Nota sobre dehiscencia en plantas forrajeras

Esteban A. Pizarro

Las gramíneas, se encuentran en casi todos los ecosistemas del mundo, y son dominantes en muchos lugares donde crecen. Buena parte de lo que permitió ser dominante a la familia de las gramíneas, es su capacidad natural para la dispersión. Los frutos de las gramíneas viajan de muchas maneras: en el viento, en el vientre y estómago de animales, o adheridos a la piel de animales (Linder *et al*., 2018).

Esta diversidad en la forma en que viajan los frutos de las gramíneas, se debe, en parte, a diversidad en el "envasado" de frutos de las mismas. En muchas angiospermas, el fruto se dispersa por sí solo. En las gramíneas, el fruto a menudo se dispersa con partes de flores e inflorescencias. Esto da como resultado una unidad de dispersión (o diáspora), especializada en mediar o influir viajes, germinación, o establecimiento de plántulas (Linder *et al*., 2018).

Por ejemplo, en *Cenchrus*, la diáspora incluye cerdas modificadas que pueden ser una adaptación para la dispersión por el viento (Doust and Kellogg, 2002), donde la abscisión ocurre, a su vez, determinada por el lugar donde se forman las zonas de abscisión (Doust *et al*., 2014). En un reciente artículo, publicado en la revista *New Phytologist*, Yu *et al*., 2020, indagan la historia evolutiva de la abscisión en gramíneas, y exploran el desarrollo molecular de la abscisión, en tres especies de gramíneas. Sus resultados, revelan la complejidad del proceso, que parece simple a primera vista, y proporciona un sólido marco comparativo para estudiar la evolución de la abscisión.

Las zonas de abscisión en gramíneas, son diversas en ubicación y estructura. Las flores de las gramíneas, están encerradas dentro de estructuras ramificadas especializadas, llamadas espiguillas. Las espiguillas están sustentadas por un par de brácteas llamadas glumas y contienen de una a muchas flores, dependiendo de la especie. Las zonas de abscisión pueden ocurrir en múltiples lugares dentro de las espiguillas e inflorescencias (Yu and Kellogg, 2018).

Yu *et al*., (2020), estudiaron y examinaron zonas de abscisión en una gran colección de herbario, de 250 taxones de gramíneas, complementado con datos de floras regionales, y analizaron estos datos en un marco filogenético comparativo. Ellos muestran, que la posición ancestral más común y más probable para la localización de la zona de abscisión, está dentro de las espiguillas, lo que resulta en la dispersión de los frutos rodeada de tejido floral (Figura 1).

Con el tiempo, la zona de abscisión ha cambiado repetidamente, la mayoría de las veces a pedicelos o a inflorescencia ramas, lo que resulta en la dispersión de espiguillas enteras, o grupos de espiguillas, o espiguillas acompañadas de tejido de

inflorescencia. Abscisión en las zonas debajo de los frutos individuales, son raras en las gramíneas.

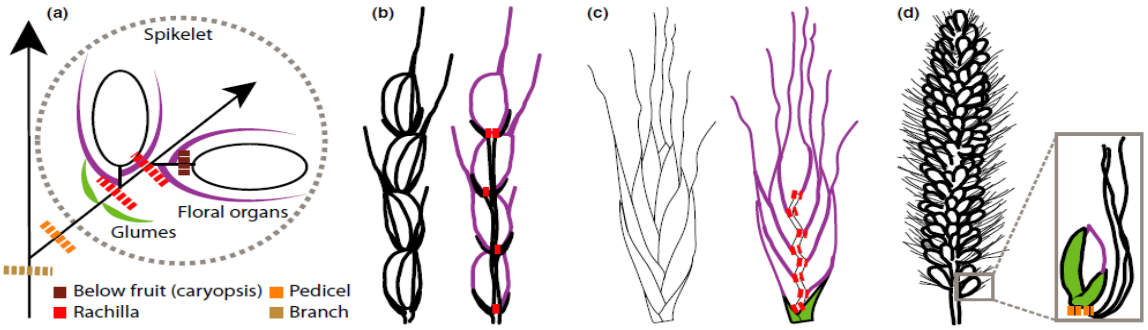

Figura 1. La ubicación de la zona de abscisión varía entre las gramíneas. (a) Diagrama generalizado de espiguillas de una gramínea. Las zonas de abscisión pueden estar en varios ejes dentro de las espiguillas e inflorescencias (b) Una sección de una rama de inflorescencia de arroz, con múltiples espiguillas. Las zonas de abscisión de arroz están en la raquilla de cada espiguilla. (c) Una sola espiguilla de *Brachypodium* con zonas de abscisión en la raquilla, subtendiendo cada flor. (d) Inflorescencia de *Setaria* y espiguilla única, mostrando la zona de abscisión en el pedicelo (debajo de las glumas). Adaptado de: Bartlett, M. and Patterson, E. 2020.

