

Fotoperiodismo y vernalización

Tipos de respuestas fotoperiódicas.
Período oscuro y fitocromo.
La medida del tiempo.
Regulación horaria de las señales luminosas: el modelo de coincidencia externa.
Medida del fotoperíodo.
Lugar de percepción de la inducción floral. Teoría del florigeno.
Reguladores de crecimiento y floración.
Otras respuestas fotoperiódicas.
Vernalización.
La vernalización presenta interacciones con la luz y el fotoperíodo.
Floración en especies neutras

Concepto de fotoperíodo

- las plantas detectan la llegada de las estaciones midiendo la longitud del día
- 1920, Garner y Allard descubrieron que la duración de las horas de luz del día regula el inicio de la floración
- El fotoperíodo también regula el letargo, y la formación de órganos de reserva
- Fotofase y escotofase: día y noche

Tipos de respuestas fotoperiódicas

- plantas de día corto (PDC): florecen con < 14 h luz.
- plantas de día largo (PDL): florecen con fotoperíodo de 11 a 24 horas de luz.
 - Un ejemplo de PDL estrictas son los brezos. Los cereales son PDL preferentemente, pero no estrictos.
- plantas neutras: florecen con independencia del fotoperíodo. Precisamente muchas especies forestales se incluyen en este grupo, entre ellas las Coníferas.
- Otros tipos:
 - plantas de día intermedio (PDI): florecen fotoperíodo entre 12 y 14 horas de luz.
 - plantas ambifotoperiódicas o anfifotoperiódicas: florecen por combinaciones diversas, como fotoperíodos cortos o largos, pero no intermedios, o bien florecen tras un fotoperíodo largo seguido de un fotoperíodo corto (aguaturma o patata, *Helianthus tuberosus*).

Papel del período oscuro

- PDL = de noche corta, y viceversa
- la respuesta de inducción de floración a la duración de la escotofase es máxima para periodos de 24 horas, o sus múltiplos, y disminuye para "días" con periodos diferentes del circadiano
- Escotofase delimitada por 2 fotofases, antes y después.
- La luz roja es eficaz incluso con baja irradiancia, pero su efecto puede ser anulado con iluminación posterior de rojo lejano

Los fitocromos interactúan con el fotoperíodo

- Las PDC precisan la presencia de Pfr durante la fotofase, y su ausencia durante la escotofase, para que la planta florezca.
- PDL: al revés.
- en arroz (PDC), mutantes sin fitocromo A florecen igual que los normales
- sin fitocromos B, D y E no percibe el fotoperíodo: éstos son los fotorreceptores del fotoperíodo en PDC

PDL:

- gramíneas (PDL), como la cebada (*Hordeum*) y *Lolium*:
 - 4 a 6 horas con luz roja lejana induce su floración.
- mutantes de *Arabidopsis* (PDL) sin fitocromo A tardan más en florecer que los individuos normales, cuando son sometidos a días naturales cortos que se prolongan con luz roja lejana artificial.
- Otro fotorreceptor encontrado en *Arabidopsis*, aparte del fitocromo A, es el criptocromo 2, también necesario para que la planta florezca en días largos.
- Fitocromo A y CRY2 son los principales fotorreceptores de PDL para distinguir el día y la noche

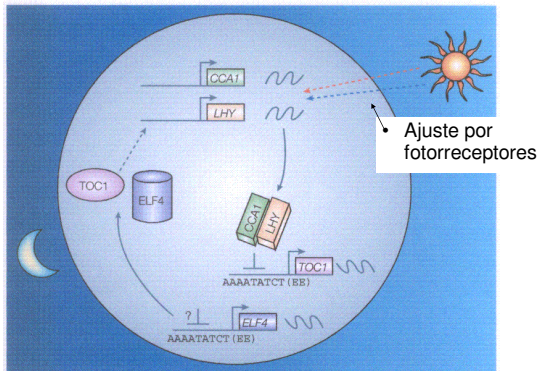
explicación de la interacción de los fitocromos con el fotoperíodo

- en PDC:
 - los receptores del fotoperíodo son los fitocromos estables de día, B, D y E. La luz actúa como roja, activando el pigmento a Pfr (fitocromo B-Pfr, etc.), que se desactiva a Pr de noche.
 - Fitocromo B-Pfr activa un represor de floración con mayor duración de luz (DL), y un promotor con DC (sin Pfr de noche).
- en PDL:
 - los receptores del fotoperíodo son fitocromo A y CRY2. la luz roja lejana y la azul favorecen floración
 - Ambos activan con más tiempo de luz (DL) un promotor de floración.

