

Las interacciones planta-planta pueden ser positivas o negativas

Efectos negativos:
Competencia por luz



Efectos positivos:
Compartir nutrientes y suprimir el parasitismo

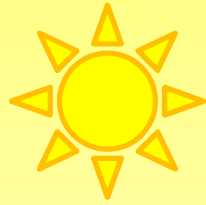
Efectos negativos:
alelopatía (la especie invasora *Alliaria petiolata* (garlic mustard) suprime a las demás



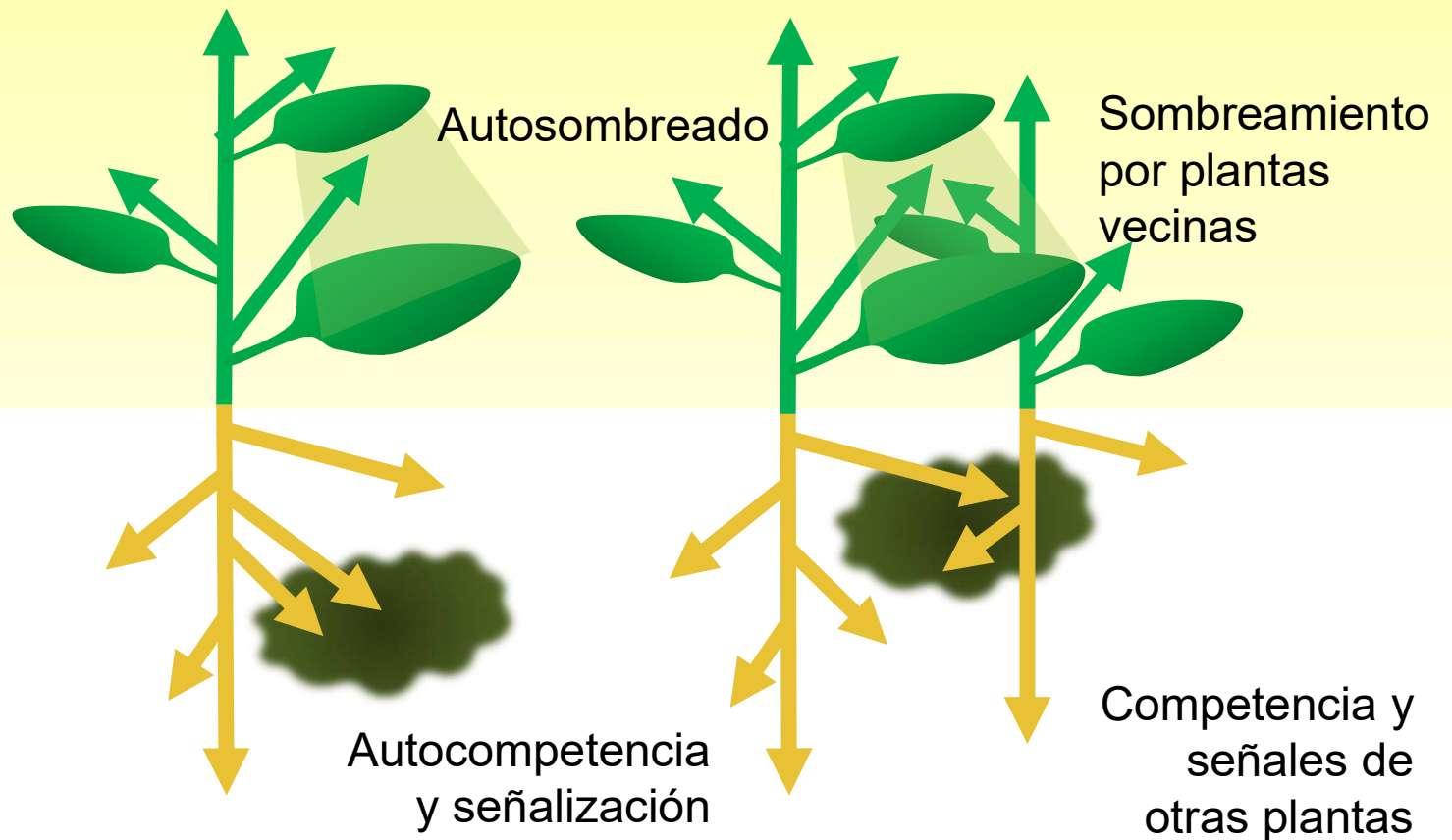
Efectos negativos:
Señales de estrés

[Victoria Nuzzo](#), Natural Area Consultants ; [Easy Stock Photos](#); Hassanali, A., Herren, H., Khan, Z.R., Pickett, J.A. and Woodcock, C.M. (2008). Integrated pest management: the push-pull approach for controlling insect pests and weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363: [611-621](#) copyright 2008 The Royal Society; Karban, R., Baldwin, I.T., Baxter, K.J., Laue, G. and Felton, G.W. (2000). Communication between plants: Induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*. 125: [66-71](#). Max Planck Institute for Chemical Ecology, Jena, Germany / [Rayko Halitschke](#).

La información de la luz gobierna el fenotipo del tallo, pero también afecta el desarrollo de raíces y las interacciones

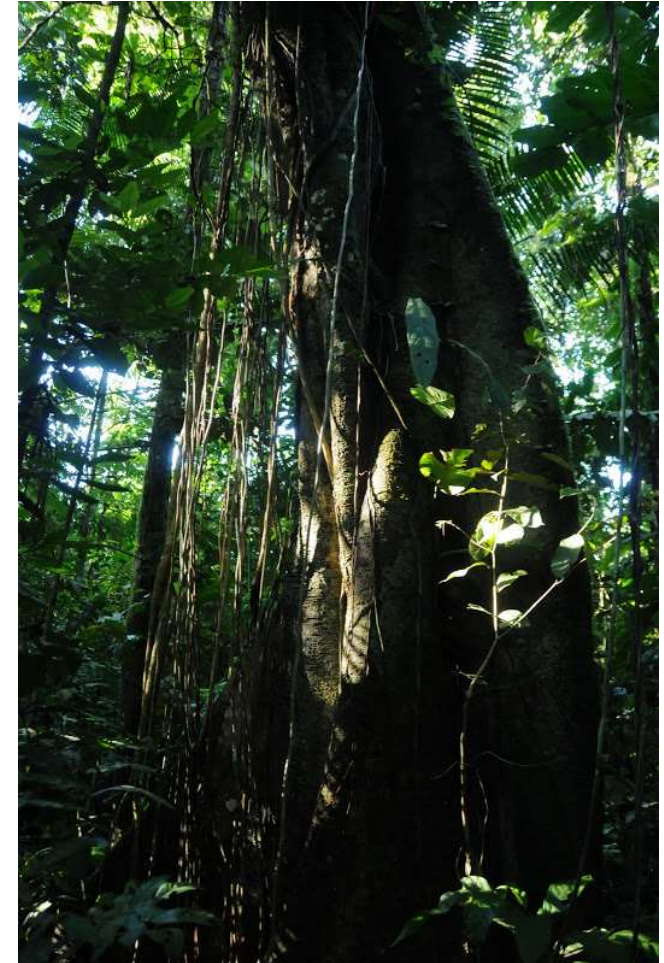


Las plantas compiten entre ellas y con otras plantas



La distribución de los nutrientes y el agua y otras señales gobiernan el fenotipo raíz

La luz puede ser un recurso limitante en varios ambientes



Los árboles que crecen en los bosques pueden crecer más de 100 metros de altura, sombreando las plantas debajo de ellos, incluyendo su propia descendencia

