

Tema 9. Respuestas de las plantas a señales internas y externas

- Introducción. Vida sedentaria y percepción de estímulos
- La transducción de la señal une la percepción de un estímulo con la respuesta
- Las hormonas vegetales
- Las respuestas a la luz
- Respuestas de las plantas a otros estímulos
- La defensa vegetal



Introducción

Plantas son:

organismos sésiles.

organismos autótrofos.

Morfología y fisiología de las plantas está siempre adaptada al entorno



Programas de desarrollo en plantas muestran una gran plasticidad

- Amplia variedad de formas y hábitos de crecimiento
- Fuertemente modulados por condiciones medioambientales

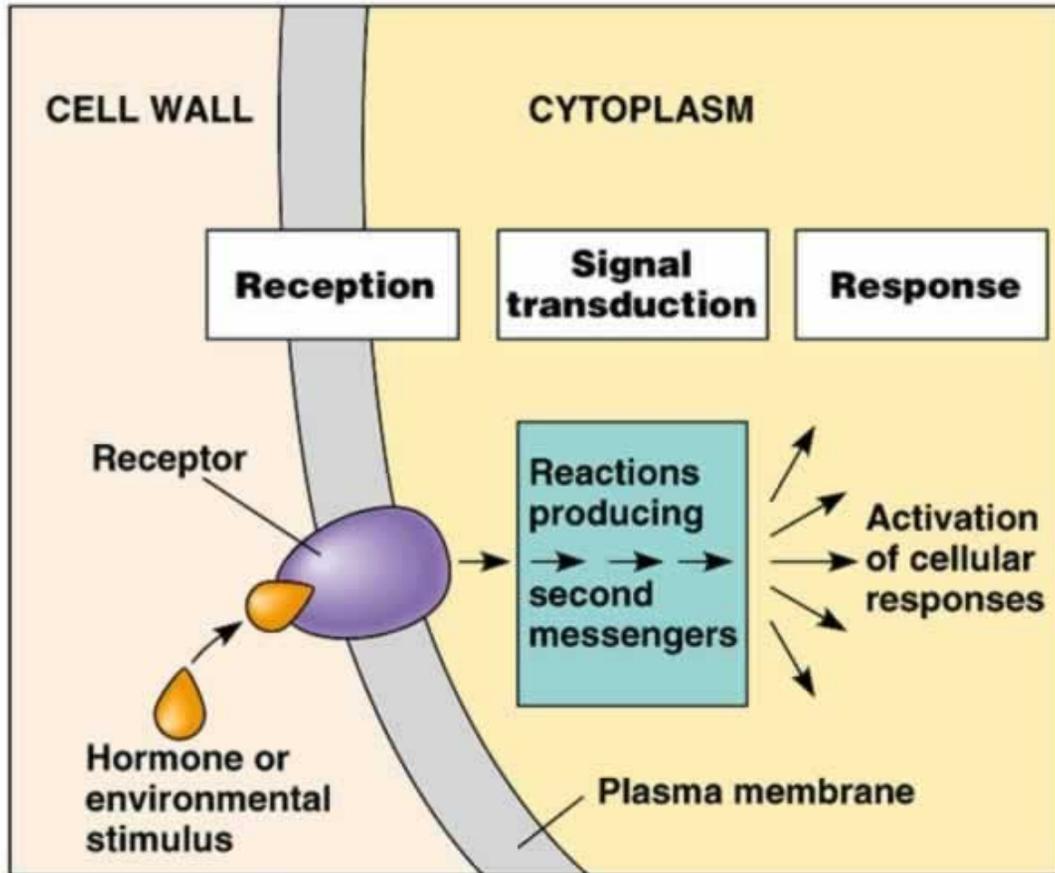


Imagen tomada de:
www.alegria.com/img/elhierro/sabina_.jpgc



Imagen tomada de prácticas de Fisiología Vegetal. 1 curso. ITA, esp. HF. ETSIA. UPCT

¿Cómo los organismos perciben y responden a los estímulos ambientales?



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

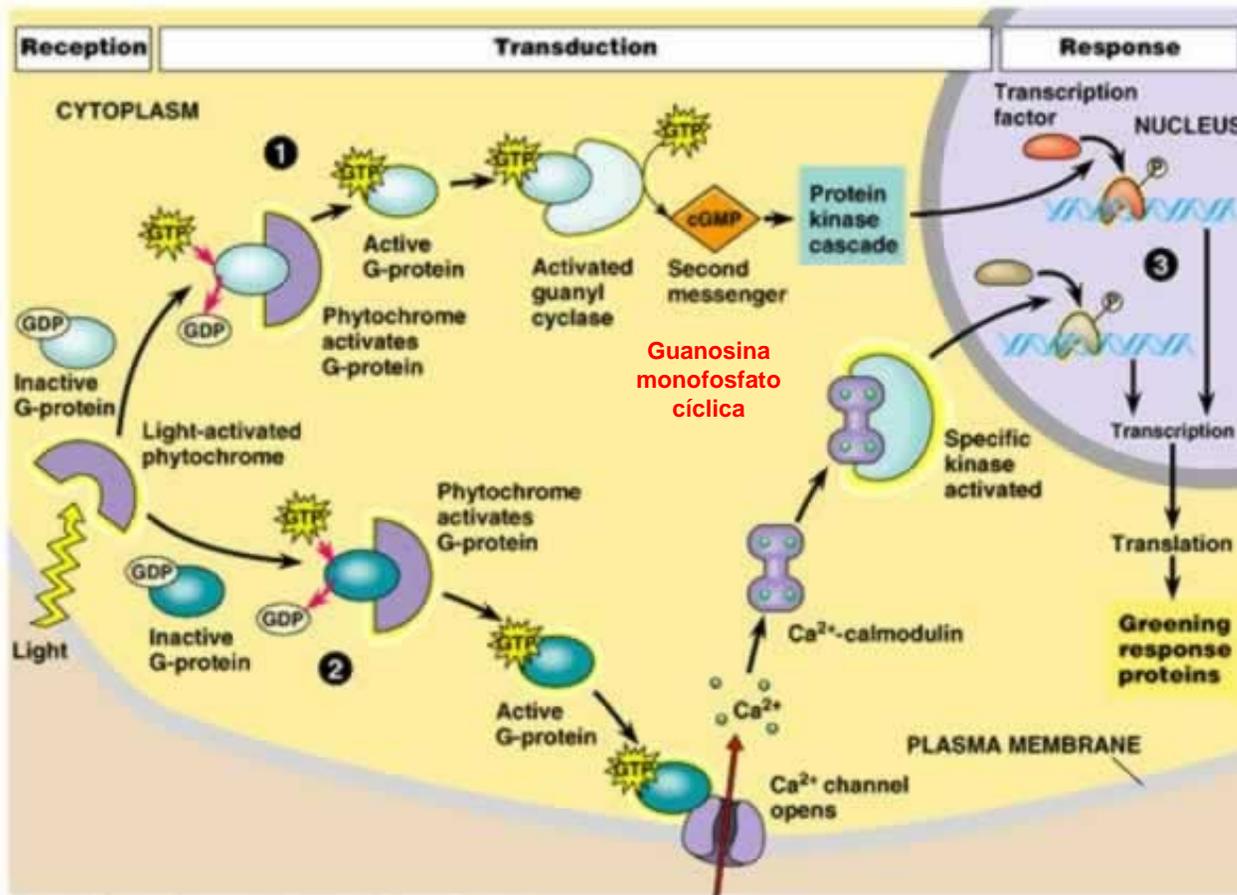


En la oscuridad:

Tallos altos, engrosados y hojas no expandidas. Adaptación que facilita la emergencia de los mismos.



Tras una semana de exposición a la luz: se desarrollan las hojas, tallos cortos y largas raíces.



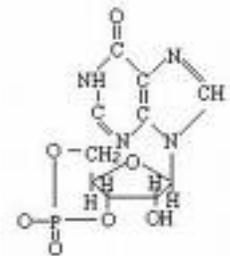
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Receptor: Percepción y transducción de la señal. Alta sensibilidad

Ruta de transducción de la señal: Amplificación de la señal: síntesis de segundos mensajeros

Respuesta: Activación de una o más respuestas celulares

Proteínas G: enzimas de la superfamilia de la GTPasa. Constan de varias subunidades: una liga al GTP; otra interactúa con el receptor pero tras la unión de la hormona al receptor. Una vez activadas, activan una serie de enzimas que regulan la producción de segundos mensajeros, que a su vez activan a proteínas quinasas que se fosforilan secuencialmente y, finalmente activan a factores de transcripción que inducen la expresión de genes específicos. Localización: MP o citoplasma.



Respuesta

Regulación de la transcripción

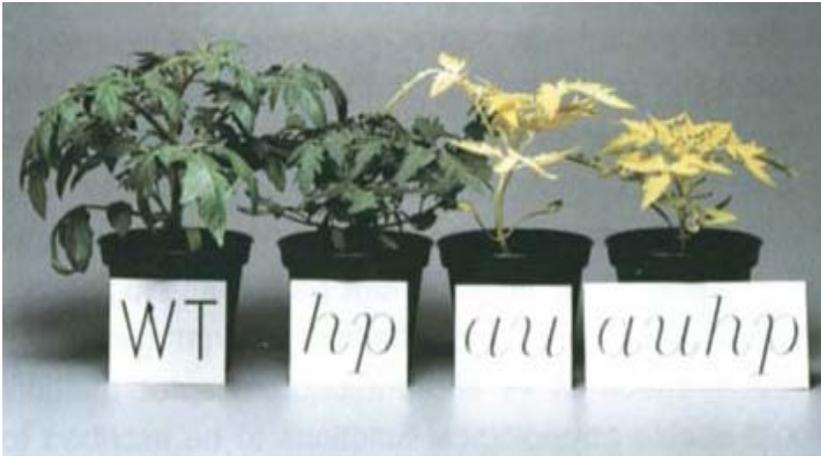
Activación de factores de transcripción

Modificaciones post-transcripcionales

Fosforilación de proteínas mediante la actividad de ***proteín quinasas***.

Eliminación de fosfato mediante ***fosfatasas***.

¿Cómo se ha demostrado que el fitocromo participa en la desetiolación?



Mutante *aurea* de tomate:
menores niveles de fitocromo.
Luz: débil coloración verdosa;
"color dorado": carotenoides.



¿Es posible que el mutante *aurea* presente una respuesta de desetiolación similar a la observada en una planta normal?

Inyección de fitocromo aislado de otras plantas



¿Qué proteínas están implicadas en la desetiología?

- Enzimas implicadas en la **fotosíntesis**
- Enzimas implicadas en la **síntesis de clorofilas**
- Enzimas implicadas en la **síntesis de hormonas**: compuestos que coordinan las actividades de todas las células, tejidos y órganos de las plantas

Cada hormona, cada estímulo externo origina una o más rutas de señalización de igual complejidad que la desetiología.

Características de las rutas de señalización:

rapidez,

sensibilidad,

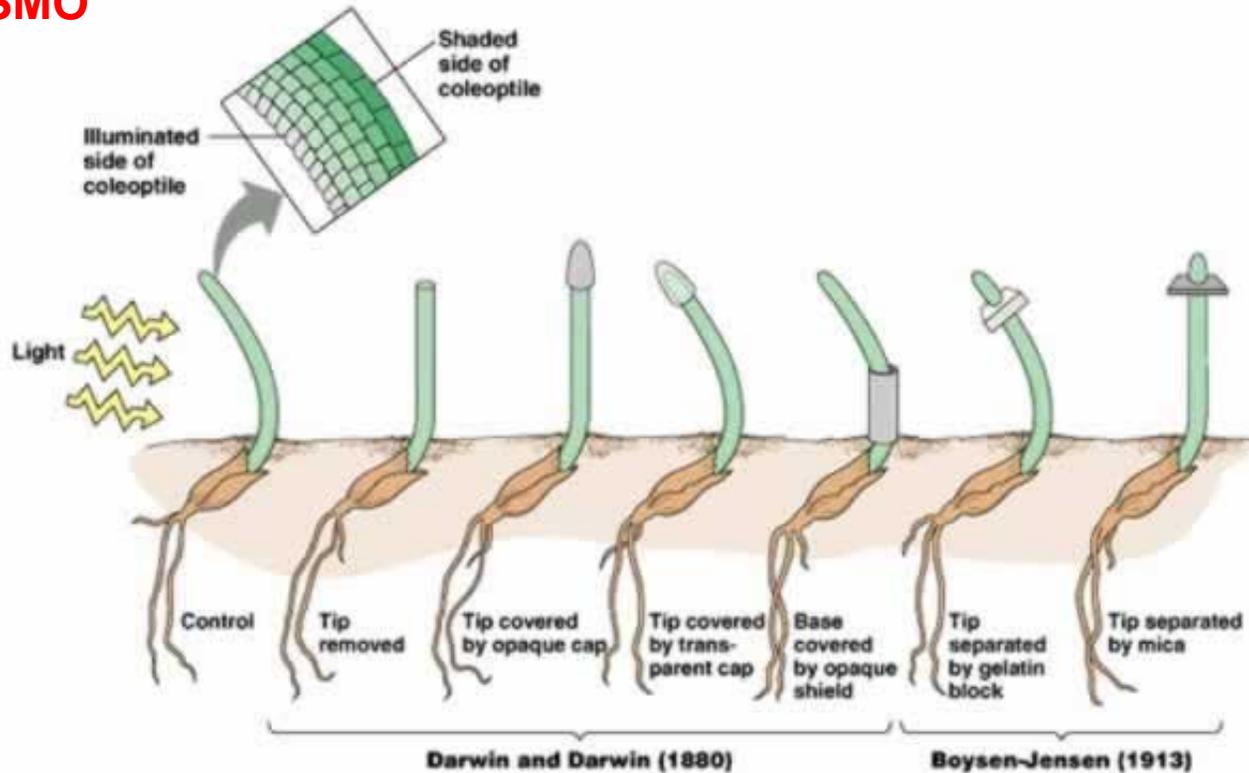
especificidad.

El descubrimiento de las hormonas vegetales

Charles Darwin y Francis Darwin. *The Power of Movement in Plants*. 1881.

FOTOTROPISMO

Irradiación unilateral

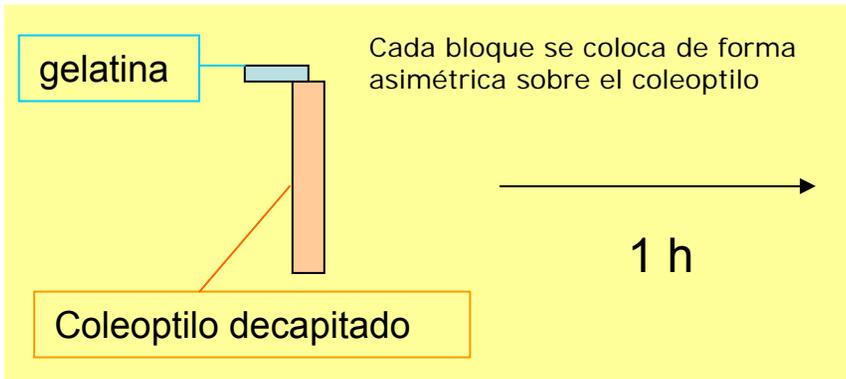
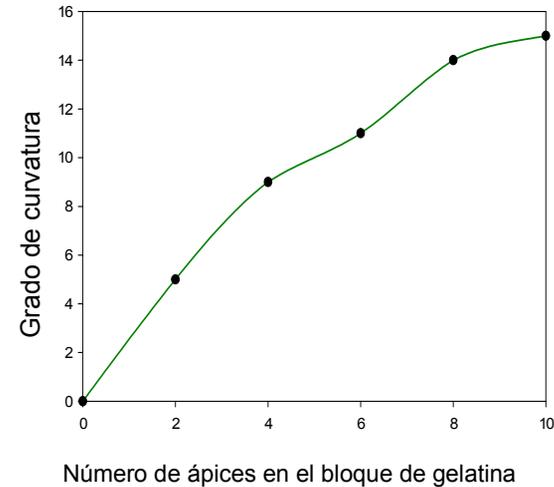
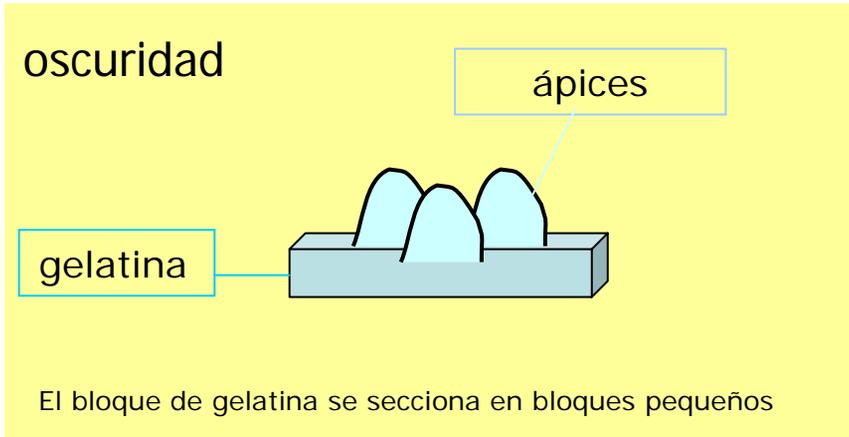


Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Debemos concluir, por tanto, — escribieron — que cuando las plántulas son expuestas libremente a una luz lateral se transmite cierta influencia desde la parte superior a la parte inferior, que obliga a la planta a encorvarse."

Demostró que la señal era un compuesto químico

1926. Frits W. Went consiguió aislar esa "influencia".



El coleoptilo decapitado se curva en la oscuridad. El ángulo de curvatura puede medirse

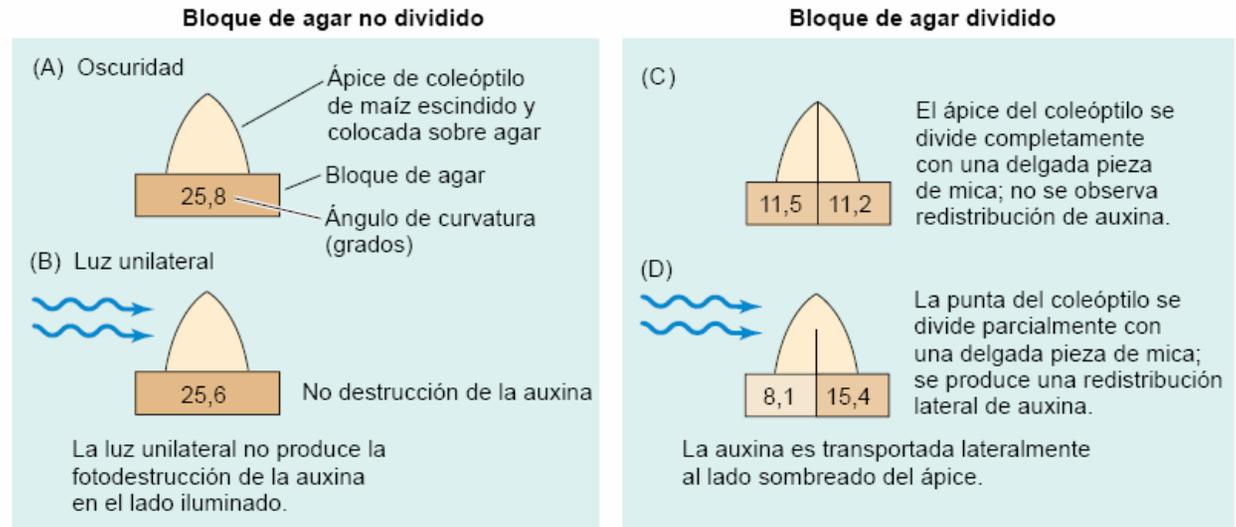
Adaptado de: Taiz & Zeiger 2006. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc.

auxina (griego *auxein*, incrementar)

Hipótesis para explicar la curvatura del coleóptilo hacia la luz

Experimentos de Darwins y Went

Hipótesis clásica



Illuminación unilateral: distribución asimétrica de auxinas que hace que las células de la región no iluminada se elongen más que las que perciben la luz.

Estudios de fototropismo en otros órganos (tallos)

Illuminación unilateral:

- No distribución asimétrica de auxinas.
- Presencia de un inhibidor. Mayores niveles en la región iluminada.

Concepto de hormona vegetal

- Sustancias orgánicas *sintetizadas por las plantas*
- Afectan a los procesos fisiológicos a *concentraciones < 10⁻⁶ M*
- El control de la respuesta hormonal se lleva a cabo:
 - cambios en la *concentración* y
 - la *sensibilidad* de los tejidos a las hormonas.

Compuestos inorgánicos (Ca^{2+} , K^+)

- promueven diversas respuestas fisiológicas
- ***no son sintetizados***

Fitorreguladores sintéticos como el 2,4-D (análogo auxínico).

