

Hormonas

Son mensajeros químicos que son producidos en un tejido o una célula y modulan los procesos celulares en otra célula mediante de interacción con Proteínas específicas receptoras.

El desarrollo de plantas esta regulada por seis tipos de hormonas:

Auxinas

Giberelinas

Citoquininas

Etileno

Acido abscisico

Brasinosteroides

Se han identificado una variedad de moléculas que juegan papeles en la resistencia de patógenos y defensa contra herbívoros. Entre ellos: Acido jasmónico, acido salicílico. La lista de fitohormonas y otras sustancias con roles de agentes que cumplen funciones de mensajeros sigue aumentando.

El ácido giberélico controla la división celular en la región subapical.

La auxina regula la diferenciación.

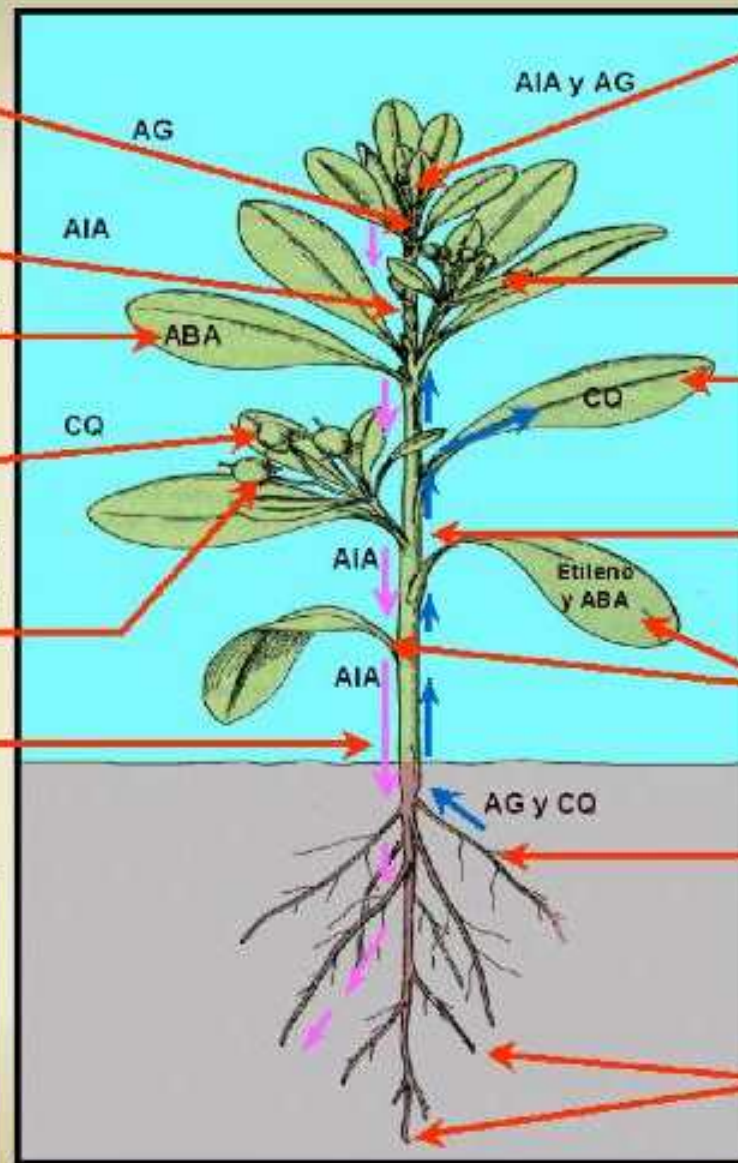
El ácido abscísico que se produce en las hojas en respuesta al déficit hídrico cierra los estomas y así reduce la pérdida de agua por la planta.

Las citoquininas que son producidas por los frutos jóvenes son necesarias para el crecimiento

El etileno se acumula en los frutos maduros para inducir la maduración.

La auxina se desplaza hacia el extremo de la raíz.

Esquema que muestra algunas de las interrelaciones hormonales típicas entre los diferentes órganos de la planta.



Las auxinas y el ácido giberélico que son sintetizados por las hojas y yemas jóvenes se desplazan por el tallo para controlar la elongación.

El estímulo de la floración se desplaza de las hojas a las yemas para iniciar la floración.

Las citoquininas se desplazan de las raíces a las hojas para mantener en equilibrio el crecimiento de las raíces y la planta.

Las auxinas y el ácido giberélico promueven la actividad del cámbium en la formación de los tejidos vasculares secundarios.

El etileno y el ácido abscísico que se producen en las hojas senescentes promueven el desarrollo de la zona de abscisión.

El ácido giberélico y las citoquininas sintetizadas en las raíces se desplazan hacia las hojas y el tallo.

Un factor producido por la coifa de la raíz controla el geotropismo de esta última.

Definición de fitohormona: Compuesto orgánico sintetizado en una parte de la planta y que se transloca a otra parte donde, a muy bajas concentraciones, elicitaba una respuesta fisiológica.

No todas las fitohormonas son necesariamente translocadas (el etileno, p.e.).

Algunos compuestos inorgánicos (Ca^{2+} , K^{+}) producen respuestas fisiológicas y pueden moverse por la planta pero por ***no ser sintetizados*** por ella no se consideran hormonas vegetales.

Lo mismo podemos decir de algunos fitorreguladores sintéticos como el 2,4-D (análogo auxínico).

La sacarosa no es una hormona aunque la fabrica la planta, se transloca y produce efectos en el desarrollo debido a que se necesita ***en grandes cantidades***. Lo mismo respecto a otros metabolitos (>1 mM - 50 mM o más)

r
e
s
p
u
e
s
t
a

¿Cómo actúan las fitohormonas? Dos mecanismos generalmente aceptados:

f
i
s
i
o
l
ó
g
i
c
a
.
L
a

La hormona **atraviesa la membrana celular** de la célula y alcanza el citoplasma.

Allí se une a una molécula adecuada (receptor) y forma un complejo hormona-receptor. A partir de aquí, el complejo puede disociarse o puede entrar en el núcleo como tal y afectar a la síntesis de los ARNm. Este efecto sobre la transducción es lo que produce la respuesta fisiológica.

