

FISIOLOGIA DE LA FLORACION

Introducción

- En el ciclo ontogénico del desarrollo de una planta existen diferencias entre la fase de crecimiento vegetativo y la fase reproductiva que se inicia con la FLORACION.
- Floración: cambio de crecimiento indeterminado a determinado, consiste en el establecimiento de nuevos linajes celulares, que dará como resultado el establecimiento de una nueva identidad celular. Cuando el proceso se dispara la forma del ápice va a cambiar.
- En el crecimiento vegetativo, los meristemas apicales, por su actividad mitótica seguida de procesos de elongación, diferenciación y morfogénesis presentan un crecimiento localizado e indeterminado que dará origen a órganos y tejidos del cuerpo primario de la planta
- Un meristemo reproductivo es similar a un meristemo vegetativo, pero existe un cambio en la sincronía celular y en las regiones de división celular.
- En la floración cambia la actividad y diferenciación del meristemo vegetativo a meristemo reproductivo, por cuya acción se originarán los componentes de la flor.
- Se puede entender la floración como la inducción y formación de los primordios florales. Factores internos (hormonales y nutritivos) y factores externos (luz y temperatura) condicionan la inducción o estimulación floral.

- **Fotoperiodismo:**

Durante el siglo XIX varios fisiólogos vegetales habían sugerido la participación de la duración del día en el desarrollo de las plantas. Se debe a W. W. Garner y a H. A. Allard , en 1920, el establecimiento del concepto

actual de fotoperiodismo y el reconocimiento de su influencia para la regulación de los distintos procesos fisiológicos.

- Comprende la regulación de distintos procesos del desarrollo de la planta (floración, inicio de la dormición, senescencia, abscisión de hojas, elongación de tallos, obtención de tubérculos, ramificación, iniciación de raíces, actividad del cambium...) por la duración relativa del día y de la noche.
- El fotoperiodismo ordena y señala al meristemo los lugares de división celular.

- ***Percepción e inducción fotoperiódica de la floración:***

- El inicio de la floración se desencadena por un cambio en la pauta de diferenciación del meristemo vegetativo a meristemo floral dentro de una organización estructural génica compleja y diversos niveles y rutas de diferenciación.
- En general, las condiciones fotoperiódicas son percibidas por las hojas y NO directamente por los meristemas: la luz produce un estímulo de floración en las hojas y posteriormente se inicia la floración en los meristemas (evocación).
- El salto de un crecimiento vegetativo a un crecimiento reproductivo se denomina Cambio de Fase, necesitándose una serie de requerimientos para que dicho cambio tenga lugar:

a) El primer requerimiento es la edad y se denomina **Capacidad de Evocación**: el nivel de metilación es del 16% en individuos juveniles y asciende al 62 % en individuos con capacidad reproductiva, lo cual significa que para adquirir una competencia específica, la expresión de los genes tiene que estar localizada. A medida que un meristemo envejece, hay un incremento progresivo de metilación (silenciamiento génico). Del mecanismo de cambio de fase vegetativa a fase reproductiva subyace un control específico de la regulación génica.

b) En el nivel de floración existen genes específicos que marcan la identidad floral (genes homeóticos) y anteriormente a la expresión de estos genes hay otro grupo de genes igualmente específicos que marcan competencia para la floración. La floración marca el cambio de fase con cambios genéticos muy determinados que son muy difíciles de revertir.

c) El paso de un crecimiento vegetativo a reproductivo se produce de forma gradual y durante el mismo se realizan los procesos bioquímicos y biológicos siguientes (el bloqueo de estos procesos conlleva la inhibición del Cambio de Fase):

- 1) Síntesis de DNA incrementada.
- 2) Síntesis de proteínas aumentada.
- 3) Actividad mitótica incrementada que produce aumento del espacio físico necesario para que tenga lugar la proliferación de los órganos de la planta.
- 4) Diferenciación de los diferentes órganos que componen las flores que conlleva diferente reparto de la actividad mitótica.

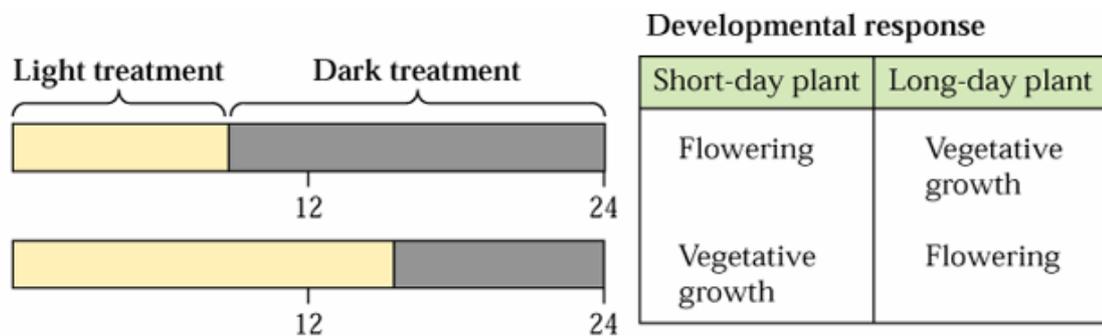
d) Partiendo de la edad y del genotipo dos factores ambientales son los INDUCTORES del Cambio de Fase: fotoperiodismo y baja temperatura

e) Al efecto de la baja temperatura para favorecer la floración se le denomina VERNALIZACIÓN, la cual estimula el efecto inductor provocado por el fotoperiodismo.

f) Las respuestas de los reguladores son diferentes en las plantas en relación a las respuestas “in Vitro”, lo cual es debido a que cuando se inician los cultivos “in Vitro” se eliminan todas las propiedades de coordinación de la planta.

