auxinas

- 1) ¿Cómo se dieron los primeros avances sobre las auxinas?
- 2) ¿Cuáles son los tipos de auxinas?
- 3) ¿Mecanismo de acción de la auxina?
- 4) ¿Cómo se da la síntesis de auxina?
- 5) ¿Qué es dominancia apical y cuáles son sus implicaciones en el desarrollo del eje primario de la planta?
- 6) ¿Cuál es el papel de la auxina en el crecimiento por elongación?
- 7) ¿Efectos fisiológicos de la auxina el crecimiento y desarrollo?
- 8) ¿Movimiento de la auxina a través de la planta?
- 9) ¿Qué sucede con la planta al aplicarse altas concentraciones de auxina exógena?
- 10) ¿Qué sucede con las auxinas de una planta en presencia y ausencia de luz?
- 11) ¿Enfocados en aspectos de producción, que aplicaciones en la agricultura existen?
- 12) ¿Antagonismo y sinergismos con las auxinas?
- 13) ¿cómo se pueden obtener auxinas naturales?
- 14) ¿Cuál es la expresión genética de las auxinas?
- 15) ¿Cuáles son los receptores de las auxinas?

1. Primeros Avances Sobre El Descubrimiento De Las Auxinas <u>INICIO</u>

Las auxinas fueron las primeras hormonas en ser descubiertas, como se describe en el libro Curtis. Biología Curtis_& Schnek (2008) los primeros experimentos fueron realizados por Charles Darwin y su hijo Francis que los dieron a conocer en el libro, La capacidad del movimiento en las plantas, publicado en 1881. Los Darwin trabajaron con plántulas de alpiste y de avena, realizando las primeras observaciones sistemáticas referentes a la encorvadura hacia la luz (fototropismo), concluyendo que algún factor se trasmitía desde la punta de la planta a las regiones inferiores y así causando le curvatura de la misma, Darwin en una planta muestra como las plántulas crecían normalmente curvándose hacia la luz, en otra se observa como una plántula cuando se le cubre el ápice en esta no desarrolla ninguna curvatura, mientras que si se cubre en la parte intermedia entre el ápice y las raíces se produce una curvatura en el ápice. (Ver Imagen 1)

Charles y Francis Darwin (1880)

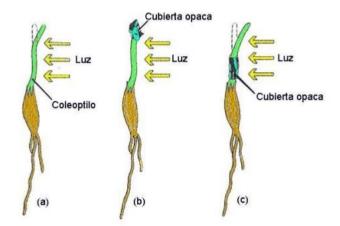


Imagen 1

En libro "Biología de las plantas" se describe que en (1926), el fisiólogo vegetal holandés Went consiguió aislar dicha sustancia de las plantas. Went cortó los ápices de los coleoptilos correspondientes a cierto número de plántulas de avena y los colocó por espacio de una hora sobre láminas de agar, de modo que las superficies de corte estuviesen en contacto con el agar. Entonces cortó el agar en pequeños cubitos y los colocó, descentrados, en cada sección de los brotes decapitados, las moléculas se transfirieron primero al agar, luego mediante los cubitos de agar a un lado del brote de la plántula, las cuales fueron mantenidas en oscuridad durante todo el experimento. A partir de estos resultados, Went concluyó que la "influencia" que causaba la curvatura en la plántula era un compuesto químico en el ápice, que se acumulaba en el lado opuesto a la zona iluminada y que inducia la curvatura. A dicha sustancia la llamo auxina (del griego que significa aumentar). (Ver Imagen 2)

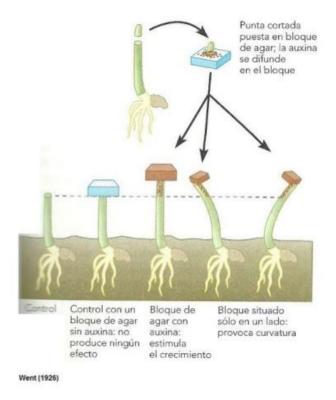


Imagen 2

Después de ello varios investigadores se interesaron en la búsqueda de la sustancia que hacía crecer a las plántulas de avena y a otras plantas. Una sustancia estimulante del crecimiento de avena fue aislada de orina en (1934) por Kögl & Smit. La sustancia activa fue identificada como ácido indolacético. La misma sustancia fue aislada en (1934) por Smit, como producto natural a partir de maíz tierno. En (2001), investigadores han identificado una enzima involucrada en la producción de auxina, hormona del crecimiento vegetal que influye en muchos aspectos del crecimiento vegetal, como la división celular y la floración Chory. Aunque la auxina ha sido estudiada por más de 100 años, los científicos no han tenido una buena comprensión sobre cómo la sintetizan las plantas.



2. Tipos de Auxinas **INICIO**

Imagen 3

Se conocen muchas hormonas, Raven & Evert (1999) dentro de las cuales, la más importante es el ácido indolacético "AIA" (Ver Imagen 3), el cual es la más conocida, es natural y se produce en meristemos, hojas jóvenes y yemas terminales. Están además las auxinas sintéticas como el ácido Naftalenacético "ANA" (Ver Imagen 4), que se usa normalmente para inducir el desarrollo de raíces adventicias en esquejes y reducir la caída de los frutos en algunos cultivos. El ácido diclorofenoxiacetico o 2-4-d (Ver Imagen 5), es usado como herbicida y el ácido indolbutírico "AIB" (Ver Imagen 6), este producto químico también puede ser extraído de diferentes especies del género Salix (Rojas).

Imagen 4

Imagen 5 Imagen 6

3. Mecanismo De Acción INICIO

Existe información suficiente para demostrar que el AIA se sintetiza a partir de triptófano. Esta transformación pueden llevarla a cabo microorganismos e incluso se puede producir una conversión oxidativa libre. Las vías de síntesis del AIA se basan en la evidencia obtenida a partir de la presencia de intermediarios y su actividad biológica y el aislamiento de enzimas capaces de convertir in vivo estos intermediarios en AIA.

Su mecanismo de acción en el proceso de elongación y crecimiento, se basa en aumentar la plasticidad de la pared celular, cuando esta se ablanda la célula tiende a dilatarse debido a la presión de turgencia. La manera en que las auxinas hacen crecer a la planta es por medio del aumento del volumen celular provocado por absorción de agua, este proceso es explicado mediante la "hipótesis de crecimiento en medio acido" estudiada corregida y comprobada por múltiples autores Cosgrove (1993), hager & Col (1991), callaghan, Labavitch & Rayle & Cleand (1992) Dicha hipótesis ha sido un avance en la compresión de la acción de las auxinas.