El amplio y profundo estudio realizado por Yu *et al*., (2020), proporcionado por colecciones de herbario, revela patrones a gran escala en la evolución de la zona de abscisión. Las zonas de abscisión tienden a moverse hacia abajo, no hacia arriba, hacia el fruto. La ubicación de la zona de abscisión, tiende a ser restringida dentro de las tribus de gramíneas (Doust *et al*., 2014). Sin embargo, el análisis detallado de (Yu *et al*., 2020), revela muchos casos en los que los taxones difieren del resto de su tribu. Esto proporciona un marco poderoso para investigar el reposicionamiento de las zonas de abscisión sobre el curso de la evolución.

La formación de zonas de abscisión ha sido ampliamente estudiada en gramíneas por su importancia en la agricultura, facilitando la cosecha y reduciendo perdidas. En cultivos de gramíneas, la abscisión de la diáspora se ha perdido varias veces, como en el caso de maíz, arroz, sorgo y trigo (Li and Olsen, 2016). Para probar si la heterotopía (es decir, un cambio evolutivo), podría explicar los cambios en la formación de zonas de abscisión en las gramíneas, Yu *et al*. (2020), examinaron la anatomía de la zona de abscisión y expresión genética global de los siguientes materiales: *Zizania palustris*, *Brachypodium distachyon* y *Setaria viridis*. *Zizania palustris* y *Brachypodium* tienen zonas de abscisión que sostiene las flores, probable estado ancestral, mientras que las zonas de abscisión de *Setaria* se encuentra sostenida por las espiguillas (Figura 1).

Este trío de taxones, permite comparaciones dentro y entre ubicaciones de zonas de abscisión. Yu *et al*. 2020, encontraron que la abscisión zonas en *Brachypodium* y arroz, son distintas a las del tejido vecino, compuesto de células más pequeñas con paredes más delgadas. Por el contrario, las células de la zona de abscisión de *Setaria* son difíciles de diferenciar de las celdas vecinas. Los

patrones de lignificación son únicos para cada taxón (Figura 2). Por lo tanto, las zonas de abscisión en diferentes taxones son diferentes. Los tejidos son anatómicamente distintos, lo que sugiere diferentes desarrollos y procesos celulares en cada caso.