- ***Tipos de respuestas fotoperiódicas en la inducción floral:***

- A. Plantas de día corto: cuyo foto período requiere NO rebasar un máximo crítico de horas de iluminación al día, por encima del cual no florecerán.
- B. Plantas de día largo: requieren un foto período crítico de luz por encima de un mínimo de horas de iluminación al día, por debajo del cual no florecerán.
- C. Plantas que no responden al foto período: no dependen del foto período para florecer. Se llaman plantas de día neutro.



- Fundamentalmente la vernalización tiene efecto inductor de la floración en plantas autónomas y en plantas de día corto.
- Subclasificación de las plantas de día corto y de las plantas de día largo:
 - 1) Plantas con requerimientos absolutos: precisan un fotoperiodismo exacto.
 - 2) Plantas con requerimientos cuantitativos.
- El período de oscuridad es el verdaderamente importante:
 - ✓ En una planta de día corto necesita un período de iluminación inferior al período de oscuridad: cuando las

horas de luz superan las horas de oscuridad, la planta de día corto NO florecerá.

- ✓ En una planta de día largo necesitan un período de iluminación superior al período de oscuridad: cuando las horas de luz superan las horas de oscuridad, la planta de día largo florecerá.
- Durante el periodo lumínico se sintetizan regiones de crecimiento que desencadenan su actividad durante el período oscuro.
- Dormición es una respuesta dependiente del fotoperiodismo y de temperaturas bajas, que constituye un recurso de la planta entera y de las semillas para adaptarse a las condiciones ecológicas y para superar las condiciones adversas.
- Las hojas captan el fotoperíodo y NO directamente por los meristemas.
- Estímulo Transferible: Si tomamos hojas de plantas de día largo que recibió el estímulo y las trasplantamos a hojas de plantas de día corto que no captaron el estímulo, existirá floración. Algo se va a transmitir desde las flores a las yemas, por lo que el responsable de la floración va a ser un estímulo transferible.

• ***Participación hormonal en la inducción floral:***

- De los experimentos de percepción e inducción de la floración por las hojas se deduce la presencia de una hormona o señal interna que por transporte provoque en los meristemas la evocación floral. A dicha señal se le denominó FLORÍGENO. Investigadores de la Universidad de Kyoto (Japón), el Instituto Max Plank de Tubingen (Alemania) y la Universidad de Ciencias Agrícolas de Umea (Suecia), han logrado desvelar en tres estudios el mecanismo que permite a las plantas florecer en el momento adecuado y, al mismo tiempo, que sus flores salgan en el sitio oportuno. Los científicos han identificado una

molécula, que han bautizado como "Florígeno", que se ocupa de viajar de la hoja al tejido embrionario vegetal donde se inicia el florecimiento. el último de los estudios, el de la Universidad de Ciencias Agrícolas de Umea, ha permitido descubrir una molécula cuya existencia se había predicho hace ya 50 años, pero que nadie hasta ahora había encontrado. Se trata del "Florígeno", que tiene como misión "viajar" desde las hojas hasta las puntas de los tallos, para dar las instrucciones precisas que hicieran posible la floración. desde hace muchos años se sabe que las plantas "perciben" la estación del año a través de proteínas que sintetizan en las hojas; de este modo se fijan en la duración de los días y en la temperatura para saber cuándo se aproxima la primavera, por ejemplo. Asimismo, cuando las condiciones ambientales son las propicias, la planta produce en las hojas una proteína llamada FT que, de alguna manera desconocida hasta ahora, activa el programa de construcción de las flores en la punta del tallo (el ápice). Ahora, los investigadores de la Universidad de Kyoto y el Instituto Max Plank de Tubingen han descubierto que la proteína FT, que se sintetiza en las hojas, interacciona físicamente con otra proteína, la FD, que sólo se produce en el ápice. "De esta manera se ponen en común dos tipos de información: FT le dice a la planta cuándo tiene que florecer, y FD le dice dónde tienen que aparecer las flores""las dos por separado no funcionan", sino que "tienen que juntarse físicamente y activar a los genes de floración". ¿cómo llega FT desde las hojas hasta el ápice? lo que se mueve desde la hoja hasta el ápice no es la proteína FT, sino el ARN mensajero de FT. Este mecanismo, que necesita de las dos proteínas para funcionar, "evita que haya flores en sitios no deseados, y que salgan flores cuando no deben", lo que puede tener importancia para que el ser humano pueda ser capaz de controlar la floración en los invernaderos, adelantándola o retrasándola a voluntad si es más conveniente por alguna razón, como por ejemplo la llegada de un monzón.

- Las giberelinas intervienen en el paso de crecimiento vegetativo a crecimiento reproductivo. Existe una hipótesis muy cuestionada según

la cual las giberelinas son las responsables del crecimiento y formación de los tallos florales y las antenas serían las responsables de la floración específica.

- Las poliaminas de cadena larga están implicadas en la manifestación floral
- Desde el punto de vista práctico, la mejor forma de regulación de la floración dependerá de los factores siguientes:
 - 1) La luz.
 - 2) Temperaturas bajas (vernalización) inductoras de la floración.
 - 3) Giberelinas y Poliaminas.
 - 4) Condiciones nutricionales de la planta: El balance carbono / nitrógeno está relacionado con la floración. Las altas relaciones C / N son favorables a la floración y las bajas relaciones C / N favorecen el crecimiento vegetativo. Facilitar el contenido de N₂ facilita la manifestación floral.
- La dormición es una respuesta de la que depende del foto período y de la baja temperatura, y que supone un recurso de la planta para adaptarse a determinadas condiciones ecológicas y superar las condiciones adversas. Consiste en un estado de quiescencia tanto de meristemas como de semillas:
 - ✓ El cambio en yemas y en semillas coincide con un incremento de ácido abscísico (ABA).
 - ✓ La salida de la dormición de yemas y semillas tiene lugar cuando el contenido de ABA es inferior al resto de reguladores hormonales, lo cual coincide con la salida de épocas frías.
 - ✓ El tratamiento con inhibidores de ABA puede romper la dormición.

