

FLORACIÓN EN PRUNUS SUBGEN. CERASUS

TRABAJO FIN DE GRADO



AUTORA: María Manuela Limia Luna

DEPARTAMENTO: Biología Vegetal y Ecología

GRADO EN BIOLOGÍA, FACULTAD DE BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Sevilla, junio de 2022



ÍNDICE:

1. **Resumen. *Página 4.***
2. **Introducción y objetivos. *Página 4.***
3. **Materiales y metodología. *Página 6.***
4. **Objeto de estudio. *Página 6.***
 - 4.1 **Familia *Rosaceae*. *Página 6.***
 - 4.2 **Género *Prunus*. *Página 7.***
 - 4.3 ***Prunus* Subgen. *Cerasus*. *Página 7.***
5. **Floración. *Página 8.***
 - 5.1 **Introducción: importancia de la floración del *Prunus* subgen. *Cerasus*. *Página 8.***
 - 5.2 **Características de la floración en *Prunus* subgen. *Cerasus*. *Página 9.***
 - 5.3 **Desarrollo floral. *Página 10.***
 - 5.4 **Fases de la floración. *Página 13.***
6. **Factores que influyen en la floración. *Página 14.***
 - 6.1 **Introducción. *Página 14.***
 - 6.2 **Factores abióticos. *Página 17.***
 - 6.2.1 **Fotoperiodo. *Página 17.***
 - 6.2.2 **Temperatura y vernalización. *Página 20.***
 - 6.3 **Factores endógenos. *Página 24.***
7. **Oscilación de las temperaturas y heladas en una zona modelo de cultivo de cerezos en España. *Página 27.***
8. **Discusión y conclusiones. *Página 29.***

9. Bibliografía. Página 32.



Quiero agradecerle a mi tutora M^a Ángeles Ortiz Herrera su inestimable ayuda por guiarme y por su interés constante a la hora de realizar este Trabajo de Fin de Grado. También le quiero agradecer que me haya aceptado como alumna y que haya admitido mi propuesta de trabajo.

Quiero agradecer a mis padres Manuel y Mercedes y a mi hermana Palmira por el apoyo moral que me han dado a lo largo de la carrera, por sus consejos inestimables y la ayuda que me han ofrecido a lo largo de esta etapa, sin la cual no podría haberme dedicado completamente a mis estudios que culminan con este trabajo.

Quiero agradecer a mi profesora de Ciencias Naturales de Secundaria, Mónica Fernández Gil, por haber despertado en mí el amor a la Biología que ha derivado en la elección de esta carrera y mi vocación por la docencia a la que quisiera dedicar mi futuro profesional. Asimismo, quiero agradecerle todo el ánimo y el apoyo que me ha brindado durante todos estos años.

Finalmente, quiero agradecer a los miembros de este Tribunal la atención y la paciencia dedicada a la lectura de este trabajo, así como la valoración y las críticas constructivas que me dedicarán el día de la exposición del mismo.

Gracias de todo corazón.



1. RESUMEN

La floración del cerezo (*Prunus* subgen. *Cerasus*, familia *Rosaceae*) es muy importante tanto para la agricultura como a nivel cultural en muchos países. En este trabajo se analizarán los cambios a nivel morfológico que conducen a la floración, tanto la organogénesis como los diferentes estadios del desarrollo de los brotes florales que son fundamentales para que se culmine la floración en los cerezos, así como los factores abióticos que la influyen como la temperatura, la vernalización y el fotoperíodo y los factores endógenos de la misma planta. Debido a que la temperatura y las heladas son dos de los elementos que más repercuten en la floración de este subgénero, se han recopilado datos desde 1948 hasta 2020 de una zona de cultivo de cerezos tradicional española como es el Valle del Jerte (Cáceres, España) ya que el cambio climático puede alterar ambos parámetros citados anteriormente y afectar a la floración. Como resultado de ello, no se aprecian con claridad las alteraciones producidas por el cambio climático en la temperatura y las heladas en el periodo de tiempo de los datos analizados, pero es muy probable que influya notablemente en estos parámetros en un futuro, adelantando como consecuencia la fecha de floración en las especies de este subgénero.

2. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

La floración es un proceso muy complejo que siempre ha impresionado por varios motivos, como su belleza o desarrollo. Font Quer (2007), definió la floración, palabra que proviene del neologismo empleado por LINNÉ de los términos *floratio*, *-onis*, como el “desarrollo de las flores, desde el momento de la anthesis de las más precoces hasta la marchitez de las más tardías, ya de un individuo vegetal, ya de la especie”. Al mismo tiempo, desde el punto de vista de la fisiología, también se define la floración como “la inducción y formación de los primordios florales”, que está condicionada tanto por factores externos como internos que están regulados por genes que participan en la transición del meristemo vegetativo al floral y posteriormente, de este último hacia el órgano floral. En la mayoría de los casos, la floración es estacional y necesita cierta madurez del meristemo vegetativo para su desarrollo (Barceló-Coll et al., 2009).

La floración ocurre en la fase adulta de la planta. Mediante la denominada fase de cambio, los individuos que se encuentran en la fase juvenil pueden alcanzar la fase adulta a través de un proceso de organogénesis y dormancia (Mauseth, 2021; Vimont et al., 2019). La floración está influenciada principalmente tanto por el fotoperíodo (luz) como la temperatura (Jelmer et al., 2007; Mauseth, 2021; Putterill et al., 2004). El número de

horas de luz que incide sobre una planta es el factor más conservado ya que depende de la estación del año y la adaptación de esta a una posición geográfica concreta y dependiendo de la especie, su floración se desencadenará con un número concreto de horas de luz/oscuridad diarios (Mauseth, 2021; Putterill et al., 2004). En cambio, la temperatura es el factor más variable ya que depende de más factores, sobre todo en las zonas donde las estaciones son muy marcadas (Castède, 2014; Sønsteby et al., 2019). La variabilidad de la temperatura es un factor importante ya que afecta al desarrollo y al metabolismo implicados en la activación del estado reproductivo en plantas bianuales que vernalizan durante las temperaturas frías invernales, así como la inducción y la salida del estado de dormancia en semillas de arbustos y árboles de clima templado a temperaturas bajas y heladas (Mauseth, 2021).

Sin embargo, actualmente las temperaturas medias están incrementando debido al cambio climático y todos estos procesos pueden verse alterados afectando no solo al proceso de floración y los factores descritos anteriormente, sino también a los polinizadores de estas plantas (Chung et al., 2011; Jelmer et al., 2007). Estos seres vivos establecen una relación de mutualismo, ya que necesitan alimentarse del polen o el néctar de las plantas, al mismo tiempo que llevan a cabo la polinización para estas y, por lo tanto, una alteración en la fenología de la floración, podría alterar estas interacciones (Elzinga et al., 2007).

En este Trabajo de Fin de Grado, el principal objetivo es estudiar el desarrollo de la floración en *Prunus* subgen. *Cerasus*, así como los distintos factores que influyen en este proceso para predecir cuándo va a suceder la floración y cuánto tiempo perdurará. Debido a este motivo, los objetivos específicos que se van a desarrollar son:

- Detallar los cambios anatómicos que sufren las plantas que culminan en la floración de las especies de *Prunus* subgen. *Cerasus*.
- Describir tanto los factores abióticos como la temperatura y el fotoperiodo, como factores endógenos que participan en la floración de *Prunus* subgen. *Cerasus*.
- Utilizando una zona tradicional del cultivo del cerezo en España como modelo, analizar el cambio de las temperaturas máximas y mínimas, así como el número de heladas en el Valle del Jerte (Cáceres, España), en los últimos

72 años para vislumbrar las posibles consecuencias del cambio climático en las especies pertenecientes a *Prunus* subgen. *Cerasus*.

3. MATERIALES Y METODOLOGÍA

La mayoría de la información que se ha recopilado para realizar este trabajo proviene de artículos científicos publicados en distintas revistas de interés que están relacionados con los campos de la Botánica, la Fisiología Vegetal y la Ingeniería Agrícola. Asimismo, parte de la información también procede de distintos manuales y libros, así como de páginas webs que están citados en el apartado de bibliografía junto a los artículos científicos.

Por otra parte, para realizar las gráficas de la evolución temporal de la temperatura absoluta máxima y mínima y las heladas en la provincia de Cáceres, se han recopilado los datos procedentes del calendario meteorológico de la página web de la Agencia Estatal de Meteorología española. Posteriormente, se han elaborado las gráficas mediante el programa Excel (enlace a la página web de la Agencia Estatal de Meteorología: https://www.aemet.es/es/conocerlas/recursos_en_linea/calendarios?n=7).

4. OBJETO DE ESTUDIO:

4.1 Familia Rosaceae

La familia *Rosaceae* se distribuye alrededor de todo el planeta, especialmente en el hemisferio norte en las zonas templadas y subtropicales. Está formada por un total de entre 100-115 géneros, y entre 3000-3500 especies (Castroviejo et al., 1993). Esta familia también se caracteriza por ser taxonómicamente compleja al poseer una gran variedad de híbridos, así como de razas de cultivos y variedades de estos (Valdés et al., 1987).

Esta familia está formada por árboles, arbustos o hierbas. Sus hojas presentan disposición normalmente alterna y pueden ser simples o compuestas, con estípula, sin ella o ser caedizas. Las flores suelen ser pentámeras, aunque a veces pueden contener más de 10 pétalos por transformación de los estambres en especies cultivadas. El androceo presenta numerosos estambres, aunque a veces solo entre 1 y 5 o 10. Los frutos pueden ser simples, múltiples o complejos, secos o carnosos. Asimismo, normalmente, las semillas que poseen son ápteras (Castroviejo et al., 1993; Valdés et al., 1987).

4.2 Género *Prunus*

Los taxones del género *Prunus* se caracterizan por ser árboles o arbustos que pueden ser tanto caducifolios como perennifolios. Durante la vernación, las hojas pueden ser convolutas o conduplicadas, en disposición alterna o fasciculada. Además, son simples, crenadas o aserradas, con peciolo. Sus estipulas son libres, lineares o filiformes, que pueden ser más o menos escariosas, y frecuentemente, caducas. Las flores son hermafroditas, normalmente precoces, solitarias y germinadas. Pueden estar distribuidas en fascículos o en cimas umbeliformes o racemiformes e incluso corimbiforme alguna vez en los braquiblastos o en inflorescencias en disposición axilar y sin hojas. Las inflorescencias constan de 5 sépalos libres, 5 pétalos blancos o rosados, de 15 a 30 estambres y un carpelo normalmente, a pesar de que puede tener hasta 5 dependiendo del tipo de cultivo con flores dobles. El fruto en drupa. La semilla no posee albumen y consta de un episperma delgado (Blanca-López, 2009; Castroviejo et al. 1993; Valdés et al. 1987).

