



**Nuevos descubrimientos** demuestran la regulación molecular del proceso de la floración, fenómeno que ha fascinado desde hace tiempo a numerosos científicos.

**Miguel Ángel Blázquez** es investigador del Consejo Superior de Investigaciones Científicas en el Instituto de Biología Molecular y Celular de Plantas Primo Yúfera de Valencia. Su interés se centra en el papel de las hormonas en el desarrollo de las plantas.



**Manuel Piñeiro** es investigador titular del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias en el Centro de Biotecnología y Genómica de Plantas de Madrid. Su trabajo está enfocado a comprender el modo en que la reorganización de la cromatina modula el desarrollo vegetal.



**Federico Valverde** es científico titular del Consejo Superior de Investigaciones Científicas en el Instituto de Bioquímica Vegetal y Fotosíntesis de Sevilla (CSIC-Universidad de Sevilla). Desarrolla su investigación sobre las bases bioquímicas de la floración por fotoperíodo en plantas modelo y de interés agroalimentario.



BIOLOGÍA VEGETAL

# Bases moleculares de la floración

Investigaciones recientes desvelan una imbricada red de señales moleculares que optimiza el tiempo de floración y asegura el éxito reproductivo de las plantas

*Miguel Ángel Blázquez, Manuel Piñeiro y Federico Valverde*

**L**A FLORACIÓN ES UN PROCESO QUE HA DESPERTADO FASCINACIÓN desde tiempos remotos. Conocer el momento en que florecen las plantas de cultivo resultó crucial en la antigüedad para optimizar la recolección de frutos y semillas, y hoy sigue siendo un carácter primordial para la mejora de la producción agrícola. Los humanos han alterado con frecuencia la floración de especies cultivadas. En ocasiones, las plantas han debido adaptarse a un ciclo de vida diferente al de su zona geográfica de procedencia, como sucedió durante la aclimatación de los cultivos americanos tras su introducción en Europa. Otras veces se ha buscado que la floración fuera permanente, como en la coliflor, un mutante de la col con una inflorescencia perpetua, o bien se ha in-

tentado retrasarla indefinidamente, algo que constituye la piedra filosofal de la investigación en hierbas forrajeras.

La floración conlleva en la planta el cambio de un programa de desarrollo por otro. Cuando un meristemo vegetativo (agrupación de células no diferenciadas que se dividen activamente y originan hojas y ramificaciones) recibe una determinada señal, su programa de desarrollo se ve alterado y se convierte en un meristemo reproductivo que da lugar a flores. Esta idea ya la recogió el poeta alemán Goethe en el siglo XVIII cuando se refería a las flores como «hojas modificadas», pero ha sido gracias al moderno estudio de mutantes florales de las plantas *Arabidopsis thaliana* y *Antirrhinum majus* cuando se ha establecido el modelo ABC del desarrollo floral, un paradigma de la

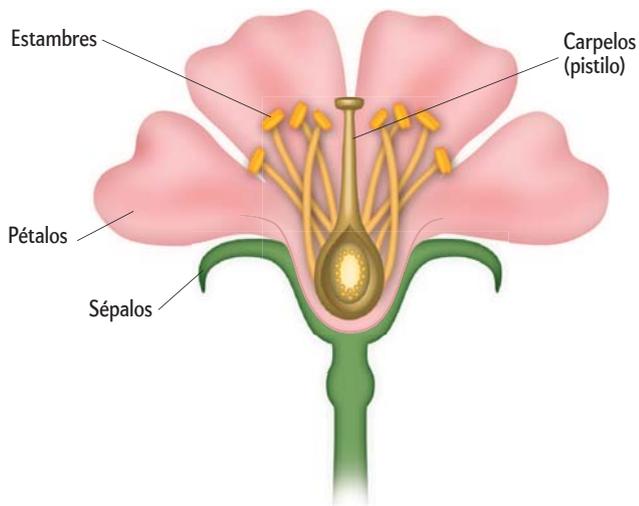
## EN SÍNTESIS

**La floración** es un proceso complejo que ha fascinado desde tiempos remotos a científicos y pensadores, pero solo desde hace veinte años se han empezado a determinar las bases moleculares que rigen este fenómeno.

**Las plantas** han adaptado una complicada red de señalización molecular que les sirve para percibir las condiciones ambientales (sobre todo, luz y temperatura) y decidir el mejor momento del año para florecer.

**Se presentan** los últimos conocimientos sobre el modo en que las plantas memorizan el paso del invierno, identifican la estación según la longitud del día e integran señales internas para producir el florigeno. Esta sustancia se

genera en las hojas y se desplaza por los haces vasculares hasta los ápices, donde desencadena la formación de las flores. La plasticidad de la floración se refleja, a nivel molecular, en la integración de los cambios ambientales.



biología del desarrollo. Según este modelo, los diferentes verticilos florales, es decir, los anillos concéntricos en los que se disponen los órganos florales que forman la flor madura (de fuera a dentro, sépalos, pétalos, estambres y carpelos) están determinados por la acción combinada de tres clases de genes reguladores: los de clase A dirigen la formación de sépalos en el primer verticilo, mientras que estos y los de clase B juntos promueven el crecimiento de pétalos; la combinación de los genes de clase B y C conlleva el desarrollo de estambres, y los de clase C solos, carpelos en la región central de la flor.

Sin embargo, la decisión de iniciar la floración depende de la activación de muy pocos genes, denominados integradores florales. Estos actúan como interruptores que, al encenderse, desencadenan la transición floral y ponen en marcha el programa ABC de desarrollo. Toda la información necesaria para determinar el momento de la floración tiene como objetivo controlar a estos interruptores, algo que consiguen las distintas señales ambientales y endógenas.

