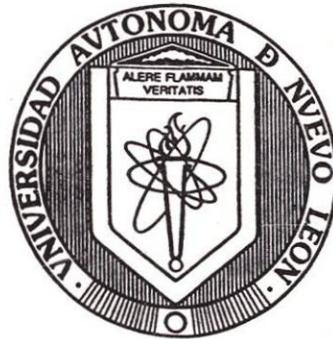


UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



SENESCENCIA Y ABSCISIÓN EN LAS PLANTAS

SEMINARIO

(OPCION II-A)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

INGENIERO AGRICOLA

PRESENTA

EDGAR MOLINA ENGUMETA

529

MARIN, N.L

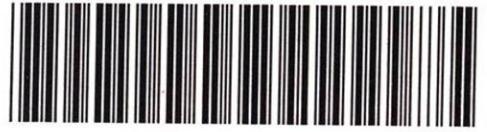
SEPTIEMBRE DE 1996

FA1
1996
C.5

1529

1

FA1
1996
C.5



1080071988

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON
FACULTAD DE AGRONOMIA



SENESCENCIA Y ABSCISIÓN EN LAS PLANTAS

SEMINARIO
(OPCION II-A)
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRICOLA
PRESENTA
EDGAR MOLINA ENGUMETA

MARIN. N.L

SEPTIEMBRE DE 1996

12530 *u*

5377

T
94529
M6

Biblioteca Central Magna
UANL
FONDO
TESIS
(71988)

BURDI Rangel Frías
UANL
FONDO
TESIS LICENCIATURA

DEDICATORIA

A DIOS:

Por guiarme a lo largo
de todo el camino y por haberme
permitido lograr una etapa más
en mi vida.

A mi Padre:

Sr. Adelin Molina D.

Con agradecimiento : por su apoyo y comprensión . Admirable por su espíritu de lucha, bondad, honestidad y rectitud, que con su amor y disciplina me guió en el camino de la vida, para alcanzar mis metas trazadas y ser un hombre de bien.

A mi madre:

Sra. Guadalupe Engumeta de Molina.

Con amor , pues con dedicación, cariño, valor ante la vida y sus sabios consejos, fueron ejemplo y fuente de inspiración hacia mi superación personal y profesional.

A mis Abuelos:

Les dedico con cariño y respeto el presente trabajo; que gracias a sus ejemplos, esfuerzos y sacrificios hicieron posible lograr un paso muy importante en mi vida.

A mis hermanos:

Octavio

Fredi

Con el gran cariño que siento por cada uno de ellos, y rogando a Dios, porque la unidad, comprensión y amor perdure entre nosotros.

A la Familia Garza Contreras.

A quienes agradezco profundamente por su hospitalidad, cariño y apoyo incondicional, como moral que me brindaron en todo momento. Además , por hacer de su casa mi propio hogar.

A la Familia Rodríguez Hinojosa.

Por su gran apoyo espiritual y material que me brindo en todo momento.

A todos mis maestros y compañeros:

Por haberme brindado su amistad y conocimientos; durante toda la etapa de mi carrera.

En especial al Ing. Raúl Rodríguez e Ing. Alfredo Fraire Galvan: Por sus guías y grandes ayudas en la realización de este trabajo, por los conocimientos y consejos que siempre me brindaron, *mi profundo agradecimiento.*

A mi asesor:

Ing. M. C. J. Manuel Garza G.

Por su valiosa colaboración y motivación durante el desarrollo de este trabajo.

A todos gracias...

INDICE

INTRODUCCION.....	1
LITERATURA REVISADA.....	2
SENESCENCIA.....	2
<i>PERIODICIDAD CÍCLICA DE LOS CRECIMIENTOS VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO.....</i>	<i>3</i>
<i>ASPECTOS METABÓLICOS DE LA SENESCENCIA.....</i>	<i>7</i>
<i>COMPETENCIA POR NUTRIENTES EN LA SENESCENCIA.....</i>	<i>11</i>
<i>LAS HORMONAS Y LA SENESCENCIA.....</i>	<i>12</i>
CITOCININAS.....	12
AUXINAS, GIBERELINAS Y SUSTANCIAS ACELERANTES.....	14
ABSCISIÓN.....	15
<i>ASPECTOS ANATÓMICOS DE LA ABSCISIÓN DE LAS HOJAS.....</i>	<i>21</i>
<i>CONTROL HORMONAL DE LA ABSCISIÓN DE LAS HOJAS.....</i>	<i>24</i>
AUXINAS.....	24
Compuestos aceleradores.....	26
GIBERELINAS.....	26
ÁCIDO ABCÍSICO.....	27
ETILENO.....	27
OTRAS HORMONAS INDUCTORAS DE LA SENESCENCIA.....	28
BIBLIOGRAFIA.....	30

INTRODUCCION.

Normalmente el desarrollo de una planta se ajusta a las estaciones del año en una forma que le permite sobrevivir en periodos de condiciones ambientales desfavorables, tales como sequía o las heladas. Esta adaptación casi siempre implica una cesación temporal del crecimiento y la supresión del metabolismo, colocando a la planta en un estado que se denomina de *latencia*. Esta, de ordinario, va acompañada o es seguida por la senescencia y la caída de partes de las plantas que no serían toleradas o podrían ser perjudiciales en condiciones desfavorables. Por ejemplo, las hojas de los árboles deciduos caen por el proceso de *abscisión de las hojas*. Más aún, el inicio de la latencia implica el desarrollo de estructuras especializadas resistentes que protegen a los puntos de crecimiento latentes, por ejemplo, las escamas que cubren a las yemas invernales de los árboles y los diversos órganos subterráneos de supervivencia de plantas herbáceas perennes, incluyendo las yemas, bulbos y tubérculos cubiertos por escamas.

La abscisión de las hojas se efectúa por la formación de una zona localizada de desintegración de la pared celular, en que interviene la acción de celulasas, en la base del peciolo. La abscisión de las hojas es otra característica del desarrollo de las plantas que está bajo control de múltiples reguladores del crecimiento. En condiciones normales, la auxina que viene de la lámina de la hoja inhibe el desarrollo de la zona de abscisión, ya que si se corta la lámina cerca del peciolo, éste se separa en uno o dos días, pero esto puede ser impedido aplicando auxina. De manera similar, la auxina contrarresta el desarrollo de las zonas de abscisión en los pedúnculos de los frutos y en forma comercial se obtienen reducciones importantes en las pérdidas de frutos por abscisión prematura, asperjando con auxina los árboles frutales. Por otra parte, varias sustancias diferentes del ácido abscísico aceleran la abscisión. en forma notable el gas etileno.

LITERATURA REVISADA

SENESCENCIA

La senescencia se define como la falla general y creciente de muchas reacciones sintéticas que preceden a la muerte de las células (Osborne, 1967). La senescencia o envejecimiento es la fase de crecimiento vegetal que se extiende de la plena madurez a la muerte real y se caracteriza por la acumulación de productos metabólicos y pérdida de peso en seco, sobre todo de las hojas y frutos. La senescencia de las hojas se pone de manifiesto en el amarilleo y pérdida de clorofila que tienen lugar antes de la abscisión o antes del marchitamiento y muerte de aquellas hojas que no sufren abscisión. En las plantas perennes, la senescencia puede constituir también un proceso activo de protección; con frecuencia se exportan asimilados de la hoja senescentes a la planta madre, lo que permite dar mayor protección a la planta contra el frío, la sequía y otras condiciones adversas.

