

TEMA 7º

Acción estimuladora de las bajas
temperaturas

Introducción

Parece un contrasentido comentar los efectos estimuladores del frío, cuando se ha comentado que:

- la acción de las $\downarrow T^a$ =====> \downarrow intensidad de las funciones vitales
- cuando $\downarrow T^a$ están actuando =====> va disminuyendo la actividad vital

Entonces ¿ cuando actúa la acción estimuladora del frío ?

posteriormente e incluso varios meses después de la actuación de las $\downarrow T^a$

Acción del frío estimulador

Se manifiesta en tres aspectos de la vida de la planta:

a) Acción del termoperiodismo. Es importante el efecto estimulador de la alternancia de las temperaturas diurnas y nocturnas (termoperiodismo diario) y estacionales (termoperiodismo estacional).

b) Interrupción de los letargos. El frío actúa como agente estimulador favoreciendo la salida del letargo de yemas y semillas. Hay que considerar:

- caracterización del estado de letargo.
- acción del frío
- carácter hormonal del proceso
- aplicaciones prácticas.

c) Vernalización =====> inducción a la floración por acción del frío

Caracterización del estado del letargo

Interrupción de los letargos

Latencia o letargo (dormancy)

Es la falta de actividad vegetativa en los órganos de la planta

Letargos verdaderos o estados de reposo (rest)

La inhibición a la brotación de yemas y semillas reside en causas endógenas

provocan la inhibición

↗ yemas

↘ embriones

en éste caso los factores externos son los mas adecuados para el crecimiento activo.

Interrupción de los letargos

Falsos letargos

La inhibición procede de causas externas, ajenos a la yema o el embrión

Los falsos letargos incluyen

↗ En las yemas (estados de quiescencia * e inhibiciones por correlación **).

↘ En las semillas (dureza de tegumentos, insuficiencia de madurez, inhibidores tegumentarios o endospermicos)

Letargo obligado o estado de quiescencia *

Incapacidad para brotar o germinar debido a factores ambientales desfavorables (reposo invernal por falta de $T^a \uparrow$ o reposo de verano por falta de humedad)

Interrupción de los letargos

Inhibiciones por correlación **

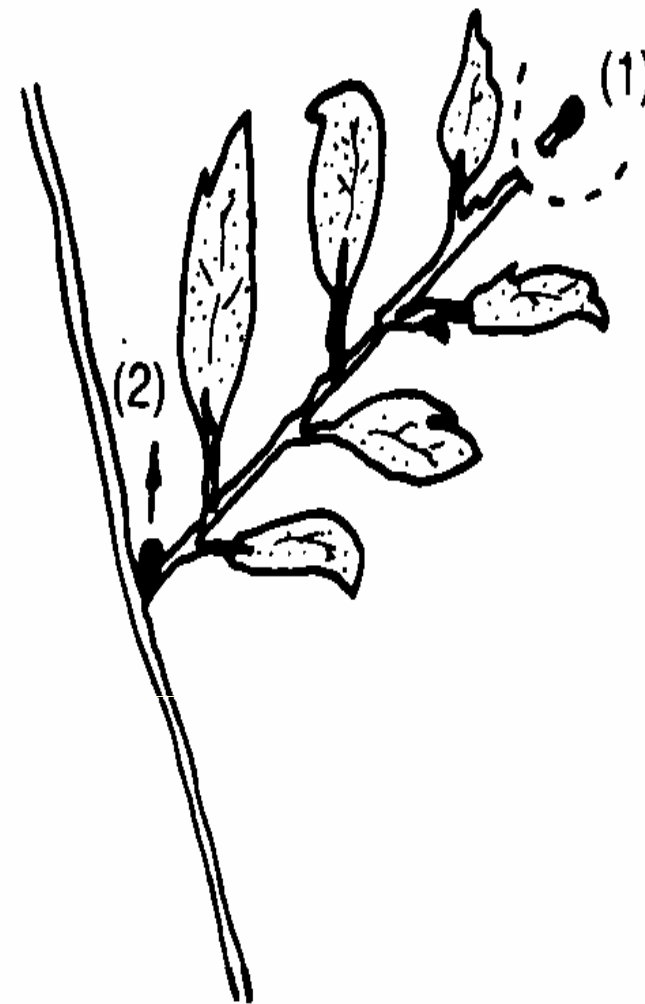
Inducen incapacidad para brotar las yemas axilares o basales, mientras esté en actividad la yema terminal.

Ahora bien:

Si cortamos la yema terminal, inicia la brotación la que está por debajo (en reposo) ==> falso letargo provocado por un agente exterior a la propia yema.



a) Yema apical (1) en crecimiento y yema axilar (2) en reposo



b) Yema axilar (2) en crecimiento tras la ablación de la yema apical (1)

Figura 3.1 Falso letargo por dominancia apical

Interrupción de los letargos

- **Las semillas duras** puestas a germinar, incluso en condiciones óptimas de **puede** T^a, H%, aireación, iluminación, etc., =====> que no germinen porque sus tegumentos se encuentran de tal manera suberizados o impregnados de sustancias diversas, que los hacen impermeables para el agua y el oxígeno del aire.