### EL MOMENTO ÓPTIMO PARA FLORECER

Dado el carácter sésil de las plantas, que la floración suceda en un momento determinado del año resulta crucial para que la producción de semillas tenga lugar en las condiciones ambientales óptimas, de manera que se garantice el éxito reproductivo. No es de extrañar, pues, que las plantas con flor (angiospermas) hayan desarrollado la capacidad de percibir señales externas y de controlar de forma muy precisa el momento de inicio de su desarrollo reproductivo. La ventaja evolutiva que representa el reconocimiento del paso de las estaciones ha impulsado la adquisición de mecanismos moleculares que permitan identificar factores ambientales, como los cambios cíclicos a lo largo del año en la temperatura y la duración relativa de los días y las noches (fotoperíodo). Así, un aumento progresivo de la duración de los días y de la temperatura tras un período prolongado de frío constituye una señal inequívoca de que se acerca la primavera, una estación favorable para muchas plantas. Si el estado de madurez de la planta y la disponibilidad de nutrientes son además los adecuados, las condiciones idóneas para florecer están servidas.

El empleo de especies modelo como *Arabidopsis thaliana* y el progreso reciente de técnicas de biología molecular, a los que se están agregando con dinamismo otras nuevas tendencias en biología, como la genómica y la proteómica, han permitido desvelar algunos de los circuitos génicos que controlan el momento del inicio de la floración.

**El botón floral** se divide en cuatro regiones concéntricas, o verticilos, que coinciden con las células que darán lugar a sépalos, pétalos, estambres y carpelos (pistilo). La diferenciación de estas células en verticilos se debe a la acción individual o conjunta de varios genes que forman los grupos A, B y C.

### RECONOCER LA DURACIÓN DE LOS DÍAS

Que las plantas florezcan en una determinada época del año no asombra a nadie, pero sí su capacidad de identificar la longitud del día y la calidad de la luz, muy superior a la de cualquier animal. Lo consiguen gracias a una dotación de detectores de luz sin parangón en el resto de los organismos, los fotorreceptores vegetales, y a un reloj celular autónomo que marca períodos de 24 horas y permite que cada célula se anticipe a los ciclos de luz y oscuridad. Reloj y fotorreceptores forman una combinación ideal para detectar la longitud del día, reconocer el momento del año en que la planta se encuentra y decidir el mejor momento para florecer.

Los animales, incluidos los humanos, poseemos un reloj circadiano (por *circa*, «cerca de», y *dies*, «día») de 24 horas, centralizado en el cerebro, en la glándula pineal, y regulado por hormonas como la melatonina. Este reloj interno se encarga de que nuestro tono muscular caiga durante la noche y se estimule por la mañana, incluso antes de despertarnos. Su desajuste puede alterar los ritmos corporales, como cuando nos desplazamos a zonas con un desfase horario generalmente superior a las cuatro horas (*jet lag*).

En las plantas, dado que su principal fuente de energía procede del sol, anticipar el amanecer y prepararse para recibir la energía solar ha aportado una importante ventaja a lo largo de la evolución. De ahí que desde la existencia de las primeras bacterias con fotosíntesis, las cianobacterias, el reloj circadiano regule numerosos procesos relacionados con la obtención de energía y el desarrollo vegetal. Desde mediados del siglo pasado se sabe que el ritmo circadiano influye también sobre la floración, tras observar que plantas habituadas a un fotoperíodo de pocas horas de luz seguían floreciendo rítmicamente cuando se desplazaban a otra zona con fotoperíodo cambiado. Según la respuesta al fotoperíodo, las plantas se clasifican como de día largo (si florecen cuando los días se alargan) o de día corto (si lo hacen cuando los días se acortan). Ejemplos de plantas de día largo son el tabaco y el rábano, mientras que el arroz o el árbol de Pascua representan plantas de día corto. Algunas plantas, como la patata o el pepino, suelen mostrarse insensibles al fotoperíodo y no dependen de un ciclo determinado de luz/oscuridad para florecer.

*Arabidopsis thaliana*, la especie utilizada como modelo, es una planta facultativa de día largo, esto es, aunque florezca principalmente en día largo también puede hacerlo en día corto. Se ha observado que varias mutaciones en la respuesta fotoperiódica de *Arabidopsis* se deben a alteraciones en los fotorreceptores. La inactivación del criptocromo 2 provoca un retraso floral en día largo, por lo que debe ser un inductor floral; la desaparición del fitocromo B, en cambio, acelera la floración, acción propia de un represor floral. Sobre la función de los fotorreceptores en el desarrollo hay una excelente revisión en la presente publicación [véase «Fitocromos y desarrollo vegetal», por J. F. Martínez et al; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, febrero de 2002].

De entre todas las mutaciones que alteran la floración en *Arabidopsis*, la que afecta al gen *CONSTANS* (*CO*) resulta particularmente sorprendente porque torna la planta insensible al foto-

período. La identificación del gen *CO* ha desvelado que codifica una proteína nueva (la proteína *CO*) exclusiva de vegetales, algunos de cuyos dominios proteicos guardan similitud con activadores de la transcripción génica en animales. Estudios de hibridación de ARN en micromatrices han mostrado que la expresión de *CO* induce a su vez la activación de un gran número de genes, entre ellos los integradores florales *FLOWERING LOCUS T (FT)* y *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)*. Además, la expresión de *CO* depende del ritmo circadiano, de manera que la producción de su ARN mensajero difiere entre un día largo y un día corto: durante un día largo, parte de la expresión de *CO* coincide con el período de luz, particularmente al final de la tarde, mientras que en un día corto el pico de expresión de *CO* se halla en la fase nocturna.