Sacarosa

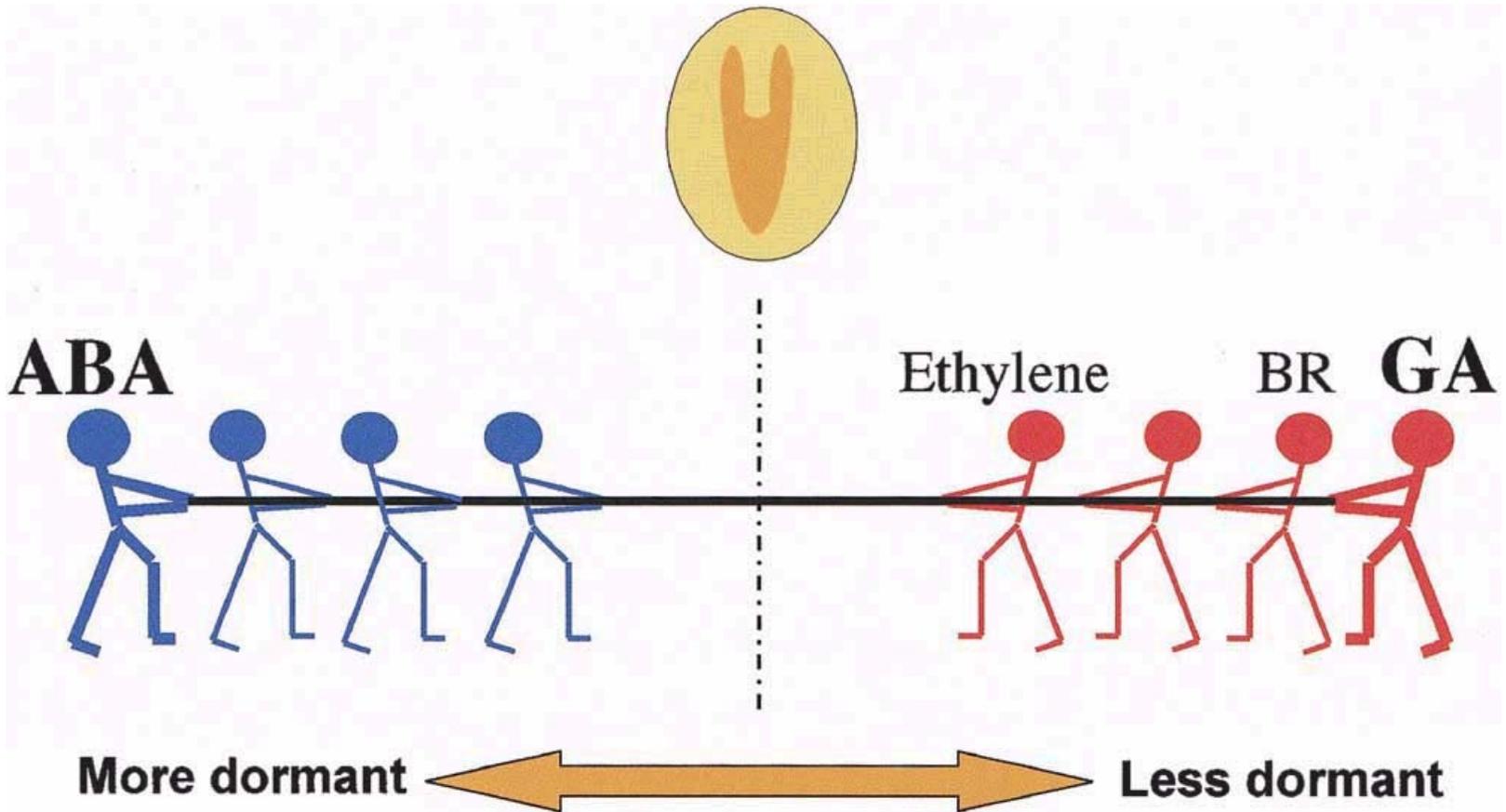
- compuesto orgánico sintetizado por la planta,
- produce efectos en el desarrollo a concentraciones >1 mM

No se consideran hormonas vegetales

Las hormonas vegetales no cumplen estrictamente el concepto clásico de hormona animal

- **Plantas: ausencia de glándulas endocrinas.**
 - Cualquier órgano puede sintetizar hormonas, aunque de forma y manera diferente
- **Transporte de hormonas.**
 - No es un componente esencial para la acción hormonal
- **Concepto de células diana en plantas es impreciso**
- **Control de la respuesta hormonal:**
 - cambios en la concentración hormonal y
 - en la sensibilidad de los tejidos (correlacionado con el número de receptores/afinidad; capacidad de respuesta)
- **Las funciones reguladas por las hormonas vegetales se solapan**
 - Cualquier hormona vegetal ejerce efectos notables sobre la mayoría de las fases del desarrollo de las plantas.
 - El control hormonal del desarrollo: determinado por el balance de distintos grupos hormonales: “activadores” e “inhibidores”

El letargo (dormición) de semillas



Ausencia de germinación.

Semilla viable

Sobrevivir largo tiempo

Favorecen la germinación

Hormonas vegetales

Auxinas

Giberelinas (GAs)

Citoquininas

Ácido abscísico (ABA)

Etileno

Brasinoesteroides (BR)

Otras moléculas

Ácido salicílico

Poliaminas

Ácido jasmónico

Sistemia

- Parecen tener un papel hormonal
- En estudio/discusión

Auxinas

1933 Kögl y Thimann AIA, orina y extractos de *Rhizopus suinus*

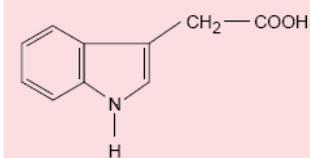
1940s Temperman y Saxton, desarrollo de auxinas sintéticas

1946. Identificación del AIA en plantas

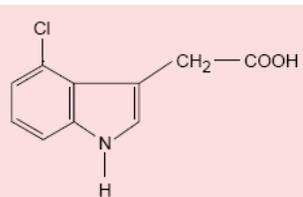
Auxina:

“cualquier sustancia química tanto natural como sintética que promueve la elongación de los coleptilos y de segmentos de tallos”.

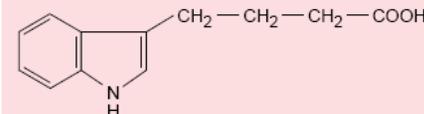
“compuestos con actividad biológica similar a la ejercida por el ácido indol-3-acético (AIA)”.



Ácido indol-3-acético (IAA)

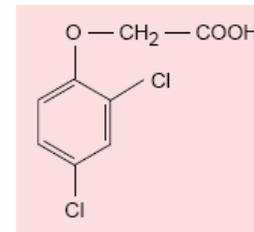


Ácido 4-cloroindol-3-acético (4-Cl-IAA)

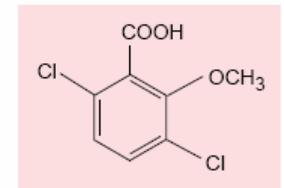


Ácido indol-3-butírico (IBA)

Auxinas encontradas en plantas



Ácido 2,4-diclorofenoxi-acético (2,4-D)

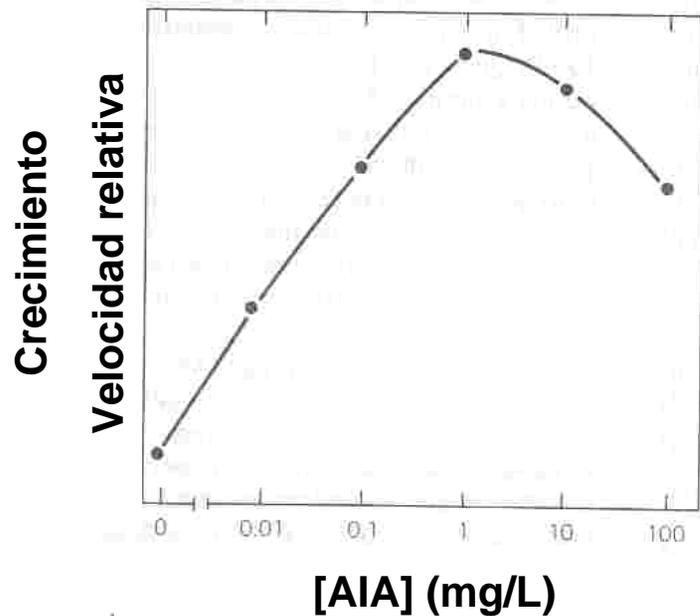
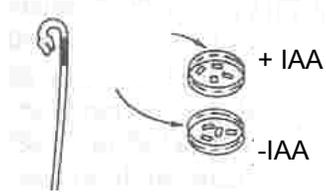


Ácido 2-metoxi-3,6-diclorobenzoico (dicamba)

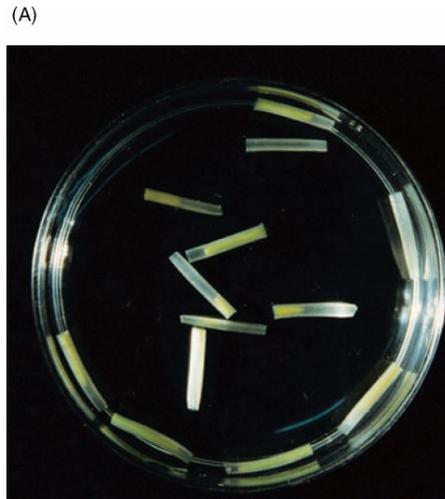
Auxinas sintéticas

Las respuestas que se producen tras la aplicación de auxinas dependen de la concentración

Sección subapical de 5 mm

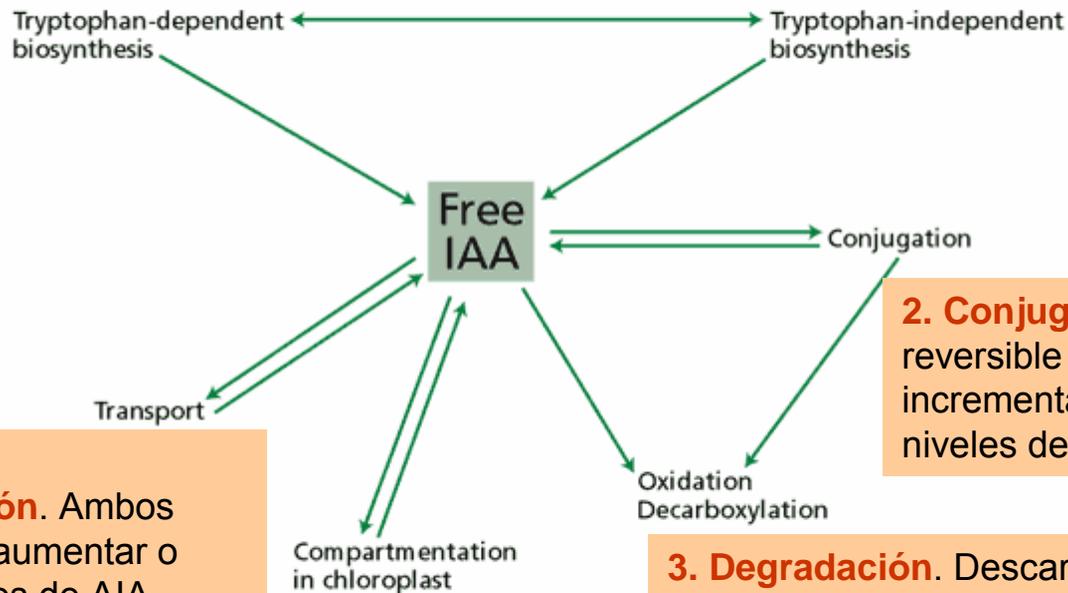


Concentraciones supraóptimas reducen el crecimiento hasta inhibirlo



Regulación de los niveles de AIA

1. Biosíntesis. Rutas dependientes e independientes de triptófano. La biosíntesis tiene lugar en tejidos de crecimiento activo: meristemo apical del tallo, hojas jóvenes y frutos y semillas en crecimiento.



4. Transporte y compartimentación. Ambos procesos pueden aumentar o disminuir los niveles de AIA citosólicos dependiendo de la dirección del movimiento de la hormona

2. Conjugación. Proceso reversible que puede incrementar o disminuir los niveles de AIA

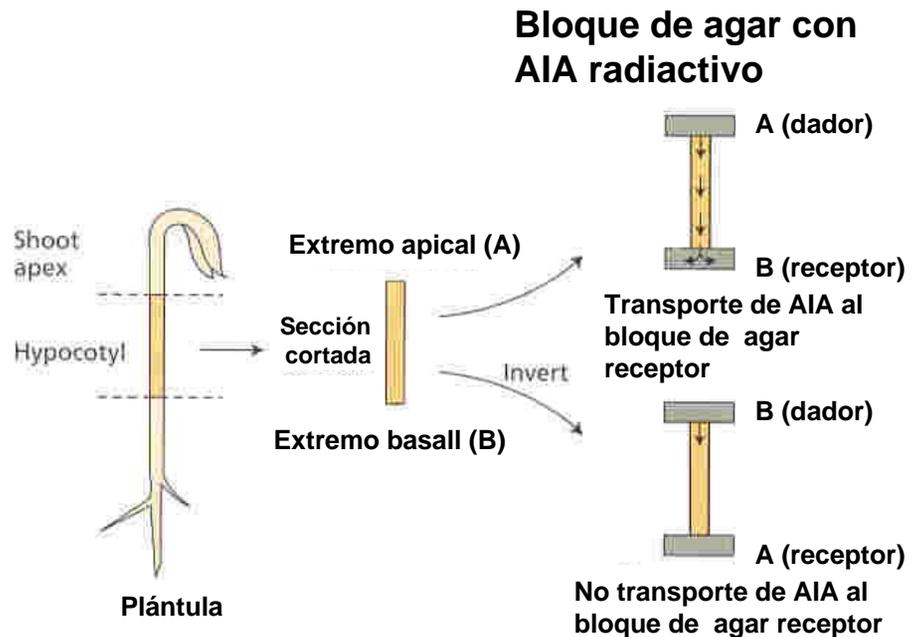
3. Degradación. Descarboxilativa y no descarboxilativa disminuyen los niveles de AIA

Transporte de auxinas

- A través del floema (velocidad: 100 cm/h)
- Transporte polar de auxinas. (velocidad: 1 cm/h).
- Células no vasculares (cambium, parenquimáticas asociadas al floema)
 - Dirección: basípeta (tallo)
 - Endergónico
 - Saturable
 - Inhibible

Importancia del gradiente de auxinas. Afecta al:

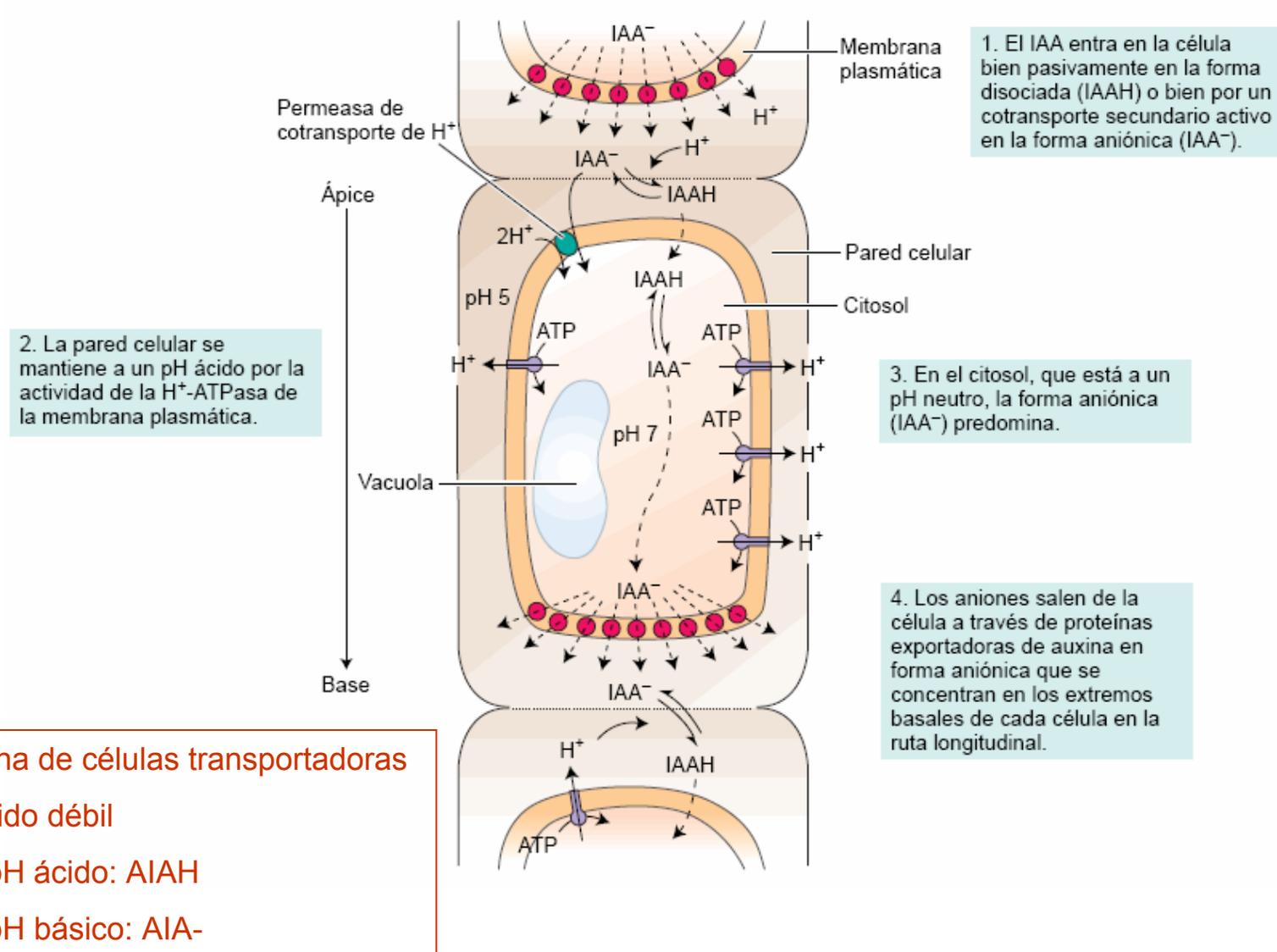
- Elongación tallo
- Dominancia apical
- Senescencia foliar
- Enraizamiento de esquejes





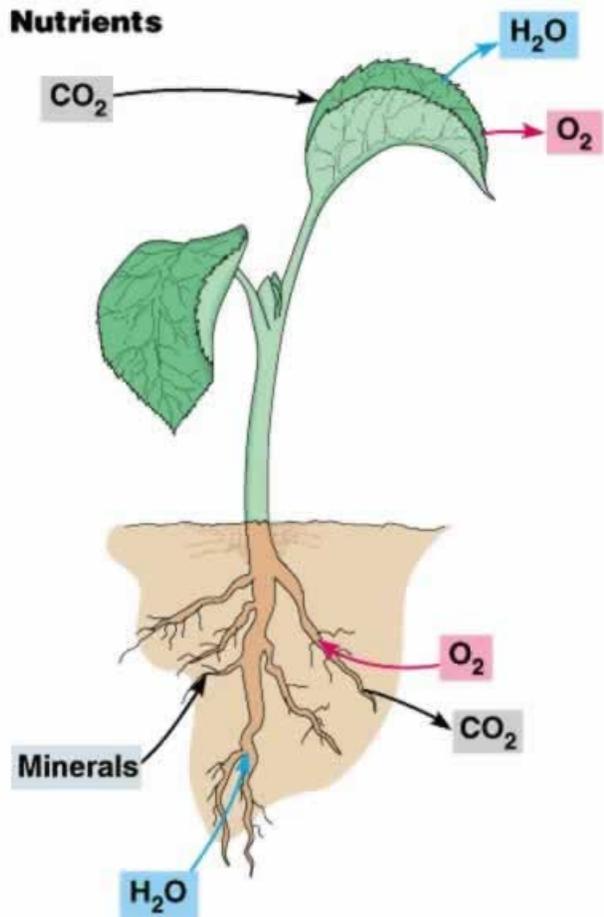
Crecimiento de raíces en los extremos basales de estaquillas de bambú aunque éstas estén invertidas.

Teoría quimiosmótica. Explica el transporte polar de auxinas



- Columna de células transportadoras
- AIA ácido débil
 - pH ácido: AIAH
 - pH básico: AIA⁻

Papel de las auxinas en la elongación celular



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

El meristemo apical del tallo (SAM) es el principal productor.

- Transporte polar de auxinas: estimulan la elongación de las células.
- ¿Cómo? Unión a un receptor ubicado en la membrana plasmática.

[auxinas] estimulan el crecimiento: 10^{-8} a 10^{-4} M.

A concentraciones mayores: inhibir la elongación, probablemente por la producción de etileno

¿Cómo estimulan las auxinas la elongación celular?

Acidificación de la PC (pH <5.5). Ablandamiento de la pared: activación de expansinas

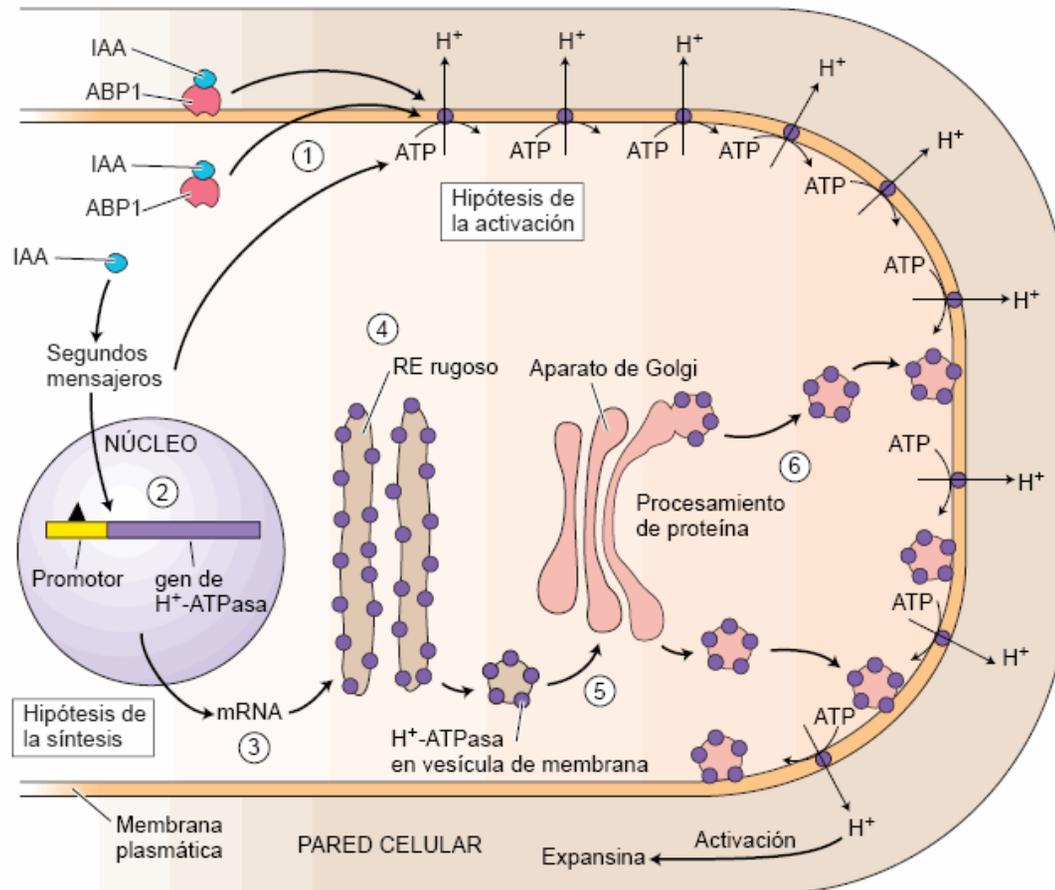
Inducción del crecimiento: 10 min

Hipótesis de la activación:

La auxina se une a una proteína de unión a la auxina (ABP1) localizada bien en la superficie celular o bien en el citosol. Entonces ABP1-IAA interacciona directamente con la H⁺-ATPasa de la membrana plasmática para estimular el bombeo de protones (etapa 1). También podrían estar implicados segundos mensajeros, como el calcio o el pH intracelular.

