

[GENÉTICA]

La vernalización en trigo y cebada

M^a Cruz Rey de las Moras

Doctora en Biología Molecular y Biotecnología e Ingeniero Agrónomo
Coordinadora de Ingenieros Agrónomos de la Universidad Europea
Miguel de Cervantes (UEMC)

La vernalización es la necesidad de temperaturas bajas para desencadenar los procesos de desarrollo (Takahashi y Yasuda, 1971) y es un rasgo importante en muchas plantas, incluyendo los cereales (Karsai *et al.*, 2005). La respuesta de la planta es acumulativa, dependiente sobre todo de la duración de la vernalización y varía con cada cultivar (Hay y Kirby, 1991). La sensibilidad a vernalización es esencial para los cultivos de siembra otoñal, ya que los requerimientos de vernalización previenen el crecimiento prematuro de los primordios florales, retrasando el desarrollo hasta la llegada de la primavera, cuando las temperaturas aumentan y los riesgos de daños por frío son menores.



En cultivares sensibles, la vernalización reduce la cantidad de grados día que deben acumularse para alcanzar el espigado. La respuesta a la vernalización es lineal hasta un valor de vernalización máximo, por encima del cual no hay reducción del tiempo térmico a espigado (Slafer y Rawson, 1994). Las temperaturas vernalizantes son progresivamente menos efectivas a medida que aumenta el tiempo térmico y la planta progresiona en su desarrollo (Wang *et al.*, 1995).

Las plantas sensibles a vernalización retrasan la floración si no son expuestas a bajas temperaturas, normalmente 4-8 °C. Estas plantas normalmente germinan al comienzo de la época fría del año y permanecen en estado vegetativo hasta que las temperaturas vuelven a subir. Variedades de siembra de otoño de trigo, cebada, avena o colza son ejemplos típicos.

Los mecanismos genéticos que regulan la respuesta a vernalización y el fotoperíodo, hasta hace poco tiempo, se creían inciertos. Para Yan y Wallace (1996), la actividad de los genes de vernalización solo ocurre si la temperatura está por encima de una temperatura base mínima y esta actividad retrasaría el desarrollo de la floración. Por el contrario, por debajo de esta temperatura base, los genes estarían inactivos, se impediría el retraso de la floración y se aceleraría el desarrollo.

Vernalización y bases genéticas del proceso del cultivo de trigo

Se aceptaba que en el trigo la exposición a temperaturas vernalizantes después de la imbibición de la semilla, afectaba al grado de desarrollo durante el estado vegetativo, al contrario que durante la fase de iniciación floral a antesis que no era influenciado por este factor (Flood y Halloran, 1986). Sin embargo otros autores defendían que existía una extensa variación genotípica en la respuesta a vernalización tanto antes como después de la

aparición de la doble arruga, siendo normalmente los efectos más acusados en las fases más tempranas, pero existiendo en algunos casos una respuesta mucho más fuerte en fases posteriores (Slater y Rawson, 1994).

Law en 1966 en el trigo hexaploide, *Triticum aestivum*, describió cinco genes mayores, *Vrn1*, *Vrn2*, *Vrn3*, *Vrn4* y *Vrn5* relacionados con el control de la respuesta a vernalización. *Vrn1*, *Vrn4* y *Vrn5* están localizados sobre los cromosomas 5A, 5B y 5D, respectivamente, mientras que *Vrn2* está localizado en el cromosoma 2B, y *Vrn5* en el 7B.

Mediante el uso de RFLPs se ha observado que el locus *Sh2* de cebada, el *Vrn1* de trigo y el locus *Sp1* de arroz están localizados en una posición muy similar en cromosomas homeólogos del grupo 5. Esto podría indicar que en estas tres especies, que muestran en común parte de los genes que regulan la respuesta a vernalización, podrían haberse derivado a partir de un único ancestro.

Paralelamente, en trigo diploide uno de los genes responsables de la respuesta a vernalización designado como *Vrn-A^m2*, también ha sido localizado entre los mismos marcadores RFLPs que el locus *Sh* de cebada (Dubcovsky *et al.*, 1998).

Vernalización y bases genéticas del proceso del cultivo de cebada

Las necesidades de vernalización para el cultivo de cebada en nuestras latitudes son de tipo cuantitativo, por lo que el frío únicamente estimula o acelera la iniciación floral, floreciendo más tarde si no ha habido tratamiento previo de frío.