Gracias a observaciones previas sobre la señal floral, algunas de más de un siglo de antigüedad, diversos grupos, entre ellos el de Steve Kay, del Instituto de Investigación Scripps de California, han postulado el modelo de la «coincidencia externa» como el que mejor explica la floración por fotoperíodo. Según este modelo, la coincidencia de un ritmo interno, que determina el cambio cada 24 horas de una señal interna, con una señal procedente del exterior desencadena la señal reproductiva. Esta conjunción se produce solo en el momento propicio del año con una duración del día adecuada.

Se sabía que el ritmo interno lo marcaba la regulación circadiana del ARNm de *CO*, pero la señal externa era desconocida. Mediante una serie de experimentos con diferentes mutantes de fotorreceptores y luces de un solo color (monocromáticas) se ha demostrado que la estabilidad y actividad de la proteína *CO* depende de una señal luminosa procedente de la cascada de señales de diferentes fotorreceptores. De esta manera, los receptores de luz azul (positivos) como el criptocromo 2 estabilizan *CO*, mientras que los fotorreceptores de luz roja (negativos) como el fitocromo B desestabilizan la proteína y modulan su degradación por el proteasoma (maquinaria celular encargada de marcar proteínas para su degradación). Así, la estabilidad y activación de la proteína *CO* mediada por los receptores positivos, que se imponen a la acción represora de los fotorreceptores negativos en la tarde de un día largo (como sucede a finales de primavera), constituyen la señal externa.

Al coincidir esta con la señal interna del ARNm del gen *CO* se desencadena la expresión de *FT*, un gen que codifica un potente activador de la floración en angiospermas. Este modelo de la coincidencia externa basado en el gen *CO* es el más aceptado en la actualidad para explicar la inducción de la floración por fotoperíodo.

La señal fotoperiódica puede ser evolutivamente tan antigua como los propios vegetales, ya que hace poco se ha descubierto una proteína semejante a *CO* en algas unicelulares, en las que controla procesos tan fundamentales como la acumulación de almidón o el ciclo celular. Sorprendentemente, se ha observado en experimentos que si esta proteína se expresa en plantas superiores promueve en ellas la floración temprana y reproduce el efecto de *CO*. Ello indica que el mecanismo molecular básico de la respuesta fotoperiódica está evolutivamente muy conservado y

que las proteínas de la familia *CO* podrían hallarse implicadas en la regulación fotoperiódica de procesos fisiológicos básicos.

### ¿HA PASADO YA EL INVIERNO?

En numerosas especies vegetales el inicio de la floración depende de que la planta haya estado previamente expuesta a un período prolongado de frío. Esta capacidad para percibir y, de alguna manera, recordar que la estación fría ya ha pasado, tiene un gran valor adaptativo en las plantas de climas templados, ya que les permite asegurarse de que la floración tenga lugar una vez superado el frío invernal. El fenómeno por el que las plantas inician o aceleran la floración tras una exposición prolongada a bajas temperaturas se conoce como vernalización. El transcurso de un período frío no induce la floración inmediata, sino que confiere a las plantas la «competencia» para florecer cuando el resto de las condiciones ambientales y endógenas sean las adecuadas. En el caso de especies anuales o bianuales, una vez que ha sido vernalizada, la planta mantiene el «recuerdo» del invierno pasado, que solo se pierde en la siguiente generación. Este fenómeno, que podría considerarse una forma de memoria vegetal, ha atraído el interés de los científicos durante decenios. En especies perennes, donde el proceso de vernalización apenas ha sido estudiado hasta el momento, este recuerdo ha de borrarse cada año para permitir un nuevo ciclo de floración.

Distintas especies y variedades vegetales muestran diferentes requisitos de exposición al frío antes de florecer. Algunas plantas herbáceas no florecen a menos que se sometan a un período frío prolongado, es decir, su requerimiento de vernalización es absoluto. Suelen ser plantas bianuales, como la remolacha azucarera. Otras, en cambio, aceleran su floración en respuesta al frío pero este no es estrictamente necesario para que florezcan. Son las variedades anuales de invierno, entre ellas



**La decisión irreversible de florecer depende de una cascada de reacciones moleculares que llevan a la activación de los integradores florales, genes que ponen en marcha el desarrollo de la flor. *Antirrhinum majus* es una de las especies que ha servido para esclarecer el modelo de desarrollo floral en las plantas.**

numerosos cereales de consumo humano. Típicamente, las semillas de estas plantas germinan en otoño, se mantienen en estado vegetativo durante el invierno y florecen en primavera. Finalmente, hay las variedades anuales de primavera, que no responden a la exposición al frío, sus semillas germinan en primavera y completan su ciclo vital antes de la llegada del invierno. A menudo coexisten en una especie variedades con distintas exigencias de vernalización. En ellas se han podido identificar unos pocos genes que establecen el requerimiento de vernalización. En la especie modelo *Arabidopsis thaliana*, dos de esos genes determinan la respuesta ante la vernalización y su comportamiento como planta anual de invierno; se trata de versiones funcionales o activas de los genes *FRIGIDA (FRI)* y *FLOWERING LOCUS C (FLC)*. Por el contrario, las variedades con estos genes inactivos se comportan como anuales de primavera que no responden a la vernalización.

La base molecular del proceso por el que las plantas mantienen el recuerdo del invierno anterior ha permanecido oculto

durante años. Ahora sabemos que el gen *FLC* de *Arabidopsis thaliana* codifica un factor de transcripción que actúa como un potente represor de la floración. En esta especie, la presencia de variantes activas del gen *FRI* aumenta la expresión de *FLC* hasta tal grado que hace retrasar el inicio de la floración. La exposición prolongada a bajas temperaturas provoca una disminución progresiva de los niveles de *FLC* y, por consiguiente, una aceleración de la floración. Las células del meristemo que dan lugar, división tras división, a todos los órganos aéreos de la planta son las que deben ser expuestas al frío para que este tejido adquiera la capacidad de responder a las señales de inicio de la floración.

