

Las auxinas: síntesis, transporte y señalización

Aarón Giovanni Munguía Rodríguez¹, Miguel Martínez Trujillo²✉

¹ Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México

² Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

Resumen

La presente revisión considera los aspectos más relevantes de las hormonas vegetales conocidas como auxinas, en particular el ácido indol-3-acético. Se proporciona un panorama general de su síntesis, conjugación, transporte y mecanismos de señalización.

Palabras clave: Auxina, metabolismo, distribución

Abstract

The present review considers the most relevant aspects of plant hormones known as auxins, in particular indole-3-acetic acid. It provides an overview of its synthesis, conjugation, transport and signalling mechanisms.

Key words: Auxin, metabolism, distribution.

Introducción

La forma y función de los organismos multicelulares ocurre por la comunicación eficiente entre células, tejidos y órganos. En las angiospermas y otras plantas, la regulación y coordinación del metabolismo, así como el crecimiento y la morfogénesis, dependen de señales químicas que se transmiten de una parte de la planta a otra. Los responsables de cada aspecto del desarrollo vegetal, desde la embriogénesis hasta la senescencia, son varias moléculas orgánicas denominadas fitohormonas o reguladores del crecimiento (Kepinski, 2006). Las fitohormonas pueden considerarse mensajeros químicos que permiten la comunicación entre células, tejidos y órganos (Kucera *et al.*, 2005).

Además, debido a su estilo de vida sésil, las plantas deben integrar diversos estímulos para responder al ambiente siempre cambiante y sobrevivir, estos estímulos pueden ser tanto bióticos como abióticos. Entre los bióticos se encuentran: polinizadores, herbívoros, patógenos, parásitos, simbioses y otras plantas, mientras que los abióticos incluyen: la gravedad, la luz (calidad, intensidad, duración), el viento, la temperatura (calor o frío), los gases, la humedad ambiental, el pH del suelo, toxinas y la disponibilidad de agua y nutrientes.

Entre los reguladores más estudiados se encuentran ocho clases principales: auxinas, giberelinas, ácido abscísico, citocininas, etileno, brasinoesteroides, jasmonatos y estrigolactonas (Depuydt y Hardyke, 2011). Todos ellos han sido descritos con funciones en la regulación del crecimiento de maneras distintas y algunas veces de manera específica, dependiendo de las condiciones a las que se encuentra sometida la planta (Santner *et al.*, 2009; Wolters y Jurgens, 2009; Santner y Estelle, 2010) (Figura 1).

El estudio de las auxinas data desde las observaciones de Charles Darwin sobre los efectos de una sustancia hipotética que modulaba el alargamiento del brote de la planta para permitirle un crecimiento hacia la luz, lo que demostró la existencia de una sustancia difusible

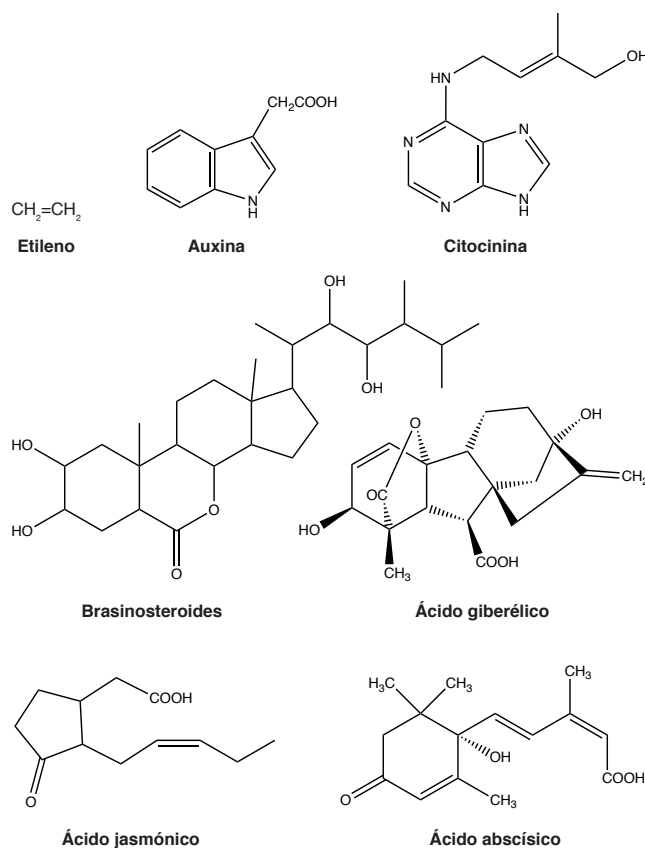


Figura 1. Estructura química de las principales hormonas presentes en plantas.

con actividad sobre el crecimiento (Darwin 1880, citado en Taiz y Zeiger, 2011). El término auxina deriva de la palabra griega "auxein" que significa crecer y forman parte de uno de los principales grupos de reguladores del crecimiento.

El ácido indol-3-acético (AIA) es la principal auxina en plantas, la cual es un derivado del triptófano y regula diferentes procesos como la división, expansión y diferenciación celular, formación de raíces laterales, floración y respuestas trópicas (Woodward y Bartel, 2005; Bishopp *et al.*, 2006).

