

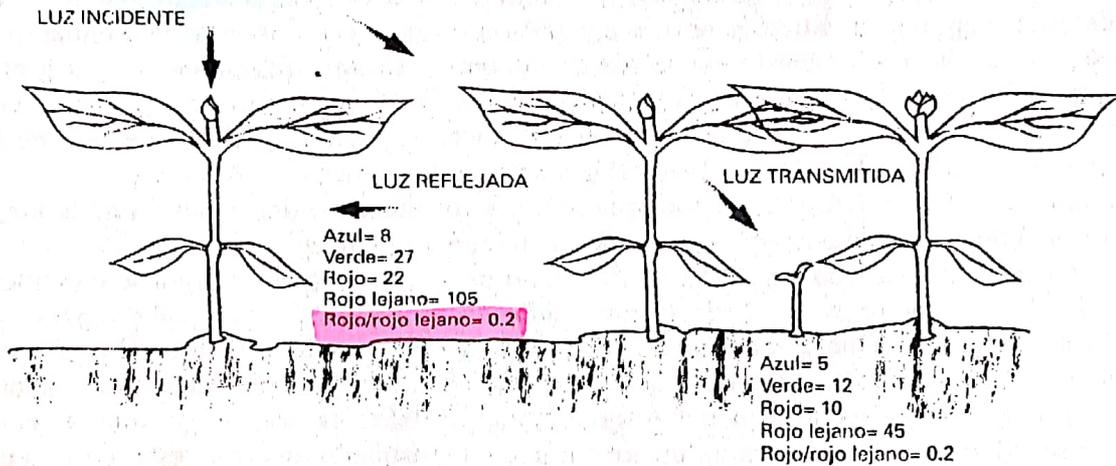
CATEDRA DE FISIOLOGIA VEGETAL

CURSO DE FISIOLOGIA VEGETAL. 2011

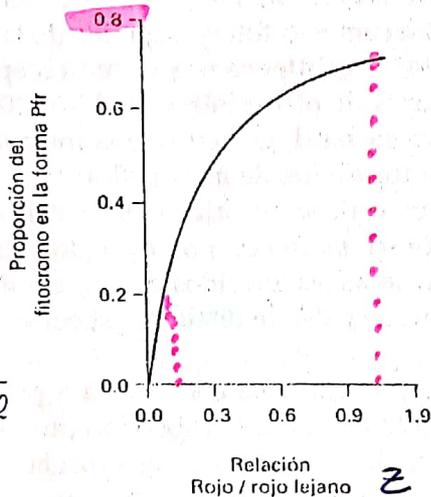
FOTOMORFOGENESIS VEGETAL

Ing. Agr. José Beltrano⁽¹⁾ e Ing. Agr. Daniel O. Giménez⁽²⁾

Azul= 230
Verde= 350
Rojo= 380
Rojo lejano= 350
Rojo/rojo lejano= 1.1



Las plantas interfieren en el ambiente luminoso de sus vecinas. La luz solar que incide sobre los cultivos se modifica por el contacto con las plantas, y una alta proporción es absorbida, lo que determina bajos flujos en los lugares sombreados. La absorción es selectiva y una alta proporción de la luz roja lejana es reflejada o transmitida por el follaje. Como consecuencia, se modifica la relación rojo/rojo lejano. En la figura, los flujos de luz de distintas bandas espectrales (azul, verde, rojo y rojo lejano) se expresan en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.



$$\Phi = \frac{P_{fr}}{\text{total}}$$

La proporción de fitocromo en forma de Pfr depende de la relación rojo rojo lejano de la luz. Las proporciones de Pfr se han calculado utilizando los parámetros fotoquímicos del fitocromo publicados por Kelly, J. M., Lagarias: *Biochem*, 24: 6003-6010, 1985. Adaptado de Smith, H., Holmes, G.: *Photochem Photobiol*, 25:547-550, 1977.

(¹) Profesor Titular; (²) Profesor Adjunto, Cátedra de Fisiología Vegetal.

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FOTOMORFOGENESIS VEGETAL.

La luz solar es el factor del ambiente mas importante y puede afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya sea como fuente de energía en la fotosíntesis, como fuente de calor o como fuente de información. La cantidad de luz (**fotones**) que incide sobre las plantas por unidad de tiempo y de superficie (**irradiancia**), su **composición espectral**, la **dirección** con que incide y la duración diaria (**fotoperíodo**) son aspectos del ambiente luminoso que cambian en condiciones naturales y proveen información a las plantas acerca de una serie de condiciones (época del año, presencia de plantas vecinas, etc.).

Las plantas poseen **fotorreceptores** que les permiten utilizar dicha información. Estas moléculas cambian su estado según el ambiente luminoso y, como consecuencia, modulan distintos aspectos del crecimiento y desarrollo. Mientras el proceso fotosintético requiere de una densidad fotónica elevada, los sensores reaccionan ante pequeños cambios cuali y cuantitativos de la energía electromagnética que reciben del sol. La capacidad de capturar la radiación solar y convertirla en energía química se denomina fotosíntesis.

El control de la morfogénesis por la luz se denomina **fotomorfogénesis**. En un sentido estricto, se define **fotomorfogénesis** a los efectos provocados por la información provista por cambios en la cantidad o composición espectral de la luz. Los efectos de la información provista por la dirección de la luz o por el fotoperíodo se denominan **fototrópicos** y **fotoperiódicos** respectivamente.

El estudio de la **fotomorfogénesis** comprende todos los procesos dependientes de la luz, distintos de la fotosíntesis y que intervienen en el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Cuando una molécula absorbe un **cuantum** de luz, su nivel de energía se incrementa y pasa a un estado excitado. La excitación a nivel electrónico, además de un nivel de energía superior, confiere a las moléculas una estructura electrónica diferente a la que poseía en el estado fundamental o básico. Un elemento central en estos procesos fotoactivados es la sustancia que absorbe la luz, es decir un pigmento, al que se lo denomina **fotorreceptor**. La excitación del fotorreceptor posibilita la reacción primaria; el primer cambio químico al que sucederán otros que eventualmente darán como resultado una respuesta morfogénica.

