

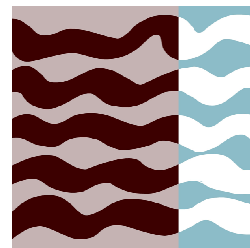
Fisiología Vegetal

Tema IX Auxinas

Ingeniería agrónoma grado en hortofruticultura y jardinería



Universidad
Politécnica
de Cartagena



ETSIA
Cartagena

Jorge Cerezo Martínez

Índice

1. Introducción.....	Pág. 3
2. Descubrimientos.....	Pág. 3
3. Estructura.....	Pág. 3
4. Actividad.....	Pág. 3-4
5. Metabolismo.....	Pág. 4-5
6. Transporte.....	Pág. 5-6
7. Efectos fisiológicos.....	Pág. 6-7
8. Mecanismo de acción.....	Pág. 7-8
9. Aplicaciones comerciales.....	Pág. 8-9
10. Bibliografía.....	Pág. 9

1. Introducción

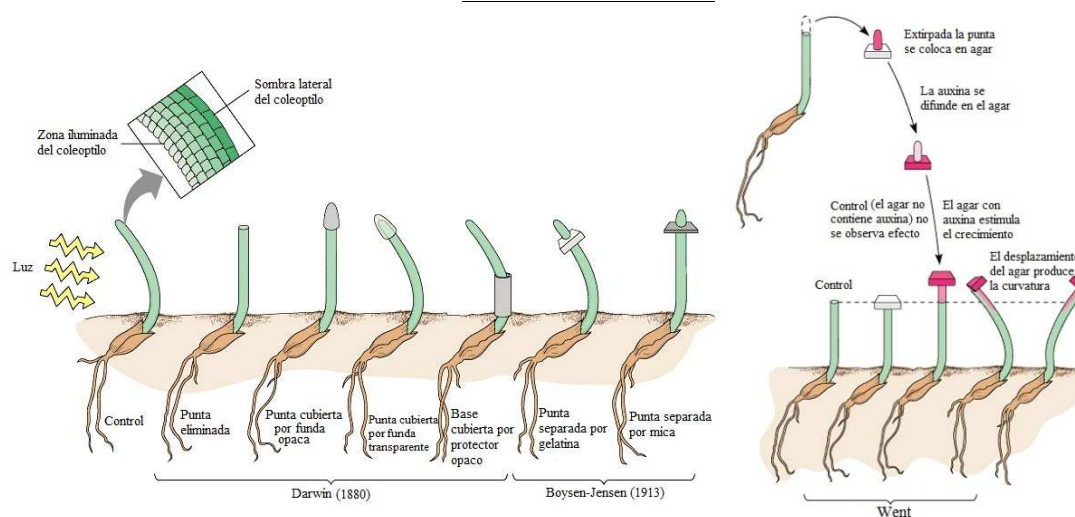
Las plantas superiores están caracterizadas por su inmovilidad y por su autotrofia para el carbono. Esto significa que poseen un **entorno limitado** para la captación de nutrientes.

Con el fin de soslayar este impedimento, las plantas desarrollan una estructura dendrítica que favorece su contacto superficial con el medio. El soporte para tal estructura consiste en el relleno con agua de las vacuolas de las células. Las células se dotan, además, de unas paredes celulares construidas con materiales procedentes de la asimilación autotrófica del carbono (celulosas, hemicelulosas y pectinas), que aportan rigidez al sistema. La adición de lignina completa el refuerzo necesario.

Sin embargo, la eficacia mostrada por esta estructura para la captación de luz, agua y nutrientes se ve contrarrestada por el aislamiento que impone a las células individuales. Éstas, rodeadas por **materiales aislantes**, no pueden transmitir impulsos eléctricos a través de sus membranas. Por eso, la transmisión de la información es mucho más difusa que en las células animales.

Por tanto, en las plantas la homeostasisⁱ se lleva a cabo mediante **substancias químicas** que portan la información sobre sus estructuras moleculares. El hecho de que la transmisión de estas señales se tenga que realizar mediante difusión pasiva o facilitada por algún sistema de transporte masivo (xilema o floema) implica la **lentitud en los procesos** de correlación. Por ello, los cambios morfogenéticos y de comportamiento se confunden a veces en plantas, y las correlaciones espaciales pueden llegar a ser más importantes que las temporales.