En general, los efectos de las auxinas dependen de las concentraciones, ya que en concentraciones

✉ Dr. Miguel Martínez Trujillo, codigogenetico@gmail.com
 Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo,
 Edificio R, C.P. 58030 Morelia, Michoacán, México.

Auxinas

bajas promueven el crecimiento induciendo elongación de hipocotilos, tallos y raíces, en tanto que en concentraciones elevadas los efectos son opuestos inhibiendo la elongación celular (Woodward y Bartel, 2005). Existen varias auxinas naturales o sintéticas como el AIA, el ácido indol-3-butírico (AIB), el ácido 2-fenilacético (APA), el ácido 4-cloroindol-3-acético (4-Cl-AIA), el ácido 1-naftalen acético (ANA), el ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), la dicamba y el picloram (Korasick *et al.*, 2013).

La síntesis y conjugación de auxinas

Los niveles de la hormona activa ácido indol-3-acético (AIA) se encuentran finamente regulados a través de la síntesis, la degradación, la inactivación y el transporte. Aunque todos los tejidos de la planta parecen ser capaces de sintetizar auxinas, normalmente la mayor parte es producida en las partes jóvenes en desarrollo, como es el ápice de los tallos, hojas jóvenes y raíces en desarrollo (Ljung *et al.*, 2001). El AIA es la auxina activa mejor estudiada que se presenta de manera natural y puede ser sintetizada a través de 2 vías mayores: dependiente o independiente del triptófano (Korasick *et al.*, 2013) (Figura 2).

Sólo una pequeña fracción de las auxinas se encuentra libre como molécula activa en la señalización. El conjunto de auxinas está constituido por una mezcla de auxinas libres, auxinas conjugadas y precursores inactivos de auxinas como el ácido indol butírico (AIB) y el éster metil de AIA. Se ha postulado que las formas de almacenamiento de auxinas permiten regular la homeostasis de esta hormona durante el crecimiento y desarrollo. En las angiospermas existen 3 formas mayores de conjugados de auxinas, con carbohidratos, aminoácidos y proteínas, los cuales son considerados inactivos, y diversas enzimas se encargan de la formación de los diferentes conjugados (Korasick *et al.*, 2013) (Figura 3).

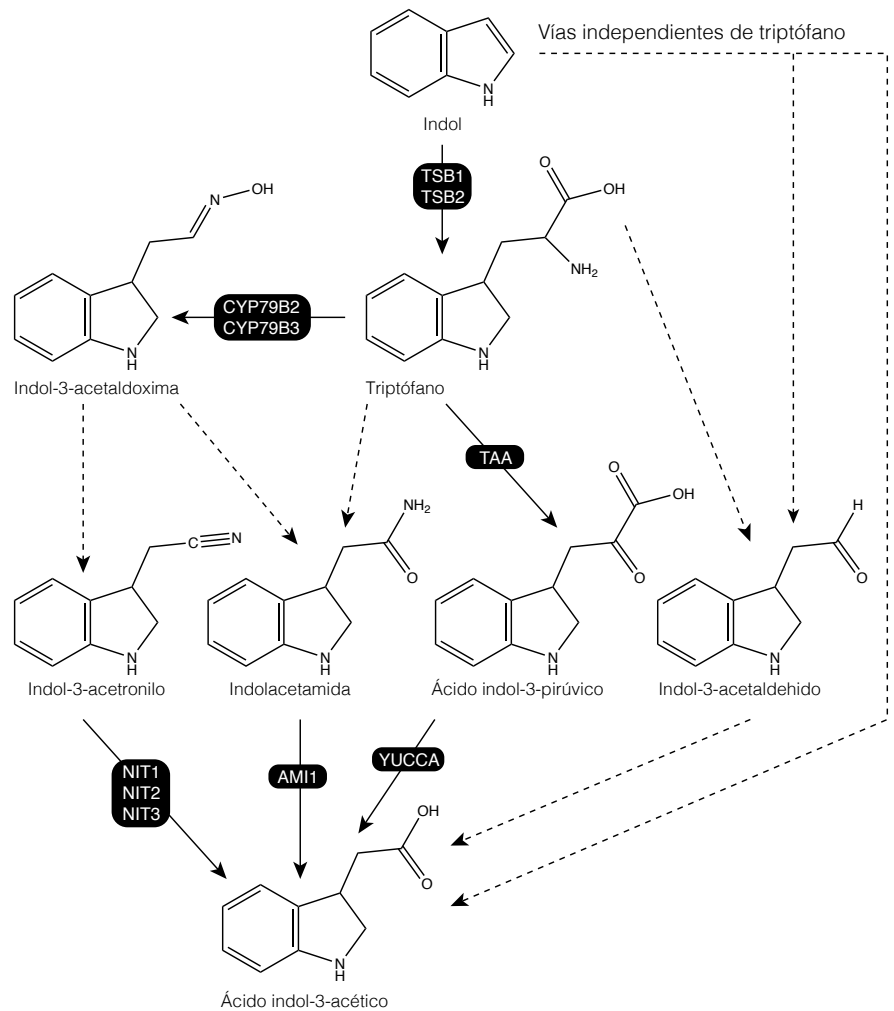


Figura 2. Vías biosintéticas del ácido indol-3-acético (AIA). Las flechas sólidas indican pasos en los cuales las enzimas han sido identificadas. Las flechas no continuas indican que las enzimas no han sido identificadas y pueden consistir uno o varios pasos. Adaptada de Korasick *et al.* (2013).

