



Avances en Investigación Agropecuaria

ISSN: 0188-7890

revaia@ucol.mx

Universidad de Colima

México

Chaar, J. E.
Resistencia a heladas en plantas frutales
Avances en Investigación Agropecuaria, vol. 17, núm. 3, 2013, pp. 109-121
Universidad de Colima
Colima, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=83728497009>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Resistencia a heladas en plantas frutales*

Frost resistance in fruit plants

Chaar, J. E.

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

Estación Experimental Agropecuaria Junín

Isidoro Busquets s/n (5572)

La Colonia, Junín Mendoza, República Argentina.

*Correspondencia: jchaar@correo.inta.gov.ar

●Estudio de revisión

Resumen

El daño por congelación en los tejidos vegetales es considerado un estrés abiótico principal en los cultivos frutales. Sin embargo, las plantas han desarrollado mecanismos de resistencia al frío. Para una especie y órgano en particular, dicha resistencia es variable a lo largo del año, en función (principalmente) de la temperatura ambiental. Las temperaturas bajas, sin llegar a ser de congelación, también afectan las etapas reproductivas mediante la disminución de la actividad de los agentes polinizadores y la alteración del proceso de fecundación. Las reservas nutricionales influyen en la resistencia a heladas mediante la degradación del almidón en compuestos osmóticamente activos, que aumentan la capacidad de sobreenfriamiento del tejido vegetal. La elección del sitio de cultivo, los cultivares más resistentes a heladas y la implementación de prácticas de manejo, permitirían la disminución en la aplicación del control activo contra heladas, volviendo eficiente el uso de los recursos y disminuyendo el daño ambiental. La existencia de modelos predictivos permite adelantarse a los posibles efectos perjudiciales del calentamiento global y, por lo tanto, seleccionar con anticipación los materiales vegetales adecuados para el nuevo escenario.

Palabras clave

Aclimatación, estrés, frío, manejo, sobreenfriamiento.

Abstract

Plant freeze injury is considered a main abiotic stress in fruit crops. However, plants have developed cold resistance mechanisms. For a given species and plant organ, mentioned resistance varies along the year, (mainly) because of ambient temperature. Low temperatures, even if not freezing, affect reproductive stages too, through decrease in pollinator's activity and fertilisation process alteration. Nutritional reserves influences frost resistance through starch degradation in osmotically active compounds, which increase supercooling ability of plant tissue. Selection of farming site, frost resistant cultivars and management practices implementation, would allow a decrease in frost active control, making resource use more efficient and decreasing environmental damage. The existence of predictive models allows anticipating possible detrimental effects of global warming, and therefore to select in advance plant materials suitable for the new scenario.

Key words

Acclimation, stress, cold, management, supercooling.

Introducción

La helada es un estrés ambiental que determina daños económicos en los cultivos y limita la distribución de especies silvestres y cultivadas (Fiorino y Mancuso, 2000; Pearce, 2001). Ante dicho estrés, algunas plantas han evolucionado y desarrollado mecanismos de resistencia, siendo ésta una característica de suma importancia para los cultivos, que puede determinar la factibilidad de obtener cosechas aceptables, minimizando el aporte de energía calórica.

En especies herbáceas, existen revisiones sobre la regulación génica de los mecanismos que intervienen en la aclimatación al frío (Thomashow, 1999). La resistencia puede cambiar notablemente con la estación y el estado de desarrollo de las plantas, entre otros factores (Burke *et al.*, 1976). Por lo tanto, el objetivo de esta revisión fue abordar, desde varios aspectos, la resistencia de las plantas frutales ante el estrés por bajas temperaturas.

Desarrollo de la propuesta

Cambios temporales en la sensibilidad al frío: aclimatación y desaclimatación

La resistencia a heladas puede ser constitutiva, como una característica genética de la especie, o inducida. La inducción puede ocurrir cuando la planta es expuesta a bajas temperaturas, generalmente entre 0 y 10°C, también conocida como aclimatación al frío o endurecimiento. La mayoría de las plantas resistentes a heladas pueden incrementar su endurecimiento mediante la inducción ambiental de baja temperatura no perjudicial (Li *et al.*, 2004; Jacobsen *et al.*, 2007; Szalay *et al.*, 2010).

Durante el proceso de endurecimiento al frío tienen lugar una serie de cambios morfológicos y fisiológicos que permiten a las plantas aclimatarse a las nuevas condiciones atmosféricas y sobrevivir durante el invierno. El transporte de sustancias de reserva hacia órganos perennes, la disminución en el contenido de humedad de los tejidos, la transformación de almidón en azúcares solubles y las modificaciones en la composición lipídica de las membranas celulares son algunos de ellos (Gallino *et al.*, 2007; Pearce, 2001).

Makaraci y Flore (2009) mencionan que el fotoperiodo no afectó la resistencia al frío en cerezo (*Prunus avium* L.), mientras que plantas de álamo híbrido (*Populus tremula* L. x *P. tremuloides* Michx.) expuestas a condiciones de día corto fueron más resistentes. El cese del crecimiento y la inducción de la dormancia en manzano (*Malus domestica* Borkh.) y peral (*Pyrus communis* L.) no fueron influidos por el fotoperiodo, al simular mediante fitotrón situaciones de día largo (fotoperiodo de 24 horas) y corto (fotoperiodo de 10 horas); tanto en manzano como en peral, la temperatura menor a 12 °C indujo ambos procesos, independientemente de las condiciones de fotoperiodo (Heide y Prestrud, 2005).

