

HORMONES VEXETALES

Por Ricardo Sánchez Tamés

Profesor emérito de la Universidá d'Uviéu
Departamentu de Bioloxía d'Organismos y Sistemes
Fisioloxía vexetal

La idea de que les correllaciones que s'establecen ente'l mediu ambiente y l'espoxigue d'una planta regúlense per mediu d'unos compuestos químicos que difunden a lo llargo del organismo nun foi bono d'asimilar, porque se taba mui lloñe de la conocencia qu'había al rodriu del control que sobre l'organismu animal exerce'l sistema nerviosu.

El conceutu de control hormonal n'animes definíose muncho antes qu'en plantes y llevó tiempu la so aceutación per parte de la comunidá científica. En 1894 Berthold demostró n'esperimentos con pitinos la existencia d'una sustancia difusible producío nos testículos y que difundía na sangre. Foren Bayliss y Starling en 1902 los que descubrieron qu'e'l páncrees respondía a la presencia d'una sustancia proceden-



te del intestín delgáu y acuñaron el términu *hormona* pa esti tipu de sustancies.

Hormona ye un términu garráu del griegu col significáu de «qu'escita». Ye polo tanto un mensaxeru que se produz nun muérganu o texíu y se tresporta a otra parte del cuerpu, al *muériganu diana* onde exerce los sos efeutos.

El descubrimientu de les hormones vexetales foi precedíu per un refileru d'espiblizaciones independientes y abondo xebraes en tiempu. En 1758 Duhamel de Monceau observó que cuan-

do s'eliminaba un aniellu de corteya nun tueru, na parte superior del anielláu producíase un hinchamiento y formábense raíces, pero nada d'esto ocurría na parte inferior. Posteriormente Sachs propunxo que les sustancies formadores de raíces producíense nes fueyes y desplazábense de forma descendente nos tallos.



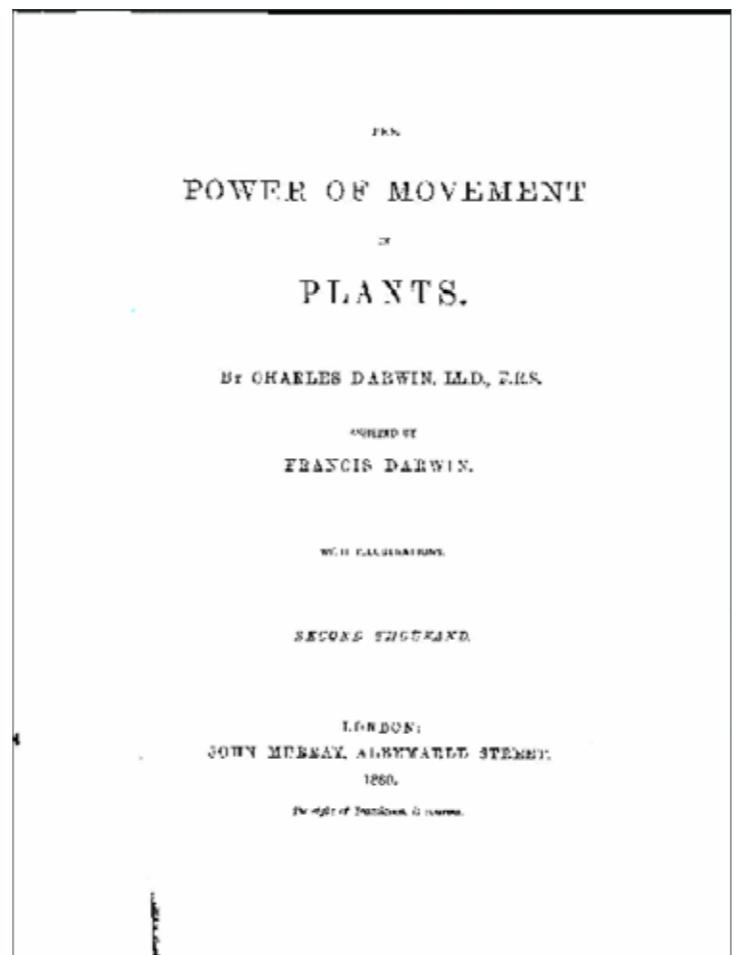
Tomates ensin etilenu a la manzorga y en presencia d'ello (derecha); nel primer casu (enriba) caltiénense verdes ensin ello y nel segundu vese cómo maduren distintu.

LA HORMONA DEL CRECIMIENTU (AUXINA)

Nuna obra espublizada en 1880 col título de *The power of movements in plants*, Charles Darwin a comuña col so fíu Francis concluyeron que: «cuando les plantes tán espuestes a iluminación llateral, dalguna influyencia tresmítense dende la parte superior a la inferior, faciendo qu'ésta se curve». Los trabayos de Boysen Jensen, Paal y Sodding llevaron a postular la idea de que'l control del crecimientu facíal una sustancia producida nel ápiz del coleóptilu y que se distribuyía de forma asimétrica.

Hans Fitting observó qu'un extractu de granos de polen d'orquídees producía l'amostiar y la cayida de los pétalos, los mesmos efeutos qu'asocedien cuando se facía la polinización de forma natural. A esa sustancia desconocida denominólo *hormona vexetal*.