Hipótesis de la síntesis:

Un segundo mensajero inducido por IAA activa la expresión de genes (etapa 2) que codifican una H⁺-ATPasa de la membrana plasmática (etapa 3). La proteína se sintetiza en el retículo endoplásmico rugoso (etapa 4) y se dirige a la membrana plasmática a través de una ruta secretora (etapas 5 y 6). El aumento de la salida de protones resulta del aumento del número de bombas de protones en la membrana.



Hiperpolarización de la membrana

Activación de canales iónicos:
aumento de iones
Entrada de H₂O

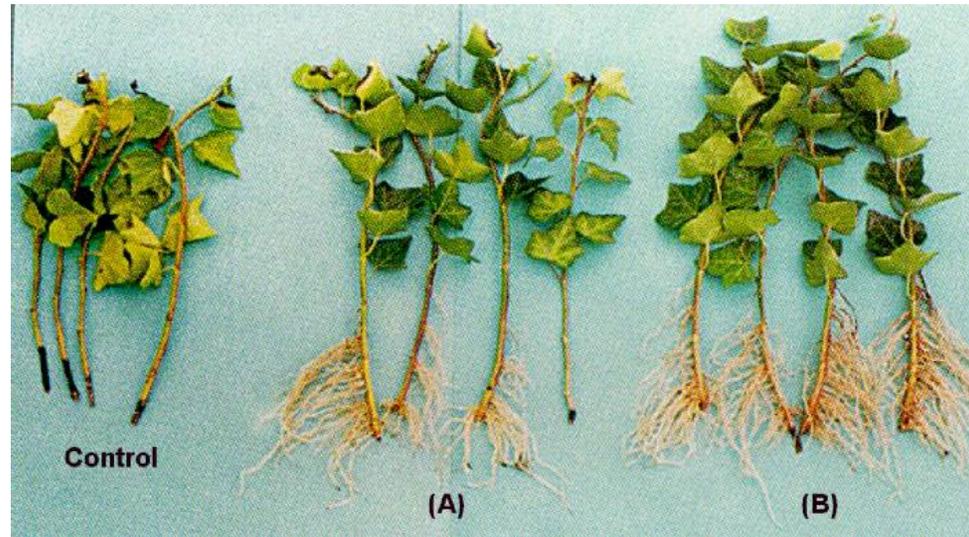
Cambio expresión génica:

Síntesis de nuevos componentes

Las auxinas promueven la formación de raíces laterales o adventicias



El pecíolo de la hoja de *Violeta africana* (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 destilada.

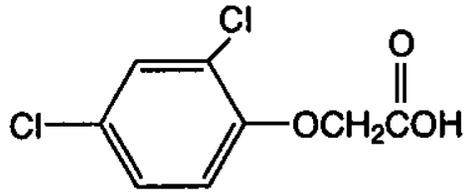


Esquejes de *Ilex opaca*. El extremo de los tallos se sumerge durante 5 segundos en soluciones conteniendo 50% de etanol y 0.01% (A) y 0.5% (B) de ácido naftalénacético, NAA (una auxina sintética).

Las auxinas a bajas concentraciones (10^{-10} - 10^{-9} M) estimulan el crecimiento de las raíces primarias.

Las auxinas y el control de malas hierbas

2,4-D



(2,4-dichlorophenoxy)acetic acid

Gramíneas. Resistentes al tratamiento: Causas:

- Degradación más eficaz de la auxina
- Restricción en el transporte
- Ausencia de cambium vascular

Agricultura: 20% herbicidas son fenoxi-auxinas



Hojas malformadas y arrugadas. Soja.



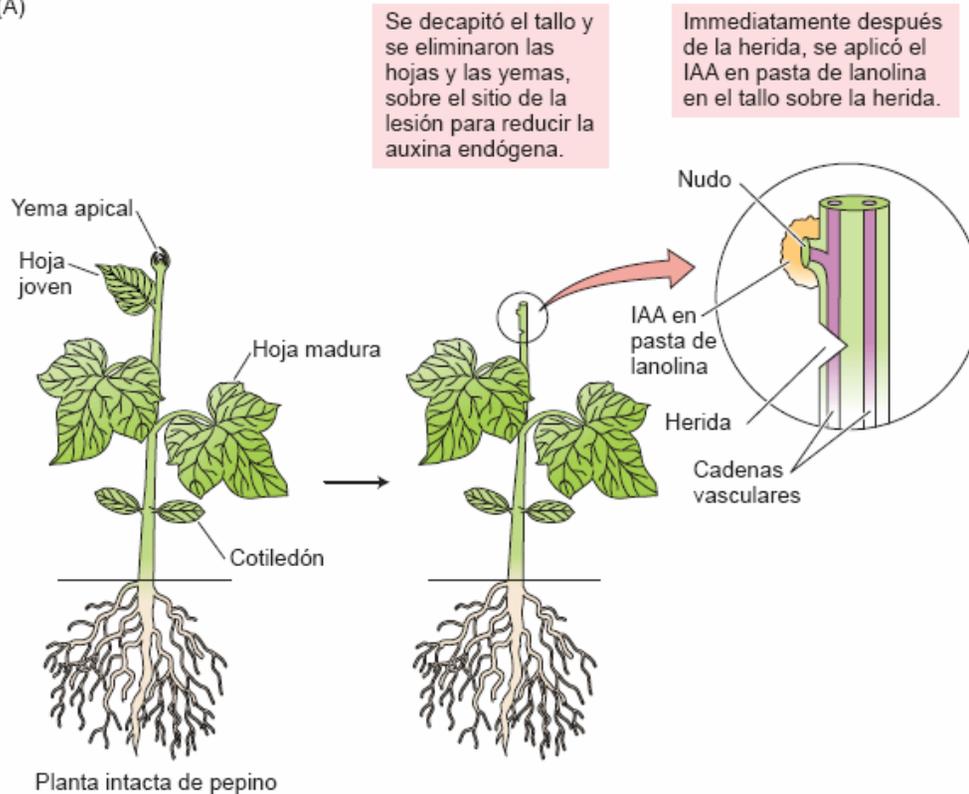
Tallos retorcidos y encorvados (epinastia) en soja.

Las auxinas promueven la diferenciación vascular

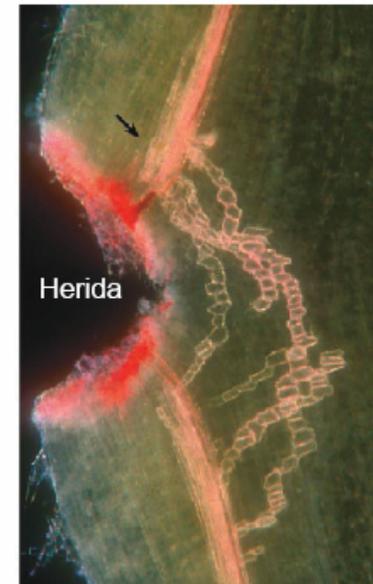
Inducen la diferenciación celular del xilema secundario

Inducen la diferenciación vascular: tejidos vasculares se desarrollan directamente debajo de las yemas y de las hojas en crecimiento.

(A)



(B)



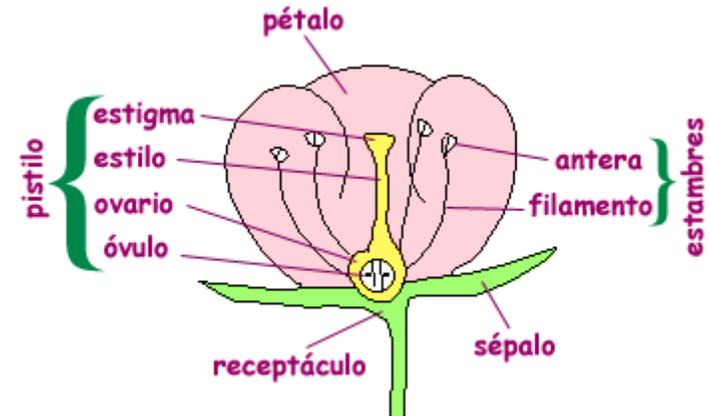
La diferenciación del xilema se produce alrededor de la herida, siguiendo el camino de difusión de la auxina.

Las auxinas promueven el crecimiento del fruto

Cuajado del fruto: la polinización es necesaria no la fertilización

El polen, las semillas en desarrollo y el endospermo sintetizan auxinas y el estímulo inicial para el desarrollo del fruto (del ovario solo o junto con otras partes de la flor) procede de la polinización

- Normalmente, **si la flor no ha sido polinizada, el fruto no se desarrolla.**
- En algunas plantas es suficiente la fecundación de un único saco embrionario para el normal desarrollo del fruto. En otros (manzana, melón) que tienen muchas semillas, deben ser fecundadas varias de éstas para que la pared del ovario madure y se forme el fruto (cuajado).
- Si se trata el **gineceo con auxina**, es posible **obtener un fruto partenocárpico** (*parthenos*: virgen): **sin semillas**



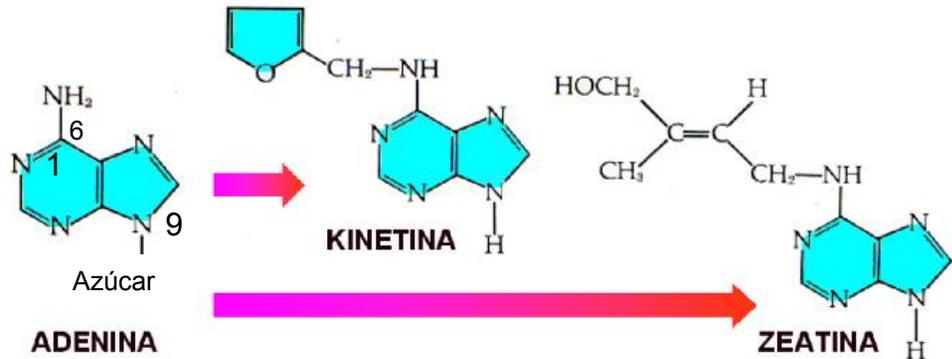
Los frutos son flores o partes de la flor. Durante la evolución las semillas se han asociado a otros órganos –flor- constituyendo unidades complejas de diseminación

Las auxinas producidas durante el desarrollo del embrión promueven la maduración de las paredes del ovario y el desarrollo de los frutos



- (A) El fruto, que conocemos como "fresa", es en realidad un engrosamiento del receptáculo floral (eterio), siendo los puntitos que hay sobre ella los auténticos frutos, aquenios de alrededor de 1 mm de diámetro (*Fragaria ananassa*).
- (B) Eterio tras la extracción de todos los frutos (aquenios). Si a continuación se le aplica una pasta con auxinas, el fruto se desarrolla de forma normal.
- (C) Fresa a la que se han extraído una tira horizontal de aquenios.

Citoquininas



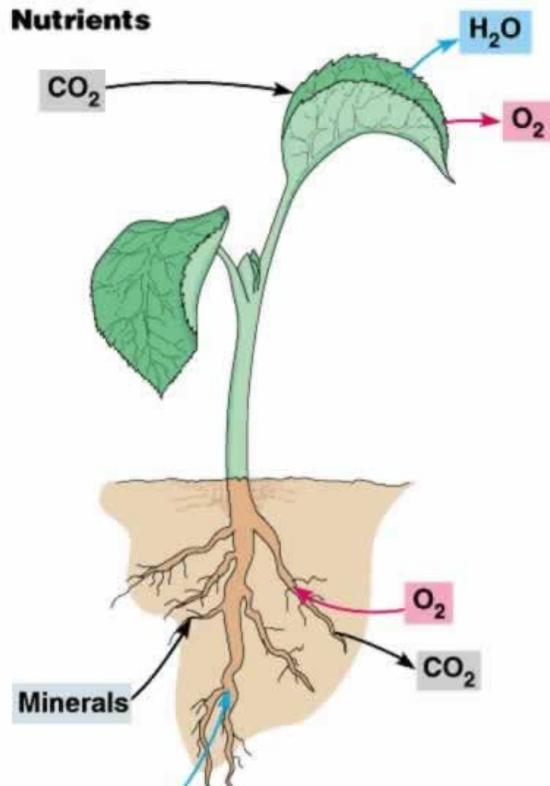
encontrar compuestos
químicos capaces de
estimular el cultivo de
tejidos *in vitro*

1940's Johannes van Overbeek leche de coco estimulaba el crecimiento de embriones de plantas

1956. Folke Skoog aisló la quinetina a partir del ADN de esperma de arenque sometido a autoclave

1963. Miller y Letham aislaron la primera citoquinina natural: la zeatina

Control de la división celular y la diferenciación



Auxinas y citoquininas

- Estimulan la división
- Diferenciación celular



Efectos: estudios *in vitro*

- Totipotencia celular
- Influencia de auxinas y citoquininas en la formación órganos.

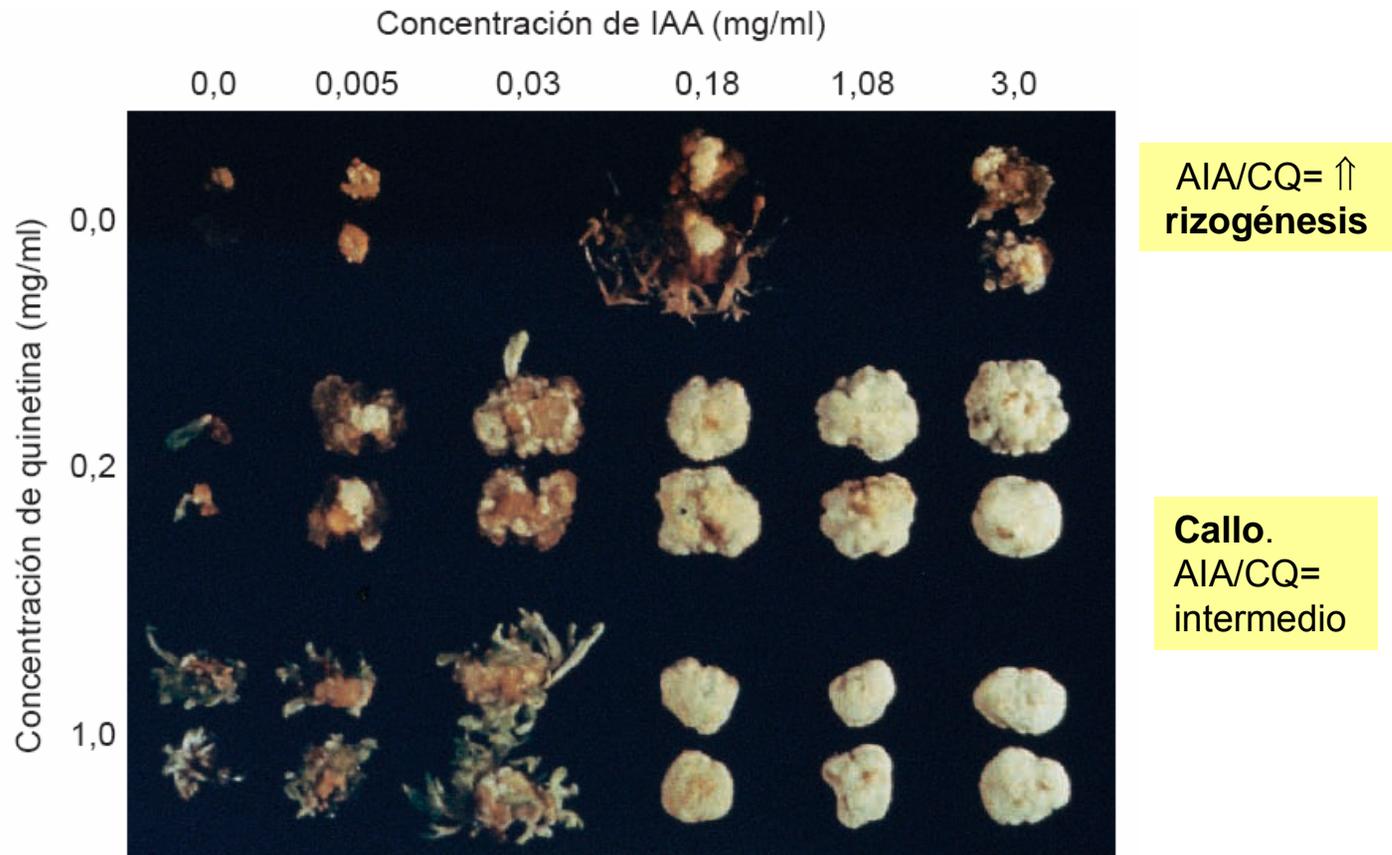
MAR

- síntesis de citoquininas
- Transporte xilema

Biosíntesis:

raíz, embriones y frutos

La relación auxinas:citoquininas regula la neoformación de órganos (morfogénesis) en cultivos *in vitro*



Dominancia apical. Controlada por auxinas y citoquininas: hipótesis de la inhibición directa



Phaseolus vulgaris

Auxinas transportadas por el tallo inhiben el crecimiento de las yemas laterales. Dominancia apical



La eliminación del SAM por decapitación promueve el crecimiento de las yemas laterales.

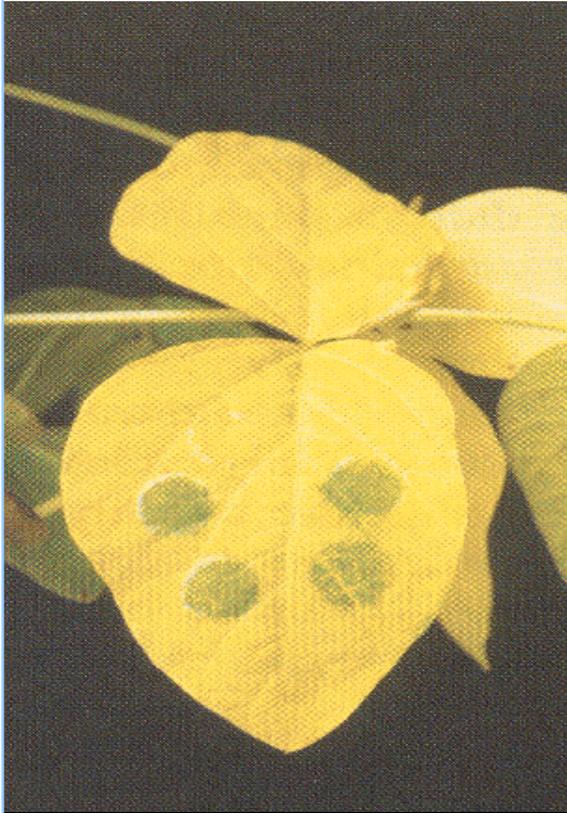
Dominancia apical.

Regulación:

- **Factores inductores:** auxinas
- **Factores represores:** citoquininas. Las citoquininas promueven el crecimiento de las yemas laterales.

Uno de los principales determinantes de la forma de las plantas es el grado de dominancia apical.

Retrasan la senescencia foliar al estimular la movilización de nutrientes y la síntesis de clorofila



Aplicación local de CQs



Planta que expresa el gen *ipt*; se mantiene verde y fotosintética

Planta control de la misma edad; senescencia avanzada, no fotosíntesis

Hojas adultas:

- No sintetizan CQs
- Dependen de las CQs sintetizadas raíz
- Senescencia: reciclado de los nutrientes

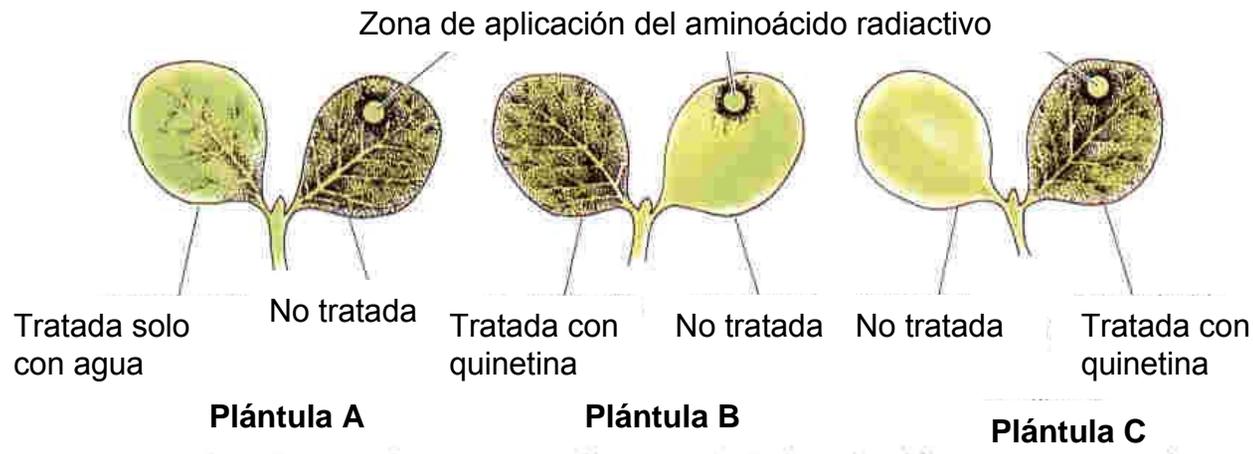
Tomado de: Srivastava LM(2002). Plant Growth and Development. Hormones and Environment. Academic Press. San Diego.

Taiz & Zeiger 2006. Fisiología Vegetal. Col lección Ciències experimentals. Universitat Jaume I

Aplicación de CQs a cotiledones (50 mM)

La distribución de nutrientes se determina mediante autorradiografía

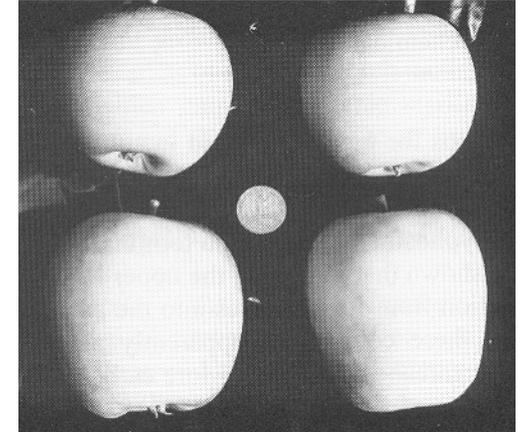
Los cotiledones tratados con CQs se convierten en sumideros



Efecto de las CQs sobre el movimiento de aminoácidos en plántulas de pepino. Se aplica un aminoácido radiactivo que no puede ser metabolizado en una zona concreta del cotiledón

Citoquininas: Aplicaciones comerciales

- Micropropagación (CQs promueven el rebrote de yemas axilares)
- Disminución dominancia apical. Incrementar la ramificación:
 - manzano, clavel, rosal
- Controlar forma y tamaño de manzanas
- Agentes anticancerígenos
 - CQs aromáticas inhiben el ciclo celular → nuevos agentes anticancerígeno

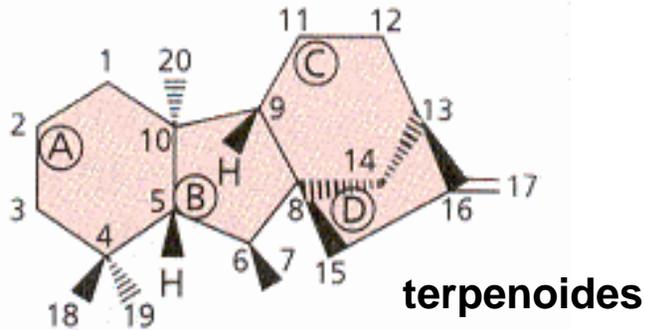


Tomado de: Davies PJ (1995) Plant Hormones. Kluwer Ac. Publishers



Imágenes tomadas en las prácticas de Biotecnología Vegetal. 4º Curso: Ingeniero Agrónomo. ESTSIA. UPCT

Giberelinas



ent-Gibberellane structure

1926: Ewiti Kurosawa

1930's: elongación del tallo GA3

1950's: plantas tienen compuestos similares

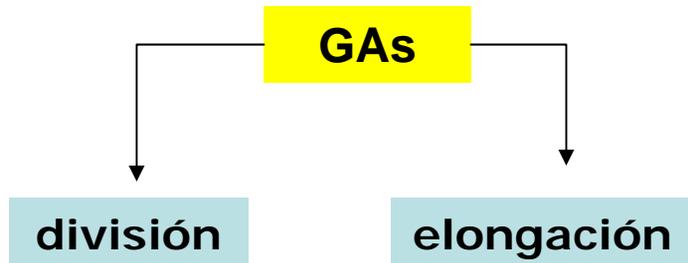
2000's: > 125 tipos de GAs; solo muy pocas con actividad biológica



Bakanae (planta loca). Las plantas de arroz de la derecha están infectadas por el hongo *Gibberella fujikuroi*. El crecimiento excesivo de los tallos se debe a la producción de GA3. Las plantas también poseen compuestos con estructuras semejantes.

Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. Campbell & Reece (2005). *Biology*. Pearson. Benjamin Cummings

Las GAs estimulan el crecimiento del tallo en plantas enanas y en roseta

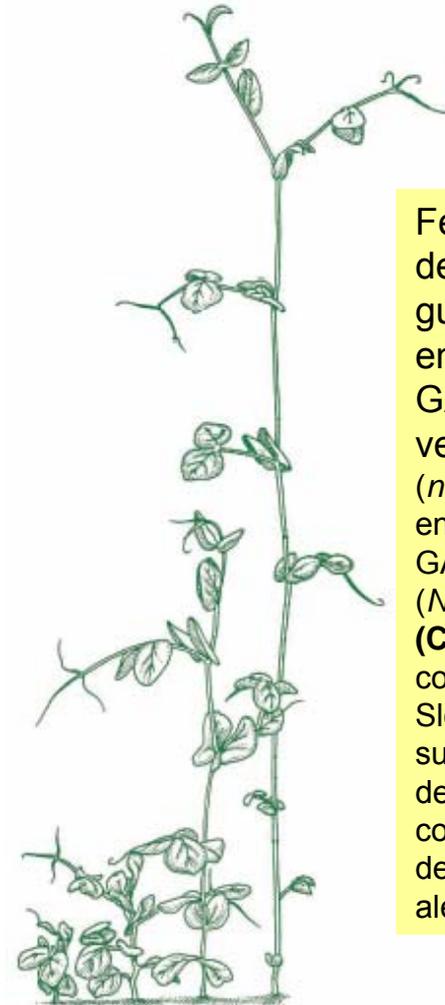


estimulan enzimas implicadas en pérdida de rigidez de PC. Facilitan la penetración de las expansinas.

Tallo en crecimiento:

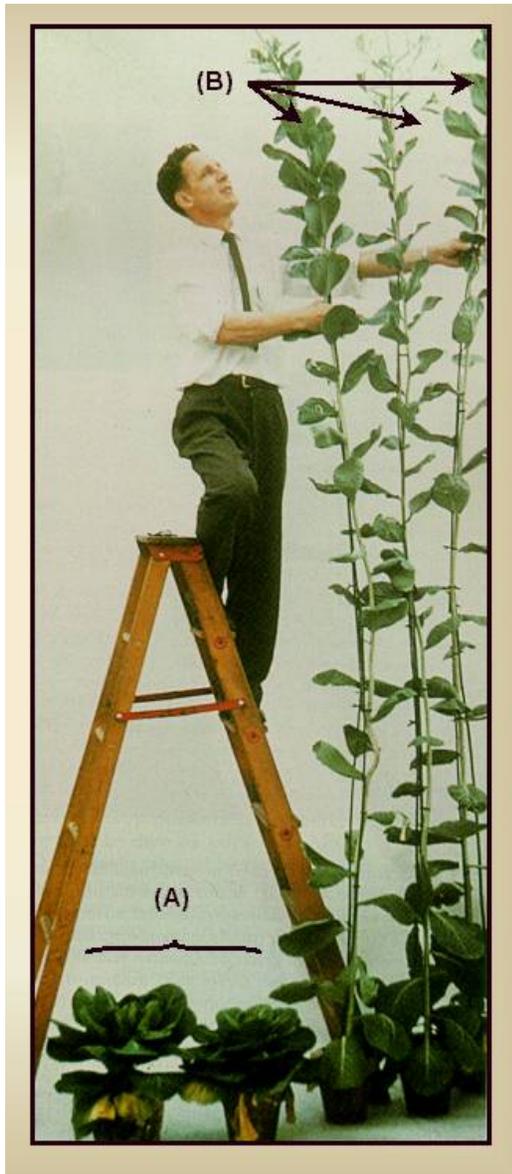
Auxinas -mediante la acidificación de la pared activan las expansinas- y las **GAs** -que facilitan la penetración de las expansinas- actúan en concierto para promover la elongación celular.

Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. Fisiología Vegetal. Colección Ciències experimentals. Universitat Jaume I



Super enana: no GAs nana	Enana: contiene GA ₂₀ Na le	Alta: contiene GA ₁ Na Le	Super alta: no contiene GAs na la crys
--------------------------------	---	---	---

Fenotipo y genotipo de plantas de guisante que difieren en el contenido de GAs en sus tejidos vegetativos **(A)** Nana (*na*) mutante ultra-enano: no se detectan GAs. **(B)** Mutante enano (*Na le*), contiene GA₂₀. **(C)** Alto (*Na Le*), contiene GA₁. **(D)** Slender (*la crys*) planta super alta: no se detectan GAs pero contiene altos niveles de auxinas. Todos los alelos son homocigotos.



Plantas bianuales: col (*Brassica oleracea*), zanahoria (*Daucus carota*)

Estado vegetativo

Roseta de hojas
basales

Días cortos

Estado reproductivo

Alargamiento de los
tallos y floración

Días largos y/o frío

La **aplicación de giberelina** a estas plantas permite que el tallo se alargue y florezcan sin necesidad de frío o de días largos .

Las **giberelinas** pueden ser utilizadas para producir **semillas tempranas en flores bienales**. Tratando coles con GA3 pueden obtenerse semillas después de sólo una estación de crecimiento.

Las GAs y el desarrollo del fruto



Tratamiento con GA:
floración y tras la
formación del fruto

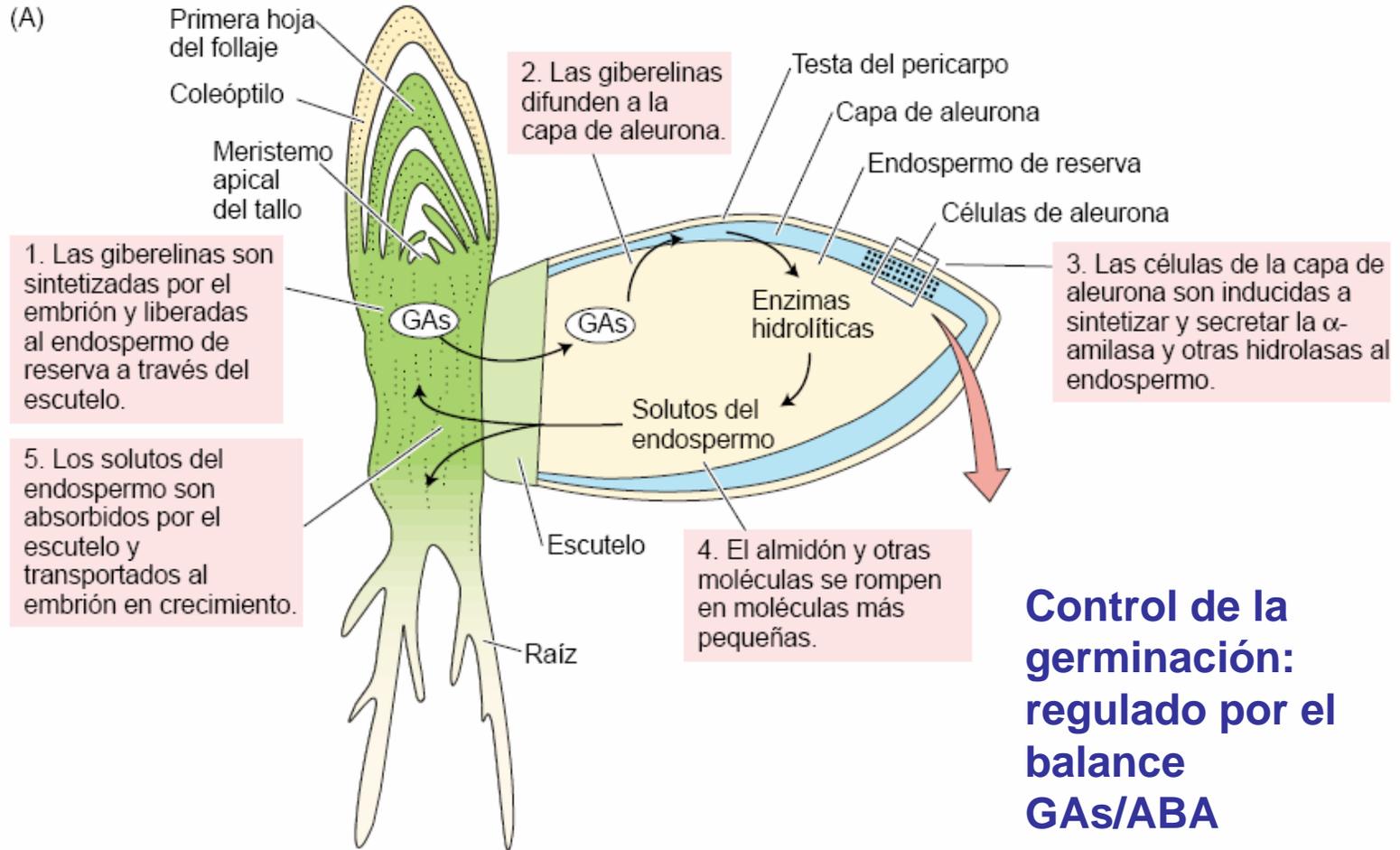
Granos de uva de
mayor calibre.

Mayor separación:
↓ podredumbres.

Las **GAs** estimulan el **cuajo y el crecimiento de los frutos**.

Pueden promover el **desarrollo de frutos partenocárpicos**
como en manzanas, grosellas, pepinos y berenjenas

GAs promueven la germinación



GAs: Aplicaciones comerciales

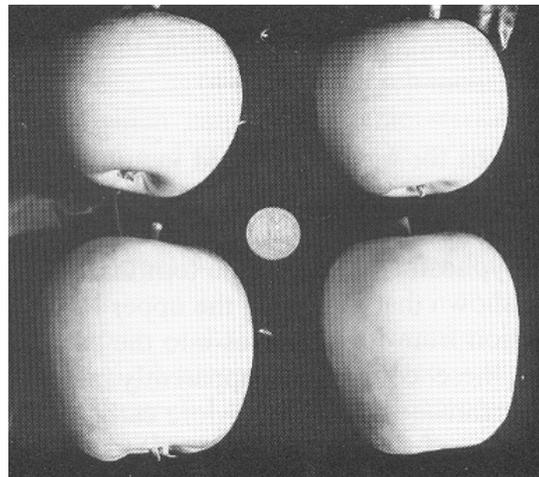
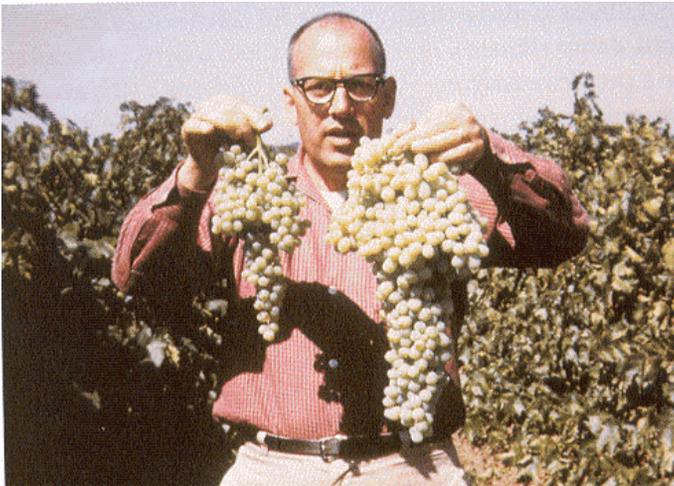
Variedades de uvas sin semillas. GAs se aplican para estimular la elongación de los pedúnculos de los racimos, con ello se consigue incrementar el tamaño de la baya.

Mejora de la forma de la manzana de tipo Delicious. Mezcla de benziladenina y GA4-GA7.

Retrasar la senescencia en cítricos. Frutos permanecen más tiempo en el árbol → aumenta el periodo de comercialización

Aumentar la producción de sacarosa de la caña azucarera (elongación entrenudos)

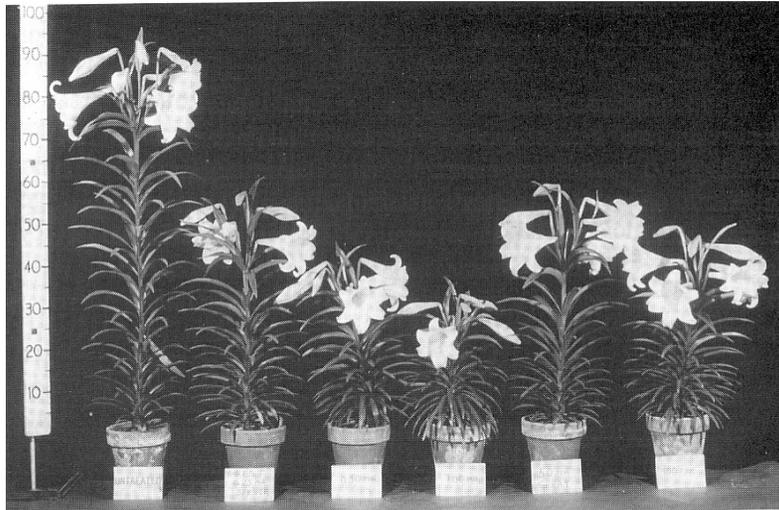
Incrementar la producción de malta (estimulación de la germinación)



Inhibidores de la biosíntesis de GAs

Reducir el encamado en cereales

En plantas ornamentales: disminuir la longitud de los tallos florales



Tratamientos con ancyamidol. Dcha a izda.:
Control; 0.25 mg, 0.5 mg, 1 mg aplicados al suelo;
50 ppm; 100 ppm aplicados mediante pulverización foliar.



Efecto del uniconazol (Sumagic) y el paclobutrazol (Bonzi) sobre la longitud del tallo en *Poinsettia*.

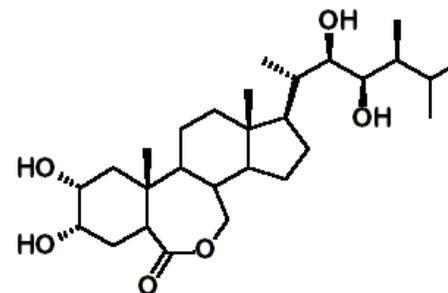
Brasinoesteroides

Efectos de la aplicación exógena de BRs:

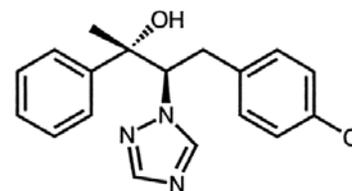
- Estimular la división y la elongación celulares en luz
- Regula la expresión XETs (xiloglucano endotransglucosidasa) y de la ACC sintasa
- Estimula la síntesis de etileno (BRs y AIA)
- Inhibición del crecimiento raíz
- Estimulación gravitropismo
- Estimulación xilogénesis
- Inducción floral
- Promueve el crecimiento tubo polínico
- Aumento de la resistencia al estrés medioambiental

Aplicaciones comerciales:

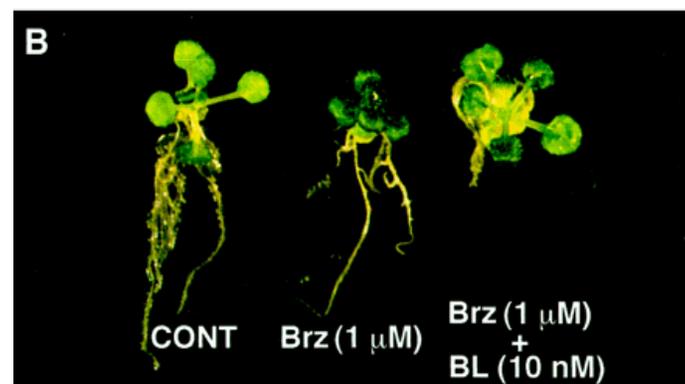
Protección frente a patógenos y al estrés abiótico
Aumento de biomasa: legumbres, cereales y frutos (24-epibrasinólido: trigo, maíz, tabaco, melón de agua, pepino).



Brasinólido,
BR más
activo



Brasinazol, un
compuesto que inhibe
la síntesis de
brasinoesteroides



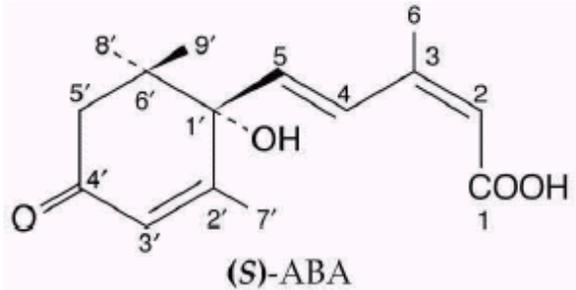
Protección frente a patógenos



Lycopersicon esculentum cv. Craigella. Un cultivar resistente y otro susceptible a *Verticillium dahliae*. La sintomatología de la enfermedad provocada por el hongo se observa claramente en el cultivar sensible (necrosis, pérdida de turgencia) que no ha sido tratado con brasinoesteroides (aplicación radicular)

Tomado de: J Plant Growth Regul (2003) 22:289

Ácido abscísico



ABA

- Sesquiterpeno (C15) similar a la porción terminal de algunos carotenoides
- Biosíntesis: Plastos: escisión oxidativa de epoxi-carotenoides



Imágenes tomadas de: Buchanan et al. (2000). *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. ASPP.

1963. Addicott y cols. Frutos algodón: abscisin II
Hojas de *Platanus occidentalis*: dormin

ABA →

No parece estar implicado en la abscisión

Efectos fisiológicos:

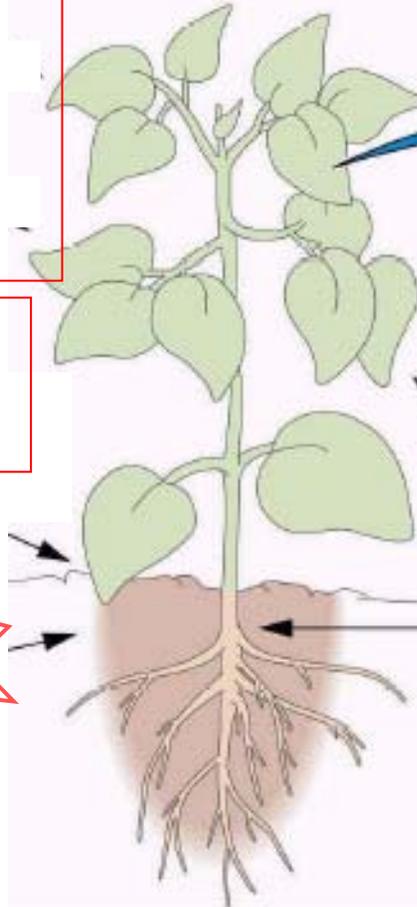
- principal regulador del balance hídrico de la planta.
- controla el desarrollo embrionario.

Induce la expresión de genes que aumentan la tolerancia a la desecación:

- Proteínas LEA
- Osmotina

Promueve el crecimiento de la raíz e inhibe el del tallo

Estrés hídrico



Hojas:

El ABA promueve el cierre de estomas

Reducción transpiración

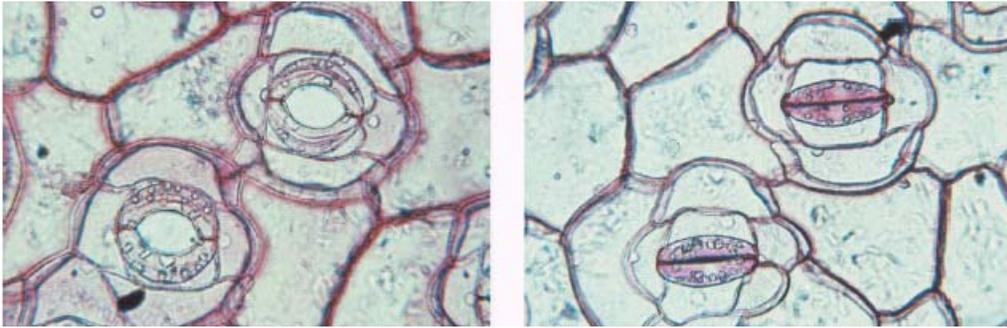
Transporte de ABA vía xilema

Raíz:

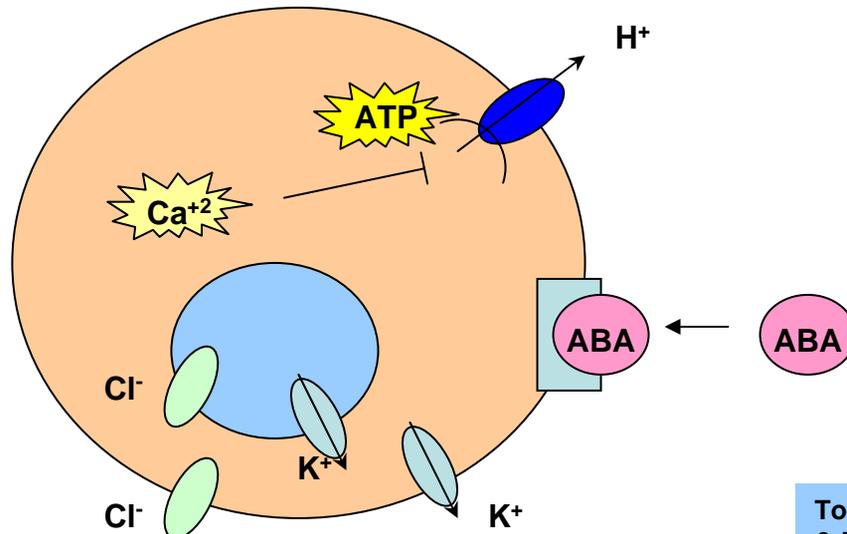
- Percepción del estrés hídrico
- Síntesis y acumulación de ABA
 - Aumento L_w
 - Incremento toma solutos

Tomado de: Buchanan et al. (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. ASPP.

El ABA promueve el cierre de estomas



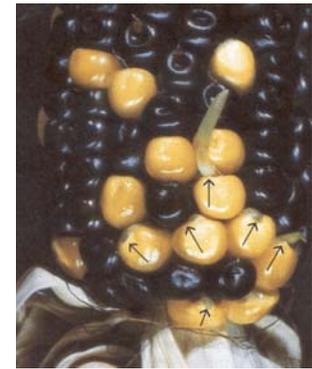
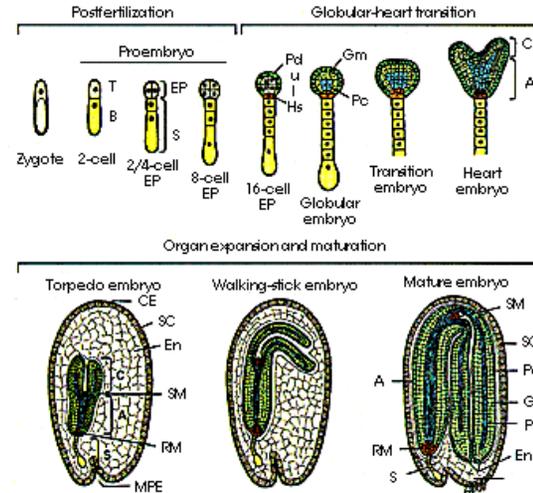
Tejido epidérmico de *Commelina communis* incubado en ausencia (izda) y en presencia de 10 μM de ABA (dcha). La inducción del cierre de estomas tiene lugar a 10-30 min



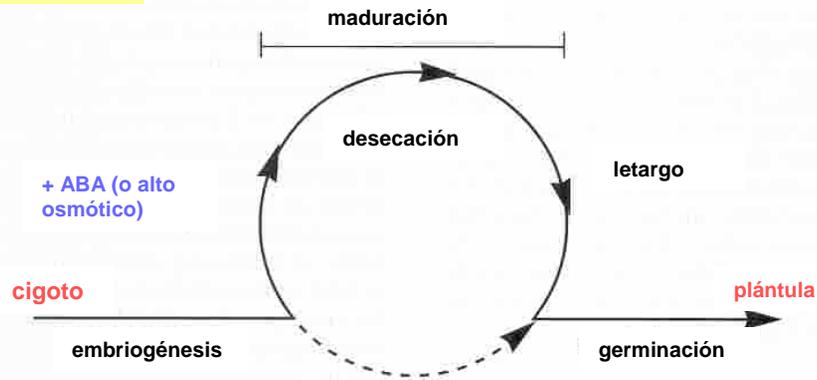
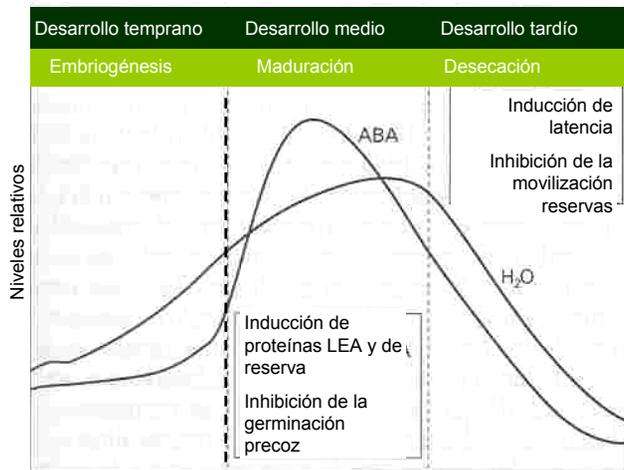
Tomado de: Buchanan et al. (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. ASPP.

El ABA controla el desarrollo embrionario en las semillas

- Promueve la maduración del embrión
- Estimula la acumulación de
 - Reservas
 - proteínas LEA
- Mantiene el embrión maduro en letargo.
 - Letargo controlado por ABA/GA



viviparismo



Eliminación del ABA:

- Lluvia
- Luz
- Bajas t°C

Tomado de: Srivastava LM (2002). Plant Growth and Development. Hormones and Environment. Academic Press. San Diego. Buchanan et al. (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. ASPP. Azcón Bieto & Talón. Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGrawHill. <http://www.seedbiology.de/dormancy.asp>

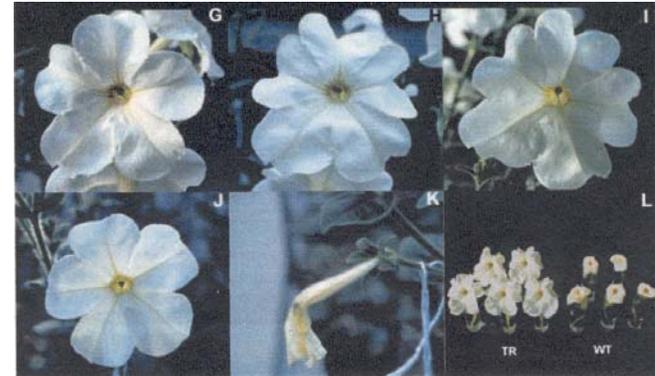
Etileno

$\text{H}_2\text{C}=\text{CH}_2$ (PM=28)

Gas a temperatura y presión ambientales

Características peculiares:

- capacidad de difundir libremente por los espacios intercelulares.
- coordinar una respuesta rápida y uniforme en los tejidos.



Tomado de: Buchanan et al. (2000). *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. ASPP.

Etileno

1864. Caída de hojas en árboles próximos a lámparas de gas

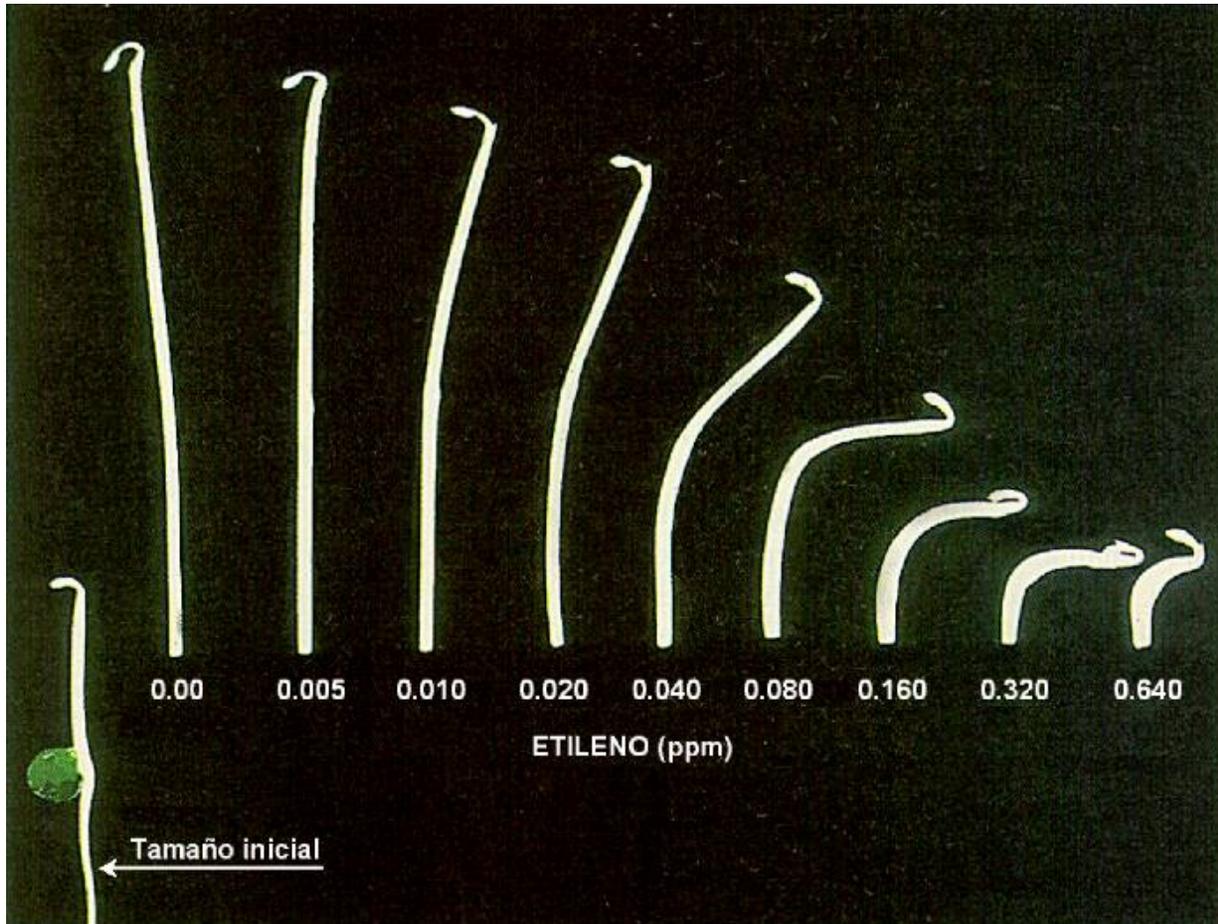
1901. Dimitri Nelbujov. Describe que el etileno es el agente responsable de la caída de las hojas y la “triple respuesta”.

1910. Cousins. Las naranjas emiten “emanaciones” que promueven la maduración prematura de las bananas

1934. Gane identifica la naturaleza química del etileno y debido a sus efectos sobre el desarrollo de las mismas se le clasificó como una fitohormona

1935. Crocker propuso que el etileno era la hormona vegetal responsable de la maduración de los frutos.

1959. Cromatografía de gases



Cambio en el patrón de crecimiento: triple respuesta

- 1.- Reducción elongación del tallo.
- 2.- Engrosamiento hipocotilo.
- 3.- Cambio en la orientación del desarrollo: crecimiento horizontal de la plántula.

El agente responsable de este cambio ¿es el obstáculo o el etileno?

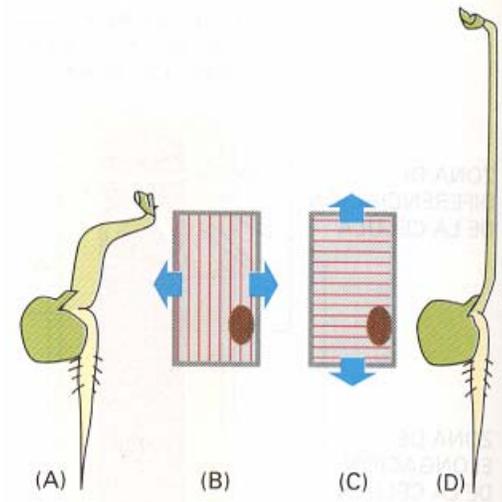
Etileno induce la triple respuesta. La aplicación exógena o producción natural de etileno promovido por un estrés mecánico provoca un fenotipo característico denominado triple respuesta. Esta respuesta es una adaptación que permite a la planta sortear cualquier obstáculo durante la emergencia de la plántula del suelo

El etileno induce la expansión celular lateral



El etileno modifica el patrón de crecimiento en plántulas de dicotiledóneas → **triple respuesta**

- reducción de la elongación,
- incremento del desarrollo lateral y el
- cambio en la orientación del desarrollo



El efecto inhibitor del etileno en la elongación del tallo se ejerce a través de un **cambio en la orientación de los microtúbulos:**

- Disposición longitudinal respecto al eje de crecimiento
- Expansión radial de las células

La triple respuesta ha permitido identificar los elementos implicados en la ruta de transducción de la señal del etileno

	Control	Ethylene added	Inhibidor síntesis de etileno
Wild-type			
Ethylene insensitive (<i>ein</i>)			
Ethylene overproducing (<i>eto</i>)			
Constitutive triple response (<i>ctr</i>)			

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

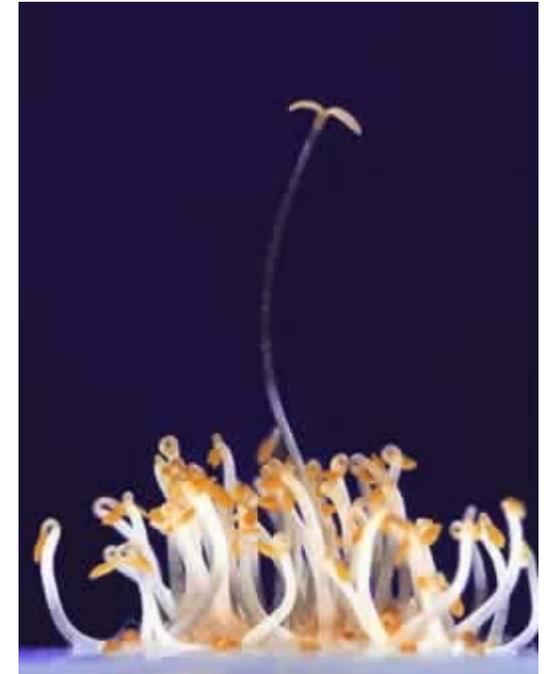
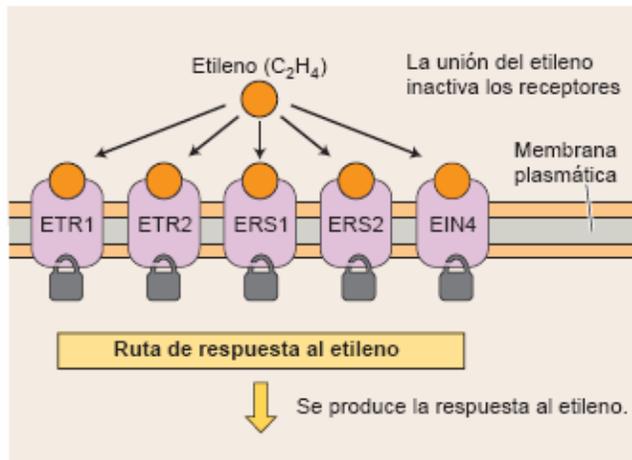


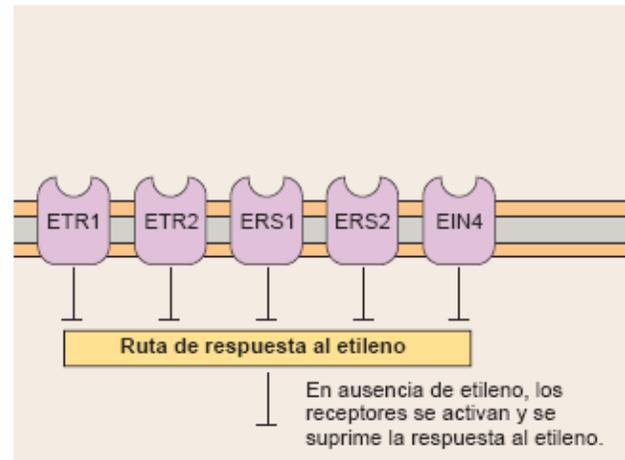
Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. Fisiología Vegetal. Col lección Ciències experimentals. Universitat Jaume I

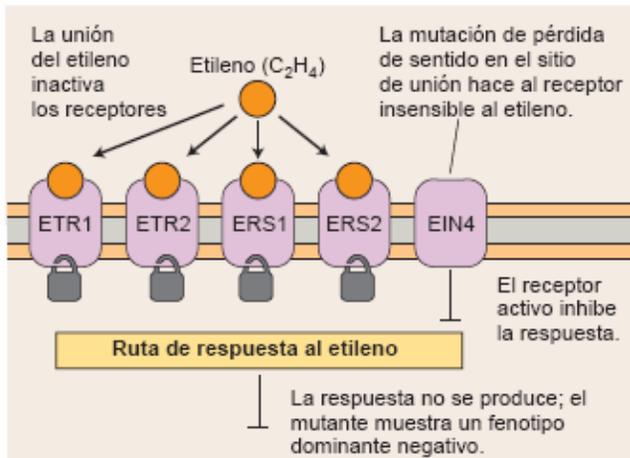
(A)



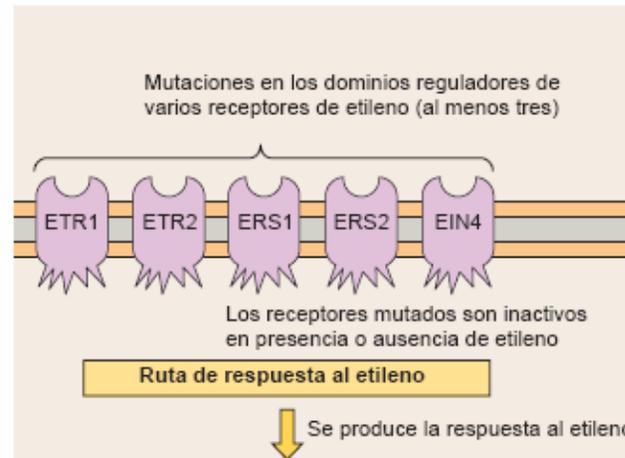
(B)



(C)



(D)



Tomado de: Taiz & Zeiger 2006.
Fisiología Vegetal.
Col lecció Ciències experimentals.
Universitat Jaume I

Modelo de la ruta de transducción de la señal del etileno

(B). En ausencia de etileno, los receptores activan a la quinasa CTR1 que reprime la ruta de respuesta

(A) Cuando el etileno se une a sus receptores, bloquean a la proteína quinasa CTR1 y tiene lugar la respuesta.

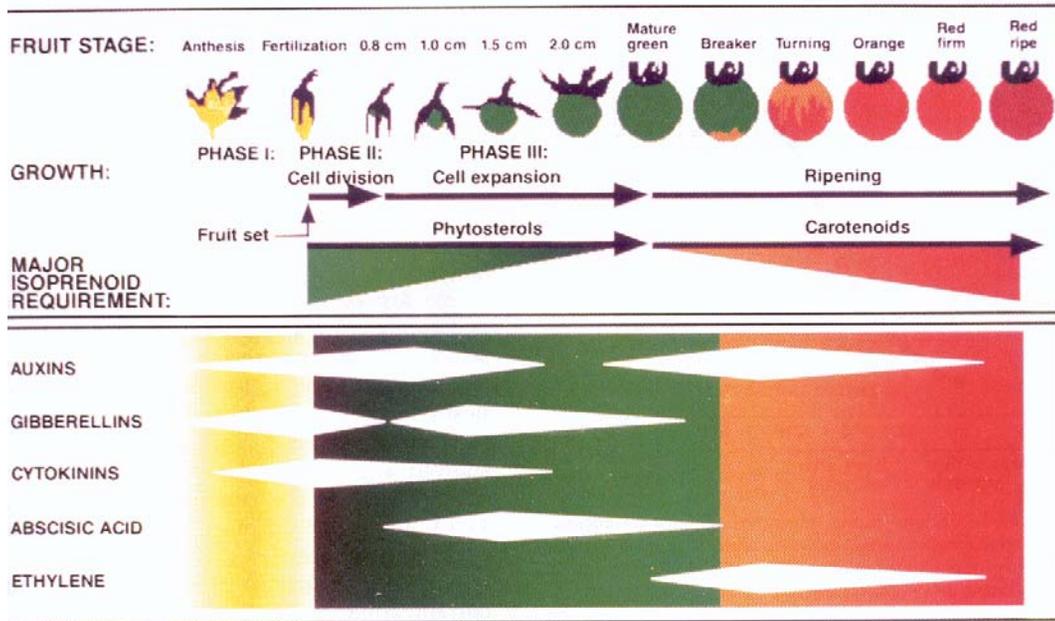
(C) Mutaciones de ganancia de función. Un receptor es incapaz de unirse al etileno, por lo que éste activa a la proteína quinasa CTR1 y no hay respuesta.

(d) Mutaciones que afectan a 3 o más receptores, éstos son incapaces de unirse al etileno y se produce una activación de la proteína quinasa CTR1, lo que da lugar a un fenotipo constitutivo.