u
n
i
ó
n

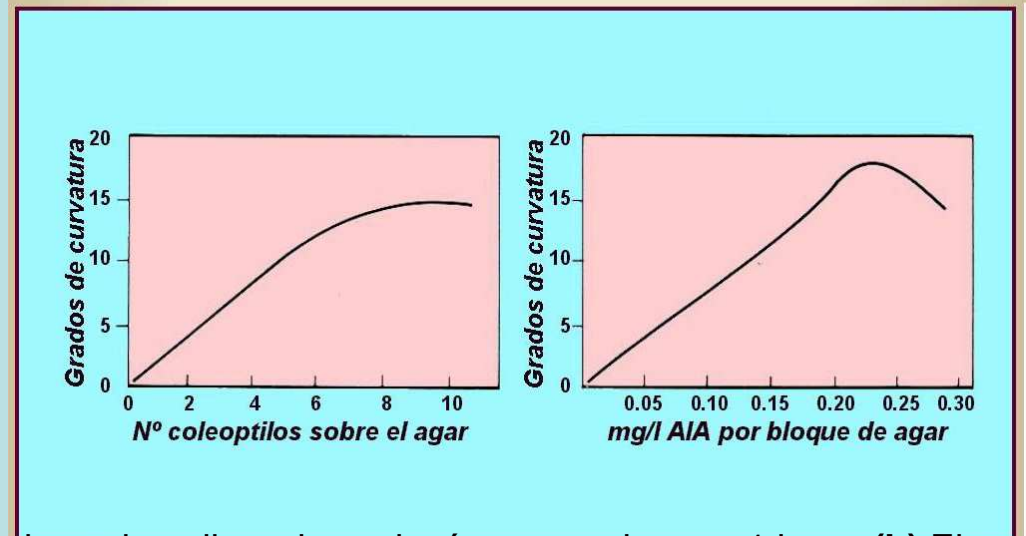
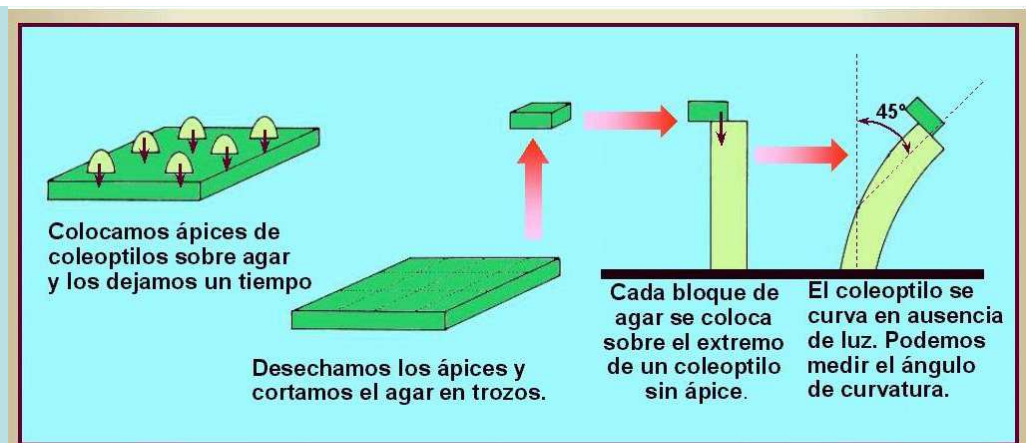
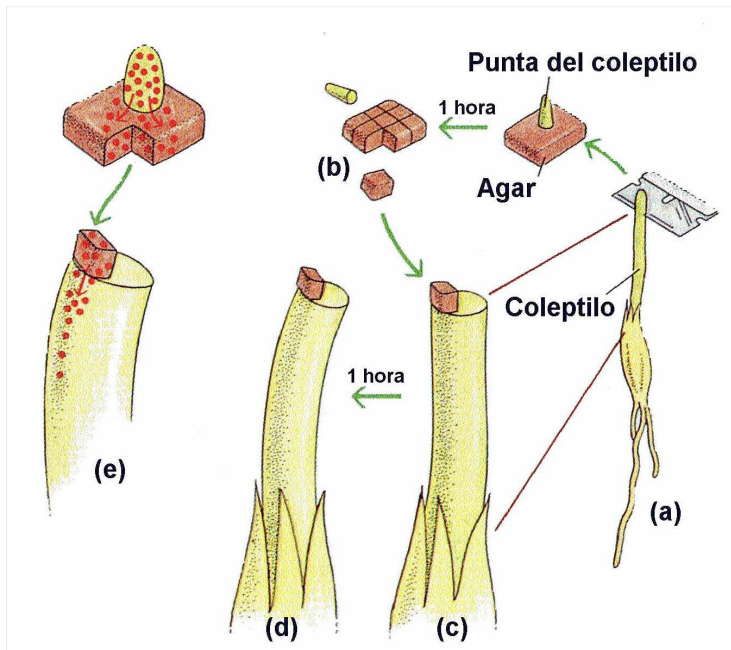
La hormona se une a un **receptor de membrana** en la célula .

La unión hormona-receptor produce en este último un cambio conformacional que conduce a una cascada interna de reacciones citoplásmicas que pueden producir efectos muy variados: nuevas actividades enzimáticas, modificación de procesos metabólicos, inducción de síntesis de ARNm, etc.

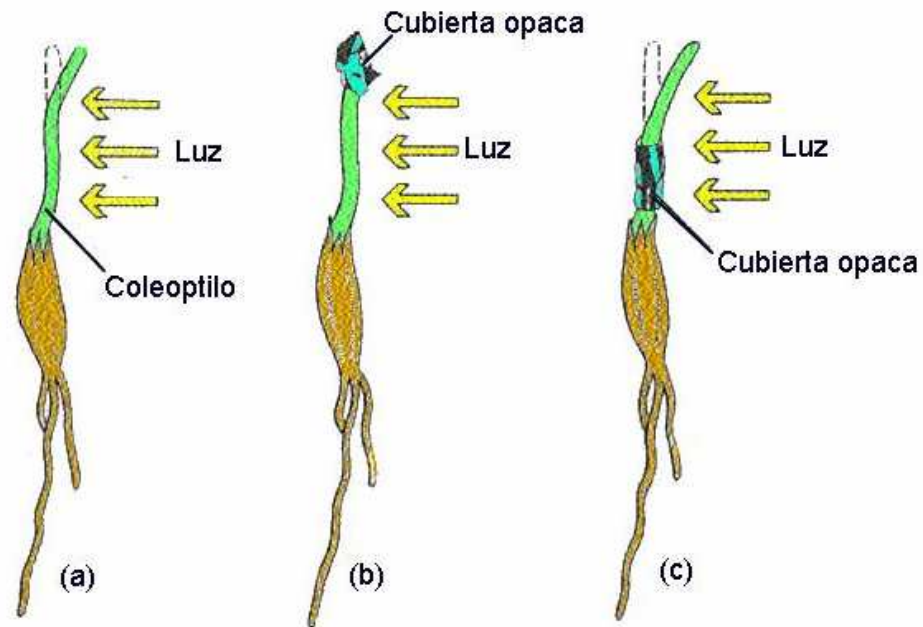
r
e
c
e

Auxina: La hormona del crecimiento

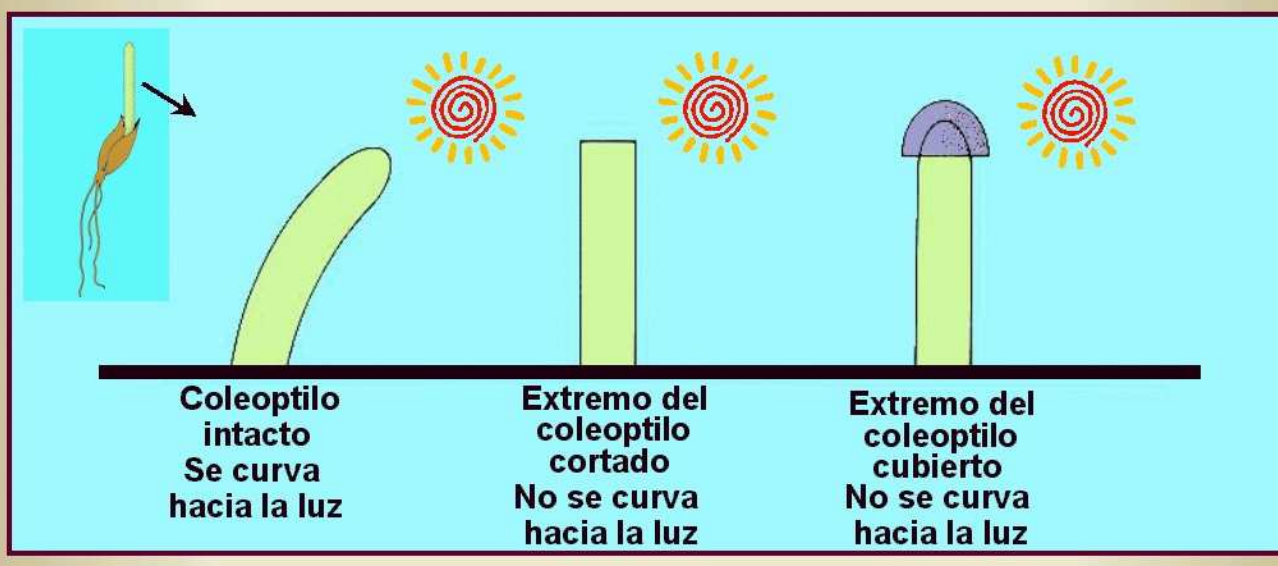
Su biosíntesis se realiza en todos los tejidos que se están dividiendo y creciendo, especialmente en el tallo (meristemas apicales y hojas jóvenes). También encontramos auxina en los meristemas de las raíces. Frutos jóvenes y semillas contienen altos niveles de auxina pero no está claro si se sintetizan en ellos



Experimentos de Went. (a) Went cortó los ápices de los coleoptilos y los colocó en agar durante 1 hora. (b) El agar era luego cortado en pequeños bloques y cada uno de ellos se colocaba en un lado de los coleoptilos decapitados de las plántulas. (c) Las plántulas, que se mantenían en oscuridad durante la experiencia, se curvaban entonces hacia el lado opuesto a donde se había colocado el bloque de agar (d). A partir de estos resultados, Went concluyó que la "influencia" que causaba la curvatura en la plántula era un compuesto químico y que se acumulaba en el lado opuesto a la zona iluminada. (e) La curvatura es el resultado de la influencia de la hormona auxina. Su efecto es el de promover el alargamiento celular. En el experimento de Went, las moléculas de auxina (puntitos negros) se transfirieron primero al agar y luego, mediante los cubitos de agar, a un lado del brote de la plántula. [Figura modificada de [Curtis, H. y Barnes, N.S. \(1997\). "Invitación a la Biología". Ed. Panamericana](#)].