2. Descubrimientos



3. Estructura

La primera hormona descubierta resultó ser el **ácido indolil-3-acético** y se denominó **auxina** (del griego crecer o incrementar) comúnmente llamado ácido indol-acético o AIA.

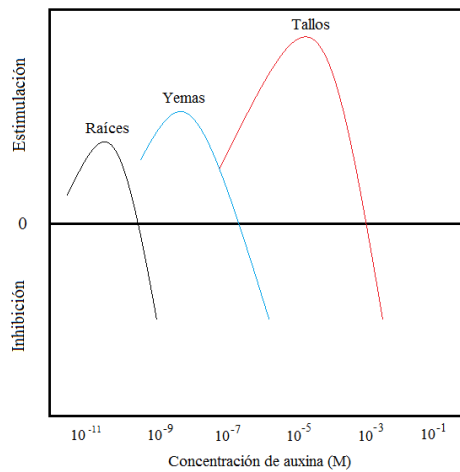
El conocimiento de una estructura química capaz de alterar el crecimiento de plantas aportó nuevos enfoques agronómicos a finales de los años cuarenta y durante los años cincuenta.

También se acuñan nuevos vocablos para designar estas substancias. Así, una **fitohormona** sería un producto de origen natural, endógeno a la planta; mientras que un **fitorregulador** podría ser tanto una substancia natural como sintética, aunque ambas desempeñarían funciones similares. Algunos de estos fitorreguladores, en concentraciones altas, podrían ser letales para la planta, y entonces pasarían a la categoría de **herbicida**.

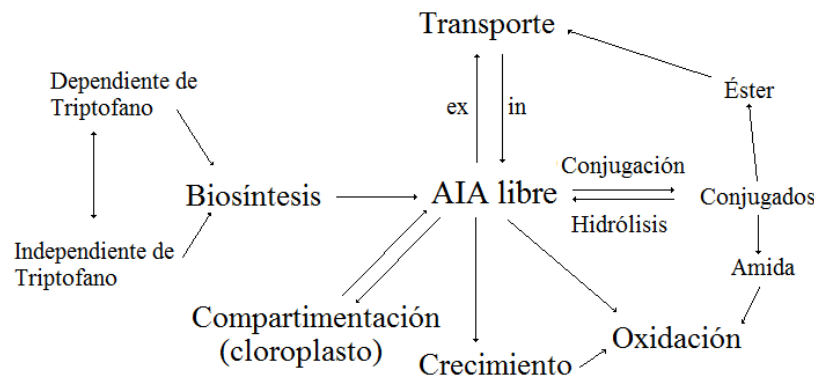
4. Actividad

La intensidad de la respuesta a la auxina depende de la concentración en cada órgano. Ello pone de manifiesto la importancia que para la planta tiene la existencia de mecanismos que regulen eficazmente la concentración de hormona, a fin de mantener en cada momento y lugar la **concentración óptima**. La

velocidad de biosíntesis, conjugación, hidrólisis de los conjugados y oxidación (descarboxilativa y no descarboxilativa), así como la intensidad del transporte de llegada (importación) y de salida (exportación), son factores decisivos en la regulación de la concentración local de auxina.



A la hora de considerar la efectividad de la concentración de auxina también hay que tener en cuenta su posible **compartimentación**. El AIA es muy **dependiente del pH**. Teniendo en cuenta el pH de los diferentes compartimentos celulares, la localización preferente del AIA es el **citoplasma**, donde se encontraría en forma de anión. El **cloroplasto**, debido a su alcalinización, se transforma en una trampa para el anión y alberga hasta un tercio de AIA celular, iniciándose la ruta de biosíntesis del AIA allí. La entrada a otros compartimentos, como vacuolas o el aparato de Golgi, así como a orgánulos como los cloroplastos, podría realizarse mediante **proteínas transportadoras** que posibilitarían el paso a través de las membranas.



Cada órgano presenta **una sensibilidad diferente** a la auxina y si tenemos en cuenta la concentración de la hormona que produce la máxima respuesta, hemos de concluir que las raíces son más sensibles que las yemas, y éstas más sensibles que los tallos. Esta sensibilidad del tejido u órgano **puede variar** con la edad y las condiciones ambientales.