El proceso consiste básicamente en el ablandamiento de la pared celular por medio de la acidificación de la misma generando el ablandamiento de la celulosa, hemicelulosa y pectinas, disminuyendo de esta manera la rigidez de la pared celular, lo que permitirá la entrada de agua provocando su elongación. Jiménez, (2003). Como lo describen Taiz & Zeiger,(2006) el trabajo de las auxinas en este caso es provocar el bombeo de iones hidrogeno asía la pared celular. Dicho proceso se lleva a cabo por dos mecanismos:

Activación de las bombas H-ATPasas

Este mecanismo sugiere que la auxina activa directamente el bombeo de protones de la enzima dirigida a su vez por ATP, para ello además como lo expresa Kim y col, se requiere un receptor de auxinas, conocido ABP, el cual activa la enzima en presencia con la hormona y al faltar este última no se produce la activación de la H-ATPasas. (Ver Imagen 7)

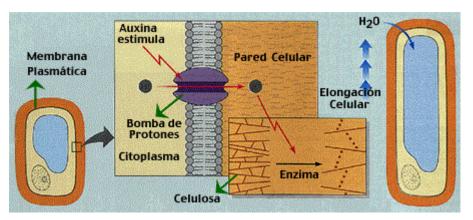


Imagen 7

Síntesis de nuevas H-ATPasas

Las auxinas son capaces de provocar la síntesis de más bombas de protones en la pared celular. Como se ha demostrado en experimentos con aplicación de auxina exógena, se ha logrado observar un aumento de las mismas alrededor de la pared celular. Esto se produce por la razón de que el AIA puede triplicar la cantidad de ARNm que ordena la síntesis de H-ATPasas en el Re rugoso, que origina una vesícula que se secreta después por el aparato de Golgi así la pared celular donde toma una posición para realizar su actividad protonadora. (Ver Imagen 8)

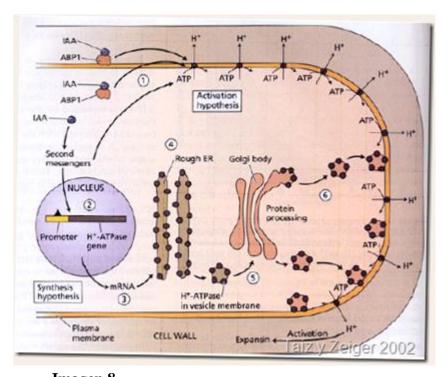


Imagen 8

Al aumentar la cantidad de iones hidrogeno la pared se acidifica provocando la activación de expansinas Manson & Cosgrove, modelo que alude a la hipótesis del "crecimiento acido"

Puesto que su actividad optima oscila en pH de 4.5 y 5, provocando el ablandamiento de los polisacáridos y micro fibrillas de celulosa por un proceso no hidrológico de los puentes de hidrogeno que puede romper las adhesiones no covalentes entre los mismos. En este mecanismo se ha encontrado que las expansinas debilitan el papel de la celulosa que mantiene su fuerza mediante los puentes hidrogeno.

4. Síntesis Y Degradación INICIO

Aunque las auxinas se encuentran en todos los tejidos de la planta, una mayor concentración ocurre en las regiones que están en crecimiento activo. La síntesis de IAA ocurre principalmente en meristemos apicales, hojas jóvenes y frutos en desarrollo. Plántulas de Arabidopsis pueden sintetizar IAA en hojas, cotiledones y raíces, siendo las hojas jóvenes las de mayor capacidad sintética. Aunque se sabe que las plantas tienen varias rutas para sintetizar IAA, ninguna de estas rutas ha sido definida al detalle de conocer cada una de las enzimas e intermediarios. Las plantas usan dos rutas biosintéticas para producir IAA, una dependiente del triptófano (Trp) y otra independiente de él, siendo la primera la más importante y de la que se tiene más información. La síntesis de Trp es una de las más complicadas entre todos los aminoácidos, involucrando cinco pasos desde corismato.

Las rutas de síntesis del IAA que se conocen hoy en día se basan en evidencias obtenidas a partir de la identificación de intermediarios, la actividad biológica de éstos y la identificación de enzimas capaces de convertir algún intermediario en IAA o algún precursor de éste.

La síntesis de IAA puede derivar del triptófano por cuatro vías: (1) por descarboxilación para producir triptamina (TAM), (2) por oxigenación para originar indolacetamida (IAM);(3) por transaminación para producir ácido indol-3-pirúvico (IPA) y (4) por oxigenación para producir indol-3-acetaldoxima (IAOx).

(Ver Imagen 9)

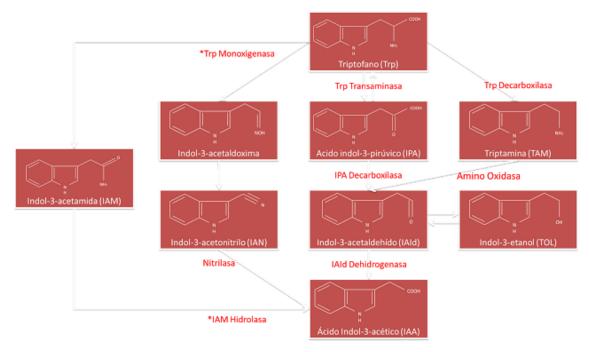


Imagen 9

- La ruta vía IAM es una ruta sintética descrita en bacterias que también puede ocurrir en plantas. En Agrobacterium tumefasciens y Pseudomonas syringae, la enzima Trp monooxigenasa convierte el Trp a IAM y una IAM hidrolasa convierte IAM en IAA. IAM se encuentra en Arabidopsis a niveles similares que IAA y se sabe que la enzima aminohidrolasa (AMI1) puede convertir IAM en IAA in vitro (Pollmann 2003).
- La ruta vía IPA es también importante en algunos microorganismos y puede ocurrir en plantas Normanly, (1997). Se ha aislado IPA en plantas, pero las enzimas que convierten Trp en IPA o IPA a IAA aún no han sido identificadas. La conversión de Trp a IAOx es catalizada por dos enzimas del tipo citocromo P450, llamadas CYP79B2 y CYP79B3 en Arabidopsis (Hull 2000).
- ➤ La Ruta IAN. En la ruta del indol-3-acetonitrilo (IAN), el triptófano es convertido primero en indol-3-acetaldoxima y éste en indol-3-acetonitrilo. El enzima que convierte IAN en IAA se llama nitrilasa. Hace pocos años, sin embargo, investigadores que buscaban genes que regulan elongación de hipocotilos en la oscuridad, hallaron un gen que codifica a una enzima de tipo flavín monooxigenasa (FMO) que resultó ser clave para la síntesis de auxina (Zhao 2002).

Además de estas rutas biosintéticas dependientes de Trp, se ha postulado que las plantas también serían capaces de sintetizar IAA a través de vías independientes de Trp. Plantas que no pueden sintetizar Trp han demostrado ser capaces de producir auxina Ouyang (2000).

Las mutantes de Arabidopsis $trp\alpha\beta$ y $trp\beta$, por ejemplo, deficientes en la Trp sintasa α y β , respectivamente, son capaces de acumular compuestos conjugados de IAA, aun presentando niveles muy bajos de Trp. Por otro lado, la mutante trp1, que tiene niveles muy bajos de la enzima indol-3-glicerol fosfato sintasa (IGS) no acumula IAA conjugados, lo que explica que una ruta alternativa independiente de Trp a partir de indol-3-glicerol fosfato podría ser importante en plantas aunque su influencia en la producción total de auxina aún se desconoce.

La distinta localización de las enzimas involucradas en la síntesis de auxinas provee mayor información respecto a cómo se controlan los niveles de compuestos indólicos en la célula. Por ejemplo, CYP79B2 ha sido localizada en cloroplastos, mientras algunas enzimas para la síntesis de glucosinolatos indólicos se localizan preferentemente en el retículo endoplásmico y YUCCA en el citosol. Estas observaciones sugieren que existiría una gran cantidad de tráfico de intermediarios indólicos que controlarían las rutas metabólicas descritas. La respuesta de un tejido determinado de la planta a auxina depende de la concentración de la hormona y sensibilidad a ella.

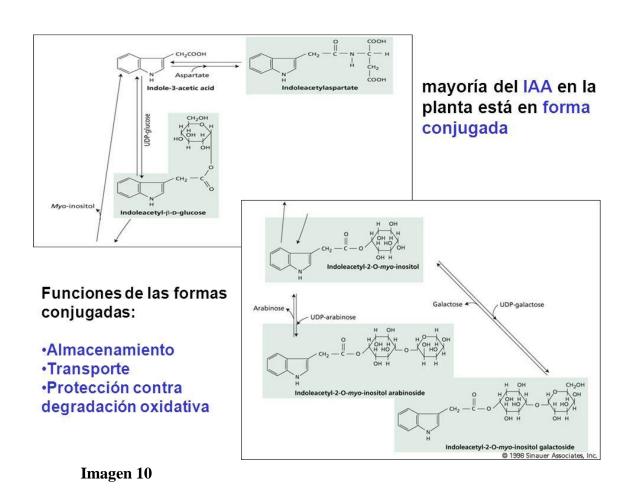
Inactivación y degradación del IAA

El nivel endógeno de auxina en la planta puede regularse no sólo por su tasa de síntesis y velocidad de transporte entre órganos, sino también por mecanismos de desactivación. La desactivación de IAA puede ocurrir mediante su conjugación con otras moléculas como azúcares o aminoácidos. La idea de la presencia de formas conjugadas de auxinas se originó de los trabajos pioneros que involucraban tres formas distintas para extraer IAA, una difusión simple, otra algo más difícil que requería el uso de solventes orgánicos y, por último, una tercera forma que requería métodos más enérgicos, como hidrólisis con NaOH o el empleo de enzimas proteolíticas Thimann (1977). Las formas conjugadas son generalmente inactivas, aunque algunas formas conjugadas de IAA han demostrado ser activas en bioensayos. La existencia de formas conjugadas cumple las funciones de almacenamiento, transporte, protección y desintoxicación por exceso de IAA. Así, el nivel intracelular de auxina activa depende de su síntesis, transporte, degradación y compartimentación.

IAA puede ser inactivado en casi todos los tejidos vegetales y diferentes especies tienen distintas clases de conjugados de IAA. La concentración de IAA libre en plantas varía de 1 a 100 mg/kg peso fresco, mientras que los niveles de auxina conjugada son en ocasiones sustancialmente más elevados. En Arabidopsis, por ejemplo, ensayos de lisis alcalina que libera IAA de sus formas conjugadas, indicaron que aproximadamente un 90% de IAA está unido con amidas, un 10% como conjugados tipo éster y sólo un 1% como IAA libre.

IAAA la, IAA-Asp, IAA-Glu, IAA-Leu han sido detectados en semillas y plántulas y también IAA glucosa (Staswick 2005).

Las formas conjugadas de IAA pueden ser de dos tipos: aquellas que servirían como fuente de IAA libre y aquellas susceptibles a hidrólisis, es decir para el catabolismo de IAA Rampey (2004). Las plantas también pueden obtener IAA a partir de una reacción de β-oxidación de IBA, la segunda auxina más abundante, que ocurriría en los peroxisomas. Así como IAA, IBA también puede ser conjugado a través de uniones amidas o ésteres Bartel (2001). Mientras la conjugación es un proceso reversible, la degradación de las auxinas es irreversible. Análisis de mutantes de Arabidopsis incapaces de hidrolizar formas conjugadas de IAA han brindado información sobre estos procesos. (**Ver Imagen 10**



5. Dominancia Apical Y El Desarrollo Del Eje Primario <u>INICIO</u>

Es uno de los fenómenos de correlación, en el que la yema apical ejerce la dominancia sobre el crecimiento de las yemas axilares subyacentes. El efecto inhibitorio de la yema apical sobre las yemas laterales se puede demostrar fácilmente si se procede a la remoción o eliminación de la yema apical; al poco tiempo de eliminada ésta se observará que las yemas laterales comienzan a brotar y a producir la ramificación del vegetal. (**Ver Imagen 11**)

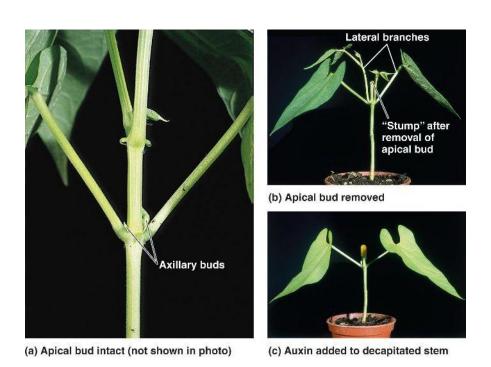
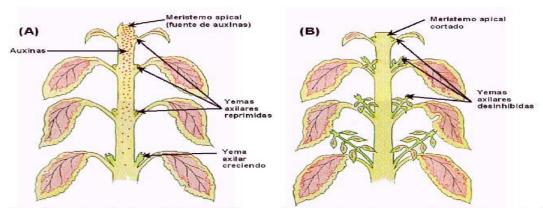