El experimento de los Darwin. (a) Las plántulas crecían normalmente curvándose hacia la luz. (b) Cuando el ápice de una plántula se cubría con un cono metálico no se producía la curvatura. (Si que se producía cuando el ápice se cubría con un cono transparente). (c) Cuando se colocaba un collar metálico rodeando la plántula por debajo del ápice, se producía la respuesta característica. A partir de estos experimentos los Darwin concluyeron que, en respuesta a la luz, una "influencia" se transmite desde el ápice de la plántula hacia la parte inferior, que obliga a la planta a curvarse. [Figura modificada de [Curtis, H. y Barnes, N.S. \(1997\). "Invitación a la Biología". Ed. Panamericana](#)].

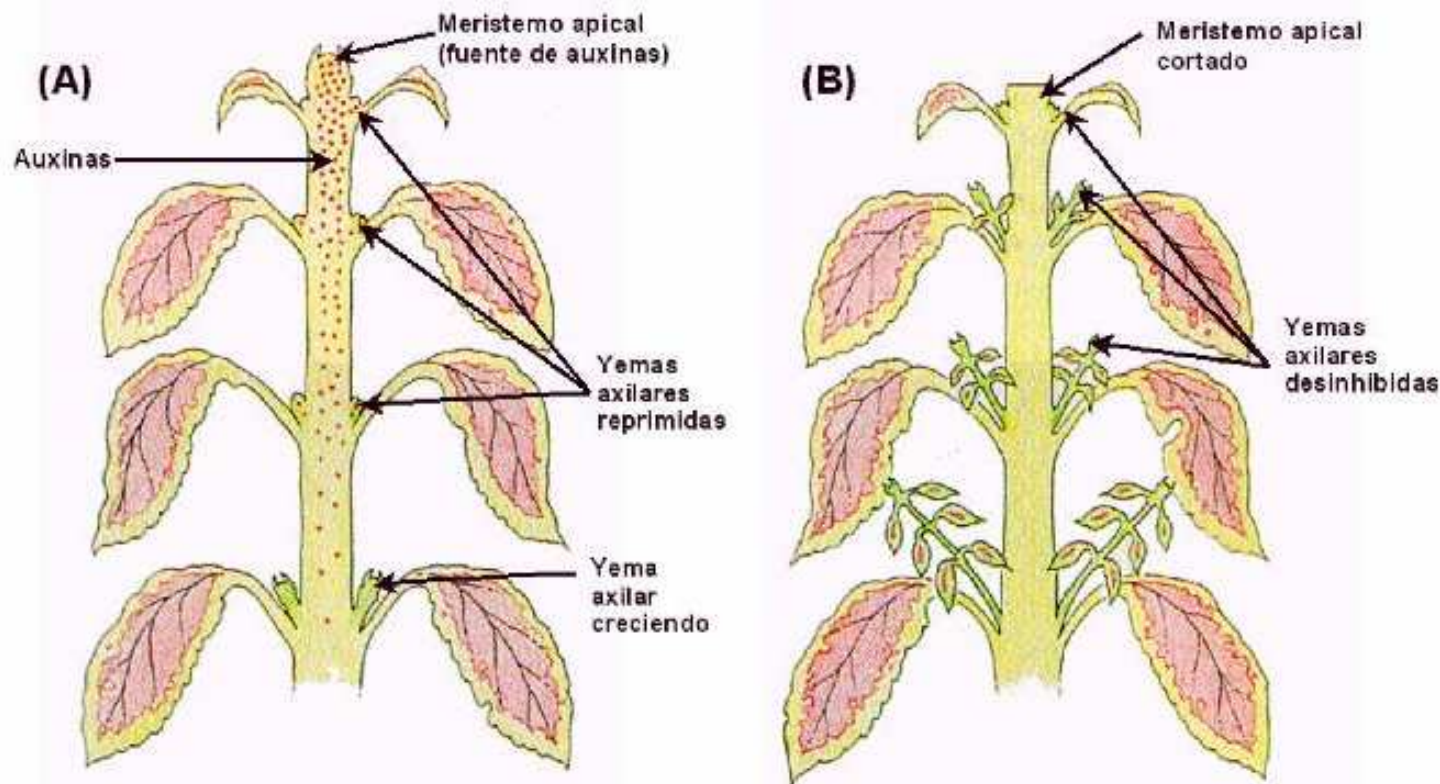


Transporte

- El eje principal tallo-raíz con sus ramas tiene una polaridad y es dependiente de la polaridad del transporte de auxina.
- Es la única enzima en la cual se demostró que se mueve desde la parte apical hacia la parte basal (transporte polar).
- El transporte se realiza de célula a célula y no via simplasto. La auxina deja la célula por la membrana plasmática, se difunde por la lamela media y entra a otra célula por la membrana plasmática. Este proceso requiere metabolitos energéticos tales como azúcares, oxígeno.

Acciones de la auxina

- Promueve el crecimiento en tallos y coleoptilos mientras inhibe el de raíces.
- El fototropismo y gavitropismo es controlado por la redistribución lateral de la auxina.
- Regula la dominancia apical.
- Regula el desarrollo de brotes florales
- Induce la diferenciación vascular
- Retarda el comienzo de la absición foliar