- ✓ El tratamiento de plantas con baja temperatura para lograr la dormición suele durar 40 días a 5°.
 - ✓ El almacenamiento de ramas y semillas permite superar el estado de dormición.
- Participación del sistema fitocromo en la floración:
- ❑ El sistema fitocromo es el fotorreceptor para la inducción floral.
 - ❑ En el período de oscuridad participa el fitocromo.
 - ❑ Si suministramos durante pocos minutos rojo de baja energía durante la noche a una planta de día largo, se producirá floración. Esta floración puede ser inhibida si, inmediatamente después del rojo suministramos rojo lejano (730 nm).

Vernalización

La intensidad y la duración de la luz diaria no es el único factor cambiante del medio. La temperatura sufre también variaciones estacionales y fluctuaciones diarias que pueden llegar a tener su importancia incluso en nuestros climas templados. Al igual que en el caso de la luz, la planta usa de estas variaciones de la temperatura como señales de estímulo para la regulación de su ciclo de desarrollo.

En 1931 Lysenko publicó una técnica de modificación experimental del ciclo de desarrollo de los cereales de invierno por influjo de una refrigeración adecuada. El tratamiento frío requerido por el trigo en invierno era aplicado a las semillas embebidas parcialmente (el agua necesaria para que las semillas iniciaran la germinación y el crecimiento del embrión, pero sin llegar a completar dicha germinación). En estas condiciones, los cereales de invierno eran capaces de fructificar en las mismas circunstancias que los cereales de primavera, es decir, sembrados en primavera florecían y fructificaban en verano, evitando así los crudos inviernos rusos.

La vernalización en sentido estricto, es la promoción específica de la floración por un tratamiento de frío previo durante la fase de semilla embebida o de planta joven. Es un fenómeno inductivo y de carácter no general que provoca una potencialidad o aptitud para la floración, pero no una inmediata evocación de ella. La necesidad de vernalización suele ser más común en plantas de día largo. ¿Qué especies necesitarán vernalización? Aquellas que en la embriogénesis acumulan un exceso de ácido abscísico.

Caracterización y localización del estímulo

El sitio de la percepción de la inducción floral por el frío es en las propias yemas. Basta un tratamiento de frío que afecte únicamente a las yemas para que ocurra la inducción vernalizadora y, por el contrario, una acción localizada únicamente en otros órganos vegetativos de la planta, que no afecte a los meristemas, no induce el estado vernalizado de las yemas.

Aspectos fisiológicos de la vernalización

La vernalización se consigue cuando las semillas se almacenan a temperaturas próximas a 0 ° C, durante 30 ó 40 días. El efecto inductor de la vernalización puede ser revertido, por un tratamiento inmediato a altas temperaturas, (cerca de 30° C). Este efecto se conoce como desvernalización, y es tanto más intenso cuanto mayor haya sido el tratamiento de frío.

Regulación hormonal

Desde hace varios años, se ha especulado mucho sobre la existencia de una sustancia con actividad específica en la vernalización, la hipotética “vernalina”. Dicho compuesto provocaría la floración en plantas vernalizadas. Hoy en día, aún no se ha demostrado la existencia fisiológica de la “vernalina”. Hasta el momento no se ha encontrado un esquema molecular de los posibles cambios desencadenados por la vernalización es un verdadero proceso metabólico más que un simple mecanismo físico por el frío.

Algunos reguladores de crecimiento influyen sobre las necesidades de vernalización de las distintas especies vegetales. Así, el ácido giberélico (GA₃)

induce tanto la formación de tallos como la floración en plantas que precisan vernalización, como la remolacha (*Beta vulgaris*).

En general, en algunas especies de desarrollo invernal o en algunas plantas bienales, ciertas giberelinas inducen el entallamiento, la floración o ambos procesos, sin necesidad de que la planta tenga que pasar por un período de frío.



Inducción de la floración en plantas de zanahoria (*Daucus carota*) por tratamiento con frío o por la adición de giberelinas: (a) planta sin tratamiento frío y sin adición de giberelinas (control); (b) planta sin tratamiento frío pero con adición de giberelinas; (c) planta con tratamiento frío y sin adición de giberelinas. (Figura tomada de Lang, 1957. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 43: 709-713)

FISIOLOGIA DE LA FRUCTIFICACION.

Definimos Fruto como el ovario de la planta fecundada y el óvulo dará lugar a las semillas.

El desarrollo del fruto depende de dos etapas:

1. El desarrollo del ovario.
2. Etapa que va a tener lugar después de la fecundación.

Por lo tanto, el tamaño final de un fruto va depender de los acontecimientos que tienen lugar antes de la Antesis, que es la etapa en la cual la flor queda implantada.

Esa fase es la Pre-Antesis y el tamaño final del fruto va a depender del número de divisiones que tuvieron lugar durante la formación del ovario, por tanto, si una planta no es cuidada de forma adecuada durante la floración la planta dará menos frutos y más pequeños.

Depende también de todos los factores ambientales pero fundamentalmente, la concentración de CO₂ influye favorablemente sobre la división celular y todas las condiciones ambientales que afecten al estado nutricional de la planta.

Además de esto, todas esas divisiones celulares que van a tener una base genética, independientemente de esto, los reguladores de crecimiento son responsables del número de divisiones celulares aunque el número máximo de estas está determinado.

Dentro de reguladores de crecimiento el tamaño final del fruto va a depender fundamentalmente de una concentración adecuada de citiquininas, auxinas y etileno.

Polinización y fecundación

Después de la fecundación de los óvulos, y al mismo tiempo en que estos se van transformando en semillas, los carpelos (componentes del gineceo, parte femenina de la flor), junto con otros órganos extracarpelares,

sufren una serie de modificaciones que conducen a la formación del fruto, por esto podemos definir al fruto como el ovario de la planta maduro que contiene las semillas.

Una vez que se alcanza la fase de Antesis que precede a la fecundación, el número de divisiones celulares posteriormente cambia y así también la situación morfogénica ya que se da otra línea de diferenciación (de flor a fruto).

