

SEVERAL ASPECTS REGARDING PLANT SENESCENCE

Noemi-Teofana BOBOESCU*, Nicoleta IANOVICI

West University of Timisoara, Faculty of Chemistry, Biology, Geography, Department of Biology-Chemistry, Pestalozzi 16, Timișoara

*Corresponding author e-mail: noemi.boboescu99@e-uvf.ro

Received 15 December 2018; accepted 21 December 2018

ABSTRACT

The following article has the purpose to present the senescence phenomenon that occurs in plants. Following the line of the two processes defining senescence, the article details the action of endogen and exogen factors upon senescencing plants and the physiological changes observed on them.

KEY WORDS: *plant senescence, senescence phytohormones*

INTRODUCERE

Plantele, la fel ca și celelalte organisme, îmbătrânesc pe măsură ce progresaază din punct de vedere al dezvoltării. Ultimul stadiu al dezvoltării poartă numele de senescentă. Senescenta se poate referi la cel puțin două procese distincte: procesul de îmbătrânire a țesuturilor și organelor pe parcursul maturării plantei ca întreg și procesul morții întregii plante, care apare în anumite condiții după fertilizare (proces numit senescentă monocarpică). Senescenta presupune funcții nucleare, fiind un proces activ. În timpul dezvoltării plantei, nutrienții sunt redistribuiți, iar circuitul macromoleculilor facilitează utilizarea eficientă a resurselor (Datcu et al, 2017; Ianovici et al, 2017). Datorită reciclării nutrienților, care conferă un avantaj adaptiv, procesul este considerat selectat evolutiv (Cheng-Hung & Chang-Hsien, 1998). Fenomenul senescentei este un fenomen spectaculos în natură, un proces bine studiat, deoarece în agricultură și horticultură limitează semnificativ randamentul și contribuie la pierderi mari după recoltare (Khan et al. 2013).

Durata de viață a unei plante depinde de forma de viață și de strategiile reproductive, astfel că durata poate varia de la câteva zile la mii de ani. În cazul plantelor florifere, faza de creștere începe din momentul germinării, fiind urmată de fazele vegetative juvenilă și adultă (Ianovici, 2016). Cele două sunt succedate de înflorire și reproducere, rezultând în final senescenta întregii plante și moartea ei. Pe parcursul ciclului de viață, plantele produc continuu noi organe, formate și dezvoltate prin folosirea nutrienților, din care o parte provin din reciclarea nutrienților din organele în senescentă. La plantele anuale, bienale sau monocarpice, senescenta frunzelor este asociată cu senescenta întregii plante, dar și cu producerea de flori și semințe. O întârziere

a înfloririi amână senescența și, deci, prelungește durata activă a frunzei și viața plantei (demonstrat pentru prima dată în studiile clasice constând în îndepărtarea florilor sau a fructelor, ceea ce a rezultat în prelungirea fazei de creștere vegetativă; studii ulterioare pe *Arabidopsis thaliana* arată că senescența întregii plante este legată genetic de controlul înfloririi). Deși senescența este un proces distructiv, se desfășoară în etape, într-o manieră regulată (Greenberg, 1996).

Asupra procesului acționează numeroși factori endogeni și exogeni, printre care se numără și hormonii, întunericul, seceta sau răspunsul hipersenzitiv dat atacului unui patogen (definit ca un proces de autodistrugere la nivel celular pentru a restricționa răspândirea patogenului). Hormonii sunt compuși cu masa moleculară scăzută care acționează ca mesageri chimici în transmiterea semnalelor de la situsurile de sinteză la cele de acțiune, unde alterează expresia genelor și/sau activitățile proteice. În cazul plantelor, există un număr mare de clase hormonale diferite care acționează împreună pentru a facilita adaptarea la mediul de viață. Sunt esențiali pentru a oferi informații referitoare la mediu (lungimea zilei, aprovizionarea cu apă sau perceperea condițiilor de creștere stresantă etc), care vor fi utilizate în mecanismele legate de dezvoltare (germinare, înflorire, senescență) (Khan et al. 2013).

Citokininele (CK) sunt un grup de derivați ai adeninelor cu catene laterale izoprenice sau aromatice, care au rol de regulatori ai creșterii și dezvoltării plantei (inițierea meristemelor, diferențierea frunzelor și a rădăcinilor, modelarea vasculară, dezvoltarea semințelor, fotomorfogeneza și gravitropismul etc). Acțiunea lor s-a corelat cu senescența prin faptul că nivelurile endogene de citokinine scad în timpul senescenței frunzelor, iar aplicarea hormonilor exogeni a dus la întârzierea apariției procesului în cazul monocotiledonatelor și dicotiledonatelor. Dovada directă a fost expresia izopentil-transferazei (enzimă catalizatoare în biosinteza CK) sub controlul unui promotor inductibil de senescență în *Nicotiana tabacum*. Viața frunzelor de la aceste plante a fost prelungită, iar aspectele senescenței au fost reprimite în stadiul adult. Rezultate similare s-au obținut și la alte plante de cultură (*Lactuca sativa*, *Brassica oleracea* var. *italica*, *Brassica rapa chinensis*).

Pe lângă citokinine, un rol important în senescență îl are **etilena**, cel mai mic hormon cunoscut care acționează asupra plantelor și singurul în stare gazoasă în condiții ambientale. Are un grad ridicat de volatilitate și este utilizat pentru a sincroniza procesele în populațiile de plante. Etilena reglează variate procese, incluzând germinarea semințelor, dezvoltarea perilor absorbantși radiculari, răspunsurile la stres, înflorirea, maturarea fructelor și abscizia. Acționează ca un promotor puternic al senescenței. În urmă cu mai mult de

100 de ani, s-a ajuns la concluzia că etilena induce abscizia și îngălbenirea frunzelor. Mecanismele moleculare care stau la baza acțiunii etilenei reprezintă teme de studii relativ recente. Etilena este sintetizată din aminoacidul metionină printr-o cale biosintetică complexă, la ACC (acidul 1-aminociclopropan-1-carboxilic). Dacă expresia ACC sintetazei este redusă, senescența în diferite specii de plante este amânată. Etilena este solubilă în membranele lipidice și se leagă de receptorii etilenei ETR1. La mutații defectivi de semnalizare a etilenei apare senescența deficitară, incluzând și plantele deficiente în ETR1.

Auxinele reprezintă un grup de fitohormoni indispensabili pentru creșterea și dezvoltarea plantelor (dominanța apicală, modelarea embrionară și postembrionară, diferențierea vasculară, dezvoltarea rădăcinilor, ramificarea, tropismul, înflorirea). Auxinele biologice active sunt acidul indol acetic (IAA) și acidul indolbutiric, sintetizate din triptofan și există în mare măsură în forme legate. Măsurătorile realizate în frunzele senescente au arătat că nivelul de IAA a scăzut, iar cel de IAA liber, bioactiv a crescut. Această creștere este corelată cu o expresie crescută a enzimelor cheie implicate în biosinteza IAA din timpul senescenței naturale dependente de vârsta frunzelor. Rolul auxinelor în senescența frunzelor pare să fie complex și necesită investigații suplimentare.

Acidul salicilic (SA) este cunoscut pentru declanșarea reacțiilor defensive în prezența patogenilor biotrofici, în rezistența sistemică dar pare să fie implicat și în senescența frunzelor. Mutații cu nivele ridicate de acid salicilic sunt afectați de nanism sever și leziuni necrotice. Plantele cu biosinteza sau semnalizarea defectate sunt hipersensibile la patogenii biotropici, dar au o dezvoltare normală, cu excepția senescenței întârziate a frunzelor. S-a raportat că nivelurile de SA cresc de aproximativ 4 ori în frunzele senescente dar mecanismele moleculare ale intervenției SA în senescență sunt încă insuficient caracterizate.

Acidul jasmonic (JA) are impact asupra proceselor de răspuns la stress-ul biotic și abiotic, germinarea semințelor, dezvoltarea florilor, maturizarea fructelor și embriogeneza. Prima dovadă a rolului de promotor al senescenței a fost evidențiată într-un compus izolat din *Artemisia absinthum*. Compusul cauza pierderea rapidă a clorofilei din ovăz (*Avena sativa*), fiind identificat ca metiljasmonat. Metiljasmonatul este un derivat volatil al acidului jasmonic, cercetări ulterioare demonstrând că aplicarea externă a derivatului induce senescența frunzelor altor specii. În timp ce este evident că aplicarea JA poate promova senescența frunzelor, încă lipsesc dovezi convingătoare pentru o funcție esențială a JA în ceea ce privește senescența frunzelor.

Acidul abscisic (ABA) este format din trei subunități ale isoprenului și este un hormon cheie în adaptarea plantei la stress-ul din mediul înconjurător. Pe lângă acest rol, acidul reglează procesele de dezvoltare incluzând inducerea dormanței semințelor, sinteza proteinelor și a lipidelor stocate în semințe, inhibarea tranziției de la faza embrionară la cea vegetativă. S-au făcut cercetări asupra frunzelor, care, în contact cu ABA extern, intră în procesul de senescență.

Deși hormonii joacă un rol esențial în reglarea proceselor pe parcursul senescenței, ei sunt puțin cunoscuți din punct de vedere al semnalizării celulare. În ciuda progresului recent în elucidarea evenimentelor moleculare ale acțiunii fitohormonilor în senescență, s-au clarificat doar aspectele legate de căile hormonale. Acțiunea fitohormonilor este în strânsă corelație cu acțiunea altor semnale, ca SRO (speciile reactive de oxigen). Fitohormonilor clasici cunoscuți ca promotori ai senescenței li se adaugă hormoni descoperiți recent, ca brasinosteroidii și strigolactonele (Besseau et al, 2012).

În timpul senescenței apar inevitabil modificări ale plantei. Fenomenul de moarte a organelor vegetale este precedat de senescență. Deși, în mod natural, senescența are loc după maturarea organelor, ea poate fi influențată și de factorii de mediu. Mecanismele care stau la baza îmbătrânirii rămân obscure, programul senescenței nefiind cunoscut exact. Deoarece cauza formării abundente a SRO (considerați factori cheie în proces) și cauza diminuării activității sistemelor de protecție antioxidantă au fost neclare, a fost preconizată identificarea modificărilor fiziologice care apar în timpul senescenței naturale a frunzei a V-a a plantei de porumb, crescute în condiții optime (Greenberg, 1996; Ștefîrță et al., 2015). Conform lui Davies & Gan (2012), senescența este împărțită în trei etape: încetarea creșterii și senescența meristemei apicale a lăstarului; senescența frunzelor; inhibarea creșterii mugurilor axilari.

Începutul perioadei de senescență presupune schimbări la nivelul genelor, urmând ca, în etapele ulterioare, să apară schimbări continue la nivel genetic și hormonal. Celulele suferă reorganizări, sunt activate metabolic, căile metabolice fiind și ele activate sau inhibate. La nivelul cloroplastelor mezofiliene din frunză apar diferențieri, împărțindu-se în gerontoplaste și cromoplaste. Apar organite noi, glioxizomii. Datorită acestor modificări, s-a considerat că senescența este un proces programat. Schimbărilor ultrastructurale le sunt adăugate schimbări biochimice. Resursele frunzei sunt transportate în alte părți ale plantei, frunza senescentă rămânând turgescentă. Deși se consideră că pierderea turgescenței apare târziu în senescență, rezultatele obținute au arătat că există schimbări în status-ul apei încă de la începutul senescenței. De asemenea, s-a observat că deshidratarea organelor

plantei duce la supraproducerea SRO. Se intensifică activitatea enzimelor antioxidante. Enzimele principale de neutralizare a apei oxigenate își măresc activitate în măsură mai mare decât enzima producătoare de apă oxigenată, ceea ce a dus la presupunerea că la îmbătrânirea frunzei sunt implicate mai multe forme de specii reactive, cum ar fi oxigenul singlet.