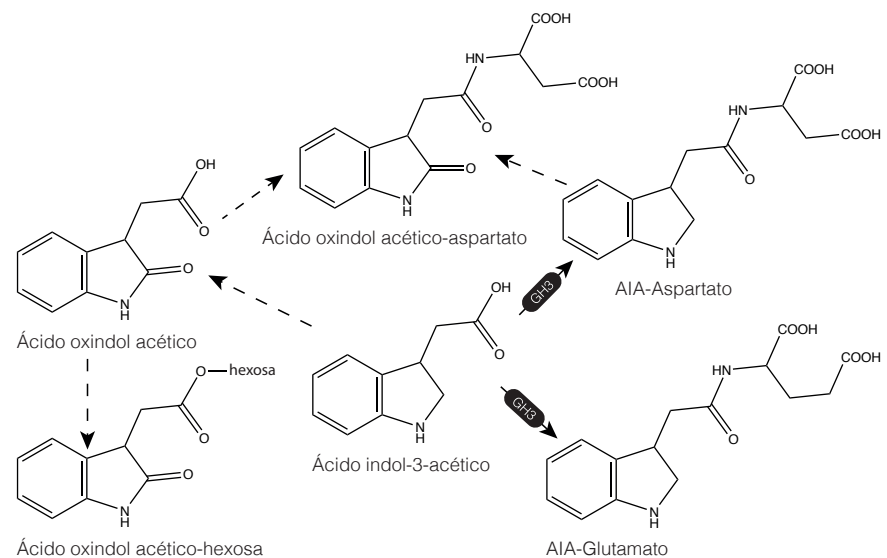


Figura 3. Vías posibles de inactivación de auxinas. Las flechas sólidas indican pasos en los cuales las enzimas han sido identificadas. Las flechas no continuas indican que las enzimas no han sido identificadas y pueden consistir de uno o varios pasos. Adaptada de Korasick *et al.* (2013).

El transporte de auxinas

De los lugares de síntesis, las auxinas son distribuidas a través del cuerpo de la planta, donde es requerida para varios procesos del desarrollo como la división y alargamiento celular, la formación de raíces laterales, la dominancia apical, el desarrollo de hojas y flores y respuestas trópicas ante los estímulos ambientales (Davies, 2010). El transporte de auxina es conducido por 2 vías de transporte fisiológicamente distintas y separadas espacialmente: a) a través del floema, de una forma más rápida y no polar, y b) de célula a célula, de manera polar y más lenta (Michniewicz *et al.*, 2007). El transporte de la auxina por el floema ocurre por el mecanismo de transporte en masa de este tejido, a una velocidad de entre 5 a 20 cm/h y unidireccionalmente del ápice a la base, de manera basipétala en la parte aérea y de manera acropétala hacia el extremo de la raíz (Muday y De Long, 2001) (Figura 4).

El transporte polar de célula a célula ocurre a una velocidad de

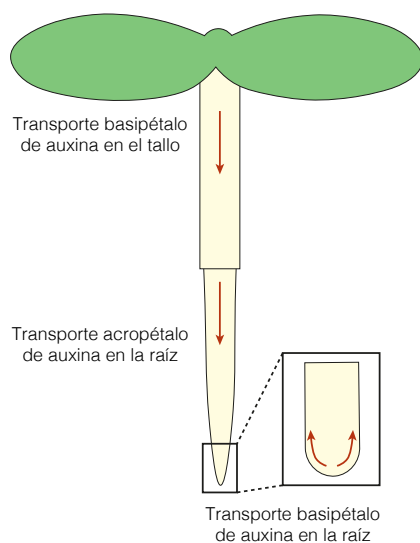


Figura 4. Transporte de auxina. El transporte basipétalo de la auxina en el tallo y el acropétalo en la raíz, ocurre a través del floema. El transporte basipétalo de auxina en la raíz (recuadro) es polar y depende de energía y transportadores específicos de membrana. Adaptada de Muday y Delong (2001).

5-20 mm/h, requiere de energía, es saturable, específico para auxinas libres y se inhibe con bloqueadores de la síntesis de proteínas (Korasick *et al.*, 2013). El transporte polar de auxinas es conducido principalmente por gradientes de la forma protonada de AIA en la pared celular (AIAH), ya que el pH es de 5.5 aproximadamente y formas aniónicas en el citoplasma (AIA⁻), ya que el pH en el interior celular es de alrededor de 7.0. La forma protonada AIAH puede difundir libremente a través de la membrana plasmática, mientras que la forma iónica AIA⁻ requiere transportadores

de membrana. No obstante, existe un acarreador de entrada, AUX1 (Auxin transporter protein), localizado de manera apical en la membrana plasmática y permite la internalización de la forma iónica AIA⁻. La salida de AIA⁻ de las células es a través de transportadores de membrana que se encuentran localizados hacia un lado de las células, preferentemente hacia la parte basal; estos transportadores se conocen como PIN (PIN-FORMED) (Korasick *et al.*, 2013) (Figura 5).