Se reactiva por la fecundación por la entrada del polen al tubo polínico. El resultado es que el grano de polen va a provocar la fecundación, va a mandar el estímulo, que va a generar una nueva división celular y se facilitara mas o menos el incremento de la división.

Crecimiento del fruto

El tamaño final del fruto va a depender de las divisiones Pre-Antesis y Post-Antesis, entre otros factores.

La división celular va a tener un periodo potencial máximo que va a estar marcado por un incremento en el nivel de promotores, el fruto después de la Post-Antesis va a continuar creciendo pero no por división sino por elongación y expansión celular.

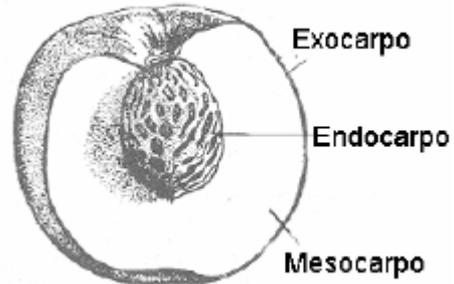
Posteriormente el fruto va a entrar en un proceso de maduración y senescencia, aquí los reguladores de crecimiento va a ser:

Ácido abscísico: Es el inhibidor más activo, se mantendrá mínimo siempre que haya proceso de crecimiento pero cuando llega la maduración se incrementa hasta ser máximo en la etapa de senescencia.

Estamos viendo el fruto como un proceso de nueva diferenciación.

No todos los frutos se desarrollan o se originan de las mismas poblaciones celulares, por ejemplo:

- Fresa → Receptáculo.
- Manzana → Tejidos accesorios.
- Piña → Tejidos accesorios unidos al pedúnculo.
- Higo → Pedúnculo.
- Uva → Pericarpio.
- Tomate → Tejido intralocular placentar.



Pueden derivar de las diferentes partes de la flor porque la señalización va a afectar a las células que sean competentes ya que la cantidad de receptores o los microambientes celulares determinados estimulan el crecimiento de forma diferencial.

Las curvas de crecimiento de un fruto varían mucho dependiendo de la población de la que se hayan diferenciado:

Es de tipo sigmoideo en frutos carnosos, va a haber una etapa rápida de crecimiento en la cual esa ralentización que se da e la maduración de las semillas se ve muy bien en frutos carnosos con hueso, donde las curvas sigmoideas se deben a los procesos de lignificación de la semilla.

Factores medioambientales que afectan al crecimiento del fruto:

- Temperatura.
- Fotoperiodo.
- Disponibilidad de agua.
- Disponibilidad de CO₂.
- Disponibilidad de minerales.

Requerimientos nutricionales

Para que el crecimiento del fruto tenga lugar de un modo satisfactorio los nutrientes juegan un papel muy importante ya que sin ellos el crecimiento no tendría lugar.

Tamaño final del fruto dependerá:

- **Condiciones nutricionales de la planta.**
 - ✓ Nutrientes no minerales (del aire): Carbono (C), Hidrógeno (H), y Oxígeno (O).
 - ✓ Nutrientes minerales: Nitrógeno, Fósforo, Potasio, Calcio, Magnesio, Azufre, boro, Cloro, Cobre, Hierro, Manganeso, Molibdeno, Zinc.
 - ✓ Fotoasimilados.
 - ✓ Reservas de almidón.
- **Condiciones ambientales.**
- **Relaciones entre fuentes y sumideros.**

Partenocarpia

En condiciones normales, el fruto suele formarse una vez que ha tenido lugar la fecundación del óvulo, pero en muchas plantas, casi siempre variedades cultivadas, como los cítricos sin semilla, la uva, el banano y el pepino, el fruto madura sin necesidad de fecundación, este fenómeno se llama Partenocarpia.

En todos los casos, la maduración del ovario provoca el marchitamiento de las estigmas y las anteras y el agrandamiento del propio ovario (o de los ovarios, si la flor tiene más de uno). Los óvulos presentes en el interior de los ovarios fecundados se desarrollan y forman las semillas.

En las variedades partenocárpicas éstas no se desarrollan, y los óvulos mantienen el tamaño original.

Maduración

La maduración del fruto se caracteriza porque:

- El fruto alcanza su tamaño potencial máximo.
- Se reduce la velocidad de crecimiento.
- Disminuye la concentración de inhibidor de la maduración.
- Se agotan los promotores de semillas maduras.
- Se trata de un proceso programado genéticamente.

Durante la maduración del fruto tienen lugar una serie de cambios que podemos clasificar:

1. Cambios físicos.
2. Cambios metabólicos.
3. Cambios en la expresión génica.

1. Cambios físicos.

Los cambios físicos se refieren a los cambios en las propiedades organolépticas que experimenta el fruto durante el proceso de maduración:

✓ **Color:**

Debido al dismantelamiento del aparato fotosintético, se produce una pérdida importante de clorofila y en consecuencia quedan al descubierto los acúmulos de carotenoides antes enmascarados por la clorofila como el β -caroteno, licopeno.



También se produce una síntesis de pigmentos antociánicos.

✓ **Textura:**

La textura la célula en crecimiento activo, cuando deja de ser así, se producen alteraciones en la pared celular, es que una forma o muy practica porque se utiliza para mantener frutos viables en sentido comercial es el tratamiento con compuestos de calcio, ya que mantiene durante mas tiempo la integridad de los componentes de las paredes celulares.

Un fruto maduro es blando porque la integridad de los componentes de la pared celular se pierde, por ausencia de la pared también el fruto es más susceptible a la contaminación.

✓ **Aroma y sabor:**

El proceso de catabolismo de los materiales de reserva da lugar a compuestos sencillos, como son los azúcares y ácidos orgánicos, por esto los frutos son dulces.

También por este proceso de catabolismo se generan compuestos de naturaleza fenólica que son volátiles y les confieren el aroma u olor característico.