Medida del tiempo

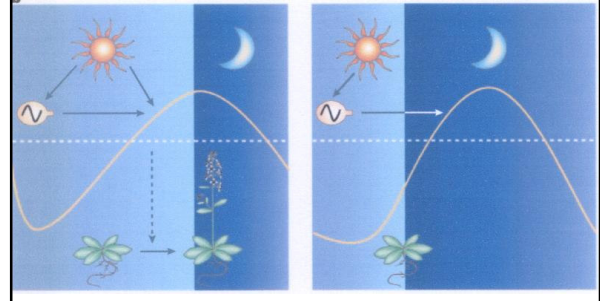
- Reloj circadiano = oscilador endógeno
- Alternancia día-noche necesaria para ajustarlo: regula el ciclo Pfr-Pr
- Puesta en hora del reloj:
 - Por fitocromo A, con luz roja lejana
 - Por fitocromos B, D y E, con luz roja
 - Por CRY1, con luz azul intensa
 - Luz azul suave: fitocromo A, CRY1 y CRY2
- El período inducible se limita al amanecer
- Fuera del mismo no es sensible (a nubes, etc.)

reloj



Regulación horaria de las señales luminosas: el modelo de coincidencia externa

- izquierda: la luz modula la actividad de un regulador, si supera un umbral con luz, promueve la floración de *Arabidopsis* (PDL)
- no lo hace sin luz (derecha)

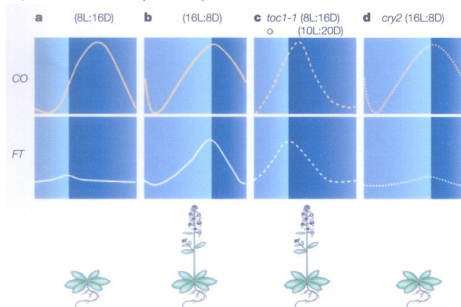


Descubrimiento de CONSTANS

- Constans es una proteína inestable, de vida corta.
- La expresión de su gen es regulada por el reloj circadiano: su concentración varía sinusoidalmente
- Su función es regulada por la luz
- Cuando coinciden alta concentración y activación por luz, promueve el gen de floración T (FT) => la planta florece

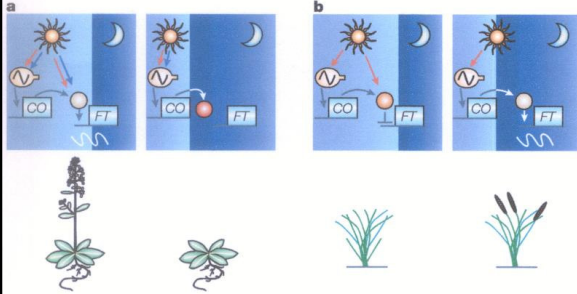
Medida del fotoperíodo en PDL

- a) DC: 8 h luz, 16 h noche: Constans (CO) alcanza su máximo de noche => expresión del gen de floración T (FT) es pequeña.
- b) DL: 16 h luz y 8 h noche: expresión de Constans de día => mayor expresión de FT => floración
- c) mutantes *toc1-1* (PDC) sometidas a DC (8 h luz y 16 h noche), o bien plantas normales sometidas a ciclos de 10 h de luz y 20 h de oscuridad, CO => FT => floración
- d) mutantes sin CRY2 bajo DL no expresan FT => no florece



Medida del fotoperíodo en PDC

- a) en *Arabidopsis* (PDL), la luz percibida por fitocromo A y CRY2 controla el reloj (-) => el cual a su vez modula CO => FT => floración.
 - si CO se expresa de noche: no florece
- b) en arroz (PDC), la luz percibida por fitocromos B, D y E controla el reloj, que a su vez regula una proteína similar a Constance, dicha proteína con luz es represor de floración.
 - En DC, se expresa de noche => floración



Lugar de percepción de la inducción floral

- La hoja: basta 1; sin hojas, no florece
- Transporte de la señal por floema
- Raíces necesarias (CQ?)

