

ASPECTOS FUNDAMENTALES DE LA BIOQUIMICA Y FISIOLOGIA DEL CALCIO

José Antonio Yuri S.

A partir del descubrimiento de la Calmodulina en tejidos animales (Cheung, 1970), el Calcio ha fortalecido su importancia dentro del metabolismo, ampliando su rol tradicionalmente estructural hacia uno decididamente funcional.

Solo a inicios de los años 80, la presencia de la Calmodulina pudo ser evidenciada en vegetales, produciéndose un fuerte impacto en la concepción reguladora del Calcio en el metabolismo de las plantas.

FUNCIONES DEL CALCIO

Entre las funciones más relevantes que cumple el Calcio en la planta, se pueden mencionar:

1. Estabilización de tejidos, al intervenir en la cementación de la lamela media (pectatos de Calcio, Figura 1).

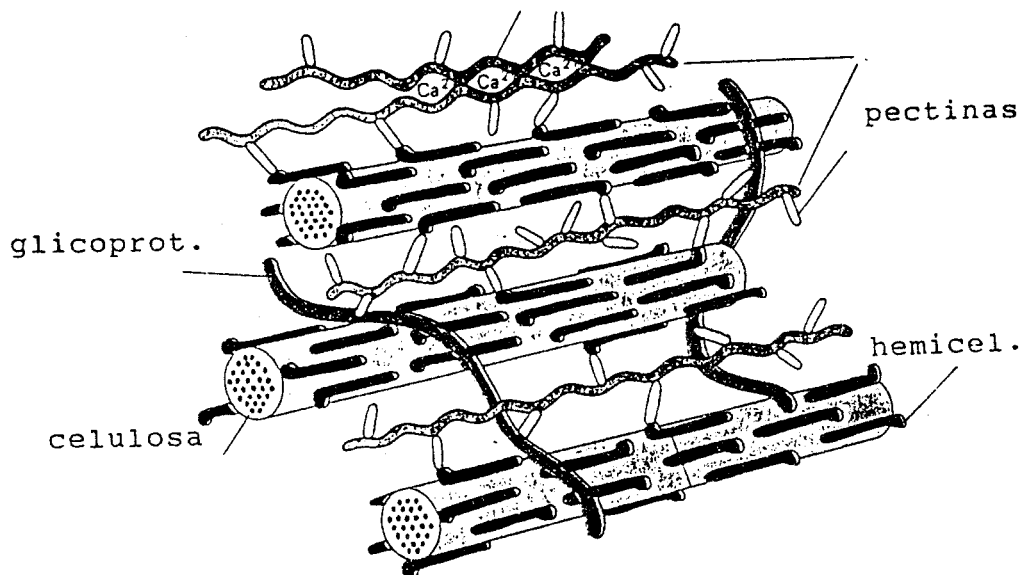


FIGURA 1. Participación del Calcio como estabilizador de tejidos, al unirse con pectinas de la lamela media.

2. Estabilización de membranas, al formar complejos con fosfolípidos. Al igual que en la situación anterior, pero con otro tipo de enlace, el Calcio interactúa con los grupos polares de los fosfolípidos de las membranas, estabilizando su acción, manteniendo principalmente su selectividad (Figura 2).