2. Cambios metabólicos.

- ✓ Se produce un aumento respiratorio.
- ✓ Síntesis y liberación de etileno.
- ✓ Metabolismo de almidón y ácidos orgánicos.
- ✓ Alteración en la regulación de rutas metabólica.

3. Cambios en la expresión génica.

- ✓ Desaparición de mRNA y proteínas sintetizadas antes de iniciarse la maduración.
- ✓ Aparición de nuevos RNAs específicos para la maduración.
- ✓ Síntesis *de novo* de enzimas que catalizan los cambios que se producen durante la maduración.

Resumiendo todo esto, las características organolépticas de los frutos, de gran importancia a nivel comercial dependen de:

- ♣ Degradación del aparato fotosintético.

- ♣ Predominio del catabolismo.
- ♣ Predominan carotenoides.
- ♣ Compuestos volátiles.

Por su comportamiento durante la maduración los frutos se clasifican en climatéricos y no climatéricos.

La respiración se incrementa en un momento determinado e incrementa la fase de maduración, se conoce como Climaterio.

Se define Climaterio como aquella fase en la cual se produce un incremento significativo de la actividad respiratoria y que generalmente va precedido de un incremento de etileno, todos los frutos que presentan esta característica son frutos climatéricos.

Algunos ejemplos de frutos climatéricos y no climatéricos son:

Frutos climatéricos

Manzana
Albaricoque
Aguacate
Plátano
Chirimoya
Higo
Melón
Melocotón
Pera
Tomate
Sandía

Frutos no climatéricos

Cereza
Calabaza
Uva
Pomelo
Piña
Limón
Naranja
Mandarina
Fresa

Regulación hormonal

La regulación hormonal del proceso de maduración presentes diferencias entre los frutos climatéricos y no climatéricos.

La síntesis y liberación de etileno que en el caso de los frutos climatéricos precede a un gran incremento en el pico respiratorio que después

se mantiene, a diferencia de los frutos no climatéricos en los que este fuerte incremento del pico respiratorio no tiene lugar sino que es un proceso paulatino.

Este aumento de la respiración en los frutos climatéricos provoca la desaparición de mensajeros y proteínas sintetizadas antes de la maduración y la aparición de RNAs específicos sobre todo.

En frutos climatéricos ejerce un papel fundamental el etileno ya que tiene propiedades autocatalíticas.

Hay un cambio en el estado fisiológico, o sea, un cambio de balance de reguladores, mientras haya esa molécula desconocida el fruto no va a madurar.

En los frutos climatéricos la biosíntesis va a provocar un proceso de señalización que va a inducir la expresión de mensajeros.

En cambio en los frutos no climatéricos no hay regulación autocatalítica y lo que se hipotetiza es que son las auxinas las implicadas en la regulación del proceso de maduración.

El objetivo de la búsqueda de genes implicados en procesos degradativos sería controlar el proceso de maduración del fruto.

Control externo de la maduración

Sobre todo el tamaño del fruto también está controlado por el número y efectividad de las semillas aunque también existen frutos partenocarpicos, son aquellos que de forma natural o inducida no producen semillas, se puede obtener sustituyendo la fecundación del óvulo por aplicación de reguladores de crecimiento.

El tamaño final del fruto depende también del número de frutos por árbol, si queremos conseguir mayor tamaño, una práctica muy común es el aclareo y se suele realizar en frutos comerciales, consiste en eliminar el excedente de flores que haya en la fase de Pre-Antesis, lo que se consigue es que el suministro de nutrientes vaya a menos sumideros, o sea, los nutrientes se reparten en menos frutos, en consecuencia estos reciben más nutrientes y crecen más.

Sin embargo, es muy importante mantener el número de hojas, esto demuestra que el fruto va a expandirse o crecer también en base a los fotoasimilados, que se generan, el fruto también tiene capacidad fotosintética, al menos en las primeras etapas, pero se demuestra que la mayor parte de los fotoasimilados no son de producción propia sino de las hojas.

Por tanto para poder controlar con fines comerciales y económicos es fundamental conocer las pautas de crecimiento y desarrollo.

Decíamos que la floración significa un cambio de fase del meristemo vegetativo al meristemo reproductivo.

Una vez que se produzca tendrá lugar un proceso de Antesis y después Post-Antesis.

Cambio de fase: es la reprogramación celular que va a estar mediada fundamentalmente por temperatura y fotoperiodo, basada en los cambios de expresión génica que hace que las células que antes eran vegetativas van a dar la flor.

Las pautas son el cambio de:

- Elongación celular.
- Carga de metabolitos.
- Entrada de mediadores.

El tamaño final del fruto va a depender de todo esto además de la activación de las semillas, estas generan cambios metabólicos y toda la actividad del fruto está de una forma interrelacionada con la maduración de las semillas, es decir, paralelamente se está realizando procesos de histodiferenciación.

Cuando en términos comerciales se desean producir frutos sin semillas:

- ✓ Auxinas: la aplicación exógena de auxinas va a disparar la elongación celular
- ✓ Más efectiva: aplicación de polen de familias o variedades próximas a aquellas que estamos tratando.

Alternativas de conservación de frutos:

Mecanismo de almacenamiento de frutos es jugar con la temperatura, la técnica base es temperaturas: 5 °C potencialmente efectivas

25°C potencialmente efectos de bloqueo maduración

La maduración del fruto acontece como un cambio de actividad de respiratoria y etileno, por tanto, cualquier factor que anule a esas variaciones o las modifique, por ejemplo, por descenso de O₂ e incremento de CO₂ son ahora mismo junto con variaciones de temperatura los métodos de almacenamiento más utilizados.

Por tanto, cualquier factor que evite o regule la síntesis de etileno, la baja temperatura, niveles bajos de O₂ pero hasta un límite (si no se producirían fermentaciones), concentraciones altas de CO₂ ayudarían al almacenamiento del fruto.