En la fotomorfogénesis la radiación es percibida por los receptores: fitocromos, el criptocromo, fotorreceptores UV-V. La reacción es cualitativa entre la radiación absorbida y el grado de reacción de la planta. Estos pigmentos reaccionan con niveles de irradiancia relativamente bajos, pero estas señales son amplificadas y producen importantes respuestas.

En las plantas existen tres tipos de fotorreceptores (exceptuando las clorofilas) que, de acuerdo con las longitudes de onda mas eficientes para activarlos, se clasifican en: 1. **fitocromos** o fotorreceptores de la luz roja (R) (600-700 nm) y roja lejana (RL) (700-800 nm) y es el mas conocido; 2. **criptocromos** o fotorreceptores de la luz azul (400-500 nm) y ultravioleta A (320-400 nm); 3. **fotorreceptores de ultravioleta B** (280-320 nm). El fitocromo, junto con otros pigmentos fotorreceptores, controla el proceso morfogénico que comienza con la germinación de la semilla y el desarrollo de la plántula y culmina con la formación de nuevas flores.

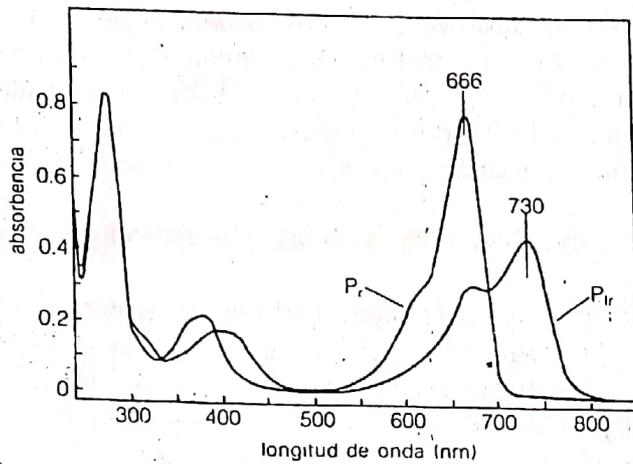
Las plantas poseen varios fitocromos distintos. Esta variabilidad tiene su origen en la existencia de una familia de genes codificadores de las apoproteínas. En *Arabidopsis thaliana*, por ejemplo, hay cinco fitocromos, denominados fitocromos A,B,C,D y E. en otras especies, no se ha establecido de manera definitiva el número de miembros de la familia de fitocromos. Se sabe que los fitocromos A de distintas especies, son mas parecidos entre sí que los distintos fitocromos de una misma especie.

A nivel subcelular, hay fitocromo en el núcleo y en todo el citosol y parece que está presente en membranas. Estudios recientes sugieren la posibilidad que algunas moléculas de estos fotorreceptores migren del citoplasma al núcleo en respuesta a la luz. A pesar que las moléculas están bien caracterizadas desde el punto de vista bioquímico, no se sabe con certeza cual es su mecanismo de acción a nivel molecular.

Los fitocromos son **cromoproteínas**, que combinan una parte proteica (apoproteína) y un cromóforo, que es la parte de la molécula que primero se modifica al recibir la luz de longitud de onda apropiada.

El **fitocromo** es capaz de absorber luz con un espectro de absorción que va desde los 200 nm hasta los 800 nm. Las propiedades de la molécula cambian y una de las manifestaciones de esos cambios es la modificación del espectro de absorción. El **fitocromo rojo** (Pr) después de ser iluminado con luz roja (R), se

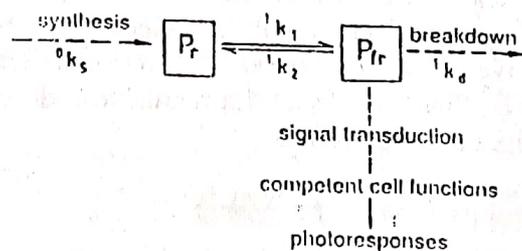
fotoconvierte en fitocromo Pfr, con un pico máximo de absorción cercano a los 730 nm. Si se la irradia con luz roja lejana (RL) se fotoconvierte en Pr y el pico máximo de absorción estará próximo a 660 nm.



Una comparación del espectro de absorción de ambas formas de fitocromo con espectros de acción para varios procesos fisiológicos. (Los espectros de absorción provienen de Vierstra y Quall, 1983. El espectro de acción que aparece en **b** fue redibujado a partir de datos de Parker *et al.*, 1949. El espectro de acción para la promoción de la apertura del gancho hipocótilo que aparece en **c** se redibujó de Withrow *et al.*, 1957, y el espectro para la promoción y subsecuente inhibición de la lechuga Grand Rapids se redibujó de Borthwick *et al.*, 1954.)

Ambas formas son **interconvertibles** por la luz, son **fotoconvertibles**. Al absorber luz monocromática roja (R), el Pr se transforma en Pfr. Al absorber luz monocromática roja lejana (RL) el Pfr se convierte en Pr.

Observando los espectros de absorción podemos comprender porque la luz RL desplaza la reacción fuertemente hacia la formación de Pr (98 %). En cambio, irradiando con R la reacción se puede desplazar hasta alcanzar aproximadamente un 86 % de Pfr. Estas transformaciones de una forma a otra son reversibles y mediante irradiaciones con R o con RL y el Pfr se transforma en Pr y viceversa, en numerosas oportunidades sin que el sistema se deteriore. Estos cambios de comportamiento, son determinados por cambios en la estructura química y propiedades del **fitocromo**. El Pfr es más reactivo y más susceptible a la destrucción. La fotorreversibilidad es la propiedad más peculiar del **fitocromo**.



