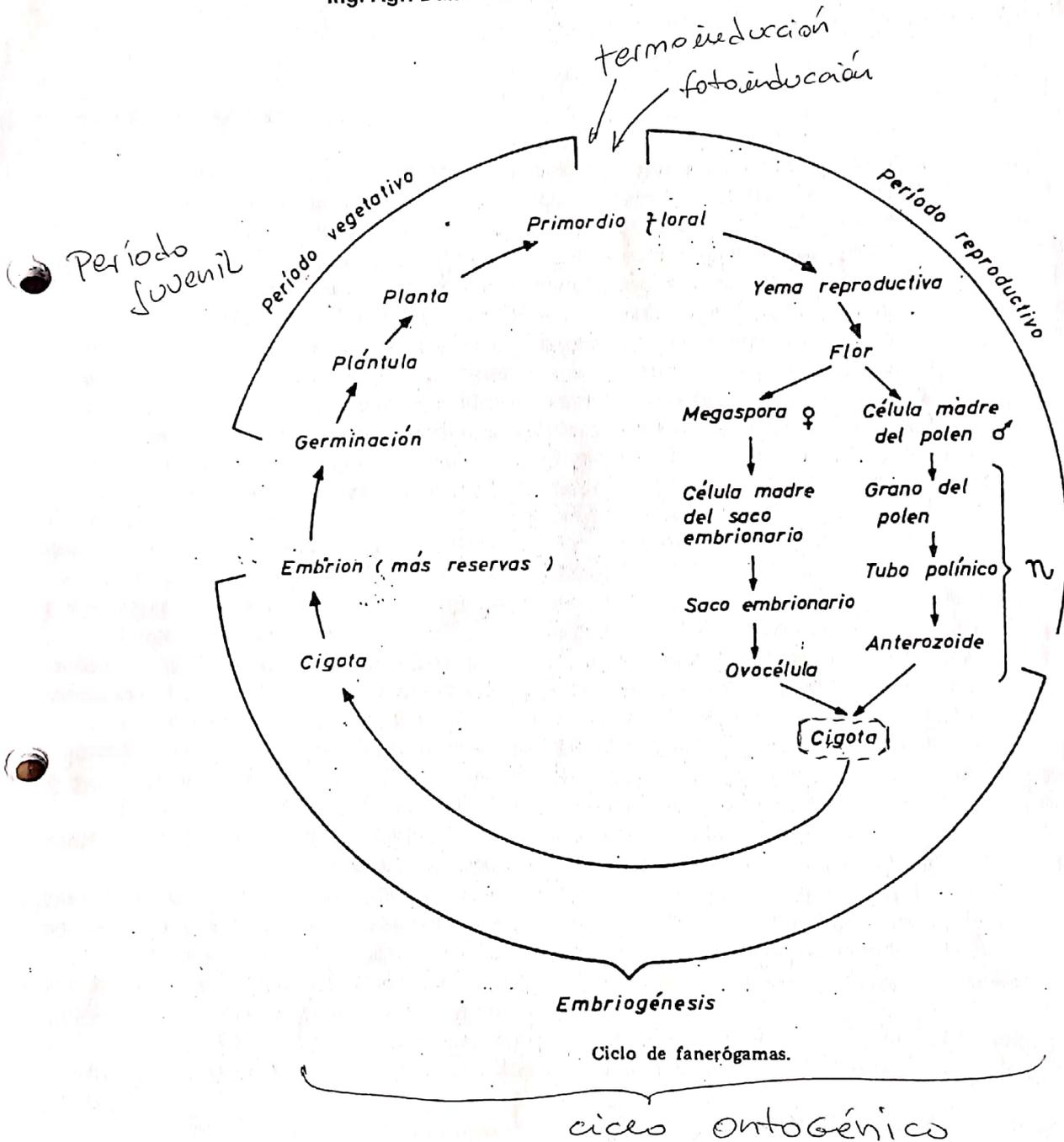


FISIOLOGÍA VEGETAL 2011

DESARROLLO VEGETAL Y SENESCENCIA DE HOJAS, FLORES Y FRUTOS

Ing. Agr. Daniel O. Giménez¹, Ing. Agr. José Beltrano²



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

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

DESARROLLO

El contenido de este tema nos brinda una introducción en el conocimiento de los cambios morfológicos y fisiológicos que ocurren en la planta a lo largo de su ciclo de vida. Esto es importante ya que el momento de aparición de los órganos que son motivo de la explotación agrícola y forestal, su abundancia, los estímulos a los que responde su formación y su posterior comportamiento están estrechamente relacionadas a la fisiología del desarrollo.

El productor utiliza esos conocimientos a través de la elección de la especie o variedad a cultivar, de la época de siembra, de la realización de un pastoreo racional, de la forma de poda y del momento de la cosecha de granos, flores y frutos.

Desarrollo de una planta

Una planta crece a partir de la cigota mediante mitosis sucesivas. Las nuevas células aumentan su tamaño, su peso y engrosan sus paredes por síntesis de nuevo material. Este aumento de masa es *irreversible*. Debido a la disminución de turgencia se produce la entrada de agua y el consecuente aumento *reversible* de peso fresco. El organismo que crece diferencia órganos vegetativos para cumplir las funciones inherentes a un ser autótrofo como tallos, hojas, raíces, etc. Adquiere, así, una forma que se halla codificada en el genoma, proveniente de cada uno de los padres. Los fenómenos hasta aquí descritos corresponden a lo que se conoce como *crecimiento*. La cigota posee, asimismo, los genes que codifican la floración, pero reprimidos totalmente en su expresión. Una desrepresión prematura induciría la formación de gametas sobre un cuerpo somático de tamaño reducido, con una limitada capacidad de sintetizar fotoasimilados y absorber minerales del suelo, por lo que la nueva cigota generaría un embrión con pocas posibilidades de supervivencia. Normalmente una planta genera un número de órganos (hojas, tallos, raíces) antes de la floración, que le asegure a su descendencia las mayores posibilidades de perpetuación mediante la producción de gran cantidad de semillas, suficientemente vigorosas, para competir en la comunidad. Esta es la causa de que una planta desreprima los genes de la floración en el estado vegetativo más adecuado y en el momento en el que las condiciones del ambiente sean más propicias. Esto lo logra satisfaciendo de manera secuencial requerimientos del ambiente, como un período *termoinductor* seguido de otro *fotoinductor* de intensidad y duración variable según las especies.

Estos factores inducen cambios fisiológicos posiblemente a nivel del genoma. En muchas plantas estos cambios, aún no conocidos, van ocurriendo con el mero pasar del tiempo. En este último caso la planta no parece exigir condiciones específicas del medio, sino solo aquellas que le permitan crecer.

Los conceptos anteriores condujeron a los fisiólogos a la noción de desarrollo vegetal. Se denomina desarrollo a los cambios fisiológicos graduales que van actuando sobre el genoma y que culminan con la expresión de los genes de la floración. La capacidad de generar gametas es el estado climax del desarrollo.

Las plantas en el curso de la evolución han adoptado diferentes hábitos de floración, mucho de ellos por adaptación a las condiciones del ambiente, como se verá más adelante.

Podemos decir que el desarrollo representa una sucesión de etapas cualitativamente distintas por las que pasa la planta en su ciclo de vida. Así se van sucediendo cambios bioquímicos y fisiológicos en las células, tejidos, órganos y en la planta en su conjunto que se manifiestan como cambios estructurales y funcionales.

Durante el ciclo vital algunos de estos cambios, por su particular importancia, son identificables con lo que denominamos etapas ontogénicas de la planta: cigota, embriogénesis, germinación, crecimiento vegetativo, crecimiento reproductivo, senectud y muerte.

En el pasaje de una a otra de estas etapas ontogénicas se verifica la estrecha interacción entre los factores ambientales con los factores genéticos y también la correlación entre los distintos órganos de las plantas.

El término desarrollo puede circunscribirse a un tejido, un órgano o alcanzar a todo un individuo. En el caso de una hoja, por ejemplo, incluye todos los procesos y cambios que ocurren desde la formación del primordio hasta la madurez, senescencia y abscisión. Cuando se utiliza con referencia a un individuo, comprende los cambios que sufre a partir de la primera célula (cigota) hasta la senescencia y muerte. En Fisiología Vegetal cuando no se menciona específicamente (ej: desarrollo de un órgano o un individuo), con el término desarrollo se refiere al pasaje de la planta del estado vegetativo al reproductivo.

CRECIMIENTO VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO

Se suele considerar período vegetativo al lapso transcurrido desde la germinación hasta la aparición del primer primordio floral y período reproductivo, al que se extiende desde éste hasta la muerte. En forma similar, el estado vegetativo comprende todo el período sin órganos reproductivos y el estado reproductivo desde la aparición del primer primordio floral hasta su muerte, pudiendo ser su ciclo anual, bianual o perenne.

Período vegetativo

Por su período vegetativo, con relación a las estaciones de crecimiento, las especies de plantas superiores han sido agrupadas en *anuales*, *bienales* y *plurianuales*. Las *anuales* son las que desarrollan el ciclo y florecen en un año o menos. Cuando esto ocurre en primavera-verano, suelen llamarse primaverales (trigo o centeno primaverales) o bien estivales, cuando requieren mayores temperaturas para crecer (maíz, poroto o frijol, girasol). Si germinan en otoño o comienzos de invierno y no florecen hasta la primavera siguiente, se denominan *invernizas* o *invernales* (trigo o centeno invernales); también están las efímeras que viven pocas semanas como el *Senecio vulgaris*. Las *bienales* viven por lo menos en dos estaciones iguales, germinan en primavera, vegetan hasta después del invierno y sólo florecen durante la estación de crecimiento siguiente (*Hyoscyamus niger*, col, remolacha). Las *plurianuales* o *perennes*, viven varios años.

Estas denominaciones pueden combinarse, para una mejor determinación, según el número de floraciones y fructificaciones en los siguientes grupos:

1. **MONOCARPICAS ANUALES** (trigo, frijol, girasol, maíz);

2. **MONOCARPICAS BIENALES** (*Hyoscyamus Niger*, coles, remolacha, zanahoria);

3. **MONOCARPICAS PLURIANUALES** (*Agave americana*, Bambuceas);

4. **POLICARPICAS PLURIANUALES**, es decir perennes (cafeto, manzano, pinos).

Es habitual que algunas especies se comporten de modo diferente según las condiciones del medio. Por ejemplo, la tomatera posee un largo período reproductivo y termina por morir en aquellas regiones de inviernos rigurosos o puede durar, más de una estación, en climas benignos.

El período vegetativo de las monocárpicas plurianuales es muy variable. Así, el *Agave americana* suele vegetar 10-12 años antes de florecer; *Chusquea culeou*, de los bosques del sur de Chile y la Argentina, vive aproximadamente 20 años para luego florecer y morir y *Puya raimondii*, cuyo hábitat se halla en el altiplano de Bolivia y Perú, alcanza a vivir más de 40 años.