Addicott (1969) recomendó aplicar el término "fitogerontología", paralelo a "gerontología" (el estudio científico de los fenómenos del envejecimiento y los problemas de la senectud), al estudio de la senescencia de las plantas y a algunos de sus aspectos específicos, como la abscisión. (5)

Las plantas se desarrollan continuamente desde su germinación hasta su muerte. La última parte del proceso del desarrollo que lleva de la madurez a la completa y final pérdida de organización y funciones se denomina *senescencia*. Es característico del determinismo del vegetal que la senescencia no sea simplemente un descenso paulatino de los procesos vitales sino un proceso o series de procesos muy bien ordenados y programados. Las plantas no se van "desintegrando" o "deshaciendo" al envejecer; envejecen igual que se desarrollan, de modo ordenado. (1)

PERIODICIDAD CÍCLICA DE LOS CRECIMIENTOS VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO.

La periodicidad del crecimiento se manifiesta no solo en términos de variaciones estacionales en los aspectos cuantitativos del crecimiento, sino también en el desarrollo de ciertos órganos en una etapa del ciclo vital, y el de otros órganos en otra etapa. La periodicidad más evidente en los aspectos cualitativos del crecimiento vegetal es el desarrollo cíclico de órganos vegetativos y reproductivos, observable en muchas especies vegetales.

La periodicidad estacional de las especies anuales es similar entre ellas, y comprende las siguientes secuencias:

- 1) germinación de la semilla.
- 2) desarrollo vegetativo.
- 3) *floración y fructificación, acompañadas generalmente - al menos al final - por una lenta disminución del crecimiento vegetativo.*
- 4) senectud.
- 5) muerte de todos los órganos, excepto las semillas.

Todas dichas especies son perennes solo por sus semillas.

La periodicidad estacional de las especies anuales no es, sin embargo, inmutable; puede alterarse por diversas circunstancias. La eliminación de las flores o de los frutos, o de ambos, a menudo provoca la aceleración o la reanudación del crecimiento vegetativo. Igualmente, un cambio en la longitud del fotoperíodo a la llegada de la senectud, puede causar a menudo un rejuvenecimiento del crecimiento vegetativo.

El desarrollo cíclico de los órganos vegetativos y reproductivos es similar en todas las especies bienales. Las plantas de este tipo se desarrollan solo vegetativamente durante la primera estación de crecimiento, formando algunas de ellas órganos subterráneos mediante los que sobreviven en invierno. En muchas plantas bienales las hojas resisten al frío y

sobreviven en los meses de fríos sin menoscabo. Durante la segunda estación del crecimiento se renueva el crecimiento vegetativo, pero muy pronto le sigue el desarrollo reproductivo. La muerte de las plantas se produce casi en seguida de la formación de las semillas y los frutos. Del mismo modo que en las anuales, el ciclo vital de las bienales puede alterarse por circunstancias varias. Por ejemplo, muchas se transforman en anuales cuando crecen en climas más cálidos o de estación más larga que en las que normalmente son bienales.

Hay una mayor diversidad de tipos de ciclos de desarrollo reproductivos y vegetativos en las especies perennes, que en las que viven solo una o dos estaciones de crecimiento. Las líneas siguientes se refieren particularmente a las plantas de climas templados. En muchas plantas perennes leñosas, las flores se desarrollan en primavera, antes de reanudarse el crecimiento vegetativo; o simultáneamente con las primeras etapas del desarrollo de los nuevos vástagos foliares. Ejemplos de especies que presentan este tipo de periodicidad incluyen muchos árboles frutales (duraznero, cerezo o guindo, manzano, etc.) . En algunas especies leñosas, como la morera, en que las flores se originan de los meristemas auxiliares en el vástago de la estación corriente, la floración se produce al final de la misma estación de crecimiento. En muchas especies leñosas perennes, las flores no se desarrollan hasta después que el crecimiento vegetativo de la estación está total o casi totalmente completado. Así sucede en muchas especies que llevan inflorescencias terminales en el extremo de los vástagos crecidos en la misma estación; pueden citarse la lila, el castaño de Indias, etc.

Al igual que en las plantas leñosas, el desarrollo de las flores en las plantas perennes herbáceas puede producirse antes de comenzar el crecimiento vegetativo de la misma estación, simultáneamente con el desarrollo de tallos y hojas, o solo hacia el final del período de desarrollo vegetativo. El primero de estos tipos de crecimiento periódico, que es el menos común, se observa en algunas especies de floración primaveral. El segundo tipo es

también característico de muchas plantas herbáceas de floración primaveral, pero ello no significa que esté limitado a esas especies. El tercer tipo de periodicidad de crecimiento es particularmente común entre las plantas de floración estival y otoñal, y también de todas las especies que producen inflorescencias terminales en los tallos foliares.(3)

Según su hábito de desarrollo, envejecen de modos o maneras muy diferentes. Puede ser que se vuelva senil y muera como un todo al mismo tiempo, como ocurre en muchas plantas anuales después de la floración, o bien puede ocurrir una senescencia progresiva de las diversas partes conforme envejece toda la planta, quedando ciertas partes activas y en estado juvenil (generalmente las partes apicales del tallo y raíz) en tanto que las partes más viejas (particularmente las hojas viejas) se vuelven seniles y mueren. También puede ocurrir una senescencia simultánea o secuencial de una parte de la planta (como parte aérea de perenne o bianual invernante, o las hojas de un árbol decíduo), en tanto que el resto queda vivo. Finalmente durante el proceso de maduración de los tejidos, ciertas células como los vasos del xilema, las traqueidas o el tejido esclerénquimatoso, pueden hacerse seniles y morir aunque la planta como un todo siga aún creciendo vigorosamente.

Los modelos de la senescencia tienen diferencias importantes tanto en las causas y naturaleza de sus procesos como en el grado de reversibilidad. Algunos tipos de senescencia están estrechamente correlacionados con los eventos del desarrollo de la planta como un todo. Por ejemplo, en las plantas **monocárpicas** (aquellas que florecen solamente una vez y luego mueren) tiene una estrecha relación con el proceso de floración y el desarrollo de los frutos. Si se quitan las flores o los frutos la senescencia puede ser propuesta; si la planta se mantiene bajo condiciones desfavorables a la floración (por ejemplo, fuera de su fotoperiodo) su senescencia puede posponerse por muchos años. De hecho, algunas plantas monocárpicas viven muchos años antes de florecer, pero cuando fructifican, mueren (por ejemplo, el maguey o Agave). Pero algunas plantas perennes como

el pino de conos aristados (*Pinus aristata*) de las montañas de California puede alcanzar los 5,000 años.

Entonces, por una parte, la senescencia siguiente a la fructificación o la senescencia de la flor después de la fertilización es aparentemente irreversible y es una consecuencia inevitable de la floración o fructificación; por lo tanto no está bajo el control de la planta en el sentido de que pudiera estar influenciada por estímulos internos o externos. Por otra parte, la rápida senescencia de una hoja cortada puede revertirse y ésta rejuvenecerse por aplicación de citocininas o poniéndola a enraizar; de manera similar, en plantas como el frijol o el tabaco las hojas viejas entran en senescencia al desarrollarse la planta, pero esta senescencia puede revertir si se corta su parte superior.

Estas observaciones sugieren que pueda haber más de un proceso de agente causal de la senescencia característico según las diferentes situaciones o los diferentes tejidos. Esto afirma la idea de que no es simplemente un descenso paulatino de las células y tejidos sino una parte programada en el desarrollo. La senescencia es a menudo una gran ventaja para las plantas que entrarían en serias dificultades si no ocurriese. La caída de las hojas en los árboles deciduos es una parte esencial en la adaptación al invierno. A menudo las hojas más viejas de las plantas herbáceas envejecen y mueren, y su contenido de nutrientes es transportado para la nutrición de las partes en crecimiento. La senescencia y la muerte son esenciales para el funcionamiento de las células del xilema y del esclerénquima. Estas funciones son tan importantes que es improbable que ocurran al azar.(1)

El periodo de vida de una hoja lo determinan las condiciones en que crece y puede incrementarse o reducirse por varios medios. Si no queda en la planta más que una hoja, ésta podrá sobrevivir varias veces más que otra hoja que corresponda a una planta intacta (Osborne, 1967). Por ejemplo, estacas de hojas o las hojas simples que no compiten con otros tejidos y órganos por la obtención de nutrimentos y sustancias de crecimiento, pueden vivir durante largos periodos.