Si nos animales el fluxu de les hormonas ta canalizáu per aciu del sistema circulatoriu, nes plantes el fluxu de sustancies con función d'hormones nun ye tan evidente; pue ser pela corriente ascendente impulsao pola respiración, o per aciu del fluxu de los productos de la foto-



tar ápices de coleóptilos y allugados sobre pequeños bloques d'agar a los que difundía «daqué» procedente de los ápices en función del tiempu de contautu. Posteriormente, estos bloques colo-

Nos animales ta canalizado pel sistema circulatoriu, pero nes plantes, el fluxu de sustancies hormonales nun ye tan evidente

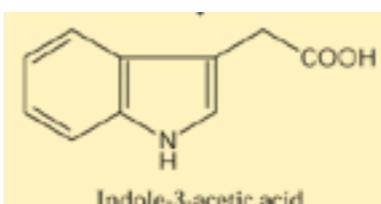
síntesis dende les fueyes –que son los muérganos productores– contra'l sumidoriu o muérganos consumidores y almacenadores, o bien per mediu d'un desplazamientu abondo más lento que ye la difusión de solutos d'una célula a otra.

El dilucidar la existencia y naturaleza de la primer hormona vexetal constitúi una historia llarga y apasionante. Foi Went, en 1928, quien llogró poner de maniestu la so existencia al cor-

cábalos asimétricamente sobre coleóptilos decapitados lo qu'inducía néstos una curvadura, siendo l'ángulu de curvadura proporcional al número d'ápices depositaos sobre'l bloque y al tiempu de permanencia. D'estos resultaos deduxo que de los ápices de los coleóptilos difundía hacia los bloques d'agar una sustancia que yera a inducir la curvadura observada. Pudo asina comprobar que nel ápiz d'un coleóptilu produzse'l doble d'esta

sustancia na parte escura que na allumada. Dolk demostró que, si un coleóptilu se coloca horizontalmente, la parte inferior contién más d'esta sustancia de crecimientu, cuasi'l doble, que la parte superior.

Kögl y Haagen Smith propunxeron la palabra auxina del griegu *auxein*, (medrar, aumentar), pa designar la sustancia o sustancies que resultaben actives nel ensayu de curvadura del coleóptilu; estos autores demostraron qu'una sustancia aisllao del mexu humano amosaba gran actividá nel bioensayu puesto a puntu por Went; esta sustancia yera l'ácidu 3-indolacético



y ye l'auxina por antonomasia. Posteriormente aisllóse ácidu 3-indolacético de formientos, de granos de maíz, de coleóptilos d'avena y de dílos texíos. Cítense na lliteratura otros compuestos con actividá auxínica magar que paez que la so actividá depende de la posibilidá de que seyan tresformaes polos texíos n'ácidu 3-indolacético.

IZQUIERDA

Figura 1. Portada de la obra de Darwin y el so fíu onde describen los sos experimentos con plantes.

ENRIBA

Figura 2. L'auxina por antonomasia ye l'ácidu 3-indolacético.

LES HORMONES DE LA REPRODUCCIÓN (ÁCIDU XIBERÉLICO)

Hai otra historia mui alloñada xeográficamente de la que llevó al descubrimientu de la primer hormona vexetal y que s'entamó nel Xapón anterior a la Segunda Guerra Mundial. En 1926 Kurosawa, un botánicu xaponés que trabayaba en Taiwan, estudiando una enfermedá del arroz llamada *Bakanae* (plantes lloques) observó que les plantes enfermes yeren más altas y amarellúes que les normales y frutaben mucho menos. Demostró que la enfermedá producíala'l fungu *Gibberella fujikuroi* y que un filtráu del mediu de cultivu en que crecía'l fungu, cuando s'aplicaba a les plantes d'arroz producía idénticos síntomes. Del filtráu del mediu de cultivu Yabuta y Sumiki aisllaron la sustancia responsable de producir los síntomes descritos y denominárenla Xiberelina A. Estos trabayos permanecieren inorados nel mundu occidental por torgues de comunicación, puestu que s'asoleyaren en xaponés y más entá pol español de la Segunda Guerra Mundial. Acabada la guerra, investigadores ingleses de la empresa Imperial Chemical Industries retomaren estos trabayos ya identificaren una sustancia a lo que denominaren ácidu xiberélico y que difería de la Xiberelina A porque ésta resultó ser una mestura de, pelo menos, 3 compuestos.

Otra llinia d'investigación qu'empobinó a incrementar el conocimientu al rodiu de les xiberelines y el so papel nel control del crecimientu y desendolcu de les plantes fundamentóse na afición de los ingleses pola cerveza y ls so fabricación. A lo cabero del sieglu xix había nicios de que los azucres lliberaos a partir de la hidrólisis del almidón diben destinaos al crecimientu del embrión de la semiente de cebada y que si se desaniciaba l'embrión de la semiente, primero d'embebélos n'agua, nun había hidrólisis.

IZQUIERDA

Figura 3. Crecimiento de plántules d'arroz cuando s'aplicuen concentraciones crecientes de xiberelina. El primer tiestu de la izquierda ye'l control.

DERECHA

Figura 4. L'ácidu xiberélico ye la xiberelina más emplegada.

