

Las especies C_4 y el estrés ambiental

FERNANDO E. PRADO*
MARIANA ROSA*
y MIRNA HILAL*

Resumen

La distribución de las plantas se halla condicionada principalmente por los factores ambientales (estresores), los cuales tienden a ejercer un efecto selectivo hacia aquellas mejor adaptadas. El grado máximo de dicha selectividad es el que corresponde a la capacidad de reproducción; lo que significa que si una planta no es capaz de reproducirse no podrá prosperar en una comunidad. Surge así el concepto de estrés que puede definirse como todo factor externo que afecta negativamente el crecimiento, productividad y reproducción de las plantas. De acuerdo a su origen los estreses se agrupan en dos grandes categorías: abióticos o ambientales y bióticos o biológicos; siendo los primeros los que más afectan la vida de las plantas, razón por la cual son los más estudiados. En la problemática del estrés, las características funcionales y metabólicas de las plantas juegan un papel muy importante en el establecimiento del grado de resistencia o tolerancia que una especie exhibe hacia una determinada situación desfavorable. En ese contexto, las especies C_4 poseen características fisiológicas propias que hacen que las mismas aparezcan como más resistentes que las C_3 , a las condiciones de estrés ambiental que con más frecuencia se enfrentan las plantas tanto nativas como cultivadas.

Summary

Plant distribution is principally conditioned by environmental factors (stressors); which tend to exercise a selective effect toward those better adapted. Maximum grade of this selectivity corresponds to the reproduction capacity; what means that if a plant is not able to reproduce it won't be able to grow into a community. Stress can be defined as all external factor that negatively affects the growth, productivity and reproduction of plants. According to origin stresses are grouped into in two main categories: abiotic or environmental stress factors and biotic or biological stress factors; being the first ones those that more affect the plant life, and for this reason they are the most studied. Into the stress problematic, functional and metabolic characteristics of plants play a very important role at the moment to establish the resistance or tolerance extent that a species exhibits in relation to a certain unfavorable situation. In this context, C_4 species possesses physiological characteristics which make

* Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales e IML. Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 205 - CP 4000 San Miguel de Tucumán Argentina.

they that appear as more resistant than C_3 species under more frequent conditions of environmental stress that native or cultivated plants confront.

El estrés vegetal

La distribución de las especies vegetales se halla condicionada, en mayor o menor medida, por los factores ambientales (Amzallag y Lerner, 1995; Hawksworth, 2001; Rhodes y Nadolska-Orczyk, 2001). Éstos tienden a ejercer un efecto selectivo hacia aquellas especies mejor adaptadas para soportar, un cierto grado de apartamiento de la normalidad frente a una dada situación ambiental. El grado máximo de dicha selectividad es el que corresponde a la capacidad de reproducción; es decir, si una planta no es capaz de reproducirse no podrá prosperar en una determinada comunidad (Boyer, 1982; Chapin III, 1991). Dentro de esta selectividad existe toda una gradación de situaciones de origen ambiental que afectan el normal desarrollo de las plantas (Leshem y Kuiper, 1996). Surge así el concepto de estrés vegetal, que puede ser definido como todo factor externo que afecte negativamente el crecimiento, productividad y capacidad reproductiva o de supervivencia de las plantas (Levitt, 1980; Larcher, 1995; Lüttge, 1997). El concepto es amplio y abarca desde aquellas situaciones de ocurrencia casi normal y repetitiva a lo largo del tiempo, hasta otras que suceden en forma no periódica y que pueden o no presentarse en un determinado período de tiempo.

Las plantas frente al estrés

Independientemente de su naturaleza, las situaciones desfavorables tienden a producir cambios o daños celulares que invariablemente resultan en una altera-

ción metabólica. No obstante, esta consideración no siempre resulta cierta por cuanto algunas especies se desarrollan mejor en ambientes estresantes, aparentemente menos aptos, que en otros más benignos y por ende supuestamente más ventajosos. Dentro de este contexto un terreno salino resultaría siempre beneficioso para una especie halófila; pero para sobrevivir en dicho hábitat la mayoría de dichas especies utilizan estrategias adaptativas que requieren un gasto energético extra (Reimann, 1992; Wang *et al.*, 1997). Ante esta situación surge la siguiente pregunta: ¿la planta se encuentra o no bajo estrés? La respuesta a este cuestionamiento y a otros similares, ha llevado a algunos autores a considerar al estrés como un concepto *relativo*, absolutamente dependiente del conjunto de respuestas que exhiben las especies frente a una dada situación desfavorable (Tadeo, 2000).

Clasificación del estrés

Atendiendo a su origen los factores de estrés, también llamados *estresores*, pueden dividirse en dos grandes grupos: *abióticos o ambientales* y *bióticos o biológicos*, incluyendo dentro de estos últimos a los de origen antropogénico.

Estrés abiótico o ambiental

El estrés abiótico incluye desde deficiencias o excesos de agua y nutrientes minerales, pasando por altos contenidos salinos de los suelos, altas o bajas temperaturas extremas, excesiva radiación solar (PAR, UVB), excesiva alcalinización o acidificación de los suelos y factores mecánicos (compactación de los suelos, viento, nieve, granizo) hasta la presencia de contaminantes químicos en los suelos (metales pesados, agentes xenobióticos, etc.) o en el aire (SO₂, O₃, óxidos de nitrógeno (NO_x), HF, nitrato de peroxiacetilo, etc.). A pesar de que éstos últimos se incluyen dentro de los factores abióticos, son generados en la mayoría de los casos por la actividad humana.

Estrés biótico o biológico

El estrés biótico comprende desde agentes patógenos (virus, bacterias, hongos), pasando por animales

herbívoros, competencia e interacciones alelopáticas hasta actividades antropogénicas (incendios, deforestación, sobrepastoreo, actividades industriales, gases contaminantes, polución urbana, lluvia ácida, etc.).

Esta división no es del todo absoluta ya que algunas veces resulta bastante dificultoso establecer el verdadero origen del factor estresante; por ejemplo, en algunos casos de incendios forestales la elevación de la temperatura en zonas cercanas al foco del siniestro llega a ser lo suficientemente alta para afectar la vida de las plantas, sin haber sido el fuego por sí mismo el real causante del estrés. Por otra parte, en la naturaleza las situaciones estresantes raramente se presentan en forma aislada e independiente, ya que, por lo general, las mismas involucran a diversos estresores que interactúan de manera más o menos compleja según la situación presentada; así por ejemplo, la acidez del suelo puede potenciar la fitotoxicidad del aluminio en aquellas zonas ricas en este elemento. Del mismo modo, la salinidad y las bajas temperaturas pueden inducir severos déficits hídricos (Lichtenthaler, 1996; Rhodes y Nadolska-Orczyk, 2001; Joern y Mole, 2005).

Fisiología del estrés

Las respuestas de las plantas a los factores estresantes pueden ser de tipo constitutivo o facultativo.

Respuestas constitutivas

Dentro de éstas se incluyen aquellos mecanismos que teniendo su origen en la información genética preexistente en la planta, sirven para contrarrestar la situación desfavorable (Amzallag y Lerner, 1995). Los mecanismos constitutivos que confieren resistencia o tolerancia se hallan frecuentemente incluidos en el término *adaptaciones*. Las adaptaciones pueden ser de carácter anatomomorfológico o metabólico. Ejemplos de adaptaciones morfológicas son el desarrollo de pubescencia y el depósito de cera en las hojas, la aparición de espinas en lugar de hojas, el desarrollo de suculencia, la presencia de órganos reservantes y la caducifolia, entre otros. Un importante ejemplo de adaptación metabólica es la fotosíntesis C₄ y su variante CAM, que por sus características operativas, entre otras cosas, reducen en forma significativa la fotorespiración incrementando la eficiencia fotosintética a temperatu-

ras más elevadas y permiten un uso más eficiente del agua, que las especies que presentan fotosíntesis C_3 (Monson, 1989; Lawlor, 2001; Sage, 2004).