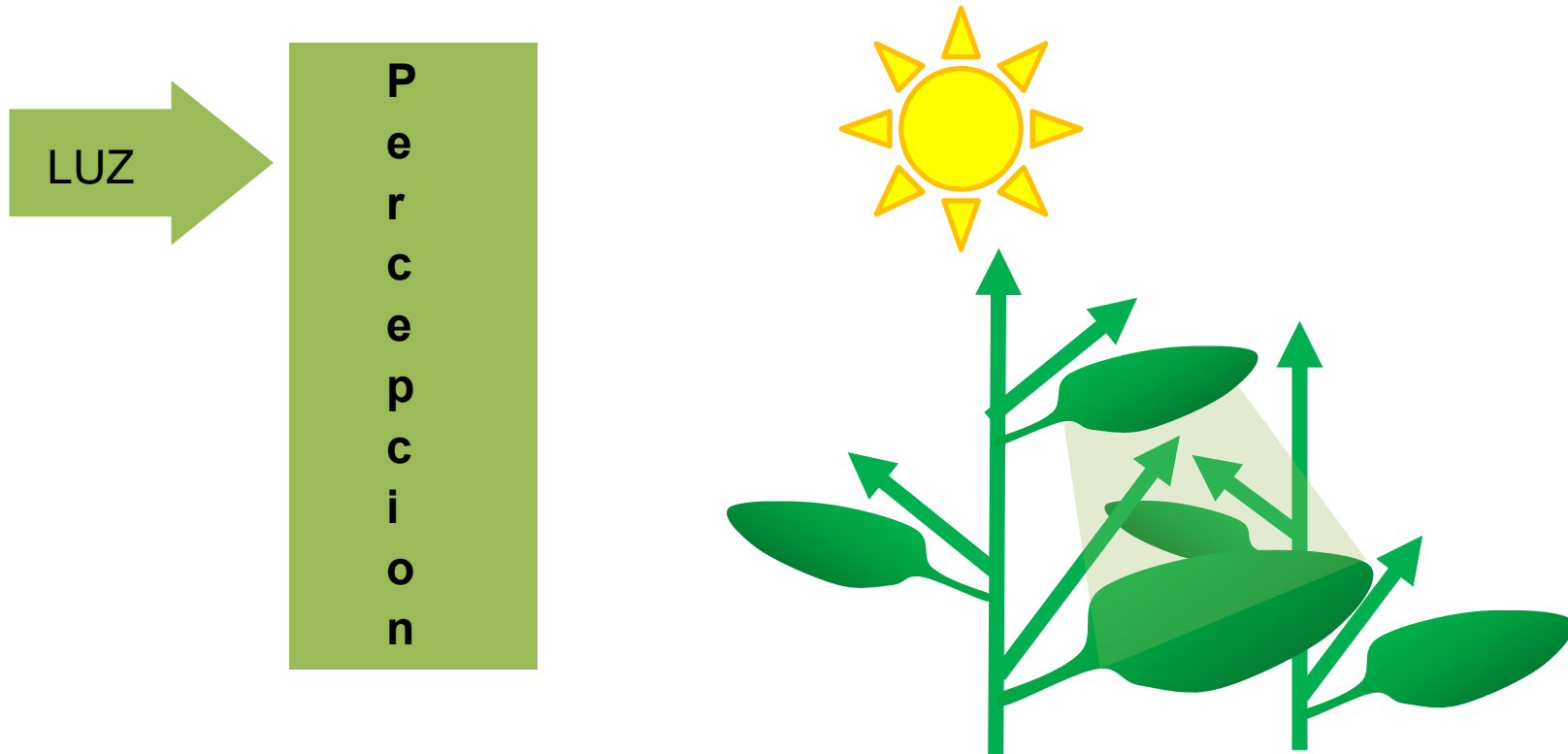
Photos courtesy [Ariel Novoplansky](#)

Respuestas de las plantas a la sombra



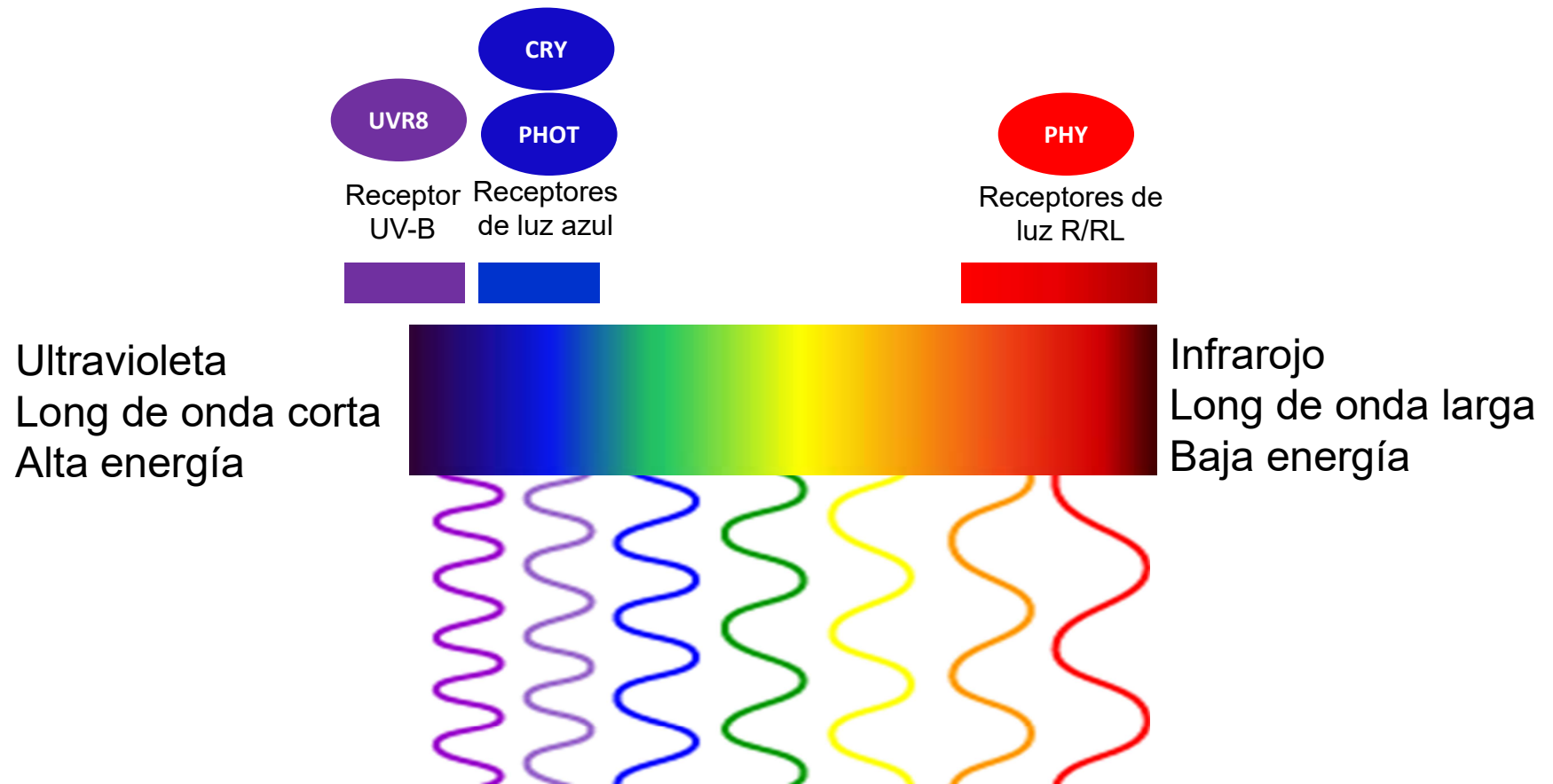
Reprinted from Vandenbussche, F., Pierik, R., Millenaar, F.F., Voesenek, L.A.C.J. and Van Der Straeten, D. (2005). Reaching out of the shade. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: [462-468](#) with permission from Elsevier. See also Novoplansky, A. (2009) Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant Cell Environ.* 32: [726-741](#). Photo credits: [Lennart Suselbeek](#); [Ariel Novoplansky](#)