Para muchas variedades de cebada existe una correlación positiva entre los requerimientos de vernalización y resistencia al frío. Para Takahashi y Yasuda (1971), la razón por la que existe esta correlación es que al retrasar el crecimiento de los primordios florales durante el invierno se mejora de forma indirecta la capacidad que tienen algunas plantas para resistir el



invierno. Sin embargo, aunque existe esta correlación, es posible encontrar variedades de cebada que toleran el frío invernal sin que tengan necesidades de vernalización (Pan *et al.*, 1994; Doll *et al.*, 1989). Según Doll *et al.* (1989), esta correlación tendría dos consecuencias prácticas en la mejora: 1) sería posible encontrar variedades con resistencia, pero sin necesidades de vernalización con gran interés agronómico, y estas podrían ser cultivadas tanto en siembras de otoño como de invierno, bajo ciertas condiciones climáticas y 2) la selección de plantas según sus requerimientos de vernalización implicaría la selección de plantas con resistencia al frío y además podría llevarse a cabo en condiciones controladas de invernadero.

La base genética de la respuesta a vernalización en la cebada es la mejor conocida dentro de los cereales. Tres genes, *Sh* (*Vrn-H2*), *Sh₂* (*Vrn-H1*) y *Sh₃* (*Vrn-H3*), localizados en los cromosomas 4 (4H), 7 (5H) y 5 (1H), respectivamente, son responsables del hábito invierno/primavera y de la respuesta a vernalización (Laurie *et al.*, 1995; Igartua *et al.*, 1999; Karsai *et al.*, 2005; Zitzewitz *et al.*, 2005; Limin *et al.*, 2006). En 1971, Takahashi y Yasuda estudiando 250 variedades de primavera procedentes de distintas partes del mundo, propusieron que al menos tres pares de genes *Shsh*, *Sh₂sh₂* y *Sh₃sh₃* eran responsables de la respuesta a vernalización. Un gen recesivo y dos genes dominantes, *sh*, *Sh₂* y *Sh₃* determinan el hábito de primavera, mientras que *Sh*, *sh₂* y *sh₃* el de invierno. Debido a la relación epistática de los genes de primavera sobre los de invierno, *Sh₂* y *Sh₃* sobre *Sh*, y *sh* sobre *sh₂* y *sh₃*, sólo un genotipo *ShSh*

sh₂sh₂ sh₃sh₃ es capaz de exhibir el hábito de invierno.

Laurie *et al.* (1995), mediante el estudio de la descendencia de líneas diploides procedentes del cruzamiento de una variedad de invierno con otra de primavera, localizaron los genes *Sh* y *Sh₂* sobre los cromosomas 4(4H)L y 7(5H)L respectivamente.

Actualmente se sabe que las bases genéticas de la vernalización en cebada cultivada (*Hordeum vulgare* subsp. *vulgare*) pueden ser definidas por el uso de un modelo de

dos locus *VRN-H1/VRN-H2* basado en la presencia/ausencia de *VRN-H2* y un alelo de invierno contra uno de primavera *HvBM5A*. Jarislav *et al.* en 2005 analizaron las características alélicas de *HvBM5A*, el gen candidato para *VRN-H1*, en diez poblaciones de cebada cultivada y un antecesor silvestre (subsp. *spontaneum*), representando los tres hábitos: invierno, facultativo y primavera. Mientras que los polipéptidos de diferentes hábitos son idénticos, los de hábito de primavera contienen una delección en el primer intrón de *HvBM5A* que puede ser importante para la regulación. En algunos casos, el promotor puede también determinar el tipo alélico. La presencia/ausencia de los tres genes *ZCCT-H* en el cromosoma 4H, se correlaciona perfectamente con el hábito, por lo que se cree que uno de ellos es el *VRN-H2*. El locus *VRN-H2* está presente en genotipos de invierno y suprimido en genotipos con hábito facultativo y de primavera, por lo que se cree que el hábito facultativo (tolerante al frío, no sensible a vernalización) es el resultado de la delección del locus *VRN-H2* y la presencia de un alelo de invierno *HvBM5A*.

La desvernalización

Es la pérdida de la inducción de la floración que se produce cuando se exponen plantas vernalizadas a altas temperaturas. En condiciones de siembras normales de campo no se dan temperaturas desvernalizantes. Las temperaturas vernalizantes también son progresivamente menos efectivas a partir de que se supera un fotoperiodo base, hasta un fotoperiodo máximo en que dejan de ser efectivas por completo. •