

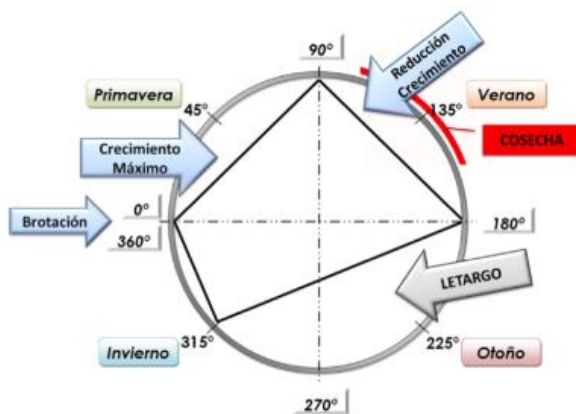
## Los PORQUÉS de la Parada Invernal



### Aplicación a árboles caducifolios y su interpretación fisiológica.

La fase de parada vegetativa, receso “invernal” es una etapa clave en la vida de todo árbol caducifolio y concretamente, en nuestro interés agronómico, en la vida de los árboles frutales de hoja caduca.

En las siguiente imágenes y esquemas tenemos representado, de forma gráfica, el ciclo de vida en un año de este tipo de árboles, iniciándose con la brotación y finalizando en aproximadamente un año en la salida de la parada vegetativa, la parada invernal en nuestras latitudes.



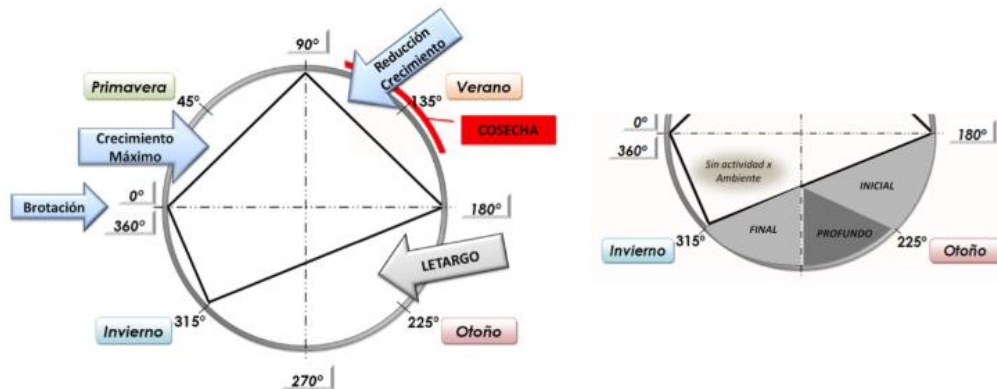


Ilustración.- Modelo del ciclo de vida anual en árboles caducifolios. Adaptado del modelo de Fuchigami, LH., Wisniewsk, M.. Fuente Gil, I.1997.

Como podemos observar y como bien sabemos, esta fase se inicia en los días finales del verano o en los primeros del otoño dependiendo de las especies y variedades que manejemos. Una manzana Golden Delicious se cosecha antes que una Reineta blanca por lo que la entrada en esta etapa tiene sus lógicas consecuencias, iniciándose antes en la primera variedad.

Aquí es cuando surge el primer por qué del receso invernal, y es saber cuál es su finalidad. Pues la respuesta es más que lógica y se trata de un mecanismo de protección del árbol frente a lo que se le viene encima y que no es otra cosa que el crudo invierno, o no tan crudo dependiendo nuevamente de la latitud en la que estemos pensando, pero que aun así no será la situación más idónea para el desarrollo de nuestro árbol.

De esta forma el árbol se protegerá de fríos y excesos de humedad fundamentalmente. Pero como la naturaleza es muy sabia y sencilla en sus mecanismos generales ha convertido esta fase, en principio de inmovilidad, en una forma de reutilizar y almacenar gran parte de la energía invertida en los procesos de desarrollo de la primavera y verano anteriores, pensado como siempre en la continuidad de su especie para el ciclo venidero.

Y aquí es donde surge un nuevo por qué, que es saber cómo se inicia esta etapa.

