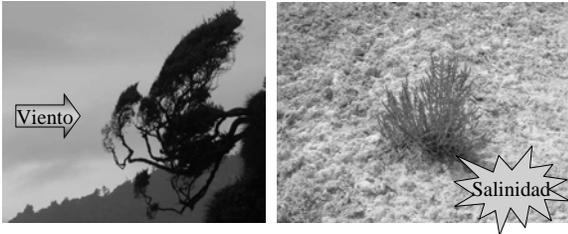


 **Fisiología Vegetal**

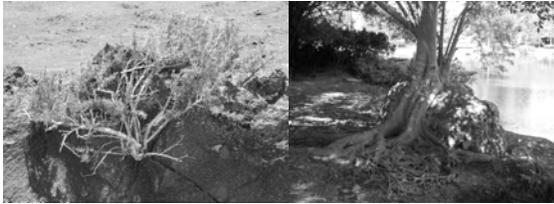
**Hormonas Vegetales ó Fitohormonas,
y Reguladores de Crecimiento**

Dra. Karen Peña-Rojas

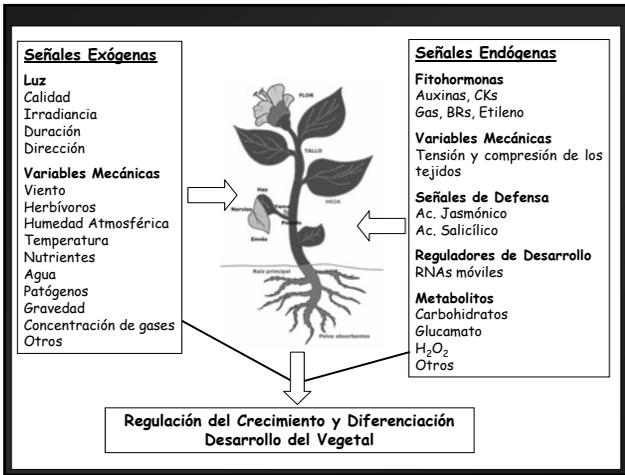
El ambiente genera efectos en las plantas y por lo tanto, las plantas deben ser capaces de percibir estas señales del ambiente e interpretarlas, para reaccionar a ellas.



La planta debe responder, a una multitud de señales del ambiente (de tipo físico, químico y biológico), de una forma integrada y programada.

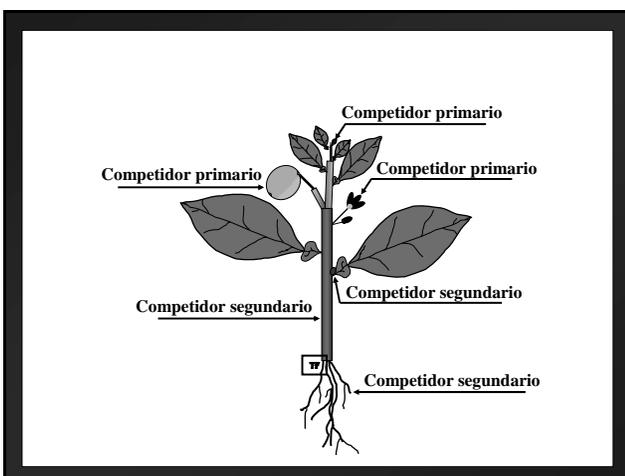


Debido a que una planta, a diferencia de un animal, no puede cambiarse de ambiente cuando éste no es adecuado.



Adaptabilidad de las plantas al ambiente

- Las plantas, por ser sésiles, deben adaptarse aún mejor a su ambiente que los animales, porque no pueden cambiar de ubicación si éste se vuelve desfavorable (Plasticidad).
- Para responder a cambios ambientales, las plantas disponen de señales endógenas ("hormonas vegetales" o "fitohormonas"), que les permiten transmitir información ("Signaling").
- Fitohormonas, son mensajeros químicos que desencadenan respuestas en el vegetal, de acuerdo a un programa genético de adaptaciones (Sensibilidad).
- Fitohormonas, son un reducido número de moléculas y son menos específicas que las hormonas animales, respecto a procesos que inducen.