Scheme of the phytochrome system. Explanations are given in the text

Los fitocromos se sintetizan en la forma Pr y son estables y fisiológicamente inactiva en esta forma (Pr), con una vida media de una semana. La estabilidad del Pfr es variable, en ambientes ricos en luz roja lejana, la destrucción del fitocromo no es tan marcada ya que la proporción que se encuentra como Pfr es baja. En general la destrucción en la forma Pfr es lenta y una reversión de Pfr a Pr se lleva a cabo naturalmente, mediante un proceso que no requiere luz (**reversión oscura**) y que insume entre tres y cuatro horas. Es importante señalar que, a diferencia de la destrucción que implica desaparición del fitocromo, la reversión oscura no causa cambios en la cantidad total de fitocromo (Pfr + Pr).

Este pigmento **fitocromo** ha sido detectado en representantes de todas las jerarquías taxonómicas vegetales, con excepción de los hongos, por lo que su distribución es similar a la de la clorofila. El fitocromo se encuentra presente en monocotiledóneas, dicotiledóneas, líquenes, musgos, helechos, en algunas algas verdes. Los fitocromos se encuentran en todos los órganos de las plantas cultivadas, inclusive en raíces.

El pigmento *fitocromo* se sintetiza en la forma Pr y una vez que se lo expone a la luz solar se convertirá en Pfr. luego de un cierto tiempo se alcanzará el fotoequilibrio o estado fotoestacionario, en ese momento la velocidad de reacción en ambas direcciones será aproximadamente la misma. Es decir, la relación Pfr/Pr en el fotoequilibrio no depende de la intensidad de la luz sino de la calidad de la misma. En oscuridad el Pfr puede convertirse en Pr; esta reacción es afectada por la temperatura, el potencial redox, algunos cationes divalentes, etc. Otra vía que puede seguir el Pfr es la denominada destrucción del *fitocromo*, el que por un proceso aun no dilucidado se transforma en un producto no detectable espectrofotométricamente y sin actividad biológica. Esta destrucción depende de la temperatura y requiere O₂. Una vez formado el Pfr, en oscuridad comienza su conversión a Pr. Por todo lo dicho, es de esperar que en los tejidos que nunca fueron expuestos a la luz (una plántula que no ha emergido), o mantenidos en oscuridad durante varias horas, la forma de *fitocromo* existente será únicamente la Pr.

La composición espectral de la radiación lumínica que es activa en la fotomorfogénesis está dada por la relación R/RL, que se representa por la letra griega ζ (zeta).

Una planta irradiada continuamente con luz blanca llega a un fotoequilibrio (Φ) entre las dos formas de fitocromo, (Pr y Pfr). Los valores de Φ = Pfr / Ptotal (Pfr + Pr) pueden variar entre cero, cuando se irradia con luz monocromática roja lejano (RL) y 0,86 cuando se irradia con luz monocromática roja (R). Una planta mantenida varias horas en la oscuridad posee todo el P como Pr. Mientras que si crece bajo la luz solar Φ varía desde 0,7 (luz solar directa: R/RL = ζ = 1.15) a 0,15 (debajo de un canopeo denso: R/RL = ζ = 0,2).

Teniendo en cuenta la composición espectral de la luz, podemos calcular la relación R/RL. Para una plántula que recibe luz solar directa, que no ha sido interferida por otras plantas cercanas, la proporción de Pfr es de alrededor del 70 %. En cambio en las plantas sombreadas por plantas vecinas, la proporción de Pfr es menor, e incluso en doseles o follajes muy densos la proporción de Pfr puede ser menor del 10%. Gran parte de los fenómenos mediados por los fitocromos pueden explicarse considerando como forma activa al Pfr y al Pr como la forma inactiva de la molécula (ver carátula).

Se está avanzando rápidamente en comprender que zonas de la molécula de fitocromo son importantes para distintos aspectos de su función. A tal efecto se utilizan plantas transgénicas que sobreexpresan fitocromos modificados mediante mutaciones y plantas mutantes en donde la secuencia del fitocromo se ha modificado parcialmente.

El *fitocromo* media sus efectos fisiológicos activando o desactivando genes específicos, regulando la transcripción del ADN al ARN. Han sido identificados promotores génicos en las cadenas de ADN que son controlados por la luz. Los promotores, que reprimen o desreprimen los genes, poseen proteínas receptoras que si el dador es la luz, se denominan LRE (cis-acting light regulatory elements). Se han detectado numerosos genes cuyo promotor es activado o desactivado por *fitocromo*. El *fitocromo* está codificado por múltiples familias de genes, denominados Phy A, Phy B, Phy C y Phy D. La regulación de su expresión es realizada por el propio P y, asimismo, modula la vida media de sus proteínas.

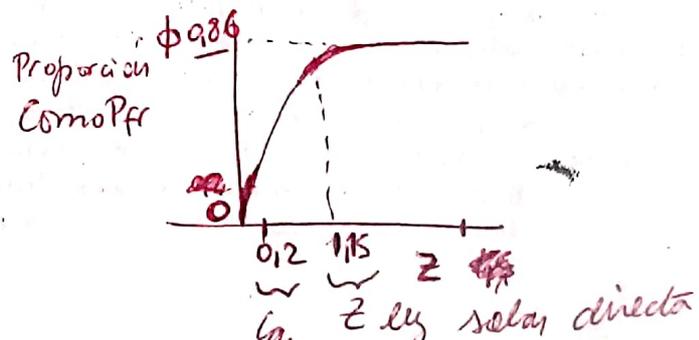
Procesos fisiológicos en cuyo control participa el *fitocromo*.