### ***Entrada en la Parada Invernal.***

El árbol, y la gran mayoría de especies vegetales, tienen dos formas básicas de interpretar el medio en el que se desarrollan. Como ya se ha mencionado en numerosas ocasiones en esta web, las plantas “no tienen la capacidad de moverse” como podemos hacerlo nosotros y han tenido que desarrollar otros mecanismos para adaptarse al medio que las rodea.



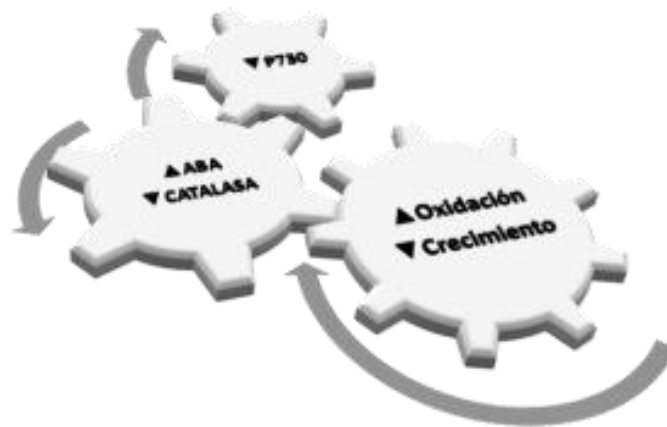
Uno de estos mecanismos ha sido la capacidad de interpretar ciertas variables ambientales como pueden ser temperatura, luminosidad, humedad, etc. y desarrollar diversos mecanismos para adaptarse a ellas. De esta forma tendremos que nuestro árbol empezará a decidir que ha de entrar en receso a través de dos tipos de señales fundamentales:

- Señales Exógenas ó Ambientales.
- Señales Endógenas.

Cuando la situación más favorable al crecimiento y reproducción ha pasado se acerca una etapa desfavorable, el invierno, y el árbol es capaz de anticiparse a su llegada detectando dos factores ambientales fundamentales, la luminosidad y la temperatura.

- Señales Exógenas ó Ambientales
  - Fitocromo (P730).
  - Termoperíodo.

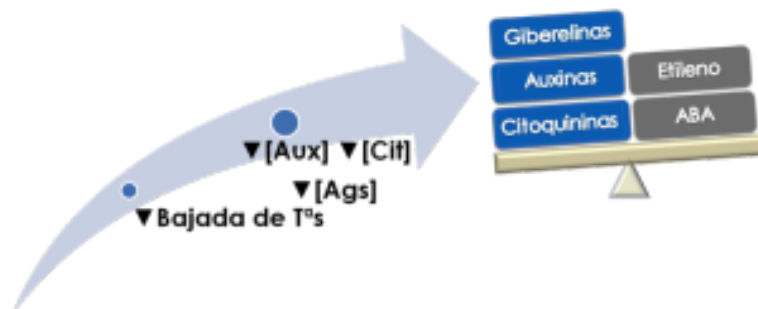
El **Fotoperíodo**, en especies caducifolias tiene menor incidencia que el termoperíodo, pero aun así veremos sus mecanismos básicos. El árbol es capaz de detectar que los días se van acortando (aumento de días cortos) gracias a una sustancia fotorreceptora (proteína + pigmento) denominada fitocromo. De los dos tipos que hay, P660 y P730, nos quedaremos con el segundo que es fisiológicamente activo (absorberá luz a un máximo de longitud de onda de 730 nm). El aumento de días cortos tiene un efecto negativo sobre la síntesis de fitocromo P730, localizado en los cloroplastos de las hojas. Al reducirse éste disminuyen también procesos de crecimiento. Al disminuir el crecimiento la síntesis de auxinas, citoquininas y AGs también es menor, al contrario que el ABA (ácido abscísico), que aumenta en proporción. El ABA, además de desencadenar rutas metabólicas de senescencia, “impermeabiliza” las membranas celulares impidiendo la correcta asimilación de compuestos, entre ellos los fosfatos, lo cual influye negativamente sobre procesos genéticos (ADN, ARN, etc, es decir ácidos nucleicos). A su vez menos P730 significa mayor reducción de la enzima catalasa, responsable de metabolizar el Peróxido de Hidrógeno, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, que se irá acumulando, con una alta capacidad oxidativa, que llevará a la muerte de las células de la hoja.