En pepino (*Cucumis sativus* L.) cv. “Alma-Atinsky 1”, la resistencia al frío comenzó a aumentar luego de varias horas de exposición a baja temperatura (12°C), alcanzándose la máxima resistencia al final del primer día y principios del segundo día de tratamiento (Markovskaya *et al.*, 2003). Poirier *et al.* (2010) mencionan que la temperatura letal media en tallos de nogal (*Juglans regia* L.) se correlacionó con la temperatura mínima

promedio de los 15 días previos al muestreo, indicando que la tolerancia a las heladas depende de la historia climática del árbol.

En la segunda mitad del invierno, la resistencia a las heladas disminuye gradualmente. Cerca de la floración, la planta vuelve a tornarse sensible, siendo este período casi completamente dependiente de la temperatura (Proebsting, 1970; Pukacki y Przybył, 2005). Especies y cultivares con un bajo requerimiento de temperatura para la ruptura de yemas se desaclimatan antes, siendo más sensibles al frío hacia el final del invierno (Keller, 2010; Szalay *et al.*, 2010).

Esta variación en la sensibilidad al frío se relaciona con cambios bioquímicos que experimenta la planta; al respecto, Pukacki y Kamińska-Rożek (2013) mencionan que la disminución en los niveles de antioxidantes (ácido ascórbico, flavonoides y glutatión reducido) en píceas [*Picea abies* (L.) Karst.] se correlacionó con una pérdida gradual en la tolerancia a la congelación.

Mathers (2004) menciona que en guindo (*Prunus cerasus* L.) y en cerezo, temperaturas elevadas en el período de desaclimatación redujeron la capacidad de evitar la congelación de las yemas florales. Según Ferguson *et al.* (2011) la relación entre cultivares de vid en cuanto a la resistencia a temperaturas bajo cero varía en la temporada; *Vitis labrusca* L. cv. “Concord” alcanzó la mayor resistencia entre los materiales evaluados a mediados del invierno, mientras que tuvo la tasa de desaclimatación más elevada, lo cual significó una rápida pérdida de resistencia en la primavera.

De la misma forma, Aniśko *et al.* (1994) encontraron que las diferencias en la resistencia al frío entre seis especies caducifolias se debieron a las diferentes tasas de desaclimatación. *Liquidambar styraciflua* L. y *Prunus serotina* Ehrh fueron más resistentes que *Quercus alba* L. a mediados del invierno, pero a principios de la primavera la relación se invirtió. De manera similar, la variabilidad en la desaclimatación de distintos genotipos de arándano (*Vaccinium* spp.) fue independiente de la resistencia de las yemas a mediados del invierno (Rowland *et al.*, 2005).

Además de la temperatura del aire, la humedad es un factor que influye en la desaclimatación de los tejidos vegetales. Al respecto, Bittenbender y Howell (1975) observaron en yemas florales de arándano (*Vaccinium australe* Small) que, con baja temperatura, el aumento del contenido de humedad aceleró la desaclimatación, mientras que a medida que las yemas florales continuaron su desarrollo en la primavera, se redujo el efecto de la humedad. De manera similar, en ensayos de congelación, yemas y tallos de vid (*Vitis vinifera* L.) fueron dañados a mayor temperatura cuando estaban húmedos (Mills *et al.*, 2006).

Resistencia a bajas temperaturas por parte de diferentes órganos vegetales

Si bien la resistencia aumenta a medida que las plantas entran en reposo, todas sus partes no se tornan resistentes al mismo tiempo, pudiendo variar considerablemente el orden de severidad del daño entre los tejidos, según el momento dentro del período de bajas temperaturas (Proebsting, 1970).

A mitad del invierno, momento de máxima resistencia al frío, las yemas florales de distintas especies del género *Prunus* fueron más susceptibles al daño por congelación que las yemas vegetativas. Asimismo, entre los órganos y tejidos vegetativos, las yemas vegetativas y el xilema del tallo fueron los más fácilmente dañados (Quamme *et al.*, 1982b). Dentro de las yemas florales de almendro (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb), el pistilo es el órgano más susceptible (Buyukyilmaz y Kester, 1976).

En arándano (*Vaccinium ashei* Reade) se observó que la corola, el estilo y el ovario, en orden decreciente, son las estructuras de mayor sensibilidad a temperaturas bajo cero (NeSmith *et al.*, 1999). En olivo (*Olea europaea* L.), la temperatura letal media de brotes fue menor que la de hojas; posiblemente, la mayor exposición de las hojas resulte en una más rápida pérdida de calor (Azzarello *et al.*, 2009). Durante la congelación de tallos de manzano y duraznero [*Prunus persica* (L.) Batsch.], la corteza tuvo menor resistencia a la deshidratación que la madera (Quamme *et al.*, 1982a).

Influencia de temperaturas bajas en el cuaje de frutos

Temperaturas bajo cero, sin llegar a causar daños visibles en las estructuras florales, pueden disminuir el cuaje de frutos (NeSmith *et al.*, 1999). Las temperaturas bajas durante la floración afectan negativamente a la polinización, debido al menor vuelo de insectos (Kodad y Socias i Company, 2005) y determinan la disminución del potencial de las flores para abrir y tornarse receptivas al polen (Hicklenton *et al.*, 2002). Jefferies *et al.* (1982) mencionan que en ciruelo europeo cv. 'Victoria' la fecundación requiere 16 a 20 días a una temperatura constante de 5°C, mientras que a 15°C ocurre durante tres o cuatro días. Concordantemente, Chaar y Sánchez (2010) observaron que en ciruelo europeo cv. 'D'Agen' el cuaje de frutos fue elevado (28 a 41%) ante una temperatura promedio de 13.6°C durante los 10 días posteriores a la antesis.