La inactivación de *FLC* causada por un largo período de frío se mantiene estable una vez concluido el invierno, cuando la temperatura ambiental empieza a aumentar. Las células que percibieron el frío durante el invierno no darán lugar a la formación de flores, sino sus células hijas, en las que el gen *FLC* se ha mantenido silenciado a lo largo de sucesivas divisiones ce-

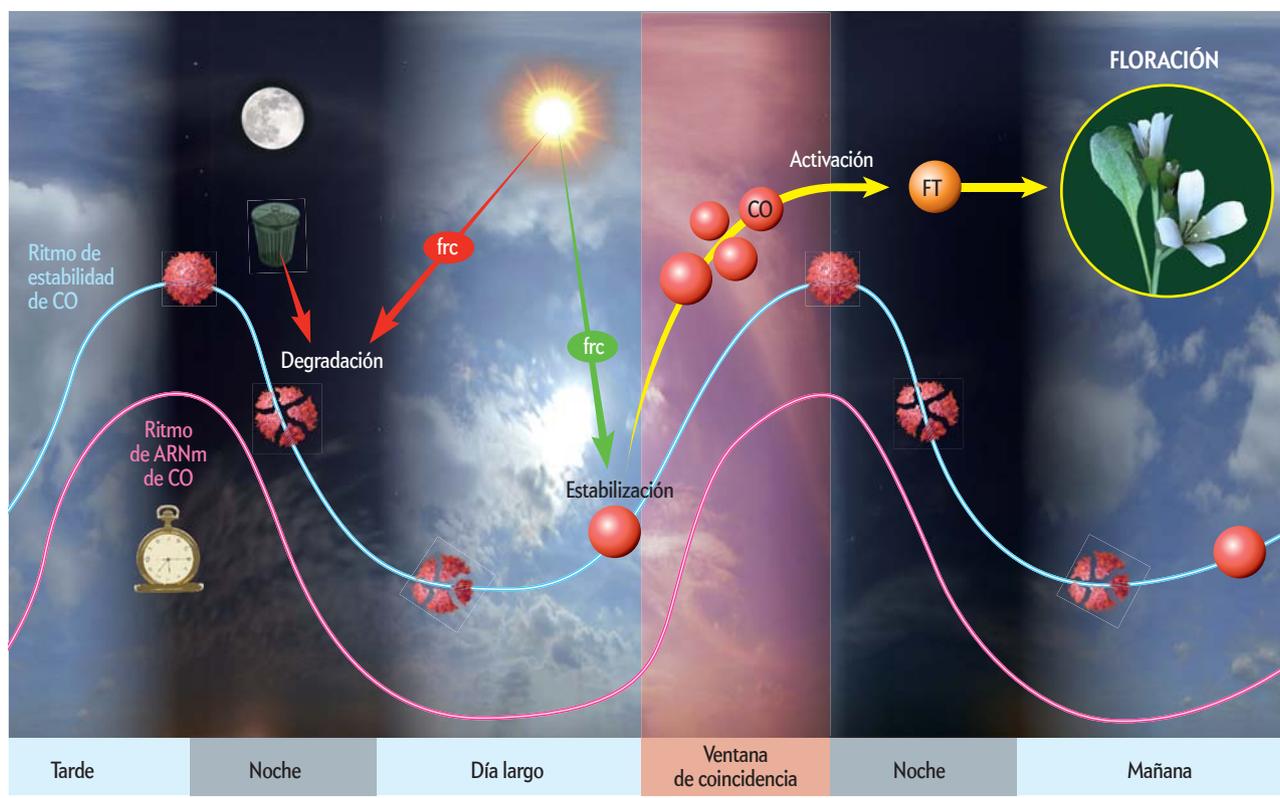
## INFLUENCIA DEL FOTOPERÍODO

### Percibir la longitud del día

La duración del día influye sobre la floración. En el proceso intervienen dos proteínas fundamentales: CO (círculos rojos) y FT (círculo naranja). Según el modelo más aceptado en la actualidad para explicar la floración dependiente del fotoperíodo, la coincidencia de un ritmo interno, creado por la expresión rítmica de CO, con una señal luminosa externa desencadena la floración. El ritmo de activación-degradación de CO se consigue

mediante un control fino de la expresión de su ARNm (línea magenta) y de la estabilidad de la proteína (línea azul claro). Confluyen señales procedentes del ritmo circadiano (reloj), la acción de los fotorreceptores (*frc*), sea esta positiva (verde) o negativa (rojo), y la intervención del proteasoma (cubo de basura), que degrada CO en función del ciclo diario. El ARNm solo se sintetiza durante la noche y al final de la tarde. A más ARNm, más cantidad

de proteína CO se produce. Sin embargo, esta proteína solo permanece estable si hay luz. En condiciones de oscuridad es degradada por el proteasoma. En la ventana marcada, que podría ser una tarde de primavera-verano, coincide el pico máximo de cantidad del ARNm de CO con la máxima estabilidad de la proteína, lo que lleva a su activación y la creación de la señal móvil en las hojas (FT) que desencadena la señal floral.