4.3 *Prunus* Subgen. *Cerasus*

Las especies pertenecientes a este subgénero se caracterizan por ser árboles o arbustos e incluso, matas rastreras a veces, de hojas caducifolias e inermes. Los braquiblastos poseen yema terminal y en la vernación, sus hojas son conduplicadas. Las especies pueden presentar flores solitarias o umbeliformes sésiles y en fascículos. Pueden ser de flores largamente pediceladas, o racemiformes, en cimas, cortas y más o menos corimbiformes. Además, las flores coexisten con las hojas de nueva formación o anteriormente desarrolladas. El fruto que suele dar las especies de este taxón es glabro e incluso peloso a veces,

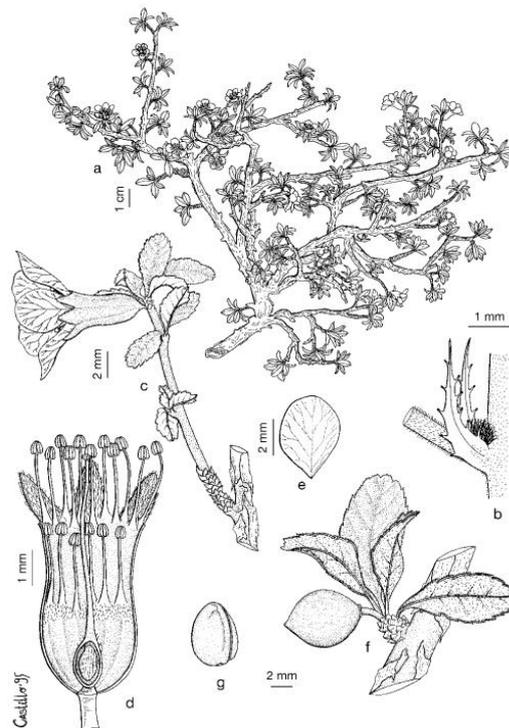


Figura 1. Ejemplares de *Prunus prostrata* que se hallan en España, pertenecientes al *Prunus* subgen. *Cerasus*. Sus diferentes partes son: a. Hábito; b. Estipulas; c. Rama Florífera; d. Sección Longitudinal de la flor; f. Rama Fructífera; g. Hueso. (Castroviejo et al., 1993).

sin pruina y de canal alargado (figura 1). Las especies del *Prunus* subgen. *Cerasus* se cultivan como árboles frutales, aunque también se pueden asilvestrar. En la Península

Ibérica podemos encontrar: *Prunus avium* (cerezo), *P. cerasus* (guindo), *P. mahaleb* y *P. prostrata* (Castroviejo et al., 1993; Valdés et al., 1987).

5. FLORACIÓN

5.1 Introducción: importancia de la floración del *Prunus* subgen. *Cerasus*

De entre todas las plantas cultivadas que producen una floración masiva, podemos constatar que la floración del cerezo es una de las más espectaculares. Su impacto es multicultural, celebrándose numerosos festivales en distintos países durante el periodo de floración de especies como *Prunus serrulata*, *P. x yedoensis* o híbridos como *P. x subhirtella*, como el *Hanami* en Japón, cuya connotación principalmente es espiritual (Chung et al., 2011). Además, en política, la flor de cerezo o *sakura* es un símbolo de amistad internacional del País del Sol Naciente. Asimismo, tiene una gran importancia en la literatura japonesa, como podemos encontrar en canciones, poemas y mitos, y en la pintura como *El cerezo de Yoshitsune cerca del santuario de Noriyori* de Ishiyakushi.

Aparte de los festivales, la floración de este grupo de especies es importante a nivel agrícola. Las flores de cerezo se pueden utilizar como ingrediente en varias recetas culinarias y en la cosmética, pero sobre todo en la producción de cerezas. En España, la producción de cerezas de *Prunus avium* es la más importante, seguida de la producción de guindas de *P. cerasus*. Principalmente, ocurre en la provincia de Cáceres, donde se llegó a producir 22501 t en 2008. No obstante, también hay una alta producción de cerezas de esta especie en la franja norte del país (*figura 2*) (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 2022). El cerezo presenta un sistema genético de autoincompatibilidad, para evitar la endogamia, característica muy importante también en el sector agrónomo ya que impide la formación del fruto si el pistilo y el polen comparten un mismo alelo (Dondini et al., 2018; Marini, 2009). Por ello, para la formación del fruto, se necesita un genotipo compatible o cultivos que tengan un sistema de autocompatibilidad con una mutación en los genes que controlan ese proceso (Dondini et al., 2018). Igualmente, también es muy importante que se sincronice la polinización cruzada con la floración de los cerezos, así como que este proceso no se

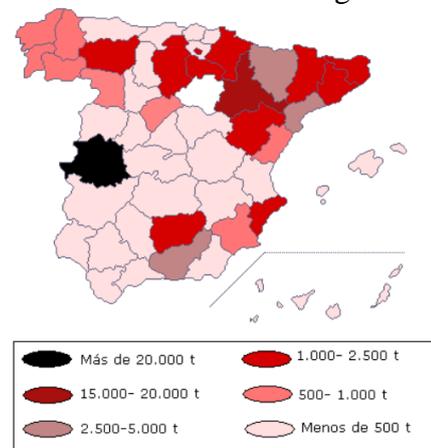


Figura 2. Estadística sobre la producción de cerezas y guindas en España en 2008 (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 2022).

adelante y las especies estén sometidas al número preciso de días con bajas temperaturas para que se lleve a cabo la floración de manera correcta y las cosechas no se pierdan por las heladas (Sánchez-Pérez et al., 2014). Adicionalmente, distintas especies como *Prunus serrulata* y *P. x yedoensis* se clonan para darles un uso ornamental por la espectacular belleza que aporta al paisaje (Gattolin et al., 2018; Ohashi et al., 2012).

Los frutos de *Prunus* subgen. *Cerasus* tienen una gran importancia en el sector agrícola ya que se suele consumir en gran parte del mundo. El tipo de cultivar y la localización de estos, así como sus parámetros físicos y químicos son esenciales, sobre todo, durante la maduración, para la producción y la calidad de las cerezas. En *Prunus avium*, algunos de los parámetros físicos y químicos que se tienen en cuenta para la producción y venta de cerezas son el color, el tamaño y peso de estas, que son mayores cuanto más arriba y al exterior del árbol se encuentren y cuanto más temprano se abra la flor y se coseche el fruto. Además, otro parámetro es el sabor que puede ser dulce si la concentración de azúcares es mayor que la de los compuestos ácidos, o ácido si es al revés, cuando ha tardado la antesis de la flor y si el fruto se encuentra ubicado de manera basipétala. También hay otros factores como variaciones del fruto que se dan en un mismo árbol y entre dos del mismo cultivar que también influye en la maduración de las cerezas (Predieri et al., 2004).

También la floración de *Prunus* subgen. *Cerasus* puede utilizarse como bioindicador. Al ser las especies de este taxón muy sensibles a la temperatura, se puede analizar la evolución de la fenología en el pasado, así como detectar el gran impacto que causa el cambio climático a lo largo del tiempo (Chung et al., 2011; Hamed et al., 2020; Wenden et al., 2016). De hecho, tras realizar estudios sobre la fecha de la floración de *Prunus jamasakura* en Japón, se comprobó que su fecha de floración se había adelantado entre los últimos siete y doce años (Hamed et al., 2020; Wenden et al., 2016).

5.2 Características de la floración en *Prunus* subgen. *Cerasus*

Las especies de *Prunus* subgen. *Cerasus* pueden tener una floración histeranta, es decir, las hojas aparecen más tarde que las flores, o viceversa, o incluso al mismo tiempo como sucede en la especie *Prunus avium* (Kuitert, 1999; Loewe et al., 2001; Marini, 2009). Las flores se desarrollan en botones florales que pueden carecer de partes vegetativas como en la especie citada anteriormente (Azizi-Gannouni et al., 2020). Estos nacen de las bases de los brotes del año anterior, con un año o en espolones de la madera

envejecida denominados “ramos de mayo” ya que se desarrollan al final de este mes, y cada uno, da lugar a una o un conjunto de flores (Azizi-Gannouni et al., 2020; Marini, 2009). En *Prunus avium*, cada año todos los botones situados en brotes de un año florecerán mientras que, los vegetativos, darán lugar a espolones que necesitan crecer para producir nuevos botones florales a los laterales en racimos (Marini, 2009). Además, este subgénero se caracteriza porque los umbrales inductores de la floración más importantes son el fotoperiodo y los periodos de calentamiento, y, sobre todo, de heladas durante invierno y al principio de la primavera, ya que las especies que lo componen son muy sensibles a los cambios de temperatura (Azizi-Gannouni, 2020; Chung et al., 2011; Fadón et al., 2015; Loewe et al., 2001; Ramírez et al., 2016; Sánchez-Pérez et al., 2014; Vimont et al., 2019).

Este proceso se da una vez al año, comenzando a finales de invierno o en primavera, en marzo, abril o principios de mayo en el hemisferio norte (Chung et al., 2011). Esta fecha puede variar según diversos factores ambientales y el cultivar concreto de cerezo dividiéndolas así en aquellas que tienen una floración temprana como *Prunus cerasus* “Black Bigarreau” y otras tardía como *Prunus serrulata* “Kiku-shidare-zakura” (Fadón et al., 2015; Hamed et al., 2020; Kae-Sun et al., 2007; Kuitert, 1999; Ramírez et al., 2016). Sin embargo, existen excepciones, como por ejemplo el híbrido *Prunus x subhirtella* “Jugatsu-zakura” florece una segunda vez al año durante otoño, en octubre, aunque con menos flores y más pequeñas que a principios de abril y la especie *Prunus serotina*, subsp. *capuli* sólo florece a finales de septiembre y principios de octubre (Kuitert, 1999; Ramírez et al., 2016).

5.3 Desarrollo floral

Las flores comienzan su desarrollo durante el verano anterior al año que florecen una vez que los brotes comienzan la organogénesis hasta su apertura (Vimont et al., 2019):

Organogénesis: Los brotes florales siguen su desarrollo y empiezan a diferenciarse



Figura 3. Organogénesis en un brote floral de *Prunus avium*. (Vimont et al., 2019).

(Fadón et al., 2015; Yarur et al. 2016). Dentro de ellos, se forman los primordios de los sépalos (Fadón et al., 2015). En *P. avium* ocurre durante julio y agosto (figura 3) (Vimont et al., 2019).

Dormancia: Las flores son encerradas dentro de los sépalos y cubiertas por escamas marrones oscuras. Además, el crecimiento de los primordios florales se detiene debido a alteraciones que se producen en el metabolismo. Durante esta fase, el metabolismo se verá modificado principalmente por la temperatura ambiente, el fotoperiodo o ambos. Cabe destacar que al ser plantas perennes este periodo es crucial para el crecimiento, floración y fructificación (Fadón et al., 2015; Vimont et al., 2019). Así mismo, la dormancia se subdivide en dos fases:

- **Paradormancia o “dormancia de verano”:** En *P. avium* se produce en septiembre (Vimont et al., 2019). Esta fase se relaciona con una parada del desarrollo de los primordios florales (*figura 4*) (Fadón et al., 2015).
- **Endodormancia:** En *P. avium*, comienza en octubre, aunque dependiendo del tipo de cultivar, dura hasta diciembre (“Cristobalina”), enero (“Garnet”) o febrero (“Regina”). Esta fase, principalmente está controlada por factores endógenos de la planta (Vimont et al., 2019). Sin embargo, los brotes florales no pueden abrirse a pesar de que las temperaturas ambientales sean adecuadas para que se lleve a cabo la apertura de estos (Sánchez-Pérez et al., 2014; Vimont et al., 2019). Asimismo, también requieren la acumulación de heladas (Fadón et al., 2015; Vimont et al., 2019). Los brotes siguen cerrados y se hinchan. Una vez finaliza esta fase, termina el periodo de dormancia. Las flores presentan una forma esférica y son completamente verdes salvo los pétalos traslúcidos. Además, se diferencian las distintas partes del pistilo, así como los estambres (*figura 5*) (Fadón et al., 2015).



Figura 4. Paradormancia en un brote floral de *Prunus avium*. (Vimont et al., 2019).



Figura 5. Hinchamiento de los botones florales de *Prunus avium* al final de la fase de endodormancia. (Fadón et al., 2015).

