y desarrollo y, por lo tanto a mayores rendimientos en las cosechas. ¡Nada más equivocado! El abuso de agroquímicos ha conducido a la salinización de los suelos y al sostén de una productividad rentable sólo en el corto plazo. El reconocer que las raíces son capaces de percibir en forma y cantidad los nutrientes disponibles en el suelo, o el agua que se suministra con el riego, nos conduciría a un cambio en las estrategias de manejo agrícola, posiblemente con mejores efectos en la producción de alimentos a largo plazo y con efectos menos dañinos a los ecosistemas.

Los descubrimientos recientes de que las plantas coordinan su estado nutricional e inmune con la conformación de las poblaciones de bacterias que viven en sus tejidos (Castrillo *et al.*, 2017) y de que se pueden comunicar con los microorganismos a través de hormonas y moléculas relacionadas (Ortiz-Castro *et al.*, 2011; Garnica-Vergara *et al.*, 2015), nos abre un campo promisorio en la búsqueda de productos naturales activos e inoocuos, así como nos lleva a utilizar distintos tipos de hongos y bacterias benéficos para incrementar la producción agrícola a un bajo costo.

Cuando pensamos en movimiento, rara vez recordamos los giros gráciles de las flores del girasol en su trayectoria diurna en torno a la luz, o difícilmente nos preguntamos por qué las raíces crecen hacia el interior del suelo y no emergen buscando la luz, como lo hacen los tallos de las plantas trepadoras. Sin duda alguna, los años por venir nos deparan muchas sorpresas, algunas quizá imaginadas por Darwin, otras apenas suficientes para explicar qué tan diferentes son las plantas de nosotros los humanos y si son capaces de soñar, o de percibir los encantos de las sinfonías de Mozart o Beethoven.

Dedicatorias y agradecimientos

Dedico este artículo a todos los botánicos y fisiólogos que día con día se sorprenden al conocer un nuevo secreto del mundo vegetal. A mi esposa Esmeralda y mis hijos Pepe, Alex y Emi. Agradezco la revisión del documento por el Biól. Francisco Méndez García y el Dr. Jesús Salvador López Bucio, así como las figuras e imágenes proporcionadas por los M.C. Amira Garnica Vergara y Salvador Barrera Ortiz y por el Dr. León Francisco Ruíz Herrera. Se agradece el financiamiento otorgado por el CONACYT, la Fundación Marcos Moshinsky y la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo para el desarrollo de nuestras investigaciones.

Referencias

- Baldwin IT (2010). Plant volatiles. *Curr. Biol.* 20:R392-R397.
- Baluska F, Mancuso S, Volkmann D, Barlow P (2009). The 'root-brain' hypothesis of Charles and Francis Darwin. Revival after more than 125 years. *Plant Signal Behav.* 4:1121-1127.
- Briggs WR, Olney MA (2001). Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome. *Plant Physiol.* 125:85-88.
- Buck L, Axel R (1991). A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell* 65:175-187.
- Castrillo G, Teixeira PJ, Paredes SH, Law H, De Lorenzo L, et al. (2017). Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity. *Nature* 543:513-518.
- Chamovitz D (2012). Do plants think?. *Sci. Amer.* Interview: June 5, 2012.
- Coen E (2001). Goethe and the ABC model of flower development. *C. R. Acad. Sci. III Vie* 324:523-530.
- Darwin C, Darwin F (1880). The power of movement in plants. John Murray.
- Enders TA, Strader L (2015). Auxin activity: Past, present and future. *Am. J. Bot.* 102: 180-196.
- Forde BG (2014). Glutamate signalling in roots. *J. Exp. Bot.* 65:779-87.
- Friedman WE, Diggle P (2011). Charles Darwin and the origins of plant evolutionary developmental biology. *Plant Cell* 23:1194-1207.
- Garnica-Vergara A, Barrera-Ortiz S, Muñoz-Parra E, Raya-González J, Ruiz-Herrera LF, López-Bucio J (2015). The volatile 6-pentyl-2H-pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and ETHYLENE INSENSITIVE 2 functioning. *New Phytol.* 209:1496-1512.
- Henslow JS (1835). The principles of descriptive and physiological botany, Vol. 54 of Cabinet Cyclopaedia: Natural History. (London:Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown, and Green).
- Holland JF, Roberts D, Liscum E (2009). Understanding phototropism: from Darwin to today. *J. Exp. Bot.* 60:1969-1978.
- Hopper S, Lambers H (2009). Darwin as a plant scientist: a Southern Hemisphere perspective. *Trends Plant Sci.* 14:421-435.