Respuestas inducibles o facultativas

Muchas plantas, cuando son expuestas a niveles subletales de estrés durante un determinado período de tiempo, muestran un cierto acomodamiento y/o tolerancia a la condición de estrés, que sería letal o produciría efectos deletéreos si las plantas no estuviesen pretratadas. Esta clase de resistencias se conoce con el nombre de *aclimatación o endurecimiento* (Mooney y Winner, 1991; Amzallag y Lerner, 1995; Smirnoff, 1995). La aclimatación metabólica también conocida como adaptación metabólica facultativa son respuestas a largo término que las plantas evocan frente a una determinada situación de estrés a fin de ajustar y orientar su fisiología hacia la condición ambiental imperante en dicho momento. Sin embargo, no todas las respuestas son específicamente orientadas por el ambiente y no todas las especies responden de la misma manera (Amzallag y Lerner, 1995; Joern y Mole, 2005). Desde este punto de vista y para tener una visión más completa del término aclimatación, resulta necesario establecer para cada especie, el denominado *óptimo fisiológico* que refleja las propiedades funcionales del individuo y el *óptimo ecológico* que se relaciona con la capacidad de supervivencia de dicho individuo en un ecosistema (Schulze *et al.*, 2005).

Asimismo, ciertas adaptaciones metabólicas facultativas pueden contribuir a contrarrestar la situación de estrés cuando las respuestas constitutivas son superadas; por ejemplo, los carotenoides y el ciclo fotorespiratorio oxidativo (PCO) en las plantas C_3 representan la protección constitutiva contra el exceso de radiación lumínica (Kozaki y Takeba, 1996). Sin embargo, cuando la intensidad de la luz excede la capacidad de capturar electrones por los fotosistemas, la defensa constitutiva es complementada por el mecanismo facultativo del ciclo de las xantofilas (Hall y Rao, 1994).

La existencia de respuestas inducibles o facultativas llevó a Larcher a definir un nuevo concepto de estrés, al proponer los términos *eu-estrés* y *dis-estrés* para diferenciar entre los factores estresantes que producen efectos beneficiosos o estimulantes para las plantas (*eu-estrés*) de aquellos cuyas acciones resultan deletéreas o nocivas (*dis-estrés*) (Larcher, 1995; Lichtenthaler, 1996). De

acuerdo a este enfoque y según Lichtenthaler (1988), «un estrés moderado puede activar el metabolismo celular incrementando la actividad fisiológica de la planta sin causar ningún efecto negativo aun a largo tiempo, resultando dicho estrés favorable para la planta». Según esta última consideración la acción del factor estresante resulta ser dosis-dependiente; es decir, según sea la intensidad del estresor actuante los efectos sobre la planta podrán ser dañinos o beneficiosos. Como un ejemplo de esto, tenemos el caso de algunos reguladores del crecimiento que a bajas dosis estimulan el desarrollo de la planta mientras que a dosis elevadas actúan como herbicidas (Arteca, 1996). Una situación similar es la que se observa en el uso de ciertos herbicidas tal el caso del *bentazon* utilizado para combatir malezas en los cultivos de maíz y trigo. Estos cultivos luego de la aplicación del herbicida muestran también una sensible disminución inicial en la capacidad de asimilación de CO_2 de modo similar a lo que ocurre con las malezas, pero a diferencia de éstas, luego de un cierto tiempo exhiben una completa recuperación de la tasa asimilatoria debido a la propiedad que tienen sus células de detoxificar, vía hidroxilación, el *bentazon*, lo que no ocurre con las malezas que acaban muriendo (Fedtke, 1982).

El estrés y la productividad de las plantas

Aunque algunas condiciones estresantes de origen biótico pueden llegar a adquirir una relativa importancia en determinadas regiones, son las de naturaleza abiótica las que afectan en mayor medida el desarrollo y productividad de las plantas en los ecosistemas naturales y en los cultivos agrícolas (Boyer, 1982; Carlsson, 1993) (Fig. 1).

Al analizar los criterios de desarrollo y productividad debe tenerse en cuenta no sólo las características de las plantas sino también su pertenencia; dado que, si se trata de individuos integrantes de un ecosistema natural, dichos criterios quedan circunscriptos sólo al potencial reproductivo, ya que si éste resulta inadecuado o insuficiente los individuos tienden a desaparecer de la población. En el caso de los cultivos este potencial se torna secundario por cuanto lo que más interesa aquí no es la perpetuación de la especie sino la obtención de plantas o partes de éstas económicamente valiosas (Boyer, 1982). En función de esta premisa, la mayor parte de los estudios tendientes a dilucidar los mecanis-

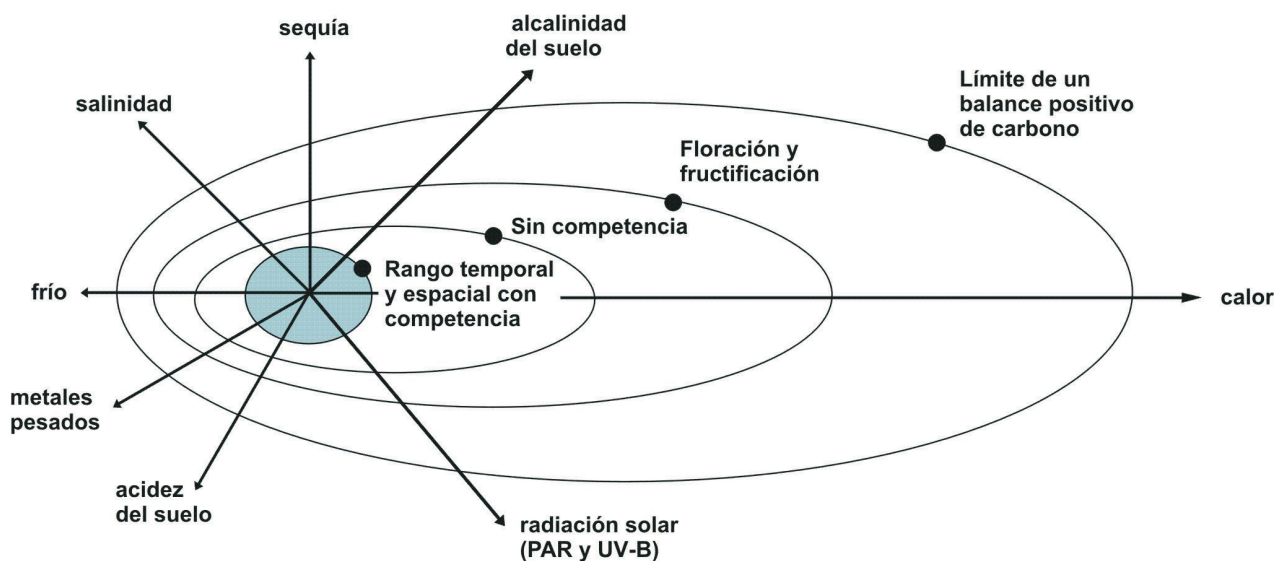


Figura 1. Diagrama de los factores de estrés abiótico a los que pueden estar expuestas las plantas C_4 y CAM. (Basado en Schulze *et al.*, 2005, modificado).

mos involucrados en la resistencia o tolerancia de las plantas frente al estrés abiótico han sido realizados sobre especies cultivadas de interés comercial y preferentemente orientados hacia la sequía, salinidad y bajas temperaturas (Berry y Björkman, 1980; Serrano, 1996; Rosa *et al.*, 2004; Schulze *et al.*, 2005). Sin embargo, en los últimos años como consecuencia del incremento en la contaminación urbana e industrial, se ha observado un aumento considerable en los estudios sobre estrés por metales pesados y por radiación UV-B (Ballaré *et al.*, 1996; Kabata-Pendias y Pendias, 2000; Searles *et al.*, 2001; Hilal *et al.*, 2004; Podazza *et al.*, 2006).

