

Regulación del tiempo de floración por luz y temperatura

Miguel A. Blázquez

Un momento crítico en la vida de las plantas es aquel en el que deciden realizar la transición a la fase reproductora. Para conseguir reproducirse con éxito, es imprescindible, por una parte, que la floración se produzca en sincronía con otros miembros de su misma especie y, por otra parte, que la planta haya alcanzado cierto nivel energético y de madurez que le permita soportar el gasto extra de crear y mantener los órganos reproductores. Por tanto, la planta ha de integrar información ambiental, así como endógena, antes de sufrir la transición.

Entre las señales externas que más influyen en la floración cuentan la luz (tanto su intensidad como su calidad y el fotoperíodo), la temperatura, y la disponibilidad de nutrientes. Pero también juegan un papel importante factores endógenos como el reloj circadiano y algunas hormonas como las giberelinas, el ácido salicílico y el ácido abscísico. Así, la planta modelo *Arabidopsis thaliana* florece más rápidamente cuando los días se alargan, ya han sufrido la vernalización (que es la exposición transitoria a temperaturas muy bajas durante el invierno), y la temperatura de crecimiento aumenta. Es decir, en las condiciones que se observan en primavera.

El análisis genético de mutantes con el tiempo de floración alterado ha permitido diseccionar la inducción de la floración en al menos cuatro vías de señalización (1): la primera se activa cuando los días son largos; la segunda funciona fundamentalmente cuando los días son cortos y depende de las giberelinas; la tercera participa en la regulación de la floración en respuesta a la temperatura de crecimiento; y la cuarta está implicada en la vernalización.

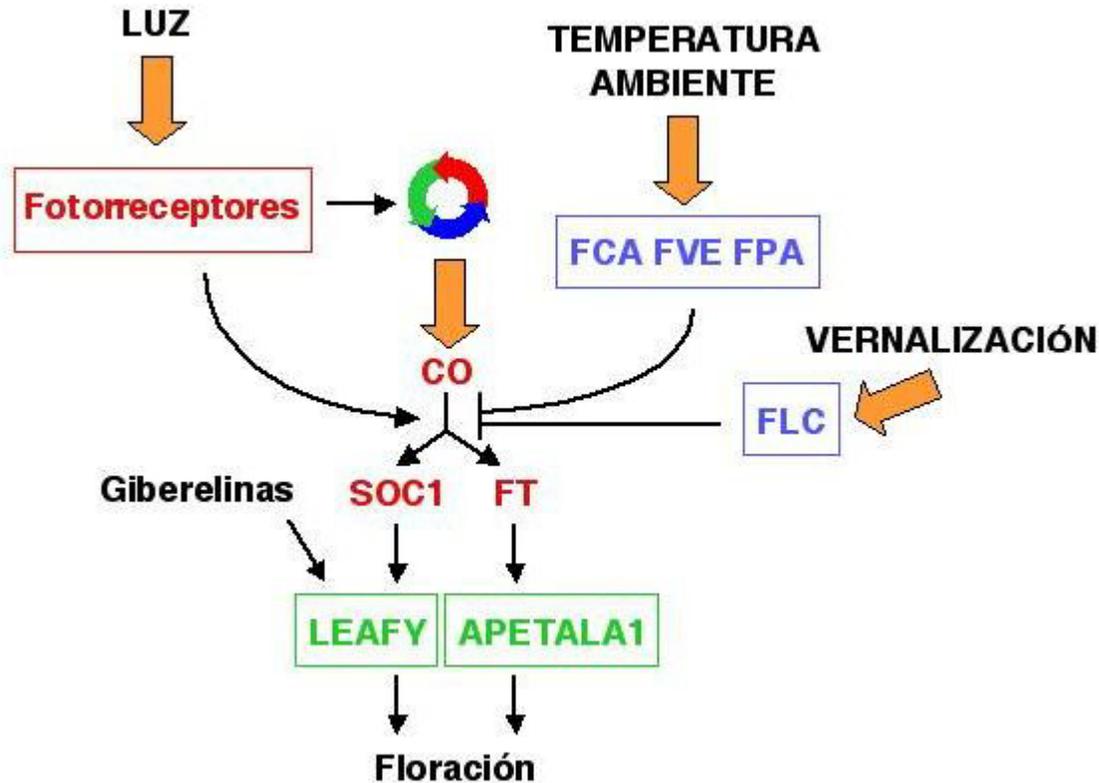


Figura 1

Modelo simple de las vías de inducción floral mostrando los puntos de integración de las distintas señales endógenas y ambientales. El círculo formado por flechas representa el reloj circadiano.

La plasticidad que muestran las plantas en cuanto a su relación entre el entorno y los programas de desarrollo, y que no se observa en animales, radica fundamentalmente en la arquitectura de redes de señalización como la que empieza a vislumbrarse en el caso de la inducción floral. La primera característica que salta a la vista es que a casi todos los niveles de una vía de señalización existen elementos con funciones solapantes. Por ejemplo, hay al menos cuatro fotorreceptores (CRY1, CRY2, PHYA y PHYB) implicados en la promoción de la floración en respuesta a distintas longitudes de onda (2), pero la especificidad por un determinado rango de calidad espectral no es total (3). Y es equivalente el caso de algunos componentes del reloj circadiano de naturaleza equivalente (CCA1 y LHY, que son dos factores de transcripción de tipo myb), cuya función es parcialmente redundante (4).