Las proteínas PIN son codificadas por genes específicos de plantas y

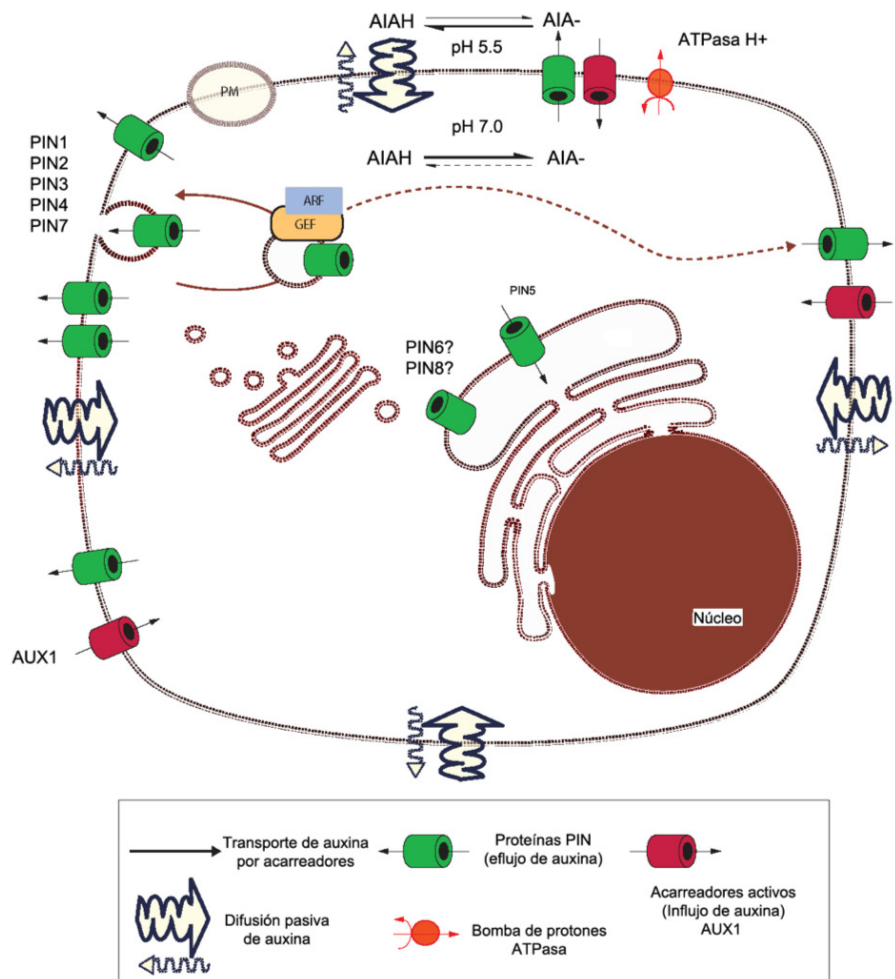


Figura 5. Esquema de una célula vegetal y el papel específico que tienen las proteínas PIN en el control de los niveles celulares de auxina. El gradiente de pH es mantenido mediante el transporte de H⁺ hacia el exterior celular, mediante una ATPasa. La forma protonada de la auxina puede difundir libremente por la membrana plasmática, principalmente hacia el interior celular. La forma ionizada de la auxina puede ser internalizada por AUX1 y expulsada por diferentes transportadores PIN. PM = Membrana plasmática. Adaptada de Krecek *et al.* (2009).

Auxinas

actúan como elementos clave en procesos del desarrollo como son la embriogénesis, morfogénesis, organogénesis y respuestas a estímulos ambientales. La ubicación específica de las proteínas PIN en la membrana celular y su localización asimétrica en las células, determina la dirección del flujo intercelular de auxina y por lo tanto contribuye a la distribución de esta hormona en los tejidos. En *A. thaliana* se conocen 8 genes PIN, de los que se ha demostrado su participación en el transporte de auxina en diferentes partes de la planta (Krecek *et al.*, 2009) (Figura 6).

En la raíz de *A. thaliana*, la auxina que llega a través del floema es redistribuida por las diferentes proteínas PIN, estableciendo un gradiente de esta hormona. PIN1 participa en el movimiento de auxina hacia abajo en la parte central de la raíz, PIN2 establece un flujo hacia arriba en las regiones laterales, PIN3 y PIN7 redistribuyen la auxina en la región de la columela y PIN4 mueve la auxina hacia el centro quiescente (Michniewicz *et al.*, 2007) (Figura 7).