Entre las características a tener en cuenta cuando se analiza la problemática del estrés se destacan, por su trascendencia, la fisiología y la clase de fotosíntesis que presenta la especie a estudiar. Así, resultará necesario conocer si se trata de una especie halófila o glicófila, xerófila o mesófila, sensible o resistente a las bajas o altas temperaturas, con fotosíntesis C_3 , C_4 o CAM, etc. (Amzallag y Lerner, 1995; Bohnert *et al.*, 1995; Serrano, 1996; Rhodes y Nadolska-Orczyk, 2001; Bohnert *et al.*, 2006). Dentro de este contexto, en los últimos tiempos ha cobrado mucha importancia el empleo de las denominadas especies *extremófilas*, tal el caso de *Thellungiella halophila* (Taji *et al.*, 2004) y *Craterostigma plantagineum* (Bianchi *et al.*, 1991) como modelos para estudiar las respuestas metabólicas y fisiológicas a distintas clases de estrés, con la finalidad de obtener datos que puedan ser aplicados luego en la biotecnología agrícola (Inan *et al.*, 2004; Amtmann *et al.*, 2005).

Las especies C_4 y el estrés ambiental

Teniendo en cuenta que las situaciones de estrés más frecuentes afectan, en mayor o menor grado, el *status hídrico* de las plantas, resulta de suma importancia analizar los mecanismos involucrados en su mantenimiento cuando éstas se encuentran en una situación desfavorable. El agua, por sus múltiples funciones, resulta imprescindible para la vida de los organismos vivos sean éstos de origen animal, vegetal o microbiano (Lehninger *et al.*, 1993). Aunque muchas especies han adquirido a lo largo de la evolución los mecanismos necesarios para regular y mantener su potencial hídrico dentro de ciertos parámetros, muchas otras no lo han conseguido por lo que resultan muy sensibles a las situaciones de sequía, salinidad o bajas temperaturas (Bohnert *et al.*, 1995; Serrano, 1996; Hawkesford, 2001).

Dentro de este contexto y por las características bioquímicas y fisiológicas de su fotosíntesis se destacan las especies denominadas C_4 y su variante CAM. Las plantas C_4 , pero sobre todo, las CAM son muy eficientes en el uso del agua, lo que les permite prosperar mejor que las especies C_3 en los ambientes áridos y semiáridos (Ehleringer *et al.*, 1997; Sage y Kubien, 2003; Sage, 2004; Schulze *et al.*, 2005). Aunque la distribución taxonómica en las espermatofitas y algunas pteridofitas así como por el número de especies, parecen sugerir un origen más remoto para el carácter CAM, son las especies C_4 las que presentan una distri-

bución más amplia. Así, mientras las especies CAM se localizan preferentemente en los desiertos costeros con noches frías (Namibia, Chile, Baja California y Tenerife, entre otros), las C₄ son dominantes en las savanas y praderas tropicales y subtropicales con veranos cálidos y lluviosos (Schulze *et al.*, 2005). El hecho de encontrarse especies C₄ tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas así como la coexistencia de especies C₃ y C₄ en un mismo taxón e incluso dentro de una misma familia o género sugieren un origen polifilético y reciente para este tipo de plantas (Monson, 1989).

A pesar de que las plantas C₄ engloban un número mucho menor de especies que las C₃, incluyen algunas de gran importancia económica tanto desde el punto de vista industrial tal el caso de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), maíz (*Zea mays*) y sorgo (*Sorghum bicolor*); así como desde el agrícola-ganadero entre las que podemos incluir al pasto horqueta (*Paspalum notatum*), pasto macho (*Paspalum urvillei*), grama Rhodes (*Chloris gayana*), pasto Bermuda (*Cynodon dactylon*), grama azul (*Bouteloua gracilis*) y otras potencialmente importantes pertenecientes, entre otros, a los géneros *Atriplex*, *Digitaria* y *Amaranthus* (Bogdan, 1969; Jones, 1985; Kardereit *et al.*, 2003).

La ventaja ecofisiológica que poseen las plantas C₄ frente a las de tipo C₃, que les permite ser más productivas y tolerar mejor las altas temperaturas y las restricciones hídricas predominantes en las zonas áridas y semiáridas (Ehleringer *et al.*, 1997; Brown, 1999; Sage, 2004), ha llevado a algunas investigaciones a procurar introducir el metabolismo C₄ en algunos cultivos de gran importancia agronómica pero que corresponden a especies C₃, tal el caso del arroz (Ku *et al.*, 1999; Sage, 2000; Takeuchi *et al.*, 2000). Sin embargo, hasta el presente los resultados no han sido los esperados, entre otras cosas, por la complejidad anatomofuncional que conlleva aparejada la fotosíntesis C₄; no obstante ello se continúa trabajando en el tema. Por otra parte, a pesar del enorme potencial económico que encierran estos estudios, no debe dejarse de lado el hecho de que tal mejora no podrá aplicarse a todos los cultivos; ya que en aquellos que sólo crecen en zonas templadas y templada-frías la misma no será beneficiosa sino todo lo contrario, ya que podrá acarrear disminuciones en los rindes (Sage, 2002; Kubien y Sage, 2004). Esta última suposición se basa en el hecho de que fotosíntesis C₄ es fenotípicamente menos plástica que la fotosíntesis C₃ (Sage y McKown, 2006); lo que determina una ecodistribución más restringida

para las especies con fotosíntesis C₄ (Sage y Kubien, 2003; Sage, 2004; Schulze, *et al.*, 2005). Asimismo, la mejor eficiencia en el uso del agua, derivada del tipo de fotosíntesis, que presentan las especies C₄, sólo resulta importante en las especies que poseen el metabolismo CAM; por cuanto muchas de las especies C₄ nativas y cultivadas cuando crecen en condiciones de sequía exhiben tasas de asimilación similares a las especies C₃ (Schulze, *et al.*, 2005). Así, la potencial ventaja en la economía hídrica que presentarían las especies C₄, derivada de su menor conductividad estomática, no sería usada por éstas para evadir el estrés hídrico en los suelos secos pero sí en los salinos (Kappen *et al.*, 1976; Suarez *et al.*, 2001). No obstante, el hecho de que algunas especies C₄ pertenecientes al género *Atriplex* se comporten como xero-halófitas, hallándose muy bien adaptadas para tolerar tanto condiciones de sequía extremas como altos niveles salinos, ha conducido a que las mismas sean utilizadas como modelos de estudio para dilucidar los mecanismos fisiológicos y aislar los genes involucrados en la resistencia a la sequía y salinidad a fin de poder, con las herramientas que brinda la tecnología genómica, trasladar dicha resistencia a aquellos cultivos que no se desarrollan bien o son incapaces de crecer en regiones áridas y suelos salinos (Zhu y Meinzer, 1999; Le Houérou, 2000; Shen *et al.*, 2002; Cabello-Hurtado y Ramos, 2004; Martínez *et al.*, 2005; Bohnert *et al.*, 2006).

Los estudios que abarcaron tanto aspectos metabólicos como moleculares, pusieron de manifiesto que en las plantas C₄ sal-tolerantes y sequía-tolerantes ocurren los mismos eventos y responden de un modo similar a como lo hacen sus parientes C₃. Así, la síntesis de osmolitos compatibles (azúcares solubles, aminoácidos, polioles, aminos cuaternarias), de poliaminas, de ácido abscísico (ABA), de proteínas de estrés (dehidrinas), de enzimas eliminadoras de especies reactivas de oxígeno (ROS scavenging enzymes) y la expresión de genes que codifican quinasas, proteínas que unen Ca⁺² y Na⁺/H⁺ antiporte transportadores, entre otras, también han sido demostradas en las especies C₄ resistentes al estrés salino e hídrico (Bohnert *et al.*, 1995; Zhu, 2000; William Hamilton III *et al.*, 2001; Winicov, 2001; Suarez *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2006).

Sin embargo, no todas las especies C₄, entre las que se incluyen la mayoría de interés económico, son tolerantes a la salinidad y sequía, razón por la cual también ellas han sido objeto de estudios tendientes a incrementar su tolerancia a dichas condiciones, a fin de aumen-

tar su productividad en aquellas regiones que no resulten aptas para su cultivo (Alberico y Cramer, 1993; Brown *et al.*, 1995; Fortmeier y Schubert, 1995; Seligmann, 1997; Du *et al.*, 1998; Dewey, 2005).