Edad cronológica y fisiológica

El meristema de una planta se constituye durante la formación del embrión. A partir de la germinación y, a medida que transcurre el tiempo, podemos ir asignándole una *edad cronológica*. Durante este lapso, los procesos fisiológicos del desarrollo pueden ser rápidos o lentos, pasando por todos los grados intermedios y encontrarse detenidos, muy alejados o muy cercanos al estado reproductivo. En consecuencia, corresponde asignarle al mismo tiempo una *edad fisiológica*. De igual forma, los tejidos y órganos producidos por ese meristema pueden ser de reciente formación o estar constituidos desde hace tiempo, es decir, que pueden ser cronológicamente nuevos o viejos y su estado de desarrollo puede corresponder al estado de desarrollo del ápice. Los tejidos producidos por los meristemas secundarios corresponden normalmente al estado fisiológico del meristema apical que les dio origen.

Algunos aspectos de los cambios, en el desarrollo del meristema apical, se conocen desde hace tiempo. Goebel (1898) los denominó *ciclofisis* y Molish (1918) *topofisis*. En principio, para que puedan producirse tiene que haber crecimiento. Por otra parte, algunas plantas mantenidas en condiciones especiales de temperatura o longitud del día pueden crecer indefinidamente sin llegar al estado reproductivo. Se ha detenido, así, el desarrollo.

Ambos procesos, el de desarrollo y el de crecimiento, están influidos y, en algunos casos, determinados por las condiciones del medio. Lo común es que, a medida que la planta cambia. También cambien sus requerimientos ambientales, por ejemplo una necesidad creciente de altas temperaturas, de fósforo, etc. Es común que las necesidades del proceso de desarrollo no coincidan con los del de crecimiento y, más aún, que sean opuestos, es decir, que las condiciones que favorecen el desarrollo tiendan a detener el crecimiento o viceversa. Estas necesidades diferentes hacen cambiar, entre otras características, el número de hojas de la planta cuando alcanza el estado reproductivo. Así, si las condiciones favorecen los procesos de desarrollo de un cultivar de trigo se obtienen plantas bajas, con menor número de hojas (7), y si no los favorecen ≈ 26 hojas. Entre estos extremos pueden encontrarse todas las formas intermedias.

Las condiciones del medio pueden variar por diversas causas: el área geográfica, la época de siembra o el suministro artificial de determinados factores. Todo ello puede modificar la condición de "precoz" o de "tardío" de una especie o cultivar. Algunas especies florecen entrado el otoño, sin relación con la época de siembra; de manera que con siembras invernales o primaverales tempranas se comportan como tardías y, por otra parte, con siembras tardías de primavera o comienzos de verano, como precoces.

PERÍODO JUVENIL

El desarrollo hacia el estado reproductivo está determinado por dos causas fundamentales:

1. un mecanismo interno génico;
2. factores del medio que accionan sobre su expresión.

En los cambios que caracterizan al período vegetativo, se destacan tres procesos bien definidos. Uno de ellos conocido desde hace tiempo por presentar modificaciones morfológicas fácilmente reconocibles: *el período juvenil*. Los otros dos, la *vernalización* y el *fotoperiodismo*, fueron determinados por medio de estudios realizados para resolver problemas prácticos o para explicar el comportamiento de ciertas especies y cultivares, en relación con factores externos.

Sobre la base de los estudios de fotoperiodismo se señaló luego la existencia de sustancias endógenas de la floración (hormonas) que controlan la actividad de los genes florales.

Cuando en una especie se encuentran los tres procesos, el orden con que se manifiestan es, invariablemente, el siguiente: período juvenil, luego vernalización y finalmente fotoperiodismo. Este orden no puede ser alterado y, salvo el caso de situaciones muy especiales, es necesario que un proceso se haya cumplido para que pueda iniciarse el siguiente.

El período juvenil corresponde al crecimiento inicial de una plántula a partir de la germinación y comprende el despliegue de los cotiledones así como el crecimiento y desarrollo de los primordios foliares ya constituidos en el embrión. A estas hojas se suman aquellas que van siendo emitidas con posterioridad hasta alcanzar el estado adulto. El período se manifiesta con caracteres morfológicos, procesos bioquímicos y fisiológicos y requerimiento ecológicos. Una de las manifestaciones más habituales y visibles es la forma variable de la hoja (heteroblastia), a la que se agregan otros caracteres como espinas, forma de tallo, filotaxia y color. Entre los caracteres fisiológicos más importantes se destaca la mayor facilidad de las estacas para enraizar, la diferente resistencia a las temperaturas y la persistencia de las hojas durante el otoño e invierno. Normalmente las plantas no florecen en el período juvenil, salvo excepciones. Por ejemplo, suele ocurrir que ciertas plántulas de cítricos florezcan en el almácigo en la primera estación de crecimiento, pero luego entran en estado vegetativo y siguen su proceso normal para alcanzar el estado reproductivo varios años después.

El período juvenil comprende un lapso sumamente variable. En algunas especies sólo se manifiesta en la primera hoja, en otras suele abarcar años (Cuadro 1). En la alfalfa, la primera hoja está constituida por un solo foliolo y a continuación se desarrollan las hojas trifoliadas, típicas del estado adulto. En *Passiflora coerulea*, las primeras hojas son enteras, pero luego suelen aparecer hojas bilobadas, lo cual es una expresión inestable, para pasar luego a trilobadas. Estas se presentan en número variable (4-6) y luego emiten hojas pentalobadas, específicas del estado adulto.

Otro ejemplo característico es el de algunas especies de eucalipto que, al germinar y durante un período relativamente largo, producen hojas opuestas, ovadas, glaucas y grandes. Posteriormente, en forma gradual, se producen hojas lanceoladas, alternas, más pequeñas y de un color verde oscuro.

En el naranjo y otros cítricos, el período juvenil no sólo tiene importancia teórica, sino también práctica, por estar relacionado con la producción. Se manifiesta por la presencia de espinas, mayor tamaño de hojas, ausencia de floración y mayor tolerancia a las bajas temperaturas (en este período se puede lograr la rusticación de las plantas). El cambio hacia el estado adulto ocurre paulatinamente y abarca varios años. Cuando se obtienen plántulas provenientes de embriones nucelares, adventicios, presentan todos los caracteres de "juventud", igual que una planta proveniente de un embrión normal. Si sobre plantas similares se injertan, por una parte, yemas provenientes de un individuo en estado juvenil nucelar y, por otra, yemas provenientes del mismo clon en estado adulto, estas últimas producen plantas con carácter de adulto que florecen precozmente. Las anteriores siguen todo el proceso de cambio de juvenil a adulto, en forma semejante a un individuo proveniente de un embrión normal. Este comportamiento indica que es un carácter estable, determinado por el ápice y no por el portainjerto. En algunas especies, el pie suele tener cierta influencia en la manifestación del estado juvenil o adulto (*Vitis sp.*).

El carácter juvenil es una de las manifestaciones del desarrollo bien localizada y que persiste *in situ* durante la vida de una planta, la cual constituye la topofisis. Por ejemplo, en el caso citado de ciertas especies de eucalipto, el estado juvenil se mantiene a través de los años en la parte inferior del tronco. Lo mismo ocurre con otras manifestaciones, como la persistencia de las hojas, la presencia de espinas, el ángulo de inserción de las ramas, etc.

Suele ser incierto el momento del cambio de juvenil a adulto. Si bien el tiempo que abarca puede tener influencia en el comienzo de la floración, es evidente que esto no ocurre siempre, ya que algunas especies requieren, a continuación del estado juvenil, los procesos de vernalización y de fotoperiodismo y otras no.

En resumen, puede considerarse que el período juvenil está determinado por una regulación génica que se ejerce a través de la actividad meristemática del ápice, pero que dicha actividad puede ser afectada, en cierta medida, por factores del medio y/o por correlación del resto de la planta.

VERNALIZACIÓN

El término vernalización proviene de la voz latina *ver*, que significa primavera. En consecuencia, es equivalente a "primaveralización", es decir que se induce al vegetal a comportarse como primaveral. Se entiende por termoinducción o vernalización al requerimiento de permanecer a una determinada temperatura para pasar la planta del estado vegetativo al estado reproductivo.

Hemos visto que las formas primaverales del trigo se siembran en primavera y florecen, según la región y condiciones del medio, a fines de esa misma estación, en verano o en otoño. Las formas invernales se siembran en otro o al comienzo del invierno y florecen en la estación de crecimiento siguiente. Si un cultivar invernal se siembra en primavera, transcurre toda esa estación vegetando, pasa el invierno y florecen en la primavera o el verano siguiente. Como en el estado anterior a la vernalización las formas invernales son más susceptibles a la alta temperatura y falta de agua, suelen morir durante el verano, si éste es muy caluroso. Cuando un invernal vernalizado se siembra en primavera, florece durante esa misma estación.

Los requerimientos de bajas temperaturas pueden tener dos modalidades distintas. En una de ellas, luego de haber cumplido dicho proceso, las plantas no requieren más frío, sino por lo contrario, altas temperaturas para poder cumplir su evolución posterior hasta florecer. La otra es la necesidad de frío continuo hasta la aparición del primordio floral, lo que ha sido considerado un efecto directo (repollito de Bruselas).

También han sido divididas las plantas como de **requerimiento cualitativa** y de **requerimiento cuantitativa**. En las primeras es indispensable satisfacer las necesidades de frío, porque en caso contrario no florecen. A este grupo pertenecen especies de *Brassica*, *Hyoscyamus niger* y *Digitalis purpurea*. Las correspondientes al segundo grupo terminan por florecer aunque no se le suministre el frío requerido, si bien eso sucede tiempo después, como ocurre con las plantas de arveja, centeno, trigo y alelí. Parece haber una gradación entre ambos tipos, lo que sugiere que sólo hay una diferencia cuantitativa entre ellos.

En varias especies (cuantitativas), las plantas son sensibles al frío desde comienzos de la germinación, por lo cual es común colocar las semillas, previamente remojadas, a bajas temperaturas desde el momento en que aparecen los primeros síntomas de germinación. A este grupo pertenecen varias especies de carácter invernal, como el trigo y el centeno. En las bienales, las plantas no son receptivas del frío hasta transcurrido un tiempo a partir de la germinación (período juvenil), como ocurre con la remolacha bienal. El crecimiento previo

a la vernalización que necesitan estas especies corresponde al crecimiento que ocurre en la naturaleza durante la primavera y el verano, anteriores al invierno requerido para cumplir su ciclo.