Ecodormancia: Comienza dependiendo de cuando finalice la endodormancia y dura hasta la floración. Durante esta fase, gracias a la transcripción de genes que están regulados por factores ambientales, durante la transición entre la endodormancia y la ecodormancia, se



Figura 6. Apertura de un brote de *Prunus avium* en la fase de ecodormancia. (Fadón et al., 2015).

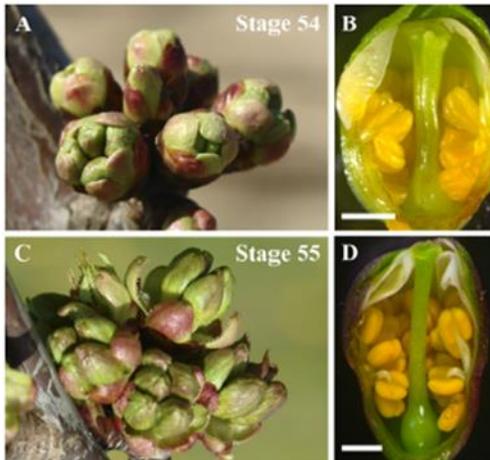


Figura 7. Fases del desarrollo floral durante la ecodormancia en *Prunus avium*. En A y B la inflorescencia está encerrada por escamas verdes. En C y D los botones florales solitarios y cerrados se asoman a partir de pequeños tallos mientras que las pequeñas escamas se abren parcialmente. (Fadón et al., 2015).

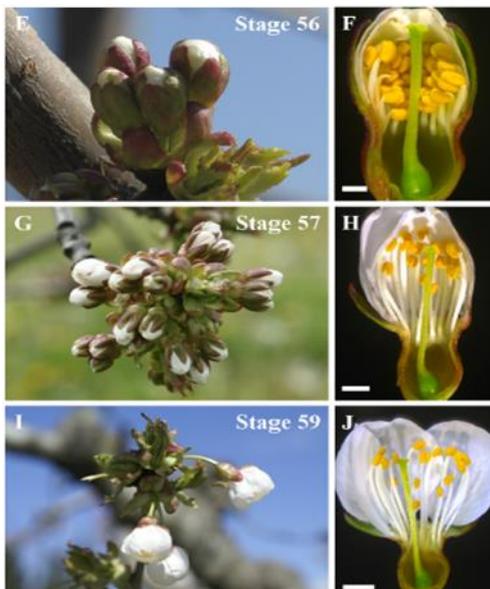


Figura 8. Fases del desarrollo floral durante la ecodormancia en *Prunus avium*. En E y F se muestra la elongación del pedicelo mientras se separan las flores con los sépalos cerrados. En G y H los sépalos se abren y quedan visibles las puntas blancas de los pétalos. En I y J se muestra la fase de globo (Fadón et al., 2015).

reanuda el crecimiento y desarrollo de la inflorescencia debido a la acumulación de calor en la planta mediante días con altas temperaturas (Vimont et al., 2019). Las escamas se separan debido a la apertura del brote, en el que se ven segmentos verdes. Los sépalos encierran la flor mientras dentro crecen tanto los estambres como el pistilo (figura 6). Posteriormente, se observan brotes solitarios en pequeños tallos y se desarrolla una cavidad alrededor del ovario gracias al hipanto y los estambres (figura 7). Tras ello, se separan las flores solitarias mientras crece el pedicelo y la cavidad del hipanto rodea por completo al ovario (figura 7). En este momento, se puede contemplar las puntas de los pétalos (figura 8). Una vez comienzan a abrirse los sépalos, forman un ángulo de 120° con el hipanto y dejan visibles los pétalos cerrados (figura 8). Al mismo tiempo, tanto los estambres como el estilo terminan de crecer además de que el ovario se desplaza hacia un lateral. Cuando se abren por completo los sépalos y forman un ángulo de 90° con el hipanto, los pétalos aún cerrados, se extienden formando así un globo (figura 8) (Fadón et al., 2015).

5.4 Fases de la floración

La floración de la mayoría de los cerezos puede durar entre 3 semanas como *Prunus serrulata* o 4 semanas como *P. cerasus* “Black Bigarreau” (Hamed et al., 2020; Kae-Sun et al., 2007). Entre la apertura de la primera flor y la caída del primer pétalo transcurren entre 2 o 3 semanas. Sin embargo, tras estudios realizados de la especie *Prunus serrulata* var. *pubescens* en el monte Gwanak-san (Seúl, Corea del Sur), se comprobó que este periodo era tan solo de 10 u 11 días y, en el mismo lugar, los individuos presentaban una gran variación en la fecha (Kae-Sun et al., 2007). Además, en la especie *Prunus x yedoensis* se da la floración una semana más tarde en lugares rurales que urbanos (Ohashi et al., 2012). En España, también hay variedades de cultivares de *Prunus avium* que difieren en su tiempo de floración. Según el tiempo de maduración del fruto del cultivar “Burlat” que se toma como referencia, la floración puede ser muy temprana como “Cristobalina” y “Moreau”, temprana como “Burlat”, media como “Bing”, tardía como “Lapins” y muy tardía como “Pico Negro” (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 2022).

La floración consta de cuatro etapas que carecen de homogeneidad a pesar de la estandarización realizada por la escala BBCH (sistema de código decimal que sirve para diferenciar los distintos estadios del desarrollo vital en plantas leñosas y herbáceas) (Fadón et al., 2015; Kae-Sun et al., 2007; Ramírez et al., 2016; Wenden et al., 2016):

- **Apertura de la primera flor:** Inicio de la floración una vez que se alcanzan la apertura de la primera flor o 10% abierto en un individuo de *Prunus serotina*, subsp. *capuli* y entre 1-10% en *P. avium* dependiendo del lugar. Las flores de *P. serotina* subsp. *capuli* se abren desde la base hacia la parte apical de la inflorescencia (figura 9) (Fadón et al., 2015; Ramírez et al., 2016; Wenden et al., 2016).



Figura 9. Flores de la base de la inflorescencia abiertas durante la floración temprana de *Prunus serotina* subsp. *capuli* (Ramírez et al., 2016).



Figura 10. Inflorescencia de *Prunus serotina* subsp. *capuli* en antesis (Ramírez et al., 2016).

- **Floración plena:** Para alcanzar esta fase, un individuo debe de tener mínimo el 50% de sus flores abiertas. Sin embargo, en *Prunus avium* este porcentaje puede ser inferior o superior dependiendo de la localización. La inflorescencia alcanza su apertura total (figura 10) (Fadón et al., 2015; Ohashi et al., 2012; Ramírez et al., 2016; Wenden et al., 2016).

- **Abscisión del primer pétalo:** En especies como *Prunus serotina*, subsp. *capuli* y *P. avium* ocurre nada más se alcanza la floración plena.

Tras ello, las flores y la mayoría de los pétalos caen. También se produce la abscisión del estigma, los sépalos y pétalos (figura 11) (Fadón et al., 2015; Ramírez et al., 2016; Wenden et al., 2016).

- **Abscisión del último pétalo:** Se degeneran las partes florales restantes y caen todos los pétalos, dando lugar al fin de la floración. En *Prunus avium*, se considera en la mayoría de los casos una vez que caen entre el 75% y el 100% de los pétalos (Fadón et al. 2015; Ramírez et al., 2016; Wenden et al., 2016).



Figura 11. Abscisión de las partes florales en *Prunus serotina* subsp. *capuli* (Ramírez et al., 2016).

6. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FLORACIÓN

6.1 Introducción

Las plantas llevan a cabo el proceso de floración una vez que transcurren desde la fase juvenil hacia la adulta mediante el cambio de fase. Uno de los factores que desencadena este proceso es el fotoperiodo, mediante los fitocromos (figura 12-A) que perciben la luz y su duración, que puede influir de manera distinta si la planta florece con días cortos (otoño o primavera), largos (verano) (figura 12-B) o son neutrales al no responder a la duración del fotoperiodo. Asimismo, la planta posee un reloj biológico interno que controla ritmos endógenos que duran más de 24h, aunque gracias a *zeitgebers* (temporizadores) de la naturaleza como la luz, duran exactamente este periodo de tiempo ya que lo reinicia y lo sincroniza con los factores del medio. Sin embargo, la regulación

de la floración mediante el fotoperiodo suele ser más importante en plantas que se sitúan lejos al ecuador ya que el factor más decisivo es la duración de la noche, que la perciben las hojas jóvenes y la información es transmitida hacia el meristemo apical mediante un mensajero químico denominado florígeno (*figura 12-C*) (Mauseth, 2021).

Por otra parte, la temperatura es el otro factor importante que influye en la floración. Las bajas temperaturas influyen tanto en el desarrollo como en el metabolismo de la floración para inducir el inicio y el fin de la dormancia además del proceso de vernalización que desencadenan la fase reproductiva (Mauseth, 2021).

La floración también está regulada por factores internos de la propia planta que influyen en el desarrollo morfológico floral y en el transcurso de los distintos estadios de este proceso.

Algunos de estos factores son hormonas vegetales como las giberelinas (GI), el ácido abscísico (ABA) y el etileno, distintos factores de transcripción o microARNs que son ARNs sin codificar que reprimen la expresión de los genes que regulan (Bianchi et al., 2015; Castède et al., 2015; Del Cueto et al., 2017; Gattolin et al., 2018; Putterill et al., 2004; Sánchez-Pérez et al., 2014; Vimont et al., 2019). Además, otros compuestos que regulan la floración en otros *Prunus*, también se encuentran en los cerezos como son los glucósidos cianogénicos (CNGLc), que son compuestos formados por benzaldehído, cianhidrina y glucosa (Sánchez-Pérez et al., 2014).

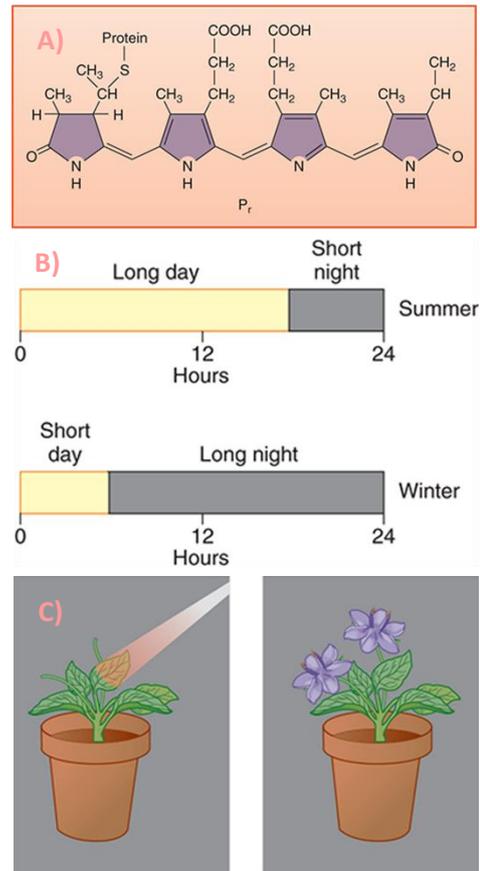


Figura 12. A) Fitocromo que detecta la presencia de luz. B) Horas de luz y de noche en plantas con fotoperiodo corto y largo. C) Luz roja (que simula el final de la noche) que incide sobre una hoja joven en una planta que finalmente florece (Mauseth, 2021).

La floración está modulada por genes que están regulados tanto por factores endógenos como por factores medioambientales (Putterill et al., 2004). En la floración, hay diversos genes que están implicados y los más importantes son los que se muestran en las rutas metabólicas de la *figura 13*.