ABAJO DERECHA

Figura 5. Dalgunes de les citoquinines más conocíes



Tamién demostraren que los embriones aisllaos colocaos sobre una llámina d'almidón producien un cercu d'hidrólisis na so rodiada. Pasaren bastantes años hasta que nuevamente en Xapón y estudiando'l mesmu fenómenu Yomo descubrió que'l mediu azucráu au tuvieron creciendo embriones aisllaos de cebada yera p'activar la hidrólisis del almidón. D'estos trabayos y de los de Paleg n'Australia llegóse a la conclusión de que la sustancia responsable d'inducir la hidrólisis del almidón, per aciu de la liberación de α -amilasa, yera l'ácidu xiberélico.

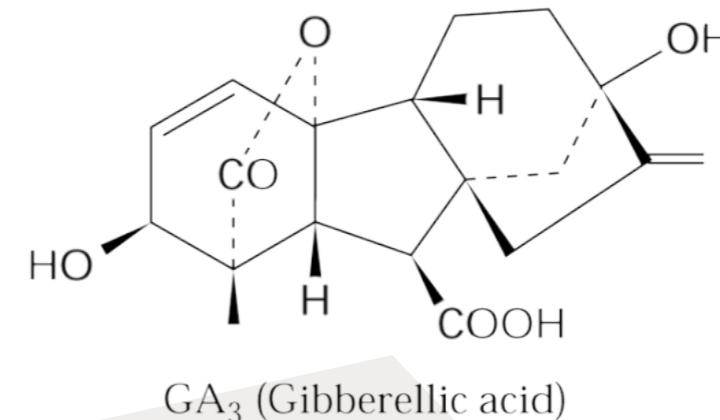
Magar que non toes puedan considerase hormones, puesto qu'en bien de casos se trata de catabolitos o de precursores metabólicos de les moléculas actives, pasen del centenar les estructures moleculares tipu xiberelina aisllaes de fungos y distintos muérganos de plantes superiores (fueyes, flores, frutos, semiente, granos de polen ya inclusive de cloroplastos aisllaos). El conteníu nestos muérganos varia mucho acordes col estau d'espoxigue de los mesmos.

LES HORMONES DE LA MULTIPLICACIÓN CELULAR (CITOQUININES)

Otru grupu de sustancies con caráuter hormonal constitúinlu les citoquinines. El so estudiu pue considerase que s'entama nel añu 1913 cuando

Haberlandt, observa que de los texíos floemáticos difundía una o unes sustancies capaces d'inducir la división celular en cachos de pataca. Esto fixo que se confirmare la idea de Wiesner, espuesta en 1892, de que tenía qu'haber nes plantes un sistema que controlare la división celular. Posteriormente, el mesmu Haberlandt observó que cuando se colocaben célules machuques alredor d'una mancadura aumentaba la división celular nos bordes de la mesma, efeutu que desapaecía al llavar la mancadura.

Como consecuencia de los estudios sobre cultivos de texíos y los problemas que se planteaben, Skoog observó que los segmentos de tallu de *Nicotiana tabacum* qu'incluyíen corteya, vasos y médula, nun medraben bien nun mediu simple y necesitaba amesta-y una auxina pa qu'hubiere allargamientu y proliferación de la médula. Per otra parte, si se ponía la médula aisllao y s'amestaba auxina, observábase un enorme allargamientu de les célules ensin que, pelo contrario, s'observare división de les mesmes. Sicasí, cuando la médula se ponía en contactu con texíu vascular, podía observase de nuevo división celular. Estos resultaos llevaron a la busca d'una sustancia responsable de la inducción de la división celular qu'actuare de la mesma forma que lo facía la sustancia desconocío del texíu vascular.



Alcontróse que la lleche de cocu, extractu de malta, extractu de formientu y ADN sometíu al autoclave, presentaben actividá elevada como inductores de la división celular. Del productu de someter al autoclave ADN de la espelma de arenques, obtuviéronse los primeros cristales d'una sustancia mui activa na inducción de la división celular. Pola so acción sobre la citocinesis denominóse kinetina o quinetina y poco dempués se sintetizaron un gran número de compuestos con propiedaes asemeyaes.

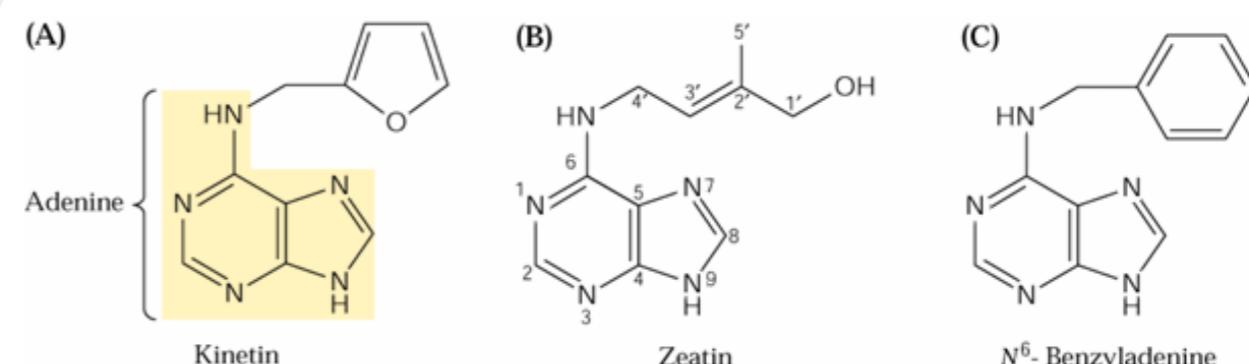
Per munchu tiempu se duldó de la existencia de citoquinines nes plantes, pese a qu'había muchos datos y observaciones que presaxaben la so existencia. Na lleche de cocu hai sustancies con actividá citoquinina, darréu que citoquinina y lleche de cocu son equivalentes pa caltener el crecimiento de muchos cultivos de texíos. Nun s'atopó namái actividad citoquinina na lleche de cocu, sinón tamién en zusmiu de tomate,

extractos de flores, en raíces, tubérculos y nódulos radiculares; n'exudaos de xilema y floema tamién se detectó la presencia de citoquinines. En xeneral, una bona fonte de citoquinines constitúinla los frutos y la semiente inmaduro, observándose nesto un aumentu na xerminación. De semiente de maíz llogró aisllar Miller una citoquinina que, tres cristalización y estudiu de les sos propiedaes, denominó Zeatina. Posteriormente foron incorporándose nueves estructures al grupu de les citoquinines.

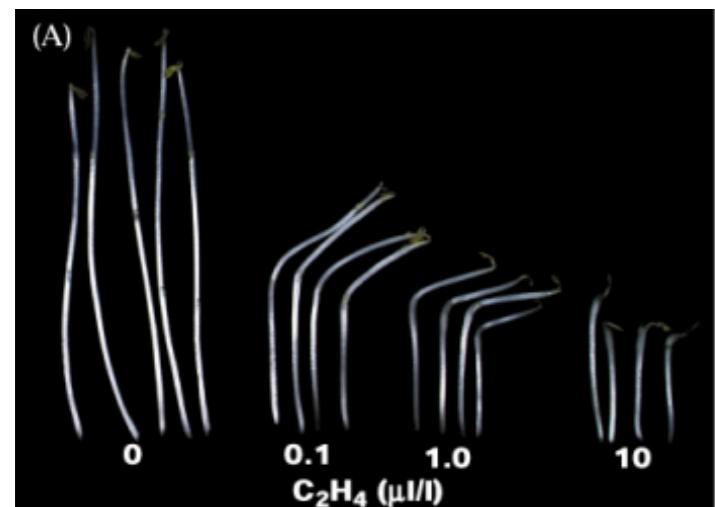
LA HORMONA DE LA MADURACIÓN (ETILENU)

Los descubrimientos que llevaron a considerar l'etilenu ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) como una hormona vexetal remonten a 1878, añu nel que Wiesner estudiaba les curvadures y mutaciones producíes nos tallos de dalgunes plántules, observando qu'aquéllas qu'espoxigaben n'escuridá, en cuentes de facelo verticalmente, amosaben xeotropismu negativu, tomando una posición horizontal.

En 1884, Molisch refierse al efeutu que'l gas del allumáu y el fumu producen na respuesta xeotrópica de les raíces. Esti fechu pasa desapercibíu y en 1901 Neljubow demuestra que la orientación horizontal de les raíces yera pola mor de la presencia del gas del allumáu nel ll-



boratori, identificando etilenu y acetilenu como los componentes activos, siendo l'etilenu'l más potente y carauterísticu nos síntomes producios, ye dicir, mengua de la ellongación, aumentu de la espansión radial del tallu y orientación horizontal. Estos síntomes conociéronse dende entós como la respuesta triple de les plantes lleguminoses frente al etilenu. Non solamente se produz etilenu en frutos climatéricos a lo llargo de la so maduración, sinón tamién en fueyes nel períodu d'espansión, o nel amostiar de los pétalos.