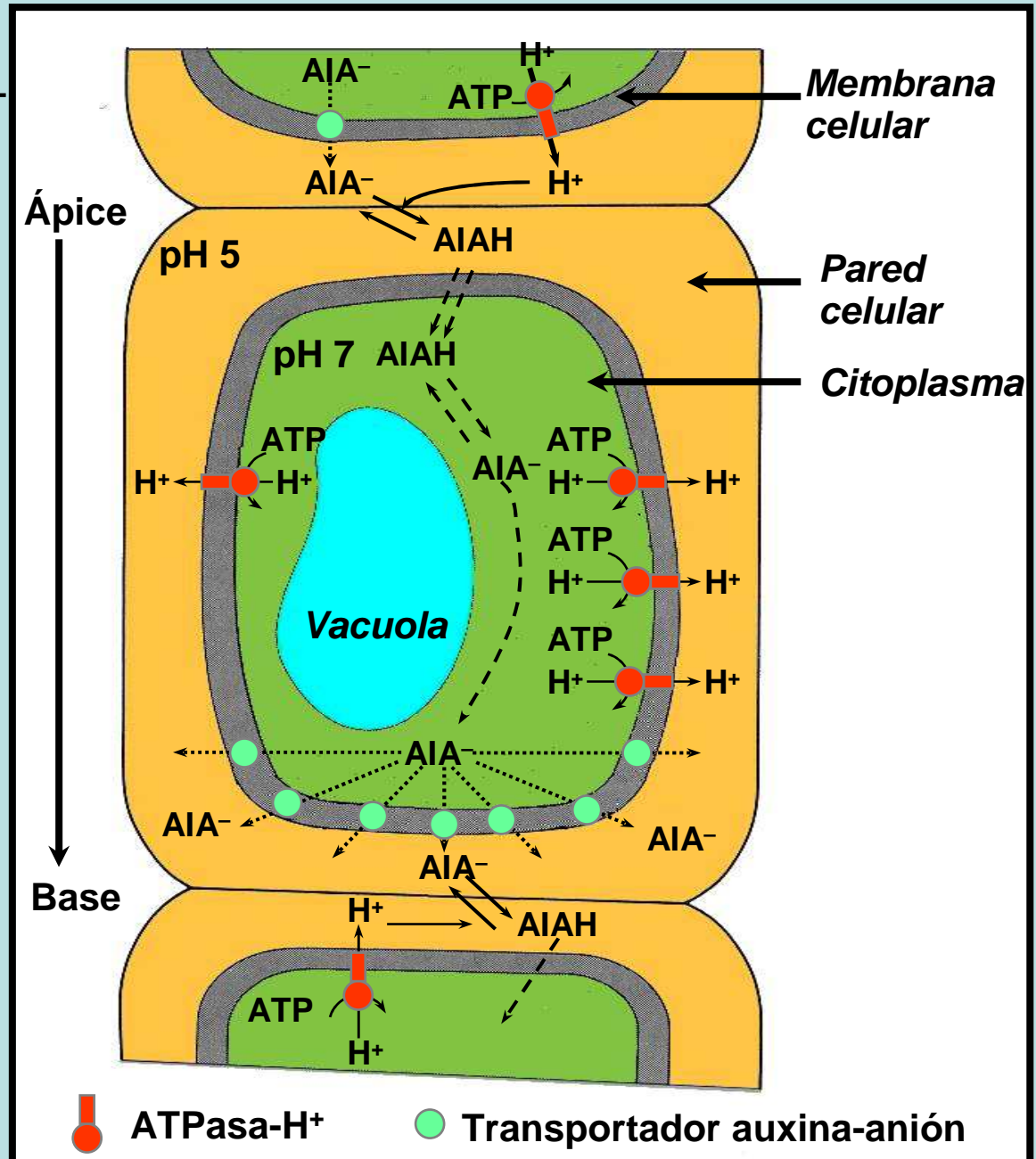


Dominancia apical en *Coleus*. (A) La auxina que se produce en el meristemo apical del tallo se difunde hacia abajo, reprimiendo el crecimiento de las yemas axilares. Cuanto mayor sea la distancia entre el ápice y la yema axilar, menor será la concentración de auxina, y menor será la represión sobre la yema. (B) Si el meristemo apical se corta, eliminándose la producción de auxina, las yemas axilares quedan desinhibidas y comienzan a crecer vigorosamente.

Esquema hipotético del transporte polar de las auxinas.

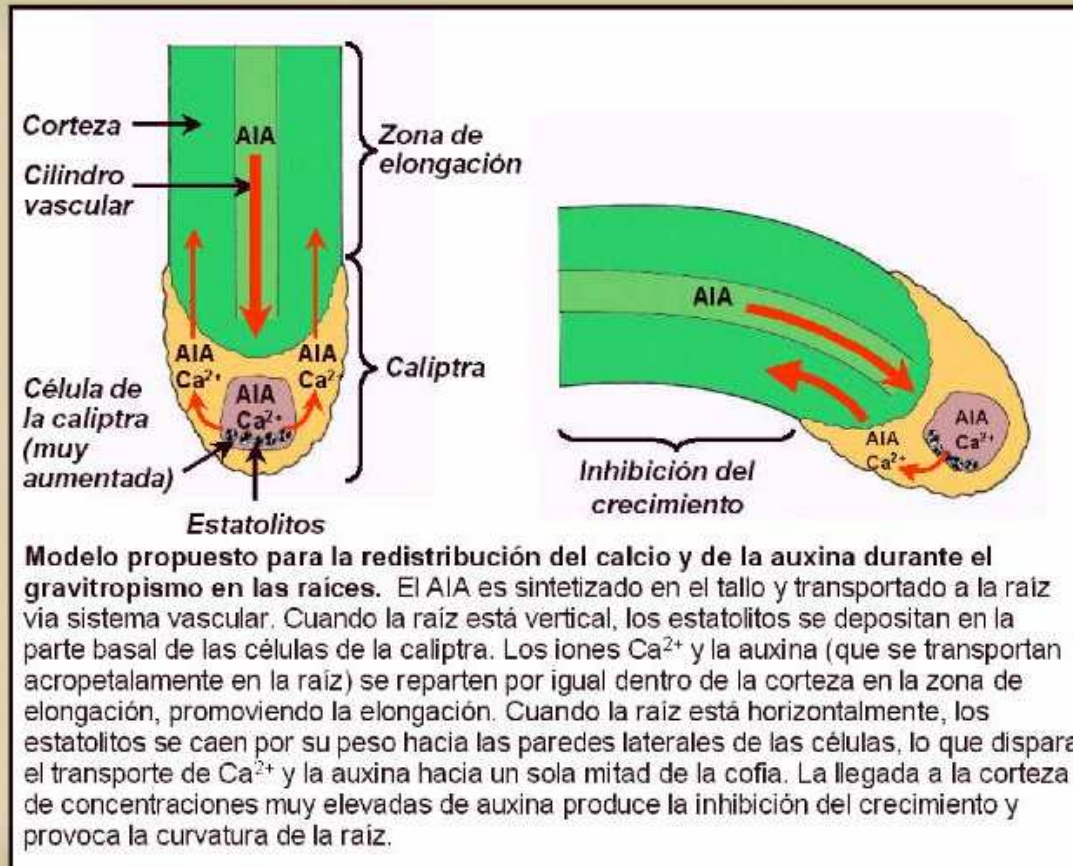
El modelo quimiosmótico del transporte polar de las auxinas se muestra en una columna de células situadas en un ápice de coleoptilo. Las bombas ATPasa-H^+ usan la energía de los ATP para mantener un adecuado gradiente de protones y de pH entre el citoplasma y la pared celular. Esto conduce a que la pared tenga un pH ácido (5) y por tanto un exceso de cargas positivas. Ambos factores juegan un papel fundamental en el modelo quimiosmótico del transporte auxínico. Observar como los transportadores de AIA^- se encuentran siempre en la zona polar de las células.

- > Difusión.
- > Bombeo activo
-> Difusión facilitada





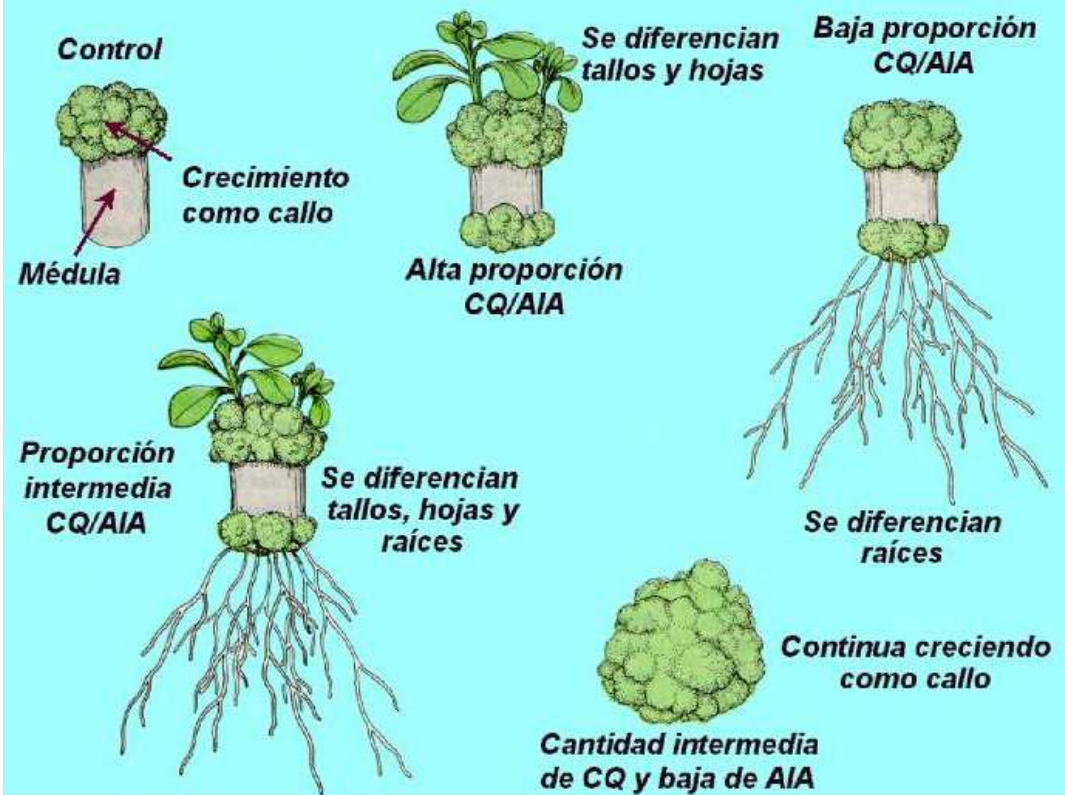
El pecíolo de la hoja de saintpaula (izquierda) se ha colocado en una solución de auxina sintética durante 10 días antes de tomar la fotografía. El pecíolo de la hoja de la derecha ha estado en agua pura. Se observa el crecimiento de raíces adventicias en el pecíolo de la izquierda. Los jardineros emplean preparados de hormonas inductoras de enraizamiento que contienen auxinas para estimular el desarrollo de las raíces. [Figura tomada de [Moore, R. et al.\(1998\), Botany.](#) WCB McGraw-Hill.]