Conviene no olvidar que los valores de la concentración obtenidos pueden variar mucho, dado que el AIA puede estar en compartimentos subcelulares con volumen diferente, como el citoplasma, la vacuola, el espacio apoplástico o el cloroplasto.

5. Metabolismo

El aminoácido **triptófano** está considerado el principal precursor del AIA; la conversión del triptófano en AIA puede producirse por diferentes rutas. En la mayoría de las especies vegetales, la ruta más frecuente es el ácido indolpirúvico.

En cuanto a la zona de **biosíntesis** del AIA en la planta suele ser en los ápices de coleótilos, los tallos y las hojas jóvenes, el cámbium y las semillas en desarrollo, estos suelen ser los lugares más importantes. No obstante, las hojas adultas y raíces también puede sintetizar AIA pero se considera que la mayor parte del AIA procede del tallo.

La **conjugación** del AIA permite conservar la estructura de la hormona pero la **priva de actividad biológica**. El término de auxina conjugada se utiliza para designar los compuestos formados por la unión covalente del AIA con otras moléculas. En algunos tejidos, la mayor parte del AIA se encuentra en forma de conjugado.

Estas auxinas conjugadas pueden desempeñar funciones de almacenamiento, protección, transporte y desintoxicación. La función de almacenamiento o reserva del AIA estriba en la posibilidad de que las auxinas conjugadas puedan ser hidrolizadas en ciertas situaciones para dar AIA libre, lo que implica que algunos procesos de conjugación sean **reversibles**.

Se ha comprobado que el AIA conjugado se hidroliza durante etapas de desarrollo, en los que aumenta la demanda de AIA, mientras que se acumula cuando la demanda es baja. Por otra parte, las auxinas ligadas protegen el AIA de la **oxidación por la peroxidasa**.

La conjugación puede actuar como **mecanismo de desintoxicación** para eliminar el exceso de auxina, ya que en algunos tejidos el proceso es irreversible y puede incluir la compartimentación en vacuolas o en otro espacio intra o extracelular.

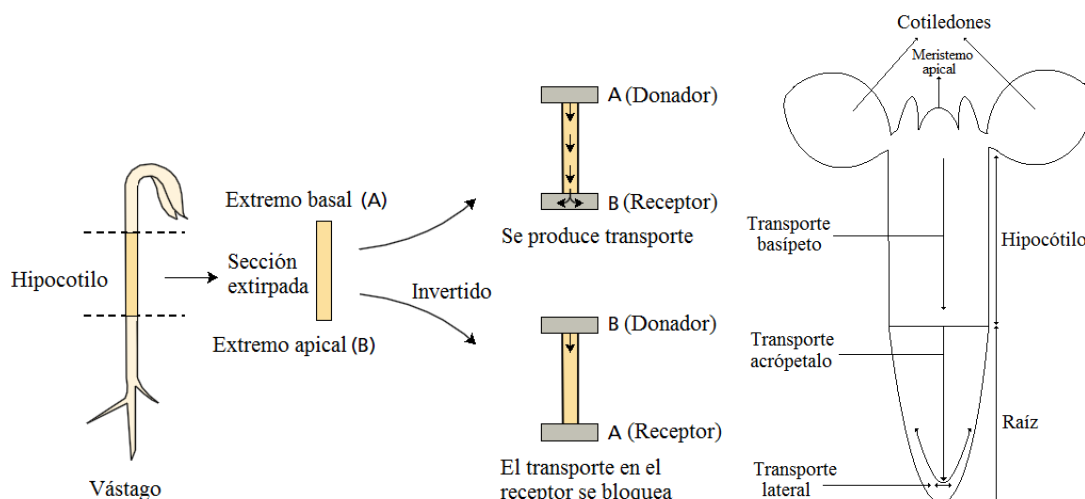
Por otro lado, la **oxidación** del AIA es un proceso catabólico irreversible que implica la pérdida de la actividad biológica de la hormona, las dos rutas oxidativas son irreversibles, y los productos resultantes carecen de actividad biológica; ello indica que ambos procesos actúan como mecanismo de inactivación y desintoxicación de la hormona.

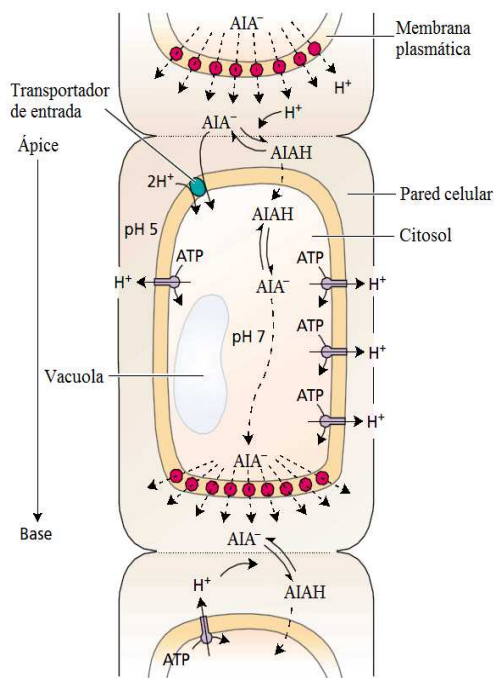
6. Transporte

Una de las características esenciales de las hormonas es la **capacidad para desplazarse** desde su lugar de biosíntesis hasta otras partes de la planta, donde ejercen su acción pero también pueden ejercer una acción local en las mismas células en las que se produce su biosíntesis. Esta biosíntesis puede ser estimulada por factores ambientales que, de esta forma, actúan como señal moduladora del desarrollo. Todas las hormonas vegetales pueden recorrer distancias cortas por difusión, y llegar a los diferentes órganos a través de los tejidos vasculares. El AIA, además, puede ser transportado por células no vasculares, como las células del cámbium y las células parcialmente diferenciadas asociadas al floema, mediante un proceso diferente que se denomina transporte polar. Las auxinas sintéticas también experimentan transporte polar cuando se aplican a la planta.

Este transporte polarizado es característico de las auxinas; las principales características del transporte polar son las siguientes:

- La velocidad de transporte es de uno 10mm/h^{-1} , unas 100 veces menor que la del floema, pero 100 veces mayor que la de la difusión.
- La dirección del transporte está polarizada, es decir, se produce desde el ápice hacia la base del tallo (transporte basípeto), con independencia de que el tallo se mantenga en posición normal (extremo apical hacia arriba) o invertida; en la raíz, la dirección es preferentemente acrópeta (desde la base hacia el ápice), aunque también existe transporte basípeto (desde la base hacia el ápice) y lateral (desde las células próximas al cilindro vascular hacia la corteza externa).
- El movimiento del AIA requiere energía metabólica, ya que no se produce en ausencia de oxígeno ni en presencia de inhibidores de la síntesis de ATP.





Para explicar el transporte polar de las auxinas se ha propuesto una **hipótesis quimiosmótica**; la hipótesis se basa en el gradiente de pH entre la pared y el citoplasma, la permeabilidad selectiva de la membrana y la localización de transportadores específicos en la base de las células transportadoras.

Esta hipótesis presupone el movimiento del AIA desde una célula a la inmediatamente inferior a lo largo de una columna de células transportadoras. La entrada del AIA a las células transportadoras se produciría por toda la superficie de la célula, bien mediante transportadores de entrada o por difusión del AIA no asociado (AIAH). La difusión se vería favorecida por el gradiente de pH existente a ambos lados de la membrana plasmática. Este gradiente de pH sería generado por bombas protónicas (H^+ -ATPasas de la membrana plasmática), que mantendrían un pH más bajo en la pared celular (pH = 5) que en el citoplasma (pH entre 7 y 7,5).

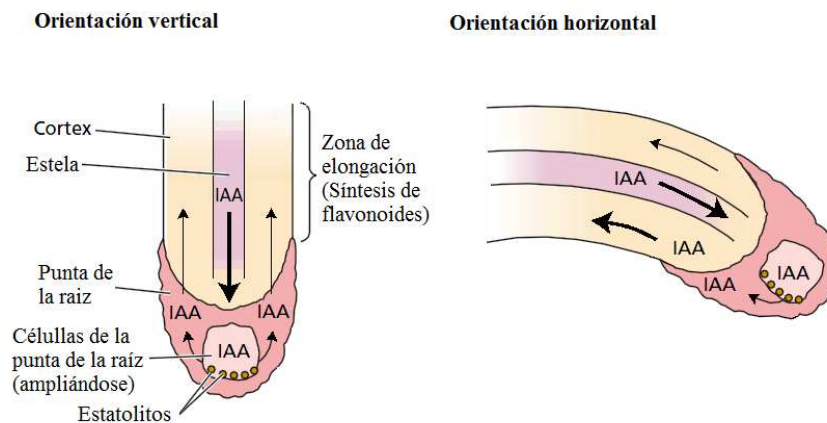
La membrana plasmática, permeable al AIA no disociado (AIAH), permitiría la entrada de la molécula, que, una vez en el interior de la célula, se disociaría en $AIA^- + H^+$ debido al mayor pH. La membrana es impermeable al anión (AIA^-), que sólo podría salir de la célula mediante transportadores específicos. La polaridad del transporte vendría dado por la distribución asimétrica de estos transportadores de salida, que estarían localizados, exclusivamente, en la base de las células transportadoras. Fuera de la célula, el bajo pH de la pared permitiría la transformación de parte del AIA^- en AIAH, que pasaría a la célula siguiente por difusión (AIAH) o mediante el transportador de entrada (AIA^-). Como la proporción de AIAH en la pared celular depende de pH, los transportadores de entrada aseguran la acumulación de la auxina en el interior de las células transportadoras.

7. Efectos fisiológicos

Las auxinas están implicadas en muchos procesos del desarrollo vegetal porque afectan a la división, el crecimiento y la diferenciación de las células. En general, la acción de las auxinas en el desarrollo vegetal no es una acción aislada, también influyen otras hormonas como el etileno, las giberelinas y las citoquininas. La respuesta a nivel celular (alargamiento o elongación de las células inducidos por auxinas) ha llevado a formular la hipótesis del **crecimiento por acidificación** que produce efectos en el alargamiento de la raíz y los tallos. Además de esta acción sobre el crecimiento, las auxinas influyen de forma decisiva en procesos como la división celular del cámbium, la diferenciación vascular, la formación de raíces adventicias, la dominancia apical y el desarrollo de los frutos.

La reanudación de la actividad mitótica del cámbium en primavera está relacionada con la activación de la biosíntesis del AIA en la yema apical del tallo que se produce después de un letargo invernal.

La aplicación de auxina sobre la superficie de un callo estimula la formación de traqueidas por diferenciación de las células del callo. En algunos casos, los efectos de las auxinas parecen estar producidos por **la presencia de un gradiente** de concentración entre distintas zonas de un órgano. Tal es el caso de las respuestas de crecimiento producidas por la luz y la gravedad (fototropismo y gravitropismo).



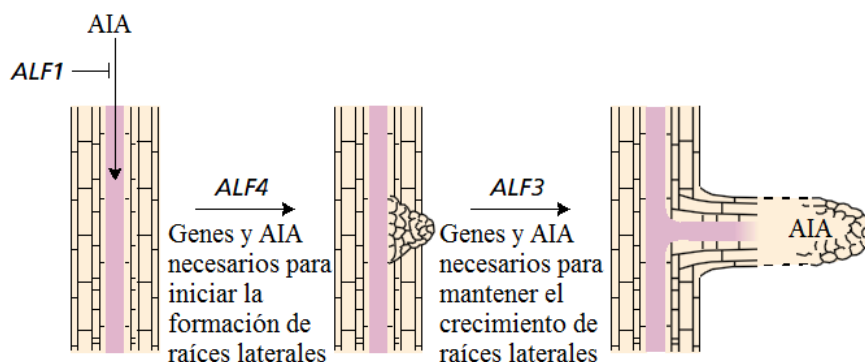
La regeneración por **estaquillas** o esquejes de tallo es una práctica muy utilizada en la propagación vegetativa de muchas especies agrícolas y ornamentales. En muchos casos el enraizamiento, es decir, la formación de raíces adventicias en la basa del esqueje, es un proceso espontáneo, pero en especies recalcitrantes se ha comprobado que la aplicación de AIA **estimula el enraizamiento**. La formación de raíces adventicias en esquejes es un proceso complejo que consta de, al menos dos etapas:

- La formación de primordios de raíz a partir de ciertas células susceptibles
- El crecimiento de las raíces.