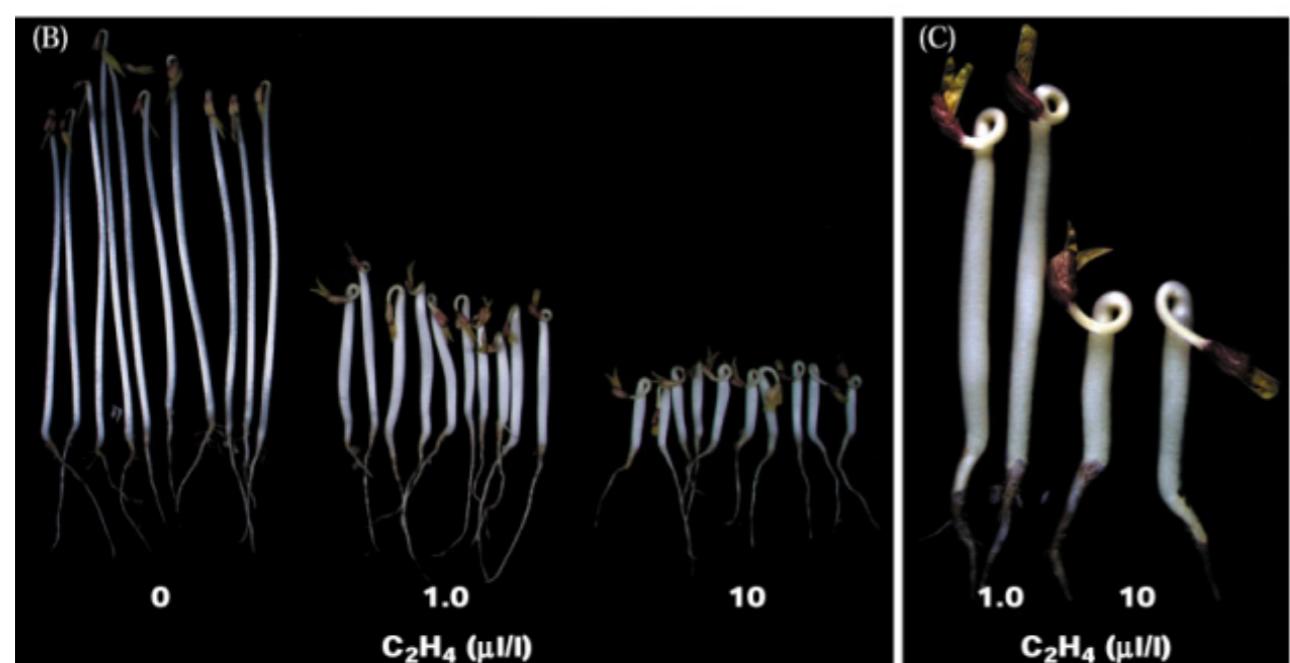


IZQUIERDA Y ABAXO

Figura 6. Nestes plántules de faba apréciasi l'efeutu del etilenu sobre'l so crecimientu.

DERECHA

Figura 7. Ácidu ascísico.



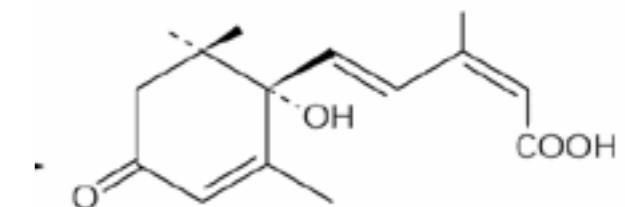
Cousins demostró que les naranxes madures aceleraben la maduración de plátanos que taben nel mesmu recipiente: dalguna sustancia volátil de los frutos maduros yera p'acelerar la maduración d'otros

L'etilenu constitúi una anomalía dientro del conceitu d'hormona, puesto que ye un gas a la temperatura ambiente y ensin embargo xuega un papel importante na regulación de dalgunos procesos, mui principalmente na maduración de los llamaos frutos climatéricos. Cousins observó

que dalguna sustancia volátil produció polos frutos maduros yera p'acelerar la maduración d'otros frutos puestos nel mesmu recipiente; y asina demostró que les naranxes madures aceleraben la maduración de plátanos que taben nel mesmu recipiente. Trabayos posteriores fechos en dellos laboratorios llevaron a identificar esta sustancia como l'etilenou y dióse-y el nome d'**hormona de la maduración**. Al introducirse téuniques d'análisis más fines, como la cromatografía de gases, comprobóse que l'etilenu nun lo producían namái los frutos, sinón qu'otros muérganos de la planta tamién yeran capaces de producilo.

tolos criterios pa ser una hormona: aparte del so efeutu inhibidor sobre'l crecimientu cuando s'aplica a plantes intantes y antagonizar l'aición d'hormones promotores del crecimientu, exerce una gran variedá d'efeutos sobre'l metabolismu vexetal.

Posteriormente aisllóse ácidu ascísico tanto de Monocotiledónees como de Dicotiledónees, inclusive s'atoparon en Ximnospermes y felechos. En plantes superiores aisllóse de fueyes, frutos, semiente, brotos, raíces, tallos y tamién n'exudaos de floema y xilema.