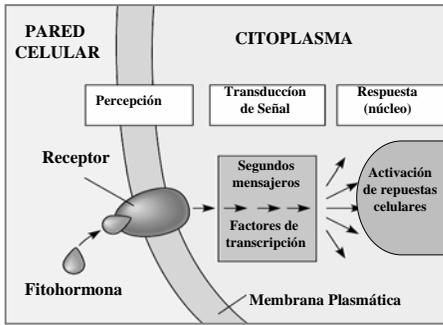


Hormonas vegetales

1. No hay glándulas específicas, una misma fitohormona puede sintetizarse en diferentes puntos de la planta y su regulación es descentralizada.
2. No hay siempre transporte de fitohormonas, actúan sobre células vecinas sin haber transporte a larga distancia (mediadores químicos).
3. No hay efectos específicos, una misma fitohormona actúa sobre muchos procesos y sobre un proceso específico actúan muchas fitohormonas.
4. Una misma fitohormona tiene variados efectos (efecto pleiotrópico), según el órgano en el cual actúa y el momento.

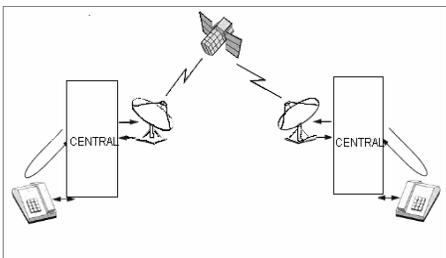
Fitohormonas

• Las FH, son señales químicas que facilitan la comunicación entre células y órganos, y coordinan sus actividades (signaling).



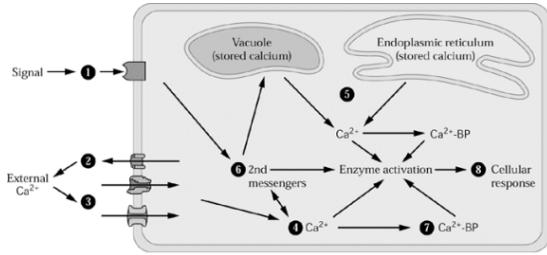
“Signaling” o “señalización hormonal” se refiere a captar, transmitir (transducción) y decodificar señales, análogamente a cómo se hace mediante un teléfono.

Los organismos vivos también tiene la capacidad, a nivel de sus células, de captar y transmitir señales para ejercer respuestas en células vecinas u en otros órganos de la planta

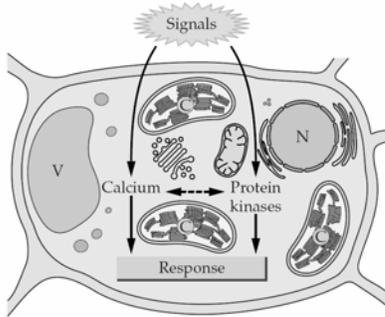


El ión calcio (Ca^{2+}), es un importante mensajero secundario en células vegetales y puede experimentar rápidos cambios de concentración en el citosol.

Estas fluctuaciones pueden ser parte de un mensaje codificado.



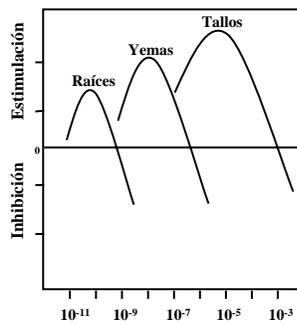
La otra señal importante en plantas son las proteínas quinasas



Fitohormonas

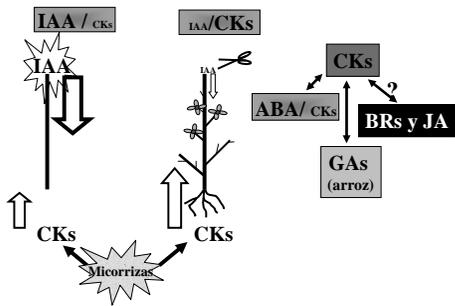
• El control de la respuesta hormonal se lleva a cabo a través de cambios en la concentración y sensibilidad de los tejidos a las FH.