La segunda característica es que muchas de estas vías de señalización están sometidas a autorregulación. Así, la síntesis de giberelinas está regulada por retroinhibición por parte de las propias giberelinas (5), proporcionando mayor control sobre los niveles de estas hormonas en un momento determinado del desarrollo. Y el gen FCA codifica una proteína de unión a RNA que, aparte de afectar a hipotéticas dianas de floración aún no identificadas, también es capaz de modificar el procesamiento de su propio RNA, dando lugar a tres especies distintas de proteínas de distinta longitud y con diferentes grados de actividad (6, 7).

En tercer lugar, todas estas vías de regulación del tiempo de floración convergen en un grupo reducido de genes (LEAFY, APETALA1), cuyo papel es el de comenzar la transición a un nuevo programa de desarrollo (8). Estos genes, conocidos como "genes de identidad de meristemo floral", codifican factores de transcripción cuyas dianas son los genes que ejecutan el programa de desarrollo floral determinando espacialmente la identidad de los distintos órganos florales. Por lo tanto, los genes de identidad de meristemo floral se encuentran precisamente en la frontera entre las vías de señalización que perciben cambios en el entorno, y el programa de desarrollo para confeccionar órganos y tejidos. La regulación de la expresión de estos genes por parte de las vías de inducción floral descritas parece ser un punto fundamental en la determinación del tiempo de floración. Por ejemplo, la expresión del gen LEAFY depende tanto de la vía de las giberelinas como de la de días largos, y ambas vías actúan sobre elementos cis independientes en el promotor de LEAFY (9).

Por último, gran parte de la plasticidad puede residir precisamente en el elevado grado de interacción entre todas estas vías de señalización. Lejos de ejercer su control como vías independientes que regulan a los genes diana en respuesta a los distintos estímulos, esta red de señalización muestra numerosos puntos de conexión entre las vías, con ciertos genes que actúan como verdaderos nodos integradores de información. Este es el caso, por ejemplo, de FT, cuya expresión muestra un patrón cíclico establecido por el reloj circadiano a través de CO (10), pero en el que también incide la temperatura de crecimiento a través de la vía representada por FCA y FVE (11). Este mecanismo sugiere que las plantas reconocen las estaciones del año no sólo por la variación en la duración relativa del día y de la noche, sino también por las variaciones en la temperatura ambiental, y une ambos tipos de estímulos sobre el integrador FT y otros genes equivalentes como SOC1. Lo mismo sucede con el gen FLC, un factor de transcripción de tipo MADS-box, que retrasa el tiempo de floración impidiendo que las plantas arranquen su programa de desarrollo reproductor de forma prematura (12, 13). La expresión del gen FLC está regulada tanto por la vía de señalización de FCA como por la vernalización, de manera que la abundancia del RNA de FLC decrece cuando la temperatura ambiente aumenta y cuando se producen exposiciones prolongadas a temperaturas invernales.

En resumen, nuestro conocimiento sobre la red de señalización que controla el tiempo de floración establece un modelo con varias vías interconectadas en la que FT y FLC juegan importantes papeles de integradores de las señales ambientales (luz y temperatura), y FT conecta esta información con la medida del tiempo establecida por el funcionamiento del reloj circadiano, y además distribuyen dicha información a los genes de identidad del meristemo floral, cuya actividad, en términos cuantitativos, permite a la planta decidir el momento de iniciar el programa de construcción de órganos reproductivos.

Referencias

1. Simpson GG, Gendall AR & Dean C. 1999. When to switch to flowering. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 15: 519-50.
2. Mockler TC, Guo H, Yang H et al. 1999. Antagonistic actions of Arabidopsis cryptochromes and phytochrome B in the regulation of floral induction. *Development* 126: 2073-2082.
3. Neff MM & Chory J. 1998. Genetic interactions between phytochrome A, phytochrome B, and cryptochrome 1 during Arabidopsis development. *Plant Physiol.* 118: 27-35.
4. Alabadi D, Oyama T, Yanovsky MJ et al. 2001. Reciprocal regulation between TOC1 and LHY/CCA1 within the Arabidopsis circadian clock. *Science* 293: 880-883.
5. Cowling RJ, Kamiya Y, Seto H et al. 1998. Gibberellin dose-response regulation of GA4 gene transcript levels in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 117: 1195-1203.
6. Macknight R, Duroux M, Laurie R et al. 2002. Functional significance of the alternative transcript processing of the Arabidopsis floral promoter FCA. *Plant Cell* 14: 877-888.
7. Quesada V, Macknight R, Dean C et al. 2003. Autoregulation of FCA pre-mRNA processing controls Arabidopsis flowering time. *EMBO J.* 22: 3142-52.
8. Liljegren SJ, Gustafson-Brown C, Pinyopich A et al. 1999. Interactions among APETALA1, LEAFY, and TERMINAL FLOWER1 specify meristem fate. *Plant Cell* 11: 1007-1018.
9. Blazquez MA & Weigel D. 2000. Integration of floral inductive signals in Arabidopsis. *Nature* 404: 889-892.
10. Suarez-Lopez P, Wheatley K, Robson F et al. 2001. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in Arabidopsis. *Nature* 410: 1116-1120.
11. Blazquez MA, Ahn JH & Weigel D. 2003. A thermosensory pathway controlling flowering time in Arabidopsis thaliana. *Nature Genet.* 33: 168-171.
12. Michaels SD & Amasino RM. 1999. FLOWERING LOCUS C encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell* 11: 949-956.
13. Rouse DT, Sheldon CC, Bagnall DJ et al. 2002. FLC, a repressor of flowering, is regulated by genes in different inductive pathways. *Plant J.* 29: 183-191.

Miguel A. Blázquez

*Instituto de Biología Molecular y Celular de Plantas
(UPV-CSIC)
Universidad Politécnica de Valencia
46022 Valencia*