- germinación
- alargamiento de los entrenudos
- crecimiento de las hojas
- formación de los primordios foliares
- diferenciación, apertura y cierre de estomas
- síntesis de los pigmentos antocianinas
- alargamiento de los pecíolos
- la producción de macollas
- orientación de las hojas en el espacio
- síntesis de clorofila
- forma de las hojas
- senescencia y abscisión foliar
- producción de pelos en el hipocótilo
- floración

$$\zeta = \frac{R}{RL} \begin{matrix} \nearrow 1,15 \text{ luz solar} \\ \searrow 0,2 \text{ debajo de canopeo} \end{matrix}$$

$Pr \rightleftharpoons Pfr$

$$\phi = \frac{Pfr}{P_{total}} \begin{matrix} \nearrow \text{máx} = 0,86 \\ \searrow \text{mín} = 0 \end{matrix}$$



- formación de tubérculos
- distribución de los productos de la fotosíntesis

Variaciones de la intensidad de luz características de algunas respuestas biológicas. En el cuadro se indican las intensidades de luz capaces de provocar ciertas respuestas biológicas. La variación se extiende sobre trece órdenes de magnitud.

$\mu\text{W.cm}^2$	
10^5	Luz solar, medio día de verano, cielo claro.
10^4	Saturación de la fotosíntesis en trigo.
10^3	Luz solar, mediodía, cielo nublado.
10^2	Control fotoperiódico de la floración.
10	
1	Luz crepuscular.
	Umbral de la inducción de la floración.
10^{-1}	Luz lunar (luna llena).
10^{-2}	Límite de la visión en colores.
	Umbral del fototropismo.
10^{-3}	Umbral de la apertura del gancho plumular.
10^{-4}	
10^{-5}	Límite de la visión.
10^{-6}	
10^{-7}	
10^{-8}	Umbral de la fotomorfogénesis. Respuesta a la luz roja del primer entrenudo de avena.

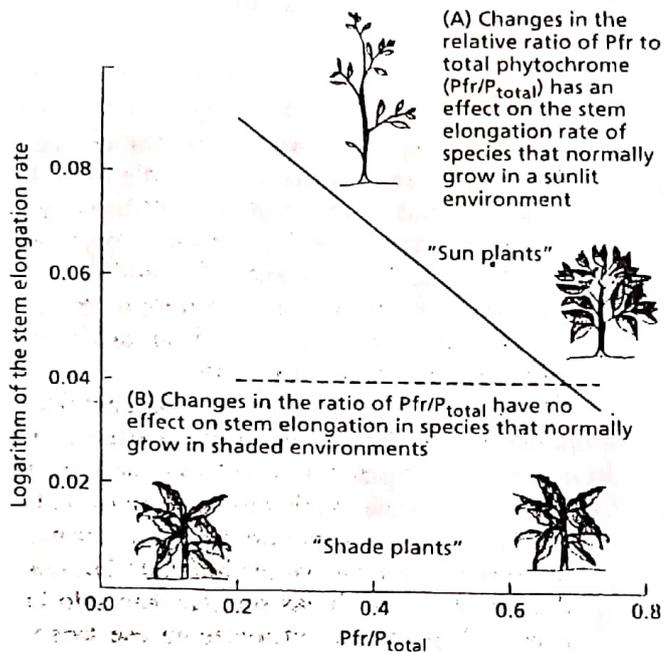
Cuando una planta crece por debajo de la superficie del suelo, no recibe luz, al emerger recibe los primeros fotones y, gracias a la acción de los fotorreceptores, la plántula puede percibir el cambio de situación y modificar su morfología en un sentido aparentemente ventajoso desde el punto de vista de su adaptación.

Para ilustrar la magnitud de esos cambios, podemos apelar a un caso extremo y comparar una plántula que ha crecido en la oscuridad durante varios días después de la germinación, con otra que durante el mismo período ha recibido varias horas de luz por día. Las reservas de las semillas han sido la principal fuente de nutrientes en ese lapso, por lo que las diferencias entre las plántulas no pueden ser atribuidas a la nutrición. La que ha crecido en oscuridad, ahilada, presenta el hypocótilo extremadamente largo, una ausencia total de pigmentos y muy limitada expansión foliar. Estas diferencias morfogénicas tan visibles, son el reflejo de numerosas alteraciones fisiológicas en todos los niveles: celular, subcelular y molecular.

En oscuridad las láminas de las hojas de las dicotiledóneas no se expanden. Una pequeña dosis de energía lumínica es suficiente para que se inicie el crecimiento y este es mayor a intensidades más altas. En numerosos casos investigados se ha demostrado que cuando se excede un determinado valor aumentando la intensidad de la luz el área foliar se hace cada vez menor.

Por ejemplo, en *Cynodon dactylon*, creciendo en condiciones de baja irradiancia, a la sombra de otras plantas (baja intensidad de luz = $300 \mu \text{ moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con una relación $R/RL = \zeta = \text{zeta} = 0,3$) muestra entrenudos largos y delgados, con hojas acintadas largas, además el crecimiento de sus tallos es erecto y raramente produciría estolones o rizomas. Contrariamente si esta gramínea crece en situaciones de alta irradiancia a la luz solar plena (alta intensidad de luz = $2500 \mu \text{ moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con una relación $R/RL = \zeta = \text{zeta}$)

= 1.15) mostrará hojas pequeñas, casi escamosas y retrorsas de color verde oscuro o azulado, tallos con entrenudos cortos y resistentes, forma matas densas con estolones y rizomas como poderosos órganos de invasión.



The role of phytochrome in shade perception in sun plants (A, solid line) versus shade plants (B, dashed line). (After Morgan and Smith 1979.)

El ritmo de producción de primordios foliares depende también de la intensidad de la luz, dentro de ciertos límites, cuanto mayor es la intensidad luminosa, mayor es el número de primordios formados.

La composición espectral constituye un factor a tener en cuenta no solo cuando se cultivan plantas con luz artificial sino también en la interpretación del comportamiento de las plantas creciendo en condiciones naturales. En la comunidad vegetal al ser interceptada la luz solar por las hojas de los estratos superiores del canopeo no solo disminuye la intensidad, sino que también se modifica la composición espectral. Debido a los pigmentos presentes en las hojas, principalmente la clorofila, las radiaciones con longitudes de onda en las zonas del azul y el rojo son más absorbidas que las correspondientes al verde y al rojo lejano. El aumento proporcional de la radiación con λ (longitud de onda) entre 700-800 nm en relación con las de 600-700, tiene consecuencias importantes en la actividad de las plantas y es uno de los factores que intervienen en el ajuste del crecimiento en condiciones como las de un sotobosque, en una plantación densa o simplemente en condiciones de competencia por luz (sombreado).