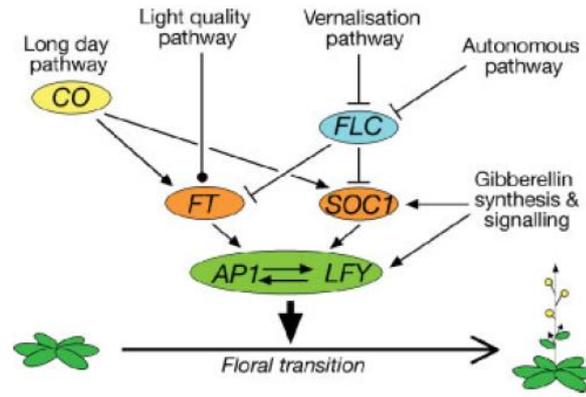


Figura 13. Rutas génicas influenciadas por factores endógenos y abióticos que regulan la floración en *Arabidopsis thaliana* (Putterill et al., 2004).

Uno de los factores involucrados en la floración son los días con fotoperiodo

largo, que inducen la activación del factor de transcripción CO, que es un promotor floral, para activar la transcripción de la proteína FT que junto al factor de transcripción SOC1, promueven la floración. Asimismo, la ruta de la intensidad lumínica también activa la transcripción de la proteína FT (Castède, 2014; Putterill et al., 2004). FT es una proteína que regula el desarrollo de los brotes y la determinación floral al translocarse desde las hojas hasta las raíces a través del floema, mientras que SOC1 es un factor de transcripción promotor de la floración que se expresa antes de la formación del meristemo floral (Putterill et al., 2004; Wang et al., 2017; Yarur et al. 2016). En cambio, FLC actúa como represor de la proteína FT y el factor de transcripción SOC1, aunque mediante la vernalización (proceso esencial para que se lleve a cabo la floración en plantas sometidas a temperaturas frías durante el invierno y que aguanten sin florecer en esta estación) disminuye la expresión del represor de la floración FLC. De este modo, la expresión de FT y SOC1 se ven menos afectadas (Barceló-Coll et al., 2009; Castède, 2014; Castède et al., 2015; Putterill et al., 2004). Asimismo, mediante los factores endógenos como la ruta autónoma, que es una vía metabólica lineal en la cual, los genes de distintos subgrupos que la conforman inducen la floración, tiene el mismo efecto que la vernalización. En cambio, la síntesis y señalización de las giberelinas, (hormonas vegetales que participan en el crecimiento de la planta, el fin de la dormancia de los brotes, el desarrollo de la floración y los frutos) activan al promotor floral SOC1 y la transcripción de la proteína LFY, que se expresa cuando se están desarrollando los primordios florales (Barceló-Coll et al., 2009; Putterill et al., 2004; Yarur et al., 2016). Los genes de estas rutas convergen principalmente en la proteína LFY y el factor de transcripción AP1 que, mediante la regulación a través de ellos, llevan a cabo el desarrollo de la floración junto a la proteína

que mencionamos anteriormente, FT y el promotor floral SOC1 (Putterill et al., 2004; Wang et al., 2021).

6.2 Factores abióticos

6.2.1 Fotoperiodo

Uno de los factores más importantes que controlan la floración en los cerezos y en el resto de las plantas es el fotoperiodo, que, mediante el uso de la información proveniente de la radiación, una planta es capaz de controlar y regular el fotoperiodo además de otros procesos vitales teniendo en cuenta la duración relativa del día y la noche (Barceló-Coll et al., 2009; Castède, 2014; Castède et al., 2015; Heide, 2008; Izco J et al., 2004; Sánchez-Pérez et al. 2014; Vimont et al., 2019). Además, la luz sincroniza el ciclo circadiano de la planta con el medioambiente mediante cambios en la duración de los días ya que varía según la estación del año (Castède 2014; Putterill et al., 2004). Los días que tienen un fotoperiodo corto como los que se presentan en otoño, inducen el estado de latencia en plantas leñosas (Heide, 2008).

Experimentos recientes en mutantes de *Arabidopsis thaliana* y *Oryza sativa* con fotoperiodo alterado, se han realizado para desarrollar distintos modelos de regulación del reloj circadiano en días con fotoperiodo corto y largo y especificar los principales genes que participan y que también inducen la floración en las plantas (Putterill et al., 2004). En el mutante de *A. thaliana* (figura 14-A), la luz azul o UV-A es captada por los fotorreceptores ZTL y FKF1 entre otros y el criptocromo CRY1. Posteriormente, el

fotorreceptor FKF1, junto a otro fotorreceptor, PHYA y el criptocromo CRY2, activan al factor de transcripción CO que es sensible a la luz y a las señales del reloj circadiano. De esta manera, se sintetiza la proteína FT, que, tras formar un complejo con un factor de transcripción, se activa el promotor floral SOC1 entre otros y se incita la floración en los días con fotoperiodo largo (Castède, 2014; Putterill et al., 2004; Wang et al., 2017; Yarur et al., 2016). Sin embargo, en brotes florales

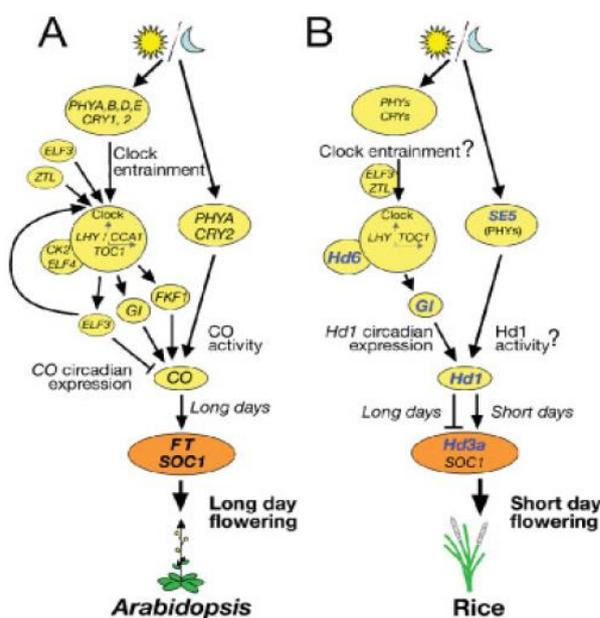


Figura 14. Regulación del reloj circadiano en *Arabidopsis thaliana* (A) y en *Oryza sativa* (B) (Putterill et al., 2004).

de *Prunus avium*, es posible que el promotor floral SOC1 pueda activarse también por rutas independientes a la proteína FT. Además, se descubrió que, en la especie citada, la inducción de la floración en días con fotoperiodo largo se produce en las células acompañantes del floema de las hojas (Yarur et al., 2016).

Por otra parte, el mutante de *Oryza sativa*, otra especie muy estudiada en la regulación del fotoperiodo, tiene genes similares a los que regula el reloj circadiano en el mutante de *Arabidopsis thaliana*. Sin embargo, se caracteriza por florecer más rápidamente en los días con fotoperiodo corto (figura 14-B). En este caso, la sobreexpresión de la transcripción de la proteína OsGI, antagonista de la proteína GI que se encarga de inducir la floración en el mutante de *A. thaliana*, hace que se exprese el factor de transcripción Hd1, que es un promotor floral ortólogo a CO en *A. thaliana*. El factor de transcripción Hd1 posteriormente regula la expresión de la transcripción de la proteína Hd3a, ortóloga a la proteína FT en *A. thaliana*, y como consecuencia, promueve la floración. Sin embargo, en los días con fotoperiodo largo, la expresión del factor de transcripción Hd1 inhibe a la proteína Hd3a ya que actúa como un represor de ésta y como consecuencia, no se lleva a cabo la floración (Putterill et al., 2004).

No obstante, la floración también está influenciada por el mecanismo de regulación del reloj endógeno a partir del ciclo circadiano que se lleva a cabo durante el día y la noche. En el estudio del mutante del organismo modelo *Arabidopsis thaliana*, se expresan los factores de transcripción LHY y CCA1 que traducen la proteína LHY. La síntesis de la proteína LHY además se incrementa debido a la luz y, por lo tanto, induce de este modo la floración por la mañana (figura 15-A). Posteriormente, las proteínas LHY y CCA1 actúan como represores del factor de transcripción TOC1 mediante la unión de

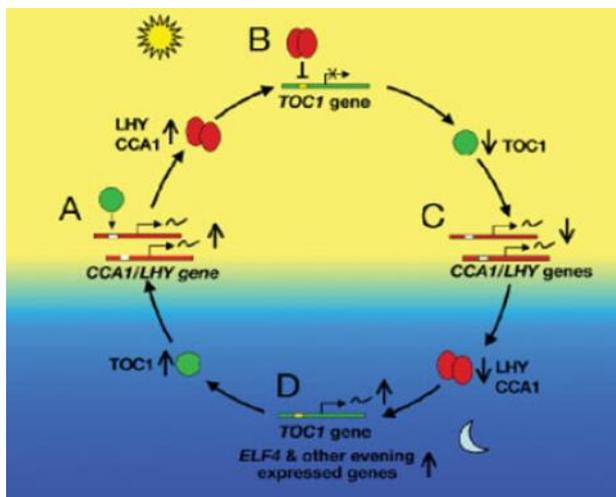


Figura 15. Regulación del reloj circadiano en *Arabidopsis thaliana* (Putterill et al., 2004).

los represores a TOC1 (figura 15-B) (Castède, 2014; Putterill et al., 2004). Como consecuencia de esta unión, los niveles de ARNm de los factores de transcripción LHY y CCA1 disminuyen ya que para que se expresen sus ARNm, es necesario que el factor de transcripción TOC1 esté activo. Por este motivo, las concentraciones de las proteínas LHY

y CCA1 serán mínimas por la tarde (*figura 15-C*) y el ARNm del factor de transcripción TOC1, junto a los genes que sintetizan las proteínas ELF4 y GI comienzan a expresarse por la noche (*figura 15-D*) inhibiéndose la floración. Cuando la expresión de estos genes comienza a incrementar y llegan a un punto por la mañana, vuelven a expresarse de nuevo los factores de transcripción LHY y CCA1, empezando de nuevo el ciclo circadiano (*figura 15-A*) (Putterill et al., 2004). Por otra parte, en *Prunus avium* se ha encontrado que la oscilación de la melatonina endógena, que puede ser regulada mediante factores ambientales, influye en la regulación del ciclo circadiano, así como en el fotoperiodo que afecta a la floración, aunque aún se desconoce su función concreta (Arnao et al., 2014).

No obstante, el reloj endógeno que regula la floración también es capaz de reiniciarse mediante la luz roja que capta el fitocromo PHYB, que, tras activarse, se transloca al núcleo de la célula para unirse al factor de transcripción PIF3 y unir genes promotores como *CCA1* y *LHY* que influyen en la oscilación del reloj biológico (Putterill et al., 2004).