Mecanismos de evitación y tolerancia a heladas

Los mecanismos responsables de la resistencia a heladas pueden dividirse en dos tipos: evitación y tolerancia. La evitación o escape es la capacidad de la planta para evitar la formación de hielo en los tejidos; por ejemplo, mediante sobreenfriamiento. El sobreenfriamiento consiste en la permanencia del agua en estado líquido a medida que la temperatura disminuye a valores bajo cero.

Para que ocurra la evitación, se requiere la ausencia de sustancias de nucleación responsables de generar hielo en el tejido, o una discontinuidad en la fase líquida entre las células sobreenfriadas y el tejido adyacente que contiene hielo (Burke *et al.*, 1976; Cary, 1985). La tolerancia es la capacidad de la planta de sobrevivir a la formación de hielo extracelular y la consecuente deshidratación celular sin daño irreversible (Cary, 1985; Jacobsen *et al.*, 2007).

Aun dentro de un mismo género, el comportamiento de las plantas ante temperaturas bajo cero puede variar. Kadir y Proebsting (1994) mencionan que las yemas florales de 20 especies de *Prunus* mostraron diferentes estrategias para hacer frente a bajas temperaturas.

-Anatomía de las yemas florales y propagación del hielo

En duraznero, existe una barrera anatómica a la propagación del hielo desde el eje de la yema floral hacia el interior de la flor, siendo un mecanismo de evitación a heladas. Además, la primera y segunda escamas de la yema floral actúan como sitios de secuestro de hielo, favoreciendo el sobreenfriamiento de los órganos florales (Quamme *et al.*, 1995).

Ashworth *et al.* (1989) propusieron que la separación espacial del hielo dentro de las yemas de duraznero es consecuencia de la morfología de las yemas y del desarrollo vascular. Durante el reposo invernal, los tejidos vasculares en órganos florales no están del todo diferenciados, y la continuidad xilemática entre los órganos florales y los tejidos subyacentes no está establecida.

De manera similar, el principal mecanismo de resistencia a la congelación en quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) parece ser la evitación mediante un sobreenfriamiento moderado (Jacobsen *et al.*, 2007). La compartimentalización del hielo no es exclusiva del reino vegetal; en el mosquito (*Exechia nugatoria* Johannsen) la congelación se restringe inicialmente al abdomen; mientras que la cabeza y el tórax, con menor contenido de agua, permanecen sobreenfriados, evidenciando la presencia de una barrera anatómica que impide la formación de hielo en los compartimentos anteriores del cuerpo (Sformo *et al.*, 2009).

La ausencia de continuidad xilemática, aunque aparentemente crítica, es sólo una de numerosas posibles características del tejido que permiten el sobreenfriamiento profundo (Ashworth, 1984). Al respecto, Flinn y Ashworth (1994b) observaron en arándano (*Vaccinium corymbosum* L.) que la distribución de hielo no se relacionó con la distribución de haces xilemáticos maduros.

-Reservas nutricionales

Las reservas nutricionales de los tejidos vegetales pueden ejercer una gran influencia en la capacidad de sobreenfriamiento, y por lo tanto, de evitación a la congelación.

El almidón no aumenta en sí mismo la resistencia al frío debido a que es osmóticamente inerte (Keller, 2010), pero sí de manera indirecta. En vid, la desaparición invernal del almidón pudo ser explicada casi completamente por la aparición de una cantidad equivalente de azúcares (Winkler y Williams, 1945). Concordantemente, Hamman *et al.* (1996) observaron que temperaturas bajas en el período previo a la helada favorecieron la resistencia al frío de yemas de vid, asociándose a una mayor concentración de fructosa, glucosa, rafinosa y estaquiosa en yemas.

En nogal (*Juglans regia* L. y *J. regia* L. x *J. nigra* L.), Poirier *et al.* (2010) observaron durante el invierno una interconversión entre almidón y azúcares solubles (glucosa, fructosa y sacarosa) con relación a las temperaturas del aire. Jacobsen *et al.* (2007) mencionan que la concentración osmótica en hojas de quínoa aumentó con la aclimatación; debiéndose principalmente al aumento en la concentración de azúcares solubles. En *Zoysia japonica* Steud cv. "Meyer" hubo una disminución en la concentración de almidón entre mitad y fines del invierno (Rogers *et al.*, 1975).

Sumado a factores climáticos, las reservas nutricionales pueden ser afectadas por factores intrínsecos de la planta, como la carga frutal. Gagnon *et al.* (1990) observaron que la remoción de frutos en el otoño permitió una mayor acumulación de reservas en raíces y mejoró la tolerancia al frío y la supervivencia invernal en frutilla (*Fragaria x ananassa* Duch.).

Métodos de evaluación de la resistencia a heladas

La resistencia de los organismos vegetales a temperaturas bajo cero puede ser evaluada durante la ocurrencia de heladas en campo (Lamb, 1982; Granger y Rousselle, 1984; Kodad y Socias & Company, 2005), o artificialmente (Voisey y Moulton, 1969; Mathers *et al.*, 1991; Fuller y Le Grice, 1998; Gusta *et al.*, 2003). Según Szalay *et al.* (2010), el nivel de resistencia a heladas puede ser determinado de manera más precisa mediante pruebas artificiales de enfriamiento, lo cual requiere la utilización de cámaras climáticas controladas, donde los procesos pueden ser modelados. Sin embargo, un mismo protocolo de congelación artificial puede no ser válido para evaluar la resistencia a heladas o la supervivencia invernal de distintas especies, siendo importantes la temperatura de nucleación, la tasa de enfriamiento, la duración de la congelación y la tolerancia a la congelación de las plantas (Gusta *et al.*, 2003).