El **Termoperiodo** será, de las señales externas, la más importante en las especies caducifolias de nuestras latitudes. La bajada en las temperaturas al inicio del otoño trae como consecuencia una reducción generalizada en el metabolismo de la planta, lo que se resume en: reducción en la actividad enzimática / reducción de la intensidad respiratoria / reducción de la actividad fotosintética / reducción de la actividad transpiratoria (influencia del ABA) / disminución de la velocidad de absorción de agua y de soluciones nutritivas / baja asimilación de sustancias nitrogenadas / baja asimilación de P y K.

A nivel hormonal se da una reducción en síntesis de auxinas, citoquininas y AGs con lo que el balance se descompensa a favor de Etileno y ABA desencadenando procesos de senescencia (abscisión de hojas, menor tasa respiratoria, paralización de metabolismo, etc). El ABA será el encargado, al igual que ocurre en las semillas, de mantener latentes las yemas protegiéndolas de las bajas temperaturas hasta que las condiciones de brotación sean las adecuadas.

Como podemos observar es una fase en la que se solapan mecanismos propios de situaciones de estrés como puede ser el claro ejemplo en el que una situación de déficit hídrico provoca un aumento de concentración de ABA que redundará en una menor tasa transpiratoria mediante el cierre de estomas.





A nivel interno tendremos las **señales endógenas** regidas en todo momento por el balance hormonal, que como siempre destacamos es quien regula el comportamiento de las plantas.

Cierto es que la entrada en parada invernal va asociada a procesos de senectud por lo que comparte otras señales más fácilmente visibles en cultivos herbáceos como pueden ser la edad celular y el estado reproductivo. La edad celular a la hora de determinar una diferenciación, por ejemplo, en células de estructura con una mayor lignificación, y el estado reproductivo cuando tras la fructificación y madurez se desencadenan procesos de senescencia. Pero en un árbol estos dos factores son más sutiles, pues a diferencia de una planta anual éste continuará vivo.

Dentro de la etapa de entrada en el letargo se produce la acción más visible de ésta y que todos podemos reconocer en el cambio de coloración de las hojas y en su posterior caída. Es la estampa más bucólica del otoño. Es la senescencia foliar, la caída de las hojas.

La senescencia es un proceso muy ligado a la preparación para el letargo invernal, sobretodo la senescencia en hoja. Aunque la senescencia en sí, como ya hemos visto en otros capítulos, es un proceso que se presenta continuamente a lo largo de todo el ciclo de la planta (caída de flores, frutos, hojas, renovación radicular, etc). A nivel interno se encuentra regulado por varias señales metabólicas, destacando la relación entre citoquininas y etileno que será la que marque la creación de la capa de abscisión que provocará la caída de la hoja. La edad de la hoja es crítica, con un descenso en la tasa fotosintética, así como la acumulación de azúcares que también es un detonante de la senescencia.

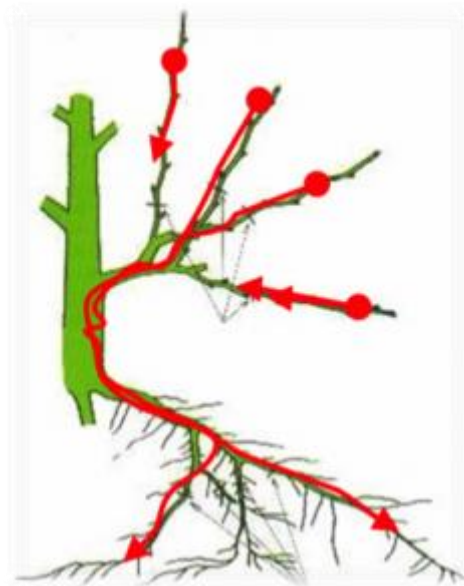
A nivel hormonal auxinas, citoquininas, AGs y poliaminas inhiben la senescencia mientras que etileno y ABA lo promueven. El ác. salicílico, jasmonatos y brassinoesteroides suelen actuar como promotores de senescencia, aunque más ligados a procesos de defensa frente a ataques bióticos.

En términos metabólicos toman relevancia procesos catabólicos y los nutrientes liberados son dirigidos y almacenados en órganos de reserva (o a puntos de crecimiento activo). Esto es lo que ocurre en tejidos fotosintéticos, es decir, en las hojas.