Mediante diferentes técnicas y conociendo los procesos de crecimiento y desarrollo del fruto se pueden desarrollar métodos para su producción más efectiva, con mejores características organolépticas y su mejor conservación sobre todo para especies de interés económico y comercial.

MOVIMIENTOS DE LAS PLANTAS

La luz además de provocar efectos fotomorfológicos influye facilitando una orientación espacial que va a permitir que determinados órganos o incluso orgánulos sean capaces de orientarse a los puntos de mayor eficacia.

Cualquier sistema termodinámicamente abierto, si no puede desplazarse físicamente al completo, desplaza órganos u orgánulos. La capacidad de movimiento de las plantas va orientada a dos funciones:

- aprovechar al máximo las fuentes energéticas
- evitar situaciones de estrés

Si la cantidad de fotones es óptima los cloroplastos no se moverán, si es infraóptima se moverán hacia la luz y si es supraóptima rotarán en contra de ella para protegerse.

La mayoría de los movimientos están basados en cambios fisiológicos que van a tener como respuesta la existencia de crecimiento asimétrico bien sea hacia el estímulo que lo provoca bien sea en contra de él

Otra posibilidad es que los cambios sean inmediatos y se deban, ya no al contenido endógeno de ciertos reguladores sino que pueden venir producidos por cambios de permeabilidad de membrana.

Los movimientos, por tanto, se van a englobar en estas categorías:

- basados en el contenido endógeno
- dependientes de permeabilidad de membrana

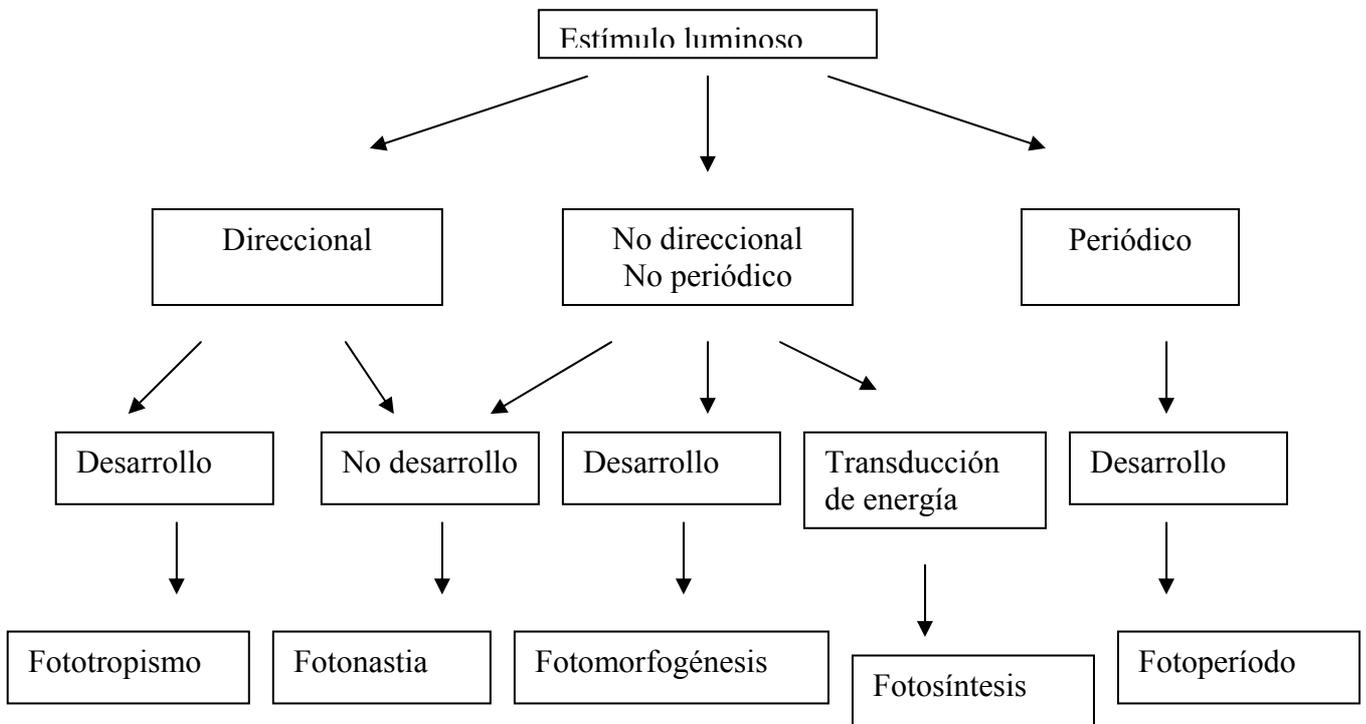
Los procesos de movimiento en plantas incluyen todos aquellos que van a permitir a la planta una orientación espacial y van a depender del estímulo que los produzca.

FOTOTROPISMO

Es un tipo de movimiento inducido por luz. Si el órgano va hacia la fuente luminosa es fototropismo positivo y si va contra el foco es fototropismo negativo.

En general las plantas tienen fototropismo negativo en la zona radicular y positivo en la caulinar.

La capacidad de movimiento dependiente de luz da lugar a varias posibilidades:



La respuesta fototrópica es captada por el meristemo. Un sistema experimental como coleoptilos decapitados no sufren el efecto pero coleoptilos con ápice sí, por tanto, el órgano responsable se encuentra en el ápice, aunque no se conoce el receptor exactamente parece ser que intervienen fitocromos y se sabe que generan un cambio fisiológico porque la respuesta es distinta con luz que sin luz.

En principio se pensó que la luz provocaba una degradación del AIA por estimulación de la AIA-oxidasa y la concentración de AIA era menor, sin embargo, en realidad la oxidasa estaba siempre en la misma concentración.

Por experimentación se comprobó que existe un contenido diferencial de AIA puesto que la luz bloquea el transporte polar en el flanco iluminado y activa permeasas que facilitan el transporte horizontal en el que participa el meristemo.