A continuación se revisarán algunos métodos de estudio de la resistencia a heladas más utilizados:

- *Análisis térmico diferencial (DTA)*. El método de DTA se basa en la determinación de la temperatura de congelación a partir de la detección de la liberación de calor latente durante el cambio de fase del agua, de líquida a sólida. La liberación de calor que acompaña a la formación de hielo en el apoplasto se denomina exoterma de alta temperatura (HTE). Una segunda fase del proceso ocurre cuando se congelan los protoplastos celulares, denominándose exoterma de baja temperatura (LTE). La congelación intracelular mata a las células instantáneamente debido a los efectos combinados de daño en membranas, deshidratación del simplasto y desnaturalización de proteínas (Keller, 2010).

En el DTA, el calor de fusión es detectado mediante el registro de la diferencia de temperatura entre una muestra seca de referencia y una muestra húmeda, durante la congelación (Fiorino y Mancuso, 2000; Mathers, 2004; Pukacki y Przybył, 2005). El tamaño de la exoterma es directamente proporcional al volumen de agua congelado (Andrews *et al.*, 1984), variando también entre especies, siendo menor en aquellas más resistentes al frío (Quamme *et al.*, 1982b).

Según Flinn y Ashworth (1994a), para que una estimación de la resistencia al frío sea confiable, la tasa de enfriamiento y el tamaño del objeto a enfriar deben simular las condiciones de campo. Al respecto, Pramsohler *et al.* (2012) observaron en manzanos, en condiciones de campo, que la formación de hielo ocurrió a temperaturas significativamente más altas que en pequeñas ramitas generalmente utilizadas en las mediciones de laboratorio. Quamme (1986) observó, en vid cv. “Marechal Foch” y cv. “Okanagan Riesling”, que la temperatura de LTE en yemas no fue muy afectada por la tasa de enfriamiento, dentro

del rango de 1.5 a 10°C h⁻¹. Por otro lado, temperaturas de preacondicionamiento bajas disminuyeron significativamente la temperatura de LTE.

- *Termografía de video infrarroja*. Según Gusta *et al.* (2003) la termografía de video infrarroja es una de las herramientas más poderosas para estudiar la congelación en plantas. Wisniewski *et al.* (1997) determinaron mediante este método la temperatura de congelación y el patrón de propagación del hielo en distintas especies, utilizando una incubadora refrigerada. Los autores no encontraron diferencias en los parámetros evaluados, al variar la tasa de enfriamiento de 1.0 a 2.0°C h⁻¹. Ceccardi *et al.* (1995) observaron mediante termografía infrarroja en jojoba [*Simmondsia chinensis* (Link) Schneider] que la duración de la exoterma, indicada por la mayor temperatura del tallo con respecto al segundo plano, fue de hasta 20 minutos. Neuner *et al.* (2010) observaron mediante una cámara infrarroja en tallos leñosos de especies forestales, que la tasa de propagación del hielo en dirección longitudinal aumentó al disminuir la temperatura y al aumentar el tamaño de los haces vasculares.

- *Fuga de iones*. La helada afecta a las membranas celulares, las cuales pierden permeabilidad y se rompen, dando lugar a la fuga de solutos desde las células dañadas, lo cual puede medirse como conductividad eléctrica del medio (Lindén *et al.*, 2000). Barranco *et al.* (2005) calcularon la temperatura letal media de congelación en hojas de distintos cultivares de olivo, a partir del punto de inflexión de la curva que relaciona la conductividad eléctrica relativa y la temperatura.

- *Imagen de resonancia magnética (MRI)*. Nestby *et al.* (1997) utilizaron MRI para evaluar el daño por heladas en frutilla (*Fragaria x ananassa* Duch.), encontrando que el aumento en la intensidad de la señal, posiblemente causado por lípidos o por liberación de sustancias paramagnéticas, estuvo en concordancia con el oscurecimiento de los tejidos de la corona.

- *Fluorescencia de la clorofila*. Kodad *et al.* (2010) evaluaron la tolerancia de distintos cultivares de almendro a temperaturas bajo cero mediante la observación del patrón de disminución de la emisión de fluorescencia de la clorofila por parte de ovarios, al disminuir las temperaturas entre 0 y -3°C, coincidiendo con las observaciones visuales de daño. Jiang *et al.* (1999) mencionan que en tallos de vid cv. "Concord" el cociente entre la fluorescencia variable y la fluorescencia máxima (Fv/Fm) se correlacionó positivamente con las temperaturas de congelación y negativamente con el daño en tejidos.

- *Análisis fractal foliar*. En olivo, Azzarello *et al.* (2009) utilizaron el análisis fractal foliar, el cual cuantifica cambios en los patrones de color en las superficies foliares dañadas por congelamiento, y observaron que las bajas temperaturas indujeron una disminución marcada en los valores de los parámetros fractales.

- *Modelos predictivos*. Un modelo que prediga con precisión la resistencia de una población de yemas florales a campo es útil para la toma de decisiones sobre la protección contra heladas (Andrews *et al.*, 1987). Ebel *et al.* (2005) estimaron el riesgo de daño por frío en mandarina (*Citrus unshiu* Marc.) en función de la temperatura de 500 horas previas a cada día (índice de resistencia al frío), teniendo en cuenta que la resistencia al frío depende de la aclimatación, regulada principalmente por la temperatura del aire.