Modelo propuesto para la redistribución del calcio y de la auxina durante el gravitropismo en las raíces. El AIA es sintetizado en el tallo y transportado a la raíz vía sistema vascular. Cuando la raíz está vertical, los estatolitos se depositan en la parte basal de las células de la caliptra. Los iones Ca^{2+} y la auxina (que se transportan acropetalamente en la raíz) se reparten por igual dentro de la corteza en la zona de elongación, promoviendo la elongación. Cuando la raíz está horizontalmente, los estatolitos se caen por su peso hacia las paredes laterales de las células, lo que dispara el transporte de Ca^{2+} y la auxina hacia un sola mitad de la cofia. La llegada a la corteza de concentraciones muy elevadas de auxina produce la inhibición del crecimiento y provoca la curvatura de la raíz. [Figura modificada de [Taiz, L. and Zieger, E., \(1998\), "Plant Physiology"](#). 2nd ed., Sinauer Associates, Inc., Publishers].

citocininas

Reguladores de la división celular



Esquema del control de la diferenciación ejercido por la interacción de la auxina con las citocininas. Las piezas de los tejidos de la médula del tabaco se cultivaron asépticamente en un medio nutritivo (cultivo de tejidos) completando con varias concentraciones de dos hormonas. Según las proporciones relativas de auxina y citocinina, el callo de varias especies de plantas continuará creciendo como tejido sin diferenciar, y podrá formar raíces o formar yemas y tallos. [Figura modificada de [Rost, T. et al. \(1998\). *Plant Biology*. Wadsworth Publishing Company](#)].

Procesos fisiológicos regulados por citocininas

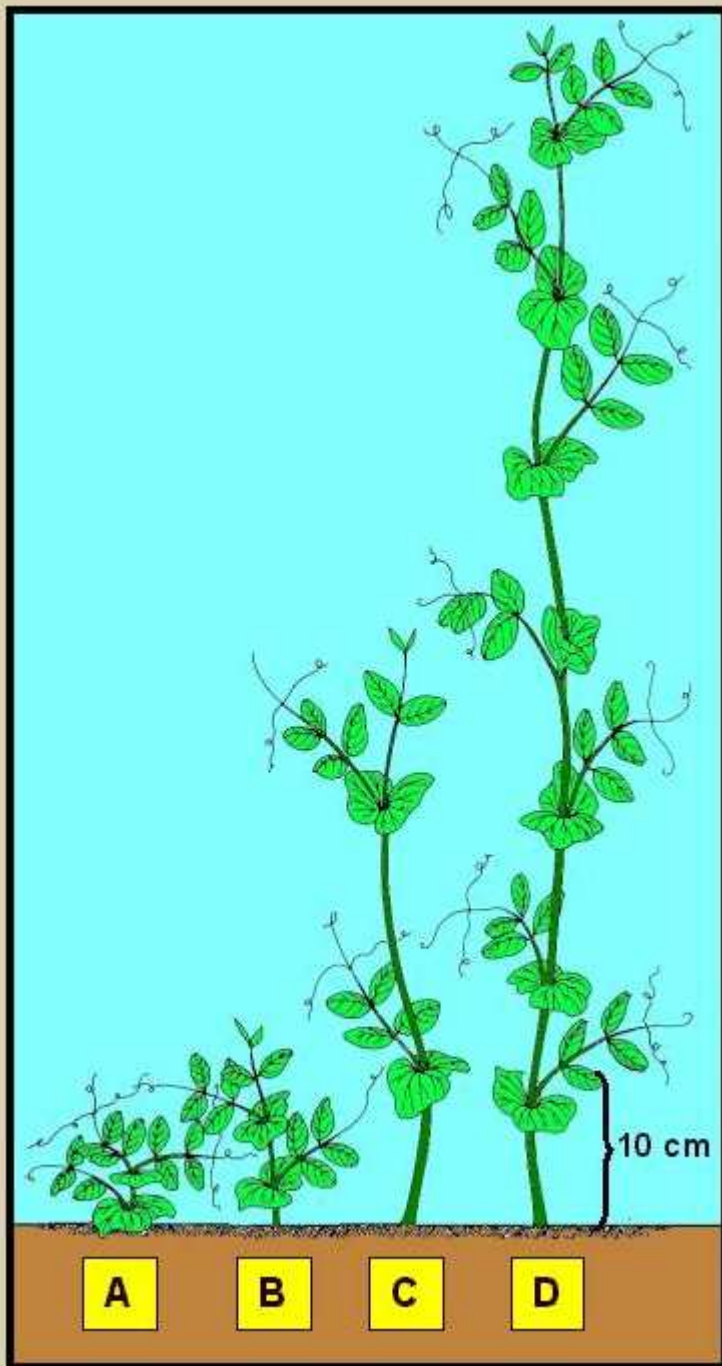
- Regula la división celular en tallos y raíces
- Retarda la senescencia
- Induce el movimiento de nutrientes a través e la estimulación del metabolismo
- Promueve el desarrollo de cloroplastos



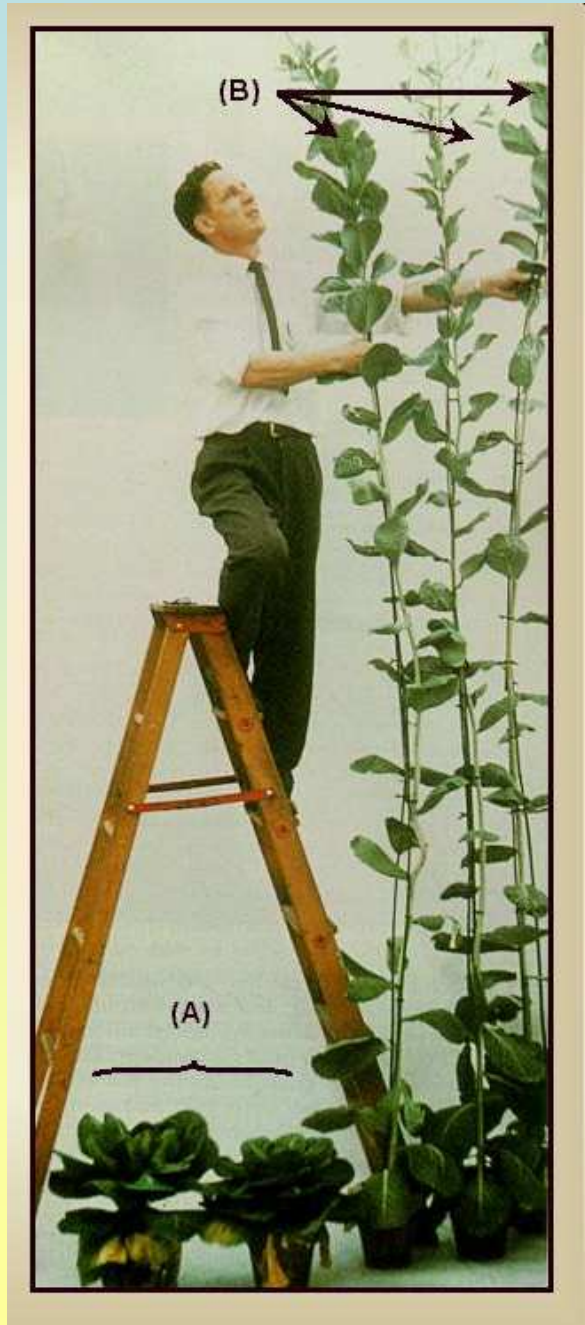
Efecto de las citoquininas sobre la senescencia en hojas. La aplicación de citoquininas a la hoja de la derecha, procedente de una plántula de judía (*Phaseolus vulgaris*), inhibe su senescencia normal. Comparar con el aspecto de la hoja de la izquierda, que no fue tratada con la hormona. [Figura tomada de [Rost, T. et al. \(1998\). *Plant Biology*. Wadsworth Publishing Company](#)].