Por ninguna circunstancia las semillas se vernalizan en estado de reposo, cuando no se registran divisiones celulares en su embrión, pero ello puede ocurrir antes -durante la embriogénesis- transcurrido cierto tiempo a partir de la fecundación de 6 a 14 días después de la polinización y antes de que el embrión entre en estado de reposo. A este proceso se lo ha denominado "vernalización en planta madre".

La longitud del período de vernalización es muy variable, pues depende de la especie o cultivar y se mide en "días de frío" a los cuales tiene que estar sometida la semilla o la planta para que se cumpla el proceso. Existen temperaturas óptimas según las cuales éste se cumple en menor tiempo. Este óptimo puede presentar cierta amplitud, a partir aproximadamente de 1°C hasta 6-7°C en los cereales. Por debajo de él, el proceso es más lento y se detiene a -3°C. Por arriba también se torna más lento, hasta aproximadamente 15-18°C, según las especies y cultivares.

Si se tienen en cuenta los requerimientos de baja temperatura de los diversos cultivares, por ejemplo los del trigo o bien si se comparan diversas especies, se puede observar una continuidad, a partir de las que no los poseen hasta las muy exigentes. Estas diferencias ocurren tanto en lo que respecta a las temperaturas óptimas como el número de días necesarios para que se cumpla la vernalización (Fig.1). Así se pasa, aproximadamente, de 45 días a temperaturas óptimas cercanas a 1-5°C (bienales e invernales) a pocos días con óptimas de 8-17°C, como ocurre con la cebolla, el alelí y *Lupinus angustifolius*. Por otra parte, se ha observado que los tratamientos con temperaturas superiores a los 20°C aceleran la floración del tomate, la soja y el algodón. Este comportamiento ha sugerido una variante al concepto de que existen dos grupos de plantas: las que requieren y las que no requieren ser vernalizadas, considerando que todas ellas desarrollan el proceso de vernalización y se diferencian sólo por las temperaturas óptimas y el número necesario de días para que aquél se cumpla. Así, se las ha designado como de vernalización a alta temperatura.

Sitio de percepción de la temperatura

Varios trabajos realizados con remolacha, cereales finos, crisantemo y otras especies han demostrado que la parte receptiva al frío, donde se desarrolla el proceso de vernalización, está localizado en los meristemas apicales. Si se trata de semillas, se pueden vernalizar los embriones, o bien parte de ellos, cuando llevan dicho meristema. Para que el proceso se desarrolle, las estructuras meristemáticas deben estar en actividad. También se ha demostrado que parte de un órgano -por ejemplo, una hoja- es capaz de vernalizarse siempre que sus células se estén dividiendo.

Indudablemente, la vernalización implica un proceso bioquímico bien localizado que requiere condiciones muy definidas para su desarrollo. Una de ellas es la *mitosis* ya mencionada, lo que la relaciona con ciertos aspectos de la actividad génica. Otra es la necesidad de oxígeno, esto parece confirmarse con la aplicación de inhibidores de la oxidasa terminal que reducen los efectos de las bajas temperaturas.

Otro factor que interfiere en la vernalización es la longitud del día. Al respecto se ha señalado que, en el centeno *Petkus*, las noches largas -o los días cortos- reemplazan al frío. Es posible que sólo cambien los límites de las temperaturas mínimas y máximas sin suprimir enteramente la necesidad de frío.

El estado de vernalizado se transmite de célula madre a célula hija, a través de la citocinesis, a los nuevos tejidos y órganos. Todo indica que ha variado la actividad génica. Es decir, la vernalización desreprime genes necesarios para la expresión floral.

Desvernalización

Plantas que recibieron temperaturas de vernalización durante un lapso que no completaron el proceso, si permanecen a temperaturas altas de 35-40°C se desvernalizan. En los casos en que se completo la vernalización, no se logra desvernalizarlas, aún con períodos prolongados de altas temperaturas.

Sustancias que afectan la vernalización

Algunos compuestos influyen sobre el proceso acelerándolo o retrasándolo. Las giberelinas ejercen una acción bien clara en varios casos: así, en plantas que necesitan vernalización -como la remolacha, *Mathiola incana*, *Lolium perenne* y *Miosotis alpestris* no vernalizada-, la AG₃ induce tanto el entallecimiento como la floración. En *Lolium multiflorum* sólo induce el entallecimiento.

Como puede observarse, la reacción depende de la especie y del tipo de giberelinas, lo cual indica que éstas poseen una actividad específica. Podemos decir que en algunas especies invernales o bienales, ciertas giberelinas inducen el entallecimiento, la floración o ambos procesos, sin necesidad de que la planta reciba frío.

FOTOPERIODISMO

Si bien existían trabajos que indicaban que los períodos diarios de luz actúan como inductores de la floración, los estudios que iniciaron las investigaciones sobre fotoperiodismo en su concepción actual, parte de 1920. Anteriormente se atribuía la inducción floral a la alta relación de hidratos de carbono-nitrógeno en la planta y se consideraba que esta relación se lograba a través de numerosas horas diarias de fotosíntesis. Como veremos el fotoperiodismo no es un proceso básicamente fotosintético.

Estos estudios se realizaron con una variedad de tabaco -el Maryland Mammoth- y con soja Biloxi. La soja florece en otoño, cualquiera sea la época de siembra, en tanto que en el tabaco Maryland Mammoth eso sucede en invierno, con días cortos, cuando se cultiva en invernáculo. Buscando las causas de este comportamiento y luego de desechar otros factores, los investigadores sometieron las plantas a días cortos -noches largas-, cubriéndolas cuando era necesario y a días largos -noches cortas- prolongando el día natural con luz artificial. Ambas florecieron con días cortos. Posteriormente sometieron otras especies al mismo tratamiento y las dividieron en varios tipos, según la floración, como veremos luego.

A medida que los trabajos se realizaban se fue delineando una terminología que, en la actualidad, se encuentra en uso: *fotoperiodismo* es la reacción de la planta a la longitud del día o de la noche; *fotoperíodo* es la longitud del período luminoso; *escotoperíodo* es la longitud del período de oscuridad; *ciclo* es el lapso que normalmente consta de un fotoperíodo y un escotoperíodo. Cuando no hay especificación, el ciclo es de 24 horas. *Fotoperiodicidad* es la composición de los ciclos (longitud del fotoperíodo y del escotoperíodo). *Ciclo fotoinductivo* es aquél que determina la floración de un vegetal. *Fotoinducción* es la inducción del proceso de floración por medio de ciclos fotoinductivos.

Tipos de plantas según su respuesta a la longitud del día

Según su fotoperiodismo las plantas han sido ahora divididas en los siguientes grupos: longidiurnas, brevidiurnas, intermedias, longibrevidiurnas, brevilongidiurnas, indiferentes y anfifotoperiódicas.

Se entiende por plantas **longidiurnas** aquéllas que florecen cuando la longitud del fotoperíodo es superior a cierto límite crítico (o la longitud del período oscuro es inferior a cierto límite crítico). A este grupo pertenecen *Hyoscyamus niger*, *Lactuca sativa*, *Chicorium endivia*, *Papaver somniferum*, *Raphanus sativus*, *Rubekia bicolor*, *Spinacea oleracea*, *Beta vulgaris*, los cereales finos y otros.

Brevidiurnas son aquéllas plantas que florecen cuando la longitud del fotoperíodo es inferior a cierto límite crítico (o la longitud del período oscuro supera cierto límite crítico), y el escotoperíodo no puede ser interrumpido. A este grupo pertenecen el tabaco Maryland Mammoth, *Glicine max* (Biloxi), *Xanthium pennsylvanicum*, *Phartibis nil*, *Chenopodium rubrum*, *Chenopodium quinoa*, *Euphorbia pulcherrima*, cultivares de maíz y de arroz.

Se entiende por **intermedias** aquellas plantas que florecen cuando los días no son muy largos, por arriba de cierto límite crítico, ni muy cortos por debajo de cierto límite. A este grupo pertenecen los cultivares de caña de azúcar, *Phaseolus polystachyus*, *Eupatorium torreyanum*, *Mikania scandens* y otras.

Longibrevidiurnas son aquéllas que requieren dos períodos con ciclos fotoinductivos de fotoperiodicidad diferente, el primero con característica de longidiurna, el segundo con característica de brevidiurna. A este grupo pertenecen *Bryophyllum crenatum*, *Bryophyllum verticillatum*, *Cestrum nocturnum*.

Las **brevilongidiurnas** requieren también períodos con dos ciclos inductivos de fotoperiodicidad diferente. En este caso el orden es, primero ciclos de días cortos y luego ciclos de días largos, como ocurre con *Dactylis glomerata*, *Trifolium repens* y *Campanula médium*.

Las denominadas **anfifotoperiódicas** florecen cuando los días son muy largos o muy cortos. Así, *Nadia elegans* florece con menos de 8 o más de 18 horas de luz, pero no con días de 12 a 14 horas. *Setaria verticillata* responde de una manera semejante.

Las plantas **indiferentes** son aquéllas que florecen con cualquier longitud del día, como ocurre con el girasol y la tomatara.

Los diversos grupos de plantas pueden comportarse de dos maneras: con un *requerimiento absoluto o cualitativo* y con un *requerimiento cuantitativo*. Las plantas cualitativas son aquéllas que no florecen si no se las somete a las fotoperiodicidad y número de ciclos inductivos necesarios y permanecen vegetativas por tiempo indefinido. Cuantitativas son aquéllas que terminan finalmente por florecer, aunque eso ocurra muy tardíamente, si se las mantiene con fotoperíodos adversos. Dentro de las cualitativas encontramos *Hyoscyamus niger*, *Trifolium pratense* y otras, la primera de las cuales se ha mantenido hasta 9 años bajo condiciones fotoperiódicas no inductivas sin que llegue a reproducirse.

Los períodos poseen límites relativamente ajustados: una variación de 20 min. puede determinar que una planta florezca o no, pues esos 20 min. representan aproximadamente el 1,5% del ciclo total de 24 horas.

Los ciclos de inducción fotoperiódica no requeridos durante toda la fase vegetativa de la planta, forma botánica o cultivar. Este período inductivo puede suministrarse en cualquier momento, después de transcurrida la fase juvenil o después del período de vernalización, siempre que la planta lo requiera. Existen casos especiales, por ejemplo *Chenopodium rubrum*, una brevidiurna que puede florecer en estado cotiledonal, cuando aún no se desarrollaron las hojas normales. Si luego de cumplido el período de inducción fotoperiódica la planta es transferida a períodos adversos, el proceso se desarrolla normalmente siempre que se le suministre las condiciones del medio necesarias para su crecimiento.

El número de ciclos fotoperiódicos inductivos es muy variable. Algunas especies necesitan sólo uno, por ejemplo *Xanthium pennsylvanicum*, *Pharbitis nil* y otras del grupo de las brevidiurnas, y *Lolium temulentum* del de las longidiurnas, mientras que otras necesitan más de uno. En algunas, la respuesta está relacionada con el número de ciclos inductivos. Así, en la soja Biloxi la cantidad de flores depende de los ciclos hasta que éstos llegan a 7, en que la floración comienza a ser plena. En *Xanthium pennsylvanicum*, a medida que aumentan los ciclos, el desarrollo que alcanzan las inflorescencias es mayor, hasta que logra una estructura y tamaño más completos.

