

[CEREALES]

Factores que influyen en el desarrollo: el fotoperiodo

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)

El desarrollo ha sido definido como una secuencia de acontecimientos fenológicos controlados por factores externos, cada acontecimiento marcado por cambios importantes en la morfología y en las funciones de alguno de los órganos¹.

Los mecanismos fisiológicos que gobiernan la transición de una fase a otra están fuertemente influenciados por el ambiente, así pues, el conocimiento del desarrollo fenológico de un cultivo es esencial en multitud de aplicaciones agronómicas, ya que la fenología, la influencia del ambiente en la ontogenia, es el factor más importante en la adaptación genotípica².

Existen numerosos investigadores que describen las fases del desarrollo como Bonnett (1935), Kirby y Appleyard (1984), Gardner *et al.* (1985), Hay y Kirby (1991); Yin *et al.* (2004) y también han surgido escalas que lo describen: Large (1954), Haun (1973), Zadoks (1974) y Nelson *et al.*, (1980).

Los factores más importantes que afectan al desarrollo de la cebada son: la respuesta a la temperatura, sobre todo la necesidad de frío que acelera el inicio de la fase reproductiva y la elongación del tallo (vernalización), la respuesta al fotoperiodo y la precocidad intrínseca (Karsai *et al.*, 1997).

Pero estos tres factores no son independientes, produciéndose fenómenos como la sustitución de vernalización por día corto o la sensibilidad al fotoperiodo largo sólo en plantas vernalizadas (Roberts *et al.*, 1988). Ni siquiera la precocidad intrínseca es un carácter independiente, pues su expresión parece depender de la temperatura (Slafer, 1996).

Hay otros factores que afectan al desarrollo fenológico de las plantas, por

ejemplo, el estrés hídrico que ha sido estudiado por Dwyer y Stewart (1987) y Ellis y Russell (1984) en plantas de cebada.

Condiciones lumínicas

El fotoperiodo implica la influencia de las variaciones diurnas de luz y los periodos de oscuridad sobre el desarrollo de las plantas (Federov, 1987). En las plantas de día corto, la floración tiene lugar en respuesta a periodos largos de oscuridad y periodos cortos de luz. Este periodo puede tener que ser más corto que una longitud de día crítica para que se promueva la floración.

Por otro lado, en las plantas de día largo, como la cebada, la floración es promovida en respuesta a periodos cortos de oscuridad y periodos largos de luz dentro de la duración del día, de forma que el periodo de luz puede exceder una longitud de día crítica para que la floración tenga lugar (Szücs *et al.*, 2006). Normalmente existe una respuesta cuantitativa al incremento o disminución de



¹ (Slafer y Rawson, 1994)

² (Roberts *et al.*, 1993)



la longitud del día, una vez que el valor crítico de la longitud del día ha sido alcanzado (Laurie, 1997).

El estímulo del fotoperiodo es percibido por las hojas, por ello, la planta no puede responder a la longitud del día hasta la aparición de la primera hoja. Se desconocen muchos aspectos sobre la transmisión de la señal al ápice del tallo, que es donde tienen lugar los cambios de desarrollo (Hay y Kirby, 1991).

En cebada....

Se han observado dos fases insensibles al fotoperiodo: una inicial o preinductiva, que dura aproximadamente ocho días después de la germinación de la semilla en las cebadas de primavera o en las de invierno vernalizadas, y una fase final o post-inductiva, inmediatamente antes de la emergencia de la espiga y cuya duración es algo mayor.

Entre estas fases, existe una fase inductiva durante la cual las plantas son sensibles al fotoperiodo y cuya longitud depende del fotoperiodo y de las necesidades de cada genotipo (Roberts *et al.*, 1988).

Se cree que existen más mecanismos que regulan la floración en los cereales (Koorneef *et al.*, 1998), ya que aunque exista un retraso de la floración cuando se encuentran en condiciones no inductivas, y la longitud del día sea un importante regulador, no es un requerimiento absoluto para florecer.

Se cree que existen más mecanismos que regulan la floración en los cereales, ya que aunque exista un retraso de la floración cuando se encuentran en condiciones no inductivas, y la longitud del día sea un importante regulador, no es un requerimiento absoluto para florecer

[Tasa de cambio del fotoperiodo

Roberts *et al.* (1988), también definieron el fotoperiodo crítico y el fotoperiodo umbral. El primero sería aquel por debajo del cual la floración se retrasa, y el fotoperiodo umbral sería aquel por debajo del cual no existirían más retrasos.

Hasta que Slafer y Rawson (1994) demostraron que los efectos después de la iniciación floral podían ser tan

Para saber...

Entre los factores más destacados que afectan al desarrollo fenológico de los cereales son: la respuesta a la temperatura, la respuesta al fotoperiodo, la precocidad intrínseca y el estrés hídrico.

Fotoperiodo: implica la influencia de las variaciones diurnas de luz y los períodos de oscuridad sobre el desarrollo de las plantas. En las de día corto, la floración tiene lugar en respuesta a períodos largos de oscuridad y cortos de luz. Este periodo puede tener que ser más corto que una longitud de día crítica para que se promueva la floración.

Estímulo del fotoperiodo: se percibe por las hojas. Por ello, la planta no puede responder a la longitud del día hasta la aparición de la primera hoja. Se desconocen muchos aspectos sobre la transmisión de la señal al ápice del tallo, que es donde tienen lugar los cambios de desarrollo.