Al respecto, Poirier *et al.* (2010) elaboraron un modelo predictivo de la resistencia al frío en tallos de nogal, basándose en la temperatura del aire del período previo a la ocurrencia de la helada, además de las reservas de carbohidratos solubles y el contenido de agua, factores importantes en el proceso de aclimatación.

Manejo del cultivo y resistencia

- *Genotipo*. La manera más efectiva para combatir el daño por frío, además de elegir solamente aquellas áreas menos propensas a la ocurrencia de heladas, es seleccionar los cultivares más resistentes (Hernández, 1994; Kondratenko y Sylayeva, 2003; Barranco *et al.*, 2005). Asimismo, cultivares con elevada densidad de floración pueden compensar parcialmente el daño por heladas, siendo un criterio de selección en programas de mejoramiento genético (Kodad y Socias & Company, 2005). La fecha de floración tardía es otra característica deseable en los materiales vegetales, en aquellos sitios donde son comunes las heladas primaverales (Chaar *et al.*, 2011). Sin embargo, dicha característica no se relaciona necesariamente con la temperatura mínima tolerada por las yemas (Buyukyilmaz y Kester, 1976).

En años con heladas tardías, los cultivares que dependen sólo de la floración tardía como estrategia para disminuir el daño pueden ser gravemente afectados (Mather *et al.*, 1980). Al respecto, Lamb (1982) observó en peral que cultivares de floración temprana fueron más dañados por una helada tardía de -5°C que aquellos de floración tardía, pero dentro de cada grupo hubo cultivares con distinto grado de supervivencia de sus yemas florales. Viti *et al.* (1994) observaron en almendros que cultivares de floración temprana tuvieron mayor sensibilidad al frío que aquellos de floración más tardía.

En árboles frutales, además de las diferencias existentes entre cultivares, es posible utilizar portainjertos que induzcan mayor resistencia al frío. Según Durner (1990) la supervivencia de yemas florales en duraznero cv. “Redhaven” luego de la ocurrencia de heladas invernales en campo, fue afectada significativamente por el portainjerto; las yemas florales fueron más resistentes sobre el pie “Siberian C”.

- *Prácticas de manejo*. Si bien la resistencia al frío está determinada principalmente por el genotipo (Hernández, 1995), ésta puede intensificarse mediante diferentes prácticas de manejo (Proebsting, 1970; Palonen y Buszard, 1997). Las especies vegetales herbáceas y leñosas difieren en la forma de expansión del hielo; por lo tanto, las prácticas de manejo tendientes a disminuir el daño por congelamiento también son distintas. Por ejemplo, en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), la aplicación de caolín hidrofóbico inhibió la congelación inducida externamente; en contraste, las plantas leñosas poseen agentes internos de nucleación, existiendo barreras naturales que inhiben el crecimiento de hielo desde tallos más viejos hacia apéndices laterales, como yemas, flores y brotes en elongación (Wisniewski *et al.*, 2003).

Zucconi y Bukovac (1978) mencionan que luego de la ocurrencia de una helada tardía en duraznero, con frutos de 26 mm, la aplicación de ácido giberélico (GA3) aumentó marcadamente el tamaño a madurez de los frutos sin semilla. Durner (1995) observó en duraznero cv. “Redhaven” que la poda invernal aceleró e intensificó la desaclimatación,

mientras que el tratamiento con ethephon redujo el efecto de la poda. Las prácticas de manejo que retrasan la senescencia foliar durante el período de endurecimiento otoñal, podrían aumentar la resistencia invernal de las yemas florales (Seeley *et al.*, 1992).

Calentamiento global y resistencia al frío

El aumento de las temperaturas a mediano o largo plazo constituiría un factor relevante para la producción de alimentos, debido a sus posibles efectos en el comportamiento vegetal. Hänninen (1991) menciona que el aumento de temperatura previsto para el siglo veintiuno, podría conducir a un aumento del daño por heladas en los tejidos vegetales, debido a la aceleración del desarrollo fenológico y a la desaclimatación primaveral.

Sin embargo, según Chuine *et al.* (2000) la respuesta en la fenología al calentamiento global dependerá de la naturaleza del cambio en el clima y variará entre las especies. Aquellas que poseen una temperatura óptima de acumulación de frío menor a la actual para determinado sitio, no modificarían significativamente su fecha de floración, debido a que el efecto adelantador del aumento de la temperatura durante la ecodormancia sería contrarrestado por el efecto de retraso durante la endodormancia.

Chaar y Astorga (2012) encontraron, a partir de información fenológica y climática de siete años, que la fecha de plena floración en duraznero dependió principalmente de la acumulación de calor (GDH°C) durante la ecodormancia. Según Aniško *et al.* (1994), a partir de la determinación de la temperatura mínima de supervivencia de *L. styraciflua* L. para tres inviernos consecutivos, se pudo observar cómo la resistencia de la misma planta puede variar entre años, siendo la fase de desaclimatación más variable que la de aclimatación. La predicción fenológica precisa permitiría que los productores agrícolas elijan los cultivares mejor adaptados a las nuevas condiciones climáticas (Cleland *et al.*, 2007).

Conclusiones

Si bien las temperaturas bajo cero determinan en gran medida la distribución natural de especies vegetales y la factibilidad de cultivo de aquellas domesticadas, existen respuestas adaptativas en el mundo vegetal que permiten minimizar el daño por frío.