Las plantas C_4 se caracterizan por presentar una mayor tasa asimilatoria que las C_3 cuando las temperaturas son elevadas (Berry y Björkman, 1980; Ehleringer *et al.*, 1997; Lawlor, 2001); lo que determina que tales especies sean dominantes en las regiones cálidas con altas intensidades lumínicas y poco abundantes o ausentes en regiones de clima frío, aún en aquellas con elevada irradiación solar tal el caso de las altas montañas (Long, 1983; Sage, 2002; Sage y Sage, 2002). Si bien no existe una explicación convincente para este comportamiento de las plantas C_4 , dos son las hipótesis más aceptadas actualmente: una sostiene que la fotosíntesis C_4 resulta más lábil al frío que la C_3 debido a que las enzimas piruvato-fosfato diquinasa (PPDK) y fosfoenolpirúvico carboxilasa (PEP) del ciclo C_4 , sufren una disociación molecular con pérdida de actividad cuando las temperaturas son inferiores a 10°C (Krall y Edwards, 1993). La otra, por su parte, considera que la menor performance de la fotosíntesis C_4 se debe a que el rendimiento cuántico de ésta es inferior al de la fotosíntesis C_3 cuando la temperatura desciende por debajo de 20 °C (Ehleringer *et al.*, 1997). Si a estas consideraciones se les suma la demostración de que el volumen correspondiente a las células de la vaina no puede incrementarse por una limitación espacial de las hojas, con la concomitante inhibición del aumento en el contenido de la enzima ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco); necesario para compensar la menor actividad fotosintética impuesta por las temperaturas bajas, se puede llegar a tener una explicación más convincente sobre el comportamiento de las especies C_4 en los climas templados o templado-fríos (Pittermann y Sage, 2001; Sage y McKown, 2006). Sin embargo, la existencia de algunas especies C_4 adaptadas a climas fríos (Sage y Sage, 2002; Sage y McKown, 2006), ha llevado a postular que por el poco tiempo evolutivo transcurrido desde la aparición de la fotosíntesis C_4 , las especies de este tipo no han tenido el tiempo suficiente para adaptarse a los climas menos cálidos (Ehleringer y Monson, 1993; Sage y Sage, 2002). No obstante, se están llevando a cabo algunas investigaciones fisiológicas y bioquímicas tendientes a dilucidar el real comportamiento de la plantas C_4 frente a las bajas temperaturas, con la finalidad de que, una vez logrado, proceder, mediante técnicas biotecnológi-

cas, a modificarlo para poder de este modo expandir la frontera de muchos de los cultivos C_4 que hoy no pueden hacerlo por las limitaciones que impone el clima frío (Matsuoka *et al.*, 2001; Sage, 2002; Kubien *et al.*, 2003; Naidu *et al.*, 2003; Naidu y Long, 2004).

Con relación al estrés térmico, si bien por las investigaciones realizadas con especies C_3 resulta conocido que las altas temperaturas afectan tanto la capacidad fotosintética como la estabilidad de las membranas celulares, induciendo asimismo la síntesis de las denominadas proteínas de choque térmico (HSP) así como la aparición de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Mahan *et al.*, 1997; Anderson, 2004); las llevadas a cabo en algunas especies C_4 de interés agronómico tal el caso del maíz, sorgo, caña de azúcar y gramíneas forrajeras han sido enfocadas más al estudio de determinadas alteraciones metabólicas que a tratar de dilucidar los mecanismos operantes frente al estrés térmico (Rathnam, 1978; Sampietro *et al.*, 1980; Nieto-Sotelo y Ho, 1986; Williams III *et al.*, 1986; Howarth y Skøt, 1994). El menor interés despertado por este tipo de estrés, probablemente, obedezca al hecho de que las especies C_4 soportan mejor las temperaturas elevadas que sus congéneres C_3 (Ehleringer *et al.*, 1997; Sage y Kubien, 2003). Sin embargo, ante el proceso de cambio climático global que está ocurriendo actualmente (Melillo *et al.*, 1993; Sánchez-Díaz *et al.*, 2004), los problemas derivados de las altas temperaturas tenderán a incrementarse por lo que en un futuro no muy lejano, es probable que el estrés térmico pase a ocupar los primeros planos junto con la salinidad y la sequía dentro de las investigaciones sobre estrés abiótico.

En relación al estrés causado por la deficiencia en nutrientes, el porcentaje de investigaciones llevadas a cabo en plantas C_4 resulta mucho menor que el correspondiente a los estreses anteriores (Brown y Wilson, 1983; Meinzer y Zhu, 1998). No obstante, algunos trabajos combinados entre especies C_3 y C_4 , en condiciones naturales, han puesto de manifiesto que bajo condiciones de suministro limitado de N en las regiones templadas y templada-frías, las plantas C_3 tienen una mayor eficiencia en el uso del nitrógeno (NUE) debido a la tasa transpiratoria más alta que presentan respecto a las C_4 (Schmitt y Edwards, 1981; Gebauer *et al.*, 1987; Sage y Percy, 1987). Sin embargo, en los climas cálidos son estas últimas las que exhiben NUE más elevadas y por lo tanto distributivamente predominan sobre las C_3 (Medina, 1993). Por otra parte, también se han efectuado estudios sobre

deficiencias de elementos minerales así como sobre la interacción micorriza-planta, en relación a la absorción de P y otros nutrientes minerales (Pearson y Rengel, 1997).

A partir de los años setenta pero con un fuerte incremento desde mediados de la década del 80, se comenzó a analizar la problemática de los desequilibrios ambientales ocasionados, entre otros, por los efluentes industriales, los residuos urbanos y las emisiones de gases contaminantes sobre el desarrollo de las plantas y la productividad de los cultivos (Cincotta *et al.*, 2000). En ese contexto las investigaciones relacionadas a los metales pesados y la radiación UV-B, han alcanzado una gran significación en los últimos años (Ernst *et al.*, 1992; Turner, 1994; Kabata-Pendias y Pendias, 2000). A pesar de que la mayor parte de los estudios fueron realizados en especies C₃ (Poschenrieder y Barceló, 2004), algunas especies C₄ tal el caso del maíz y ciertas halófitas del género *Atriplex* (Kidd *et al.*, 2001; Lutts *et al.*, 2004; Chiu *et al.*, 2005), que naturalmente se comportan como tolerantes frente a determinados metales pesados por la propiedad que poseen sus células de sintetizar péptidos específicos (fitoquelatinas, metalotioneínas) capaces de secuestrar los contaminantes metálicos (Cobbett y Goldsbrough, 2002), se están utilizando como modelos a fin de poder dilucidar los mecanismos operantes en dicha tolerancia para luego poder transferirlos a otras especies de interés y aumentar así su resistencia. Respecto a los gases contaminantes, el incremento, que de un modo incontrolado, se produjo durante mucho tiempo en la emisión de los denominados CFCs (compuestos halogenados de carbono), halones (compuestos formados por Br, F y C), bromuro de metilo (BrCH₃), HCFCs (compuestos hidrohlogenados de carbono) y NO_x (óxidos de nitrógeno), entre otros, ha llevado a que la capa protectora de ozono (O₃) formada durante millones de años, comience a disminuir de manera bastante importante en muchas regiones del planeta con el consiguiente peligro que ello acarrea, debido a que el O₃ estratosférico representa la principal barrera protectora frente a la dañina radiación UV-B solar (Rowland, 1989; Day, 2001; Schulze *et al.*, 2005). Ante este panorama y siendo las plantas organismos inmóviles, los potenciales efectos de dicha radiación resultan preocupantes; sobre todo a futuro teniendo en cuenta que las acciones emprendidas para reducir la destrucción de la capa de ozono no son todo lo efectivas que deberían ser, sobre todo porque las mismas encierran