┌ **hacer cortaduras o incisiones**

↗ **tratamiento mecánico** (escarificado, inmersión en agua fría o caliente)

¿solución?

↘ **químico** (inmersión en soluciones diluidas de SO₄H₂) para que las membranas se ablanden y permitan la germinación.

Interrupción de los letargos

- Hay semillas que no germinan por estar *insuficientemente maduras* === ➔ no se trata de un verdadero letargo, sino de falta de madurez por haber recolectado la semilla demasiado pronto.
- A veces existen en los tegumentos de las semillas o, incluso, en el endospermo sustancias que *inhiben* la germinación de los embriones. Muchas de estas sustancias son solubles y se eliminan por un simple lavado con agua clara o con soluciones de NO_3K al 0,2%.

↗ ácido abscísico

Los inhibidores más frecuentes →cumarina (Benzopirona. $\text{C}_9\text{H}_6\text{O}_2$)

↘ diversos compuestos fenólicos

Tampoco se trata de un verdadero letargo, pues la causa reside fuera del embrión y puede eliminarse con facilidad.

Acción del frío

inhibición reside en causas endógenas



- Se manifiesta solo sobre los letargos verdaderos, permitiendo a las yemas o semillas que hayan recibido una cierta refrigeración, salir del letargo e iniciar su brotación o germinación \implies el frío ayuda a interrumpir el letargo, pero no se ha conseguido encontrar aún condiciones en las que el frío pudiera anular la entrada en letargo de yemas o semillas.
- $\downarrow T^a > 0^aC \implies$ producción del efecto estimulador \implies # según E y V
- Vegetales de zona templada experimentan estimulación con T^a de 3-7°C.
- Con $T^a > 7^aC \implies$ acción estimulante, pero su efecto es menos marcado.
- La acción del frío es acumulativa \implies la salida del letargo se produce después de haberse superado un cierto tiempo de exposición al frío.

Carácter hormonal del proceso

¿ porqué se produce la acción del frío ?

“por la destrucción de sustancias inhibidoras, permitiendo la acción de otras sustancias de naturaleza estimuladora”, ya que análisis efectuados sobre yemas que han soportado la acción del frío ponen de manifiesto menor contenido en inhibidores del crecimiento.

↗ ABA

- En yemas y semillas en reposo

↑ % de sust. inhib. crec. veg. → hidracida maleica (MH)

↘ cumarina.

↗ auxinas

- En órganos en crecimiento activo ↑ % de sust. promot. crec. veg. → giberelinas

↘ citoquininas

- distintos órganos =====> niveles diferentes

↗ > en yemas caulinares

→ < en las radicales

↘ << en semillas

Carácter hormonal del proceso

↗ ácido indolbutírico (IBA) (a)

Se puede también estimular el crecimiento

con aplicación de sust. quím. emparentadas → ácido indolpropiónico (IPA) (b)

con las hormonas vegetales

↘ ácido naftilacético (NAA) (c)

↘ ácido diclorofenoxiacético (2,4 D) (d)

(a) ↘

(b) ↘

ejercen actividad hormonal, ya que estimulan la salida del letargo de yemas de ramas no sometidas a la acción del frío, siempre y cuando lo hayan sido otras de la misma planta.

(c) ↗

(d) ↗

Carácter hormonal del proceso

- El carácter puede transmitirse también por injerto de ramas estimuladas sobre madera que no haya sido refrigerada.
- También puede estimularse la germinación de semillas en letargo mediante riego con extractos obtenidos de embriones de semillas previamente refrigeradas.

Consecuencias prácticas

Las exigencia de frío de yemas o embriones para salir del letargo
====> buen mecanismo de defensa para vegetales de zona templada
====>

- ====> ↗ días buenos en Inv. o Primav.=> germ.
o brotación
- ====> ↘ posterior brotes y plantas indef. ante la acción de las heladas tardías

Está comprobado que cada especie y variedad cultivada, exige haber recibido durante su reposo invernal un cierto tiempo de exposición a la acción de temperaturas bajas estimuladoras ====> «horas-frío»

¿cómo se define horas-frío?

las que la planta está sometida a su acción, considerándose como temperaturas estimuladoras las inferiores a 7°C.

Consecuencias prácticas

¿como se determinan las horas frío?

- en una localidad. Mediante conteo directo sobre las bandas del termógrafo (existen pocos observatorios que proporcionen estas bandas)
- por fórmulas empíricas. Permiten estimar aquéllas a partir de datos meteorológicos.

¿ cuales son esa fórmulas ?