Las distintas estrategias de reducción del daño por heladas incluyen la elección del sitio de cultivo, el material genético y las prácticas de manejo más adecuadas. Para ello, es de suma importancia la información obtenida a través de los distintos métodos que evalúan los efectos de las bajas temperaturas en los organismos vegetales.

Un desafío para la fruticultura es diseñar sistemas productivos en los cuales exista un adecuado ajuste entre la capacidad de resistir a bajas temperaturas de los materiales vegetales cultivados y las características climáticas de las zonas agrícolas, así como también la implementación de prácticas de manejo que tiendan a minimizar la necesidad de utilizar métodos activos de control de heladas, los cuales son energética y (en muchas ocasiones también), ambientalmente costosos.

La existencia de modelos predictivos permite adelantarse a los posibles efectos perjudiciales del calentamiento global; y por lo tanto, seleccionar con anticipación los materiales vegetales adecuados para el nuevo escenario.

Agradecimientos

El presente estudio fue financiado por el Proyecto CIAC-940142, en el marco del Convenio INTA-AUDEAS-CONADEV.

Literatura citada

- Andrews, P. K.; Proebsting, E. L. y Lee, G. S. (1987). A conceptual model of changes in deep supercooling of dormant sweet cherry flower buds. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112(2):320-324.
- Andrews, P. K.; Sandidge, C. R. y Toyama, T. K. (1984). Deep supercooling of dormant and deacclimating *Vitis* buds. *Am. J. Enol. Vitic.* 35(3):175-177.
- Aniako, T.; Lindstrom, O. M. y Hoogenboom, G. (1994). Development of a cold hardiness model for deciduous woody plants. *Physiol. Plant.* 91:375-382.
- Ashworth, E. N. (1984). Xylem development in *Prunus* flower buds and the relationship to deep supercooling. *Plant Physiol.* 74:862-865.
- Ashworth, E. N.; Davis, G. A. y Wisniewski, M. E. (1989). The formation and distribution of ice within dormant and deacclimated peach flower buds. *Plant Cell Environ.* 12:521-528.
- Azzarello, E.; Mugnai, S.; Pandolfi, C.; Masi, E.; Marone, E. y Mancuso, S. (2009). Comparing image (fractal analysis) and electrochemical (impedance spectroscopy and electrolyte leakage) techniques for the assessment of the freezing tolerance in olive. *Trees* 23:159-167.
- Barranco, D.; Ruiz, N. y Gómez-del Campo, M. (2005). Frost tolerance of eight olive cultivars. *HortSci.* 40(3):558-560.
- Bittenbender, H. C. y Howell, G. S. (1975). Interactions of temperature and moisture content on spring de-acclimation of flower buds of highbush blueberry. *Can. J. Plant Sci.* 55:447-452.
- Burke, M. J.; Gusta, L. V.; Quamme, H. A.; Weiser, C. J. y Li, P. H. (1976). Freezing and injury in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 27:507-528.
- Buyukyilmaz, M. y Kester, D. E. (1976). Comparative hardiness of flower buds and blossoms of some almond genotypes in relation to time of bloom and leafing. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101(4):344-347.
- Cary, J. W. (1985). Freeze survival in peach and prune flowers. *Plant Sci. Lett.* 37:265-271.
- Ceccardi, T. L.; Heath, R. L. y Ting, I. P. (1995). Low-temperature exotherm measurement using infrared thermography. *HortSci.* 30(1):140-142.
- Chaar, J. y Astorga, D. (2012). Determinación del requerimiento de frío y de calor en duraznero [*Prunus persica* (L.) Batsch.] mediante un modelo de correlación. *RIA* 38(3):289-298.
- Chaar, J.; Astorga, D. y Reta, A. (2011). Determinación de la fecha media de plena floración de los principales cultivares de duraznero para industria [*Prunus persica* (L.) Batsch.] en el oasis Este de Mendoza. XXXIV Congreso Argentino de Horticultura. Buenos Aires. ASAHO Editores. 195 pp.
- Chaar, J. E. y Sánchez, E. E. (2010). Efectos de la carga frutal y del ambiente lumínico en ciruelo D'Agén (*Prunus domestica* L.). *Rev. FCA UNCuyo* 42(1):125-133.
- Chuine, I.; Cambon, G. y Comtois, P. (2000). Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models. *Glob. Change Biol.* 6(8):943-952.
- Cleland, E. E.; Chuine, I.; Menzel, A.; Mooney, H. A. y Schwartz, M. D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends Ecol. Evol.* 22(7):357-365.
- Durner, E. F. (1990). Rootstock influence on flower bud hardiness and yield of 'Redhaven' peach. *HortSci.* 25(2):172-173.
- Durner, E. F. (1995). Dormant pruning and fall ethephon application influence peach pistil hardiness. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120(5):823-829.
- Ebel, R. C.; Campbell, B. L.; Nesbitt, M. L.; Dozier, W. A.; Lindsey, J. K. y Wilkins, B. S. (2005). A temperature index model to estimate long-term freeze-risk of *Satsuma mandarins* grown on the northern coast of the Gulf of Mexico. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130(4):500-507.
- Ferguson, J. C.; Tarara, J. M.; Mills, L. J.; Grove, G. G. y Keller, M. (2011). Dynamic thermal time model of cold hardiness for dormant grapevine buds. *Ann. Bot.* 107:389-396.

