

# L'ENVELLIMENT EN PLANTES PERENNES

Escrit per

**Sergi Munné-Bosch**

Departament de Biologia Vegetal de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona

Les plantes perennes mantenen la capacitat de desenvolupar noves fulles i créixer durant tota la vida fins que entren en un procés de senescència que condueix a la mort de l'organisme. A mesura que augmenta l'edat de la planta, no obstant, el creixement tendeix a minvar i aquestes plantes són més susceptibles de morir. Comprendre els mecanismes pels quals les plantes perennes envelleixen ha rebut molta atenció per part de la comunitat científica i és encara tema de debat en l'actualitat. Tot i que els estudis en plantes perennes estan limitats en part per la dificultat de treballar en organismes de gran longevitat, aquest tipus d'estudis són essencials per tal de comprendre millor el fenomen de l'envelliment en plantes.

**U**na de les diferències fonamentals entre les plantes i els animals recau en el seu desenvolupament. Mentre que el resultat de l'embriogènesi animal és la formació d'un embrió amb tots els òrgans de l'adult almenys iniciats, l'embriogènesi vegetal té com a resultat la formació d'un embrió amb una estructura molt més simple que consisteix en el meristema apical de l'arrel, una arrel embrionària, l'hipocòtil, un o dos cotilèdons (fulles embrionàries) i el meristema apical del brot. Els meristemes estan formats per cèl·lules meristemàtiques que estan relativament indiferenciades i amb una gran capacitat per a la seva pròpia renovació i per generar altres cèl·lules diferenciades.

Durant el desenvolupament postembrionari, tots els òrgans de la planta deriven, en última instància, d'aquestes cèl·lules totipotents que es troben en els meristemes apicals (Bäurle i Laux, 2003). En el desenvolupament vegetal, les plantes en estat prereproductiu es consideren juvenils; l'inici de la floració i producció de llavors marca una fase de transició, després de la qual les plantes són totalment competents des del punt de vista reproductiu i es consideren plantes madures (Bond, 2000). Com a conseqüència de les diferències entre el desenvolupament vegetal i animal, diversos punts de vista i conceptes generals relacionats amb la biologia de l'envelliment difereixen entre els biòlegs vegetals i els gerontòlegs, i algunes





qüestions específiques sorgeixen als biòlegs vegetals en l'estudi del fenomen de l'envelliment en plantes. Les plantes envelleixen de forma similar als animals? Per què algunes plantes, i no només els arbres, mantenen la capacitat de créixer durant segles? Podem diferenciar entre envelliment i senescència? Les plantes perennes realment envelleixen?

Actualment, existeix certa controvèrsia en diversos aspectes relacionats amb l'estudi de l'envelliment en plantes, des de qüestions que poden semblar simples com definir certs conceptes, a aspectes més complexos com entendre les causes dels canvis fisiològics associats a l'envelliment en plantes perennes. Estudis recents indiquen que els factors ambientals, com limitacions en la disponibilitat hídrica o de nutrients, són els responsables de les reduccions en creixement associades a l'envelliment de les plantes (Matsuzaki *et al.*, 2005; Mencuccini *et al.*, 2005; Munné-Bosch i Lalueza, 2007). A part d'aquests factors que limiten el creixement de la planta, és possible que canvis intrínsecs en els meristemes apicals del brot puguin succeir amb el temps degut a les repetides divisions cel·lulars que aquests experimenten. S'ha suggerit que aquests canvis podrien ser fixats en el desenvolupament vegetal afectant conseqüentment la fisiologia dels brots i fulles que deriven dels meristemes reduint per exemple les taxes fotosintètiques foliars (Day *et al.*, 2001).

A diferència dels animals, les plantes tenen una gran plasticitat en la forma i funció dels seus òrgans, i com a conseqüència el desenvolupament i envelliment en les plantes és més complex que en animals. Això és particularment rellevant en plantes perennes que són plantes en les quals el meristema apical de, com a mínim, un dels seus brots roman indeterminat més enllà de la seva primera fase de creixement. Les plantes perennes organitzen la seva estructura de forma vertical basada en la divisió i diferenciació dels meristemes (Thomas, 2002). Aquesta estructura de l'organisme permet a les plantes perennes explorar el medi verticalment a la recerca de llum i permet que alguns individus siguin molt grans i de llarga vida. Algunes plantes perennes poden tenir alçades de fins a 100 metres, tal i com succeeix en alguns arbres, com les sequoies. Alguns d'aquests arbres com *Sequoia sem-*

*pervirens* o *Sequoiadendron giganteum*, juntament amb alguns pins com *Pinus longaeva*, entre d'altres, poden viure durant segles o fins i tot mil·lennis augmentant progressivament la seva grandària en un pla vertical. Altres, com algunes plantes perennes herbàcies, també poden viure durant segles mantenint els meristemes actius al llarg del temps. L'activitat dels meristemes determina per tant, almenys en bona part, la longevitat de les plantes perennes i fa que les plantes siguin dràsticament diferents dels animals, almenys en termes de desenvolupament i envelliment.