Como podemos ver se trata de una clara fase de reciclaje, con un aumento de procesos catabólicos.

Cuando el “verde”, la clorofila, se degrada toman relevancia los colores otoñales, es decir, carotenoides, antocianinas, betacianinas y flavonoides. Las proteínas revierten en AA que son llevados a órganos de reserva. Clorofila, proteínas, RNA, lípidos de membrana, etc. terminan siendo desmantelados en:

- Carbono, básicamente en forma de carbohidratos (almidón, azúcares).
- Nitrógeno, revertido a órganos de reserva fundamentalmente en forma de amonio (tóxico) reconvertido en glutamina.
- Fósforo.
- Otros iones (por ejemplo el Mg central de la molécula de clorofila).



Indirectamente, aunque sabiamente por parte del árbol, una mayor acumulación de reservas significará una mayor resistencia al frío, al disminuir el punto de congelación. Además esto se mejora al darse una reducción en la absorción de agua. También cuando se acerca el momento de la parada se incrementa la lignificación de tejidos, dándoles así mayor resistencia, y los meristemas pasan a estado latente.

Debemos indicar que hay una clara diferencia de entrada y salida del receso entre la parte aérea y la radicular. De forma general la zona radicular entrará en parada de 2 a 3 semanas después que la aérea, y saldrá 2 a 4 semanas antes. La diferencia estriba en el diferencial térmico entre suelo (50-60 cm de profundidad) y aire.





Una vez en parada el árbol deberá comenzar a preparar la salida de la misma.

### ***Salida de la Parada Invernal.***

El árbol empleará las mismas señales que utilizó para la entrada en letargo, es decir, señales externas e internas, aunque en esta ocasión el camino llevará el sentido inverso al de entrada.

- Fotoperiodo; alargamiento de días detectado en las escamas de yemas. Nuevamente será el fitocromo P730 el detonante de los mecanismos necesarios para salir del receso, aunque en sentido inverso al visto hasta ahora.
- Temperatura: acumulación de Horas Frío. Las más efectivas entorno a 7°C, dependiendo de especies y variedades. Este factor será, nuevamente, dentro de las señales externas el más importante, y también el más conocido por todos los fruticultores. El frío adecuado degrada ABA e inhibe su síntesis favoreciendo la de AGs. Los rangos de temperatura varían entre especies pero la ideal se marca entorno a 7°C. Otras referencias marcan 5°-7°, y otras cambian el rango a 3°-5°. Por el contrario,  $t^{\circ} \geq 20^{\circ}\text{C}$  anulan horas frío. Cuanto más alta sea la temperatura mayor será la reducción de horas frío. Un detalle importante será el que tanto ABA y AGs compartan la misma ruta de síntesis basada en el ácido mevalónico. Al reducirse la producción de ABA los recursos se derivarán a una mayor formación de AGs, reduciendo de esta forma la señal de dormancia emitida por el ABA. De igual forma también se incrementa la síntesis de citoquininas, por la misma vía.



Cada especie y variedad deberá acumular un número característico de horas frío.

Tabla.- Eficiencia en unidades de frío de distintas  $t^{\circ}\text{C}$  en melocotón.

(Richardson et al., 1.974).

Rango de $T^{\circ}\text{C}$	Unidad equivalente de Frío
< 1,4	0
1,5 – 2,4	0,5
2,5 – 9,1	1
9,2 – 12,4	0,5
12,5 – 15,9	0
16,0 – 18,0	-0,5
19,5	-1
21,5	-2





Tabla.- Eficiencia en unidades de frío de distintas  $t^a$ s ( $^{\circ}C$ ) en manzana (var. Starkrimson).  
(Modelo Carolina del Norte, desarrollado por Shaltour y Unrath, 1.983).