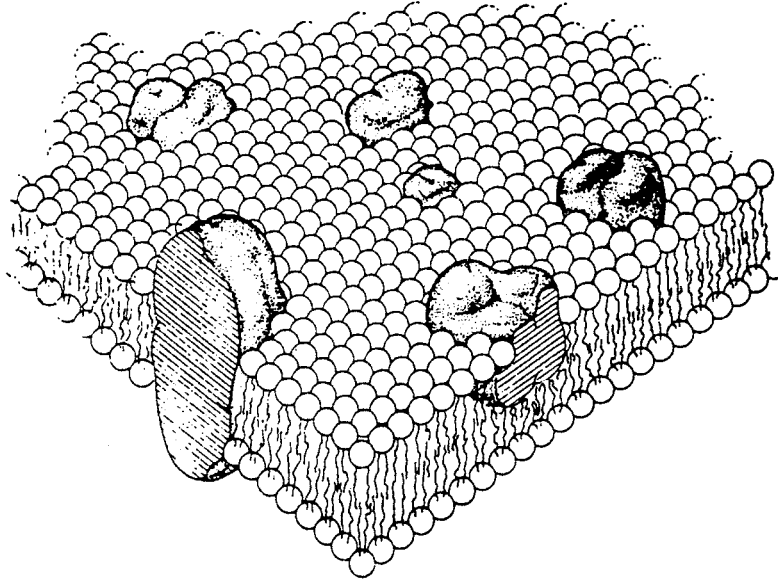


FIGURA 2. Estructura de una membrana celular, en donde se observan las dos capas lipídicas incrustadas de diferente forma por moléculas de proteínas. El Calcio interactúa con las cabezas polares de los lípidos.

3. Segundo mensajero, por intermedio de la calmodulina, proteína que regula la actividad de numerosas enzimas, especialmente del tipo kinasa (Figura 6).
4. Cofactor de enzimas, como ser peroxidasas y amilasas, permitiendo que estas mantengan su función.
5. Osmoregulación celular frente a situaciones de stress hídrico.

6. División y elongación de células (Figura 3).

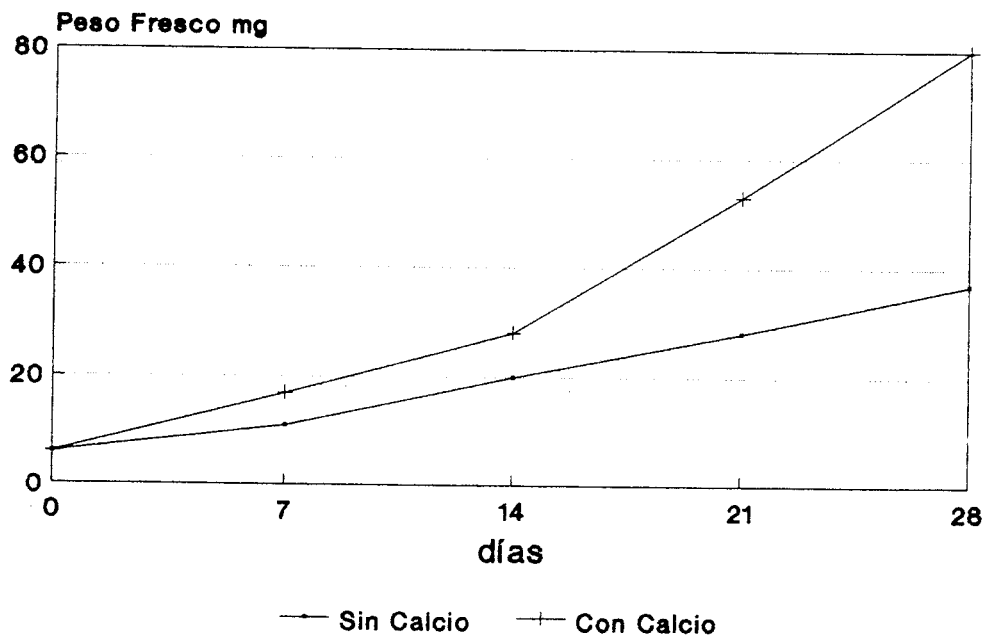


FIGURA 3. Crecimiento de tejidos de cerezo in vitro, en presencia o ausencia de Calcio. Al cabo de 14 días de cultivo, las células comienzan su periodo de elongación celular, hecho que no ocurre cuando el Calcio está ausente.

7. Crecimiento del tubo polínico, permitiendo una mejor fecundación de la flor.
8. Regular el envejecimiento celular, al impedir la degradación de ácidos grasos insaturados (ác. linolénico, 18:3), esencial en la fluidez de membranas (Figura 4).