Señalización por auxinas

En menos de 10 minutos la auxina induce cambios en el crecimiento del tejido blanco. Se conocen al menos 2 tipos de receptores de auxinas, la proteína que se une a auxina (ABP) y la proteína F-Box TIR1, un componente del complejo de ubiquitina ligasa E3, AUX/IAA-SCF^{TIR1}. ABP tiene una señal de retención para el retículo endoplásmico, por lo que es una proteína que reside en esta estructura, aunque puede pasar a la membrana plasmática, donde se supone que funciona como receptor. La forma en que ABP funciona apenas empieza a conocerse (Jones *et al.*, 2013).

La vía de ubiquitinación tiene un papel importante en la mayoría, sino es que en todas las vías de percepción de hormonas vegetales. En esta vía, la proteína ubiquitina es conjugada a una enzima activadora llamada ligasa E1, la cual transfiere la

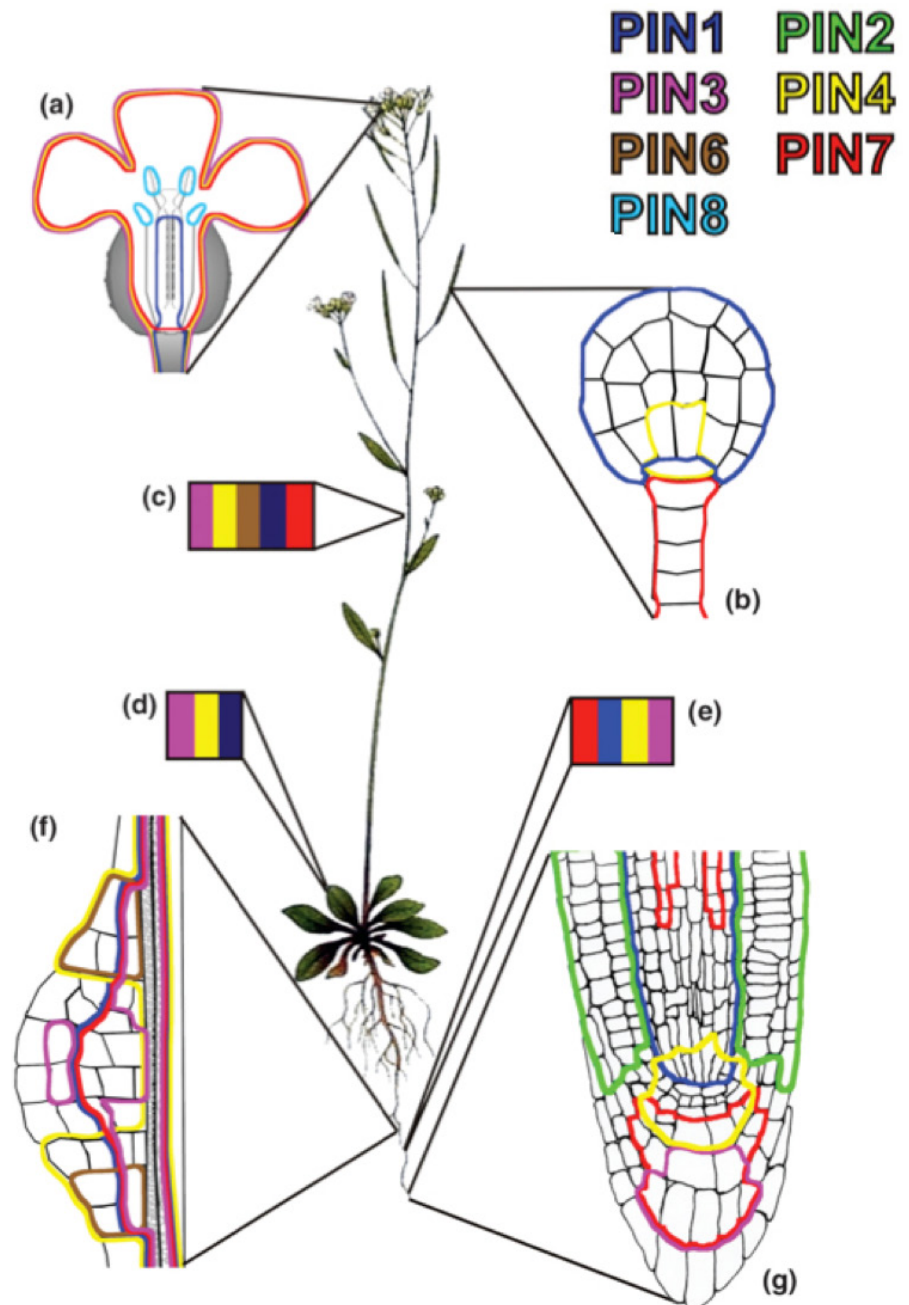


Figura 6. Mapa de expresión de los genes PIN en *Arabidopsis thaliana*, compilado de datos de actividad de los promotores y de localización de proteínas. Cada dominio de expresión está circundado con un color indicado en la clave. Los órganos dibujados son: **a)** flor, **b)** embrión (estado globular), **c)** Tallo, **d)** Hojas de la roseta, **e)** parte madura de la raíz primaria, **f)** primordio de raíz lateral, **g)** ápice de la raíz. Adaptado de Krecek *et al.* (2009).