La respuesta se transmite de manera basípeta.

OTROS MOVIMIENTOS RELACIONADOS CON LA LUZ

Si no hay cambios de crecimiento y desarrollo puede darse un movimiento tipo nasita

Cuando el estímulo luminoso mantiene cierta periodicidades produce una respuesta llamada fotoperiodismo. Está relacionada con el fotoperíodo, es decir, el número de horas diarias de luz que hay en cada estación.

GRAVITROPISMO

La gravedad provoca en la raíz un gravitropismo positivo y en el tallo gravitropismo negativo.

El responsable de esa respuesta es algún mecanismo captador, ese mecanismo primario no se conoce pero el resultado fisiológico es un crecimiento diferencial. Este sistema permitió estudiar el mecanismo gravitrópico.

En el ápice de la raíz aparecen masas densas brillantes al microscopio, corresponden a granos de almidón y se observó que esto era común a todas las raíces en mayor o menor medida, a esta región se le llama estaténquima y los cuerpos brillantes se denominan estatolitos.

La disposición diferencial de estatolitos en los flancos va a afectar a toda la estructura del citoesqueleto y a la deposición de pared celular.

El caso del gravitropismo negativo en los tallos no se debe a la presencia de estaténquima sino A LA MAYOR SENSIBILIDAD A AUXINAS

FLORACIÓN: FOTOPERIODISMO Y VERNALIZACIÓN

CONCEPTO

La floración consiste en que un meristemo vegetativo adquiere la competencia para transformarse en meristemas florales.

Un meristemo reproductivo cambia la sincronía celular y las regiones de división celular.

El fotoperíodo va a dar órdenes al meristemo para determinar los lugares de división y esta informando a la región vegetativa.

CAMBIO DE FASE

Eso se traduce en que tienen que existir pautas de diferenciación distintas, y hay un cambio tejido-dependiente de la expresión diferencial de genes, este salto se llama cambio de fase.

El cambio de fase depende de cada especie pero va a haber dos factores decisivos:

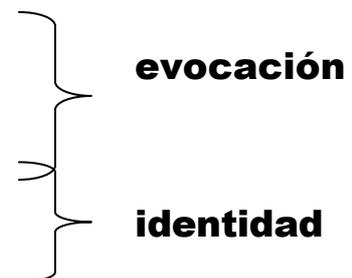
- edad- sólo se va a producir en una edad concreta, a esto se le llama capacidad de evocación
- desarrollo ontogénico- la floración y la manifestación de frutos sólo tiene lugar en ramas que hayan crecido el año anterior y por cambios durante su crecimiento pueden dejar de darlos

El nivel de metilación va de 16% en individuos juveniles a 62% en los que tiene capacidad reproductora (evocación). Para adquirir una competencia específica de genes debe estar más canalizada la expresión, es decir, los individuos adultos restringen expresiones no destinadas a reproducción y dan mayor importancia a las que les permita perpetuarse como especie.

En el mecanismo de cambio de fase hay un control específico para la regulación génica. Actualmente se sabe que en floración hay genes específicos que marcan identidad floral y antes que estos intervienen genes que marcan competencia para floración.

En ese trasiego de meristemo vegetativo a meristemo reproductivo hay un cambio gradual, se suceden una serie de procesos:

- Incremento de la síntesis de RNA
- Incremento de la síntesis de proteínas
- Incremento de la actividad mitótica
- Replicación del DNA-determina la irreversibilidad del proceso



VERNALIZACIÓN

Estos cambios van a ser inducidos fundamentalmente por dos cambios ambientales que son el fotoperiodo y la temperatura.

El efecto de la baja temperatura sobre la floración se denomina vernalización. Si se toman esquejes en la fase de desarrollo ontogénico adecuada a la especie y se le hace un tratamiento de frío se puede conservar hasta que interese.

Generalmente la vernalización sola no permite floración sino que en realidad estimula la respuesta a fotoperiodo.

TIPOS DE FOTOPERIODISMO

Las plantas según el fotoperiodo se engloban en 3 categorías:

- Plantas de día corto
- Plantas de día largo
- Plantas que no responden a fotoperiodo (autónomas)

La vernalización tiene efecto sobre plantas de día corto y autónomas.

Las plantas de día corto son aquellas que necesitan un mínimo de horas de luz por encima del cual, si el fotoperiodo es superior no van a florecer.

Las plantas de día largo necesitan un mínimo de horas de luz por debajo del cual no van a florecer.

Dentro de las plantas de día corto y de día largo se hace otra clasificación:

- Requerimiento absoluto- se necesita un fotoperiodo determinado fuera del cual no florecen
- Requerimiento cuantitativo- no tiene que ser un ciclo exacto el que se le proporcione para que florezca con normalidad

Parece ser que es el periodo oscuro el que verdaderamente es importante para estas plantas que dependen del fotoperiodo.

RELACIÓN LUZ/OSCURIDAD

Una planta de día corto necesita un periodo de luz superior al de oscuridad, si las horas de luz superan a las de oscuridad va a florecer.

Las plantas de día largo necesitan un periodo de luz mayor que el de oscuridad.

Pero se comprobó que si interrumpimos el periodo oscuro con un flash de luz...

... en plantas de día largo seguirán floreciendo

...en plantas de día corto no florecen

En el periodo de oscuridad participan fitocromos de manera que en cualquier caso si se interrumpe con rojo se dispara floración si es con rojo lejano se inhibe la floración, es necesario un estado fotoestacionario específico.

Durante el periodo lumínico se producen reguladores que desencadenan su actividad durante el periodo oscuro.

PERCEPCIÓN DEL ESTÍMULO LUMINOSO

El estímulo en fotoperiodismo no lo capta directamente el meristemo sino que lo captan las hojas, florecen las ramas con un determinado desarrollo ontogénico(nivel de meristemas). Si se eliminan todas las hojas en una rama no va a haber floración pero si se injertan hojas en esa rama que hayan captado luz con determinado fotoperiodo compatible y en condiciones adecuadas habrá floración.