Name	Number of Carbons: Number of Double Bonds	Structure
Lauric	12:0	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{10}\text{COOH}$
Myristic	14:0	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{12}\text{COOH}$
Palmitic	16:0	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$
Stearic	18:0	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$
Oleic	18:1 at C-9, 10	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \\ \text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{C}=\text{C}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH} \\ \quad \quad 10 \quad 9 \end{array}$
Linoleic	18:2 at C-9, 10; 12, 13	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \quad \quad \\ \text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{C}=\text{C}-\text{CH}_2\text{C}=\text{C}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH} \\ \quad \quad 13 \quad 12 \quad 10 \quad 9 \end{array}$
Linolenic	18:3 at C-9,10; 12, 13; 15, 16	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \\ \quad \quad \quad \quad \quad \\ \text{CH}_3\text{CH}_2\text{C}=\text{C}-\text{CH}_2\text{C}=\text{C}-\text{CH}_2\text{C}=\text{C}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH} \end{array}$

FIGURA 4. Estructura de algunos ácidos grasos, en donde se aprecia el ác. linolénico, importante lípido que mantiene la fluidez de las membranas celulares, dado su alto grado de insaturación.

9. Defensa vegetal, por medio de la estabilización de tejidos.
10. Regulación de la transcripción y translación a nivel nuclear, como ha sido sugerido últimamente.

METABOLISMO DEL CALCIO A NIVEL CELULAR

El Calcio intracelular se encuentra concentrado principalmente en la vacuola, ligado a ácidos orgánicos producidos en la fotosíntesis. De esta forma, neutraliza el efecto acidificante de ellos y el catión es sacado del citoplasma.

La formación de cristales, como ser drusas y rafidios, son la evidencia anatómica de ello (Figura 5).

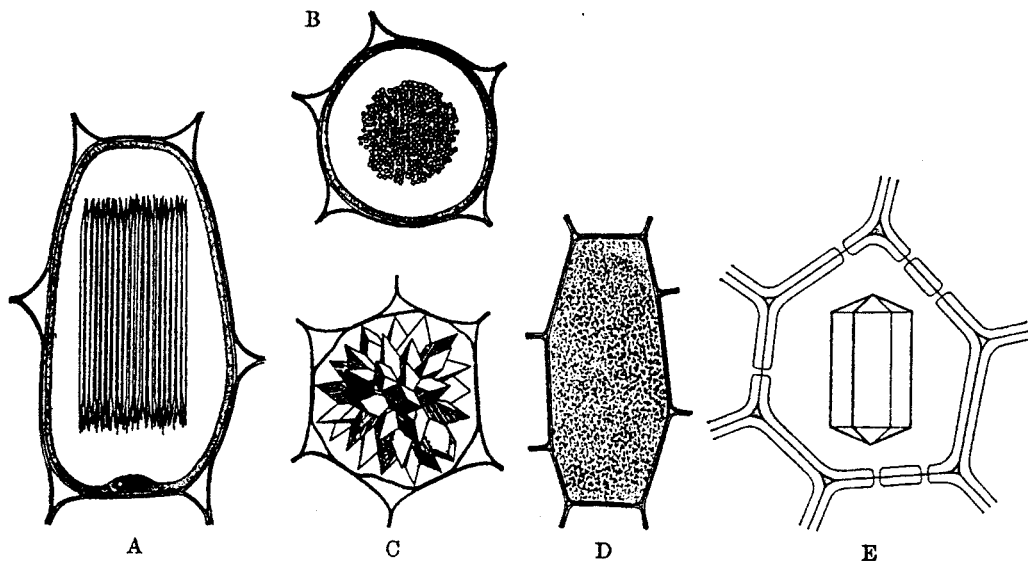


FIGURA 5. Cristales de Calcio al interior de las vacuolas celulares. El grado de hidratación del elemento produce estructuras de variadas formas (A-D= Ca-monohidrato; E= Ca-dihidrato). A y B corresponden a Rafidios en distintos cortes; C muestra una Drusa.