Brevidiurnas. Algunas de ellas pueden florecer en oscuridad continua cuando contienen reservas suficientes, pero lo común es que un período de alta intensidad de luz en presencia de CO₂ favorezca el proceso. Como el efecto de la luz puede reemplazarse con azúcares, se ha considerado que se trata de un lapso fotosintético. Un período luminoso largo no es inhibitorio siempre que no supere cierto límite. Lo importante es el período de oscuridad, que no debe ser inferior a un lapso crítico y tampoco debe ser interrumpido, lo que indica que en esas condiciones se desarrollan los procesos determinantes de la floración, es decir que en la oscuridad se produce la inducción. Antes del período oscuro es conveniente luz de alta intensidad; su prolongación posterior es inhibitoria.

Longidiurnas. Puede florecer normalmente con luz continua de baja intensidad. Un lapso de alta intensidad favorece la floración, transcurrido el cual, el período de luz puede ser de muy baja irradiancia. Algunas florecen con ciclos cortos de luz, por ejemplo de 6 horas, seguidos por 6 de oscuridad, lo que sugiere que lo importante es el efecto negativo de la oscuridad, o sea que el período oscuro es inhibitorio.

Como ya se ha visto, cuando la oscuridad supera cierto límite -variable según la especie- la planta no florece. El número mínimo de ciclos inductivos depende de la longitud del fotoperíodo, pues mientras más corto es éste -o cuanto más largo es el período oscuro- mayor es el número necesario para que la planta florezca.

En otros casos, como ocurre con los cereales finos invernales, el número de días entre la aparición del estado reproductivo (doble lomo) y la antesis depende de la longitud del fotoperíodo.

Percepción del Estímulo Fotoperiódico

Numerosos ensayos han demostrado que en el proceso fotoperiódico, la percepción del estímulo (ciclo fotoperiódico) se realiza en las hojas. Estos estudios se dividen en dos tipos fundamentales: uno de ellos, sometiendo a las hojas y los ápices a distinta fotoperiodicidad; el otro, por medio de injertos de hojas previamente inducidas sobre plantas no inducidas.

Otros experimentos, realizados sobre la base de injertos de hojas inducidos en plantas no inducidas y mantenidas bajo ciclos adversos, también demostraron que el estímulo fotoperiódico se recibe en las hojas.

Este comportamiento indujo a suponer la intervención de un compuesto denominado "florigen", de carácter hormonal (Chailakhyan, 1936). El estímulo se transmite por tallos y pecíolos a los ápices en actividad donde ejerce su acción, en cualquier dirección, hacia arriba o hacia abajo. En *Beta vulgaris* se ha trasladado de una rama a otra, estimulada por el movimiento de productos de la fotosíntesis. No existe un tejido especial por

el cual se desplace, e inclusive se ha trasladado a través del tejido constituido al unirse dos tallos en un injerto de aproximación, donde no existían vasos leñosos ni tubos cribosos. No obstante, parece hacerlo más activamente por el liber, en dirección de los productos de la fotosíntesis, a una velocidad de milímetros por hora, muy inferior a la de aquellos.

La mayor o menor capacidad inductora de las hojas depende de varios factores y condiciones. En algunas especies, las hojas no son receptivas al fotoperíodo hasta que aparece cierto número de ellas, es decir hasta que la planta alcanza una determinada edad. Este lapso puede corresponder a un período juvenil morfológico bien manifiesto o a un período que sólo se traduce por esta incapacidad. En otros casos, la inducción se logra desde el estado cotiledonal, como ocurren el rabanito, *Pharbitis nil* y *Chenopodium rubrum*.

En lo que respecta a la edad de la hoja, normalmente ésta es receptiva al fotoperíodo cuando alcanza su tamaño máximo, como se observa en el crisantemo y la soja. En *Xanthium*, esto sucede antes que las hojas alcancen dicho tamaño.

La superficie foliar mínima expuesta a los ciclos fotoinductivos y capaz de inducir la floración es también un carácter específico. En general, es suficiente la presencia de una fracción de hoja (un cm^2) o, en ciertos casos, la fracción de un cotiledón (soja, *Lolium*, *Perilla*, *Pharbitis*). Dentro de cierta amplitud se suele producir un incremento de la floración, a medida que aumenta la superficie, hasta un valor en que el estímulo se manifiesta plenamente.

Como se ha visto, se requiere cierto número de ciclos inductivos, transcurridos los cuales la planta puede florecer en condiciones fotoperiódicas adversas. Concluidos estos ciclos, la persistencia del carácter de planta fotoperiódicamente inducida es muy variable y depende de la especie. En algunas de ellas se revierte con el tiempo (*Anagallis*, soja); en otras, el estado de inducción persiste en las hojas mientras ésta vive, como ocurre en *Perilla* y *Potentilla*. En *Perilla*, la hoja fotoinducida, injertada sucesivamente en siete plantas distintas, provocó la floración de todas ellas, lo que indica la estabilidad del estado.

Si, un "pie" con hojas de cualquier tipo fotoperiódico (longidiurna, indiferente, etc.) puede inducir la floración en un injerto correspondiente a cualquier otro tipo (intermedia, brevidiurna, etc.), es legítimo considerar que el estímulo floral (florigen) es, en todos los casos, de la misma naturaleza química, o sea que se trata de un compuesto (o compuestos) de estructura química igual o similar. Si ello es así, las diferencias entre las plantas de distinto fotoperíodo (por ejemplo entre longidiurnas y brevidiurnas) reside en el "mecanismo" que sintetiza la hormona.

En otras palabras, se trataría de la síntesis en las hojas de un compuesto, a través de diversas "rutas metabólicas", controladas por diferentes condiciones del medio, que desreprime los genes florales durante un lapso indefinido.

Mecanismo de la Inducción Fotoperiódica

En general, los ciclos cortos (6 horas) con períodos cortos (3 horas de luz y 3 horas de oscuridad) no inducen la floración en las brevidiurnas, pero los mismos ciclos son inductores en las longidiurnas. Este comportamiento sugiere un efecto inhibitor del período de luz e inductor de la oscuridad.

De importancia decisiva resulta la información obtenida con experimentos en los que se interrumpe el período de oscuridad. Si a los ciclos de días cortos (noches largas) se les interrumpe el período de oscuridad, durante lapsos breves de luz intensa, las brevidiurnas son inhibidas, mientras que las longidiurnas florecen, lo que no sucedería sin dicha interrupción (Fig. 2).

El efecto de esta interrupción es mayor a las 8 horas del comienzo de la oscuridad (Fig. 3), y disminuye hacia ambos lados, hasta desaparecer, al acercarse al período luminoso anterior o posterior al lapso oscuro.

Este comportamiento indica que la oscuridad es de importancia fundamental en todo tipo de planta. Por otra parte, también es importante un breve período de luz de alta intensidad, antes del período oscuro, posiblemente como proceso fotosintético, cuyos productos alimentan las reacciones posteriores.

EL FITOCROMO

El estudio de las radiaciones de distinta longitud de onda en la interrupción del período oscuro indicó que dos radiaciones son fundamentales, no sólo en la respuesta reproductiva a la fotoperiodicidad, sino también en otros procesos fotomorfogénicos. La interrupción más eficaz se produce con la λ 660 nm (rojo) y, a la vez, el

efecto de la λ 660 es anulado por irradiación con la λ 730 nm. La última radiación recibida es la que prevalece; si es la λ 660 nm, inhibe en las brevidiurnas e induce en las longidiurnas; si es la λ 730 nm, induce en brevidiurnas e inhibe en las longidiurnas (Fig.4). Es decir, que la λ 730 nm se comporta como oscuridad, pero más eficaz.

La acción de la luz y el comportamiento de las plantas se debe a la presencia del pigmento fotorreceptor denominado fitocromo. Tiene la propiedad de cambiar entre dos formas, una de ellas la denominada fitocromo 660 (*Pr*), que es capaz de absorber energía radiante de esa longitud de onda y transformarse en la forma fitocromo 730 (*Prl*). El *Prl*, a su vez puede absorber energía de λ 730 y transformarse en *Pr*. Este último proceso también se produce en la oscuridad, al parecer en forma más lenta (3h 30min.).

La luz necesaria para la conversión es de baja intensidad. El *Prl* se considera la forma fisiológicamente activa, pero los diferentes tipos de plantas responden en forma distinta. Tanto la presencia de *Prl*, por encima de un umbral mínimo, como la ausencia, puede inhibir o inducir la floración, sea en las brevidiurnas o en las longidiurnas (Fig.5). Las condiciones de actividad son variables y dependen de la concentración de *Prl*, del tipo de planta, de la especie, del momento en que se encuentra la concentración crítica, etc.

El *Prl* debe ejercer su actividad antes de ser convertido a la forma inactiva (*Pr*) o ser destruido. Si al período de interrupción con la λ 660 nm no le sigue un período de λ 730 nm, la desaparición de *Prl* es lenta y permanece el tiempo suficiente como para poder actuar.

Cuando el período oscuro largo -fotoinductor en las brevidiurnas e inhibidor en las longidiurnas- se interrumpe (10 min.) con luz roja o blanca, en este lapso se ha completado la formación de *Prl*. El que permanece durante tres horas y media revertiendo el efecto. Pero si iluminamos inmediatamente con λ 730 nm el *Prl* desaparece instantáneamente (Fig.4).

El período completo de inducción (ciclo) ha sido dividido en varias partes:

1. proceso a alta intensidad de luz (fotosintético);
2. conversión del pigmento (hasta tres horas y media);
3. proceso desconocido (que ocupa un lapso fijo), hasta ocho horas; y
4. síntesis del estímulo floral. A estos pasos deben agregarse:
5. estabilización del estímulo;
6. traslado, \cong 1mm. h¹ que es favorecido por la corriente de los fotoasimilados
7. diferenciación del primordio floral.

En razón de que existen numerosas especies de éste y otros tipos de reacción fotoperiódica (longidiurnas, indiferentes, etc.) que no han sido estudiadas con tanto detalle, hace posible que posean otros mecanismos de control. No obstante, como el estímulo en todas ellas es de la misma naturaleza, se puede suponer que el mecanismo que lo rige es básicamente uniforme, aunque con diferencias cuantitativas.