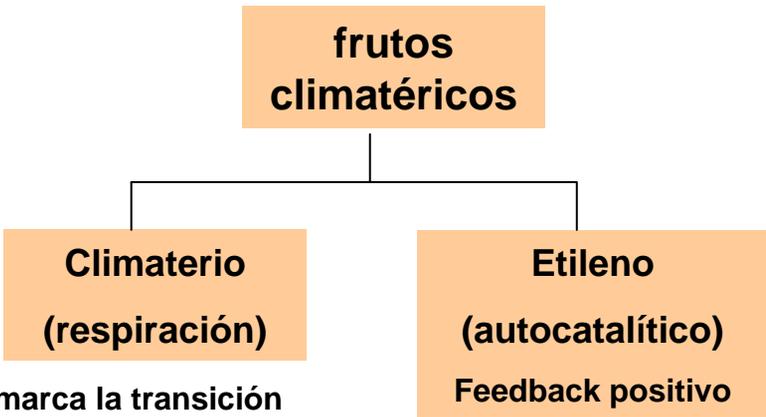
Biosíntesis de etileno

- Cualquier tejido (meristemas)
 - Abscisión, senescencia y maduración de frutos
- Heridas y diversos tipos de estrés

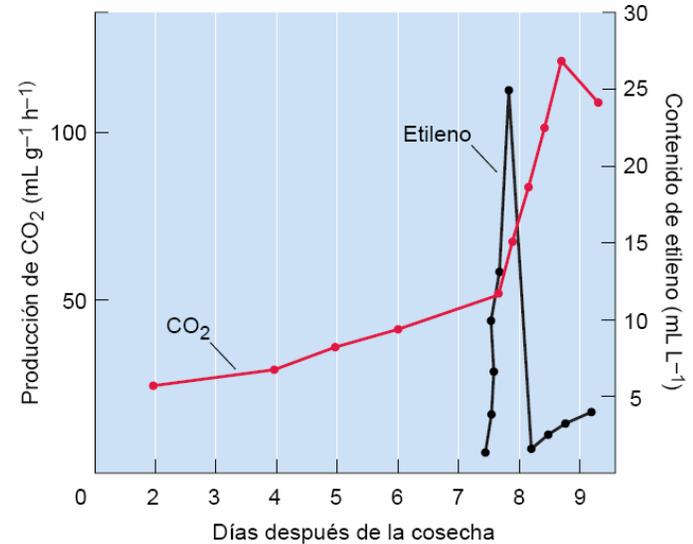
El etileno y la maduración de los frutos



La maduración se define como el conjunto de cambios externos, de sabor y de textura que un fruto experimenta cuando completa su crecimiento.
Tomado de Plant Cell



marca la transición entre la fase de crecimiento del fruto y la maduración (senescencia).



Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. Fisiología Vegetal. Col lecció Ciències experimentals. Universitat Jaume I. Plant Cell 5:1439

Climatéricos:

Manzana
Tomate
Albaricoque
Aguacate
Plátano
Chirimoya
Higo
Melón
Melocotón
Pera
Sandía

No climatéricos:

Cereza
Calabaza
Uva
Pomelo
Piña
Limón
Naranja
Mandarina
Fresa

etileno

frutos climatéricos inmaduros

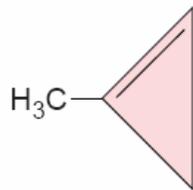
- acelera el comienzo del climaterio.
- ↑ Etileno (autocatalítico)

frutos no climatéricos inmaduros

- la magnitud climaterio depende [etileno]
- no producción endógena de etileno ⇒ no se acelera la maduración.

Tomates transgénicos que codifican un gen ACC sintasa antisentido.

Frutos se recolectaron 3 semanas después del inicio de la maduración y se mantuvieron durante 3 semanas a temperatura ambiente



1-Metilciclopropeno (MCP)



Impidiendo la unión de la hormona con el receptor.

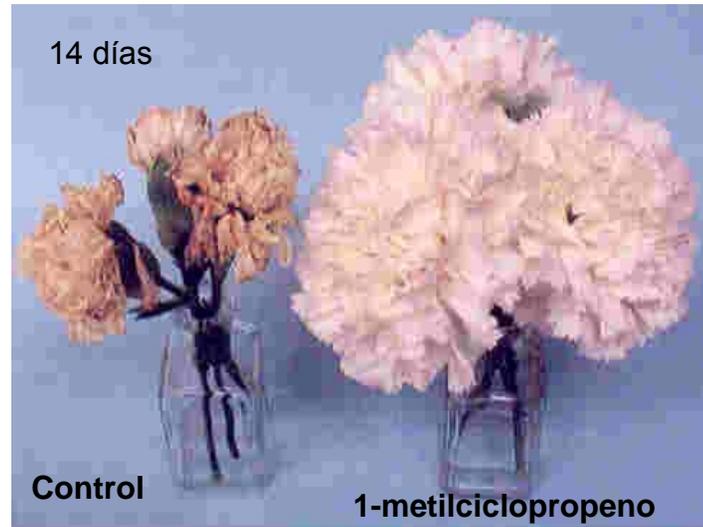
Aplicación de 1-MCP

Dcha. Frutos de tomate tratados con 1-MCP 8 días después recolección.

Centro. Frutos de tomate de 8 días sin tratar

Izqda: Frutos de tomate tratados con 1-MCP 16 días después recolección.

El etileno acelera la senescencia en hojas y flores



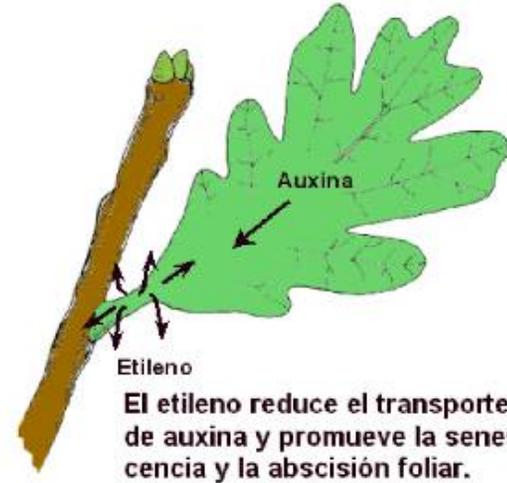
Dcha: Flores de clavel tratadas durante 6 h con 200 ppb (0.5 nI/L) 1-MCP. Izqda: flores no tratadas

El etileno y la abscisión

(A) Fase de mantenimiento de la hoja



(B) Fase de inducción a la abscisión



(C) Fase de abscisión



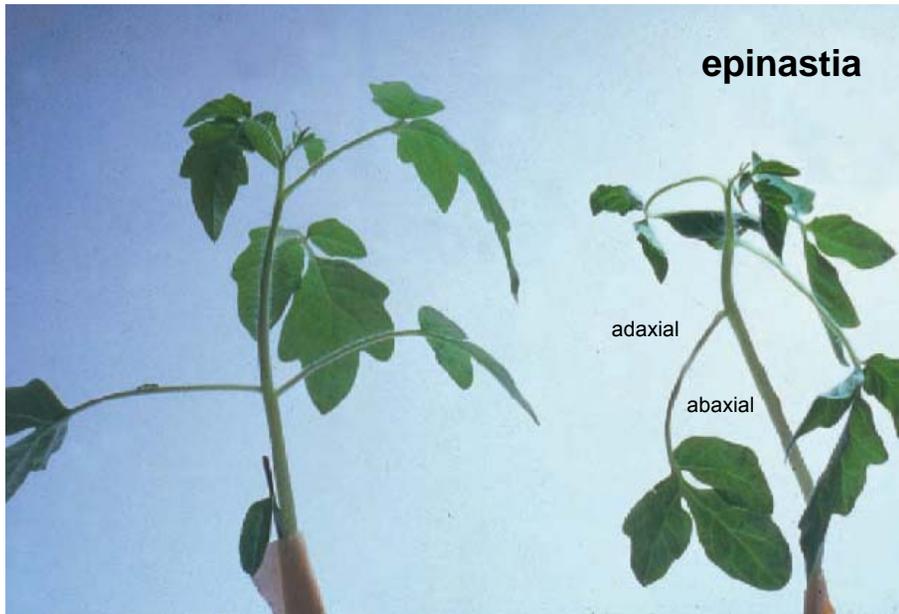
Abscisión foliar.

- A) Auxinas favorecen la persistencia de la hoja. Fase de mantenimiento.
- B) Fase de inducción de la abscisión. Disminución de auxina y aumento de etileno. Aumento de la sensibilidad de células zona de abscisión al etileno.
- C) Fase de separación. Secreción de enzimas específicas: hidrólisis polisacáridos de la pared celular.

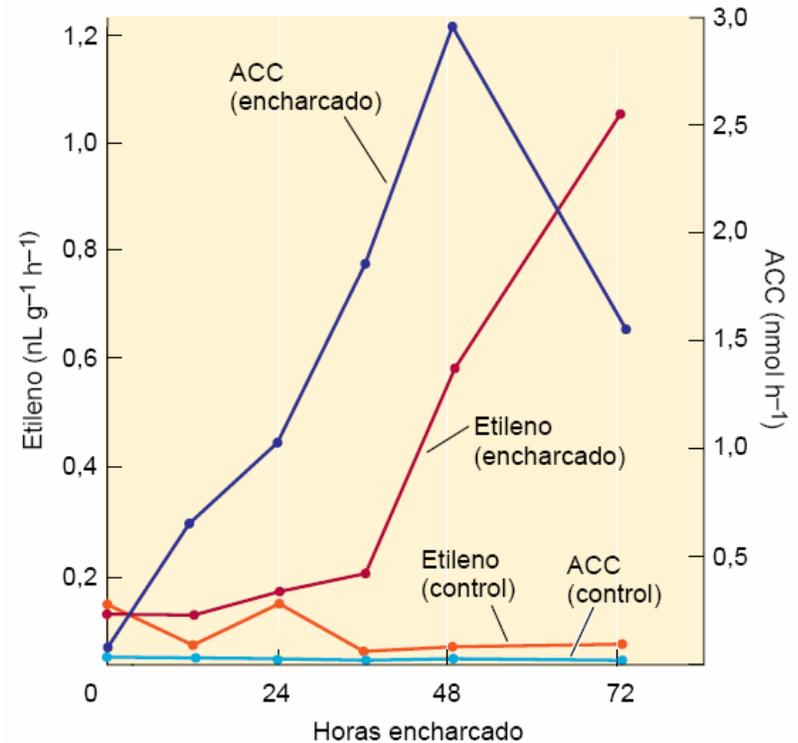
Uso comercial.

Recolección mecánica de frutos (cerezas, zarzamoras y uvas)

El etileno induce epinastia



Encharcamiento o anoxia provocan la curvatura hojas



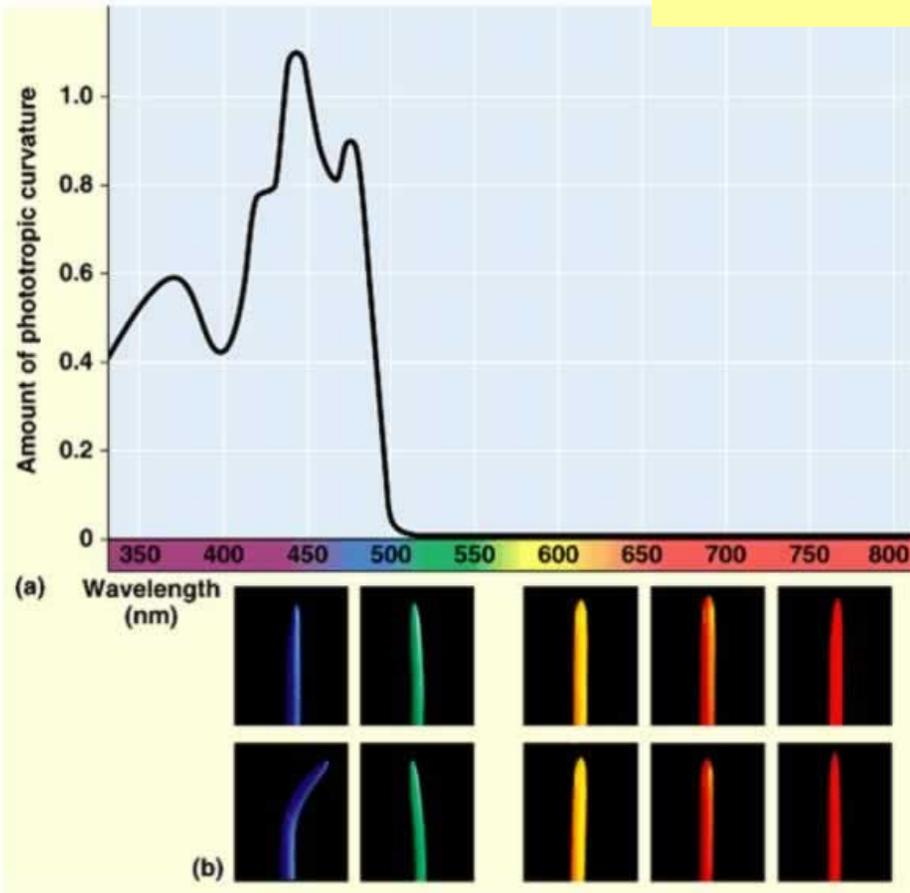
La estimulación de la epinastia se produce mediante el transporte de ACC desde la raíz a las hojas. En las hojas en contacto con el O₂ se produce etileno

La raíz es el primer sensor de estas situaciones de estrés y produce señales hormonales que originan una respuesta en otros tejidos

Respuestas a la luz

Pregunta. ¿Qué longitud de onda estimula la curvatura del coleoptilo a la luz?

Experimento: Se exponen coleoptilos de maíz (*Zea mays*) a diferentes longitudes de onda para comprobar qué longitud de onda estimula la curvatura. Espectro de acción.



Resultados. La gráfica muestra la efectividad de la respuesta fototrópica de la longitud de onda de 436 nm. Las fotografías muestran los coleoptilos antes (arriba) y después de 90 min de exposición. La mayor curvatura se observa con luz inferior a 500 nm y es más pronunciada con luz azul.

Conclusión. La curvatura fototrópica hacia la luz está mediada por un fotorreceptor que se estimula con luz azul y violeta pero sobre todo con luz azul.

Tipos de fotorreceptores en plantas

fotorreceptores de luz azul (400-500 nm)

- **criptocromos** (responsables de la inhibición de la elongación del hipocotilo).
- **fototropina** (para el fototropismo)
- **fotorreceptor basado en el carotenoide zeaxantina** (para la apertura de los estomas).

fotorreceptores de luz roja (600-700 nm):

- **Fitocromos** (desetiolación). Su descubrimiento (1953)

Fitocromos

1935: Flint y McAlister.

Semillas reservas limitadas \Rightarrow germinan sólo condiciones óptimas (letargo años)

Fitocromos y germinación

Experimento: Semillas de lechuga imbibidas H₂O. Aplicar luz monocromática (par min). Incubación: 2 días oscuridad. Recuento semillas germinadas.

Resultados.

Luz roja (660 nm): \uparrow porcentaje de germinación.

Luz roja lejana (730 nm): inhibe germinación

Qué ocurre cuando las semillas de lechuga se someten a un flash de luz roja (R) seguido de un flash de luz roja lejana (FR) o viceversa



Último flash de luz: determina la respuesta de la semilla. **Efecto de la luz roja** y de la **luz roja lejana** son **reversibles**. El fotorreceptor responsable de los efectos antagónicos promovidos por la luz R y FR es el fitocromo.

Interpretación de los resultados

2 pigmentos:

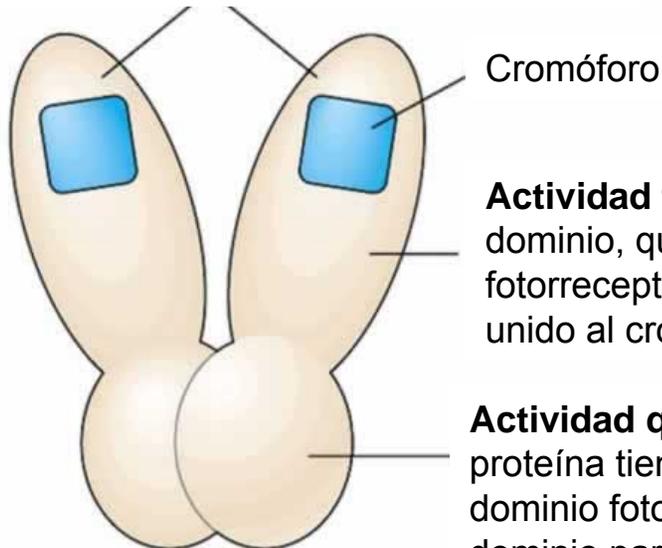
- Pigmento: Absorbe luz R
 - Pigmento: Absorbe luz FR
- } Regulación de forma antagónica

1 pigmento: \exists 2 formas interconvertibles:

- Una absorbe luz R;
- Otra FR

Estructura de un fitocromo

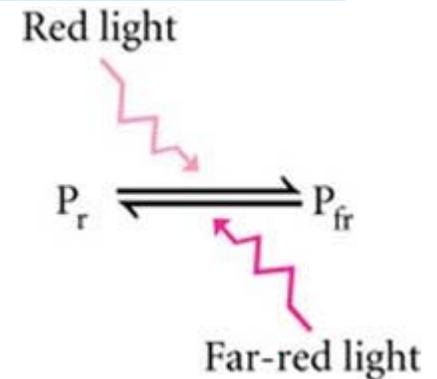
Un fitocromo consta de dos subunidades proteicas idénticas (ambas forman una molécula de fitocromo funcional). Cada una de estas subunidades consta de dos dominios.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Actividad fotorreceptora. Un dominio, que actúa como fotorreceptor está covalentemente unido al cromóforo.

Actividad quinasa. El otro dominio de la proteína tiene actividad quinasa. El dominio fotorreceptor interactúa con este dominio para unir la percepción de luz con las respuestas celulares.



¿Cómo puede el fitocromo inducir la germinación en la naturaleza?

Las plantas sintetizan Pr

Synthesis →



P_r



P_{fr}

Responses:
seed germination,
control of
flowering, etc.

Pr:

- No actividad biológica.
- Color azul.

Slow conversion
in darkness
(some plants)

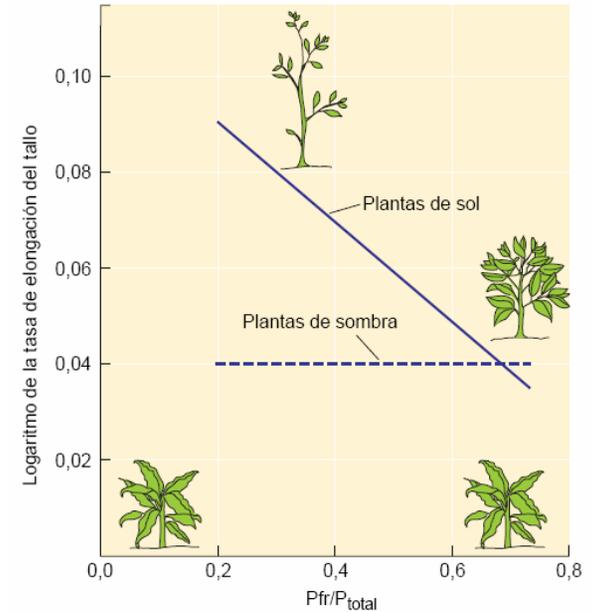
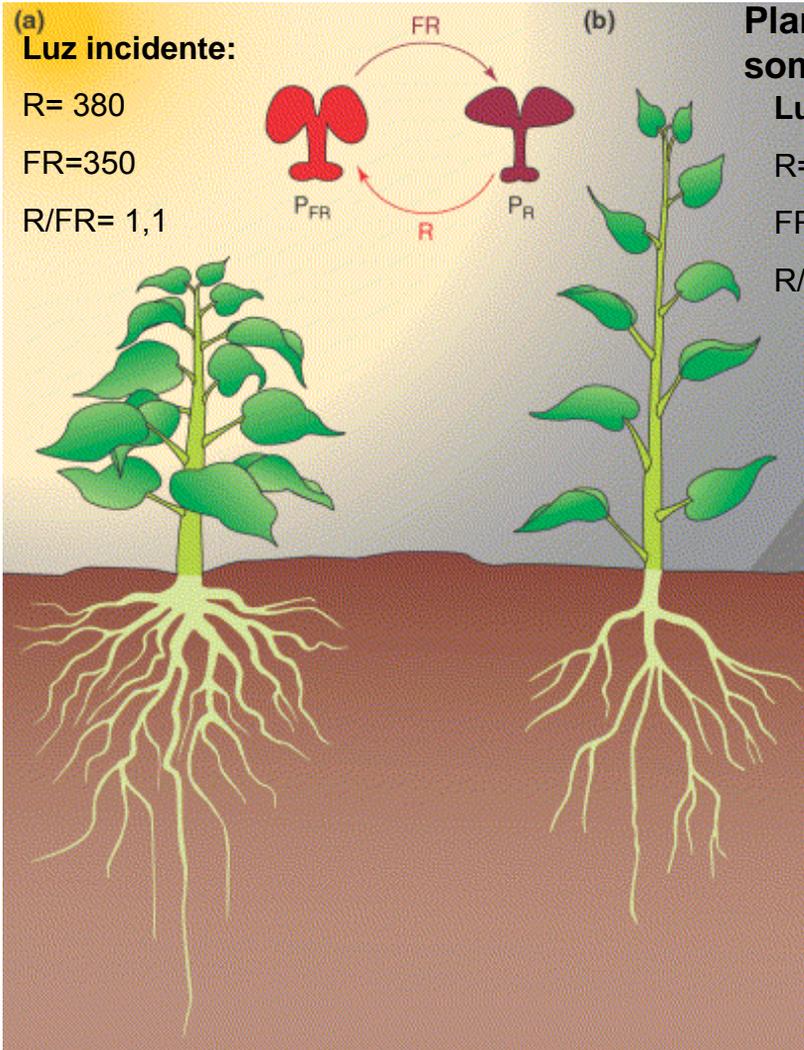
Enzymatic
destruction

Pfr:

- Actividad biológica.
- Color verdeazul.

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Fitocromos y evitación del sombreado



Percepción de plantas vecinas

Evitación de sombreado en plantas de sol

Si hay plantas vecinas: **R / FR baja:**

↑ luz FR ⇒ se convierte más Pfr en Pr y la relación P_{fr}/P_{total} ↓.