#### Els arbusts mediterranis com a models

Hi ha dos tipus diferents de plantes perennes amb reproducció sexual, que són (I) les plantes perennes herbàcies i (II) les plantes perennes llenyoses com els arbres i els arbusts. Les segones basen el seu creixement i desenvolupament en la formació de noves branques i fulles al llarg dels anys gràcies a l'activitat dels meristemes. Alguns individus poden viure molts anys, com els de l'espècie *Pinus longaeva*, els arbres més vells coneguts fins ara. Aquests pins viuen en regions àrides de les muntanyes de sis estats de l'oest dels Estats Units d'Amèrica i l'individu més vell, amb 4.800 anys d'edat, es troba a les "White Mountains" de Califòrnia. En aquestes muntanyes, aquests pins viuen en un medi extrem a més de 3.000 metres d'altura, lliures de la competència amb altres plantes i de l'atac d'insectes i altres organismes causants de malalties. No obstant, l'espècie vegetal amb major longevitat no és un arbre, sinó un arbust. *Larrea tridentata* és un arbust que es troba distribuït en regions àrides i semiàrides de Mèxic i Sud-amèrica que combina la reproducció asexual formant clons amb la reproducció sexual. S'ha descrit que alguns clons en el desert de Mojave poden tenir més d'11.000 anys d'edat (Vasek, 1980). Excepte aquesta espècie, la majoria d'arbusts es reproduïxen sexualment i viuen menys que els arbres.

Comparada amb els arbres, la menor longevitat dels arbusts facilita la possibilitat de realitzar estudis controlats amb plantes amb el mateix "background" genètic, comparant plantes en diferents estats de desenvolupament, però obtingudes unes de les altres i exposades a les mateixes condicions climàtiques. Aquests tipus d'experiments s'han realitzat pel nostre

Figura 1

## Envelliment de plantes de *Cistus clusii* Dunal en condicions de clima mediterrani



A) Plantes juvenils d'un any d'edat en estat prerreproductiu.



D) Detall de fulles joves de plantes de 2 anys.



E) Detall de fulles joves de plantes de 7 anys.



B) Plantes madures de 2 anys d'edat que han florit una vegada a la seva vida.



C) Plantes madures de 7 anys.

La longevitat d'aquests arbusts és de 15-20 anys. Cal destacar que les plantes de 7 anys són molt més eficients des del punt de vista reproductiu (major nombre de flors per individu) que les plantes de 2 anys. Les plantes més velles mostren, no obstant, fulles joves amb menors taxes de creixement amb àrees més petites i una relació massa seca per àrea més gran que les fulles joves de plantes de 2 anys.

grup de recerca a la Universitat de Barcelona utilitzant com a model experimental alguns arbusts mediterranis, com per exemple *Cistus clusii*. Aquest arbust esclerofil·le i amb una longevitat de 15-20 anys es troba de forma natural al litoral Mediterrani en sòls secs i calcaris, tot i que també es pot trobar en algunes àrees pertorbades, caracteritzant-se per la seva resistència a la sequera (Munné-Bosch i Lalueza, 2007). A mesura que les plantes de *C. clusii* envelleixen, augmenten de grandària, però les fulles noves que apareixen a la

primavera o a la tardor presenten taxes de creixement menors, amb àrees menors i augmenten en la relació massa seca per àrea (Fig. 1).

#### Canvis fisiològics associats a l'envelliment en plantes perennes

Els investigadors han especulat durant dècades sobre la pèrdua de vigor associada a l'envelliment en plantes, suggerint que l'aigua podria tenir un paper fonamental. Maggs (1964) va suggerir que la distància entre les arrels i la part aèria en plantes perennes, particular-



Figura 2

## ENVELLIMENT DE LA PLANTA

### AUGMENT GRANDÀRIA DE LA PLANTA (Augment biomassa i àrea foliar total)

Augment nivells àcid abscísic

Tancament  
d'estomes

Reduccions  
en l'àrea foliar

ES MANTÉ L'HOMEOSTASI HÍDRICA  
reduint-se la transpiració

### CONSEQÜÈNCIES:

Reduccions en les taxes fotosintètiques  
Estrès oxidatiu (només amb estrès ambiental)