- Weinherger (1956), dice que el n° de horas $< 7^{\circ}\text{C}$, puede determinarse mediante el **Cuadro 3.1.**, en el que T es la media aritmética de las temperaturas medias de diciembre y enero.

media de las T_m de Diciembre y Enero

Cuadro 3.1. Horas bajo 7°C , según Weinberger

$T^{\circ}\text{C}$	13,2	12,3	11,4	10,6	9,8	9	8,3	7,6	6,9	6,3
Horas $< 7^{\circ}\text{C}$	450	550	650	750	850	950	1.050	1.150	1.250	1.350

Consecuencias prácticas

- Según Mota (1957), el número mensual de horas bajo 7°C, puede calcularse mediante la expresión

$$y = 485,1 - 28,5 x$$

x = temperatura media mensual.

- Según Crossa-Reynaud (1955), el número diario de horas bajo 7°C, puede calcularse por la fórmula:

$$n = 24 \frac{7 - t_m}{T_m - t_m}$$

T_m = temperatura máxima diaria

t_m = temperatura mínima diaria

Según Sánchez-Capuchino (1965), la fórmula de Crossa-Reynaud debe multiplicarse por 1,5.

Consecuencias prácticas

$$n = 24 \frac{7 - t_m}{T_m - t_m} \times 1,5$$

Gil-Albert ha estudiado que la mayor parte de nuestros frutales presentan exigencias de frío comprendidas entre 500 y 1.000 horas para salir del reposo invernal y de esas exigencias ha sacado las siguientes conclusiones:

Consecuencias prácticas

son los que => > necesidades de frío

↗ # variedades de manzanos exigen 800-1000 h para salir del letargo

↗ variedades de peral (Ercolini, Blanca de Aranjuez, vegetan desde 400 horas y llegan a las 1.500 horas-frío(muy amplio).

↗ albaricoque con exigencias medias de 500-800 horas-frío

• Conclusiones → cerezo, avellano y nogal con exigencias de 700 horas-frío.

↘ ciruelo vegeta bien con 400-600 horas-frío.

↘ almendro y membrillero con menos de 500 horas- frío.

↘ algunos con 200 h.

Inducción a la floración por acción del frío: vernalización

- Desde muy antiguo se sabe que sembrando *en primavera* semillas de cereales de *invierno* era posible que las plantas resultantes pasaran todo el verano en estado de hierba sin que se produjera su floración.
- Pero, si se mantenían estas plantas durante el otoño e invierno siguientes, la floración se producía con toda seguridad en la nueva primavera.
- Klippart (1857). Primeras referencias que consideran la acción estimuladora de las bajas temperaturas invernales sobre la floración de determinadas especies vegetales ==> observó que entre los factores invernales, son $\downarrow T^a$ las determinantes de la floración de los cereales de invierno.
- Gassner (1918) estudió la floración del centeno y comprobó que aquélla se produce en las razas de invierno con más precocidad si han sido sometidas, previamente, a tratamientos con temperaturas bajas.
- Gregory y Purvis (1931), realizan un estudio con el centeno y sus experiencias han quedado como modelo de la respuesta al frío de los cereales de invierno.

Inducción a la floración por acción del frío: vernalización

- Picard (1968). «*Proceso fisiológico que permite a los vegetales, bajo la acción del frío, adquirir la aptitud para formar ulteriormente sus flores*»
=== → *vernalización*.
- Estudios posteriores han comprobado que existen algunas especies que *pueden vernalizarse en estado de semillas*, pues desde los primeros momentos de su desarrollo son sensibles a la acción de las temperaturas bajas.
- En otras especies, la acción del frío sobre las semillas es absolutamente ineficaz, siendo necesaria su actuación sobre plántulas o plantas ya formadas =====→ *no vernalizables en estado de semillas*

Modelos de vernalización

1. **Especies monocárpicas**. *Son plantas de una sola fructificación*. Una vez satisfechas sus necesidades de frío, y cumplida cualquier otra exigencia relacionada con la floración, se produce ésta y la planta no sobrevive a la fructificación

Vernalizables en semillas.

↗ Bisanuales en roseta

No vernalizables en semillas

↘ Bisanuales caulescentes *

2. **Especies policárpicas**. *Son plantas de varias fructificaciones*.

↓ sobreviven a su 1ª floración y fructificación

* El tallo se distingue perfectamente de la raíz por estar muy desarrollado

Especies monocárpicas vernalizables en semillas

(Trigo, Cebada, Ce y Av)

Aceptan la acción del frío desde los primeros momentos de su desarrollo.

En el trigo (tratamiento artificial):

- Se provoca el inicio de la germinación colocando las semillas en un sustrato del que puedan absorber suficiente humedad (la semilla tiene que absorber una cantidad de agua equivalente al 50-55% de su peso seco), y a T^a adecuada (10-15°C).
- Cuando el embrión inicia el desarrollo y la radícula rasga los tegumentos del grano, se interrumpe la germinación introduciendo las semillas en cámara oscura a T^a de 2°C (40-45 días se si trata de una variedad de invierno o 15 días si la variedad es de primavera).
- El efecto del frío es acumulativo y sucede lo mismo tratando la semilla durante 30 días consecutivos o durante 3 períodos de 10 días, separados por otros tiempos de reposo.