Datorită îmbătrânirii au loc procese degenerative active și de reciclare a nutrienților. Prin degenerarea cloroplastelor se produce nitrogenul. Simptomul cel mai evident al senescenței frunzelor este considerat pierderea treptată a culorii verzi, simptom datorat conversiei clorofilei în clorofilidă. S-a constatat reducerea clorofilei α cu 28,89% și a clorofilei β cu 27,40%. S-a redus conținutul total de pigmenți asimilatori și s-a menționat că, în cazul carotenoizilor, compuși cu proprietăți antioxidante, cantitatea nu scade la fel de mult ca în cazul clorofilei. Prin distrugerea cloroplastelor și reducerea pigmenților de asimilație, procesul de fotosinteză este inhibat. S-a ajuns la concluzia că procesul de asimilație este inhibat nu numai datorită distrugerii fondului de pigmenți, ci și a deshidratării cloroplastelor și închiderii stomatelor. S-au observat deosebiri între conductibilitatea stomatelor în frunzele tinere și în cele îmbătrânite, cu impact negativ asupra intensității fotosintezei și transpirației.

Procesul de îmbătrânire naturală a frunzei, în condiții optime de umiditate și temperatură, este asociat cu schimbări în status-ul apei, conținutul de pigmenți, procesul de asimilație. De asemenea, cauzele declanșării fenomenului sunt pierderea apei și a capacității autooxidante și formarea excesivă a speciilor reactive de oxigen (Khan M et al., 2013).

Procesul ulterior senescenței este moartea celulară. Pe parcursul ciclului de dezvoltare al unei plante, există celule care mor în detrimentul altora, benefice pentru plantă. Din această cauză, a fost ridicată problema existenței, pe lângă necroză, a MCP (moartea programată a celulelor).

Necroza este un proces pasiv și o formă patologică de moarte celulară în timp ce apoptoza este un fenomen controlat genetic de eliminare a celulelor nedorite, astfel realizându-se homeostazia. Apoptoza este controlată genetic. O altă deosebire care se face este între apoptoză, întâlnită la animale, și moartea celulară programată, întâlnită la plante. Diferențele constau în: faptul că MCP are un important rol economic, „plantele nu dispun de un sistem imun, nu conțin fagocite, iar peretele celular specific nu permite formarea corpilor apoptotici”. O altă diferență este că enzimele care realizează apoptoza lipsesc în cazul morții celulare programată. MCP conține capsaze, însă, enzime cu acțiune de tip capsazic. La plante există mai multe sisteme operaționale, niciunul neavând toate proprietățile sistemelor întâlnite la animale (Ștefăriță et al., 2015).

S-au adus dovezi ale existenței morții celulare programate în timpul senescentei frunzelor (Cheng-Hung & Chang-Hsien, 1998). Moartea celulară programată este definită ca fenomen al morții celulelor într-o manieră programată. În cadrul plantelor, au fost înregistrate răspunsuri defensive cauzate de patogeni și răspunsuri la stress-ul din mediu, care au dus la moartea celulelor. Celulele au urmat un tipar asemănător apoptozei animale. Procese ca senescenta petalelor și carpelelor, embriogeneza, au fost demonstrate ca fiind anterioare MCP. În plante, senescenta a fost mult timp considerată ea însăși un tip de moarte celulară programată. Mecanismul genetic care controlează procesul trebuie să fie reglat de factori endogeni ca vârsta și raportul fitohormonilor, cât și de factori exogeni, semnale din mediu, cum este insuficiența nutrienților. Se asociază fenomenul senescentei cu deshidratarea țesutului frunzei, activitatea crescută a RN-azei și proteazelor, diminuarea cloroplastelor. Se enunță ipoteza conform căreia senescenta plantelor urmează câteva căi comune cu MCP.