**Conseqüències de l'augment de grandària associat a l'envelliment en plantes.** A mesura que les plantes augmenten de grandària amb el temps també augmenta la biomassa i l'àrea foliar total. És, per tant, essencial que les plantes augmentin els nivells d'àcid abscísic per reduir les pèrdues d'aigua per transpiració. Aquesta hormona redueix la transpiració induint el tancament dels estomes però també disminuint l'àrea foliar, contribuint per tant a l'equilibri hídric de la planta. No obstant, com a conseqüència del tancament d'estomes induït per àcid abscísic, les taxes fotosintètiques es redueixen i les fulles són més susceptibles a l'estrès oxidatiu en condicions ambientals adverses.

ment en arbres alts, podria ser massa gran per permetre un transport eficient de l'aigua, limitant conseqüentment el creixement a mesura que les plantes augmenten de grandària. Més tard, Zimmerman (1983) va proposar que el creixement d'arbres alts podria estar limitat pel transport d'aigua i nutrients en cas que la cavitació (entrada d'aire deguda a les altes pressions) al xilema no es pogués corregir. Una versió més recent d'aquestes idees ha estat postulada com la "hipòtesi de la limitació hidràulica" per explicar la disminució en el creixement en arbres alts i d'edat avançada (Ryan *et al.*, 2006). Aquesta hipòtesi suggereix que la resistència total al pas de l'aigua augmenta a mesura que els arbres arriben a la seva màxima alçada, reduint conseqüentment

l'aportació d'aigua per a la transpiració, que a la vegada limita el grau d'obertura dels estomes i la fotosíntesi. De fet, estudis realitzats en una gran varietat d'espècies i condicions climàtiques indiquen que el grau d'obertura dels estomes i les taxes fotosintètiques de les fulles disminueixen amb l'edat –i conseqüent augment de grandària– dels arbres i arbustos per tal de reduir les pèrdues d'aigua per transpiració i mantenir així l'homeòstasi hídrica a mesura que l'individu envellaix (Bond, 2000).

Comparant la fisiologia de fulles joves de plantes de *Cistus clusii* de 2 i 7 anys d'edat creixent en condicions de clima mediterrani, s'ha demostrat recentment al nostre laboratori que els nivells d'àcid abscísic són marcadament superiors (fins al 75%) en plantes de 7 anys que en plantes de 2 anys, tot i que les fulles d'ambdós grups de plantes no difereixen en els continguts hídrics o de nutrients (Munné-Bosch i Lalueza, 2007). L'àcid abscísic té la funció principal de regular la resposta de les plantes a l'estrès hídric induint el tancament dels estomes, tot i que també regula la producció d'agents protectors davant l'estrès, i limita la divisió i expansió cel·lulars (Himmelbach *et al.*, 2003). Els augments en aquesta hormona semblen, per tant, ser la causa de les reduccions en el grau d'obertura dels estomes i la disminució de les taxes fotosintètiques, però també poden contribuir a reduir el creixement a mesura que les plantes envelleixen. Què està, però, induint la síntesi d'àcid abscísic en les fulles joves a mesura que les plantes envelleixen? La grandària de la planta és probablement un dels factors determinants responsables de l'augment en aquesta hormona a mesura que les plantes envelleixen. A mesura que les plantes es desenvolupen amb el temps i augmenten de grandària, les plantes tendeixen a augmentar la seva biomassa i àrea foliar total. És, per tant, essencial que les plantes augmentin els nivells d'àcid abscísic per reduir les pèrdues d'aigua per transpiració, no només reduint el grau d'obertura dels estomes, sinó també reduint el creixement, que fa que es redueixi l'àrea foliar i conseqüentment la despesa hídrica de la planta (**Fig. 2**).

S'han postulat diverses teories per explicar l'envelliment en animals, sent la teoria dels radicals lliures una de les que ha rebut més atenció (Harman, 1991). Aquesta teoria pos-

tula que els canvis associats a l'envelliment en animals són el resultat de l'acumulació d'alteracions induïdes per radicals lliures (també coneguts com a prooxidants o espècies reactives de l'oxigen), que permeten explicar la major incidència en individus d'edat avançada de diverses malalties associades a l'estrès oxidatiu com malalties cardiovasculars, càncer, inflamació crònica i desordres neurològics. Es creu que aquests desordres associats a l'envelliment en animals són deguts als canvis en el balanç de substàncies prooxidants envers antioxidants a favor de l'estrès oxidatiu, ja sigui causat per un augment de les primeres o una disminució de les segones (Rustin *et al.*, 2000). En aquest sentit, el nostre grup de recerca va pensar que les reduccions en les taxes fotosintètiques associades a l'envelliment podrien també causar un augment de l'estrès oxidatiu en plantes, ja que és ben conegut el fet que el tancament d'estomes pot induir la formació d'espècies reactives de l'oxigen en cloroplasts. Això es va demostrar en arbusts mediterranis, i més concretament en plantes de *Cistus clusii* (Munné-Bosch i Alegre, 2002; Munné-Bosch i Lalueza, 2007). En aquests estudis es mostra que l'estrès oxidatiu associat a l'envelliment és evident, particularment durant períodes d'estrès ambiental, concretament durant la primavera i l'estiu, durant els quals les plantes estan sotmeses a alta radiació solar i dèficit hídric en clima mediterrani, mentre que les plantes més velles no pateixen aquest estrès oxidatiu durant la tardor. S'ha suggerit que els augments en àcid abscísic a mesura que les plantes augmenten de grandària i envelleixen siguin els responsables, juntament amb l'es-