Imagen 11

Dicho proceso inicialmente se explicaba con el modelo de inhibición directa (**Ver Imagen 12**) de Thiman & Skoog (2005) con el que las auxinas en las yemas debería ser baja para poder iniciar su desarrollo por el contrario al cortar el ápice se demostró que las cantidades de AIA aumentaban en lugar de disminuir. Por lo tanto se detecta que existe una muy cercana relación hormonal, Taiz & Zeiger, con lo que el fenómeno de dominancia apical se debe fundamentalmente a la acción de dos hormonas: auxinas y citocininas, responsables ambas de la división celular.

Cuando existe el ápice vegetativo, las auxinas sintetizadas en él, ejercen un efecto sumidero en el traslado de las citocininas sintetizadas en la raíz, dirigiéndolas hacia el ápice, alcanzando allí una relación de concentración auxina/citocinina óptima, para la división y diferenciación celular y por ende el alargamiento del eje caulinar. (Ver Imagen 13)



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.

Imagen 12

DOMINANCIA APICAL

• LA APLICACIÓN DE
CITOCININA A UNA YEMA
AXILAR DORMIDA
PRODUCE CRECIMIENTO , DEJA
DE ESTAR INHIBIDA PERO POR
CORTO TIEMPO, PARA QUE SEA
CONTÍNUO EL CRECIMIENTO
SE NECESITA AIA

1

Lateral
FOORT

Taproor

ROOT Appix wii 50
Sport Appix wii 50

Imagen 13

Cabe destacar además la importancia e influencia del ABA en este fenómeno por la razón de que en las yemas que se encuentran más cercanas al ápice, los niveles de ABA son altos reduciéndose mientras las yemas se encuentran más alejadas o cuando el ápice es eliminado, con lo que la concentraciones de auxinas en el ápice ayudan a mantener altos nivel de ABA inhibiendo el desarrollo de la yema.

Existe una característica especial de las citocininas Lallana ya que estas se transportan al lugar de acción y una vez en él quedan inmovilizadas, dado de que si se aplican citocininas exógenamente sobre una yema, queda inmovilizada en él y juntamente con las auxinas provenientes del ápice y las hojas, de esa forma logra alcanzar un nivel óptimo de concentración para la brotación. Además de que las auxinas sintetizadas en el ápice vegetativo también pueden ejercer un efecto sumidero en el traslado de los nutrientes, determinando así la llegada de un flujo limitado o nulo de nutrientes a los brotes laterales. Se puede deducir que la dominancia apical es un fenómeno que abarca diferentes posibilidades en lo cual se ven una implicación directa e indirecta de otras fitohormonas



Relação entre auxinas e a dominância apical, a abscisão e a formação frutos Botânica Biologia.wmv

VER VIDEO (Doble click)

6. ELONGACIÓN INDUCIDA POR AUXINA INICIO

La velocidad de crecimiento inducido por auxina presenta la típica cinética bifásica. La fase I alcanza el máximo aproximadamente a los 18-20 minutos. La segunda fase de elongación se observa a partir del minuto 35, aumentando su velocidad hasta el minuto 120 donde la velocidad de crecimiento alcanza un valor aparentemente estacionario. La elongación total y la velocidad de crecimiento son similares a otros datos ya publicados.

En la siguiente sección, se presenta el efecto del HCF III (Hexacianoferrato III (ferricianuro) aceptor exógeno del sistema redox del plasmalema), frente al HCF II (Hexacianoferrato II (ferricianuro) forma reducida del HCF III) en el crecimiento por elongación inducido por auxina. La adición exógena de HCF III, en presencia de IAA, produce una estimulación de la elongación.

Esta estimulación es estadísticamente significativa y además no modifica la respuesta bifásica del crecimiento por elongación. El HCF III aumenta la velocidad de crecimiento de la fase I, en cambio el máximo de la fase II no presenta diferencias significativas. Por el contrario, la adición de HCF II a la mezcla de reacción, no produce ningún efecto estadísticamente significativo en la velocidad de crecimiento en ninguna de las dos fases. Estos datos indican que el efecto del HCF III no es debido a la presencia en la mezcla de reacción de los iones K+, ya que la forma reducida de HCF III no tiene ningún efecto. El efecto estimulador del HCF III en el crecimiento por elongación es dependiente de la concentración; en efecto, la adición de diferentes concentraciones de HCF III estimula el crecimiento.

7. EFECTOS FISIOLOGICOS INICIO

Retraso en la abscisión y senescencia

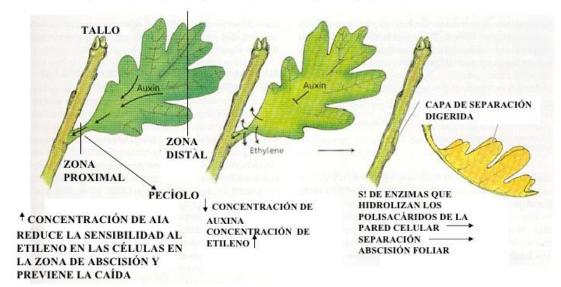
La abscisión es un proceso en el cual se produce la caída de hojas flores y frutos, por diferentes factores externos u endógenos, produciendo el envejecimiento y muerte de los órganos. Este proceso se lleva a cabo por que entre el tallo y el peciolo se va formando una capa de abscisión que debilita la unión. Taiz & Zeiguer (2006) mencionan que las auxinas inhiben el desarrollo de dicha zona dado que se ha comprobado con experimentos q al cortar el tallo y aplicar auxinas no se produce dicha zona.

Según Lallana & Lallana (2003) la abscisión de las hojas se mantienen en su posición por una elevada concentración de auxinas entre la región distal y la proximal ocurriendo normalmente en las hojas jóvenes y se reduce en las hojas viejas y en proceso de senescencia, en este último caso al reducir el AIA, el etileno aumenta provocando la formación junto con el ABA de la zona de abscisión. Este proceso se puede impedir con la aplicación directa de Citoquinina y giberalinas, los cuales actúan de manera indirecta ya que promueven la síntesis de auxinas elevando el gradiente de concentración. (Imagen)

Abscisión de órganos.