Fotorreceptores de luz azul y U.V.

Se han identificado dos fotorreceptores de luz azul denominados criptocromos. hasta el momento se desconoce el detalle del modo de acción de los criptocromos. La naturaleza sugiere que el transporte de electrones podría ser un paso inicial en la cadena de eventos iniciada por el criptocromo. también podrían estar involucrados cambios de la membrana plasmática. La luz azul puede alterar la polaridad de las membranas. Los flujos de Ca parecen formar parte de la cadena de transducción de los criptocromos, al menos en algunas respuestas condicionadas por la participación de la luz azul.

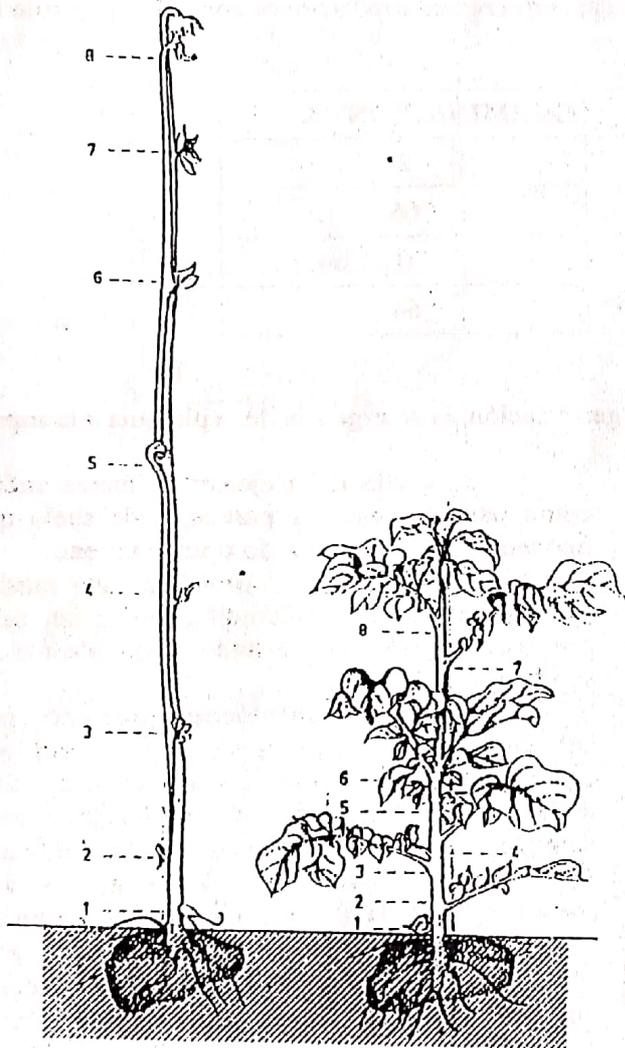
Procesos fisiológicos en cuyo control participa el *criptocromo*.

- apertura estomática
- fototropismo
- crecimiento del tallo
- síntesis de antocianinas
- diferenciación de plástidos

Forreceptores de ultravioleta.

Hasta el momento se desconoce la naturaleza de los forreceptores de ultravioleta. Varios compuestos han sido considerados, incluyendo el DNA (que se afecta por el ultravioleta), residuos aromáticos de proteínas, las auxinas, etc. Pero parece mas probable la participación de flavinas reducidas, asociadas a proteínas.

Respuestas fotomorfogénicas.



Macollaje y ramificación: una pastura o un cultivo denso de gramíneas genera plantas con un reducido número de macollas, respecto de las mismas especies cultivadas en forma aislada. La reducción en el número de macollas y de ramificaciones, el alargamiento de los tallos y la partición diferencial entre la parte aérea y la raíz es una respuesta fotomorfogénica característica. En este fenómeno interviene el fitocromo, la evidencia contundente es que si una planta crece en forma aislada, expuesta a la luz solar ($\zeta = 1,15$) y se le suplementa el tallo con RL, de manera de reducir el valor de ζ , el número de macollas disminuye, como si estuviera debajo de un canopeo denso. Mientras que, si se suplementa con luz R la base de los tallos, en un canopeo denso, el macollaje aumenta. El fitocromo de una planta detecta la proximidad de otras plantas, porque se modifica la relación R/RL (ζ) de la luz incidente y esta información es utilizada como indicador de seguridad y no invertir recursos en nuevos tallos ante situaciones de competencia y mucho menos en el sistema radical. Las plantas, mediante movimientos fototrópicos reforman su arquitectura, de manera de ubicarse donde puedan interceptar la mayor cantidad de energía.

Germinación de semillas fotoblásticas: en muchas especies la germinación de las semillas requieren luz para germinar, en otras, por el contrario, son inhibidas por la luz. Las semillas que para germinar requieren de la luz, se las denominan fotoblásticas. Si la luz promueve la germinación, son fotoblásticas positivas, (Ej. *Lactuca sativa* cv. Gran Rapids; *Datura ferox*, *Ficus aurea*, etc.), mientras que si la luz inhibe la germinación, son fotoblásticas negativas (*Amarantus* sp.; *Prímulas* sp.; etc.). Las semillas fotoblásticas positivas que permanecen en oscuridad, no germinan, mientras que con un pulso de luz roja se promueve la germinación, en tanto que un pulso de rojo lejano inhibe el proceso. La respuesta es reversible, dentro de cierto margen de tiempo del último pulso recibido. Los procesos que conducen a promover la germinación, solo se conocen

parcialmente. En las semilla de *Datura ferox*, la forma Pfr incrementa la actividad de enzimas que degradan polisacáridos de la pared celular y conducen a la germinación.

Las semillas de *chamico* (*Datura ferox*) embebidas, no germinan varios meses después de la maduración si son incubadas en oscuridad. Es suficiente exponerlas durante 20 minutos a luz R de baja intensidad para que germine mas del 80%. Las longitudes de onda mas efectivas se encuentran cerca de los 660 nm, es decir en el sector del espectro a la luz roja. Para la inducción de estos procesos se requieren alrededor de 20 min de luz roja de intensidad del orden de los $100 \mu W cm^{-2}$ (aproximadamente 1000 veces menos que la luz del sol plena). Este efecto de la luz roja puede anularse por la luz rojo lejano.

Germinación de semillas de *Chamico* expuestas a diferentes irradiaciones con luz roja y roja lejana. (A. Soriano et al. Can. J. Bot. 42; 1964)

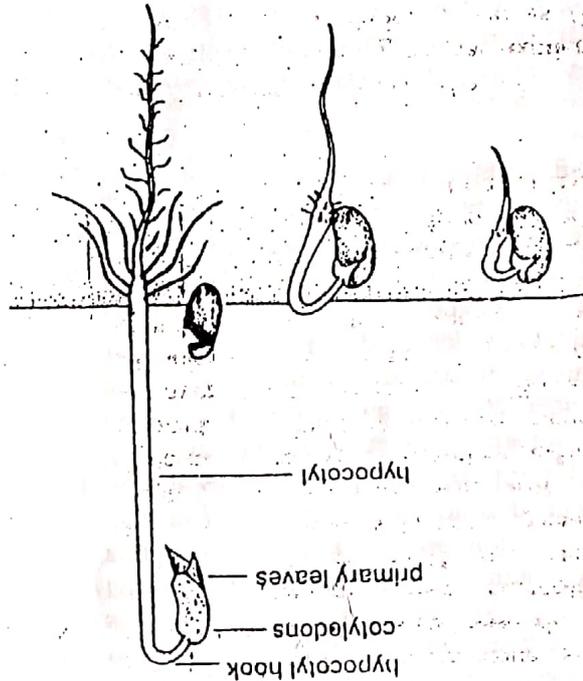
TRATAMIENTO	OSCURIDAD	10 min R	10 min R + 20 min RL	10 min R + 20 min RL + 10 min R
GERMINACIÓN %	2	66	0	64

Apertura del gancho plumular: luego de la germinación, la emergencia de la plumula a la superficie es un largo camino.

Para ello debe ejercer la fuerza suficiente como para empujar las partículas de suelo que se oponen a su avance, en todo tipo de terreno.

Las gramíneas protegen su meristema caulinar mediante el coleoptilo, que dejan salir las primeras hojas sólo cuando han alcanzado la superficie.

En las dicotiledóneas, que no poseen coleoptilo, la estrategia para que los cotiledones epigeos y su yema apical no se dañen, consiste en doblar el epicótilo o hipocótilo en forma de gancho, llamado gancho plumular, de manera que este avance en el suelo y facilite la salida intacta de los cotiledones y de la plumula a la superficie. Durante la curvatura se incrementa la producción de etileno, pero no se conoce el mecanismo del crecimiento diferencial de las células, probablemente la participación de las auxinas podría explicar este proceso. Una vez alcanzada la superficie, el gancho se abre y el talluelo se endereza, exponiendo los cotiledones epigeos a la luz solar. La luz roja, cuando incide sobre él, induce la apertura. La luz RL revierte el proceso.

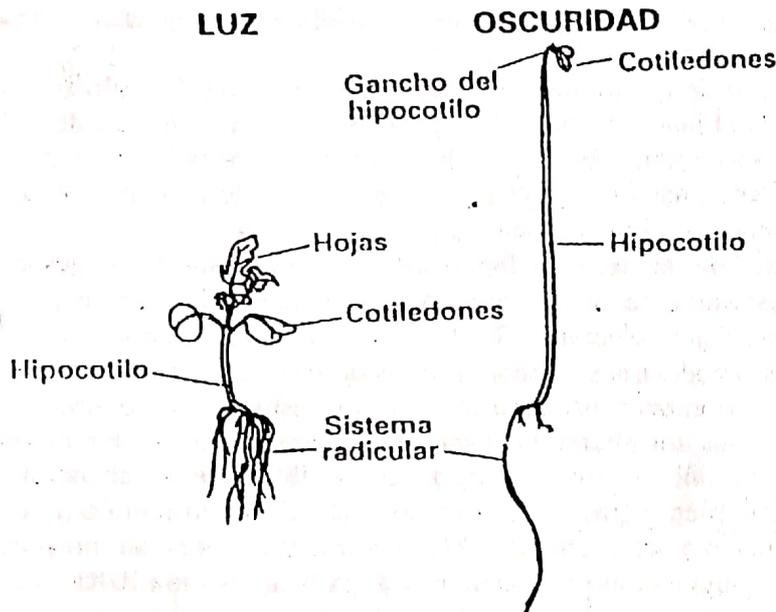


Elongación del tallo: a medida que el canopeo se hace mas denso absorbe preferentemente la luz roja respecto de la roja lejano y el valor de ζ se hace cada vez menor en los estratos inferiores del mismo. Las plantas detectan pequeñas variaciones de esta relación y responden ante la señal de alarma por la presencia de plantas vecinas. La elongación del tallo es una de las respuestas mas visibles a la relación R/RL. Es un hecho

La elongación del tallo es una de las respuestas más visibles a la relación R/RL.

Es un hecho conocido el alargamiento del tallo de las plántulas que crecen en oscuridad o en ambientes sombríos.

El sistema fitocromos, a través del valor de ζ tienen la capacidad de actuar como sensor del microclima lumínico y adaptarse a la nueva situación. Si ζ es bajo, la plántula elonga sus entrenudos de manera de escapar de un ambiente de irradiancia reducida.



Una semilla que germina en oscuridad, como fue dicho, genera un hipocótilo que se elonga, y crece ahilado, no genera nuevas hojas y no abre el gancho plumular. La desetiología ocurre cuando una plántula o un órgano pasa de crecer en oscuridad continua a crecer a la luz. Este proceso define los cambios entre el patrón de crecimiento y desarrollo típico de plantas cultivadas siempre en oscuridad (escotomorfogénesis) y el de las plantas cultivadas a la luz (fotomorfogénesis).

La exposición a la luz desencadena una serie de cambios morfológicos y moleculares. En las dicotiledóneas, cuando se las expone a la luz, el tallo inhibe su crecimiento y los cotiledones se expanden. En gramíneas el mesocótilo detiene su crecimiento, se inicia la síntesis de clorofila, se organiza el aparato fotosintético y se sintetizan pigmentos como los antocianicos. Estos cambios resultan de la acción tanto de fitocromos como de criptocromos.

Una gran cantidad de genes incrementa su expresión, debido a una mayor tasa de transcripción y en algunos casos, también debido a cambios postranscripción. Los niveles de RNA mensajero de la Rubisco, los de las proteínas que unen moléculas de clorofila a y b a las membranas tilacoides de los cloroplastos, los de la nitrato reductasa se ven marcadamente incrementados. Otros genes reducen su expresión. Se ha obtenido una serie de mutantes en *Arabidopsis* conocidos como *det* y *cop*, con los cuales las plántulas cultivadas en oscuridad completa presentan características típicas de las expuestas a la luz. En estos mutantes la fotomorfogénesis es constitutiva y no requiere luz para ser inducida. En oscuridad estas plantas muestran apertura de los cotiledones, inhibición del alargamiento del tallo, síntesis de antocianos y expresión de determinados genes que normalmente están controlados por la luz. A partir de estas observaciones se considera que en las plantas normales la fotomorfogénesis es reprimida en oscuridad por los productos DET y COP (las letras mayúsculas se utilizan para indicar los genes normales no mutados) y que la luz elimina esta represión reduciendo la actividad de dichos productos. La morfología de las plantas se afecta por el nivel de irradiancia y la relación R/RL, modificado por la presencia y la densidad de plantas vecinas. En respuestas a bajas relaciones R/RL y bajas irradiancias de la luz azul, las especies dicotiledóneas suelen mostrar una dramática promoción el crecimiento del tallo.

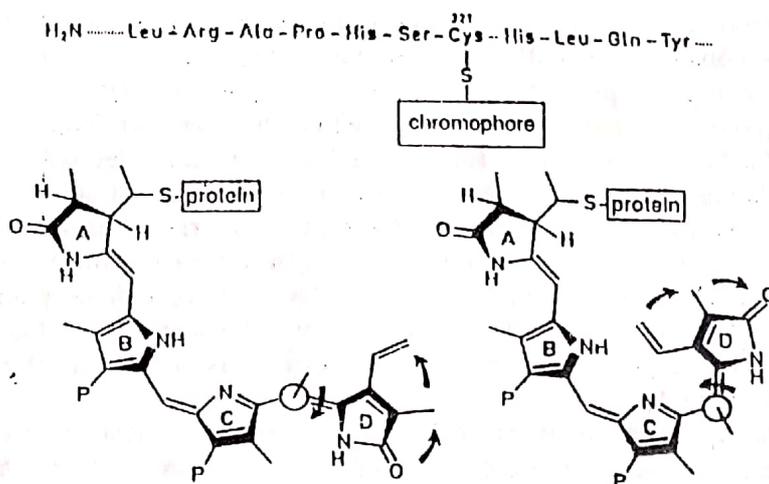
La luz controla la extensión celular: el crecimiento es afectado por la calidad de la luz incidente, tanto durante de la germinación (aumenta la capacidad del crecimiento del embrión), como durante la desetiología (se inhibe el crecimiento de ejes caulinares mientras se promueve la expansión de la hoja) así como durante el sombreado por la presencia de plantas vecinas, el crecimiento de tallos en dicotiledóneas y vainas foliares en gramíneas aumenta con bajas relaciones R/RL y bajas irradiancias. El crecimiento de un tejido depende del crecimiento de sus células. Esto implica un aumento irreversible de su tamaño a diferencia

de los cambios reversibles que ocurren por ejemplo en las células oclusivas cuando los estomas se abren. Para que haya crecimiento debe entrar agua en las células generando turgencia y la pared que la rodea se debe expandir de manera irreversible. Como consecuencia el crecimiento suele expresarse como el producto de la extensibilidad de las paredes por la presión de turgencia, a partir de un umbral mínimo de turgencia, el crecimiento puede modificarse alterando la presión de turgencia o la velocidad con que las paredes se ablandan. Estudios realizados en varias especies sugieren que la luz (en particular la luz azul) reduce la extensibilidad de las paredes del tallo sin modificar la presión de turgencia o el umbral de presión que debe superarse para que se produzca crecimiento. Aun no se conocen los pasos bioquímicos involucrados en este efecto. Sin embargo se ha propuesto que la luz azul podría actuar incrementando el pH del apoplasto y reduciendo de este modo, la actividad de las expansinas. Las expansinas son proteínas extracelulares consideradas importantes en el ablandamiento de las paredes que permite incrementar su extensibilidad.

La fotomorfogénesis requiere de la acción de hormonas: Por ejemplo tanto la luz RL utilizada para reducir el nivel de Pfr de plantas cultivadas bajo luz blanca, como el GA promueven el crecimiento del tallo. Este tipo de asociación entre el GA y las respuestas fotomorfogénicas se observa para la germinación y para la floración entre otros procesos. La luz provoca la fotooxidación del AIA a través de la actividad de las enzimas AIA oxidasa, lo que explicaría también menor crecimiento de los tallos iluminados.