Giberelinas: Regulador de la altura de plantas y germinación de semillas

- Son el segundo grupo de hormonas que fueron caracterizadas. Se han identificado al menos 136 giberelinas que se dan naturalmente.
- Fue descubierta a partir del estudio de una enfermedad causada por un hongo en arroz *Gibberella fujikuroi*
- Las giberelinas son sintetizadas en los primordios apicales de las hojas, en puntas de las raíces y en semillas en desarrollo



Aspecto de plantas de judía (*Phaseolus vulgaris*) mutantes y normales. **(A)** Mutante ultra-enano que no produce GAs. **(B)** Mutante enano que sólo produce GA₂₀. **(C)** Planta normal que produce GA₁. **(D)** Planta mutante enana a la que se añaden GAs exógenas. [Figura modificada de [Taiz, L. and Zieger, E., \(1998\), "Plant Physiology". 2nd ed., Sinauer Associates, Inc., Publishers](#)].



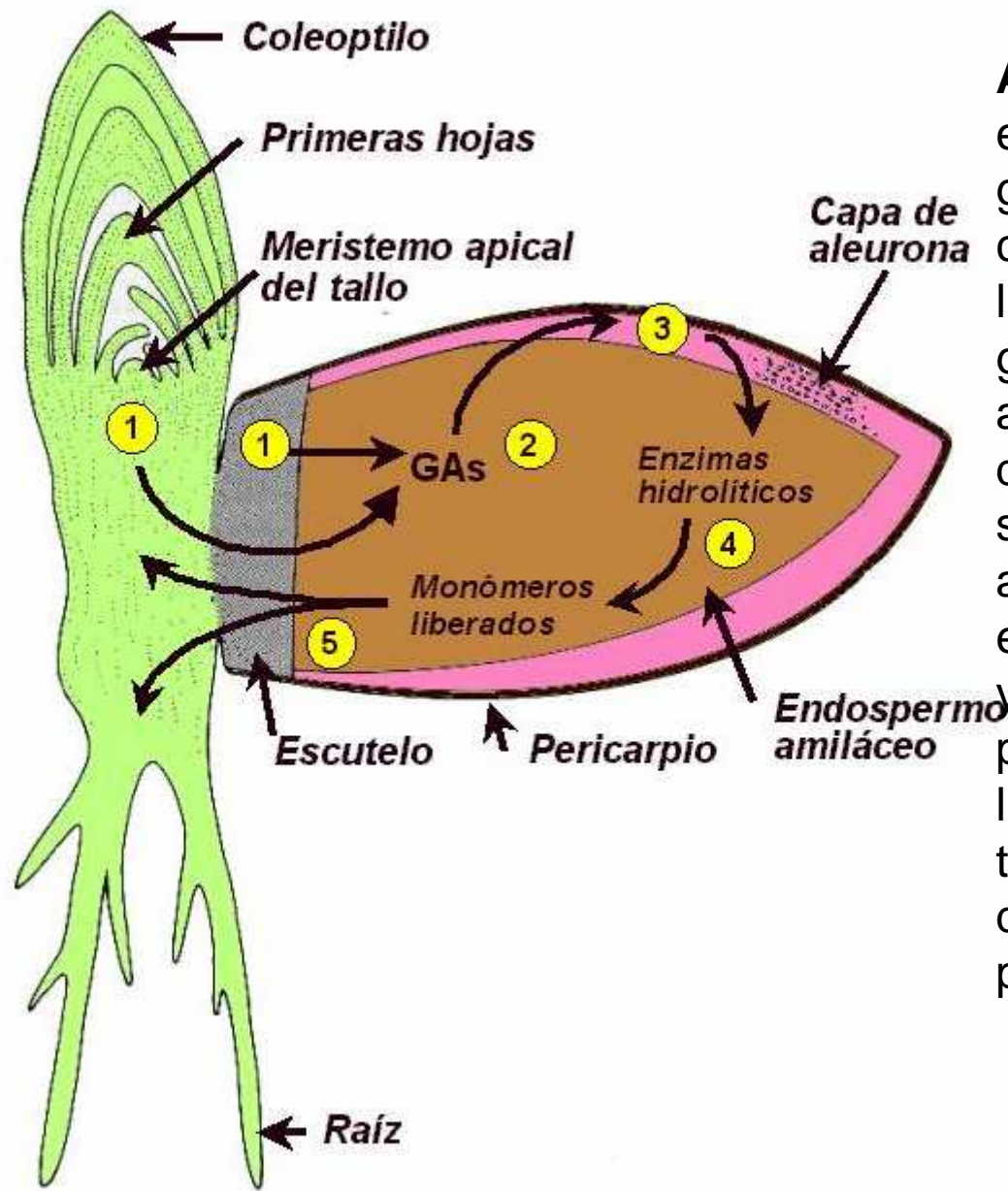
(A) Las coles, una planta de día largo, permanece como planta en roseta durante los días de tipo día corto y sólo espigará después de haber pasado por una época de días de tipo día largo. **(B)** Sin embargo, la aplicación exógena de giberelinas induce el espigamiento y la floración sin necesidad de haber sido estimulada naturalmente por días tipo día largo. [Figura tomada de [Moore, R. et al. \(1998\), Botany](#). WCB McGraw-Hill.]

Procesos fisiológicos regulados por giberelinas

- Estimula el crecimiento del tallo, promoviendo la elongación de los entrenudos en una gran cantidad de especies
- Regula la transición de la fase juvenil a la adulta (ejemplo coníferas).
- Influye en la iniciación floral y determinación del sexo (dependiendo de la especie)
- Promueve el desarrollo del polen y crecimiento del tubo polínico

Procesos fisiológicos regulados por giberelinas

- Promueve formación de frutos y partenocarpia. (uvas).
- Usos comerciales para el control de la altura de ciertas especies
- Estimula la producción de amilasas en los granos de cereales en germinación (aplicación en la producción de malta).
- Se usan inhibidores de la giberelinas (ancimidol o paclobuclazol) para evitar tallos muy altos



Acción del ácido giberélico (GA3) en semillas de cebada. Las giberelinas son sintetizadas (1) por el coleoptilo y el escutelo del embrión y liberadas en el endospermo (2); las giberelinas difunden hacia la capa de aleurona; (3) las células de la capa de aleurona son inducidas a sintetizar y segregar enzimas (α -amilasas y otras hidrolasas) en el endospermo amiláceo. (4) el almidón y otros polímeros son degradados a pequeñas moléculas; (5) los solutos liberados (monómeros) son transportados hacia el embrión donde son absorbidos y utilizados para el desarrollo del embrión.

Etileno

La hormona gaseosa

- Durante el siglo 19 cuando el gas de carbón fue usado para la iluminación se observó que los árboles que estaban mas cercanos de las lámparas se defoliaban en mayor cantidad que otros. Evidentemente el gas de carbón afectaba el crecimiento y desarrollo. El etileno fue identificado como componente de este gas.
- Posteriormente en 1901 en condiciones de laboratorio se concluyo que el etileno era responsable de la disminución de la elongación del tallo, incremento del crecimiento horizontal.
- En 1910 fue identificado como un producto natural del metabolismo de las plantas. A partir de 1959 con el uso de la cromatografía de gases se comenzaron los estudios que reconocieron la significancia fisiológica como un regulador del crecimiento de las plantas

ACC (1-aminocyclopropano-1-carboxylic acid) es el precursor inmediato del etileno en plantas superiores

Se requiere oxígeno para la conversión

Efectos del etileno sobre procesos fisiológicos y de desarrollo

Promueve la maduración de algunos frutos: tomates, cambur, chirimoya, mango, tomate, aguacate manzana (frutos climatéricos).