Identidad de Estímulo Floral

Se ha visto que el estímulo floral, cualquiera que sea la naturaleza química y el tipo de planta del cual proviene, no presenta ninguna característica específica ni distinción fisiológica entre los diferentes tipos de plantas (brevidiurnas, longidiurnas, etc.), lo cual induce a pensar que se trata del mismo compuesto o complejo de compuestos. Este no ha sido identificado o extraído aún, lo que puede atribuirse a varias causas, como su inestabilidad química o su misma complejidad, en el sentido de que estaría constituido por varios compuestos.

La floración, en ciertas especies, ha sido relacionada con compuestos como las giberelinas, las auxinas, las citocininas y otros. Antes de estudiar este aspecto debe entenderse que existe una distinción bien neta entre el proceso de entaltecimiento, o sea el alargamiento de tallo en cuyo extremo se forma la flor, u la floración en sí. Es posible, en ciertos casos, provocar el alargamiento del tallo florífero de una especie arrosada sin que ésta florezca y, por otra parte, obtener flores "sentadas" sin el entaltecimiento de la rama florífera, tal como se ha hecho con *Rudbeckia bicolor*.

La giberelina AG_3 ha inducido la floración en varias especies longidiurnas mantenidas bajo ciclos fotoperiódicos adversos, como *Hyoscyamus niger*, *Chicorium endivia*, *Lactuca sativa*, *Rudbeckia bicolor* y *Spinacea oleracea*.

En algunas especies, ese efecto lo producen otras giberelinas (AG_4 y AG_7). La giberelina AG_3 también indujo la floración en plantas que requieren vernalización, como la remolacha, las coles y la zanahoria, con temperaturas adversas para dicho proceso. Generalizando, podemos decir que las giberelinas reemplazan a los fotoperíodos inductivos en ciertas longidiurnas, lo cual no ocurre con las brevidiurnas. También reemplazan a la vernalización en algunos casos.

No obstante, esta actividad positiva las giberelinas, por varias causas, no han sido consideradas el "estímulo floral" o florigen. Una de ellas es que el estímulo fotoperiódico se diferencia netamente del proceso de vernalización, mientras que las giberelinas suelen reemplazar a ambos procesos en forma similar. Otra es que el estímulo floral es único, cualquiera que sea el tipo de planta (longidiurnas, brevidiurnas, etc.), mientras que las giberelinas sólo inducen la floración en algunas longidiurnas. Además, ciertas giberelinas (AG_3) actúan sobre unas especies, en tanto que otras (AG_4 y AG_7) obran sobre especies diferentes.

Este comportamiento diferencial separa claramente el efecto de las giberelinas de aquél del estímulo fotoperiódico, que es único y constante en su acción. De cualquier forma, es evidente que las giberelinas tienen un papel importante en el metabolismo de los procesos de reproducción.

Las auxinas también han sido asociadas con la floración porque, por ejemplo, aplicadas en *Xanthoxylum* mantenido bajo días cortos inductores, reducen la floración, por lo cual se considera que actúan como inhibidores. Contrariamente, en el caso de la planta de ananá se utilizan en escala comercial para inducirla.

Es evidente que el metabolismo que se desarrolla en los ápices es sumamente complejo, lo mismo que la morfología interna y externa de los procesos reproductivos que se desarrollan en él y que cualquier deficiencia o exceso de los factores múltiples que intervienen (florigen, auxinas, giberelinas, ácido abscísico, temperaturas, etc.) determinan una inhibición o bien un estímulo.

En general, se ha asociado la iniciación del proceso floral con la llegada del estímulo al ápice donde se produciría la desrepresión de los genes que codifican la floración.

EL DESARROLLO DE LOS ARBOLES

Tanto los resultados experimentales como las hipótesis basadas en ellos se han circunscripto, en la generalidad de los casos, a especies monocárpicas. En lo que se refiere a las plantas plurianuales policárpicas, como lo son los árboles forestales y frutales, es poco lo realizado sobre el tema, por el tiempo y las dificultades que implica experimentar con ellos. Se debe entender que existe un gradiente de desarrollo a partir de la germinación que, como hemos dicho, se expresa a lo largo del tallo. Los técnicos en arboricultura saben bien que las especies injertadas provenientes de plantas en floración, florecen más rápidamente que las de semilla. En lo que respecta al requerimiento de vernalización en este tipo de plantas, no existe información como para generalizar determinados comportamientos, pero es posible que las temperaturas sean activas con relación a la rapidez del periodo vegetativo cumplido hasta la primera floración. La yemas de varias especies (manzano, duraznero, peral) necesitan un lapso de frío para despertar de su periodo de reposo, lapso éste que es distinto al de la vernalización (termoinducción requerido para pasar la planta del estado vegetativo al reproductivo). Debemos recordar que la vernalización requiere que las células estén en división, mientras que la dormición transcurre precisamente en células en reposo de yemas diferenciadas en primordios de ramas o flores.

Algunos árboles reaccionan al fotoperíodo. Se han citado como brevidiurnos a *Coffea arabica*, *Euphorbia pulcherrima*, *Hibiscus* y otros. Como longidiurnos, a *Betula* y *Erica*. Además existe otro grupo que se comporta como indiferente (pinos, manzanos y ciruelos). Debe tenerse en cuenta que, en numerosos casos, la apertura de las yemas florales no coincide con la inducción; lo habitual es que la fotoinducción se haya realizado en la estación anterior y que las yemas permanezcan en estado de latencia. La apertura de la flor puede realizarse al comienzo de la primavera o con posteridad, según requieran para este proceso temperaturas bajas o altas respectivamente; en otros casos, la inducción se realiza en pleno verano, con días largos (*Sophora japónica*, *Cassia carnavali*) y las flores abren en otoño sin haber pasado por un periodo de reposo.

SENESCENCIA DE LA PLANTA

La senescencia ocurre en todas las plantas en todos los estados de desarrollo

El ciclo vital de una planta pasa por las etapas sucesivas de crecimiento, floración, envejecimiento y muerte. La formación de semillas y frutos está asociada a un proceso de envejecimiento irreversible de toda la planta que se conoce como senescencia. Hay, no obstante, diferentes tipos de senescencia, dependiendo del ciclo vital de la planta. En plantas monocárpicas (anuales, bianuales y plurietales), entre las cuales se encuentra la mayoría de las herbáceas, la planta entera senesce y muere después de la formación de las semillas y los frutos. Por el contrario, en plantas policárpicas de ciclo plurianual, la formación de flores y frutos no conduce al envejecimiento de toda la planta. Sin embargo, diversas partes de estas plantas, como las hojas, las flores y los frutos, tienen un período de vida limitado y atraviesan un proceso de senescencia. Cuando se examinan los procesos de senescencia que tienen lugar en las diversas especies vegetales, se puede afirmar que dichos procesos ocurren en todas las partes de la planta y en todos los estados ontogénicos. El cuadro 2. presenta todos los procesos de senescencia que tienen lugar durante el ciclo vital de una planta.

Las plantas presentan síndromes de senescencia

La senescencia de los tejidos fotosintéticos ha sido la más estudiada y en ella se han observado cambios celulares complejos que presentan características comunes, que podrían constituir en su conjunto los síntomas del síndrome de senescencia. Dichos cambios, con algunas diferencias, pueden también observarse durante la senescencia de otros órganos y tejidos. Los estudios realizados en cotiledones de plántulas de *Vigna unguiculata* han permitido identificar, en el mismo tejido y de forma simultánea, células en diferentes etapas de senescencia. Los primeros cambios que aparecen son la degradación de los cuerpos proteicos y una transición del retículo endoplásmico, que se torna tubular y vesiculado. El proceso sigue con la clarificación del citoplasma. En los estados finales, se fragmenta la membrana del tonoplasto y, por último, se pierde la compartimentación celular. Una observación de interés es que la pérdida de compartimentación ocurre muy tardíamente.

La senescencia es un proceso controlado

Al ser la senescencia parte del programa de desarrollo de una planta, o de alguna parte de ella, se infiere que está programada genéticamente. Como otros procesos programados, la senescencia, especialmente en su inicio, está sujeta a la regulación por factores tanto endógenos como ambientales.

Entre los factores endógenos, se encuentran la edad, el desarrollo reproductivo y los niveles de hormonas. Así, para un órgano como la hoja es su propia edad la que tiene una influencia importante en el inicio de la senescencia. En general, un descenso de la fotosíntesis en este órgano provoca el inicio de la senescencia. La vida media de un determinado tejido, en ausencia de factores externos limitantes, puede variar mucho entre las diversas especies y es consecuencia de la gran diversidad genética encontrada en el mundo vegetal. Existen otras situaciones donde es el estado reproductivo el que determina el inicio de la senescencia de las partes vegetativas en primer lugar y, posteriormente, de las propias estructuras reproductivas. Es el caso de muchas especies anuales donde el número de hojas que entran en senescencia aumenta durante la floración y el desarrollo de las semillas. Este proceso es el resultado de un control por correlación entre órganos y ha sido bien estudiado en algunas especies (soja y pimiento), donde la eliminación de flores o de frutos retrasa la senescencia de las hojas. Por último, y en relación con el tercer elemento del control endógeno, se ha comprobado que las cinco hormonas <<clásicas>> así como el ácido jasmónico están involucradas en el control de la senescencia. En general, mientras las auxinas, citocininas y giberelinas inhiben la senescencia, el ácido abscísico, el etileno y el ácido jasmónico la promueven.

Entre las señales ambientales, se encuentran los diferentes tipos de estrés, tales como las altas temperaturas, la sequía, alta irradiación, la deficiencia de nutrientes, la infección por patógenos, el daño mecánico y el exceso de sombra. Las plantas, al no poder desplazarse tienen que responder al deterioro del entorno de una forma diferente a como lo hacen los animales. Una estrategia de las plantas es

desprenderse de las partes no esenciales y recuperar los nutrientes presentes en ellas, para dirigirlos hacia otros órganos, como pueden ser los reproductivos. En otros casos, como en hojas infectadas por patógenos, la muerte y abscisión de las mismas previene la infección al resto de la planta, la cual puede continuar su desarrollo normal.

SENESCENCIA FOLIAR

Aunque las hojas caídas en otoño o los campos de cereales amarillos evocan el final de una estación o la muerte de una planta, es preciso reconocer que estos procesos no son acontecimientos finales, sino etapas esenciales de su vida. Las hojas de las plantas anuales y perennes deben senescer de una forma secuencial, ordenada y compleja para finalmente morir.

Desde un punto de vista funcional, la senescencia foliar no es sólo un proceso que lleva a la muerte del órgano, sino también un **proceso de reciclaje**, en el que los nutrientes son transportados desde las células que envejecen hacia las hojas jóvenes, las semillas en desarrollo y los tejidos de reserva. En muchas especies, esta secuencia se constata en un hecho sencillo: los tejidos en torno al sistema vascular, necesario para el transporte de nutrientes, son los últimos en perder su actividad.