Influencia de la concentración de una fitohormonas sobre la respuesta de crecimiento

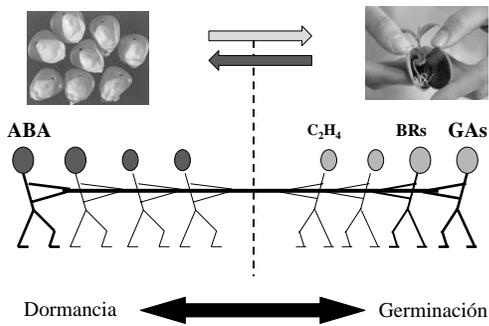


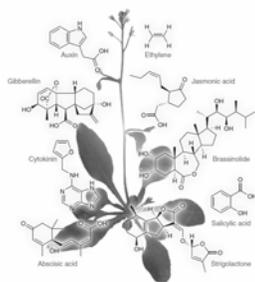
Fitohormonas

• Las funciones de las FH se solapan ampliamente, por lo que la regulación que ejercen debe analizarse desde la perspectiva de una interacción entre los distintos grupos de FH.



Germinación de semillas





HV	Formas endógenas	Regulador de crecimiento
Auxinas	IAA (principalmente), IBA	IBA; NAA; 2,4D; 3,5,6-TPA; etc..
Citoquininas	Zeatina, Zeatina ribosido	BA; CPPU; TDZ; kinetina
Giberelinas	GA ₁₋₁₃₀	GA ₃ ; GA ₄₋₇
Acido Abscísico	Acido Abscísico (ABA)	ABA (experimentalmente)
Etileno	Etileno	Ethephon

Y el 2007....

- Auxinas. Brassinosteroides (BRs).
- Giberelinas (GAs). Jasmonatos (JA y MeJA).
- Citoquininas (CKs). Poliaminas (PAs).
- Ácido Abscísico (ABA). Ácido Salicílico (SA).
- Etileno. Óxido Nítrico (NO).

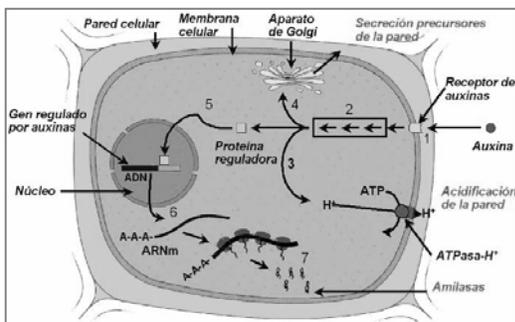
Hormone	Receptor type	Receptors	References
Auxin	F-box protein	TIR1, AFBs	9-11
Abscisic acid	G-protein, Cytochrome	GTG1, GTG2, GCR2*, CHLH*	16, 55, 58
Cytokinin	Two-component regulators	CRE1, AHK2, AHK3	Reviewed in ref. 17
Gibberellins	Hormone-sensitive lipase like	GID1	12
Ethylene	Two-component regulators	ETR1, ERS1, ETR2, ERS2	Reviewed in ref. 17
Brassinosteroids	Leucine-rich repeat receptor-like kinases	BRI1	Reviewed in ref. 17
Jasmonic acid	F-box protein	COI1	13-15
Salicylic acid	Unknown		
Nitric oxide	Unknown		
Strigolactones	Unknown		

Fitorreguladores

- Compuestos de síntesis
 - Poliaminas
 - Jasmonatos
 - Brasinolidos
 - Oligosacarinas
 - Esteroles
 - Ácido salicílico
 - Fitohormonas
- Auxinas
 - Citoquininas
 - Giberelinas
 - Acido abscísico
 - Etileno

Célula Diana

La existencia de fitohormona es una condición necesaria pero no suficiente. Se requiere de células Diana o "target" con capacidad de responder a una fitohormona en función de la concentración existente.



Modo De Acción De Las Fitohormonas

Todos los aspectos del ambiente intervienen en la determinación del crecimiento de la planta. Frente a estos estímulos, la planta responde mediante mensajeros primarios que son los reguladores de crecimiento, los mensajeros primarios y secundarios acontecen a través de una serie de etapas:

- 1 Percepción del estímulo
- 2 Producción de una señal (biosíntesis y/o liberación de una o varias fitohormonas)
- 3 Transporte al sitio de acción
- 4 Interacción de las señales con las células Diana (blanco) a través de un receptor
- 5 Transducción celular de la señal
- 6 Modificación de la expresión génica
- 7 Respuesta fisiológica (crecimiento y diferenciación)

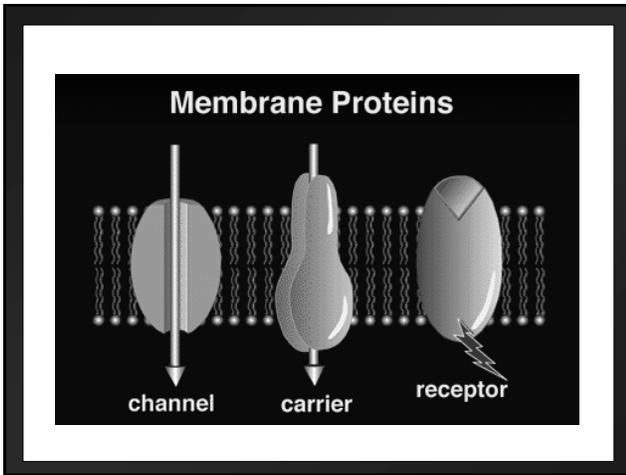
Cualquiera de los factores ambientales va a afectar al entorno celular por lo que el entorno celular es ambiente. La célula capta estos estímulos y produce señales que se amplifican y transducen, dando lugar a cuatro puntos de actuación básica:

- Cambios en el flujo iónico. Frente a cualquier cambio, la célula intenta mantener la homeostasis y para ello tiene que controlar sus niveles iónicos.
- Cambios en el citoesqueleto
- Variación en las rutas metabólicas
- Regulación de la expresión génica

RECEPTORES

Los receptores suelen ser proteínas de membrana localizados en diferentes dominios. Para la respuesta eficaz debe haber gran número de receptores. La misma fitohormona puede desencadenar respuestas distintas, esto se debe a una señalización específica tanto en la unión del receptor como en los procesos de amplificación. Hay tres tipos de receptores:

- 1 Receptores cuya actuación esta acoplado a apertura de canales iónicos. Son proteínas de membrana a las que se une un ligando que provoca la apertura del canal.
- 2 Receptores tipo enzimático, son receptores de membrana que se activan cuando se fosforilan (influyen las proteinquinasas)
- 3 Proteínas G, son capaces de unirse al receptor liberando una de las subunidades cuando se une a una molécula de GTP (Guanosin Trifosfato), activándose una proteína de membrana (como una fosfolipasa) que es una enzima secundaria que activa nuevas rutas.



Sobre las fitohormonas podemos decir:

- Las hormonas vegetales no cumplen estrictamente en concepto clásico de hormona animal.
- Cualquier órgano de la planta tiene capacidad para sintetizar hormonas.
- El transportador no es un componente esencial para la acción de las hormonas.
- El concepto de célula diana en plantas es impreciso.
- El control de la respuesta hormonal se lleva a cabo a través de cambios en la concentración y en la sensibilidad de los tejidos a las hormonas.
- La señal se percibe por proteínas de membrana o solubles.

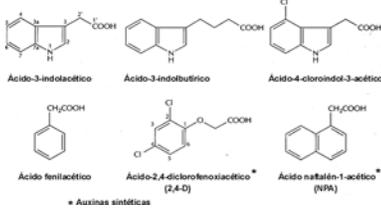
Fitohormonas: Consideraciones Generales

- "Signaling" o señalización hormonal por fitohormonas constituye un aspecto muy importante en Fisiología Vegetal, habiéndose realizado enormes progresos en el último tiempo.
- Aplicación de compuestos relacionados con fitohormonas (reguladores de crecimiento), constituye una herramienta valiosa.
- El conocimiento de los aspectos básicos de regulación fitohormonal permitirá avances aún mayores en incrementar productividad y calidad en cultivos agrícolas y forestales.



Fisiología Vegetal

Auxinas



Dra. Karen Peña-Rojas

Darwin (1880): Efecto de la luz en avena. El término viene del griego "auxein" que significa "crecer" .

El IAA es la principal auxina en las plantas superiores.

Tipos de auxinas

Son varias las auxinas que existen en el tejido vegetal, siendo el ácido indolacético (AIA) la más relevante en cuanto a cantidad y actividad.

Otros como el ácido indolacetónitrilo, o la indolacetamida están presentes en menor cantidad y tienen poca actividad en relación al AIA.

Las auxinas pueden estar libres o bien "unidas" a azúcares, ésteres, amidas; las moléculas unidas a otro compuesto no son activas pero pueden serlo si se "liberan".

La mayor parte de las auxinas provienen del aminoácido triptofano; el cinc (Zn) es un elemento crítico para que ocurra lo anterior, de tal forma que una sintomatología visual de falta de Zn en realidad es una falta de auxina para estimular crecimiento.

Auxina como regulador de crecimiento

- ácido indolbutírico (IBA)
- ácido naftalén-acético (NAA)
- 2,4 ácido diclorofenoxiacético (2,4-D)
- 2,4,5 ácido triclorofenoxiacético (2,4,5-T)
- 3,5,6 ácido tricloropicolínico (3,5,6-TPA)
- picloram

Algunas auxinas son creadas artificialmente en laboratorios y que tienen una acción igual a las naturales. Entre ellas:

- Ácido Indolacético (AIA)
- Ácido Naftalénacético (ANA)
- Ácido Indolpropiónico (AIP)
- Ácido Indolbutírico (AIB)
- Ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D)

Las auxinas son un grupo de fitohormonas que funcionan como reguladoras del crecimiento vegetal.

Esencialmente provocan la elongación de las células.

Se sintetizan en las regiones meristemáticas del ápice de los tallos y se desplazan desde ahí hacia otras zonas de la planta, principalmente hacia la base, estableciéndose así un gradiente de concentración.

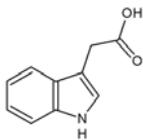
Este movimiento se realiza a través del parénquima que rodea a los haces vasculares.

La síntesis de auxinas se ha identificado en diversos organismos como plantas superiores, hongos, bacterias y algas, y casi siempre están relacionadas con etapas de intenso crecimiento.

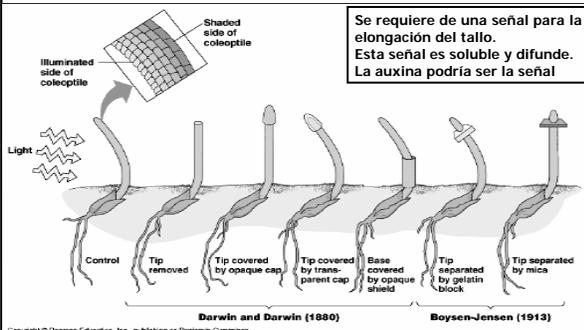
La presencia e importancia de las hormonas vegetales se estableció gracias al estudio de las auxinas.

Sobre ellas hay una amplia y profunda información científica (mucho más de lo que hay de otras hormonas), lo que ha permitido conocer con más precisión cómo funcionan las hormonas en las plantas.

Junto con las giberelinas (Gas) y las citocininas (CKs), las auxinas regulan múltiples procesos fisiológicos en las plantas, aunque no son los únicos compuestos con esa capacidad.