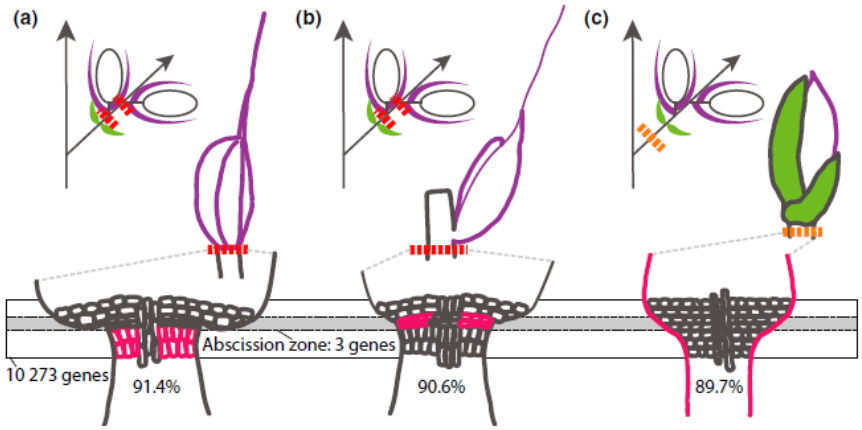

Figura 2. Los patrones anatómicos y de expresión génica varían entre las zonas de abscisión del arroz silvestre, *Brachypodium* y *Setaria.* Las células de la zona de abscisión en el arroz (a) y *Brachypodium* (b) tienen paredes más delgadas que las células vecinas, mientras que las células de la zona de abscisión Las celdas de zona en *Setaria* (c) son difíciles de distinguir de sus vecinas. Los patrones de lignificación en las zonas de abscisión (mostrados en color rosado en los paneles inferiores) también difieren entre los tres taxones estudiados. Además, 10 273 (89,7–91,4%) de todos los genes expresados en tejidos disecados, se comparten entre los tres taxones. Por el contrario, las zonas de abscisión temprana expresan sólo tres genes en común. Cada panel muestra la ubicación de la zona de abscisión en la inflorescencia (arriba), una sola diáspora (centro) y anatomía de la zona de abscisión (abajo). Adaptado de: Bartlett, M. and Patterson, E. 2020.

Para revelar qué procesos de desarrollo podrían estar actuando para generar zonas de abscisión, Yu *et al*., (2020), realizaron un experimento de RNA-seq. Secuenciaron transcriptomas de la zona del tejido de abscisión, y de los tejidos por debajo y por encima de las zonas de abscisión, en dos momentos, uno, previo el desarrollo de la zona de abscisión, y otro, una vez desarrollada dicha zona. Encontraron que mientras 10.273 genes (89.7–91.4%) eran comunes para los tres taxones, solo tres genes, se encontraban en zonas de abscisión temprana en los tres taxones (Figura 2). De manera similar, mientras que los genes conocidos de la zona de abscisión son expresados en los tres taxones, no todos se expresan exclusivamente en zonas de abscisión. Esto es análogo a si dos maestros de cocina (chef), se les entrega la misma lista de ingredientes, y se le pide que propongan una "cena". Ambos chefs, idearán una comida que cumpla la función de cena, pero es probable que las comidas sean bastante diferentes.

Así, por lo tanto, la heterotopía (es decir, el cambio evolutivo), es una explicación insuficiente para la diversidad de ubicación de la zona de abscisión en las gramíneas. Si bien las zonas de abscisión pueden ser funcionalmente equivalentes, permitiendo la dispersión del fruto, los programas celulares y de

desarrollo activados en las zonas de abscisión son diversos, incluso cuando las zonas están en el mismo lugar, como en el de *Brachypodium* y arroz silvestre (*Zizania palustris*).

La abscisión es un proceso activo que involucra muchos pasos, que incluyen posicionamiento de la zona de abscisión, separación celular y formación de una capa protectora en el lado proximal de la superficie de separación (Patterson, 2001).

Aparte del mencionado proceso de desarrollo y de la complejidad celular, existen limitaciones biofísicas en el proceso, que variará con el contexto. Esta complejidad puede ser la razón por la que vemos los mismos genes expresados, pero los detalles son diferentes en cada taxón, donde el contexto de desarrollo y los parámetros biofísicos difieren. Nuevas tecnologías como singlecell RNA-seq pueden ser capaces de resolver parte de esta complejidad, y revelar procesos moleculares comunes particulares a cada paso de formación de zonas de abscisión (Patterson, 2001; Denyer *et al*., 2019; Nelms and Walbot, 2019). La utilidad y el poder de RNAseq unicelular, ha sido demostrado en Arabidopsis y maíz (Denyer *et al*., 2019; Nelms and Walbot, 2019, Yu *et al*.,2020), pero el desafío técnico de optimizar esta técnica en taxones no es un proceso trivial.

La selección por abscisión de frutos fue crítica en la domesticación de muchos cultivos. En esta nueva era de la ingeniería de cultivos, comprender los fundamentos moleculares de la abscisión, en todas sus variaciones es crítico, tanto para domesticar nuevos cultivos como para perfeccionarlos.

Actualmente ya se cuenta, por ejemplo, en la producción de tomate, frutos que pueden recolectarse sin sépalos y con tallos adheridos, que, sin lugar a dudas, son mejores para cosecha mecánica de tomates y posterior procesamiento. Una versión mutante de un gen que controla este rasgo, jointless-2, fue descubierto en 1956, y se ha utilizado ampliamente en el proceso de desarrollo de germoplasma en tomate (Rick, 1956; Soyk *et al*., 2017). Edición del genoma CRISPR/Cas9 permite mejorar esta característica y combinarla con otros alelos beneficiosos (Soyk *et al*., 2017).