Estructuralmente, el patrón de senescencia celular está bien caracterizado. Por ejemplo, la pérdida de funcionalidad del núcleo es un acontecimiento relativamente tardío. Esta pauta está de acuerdo con los cambios metabólicos que se producen de forma escalonada durante la senescencia de las hojas. Se sabe que una porción importante del nitrógeno (50-75%) de una célula se encuentra en el cloroplasto, por tanto es de esperar que durante la senescencia foliar estos orgánulos se dismantelen, mientras que otros constituyentes celulares, como el núcleo y las mitocondrias, permanezcan en actividad para llevar a cabo el proceso de reciclaje. Los numerosos estudios fisiológicos, bioquímicos y moleculares de la senescencia foliar han mostrado que, durante este proceso, ocurren cambios estructurales coordinados con el metabolismo y con la expresión de genes.

La ruptura del cloroplasto, que contiene el 70% de las proteínas de la hoja, significa desde el punto de vista metabólico que la asimilación del carbono en la fotosíntesis es sustituida por el catabolismo de la clorofila y de macromoléculas tales como proteínas, lípidos de membrana y RNA. La fig. 6. muestra algunos de estos cambios en hojas senescentes de *Arabidopsis thaliana*.

El **catabolismo de la clorofila** empieza por la acción de la enzima clorofilasa cuando esta molécula aún está unida a las proteínas de la membrana en el cloroplasto. Los productos intermedios que se producen durante el catabolismo de la clorofila se degradan en la vacuola.

Aunque la pérdida de clorofila es cualitativamente importante, al privar al tejido de su capacidad fotosintética, hay otros procesos metabólicos que son cuantitativamente significativos en la senescencia foliar. Entre éstos, **la degradación de proteínas** es el proceso más importante, ya que permite el transporte de los aminoácidos liberados a otras partes de la planta. Existen numerosas proteasas que se han identificado de forma específica en tejido foliar senescente y que participan en la proteólisis que tiene lugar durante la senescencia. No se han identificado, de forma inequívoca, las enzimas proteolíticas que participan en el dismantelamiento del aparato fotosintético.

Otras macromoléculas que constituyen una fuente importante de carbono, nitrógeno y fósforo son los ácidos nucleicos y, de entre ellos, de forma especial por su abundancia, el ARN ribosómico. En tanto que el nivel de ADN en una célula senescente permanece relativamente constante en las primeras etapas, por el contrario, la cantidad de ARN ribosómico desciende de forma continua. Simultáneamente, se ha detectado un aumento de la **actividad ribonucleasa (ARNasa)** a medida que avanza la senescencia de las hojas. Las bases púricas y pirimidínicas constituyentes del ARN se degradan posteriormente en los peroxisomas.

Las membranas celulares son otra importante reserva de macromoléculas, en este caso lipídicas, que también pueden movilizarse desde la hoja senescente. Conviene recordar que la actividad respiratoria de estas células es elevada y debe mantenerse hasta el final, lo que indica que la hidrólisis de los componentes de membrana debe ser muy selectiva.

A la degradación de macromoléculas durante la senescencia foliar le sigue el **transporte de los productos** de hidrólisis hacia las partes en crecimiento. El nitrógeno proteico y de los ácidos nucleicos se

utilizan para sintetizar aminoácidos de transporte, en especial a los que tienen un grupo amino como la asparragina y la glutamina, y se moviliza de esta forma a través del floema. Es probable, además, que durante la senescencia se produzca NH_4^+ como consecuencia de la desaminación de los aminoácidos y del catabolismo de los ácidos nucleicos. Este compuesto, tóxico para el metabolismo celular, debe ser reasimilado en forma de glutamina. Esta es la razón por la cual la enzima que cataliza esta reacción, la glutamina sintetasa citosólica, aumenta en las últimas etapas de la senescencia de la hoja.

Se han identificado diversos genes responsables del inicio y desarrollo de la senescencia

Al tratarse la senescencia foliar de un proceso activo, que se lleva a cabo de forma controlada, aparece como consecuencia de la expresión encadenada de una serie de genes. Mientras el ARN total desciende y muchos genes dejan de expresarse, se sabe que el inicio y el desarrollo de los procesos de senescencia dependen de la transcripción de *novos* genes nucleares.

En las diversas especies estudiadas se han identificado y aislado hasta varias decenas de genes, cuya actividad se ha asociado a la senescencia de la hoja. Un grupo de genes está compuesto por aquellos que codifican **proteínas enzimáticas**, tales como proteasas, ARNasas y lipasas, que catalizan los procesos de hidrólisis de las macromoléculas que ocurren durante la senescencia. Existe otro grupo de genes que se expresan durante la senescencia y cuyos productos de expresión participan en la **movilización de nutrientes**; tal es el caso del gen de la glutamina sintetasa citosólica. Finalmente, hay un elevado número de genes asociado a la senescencia, pero de los que no se conoce la relación entre las proteínas que codifican y el proceso de senescencia. Esto indica la falta de conocimiento sobre este proceso, aunque permite augurar un avance en los próximos años.

Tan importante es conocer la identidad de los genes expresados en las hojas a medida que avanza la senescencia como conocer su pauta de expresión temporal. Es de resaltar que la senescencia es un proceso sincronizado y en la coordinación participan una serie de señales metabólicas entre las que se encuentran los niveles de citocinina, el etileno, las señales provenientes de los órganos en crecimiento y los niveles de metabolitos resultantes del proceso de fotosíntesis.

SENESCENCIA DE FLORES Y FRUTOS

Senescencia de las flores: un destino inevitable

El desarrollo de los verticilos florales tiene su culminación en el momento de la antesis. A partir de esta fase, comienza una clara diferencia en el destino de los verticilos. Tras la antesis y la polinización, comienza la senescencia tanto de los estambres como la del caliz y corola, en tanto que el carpelo polinizado (o ovulo fecundado) inicia su desarrollo hasta llegar al fruto. El envejecimiento de los pétalos y sépalos, es el proceso más estudiado de la **senescencia floral**, hasta el punto que con frecuencia se denomina de forma imprecisa senescencia floral a la senescencia de estas hojas modificadas.

Del mismo modo que ocurre durante la senescencia de las hojas, la senescencia en las flores depende en muchos casos de la **hormona etileno**. Tales flores se clasifican como **climatéricas** en contraposición a otras donde el etileno no participa llamadas no climatéricas. Entre las primeras se encuentran especies bien estudiadas como el clavel y la rosa, y entre las segundas se encuentran el ciclámen y la azucena de un día.

Los tejidos del caliz y la corola, en algunos casos, son fisiológicamente diferentes a las hojas pues nunca alcanzan la madurez fotosintética y se mantienen como destinos que necesitan el aporte de nutrientes. Sin embargo, los procesos metabólicos que se desencadenan durante su senescencia son muy semejantes a los descritos en las hojas. Durante su **senescencia**, se produce una disminución brusca de los niveles de **proteínas y ARN**, así como un incremento en la actividad de enzimas hidrolíticas tales como proteasas y ARNasas. Los productos de hidrólisis son transportados al ovario en crecimiento y a las semillas, así como a otros tejidos en activo crecimiento. De esta forma, se reutilizan los compuestos resultantes de la senescencia floral. Al igual que ocurría en las hojas, la degradación de las membranas es secuencial y termina con la hidrólisis de sus lípidos y proteínas. Por último, la desaparición del color es un fenómeno común en muchas flores durante el envejecimiento, como consecuencia de la activación de las rutas catabólicas de los principales pigmentos, como carotenoides y flavonoides.

La senescencia floral es también la etapa final del programa de desarrollo de este órgano, y en el caso de no haber fecundación culmina con la abscisión del pedicelo.

La senescencia del fruto es necesaria para la dispersión de las semillas

Otros procesos fisiológicos donde se dan situaciones metabólicas similares a las que se han descrito en la senescencia foliar tienen lugar durante la maduración de los frutos. El desarrollo del embrión en muchas angiospermas es paralelo al desarrollo del ovario, el cual se convierte en un órgano especializado que provee un entorno adecuado a la semilla para su maduración y dispersión, el fruto. La maduración del fruto se inicia después de completarse la maduración de la semilla y tiene algunos aspectos en común con la senescencia foliar: se diferencia, sin embargo, en un aspecto importante y es que los compuestos resultantes de la **hidrólisis de macromoléculas** no se exportan a otras partes de la planta, sino que se convierten y acumulan en forma de azúcares y ácidos para dar al fruto un sabor atractivo. El fruto recolectado es un tejido vivo que está sujeto a cambios continuos durante este período. La fruta que madura en la planta, si no se consume, inicia un período final de senescencia denominado sobremaduración. Los cambios que aparecen son similares a los que determinan la pérdida de calidad de los frutos de interés comercial después de su recolección, durante lo que se conoce como cambios de poscosecha.

Entre estos se mencionan la pérdida de clorofila, la producción de carotenoides, la acumulación de antocianos y los cambios en compuestos de naturaleza fenólica. Algunos de estos cambios son deseables desde el punto de vista del consumo humano, tanto por mejorar las cualidades nutricionales como por hacer más atractiva la apariencia del fruto. Los cambios en los carbohidratos incluyen la conversión del almidón en azúcares y el subsiguiente consumo de éstos en el proceso de respiración de los frutos. En general, el grado de deterioro final de un fruto recolectado es proporcional a su tasa respiratoria.

Un cambio importante durante la maduración del fruto es la degradación de los componentes de las paredes celulares. Estos cambios son la causa del ablandamiento general, o **pérdida de firmeza**, observado en frutos maduros y sobremaduros. El que se debe a la acción hidrolítica de enzimas cuya presencia se incrementa a medida que avanza su maduración. Estas enzimas varían según la especie: entre ellas se encuentran la poligalacturonasa y la pectato liasa, que hidrolizan las pectinas de la lámina media. La primera es importante en frutos como el tomate y la palta, en tanto que la pectato liasa lo es en el plátano y la fresa. Otra enzima hidrolítica de las pectinas, la pectina metil esterasa. En otros frutos, la hidrólisis de celulosa y hemicelulosas, por acción de las enzimas celulasas, explica la pérdida de firmeza que se inicia durante la maduración y que culmina en la senescencia.

En los frutos senescentes la presencia de determinadas enzimas es consecuencia directa de la expresión de los genes correspondientes. Consecuentemente, la introducción en una especie de un gen antisentido puede silenciar el gen endógeno correspondiente y detener, o retrasar, el proceso de senescencia en este órgano. Es el caso de los tomates transgénicos transformados con el gen de la poligalacturonasa en antisentido, cuyos frutos muestran una vida media postcosecha más prolongada que los frutos de las plantas sin transformar genéticamente.

Por último, hay que indicar que los procesos de senescencia que se dan en los frutos separados de la planta, bien por abscisión natural o porque son recolectados, pueden ser una consecuencia de la propia separación de la planta. En este proceso se genera una herida donde los riesgos inmediatos de pérdida de agua y de ataque por patógenos se incrementan.