Ambas etapas requieren auxina.

El término “dominancia apical” se utiliza para definir la limitación del crecimiento de yemas y brotes laterales impuesta por la yema apical del tallo principal. En muchos árboles y arbustos, la dominancia apical es débil y la ramificación abundante, lo que da una forma más o menos esférica a la parte aérea de la planta. Otras especies, como el girasol o los cereales, presentan dominancia apical extrema que se traduce en una inhibición del crecimiento de las yemas laterales y en la ausencia de tallos secundarios.

Estos resultados corroboran la idea de que la auxina procedente del ápice inhibe el crecimiento de las yemas laterales.

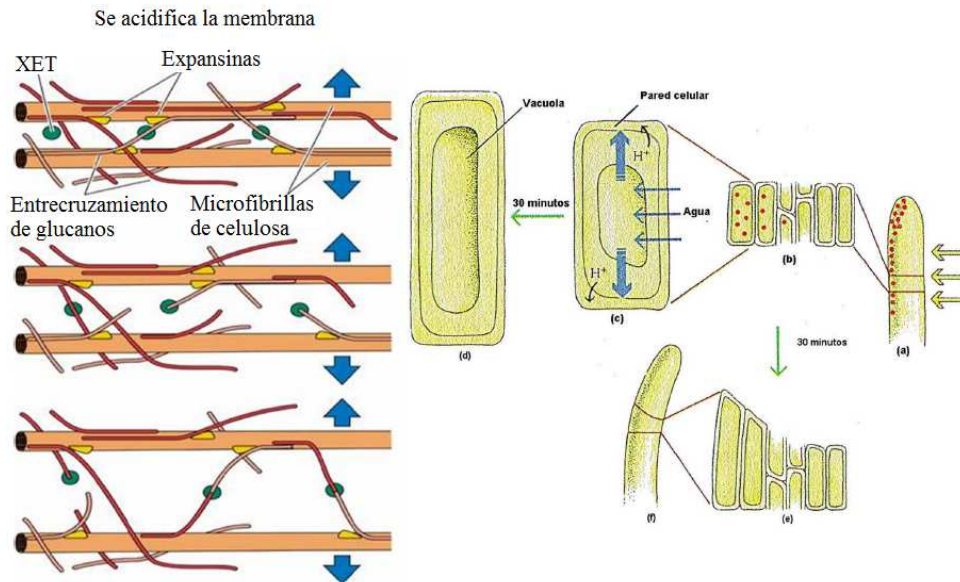


Por último, la auxina en muchas angiospermas **estimula la partenocarpia** de los frutos. Los frutos partenocárpicos se caracterizan por la ausencia de semillas. La partenocarpia puede producirse en algunas plantas de forma espontánea, cuyos ovarios contienen mayor concentración de auxina que aquellas que precisan fertilización. La auxina es esencial para el crecimiento de los frutos, lo que en gran medida se debe al alargamiento de sus células. Se ha comprobado que la polinización es la señal que estimula la biosíntesis de AIA en el ovario.

8. Mecanismo de acción

La estructura de las células vegetales está condicionada por su contenido en agua y por su pared rígida. Para que una célula crezca se necesita una **fuerza directriz**, así como una alteración de las

propiedades elásticas y plásticas de la pared (ablandamiento que permita la expansión celular gracias a la tensión de turgencia celular). El aumento de tamaño irá acompañado por la síntesis de nuevos materiales que refuercen las membranas y rellenen las paredes y los espacios apopláticos en crecimiento. La consolidación de las nuevas estructuras formadas hará **irreversible** el proceso, y la célula habrá alcanzado así, definitivamente, un mayor tamaño.



Este crecimiento tiene una **interpretación bioquímica**; la pared celular es un entramado de fibras de celulosa unidas a hemicelulosas, sustancias pécticas, y algunas proteínas estructurales. **El crecimiento implica la ruptura** de algunos de estos enlaces para permitir la expansión celular. La ruptura de puentes de hidrógeno entre microfibrillas de celulosa, medida por las proteínas llamadas expansinas, es otro mecanismo importante.