Fotoperiodo crítico: aquél por debajo del cual la floración se retrasa y el fotoperiodo umbral sería aquel por debajo del cual no existirían más retrasos.

Vernalización: es un fenómeno inductivo, en periodos variables de frío de algunas plantas, que provoca una aptitud para la floración

La sensibilidad a la **vernalización** y el **fotoperiodo** puede contribuir a tolerar las bajas temperaturas, manteniendo las plantas en un estado vegetativo



importantes o incluso superiores a los efectos durante la fase vegetativa, se solía pensar que el periodo vegetativo era la fase más sensible al fotoperiodo. Miralles *et al.* (2003) demostraron que variaciones en el fotoperíodo durante la fase de iniciación floral podrían suponer un incremento del número de flores fértiles. Si se aumentaba la duración del período de elongación del tallo, se aumentaban el número de flores fértiles y por consiguiente el número de granos (Miralles *et al.*, 2000).

La tasa de cambio del fotoperiodo también tiene efectos significativos en los procesos de desarrollo en cultivos como el maíz (Bonhornme *et al.*, 1991) o la soja (Constable y Rose, 1988). Sin embargo en el caso de la

cebada (Kernich *et al.*, 1995) y el trigo (Slafer *et al.*, 1994b), la tasa de cambio del fotoperiodo no afecta a la tasa de desarrollo, y sólo depende del fotoperiodo medio.

La respuesta al fotoperiodo es lineal entre unos valores de fotoperiodo mínimo y máximo (Kernich *et al.*, 1995). El fotoperiodo base o mínimo, es aquel por debajo del cual no hay retraso del desarrollo (Roberts *et al.*, 1988). Las horas día acumuladas sobre este fotoperiodo mínimo reducen el tiempo térmico a espigado según un factor de sensibilidad propio del genotipo.

[Vernalización y fotoperiodo

En cebadas de hábito de invierno, vernalización y fotoperiodo están muy correlacionados (Karsay *et al.*, 2005). Para los cultivares sensibles a vernalización, el efecto del fotoperiodo es completo una vez que se ha alcanzado la vernalización máxima (Ellis *et al.*, 1988) excepto en los cultivares de origen español, los cuales responden al fotoperiodo independientemente del progreso de la vernalización.

La vernalización también se puede producir por exposición a fotoperiodos cortos en algunos cultivares. Sin embargo, este efecto de vernalización por día corto es de menor magnitud que la vernalización por temperaturas frías (Roberts *et al.*, 1988). Por tanto, si ambas condiciones coinciden en el tiempo, la vernalización por temperatura se impone a la que pudiera ocurrir por exposición a fotoperiodo corto. La sensibilidad a vernalización y

fotoperíodo puede contribuir a tolerar las bajas temperaturas, manteniendo las plantas en un estado vegetativo (Karsai *et al.*, 2001).

Los loci responsables de la sensibilidad al fotoperiodo han sido ampliamente estudiados en cebada y trigo. En cebada, Laurie *et al.* (1995), utilizando líneas dihaploides procedentes del cruzamiento de una variedad de cebada de invierno y otra de primavera, encontraron mediante RFLPs dos genes responsables de la respuesta al fotoperiodo: Ppd-H1 localizado en el brazo corto del cromosoma 2(2H) que regula la respuesta a floración bajo fotoperiodos largos (>14 h luz/24h) (Karsai *et al.*, 2004) y el gen Ppd-H2 situado en el brazo largo del cromosoma 5(1H), que sólo fue detectado bajo fotoperiodos cortos. En trigo (Law *et al.*, 1978), encontraron tres genes, Ppd1, Ppd2 y Ppd3, que fueron mapeados respectivamente en los cromosomas 2D, 2B y 2A. (Karsai *et al.*, 2005).

La tasa de cambio del fotoperiodo también tiene efectos significativos en los procesos de desarrollo en cultivos como el maíz o la soja. Sin embargo en el caso de la cebada y el trigo, la tasa de cambio del fotoperiodo no afecta a la tasa de desarrollo, y sólo depende del fotoperiodo medio

Sin embargo, las respuestas del trigo y la cebada son diferentes. En cebada, el alelo dominante Ppd-H1 es un alelo de sensibilidad a la longitud del día, que promueve la floración bajo condiciones de día largo. En el trigo, los alelos dominantes de insensibilidad al fotoperiodo, Ppd, confieren floración temprana tanto en condiciones de día corto como en condiciones de día largo, y muestran poca diferencia con respecto a los alelos de sensibilidad a la longitud del día, ppd, bajo condiciones de día largo. Estas diferencias fenotípicas entre trigos y cebadas pueden significar que existen diferentes genes implicados o bien, que diferentes alelos podrían producir el rango de efectos observados (Laurie, 1997). •

Hipótesis: El fotoperiodo y su control genético [Wallace y Yan (1996)]

Existe una temperatura base mínima por debajo de la cual la actividad de los genes que regulan la respuesta al fotoperiodo no tiene lugar, y, cuando la temperatura es suficientemente alta para permitir la actividad, existe una interacción temperatura - fotoperiodo - genotipo sobre los días a floración.

Con temperaturas altas se produce la inhibición de los genes del fotoperiodo y por lo tanto se acelera el ciclo hasta floración.