Especies monocárpicas vernalizables en semillas

(Trigo, Cebada, Ce y Av)

- Al interrumpir la refrigeración vernalizante, las temperaturas que actúan durante el reposo pueden ser:
 - ***Temperaturas neutras (hasta 15-16°C)***. No inductoras de floración pero no negativas, en el sentido de anular el efecto de la refrigeración anterior. Es el caso de los cereales.
 - ***Temperaturas devernalizantes (> 18°C)***. Borran la acción de las bajas temperaturas sobre la inducción floral.

Cuadro 3.2. Vernalización del centeno, cv. Petkus

Razas	SIN VERNALIZACIÓN		CON VERNALIZACIÓN	
	Nº hojas	Fotoperíodo	Nº hojas	Fotoperíodo
*De invierno (Pi) 25		DL	7	aptitud Indiferente **
*De invierno (Pi) 16		DC (10 horas de luz)	7	para Indiferente **

De primavera (Pp)7		DL	7	floreecer Indiferente
De primavera (Pp)25		DC	7	Indiferente

- La aptitud para florecer se alcanza con la séptima hoja y, a partir de ella los primordios foliares son lábiles, pudiendo dar hojas o flores según las condiciones de frío y de iluminación.

* Sembrando en primavera

** solo florece en condiciones de DL

Vernalización del centeno, cv. Petkus

- Presenta 2 razas
 - ↗ Invierno (Pi)
 - ↘ Primavera (Pp)

SIN VERNALIZACIÓN

- Si sembramos en Primavera la Pi, forma antes de florecer 25 hojas en condiciones de DL o 16 hojas en condiciones de DC (en los 2 casos con 10 horas de luz).

¿Cuándo florece?

- Si sembramos en Primavera la Pp, forma antes de florecer 7 hojas en condiciones de DL y/o 25 hojas en condiciones de DC.

CON VERNALIZACIÓN

Pi y Pp inducen a la vernalización con 7 hojas (es independiente la duración del día)

Vernalización del centeno, cv. Petkus

- El DC permite la floración a partir de la hoja 16ª en las razas de invierno, reemplazando así, en parte, a la vernalización.

Conclusión:

- El centeno y los restantes cereales de invierno no exigen la refrigeración en forma absoluta, ya que el día corto puede, asimismo, reducir el período vegetativo.
- La acción de las bajas temperaturas es, en este sentido, *favorecedora solamente*, pero no existe una necesidad absoluta de vernalización: se dice de estas plantas que son solamente *de vernalización preferentes*.
- La práctica de la vernalización de los cereales de invierno puede presentar interés agrícola en zonas con inviernos muy fríos y primaveras muy cortas.
- En España es de uso muy restringido o prácticamente nulo, pues para las zonas u ocasiones en que no se puedan hacer las siembras en otoño, se dispone en la actualidad de variedades de primavera o alternativas que presentan rendimientos mas que aceptables.

Especies monocárpicas no vernalizables en semillas

- Característica de este grupo de plantas es su incapacidad para recibir el efecto del frío estimulador en el estado de semilla, ya que requieren un cierto desarrollo vegetativo ===> es necesario que hayan superado una «fase juvenil» y alcanzado su «*madurez para la vernalización*».

Esp. bianuales en roseta

↗ 1er año. Se forma la raíz y una corona de hojas

preludio de la floración



↘ 2º año. Formación de tallos y flores

Esp. bianuales caulescentes

↗ 1er año. Se forma R,T y H

→ 2º año. Aparecen las flores

↘ final 2º año. Se completa el ciclo vital

no indica preludio florac.



Un estudio detallado del comportamiento de estas especies ante el frío estimulador permite hacer las siguientes consideraciones:

Especies bisanuales en roseta

Ejemplo de la remolacha (*Beta vulgaris* L.)

1er año. Forma la raíz y una corona de hojas

2º año. Emite el tallo floral.

Para el aprovechamiento industrial interesa:

- producir raíces voluminosas de alto contenido en materia seca
- ricas en azúcares.

¿ Que no interesa ?

- que aparezca el tallo, pues la formación de flores y posterior fructificación se hace, en buena parte, a expensas de los azúcares acumulados en la raíz. En el cultivo de la remolacha azucarera se denomina «subida» y se considera un accidente el que la planta emita el tallo y florezca durante el primer año.

Especies bisanuales en roseta

¿ que favorece la subida ?

- temperaturas relativamente bajas (10 a 12°C) sufridas por la planta en los inicios de su desarrollo, unidas a una duración prolongada del período de iluminación (DL).