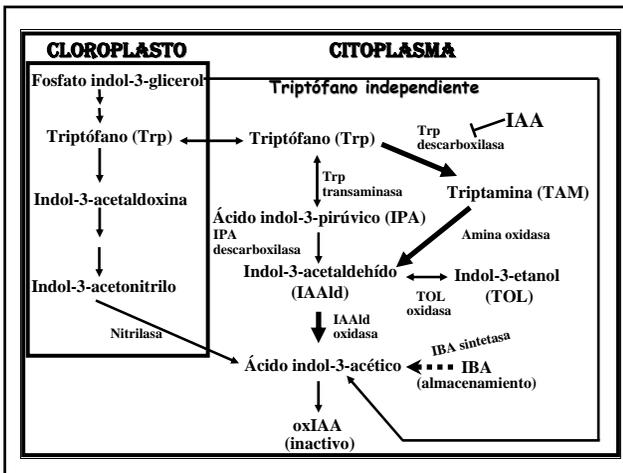
Las hormonas vegetales son capaces de transmitir información de una parte a otra de la planta (tropismo).



Síntesis de auxinas

El precursor de la forma activa de auxina, ácido indolacético (IAA), proviene del aminoácido L-triptófano; el grupo indol permanece constante, pero para alcanzar la forma de ácido indol-acético debe sufrir una descarboxilación y una desaminación. Esto puede ocurrir por dos vías.

La primera se da en todas las plantas superiores; el L-Triptófano transfiere su grupo amino a una molécula de 2-oxoglutarato, dando glutamato e indol-piruvato. El indol-piruvato es una molécula muy inestable que no tarda en descarboxilarse. El producto de esta hormona es el crecimiento.

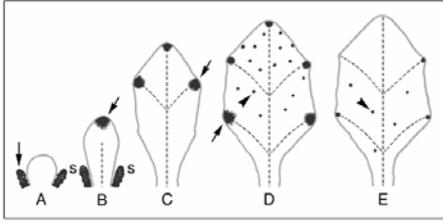


Biosíntesis

Las auxinas son utilizadas en fruticultura para la actividad de crecimiento (por división o alargamiento celular) y en particular en hojas jóvenes y en semillas en desarrollo. En condiciones de estrés hay una baja en la síntesis de auxina y un aumento en la presencia de auxinas "unidas".

La aplicación de auxinas a una planta, induce a que se sinteticen auxinas naturales en el tejido aplicado, aún cuando también puede inducir la síntesis de otras hormonas. Una aplicación de auxina a alta dosis puede estimular la síntesis de etileno y causar efectos negativos de crecimiento hasta la muerte de tejido.

Los lugares de mayor síntesis de IAA se relacionan con los lugares de activo crecimiento, especialmente los brotes.



Aunque prácticamente todos los tejidos pueden producir bajos niveles de IAA, los meristemos apicales de tallos, hojas jóvenes, frutos en desarrollo y las semillas son los principales lugares de síntesis del IAA en plantas superiores.

Almacenaje y movilización de auxinas

El elemento central en el almacenaje de auxinas es el Indol-3-etanol; este no es interconvertible directamente en IAA; el Indol-3-etanol procede del Indol-3-acetaldehído. A pHs básicos, este es reducido por una alcohol deshidrogenasa que emplea el NADPH₂ como coenzima. A pHs ácidos, la reacción se revierte. Además, estos pHs ácidos activan a la enzima Indol-3-acetaldehído deshidrogenasa, por lo que la formación de IAA es inmediata.