ubiquitina a otra enzima conjugadora, la ligasa E2. Esta última ligasa se asocia con un complejo grande compuesto por proteínas Skp, Cullin y F-box, llamadas en conjunto SCF. La proteína F-Box reconoce el sustrato el cual es marcado con la unión de ubiquitinas para que sea degradado por el proteosoma, un complejo multiproteico que degrada

proteínas conjugadas con ubiquitina. El gen del receptor de auxina TIR1 (Transporter inhibitor response 1), codifica una proteína F-box, la cual recluta proteínas AUX/IAA que funcionan como represores de los genes que responden a auxinas. Además de TIR1 existen otras proteínas relacionadas, AFB1, AFB2, AFB3 y otras 2 por caracterizar, que

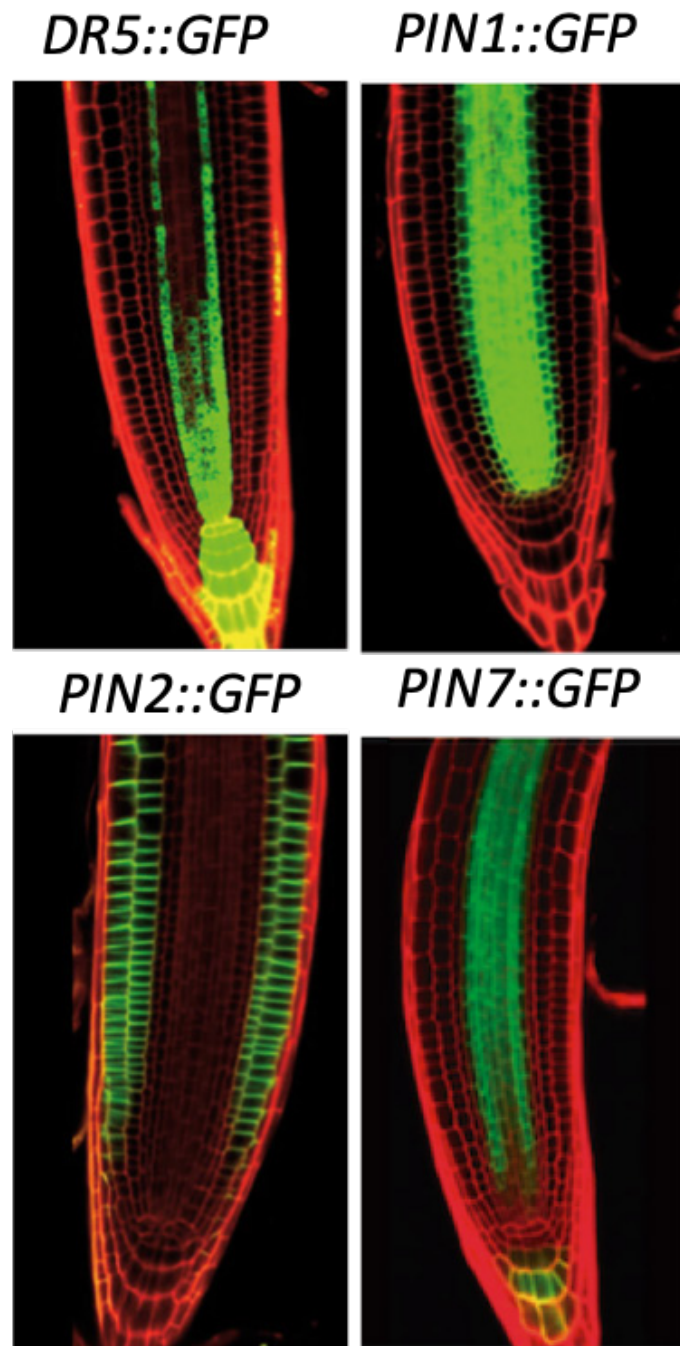
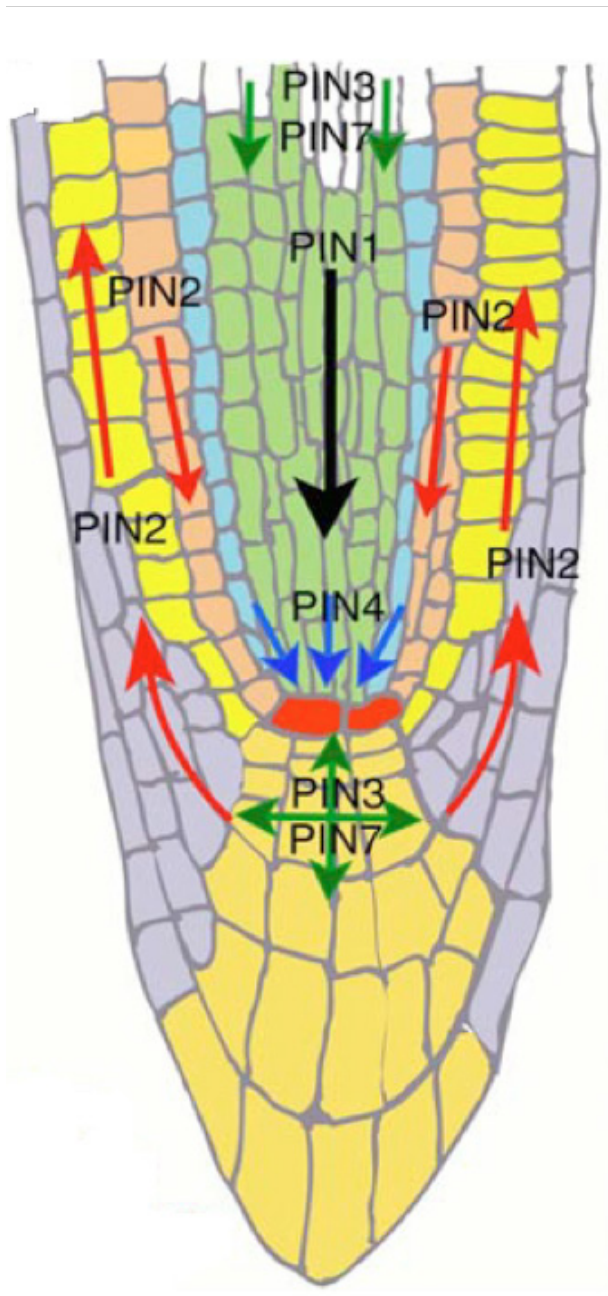