Rango de $T^a$	Unidad equivalente de Frío
-1,1	0
1,6	0,5
7,2	1
13,0	0,5
16,5	0
19,0	-0,5
20,7	-1
22,1	-1,5
23,3	-2

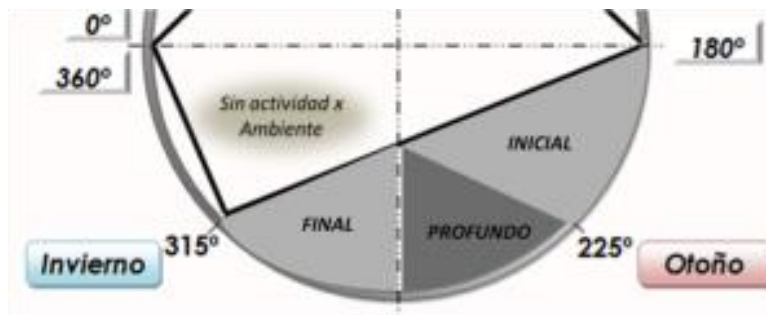


Tabla.- Horas frío necesarias (<7°C) para cumplir letargo según especies. Adaptado de Sozzi, Gabriel O. (2008).

<b>Especie</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>
<b>Albaricoquero</b>	200-500	900
<b>Almendro</b>	100	500
<b>Arándano</b>	700	1200
<b>Avellano</b>	800	1600
<b>Caqui</b>	100	500
<b>Ciruelo europeo</b>	700	1600
<b>Ciruelo japonés</b>	100-600	1000
<b>Cerezo</b>	500-800	1500
<b>Frambueso</b>	600	1600
<b>Kiwi</b>	700	1400
<b>Manzano</b>	200-800	1700
<b>Membrillero</b>	100	500

<b>Melocotonero</b>	100-400	1100
<b>Nogal</b>	400	1500
<b>Peral</b>	500	1500
<b>Vid</b>	100-500	1400

Como factor endógeno, como siempre, tomará relevancia el equilibrio hormonal, con una mayor dominancia de hormonas de crecimiento frente a las de dormancia. Pero una vez cumplidos estos requisitos (días largos, horas frío, equilibrio interno) el árbol no tiende a brotar. Esto se debe a que el árbol entiende que ha pasado lo más duro del invierno pero que aún existe riesgo de fríos (heladas) por lo que ha de cumplir otro condicionan.



Estaremos en la fase comprendida entre 315° y 360° del modelo de Fuchigami y Wisniewsk, donde el árbol acumula lo que ahora denominaremos Horas Grado, es decir, temperaturas por encima de un mínimo, propio de cada especie y variedad, hasta cumplir un total que indicará al árbol que ha llegado el momento de brotar, en una situación ya favorable.

$$\text{Horas } \frac{\text{grado}}{\text{día}} = \text{horas a } t^{\text{a}} \times (t^{\text{a}} - t^{\text{a}} \text{ umbral})$$



Como vemos, y como siempre indicamos, todos los factores terminan siendo interpretados por el árbol a través del Equilibrio Hormonal, su Lenguaje Interno. La proporción básica entre Auxinas, Citoquininas y AGs por un lado y Etileno y ABA por otro llevará a la planta, al árbol en este caso, hacia una u otra etapa de su ciclo de desarrollo.

#### Bibliografía:

- **Morfología y fisiología del árbol frutal.** Fernando Gil-Albert, Fernando Gil-Albert Velarde. Mundi-Prensa Libros, 1995.
- FUCHIGAMI, LH., WISNIEWSKI, M. 1997. Quantifying bud dormancy: Physiological approaches Hortscience, Vol. 32, N° 4, p: 618-623.
- GIL, G. 1997. Fruticultura. El potencial productivo. Crecimiento vegetativo y diseño de huertos y viñedos. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 342 p.
- **Quantifying bud dormancy: Physiological approaches Hortscience**, Vol. 32, N° 4, p:618-623. FUCHIGAMI, LH., WISNIEWSKI, M. 1997.
- **El potencial productivo. Crecimiento vegetativo y diseño de huertos y viñedos.** GIL, G. 1997. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- **Fundamentos de Fisiología Vegetal.** J. Azcón-Bieto, Manuel Talón. McGraw Hil. Ube.2º Ed. 2.008.
- CARTILLA DIVULGATIVA SITOP-HUASCO. Año I, N° 2, Febrero de 2.010.
- **Las Heladas en Fruticultura.** Sergio Antonio Toledo Vivas. Ing. Agrónomo. Universidad Católica de Valparaíso.