Ya hay variedades resistentes a la subida

- **Para las especies bisanuales en roseta, hoy día hay distintos mecanismos de vernalización y a modo de ejemplo, se cita a continuación el diferente comportamiento que, ante la acción del frío inductor de floración, presentan tres especies vegetales: beleño negro (*Hyosciamus niger* L.), onagra o hierba del vino «*Enothera biennis* L.) y campanilla (*Campanula media* L.).**

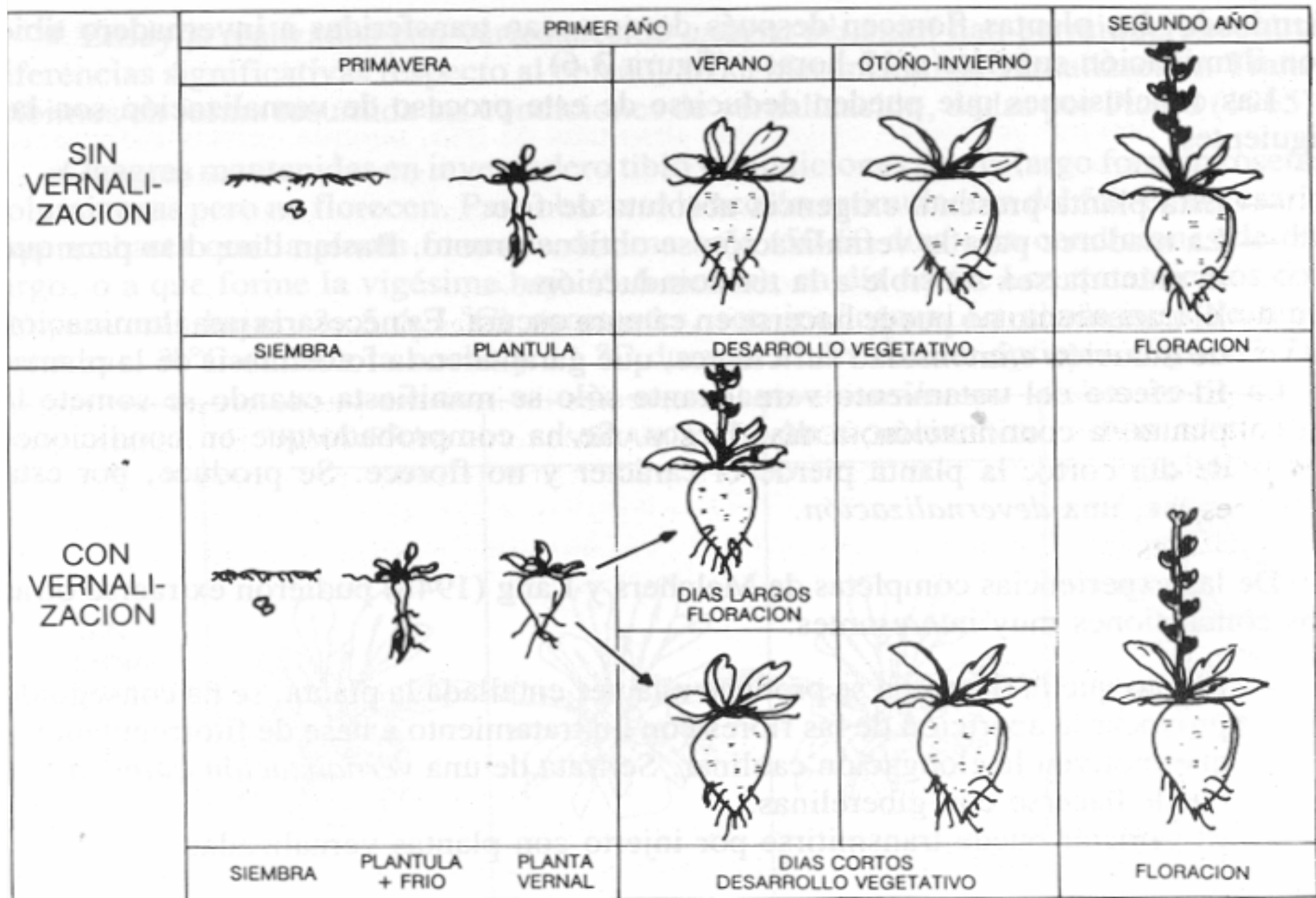


Figura 3.5 Vernalización de la remolacha azucarera (*Beta vulgaris* L.)

A) Razas bisanuales de beleño:

- BELEÑO
 - ✓ 1er año. Forma una roseta de hojas dentadas y vellosas sobre una raíz carnosa que almacena reservas.
 - ✎ Primavera del 2º año. Emite el tallo con una inflorescencia terminal, pero para ello ha sido necesario que la planta en roseta haya pasado el frío invernal.

Su mecanismo de vernalización es el siguiente:

- Manteniendo los beleños bisanuales en invernadero tibio continuamente, no florecen jamás ==> continúan creciendo vegetativamente y desarrollando nuevas hojas, pero manteniendo su porte en roseta.
- Si se exponen jóvenes plantas, de diez días como mínimo, a una temperatura baja (5°C) durante seis semanas en cámara o invernadero iluminado ==> las plantas florecen después de que sean transferidas a invernadero tibio con iluminación superior a 12 horas» (figura 3.6).