decisiones de índole político y que los denominados países del primer mundo no quieren asumir (van der Leun *et al.*, 1998). Diversos son los efectos descriptos en relación a la radiación UV-B, tanto en trabajos de laboratorio como de campo. Los mismos incluyen desde alteraciones metabólicas tales como disminución de la actividad fotosintética, cambios en la actividad de diversas enzimas del ciclo de fijación del CO₂, daño al ADN, expresión de diversos genes, incremento en la síntesis de compuestos fenólicos (flavonoides, antocianos y otros fenoles), de lignina y de otros compuestos del metabolismo secundario, aumento de la cubierta cérica cuticular y alteración de la susceptibilidad a la herbivoría y al ataque de diversos organismos patógenos, hasta cambios anatomomorfológicos (alteración de la estructura lamelar del cloroplasto, aumento de espesor del mesófilo, disminución del tamaño de las hojas, inhibición de la elongación del hipocótilo, desarrollo de pubescencia foliar, disminución de la frecuencia estomática y cambios en la acumulación de biomasa, entre otros) (Lingakumar y Kulandaivelu, 1993; Barnes *et al.*, 1996; Nagel *et al.*, 1998; Kakani *et al.*, 2003; Hilal *et al.*, 2004). Si bien, la mayor parte de los trabajos sobre los efectos de la radiación UV-B han sido realizados en especies C₃, un buen número también se han llevado a cabo con especies C₄ sobre todo en maíz, caña de azúcar, sorgo y algunas gramíneas forrajeras (Elawad *et al.*, 1985; Ambasht y Agrawal, 1995, 1998; Musil *et al.*, 2002; Kakani *et al.*, 2003). Aunque se han identificado algunas especies naturalmente resistentes a la radiación UV-B (Day *et al.*, 1992; Correia *et al.*, 1998; Kakani *et al.*, 2003), se desconoce hasta el presente cual/les es/son el/los mecanismo/s involucrado/s en dicha tolerancia. No obstante, la mayor parte de los trabajos para tal fin se han centrado sobre el estudio de los mecanismos, que controlan la expresión de diversos genes que codifican algunas de las enzimas involucradas en el camino biosintético de los flavonoides y otros compuestos fenólicos (Schnitzler *et al.*, 1996; Bachereau *et al.*, 1998; Woodall y Stewart, 1998) así como en el modo en que la radiación UV-B afecta la estructura y funcionamiento del cloroplasto y del ADN (Allen *et al.*, 1998; A.-H.-Mackerness y Jordan, 1999; Day, 2001; Hilal *et al.*, 2004). Por otra parte, también son muy escasos los relacionados a la interacción de la radiación UV-B con otros estreses ambientales que tienen gran significado sobre la distribución y persistencia de las especies C₄ tal el caso de la salinidad, temperatura y sequía (Murphy, 1997; Kakani *et al.*,

2003; Caldwell *et al.*, 2003). De todas maneras resulta interesante destacar que prácticamente no se han encontrado diferencias de significación en las respuestas de las especies C_3 y C_4 al incremento de radiación UV-B, sobre todo en lo referente a la productividad (Teramura y Sullivan, 1991; Day y Neale, 2002; Kakani *et al.*, 2003).

En relación a la temática de la radiación UV-B, es necesario resaltar que se han encarado también estudios vinculando a este estrés con la conservación de los ecosistemas (Dobson *et al.*, 1997; Cincotta *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2005).

Finalmente hay que destacar que el mejoramiento adaptativo de las plantas, sobre todo las cultivadas, a la salinidad, sequía, bajas temperaturas, carencia de nutrientes, metales pesados, radiación UV-B, etc., permitiría lograr un significativo ahorro de recursos por cuanto con dicho mejoramiento se aumentaría la productividad sin ocasionar grandes cambios en el ambiente.

Como una conclusión final e imitando a Sage y Kubien (2003) —quienes emplearon la legendaria expresión latina *Quo vadis?* para referirse al futuro evolutivo de las especies C_4 en relación al cambio global—, nosotros, en un futuro no muy lejano y con ayuda de la biotecnología, la genómica y proteómica, podremos decir apelando a la famosa frase de Julio César: *Vini, vidi, vinci*, para referirnos al comportamiento de las plantas C_4 frente al estrés ambiental.

Referencias bibliográficas

- A.-H.-MACKERNES, S., y JORDAN, B.R., 1999. «Changes in gene expression in response to ultraviolet B-induced stress». En: *Handbook of plant and crop stress*, 749-768. Ed. M. PESSARAKLI. Marcel Dekker Inc. New York (USA).
- ALBERICO, G.J., y CRAMER, G.R., 1993. «Is the salt tolerance of maize related to sodium exclusion? I. Preliminary screening of seven cultivars». *Journal of Plant Nutrition*, 16, 2289-2303.
- ALLEN, D.J.; NOGUES, S., y BAKER, N.R., 1998. «Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis?». *Journal of Experimental Botany*, 49, 1775-1788.
- AMBASHT, N.K., y AGRAWAL, M., 1995. «Physiological responses of field grown *Zea mays* L. plants to enhanced UV-B radiation». *Biotronics*, 24, 15-23.
- 1998. «Physiological and biochemical responses of *Sorghum vulgare* plants to supplemental ultraviolet-B radiation». *Canadian Journal of Botany*, 76, 1290-1294.
- AMTMANN, A.; BOHNERT, H.J., y BRESSAN, R.A., 2005. «Abiotic stress and plant genome evolution. Search for new models». *Plant Physiology*, 138, 127-130.
- AMZALLAG, G.N., y LERNER, H.R., 1995. «Physiological adaptation of plants to environmental stresses». En: *Handbook of plant and crop stress*, 557-576. Ed. M. PESSARAKLI. Marcel Dekker Inc. New York (USA).
- ANDERSON, J., 2004. «El estrés por alta temperatura en las plantas». En: *La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis*, 223-251. Eds. M.J. RAIGOSA, N. PEDRIOL, y A. SÁNCHEZ. Thomson. Madrid (España).
- ARTECA, R.C., 1996. *Plant growth substances. Principles and applications*. Chapman & Hall. New York (USA), 332 pp.
- BACHEREAU, F.; MARIGO, G., y ASTA, J., 1998. «Effect of solar radiation (UV and visible) at high altitude on CAM-cycling and phenolic compound biosynthesis in *Sedum album*». *Physiologia Plantarum*, 104, 203-210.
- BALLARE, C.L.; SCOPEL, A.L.; STAPLETON, A.E., y YANOVSKY, M.J., 1996. «Solar ultraviolet-B radiation affects seedling emergence, DNA-integrity, plant morphology, growth rate, and attractiveness to herbivore insects in *Datura ferox*». *Plant Physiology*, 112, 161-170.
- BARNES, P.W.; BALLARE, C.L., y CALDWELL, M.M., 1996. «Photomorphogenetic effects of UV-B radiation on plant: consequences for light competition». *Journal of Plant Physiology*, 148, 15-20.
- BERRY, J., y BJÖRKMAN, O., 1980. «Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants». *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491-543.
- BIANCHI, G.; MURELLI, C.; SALAMINI, F., y BARTELS, D., 1991. «Novel carbohydrate-metabolism in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*». *Plant Journal*, 1, 355-359.
- BOGDAN, A.V., 1969. «Rhodes grass». *Herbage Abstracts*, 39, 1-13.
- BOHNERT, H.J.; NELSON, D.E., y JENSEN, R.G., 1995. «Adaptations to environmental stresses». *The Plant Cell*, 7, 1099-1111.
- BOHNERT, H.J.; GONG, Q.; LI, P., y MA, S., 2006. «Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms-getting genomics going». *Current Opinion in Plant Biology*, 9, 180-188.
- BOYER, J.S., 1982. «Plant productivity and environment». *Science*, 218, 443-448.
- BROWN, R.H., 1999. «Agronomic implications of C_4 photosynthesis». En: *C_4 plant biology*, 473-507. Eds. R.F. SAGE, y R.K. MONSON. Academic Press. San Diego (USA).
- BROWN, R.H., y WILSON, J.R., 1983. «Nitrogen response of *Panicum* species differing in CO_2 fixation pathways. II. CO_2 exchange characteristics». *Crop Science*, 23, 1154-1159.
- BROWN, P.S.; KNIEVEL, D.P., y PELL, E.J., 1995. «Effects of moderate drought on ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities in mesophyll and bundle sheath cells of maize». *Physiologia Plantarum*, 95, 274-280.
- CABELLO-HURTADO, E., y RAMOS, J., 2004. «Isolation and functional analysis of the glycerol permease activity of two nodulin-like intrinsic proteins from salt stressed roots of the halophyte *Atriplex nummularia*». *Plant Science*, 166, 633-640.
- CALDWELL, M.M.; BALLARE, C.L.; BORMANN, J.F.; FLINT, S.D.; BJÖRN, O.; TERAMURA, A.H.; KULANDAIVELU, G., y TEVINI, M., 2003. «Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation and interactions with other climatic change factors». *Photochemical and Photobiological Sciences*, 2, 29-38.
- CARLSSON, R., 1993. «Chenopodiaceae species: salt-tolerant plants for green biomass and grain production». En: *Handbook of plant and crop stress*, 543-558. Ed. M. PESSARAKLI. Marcel Dekker Inc. New York (USA).
- CINCOTTA, R.P.; WISNEWSKI, J., y ENGELMANN, R., 2000.