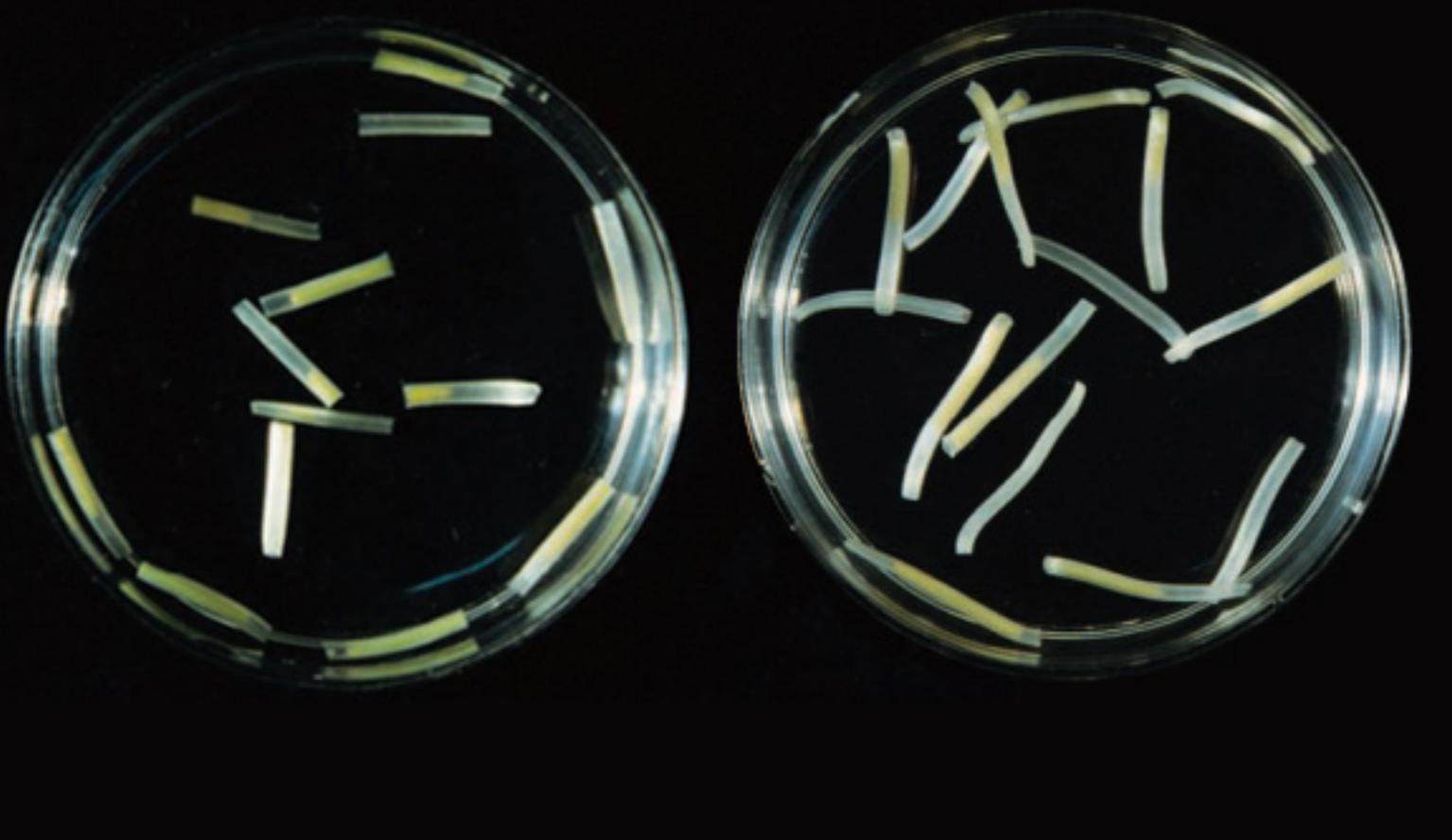


ESTRACCIÓN Y VALORACIÓN DE LES HORMONES VEXETALES

Cuando se conoz la naturaleza del compuestu que se quier estudiar, la química analítica vien desedolcando un gran número de téuniques cada vegada mas refinaes pa la so identificación y midida. Sicasí, cuando lo único que se sabe ye qu'hai «daqué» qu'induz una respuesta nun muérganu, el problema complícase bastante, pues lo primero que fai falta ye saber qué ye esi «daqué» y aú s'alluga. Por ello los primeros trabayos nel estudiu de les hormones vexetales centraronse en comprobar que determinaos extractos contienen un principiu activu qu'ocasiona una respuesta nun texíu. Podemos ilustrar esti procesu col casu de l'Auxina.

Paralelamente a estos estudios, Wareing en Gran Bretaña, descubrió una sustancia nes fueyes de dalgunos árboles de fueya cayedizo, a lo que denominó «Dormina», que causaba inhibición del crecimientu ya inducía al reposu de los brotos. Llueu se vio que Dormina y Abscisina II yeren la mesma sustancia y llamóse-y a esti compuestu ácidu ascísico. L'ácidu ascísico cumple

A partir del material vexetal que se quier estudiar, convenientemente triturao, procédese a la estracción con una mestura de metanol y



ARRIBA

Figura 8: Seiciones de coleóptilu d'avena incubaes nun mediu control (izquierda) y énte una solución d'auxina (derecha)

Dende los tiempos que se partía del orde del quilogramu pa entamar la estraición hasta güei, que pue facese la valoración a partir de miligramos, progresóse muchísimo

agua, d'equí elimínase'l metanol, dexando un residuu acuoso que contién tolo que fore soluble na mestura inicial. Variando'l pH d'esti extractu acuoso, procédense al fraccionamientu con éter etílico, y na fracción ácida xebraránse na capa etérea aquelles sustancies que tengan esti caráuter. Esta capa etérea reduzse en volume per mediu de la vaporación y el concentráu resultante cromatografiase sobre papel. Del cromatograma resultante tómense seiciones a lo llargo del mesmu y caúna d'elles sométese a un bioensayu, ye dicir a una prueba que manifieste si nel cachín

de papel cromatográfico hai dalguna sustancia capaz d'inducir una respuesta nun texíu qu'actúa como detector. Nel casu de l'auxina'l detector usau son seiciones de coleóptilu d'avena nes que se mide la ellongación qu'esperimentaren llueu de tar en contautu col papel. Aquella seición qu'esperimente mayor ellongación qu'el control supónse que ye pola mor de la presencia de la sustancia del nuesu interés.

Esto diznos simplemente qu'existe la sustancia capaz d'estimular la ellongación de les seiciones de coleóptilu, pero nada al rodiu de la so

naturaleza; hai que recurrir a la química analítica pa confirmar qu'efeutivamente la sustancia responsable d'incrementar el llargor de les seiciones de coleóptilu ye l'auxina. Establecida la rutina, pue almitise que la zona de papel qu'induz la respuesta máxima ye la que contién l'auxina, ensin falta de proceder al so aisllamiento y análisis. Sistemes análogos, con diferentes «detectores» usárense pa les demás hormones: p.ex. seiciones de granos de cebada pa les xiberelines; proliferación celular en callos de médula de tabacu o de cenahoria pa les citoquinines, etc.