- Fiorino, P. y Mancuso, S. (2000). Differential thermal analysis, supercooling and cell viability in organs of *Olea europaea* at subzero temperatures. *Adv. Hort. Sci.* 14:23-27.
- Flinn, C. L. y Ashworth, E. N. (1994a). Blueberry flower-bud hardiness is not estimated by differential thermal analysis. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119(2):295-298.
- Flinn, C. L. y Ashworth, E. N. (1994b). Seasonal changes in ice distribution and xylem development in blueberry flower buds. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119(6):1176-1184.
- Fuller, M. P. y Le Grice, P. (1998). A chamber for the simulation of radiation freezing of plants. *Ann. Appl. Biol.* 133:111-121.
- Gagnon, B.; Desjardin, Y. y Bédard, R. (1990). Fruiting as a factor in accumulation of carbohydrates and nitrogen and in fall cold hardening of day-neutral strawberry roots. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115(4):520-525.
- Gallino, J. P.; Fernández, M.; Tapias, R.; Alcuña, M. M. y Cañas, I. (2007). Aclimatación al frío en diferentes clones de *Eucalyptus globulus* Labill durante el régimen natural de endurecimiento. *Bol. Inf. CIDEU* 4:77-83.
- Granger, R. L. y Rousselle, G. L. (1984). Cold hardiness rating of pear cultivars and selections. *Acta Hort.* 161:69-72.
- Gusta, L. V.; Wisniewski, M.; Nesbitt, N. T. y Tanino, K. T. (2003). Factors to consider in artificial freeze tests. *Acta Hort.* 618:493-507.
- Hamman, R. A.; Dami, I. E.; Walsh, T. M. y Stushnoff, C. (1996). Seasonal carbohydrate changes and cold hardiness of Chardonnay and Riesling grapevines. *Am. J. Enol. Vitic.* 47(1):31-36.
- Hänninen, H. (1991). Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees? *Plant Cell Environ.* 14:449-454.
- Heide, O. M. y Prestrud, A. (2005). Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiol.* 25:109-114.
- Hernández, M. L. (1994). Tipología, génesis y desarrollo de las heladas en el Valle Medio del Ebro. *Geographicalia* 31:95-114.
- Hernández, M. L. (1995). Daños por helada en plantaciones frutales en floración. *Bol. San. Veg. Plagas* 21:377-394.
- Hicklenton, P. R.; Reekie, J. Y.; Mackenzie, K.; Ryan, D.; Eaton, L. J. y Havard, P. (2002). Freeze damage and frost tolerance thresholds for flowers of the lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait). *Acta Hort.* 574:193-201.
- Jacobsen, S. E.; Monteros, C.; Corcuera, L. J.; Bravo, L. A.; Christiansen, J. L. y Mujica, A. (2007). Frost resistance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Eur. J. Agron.* 26:471-475.
- Jefferies, C. J.; Brain, P.; Stott, K. G. y Belcher, A. R. (1982). Experimental systems and a mathematical model for studying temperature effects on pollen-tube growth and fertilization in plum. *Plant Cell Environ.* 5:231-236.
- Jiang, H.; Howell, G. S. y Flore, J. A. (1999). Efficacy of chlorophyll fluorescence as a viability test for freeze-stressed woody grape tissues. *Can. J. Plant Sci.* 79:401-409.
- Kadir, S. A. y Proebsting, E. L. (1994). Various freezing strategies of flower-bud hardiness in *Prunus*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119(3):584-588.
- Keller, M. (2010). *The science of grapevines: anatomy and physiology*. Elsevier Inc. EE.UU. 376 pp.
- Kodad, O.; Morales, F. y Socias, R. (2010). Evaluación de la tolerancia de las flores de almendro a las heladas por la fluorescencia de clorofila. *ITEA* 106(2):142-150.
- Kodad, O. y Socias i Company, R. (2005). Daños diferenciales por heladas en flores y frutos y criterios de selección para la tolerancia a heladas en almendro. *ITEA* 101(4):349-363.
- Kondratenko, P. V. y Sylayeva, A. M. (2003). Ecological tolerance of fruit crops in different climatic zones of Ukraine. *Acta Hort.* 618:527-533.
- Lamb, R. C. (1982). Flower bud survival of pear cultivars following a spring frost. *Acta Hort.* 124:27-31.
- Li, C.; Junttila, O. y Palva, E. T. (2004). Environmental regulation and physiological basis of freezing tolerance in woody plants. *Acta Physiol. Plant.* 26(2):213-222.
- Lindén, L.; Palonen, P. y Lindén, M. (2000). Relating freeze-induced electrolyte leakage measurements to lethal temperature in red raspberry. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 125(4):429-435.