Uno puede imaginar un proceso similar y positivo en los futuros cultivos de gramíneas. Los mecanismos para definir la zona de abscisión ya existen en algunas gramíneas (Hodge and Kellogg, 2016; Baltensperger and Kalton 1959; Wongsuwan, 1994), y en nuevos cultivares de arroz ya está hasta definida la fuerza que se necesita para eliminar el fruto de las inflorescencias (Thurber *et al*., 2010). Comprender cómo funcionan estos mecanismos a nivel molecular permitirá diseñar las plantas del futuro. Los resultados de Yu *et al*., 2020, representan un importante paso adelante en este esfuerzo.

Referencias

Bartlett, M. and Patterson, E. 2020. Many ways to drop a fruit: The evolution of abscissions zones in the grasses. New Physiologist. **225**:1407 - 1409.

Baltensperger, A. A. 1958. Variability in Reed Canarygrass, *Phalaris Arundinacea* L. A Dissertation Submitted to the Graduate Faculty in Partial Fulfillment of The Requirements for the Degree of Doctor of Philosophy.
Iowa State College. 98 pp.

Denyer T., Ma X., Klesen S., Scacchi E., Nieselt K., Timmermans M.C.P. 2019. Spatiotemporal developmental trajectories in the Arabidopsis root revealed using high-throughput single-cell RNA sequencing. Developmental Cell **48**: 840–852.e5.

Doust A.N., Kellogg E. A. 2002. Inflorescence diversification in the panicoid 'bristlegrass' clade (Paniceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology. American Journal of Botany **89**: 1203–1222.

Doust A.N., Mauro-Herrera M., Francis A.D., Shand L.C. 2014. Morphological diversity and genetic regulation of inflorescence abscission zones in grasses. American Journal of Botany **101**: 1759–1769.

Hodge, J., G. and Kellogg, E. A. 2016. Abscission zone development in *Setaria viridis* and its domesticated relative, *Setaria italica.* American Journal of Botany **103** (6): 1 – 8.

Linder H.P., Lehmann C.E.R., Archibald S., Osborne C.P., Richardson D.M. 2018. Global grass (Poaceae) success underpinned by traits facilitating colonization, persistence and habitat transformation. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society **93**: 1125–1144.

Li L. F., Olsen K. M. 2016. To have and to hold: selection for seed and fruit retention during crop domestication. Current Topics in Developmental Biology **119**: 63–109.

Nelms B. and Walbot V. 2019. Defining the developmental program leading to meiosis in maize. Science **364**: 52–56.

Patterson S.E. 2001. Cutting loose. abscission and dehiscence in Arabidopsis. Plant Physiology **126**: 494–500.

Rick C.M.1956. Genetic and systematic studies on accessions of Lycospersicon from the Galapagos Islands. American Journal of Botany **43**: 687–696.

Soyk S., Lemmon Z.H., Oved M., Fisher J., Liberatore K.L., Park S.J., Goren A, Jiang K., Ramos A., van der Knaap E. 2017. Bypassing negative epistasis on yield in tomato imposed by a domestication gene. Cell **169**: 1142–1155.e12.

Thurber C.S., Reagon M., Gross B.L., Olsen K.M., Jia Y., Caicedo A. L. 2010. Molecular evolution of shattering loci in US weedy rice. Molecular Ecology **19**: 3271–3284.

Yu Y., Kellogg E. A. 2018. Inflorescence abscission zones in grasses: diversity and genetic regulation. Annual Plant Reviews **1**: 1–35.

Yu Y., Hu H., Doust A.N., Kellogg E. A. 2020. Divergent gene expression networks underlie morphological diversity of abscission zones in grasses. New Phytologist **225**: 1799–1815.

Yu, Y., Leyva, P., Tavares, R. L. and Kellogg E. A. 2020. The anatomy of abscission zones is diverse among grass species. American Journal of Botany **107**(4): 549–561.

Wongsuwan, N. 1994. Seed Production Studies in Ruzi Grass *(Brachiaria ruziziensis* Germain and Everard). Degree of Master of Agricultural Science in Seed Technology, at Massey University, Palmerston North, New Zealand. 139 pp.