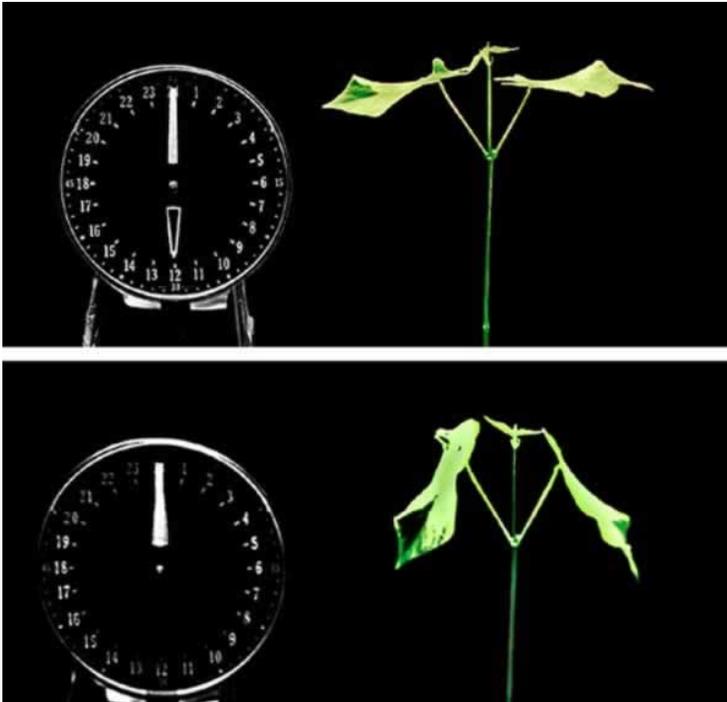
Plantas de sol: ↑ elongación del tallo.

Fotoasimilados se destinan “evitar el sombreado; “coste” por favorecer elongación del tallo: Hojas más pequeñas, menor ramificación

Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. Fisiología Vegetal. Colección Ciències experimentals. Universitat Jaume I. Trends in Plant Science 7 (2002): 399-404

Fitocromos y medida del tiempo

Relojes biológicos y ritmos circadianos



Las leguminosas pliegan sus hojas por la noche. **Movimientos nictinásticos.**

Procesos que oscilan/día:

- Apertura/cierre estomas
- Síntesis de enzimas fotosintéticas.

Responden a factores externos

Si elimino los factores externos: ¿ocurrirán estos procesos?

- Cámara cultivo condiciones controladas.

Movimientos cíclicos ocurre:

- No dependen de factores ambientales
- Ritmo circadiano oscila (21-28 h)
- Señales externas “sincronizar” el reloj: duración sea 24 h. Ej. La luz: Fitocromo:
 - noche: Pr
 - amanecer: Pfr (sincroniza reloj); miden el paso del día y la noche.

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings



La proteína EARLY FLOWERING4 (ELF4) es necesaria para ajustar el reloj biológico a 24 h (ciclo circadiano día/noche).

McWatters y col. han demostrado que la proteína ELF4 ejerce dos funciones en el ciclo circadiano: es necesaria para reiniciar el reloj al inicio de la noche (entrainment) y para la persistencia de las oscilaciones. La ilustración muestra a una planta que tiene problemas para dormir. La planta no puede detectar el anocher por presentar una mutación que inactiva a la proteína ELF4.

Floración no sincronizada; ausencia de polinizadores

Fotoperiodismo (duración relativa periodos luz y oscuridad): factor determinante de muchos procesos fisiológicos: floración, germinación, ruptura letargo yemas.

Cómo se descubrió que las plantas detectan las estaciones.

Garner y Allard: ¿qué factores afectan a la floración?

- Temperatura
 - Humedad,
 - Nutrición mineral
 - Luz: días cortos (SD): +floración.
- } - floración

Conclusión: factor determinante floración: longitud del día.

Confirmación hipótesis: diferentes especies.



Mutante Maryland Mammoth de tabaco mide 5 m de altura y no florece en condiciones de LD

Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc.

Plantas de día corto

(día cortos para florecer, SD)

- Mutante tabaco
Maryland Mammoth
- Crisantemo
- Poinsetia

Plantas de día largo

*(días largos para florecer,
LD: > 14 h)*

- Espinaca
- Guisante
- Arabidopsis

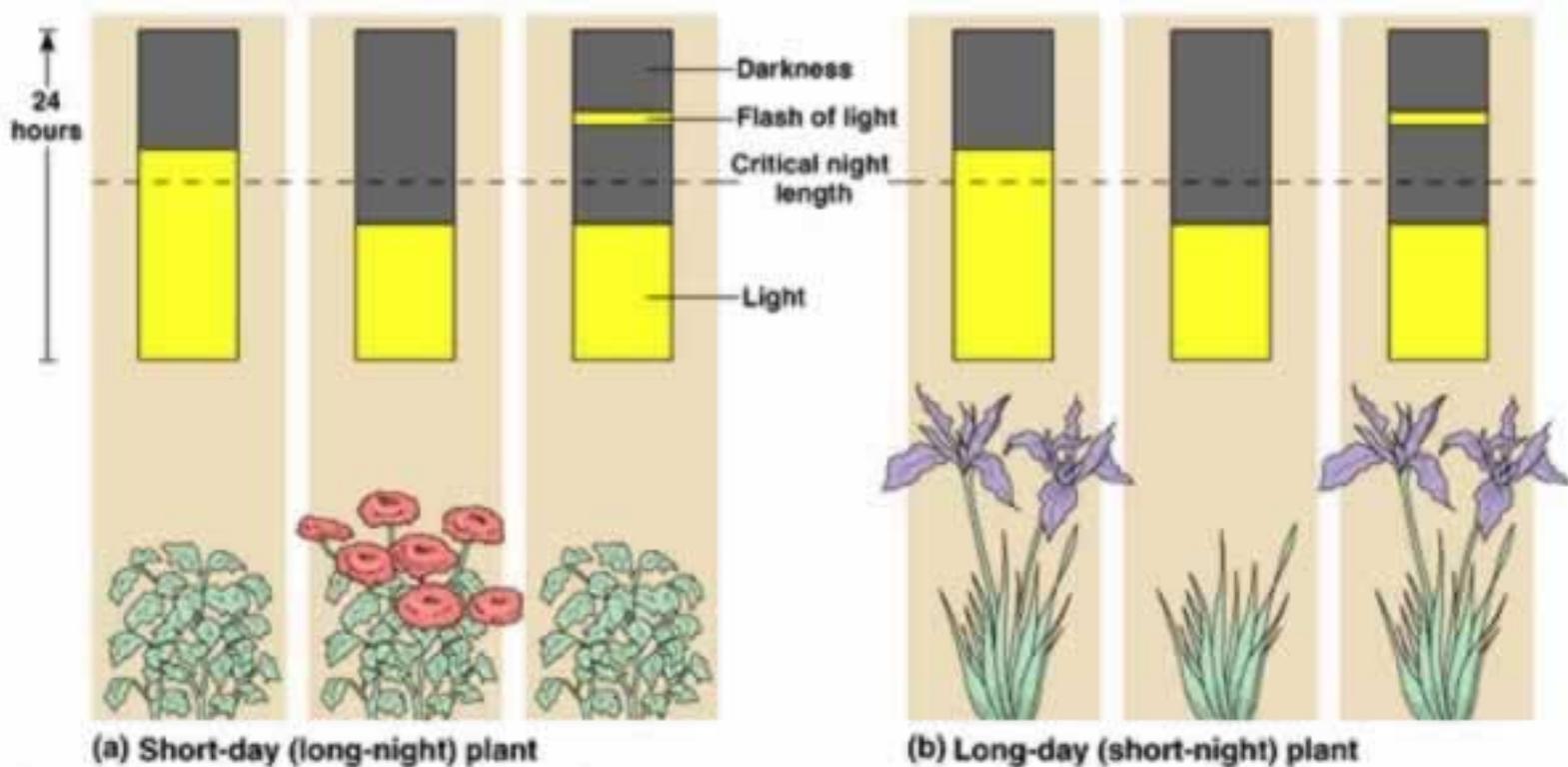
Plantas neutras

(Insensibles al fotoperiodo)

- Pepino
- Tomate

¿qué miden las plantas: duración del día o de la noche?

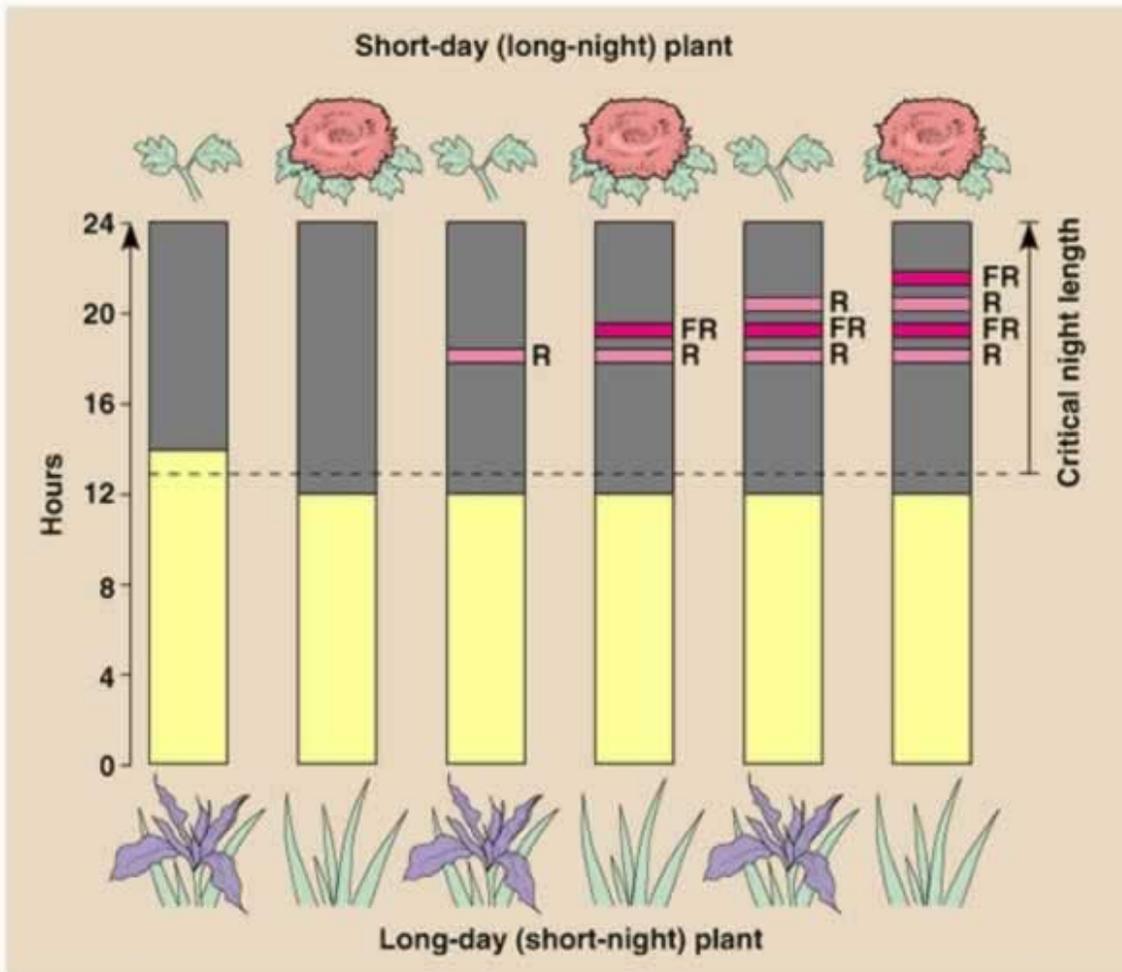
1940: Hammer y Bonner. *Xanthium strumarium*: florece: días ≤ 16 h y noche: 8 h.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Fotoperiodo crítico (FC): SD. Florecen cuando fotoperiodo $<$ FC

LD: florecen cuando fotoperiodo $>$ FC



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Efecto de interrupción nocturna: Identificación fotorreceptor.

Fotorreversibilidad:
fitocromo

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

Fotoperiodismo: factor determinante del tiempo de floración



Mutante Maryland Mammoth de tabaco mide 5 m de altura y no florece en condiciones de LD

Tomado de: Taiz & Zeiger 2006. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc.

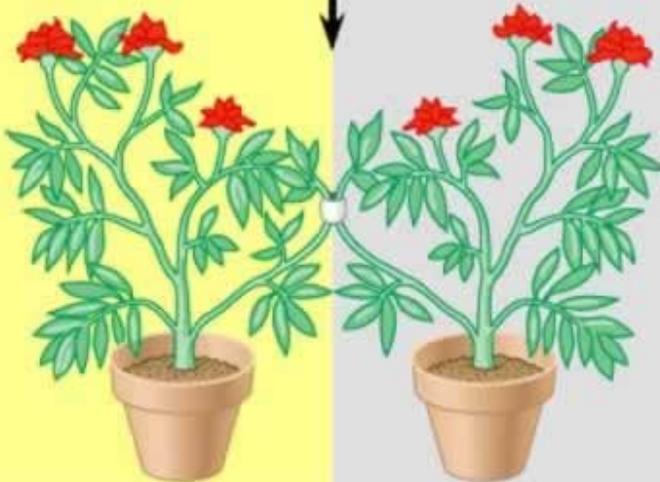
Vernalización: efecto de las bajas temperaturas sobre la floración

Inducción floral



La col es una planta bianual que requiere bajas temperaturas (invierno frío) para poder florecer al año siguiente. Izda: Planta de col de 5 años no sometida a bajas temperaturas. Dcha. Planta bianual sometida a bajas temperaturas en invierno. Imagen tomada de: <http://www.biochem.wisc.edu/faculty/amasino/>

Plant subjected to photoperiod that induces flowering



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Control hormonal de la floración

Órgano percibe fotoperiodo

- Hojas. Señal percibe hojas y la respuesta meristemo
- Transmisión estímulo floral (florigeno): injertos

Las plantas responden a una gran variedad de estímulos

Las plantas son organismos colectores de luz: ¿cuál es la señal ambiental que hace que la parte aérea de una plántula crezca verticalmente cuando la plántula está completamente enterrada?

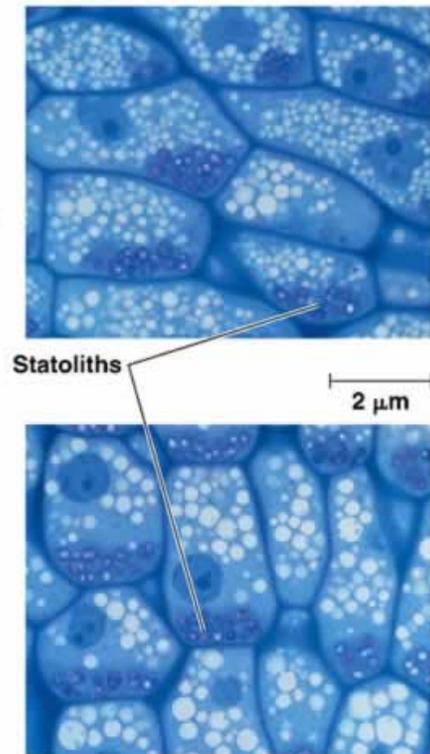
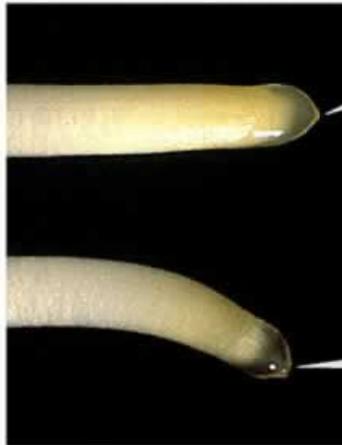
Gravedad:

Hipótesis: Desplazamiento de estatolitos (plastos especializados)

Mutantes de Arabidopsis y tabaco sin estatolitos: perciben gravedad

Estatocisto: toda la célula, no solo el estatolito, percibe la gravedad

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings



Estímulos mecánicos



Morfología planta crece viento



Tigmomorfogénesis: cambios de forma promovidos por estímulo mecánicos.

Plantas: muy sensibles al estrés mecánico.

Tocar planta 2 veces/día:

- Tamaño < al control.
- Cambio propiedades pared.

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings. www.alegria.com/img/elhierro/sabina_.jpg

Plantas sensibles al tacto

Treparadas:

Zarcillos: enrollarse alrededor de un tutor o soporte.

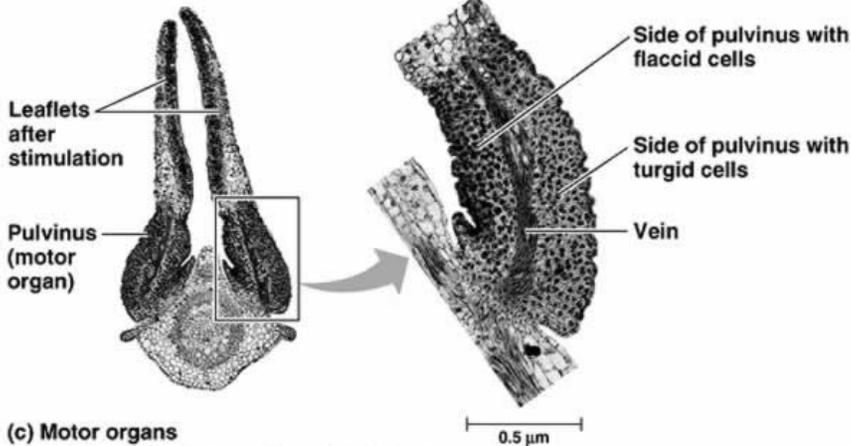
- Movimiento de exploración autónomo (describe una elipse)
- Tigmotropismo: crecimiento direccional en respuesta al tacto.



(a) Unstimulated



(b) Stimulated



(c) Motor organs

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Seismonastias: rápidos movimientos inducidos EM

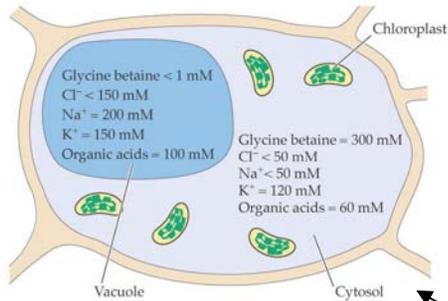
Mimosa pudica: folíolos se cierran y el peciolo descende. Mecanismo de defensa: aspecto de planta marchita.

- Respuesta. 1-2 s. Transmitir (potencial de acción) a zonas no estimuladas.
- Pulvínulo: base folíolos.
 - No estímulo: Pulvínulo recto. Células adaxiales turgentes
 - Estímulo: Pérdida de turgencia: células adaxiales.

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

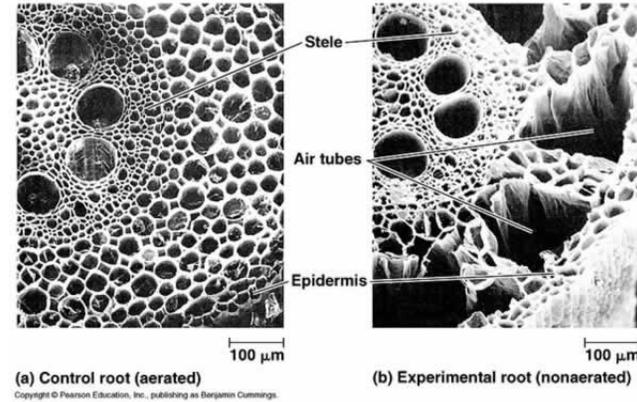
Estrés ambiental

Salt-stressed spinach leaf cell



Síntesis de osmolitos

Incremento de ABA

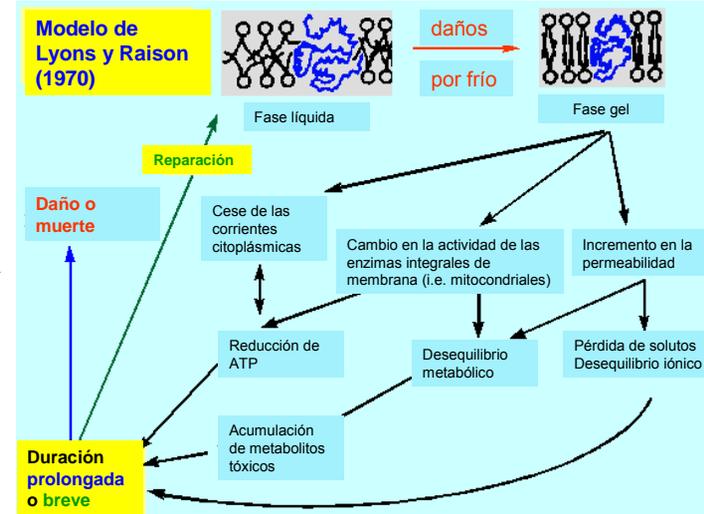
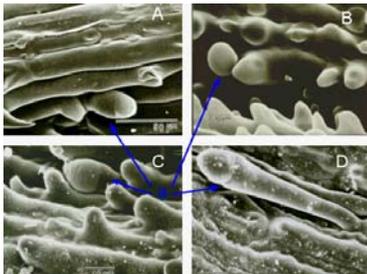


Formación de aerénquima

Inundación
Sequía

Estrés salino
Temperaturas extremas

Homeostasis iónica
Glándulas salinas



Tomado de: Buchanan et al. (2000). *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. ASPP. Campbell & Reece (2005). *Biology*. Pearson. Benjamin Cummings. *Ann Rev Plant Physiol*, 1973, 24:445-528

Las plantas se defienden del ataque de los patógenos y de los herbívoros

Las plantas no viven aisladas: interactúan con otras especies

Beneficiosas:

- Hongos micorrícicos
- PGPR: bacterias que promueven el crecimiento
- Insectos polinizadores

Perjudiciales:

- Animales: 2/3 sp herbívoros
- Hongos: 30%
- Bacterias: 10-15%
- Virus: 45%
- Viroides: 100% moléculas de ARN desnudo se encuentran en las plantas

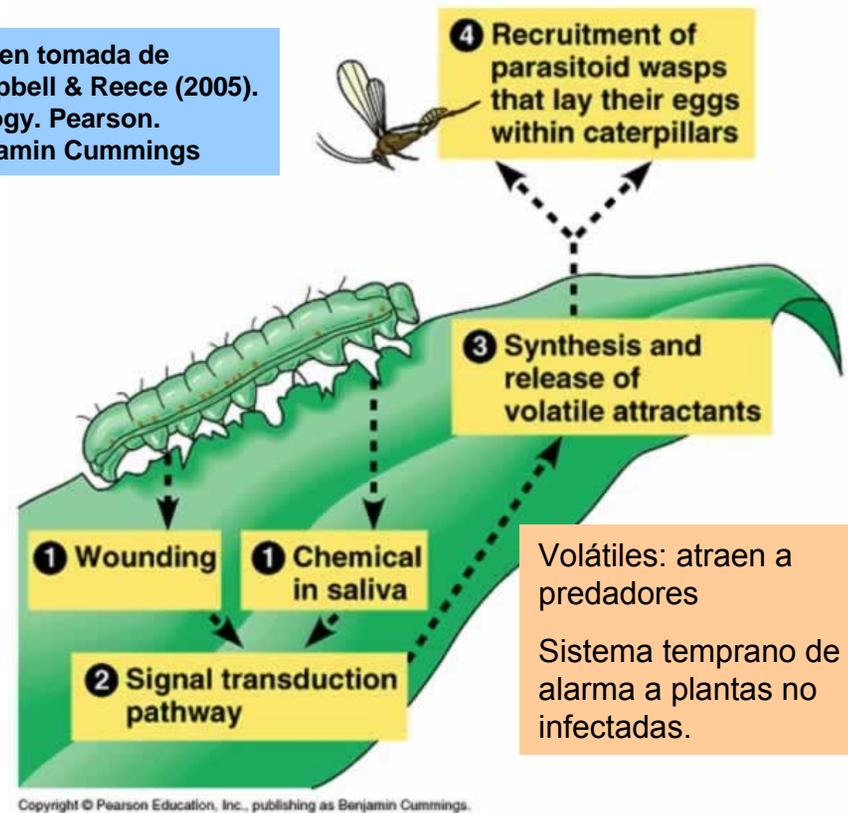
Defensa frente a herbívoros

Física: púas, espinas

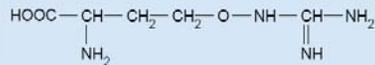
Químicas.