La auxina podría ejercer su acción a través de la acidificación del apoplasto; la teoría del crecimiento por acidificación sostiene que la estimulación del crecimiento producida por la auxina se debería a la excreción de protones hacia el espacio apoplástico, con disminución de su pH por debajo de 5,5 y la consiguiente alteración en la estabilidad de los enlaces de la pared o la actividad de ciertas enzimas. La teoría exige que se cumplan algunas premisas:

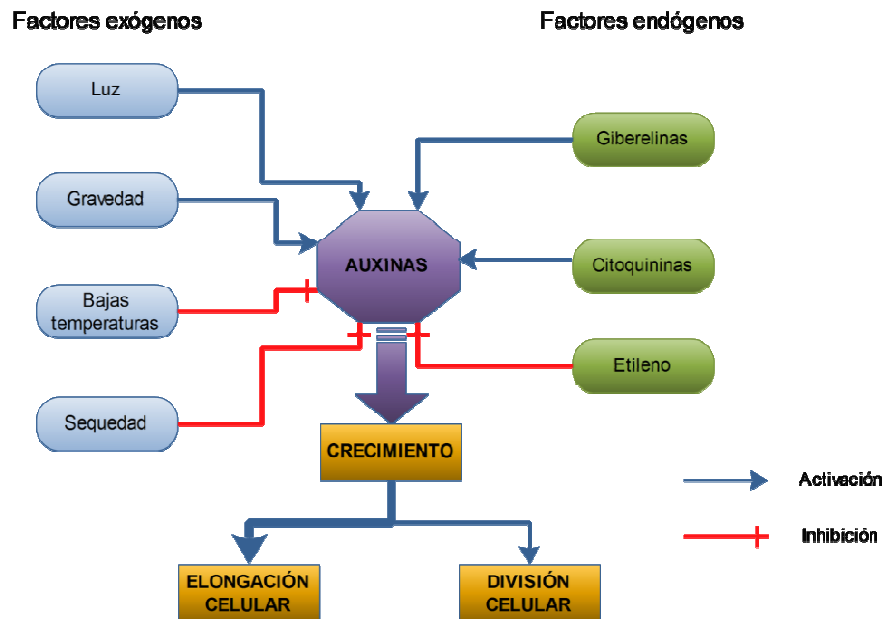
- La auxina ha de provocar la excreción de protones en las células que crecen.
- La adición de ácidos a los tejidos ejerza un efecto similar al de la auxina (siempre que la acidez alcance las paredes celulares).
- Las disoluciones reguladoras neutras infiltradas en los tejidos han de contrarrestar la acción de la hormona.
- Cualquier agente que induzca la excreción de protones también ha de provocar un crecimiento celular rápido.

Existen dos receptores auxínicos, uno externo y otro intracelular. Como se indicó el citoplasma es una trampa para AIA^- más aún si el pH externo es más ácido (el AIA y el pH no tienen efectos aditivos sobre el crecimiento, es decir, no actúan independientemente, sino más bien de modo sinérgico).

9. Aplicaciones comerciales

Las auxinas, utilizadas como fitoreguladores, tienen numerosas aplicaciones comerciales, tanto agrónomas como biotecnológicas. Los **fitoreguladores** sintéticos constituyen, dentro de los agroquímicos, un grupo de sustancias que, añadidas en cantidades muy pequeñas, modifican las pautas normales de desarrollo de las plantas y pueden ayudar a incrementar la productividad, mejorar la calidad del cultivo, facilitar la recolección, etc.

Los fitorreguladores auxínicos sintéticos fueron utilizados al principio como **herbicidas** debido a su estabilidad (son muy resistentes a la oxidación por luz, las enzimas u otros agentes). Actualmente se comercializan en diversas formulaciones con numerosas posibilidades de empleo según las circunstancias agrícolas, los tipos de cultivo y las formas de aplicación que existen.



10. Bibliografía

- Fisiología vegetal Lincoln Taiz y Eduardo Zeiger universitat Jaume I, 3ª edición.
- Fundamentos de la fisiología vegetal, Joaquín Azcón-Bieto y Manuel Talón Mc Graw Hill, 2ª edición.
- Biology, Campbell Reece, Seventh Edition, informatic version.

ⁱ Homeostasis: Tendencia a alcanzar el equilibrio en el ambiente interno de las células o los tejidos de un organismo.