- «Human populations in the biodiversity hotspots». *Nature*, 404, 990-992.
- COBBETT, C., y GOLDSBROUGH, P., 2002. «Phytochelatin and metallothioneins: role in heavy metal detoxification and homeostasis». *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 53, 159-182.
- CORREIA, C.M.; AREAL, E.L.V.; TORRES-PEREIRA, M.S., y TORRES-PEREIRA, J.M.G. 1998. «Intraspecific variation in sensitivity to ultraviolet-B radiation in maize grown under field conditions. I. Growth and morphological aspects». *Field Crops Research*, 59, 81-89.
- CHAPIN III, F.S., 1991. «Integrated responses of plants to stress». *BioScience*, 41, 29-36.
- CHI, K.K.; YE, Z.H., y WONG, M.H., 2005. «Enhanced uptake of As, Zn, and Cu by *Vetiveria zizanioides* and *Zea mays* using chelating agents». *Chemosphere*, 60, 1365-1375.
- DAY, T.A., 2001. «Ultraviolet radiation and plant ecosystems». En: *Ecosystems, evolution, and ultraviolet radiation*, 80-117. Eds. C.S. COCKELL, y A.R. BLAUSTEIN. Springer-erlag. New York (USA).
- DAY, T.A.; VOGELMANN, T.C., y DELUCIA, E.H., 1992. «Are some plant life forms more effective than others in screening out ultraviolet-B radiation?» *Oecologia*, 92, 513-519.
- DAY, T.A., y NEALE, P.J., 2002. «Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers». *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 371-396.
- DEWEY, D.W., 2005. «Physiological and genetic control of water stress tolerance in zoysiagrass». *PhD Thesis*. Texas A&M University (USA), 197 pp.
- DOBSON, A.P.; BRADSHAW, A.D., y BAKER, A.J.M., 1997. «Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology». *Science*, 277, 515-522.
- DU, Y.C.; NOSE, A.; WASANO, K., y UCHIDA, Y., 1998. «Responses to water stress of enzyme activities and metabolite levels in relation to sucrose and starch synthesis, the Calvin cycle and the C₄ pathway in sugarcane (*Saccharum sp.*) leaves». *Australian Journal of Plant Physiology*, 25, 253-260.
- EHLERINGER, J.R.; CERLING, T.E., y HELLIKER, B.R., 1997. «C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate». *Oecologia*, 112, 285-299.
- EHLERINGER, J.R. y MONSON, R.K., 1993. «Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation». *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 411-439.
- ELAWAD, S.H.; ALLEN JR, L.H., y GASCHO, G.J., 1985. «Influence of UV-B radiation and soluble silicates on the growth and nutrient concentration of sugarcane». *Proceedings of the Soil and Crop Science Society of Florida*, 44, 134-141.
- ERNST, W.H.O.; VERKLEIJ, J.A.C., y SCHAT, H., 1992. «Metal tolerance in plants». *Acta Botanica Neerlandica*, 41, 229-248.
- FEDTKE, C., 1982. *Biochemistry and physiology of herbicide action*. Springer-Verlag. Heidelberg (Germany), 202 pp.
- FORTMEIER, R., y SCHUBERT, S., 1995. «Salt tolerance of maize (*Zea mays* L.): the role of sodium exclusion». *Plant, Cell and Environment*, 18, 1041-1047.
- GEBAUER, G.; SCHUBERT, B.; SCHUMACHER, M.I.; REHDER, H., y ZIEGLER, H., 1987. «Biomass production and nitrogen content of C₃ and C₄ grasses in pure and mixed culture with different nitrogen supply». *Oecologia*, 71, 613-617.
- HAWKESFORD, M.J., 2001. «Introduction: the molecular analysis of plant adaptation to the environment». En: *Molecular analysis of plant adaptation to the environment*, 1-15. Eds. M.J. HAWKESFORD, y P. BUCHNER. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht (Netherlands).
- HALL, D.D., y RAO, K.K., 1994. *Photosynthesis*, 5th edn. Cambridge University Press. Cambridge (England), 211 pp.
- HILAL, M.; PARRADO, M.F.; ROSA, M.; GALLARDO, M.; ORCE, L.; MASSA, E.M.; GONZÁLEZ, J.A., y PRADO, F.E., 2004. «Epidermal lignin deposition in quinoa cotyledons in response to UV-B radiation». *Photochemistry and Photobiology*, 79, 205-210.
- HOWARTH, C.J., y SKØT, K.P., 1994. «Detailed characterization of heat shock protein synthesis and induced thermotolerance in seedlings of *Sorghum bicolor* L». *Journal of Experimental Botany*, 45, 1353-1363.
- INAN, G.; KHANG, Q.; LI, P.H.; WANG, Z.L.; ZHANG, H.; ZHANG, C.Q.; QUIST, T.M.; GOODWIN, S.M., y ZHU, J.H., 2004. «Salt cress: and halophyte and cryophyte Arabidopsis relative model system and its applicability in molecular genetic analysis of growth and development of extremophiles». *Plant Physiology*, 135, 1718-1737.
- JOERN, A., y MOLE, S., 2005. «The plant stress hypothesis and variable responses by blue grama grass (*Bouteloua gracilis*) to water, mineral nitrogen, and insect herbivory». *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2069-2090.
- JONES, C.A., 1985. *C₄ Grasses and cereals: growth, development and stress response*. John Wiley & Sons. New York (USA), 432 pp.
- KABATA-PENDIAS, A., y PENDIAS, H., 2000. *Trace elements in soil and plants*, 3rd edn. CRC Press. Florida (USA), 432 pp.
- KADEREIT, G.; BORSCH, T.; WEISING, K., y FREITAG, H., 2003. «Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C₄ photosynthesis». *International Journal of Plant Science*, 164, 959-986.
- KAKANI, V.G.; REDDY, K.R.; ZHAO, D., y SAILAJA, K., 2003. «Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review». *Agricultural and Forest Meteorology*, 120, 191-218.
- KAPPEN, L.; LANGE, O.L.; SCHULZE, E.D.; EVENARI, M., y BUSCHBOM, U., 1976. «Distributional pattern of water relations of *Hamada scoparia* (Pomel) Iljin in a desert environment». *Oecologia*, 23, 323-334.
- KIDD, P.S.; LLUGANY, M.; POSCHENRIEDER, C.; GUNSE, B., y BARCELÓ, J., 2001. «The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.)». *Journal of Experimental Botany*, 52, 1339-1352.
- KOZAKI, A., y TAKEBA, G., 1996. «Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation». *Nature*, 384, 557-560.
- KRALL, J.P., y EDWARDS, G.E., 1993. «PEP carboxylases from two C₄ species of *Panicum* with markedly different susceptibilities to cold inactivation». *Plant and Cell Physiology*, 34, 1-11.
- KU, M.S.B.; AGARIE, S.; NOMURA, M.; HIROSE, S.; TOKI, S.; MIYAO-TOKUTOMI, M., y MATSUOKA, M., 1999. «High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants». *Nature Biotechnology*, 17, 76-80.
- KUBIEN, D.S., y SAGE, R.F., 2004. «Low-temperature photosynthetic performance of a C₄ grass and a co-occurring C₃ grass native to high latitudes». *Plant, Cell and Environment*, 27, 907-916.
- KUBIEN, D.S.; VON CAEMMERER, S.; FURBANK, R.T., y SAGE, R.F., 2003. «C₄ photosynthesis at low temperature. A study using transgenic plants with reduced amount of Rubisco». *Plant Physiology*, 132, 1577-1585.
- LARCHER, W., 1995. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 3rd edn. Springer-Verlag. Heidelberg (Germany), 506 pp.