CALCIO APOPLASTICO v/s SIMPLASTICO

En plantas y animales, el nivel de Calcio citoplasmático libre ($0.1-1.0 \mu\text{M}$) es 1.000-10.000 veces inferior al extracelular ($1.000-10.000 \mu\text{M} = 40 \text{ mg/l}$). Ello genera una enorme diferencia de potencial respecto al elemento (120-170 mV), diferencia que puede desencadenar numerosas reacciones electroquímicas.

Del Calcio extracelular, el 60% se encuentra asociado a la pared celular. Por ello, un síntoma de daño a nivel de membranas puede detectarse por un alza en el nivel de Ca citoplasmático.

Asimismo, un déficit del elemento, altera la permeabilidad de las membranas, provocando una pérdida de su selectividad.

CALMODULINA

La Calmodulina es una proteína pequeña (17.000-19.000 daltons), presente en la mayoría de las células eucarióticas. Presenta una reacción levemente ácida.

Se han detectado unas 14 enzimas del tipo kinasa (participa el PO_4), las cuales son reguladas, con el Calcio como "segundo mensajero", mediante la Calmodulina (Figura 6).

El bitter pit, uno de los más conocidos desórdenes de postcosecha, relacionado con una deficiencia localizada de Calcio. Recientes investigaciones han intentado correlacionar el problema con la acción de ciertas enzimas, lo que se ajusta a una función del elemento como segundo mensajero.

Si bien se consideraba al Ca en un rol fundamentalmente estructural, debido a su alto contenido en las paredes celulares, se sabe que la extremadamente baja concentración del elemento en el citoplasma es la clave del funcionamiento como segundo mensajero.

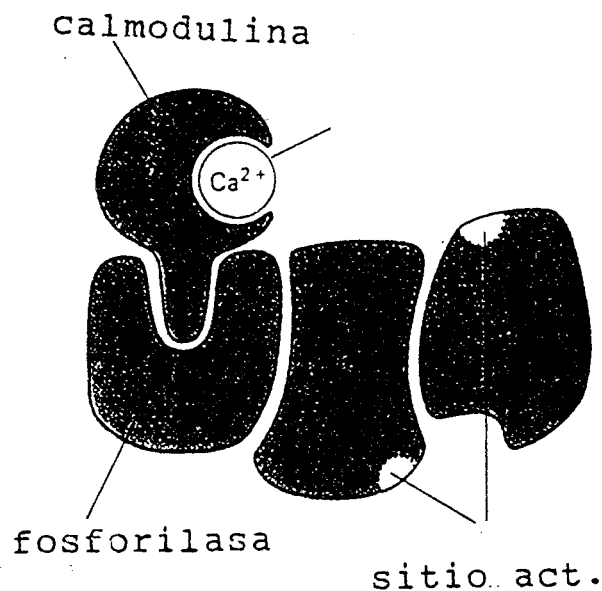


FIGURA 6. Esquema que muestra al Calcio actuando con la Calmodulina; este complejo Calcio-Calmodulina es capaz de activar enzimas del tipo kinasa, exponiendo sus sitios activos para la reacción.

ABSORCION DE CALCIO.

La absorción de Ca por parte de una célula es un proceso activo, implicando consumo de energía. Especialmente en el caso de este catión, se han podido identificar "canales" de absorción, lo que no son otra cosa que proteínas (carriers) específicas que permiten su asimilación selectiva (Figura 7).

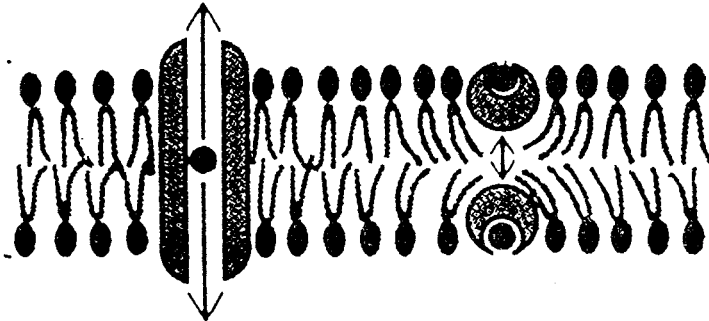


FIGURA 7. Canales que se forman en las membranas celulares, los cuales son específicos para las distintas moléculas. Estos canales se activan bajo diferentes estímulos.