Los frutos, de forma idéntica a como se ha indicado antes para las flores, se dividen en **climatéricos** y **no climatéricos** en función de que la hormona etileno esté involucrada o no en el inicio y desarrollo del proceso de senescencia.

SENESCENCIA PROGRAMADA

La muerte celular programada es una forma de senescencia

Los organismos pluricelulares, en determinados momentos de su desarrollo o como respuesta a agentes externos, pueden deshacerse de parte de su estructura mediante un programa de **suicidio celular**. Este programa, denominado **muerte celular programada** o **apoptosis**, está regulado por el propio

organismo y tiene como resultado final la muerte de una célula o un grupo de células. La muerte celular programada es un proceso fisiológico dirigido a la eliminación selectiva de células específicas. De forma general, se puede decir que este proceso ocurre bien como parte del programa de desarrollo de una planta para deshacerse de células que tuvieron una función temporal y no son necesarias o bien como resultado de la respuesta de la planta a un estrés ambiental (Fig. 7).

Entre los casos de muerte celular programada en plantas cabe citar el de las células de la **aleurona**, que no se necesitan una vez que, durante la germinación de las semillas, se han liberado las hidrolasas que participan en la digestión del endospermo. Otro tipo de células que presentan muerte celular programada está constituido por las que ejercen una acción protectora del meristemo apical de la raíz que, una vez finalizada su misión protectora, mueren en unos días, tanto en suelo como en hidroponia.

En algunos casos, las células que mueren permanecen en la planta, donde desempeñan una función específica diferente. El sistema de transporte de agua en plantas vasculares, por ejemplo, tiene lugar a través de células del xilema conocidas como **elementos traqueales**. Estos elementos se producen a partir de células procambiales que pierden el núcleo y los contenidos celulares, hasta morir. Los elementos traqueales representan el estado final de un proceso de diferenciación al que se ha llegado mediante la muerte programada de un grupo específico de células, que permanecen en el organismo donde ejercen una acción pasiva en el transporte de agua. Otro caso conocido es el de algunas hojas donde su forma lobulada es una consecuencia de la pérdida de un grupo de células, cuya desaparición programada determina la forma final de la hoja.

También el entorno provoca muerte celular

En otros casos, el programa de muerte celular se desencadena como respuesta de la planta a una agresión ambiental. Tal es el caso de la respuesta de las células de la raíz y del tallo a las condiciones de falta de oxígeno, hipoxia, a la que se enfrentan como resultado de una inmersión continuada en agua. La acumulación de etileno induce la síntesis de enzimas hidrolíticas de la pared celular de células de la raíz y del tallo. Se realiza un proceso lisogénico que implica la muerte programada de filas completas de células formándose un "aerénquima" en las especies mejor adaptadas a la falta de oxígeno. También, es la respuesta de defensa de algunas plantas al ataque por un patógeno, conocida como respuesta de hipersensibilidad, que es un proceso de defensa que finaliza con la muerte selectiva de la célula, o grupo de células, en el sitio de infección (viriuela). De esta forma, la planta impide muy eficazmente la invasión del resto de la planta por el patógeno.

Cuadro 1 Duración de la fase juvenil de distintas especies de plantas

Especie	Duración de la fase juvenil
<i>Pharbitis nil</i>	0
<i>Perilla crespilla</i>	1-2 meses
<i>Bryophyllum daigremontianum</i>	1-2 años
<i>Malus pumila</i>	6-8 años
<i>Citrus sinensis</i>	6-7 años
<i>Pinus sylvestris</i>	5-10 años
<i>Larix decidua</i>	10-15 años
<i>Fraxinus excelsia</i>	15-20 años
<i>Acer pseudoplatanus</i>	15-20 años
<i>Picea abies</i>	20-25 años
<i>Quercus robur</i>	25-30 años
<i>Fagus sylvatica</i>	30-40 años

Adaptado de Metzger (1995).

Figura 1

El óptimo térmico no se mantiene constante. Varía con el grado de desarrollo que alcanza la planta. En cada estado tiene un óptimo, por encima o por debajo del mismo se prolonga el período de vernalización.

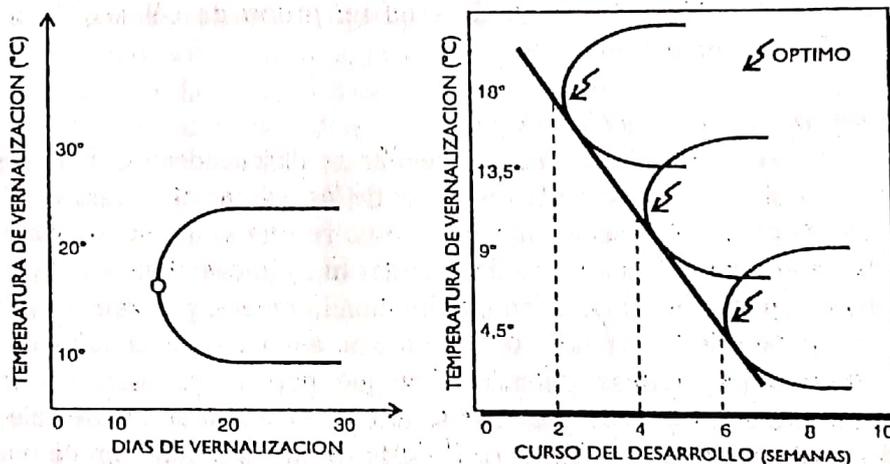
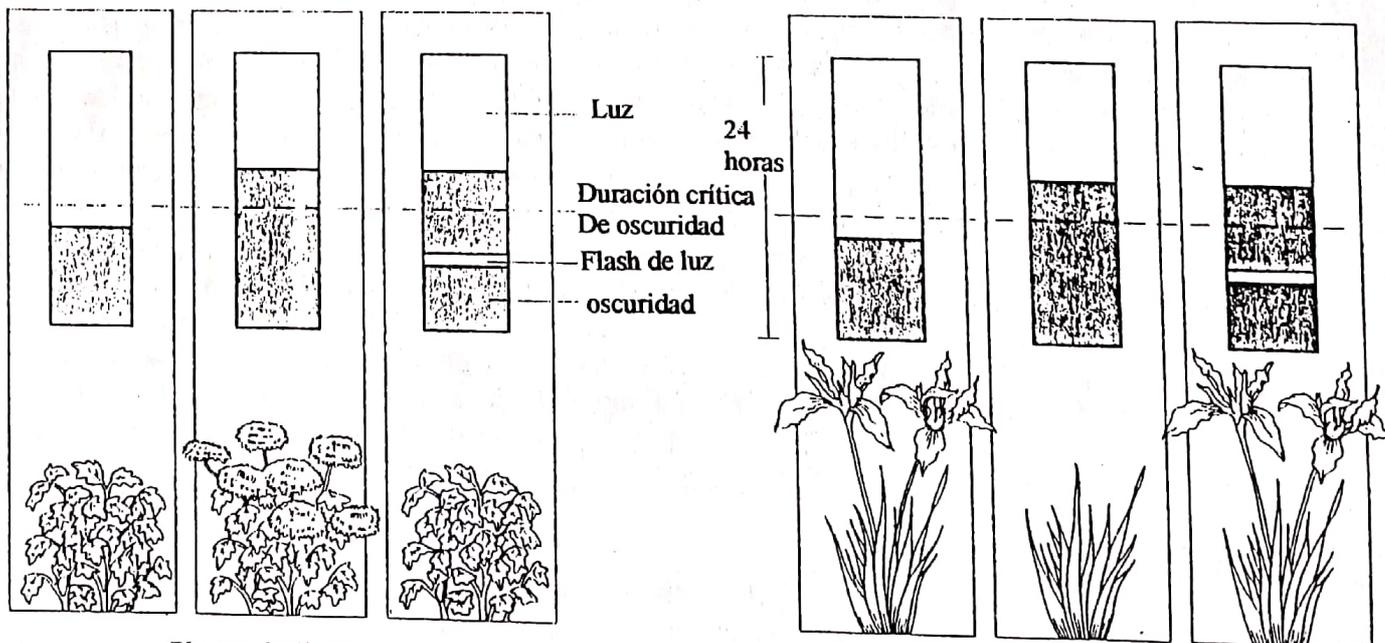
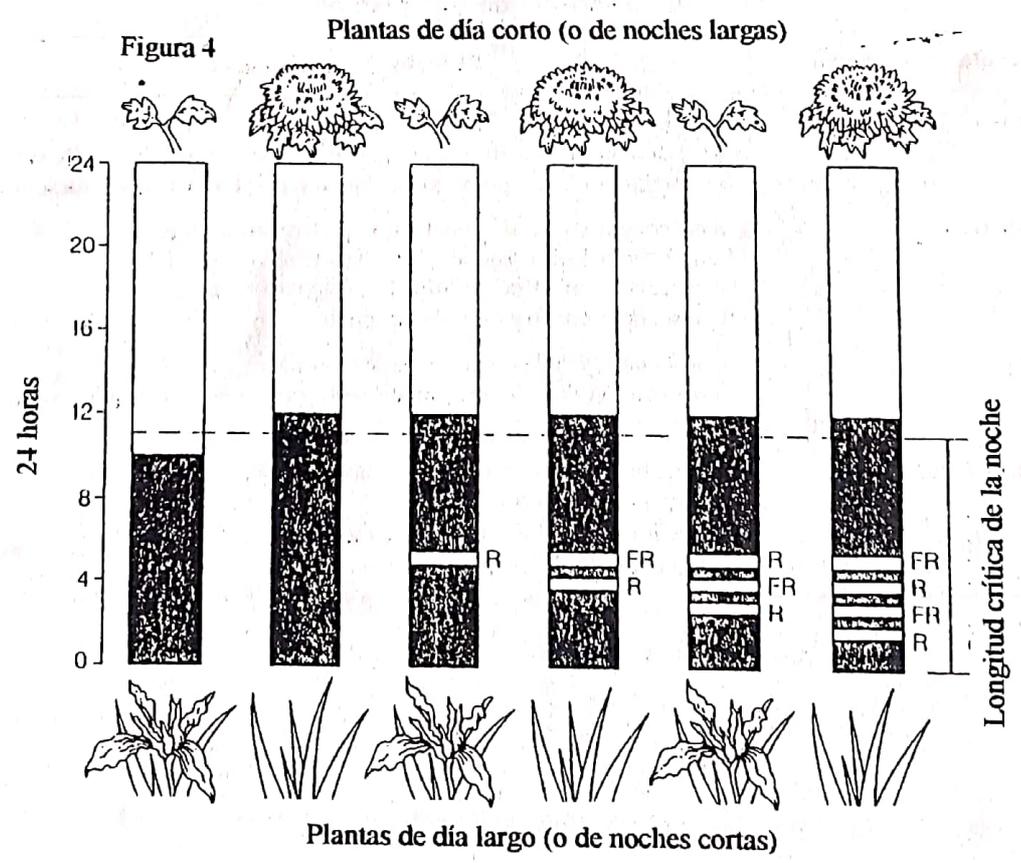
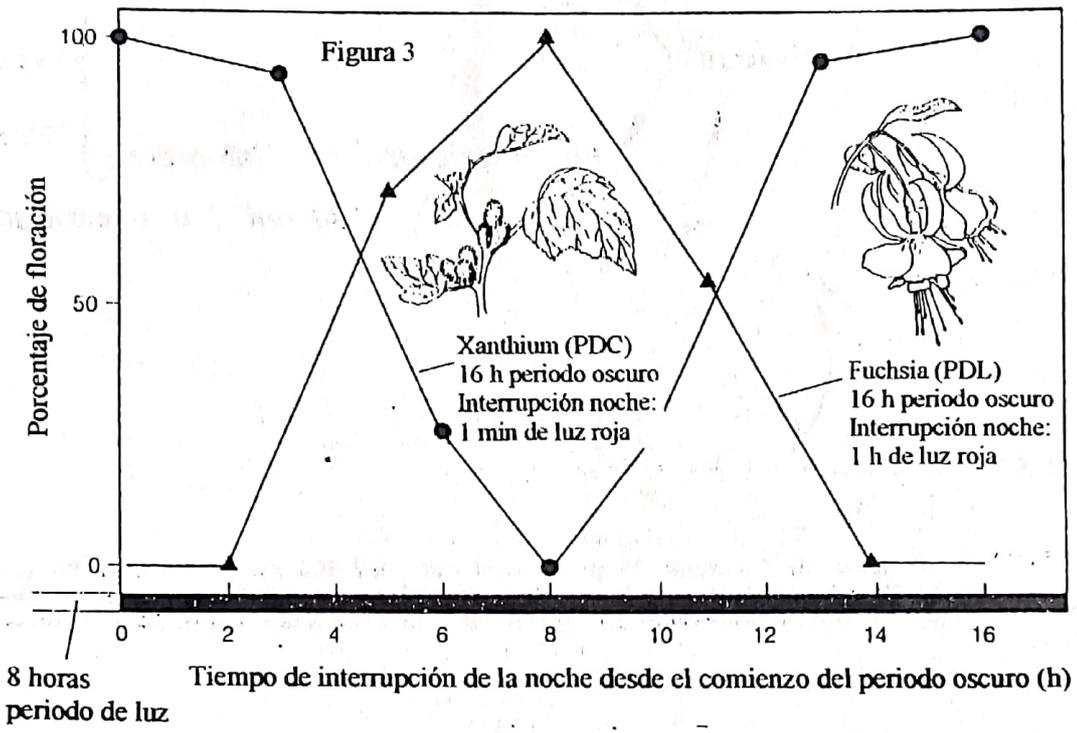