Las plantas perciben la cantidad, calidad, dirección y duración de la luz

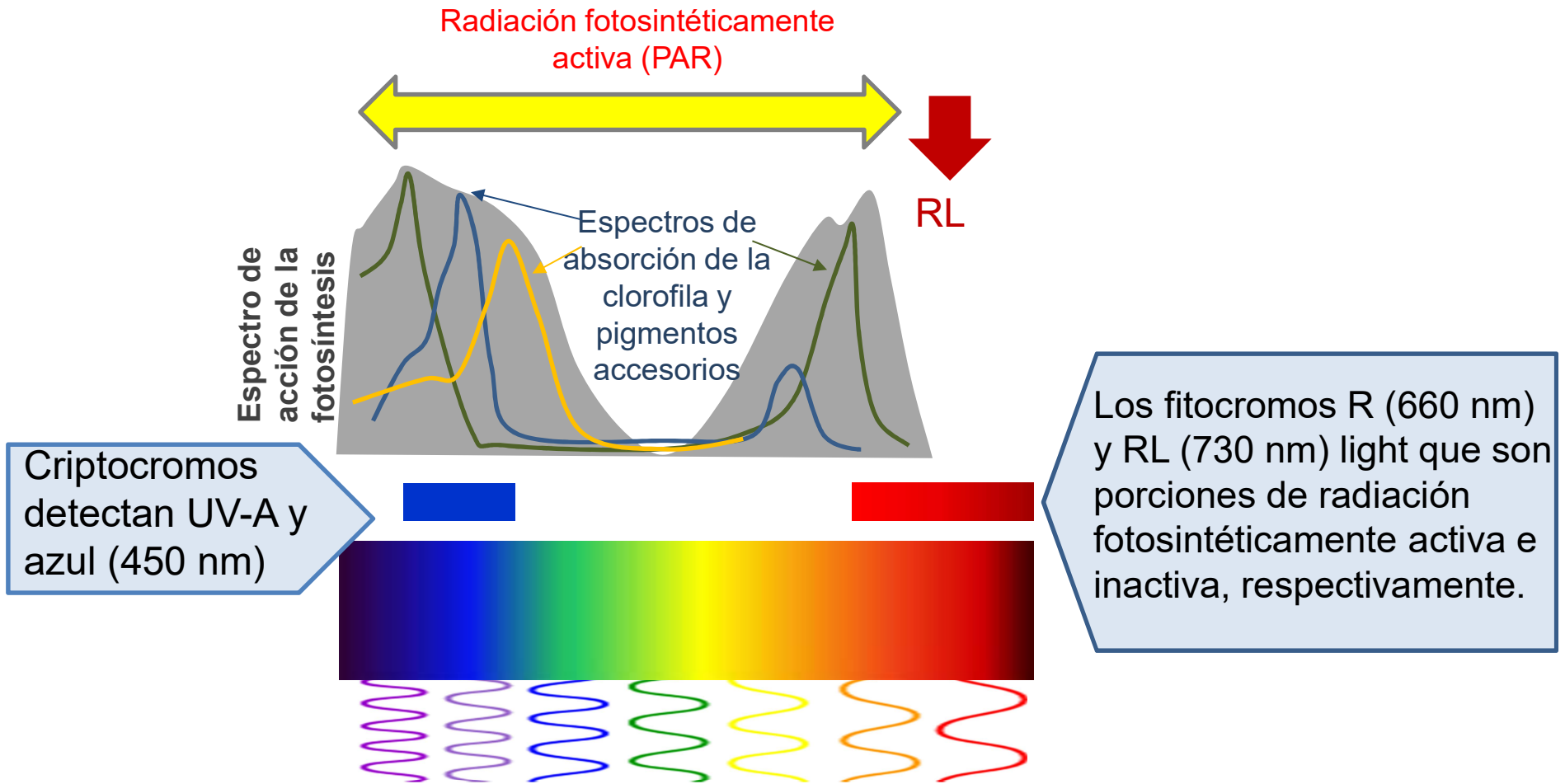


Percepción de las señales lumínicas

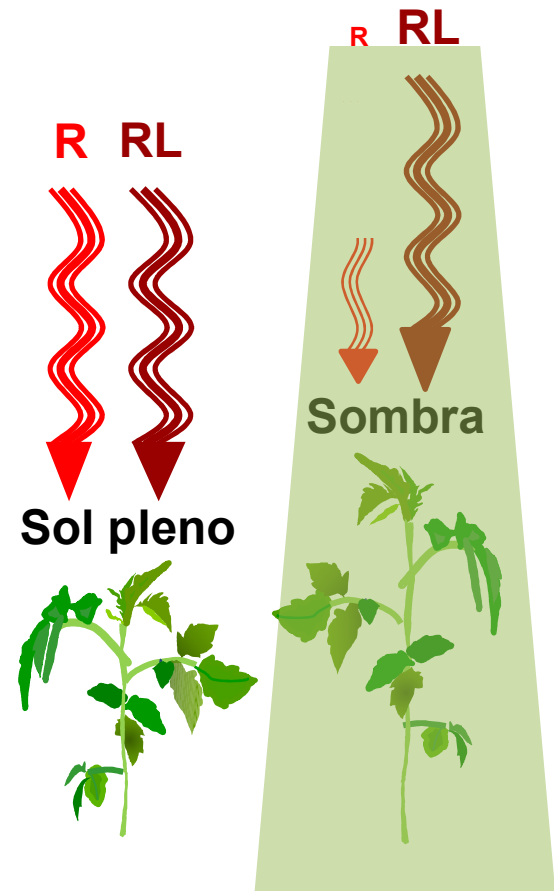
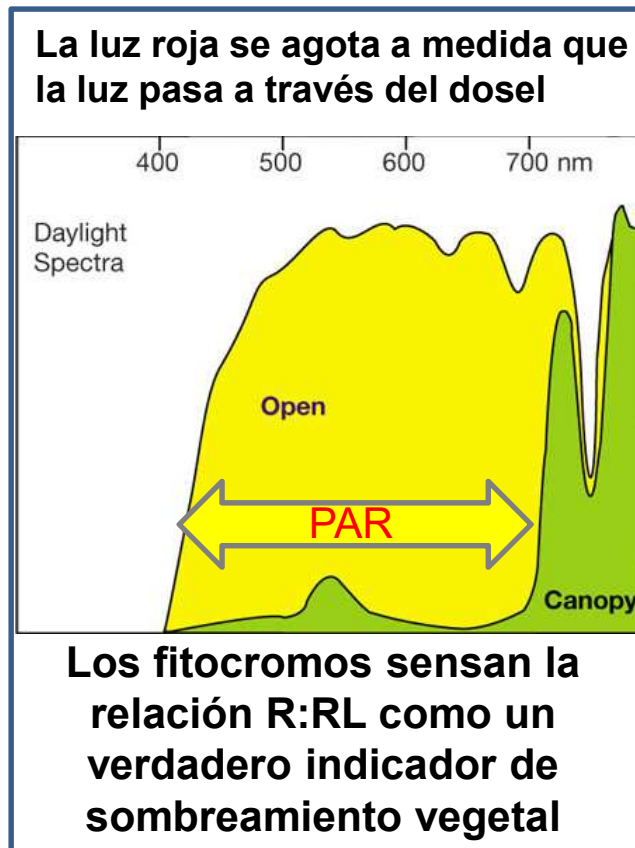
Las plantas perciben la luz a través de fotorreceptores vegetales que son sensibles a distintas longitudes de onda



Los fitocromos detectan el límite de la radiación fotosintéticamente activa

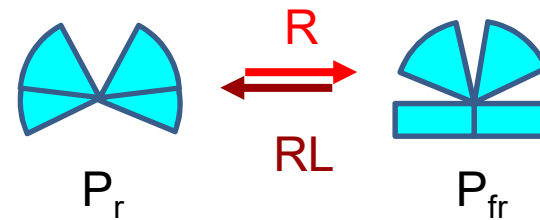
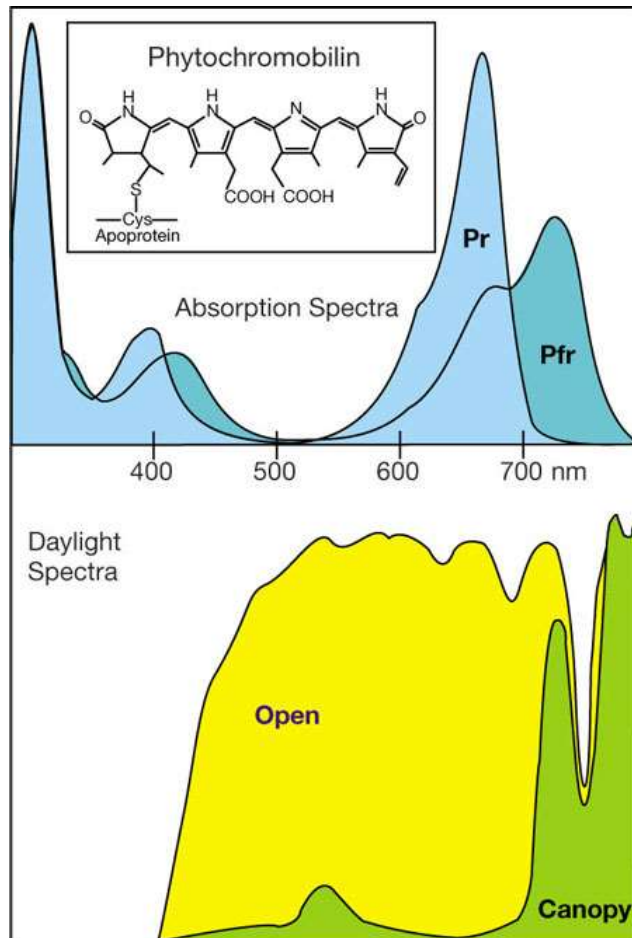


La sombra implica la atenuación espectral selectiva de la radiación



Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd from Smith, H. (2000). Phytochromes and light signal perception by plants - an emerging synthesis. *Nature*. 407: 585-591; Adapted from Jaillais, Y. and Chory, J. (2010). Unraveling the paradoxes of plant hormone signaling integration. *Nat. Struct. Mol. Biol.* 17: 642-645.