Las auxinas tienen un efecto general negativo sobre la abscisión de los órganos, retardando especialmente la caída de hojas, flores y frutos jóvenes. El movimiento de la auxina fuera de la lámina foliar hacia la base del pecíolo parece prevenir la abscisión inhibiendo la acción de la hormona etileno, principal efector de la formación de la zona de abscisión. Cuando los tejidos foliares envejecen, la producción de auxinas decrece, dando paso así a la acción del etileno y progresión de la abscisión. Sin embargo, también se han descrito casos en que aplicaciones de auxina exógena en el lado opuesto de la zona de abscisión (cerca al tallo) acelerarían el efecto del etileno sobre la abscisión (Doorn & Otead 1997). (Ver Imagen 14)

DESARROLLO BASÍPETO DE LA SENESCENCIA DE LA LÁMINA



Etileno aumenta la velocidad de senescencia foliar.

Proceso de desarrollo genético programado. Citocinina retrasa

Regulación de tropismos

Mientras el crecimiento puede ser definido como un proceso irreversible derivado de la elongación celular, los tropismos son movimientos de crecimiento direccionales en respuesta a un estímulo también direccional. El efecto que tienen las auxinas sobre el crecimiento de tallos y raíces es importante para controlar los tropismos.

Estas respuestas se concretan con curvaturas, giros o inclinaciones que realizan los tallos y raíces hacia un estímulo de luz (fototropismo), de gravedad (geotropismo o gravitropismo), o de contacto (tigmotropismo). Estos crecimientos direccionales se explican con el modelo clásico de Went,(1992) el cual describe que una distribución lateral diferencial de auxina en el tallo o raíz es responsable del crecimiento diferencial del órgano. En el caso del fototropismo, la auxina que se produce en el ápice, en vez de ser transportada hacia la base, es transportada lateralmente hacia el lado sombreado.

Asimismo, se han encontrado varias proteínas que actuarían como receptoras para el fototropismo (fototropinas). Una de ellas, NPH1, es fosforilada en un gradiente lateral durante la exposición a luz azul lateral. De acuerdo con el modelo clásico, la fosforilación en gradiente de NPH1 induciría de alguna manera el movimiento de auxina hacia el lado no iluminado del tallo o coleoptilo. Sin embargo, la regulación de la respuesta fototrópica es más compleja, pues la actividad de ésta y otras fototropinas varía dependiendo la calidad de luz y la acción de fitocromos Esmon. (2005). Una vez en el lado opuesto de la luz, la auxina es transportada en forma basipétala a la zona de elongación, donde aceleraría el crecimiento de esa zona con respecto a la zona iluminada, provocando la curvatura hacia la luz. (Ver Imagen 15)

De forma similar, el mismo modelo se puede aplicar para explicar las respuestas de tallos y raíces a la gravedad. Durante la respuesta geotrópica, si una planta en crecimiento se coloca de lado, el tallo tiende a curvarse hacia arriba y las raíces hacia el suelo. Cuando la planta está en posición horizontal, la fuerza de la gravedad hace que la auxina se distribuya mayormente en la parte inferior del tallo o raíz. Mientras en el tallo las auxinas estimulan el crecimiento de la parte inferior (ocasionando una curvatura hacia arriba), en raíces un mayor nivel de la hormona inhibe el alargamiento de las células, por lo tanto, las de la cara superior se alargan más y la raíz se curva hacia abajo

Esta re-distribución de auxina en la raíz podría deberse a la percepción de la gravedad por algunas células que se localizan en el casquete, caliptra o cofia Hou (2004). Estas células

(estatocisto) contienen los llamados estatolitos correspondientes a amiloplastos que sedimentan en repuesta al vector gravitacional (Imagen). Una ubicación basal de los estatolitos ocasionaría un transporte polar de auxina a lo largo del lado inferior desde la cofia hacia la zona de elongación de la raíz, donde retardaría el crecimiento. (**Ver Imagen 16**)

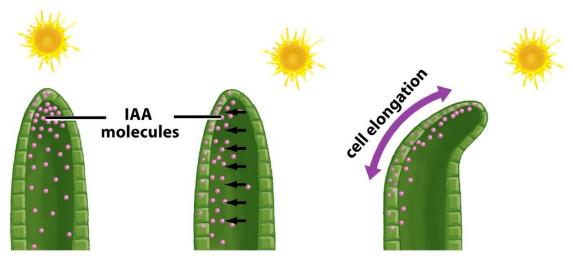


Imagen 15

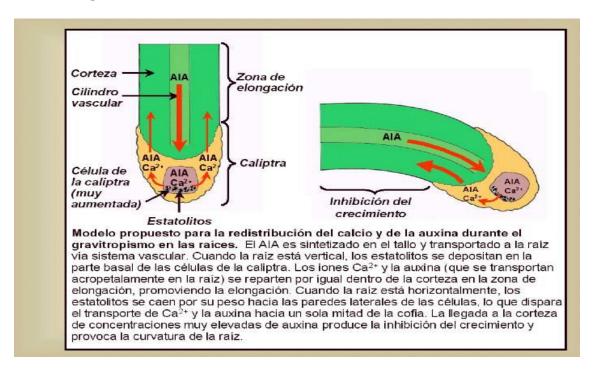


Imagen 16



Ação das auxinas no fototropismo e no geotropismo Botânica Biologia[1].wmv

VER VIDEO (Doble click)

Las auxinas regulan el desarrollo del fruto

Existen numerosas evidencias que sugieren que las auxinas están implicadas en la regulación del fruto. Las auxinas se producen en el polen y en el endospermo y el embrión de semillas en desarrollo y es posible que el estímulo necesario para el crecimiento del fruto sea consecuencia de la polinización. Una polinización satisfactoria inicia el crecimiento del ovulo, es lo que se conoce como cuajado del fruto. Tras la fertilización, el desarrollo del fruto puede depender de las auxinas producidas en las semillas en desarrollo. El endospermo puede aportar las auxinas durante la primera etapa del desarrollo del fruto y el embrión en desarrollo puede sustituirlos como fuente principal de auxinas durante etapas posteriores. (Taiz & Zeiger 2010)

Las auxinas se producen en el polen, endospermo y embrión de las semillas en desarrollo. La polinización puede ser considerada como el estímulo para el crecimiento del fruto. La polinización inicia el crecimiento del óvulo (cuajado del fruto), tras la cual el desarrollo del fruto puede depender de las auxinas producidas en las semillas en desarrollo. El endospermo puede aportarlas en la primera etapa de desarrollo del fruto y el embrión en desarrollo puede hacerlo en las etapas posteriores.