Asimismo, en los estudios realizados en *Arabidopsis thaliana* por Putterill et al. (2004) citados anteriormente, también se propuso un modelo sobre la regulación del fotoperiodo según las estaciones del año. En los días con fotoperiodo largo, si la proteína ELF3 se une al fitocromo PHYB para inhibirlo, bloquea la entrada de luz al anochecer. Debido a ello, al amanecer el organismo es más sensible a la luz solar. De esta manera, la sensibilización del organismo a la luz solar coincide con la expresión del factor de transcripción CO que induce la floración mediante la transcripción de la proteína FT (*figura 16*). Asimismo, la floración también se lleva a cabo en días con fotoperiodo corto mediante la regulación de la transcripción de la proteína FT y del promotor floral SOC1. Además, el promotor floral CO se puede activar por la tarde gracias al fotorreceptor PHYA y al criptocromo CRY2, y de esta manera, promover también la floración activando la transcripción de la proteína FT (Castède, 2014; Putterill et al., 2004). Sin embargo, cuando se expresa el factor de transcripción CO en oscuridad en los días con fotoperiodo corto, la

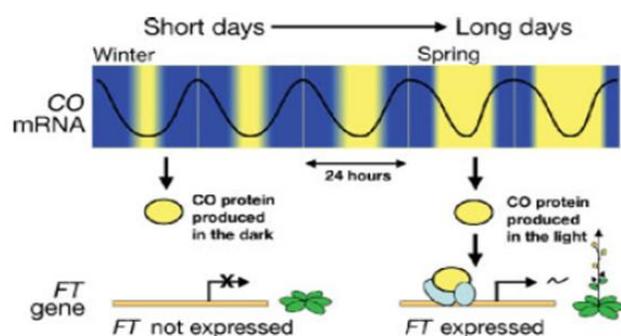


Figura 16. Regulación de la floración de *Arabidopsis thaliana* en un día con fotoperiodo corto y en un día con fotoperiodo largo (Putterill et al., 2004).

floración se retarda al no transcribirse la proteína FT (*figura 16*) (Putterill et al., 2004).

6.2.2 Temperatura y vernalización

Otro de los factores que influyen en la floración y el desarrollo de los brotes florales es la temperatura, que varía según la geografía e influye de distinta manera dependiendo del tipo de cultivo (Castède, 2014; Sønsteby et al., 2019). Este factor es importante debido a que las especies de este subgénero son muy sensibles a los periodos de calentamiento y de heladas durante el invierno y al comienzo de la primavera por los cambios de temperatura (Azizi-Gannouni et al., 2020; Castède et al., 2015; Chung et al., 2011; Fadón et al., 2015; Loewe et al. 2001; Ramírez et al., 2016; Sánchez-Pérez et al., 2014). De hecho, dependiendo de la temperatura a la que ha estado un individuo expuesto durante la dormancia, su floración será más temprana o tardía (Castède et al., 2015).

Sønsteby et al. (2019) realizaron experimentos con cultivares de *P. avium* para analizar cómo influía la temperatura tanto en la inducción floral como el desarrollo de los brotes florales. En estos estudios, se observó que la inducción floral está atribuida a la exposición de la planta a temperaturas bajas durante dos meses previos al verano en especies de este subgénero como *P. avium*. Tras someter a la planta a bajas temperaturas, la inducción floral llega a un “punto de no retorno” y las altas temperaturas presentes durante la estación estival estimulan la formación de los brotes florales sin que sean inhibidos (*figura 17*). Sin embargo, veranos con temperaturas muy altas pueden perjudicar de distintas maneras al proceso de floración durante el inicio o el crecimiento, pudiendo causar la inhibición o la marchitez de los brotes florales en formación.

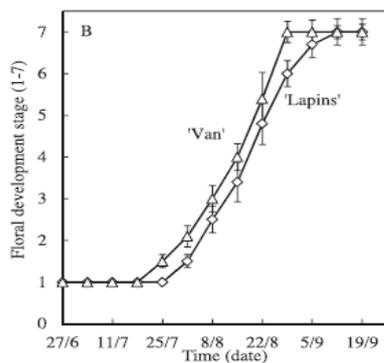


Figura 17. Fases del desarrollo floral en los cultivares de *Prunus avium* “Van” y “Lapins” que están sometidos a temperaturas altas. A medida que pasa el tiempo, el desarrollo floral de los brotes florales de los cultivares transcurre por sus diferentes estados (Sønsteby et al., 2019).

Igualmente, se observó una relación inversa en los cultivos de *P. avium* tras someterlos a altas temperaturas, ya que tanto la proporción como el número total de brotes sin abrirse porque murieron o seguían en estado de dormancia incrementaron, siendo menor el número de brotes formados y la proporción

de flores abiertas por no alcanzar el último estadio del desarrollo floral (figura 18). Sin embargo, el cese en el crecimiento de los brotes es probable que esté controlado por mecanismos bióticos internos de la planta que detenga el crecimiento en brotes y hojas tras su desarrollo inicial. No obstante, las altas temperaturas durante la inducción floral, también puede interferir en la diferenciación floral y producir deformaciones en los órganos sexuales como en las anteras o dobles pistilos.

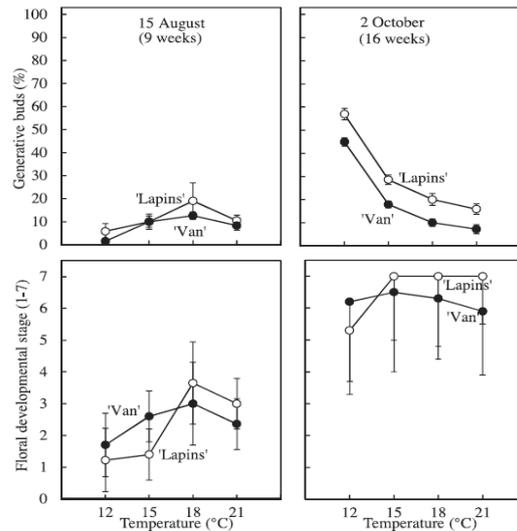


Figura 18. Desarrollo floral y formación de brotes florales según la temperatura en cultivares de *Prunus avium* “Lapins” y “Van” (Sønsteby A et al., 2019).

Asimismo, la inducción de la floración y la formación de los brotes florales dependen de las condiciones del fotoperiodo y la temperatura simultáneamente. Cuando la temperatura es baja y el fotoperiodo largo, las especies del *Prunus* subgen. *Cerasus* como *P. cerasus* “Gisela 5” pueden seguir creciendo, aunque lentamente. Sin embargo, si el fotoperiodo es corto y las temperaturas son bajas, como por ejemplo cuando *P. avium* y *P. cerasus* “Gisela 5” son sometidos a temperaturas de 9°C, el crecimiento de la planta se detiene y a los pocos días, el desarrollo y la inducción floral se suspenden, además de que se forman los brotes invernales. Esto también puede ocurrir independientemente del fotoperiodo si desde un valor de temperatura alto disminuye repentinamente hasta uno bajo, como en *P. avium* si el ambiente en el que se sitúa tiene una temperatura de 21°C y desciende hasta 9°C en poco tiempo (Heide, 2008; Sønsteby et al., 2019). Igualmente, ambos mecanismos inducen de esta manera la dormancia invernal tanto en especies del *Prunus* subgen. *Cerasus* como en otros árboles de clima templado (Sønsteby et al., 2019).

Sin embargo, los brotes maduros de otros años de las especies del *Prunus* subgen. *Cerasus*, cuando bajan las temperaturas, transitan por el proceso de vernalización, que consiste en la inducción de la floración en una planta que permanece bajo temperaturas frías invernales durante un largo periodo de tiempo y con un fotoperiodo específico (Barceló-Coll et al., 2009; Izco et al., 2004; Putterill et al., 2004). La vernalización está regulada mediante diferentes genes que se han estudiado en un mutante del organismo modelo *Arabidopsis thaliana* para conocerlos (figura 19). El principal gen, es el que codifica un represor de la floración denominado FLC, que es un factor de transcripción

que inhibe la expresión de la proteína FT y el factor de transcripción SOC 1. La vernalización ocurre cuando las células en mitosis del ápice del tallo perciben frío durante un periodo de tiempo y se expresan las proteínas VRN1 y VRN2 que actúan como represores del factor de transcripción

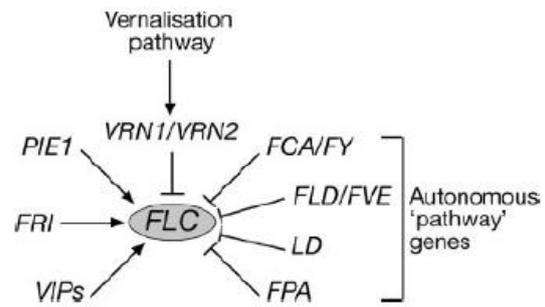


Figura 19. Regulación genética de la vernalización en *Arabidopsis thaliana* (Putterill et al., 2004).

FLC al originar cambios epigenéticos en su cromatina (Castède, 2014; Castède et al., 2015; Putterill et al., 2004). Para ello, la proteína VRN2 se encarga de mantener el estado de inhibición del factor de transcripción FLC, mientras que, la proteína VRN1 modifica la cromatina y traslada complejos proteicos nucleares provenientes del gen que codifica a la proteína VRN2 hacia el factor de transcripción FLC tras la unión de la proteína VRN1 al ADN (Putterill et al., 2004). Estos mecanismos les permiten adquirir a las células un recuerdo del periodo de vernalización que induce la floración cuando se exponen a temperaturas altas (Castède, 2014; Putterill et al., 2004). Asimismo, también se puede inhibir en el meristemo apical la expresión del factor de transcripción SOC1 y en las hojas la del gen que codifica la proteína FT si se forma un complejo proteico entre las proteínas codificadas por los factores de transcripción SVP y FLC o mediante la proteína FLM (Castède, 2014; Wang et al., 2021).

No obstante, hay genes que inducen e incrementan la expresión del factor de transcripción FLC como la proteína FRI (figura 19) al unirse al complejo proteico CBC. Como resultado de ello, la floración se retrasa ya que se inhibe el proceso la vernalización (Castède, 2014; Castède et al., 2015; Putterill et al., 2004). El factor de transcripción FLC también puede funcionar mediante la activación de su cromatina por la expresión de la proteína PIE1 a partir de la expresión de la proteína FRI o si los genes de la ruta autónoma de la floración tardía (*FCA*, *FY*, *FLD*, *FVE*, *FPA*, *LD* y *REF6*) se encuentran mutados ya que, en condiciones normales, son represores del factor de transcripción FLC (figura 19) (Castède, 2014; Castède et al., 2015; Putterill et al., 2004). De esta manera, la floración se inhibe ya que la síntesis de la proteína FT y el factor de transcripción SOC1 son inhibidos por el factor de transcripción FLC que actúa como represor (Castède et al., 2015). Sin embargo, tras un estudio realizado por Sánchez-Pérez et al. (2014), no se hallaron en las especies del género *Prunus* genes ortólogos al que codifica el factor de transcripción FLC y la proteína FRI, y, por lo tanto, los autores sugirieron que la

regulación llevada a cabo en las especies del género *Prunus* es más compleja que la que realizan los dos genes citados anteriormente en *Arabidopsis thaliana*. Por otra parte, los genes *VIPs* que codifican proteínas, también son capaces de activar al factor de transcripción FLC de manera similar a como lo hace la proteína PIE1 (*figura 19*) (Putterill et al., 2004).

Sin embargo, si las especies de este subgénero no transcurren por un periodo de helada, se puede producir inconvenientes en el desarrollo de la floración, como por ejemplo en *Prunus avium*, al aumentar la temperatura pasado el invierno, puede perder calidad en los brotes florales y ocurrir la abscisión de estos (Castède et al., 2015). Asimismo, si hay un cese de heladas durante un periodo largo de tiempo en el estado de dormancia de los brotes florales, se modifica la fenología de la floración y perjudica el desarrollo y formación de los brotes florales, como sucede en *P. cerasus*. De hecho, hay una alta correlación entre el retraso de la floración y altas temperaturas durante el periodo de helada y una alta correlación entre temperaturas más bajas del promedio durante este periodo y un adelanto en la floración en *P. cerasus* (Hamed et al., 2020).