El estímulo es captado por láminas foliares en determinado estado de desarrollo, se acaba transfiriendo a los meristemas que están en las yemas.

Se pensó que la captación de esa señal sería algún tipo de hormona o regulador o una mezcla de varios, se le puso el nombre de florígeno pero nunca se llegó a encontrar.

Lo único que se sabe en cuanto a este tema es que los reguladores más implicados son las giberelinas pero no responden por igual en todas las plantas, las gimnospermas y las de día corto son más sensibles a ellas.

Puede que intervengan otros factores en los pasos previos a la floración. Las poliaminas de cadena larga están implicadas en la manifestación floral.

En la práctica la floración se induce por:

- Fotoperiodo
- Vernalización
- Aplicación de giberelinas
- Condiciones nutricionales de la planta
 - Balance C/N
 - Incorporación de N-facilita la manifestación floral

El fotoperiodismo afecta a la floración, pero también a

- Desarrollo vegetativo
 - Dormición
 - Producción de órganos almacenadores
 - Producción de estolones
- Otros procesos de crecimiento
 - Elongación de tallos
 - Crecimiento de hojas
 - Ramificación

DORMICIÓN

La dormición es un recurso que tiene la planta entera y las semillas para adaptarse a condiciones extremas y para superar condiciones adversas. Está totalmente relacionada con el fotoperiodo.

Una maduración de todas las semillas a la vez impide un buen desarrollo de los ecosistemas.

Tanto semillas como meristemas entran en un estado de quiescencia, el metabolismo llega casi a 0. El cambio tanto en semillas como en yemas coincide con un incremento en el contenido de ácido abscísico.

La salida de dormición de semillas y yemas tiene lugar cuando el contenido de inhibidores es inferior al del resto de reguladores y esto suele coincidir con salida de épocas frías.

Este tratamiento natural se utiliza para romper la dormición de manera artificial. La utilización de periodos de frío durante 90 días, el almacenamiento

de ramas y semillas a bajas temperaturas... permite superar la dormición, en este caso el proceso se llama estratificación.

Se demuestra que el efecto de las bajas temperaturas induce la reducción de contenido de fenoles (lignificación) y ácido abscísico e incrementa el de promotores.

GERMINACIÓN

La germinación en plantas es el conjunto de procesos metabólicos que van a favorecer que una estructura quiescente reactive su maquinaria metabólica y genere una estructura independiente.

La germinación en sentido estricto se manifiesta como la protrusión de la radícula.

CONDICIONES DE GERMINACIÓN

Para que una semilla germine ésta tiene que estar madura, es decir, que haya sufrido un proceso de histodiferenciación correcto y haya acumulado las sustancias de reserva adecuadas para mantener el eje embrionario mientras no tiene capacidad fotosintética.

La maduración está relacionada con la acumulación de ácido abscísico. Otros reguladores como etileno disminuyen su expresión.

La semilla va a madurar sufriendo un incremento neto en peso seco a consecuencia de la acumulación progresiva de proteínas lípidos y glúcidos.

Si la carga en una semilla no es adecuada aunque el embrión esté maduro no será viable. Además las sustancias de reserva tienen que estar compartimentalizado para que el metabolismo se mantenga a 0.

Ese nivel bioquímico a 0 se consigue porque paralelo a las sustancias de reserva existe un descenso en el peso seco. La estructura se deseca progresivamente, esa pérdida de agua por parte de la semilla se produce por el contenido de ácido abscísico.

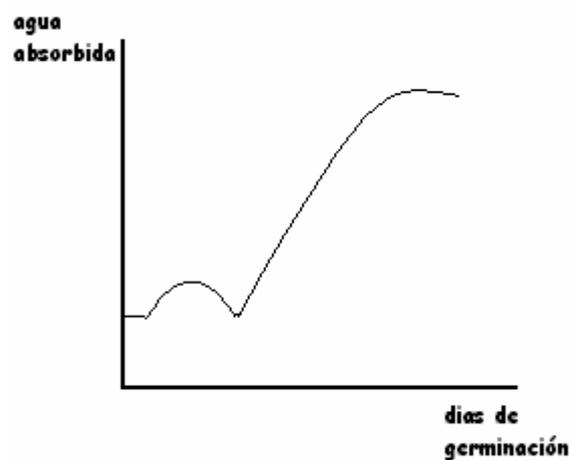
Las partes de una semilla varían según sea mono o dicotiledónea. En monocotiledóneas el tejido de reserva es el endospermo y en dicotiledóneas está sólo en los cotiledones.

En ambos casos están cubiertos por la testa que es una estructura impermeable cuya función es conseguir que el ambiente celular siga en estado metabólico 0, porque el nivel hídrico es bajo. Cuanta menos agua haya en el entorno más viabilidad. La testa está manteniendo un ambiente seco.

PROCESO DE GERMINACIÓN

Lo primero que ocurre al empezar la germinación es una imbibición de todo ese material seco, la germinación comienza con entrada de agua regulada por el grado de hidratación de la testa.

Hay una primera entrada de agua física tanto en semillas viables como en no viables y una segunda entrada de agua que ya se produce al mismo tiempo que se desarrolla la actividad metabólica.



Los cocientes respiratorios son altos al principio porque hay poco agua y puede darse una fermentación y también hay procesos respiratorios al tiempo que se mueven las reservas.

Todos los materiales de reserva se degradan a lo largo de la germinación.

Existen muchas actividades enzimáticas a este fin: lipasa, amilasa, actividad proteolítica...van a seguir curvas en ascenso porque la movilización de sustancias de reserva iría en sentido inverso.

Además los principios inmediatos se movilizan mediante procesos enzimáticos, isoformas o sistemas multienzimáticos.

Dentro de la actividad α -amilasa existen isoamilasas específicas con picos dependientes de pH.