très ambiental, d'aquest major estrès oxidatiu. No obstant, cal destacar també que, gràcies a l'activitat dels meristemes, les plantes mantenen intacta la capacitat de formar noves fulles al llarg dels anys sense cap símptoma evident d'estrès oxidatiu, excepte quan aquestes fulles s'exposen a condicions d'estrès ambiental.

### Conclusions

En conclusió, les plantes mostren una gran plasticitat en la seva estructura i fisiologia gràcies a l'activitat dels meristemes que fan que el desenvolupament vegetal sigui ben diferent de l'animal, i determinen diversos aspectes específics de l'envelliment en plantes. Les reduccions en creixement, canvis en el tancament d'estomes i fotosíntesi, alteracions en els nivells d'hormones i símptomes d'estrès oxidatiu associats a l'envelliment són simplement la conseqüència de la resposta dels meristemes (i teixits que en deriven) a les condicions internes i externes a què estan sotmeses les plantes. Com aquests meristemes i teixits que en deriven interaccionen per donar una resposta integrada a nivell de planta sencera, i com aquesta resposta integrada canvia amb el temps, així semblen ser fenòmens complexes, i és essencial que s'investiguin en detall si es vol comprendre millor el procés d'envelliment en plantes.

### Agraïments

Agraïm al Ministeri d'Educació i Ciència el finançament de la recerca al nostre laboratori sobre envelliment en plantes (projecte nº BFU2006-01127).

### Sergi Munné-Bosch

És professor titular d'universitat al Departament de Biologia Vegetal de la Universitat de Barcelona. La seva recerca se centra en l'estudi

de la funció dels antioxidants, tocoferols (vitamina E), àcid ascòrbic (vitamina C), carotenoides, flavonoides i diterpens fenòlics en plantes, així com també dels mecanismes de resistència de les plantes a l'estrès hídric i estrès oxidatiu. Més recentment, el seu grup de recerca s'ha dedicat a l'estudi de l'envelliment i senescència en plantes emmarcat en el projecte de recerca "Bases fisiològiques de l'envelliment en arbusts mediterranis" finançat pel Ministeri d'Educació i Ciència. El doctor Munné-Bosch és autor de més de cinquanta publicacions científiques i ha participat en més de trenta congressos nacionals i internacionals.

### Referències

- Bäurle, I., Laux, T. (2003) Apical meristems: the plant's fountain of youth. *BioEssays*, 25: 961-970.
- Bond, B.J. (2000) Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science*, 5: 349-353.
- Day, M.E., *et al.* (2001) Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiology*, 21:1195-1204.
- Harman, D. (1991) The aging process: major risk factor for disease and death. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 88: 5360-5363.
- Himmelbach, A., *et al.* (2003) Relay and control of abscisic acid signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 470-479.
- Maggs, D.H. (1964) The distance from tree base to shoot origin as a factor in shoot and tree growth. *Journal of Horticultural Science*, 39: 298-307.
- Matsuzaki, J., *et al.* (2005) Shoots grafted into the upper crowns of tall Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) show foliar gas exchange characteristics similar to those of intact shoots. *Trees*, 19: 198-203.
- Mencuccini, M., *et al.* (2005) Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*, 8: 1183-1190.
- Munné-Bosch, S., Alegre, L. (2002) Plant aging increases oxidative stress in chloroplasts. *Planta*, 214: 608-615.
- Munné-Bosch, S., Lalueza, P. (2007) Age-related changes in oxidative stress markers and abscisic acid levels in a drought-tolerant shrub, *Cistus clusii* grown under Mediterranean field conditions. *Planta*, 225: 1039-1049.
- Rustin, P., *et al.* (2000) For debate: defective mitochondria, free radicals, cell death, aging-reality or myth-ochondria? *Mechanisms of Aging and Development*, 114: 201-206.
- Ryan, M.G., *et al.* (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell and Environment*, 29: 367-381.
- Thomas, H. (2002) Ageing in plants. *Mechanisms of Aging and Development*, 123: 747-753.
- Zimmerman, M.H. (1983) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin.