



## LA FITOFENOLOGÍA EN UN MUNDO CAMBIANTE: SU ANÁLISIS FENOLÓGICO, MOLECULAR Y DIFERENCIAL ENTRE ECOSISTEMAS TEMPLADOS Y TROPICALES

### PLANT PHENOLOGY IN A CHANGING WORLD: ITS PHENOLOGICAL, MOLECULAR, AND DIFFERENTIAL ANALYSES BETWEEN TEMPERATE AND TROPICAL ECOSYSTEMS

Mónica Liliana García-Bañuelos<sup>1</sup>, Alfonso Antero Gardea-Béjar<sup>1\*</sup>, Marcia Moreno-Baez<sup>2</sup>, Luz Vázquez-Moreno<sup>3</sup>, Jaqueline García-Hernández<sup>1</sup> y Ana Graciela Siqueiros-Trejo<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C. (CIAD), Coordinación de Aseguramiento de Calidad y Aprovechamiento Sustentable de Recursos Naturales, Guaymas, Sonora, México. <sup>2</sup>Tufts University, The Fletcher School of Law and Diplomacy, Medford, Massachusetts, USA. <sup>3</sup>CIAD, Coordinación de Ciencias de los Alimentos, Hermosillo, Sonora, México. <sup>4</sup>Universidad de Sonora, Facultad Interdisciplinaria de Ciencias Biológicas y de Salud, Departamento de Agricultura y Ganadería, Hermosillo, Sonora, México.

\*Autor de correspondencia (gardea@ciad.mx)

#### RESUMEN

A consecuencia de la adaptación de las plantas a ambientes geográficamente diferentes, existe rica diversidad en la fenología vegetal de climas templados y tropicales. Los recientes avances científicos en esta ciencia ofrecen numerosas oportunidades para estudiar el fundamento de su adaptación a tales ambientes. Se estima que este reciente conocimiento en fenología vegetal con tan variadas perspectivas (molecular, ecológica, modelado, satelital, etc.) ayudará a entender cómo su selección natural condujo a la evolución de sus mecanismos de regulación, particularmente en los ecosistemas que están siendo afectados por el cambio climático. Se revisan aspectos relevantes sobre el gradiente latitudinal de la fenología vegetal, los factores ambientales subyacentes a tal diversidad de la fitofenología y el enfoque de estudios integrados que puede pronosticar el futuro comportamiento vegetal ante el cambio climático.

**Palabras clave:** Cambio climático, fenología molecular, fitofenología, redes de observación fenológica, zona templada vs. tropical.

#### SUMMARY

As a result of the adaptation of plants to geographically different environments, there is a rich diversity of plant phenology in temperate and tropical climates. Recent scientific advances in this science offer numerous opportunities to study the basis of their adaptation to such environments. It is estimated that this recent knowledge on plant phenology with such varied perspectives (molecular, ecological, modeling, satellite, etc.) will help to understand how its natural selection led to the evolution of its regulatory mechanisms, particularly in ecosystems being affected by climate change. Relevant aspects on latitudinal gradient of plant phenology, the environmental factors underlying such phenological diversity, and the approach of integrated studies that can predict the future adjustment of plants in the face of climate change are reviewed.

**Index words:** Climate change, molecular phenology, phenological observation networks, phytophenology, temperate vs. tropical zones.

#### INTRODUCCIÓN

La fitofenología estudia la cronología de los eventos del ciclo anual vegetal, como brotación foliar, floración y fructificación, y su relación con los cambios estacionales

del ambiente; por tanto, las plantas de bosques templados, con sus evidentes cambios estacionales, han logrado sincronizar la aparición de tales eventos fenológicos a estaciones que permitan su apropiado crecimiento, reproducción y reposo; para ello, responden a sus marcadas señales estacionales como la temperatura y el fotoperiodo (Satake *et al.*, 2022).

En contraste, los bosques tropicales sobresalen por sus señales estacionales más sutiles, ya que en esos ambientes los cambios son menores por su cercanía al ecuador, existiendo así más amplia variación en inductores climáticos y patrones fenológicos (Satake *et al.*, 2022; Staggemeier *et al.*, 2020); además, la fenología tropical es poco conocida a pesar de que la mayor diversidad de las especies se halla en los trópicos; incluso, sus datos fenológicos son relativamente escasos y se han tratado de analizar desde la perspectiva del paradigma fenológico templado, con la expectativa de que respondan de forma similar a sus marcados inductores climáticos (Davis *et al.*, 2022; Nagano *et al.*, 2019; Sullivan *et al.*, 2023).

Los recientes avances genéticos y moleculares ofrecen numerosas oportunidades para estudiar el fundamento de la adaptación vegetal a los ambientes estacionales y no estacionales. De forma particular, la llamada fenología molecular aporta novedosos modelos predictivos que permiten integrar datos tanto moleculares, climáticos como fenológicos de largo plazo; incluso, esta disciplina se considera una herramienta poderosa que podría pronosticar la futura alteración fenológica frente al cambio ambiental global (Kudoh, 2016; Satake *et al.*, 2022; Zaidem *et al.*, 2019).

En las últimas décadas, la fenología ha encontrado información crítica sobre la respuesta del ecosistema

al cambio climático. Este fenómeno altera eventos fenológicos vitales, por los muy reportados sucesos de adelanto de la primavera y aplazamiento del otoño, con desajustes fenológicos en los niveles tróficos de los ecosistemas, de tal forma que esas alteraciones generan fuerte impacto en su estructura y función. Por lo tanto, urge estudiar estas alteraciones fenológicas, sus impulsores claves y su impacto en los ecosistemas (Dai *et al.*, 2023; Davis *et al.*, 2022; Flores-Magdaleno *et al.*, 2014; Satake *et al.*, 2022).

De forma conjunta, los actuales estudios moleculares revelan nuevos mecanismos fenológicos que ayudan a definir la fitofenología bajo variados escenarios climáticos, mientras que la alianza mundial de redes fenológicas ayuda a generar datos a gran escala y en tiempo real; incluso, la innovación en teledetección permite el resurgimiento de la fitofenología a nivel de macro-escala, con gran beneficio para el actual *tiempo de la fenología del cambio climático global* (Piao *et al.*, 2019; Sullivan *et al.*, 2023).

Bajo dicho contexto, es relevante revisar los avances recientes en este campo, que pueden dar información clave de cómo profundizar en su conocimiento, optimizar los estudios futuros y consolidarse como ciencia predictiva del cambio climático. Por lo tanto, en el presente artículo se realiza un análisis bajo tres enfoques: fitofenológico, molecular y diferencial entre ecosistemas templado y tropical.

## DEFINICIÓN, HISTORIA Y PANORAMA ACTUAL DE LA FENOLOGÍA VEGETAL

### Definición de fenología

La palabra fenología proviene de los vocablos griegos “*phaino*” (mostrar o aparecer) y “*logos*” (estudio). Esta fue creada por el botánico Charles Morren en 1853, refiriéndose a la ciencia que mide la sincronización de los eventos del ciclo de vida de los organismos (animales, plantas y microbios) y cómo el ambiente cambiante influye en esos eventos (Guesmi, 2021). Otras definiciones clásicas son: *arte de observar las fases del ciclo de vida vegetal y animal y su ocurrencia temporal a lo largo del año* (Lieth, 1973), *ciencia que comprende el estudio de los estadios de desarrollo reproductor y vegetativo de plantas y animales en relación con las variables ambientales* (Schwartz, 2013).

La fenología es una de las ciencias más antiguas, creada para predecir la disponibilidad de alimentos a través de las estaciones del año. Cuando los agricultores buscaron vivir en un mismo lugar (sembrando, controlando cultivos y cosechando año tras año) notaron la conexión entre el ambiente y el desarrollo vegetal. Registros antiguos

dan testimonio de este saber de los pueblos primitivos: *Aprende una lección de la higuera: una vez que la savia de sus ramas corre alto y comienza a brotar hojas, sabes que el verano está cerca*, Biblia, Marcos 13:28. Esta evolución a *ciencia ambiental* a mediados del siglo XX, impulsada por científicos como el meteorólogo Schnelle, cofundador del Jardín Fenológico Internacional en 1955 y las Redes de Observación Fenológica (ROF) a nivel continental (Schwartz, 2013).

Dado que esta ciencia explica la relación entre factores ambientales estacionales y ciclos biológicos de los seres vivos, los fenólogos crearon registros precisos de *fenofases de ciclos de vida* por observación periódica del entorno y definición de sus fechas de cambio), (por sucesión de cambios en morfología, fisiología y conducta); por ejemplo, los típicos eventos en fauna (nacimiento, migración e hibernación) y flora (brote foliar, floración, fructificación y reposo) (Guesmi, 2021; Molinet-Salas y Lescay-Batista, 2021).

### Desarrollo histórico de la fitofenología

El padre de la fitofenología es el sueco Linnaeus, quien publicó métodos transcendentales en su obra *Philosophia Botanica* de 1751; no obstante, se estima que subyace una larga historia de miles de años por ancestros que trataron de desarrollar cultivos. A través de tal tradición, la fitofenología pasó de ser un tema empírico (observar eventos claves en especies) a ciencia (estudio de ecosistemas), por lo que su proceso histórico se agrupa en los siguientes tres períodos (Piao *et al.*, 2019; Schwartz, 2013):

#### Los “tiempos de la fenología agrícola” (~ Siglo X a. C.E - Siglo XVII)

Este primer período se caracteriza por la identificación de patrones fenológicos estacionales, los cuales fueron de gran importancia para organizar las actividades agrícolas. Esta fenología se parecía más a una descripción empírica de “fenómenos que reaparecían o se repetían de forma natural” en las plantas.

#### Los “tiempos de la fenología moderna” (Siglo XVII – Década 1990)

Esta marca su nacimiento científico y crecimiento inicial. Geógrafos e historiadores naturales registraron observaciones fenológicas con un enfoque más estadístico y experimental. Sobresalen Ferchault de Réaumur y René Antoine por introducir el concepto de “*grado-día*” en 1735 y Charles Morren por su valiosa aportación del término fenología en 1853. Asimismo, la creación de *modelos estadísticos* que correlacionan fenofases y factores

climáticos permitió investigar mecanismos involucrados en sus patrones fenológicos. Además, se crearon las ROF que dieron el inicio de su establecimiento en variados países.

### Los “tiempos de la fenología del cambio climático global” (Década 1990 – al presente)

Esta etapa actual exhibe el más rápido y sofisticado desarrollo metodológico para su monitoreo y modelado estadístico, generando así un vertiginoso progreso en esta ciencia. Este avance científico ha confirmado la profunda incidencia del cambio climático en el ciclo de vida vegetal, elevando esta disciplina a ciencia predictiva. Tal capacidad predictiva radica en la sensibilidad de las plantas que permite usarlas como bioindicadores de la variación ambiental. Así, su observación histórica (que detecta tendencias como la floración temprana inducida por el alza de temperaturas) documenta patrones de comportamiento global y proyecta escenarios ecológicos futuros. Hoy en día, el modelado fenológico predictivo, basado en datos históricos, logra estimar el efecto de los cambios futuros en el clima en eventos relevantes como la floración. Bajo este contexto, las ROF ayudan a generar datos en tiempo real y a gran escala; a la par, los estudios moleculares dan a conocer nuevas vías fenológicas que ayudan a definir la fitofenología bajo diferentes escenarios climáticos (e.g. la red de regulación de transición a la floración con más de 100 genes, o el control del reposo invernal con vías claves asociadas con la inducción y cese del reposo en árboles templados); además, el uso de la innovadora teledetección permite el resurgimiento de la fitofenología a nivel macro-escala, con relevantes beneficios para el estudio de este periodo.

#### Panorama actual de la fitofenología

Actualmente, la fitofenología es una ciencia interdisciplinaria útil en áreas ambientales como ecología, silvicultura, agronomía, bioclimatología, cambio climático, etc. Incluso, los eventos fenológicos clásicos (floración/migración) revelan alta sensibilidad a la variación ambiental, siendo propicios para investigar los efectos del cambio climático (Guesmi, 2021; Morissette *et al.*, 2021). Asimismo, Flores-Magdaleno *et al.* (2014) indicaron que muchos estudios demuestran que la fitofenología es altamente regulada por el clima, siendo uno de los bioindicadores más fiables del cambio climático.

De forma particular, la fitofenología renace al descubrir eventos fenológicos que explican mejor los efectos del cambio ambiental (Morissette *et al.*, 2021). Esta aborda de forma concreta los procesos envueltos en los ciclos de vida vegetal que son regulados por conocidas vías

moleculares, inducidas por la temperatura y fotoperíodo (Dai *et al.*, 2023); así, la relación directa con el clima la hace tener un papel esencial en los procesos del ecosistema, a tal grado que su alteración genera efectos de largo alcance, desde afectar la dispersión de especies o alterar el ciclo del carbono y clima global (Katal *et al.*, 2022).

Hoy en día, estos datos fenológicos describen aspectos clave como variabilidad ambiental, impacto ambiental e indicadores de cambio climático. A la vez, la creciente base de datos de sus ROF tiene potencial para impulsar esta ciencia en expansión y su notorio avance metodológico, mayormente en Europa y Norteamérica. Europa sobresale por su larga tradición de datos fenológicos y su red internacional de jardines fenológicos (International Phenological Garden, por sus siglas en inglés IPG), que se remonta al siglo pasado (Schwartz, 2013). Desde 1959, esta red almacena fechas de fenofases en 23 especies (ejemplos: apertura foliar, floración, fruto maduro, coloración otoñal). Cada jardín crea clones de especies vegetales, que se propagan para enviarse a nuevos jardines, éstas se clonan por enraizamiento de esquejes del árbol madre y recientemente se usan injertos. En los últimos 60 años, se han creado jardines fenológicos en centros botánicos, forestales, meteorológicos y de investigación (Renner y Chmielewski, 2022).

#### Vías moleculares destacadas que regulan la fitofenología

Los ciclos anuales de radiación solar crean las estaciones del año y su amplitud en temperatura en cada estación, lo cual provee a las plantas de una de las señales más relevantes para determinar su calendario anual de crecimiento (Kudoh, 2016). Este control estacional se observa ampliamente en el ciclo de vida vegetal (germinación, brotación, floración y defoliación), regulada por la combinación de múltiples señales estacionales (Nagano *et al.*, 2019). Al tratar de definir las bases moleculares de estos eventos fenológicos se han creado ensayos *in vitro* (Chaiwanon *et al.*, 2016; Nagano *et al.*, 2019) y estrategias innovadoras *in vivo* (transcriptomas) que reportan la expresión de genes y vías claves, aunque la comprensión de su estudio conjunto requiere ser precisada (Nagano *et al.*, 2019).

#### Principales señales involucradas en la regulación molecular de la fitofenología

Es primordial que la coordinación del desarrollo vegetal armonice con entornos estacionales favorables y logre un óptimo ciclo de vida. Dado que cada estación consta de diferentes combinaciones de señales ambientales (Figura 1), los rasgos que muestren las plantas en ellas

dependerán de su selección natural, que implica tanto evolucionar como adaptarse a su ambiente (Howe *et al.*, 2003; Wilczek *et al.*, 2010). Además, la respuesta vegetal a los cambios estacionales conlleva procesos fisiológicos a diferente nivel (celular, metabólico o morfológico), y tiempos precisos para concretarse. Se estima que las señales más importantes en dicha regulación estacional son la combinación de la temperatura y duración del día, especialmente en latitudes (Figura 1) con cambios significativos en ellas (*e.g.* zonas boreal y templada) (Nagano *et al.*, 2019; Wilczek *et al.*, 2010).

### Temperatura

La temperatura es una de las señales más relevantes que cambia estacionalmente siguiendo diferentes patrones de exposición a los rayos del sol y duración del día (Figuras 1, 2b). Ésta define tanto el nivel de crecimiento como de reproducción vegetal, que se incrementan bajo temperaturas de crecimiento óptimo (suele ser cuantificada como grados día de crecimiento), aunque ante una señal de calor excesivo puede reducir o limitarse). Asimismo, algunas plantas también responden a la señal de baja temperatura e inducen mecanismos de resistencia al frío (Brunner *et al.*, 2014; Garcia-Bañuelos *et al.*, 2009; Wilczek *et al.*, 2010); de hecho, la variación en respuestas a períodos prolongados de frío invernal fue la base de su adaptación a climas templados y boreales; por ejemplo, un período extenso de frío es una señal que induce tanto

la liberación del estado de reposo invernal (meristemos apical y cambial de muchas leñosas, tubérculos de herbáceas y semillas) como la vernalización o promoción de la transición floral en especies vegetales monocárpicas y policárpicas (Brunner *et al.*, 2014).

### Fotoperiodo

Por su parte, la duración del día es otra señal estacional implicada en dicha regulación (Figuras 1, y 2a), cuyo rango varía en función de la latitud; por lo tanto, para muchos biomas templados, la reducción de la duración del día es una señal fiable del inminente final de su temporada de desarrollo por el inicio del invierno, mientras que su aumento es una importante señal para iniciar crecimiento por el arribo de la primavera con temperaturas permisibles (Wilczek *et al.*, 2010).

### Vía molecular de señalización del evento de floración (relevante red de regulación molecular de la transición floral)

Un clásico ejemplo que involucra dichas señales inductoras (temperatura y fotoperiodo) es el mecanismo molecular de señalización del evento de floración (Wilczek *et al.*, 2010). Este implica la transición del estado vegetativo al reproductivo, inducida por mecanismos de señalización internos (edad y ciclo circadiano) y externos (temperatura y fotoperiodo); incluso, es un evento muy coordinado con

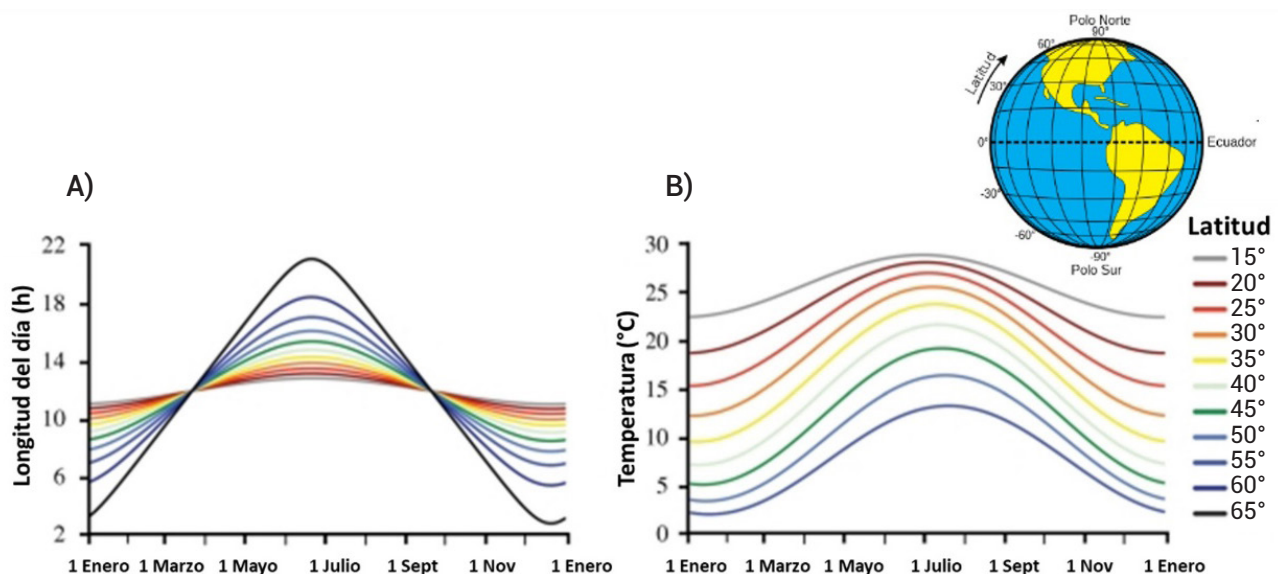


Figura 1. Variación estacional de A) Fotoperíodo en función de la latitud en un intervalo de 15 a 65°, B) Temperaturas promedio diarias de 15 a 55° de latitud. La duración anual del fotoperíodo y su amplitud aumentan directamente con la latitud. En conjunto, el desfase entre la temperatura diaria y los ciclos del fotoperíodo incrementa con la latitud. Figura adaptada de Wilczek *et al.* (2010).

el ambiente porque su estímulo en un tiempo erróneo lo expone a condiciones adversas. Además, aunque las señales endógenas juegan un papel relevante, se ha demostrado que las señales externas tienen más influencia en floración (Sánchez-Villarreal, 2016). Este estudio molecular de la transición floral se realizó en un inicio con mutantes de floración tardía de la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, permitiendo postular el Modelo Genético del Control de la Floración, el cual integra una serie de vías promotoras que conforman la compleja red que modula la floración de forma precisa (Izawa, 2021; Quiroz *et al.*, 2021; Wilczek *et al.*, 2010).

Este estudio clásico con *A. thaliana* (Figura 2) demostró su capacidad de integrar tres señales ambientales (días largos, grados día de crecimiento y frío invernal) que aceleran su floración. En días largos, la vía del fotoperíodo induce el inicio de este mecanismo a través del regulador transcripcional *CONSTANS* (*CO*) y su activador *GIGANTEA* (*GI*) (Mizoguchi *et al.*, 2005; Wilczek *et al.*, 2010). Estas señales activan los genes integradores florales, tales como *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*) y *SUPRESOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1* (*SOC1*), que a su vez promueven la diferenciación del meristemo apical a meristemo floral; asimismo, temperaturas ambientales más altas aceleran la acumulación de grados-día de crecimiento y promueven la floración (Balasubramanian *et al.*, 2006; Wilczek *et al.*, 2010).

La capacidad de respuesta de estos genes integradores florales a las señales inductivas es modulada por un

conjunto de genes represores florales; en particular, el factor de transcripción MADS-box *LOCUS FLORAL C* (*FLC*) y genes relacionados con MADS-box. Este represor floral *FLC* es activado por genes como *FRIGIDA* (*FRI*), y reprimido por genes de la vía endógena, sensibles a señales internas del desarrollo (Baurle y Dean, 2006); además, la atenuación de los represores florales también responde a la vernalización (requerimiento de un periodo prolongado de frío invernal para poder activar su fase reproductiva) que induce la expresión del gen *VERNALIZATION-INSENSITIVE-3* (*VIN3*), iniciándose así una represión epigenética estable de *FLC* a través de esta vía de vernalización (Finnegan y Dennis, 2007; Wilczek *et al.*, 2010). Por tanto, *A. thaliana* florece más rápidamente cuando los días se alargan, ya ha tolerado la vernalización y la temperatura de crecimiento aumenta a su nivel óptimo en primavera. Este mecanismo molecular parece estar conservado en muchas otras especies vegetales, lo que está ayudando a conocer y manipular la floración en diversos ambientes y especies (Izawa, 2021; Quiroz *et al.*, 2021; Wilczek *et al.*, 2010).

A medida que se descubren nuevos genes con técnicas más avanzadas, dicho modelo pionero de transición floral sigue cambiando y los modelos actuales plantean una red genética más compleja con cientos de genes (Blümel *et al.*, 2015; Bouché *et al.*, 2016; Quiroz *et al.*, 2021).

Hoy en día, la fenología molecular se define como el estudio de los patrones estacionales de los organismos mediante técnicas de biología molecular. En particular, su estudio se ha visto respaldado por los avances recientes en los métodos de cuantificación de la expresión génica

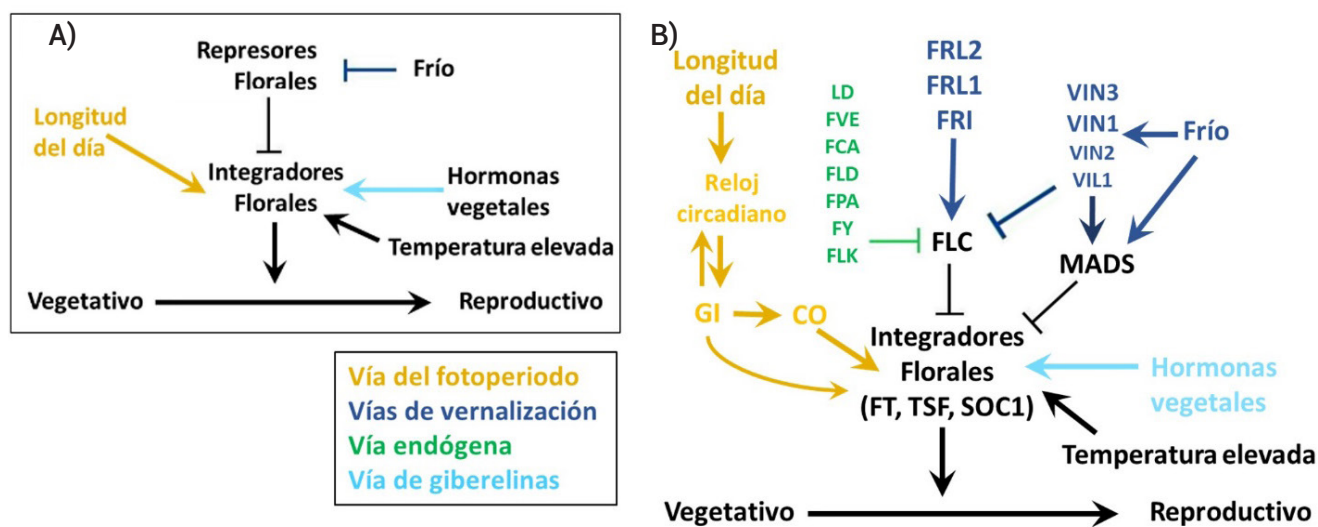


Figura 2. A) Diagrama general de las señales ambientales que inducen al mecanismo molecular de la floración vegetal, B) Diagrama simplificado de dicho mecanismo regulador de la floración en *Arabidopsis thaliana*. Figura adaptada de Wilczek *et al.* (2010).

(como Northern-blotting, RT-PCR, PCR en tiempo real, microarreglos, RNA-Seq, HMP, etc.). La evaluación de la función y regulación del conjunto de genes en entornos naturales representa un importante avance conceptual de los estudios fenológicos (Dai *et al.*, 2022; Kudoh, 2016); además, la floración se ha convertido en un singular modelo para investigar la fitofenología; así, su estudio en diversas especies ha generado importante información que está ayudando a entender sus bases moleculares. Asimismo, el surgimiento de la llamada HMP (High Molecular Phenology, por sus siglas en inglés) permite obtener un panorama más integral del desarrollo fenológico en su hábitat (transcriptomas estacionales, modificaciones epigenéticas estacionales, proteomas y metabolomas), acelerando así la comprensión de sus bases moleculares (Dai *et al.*, 2022).

### **Contraste fenológico entre ecosistemas templado y tropical: estrategias de adaptación vegetal**

Sorprende que los biomas con más especies se ubiquen en los trópicos que y la fenología de sus plantas sea poco conocida; además, se considera que sus datos fenológicos, comparativamente escasos, suelen verse bajo la lente de un más estudiado- *paradigma fenológico templado*, con la expectativa que sus eventos fenológicos respondan de forma similar al contexto estacional de zonas templadas (Davis *et al.*, 2022).

### **Fenología de ecosistemas templados**

La investigación fenológica tiene un sesgo hacia la zona templada, quizás debido a sus orígenes en el norte de Europa. El estudio de la fenología de esta zona ha enfatizado sus fenómenos estacionales (marcados ciclos repetitivos anuales), durante más de 150 años. Como se mencionó, los principales impulsores ambientales de la fenología templada son los cambios estacionales del fotoperiodo y, de forma especial, su cambio a temperaturas bajo cero. El llamado *paradigma fenológico templado*, se refiere al énfasis en estos impulsores fenológicos estacionales que se dan de forma más marcada y predecible en cada ciclo anual (Davis *et al.*, 2022).

Es claro que este enfoque es confuso al analizar la fenología tropical, sobre todo porque las señales estacionales a menudo son más sutiles o poco notables, así como la diversidad de especies y filogenia es mayor; por el contrario, las marcadas señales de fotoperiodo y temperatura fría del ecosistema templado regulan el evento especial del reposo invernal, así como sus eventos fenológicos de desarrollo que se desencadenan al alza del fotoperiodo y constantes temperatura arriba de 0°C (Staggemeier *et al.*, 2020). Por tanto, los modelos

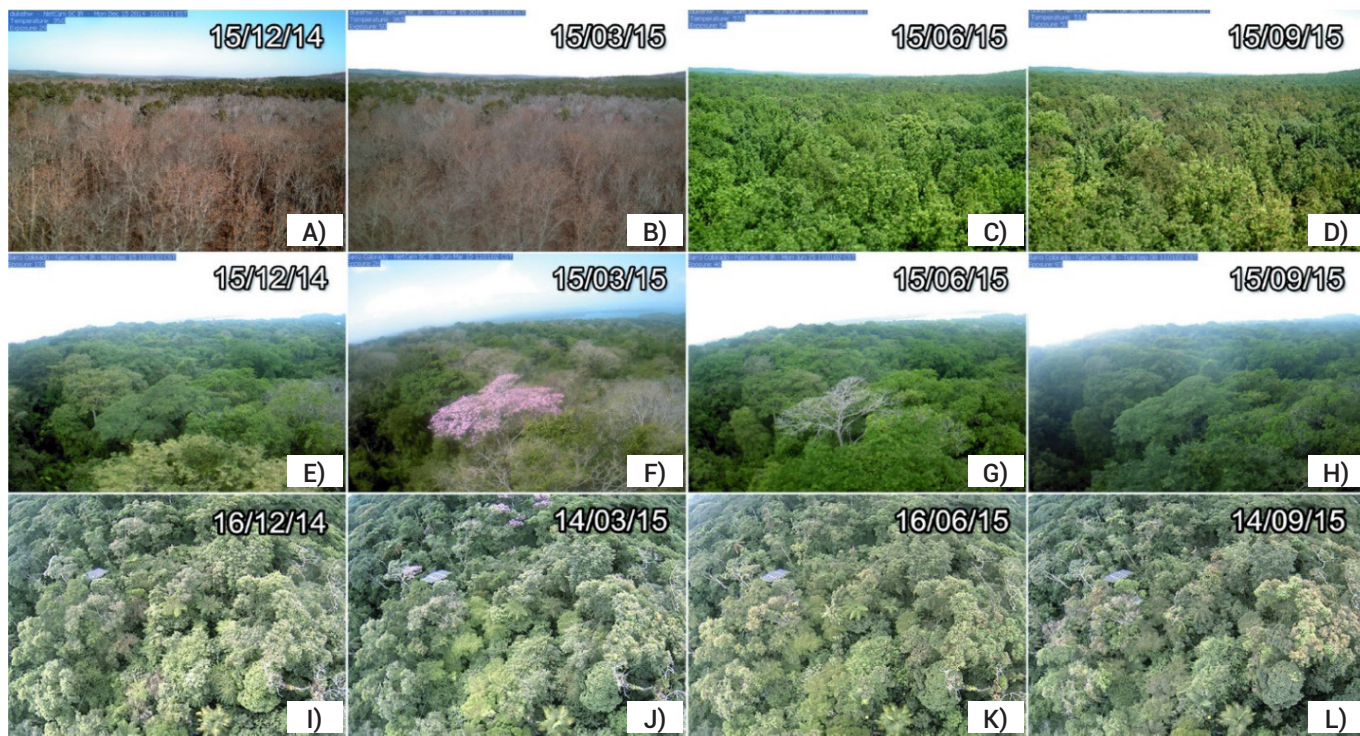
tradicionales que combinan la acumulación de frío y calor, basados en mecanismos fisiológicos bien comprendidos, solo funcionan bien para las especies templadas (Davis *et al.*, 2022).

### **Fenología de ecosistemas tropicales**

Sullivan *et al.* (2023) también consideran que gran parte de la dificultad en identificar los patrones fenológicos y sus impulsores estriba en el concepto de bosque tropical, que suele ser visto a través del lente de la fenología templada; por tanto, su investigación actual se enfoca en la contrastante variedad de patrones reproductivos que ocurren todo el año en los trópicos. A diferencia del área templada, el desarrollo vegetal tropical es poco limitado debido a la relativa permanencia de temperaturas cálidas, baja oscilación del fotoperiodo y alta irradiación solar; así, los eventos reproductivos ocurren en muchas y diversas épocas del año, al tener acceso constante a los recursos requeridos para floración y fructificación, aunque para una misma latitud la altitud dicta condiciones particulares. Un *espacio fenológico tropical* más amplio permite más interacciones abióticas y bióticas que median la fenología tropical; por ejemplo, estudios actuales reportan tal diversidad de señales en eventos como la floración y fructificación, que pueden inducirse por factores como temperatura (Numata *et al.*, 2022), lluvia y radiación solar/nubosidad (Wright y Calderón, 2018); además, se considera que estos impulsores fenológicos pueden variar dentro y entre sitios, escala de tiempo/ciclos estacionales y climas (Sullivan *et al.*, 2023).

La alta diversidad de especies tropicales genera gran variación en formas de vida y estrategias reproductivas, reconocidas por los naturalistas pioneros, que se impresionaron por su contraste con las zonas templadas (Staggemeier *et al.*, 2020). La zona templada se caracteriza por un clima estacional más marcado, que crea un evento de reposo anual especial (Figura 3: A y B) seguido de eventos de crecimiento y reproducción (Figura 3: C y D); esa marcada transición entre estaciones de descanso y desarrollo (invierno a primavera), muy típica de dichas zonas, conlleva momentos medibles de sus eventos fenológicos (primera floración, primera yema foliar, etc.); por el contrario, la fitofenología tropical se considera más compleja por ocurrir múltiples eventos florales durante el año, desafiando a los estudiosos de la regulación.

Varias estrategias fenológicas logran coexistir en los trópicos, máxime porque se tiene acceso a una condición adecuada de desarrollo todo el año (agua, luz solar, temperatura cálida, etc.) y sin el marcado reposo invernal templado (Figura 3: E-I); sin embargo, es común una estación seca (Figura 3: E y H) con inicio menos



**Figura 3.** Diferencias en la fenología entre bosque templado en EUA (A–D), bosque tropical estacional en Panamá (E–H) y bosque tropical siempreverde en Brasil (I–L), ilustrado por imágenes digitales. Las imágenes muestran al mismo día de cada estación, captadas en dichos bosques. Se observa la notable estacionalidad del bosque templado (A–D) con su singular reposo invernal (A–B), la actividad del bosque tropical estacional, que difiere por una corta defoliación en la estación seca (F), y el dosel siempreverde del bosque lluvioso tropical durante todo el año (I–L) (Staggemeier *et al.*, 2020).

predecible y restrictivo que el análogo reposo invernal (Staggemeier *et al.*, 2020), que también limita la absorción de agua (Sullivan *et al.*, 2023). Así, los trópicos persisten en una amplia diversidad de climas, desde vegetación estacional (sabana y bosque tropical estacional seco), hasta no estacional (selva tropical), teniendo siempre actividad reproductiva, definida por factores como altitud, temperatura y precipitación (Staggemeier *et al.*, 2020). Además del papel clave de las corrientes marinas, lluvias y ciclones, que definen la estacionalidad de los monzones.

#### **Contraste en regulación fenológica templada versus tropical**

Las vías moleculares que regulan la fitofenología también han sido más estudiadas en áreas templadas, con plantas modelo elegidas de ese entorno estacional más crítico para el desarrollo; por tanto, su estudio actual busca comparar dicha regulación entre la vegetación templada y tropical, al ser prioridad predecir futuros ajustes fenológicos debido al cambio climático (Satake *et al.*, 2022).

Desde la perspectiva del gradiente latitudinal terrestre, se indica que la vegetación de latitud alta desarrolló vías

reguladoras, inducidas por la alta variación estacional en temperatura y fotoperíodo, que permiten cronometrar cada evento fenológico con la estación propicia. Bajo dicho gradiente, también se señala que el comportamiento estacional de estos factores (temperatura y fotoperíodo) va disminuyendo desde dichas latitudes altas hasta el ecuador, donde se vuelven casi constantes durante todo el año, tanto temperatura media diaria y fotoperíodo (Satake *et al.*, 2022; Wilczek *et al.*, 2010). Por tanto, se cree que este gradiente tiene gran influencia en la regulación fitofenológica, pero aún permanece como pregunta abierta. La actual investigación también considera relevante el estudio de otros inductores ambientales en la regulación floral tropical (sequía, lluvia, nubosidad, temperatura extrema, etc.), sobre todo por encontrar rasgos más vulnerables al cambio climático (Numata *et al.*, 2021; Satake *et al.*, 2022).

Se estima que tal contraste fenológico es producto de la adaptación evolutiva a una mayor variación estacional, por lo que se ha propuesto conjuntar información de tipo ecológico/evolutivo y molecular/genético indispensable para entender la historia de las alteraciones evolutivas de la fenología en estos diversos ambientes geográficos

(Satake *et al.*, 2022; Zaidem *et al.*, 2019); incluso, el actual avance en las bases moleculares de la fitofenología ofrece varias opciones para su estudio a este grado de complejidad. Al nivel de plantas modelo (*A. thaliana*) se han logrado definir una gran mayoría de vías regulatorias claves para la floración, que responden a señales estacionales; incluso, los adelantos genómicos dan muestra de la diversidad en sus sistemas reguladores, así como diferentes mecanismos genéticos que permiten reconocer las estaciones del año y controlar la floración (Andrés y Coupland, 2012; Satake *et al.*, 2022).

En árboles, los estudios prosperan en las bases moleculares del control estacional del ciclo de crecimiento anual, en gran parte usando árboles modelo (*Populus* spp., *Picea* spp. y *Prunus persica*); además, su estudio solo se ha enfocado en la regulación de eventos fenológicos claves, como formación de yemas y reposo invernal (Singh *et al.*, 2017). Tales eventos son mejor entendidos en estos árboles templados, considerándose como aspecto clave la regulación de carácter cuantitativo de algunos de sus eventos (e.g. cese de reposo y brotación de yemas). Así, en varias de sus especies arbóreas se están identificado genes y vías claves asociadas con la inducción, desarrollo y terminación del reposo invernal (Falavigna *et al.*, 2019; Garcia-Bañuelos *et al.*, 2009; Satake *et al.*, 2022; Singh *et al.*, 2017).

Al macro nivel de ecosistema, la transcriptómica es cada vez más útil en monitorear la dinámica estacional con dicho enfoque de fenología molecular. Este innovador monitoreo de expresión génica comunitaria (especie, población y bioma) facilita el análisis de interacciones complejas, como las derivadas del cambio climático. El eficaz modelo predictivo (que une el estudio de biología molecular, ecología y modelado matemático) logra pronosticar cambios fenológicos futuros, así como evaluar la vulnerabilidad y planear su conservación sistemática; para ello, utiliza un registro a largo plazo de datos fenológicos, expresión genética y clima. Dicho modelo predictivo ha sido útil en un estudio del Asia monzónica donde se comienzan a revelar aspectos clave del mecanismo regulador de su fitofenología y así pronosticar su respuesta al cambio climático (Satake *et al.*, 2022).

Al comparar la fenología entre dicho gradiente latitudinal asiático (Japón, Taiwán y Malasia) se identifican importantes rasgos que definen sus eventos fenológicos (foliar, floral y fructificación). Para el bosque templado japonés es común una fenología reproductiva muy sincronizada con su clima estacional, tal como lo exponen los diversos estudios del hemisferio norte basados en el *paradigma fenológico templado*. Por el contrario, el bosque subtropical taiwanés exhibe un patrón menos

estacional y más influenciado por su ciclo de estaciones secas a húmedas; dicho patrón conduce a varios eventos de desarrollo foliar (niveles máximos en primavera y otoño), así como a eventos más moderados, tanto de floración como fructificación, con picos máximos en primavera y otoño, respectivamente. Por su parte, el bosque tropical malayo no muestra el típico patrón estacional, ya que su desarrollo foliar disminuye en primavera y otoño; incluso, son prominentes las fluctuaciones interanuales, tanto de floración como de fructificación, indicando así que el rango de estos eventos puede ampliarse conforme descendiende la latitud; además, sobresale el bosque tropical siempre húmedo (con fuertes lluvias anuales debidas al viento del océano Pacífico Occidental) con uno de los eventos más misteriosos llamado *floración general*, donde su diversa vegetación (más de 40 familias) se reproduce de forma armónica y genera un florecimiento sincronizado a nivel comunitario. Por tanto, se cree que la lluvia y su mínima variación en temperatura tienen el papel más importante en regular la fenología del bosque tropical (Satake *et al.*, 2022).

Sakai (2001) diferenció cinco patrones reproductivos en los trópicos (floración continua, anual, subanual/más de una por año, sin floración y supra-anual) y definió al patrón supra-anual, también llamándolo *floración general*, como una floración secuencial a nivel de comunidad (diferentes familias) por varios meses, que puede ocurrir una vez cada 2-10 años. Este se considera un patrón de floración de mayor abundancia que solo ocurre en dicho evento de *floración general*, teniendo una peculiar diferencia entre el trópico asiático (Malasia con más del 60 % de especies con floración supra-anual) y otros trópicos (Costa Rica con más del 75 % de especies con floración subanual o anual) (Satake *et al.*, 2022).