La epinastia foliar se da cuando el ACC de las raíces se mueve hacia el tallo. Usualmente en condiciones de suelos inundados

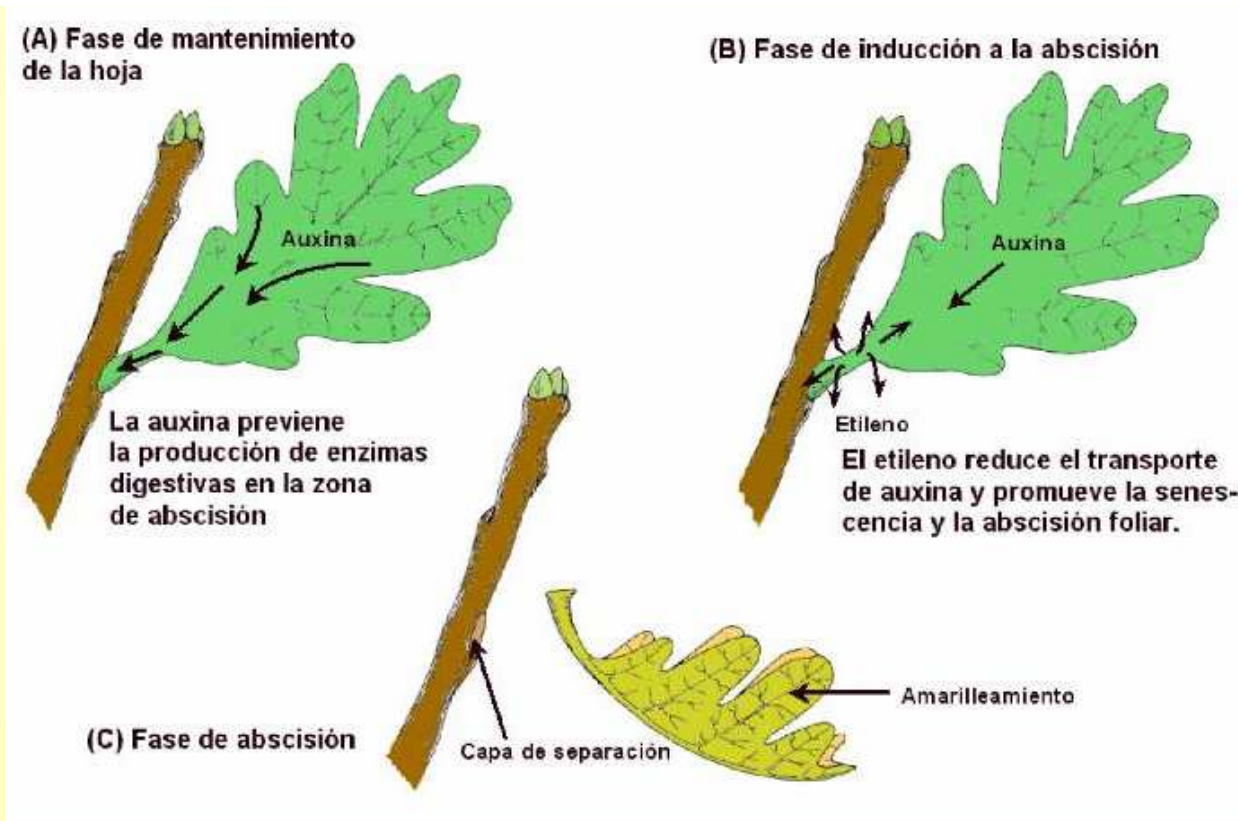
Induce la formación de raíces y pelos radiculares

Induce la floración en la familia de la piñas y también en el mango. En otras especies inhibe la floración.

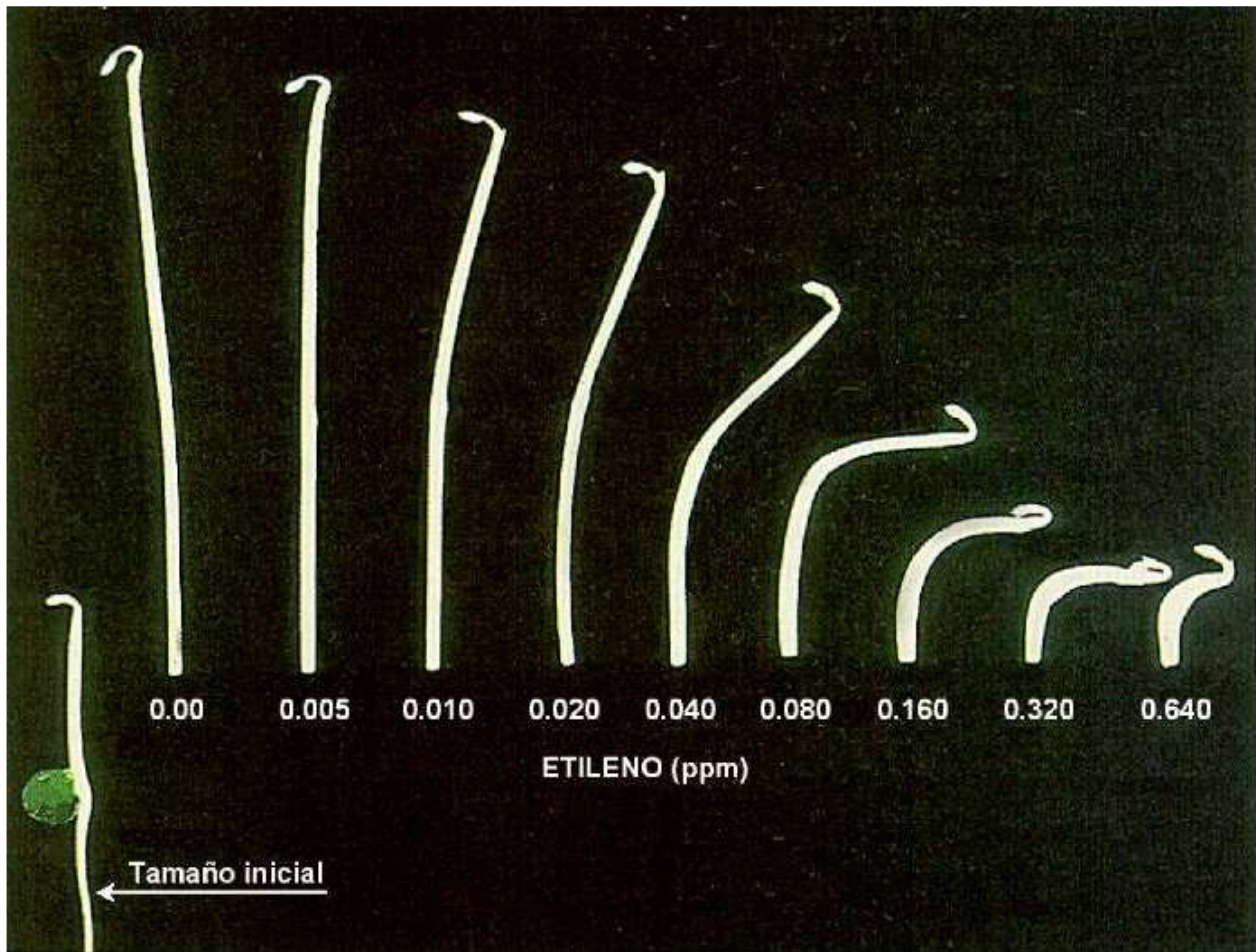
La senescencia (hojas) es controlado por el balance de citoquininas y etileno. En la medida que aumenta la concentración de etilimo aumenta la senescencia.