Por otra parte, la duración de la vida disminuye debido al desarrollo de zonas absorbentes metabólicas en otras partes de la planta, así como fotoperiodos desfavorables y larga permanencia a la sombra.

Aparentemente, la senescencia de las plantas está bajo control correlativo, ya que parecen coordinarse las senescencias individuales de las partes de toda la planta. La capacidad de los frutos en desarrollo para movilizar nutrimentos de las hojas y otras partes vegetales, puede indicar que la senescencia de las hojas y tallos representa una especie de muerte por inanición (Molisch, 1938). En las plantas anuales existen sincronización entre la maduración de los frutos y la senescencia de otras partes de la planta.

La senescencia recibe el estímulo de factores ambientales que suprimen el crecimiento vegetal, como son las limitaciones impuestas por la insuficiencia de nutrientes del suelo, agua, calor, y luz (Leopold, 1964a). La relación causal entre el desarrollo de los frutos y la senescencia vegetal puede demostrarse quitando las flores y frutos de las plantas, lo que retrasa la iniciación de la senescencia; no obstante, se han obtenido resultados distintos con algunas plantas perennes; por ejemplo, desprender los frutos del manzano en la cosecha, apresura la senescencia de las hojas. (G. S. Martín, comunicación privada).(5)

ASPECTOS METABÓLICOS DE LA SENESCENCIA.

A nivel celular la senescencia parece estar controlada rígidamente si bien no se conocen los mecanismos de control. Las células senescentes sufren una reducción de su estructura y la mayoría de las inclusiones membranosas subcelulares se rompen. Se ha sugerido que la vacuola actúa como un lisosoma, secretando enzimas hidrolíticas que digieren el material celular que ha dejado de ser necesario. Es evidente que ocurre algún tipo de destrucción del tonoplasto y las enzimas hidrolíticas se liberan al citoplasma. Sin embargo, la situación no es tan simple pues también se reduce la estructura interna de los

cloroplastos y mitocondrias, y parece que esto sucede antes que se rompan sus membranas externas. Por lo tanto, parece probable que se inicien procesos de degradación o se eliminen procesos de síntesis, tanto en los organelos como en las células. Posiblemente la misma señal que causa la senescencia en las células es percibida también por sus organelos provocando que lleguen a la senectud simultáneamente.

En el metabolismo y contenido de los órganos en senescencia tienen lugar cambios conspicuos. Se ha observado un decrecimiento en el DNA, RNA, proteínas, iones inorgánicos y varios nutrientes orgánicos. Ocurren cambios profundos en la velocidad de ciertas reacciones metabólicas. Algunos de los rasgos del metabolismo de hojas senescentes se muestran en la fig. 1-1. La fotosíntesis decrece un poco antes que se inicie la senescencia y la destrucción de la clorofila no ocurre si no hasta mucho más tarde.

La pérdida de muchas sustancias poliméricas importantes en las hojas senescentes (por ejemplo RNA, DNA, proteínas) sugiere que la actividad degradativa se acelera en gran medida en la senescencia. El fisiólogo canadiense R. A. Fletcher y su grupo han investigado las cantidades de enzimas hidrolíticas que hay en las hojas de frijol y de rábano. Contrariamente a lo esperado, encontraron que estas enzimas degradativas disminuían extremadamente durante la senescencia como se ve en la tabla I.

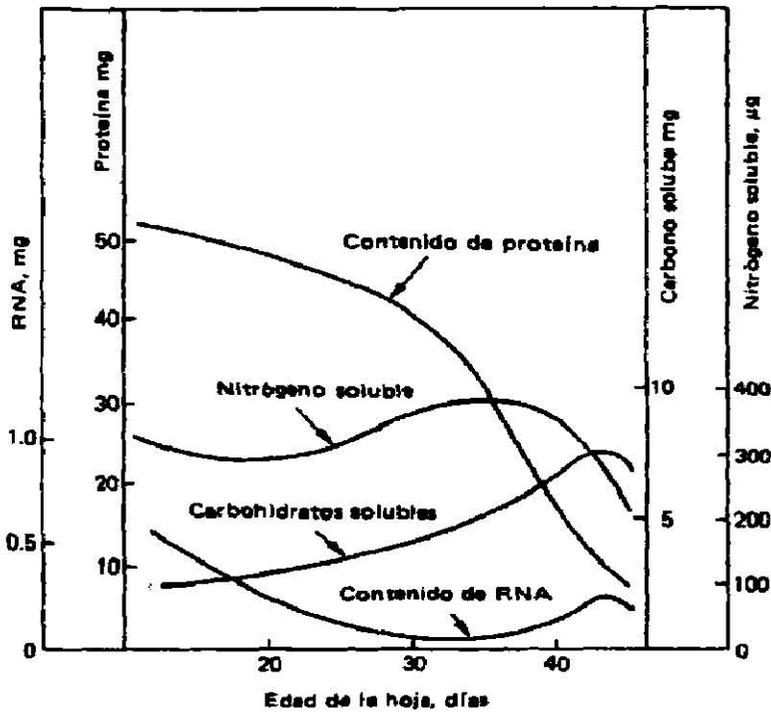
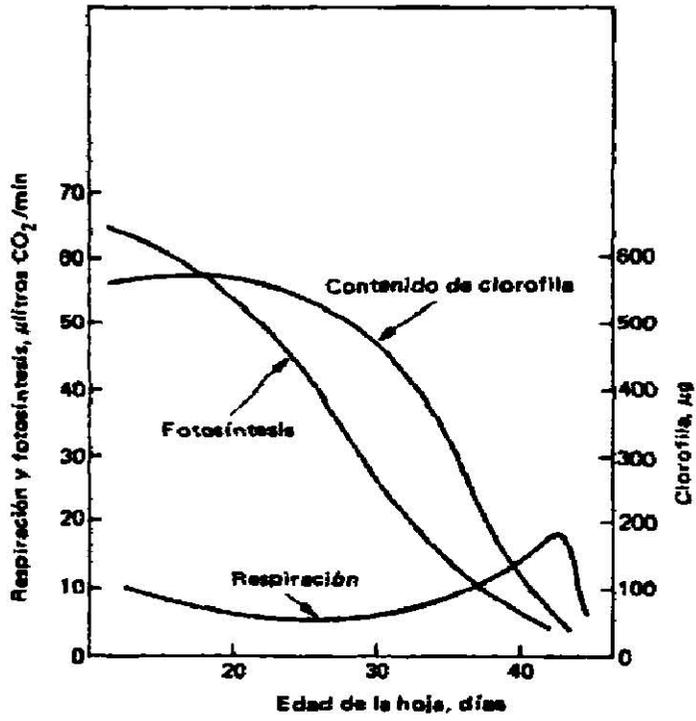


Fig. 1-1. Algunos cambios que ocurren durante la senescencia en hojas de frijol (*phaseolus vulgaris*).

Tabla I. Pérdida de enzimas degradativas en hojas senescentes.