En general, el trópico sin heladas (hasta altitudes moderadas) carece de la fuerte transición a temperaturas bajo cero (invierno bajo 0 °C a primavera arriba de 0 °C), a diferencia del área templada; así, sus eventos de desarrollo vegetal logran abarcar todo el año y se identifica como regulador clave de su fenología al ciclo de lluvias. De hecho, aunque la temperatura es regulador prioritario de la fenología en ambas zonas, tropical y templada, se estima que la sutil variación en factores abióticos (temperatura, fotoperiodo y precipitación) también tiene gran influencia en la fenología tropical. Por tanto, definir los inductores claves de tal fenología requiere de más estudio por su gran diversidad de variables climáticas, lo cual se realiza a niveles *in situ*, históricos digitalizados de herbario o teledetección (Davis *et al.*, 2022); además, la perspectiva del paradigma templado también ha contribuido a la falta de datos fenológicos tropicales. Hoy, solo hay una reducida base de largo plazo, con datos fenológicos y climáticos de

escasos sitios tropicales clave; por ejemplo, una revisión en fenología floral neotropical detectó que solo 10 de 218 estudios fueron de largo plazo ( $\geq 10$  años) y se agrupan en dos áreas principales (Brasil y Costa Rica). Esta valiosa base de largo plazo facilita el estudio de la fenología tropical, por lo que urge ampliarla a más escalas espaciales, temporales y filogenéticas (Sullivan *et al.*, 2023).

### Contraste en vulnerabilidad al cambio climático

Es importante resaltar que los eventos fenológicos se encuentran entre las más relevantes respuestas bióticas al cambio climático (Dai *et al.*, 2022). Se cree que la aceleración del cambio climático está alterando la fenología en todo el mundo; incluso, la rápida alza en temperatura provoca efectos más predecibles en la fenología de latitudes altas, pero la vegetación tropical parece ser fenológicamente más sensible a leves alzas en temperatura y otros factores (precipitación, irradiación solar, nubosidad y fenómenos climáticos como ENSO: Oscilación Sureña de el Niño). Por tanto, es relevante detectar el grado de sensibilidad a tan diversas variables climáticas y así unificar la comprensión entre las fenologías templada y tropical (Davis *et al.*, 2022; Pau *et al.*, 2011).

Aunque la vegetación templada puede responder directamente al cambio de temperatura, la vegetación tropical puede ser más vulnerable a la alteración de los patrones de lluvia. Por tanto, el cambio climático amenaza la sincronización entre plantas, polinizadores y dispersores de los ecosistemas (Davis *et al.*, 2022). Los cambios en la fenología de áreas templadas pueden afectar la captura de carbono, las interacciones entre especies (como plantas y polinizadores) y la productividad de los ecosistemas, mientras que los cambios en los patrones de lluvia tropicales pueden retrasar la floración o el crecimiento de las plantas; además, los fenómenos meteorológicos extremos (sequía prolongada o lluvia excesiva) tienen un impacto directo y pueden provocar mortalidad masiva (Numata *et al.*, 2021).

### CONCLUSIÓN Y PERSPECTIVAS

El actual "tiempo de la fenología del cambio climático global" exhibe el más sofisticado desarrollo metodológico, forjando así un rápido progreso en esta ciencia; incluso, el hallazgo de su crucial papel en el cambio climático admite pronosticar alteraciones futuras que la hace ser ciencia predictiva de dicho cambio: además, la innovación en teledetección le permite resurgir a esta ciencia a nivel de macro-escala con gran beneficio para su estudio.

En esta era, con su típico clima cambiante, es de gran interés la relación entre los eventos fenológicos y las señales

ambientales (calor, luz, lluvia, etc.). Dado que la transición fitofenológica se induce por tal variedad de señales, se prevé que estos eventos cambien sustancialmente en los próximos años, sobre todo porque se reconoce que el cambio climático adelanta la fenología primaveral, retrasa la fenología otoñal y provoca así la extensión del periodo de crecimiento vegetal. Dicha alteración desencadena un daño a la biodiversidad, la función del ecosistema, la interacción biótica y los servicios ecosistémicos.

El renovado enfoque en la fenología es una valiosa herramienta para descifrar la respuesta vegetal ante el cambio climático, tan indispensable hoy que su conocimiento es más urgente que nunca. Destaca su mayor estudio en áreas templadas, por lo que es prioridad su contraste con la fenología tropical con señales climáticas más sutiles y gran diversidad vegetal. Los científicos de las zonas tropicales deben redoblar su trabajo, considerando que la mayoría de la población mundial vive en estas regiones.

La fenología tropical se cree más compleja por sus múltiples eventos florales anuales; incluso, varias estrategias fenológicas coexisten en su ambiente propicio para el desarrollo todo el año, sin el marcado reposo invernal templado. La estación seca presenta un inicio menos predecible y restrictivo que la *análoga limitante de agua* del reposo invernal. Por tanto, definir los inductores claves de la fenología tropical, en tal diversidad de variables, requiere de más datos que de los que hoy se dispone.

### BIBLIOGRAFÍA

- Andrés F. and G. Coupland (2012) The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Reviews Genetics* 13:627-639, <https://doi.org/10.1038/nrg3291>
- Balasubramanian S., S. Sureshkumar, J. Lempe and D. Weigel (2006) Potent induction of *Arabidopsis thaliana* flowering by elevated growth temperature. *PLoS Genetics* 2:e106, <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020106>
- Baurle I. and C. Dean (2006) The timing of developmental transitions in plants. *Cell* 125:655-664, <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.05.005>
- Blümel M., N. Dally and C. Jung (2015) Flowering time regulation in crops—what did we learn from Arabidopsis? *Current Opinion in Biotechnology* 32:121-129, <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.11.023>
- Bouché F., G. Lobet, P. Tocquin and C. Périlleux (2016) FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana*. *Nucleic Acids Research* 44:D1167-D1171, <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1054>
- Brunner A. M., L. M. Evans, C. Y. Hsu and X. Sheng (2014) Vernalization and the chilling requirement to exit bud dormancy: shared or separate regulation? *Frontiers in Plant Science* 5:732, <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00732>
- Chaiwanon J., W. Wang, J. Y. Zhu, E. Oh and Z. Y. Wang (2016) Information integration and communication in plant growth regulation. *Cell* 164:1257-1268, <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.01.044>
- Dai X., Y. Lin, T. Zhou, Y. Li, X. Liao, J. Cao and J. Ding (2023) Natural annual transcriptome dynamics of *Eucalyptus* reveal seasonal adaptation of tropical/sub-tropical trees. *Tree Physiology* 43:658-674, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac136>