Fitocromos

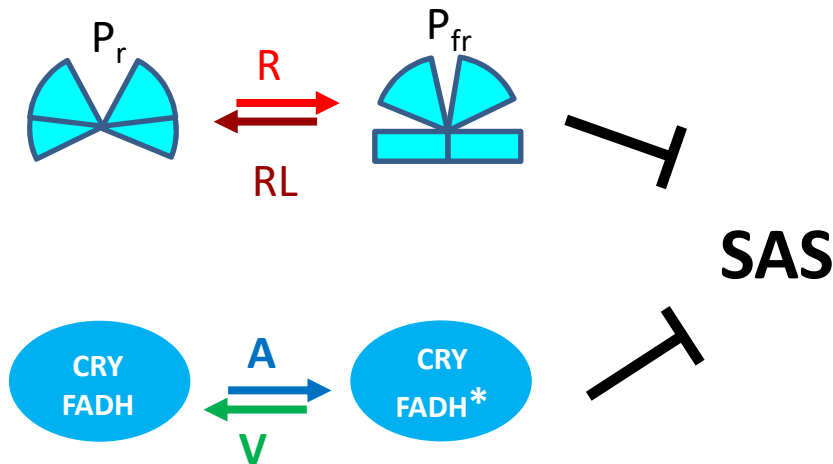
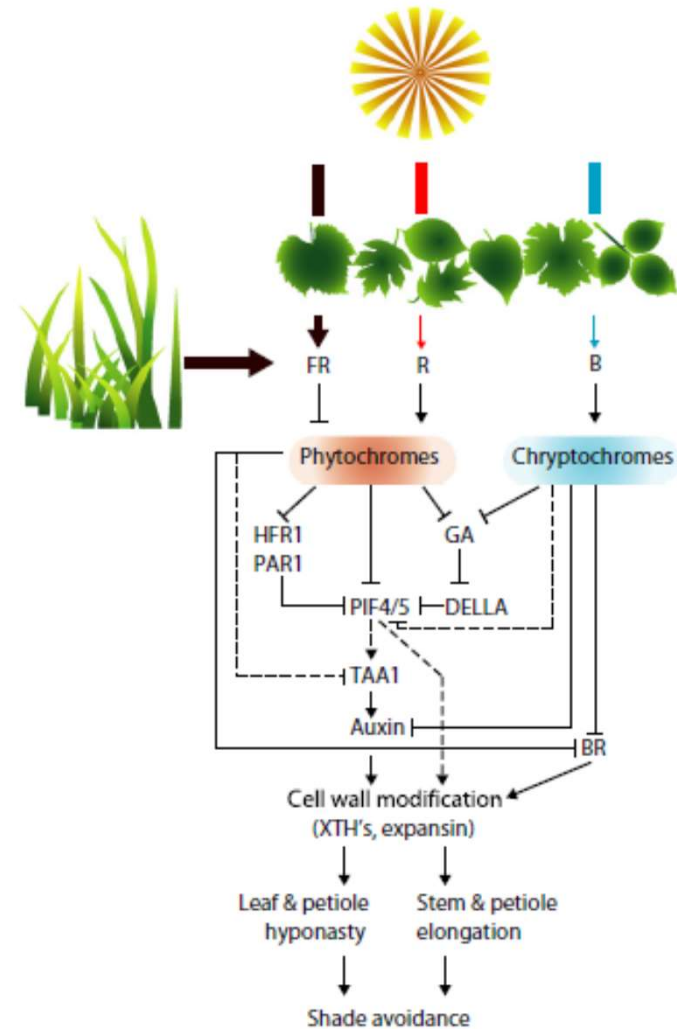


Los fitocromos cambian su conformación cuando absorben luz:
Luz R lo convierte en la forma P_{fr} form, que absorbe luz RL;
Luz RL lo convierte en la forma P_r que absorbe luz R principalmente.

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd from Smith, H. (2000). Phytochromes and light signal perception by plants - an emerging synthesis. Nature. 407: [585-591](#).

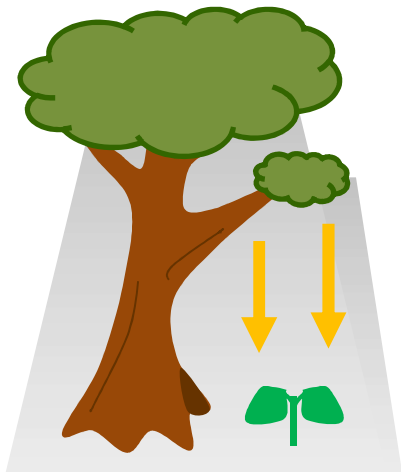
Cadena de señalización

Muchos de los eventos moleculares del Síndrome de Escape al sombreado han sido dilucidados (factores de transcripción, niveles hormonales y respuestas)



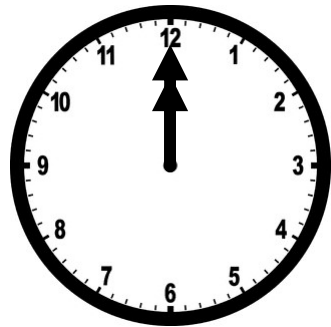
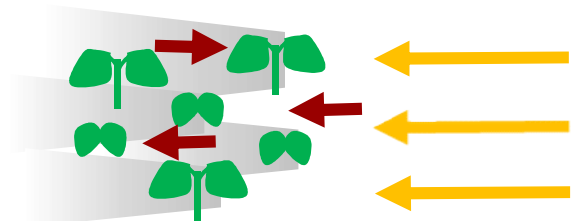
Reprinted from Gommers, C.M.M., Visser, E.J.W., Onge, K.R.S., Voosenek, L.A.C.J. and Pierik, R. (2013). Shade tolerance: when growing tall is not an option. Trends Plant Sci. 18: 65-71 with permission from Elsevier.

Información lumínica: ángulos, gradientes, calidad, momento del día ...

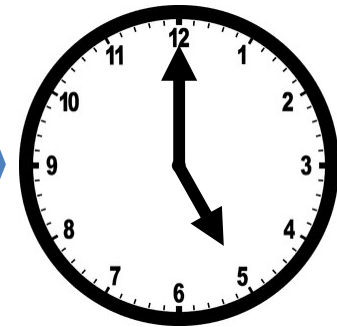


La información del ambiente lumínico aporta más información que la cantidad y la calidad de la luz. Las plantas responden a una gama más rica de señales lumínicas ...

La sombra vertical percibida al medio día (posiblemente baja R:RL) podría indicar la presencia de vecinos muy altos – No molestarse en tratar de superarlos



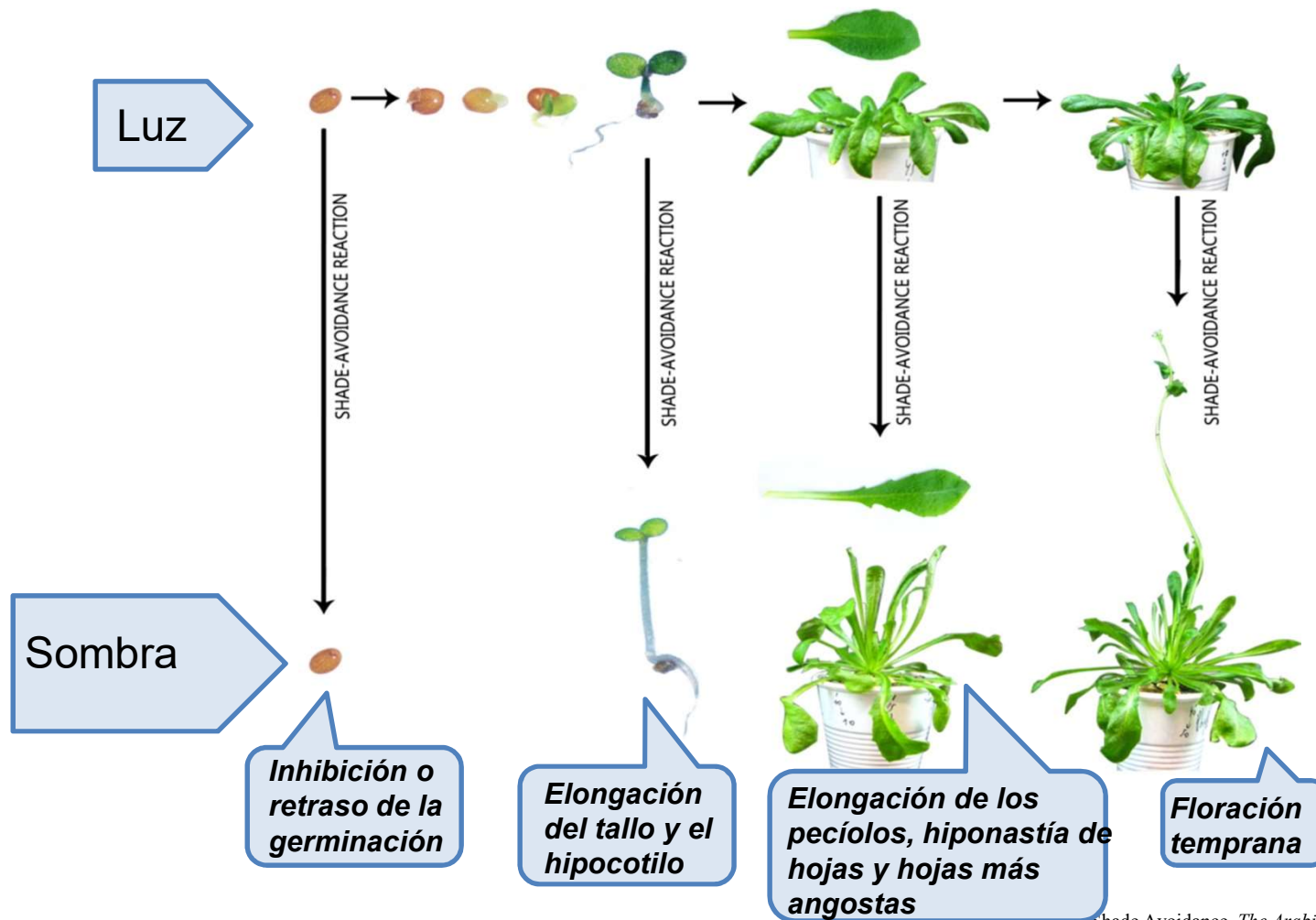
La sombra horizontal al final de fotoperíodo (low R:RL) podría indicar la presencia de plantas vecinas de similar altura – Tratar de crecer en altura