Días después del tratamiento		Hojas de frijol RNA % al test.	asa RNA % al testigo.	Hojas de rábano Clorofila % al test.	Clorofilasa % al test.
0	Testigo	100	100	100	100
4	Senescente	-	-	66	29
4	Tratado con citocinina	-	-	93	91
8	Senescente	-	-	30	0
8	Tratado con citocinina	-	-	78	65
9	Senescente	51	36	-	-
9	Tratado con citocinina	94	60	-	-

Más aún, si ésta revierte por aplicación de citocininas, la cantidad de enzimas de degradación sube en lugar de bajar. Esto quiere decir que las pérdidas durante ese periodo se deben a un descenso en la síntesis más que a un aumento en la degradación. Muchos compuestos poliméricos como las proteínas y el RNA se están produciendo cíclicamente en una hoja con metabolismo activo; es decir, continuamente se están rompiendo y resintetizando. En las hojas senescentes esta producción cíclica decrece y se detiene. La implicación es que la porción de síntesis del ciclo se detiene o decrece más rápidamente que la porción degradativa aunque esta última pueda también tener una tasa decreciente.(1)

COMPETENCIA POR NUTRIENTES EN LA SENESCENCIA.

El fisiólogo alemán H. Molisch sugirió en la década de 1920 que la senescencia podía estar causada por deficiencias nutricionales. Las diferentes partes de la planta compiten por nutrientes, y los frutos y ápices en desarrollo, por ejemplo, pueden crear una mayor demanda en el transporte y acumular así tal cantidad de nutrientes utilizables que las hojas viejas sufran por su carencia. Molisch notó que si se quitan los frutos, semillas o ápices en crecimiento, la senescencia de otras partes de la planta como las hojas se retarda mucho. Esta teoría puede adaptarse a ideas posteriores sobre la dirección del transporte por las hormonas, si se postula que las carencias de nutrientes en las hojas viejas se debe a la dirección del transporte por hormonas producidas en los ápices en crecimiento o en los frutos en desarrollo. El efecto de las citocininas que retrasan o impiden la senescencia al ser aplicadas a las hojas podría ser causar la división celular, posiblemente acompañada de producción de IAA, la que actuaría dirigiendo el transporte hacia el área donde se produce.

Esta visión es extremadamente simple y por lo tanto atractiva. Desafortunadamente varias observaciones hacen poco probable que sea correcta. Por ejemplo, en las plantas dioicas, las que llevan flores masculinas, que no dan frutos y no requieren nutrición adicional, sufren sin embargo igual senescencia que las plantas hembra que fructifican. Si a las plantas anuales como *Xanthium* se les impide florecer dándoles días cortos continuos, eventualmente se tornan seniles sin haber floreado jamás. Más aún, la senescencia en las hojas cortadas puede ser revertida y la hoja rejuvenecida por aplicación de cinetina, pero las de las hojas adheridas a la planta no puede ser revertida. Finalmente, no es posible retardarla en plantas anuales que han floreado o fructificado incluso con aplicaciones masivas de fertilizantes. Si la competencia por nutrientes fuese una causa primaria de la senescencia debería esperarse los efectos opuestos en los ejemplos mencionados.(1)

LAS HORMONAS Y LA SENESCENCIA.

La duración funcional de la vida de las células de las hojas, puede ampliarse o reducirse mediante tratamientos con hormonas. Quizá dicha regulación se lleva a cabo a través de cambios en la síntesis de proteínas y RNA (osborne, 1967). Se ha demostrado que la senescencia natural conlleva una falla general de la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos. Cuando se retarda la senescencia mediante la aplicación de sustancias exógenas del crecimiento, el retraso se debe ya sea al mantenimiento o a un aumento del ritmo de esa síntesis (Osborne, 1967). Por otra parte, el ABA y otros estimuladores de la senescencia provocan una disminución de las actividades sintéticas.

Es posible que el balance entre promotores e inhibidores de la senescencia que se encuentren presentes, sea lo que determina la etapa de senescencia de una hoja o una planta (Leopold, 1967). Así, la longevidad de las hojas es afectada por los niveles de concentraciones de hormonas en las zonas de absorción metabólicas de la planta y asimismo por los niveles fluctuantes de hormonas presentes en las mismas hojas.(5)

CITOCININAS.

Poco después de iniciarse los estudios sobre las actividades biológicas de las citocininas se supo que estas sustancias pueden controlar la senescencia. Richmond y Lang demostraron (1957) que al tratar con citocininas hojas separadas de la planta, puede retrasarse la llegada de la senescencia. La etapa siguiente consistió en estudiar la interacción de las partes tratadas con las no tratadas. En 1959, Mothes y sus colaboradores observaron que si se trata con cinetina parte de una hoja de tabaco, la zona en cuestión permanece verde, mientras que la porción no tratada se pone amarilla. El hecho de que se movilicen nutrimentos de las zonas no tratadas hacia la tratada se pone de manifiesto en el desplazamiento hacia las zonas tratadas con cinetina de la glicina radioactiva aplicada a una

parte de la hoja. Utilizando estacas de frijol que tenían dos hojas primarias, Leopold (1964b) trató una hoja con BA y observó que aún cuando la hoja tratada con citocinina, continuó la fotosíntesis activa, la no tratada sufrió la senescencia a un ritmo más rápido que la hoja primaria de una estaca no tratada. Tales descubrimientos sugieren que la hoja tratada moviliza asimilados de la no tratada, cuya senescencia se acelera por esa razón. Varios investigadores, utilizando marcadores radioactivos, demuestran que las aplicaciones de citocininas incrementan el desplazamiento de los asimilados de las hojas no tratadas hacia las zonas tratadas de las plantas.

Leopold (1964b) distingue dos tipos de proceso de deterioro que tienen lugar en las hojas. El primero se refiere a deterioros progresivos, como sería una reducción del ritmo de respiración y fotosíntesis y una disminución del nivel de RNA. El segundo consiste en el deterioro brusco y simultáneo del contenido de clorofila y proteínas, que se produce cerca del momento de la muerte de las hojas. Leopold (1964b) sugiere que el segundo proceso puede desencadenarse a causa del primero.

Las citocininas son retardadores potentes de la senescencia de las hojas de la mayoría de las especies vegetales y quizá actúan retrasando los cambios terminales en los contenidos de clorofila y proteínas (Leopold, 1964b)(Richmond y Lang, 1957). Osborne (1967) sugirió que el efecto de retraso de la senescencia que ejerce la cinetina puede deberse a su acción sobre la producción de ácidos nucleicos y síntesis de proteínas.

Cierta hipótesis sostiene que la senescencia de las hojas, en plantas con frutos en desarrollo, es resultado de la desviación del desplazamiento de la citocinina natural que se forma en las raíces de las hojas hacia las semillas en desarrollo y que es necesaria para la síntesis de proteínas (Wareing y Seth, 1967). Cierta respaldo recibe esta teoría, pero los niveles más bajos de citocininas naturales que se encuentran en esas hojas, pueden deberse simplemente a la iniciación de la senescencia y no lo contrario.(5)

AUXINAS, GIBERELINAS Y SUSTANCIAS ACELERANTES.

El IAA y las giberelinas aceleran ligeramente la senescencia de hojas cortadas en disco, de plantas vegetativas de bardana (*Xanthium pennsylvanicum*); pero las citocianinas la retrasan firmemente (Osborne, 1967). Algunas auxinas, como la 2, 4-D, retrasan con frecuencia la senescencia de hojas de especies leñosas.

En las hojas se hallan sustancias aceleradoras de la senescencia que no pueden clasificarse ni como auxinas ni como giberelinas. El ABA es una de esos compuestos. La senescencia de las hojas se acelera cuando hay un aumento absoluto en la cantidad de ABA endógeno o cuando hay uno relativo causado por la disminución de otras hormonas (Addcott y Lyon, 1969).