Una vez que las especies del *Prunus* subgen. *Cerasus* transcurren sin inconvenientes por un periodo de helada, de 954 horas de extensión en *Prunus cerasus*, durante la ecodormancia, las plantas continúan el crecimiento y desarrollo de los brotes florales tras almacenar cierta cantidad de calor y superar un umbral de temperatura. Para

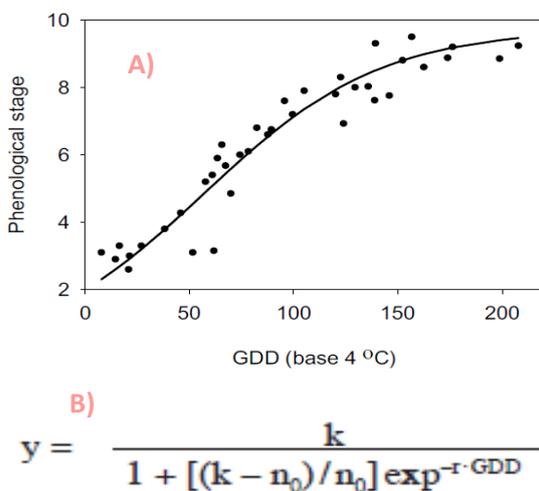


Figura 20. A) Modelo de regresión no lineal utilizada en un cultivo de *Prunus cerasus* en el que dependiendo del GDD con una temperatura de 4°C de base, la fase fenológica en la que se encuentra el brote floral será distinta. B) Fórmula para averiguar la fase fenológica del brote floral (y) a partir de la GDD, en la cual, n_0 es la primera fase fenológica en la que se ha avistado el desarrollo del brote floral y k y r son factores empíricos (Zavalloni et al., 2006).

que las especies comiencen a acumular calor, deben de alcanzar una fase fenológica concreta denominada “*growing degree-days*” (GDD) que tiene en cuenta el máximo y el mínimo de temperatura cada día. A partir del GDD, se puede averiguar la fase desarrollo en la que se encuentra el brote floral mediante un modelo de regresión no lineal, en el cual, la variable independiente es la acumulación de GDD, mientras que, la fase fenológica en la que se halla el brote floral es la variable dependiente (*figura 20-A*) y se puede calcular mediante la fórmula asociada al modelo no lineal (*figura 20-B*)

(Zavalloni et al., 2006). Asimismo, en un estudio realizado con *Prunus x yedoensis* para examinar la relación entre la temperatura y la fecha de la floración de este híbrido, se observó una estrecha correlación entre la fecha de floración (FD) y la temperatura global (GT) (controlada por las radiaciones infrarrojas y solares y la velocidad del viento) a la que se encontraba expuesta el híbrido. Además, en el mismo estudio, mediante el análisis de la temperatura del aire (AT) a la que estaban expuestos los distintos ejemplares de *P. x yedoensis* en varias áreas de la prefectura de Okayama (Japón), se observó que en la zona comercial donde la temperatura era más alta que en las zonas residenciales, la floración de los ejemplares era más temprana (Ohashi et al., 2012).

6.3 Factores endógenos

La floración del *Prunus* subgen. *Cerasus* también está influida por factores endógenos como las hormonas. En *Prunus avium*, el ácido abscísico (ABA) se encarga de la regulación del desarrollo de los brotes florales mediante factores de transcripción que están implicados en la organogénesis o la transducción de la luz como WRKY40. Asimismo, tanto la concentración de ABA como la expresión de los genes asociados a esta hormona (como *ABI5* y *ABF2*) son mayores durante la dormancia y concretamente en el estadio de la endodormancia ya que es la principal hormona que regula el estado de dormancia. De esta manera, cuando disminuye la concentración de ABA y se inhiben los genes asociados a su degradación (*CYP707A2*, *ABF2*) y la proteína PP2C, acaba el estado de dormancia (Vimont et al., 2019). El etileno es otra hormona que también participa junto al ABA en la finalización del estado de dormancia, mediante las enzimas ACC sintasa y ACC oxidasa, y aparte, el etileno es capaz de reiniciar el crecimiento de la planta tras este estado (Del Cueto et al., 2017; Vimont et al., 2019). Por otra parte, experimentos realizados con giberelinas exógenas (GA_3 y GA_{4+7}) (hormonas que entre varias de sus funciones citadas en el epígrafe 6.1 participan en la floración) para ver el efecto de estas hormonas en *Prunus cerasus* “English Morello”, han demostrado que en un brote floral puede incrementar el número de meristemos florales y reducir el número de brotes dañados por heladas en un individuo en pequeñas medidas, aumentando de este modo su probabilidad de supervivencia (Barceló-Coll et al., 2009; Kurlus et al., 2017). Sin embargo, otros estudios realizados con *Prunus cerasus* “Mont Morency” para analizar las limitaciones fisiológicas causadas por GA_3 exógena, se observó que, si la concentración de GA_3 era de 216 μM o mayor, se inhibían el desarrollo de los brotes florales evitando su floración en la próxima primavera (Bukovac et al., 1991). Por otra parte, las giberelinas

(GI) también actúan durante la dormancia ya que, mediante un incremento de la concentración endógena de esta hormona vegetal, permite la finalización de la fase de endodormancia (Barceló-Coll et al., 2009; Castède et al. 2015),

Asimismo, en *Prunus avium* se puede predecir las diversas fases del desarrollo floral mediante la expresión e inhibición de los factores de transcripción de la *tabla 1* y la influencia de las rutas de señalización en cada estadio del desarrollo floral (*figura 21*) (Vimont et al., 2019). Aparte, recientemente en la misma especie se han hallado otros factores de transcripción que también influyen en la regulación del desarrollo floral. El factor de transcripción SVP evita la floración temprana de los brotes florales y también, este factor de transcripción junto a otro, AP1, son represores que inhiben los genes de identidad floral en los primeros estadios de la floración para controlar el desarrollo del carpelo y los estambres. No obstante, en las fases más tardías de la floración, los factores de transcripción AP1 y SEP actúan como represores del factor de transcripción SVP para inducir la floración (Wang et al., 2021).

Tabla 1. Principales genes que controlan los distintos estadios del desarrollo de la floración y sus funciones asociadas a la regulación que llevan a cabo en *Prunus avium* (Vimont et al., 2019).

FACTORES DE TRANSCRIPCIÓN	FUNCIONES
Promotores relacionados con MYB	<ul style="list-style-type: none"> • Respuestas a factores abióticos como el frío. • Expresión de los factores de transcripción durante la organogénesis y paradormancia. • Activación de genes procedentes del metabolismo secundario.
Represores relacionados con MYB	<ul style="list-style-type: none"> • Regula el crecimiento. • Inhibe genes implicados en el metabolismo secundario en la endodormancia.
MYB14	<ul style="list-style-type: none"> • Regula de manera negativa la respuesta al frío. • Inhibe la expresión de los genes que actúan en la ecodormancia. • Regula el crecimiento. • Inhibe genes implicados en el metabolismo secundario en la endodormancia.
RVE1	<ul style="list-style-type: none"> • Implicado en la respuesta a la temperatura y la luz durante la endodormancia. • El incremento de su expresión regula el final de la dormancia. • Regula el reloj circadiano en <i>Arabidopsis thaliana</i>.
ABF2 y ABI5	<ul style="list-style-type: none"> • Regula positivamente el progreso y final de la dormancia mediante el metabolismo del ABA.

Igualmente, hay microARNs (miARNs) que en *Arabidopsis thaliana* están implicados en la floración. Los microARNs son ARNs sin codificar que en células eucariotas inhiben la expresión de los genes que regulan (Putterill et al., 2004). Uno de ellos es miARN172, que se activa cuando hay una sobreexpresión del transcripto EAT y

lleva a cabo la inducción de la floración temprana inhibiendo la expresión de represores parecidos a AP2 (represor que se encarga del desarrollo de los sépalos junto al factor de transcripción AP1) para regular el tamaño del meristemo floral y la duración de la terminación de sus células madre (Bianchi et al., 2015; Gattolin et al., 2018; Putterill et al., 2004). La proteína FT junto a otros genes implicados en la floración, también son capaces de controlar a miARN172 junto a miARN156 que se encargan de regular la floración en brotes vegetativos de *Prunus*

persica, especie modelo tanto en el género *Prunus*, como en la familia *Rosaceae* (Bianchi et al., 2015; Sánchez-Pérez et al., 2014).

Por otra parte, también hay glucósidos cianogénicos (CNGLc) que participan en la regulación de la floración en diversas especies del género *Prunus* como ciruelos, melocotoneros y cerezos. Uno de ellos es la prunasina, que se acumula en los tejidos vegetativos y reproductores de la planta. Asimismo, un aumento en la concentración de prunasina en *P. x yedoensis* y *P. avium* tras la dormancia está implicado en el desarrollo floral. Otro GNGLc es la cinamida de hidrógeno que se encarga de sincronizar la apertura de los brotes florales mediante la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) por la transformación de cinamida de hidrógeno a cianuro junto a otros glucósidos cianogénicos por un proceso de hidrólisis y es capaz de adelantar la floración 3 semanas. La floración de los cerezos e incluso de otras especies pertenecientes al género *Prunus* como los melocotoneros, albaricoqueros y manzanos, también se puede adelantar mediante la degradación de otros CNGLc a partir de la enzima β -glucosidasa dando como

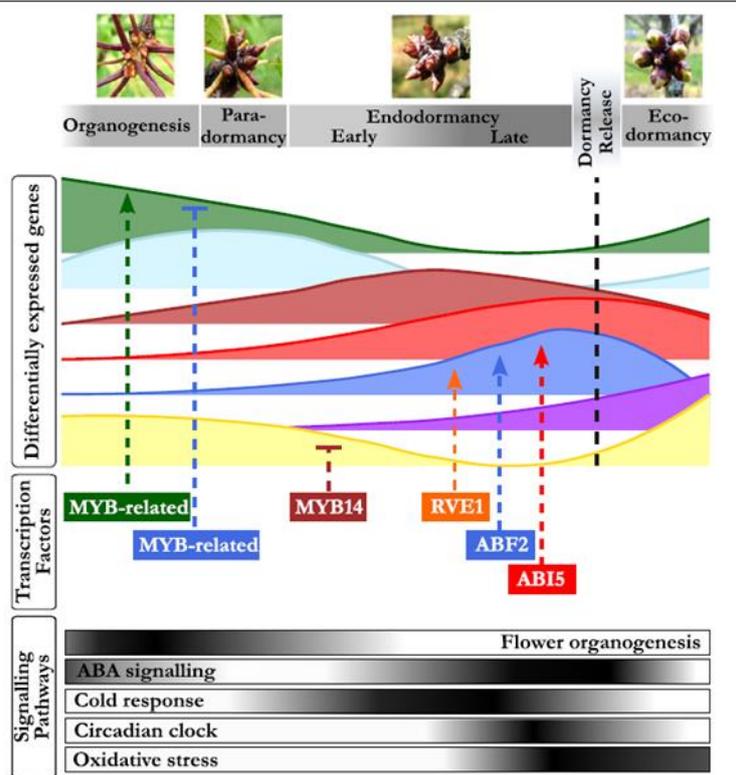


Figura 21. Principales factores de transcripción y rutas de señalización que regulan la floración y la expresión de ellos a lo largo de los distintos estadios en *Prunus avium* (Vimont et al., 2019).

producto final benzaldehído, cianhidrina y glucosa (Del Cueto et al., 2017; Sánchez-Pérez et al. 2014).