INVESTIGACIÓN Y CIENCIA SEGÚN M. A. BLÁZQUEZ, M. PINEIRO Y F. VALVERDE

**Después de una exposición** prolongada al frío, como sucede en invierno, se acelera la floración de plantas de la familia Brassicacea, parientes cercanos de la especie modelo *Arabidopsis thaliana*. Las plantas expuestas a bajas temperaturas (*abajo*) florecen antes que aquellas que no han sido vernalizadas (*arriba*).



lulares. Ello hizo pensar durante años que este proceso estaría mediado por mecanismos epigenéticos. Los factores epigenéticos son aquellos que modifican la expresión de un gen sin alterar la secuencia de su ADN y, además, se mantienen estables a lo largo de sucesivas divisiones celulares, lo que podría explicar la inactivación permanente del gen *FLC*. Estos factores no solo afectan a la estructura de la cromatina, esto es, la organización espacial del ADN alrededor de las histonas. Mediante maquinarias enzimáticas celulares, también modifican químicamente el ADN y las histonas, y contribuyen a determinar si una región del genoma se expresa o se silencia. La combinación de modificaciones presentes en la cromatina de una región del ADN (*locus*) determinada se conoce como el «código de histonas» y resulta esencial para determinar el estado de actividad transcripcional de ese *locus*.

El trabajo de diversos grupos de investigación, entre los que destacan el de Caroline Dean, del centro John Innes de Norwich, y el de Rick Amasino, en la Universidad de Wisconsin, ha demostrado que los procesos de reorganización de la cromatina son esenciales para la respuesta de vernalización en *Arabidopsis*. Durante la exposición al frío, las histonas presentes en la cromatina de la región de *FLC* van sufriendo modificaciones progresivas que acaban silenciando la expresión de ese gen.

Además, se han identificado diversas proteínas necesarias para la respuesta de vernalización. Entre ellas se encuentra VERNALIZATION 2 (*VRN2*), una proteína homóloga a factores del grupo Polycomb (*PcG*) previamente identificados en *Drosophila melanogaster* (la mosca del vinagre), y que funcionan como represores transcripcionales al modificar la organización de la cromatina. En plantas mutantes de *Arabidopsis* con proteínas *VRN2* no funcionales se producen errores en el código de histonas, el encargado de apagar la expresión del gen *FLC* tras la exposición de las plantas al frío; como consecuencia, las plantas no pueden responder a la vernalización. VERNALIZATION INDEPENDENT 3 (*VIN3*) es otra proteína implicada en la respuesta de vernalización en *Arabidopsis*. La expresión de *VIN3* se induce tras la exposición prolongada de las plantas a bajas temperaturas. Al igual que *VRN2*, *VIN3* también actúa mediante la reorganización de la estructura de la cromatina del gen *FLC*. Estos estudios han puesto de manifiesto la importancia de las modificaciones de la cromatina para inhibir la expresión de *FLC* en respuesta al frío. La cromatina de ese *locus* adquiere una conformación inactiva e «imprime» en la memoria de la planta el recuerdo del frío invernal. La proteína *FLC* impide la activación de los genes integradores florales *FT* y *SOC1*, que inducen el inicio de la floración. De ahí que el interruptor epigenético que silencia la expresión de *FLC* tras el paso de la estación fría facilite la activación de los integradores florales, con lo que la planta adquiere la capacidad de florecer.

Al igual que en *Arabidopsis*, en otras especies que responden a la vernalización, como algunos cereales o la remolacha, el frío actúa inactivando un represor floral; sin embargo, los genes implicados en la vernalización no son homólogos a los de *Arabidopsis*. Si bien empezamos a entender los mecanismos moleculares que permiten a las plantas florecer una vez ha pasado el invierno, muchas cuestiones permanecen todavía sin resolver, entre ellas una de gran trascendencia: la naturaleza del sensor que percibe las bajas temperaturas y el canal que transmite esta señal hasta las regiones reguladoras de los genes que controlan el inicio de la floración.

### COMBINACIÓN IDÓNEA DE LUZ Y TEMPERATURA

Como hemos indicado anteriormente, el paso del invierno y la llegada de la primavera van acompañados de un alargamiento de los días. Pero también se producen aumentos paulatinos en la temperatura media diaria, y las plantas han desarrollado un sistema para percibirlos. Prueba de ello es que *Arabidopsis*, igual que otras plantas de climas templados, florece más temprano si la temperatura ambiente asciende dentro de unos límites (entre unos 12 y 29 grados centígrados). De hecho, un aumento importante de la temperatura elimina a veces la necesidad de otros estímulos, como la duración del día, para iniciar la floración.

Aún se desconoce el mecanismo molecular por el que las plantas obtienen y utilizan esta información, aunque los estudios genéticos han apuntado a algunos componentes que participan en esta vía de regulación. En *Arabidopsis*, las mutaciones en el gen *FLOWERING CONTROL LOCUS A (FCA)* provocan una floración tardía, tanto en días largos como en días cortos, y anulan la capacidad de florecer en respuesta al ascenso de temperaturas. Ese gen codifica una proteína de unión al ARN y presumiblemente participa en el procesamiento alternativo de los ARNm de otros genes que controlan la floración. Ello sugiere que la ruta de señalización definida por estos genes participa en la percepción de la temperatura y en la activación de la floración. Dentro de esta ruta se incluye el gen *FVE*, que codifica una proteína que forma parte de complejos proteicos implicados en el silenciamiento de genes a través de la organización de la cromatina.

Se desconocen todavía los sensores que perciben las variaciones iniciales en la temperatura media, aunque cabe la posibilidad de que la propia actividad bioquímica de las proteínas *FCA* y *FVE* sea sensible a dichos cambios. Se ignora también el mecanismo directo por el que las proteínas *FCA* y *FVE* regulan a sus genes diana, aunque sí se sabe desde hace algunos años que esas proteínas son necesarias para apagar la expresión de *FLC*. Nuevamente se pone de manifiesto la importancia de este represor de la floración en la regulación de dicho proceso. De hecho, se ha propuesto hace poco que *FLC* actuaría como un potente inhibidor de la ruta que lleva a la floración en respuesta a las altas temperaturas. Además de *FLC*, otros factores de transcripción de la familia *MADS-box* participarían en el mecanismo molecular que permite a la planta conocer la temperatura. Estas proteínas inhibidoras del inicio de la floración impiden, de manera similar a *FLC*, la activación del integrador floral *FT* que, como hemos visto anteriormente, también está regulado por el mecanismo encargado de percibir la duración relativa del día.