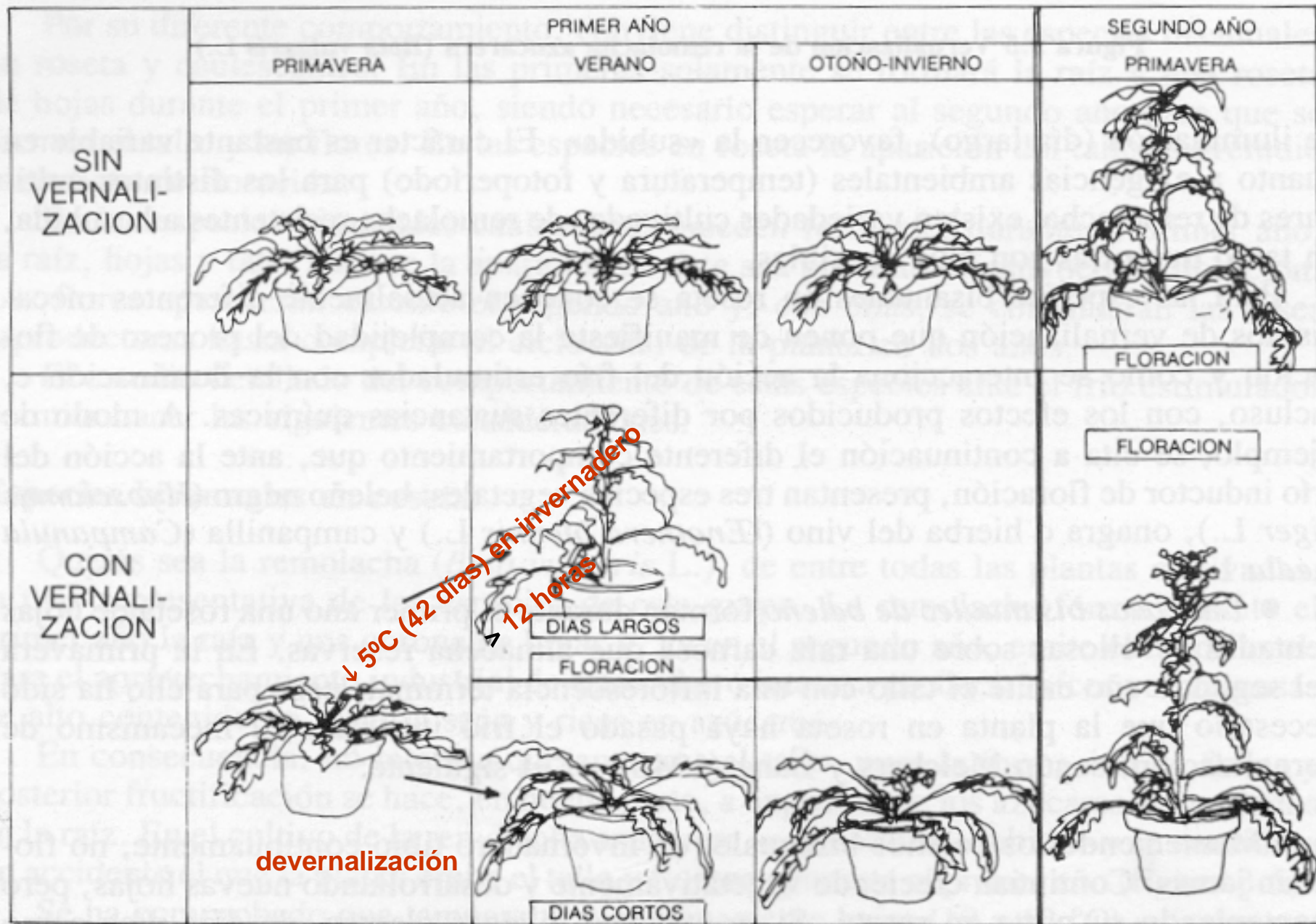


Figura 3.6 Vernalización en el beleño (*Hyosciamus niger* L.), según Melchers y Lang (1948)

A) Razas bisanuales de beleño:

Conclusiones:

- Esta planta presenta exigencia absoluta de frío.
- La madurez para la vernalización se obtiene pronto. Bastan diez días para que la plántula sea sensible a la termoinducción.
- El tratamiento no puede hacerse en cámara oscura. Es necesaria una iluminación de duración e intensidad suficientes, que garanticen la fotosíntesis de la planta.
- El efecto del tratamiento vernalizante sólo se manifiesta cuando se somete la planta, a continuación, a DL. Se ha comprobado que en condiciones de DC, la planta pierde el carácter y no florece. Se produce, por esta causa, una *devernalización*.

A) Razas bisanuales de beleño:

- De estas experiencias se pudieron extraer dos conclusiones muy interesantes:
 - a) se ha conseguido provocar la aparición de flores con **Fitorreguladores** (gibelerinas).
 - b) el carácter se puede transmitir por injerto con plantas vernalizadas
- Puesto que la floración se produce una vez entallada la planta, se ha conseguido provocar la aparición de las flores con un tratamiento a base de fitorreguladores que motiven la elongación caular. Se trata de una *realización química* que puede hacerse con giberelinas.
- El carácter puede transmitirse por injerto con plantas vernalizadas.