Si consideramos la absorción del elemento por una planta de manzano, el Calcio es incorporado temprano en la temporada en una forma significativamente más alta, comparada con lo ocurrido 14 semanas después de la floración, a pesar de que la transpiración alcanza valores de más del doble en esta época.

La presencia de raicillas nuevas es fundamental en la absorción del Calcio, debido a que en el sector donde estas crecen aún no se ha desarrollado la banda de caspari, barrera que impide su transporte apoplástico (Figura 8).

Como la producción de raicillas nuevas es alta al inicio de temporada, el Calcio se absorbe fuertemente en este periodo durante la primavera, coincidente con lo observado en la práctica.

En aplicaciones foliares del elemento, la absorción a través del fruto se realiza directamente por la cutícula, en aquellos sectores en que ésta se encuentra más delgada o resquebrajada. La penetración vía lenticelas es factible solo en tratamientos de postcosecha, cuando el fruto es sumergido en la solución. La importancia de la absorción lenticelar puede ser considerada secundaria, dada la baja frecuencia de ellas en un fruto maduro.

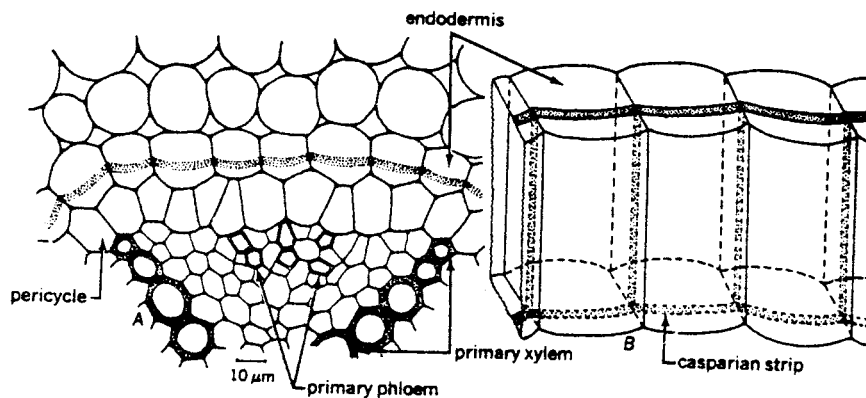


FIGURA 8. Esquema de una raíz, en donde se observa la endodermis, con el engrosamiento de sus paredes conocido como banda de caspari, principal barrera de entrada de iones a la planta.

Las lenticelas son una parte definida de la peridermis, en la cual el felógeno está más activo que en otra parte y produce un tejido tal, que contrasta con el felema, teniendo muchos espacios intercelulares. Se conocen 3 tipos de lenticelas y en el caso del manzano, estas aparecen frecuentemente bajo un estoma (figura 8).

Debe considerarse que el Calcio se mueve hacia donde existen meristemas activos con una alta tasa transpiratoria. De aquí la importancia de regular el crecimiento vegetativo, especialmente el de brotación lateral, con su enorme potencial de crear nuevos centros de consumo.

Entre los factores que limitan la absorción del Calcio desde el suelo figuran el Potasio y el Amonio. Este último, sin embargo, estaría estimulando el crecimiento radicular, por lo que podría, indirectamente, aumentar la absorción del elemento, siempre que su concentración no altere el pH en torno al sistema radicular.



FIGURA 9. Estructura de una lenticela.

SINTOMAS DE DEFICIENCIA/TOXICIDAD

Existe un considerable número de síntomas producido por la falta del Calcio en los tejidos, la mayoría conocido como desórdenes fisiológicos. Entre ellos figuran: Bitter pit, ablandamiento, pardeamiento interno, etc. La susceptibilidad al machucón podría relacionarse con un inadecuado balance del catión en la fruta.