Figura 7. Localización de los transportadores PIN en la raíz de *A. thaliana* y la distribución de auxina. En el diagrama de la izquierda las flechas indican la dirección del flujo de auxina conducida por las proteínas PIN (Michniewicz *et al.* 2007). En la parte derecha se presenta la localización celular de las proteínas PIN utilizando la proteína verde fluorescente y la distribución de auxina utilizando el promotor sintético *DR5*.

también funcionan como receptores de auxina, aunque tienen una actividad más débil de unión de la hormona (Woodward y Bartel, 2005).

Los genes que responden a auxinas son activados por factores de transcripción específicos (ARF), de los cuales existen 23 en *A. thaliana*. Estos factores se unen en los promotores de los genes a elementos de respuesta a auxinas (ARE), con la secuencia consenso TGTTCT, promoviendo la transcripción. Por otro lado,

existen proteínas que reprimen la expresión de genes de respuesta a auxina, conocidas como represores AUX/IAA, los cuales son codificados por 29 genes diferentes en *A. thaliana*. Las proteínas AUX/IAA pueden formar dímeros con las proteínas ARF, mediante los dominios conocidos como III y IV, lo que da como resultado que las proteínas ARF no ejerzan su función. De esta manera, en ausencia de auxina los represores AUX/IAA inactivan a los ARF y en la presencia de la hormona son