A menudo, el tratamiento de ABA induce efectos de senescencia en las plantas. Al aplicar ABA al follaje se producen cambios de color en las hojas, similares a los que ocurren durante la senescencia (Smith y sus colaboradores, 1968). El ABA ha estimulado la pérdida de clorofila en discos aislados de la mayoría de las especies examinadas (Addcott y Lyon, 1969. El Antably y sus colaboradores, 1967) y acelerado la pérdida de clorofila en ciertas variedades de naranja (Cooper y colaboradores, 1968b). Los tubérculos de papa tratados con ABA se vuelven blandos y senescentes (El -Antably y colaboradores, 1967).(5)

ABSCISIÓN.

Abscisión es la separación de una parte vegetal, como una hoja, una flor, un fruto o un tallo, de la planta madre. Como ejemplos de la abscisión se tienen la coloración otoñal de las hojas y su desprendimiento y caída subsiguientes de algunos árboles frutales, después de su maduración.

Son muchos los factores que pueden iniciar la cadena de eventos que conduzca a la formación de una zona de abscisión y al desprendimiento de alguna parte de la planta. El frío, el calor, la sequía, los compuestos químicos y varios tipos de herida pueden provocar la abscisión (Addicott, 1964). Es posible utilizarse reguladores del crecimiento a fin de acelerar o retrasar los procesos de abscisión; por ejemplo, hay cultivos como el del algodón que deben defoliarse para que pueda efectuarse adecuadamente la cosecha mecánica y resulta conveniente un aflojamiento de los frutos en la cosecha mecánica de la vid y algunos árboles frutales.(5)

La caída de las hojas, en especial de los tallos de árboles y arbustos caducifolios, al llegar el otoño, es un típico fenómeno de ocurrencia periódica en las plantas de las regiones templadas. La abscisión de las hojas se produce en el punto de su inserción en el tallo. El fenómeno de abscisión foliar es particularmente característico de las dicotiledóneas leñosas, pero también se produce en algunas especies herbáceas, como los coleos, las begonias y las fucsias o aljabas. Sin embargo, en la mayoría de las plantas herbáceas, las hojas quedan adheridas incluso hasta después de muertas, y solo desaparecen por podredumbre o por arrancamiento mecánico de la planta. En numerosas plantas herbáceas, muchas o todas las hojas, siguen adheridas hasta después de la muerte de todo el sistema celular.

La abscisión de las hojas está asociada con la denominada "capa de abscisión", formado por una o más capas de células que sufren división transversal en una zona que se extiende a través del pecíolo, cerca de su base (Fig. 1-2). Esta zona celular se forma a

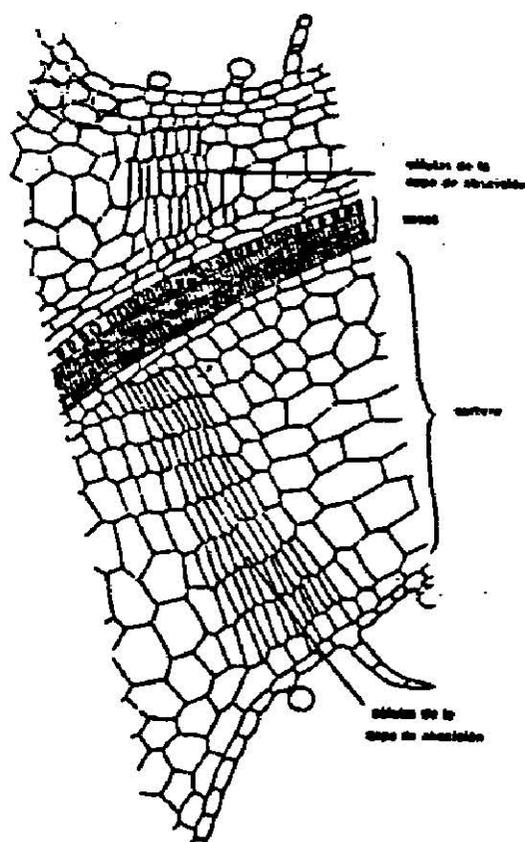


Fig. 1-2. Capa de abscisión en la base del peciolo de una hoja de *Coleus blumei*, vista en un corte vertical.

menudo en el peciolo antes de alcanzar la hoja sus mayores dimensiones. La designación de "capa de abscisión" (o zona de abscisión) se aplicó a esta región del peciolo, porque la separación de las células del peciolo al producirse la caída de las hojas, tiene lugar precisamente en esa zona. La separación de las células parenquimatosas de la zona de abscisión resulta de la disolución de las laminillas medias y, a veces, también la de la pared celulósica. Después de la separación de las células de la capa de abscisión, el peciolo continúa adherido solo por los elementos vasculares. Estos se quiebran de golpe, bajo la presión de la gravedad o por acción del viento, y la hoja cae. Los elementos fracturados del haz vascular generalmente se taponean con gomas o tilosas.

Aunque nunca se ha comprendido claramente el mecanismo de la abscisión, se ha comprobado ampliamente que la capa de abscisión, cumple un papel importante en el

fenómeno de la caída de las hojas. Sin embargo, hay tres clases de comprobaciones que arrojan algunas dudas sobre este aserto:

- 1) la abscisión se produce rápidamente en especies que no presentan capa de abscisión
- 2) puede no producirse abscisión en especies que presentan la capa de abscisión
- 3) se puede provocar la abscisión de las hojas en especies que presentan la capa de abscisión, antes de que esa capa se haya formado. Es posible que la capa de abscisión sea de gran importancia en la formación de la capa de corcho que cubre la cicatriz foliar cuando la hoja cae, antes que desempeñar un papel decisivo en la abscisión propiamente dicha. Sea cual fuera el papel de la capa de abscisión cuando está presente, ése es el sitio de la separación de la hoja del tallo, en el momento de la caída de las hojas.

En las especies en que tiene lugar la abscisión, ésta puede ser causada por la alteración de las condiciones ambientales donde crece la planta. Por ejemplo, se sabe que la abscisión foliar es provocada por:

- 1) un déficit de agua en la planta, a consecuencia generalmente de condiciones de sequía
- 2) bajas temperaturas
- 3) reducida intensidad luminosa
- 4) cambio en el fotoperíodo.

La abscisión también puede ser provocada si se destruye o separa parte o toda la lámina foliar; si se espolvorean las hojas con tiocinato de amonio; o si se las expone a ciertos gases, como etileno, o vapores de etileno clorhidrina, o tetracloruro de carbono.

Se puede demorar o inhibir la abscisión foliar con la aplicación de ciertos reguladores de crecimiento sobre las láminas foliares o sobre la superficie de un pecíolo laminado. El ácido naftalenacético y el ácido indolacético se cuentan entre los reguladores de crecimiento más efectivos para contener la abscisión. La eficacia de los reguladores de crecimiento para evitar la abscisión, sugiere que la caída de las hojas es otro entre los

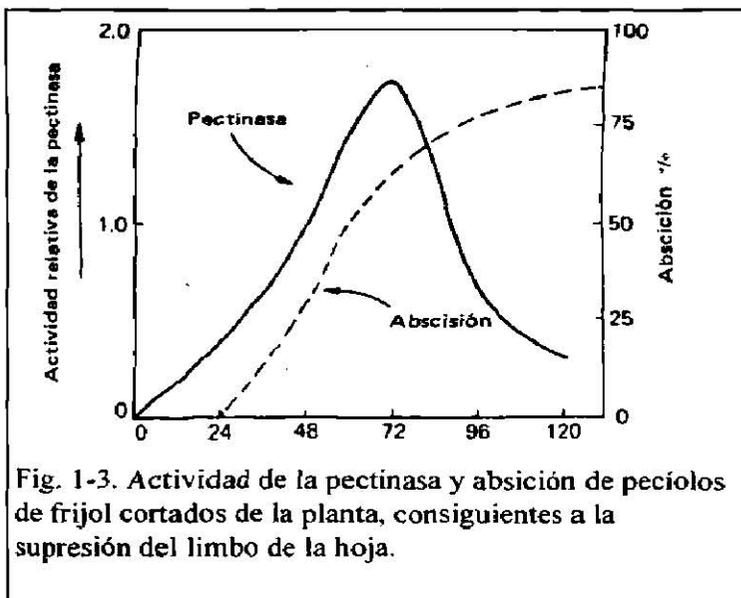
muchos procesos fisiológicos regulados por hormonas. Es muy posible que la abscisión de las hojas se retarde por la migración de alguna hormona, de la lámina foliar a la base del pecíolo. La destrucción o separación de la lámina elimina la provisión de esa sustancia a la zona de abscisión, lo cual provoca la caída de las hojas.