- LAWLOR, D.W., 2001. *Photosynthesis*, 3rd edn. Springer-Verlag. New York (USA), 386 pp.
- LEHNINGER, A.L.; NELSON, D.L., y COX, M.M., 1993. *Principles of biochemistry*, 2nd edn. Worth Publishers. New York (USA), 1092 pp
- LE HOUEROU, H., 2000. «Utilization of fodder trees and shrubs in the arid and semiarid zones of West Asia and North Africa». *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 14, 101-135.
- LESHEM, Y.Y., y KUIPER, P.J.C., 1996. «Is there a GAS (general adaptation syndrome) response to various types of environmental stress?». *Biologia Plantarum*, 38, 1-18.
- LEVITT, J., 1980. *Responses of plants to environmental stress*, vol. 1 y 2, 2nd edn. Academic Press. New York (USA).
- LICHTENTHALER, H.K., 1988. «*In vivo* chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants». En: *Applications of chlorophyll fluorescence*, 129-142. Ed. H.K. LICHTENTHALER. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht (Netherlands).
- 1996. «Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants». *Journal of Plant Physiology*, 148, 4-14.
- LINGAKUMAR, K., y KULANDAIVELU, G., 1993. «Changes induced by ultraviolet-B radiation in vegetative growth, foliar characteristics and photosynthetic activities in *Vigna unguiculata*». *Australian Journal of Plant Physiology*, 20, 299-308.
- LONG, S.P., 1983. «C₄ photosynthesis at low temperatures». *Plant, Cell and Environment*, 6, 345-363.
- LÜTTGE, U., 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag. Berlin (Germany), 384 pp.
- LUTTS, S.; LEFEVRE, I.; DELPEREE, Ch.; KIVITS, S.; DECHAMPS, C.; ROBLEDÓ, A., y CORREAL, E., 2004. «Heavy metal accumulation by the halophyte species mediterranean salt-bush». *Journal of Environmental Quality*, 33, 1271-1279.
- MA, S.; GONG, Q., y BOHNERT, H.J., 2006. «Dissecting salt stress pathway». *Journal of Experimental Botany*, 57, 1097-1107.
- MAHAN, J.R.; MCMICHAEL, B.L., y WANJURA, D.F., 1997. «Reduction of high temperature stress in plants». En: *Mechanisms of environmental stress resistance in plants*, 137-150. Eds. A.S. BASRA., y R.K. BASRA. Harwood Academic Publishers. Amsterdam (Netherlands).
- MARTÍNEZ, J.P.; KINET, J.M.; BAJJI, M., y LUTTS, S., 2005. «NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L.». *Journal of Experimental Botany*, 56, 2421-2431.
- MATSUOKA, M.; FURBANK, R.T.; FUKAYAMA, H., y MIYAO, M., 2001. «Molecular engineering of C₄ photosynthesis». *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 52, 297-314.
- MEDINA, E., 1993. «Mineral nutrition: tropical savannas». *Progress in Botany*, 54, 237-253.
- MELILLO, J.M.; MCGUIRE, A.D.; KICKLIGHTER, D.W.; MOORE, B.III.; VOROSMARTY, C.J., y SCHLOSS, A.L., 1993. «Global climate change and terrestrial net primary production». *Nature*, 363, 234-240.
- MEINZER, F.C., y ZHU, J., 1998. «Nitrogen stress reduces the efficiency of the C₄ CO₂ concentrating system, and therefore quantum yield, in *Saccharum* (sugarcane) species». *Journal of Experimental Botany*, 49, 1227-1234.
- MONSON, R.K., 1989. «On the evolutionary pathways resulting in C₄ photosynthesis and crassulacean acid metabolism (CAM)». *Advances in Ecological Research*, 19, 57-110.
- MOONEY, H.A., y WINNER, W.E., 1991. «Partitioning response of plants to stress». En: *Response of plants to multiple stresses*, 499-518. Eds. H.A. MOONEY, W.E. WINNER, y E.J. PELL. Academic Press. San Diego (USA).
- MURPHY, T.M., 1997. «Resistance of plants to the effects of ultraviolet radiation». En: *Mechanisms of environmental stress resistance in plants*, 151-190. Eds. A.S. BASRA, y R.K. BASRA. Harwood Academic Publishers. Amsterdam (Netherlands).
- MUSIL, C.F.; CHIMPHANGO, S.B.M., y DAKORA, F.D., 2002. «Effects of elevated ultraviolet-B radiation of native and cultivated plants of Southern Africa». *Annals of Botany*, 90, 127-137.
- NAGEL, L.M.; BASSMAN, J.H.; EDWARDS, G.E.; ROBBERECHT, R., y FRANCESHI, V.R., 1998. «Leaf anatomical changes in *Populus trichocarpa*, *Quercus rubra*, *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* exposed to enhanced ultraviolet-B radiation». *Physiologia Plantarum*, 104, 385-396.
- NAIDU, S.L.; MOOSE, S.P.; AL-SHOAIBI, A.K.; RAINES, C.A., y LONG, S.P., 2003. «Cold tolerance of C₄ photosynthesis in *Miscanthus x giganteus*: adaptation in amounts and sequence of C₄ photosynthetic enzymes». *Plant Physiology*, 132, 1688-1697.
- NAIDU, S.L., y LONG, S.P., 2004. «Potential mechanisms of low-temperature tolerance of C₄ photosynthesis in *Miscanthus x giganteus*: an *in vivo* analysis». *Planta*, 220, 145-155.
- NIETO-SOTELO, J., y HO, T.H.D., 1986. «Effect of heat shock on the metabolism of glutathione in maize roots». *Plant Physiology*, 82, 1031-1035.
- PEARSON, J.N., y RENGEL, Z., 1997. «Mechanisms of plant resistance to nutrient deficiency stress». En: *Mechanisms of environmental stress resistance in plants*, 213-240. Eds. A.S. BASRA, y R.K. BASRA. Harwood Academic Publishers. Amsterdam (Netherlands).
- PITTMANN, J., y SAGE, R.F., 2001. «The response of the high altitude C₄ grass *Muhlenbergia montana* (Nutt.) A.S. Hitchc. to long- and short-term chilling». *Journal of Experimental Botany*, 52, 829-838.
- PODAZZA, G.; ROSA, M.; GONZÁLEZ, J.A.; HILAL, M., y PRADO, F.E., 2006. «Cadmium induces changes in sucrose partitioning, invertase activities and membrane functionality in roots of Rangpur lime (*Citrus limonia* L. Osbeck)». *Plant Biology*, 8, 706-714.
- POSCHENRIEDER, C., y BARCELÓ, J., 2004. «Estrés por metales pesados». En: *La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis*, 413-442. Eds. M.J. RAIGOSA, N. PEDRIOL, y A. SÁNCHEZ. Thomson. Madrid (España).
- RATHNAM, C.K.M., 1978. «Heat inactivation of leaf phosphoenolpyruvate carboxylase: protection by aspartate and malate in C₄ plants». *Planta*, 141, 289-295.
- REIMANN, C., 1992. «Sodium exclusion by *Chenopodium* species». *Journal of Experimental Botany*, 43, 503-510.
- RHODES, D., y NADOLSKA-ORCZYK, A., 2001. «Plant stress physiology». En: *Encyclopedia of Life Sciences*, 1-7. John Wiley & Sons Ltd. Chichester (England).
- ROSA, M.; HILAL, M.; GONZÁLEZ, J.A., y PRADO, F.E., 2004. «Changes in soluble carbohydrates and related enzymes induced by low temperature during early developmental stages of quinoa (*Chenopodium quinoa*) seedlings». *Journal of Plant Physiology*, 161, 683-689.
- ROWLAND, F.S., 1989. «Chlorofluorocarbons and the depletion of stratospheric ozone». *American Scientist*, 77, 36-45.
- SAGE, R.F., 2000. «C₃ versus C₄ photosynthesis in rice: ecophysiological perspectives». En: *Redesigning rice photosynthesis to increase yield*, 13-35. Eds. J.E. SHEEHY., P.L. MITCHELL, y B.