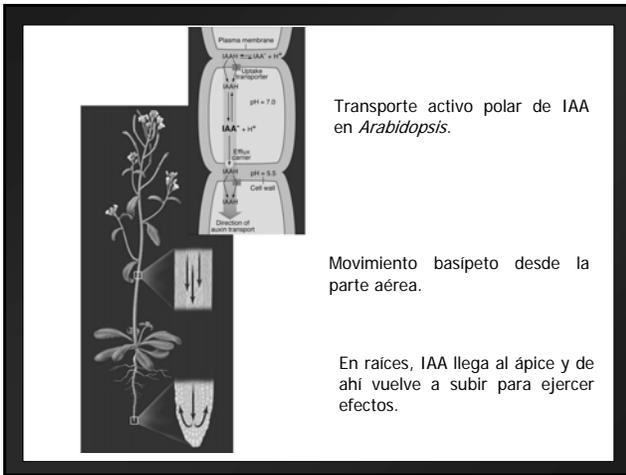
Translocación

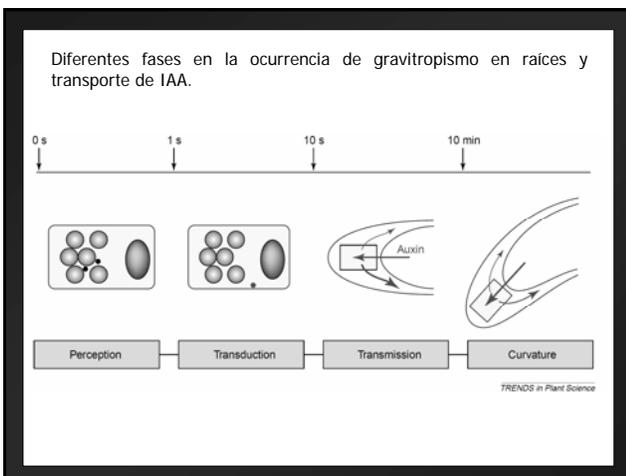
Las auxinas producidas en los tejidos vegetativos pueden ejercer su efecto en ese sitio, pero también se pueden translocar a otros sitios mediante un flujo hacia "abajo" y ahí también ejercer su efecto.

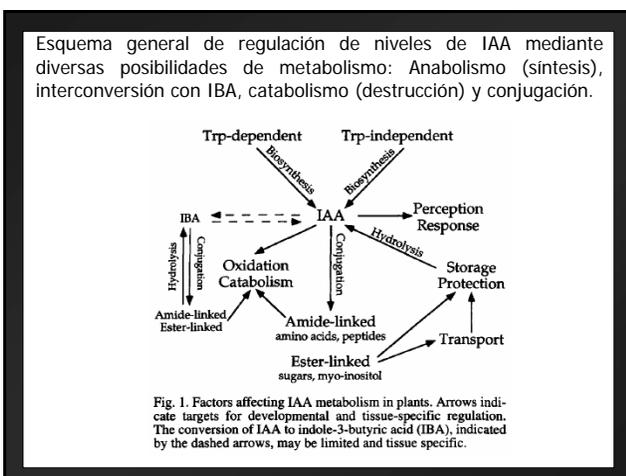
El transporte de las auxinas producidas en las raíces parece tener un flujo opuesto al de la parte vegetativa, mostrando ser hacia "arriba".

En ambos casos se reconoce que el floema es el tejido vascular por donde ocurre la translocación.

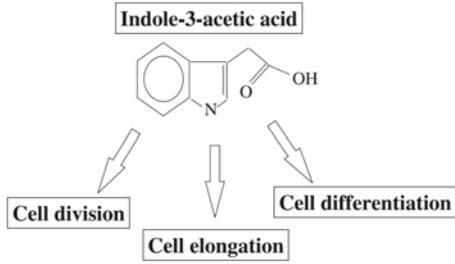
Las auxinas aplicadas a los cultivos no tienen mucha movilidad (excepto el 2, 4-D), lo cual se debe a que inmediatamente después de entrar al tejido se "unen" a proteínas y pierden capacidad de movimiento.







Las auxinas, particularmente el ácido indol-3-acético (IAA) participan en la regulación de diversos procesos en plantas.



Funciones:

Inhibir el desarrollo de las yemas axiales, dando origen a un fenómeno que se conoce como dominancia apical

Promover el fototropismo positivo de ápices de brote (tallos) y negativo de ápices radiculares.

Promover el desarrollo de raíces laterales y adventicias.

Estimula el desarrollo de los frutos.

la influencia de este en las yemas depende del ángulo de crecimiento de la rama ya que la distribución de esta hormona presenta sentido basipeto (desde el ápice hacia abajo).

Aunque las auxinas están reconocidas como hormonas muy importantes en el desarrollo de las plantas, su utilización comercial en la agricultura ha sido muy limitada en relación a otras como las giberelinas. En general, plantas tratadas con auxinas no muestran respuestas significativas en su crecimiento vegetativo (tallo, hoja), y solo hay ciertos procesos en donde se observan efectos directos.