- Makaraci, A. Z. y Flore, J. A. (2009). Effect of different photoperiods on cold hardiness in cherry. *JTAF* 6(1):107-110.
- Markovskaya, E. F.; Sherudilo, E. G. y Sysoyeva, M. I. (2003). Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance. *Acta Hort.* 618:233-236.
- Mather, P. J.; Modlibowska, I. y Keep, E. (1980). Spring frost resistance in black currants (*Ribes nigrum* L.). *Euphytica* 29:793-800.
- Mathers, H. M. (2004). Supercooling and cold hardiness in sour cherry germplasm: flower buds. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 129(5):675-681.
- Mathers, H. M.; Quamme, H. A. y Brownlee, R. T. (1991). A procedure for converting an ultra-low temperature freezer for freezing biological material. *Can. J. Plant Sci.* 71:1281-1283.
- Mills, L. J.; Ferguson, J. C. y Keller, M. (2006). Cold-hardiness evaluation of grapevine buds and cane tissues. *Am. J. Enol. Vitic.* 57(2):194-200.
- NeSmith, D. S.; Krewer, G. y Lindstrom, O. M. (1999). Fruit set of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei*) after subfreezing temperatures. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 124(4):337-340.
- Nestby, R.; Gribbestad, I. y Bjørgum, R. (1997). Magnetic Resonant Imaging (MRI) as a method for determination of freezing injury in strawberry crowns. *Acta Physiol. Plant.* 19(4):517-520.
- Neuner, G.; Xu, B. y Hacker, J. (2010). Velocity and pattern of ice propagation and deep supercooling in woody stems of *Castanea sativa*, *Morus nigra* and *Quercus robur* measured by IDTA. *Tree Physiol.* 30:1037-1045.
- Palonen, P. y Buszard, D. (1997). Current state of cold hardiness research on fruit crops. *Can. J. Plant Sci.* 77:399-420.
- Pearce, R. S. (2001). Plant freezing and damage. *Ann. Bot.* 87:417-424.
- Poirier, M.; Lacomte, A. y Améglio, T. (2010). A semi-physiological model of cold hardening and dehardening in walnut stem. *Tree Physiol.* 30:1555-1569.
- Pramsohler, M.; Hacker, J. y Neuner, G. (2012). Freezing pattern and frost killing temperature of apple (*Malus domestica*) wood under controlled conditions and in nature. *Tree Physiol.* 32:819-828.
- Proebsting, E. L. (1970). Relation of fall and winter temperatures to flower bud behavior and wood hardiness of deciduous fruit trees. *HortSci.* 5(5):422-424.
- Pukacki, P. M. y Kamińska-Rózek, E. (2013). Reactive species, antioxidants and cold tolerance during deacclimation of *Picea abies* populations. *Acta Physiol. Plant.* 35(1):129-138.
- Pukacki, P. M. y Przybył, K. (2005). Frost injury as a possible inciting factor in bud and shoot necroses of *Fraxinus excelsior* L. *J. Phytopathology* 153:512-516.
- Quamme, H. A. (1986). Use of thermal analysis to measure freezing resistance of grape buds. *Can. J. Plant Sci.* 66:945-952.
- Quamme, H. A.; Chen, P. M. y Gusta, L. V. (1982a). Relationship of deep supercooling and dehydration resistance to freezing injury in dormant stem tissues of 'Starkrimson Delicious' apple and 'Siberian C' peach. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107(2):299-304.
- Quamme, H. A.; Layne, R. E. y Ronald, W. G. (1982b). Relationship of supercooling to cold hardiness and the northern distribution of several cultivated and native *Prunus* species and hybrids. *Can. J. Plant Sci.* 62:137-148.
- Quamme, H. A.; Su, W. A. y Veto, L. J. (1995). Anatomical features facilitating supercooling of the flower within the dormant peach flower bud. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120(5):814-822.
- Rogers, R. A.; Dunn, J. H. y Nelson, C. J. (1975). Cold hardening and carbohydrate composition of Meyer zoysia. *Agron. J.* 67:836-838.
- Rowland, L. J.; Ogden, E. L.; Ehlenfeldt, M. K. y Vinyard, B. (2005). Cold hardiness, deacclimation kinetics, and bud development among 12 diverse blueberry genotypes under field conditions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130(4):508-514.
- Seeley, S. D.; Damavandy, H.; Anderson, J. L.; Renquist, R. y Callan, N. W. (1992). Autumn-applied growth regulators influence leaf retention, bud hardiness, bud and flower size, and endodormancy in peach and cherry. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117(2):203-208.
- Sformo, T.; Kohl, F.; McIntyre, J.; Kerr, P.; Duman, J. G. y Barnes, B. M. (2009). Simultaneous freeze tolerance and avoidance in individual fungus gnats, *Exechia nugatoria*. *J. Comp. Physiol. B.* 179:897-902.

- Szalay, L.; Timon, B.; Németh, S.; Papp, J. y Tóth, M. (2010). Hardening and dehardening of peach flower buds. *HortSci.* 45(5):761-765.
- Thomashow, M. F. (1999). Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50:571–599.
- Viti, R.; Bartolini, S. y Giorgelli, F. (1994). Effect of low temperatures on flower buds of several almond cultivars. *Acta Hort.* 373:193-199.
- Voisey, P. W. y Moulton, F. (1969). Precise temperature control for a domestic freezer. *Can. J. Plant Sci.* 49:107-110.
- Winkler, A. J. y Williams, W. O. (1945). Starch and sugars of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 20(3):412-432.
- Wisniewski, M.; Glenn, D. M.; Gusta, L. V.; Fuller, M.; Duman, J. y Griffith, M. (2003). Using infrared thermography to study ice nucleation and propagation in plants. *Acta Hort.* 618:485-492.
- Wisniewski, M.; Lindow, S. E. y Ashworth, E. N. (1997). Observations of ice nucleation and propagation in plants using infrared video thermography. *Plant Physiol.* 113:327-334.
- Zucconi, F. y Bukovac, M. J. (1978). Stimulation of growth of frost-injured peach fruit by gibberellin A₃. *Acta Hort.* 80:159-162.

Recibido: Febrero 07, 2013

Aceptado: Julio 23, 2013



Título: *Vida flotante*

Autor: Adoración Palma (2manoS)

Técnica: Mixta (scratch con guardas y plumón indeleble)

Medidas: 8x16cm

Año: 2013