See for example Sellaro, R., Pacin, M. and Casal, J.J. (2012). Diurnal dependence of growth responses to shade in *Arabidopsis*: Role of hormone, clock, and light signaling.

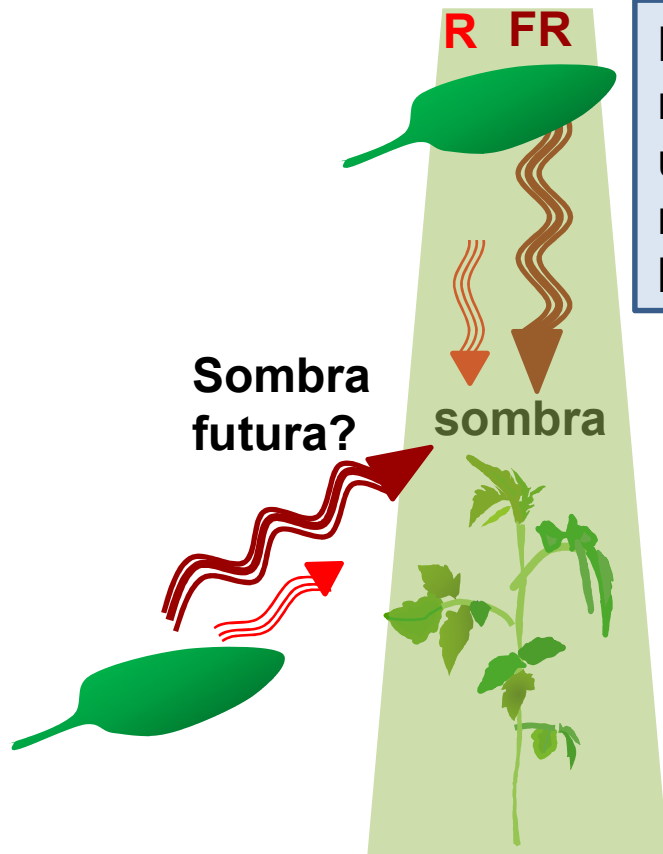
Mol. Plant 5: 619-628.

El síndrome de escape al sombreado incluye un conjunto de respuestas

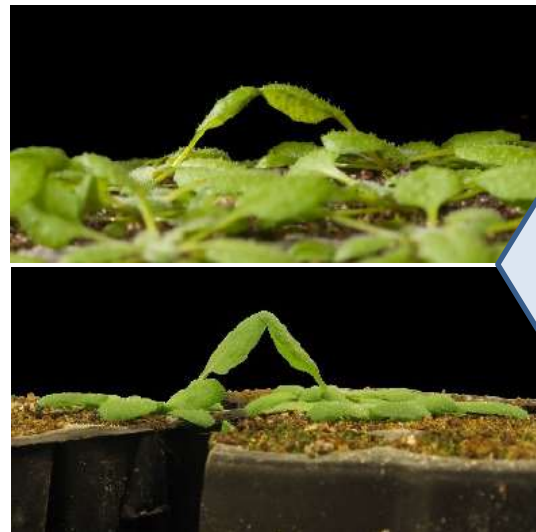
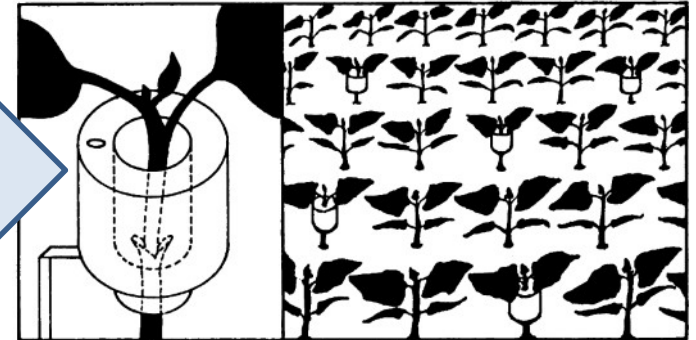


Reprinted from Casal, J.J. (2012) Shade Avoidance. *The Arabidopsis Book* 10:e0157. doi:10.1199/tab.0157

Las plantas también pueden anticiparse y responder a la posible sombra futura



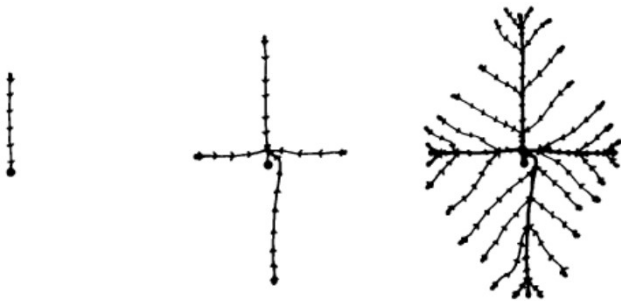
Las plantas se alargan menos cuando se usa un collar que filtra la luz roja lejana reflejada de las hojas adyacentes



El tacto es otra señal que señala la competencia futura y estimula la elongación

From Ballaré, C.L., Scopel, A.L. and Sánchez, R.A. (1990). Far-red radiation reflected from adjacent leaves: An early signal of competition in plant canopies. *Science*. 247: [329-332](#). reprinted with permission from AAAS, de Wit, M., Kegge, W., Evers, J.B., Vergeer-van Eijk, M.H., Gankema, P., Voeseek, L.A.C.J. and Pierik, R. (2012). Plant neighbour detection through touching leaf tips precedes phytochrome signals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (2012) 109: [14705-14710](#).

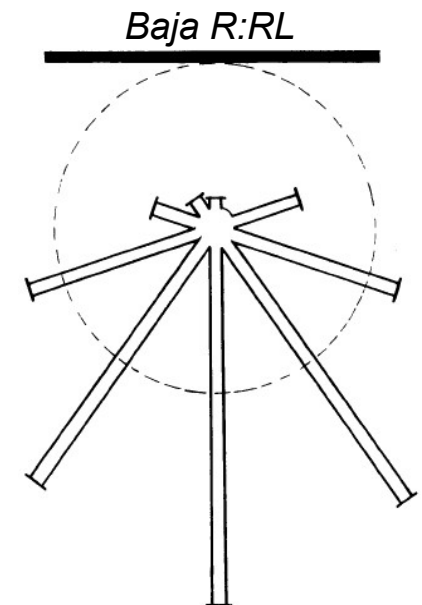
Caso de estudio: *Portulaca oleracea*, respuestas a la luz de una plantas rastrera



La dirección del crecimiento de las ramificaciones de *Portulaca oleracea* minimiza el autosombreado



Cuando se proporcionan proporciones inferiores R:RL desde una dirección, la planta crece lejos, lo que sugiere que el fitocromo controla la direccionalidad del crecimiento

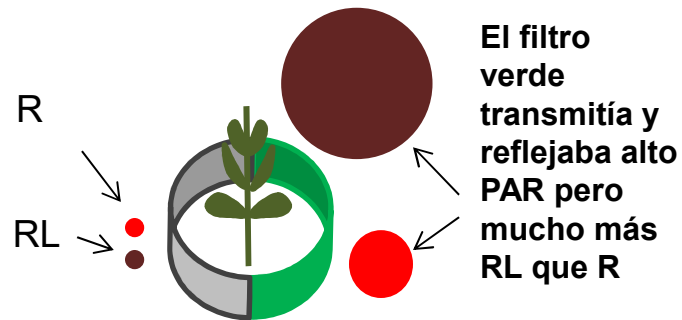


Probabilidad de la dirección del crecimiento

Reprinted with permission from Novoplansky, A., Cohen, D., and Sachs, T. (1990) How *Portulaca* seedlings avoid their neighbours. *Oecologia* 82: [490-493](#).