No solo las hojas sufren el proceso de abscisión en las plantas. En las hojas compuestas, los folíolos individuales caen uno a uno, dejando el pecíolo unido a la planta ahora defoliada. Generalmente, la abscisión de los pecíolos se produce poco después. Del mismo modo, pueden separarse, por la abscisión, escamas gomíferas, inflorescencias, pétalos y frutos. También pueden sufrir abscisión los segmentos de tallos leñosos de algunas especies. En muchas especies de plantas leñosas (son ejemplos el olmo, el cerezo, el haya, el tilo), la abscisión de los ápices de los vástagos foliados se produce al terminar el pecíolo de crecimiento primaveral. En dichas especies, el alargamiento del tallo continúa al año siguiente por intermedio de la yema lateral que está inmediatamente debajo del punto de abscisión; de este modo, esas yemas laterales se desempeñan esencialmente como yemas terminales. Muchas especies de coníferas presentan sus hojas aciculares en fascículos, cada uno de éstos unido a una ramilla. En los pinos especies similares, las hojas se desprenden en haces por la abscisión de la ramilla, antes que individualmente. En algunas otras especies leñosas (roble, álamo americano), a menudo se desprenden por abscisión segmentos de ramas leñosas de considerable edad y diámetro. En el ciprés calvo en la sequía, las hojas no se desprenden individualmente, sino que son las ramas, que poseen muchas hojas, las que sufren abscisión.

El fenómeno de abscisión de los frutos presenta ciertos problemas prácticos para el horticultor. Si, por ejemplo, los frutos del manzano caen del árbol antes del tiempo de su cosecha, su calidad queda grandemente afectada. La comprobación de que la aplicación de ciertas auxinas y de compuestos de tipo auxínico sobre las hojas detenía su abscisión, sugirió la posibilidad de un efecto similar sobre los frutos. De esta manera, la pulverización

de ácido naftalenacético sobre manzanas o peras poco antes de su cosecha, demostró ser eficaz en la reducción de la caída de los frutos. Con tratamientos de este tipo se consigue suspender la abscisión de los frutos por cierto tiempo. Esta dilatación difiere mucho según las variedades de los frutos y conforme a las condiciones ambientales prevalecientes. La dilatación de la caída de los frutos permite prolongar el período de la cosecha, con la ventaja de que los frutos logran mejor calidad en el árbol antes de su recolección.(3)

La abscisión de las hojas y frutos es una de las características más obvias de la senescencia. Las hojas no caen simplemente porque están muertas. Cerca de la base de la hoja se desarrolla una zona de división celular, la **zona de abscisión**, formándose numerosas paredes celulares que forman ángulo recto con el eje longitudinal del pecíolo. Luego se forman pectinasas y celulasas en las células de esta zona, como se ve en la (Fig. 1-3), las que disuelven la lámina media de las paredes transversales de estas células rompiéndose el pecíolo. Las conexiones vasculares se rompen y por lo general se taponan por formación de *tilosas* (depósitos de sustancias gomosas) y capas de células suberosas. Así hay por lo menos dos importantes eventos involucrados en la abscisión: división celular y formación de hidrolasas. Ambos son procesos de metabolismo activo y por lo tanto deben ser una parte programada del desarrollo de la planta.



Parece que la abscisión se inicia a continuación de la cesación del crecimiento y del metabolismo activo de la hoja. Pero la formación de la capa de abscisión no es por sí misma la senectud; lo que constituye la senescencia es una continuación del proceso de desarrollo. El contenido de proteína y de RNA de la zona de abscisión se incrementa durante

la misma y la formación de esa zona puede ser inhibida por varios inhibidores del metabolismo y de la síntesis proteica. Parece aclarado, sin embargo, que ocurre solamente cuando el limbo de la hoja está en la senectud, y los nutrientes requeridos para el metabolismo de esa zona vienen en su mayoría de los que liberan las células seniles de la hoja.

Las causas de la abscisión incluyen varios eventos intercalados. Parece posible que intervengan ciertas sustancias inhibitoras del desarrollo. Uno de los descubridores del ABA trataba de encontrar un factor de la senescencia en las hojas del algodónero y es sabido que el contenido de ABA en los frutos en maduración aumenta en gran medida al tiempo del desarrollo de los mismos. Es claro que el ABA estimula la abscisión en los pecíolos cultivados *in vitro* así como también el GA. Pero no puede ser éste el único factor involucrado porque el ABA inhibe la síntesis del RNA y para la abscisión se requiere crecimiento. La senescencia está probablemente muy relacionada con el descenso en el abastecimiento de citocinina; la abscisión puede seguir automáticamente después de la senescencia. Esta idea se refuerza porque conforme envejecen las hojas decrece su producción de auxina. La adición de auxina al pecíolo o al limbo de una hoja en senescencia impide la formación de la capa de abscisión previniendo así la caída. Por lo tanto, la abscisión puede ser una serie de eventos programados de antemano que empiezan solamente cuando el abastecimiento de auxina de la hoja alcanza un nivel bajo específico. Esto sucede cuando la hoja envejece y empieza su senibilidad.

El etileno desempeña un papel en la abscisión foliar. Cuando se cortan los pecíolos se forma una capa de abscisión en el término de unos 3 días y la fuerza requerida para romper el pecíolo decrece abruptamente. La adición de etileno acelera fuertemente este proceso.

Se ha sugerido que el etileno tiene un doble efecto: una acción gerontológica que causa o acelera la senescencia en la hoja, y una acción estimulante inductora de enzimas que degradan las paredes celulares en la zona de abscisión. Este último efecto es contrarrestado por el IAA. Aunque se ha encontrado que el tratamiento con IAA impide la abscisión, realmente estimula su tasa cuando se hace una aplicación tardía (después que aquélla se ha iniciado). Esto puede estar en relación con la formación de etileno estimulada por el IAA. Se sabe que algunas hojas elevan bruscamente y por corto tiempo su producción de IAA en la senectud, poco antes de morir. En este estado el IAA actúa probablemente estimulando la abscisión más que impidiéndola.

El crecimiento decrece , causado en parte por la producción de ABA que es el resultado de los días cortos, y en parte por un descenso en el abastecimiento de citocininas y de factores nutricionales lo que es resultado del descenso en la producción de IAA. Presuntamente este es el primer estado de la senescencia. Como resultado del descenso en la tasa de crecimiento, la producción de IAA se deprime mucho y empieza la formación de la capa de abscisión. Una consecuencia posterior del descenso en la producción de IAA puede ser una fuerte reducción del transporte a las hojas; por esta razón, y quizás por otras, la senescencia avanza rápidamente. Una consecuencia frecuente de la senescencia progresiva es la producción de etileno; éste estimula la producción de enzimas que degradan la pared celular en la zona de abscisión y ocurre la caída. Para entonces la senescencia ha avanzado al punto que la hoja ha muerto, o casi, y la mayoría de los nutrientes que pueden movilizarse han sido exportados. Después de la abscisión las células suberosas y las tilosas sellan la herida dejada por la caída. (1)

ASPECTOS ANATÓMICOS DE LA ABSCISIÓN DE LAS HOJAS.