Una consecuencia interesante de que FT responda tanto a cambios del fotoperíodo como de temperatura es que a través de esta proteína se integran de manera sinérgica dos tipos de información complementarios, luz y temperatura, que varían a lo largo de las estaciones. La idea de la percepción coordinada de ambos parámetros viene apoyada por la observación del funcionamiento distinto de los fotorreceptores en función de la temperatura, de manera que actuarían como sensores de luz modulados por la temperatura ambiental.

### CONTROL HORMONAL

Raro es el proceso fisiológico de las plantas en cuya regulación no intervenga una hormona vegetal. Esta afirmación se ilustra con ejemplos que van desde la germinación de las semillas (las giberelinas, unas hormonas, contrarrestan el letargo impuesto por el ácido abscísico durante el desarrollo embrionario y la maduración de las semillas), hasta la infección por patógenos (el ácido salicílico y el ácido jasmónico activan la respuesta sistémica de la planta para prevenir posteriores ataques) o la maduración de los frutos gracias al etileno [véase «Las hormonas vegetales», por Antonio Granell y Juan Carbonell; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, abril de 1995]. De forma equivalente, algunas hormonas influyen de manera decisiva en de-

terminar el momento de floración a lo largo del ciclo vital de la planta.

El efecto más llamativo sobre el control de la floración por una hormona lo protagonizan las giberelinas. En *Arabidopsis* y un gran número de dicotiledóneas, la deficiencia en la síntesis de estas hormonas impide a las células vegetales expandirse, lo que resulta en un tamaño reducido de la planta. Pero, además, las plantas de *Arabidopsis* con una escasa síntesis o percepción de las giberelinas florecen más tarde en condiciones de día largo, e incluso no florecen en absoluto cuando el día es corto. Estas observaciones hacen suponer que las giberelinas permitirían asegurar la floración en casos de ausencia de otros estímulos ambientales. Estas hormonas resultan aún más decisivas para algunas especies que habitan en los trópicos, para las que el paso de las estaciones no supone una señal instructiva.

La base molecular de la inducción de la floración por giberelinas parece residir principalmente en la activación de la transcripción del gen *LFY*, descrito en el laboratorio de Detlef Weigel, del Instituto Max Planck de Biología del Desarrollo, en Tubinga. *LFY* es uno de los últimos responsables de la puesta en marcha del programa de desarrollo floral, en el que también intervienen otros integradores florales, como *SOCI* o *API*. Esta activación está precedida por un aumento en paralelo de la con-

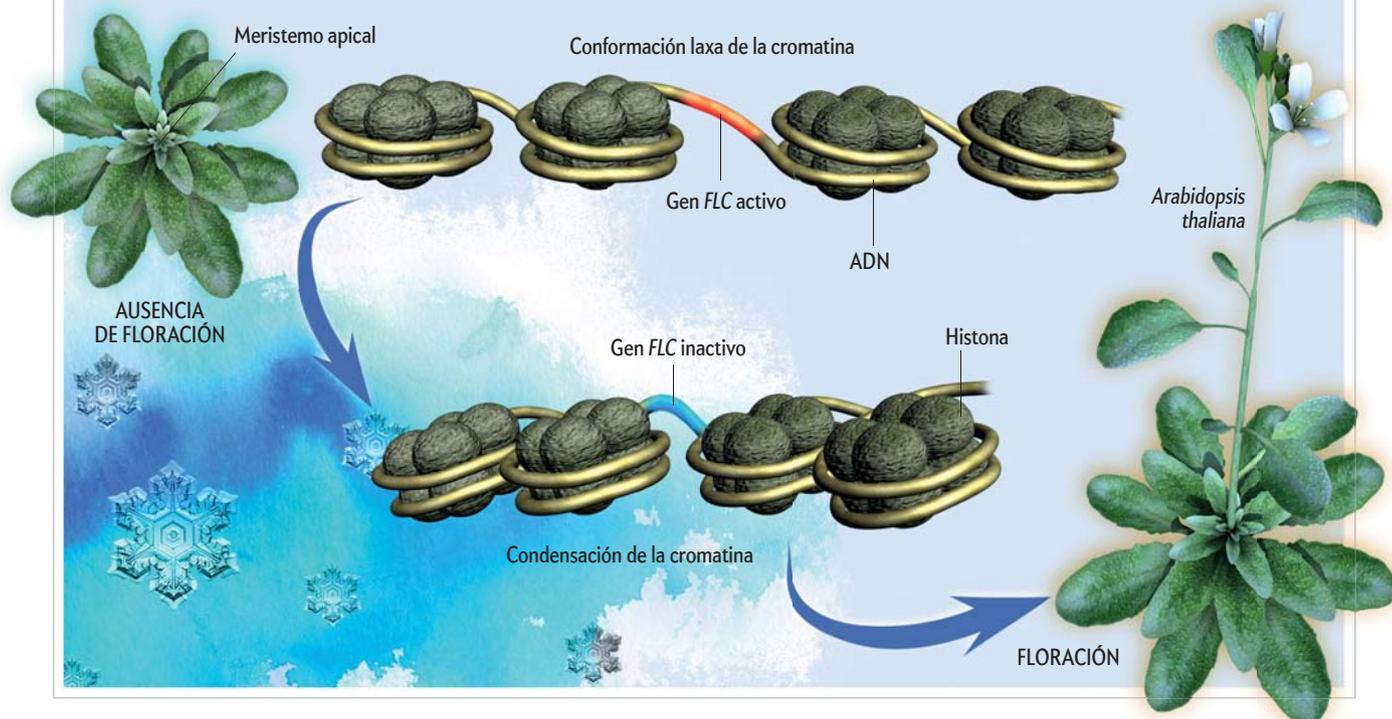
### ¿CUÁNDO FLORECER?