- (A) Fruto es un receptáculo hinchado cuyo crecimiento está regulado por la auxina producida por las semillas, que son los verdaderos frutos aquénicos.
- (B) Al eliminarse los aquenios, el receptáculo no tiene desarrollo normal
- (C)Al pulverizar el receptáculo sin aquenios con AIA se reestablece el crecimiento y el desarrollo normal.

Los primeros usos comerciales fueron para prevenir la caída de hojas y frutos, estimular la floración en piña, enraizamiento de esquejes, inducir frutos partenocarpicos. En éste último caso las flores no polinizadas son tratadas con auxinas, las que actúan induciendo al cuajado de los frutos, que dispara la producción de auxinas endógenas por parte de ciertos tejidos del fruto para completar el proceso de desarrollo (**Ver Imagen 17**).

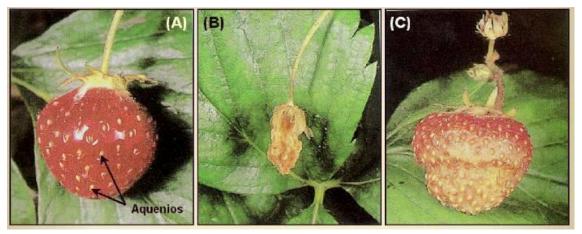


Imagen 17

Diferenciación vascular.

Las auxinas controlan la división celular en el cambium donde ocurre la diferenciación de las células que darán origen a los elementos de floema y xilema. Su mayor efecto se advierte en la diferenciación del xilema. El número de elementos de xilema que se forman en tallos decapitados tratados con AIA es proporcional a la cantidad de hormona aplicada (Bhalerao 2002).

8. MOVIMIENTO DE LA AUXINA ATRAVES DE LA PLANTA INICIO

Las hormonas vegetales tienen la capacidad de transportarse desde su lugar de biosíntesis hasta los órganos vegetales donde ejercen su acción. No obstante las hormonas vegetales, a diferencia de las hormonas animales, pueden ejercer una acción local en las mismas células donde se produce su biosíntesis.

Las auxinas son transportadas por células no vasculares como las células del cambium o las células parenquimatosas parcialmente diferenciadas asociadas al floema. Su transporte es polar, lo que implica un gasto de energía para poder realizar el mismo. Las principales características del transporte polar son las siguientes:

• La velocidad del transporte es una 100 veces menor que por floema pero 10 veces mayor que la de la difusión simple.

- La dirección del transporte es unidireccional, se produce desde el ápice hasta la base del tallo en el vástago (transporte basípeto) con independencia de la posición del tallo. En la raíz el transporte es acrópeto (desde la base de la raíz hacia el ápice)
- El transporte de auxinas 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 de auxinas se ha propuesto la Hipótesis Quimiosmótica:

La Hipótesis Quimiosmótica (**Ver Imagen 18**), se basa en el gradiente de pH entre la pared y el citoplasma, la permeabilidad selectiva de la membrana y la localización de transportes específicos en la base de las células transportadoras. El mecanismo de transporte propuesto se basa en cómo serían transportadas las moléculas de ácido indolacético. La entrada de las moléculas de AIA a la célula se produciría por toda la superficie celular mediante transportadores de entrada (en ese caso es por simporte) o por difusión del AIA no disociado (AIAH).

La difusión seria favorecida por el gradiente de pH existente a ambos lados de la membrana (mayor pH en los espacios intercelulares y en la pared celular). El gradiente seria generado por bombas protónicas de la membrana plasmática. La membrana permeable al AIAH permitiría la entrada de las moléculas que una vez en el interior de la célula se disociarían en AIA- + H + debido al mayor pH del citoplasma.

La membrana es impermeable al anión AIA que solo podría salir de la célula mediante transportadores específicos localizados únicamente en la base de las células transportadoras. Fuera de la célula el bajo pH permitiría la formación de AIAH que pasaría a la célula siguiente por difusión o mediante un transportador de entrada.

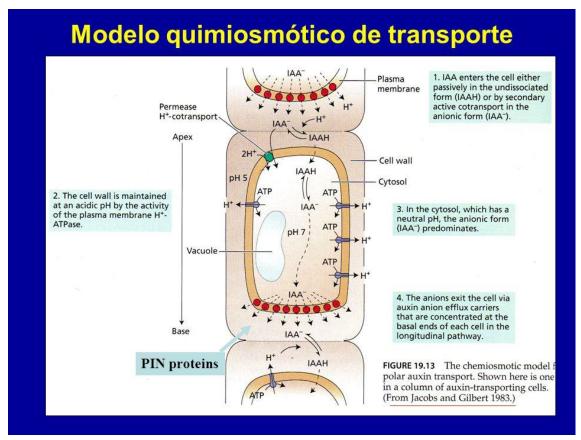


Imagen 18

9. EFECTOS EN LA APLICACIÓN DE AUXINA EXÓGENA INICIO

MONTEIRO (1986) y PICKEN (1984), quienes señalan que al aplicar auxinas exógenas en el caso del fruto, no aumenta el número de frutos y el porcentaje de cuaja, sino que solo mejora el tamaño de los frutos con respecto al control sin aplicación. Una explicación de Monteiro (1986) a este hecho, sería el fuerte sink que imponen los frutos que cuajan primero luego de la aplicación de auxinas exógenas.

El desarrollo de flores y frutos. Plantas que son tratadas con inhibidores de transporte de auxinas o plantas mutantes defectuosas en transportar auxina muestran deformidades en las inflorescencias y en la arquitectura floral, lo que sugiere que esta hormona es necesaria para un adecuado desarrollo de flores Pfluger & Zambryski (2004). De igual manera la aplicación de auxina en forma exógena induce el desarrollo floral en varias especies. Asimismo, auxina contribuye con el crecimiento normal de frutos.

Un ejemplo clásico lo constituyen aquenios de frutilla que fallan en completar su crecimiento (cuaje) cuando se les ha retirado las semillas, fuentes de auxina endógena. Sin embargo, la aplicación de auxina a estos frutos sin semillas es capaz de restaurar el desarrollo de frutos normales. Además auxina tendría un efecto positivo sobre la maduración de algunos frutos al promover de alguna manera la síntesis de etileno.