La influencia reguladora de las auxinas naturales sobre la abscisión de las hojas fue sospechada en primer lugar cuando Laibach (1933) demostró que en los extractos de polinios de orquídeas se encontraba una substancia capaz de evitar la abscisión. La Rue aportó pruebas en favor de esta observación (1936) cuando demostró los efectos retardantes de varias auxinas sintéticas sobre la abscisión de hojas de coleus. A partir de este momento, se llevó a cabo un gran volumen de trabajo que la confirmaba quedando claramente que el ácido indolil-3-acético (IAA) es el factor regulador primario de la abscisión de los órganos de las plantas (Addicott y Lynch, 1955).

Previamente a la abscisión de un órgano de la planta, suele formarse una capa de tejido especial en su base, tejido fácilmente distinguible de los que lo rodean. Esta capa se denomina zona de abscisión. Las células de la zona de abscisión tienen la membrana fina y carecen casi por entero de lignina y de suberina (scott y otros, 1948). En la mayoría de los casos, una serie de divisiones celulares precede a la separación, aunque en varias especies se han observado separaciones sin mediar previamente divisiones celulares (Addicott y Linch, 1955). Ello indica que la división celular no es esencial para la formación, pero es importante para la formación de tejido cicatricial, que actúa a modo de tejido protector de la herida que dejará abierta la abscisión (Gawadi y Avery, 1950). (2)

Las hojas de la mayoría de las plantas dicotiledóneas tienen una zona estructuralmente favorecida, donde puede producirse la abscisión. Algunas especies, como el coleo, tienen sólo una zona de abscisión, pero otras, como los cítricos o el frijol, tienen dos. La zona de abscisión se caracteriza por la formación de capas celulares distintas y específicas, que con frecuencia se sitúan en la base del peciolo (Fig. 1-4). Las hojas de algunas especies, como el tabaco, no se desprenden debido a que dichas especies carecen de zona de abscisión.

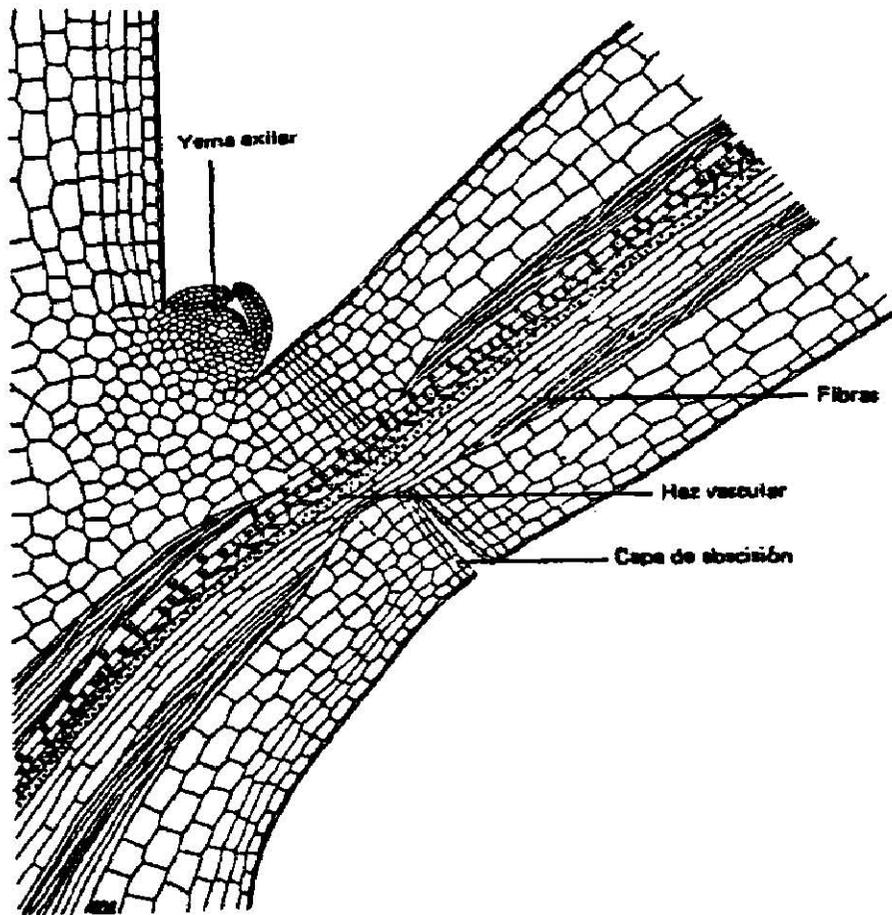


FIG. 1-4. Zona característica de abscisión.

La abscisión incluye las funciones de separación y protección. El proceso de separación de las hojas incluye cambios en el metabolismo de las paredes celulares y la estructura química de las pectinas que forman la lámina media. En la mayoría de las especies, solo se disuelven las pectinas de la lámina media y parte de la celulosa de la pared primaria. En ciertas plantas, desaparece toda la pared celular y el contenido de las células adyacentes (Addicott, 1970). En ocasiones la formación de la capa de abscisión conlleva una serie de divisiones de las células que le son próximas. Con frecuencia esas nuevas células se diferencian en un peridermo y forman una capa protectora sobre la herida que dejó la abscisión; sin embargo, la separación y división celular son procesos independientes.

independientes. En algunas plantas se presenta la división celular antes de la abscisión, en otras se produce después y en otras especies no hay división celular. En general, cuando se produce la división celular, su función es formar una capa protectora, y no provocar una separación. El proceso de abscisión no es simplemente pasivo, ya que para que ocurra la separación debe consumirse energía metabólica.(5)

CONTROL HORMONAL DE LA ABCISIÓN DE LAS HOJAS.

AUXINAS.

Los botánicos han procurado hallar la respuesta a esta cuestión: ¿ Cuáles son los factores que provocan la abscisión de un órgano de la planta? Es un hecho bien conocido que si se corta el limbo de una hoja, se provoca la abscisión del pecíolo en breve plazo. Como estudiamos antes, uno de los puntos de producción de auxina es el limbo foliar, a partir del cual la auxina es transportada a lo largo del pecíolo en dirección del tallo.

Por ello, se ha sospechado que la auxina puede ser un factor regulador de la abscisión. Esto quedó claramente puesto de manifiesto por Shojy y otros (1951). Encontraron que el contenido de auxina es elevado en el limbo foliar de habichuela inmaduro, pero que , a medida que la hoja envejece , el contenido en auxina de la hoja disminuye hasta alcanzar un nivel semejante al que se encuentra en el pecíolo. Al llegar a este punto, las hojas están amarillas y a punto de desprenderse.(2)

La abscisión es correlativa, porque recibe la influencia de la situación fisiológica de las otras partes de la planta. Si se retira un limbo de la hoja de cierta especie, se forma rápidamente una capa de abscisión en el pecíolo, que cae en dos o tres días; sin embargo, si se aplican auxinas al muñón deshojado, la abscisión se retrasa. La auxina natural del limbo de las hojas es probablemente el IAA (Jacobs, 1968). Conforme envejecen las hojas se

produce una reducción del efecto inhibitorio de las auxinas y con frecuencia se inicia la abscisión .

Son tres las teorías principales que intentan explicar la función que las auxinas desempeñan en la abscisión de las hojas. La teoría de gradiente de auxinas de Addicott y sus colaboradores (1955) indica que la abscisión es controlada através de un gradiente de concentraciones de auxinas situadas a lo largo de la zona de abscisión . Según dicha teoría, la abscisión se realiza cuando las cantidades próximas de auxinas (situadas en el lado del tallo de la zona de abscisión) son iguales o mayores que las cantidades dístales (situadas en el lado de la hoja de la zona de abscisión).