- HARDY. International Rice Research Institute. Los Baños (Philippines).
- SAGE, R.F., 2002. «Variation in the k(cat) of Rubisco in C₃ and C₄ plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature». *Journal of Experimental Botany*, 53, 609-620.
- SAGE, R.F., 2004. «The evolution of C₄ photosynthesis». *New Phytologist*, 161, 341-370.
- SAGE, R.F., y KUBIEN, D.S., 2003. «Quo vadis C₄? An ecophysiological perspective on global change and the future of C₄ plants». *Photosynthesis Research*, 77, 209-225.
- SAGE, R.F., y MCKOWN, A.D., 2006. «Is C₄ photosynthesis less phenotypically plastic than C₃ photosynthesis». *Journal of Experimental Botany*, 57, 303-317.
- SAGE, R.F., y PEARCY, R.F., 1987. «The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.)». *Plant Physiology*, 84, 959-963.
- SAGE, R.F., y SAGE, T.L., 2002. «Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C₄ grass from the White Mountains, California». *Oecologia*, 132, 501-508.
- SAMPIETRO, A.R.; VATTUONE, M.A., y PRADO, F.E., 1980. «A regulatory invertase from sugar cane leaf-sheaths». *Phytochemistry*, 19, 1637-1642.
- SÁNCHEZ-DÍAZ, M.; IRIGOYEN, J.J.; GÓMEZ-CASANOVAS, N.; PARDO, A., y AZCON-BIEITO, J., 2004. «El cambio climático global. Efecto previsible del CO₂ sobre los vegetales». En: *La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis*, 1111-1140. Eds. M.J. RAIGOSA; N. PEDRIOL y A. SÁNCHEZ. Thomson. Madrid (España).
- SCHMITT, M.R., y EDWARDS, G.E., 1981. «Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat and rice: a comparison between C₃ and C₄ photosynthesis». *Journal of Experimental Botany*, 32, 459-466.
- SCHULZE, E.D.; BECK, E., y MÜLLER-HOHENSTEIN, K., 2005. *Plant ecology*. Springer-Verlag. Heidelberg (Germany), 702 pp.
- SEARLES, P.S.; FLINT, S.D., y CALDWELL, M.M., 2001. «A meta-analysis of plant field studies simulating stratospheric ozone depletion». *Oecologia*, 127, 1-10.
- SELIGMANN, H., 1997. «Transmission of acquired adjustments to salinity in *Sorghum bicolor*». *BioSystems*, 40, 257-261.
- SHEN, Y.G.; DU, B.X.; ZHANG, W.K.; ZHANG, J.S., y CHEN, S.Y., 2002. «AhCMO, regulated by stress in *Atriplex hortensis*, can improve drought tolerance in transgenic tobacco». *Theoretical and Applied Genetics*, 105, 815-821.
- SERRANO, R., 1996. «Salt tolerance in plants and microorganisms: toxicity targets and defense responses». *International Review of Cytology*, 165, 1-52.
- SMIRNOFF, N., 1995. *Environment and plant metabolism: flexibility and acclimation*. BIOS Scientific Publishers Ltd. Oxford (England), 270 pp.
- SCHNITZLER, J.P.; JUNGBLUT, T.P.; HELLER, W.; KÖFFERLEIN, M.; HUTZLER, P.; HEINZMANN, U.; SCHMELZER, E.; ERNST, D.; LANGEARTELS, C., y SANDERMANN, H. Jr., 1996. «Tissue localization of UV-B screening pigments and of chalcone synthase mRNA in needles of Scots pine seedlings». *New Phytologist*, 132, 247-258.
- SUÁREZ, L.A.; DELGADO, L.C.; LATINA, C.A.; ROSA, M.D.; HILAL, M., y PRADO, F.E., 2001. «Interpopulation variations in *Trichloris pluriflora* Fourn. germination under saline stress». *Bio Cell Supplement* 25, 72.
- SUÁREZ, L.A.; CANTERO, F.; ROSA, M.D.; PRADO, F.E., y Hilal, M., 2002. «Mecanismos adaptativos al estrés salino en poblaciones de *Trichloris pluriflora* Fourn». *Libro de Actas de la XI Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal, XXIV Reunión Argentina de Fisiología Vegetal y I Congreso Uruguayo de Fisiología Vegetal*. Punta del Este (Uruguay), 3 pp. Formato digital.
- TADEO, F.R., 2000. «Fisiología de las plantas y el estrés». En: *Fundamentos de fisiología vegetal*, 481-498. Eds. J. AZCON-BIEITO, y M. TALON. McGraw Hill/Interamericana. Barcelona (España).
- TAJI, T.; SEKI, M.; SATOU, M.; SAKURAI, T.; KOBAYASHI, M.; ISHIYAMA, K.; NARUSAKA, Y.; NARUSAKA, M.; ZHU, J.K., y SHINOZAKI, K., 2004. «Comparative genomics in salt tolerance between Arabidopsis and Arabidopsis-related halophyte salt cress using Arabidopsis microarray». *Plant Physiology*, 135, 1697-1709.
- TAKEUCHI, Y.; AKAGI, H.; KAMASAWA, N.; OSUMI, M., y HONDA, H., 2000. «Aberrant chloroplasts in transgenic rice plants expressing a high level of maize NADP-dependent malic enzyme». *Planta*, 211, 265-274.
- TERAMURA, A.H., y SULLIVAN, J.H., 1991. «Potential impacts of increased solar UV-B on global plant productivity». En: *Photobiology*, 625-634. Ed. E. RIKLIS. Plenum Press. New York (USA):
- TURNER, A.P., 1994. «The responses of plants to heavy metals». En: *Toxic metals in soil-plant systems*, 153-187. Ed. S.M. ROSS. John Wiley and Sons, Ltd. Chichester (England).
- WAN DER LEUN, J.C.; TANG, W., y TEVINI, M., 1998. «Environmental effects of ozone depletion: 1998 assessment». *United Nations Environment Programme (UNEP)*, 205 pp.
- WANG, L.W.; SHOWALTER, A.M., y UNGAR, I.A., 1997. «Effect of salinity on growth, ion content, and cell wall chemistry in *Atriplex prostrata* (Chenopodiaceae)». *American Journal of Botany*, 84, 1247-1255.
- WILLIAM HAMILTON III, E.; MCNAUGHTON, S.J., y COLEMAN, J.S., 2001. «Molecular, physiological, and growth responses to sodium stress in C₄ grasses from a soil salinity gradient in the Serengeti ecosystem». *American Journal of Botany*, 88, 1258-1265.
- WILLIAMS III, G.J.; MONSON, R.K., y DETTLING, J.K., 1986. «Growth temperature effects on chlorophyll fluorescence yield in 15 graminoid species». *American Midland Naturalist*, 116, 197-201.
- WINICOV, I., 2001. «Molecular strategies to overcome salt stress in agriculture». En: *Molecular analysis of plant adaptation to the environment*, 103-129. Eds. M. J. HAWKESFORD, y P. BUCHNER. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht (Netherlands).
- WOODALL, G.S., y STEWART, G.R., 1998. «Do anthocyanins play a role in UV protection of the red juvenile leaves of *Syzygium?*». *Journal of Experimental Botany*, 49, 1447-1450.
- ZHU, J.K., y MEINZER, F.C., 1999. «Efficiency of C₄ photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress». *Australian Journal of Plant Physiology*, 26, 79-86.
- ZHU, J.K., 2000. «Genetic analysis of plant salt tolerance using Arabidopsis». *Plant Physiology*, 124, 941-948.