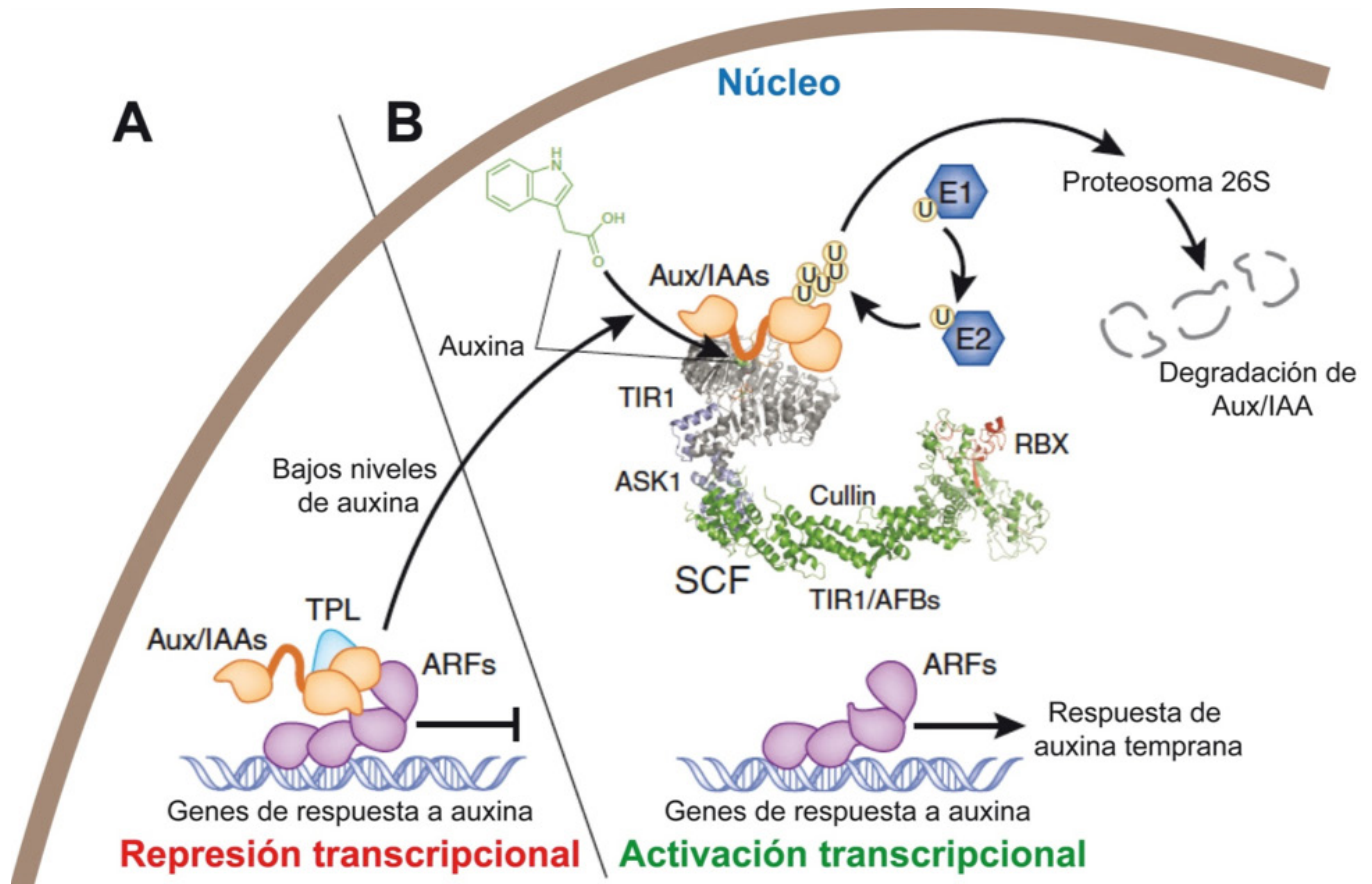


Figura 8. Modelo de la señalización por auxinas en *Arabidopsis thaliana*. TIR1 es una proteína tipo F-Box que se une directamente a la auxina y activa la degradación de proteínas Aux/IAA. **A)** En bajos niveles de auxina la transcripción dependiente de los ARFs es reprimida por las proteínas Aux/IAA y el co-represor TPL. **B)** Altos niveles de auxina permiten la formación del complejo TIR1-Aux/IAA permitiendo la ubiquitinación de Aux/IAA y su subsecuente degradación, permitiendo a las proteínas ARF la activación transcripcional de genes regulados por auxina en la planta. Modificado de Santner *et al.* (2009).

reclutados al complejo SCF^{TIR1}, el cual los marca con ubiquitinas para su degradación por los proteosomas, dando como resultado la regulación de la expresión de los genes que contienen elementos de respuesta a auxina (Ulmasov *et al.*, 1999; Lau *et al.*, 2008). En la **figura 8** se presentan algunos elementos de la señalización por auxina.

Referencias

Bishopp A, Mähönen AP, Helariutta Y (2006) Signs of change: hormone receptors that regulate plant development. *Development* 133: 1857-1869.

Davies PJ (2010) *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!*, Ed 3. Springer Netherlands.

Depuydt S, Hardtke CS (2011) Hormone signalling crosstalk in plant growth regulation. *Current Biology* 10: 365-373.

Jones R, Ougham H, Thomas H, Waaland S (2013) *The molecular life of plants*. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex; Hoboken, N.J.

Kepinski S (2006) Integrating hormone signaling and patterning mechanisms in plant development. *Curr Opin Plant Biol* 9: 28-34.

Korasick DA, Enders TA, Strader LC (2013) Auxin

biosynthesis and storage forms. *J Exp Bot* 64: 2541-2555.

Krecek P, Skupa P, Libus J, Naramoto S, Tejos R, Friml J, Zazimalová E (2009) The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters. *Genome Biology* 10: 249.

Kucera B, Cohn MA, Metzger GL (2005) Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research* 15:281-307.

Lau S, Jurgens G, De Smet I (2008) The Evolving Complexity of the Auxin Pathway. *Plant Cell* 20: 1738-1746.

Ljung K, Bhalarao RP, Sandberg G (2001) Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *Plant Journal* 28: 465-474.

Michniewicz M, Zago MK, Abas L, Weijers D, Schweighofer A, Meskiene I, Heisler MG, Ohno C, Zhang J, Huang F, Schwab R, Weigel D, Meyerowitz EM, Luschnig C, Offringa R, Friml J (2007) Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell* 130: 1044-1056.

Muday GK, DeLong A (2001) Polar auxin transport: Controlling where and how much. *Trends in Plant Science* 6: 535-42.

Santner A, Estelle M (2010) The ubiquitin-proteasome system regulates plant hormone signaling. *Plant Journal* 61(6): 1029-1040.

- Santner A, Calderón-Villalobos LI, Estelle M** (2009) Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature Chemical Biology* 5(5): 301-307.
- Taiz L, Zeiger E** (2011) *Plant physiology*. Quinta Edición. Sinauer Associates Inc. USA.
- Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ** (1999) *Activation and repression of transcription by auxin-response factors*. Proc Natl Acad Sci USA 96: 5844-5849.
- Wolters H, Jürgens G** (2009) Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development. *Nat Rev Genet* 10(5): 305-317.
- Woodward AW** (2005) A receptor for auxin. *Plant Cell* 17: 2425-2429.
- Woodward AW, Bartel B** (2005) Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot* 95: 707-735.