El proceso de floración siempre ha sido considerado como una etapa de desarrollo el cual es un paso más allá de la etapa vegetativa. El concepto aceptado es que algunos cambios son producidos en plantas inducidas a florecer lo que lleva a la producción endógena de un compuesto específico que controla el proceso de floración (Ben &Tal, 1986).

10. LAS AUXINAS EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE LUZ INICIO

Tanto la ausencia como la presencia excesiva de luz provocan un cambio en la concentración de Auxinas, la cual lleva a la planta a reaccionar de manera diferente ante diversas condiciones ambientales. Como es el caso de plantas sometidas a luz intensa y constante ya que Según Weier & Barbour (1974) en este punto los niveles de ácido indolacetico disminuyen produciendo más brotes laterales, y menos elongación vertical.

De acuerdo a los experimentos realizados en el Laboratorio de Biología del Colegio Ntra. Sra. De la Paz, las plantas que se sometieron a luz directa disminuyeron sus niveles de auxinas asiéndolas más débiles, y provocando a su vez plantas más frondosas con numerosas yemas laterales, Por el contrario, en las planta en la oscuridad se detectó una concentración de auxinas sumamente alta, que indujo una elongación celular mayor, pero las ramas laterales fueron casi nulas.

Una planta sometida a luz total también sufre de ciertas consecuencias que se basan principalmente en la variación de concentración de auxinas. Aunque existe el ácido indolbutírico (AIB), auxina sintética que suele ser usada en el enraizamiento de estacas por su estabilidad a la luz y así ejercer un mejor efecto

11. APLICACIONES EN LA AGRICULTURA INICIO

Las auxinas han tenido mucha importancia y aplicación en la agricultura, debido a que estimula diferentes procesos fisiológicos en la planta dentro de las que se menciona los siguientes:

Propagación asexual

Uno de los principales usos de las auxinas ha sido en la multiplicación o propagación asexual de plantas, ya sea por estacas, esquejes, etc. El ácido indolbutírico (AIB) es la auxina más utilizada para este efecto por su estabilidad y poca movilidad; la otra auxina utilizada ha sido el ácido 1-naftalenacético (ANA), aunque es más móvil y, por tanto, sus efectos son a veces menos consistentes. Con todo, estos dos compuestos son más potentes que el ácido indolacético. Es el caso además del enraizamiento de estacas, 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. (**Ver Imagen 19**)

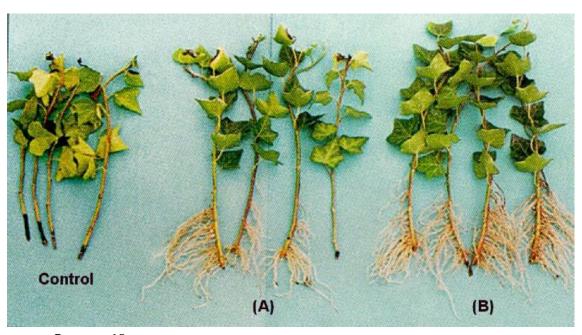


Imagen 19

Sujeción de frutos

Con el uso de auxinas los agricultores pueden controlar cuando caerá el fruto, ya que pueden aumentar el amarre de frutos en ciertas especies y condiciones como en la naranja o toronja pero existen otros cultivos que esta aplicación no tiene resultados o es inconsistente o en mezcla con otras hormonas puede favorecer el amarre en ciertas especies. Al momento de su aplicación se sabe hacer con mucho cuidado ya que un exceso de auxina estimulara la síntesis de etileno provocando la maduración y caída del fruto. Esto se utiliza en manzano, naranja, limón y toronja, con ANA o 2,4-D. La respuesta se basa en una competencia hormonal auxina etileno para inducir o inhibir la formación de la zona de abscisión en el pedúnculo de los frutos.

Desarrollo del 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. Junto con giberalina se estimula el cuajado del fruto sin necesidad de polinización para producir frutos partenocarpicos.

Caída de frutos

En algunos cultivos se requiere el raleo de frutos, es decir, la inducción de su caída con la finalidad de lograr una producción de mayor calidad y de evitar fluctuaciones interanuales importantes de la producción. El ácido 1-naftalenacético ha sido efectivo para este propósito. El objetivo puede consistir en la eliminación parcial de frutos jóvenes para reducir la competencia, sea para mejorar el tamaño de los frutos que permanecen en el árbol (manzano, pera) o bien para reducir los efectos negativos que tendrían los frutos en la formación de flores del ciclo anual siguiente (manzano y olivo). La auxina aplicada induce la formación de etileno y causa el aborto de embrión, con lo que se detiene su desarrollo y se induce la caída de los frutos.

Acción herbicida

El 2,4-D auxina sintética, es el herbicida más utilizada para el control de malezas de hoja ancha o dicotiledóneas, afectando el equilibrio normal de la planta, estas son más sensibles al herbicida que las monocotiledóneas, y se puede usar de manera selectiva en dichos cultivos. Los compuestos 2,4-D, 3, 5,6-TPA, 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 estos síntomas son efectos tipo etileno. (**Ver Imagen 20**)



Imagen 20

12. ANTAGONISMO Y SINERGISMO HORMONAL <u>INICIO</u>

	Fenómeno	Citoquinina	Etileno	ABA	Giberalina	Autor
	Dominancia	Ant		Sin		Lincoln
	apical					Taiz,Eduardo
						Zeiger
	Retraso en					Lallana, VH y
	senescencia	Sinerg	Ant		Sinerg	Lallana, Ma
	foliar					
	Desarrollo				Sinerg	Peter H.
Auxina	del fruto					Raven,Ray F
	Elongación	Ant	Ant	Ant	Sinerg	-Jorge Herrera y
	del tallo					Ramiro Alizaga
						- Purves,David
						Sadava
	Impide	Sinerg	Ant	Ant	Sinerg	Jorge Herrera y
	Abscisión					Ramiro Alizaga
	Engrosamient	Sinerg	Sinerg		Sinerg	Peter H.
	o del tallo					Raven,Ray F

13. OBTENCION DE AUXINAS NATURALES <u>INICIO</u>

Un método para obtener auxinas naturales es el método a base de lentejas. Para estimular el crecimiento, podemos aportar a las plantas nutrientes u hormonas. Se pueden crear en de forma casera auxinas ecológicas, preparando un agua de riego rica en auxinas y para ello, únicamente se necesitan 100 gr de lentejas, dejándolas en remojo en un vaso de agua durante 8 horas. Transcurrido este tiempo, se colocan y reservan el agua, pues ésta ya es rica en auxinas. Se dejan las lentejas entre servilletas de papel ligeramente humedecidas hasta que desarrollen unos 3 cm de raíces. Las raíces se cortamos y desechamos el resto, machacando raíces en un mortero y sumergiendo en medio litro de agua durante 24 horas en un lugar oscuro.