Pa dilucidar si nun texíu o muérganu hai hormones vexetales y en qué cantidá tán presentes hai que les extraer y proceder a la so cuantificación. El progresu de les téuniques analítiques incidió de forma importante nesti procesu. Dende los primeros tiempos en que se partía del orde del quilogramu pa entamar la estracción hasta

ción, per aciu de la preparación d'anticuerpos con mayor o menor grau d'especificidá.

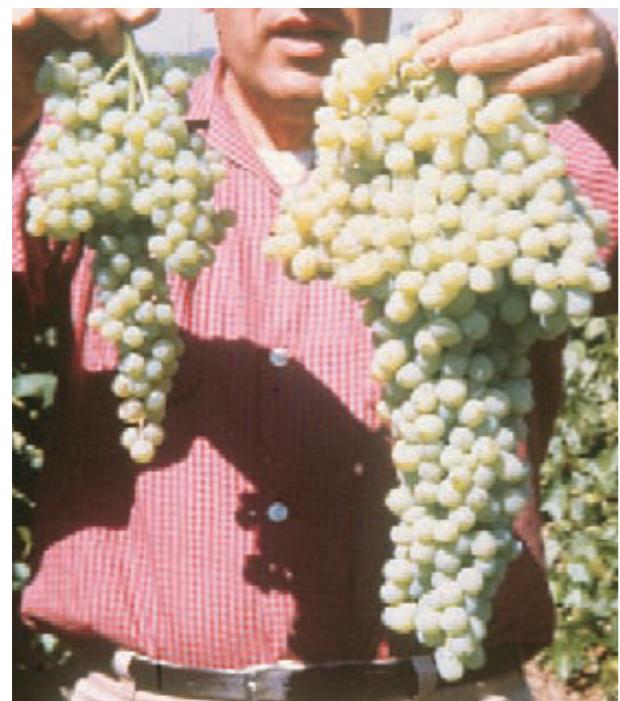
EL PAPEL DE LES HORMONES

Diemos nome a les hormones acordies col procesu más interesante que regulen, pero hai que señalar que toes elles causen efectos pleiotrópicos, ello ye, nun regulen esclusivamente un procesu sinón que son a influir na regulación de diferentes procesos y sobre manera d'interactuar unes con otres siendo malo d'atribuyir un papel exclusivu na regulación d'un fenómenu.

Yá nos primeros estudios de cultivos de texíos, observóse que la médula de tabacu aisllao yera a aumentar el grandor de las célules en presencia de l'auxina, pero yera preciso amestar citoquinina pa llograr la división celular y polo tanto la proliferación de les célules hasta formar una masa multicelular denominao *callus*. Per otra parte hai antagonismu ente dalgunes hormones, asina l'ácidu ascísico inhibe l'efetu estimulante de l'auxina na ellongación celular. Na regulación del florecimientu paez que ye preciso la participación simultánea de citoquinines y auxina.

Magar que s'apliquen principalmente a colleches d'altu valor amestáu, un antagonista de les xiberelines pue aplicase para llimitar l'encamáu del trigu, o'l glifosatu, qu'inda que ye un yerbicida, incrementa'l conteníu d'azucré na caña d'azucré. Otros aplíquense al algodón pa desaniciar fueyes y dexar la bola d'algodón llibre de torgues y direutamente accesible a la máquina pañadora.

Hai casos en que nun se busca tanto aumentar la producción sinón namái meyorar l'aspeutu de los frutos, como'l color de les mazanes o l'aspeutu de los cítricos. N'otros casos lo que se quier ye facer que'l frutu nun tea fuertemente venceyáu a la



Ún de los aspeutos más conocíos de l'aplicación d'hormones –auxines– ye'l desaniciu de la vecería nel pumar

planta y asina qu'al facer la coyeta mecánica nun se causen daños a aquélla. Agrupar la coyeta nun tiempu más curtiu p'aplicar la pañadura mecánica d'una sola vegada. O pelo contrario, nel casu de los llímones ampliar la temporada de coyeta impidiendo'l deterioru de la corteya pente medies de l'aplicación de xiberelines.

Quiciabes ún de los aspeutos más conocíos de l'aplicación de les hormones, y concretamente de les auxines, seja'l desaniciu de la vecería nel pumar, al traviés del claréu del florecimientu cuando ésti ye abondoso, yá qu'un añu tendrán muchos frutos y pequeños y al otru pocos y de mejor tamañu; lo que interesa ye caltener una producción uniforme en cantidá y calidá tolos años. Les auxines tamién puen usase pa evitar la cayida temprana de los frutos, concretamen-

IZQUIERDA

Figura 9: Racimu d'uves ensin aplicación de ácidu xiberélico (izquierda) y tres de l'aplicación del mesmu (derecha).

DERECHA

Figura 10: Cambiando la proporción de citoquinina (CQ) y auxines (AIA) pue obtenerse, nun cachu de médula de tabacu, tallos, fueyes o masa indiferencia de callu. (Fonte en castellanu).