Teoría del Florígeno

- Chailakyan (1930) propuso su teoría de la existencia de una sustancia, que llamó florígeno, como responsable de la inducción de la floración: se mueve de la hoja al ápice para inducir yemas reproductivas
- Florígeno = giberelinas + "antesina"
- En la gramínea *Lolium temulentum*, se ha comprobado que las giberelinas GA5 y GA6, sintetizadas en la hoja, son transportadas al ápice, donde inducen floración. En cambio, GA1 y GA4 promueven el posterior desarrollo de la inflorescencia
- Otros descubrimientos recientes sugieren que el florígeno puede ser una proteína que se mueve de la hoja al ápice :
 - En arroz: proteína Hd3a
 - En *Arabidopsis*: proteína de floración FT ?

Reguladores de crecimiento y floración

- **giberelinas:** activo papel en la floración.
 - En las Pináceas, GA4/7 y GA9, inducen la formación de estróbilos.
 - PDL (*Lolium* y *Fuchsia*): aplicación de GA en DC induce floración
 - En fresa (PDC) las giberelinas estimulan su floración en días largos.
 - no todas las GA son eficaces: *Silene armeria*, se ve inducida por GA7, pero no por GA1 y GA6.
 - En Cupresaceas, Taxodiaceas y algo en Pinaceas, las GAs acortan la fase juvenil.
 - GAs substituyen exigencias de frío de algunas especies (zanahoria).
- **Las auxinas:**
 - inhiben floración, salvo ANA y 2,4-D, que la inducen en PDL.
- **El etileno:** inhibe la floración, tanto en la fase de iniciación del primordio como durante el desarrollo posterior de la flor.
- **Las citoquininas:**
 - inducen floración en algunas plantas, pero en la mayoría no producen efectos.
 - En algunas PDC favorecen floración en condiciones de DL, actuando como antesinas.
 - En *Arabidopsis* (PDL), imitan la acción de giberelinas.
- **El ácido abscísico** favorece la floración de plantas de grosella y fresa (ambas PDC) previamente inducidas

Otras respuestas fotoperiódicas

- Crecimiento en altura
- DC inducen letargo de yemas, caída de hojas y resistencia al frío, y acumulación de reservas
- DL inducen germinación y raíces adventicias en abeto douglas

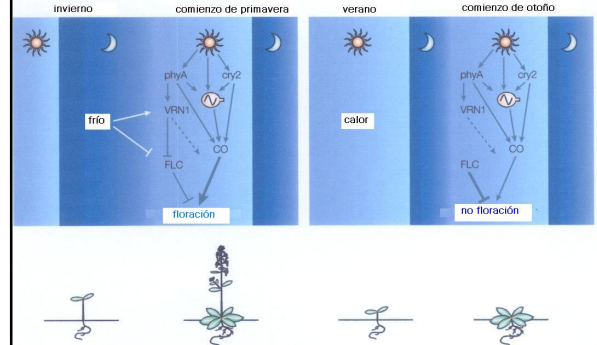
vernalización

- Tratamiento de frío previo que estimula floración (1 a 7 °C)
- Vernalización = frío * tiempo
- Se percibe como semillas, o el ápice
- Se anula por desvernalización (4 a 20 °C)
- Significado fisiológico: el fotoperíodo solo no basta: los 2 equinoccios tienen el mismo
- La vernalización permite distinguirlos

La vernalización presenta interacciones con la luz y el fotoperíodo

- El frío reduce el factor FLC, competidor de Constans que retrasa la floración
- Proteínas vernalizantes VRN reprimen FLC
- Son estimuladas por fitocromo, y activan Constans

mecanismo de la vernalización: el frío activa el gen VRN1, que bloquea el gen FLC. En primavera, Constans (CO) promueve la floración al ser activado por coincidencia con el fotoperíodo adecuado, detectado por fitocromo A (phyA) y criptocromo 2 (cry2). Con altas temperaturas, FLC impide la acción de CO, reprimiendo la floración



- DC equivalen a vernalización en PDL
- Las GA actúan como "vernalinas": zanahoria requiere vernalización, pero ésta puede suplirse con GAs.

Floración en especies neutras

- Especies forestales
- Floración insensible al fotoperíodo
- Probables factores para la floración:
 - Hormonas (GAs), nutrientes y energía
- Floración en primavera: vernalización
- Especies de floración difusa: sin control de fotoperíodo ni vernalización
- La floración depende del clima