- Davis C. C., G. M. Lyra, D. S. Park, R. Asprino, R. Maruyama, D. Torquato, ... and A. M. Ellison (2022) New directions in tropical phenology. *Trends in Ecology & Evolution* 37:683-693, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.05.001>
- Falavigna V. S., B. Guitton, E. Costes and F. Andrés (2019) I want to (bud) break free: the potential role of DAM and SVP-like genes in regulating dormancy cycle in temperate fruit trees. *Frontiers in Plant Science* 9:1990, <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01990>
- Finnegan E. J. and E. S. Dennis (2007) Vernalization-induced trimethylation of histone H3 lysine 27 at *FLC* is not maintained in mitotically quiescent cells. *Current Biology* 17:1978-1983, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.10.026>
- Flores-Magdaleno H., H. Flores-Gallardo y W. Ojeda-Bustamante (2014) Predicción fenológica del cultivo de papa mediante tiempo térmico. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37:149-157, <https://doi.org/10.35196/rfm.2014.2.149>
- García-Bañuelos M. L., A. A. Gardea, J. J. Winzerling and L. Vazquez-Moreno (2009) Characterization of a midwinter-expressed dehydrin (DHN) gene from apple trees (*Malus domestica*). *Plant Molecular Biology Reporter* 27:476-487, <https://doi.org/10.1007/s11105-009-0110-7>
- Guesmi B. (2021) Climate as the major factor controlling phenology. In: *Agrometeorology*. R. S. Meena (ed.). IntechOpen. London, UK. pp:29-34, <https://doi.org/10.5772/intechopen.95893>
- Howe G. T., S. N. Aitken, D. B. Neale, K. D. Jermstad, N. C. Wheeler and T. H. H. Chen (2003) From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany* 81:1247-1266, <https://doi.org/10.1139/b03-141>
- Izawa T. (2021) What is going on with the hormonal control of flowering in plants? *The Plant Journal* 105:431-445, <https://doi.org/10.1111/tpj.15036>
- Katal N., M. Rzanny, P. Mäder and J. Wäldchen (2022) Deep learning in plant phenological research: a systematic literature review. *Frontiers in Plant Science* 13:805738, <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.805738>
- Kudoh H. (2016) Molecular phenology in plants: in natura systems biology for the comprehensive understanding of seasonal responses under natural environments. *New Phytologist* 210:399-412, <https://doi.org/10.1111/nph.13733>
- Lieth H. (1973) Phenology in productivity studies. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems, Ecological Studies*. Vol 1. D. Reichle (ed.). Springer. Berlin, Germany. pp:29-46, [https://doi.org/10.1007/978-3-642-85587-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-85587-0_4)
- Mizoguchi T., L. Wright, S. Fujiwara, F. Cremer, K. Lee, H. Onouchi, ... and G. Coupland (2005) Distinct roles of *GIGANTEA* in promoting flowering and regulating circadian rhythms in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 17:2255-2270, <https://doi.org/10.1105/tpc.105.033464>
- Molinet-Salas D. y E. Lescay-Batista (2021) Fases fenológicas y componentes del rendimiento en nueve cultivares de soya (*Glycine max* L.) en la provincia Granma. *Cultivos Tropicales* 42:e02.
- Morisette J. T., K. A. Duffy, J. F. Weltzin, D. M. Browning, R. L. Marsh, A. M. Friesz, ... and A. D. Richardson (2021) PS3: The Pheno-Synthesis software suite for integration and analysis of multi-scale, multi-platform phenological data. *Ecological Informatics* 65:101400, <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101400>
- Nagano A. J., T. Kawagoe, J. Sugisaka, M. N. Honjo, K. Iwayama and H. Kudoh (2019) Annual transcriptome dynamics in natural environments reveals plant seasonal adaptation. *Nature Plants* 5:74-83, <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0338-z>
- Numata S., K. Yamaguchi, M. Shimizu, G. Sakurai, A. Morimoto, N. Alias ... and A. Satake (2022) Impacts of climate change on reproductive phenology in tropical rainforests of Southeast Asia. *Communications Biology* 5:311, <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03245-8>
- Pau S., E. M. Wolkovich, B. I. Cook, T. J. Davies, N. J. Kraft, K. Bolmgren, ... and E. E. Cleland (2011) Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology* 17:3633-3643, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x>
- Piao S., Q. Liu, A. Chen, I. A. Janssens, Y. Fu, J., Dai, ... and X. Zhu (2019) Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. *Global Change Biology* 25:1922-1940, <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Quiroz S., J. C. Yustis, E. C. Chávez-Hernández, T. Martínez, M. P. Sanchez, A. Garay-Arroyo ... and B. García-Ponce (2021) Beyond the genetic pathways, flowering regulation complexity in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences* 22:5716, <https://doi.org/10.3390/ijms22115716>
- Renner S. S. and F. M. Chmielewski (2022) The International Phenological Garden network (1959 to 2021): its 131 gardens, cloned study species, data archiving, and future. *International Journal of Biometeorology* 66:35-43, <https://doi.org/10.1007/s00484-021-02185-y>
- Sakai S. (2001) Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43:77-86, <https://doi.org/10.1007/PL00012018>
- Sánchez-Villarreal A. (2016) Floración en plantas tropicales y subtropicales: ¿qué tan conservados están los mecanismos que inducen y controlan la floración? *Agro Productividad* 9:50-55.
- Satake A., A. Nagahama and E. Sasaki (2022) A cross scale approach to unravel the molecular basis of plant phenology in temperate and tropical climates. *New Phytologist* 233:2340-2353, <https://doi.org/10.1111/nph.17897>
- Schwartz M. D. (2013) *Phenology: An Integrative Environmental Science*. 2nd edition. Springer. Dordrecht, The Netherlands. 610 p, <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Singh R. K., T. Svystun, B. Aldahmash, A. M. Jönsson and R. P. Bhalerao (2017) Photoperiod and temperature mediated control of phenology in trees – a molecular perspective. *New Phytologist* 213:511-524, <https://doi.org/10.1111/nph.14346>
- Staggemeier V. G., M. G. G. Camargo, J. A. F. DinizFilho, R. Freckleton, L. Jardim and L. P. C. Morelato (2020) The circular nature of recurrent life cycle events: a test comparing tropical and temperate phenology. *Journal of Ecology* 108:393-404, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13266>
- Sullivan M. K., A. Fayolle, E. Bush, B. Ofosu-Bamfo, J. Vleminckx, M. R. Metz and S. A. Queenborough (2023) Cascading effects of climate change: new advances in drivers and shifts of tropical reproductive phenology. *Plant Ecology* 225:175-187, <https://doi.org/10.1007/s11258-023-01377-3>
- Wilczek A. M., L. T. Burghardt, A. R. Cobb, M. D. Cooper, S. M. Welch and J. Schmitt (2010) Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 365:3129-3147, <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0128>
- Wright S. J. and O. Calderón (2018) Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a tropical moist forest. *Biotropica* 50:374-383, <https://doi.org/10.1111/btp.12522>
- Zaidem M. L., S. C. Groen and M. D. Purugganan (2019) Evolutionary and ecological functional genomics, from lab to the wild. *The Plant Journal* 97:40-55, <https://doi.org/10.1111/tpj.14167>