La deficiencia de Calcio puede retardar la diferenciación xilemática, directamente o por medio de auxinas, alterando el normal funcionamiento de la planta.

En relación al bitter pit, existirían algunos indicios que el golpe de sol que afecta a una fruta puede producir la transformación de vitamina C en ác. málico, el que fijaría al Calcio y produciría síntomas de deficiencia del elemento, en el sector de la fruta golpeado de sol.

Síntomas de toxicidad por Calcio pueden ser relevantes, especialmente cuando afectan a la fruta. Así por ejemplo, baños con sales de Calcio concentrada (sobre 3%) pueden provocar una alteración de las lenticelas, a causa del bajo potencial osmótico que se genera cuando la solución se va secando. Esto produce la salida del agua desde el tejido adyacente a la lenticela, causando su posterior necrosis. La susceptibilidad varietal en este aspecto juega un importante rol, destacándose la var. Golden Delicious. Debe tenerse en cuenta además, el tamaño de la apertura calicinal de cada variedad, cuando se decida aplicar este elemento en baños a altas concentraciones.

BIBLIOGRAFIA

- Bangerth, F. 1979. Calcium-Related Physiological Disorders of Plants. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 17: 97-122.
- Cheung, W.Y. 1970. Cyclic 3',3',-nucleotide phosphodiesterase. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 38((3): 533-538.
- Dela Fuente, R.K. and Leopold, A.C. 1973. A Role for Calcium in Auxin Transport. *Plant Physiol.*, 51: 845-847.
- Dieter, P. 1984. Calmodulin and Calmodulin-Mediated Processes in Plants. *Plant, Cell and Environment*, 7: 371-380.
- Enoch, S. and Glinka, Z. 1983. Turgor-dependent membran permeability in relation to calcium level. *Physiol. Plant.* 59:203-207.
- Epstein, E. 1988. 2. Calcium, mineral nutrition, and salinity. *HortScience*, 23: 261-271.
- Fukumoyo, M. and Venis, M.A. 1986. Calcium regulation in apple fruit. Molecular and cellular aspects of calcium in plant development. A.J. Trewavas. Plenum Press, N. York. 389-390.
- Fukumoto, M. and Venis, M.A. 1990? Calcium Regulation in Apple Fruit. *Acta Horticulturae*, : 389-390.
- Hanger, B.C. 1979. The Movemet of Calcium in Plants. *Commun. Soil Science and Plant Analysis*, 10(162): 171-193.
- Haschke, R.N. and Friedhoff, J.M. 1978. Calcium-related proprieties of HRP. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 80(4): 1039-1042.
- Hepler, P.K. and Wayne, R.O. 1985. Calcium and Plant Development. *Plant Physiol.*, 36: 397-439.
- Himelrick, D.G. and McDuffie, R.F. 1983. The Calcium Cycle: Uptake and Distribution in Apple Trees. *HortScience*, 18(2): 147-150.
- Hu, C.; Lee, D.; Chibbar, R.N. and Van Huystee, R.B. 1987. Ca and peroxidase derived from cultured peanut cells. *Physiol. Plant.* 70: 99-102.
- Kauss, H. 1987. Some Aspects of Calcium-Dependent Regulation in Plant Metabolism. *Plant Physiol.*, 38: 47-72.
- Kelly, G.J. 1984. Calcium, Calmodulin, and the Action of Plant Hormones. *TIBS*, Januar: 4-5.