## Un gen represor que controla la floración

La floración se produce solo cuando se inhibe el gen *FLC*. El proceso no puede tener lugar si ese gen se expresa y la proteína *FLC* se halla presente. La organización de la cromatina, constituida por el enrollamiento del ADN alrededor de ciertas proteínas, las histonas, representa el factor clave que controla la expresión o silenciamiento del gen *FLC*.

Durante la fase de semilla y al principio de la fase juvenil de *Arabidopsis thaliana*, varias proteínas inhiben la expresión de los integradores florales, lo que evita una floración prematura.

Después de un período vegetativo, las células del meristemo apical empiezan a producir flores. Ello sucede solo si se inhibe el gen *FLC* en esas células, lo que se consigue en la fase de vernalización: al pasar por un período prolongado de bajas temperaturas, se sintetiza un complejo de proteínas, entre las que se encuentran *VIN3* y proteínas del grupo Polycomb como *VRN2*. Esas proteínas se unen al ADN a nivel del gen *FLC*, lo que provoca la condensación de la cromatina alrededor del gen y frena su expresión. Los genes florales pueden entonces activarse.



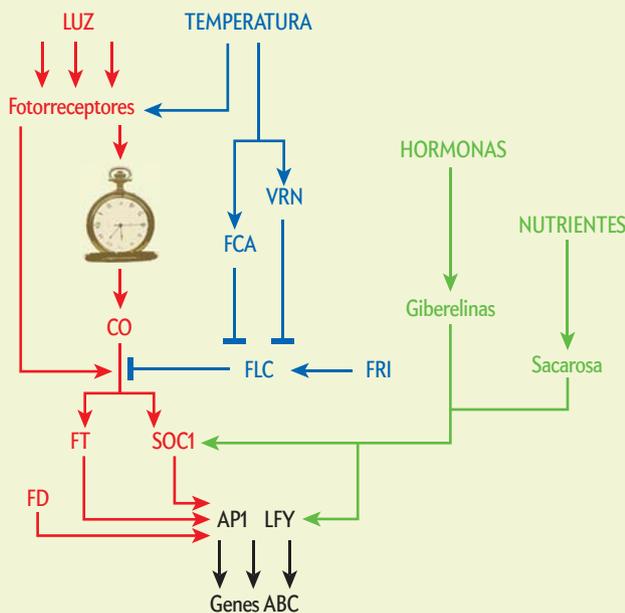
## Las principales rutas florales

La floración está controlada por señales ambientales (como la longitud de los días y la temperatura) y por factores endógenos (como el estado nutricional y ciertas hormonas). Cada uno de estos factores activa cascadas de señalización particulares que acaban convergiendo en ciertos genes clave que integran información de distinta naturaleza. En última instancia, estos se encargan de poner en marcha los grupos de genes ABC responsables del desarrollo de la flor. (En el esquema, las líneas terminadas en una flecha indican un efecto promotor, mientras que las terminadas en una barra, un efecto inhibitorio.)

**Ruta dependiente del fotoperíodo (rojo):** La longitud de los días se percibe a través de un mecanismo en el que participan los fotorreceptores y el reloj circadiano; ello permite que la proteína CONSTANS (CO) active a sus dianas *FT* y *SOC1* solo cuando los días se alargan.

**Ruta dependiente de la temperatura (azul):** Por una parte, la exposición transitoria a temperaturas próximas a la congelación —que indica que ha pasado el invierno— es necesaria para que los genes *VRN* silencien a *FLC*, un represor de la floración que impide que se active *FT*. Antes del invierno, el gen *FRI* hace aumentar la expresión de *FLC* y evita la floración. Por otra parte, el aumento paulatino de la temperatura cuando se acerca la primavera es percibido como una señal para que *FCA* inhiba también a *FLC* y se facilite así la activación de *FT* por parte de *CO*. De esta manera, *FT* se comporta como un integrador que se activa únicamente cuando las condiciones de luz y temperatura son propicias. Su función principal es conseguir que los genes *APETALA 1* (*API*) y *LEAFY* (*LFY*) se expresen por encima de cierto nivel umbral y se inicie el desarrollo floral.

**Ruta dependiente de factores endógenos (verde):** *LEAFY*, por su parte, también actúa de integrador de factores endógenos, como los que determinan el estado nutricional (en función de la sacarosa circulante por el floema) y otros factores endógenos de la planta (mediados por el contenido de las hormonas giberelinas).



centración de giberelinas y de la sacarosa circulante por el floema (el tejido que transporta sustancias de una parte a otra de las plantas). En ensayos *in vitro*, se ha comprobado que ambos compuestos activan el promotor del gen *LFY* de manera sinérgica. Esta observación apunta a un posible mecanismo de integración entre la edad de la planta y su estado nutricional, con el que se determina la capacidad de la planta para responder a las señales inductoras de la floración. En esta señal dependiente de la edad, los genes *TEMPRANILLO* (*TEM*) reprimen la expresión de *FT*, de manera que *CO* no pueda activar su expresión en fases juveniles del desarrollo.