Posibles aplicaciones del conocimiento de la fotomorfogénesis a la producción vegetal: el ambiente luminoso de los cultivos no implica necesariamente un crecimiento y desarrollo óptimo de las plantas desde el punto de vista productivo, por ejemplo las bajas relaciones R/RL incrementa la dominancia apical y algunas gramíneas forrajeras producen en estas condiciones menos ramificaciones que las que podrían sobrevivir con los recursos disponibles de agua, nutrientes y luz para fotosíntesis. Esto puede observarse en experimentos en que la relación R/RL se incrementa sin alterar la disponibilidad de recursos. En cultivos extensivos no es sencillo alterar el ambiente luminoso, sin embargo, es posible alterar el nivel de fotorreceptores de modo que la planta responda al ambiente que la rodea como si el cultivo no fuera tan denso como en realidad es. Esta posibilidad ya ha comenzado a ser explorada. Algunos investigadores han propuesto que la estimulación del crecimiento del tallo que aparece como consecuencia de la baja relación R/RL típica de los cultivos con densidad comercial iría en detrimento de la traslocación de recursos hacia órganos cosechados. La idea está siendo evaluada mediante la utilización de plantas que sobreexpresan fitocromo A y en consecuencia no aumenta el crecimiento del tallo en respuesta las plantas vecinas, aunque no es posible predecir el beneficio que estas líneas de trabajo pueden brindar en el futuro, es claro que ofrece una vía de potencial aplicación del conocimiento básico acumulado en el campo de la fotomorfogénesis.

Structure of phytochromobilin (phytochrome chromophore) in the P_r form (left) and P_{fr} form (right). Photoconversions of phytochrome involve the cis/trans isomerisation of the chromophore at the double bond between pyrrole rings C and D. This causes the methine bridge between rings C and D to fold back. Arrows indicate the assumed movement of ring D upon photoconversion. Changes in conformation of the apoprotein are a consequence of the photoconversion of the chromophore. Top Section of the polypeptide chain in the region of the chromophore domain (see Fig 21.11). (After Rüdiger 1990)



Efectos fotoperiódicos de la luz

En muchas especies, las respuestas a la luz, en especial la luz que absorbe el fitocromo, están determinadas por la longitud del día. Los efectos de la luz en la interrupción del periodo normal de oscuridad o en la prolongación del periodo normal de luz del día, se conocen como **efectos fotoperiódicos**. Estas respuestas tienen que ver principalmente con la dormición de yemas de plantas perennes y la producción de flores y semillas en especies perennes y, en especial, no perennes. En general, los días largos promueven la elongación de tallos en casi todas las especies, y los días cortos dan lugar a los cambios asociados con el otoño (por ejemplo, la dormición y endurecimiento de yemas por bajas temperaturas).

Algunos autores sugirieron que la elongación del tallo en respuesta a días largos tal vez es el fenómeno fotoperiódico más difundido. Cientos de artículos confirman esta suposición. Se ha observado el alargamiento del tallo en respuesta a días largos en coníferas, en las que con frecuencia la respuesta es muy fuerte, y entre plantas con flores (angiospermas), tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas.

Efectos fotoperiódicos de la luz:

- Germinación de las semillas de abedul en días largos o cuando se interrumpe con luz el largo período de oscuridad
- Expresión del sexo en curcubitáceas: los días cortos promueven la formación de flores femeninas y los días largos de flores masculinas
- Formación de bulbos en días largos
- Tuberización en papa en días acortándose
- Acumulación de sustancias de reserva en distintos órganos, bajo días cortos, como es el caso de la mandioca, dalia y rábanos
- Formación de yemas de invierno en días acortándose
- Macollaje en cereales y forrajeras de invierno, en días cortos
- Elongación del tallo es favorecido por los días largos comparado con los días cortos
- Expansión de hojas de muchas especies en días largos

PREGUNTAS DE FOTOMORFOGÉNESIS

1. Defina fotomorfogénesis e indique el proceso fisiológico más sensible.
2. Que longitudes de onda son efectivas como inductora de fenómenos fotomorfogénicos. $n/RL \rightarrow$ fitocromo $h\nu$ otros \leftarrow Criptocromos Azul UVR8 UV
3. Explique el macollaje como fenómeno fotomorfogénico, /
4. Explique el fenómeno de plantas vecinas. /
5. Explique la participación del sistema fitocromos en la germinación. /

T.P. \rightarrow 6. Pocos días después del primer corte en las parcelas del trabajo cuatrimestral de herbicidas (para estudiantes de Agronomía). Ó Pocos días después de la tala de un sector de monte de eucaliptos de 10 años (para estudiantes de Ing. Forestal), se observó la presencia de un alto número de plantas de una maleza que no apareció en otros sectores. Inspeccionando el suelo en las parcelas no cortadas se encontraron semillas sin germinar de la maleza cuyas plantas aparecieron en el sector cortado. Con el objetivo de entender la naturaleza de esta situación, se recolectaron semillas no germinadas del sector no cortado, se las llevó al laboratorio y se las dispuso en cajas de Petri (50 semillas en cada caja) con agua suficiente y antes de incubarlas, después de la imbibición se les practicó alguno de los siguientes tratamientos:

- 20 minutos a luz roja (R);
- 20 minutos a luz roja + 20 minutos a luz roja lejano (R+RL)
- 20 minutos a luz roja + 20 minutos a luz roja lejano + 20 minutos a luz roja (R+RL+R)
- Se colocaron en oscuridad, sin tratamientos de luz (Osc)

Las cajas de Petri fueron envueltas en plástico negro e incubadas a 20°C, durante 7 días. Al finalizar el período de incubación se abrieron las cajas y se contó el número de semillas en cada caja. Indique e interprete los resultados obtenidos en el experimento.

7. Explique la participación de la calidad de la luz incidente sobre la senescencia foliar en el canopeo.]
8. Explique la modificación de la calidad (R:RL) e intensidad de la luz (PAR) en los diferentes estratos de un canopeo y su relación con la arquitectura de las plantas. 
9. Mencione las diferencias que observa entre una plántula mantenida en oscuridad desde su germinación y otra crecida en luz solar directa.

etioladas
largas \rightarrow sin color