- Lee, D.; Chiabar, R.N. and Van Huystee, R.B. 1987. Ca and peroxidase derived from cultured peanut cells. *Physiol. Plant.* 70: 99-102.
- Lehninger, A.L. 1970. Mitochondria and Calcium Ion Transport. *Biochem J.*, 119: 129-138.
- Lin, Chin-Tarng; Sun, Daye; Song, Guo-Xing and Wu, Jen-Yen. 1986. Calmodulin: Localization in Plant Tissues. *J. Histochemistry and Citochemistry*, 34(5): 561-567.
- Lipetz, J. 1962. Calcium and the control of lignification in tissue cultures. *Amer. J. Bot.*, 49: 460-464.
- Marmé, D. 1985. Calcium. Molekulare Mechanismen der zellulären Funktion. *Naturwissenschaften*, 72: 113-117.
- Marmé, D. 1986. The Role of Calcium in the Regulation of Plant Metabolism. en: *Molecular and Cellular Aspects of Calcium in Plant Development*. Plenum Press, Nwe York. 1-8.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London. 889 p.
- Ohawa, S.; Shiro, Y. and Morishima, I. 1979. Calcium binding by HRP C and the heme environmental structure. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 90(2): 674-678.
- Paliyath, G. and Poovaiah, B.W. 1984. Calmodulin Inhibitor in Senescing Apples and its Physiological and Pharmacological Significance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 81: 2065-2069.
- Penel, C; Castillo, F.J.; Kiefer, S. and Greppin, H. 1986. The regulation of plant peroxidases by calcium. Molecular and cellular aspects of calcium in plant development. *A.J. TREWAVAS*. Plenum Press, N.York. 365-366.
- Penel, C.; Darimont, E.; Greppin, H. and Gaspar, T. 1979. Rôle du calcium dans l'association de peroxydases à des membranes de racines de Lentille. *C.R. Acad. Sc. Paris* 289: 529-532.
- Penel, C. and Greppin, H. 1979. Effect of calcium on subcellular distribution of peroxidases. *Phytochemistry* 18: 29-33.
- Perring, M. A. 1986. Incidence of Bitter Pit in Relation to the Calcium Content of Apples: Problems and Paradoxes, a Review. *J.Sci.Food Agric.*, 37: 591-606.
- Poovaiah, B.W. and Leopold, A.C. 1973. Deferral of Leaf Senescence with Calcium. *Plant Physiol.*, 52: 236-239.

- Poovaiah, B.W. and Leopold, A.C. 1973. Inhibition of Abscission by Calcium. *Plant Physiol.*, 51: 848-851.
- Poovaiah, B. 1993. Biochemical and Molecular Aspects of Calcium Action. *Acta Horticulturae* 326: 139-147.
- Rasmussen, V.H. 1989. Der Membrankreislauf von Calcium als intrazelluläres signal. *Spektrum der Wissenschaft*. 12: 128-135.
- Reiss, H.-D. and Herth, W. 1978. Visualization of Ca-gradient in growing pollen tubes of *Lilium longiflorum* with chlorotetracycline fluorescence. *Protoplasma* 97: 373-377.
- Roberts, D.M. and Harmon, A.C. 1992. Calcium-Modulated Proteins: Targets of Intracellular Calcium Signals in Higher Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43: 375-414.
- Roux, S.J.; Wayne, R.O. and Datta, N. 1986. Role of Calcium Ions in Phytochrome Responses: an Update. *Physiol. Plant.*, 66: 344-348.
- Simkiss, K. 1973. Translocación del Calcio por las Células. *Endeavour*, 33(120): 119-123.
- Stebbins, R.L.; Dewey, D.H. and Shull, V.E. 1972. Calcium Crystals in Apple Stem, Petiole and Fruit Tissue. *HortScience* 7(5): 492-493.
- Trewavas, A.J. 1986. Molecular and Cellular Aspects of Calcium in Plant Development. Plenum Press, New York.
- Yuri, J.A.; Schmitt, E.; Feucht, W. and Treutter, D. 1990. Metabolism of *Prunus avium* tissues affected by Ca⁺⁺ deficiency and addition of Prunin. *J. Plant Physiol (RF Aleman)*. 135: 692-697.
- Yuri, J.A. 1990. Physiologische und morphogenetische Effekte von Prunin auf Kirschgewebe (*Prunus avium*). Diss. T.U. München. 145 p.
- Zocchi, G. and Mignani, I. 1995. Calcium Physiology and Metabolism in Fruit Trees. *Acta Horticulturae* 383: 15-23.