La sombra futura puede ser más importante que la sombra actual

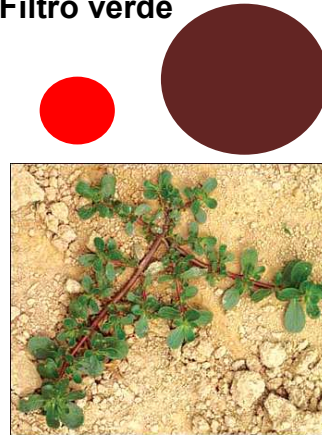
Se colocaron filtros en lados opuestos de las plantulas



El filtro gris transmitía bajo PAR y bajas pero idénticas cantidades de R y RL

¿Las plantas crecen hacia el lado con más luz ahora (verde) o más luz más adelante (gris)? La baja relación R / FR en el lado "verde" implica la presencia de potencial competidor ...

Filtro verde



Filtro Gris ● ●

Bajas R:RL indican la presencia de plantas vecinas, entonces crecer en dirección opuesta a esta podría mejorar el fitness de la planta

Adapted from Novoplansky, A. (1991). Developmental responses of portulaca seedlings to conflicting spectral signals. *Oecologia* 88: [138-140](#).

Algunas plantas han evolucionado para tolerar la sombra

Las especies tolerantes a la sombra se encuentran adaptadas a vivir en ambientes lumínicos con baja intensidad de luz y por lo tanto tratan de maximizar la intercepción lumínica

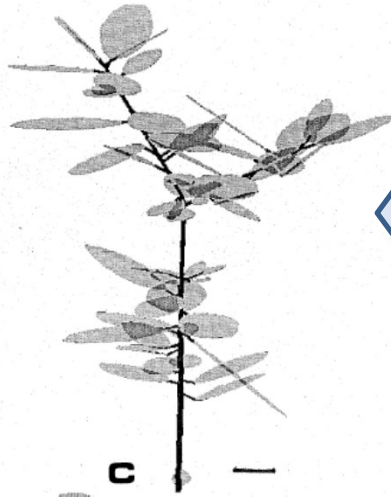
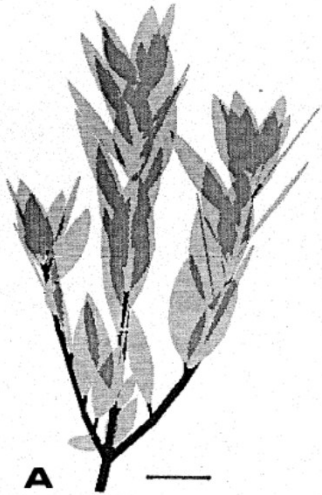


Photos courtesy [Tom Donald](#) and [Ariel Novoplansky](#).

Tolerancia a la sombra

Sol pleno

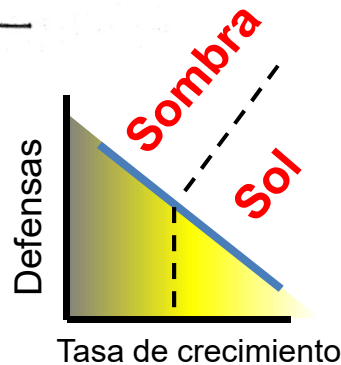
Sombra



Adaptaciones que maximizan la intercepcion de luz:

- Incremento del área foliar
- Hojas orientadas para interceptar luz
- Hojas minimizan el autosombreado
- Alto contenido de clorofila b respecto a

Las plantas tolerantes a la sombra perennes invierten más recursos en defensas contra herbívoros y patógenos



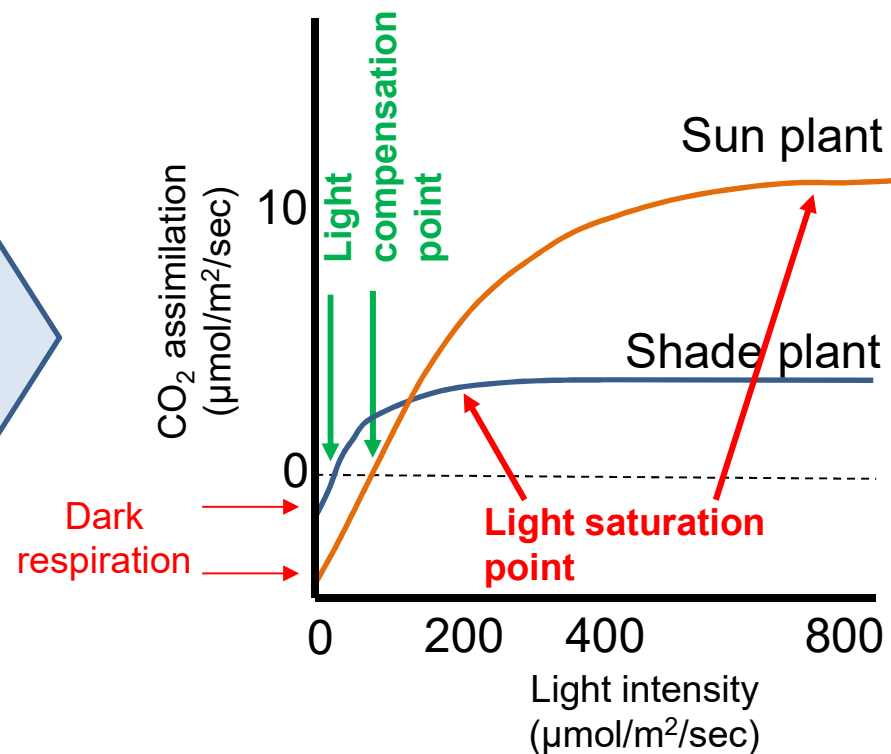
Menor respuesta de elongación



Reprinted with permission from Valladares, F. and Pearcy, R.W. (1998). The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia*. 114: [1-10](#); Coley, P.D. (1988). Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*. 74: [531-536](#). See also Valladares, F. and Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: [237-257](#) and Gommers, C.M.M., et al. (2013). Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends Plant Sci.* 18: [65-71](#). Photo courtesy of [Ronald Pierik](#)

Las plantas tolerantes a la sombra maximizan la asimilación, minimizando el costo energético

Típicamente, las plantas tolerantes a la sombra tienen una tasa de respiración en la oscuridad más baja, un punto de compensación de lumínico más bajo y un punto de saturación de luz más bajo



Síndromes de respuesta a la sombra

Escape al sombreado



chances de interceptar luz

- Aumento longitud del tallo (entrenudos)
- Aumento longitud pecíolos
- Menor ángulo inserción foliar
- Menor ramificación
- Floración anticipada

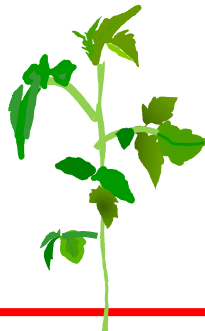
Marcadores morfológicos SAS



Sol



Sombra



Especies intolerantes a la sombra
Ambientes abiertos

Tolerancia a la sombra



eficiencia de intercepción y utilización luz

- Poca o nula elongación del tallo
- Incremento SLA (área foliar específica) y LAR (relación entre AF y biomasa total)
- Incremento rendimiento cuántico (Φ)
- Disminución tasa respiración oscuridad (R_d), punto compensación lumínico (PCL) y el punto de saturación lumínico
- Aumento concentración pigmentos fotosintéticos
- Aumento Chlb: Chla