Por otra parte, la teoría indica además, que la abscisión se inhibe cuando se sitúan grandes cantidades de auxinas del lado distal de la zona de abscisión .

Una segunda teoría sostiene que el efecto de las auxinas en la abscisión lo determina la concentración del compuesto (Biggs y Leopold, 1957).

Biggs y Leopold (1958) ya habían señalado que, debido a que las concentraciones más altas de auxina inhiben la abscisión, y las concentraciones más bajas la aceleran, la abscisión muestra una curva de respuestas de dos fases; sin embargo, Rubinstein y Leopold (1964) observaron que el efecto de las auxinas sobre la abscisión varía según el tiempo de aplicación.

La tercera teoría se denomina bifásica. En base a sus resultados con explantaciones de frijoles, Rubinstein y Leopold (1964) dedujeron que la respuesta de abscisión de las hojas ante las auxinas puede dividirse en dos fases, si se aplican tratamientos de auxina a intervalos diferentes, después de retirar los limbos. La primera etapa (inducción) la inhiben las auxinas y la segunda se promueve mediante las mismas concentraciones de auxinas. Las concentraciones de NAA que retrasan la abscisión al aplicarlas poco después de retirar las explantaciones, estimulan la abscisión cuando se aplican doce horas después de la preparación de explantaciones.

Estas tres teorías implican que las auxinas inician directamente la abscisión. Otra posibilidad es que las auxinas afecten a la abscisión sólo en forma indirecta, influyendo en el crecimiento de las plantas.

Experimentos realizados por Osborne (1955) mostraron que los difusatos de las hojas que envejecen contienen materiales estimulantes de la abscisión, proporcionando así pruebas de que existen sustancias distintas de las auxinas que afectan el proceso.(5)

Compuestos aceleradores.

Conforme una hoja envejece, disminuye su contenido de auxinas y desaparece el efecto inhibitorio de las auxinas en la abscisión ; al mismo tiempo , aparecen compuestos que la aceleran . Algunos de dichos compuestos se encuentran siempre presentes y otros aparecen apenas cuando las hojas van envejeciendo.

Hay varias sustancias aceleradoras, incluyendo el ABA, el GA3 , el etileno y quizá uno o varios factores desconocidos de estimulación de la abscisión que quizá se encuentran activos en el proceso de abscisión. Algunos de ellos aparecen en cantidades que crecen a medida que las hojas se avejentan.(5)

GIBERELINAS.

Estos compuestos estimulan la abscisión de los peciolo deshojados de algunas especies (Jacobs, 1968); sin embargo, el pequeño efecto de aceleración del GA3 se limita a los tejidos más jóvenes . La acción es mucho más rápida cuando el GA3 se aplica a los peciolo jóvenes , en combinación con IAA. La abscisión de los peciolo más avejentados no se ve afectada por el GA3, sea que se agregue o no el IAA. Por tanto , es probable que las giberelinas desempeñan una función importante en la abscisión de las plantas intactas, una vez cumplidas las primeras etapas de desarrollo.

Ciertos trabajos iniciales demostraron que la aplicación de giberelinas asperjadas en plantas leñosas caducas, retrasa el desarrollo del color otoñal del follaje y la abscisión de las hojas, además de estimular la reanudación del crecimiento de brotes (Brian y colaboradores, 1959a). El retraso de la abscisión debido a las giberelinas es probablemente indirecto, ya que la caída de las hojas es síntoma de envejecimiento y senectud y, en esas especies, las giberelinas inducen la reanudación del crecimiento de brotes, que indica que el retraso de la abscisión se debe al rejuvenecimiento de las ramas, más que a cualquier efecto directo de las giberelinas.(5)

ÁCIDO ABSCÍSICO.

Aparentemente el ABA actúa como agente inductivo de la senescencia general. Durante muchos años, los investigadores obtuvieron de las hojas y los frutos de muchas especies vegetales, sustancias difundibles que aceleraban la abscisión; gran parte de la actividad de esos difusatos es resultado de la presencia de ABA y otros compuestos relacionados; sin embargo, aún no se comprueba la teoría de que el ABA es el agente normal que acelera la abscisión de las hojas (Jacobs, 1968). Dicho compuesto provoca habitualmente la abscisión en las explantaciones; pero las hojas de muchas especies intactas no se desprenden después de la aplicación de ABA. Para acelerar eficazmente la abscisión, deben aplicarse concentraciones elevadas del compuesto a intervalos frecuentes. (Smith y colaboradores. 1968).(5)

ETILENO.-

Desde hace largo tiempo se sabe que el etileno es un acelerador potente de la abscisión y existe una teoría que sostiene que el equilibrio entre auxinas y etileno controla la abscisión (Carns, 1966). En ese sistema, las auxinas retrasan la iniciación del proceso, mientras que el etileno lo estimula e inicia. Se sabe comúnmente que muchas auxinas

estimulan la producción de etileno en las plantas. Aparentemente el etileno no acelera gran cosa la abscisión hasta que se alcanza la segunda etapa de dicho proceso, lo que indica que el etileno no inicia el proceso, sino que se muestra activo en sus últimas etapas. Se ha demostrado que el etileno reduce tanto la síntesis como la cantidad de auxinas en las hojas. (Valdovinos y colaboradores 1967).(5)

OTRAS HORMONAS INDUCTORAS DE LA SENESCENCIA.

Este grupo incluye compuestos obtenidos de peciolos senescentes y partes vegetales que aceleran la abscisión. Quizás algunos de ellos relacionan con el ABA; varios pueden ser también aminoácidos liberados durante la descomposición de las proteínas, en las hojas senescentes. Rubinstein y Leopold (1962) encontraron que la alanina sintética y el ácido glutámico son eficaces estimulantes de la abscisión de plantas de frijol. Tales investigadores extrajeron los aminoácidos de hojas jóvenes y senescentes de frijol y los aplicaron a explantaciones de frijol; solamente los aminoácidos de las hojas envejecidas estimularon la abscisión de las explantaciones.(5)

Las citoquininas han mostrado una variedad de acciones que no están relacionadas en forma obvia con el papel que al principio se pensó que desempeñaban como factores en la división celular. Por ejemplo, las citoquininas promueven la expansión de las hojas, en lo cual la auxina y la giberelina de ordinario no son efectivas. Tal vez el efecto más curioso de las citoquininas es su oposición al envejecimiento de las hojas, impidiendo la descomposición de la proteína y de la clorofila que ocurre de manera normal cuando la hoja se hace vieja o cuando es separada de la planta. Así pues, las citoquininas pueden controlar la *senescencia* (el complejo proceso de envejecimiento que finalmente conduce a la muerte) y puede servir como una "hormona juvenil" de las plantas. En cierto número de plantas este mismo efecto es producido por las giberelinas en lugar de las citoquininas. Este

tipo de empalme algunas veces se presenta entre los efectos de sustancias reguladoras del crecimiento que químicamente son muy diferentes.(4)

BIBLIOGRAFIA

- 1.- Bidwell, R. G. S. 1979. Fisiología vegetal. Primera edición en español. Edit. AGT. S. A. pp 587-598.
- 2.- Devlin, R. M. 1975. Fisiología vegetal. Segunda edición. Edit. OMEGA, S. A. Barcelona. pp. 344-346.
- 3.- Mever, B. S., Anderson, D. B. v Bohning, R. H. 1972. Introducción a la filosofía
- 4.- Ray, P. M.. 1975. La planta viviente. Edit. Continental, S. A. de C. V. pp. 224-230.
- 5.- Weaver, R. J. 1976. Reguladores del crecimiento de las plantas en la agricultura. Edit. Trillas. pp. 329-413.