Figura 2



(a) Plantas de día corto

Plantas de día largo



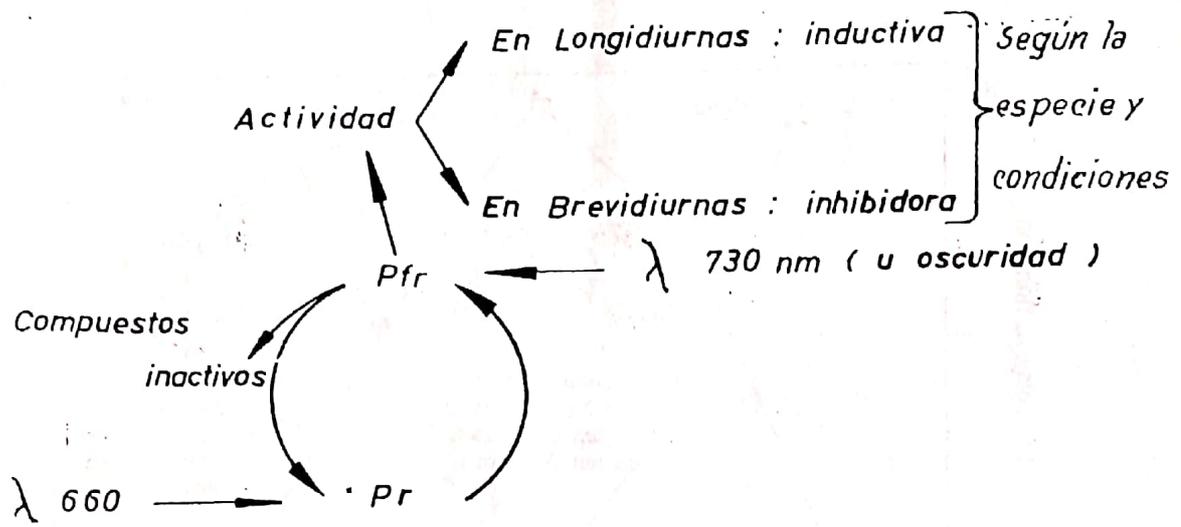


Figura 5 Cambios de fitocromo Pr por radiaciones con $\lambda 660$ nm y fitocromo Pfr por radiaciones con $\lambda 730$ nm. La forma activa es Pfr, que inhibe en brevidiurnas e induce en longidiurnas, según la especie, momento en que se encuentra una alta concentración y otras condiciones.

Cuadro 2 Procesos de senescencia en diferentes etapas del programa de desarrollo de una planta

Estado de desarrollo	Proceso de senescencia
Plántula	Senescencia de cotiledones Senescencia en la diferenciación de traqueidas y tubos cribosos Senescencia de los pelos radiculares y células del ápice radicular
Vegetativo	Senescencia en la diferenciación y el recambio celulares Senescencia foliar, secuencial o sincrónica Senescencia en el desarrollo de espinas y púas Senescencia en procesos de abscisión
Floración	Senescencia y abscisión de partes florales Continuación de muchos procesos de senescencia de tejidos vegetativos
Fructificación	Senescencia de toda la planta (monocárpica) Senescencia de tallos aéreos Senescencia y dehiscencia de frutos secos Senescencia y abscisión de frutos carnosos

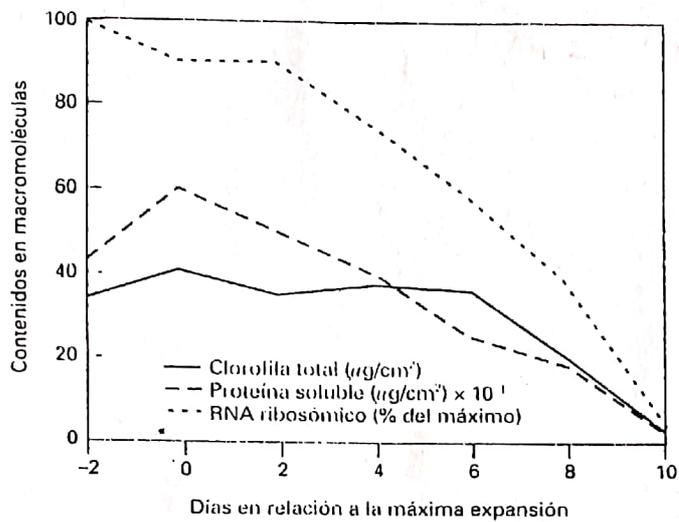


Figura 6 Cambios en el contenido de algunos componentes de las hojas de *Arabidopsis thaliana* a lo largo del proceso de senescencia en este tejido: clorofila total; proteínas solubles y RNA ribosómico.

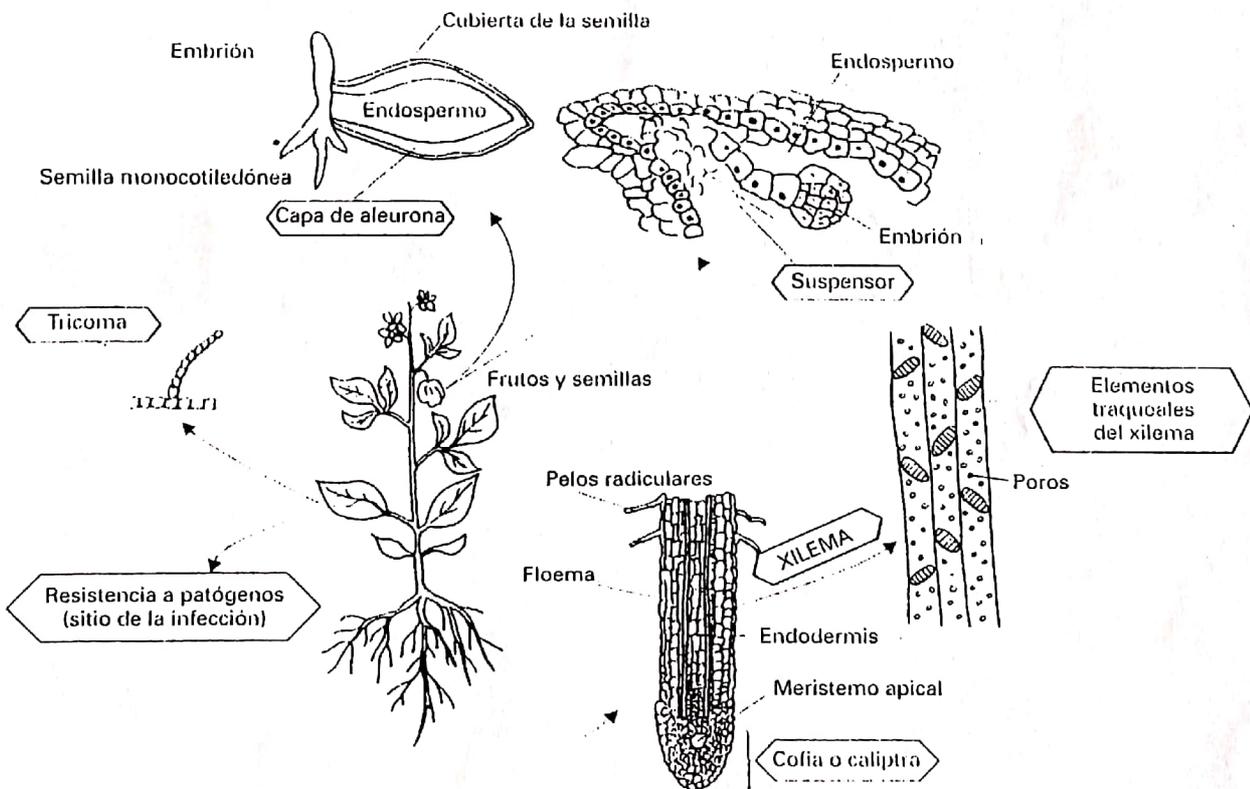


Figura 7 Lugares y órganos (encuadrados) de una planta vascular en donde tiene lugar muerte celular programada.