7. OSCILACIÓN DE LAS TEMPERATURAS Y HELADAS EN UNA ZONA MODELO DE CULTIVO DE CEREZOS EN ESPAÑA

Como ya se ha mencionado en los epígrafes anteriores, los cerezos son muy sensibles a la temperatura, que es un factor muy variable, y a las heladas ya que son cruciales para que se lleve a cabo la floración de manera correcta (Castède et al., 2015; Mauseth, 2021). Sin embargo, la subida de temperaturas causada por el cambio climático puede perjudicar la floración de los cerezos debido al incremento de la temperatura a la que están expuestos y a la escasez de heladas, causando, por ejemplo, floraciones más tempranas de las previstas en el tiempo (Wenden et al., 2016). Por este motivo, se han recogido una serie de datos de temperaturas máximas y mínimas absolutas y el número de heladas en los meses más importantes del proceso de la floración, en la provincia de Cáceres (España), ya que el Valle del Jerte es la mayor zona tradicional del cultivo del cerezo en España. Con los datos recopilados desde el año 1948 hasta 2020 de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), se han realizado una serie de gráficas para vislumbrar los resultados, además de observar las predicciones hasta 2100 de los parámetros analizados (*ver anexo*).

En los resultados obtenidos (*figura 1 del anexo*), se puede observar que, con respecto a las temperaturas, teniendo en cuenta los meses representados más importantes para la floración del cerezo que son desde noviembre hasta mayo, los valores más altos tanto de temperaturas máximas como mínimas absolutas, se encuentran en los meses de marzo (a pesar de que hay algunas heladas), abril y mayo. En cambio, los meses más fríos son diciembre, enero y febrero, teniendo una evidente bajada de temperatura entre noviembre y diciembre y una subida entre febrero y marzo. Asimismo, se aprecia una oscilación térmica tanto en los valores de temperaturas máximas y mínimas absolutas que tienen una cierta coordinación. Por otra parte, en los meses de mayor relevancia para la floración, las heladas son más abundantes en los meses con temperaturas más bajas (diciembre, enero y febrero), aunque hay algunas en noviembre y marzo y también fluctúan, siendo los años más fríos aquellos que tienen meses con más heladas.

El último incremento del promedio de la temperatura máxima absoluta por década (*tabla 4 del anexo*) se puede observar en noviembre y abril desde el período 2000-2009

(21,69°C; 26,3°C) hasta 2010-2019 (22,08°C; 27,38°C), e incluso en los meses de diciembre y enero desde la década 1990-1999 (16,86°C; 16,02°C) hasta la más actual (17,95°C; 17,1°C). Sin embargo, en los meses de febrero (2000-2009=19,27°C; 2010-2019=18,81°C), marzo (1990-1999=24,36°C; 2010-2019=23,18°C) y mayo (2000-2009=33,26°C; 2010-2019=32,6°C) no se aprecia una subida del promedio de la temperatura máxima absoluta. Por otra parte, si se comparan los valores de este parámetro que se sitúan en los extremos de la *tabla 4 del anexo*, es decir, entre la primera década (1950-1959) y la última (2010-2019) del estudio, todos los meses, salvo marzo, presentan temperaturas máximas absolutas mayores en 2010-2019 (promedios de temperatura máxima absoluta entre 1950-1959 desde noviembre hasta mayo: 20,74°C; 15,96°C; 16,74°C; 17,86°C; 23,6°C; 25,64°C; 30,7°C). Asimismo, hay una leve correlación positiva en el incremento de las temperaturas medias absolutas conforme transcurre el tiempo en los meses de diciembre ($y=0,2318x+15,924$; $R^2=0,5612$) y febrero ($y=0,18x+18,064$; $R^2=0,5667$) (*figura 2 del anexo*).

Por otra parte, la última subida del promedio de la temperatura mínima absoluta (*tabla 5 del anexo*) en los meses de diciembre, enero y marzo, fue desde la década de 2000-2009 (-1,31°C; -2,11°C; 0,42°C) hasta la más reciente (-0,92°C; -1,18°C; 1,07°C). Asimismo, en noviembre, el promedio de la temperatura mínima absoluta subió desde 1990-1999 (1,82°C) hasta 2010-2019 (2,08°C) y en abril y mayo desde 1980-1989 (3,36°C; 5,8°C) hasta la década más actual (4,11°C; 6,41°C). En cambio, en febrero, el valor de la década de 2010-2019 (-1,93°C) comparado con el de las anteriores, es el menor de todos y, por lo tanto, hay una disminución de la media de la temperatura mínima absoluta. No obstante, si se comparan las diferencias térmicas del decenio más antiguo (1950-1959) con el más actual (2010-2019), es decir, las medias analizadas de los extremos de la *tabla 5 del anexo*, las temperaturas mínimas absolutas son más altas entre 1950-1959, salvo en abril y mayo que los valores son similares en ambos periodos de tiempo. Por lo tanto, no se aprecia claramente en ningún mes una subida significativa de temperatura conforme el tiempo avanza, e incluso hay una leve correlación negativa en la que el promedio de la temperatura mínima absoluta disminuye conforme el tiempo pasa en noviembre ($y=-0,2907x+3,6143$; $R^2=0,641$), diciembre ($y=-0,3121x+0,8843$; $R^2=0,6269$), enero ($y=-0,245-0,0386$; $R^2=0,5665$) y marzo ($y=-0,3404x+3,24$; $R^2=0,6554$) (*figura 3 del anexo*).

Otro factor importante a tener en cuenta son las heladas (*tabla 6 del anexo*). Por lo general, la disminución más reciente del promedio de heladas de los meses de noviembre (2000-2009=0,5), enero (1990-1999=5,2) y marzo (2000-2009=1,1) ha sucedido desde las décadas citadas hasta la más reciente (0,4; 4,2; 0,2). Sin embargo, si comparamos los valores extremos del análisis de la media de heladas del decenio más antiguo (1950-1959) con el más actual (2010-2019), en 1950-1959 es menor el número medio de heladas en todos los meses salvo en marzo y abril, y, por lo tanto, ha incrementado el promedio de heladas según ha pasado el tiempo (*tabla 6 del anexo*). Sin embargo, solamente se aprecia una correlación positiva muy alta en diciembre ($y=0,4429x+0,4857$; $R^2=0,9187$) y leve en enero ($y=0,5929x+0,9857$; $R^2=0,6046$), en la cual, la media de heladas incrementa cuanto mayor es el tiempo que transcurre y, por lo tanto, no se observa una clara disminución de heladas a lo largo del tiempo (*figura 4 del anexo*).

No obstante, habría que realizar estudios más profundos en esta zona modelo de cultivo de cerezos con análisis estadísticos más concretos y compararlos con otros puntos de muestreo en diversas zonas de España y del mundo con climas diferentes. Además, se tendría que recoger un número mayor de muestras en una escala temporal más amplia para que el estudio fuera más real y significativo ya que los resultados obtenidos en el periodo de 1948-2020 no son concluyentes.

8. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La floración es un proceso complejo que se inicia con la organogénesis de los brotes florales que transcurren por una fase de dormancia, que abarca la paradormancia y endodormancia, y tras la ecodormancia, ocurrirá la apertura de estos. En los cerezos, el desarrollo floral está muy influenciado por factores abióticos, que, según predicciones futuras, alterarán la floración debido al cambio climático que causará el aumento de la temperatura y la disminución de heladas, produciendo un adelanto en la fecha de floración e incluso no alcanzando su fase de plenitud por problemas en el desarrollo floral. No obstante, en la actualidad, la floración de los cerezos es más temprana en áreas con mayor temperatura como en las zonas comerciales de las ciudades y más tardía en las zonas residenciales como ocurre con *Prunus x yedoensis* en la prefectura de Okayama (Japón) y la duración puede ser menor que la prevista como sucede con *P. serrulata* var. *pubescens* en el monte Gwanak-san (Seúl, Corea del Sur). Sin embargo, el uso del modelo no lineal para observar los estadios del desarrollo de los brotes florales según la acumulación de “*growing-degree days*” (GDD), se puede utilizar para estudiar a largo

plazo los estadios del desarrollo de los brotes florales que estarán más perjudicados por el cambio climático para buscar estrategias de prevención.

A pesar de que la temperatura es el factor que más influye junto a las heladas, el fotoperiodo también es capaz de controlar la floración induciéndola y participando en el desarrollo de los brotes florales, además de regular el inicio y el fin de la dormancia junto a la temperatura. Estudios en las rutas genéticas que influyen en la floración en *A. thaliana* y *O. sativa* con fotoperiodos largo y corto que se regulan de manera estacional junto al ciclo circadiano, pueden ser útiles para hallar mecanismos de aclimatación y adaptación para el cambio climático. Asimismo, el estudio del papel de la melatonina y los genes de la ruta autónoma proporcionarían un mayor conocimiento del fotoperiodo y cómo puede influir en la temperatura para prevenir alteraciones en la floración por el cambio climático.

Por otra parte, a nivel bioquímico, hay hormonas y glucósidos cianogénicos que son capaces de regular tanto el estado de dormancia como el desarrollo de la floración junto a factores de transcripción y microARNs. Un estudio sobre estos factores endógenos podría ser de interés para reparar y contrarrestar alteraciones causadas por el cambio climático en los procesos que participan mediante los principales factores de transcripción y las rutas de señalización que regulan la floración. Además, experimentos en los que se estudiaran estos factores endógenos junto a las rutas genéticas que controlan el fotoperiodo y la temperatura en el periodo estival (cuando ocurre la organogénesis), sería de gran importancia para observar los diferentes mecanismos que realizan los cerezos para continuar con su desarrollo floral, a pesar de las altas temperaturas. Esto podría ser de utilidad para descubrir estrategias preventivas que evitaran daños en la floración por el cambio climático, como la ausencia de la vernalización durante el invierno o de la inducción floral porque las temperaturas que necesitan estos procesos no sean las adecuadas, como se predice en un futuro.

Por lo general, tras el estudio de 72 años de datos disponibles (1948-2020), no se han podido sacar resultados concluyentes en este periodo de tiempo concreto de las temperaturas absolutas máximas y mínimas en cada mes, al igual que de las heladas ya que en algunos casos, los valores de temperatura y heladas suben y en otros bajan. Sin embargo, en las predicciones meteorológicas para años venideros, se reflejan en los gráficos un incremento de las temperaturas máximas y mínimas y una disminución del número de heladas (*figura 5 del anexo*). Las predicciones apuntan a que el cambio

climático repercutirá en estos parámetros en menos de 100 años. En distintos estudios realizados sobre la floración de los cerezos u otras especies del género *Prunus* y el cambio climático en varios lugares del mundo con distinto clima, se prevé que la floración será más temprana. Algunos ejemplos de ello son *Prunus africana* en Sudáfrica, Madagascar y Tanzania, *P. serrulata* var. *spontanea* en Corea, *P. mume* en Japón y *P. domestica* en Rumanía (Cosmulescu et al., 2010; Doi, 2007; Giliba et al., 2020; Jimu, 2011; Yun, 2006).