Efecto del etileno sobre la maduración de los frutos. La caja de tomates de la derecha fue mantenida durante 3 días en una habitación con una atmósfera que contenía 100 ppm de etileno. La caja de la izquierda fue mantenida en una atmósfera normal, sin etileno. [Figura tomada de [Rost, T. et al. \(1998\). *Plant Biology*.](#) Wadsworth Publishing Company].



Esquema del balance hormonal durante la abscisión de una hoja. De acuerdo a este modelo, la auxina favorece la persistencia de la hoja durante la fase de mantenimiento. En la fase de inducción a la abscisión, el nivel de auxina disminuye, mientras que el nivel de etileno aumenta. Estos cambios en el equilibrio hormonal, incrementan la sensibilidad de las células diana al etileno, lo cual dispara los acontecimientos que aparecen en la fase de separación. Durante esta etapa, enzimas específicos segregados por las células diana hidrolizan los polisacáridos de las pared celular, lo cual conduce, finalmente, a la abscisión de la hoja. [Figura modificada de [Taiz, L. & Zeiger, E. \(1991\). *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Co., Inc.](#)].



Efecto del etileno sobre el crecimiento. Un incremento en la concentración de etileno produce sobre la plántula del guisante (*Pisum sativum*) un acortamiento, un engrosamiento, y una tendencia al crecimiento horizontal (triple respuesta) del tallito de la misma a medida que la concentración de la hormona aumenta. [Figura modificada de [Rost, T. et al. \(1998\). Plant Biology.](#) Wadsworth Publishing Company].

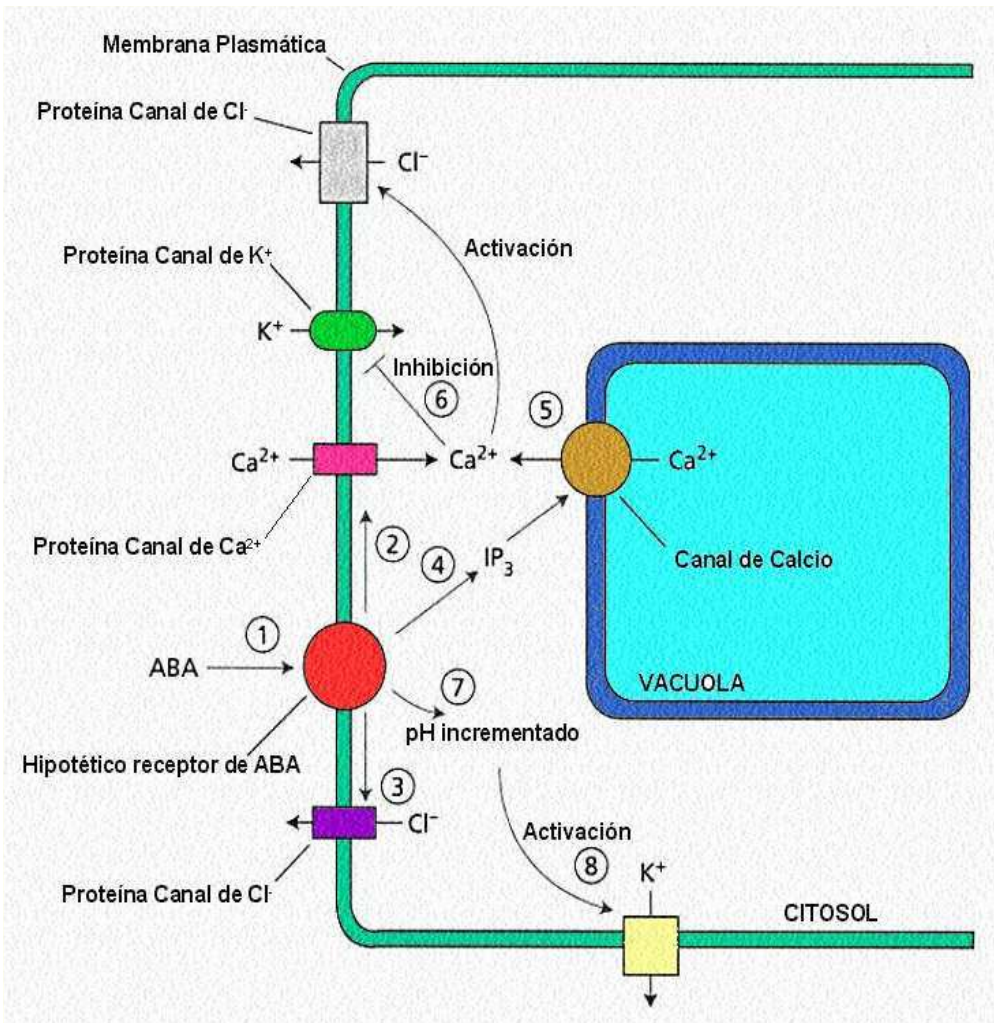
Efectos del etileno sobre procesos fisiológicos y de desarrollo

- Regula los cambios que ocurren en la capa de abscisión que causa la caída de frutos u hojas.
- Algunos mecanismos de defensa son mediados en combinación con ácido jasmónico.
- Usos comerciales. Debido a su alta tasa de difusión es difícil usar en el campo y se usa entonces un compuesto liberador de etileno.
Ethephon

Acido Absicico

Un mensajero de la maduración
de semillas y anti stress

- Es transportado en el xilema y floema, pero se encuentra en mayores concentraciones en el jugo floemático.
- ABA es sintetizado en los cloroplastos y otros plastidios



Modelo para la acción de ABA en las células oclusivas de los estomas. (1) El ABA se enlaza en un receptor, todavía sin caracterizar, situado en la membrana plasmática. La unión del ABA a este receptor dispara una cascada de señales. (2) El ABA produce la apertura de los canales de Ca^{2+} , y una despolarización temporal de la membrana. (3) Esta despolarización temporal promueve la apertura de los canales de Cl^- , que posteriormente despolarizan la membrana. (4) El ABA incrementa los niveles de IP_3 . (5) El IP_3 abre los canales de Ca^{2+} dependientes de IP_3 , produciendo una liberación de calcio desde la vacuola. (6) El incremento del calcio citosólico activa la apertura de los canales de Cl^- (de salida) e inhibe la de los canales de K^+ (de entrada). Este flujo neto de cargas negativas se traduce en una gran despolarización de la membrana. (7) El ABA causa un incremento en el pH citosólico. (8) Este incremento de pH produce la apertura de los canales de K^+ y la salida de K^+ al exterior. La turgencia de las células guarda disminuye por ello, y los estomas se cierran.

Efectos del ABA sobre procesos fisiológicos

- Regula la maduración de semillas.
- Promueve la acumulación de reservas de proteínas y tolerancia a desecación en semillas.
- En condiciones de déficit de agua promueve el crecimiento radicular y disminuye el crecimiento de tallos.
- Inhibe la producción de enzimas inducida por las giberelinas en semillas
- Cierre de estomas en respuesta a déficit de agua

Brasinosteroides

Efectos de los brasinosteroides sobre procesos crecimiento y desarrollo

- Promueve tanto la expansión como la división celular., aunque el mayor efecto es sobre la expansión.
- Es importante en el desarrollo vascular.
- Aparentemente el efecto de su beneficio sobre el rendimiento de cultivos es mayor en condiciones de stress.
- Promueve e inhibe crecimiento de raíces dependiendo de la cantidad

Efectos fisiologicos y funciones

Auxina	Acido 3 – indolacetico Acido fenilacetico	Dominancia apical, fototropismo gravitropismo, estimulación síntesis de etileno. Inducción de raíces en esquejes.
Citocinina	Derivados de N- adenina. Compuestos de fenilurea	Dominancia apical, crecimiento del brote, demora en la senescencia foliar, desarrollo del fruto
Etileno	CH ₂ -CH ₂	Maduración de frutos climatéricos, senescencia de flores y frutos, abscisión
Giberelina	Acido giberelico (GA3) GA1	Estimulación floración en plantas de día largo, elongación del tallo. Regulación de producción de enzimas en semillas de cereales
Acido abscisico	ABA	Cierre de estomas
Brassinosteroides	Brasinoloidev (BL)	Promueve la expansión celular y la division celular en tallos. Promueve diferenciación del xilema . Requeridos para el crecimiento del tubo polinico