Especies tolerantes a la sombra
Ambientes cerrados

Síndromes de respuesta a la sombra

Escape al sombreado



chances de interceptar luz

Tolerancia a la sombra



eficiencia de intercepción y utilización luz

Mecanismos señalización



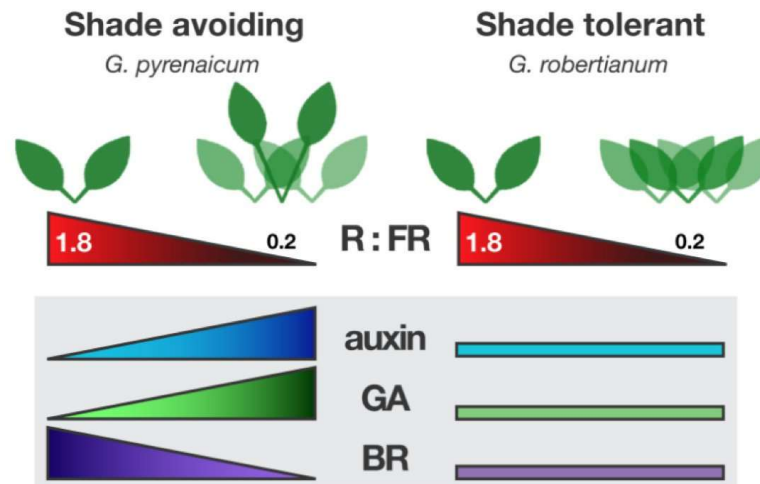
SAS

Ballaré and Pierik, 2017

Mecanismos señalización

Tolerancia sombra

Gommers et al. 2013, 2017, 2018



¿Cual será la importancia de conocer las respuestas de las plantas a la sombra?

Ecosistemas naturales



Agro-ecosistemas

- Agroforestería: asociación de árboles y cultivos en una parcela agrícola. Complementariedad de nicho y facilitación entre especies. Café, cacao, plátano, etc.



Agroforestería con café



Agroforestería con cereales. siembra

- Manejo de los cultivos: prácticas culturales

Germinación: luz y otras señales



Una de las decisiones más importante para las plantas, es decidir cuando germinar

Muchas semillas germinan en respuesta a luz blanca o luz R, mientras que la luz RL es inhibitoria

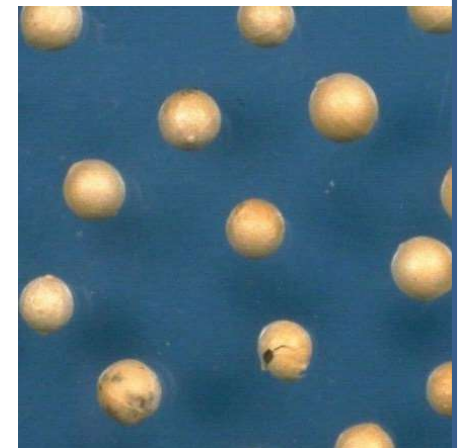


Photo credits: [Forest & Kim Starr](#), Starr Environmental; [Howard F. Schwartz](#), Colorado State University, Bugwood.org

El fuego (humo y calor) pueden promover la germinación

El fuego estimula la liberación de semillas y la germinación de algunas especies



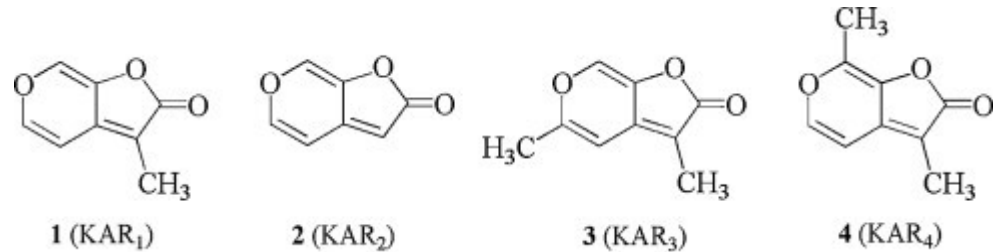
Banksia spp, antes y después del fuego



Algunos conos y vainas de semillas son serotínicos al fuego, se abren en respuesta al fuego

Image sources: [pfern](#), [Hesperian](#), © [Kurt Stueber](#), 2003

Los karrinólidos son los compuestos del humo que promueven la germinación



La germinación inducida por el fuego permite que las plántulas se establezcan con menos competencia de las plantas más altas.

Sin embargo, después de un incendio, puede haber una mayor competencia entre plántulas de tamaño similar ...

Reprinted from Chiwocha, S.D.S., Dixon, K.W., Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Merritt, D.J., Nelson, D.C., Riseborough, J.-A.M., Smith, S.M. and Stevens, J.C. (2009). Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Science*. 177: [252-256](#) with permission from Elsevier, and see also Flematti, G. R., et al., (2004). A compound from smoke that promotes seed germination. *Science* 305: [977](#).

Respuestas de las plantas a la sombra



Reprinted from Vandenbussche, F., Pierik, R., Millenaar, F.F., Voesenek, L.A.C.J. and Van Der Straeten, D. (2005). Reaching out of the shade. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: [462-468](#) with permission from Elsevier. See also Novoplansky, A. (2009) Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant Cell Environ.* 32: [726-741](#). Photo credits: [Lennart Suselbeek](#); [Ariel Novoplansky](#)

Competencia somática: cuando las plantas compiten con ellas mismas

Las plantas producen muchos órganos redundantes que pueden competir entre ellos

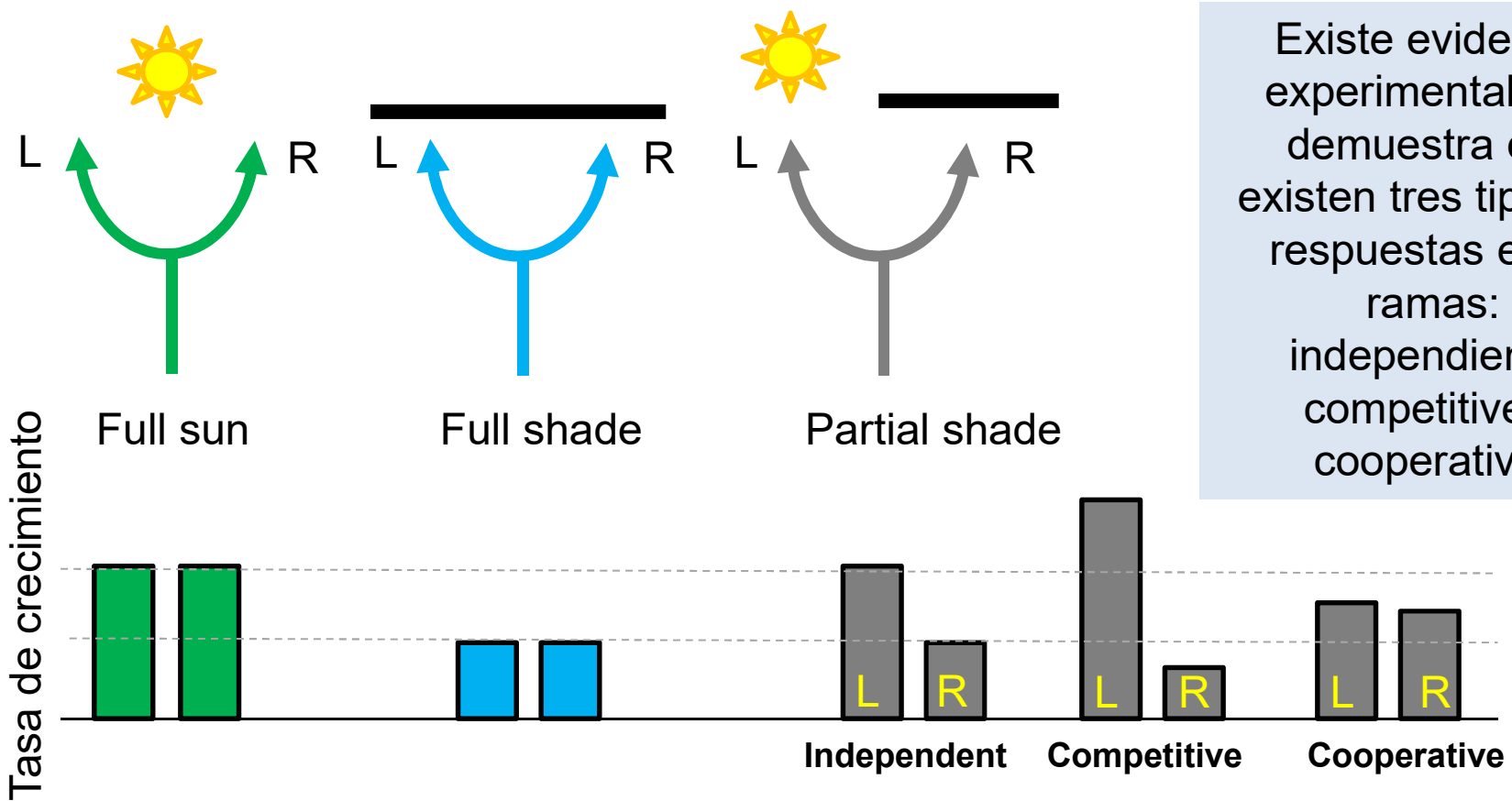
La competencia somática puede incrementar el fitness de la planta al asignar recursos en los órganos más exitosos



¿Las ramas que se están derramando son el resultado de que están creciendo en condiciones de poca luz? ¿O es resultado de la competencia con otras ramas más exitosas en el mismo árbol?