Reproducción asexual. Uno de los principales usos de las auxinas ha sido en la multiplicación asexual de plantas, sea por estacas, esquejes, etc. El AIB es la auxina más utilizada para este efecto por su estabilidad y poca movilidad; la otra utilizada ha sido el Ácido Naftalenacético, aunque es más móvil y por tanto menos consistente. En la micropropagación por cultivos de tejidos, las auxinas ANA y 2,4-D se utilizan para inducir la formación de raíces en los callos no diferenciados, así como para estimular la división de células.

Amarre de fruto. Las auxinas pueden aumentar el amarre de frutos en ciertas especies y condiciones. En tomate con floración bajo clima frío nocturno, la aplicación de 4-CPA (ácido clorofenxiacético) o Naftoxiacético estimula su amarre; sin embargo, su uso en condiciones normales no tiene efecto. En otros cultivos esta aplicación no tiene resultados o es inconsistente. En mezcla con otras hormonas puede favorecer el amarre en ciertas especies.

Crecimiento de fruto. La aplicación de auxinas en la etapa de crecimiento por división celular de los frutos, puede estimular y aumentar el tamaño final del órgano: esto se ha logrado sólo con el 4- CPA y en especies muy definidas como las uvas sin semilla. En otras especies se observa deformaciones de follaje, retraso de maduración e irregularidad en tamaños de fruto. En general no hay efecto por la aplicación de auxinas para el alargamiento celular en los frutos, excepto algunos tipos fenoxi en cítricos.

Caída de frutos. En algunos cultivos se requiere inducir la caída de frutos, y las auxinas (ANA principalmente) han sido efectivas para ese propósito. Esto puede ser para una eliminación parcial de frutos jóvenes y reducir la competencia, sea para mejorar tamaños de lo que quedaría en el árbol (manzano, pera) o bien para reducir efectos negativos hacia la formación de flores para el ciclo siguiente (manzano y olivo). El efecto de la auxina aplicada es por inducir la formación de etileno y causar aborto de embrión, con lo que se detiene su desarrollo y se induce la caída.

Retención de frutos. Las auxinas también pueden utilizarse para regular un proceso totalmente opuesto al anterior: inhibir la caída de frutos en etapa madura. Ese efecto se logra con la aplicación de auxinas a frutos cercanos a maduración, los cuales por liberación natural de etileno pueden caer prematuramente antes de cosecha. Esto se utiliza en manzano, naranja, limón y Toronja, con ANA o 2.4-D. La respuesta se basa en una competencia hormonal auxinaetileno para inducir o inhibir la formación de la zona de abscisión en el pedúnculo de los frutos.

Acción herbicida. Los compuestos 2.4-D, 3.5.6-TPA (3.5.6-tricloro-2- peridiloxiacético) y el Picloram son hormonas que en bajas concentraciones actúan como el AIA, pero a altas dosis tienen una función tipo herbicida en algunas plantas. Ambos productos causan un doblado de hojas, detención del crecimiento y aumento en el grosor del tallo; todos éstos síntomas son efectos tipo etileno.

Otros. Algunos efectos adicionales observados con la aplicación de auxinas a los cultivos son: retraso en maduración de órganos, crecimiento de partes florales y estimular el flujo de fotosintatos. En ciertos casos se hacen aplicaciones de auxinas a altas dosis para inducir efectos tipo etileno, como la inducción de floración en Bromeliaceas o el estímulo de formación de flores femeninas en plantas dioicas.

Algunas consideraciones sobre auxinas

- Las auxinas, principalmente IAA, participan en regulación de diversos procesos en plantas, fundamentalmente a través de efectos sobre división, elongación y diferenciación celular en tejidos jóvenes.
- Las plantas pueden regular los niveles de auxinas, tanto en el sitio de síntesis como en el sitio de acción, a través de diversos mecanismos: biosíntesis, conjugación, degradación y transporte.
- El movimiento de las auxinas requiere de energía y de transportadores tanto de entrada como de salida.