B) *Ensayos realizados con onagra bianual*

Han permitido encontrar respecto al beleño, diferencias significativas.

- Onagras mantenidas en invernadero tibio y condiciones de día largo forman rosetas voluminosas pero no florecen.
- Para observar la acción estimuladora del frío es necesario esperar hasta que la planta forme la décima hoja (50-60 días), en condiciones de DL, o a que forme la vigésima hoja (5-6 meses), en DC.
- Los tratamientos con temperaturas bajas (3, 5 ó 7°C) constantes, son ineficaces.
- La alternancia de temperaturas (3°C durante la noche y 11°C durante el día), resulta óptima» (figura 3.7).

B) Ensayos realizados con onagra bianual

Conclusiones

El análisis de estas condiciones permite poner en evidencia las siguientes analogías y diferencias con el beleño:

- Las onagras presentan exigencias absolutas de frío, aunque existen diferencias cualitativas en la forma de aplicación de las temperaturas estimuladoras. En este caso es necesaria la alternancia de temperaturas (termoperiodismo).
- La aptitud para la vernalización se adquiere bastante tarde.
- Es necesaria la actividad fotosintética de la planta.
- Aunque es una especie de DL, no se devernaliza por la acción de los DC.
- Es posible la vernalización química y por injerto.




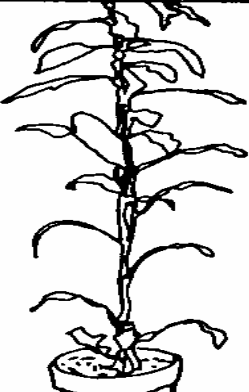
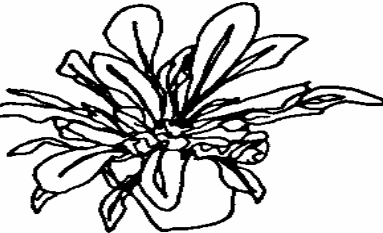
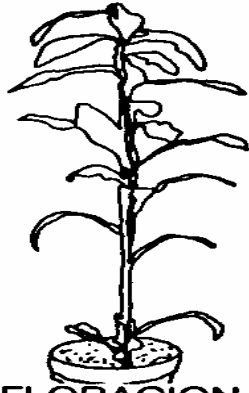

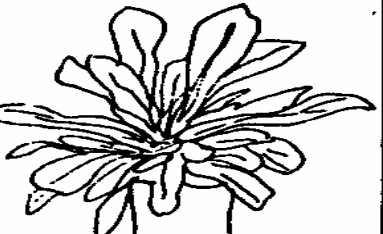

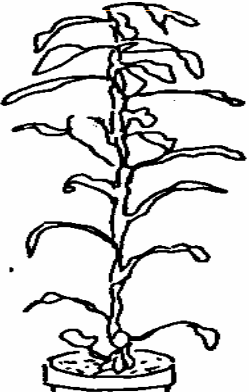
	PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO-INVIERNO	PRIMAVERA
SIN VERNALIZACIÓN				 FLORACION
Alternancia de T ^a CON VERNALIZACIÓN $t_d = 11\text{ }^\circ\text{C}$ $t_n = 3\text{ }^\circ\text{C}$ TERMOPERIODISMO		 FLORACION		
CON VERNALIZACIÓN $t = 5\text{ }^\circ\text{C}$ SIN TERMOPERIODISMO				 FLORACION

Figura 3.7 Vernalización en la onagra bisanual (*Oenothera biennis* L.), Picard (1965)

c) Campanilla

- Una presencia prolongada en invernadero tibio permite su floración si las condiciones de iluminación corresponden a DC. En este caso, los fotoperiodos cortos pueden tener el mismo efecto que las bajas temperaturas.
- El tratamiento por frío (12-16 semanas a 5°C) sobre plantas de 3 a 4 meses, permiten la floración rápida, siempre que las condiciones de iluminación sean de día largo.
- Si ponemos las plantas vernalizadas en, condiciones de DC, la floración también se produce, aunque en forma más lenta.