See Sachs, T. and A. Novoplansky (1995) Tree form: architecture models do not suffice. *Israel J. Plant Sci.* 43:203-212; Photos courtesy [Ariel Novoplansky](#).

La autonomía de las ramas puede variar según las circunstancias



Existe evidencia experimental que demuestra que existen tres tipos de respuestas entre ramas: independiente, competitiva o cooperativa.

Adapted from Kawamura, K. (2010). A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecological Research*, 25: 733-744.

Caso de estudio: inhibición correlativa en arveja

Dos tallos de arveja:
Eliminar el brote de una plántula de arveja provoca que se regeneren dos brotes

5-day old pea

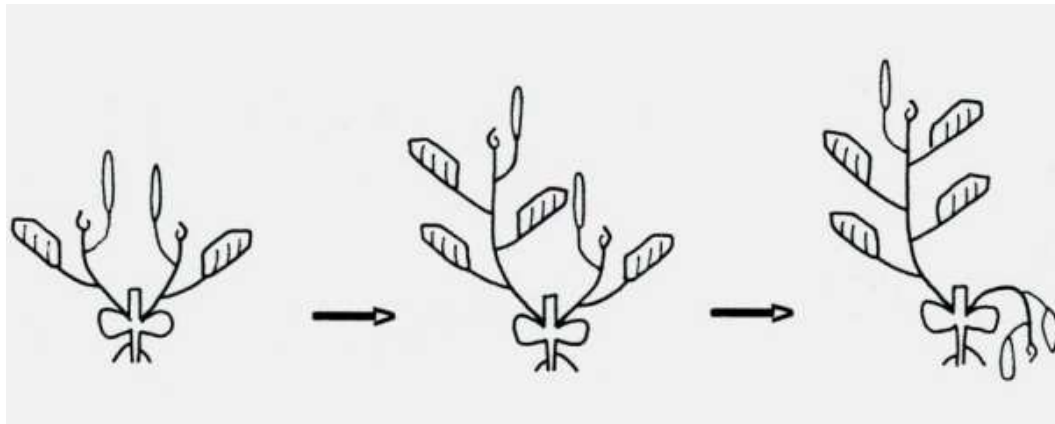
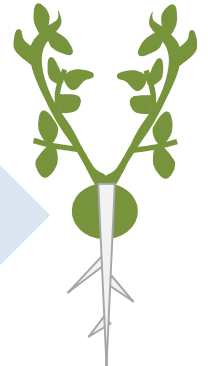


Shoot removal



5 days

“Two-shoot pea”

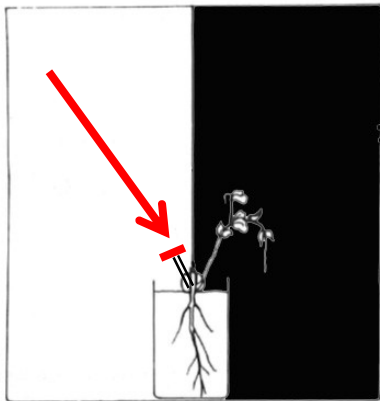


Dos tallos igual pueden coexistir, pero generalmente uno se vuelve dominante y el otro muere.
¿por qué muere el más pequeño?

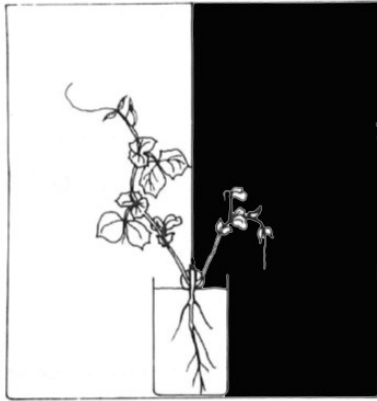
See Novoplansky, A., Cohen, D., and Sachs, T. (1989) Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots. *Physiol. Plant.* 77: [136-140](#); Snow, R. (1931). Experiments on growth and inhibition. Part II. New phenomena on inhibition. *Proc. Roy. Soc. B.* 108: [305-316](#). Sachs, T. and A. Novoplansky (1997) What does a clonal organization suggest concerning clonal plants? in de Kroon, H. and J. van Groenendael (eds.) *The Ecology and Evolution of Clonal Growth in Plants*, pp. 55-78, SPB Academic Publishing, Leiden, The Netherlands.

Caso de estudio: inhibición correlativa en arveja

A. Oscuridad:
100% sobrevivencia
del tallo



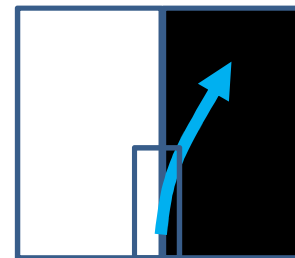
**B. Uno en osc y otro en la
luz : 20% sobrevivencia
del tallo en oscuridad**



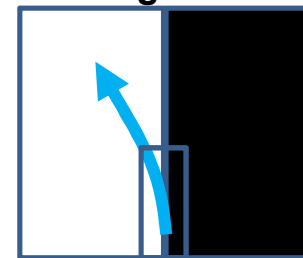
Un tallo en la oscuridad puede sobrevivir 10 días (usando las reservas de nutrientes de los cotiledones), pero en competencia con un brote más exitoso en la luz, el tallo en la oscuro muere. La planta asigna selectivamente las reservas a los tallos más fuertes

Modelo: Los recursos son alocados a la mejor opción. En **A**, la mejor y (única) opción es el brote en la osc. En **B**, los recursos son alocados al tallo que se encuentra en la luz a expensas del otro tallo

A. Dark only



**B. One dark and
one light shoot**



Redrawn with permission from Novoplansky, A., Cohen, D., and Sachs, T. (1989) Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots. *Physiol. Plant.* 77: [136-140](#); Snow, R. (1931). Experiments on growth and inhibition. Part II. New phenomena on inhibition. *Proc. Roy. Soc. B.* 108: [305-316](#).

Dentro y entre árboles, las ramas que se encuentran en la mejor condición prevalecen

Las ramas menos exitosas por ej. sombreadas por los vecinos o por autosombreado son desaramadas

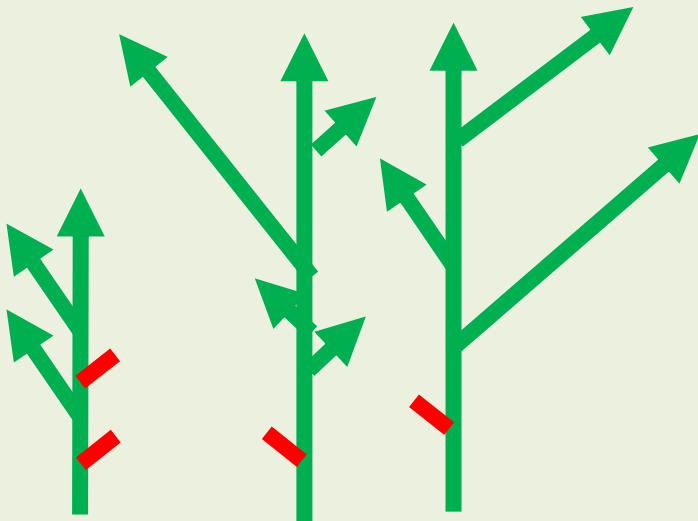


Photo credit: [Tom Donald](#)

Resumen: percepción y respuesta de las plantas a la sombra

La luz es un recurso y también es una fuente de información que afecta el comportamiento de las plantas. Las respuestas adaptativas a la competencia por luz pueden ser arquitecturales (posición del tallo, tamaño y número de ramificaciones), morfológica (elongación del tallo, aumento del AF) y fisiológicas (cantidad de clorofila, Rubisco, etc.)



Photo credits: [Ariel Novoplansky](#); Reprinted from Vandebussche, F., et al. (2005). Reaching out of the shade. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 462-468 with permission from Elsevier