De esta forma tenemos un compuesto rico en auxinas que. La mezcla será agua de riego estimuladora del crecimiento de las plantas. (Video)



14. EXPRESIÓN GENÉTICA DE LAS AUXINAS INICIO

Expresión génica. Auxina rápidamente ocasiona la acumulación transitoria de tres familias de genes: SAURs (por small auxin upregulated RNAs), genes tipo GH3 y Aux/IAA Abel & Theologis, (1996). Aunque se desconoce la función exacta de muchos de estos genes, varios de ellos están involucrados en conjugación y degradación de auxina y en mermar la señal por la hormona. Por ejemplo, las proteínas AUX/IAA forman dímeros con los factores de transcripción ARF inhibiendo la unión a elementos de promotor que responden a auxina (Liscum & Reed 2002).

Una vez degradados AUX/IAA, los factores ARFs pueden formar homodímeros e inducir la expresión de varios genes blanco y desatar distintas respuestas fisiológicas comúnmente medidas como respuestas de crecimiento. La inducción de muchos de estos genes ocurre en cuestión de minutos, como es el caso de los genes SAUR (small auxin up-regulated RNAs), los que se localizan en la zona de mayor elongación de tallos durante respuestas trópicas Li et (1991). La expresión de otros puede tardar horas, implicándolos en respuestas de largo plazo.

Entre éstos que se expresan más tardíamente están genes que codifican a enzimas tipo GST (glutatión S-tranferasa; estimulados también por exposición a metales y otras condiciones de estrés), así como genes que codifican para ACC sintasas, enzimas clave en la biosíntesis de etileno

15. RECEPTORES DE LAS AUXINAS INICIO

Receptores de auxinas. Por muchos años la búsqueda de receptores para auxinas se ha basado en el estudio respuestas características como la elongación de coleoptilos y la inducción de raíces o tallos regulado por el balance auxinas y citocininas Extractos de distintas especies han sido usados para obtener fraccionamientos sub-celulares en búsqueda de proteínas

capaces de unir IAA y auxinas sintéticas Jones (1994). Proteínas candidatas han sido distinguidas en fracciones de membrana, de retículo endoplásmico y citoplásmicas.

Una de ellas, ABP1 (por auxin binding protein) fue por algún tiempo considerada como un posible receptor, debido a que plantas que carecían de ella perecían. Sin embargo, ABP1 no se asemeja a otros receptores hormonales y no cumple con regular múltiples genes afectados por auxina, ni explicar todos los efectos causados por la hormona. Por su localización retículo endoplásmico ABP1 podría estar involucrada en conjugación o transporte intracelular de auxina. Sin embargo, analizando mutantes de respuesta a auxina, recientemente se logrado identificar una proteína, TIR1, como el receptor de auxina. TIR1 es una proteína del tipo "caja F", que se une a reguladores transcripcionales AUX/IAA que reprimen genes que responden a auxina y los marca para ser ubiquitinados y luego degradados por el proteasoma 26S.

La unión de auxina a TIR1 activaría su interacción con AUX/IAA incitando la degradación de estos represores Dharmasiri (2005), Kepinski & Leyser (2005). En Arabidopsis existirían otras 4 proteínas "caja F" que cumplirían función similar a TIR1 y entre todas gobernarían las señales de auxinas (Dharmasiri 2005)

BIBLIOGRAFIA

- B. Coll, J., N. Rodrigo, S. García, Sánchez Tames, R. (1992). "Fisiología Vegetal. Editorial Pirámide. Madrid"
- Curtis, H. y Barnes, N.S. (1997). "Invitación a la Biología". Ed. Panamericana.
- D. Carrasco L. "El Sistema Redox Del Plasmalema Y El Crecimiento Por Elongación Celular" (Pág. 31)
- F. .Castro. "Agricultura, biotecnología y propiedad intelectual", pág. 32
- Hartmann, H.T.; Kester, D.E.; Davies, F.T.; Geneve, R.L. "Propagación de plantas: Principales Prácticas."
- H. Curtis, A. Schnek Curtis. "Biología" pág. 890
- J. Azcon-Bieto y M. Talón. (1,996). Fisiología y bioquímica Vegetal. 1ra edición
- J. Azcon- Bieto, y, M Talón (2000). Fundamentos de Fisiología Vegetal. Mc Graw Hill Interamericana, Madrid.
- J. herrera, R. Alizaga, E. Guevara, V. Jiménez. "Germinación Y Crecimiento de la Planta" pág. 77, 59
- J. Fleming (2009). "Planta anual Reseñas, Comunicación intercelular en Plantas."
 pág. 296
- Jiménez, "Biología celular y molecular" pág. 576
- L. Cossío, Corrección: Ing. Agr. María A. Marasssi. Fisiología vegetal (2013)

- Lallana, VH y Lallana, Ma. "Manual de prácticas de laboratorio de fisiología vegetal" (pág. 12, 18)
- L. Bögre, G. Beemster (2008). "Señalización del crecimiento de las plantas". Pág. 152
- L. Taiz, E. Zeiger (2006). Fisiología vegetal (pág. 626, 815, 626)
- N. A. Campbell. "Biología: conceptos y relaciones", pág. 667
- P. Raven, Ray F, Susan E. Eichhorn. Biología de las plantas Volumen 2, pág. 476, 492
- P. D. Sadava. "Vida la ciencia de la biología octava edición" pág. 815
- R. Gardueñas M. (1,993). Control hormonal del Desarrollo de las Plantas
- Z Xu, J. Li, Y. Xue, W. Yang. "Biotecnología y Agricultura Sostenible 2006" pág. 355.

Páginas web consultadas

- http://www.monografias.com/trabajos10/auxinas/auxinas2.shtml#ixzz3c4lPQPM2
- http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_14.htm
- http://www.biosci.uga.edu/almanac/bio_104/notes/apr_17.html
- http://www.whfreeman.com/life/update/.
- http://html.rincondelvago.com/influencia-de-la-luz-en-las-plantas.html
- www.jardineriaon.com/auxinas-ecologicas-para-el-crecimiento.html
- http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/Reguladores%20de%20Crecimient o%20en%20las%20plantas.pdf
- http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/Reguladores%20de%20Crecimient o%20en%20las%20plantas.pdf