c) Campanilla

Conclusiones

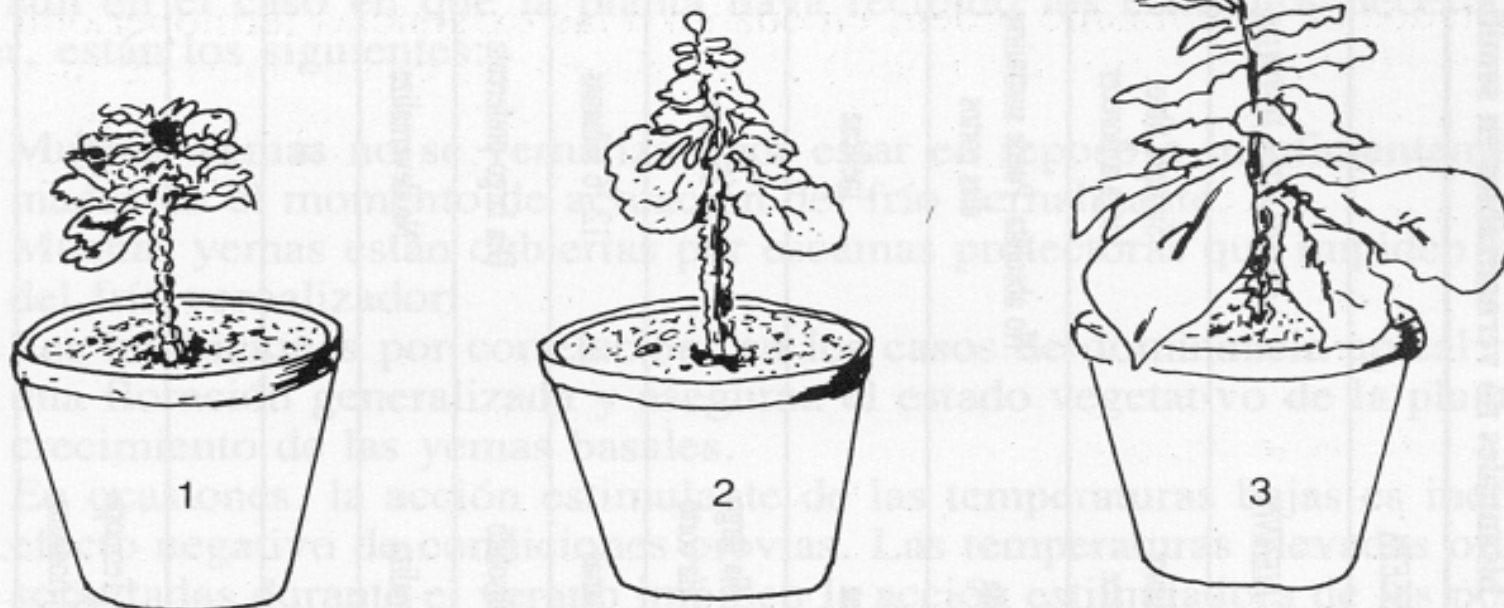
- La planta no presenta exigencias absolutas de frío.
- Los DC tienen un efecto inductor a la floración similar al del frío.
- Aunque la planta es de DL preferente, no se devernaliza con los DC
- Las restantes condiciones son análogas al beleño y onagra (vernalización química y transmisión del carácter por injerto).

Especies bisanuales caulescentes

- Pertenece a numerosas *Crucíferas*, siendo las más importantes las especies cultivadas del género *Brassica*. En estas especies el tallo puede formarse durante el primer año y el alargamiento de sus entrenudos no es preludio de floración inmediata (**Figura 3.8**).
- En un estudio sobre las necesidades de frío de las coles de Bruselas (*Brassica oleracea* L. var *gemmifera*), se llegó a las siguientes conclusiones:
 - La refrigeración de semillas es ineficaz.
 - La aptitud de la planta para ser estimulada por el frío vernalizante se adquiere a partir de la 10-11ª semana.
 - La exigencia de frío es absoluta

Especies bisanuales caulescentes

- La planta es indiferente al fotoperiodismo
- Algunas coles se pueden vernalizar por injerto y algunas florecen por tratamientos con gibberelinas.



1. Testigo no vernalizado
2. Vernalización a 3 °C durante 6 semanas
3. Vernalización a 4 °C durante 9 semanas

Figura 3.8 Vernalización de coles de Bruselas (*Brassica oleracea* L. var. *gemmifera*), Stokes (1951)

Especies policárpicas y vivaces

Entre los mecanismos que aseguran la perennidad de especies vivaces y policárpicas, aún en el caso en que la planta haya recibido los estímulos necesarios para florecer, están los siguientes:

- Muchas yemas no se vernalizan por estar en reposo o insuficientemente formadas en el momento de actuación del frío vernalizante.
- Muchas yemas están cubiertas por escamas protectoras que impiden la acción del frío vernalizador.
- Las inhibiciones por correlación, en los casos de dominancia apical, impiden una floración generalizada y aseguran el estado vegetativo de la planta por el crecimiento de las yemas basales.
- La acción estimulante de las temperaturas bajas es ineficaz por efecto negativo de condiciones previas. Las temperaturas elevadas o la sequía soportadas durante el verano impiden la acción estimuladora de las posteriores temperaturas bajas invernales =====> **antivernalización.**

Especies policárpicas y vivaces

- Pueden producirse, además, situaciones ya conocidas de *devernalización* o pérdida del carácter por acción de factores ambientales adversos: temperaturas elevadas, días cortos, sequía prolongada, falta de oxígeno, etc.
- La devernalización suele ser reversible y, en la mayor parte de los casos, la planta puede *revernalizarse* por un nuevo tratamiento por frío.