### FLORÍGENO: INTEGRACIÓN ESPACIAL DE LA SEÑAL

De todo lo expuesto se extrae una conclusión: las plantas han desarrollado un mecanismo de inducción de la floración que aglutina señales muy diversas, tanto ambientales como relacionadas con su estado nutricional y edad. Este mecanismo presenta la robustez necesaria para distinguir entre las señales reales y el ruido de fondo, la plasticidad que permite adaptarse a hábitats muy distintos y una estructura que limita la acumulación de mutaciones que impidan la floración. A ello contribuye en gran medida la arquitectura de la maquinaria de señalización de la floración, que se podría describir como una red de carreteras con múltiples nodos o intersecciones, todas confluyendo en un mismo destino. Así, en lugar de existir un único punto de integración de la información, las señales se van amplificando,

matizando e integrando en numerosos nodos, que a su vez distribuyen la información en cascada.

Si nos fijamos en las señales inductoras de la floración podríamos definir esencialmente tres rutas de señalización: la ruta dependiente de fotoperíodo, la ruta dependiente de la temperatura y la ruta que responde al estado nutricional de la planta (basada en los azúcares circulantes y en las giberelinas).

Una observación interesante es que en la mayoría de las especies, la decisión de florecer no tiene vuelta atrás. ¿Cómo se convierten señales pequeñas, a veces aditivas y a veces contrapuestas, en una decisión concreta de florecer? De nuevo, la respuesta reside en la arquitectura de la red de señalización. En cada nodo de integración se evalúa el balance de actividades promotoras y represoras de la floración y el resultado se transmite al siguiente nodo en la cascada. En último término, la decisión irreversible de florecer depende de un mecanismo de acumulación progresiva de los integradores florales, que solo cuando superan cierto nivel umbral pueden activar el programa de desarrollo floral.

Por último, una cuestión planteada hace al menos un siglo y no resuelta hasta estos últimos años es cómo se produce la integración espacial de las señales inductoras de la floración. La idea de que las hojas participan en la generación de alguna señal química que influye a distancia en la floración la expresó por primera vez Julius von Sachs en 1865 y la rubricó James Knott (1934), de la Universidad de Cornell, con sus trabajos con la espinaca. Knott descubrió que la percepción del fotoperíodo

tenía lugar en las hojas. Dado que el desarrollo floral sucede en el ápice de la planta, debería existir una señal de larga distancia que fuera transmitida desde las hojas hasta el ápice para iniciar la floración.

Sin embargo, el término «florigeno» fue acuñado por el fisiólogo vegetal ruso Mikhail Chailakyan (1936), quien demostró que la señal inductora de la floración podía ser transmitida mediante un injerto de plantas a las que se había inducido la floración a plantas que crecían en condiciones no inductoras. La universalidad de esta señal encontró apoyo en nuevos estudios con injertos interespecíficos realizados por Jan Zeevaart, de la Universidad de Michigan, a lo largo de varios años con la familia de las Crasuláceas, que cuenta con plantas de día largo y de día corto: en cualquiera de las combinaciones de injertos entre dichas plantas, la planta inducida transmitía la señal a la no inducida, aunque sus hábitos de floración fueran opuestos.

Desde entonces, la búsqueda del florigeno —la identificación de su naturaleza molecular— ha originado numerosas teorías. Georges Bernier, de la Universidad de Lieja, ha propuesto que el florigeno podría consistir en una mezcla de sustancias circulantes por el floema, que cuando alcanzaran unas proporciones relativas determinadas inducirían la floración. Esta observación viene apoyada por la capacidad florigénica que presentan algunas hormonas como las giberelinas o sustancias como la sacarosa, que circulan por el floema.

Sin embargo, varios resultados apuntan, de hecho, a la proteína FT como un componente fundamental del florigeno. En primer lugar, se sabía que FT se localiza preferentemente en el floema; en segundo lugar, se había identificado FT en el exudado floemático de *Brassica napus* en floración, y en tercer lugar, los estudios genéticos habían demostrado que FT resultaba indispensable para la inducción de la floración por parte de CO. Además, se encontró que FT formaba in vivo un complejo con FD, un factor de transcripción necesario para activar directa-

mente a los genes que inician el programa del desarrollo floral y que se expresa únicamente en el ápice. Ello indicaba a las claras que FT, aunque se produjera en el floema de las hojas, se hallaba también presente en el ápice. Mediante técnicas inmunológicas y otros métodos, varios laboratorios, como el de George Coupland, del Instituto Max Planck de Desarrollo Vegetal de Colonia, han conseguido visualizar el movimiento de FT desde las células del floema hasta el meristemo apical. De modo interesante, se ha podido observar tanto en plantas de arroz como de *Arabidopsis*. El hecho de que el papel florigénico de FT se haya conservado y funcione con el mismo mecanismo en plantas tan alejadas evolutivamente apoya la universalidad de esta señal.

Las plantas son, pues, enormemente plásticas a la hora de determinar el momento exacto de florecer, y de ello depende su éxito como especies. Pueden notar casi cualquier variación ambiental, lo que les sirve para predecir e indicar el mejor momento del año para la floración. Además, se aseguran la percepción de los cambios gracias a una gran redundancia en la señalización, de manera que si una ruta falla, la planta todavía pueda dejar descendencia por un mecanismo alternativo. Estamos aún lejos de conocer todos los detalles de este imbricado sistema de señalización. Pero las investigaciones de los últimos años han permitido explicar el proceso molecular de una respuesta fisiológica vegetal de gran trascendencia para el desarrollo humano y que había permanecido secreta desde los comienzos de la agricultura.

---

PARA SABER MÁS

Regulation and identity of florigen: flowering locus T moves center stage. F. Turck, F. Fornara y G. Coupland en *Annual Review of Plant Biology*, vol. 59, págs. 573-594, 2008.

Mais qu'est-ce qui fait fleurir les plantes? F. Parcy en *Pour la Science*, vol. 381, julio de 2009.

Seasonal and developmental timing of flowering. R. Amasino en *Plant Journal*, vol. 61, págs. 1001-1013, 2010.