Majoritatea studiilor asupra senescentei frunzelor s-au concentrat asupra modificărilor cloroplastelor și a activității proteazelor. Prea puține abordează schimbările nucleare. Pierderea integrității cloroplastelor apare înaintea degradării nucleare. Gradul de fragmentare al ADN-ului crește pe măsură ce frunza devine mai galbenă. Atunci când frunza începe să se îngălbenească, celulele și nucleii sunt vii, neputând să se observe fragmentarea. Ea devine vizibilă pe parcursul procesului de îngălbenire, de uscare. În cazul frunzelor, deși moartea celulară ar produce efecte asemănătoare, ea urmează alte căi decât MCP observate în cazul altor structuri ale plantei. Acest lucru o diferențiază, ceea ce conduce la faptul că senescenta frunzelor poate fi încadrată ca o formă distinctă a morții celulare programate (Toma, 2014).

CONCLUZII

Senescenta plantelor este un proces complex, influențat de factori endogeni (hormoni) și exogeni (condițiile de mediu), ale cărui mecanisme nu sunt deplin cunoscute. Fenomenul este caracterizat prin deshidratare, dezintegrare a cloroplastelor, fragmentare a ADN-ului, redistribuire a nutrienților. Senescenta este succedată de moartea plantei, sub formă de necroză sau moarte celulară programată. Datorită modului de desfășurare și a modificărilor observate de-a lungul procesului, senescenta frunzelor poate fi considerată un tip distinct de moarte celulară programată.

BIBLIOGRAFIE

- Besseau S, Li J, Palva ET. 2012. WRKY54 and WRKY70 co-operate as negative regulators of leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. J Exp Bot; 63: 2667–2679.
- Cheng-Hung Y, Chang-Hsien Y, 1998, Evidence for Programmed Cell Death during Leaf Senescence in Plants, Plant Cell Physiol. 39(9): 922-927
- Datcu A.-D., Sala F., Ianovici N. 2017. Studies regarding some morphometric and biomass allocation parameters in the urban habitat on *Plantago major*. Research Journal of Agricultural Science. 49 (4): 96-102.
- Davies P.J., Gan S. 2012. Towards an Integrated View of Monocarpic Plant Senescence. Journal of Plant Physiology. 59: 476 - 478.
- Greenberg J. 1996. Programmed cell death: A way of life for plants, proc. Natl. Acad. Sci., 93: 12094-12097
- Ianovici N. 2016. *Taraxacum officinale* (Asteraceae) in the urban environment: seasonal fluctuations of plants traits and their relationship with meteorological factors. DOI: 10.5586/aa.1677
- Ianovici N., Latis A.A., Radac A.I. 2017. Foliar traits of *Juglans regia*, *Aesculus hippocastanum* and *Tilia platyphyllos* in urban habitat. Romanian Biotechnological Letters. 22 (2), 12400-12408
- Khan M et al. 2013. The Role of Hormones in the Aging of Plants – A Mini-Review, Gerontology, 49-55
- Ștefăriță A et al., 2015, Modificări fiziologice asociate cu senescența naturală la plantele de porumb, Buletinul AȘM. Științele vieții. Nr. 1(325)
- Toma C. 2014. Review on GOGU GHIORGIȚĂ - Moartea celulară programată și mecanismele ei, Editura Academiei Oamenilor de Știință, Analele Științifice ale Universității „Alexandru Ioan Cuza”, Secțiunea Genetică și Biologie Moleculară, TOM XV-(4)