Debido a la posible subida de temperaturas máximas y mínimas absolutas y la disminución del número de heladas en un futuro, es muy probable que también se altere la floración de los cerezos que se encuentran en el Valle del Jerte. La dormancia de los brotes florales se vería especialmente afectada ya que, en el estadio de la endodormancia, que se daría aproximadamente en diciembre en los cerezos de esta zona debido a las condiciones climáticas, necesitan estar sometidos a heladas. Según los datos analizados del promedio del número de heladas entre 1950-2019, hay una alta correlación positiva en el incremento de los valores de este parámetro cuanto mayor es el tiempo que transcurre (*figura 4 del anexo*). Sin embargo, según las previsiones futuras realizadas por la AEMET, se prevé una reducción de heladas desde el presente hasta 2100, aunque al mismo tiempo, también habrá un incremento tanto de la temperatura máxima como mínima. Por este motivo, la floración de los cerezos probablemente se adelantará ya que existe una correlación entre el aumento de la temperatura durante el periodo de heladas y el adelanto de este proceso. Igualmente, el incremento de la temperatura podría causar la reducción del número de heladas y alterar la floración de otra manera como la caída de los brotes florales o deformaciones en su desarrollo (Hamed et al., 2020). Asimismo, otro estadio importante para la floración de los cerezos es la ecodormancia que se da entre febrero y marzo. Para que comience este estadio, necesitan almacenar calor hasta alcanzar el umbral necesario (Vimont et al., 2019). El promedio de temperatura absoluta máxima de febrero, parece que se ha incrementado desde 1950 y ha podido influenciar la fecha en la que comienza la ecodormancia. El incremento de unos 6°C de la temperatura máxima y 5°C de la temperatura mínima previstos para 2100 (*figura 5 del anexo*), favorecería que los cerezos almacenaran en menos tiempo más calor y alcanzaran antes el umbral para que comenzara la ecodormancia. Por lo tanto, al terminar antes este estadio, la floración podría adelantarse a una fecha más temprana que la actual, modificando así su fenología.

Finalmente, todos estos factores descritos anteriormente son de gran importancia ya que influyen en la economía, tanto en el sector agrícola como en el cultural. Por lo tanto,

si la floración de los cerezos se deteriorase en un futuro por el cambio climático, produciría un problema a gran escala. Por este motivo, se deben de realizar estudios y ampliar el conocimiento sobre el desarrollo morfológico y los factores que afectan a la floración de los cerezos para que, en la posteridad, sigamos disfrutando de diferentes aspectos de los cerezos y sus flores, las *sakuras*.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Agencia Estatal de Meteorología. Enlace: <http://www.aemet.es/es/portada>. Consultado el 28/04/2022.
- Arnao MB, Hernández-Ruiz J (2014) Melatonin: plant growth regulator and/or biostimulator during stress? *Trends in Plant Science*. 19(12) 789-797.
- Azizi-Gannouni T, Ammari Y (2020) Capítulo 4: Flowering of Sweet Cherries “*Prunus avium*” in Tunisia. Kuden A, Kuden A (eds) *Prunus. IntechOpen*, 319-393.
- Barceló-Coll J, Nicolás-Rodrigo G, Sabater-García B, Sánchez-Tamés R (2009) Fisiología Vegetal. *Pirámide*, Madrid.
- Bianchi VJ, Rubio M, Trainotti L, Verde I, Bonghi C, Martínez-Gómez P (2015) *Prunus* transcription factors: breeding perspectives. *Frontiers in Plant Science*. 6(443).
- Blanca-López G (2009) Flora Vasculare de Andalucía Oriental. Sevilla: Junta de Andalucía. *Consejería de Medio Ambiente*, vol. 3.
- Bukovac MJ, Yuda E (1991) Capítulo 34: Gibberellin Increases Cropping Efficiency in Sour Cherry (*Prunus cerasus* L.). Gibberellins. Takahashi N, Phinney BO, MacMillan, J (eds) Gibberellins. *Springer*, New York, NY.
- Castède S (2014) Génétique moléculaire de la floraison chez le cerisier doux: étude et compréhension du déterminisme génétique et moléculaire de la floraison chez le cerisier (*Prunus avium*) en vue de son adaptation aux futures conditions climatiques. *Sciences agricoles*. Université de Bordeaux.
- Castède S, Campoy JA, Le Dantec L, Quero-García J, Barreneche T, Wenden B, Dirlwanger E (2015) Mapping of Candidate Genes Involved in Bud Dormancy and Flowering Time in Sweet Cherry (*Prunus avium*). *PLoS One*. 10(11): e0143250.
- Castroviejo S, Aedo C, Cirujano S, Laínz M, Montserrat P, Morales R, Muñoz Garmendia F, et al. (1993) Flora iberica vol. IV. *Real Jardín Botánico*, CSIC, Madrid.
- Chung U, Mack L, Yun JI, Kim SH (2011) Predicting the Timing of Cherry Blossoms in Washington, DC and Mid-Atlantic States in Response to Climate Change. *PLoS ONE* 6(11): e27439.
- Cosmulescu S, Baciú A, Cichi M, Gruia M (2010) The effect of climate changes on phenological phases in plum tree (*Prunus domestica* L.) in south-western Romania. *South Western Journal of Horticulture, Biology and Environment*. 1(1) 10-20.
- Del-Cueto J, Ionescu IA, Pičmanová M, Gericke O, Motawia MS, Olsen CE, Campoy JA et al. (2017) Cyanogenic Glucosides and Derivatives in Almond and Sweet Cherry Flower Buds from Dormancy to Flowering. *Frontiers in Plant Science*. 8(800).
- Doi H (2007) Winter flowering phenology of Japanese apricot *Prunus mume* reflects climate change across Japan. *Climatic Research*. 34:99-104.
- Dondini L, Lugli S, Sansavini S (2018) Capítulo 2: Cherry Breeding: Sweet Cherry (*Prunus avium* L.) and Sour Cherry (*Prunus cerasus* L.). Al-Khayri J, Jain S, Johnson D (eds) *Advances in Plant Breeding Strategies: Fruit*. *Springer*. 3:31-88.
- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*. 22(8) 432-439.
- Fadón E, Herrero M, Rodrigo J (2015) Flower development in sweet cherry framed in the BBCH scale. *Scientia Horticulturae*. 192:141-147.
- Font-Quer P (2007) Diccionario de Botánica. *Península*, Barcelona.
- Gattolin S, Cirilli M, Pacheco I, Ciacciulli A, Da-Silva-Linge C, Mauroux JB, Lambert P et al. (2018) Deletion of the miR172 target site in a TOE-type gene is a strong candidate variant for dominant double-flower trait in *Rosaceae*. *The Plant Journal*. 96(2) 358-371.
- Giliba RA, Yengoh GT (2020) Predicting Suitable Habitats of the African Cherry (*Prunus africana*) under Climate Change in Tanzania. *Atmosphere*. 11(988).
- Hamed S, Guezlaoui-Bendi-Djelloul B (2020) Effect of climatic interference on the phenological stages of Cherry tree *Prunus cerasus* in Tlemcen region. *Madras agricultural journal*, 107(10-12) 381-385.
- Heide OM (2008) Interaction of photoperiod and temperature in the control of growth and dormancy of *Prunus* species. *Scientia*

- Horticulturae*. 115:309-314.
- Izco J, Barreno E, Brugués M, Costa M, Devesa JA, Fernández F, Gallardo T et al. (2004) Botánica. *Mc Graw Hill*, Madrid.
- Jimu L (2011) Threats and conservation strategies for the African cherry (*Prunus africana*) in its natural range- A review. *Journal of Ecology and the Natural Environment*. 3(4) 118-130.
- Kae-Sun C, Chin-Sung C, Tae-Yoon P, Mark SR (2007) Reconsideration of the *Prunus serrulata* complex (*Rosaceae*) and related taxa in eastern Asia. *Botanical Journal of the Linnean society*. 154:35-54.
- Kuitert W (1999) Japanese flowering cherries. *Timber Press*. EEUU, 117-362.
- Kurlus R, Świerczyński S, Rutkowski K, Ratajkiewicz H, Malinowska A, Wyrwał A (2017) Exogenous 'GA3' and 'GA4+7' effects on phenological indices, frost hardiness and quality properties of 'English Morello' sour cherry (*Prunus cerasus* L.). *Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus*. 16(6) 99-109.
- Loewe MV, Pineda G (2001) Cerezo común (*Prunus avium* L.), una alternativa para producir madera de alto valor. *FIA*. Santiago.
- Marini RP (2009) Growing cherries in Virginia. *Virginia Cooperative Extension*. 422-018.
- Mauseth JD (2021) Botany: An introduction to Plant Biology. Seventh edition. *Burlington, MA: Jones & Bartlett*.
- Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Enlace:
<https://www.mapa.gob.es/app/MaterialVegetal/fichaMaterialVegetal.aspx?idFicha=1159>. Consultado el 03/06/2022.
- Ohashi Y, Kawakami H, Shigeta Y, Ikeda H, Yamamoto N (2012) The phenology of cherry blossom (*Prunus yedoensis* "Someiyoshino") and the geographic features contributing to its flowering. *International journal of biometeorology*, 56:903-914.
- Predieri S, Dris R, Rapparini F (2004) Influence of growing conditions on yield and quality of cherry: II. Fruit quality. *Journal of Food, Agriculture and Environment*. 2(1) 307-309.
- Putterill J, Laurie R, Macknight R. (2004) It's time to flower: the genetic control of flowering time. *Bioessays*. 26(4) 363-373.
- Ramírez F, Davenport TH (2016) The phenology of the capuli cherry [*Prunus serotina* subsp. *capuli* (Cav.) McVaugh] characterized by the BBCH scale, landmark stages and implications for urban forestry in Bogotá, Colombia. *Urban Forestry & Urban Greening*. 19:202-211.
- Sánchez-Pérez R, Del-Cueto J, Dicenta F, Martínez-Gómez P (2014) Recent advancements to study flowering time in almond and other *Prunus* species. *Frontiers in plant science*. 5(334).
- Sønsteby A, Heide OM (2019) Temperature effects on growth and floral initiation in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Scientia Horticulturae*. 257:108762.
- Valdés B, Talavera S, Fernández-Galiano E (1987) Flora Vasculare de Andalucía Occidental Vol. 2. *Ketres Editora*. Barcelona.
- Vimont N, Fouché M, Campoy JA et al. (2019) From bud formation to flowering: transcriptomic state defines the cherry developmental phases of sweet Cherry bud dormancy. *BMC Genomics*. 20 (974).
- Wang J, Jiu S, Xu Y, Sabir IA, Wang L, Ma C, Xu W et al. (2021) SVP-like gene PavSVP potentially suppressing flowering with PavSEP, PavAPI, and PavJONITLESS in sweet cherries (*Prunus avium* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*. 159:277-284.
- Wang Z, Yang R, Devisetty UK, Maloof J, Zuo Y, Li J, Shen Y et al. (2017) The Divergence of Flowering Time Modulated by FT/TFL1 Is Independent to Their Interaction and Binding Activities. *Frontiers in Plant Science*. 8(697).
- Wenden B, Campoy JA, Lecourt J, López-Ortega G, Blanke M, Radičević S, Schüller E, et al. (2016) A collection of European sweet cherry phenology data for assessing climate change. *Scientific data*. 3:160108.
- Yarur A, Soto E, León G, Almeida A (2016). The sweet cherry (*Prunus avium*) FLOWERING LOCUS T gene is expressed during floral bud determination and can promote flowering in a winter-annual *Arabidopsis* accession. *Plant Reproduction*. 29:311-322.
- Yun JI (2006) Climate change impact on the flowering season of Japanese cherry (*Prunus serrulata* var. *spontanea*) in Korea during 1941-2100. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*. 8(2) 68-76.
- Zavalloni C, Andresen J, Flore J (2006) Phenological Models of Flower Bud Stages and Fruit Growth of 'Montmorency' Sour Cherry Based on Growing Degree-day Accumulation. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. American Society for Horticultural Science. 131(5) 601-607.