- Kutschera U, Briggs WR (2009). From Charles Darwin's botanical country-house studies to modern plant biology. *Plant Biol.* 11:785-795.
- López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 280-287.
- Markovic D, Nikolic N, Glinwood R, Seisenbaeva G, Ninkovic V (2016). Plant responses to brief touching: A mechanism for early neighbour detection?. *PLoS ONE* 11:e0165742.
- Mousavi SAR, Chauvin A, Pascaud F, Kellenberger S, Farmer E (2013). GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE genes mediate leaf-to-leaf wound signaling. *Nature* 500:422-426.
- Muñoz-Parra E, Pelagio-Flores R, Raya-González J, Valencia-Cantero E, Ruiz-Herrera LF, López-Bucio J (2017). Plant-plant interactions influence developmental phase transitions, grain productivity and root system architecture in *Arabidopsis* via auxin and PFT1/MED25 signaling. *Plant Cell Environ.* DOI: 10.1111/pce.12993.
- Nathans J (1987). The genes for color vision. *Sci. Amer.* 255:42-49.
- Ortiz-Castro R, Díaz-Pérez C, Martínez-Trujillo M, del Río R, Campos-García J, López-Bucio J (2011). Transkingdom signaling based on bacterial cyclodipeptides with auxin activity in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 108:7253-7258.
- Ping L, Bolland W (2004). Signals from the underground: bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 9: 263-266.
- Pelagio-Flores R, Ortiz-Castro R, Méndez-Bravo A, Macías-Rodríguez L, López-Bucio J (2011). Serotonin, a tryptophan-derived signal conserved in plants and animals, regulates root system architecture probably acting as a natural auxin inhibitor in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 52:490-508.
- Pelagio-Flores R, Muñoz-Parra E, Ortiz-Castro R, López-Bucio J (2012). Melatonin regulates *Arabidopsis* root system architecture likely acting independently of auxin signaling. *J. Pineal Res.* 53:279-288.
- Pollan M (2013). The intelligent plant. *The New Yorker.* December 23.
- Ruiz-Herrera LF, López-Bucio J (2013). Aluminum induces low phosphate adaptive responses and modulates primary and lateral root growth by differentially affecting auxin signaling in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Soil.* 371:593-609.
- Ruiz-Herrera LF, Shane MW, López-Bucio J (2015). Nutritional regulation of root development. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Dev. Biol.* 4:431-443.
- Smith H (2000). Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis. *Nature* 407:585-591.

Darwin botánico: origen, desarrollo y perspectivas de la fisiología vegetal

- Sun L, Deng XW (2010). Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13:571-577.
- Thimann KV, Schneider CA (1939). The relative activities of different auxins. *Am. J. Bot.* 26:328-333.
- Tooke F, Battey N. (2003). Models of shoot apical meristem function. *New Phytol.* 159:37-52.
- Trewavas A (2002). Plant intelligence: Mindless mastery. *Nature* 415:841-843.
- Trewavas A (2015). Profile of Anthony Trewavas. *Mol. Plant* 8:345-351.
- Yam TD, Arditti J, Kameron KM (2009). The orchids have been a splendid sport- An alternative look at Charles Darwin contribution to orchid biology. *Am. J. Bot.* 96: 2128-2154.



Cortesía del Dr. Gerardo Sánchez.