- Sust. Amargas
- Aminoácidos “inusuales”
- Sust tóxicas: cianuro
- Sust volátiles: terpenos

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

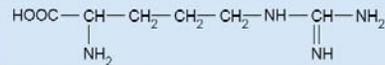


Aminoácidos no proteicos

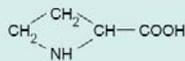


Canavanina

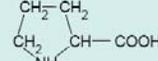
Aminoácidos proteicos análogos



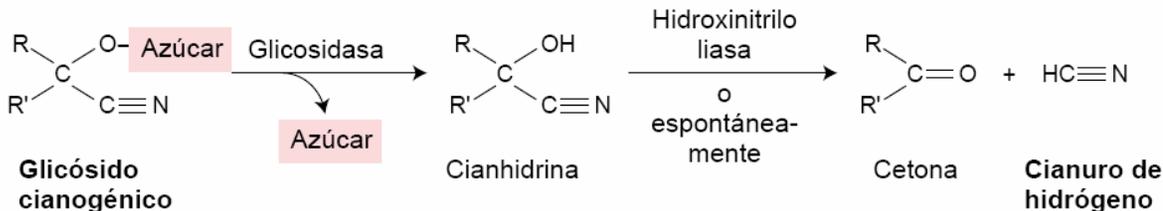
Arginina



Ácido azetidina-2-carboxílico



Prolina



Volátiles: atraen a predadores

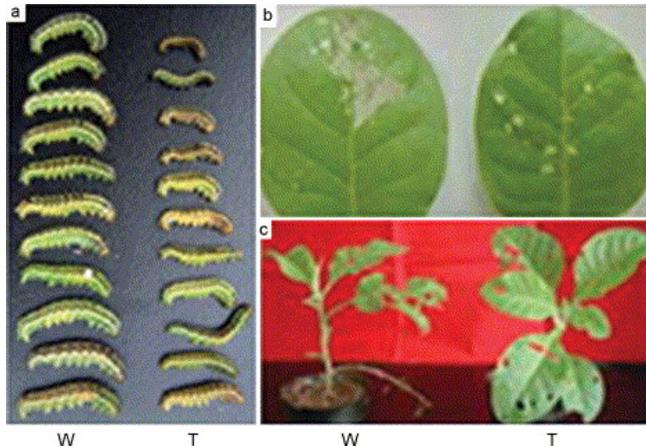
Sistema temprano de alarma a plantas no infectadas.

Sistemia

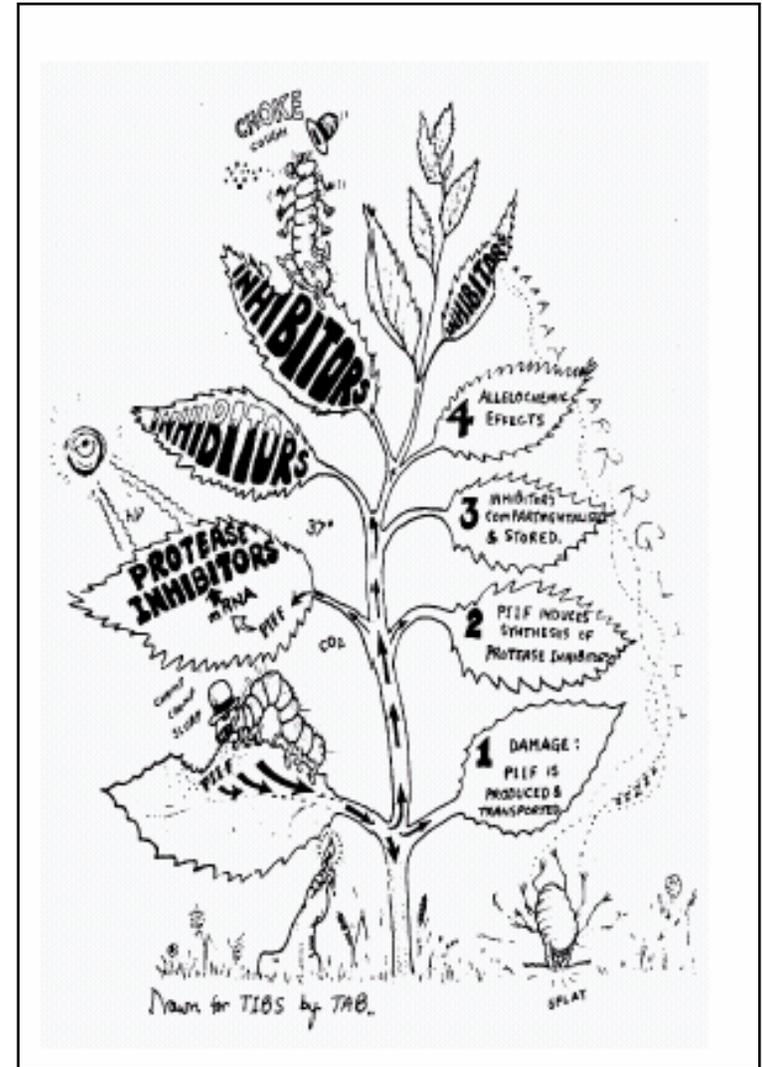
$\text{H}_2\text{N-AVQSKPPSKRDPPKMQTD-COOH}$

1970s. Descubre que el ataque por insectos y el daño mecánico inducen la expresión y acumulación de inhibidores de proteasas. Inducción mediada por un factor que transporta vía floema (PIIF: proteinase inhibitor inducing factor)

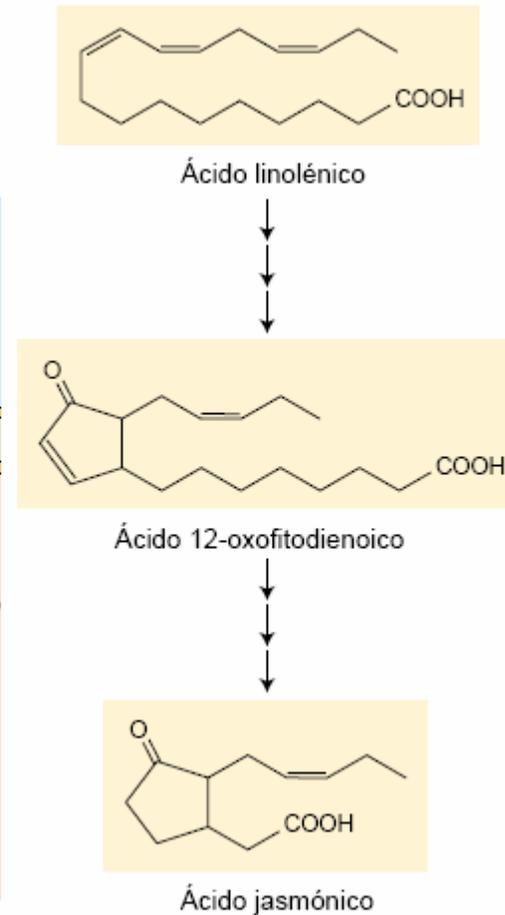
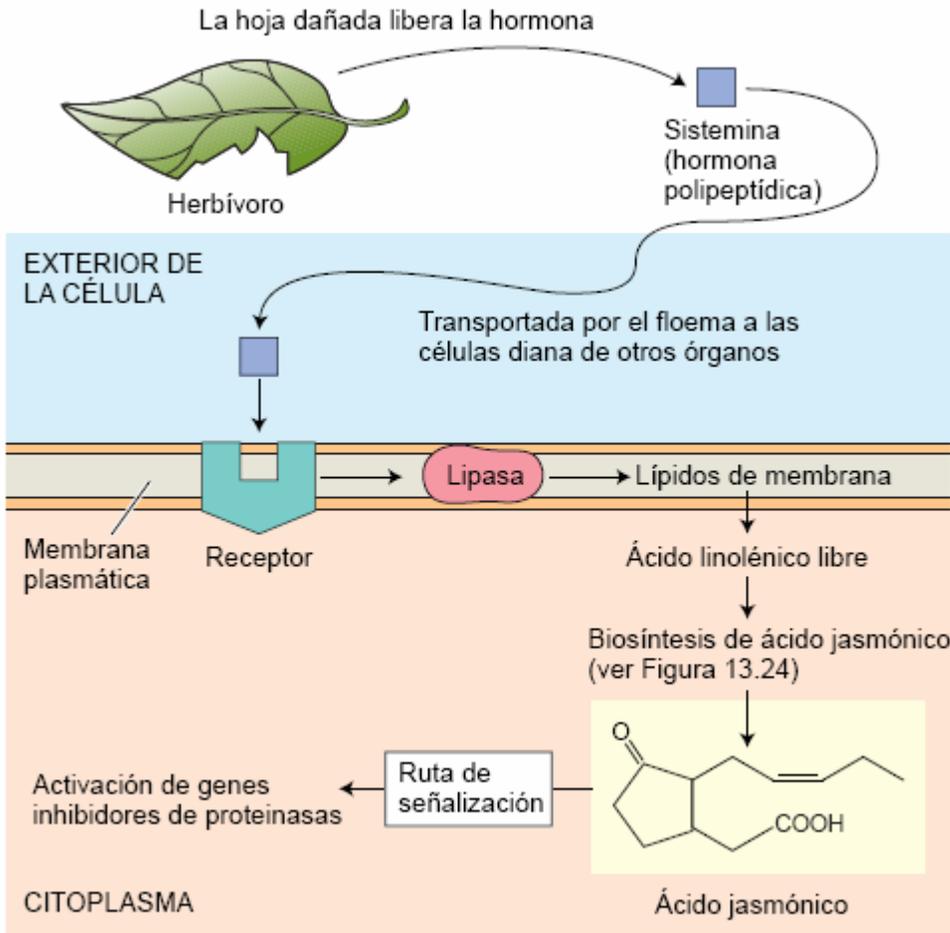
1990s. PIIF → péptido denominado *sistemia*



Resistencia de plantas transgénicas de tabaco frente a larvas de *Helicoverpa armigera*. a) Cuando las larvas se alimentan durante 10 días de plantas que sobre-expresan un gen que codifica para un precursor de sistemia (T), su crecimiento es menor que en las plantas silvestres (W). b) Hojas transgénicas (T) y silvestres (W) después de 3 días de incubación con las larvas. c) Plantas tras 10 días de incubación. Tomado de Plant Science 171(2006):286-292.



Tomado de : The Plant Hormone System. Thomas Boller



Ácido jasmónico.

Su biosíntesis empieza a partir del ácido linoleico el cual sufre varias etapas (lipo-oxidación, ciclación y β -oxidación). El daño mecánico y la sistemina activan a la enzima lipasa en la célula receptora lo que provoca la liberación de linoleico. El metil jasmonato es más volátil que el ácido jasmónico.

Defensa frente a patógenos

Barreras defensivas

1ª. "Piel de las plantas".

2ª. Ataque químico. Matar e impedir la dispersión del patógeno.

Reconocimiento del patógeno

El resultado depende de los genotipos de ambos



•Planta susceptible

•Patógeno virulento

•Interacción compatible

•Enfermedad

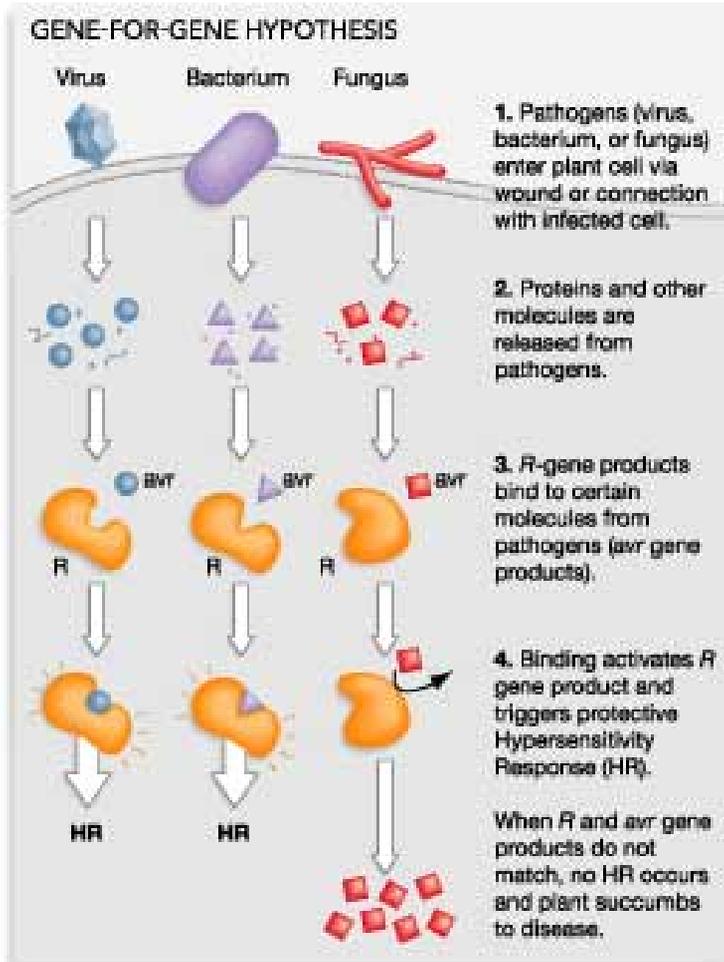
•Planta resistente

•Patógeno avirulento

•Interacción incompatible

•No enfermedad

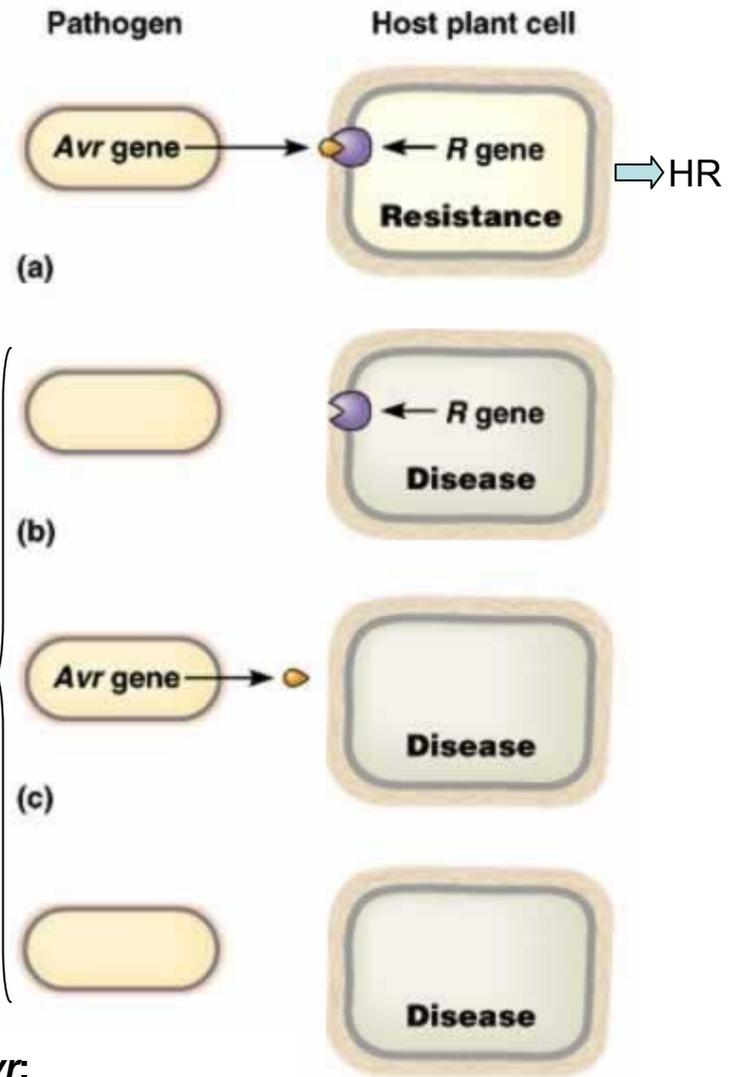
Interacción gen-gen



HR: fuerte reacción inmunológica: respuesta hipersensible

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

incompatible



Genes avr:

presencia gen avirulencia;
no presencia o mutación:
virulencia.

Codifican elicitores
específicos o de raza

Genes R:

presencia resistencia
Codifican receptores
de los elicitores

Ataque patógenos

Respuesta general

Elicitores: oligosacarinas



Respuesta específica

(avr-R)

Controla la resistencia de un reducido grupo de patógenos



La respuesta defensiva: mayor

Respuesta hipersensible (HR)

Fitoalexinas: compuestos con capacidad antimicrobiana. Síntesis: después de la infección

Proteínas PR: antimicrobianas

Incremento de especies activas del oxígeno y de NO:

- Muerte del patógeno
- Inducción de mecanismos de defensa

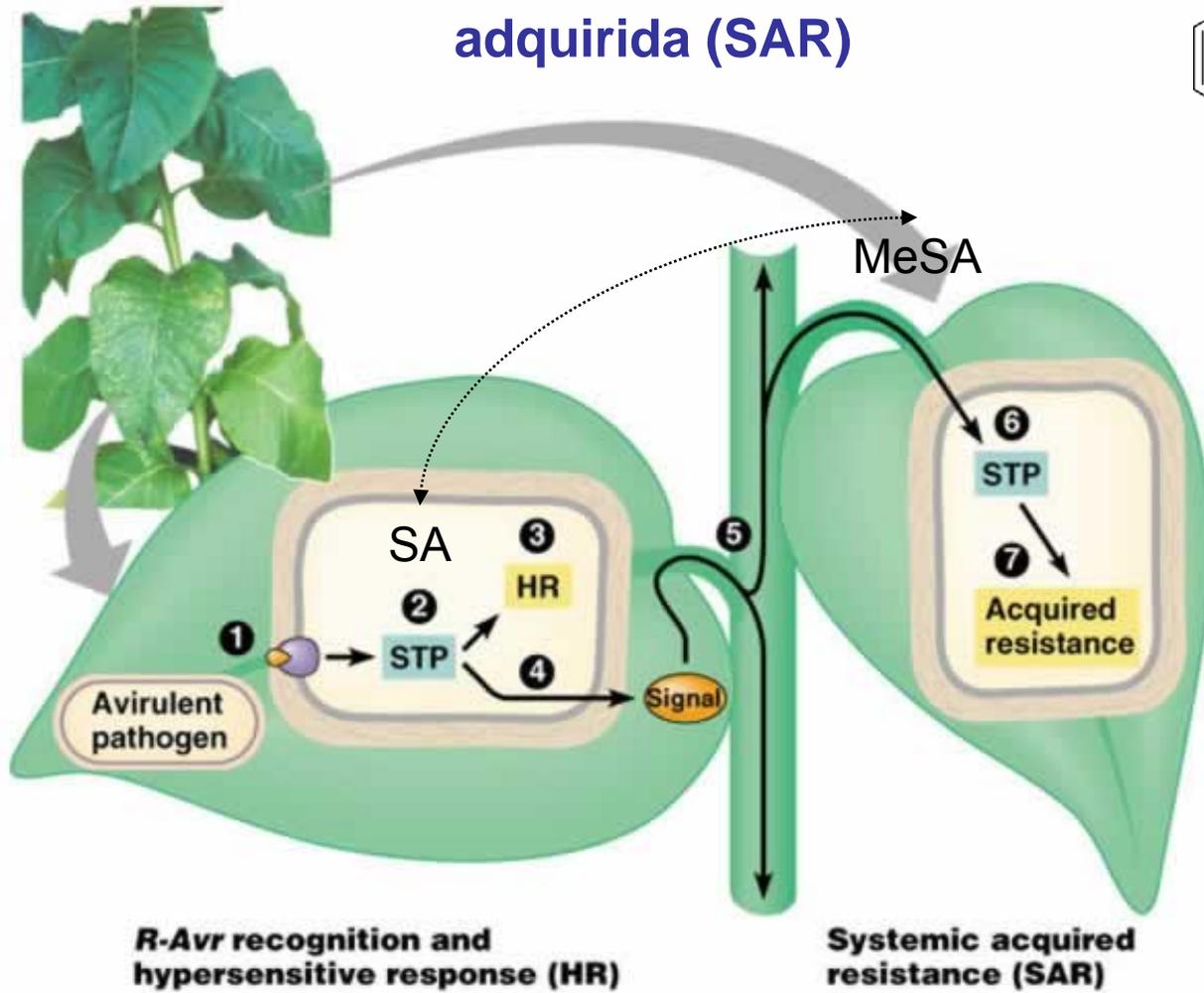
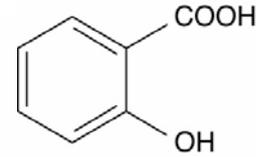
“Sellado” células infectadas.

Síntesis de lignina

Muerte celular programada de las células infectadas: evitar la dispersión del patógeno

Síntesis de salicílico: Resistencia sistémica adquirida en tejidos no infectados: síntesis de fitoalexinas y proteínas PR

Resistencia sistémica adquirida (SAR)



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

Inmunidad a la planta.
Más resistente al estrés