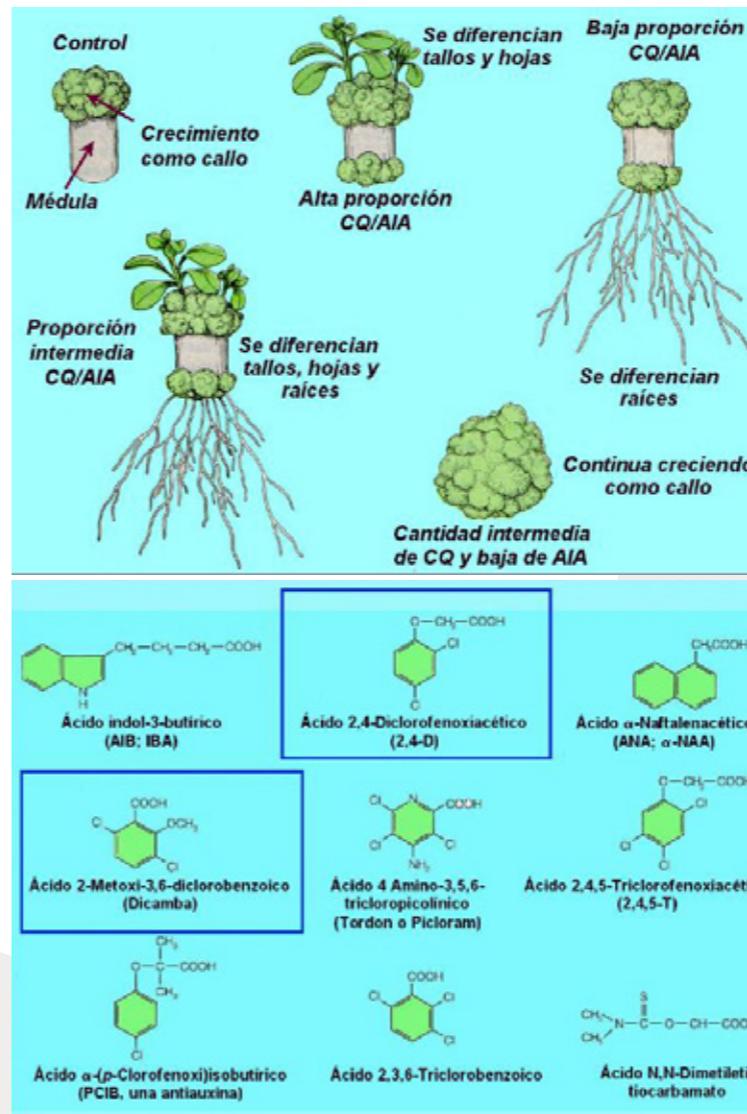
ABAJO DERECHA

Figura 11: Delles moléculas de calter auxínico utilizaes n'agricultura como enraizadores o como herbicidas. (Fonte en castellanu).

te de les mazanes y evitar perdes nel momento de la coyeta o tener que lo facer primero de que los frutos tean nel so mejor puntu. En dílos casos puen usase p'acelerar la formación de los frutos y poder tener colleches tempranes, lo qu'ameyora'l rendimientu económico.

Una aplicación interesante de les auxines ye'l so papel como inductores de la formación de rai-gaños n'inxertos, tanto de plantes ornamentales como d'árboles: comercialízense bayura de productos con esti envís que cualquier persona aficionada a cultivar plantes, anque sea en tiestu, usó. Tamién puen usase p'acelerar la floración, y llanzar asina al mercáu flores n'época temprana y polo tanto más rentable económicamente. Ye espectacular la so influencia nel aumentu del grandor de les uves. Retrasen la maduración de los llímones pa llograr qu'esta se produza nos meses de mayor demanda. Yá mentamos que nel procesu de malteáu pa llograr cebada les xiberelines desendolquen un papel de repercusión económica abondo importante.

L'etilenu ye un compuestu malu de remanar, por ser un gas a temperatura ambiente; sicasí, conócense moléculas que son quien a lliberar etilenu cuando tán fuera o dientro de la plan-



Non tolos yerbicíes son auxines, pero l'aniciu d'ellos ta nestes hormones, y una potentísima industria xorreció xenerando estos productos

unos quivis que nun tean entá maduros nun recipiente con mazanes madures y ver cómo los quivis asina trataos maduren rápido.

De les citoquinines hai que destacar l'aplicación n'árboles frutales pa inducir la ramificación ilimitando'l so espoxigue n'altor, lo que fadría más difícil la coyeta. Tamién pa incrementar la producción de claveles y roses darréu qu'a mayor ramificación más flores se producen. Un papel destacadu de les citoquinines ye'l cultívu *in vitro*, puesto que xunto coles auxines, y per mediu d'una aplicación equilibrada de les mesmes, pue regulase la formación de brotos o raíces a voluntá del cultivador.

Poco se pue dicir de les aplicaciones práutiques del ácidu ascísico, magar que'l so potencial como antitrespirante ye evidente, por embargu nun s'atopó un métodu afayadizu pa la so utilización n'agricultura.

Güei, les hormones naturales o sintétiques, al igual que los compuestos antagonistes o inhibidores de los sos efeutos, tienen amplia utilización n'agricultura, horticultura y floricultura y son más d'un millón d'hectárees de distintes colleches sobre les que s'apliquen dalgún d'estos compuestos.

L'ámbitu de mayor aplicación de les auxines sintétiques ye ensin duda nenguna'l de los yerbicíes y una una potentísima industria xorreció xenerando estos productos. Non toes son auxines en sentíu estrictu, pero l'aniciu de los mesmos ta nestes hormones.