

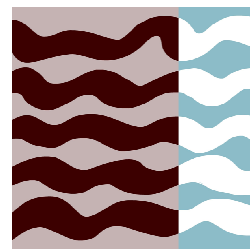
Fisiología Vegetal

Tema XI Citoquininas

Ingeniería agrónoma grado en hortofruticultura y
jardinería



Universidad
Politécnica
de Cartagena



ETSIA
Cartagena

Jorge Cerezo Martínez



Índice

1. Introducción.....	Pág. 3
2. Descubrimiento.....	Pág. 3
3. Estructura.....	Pág. 3-4
4. Actividad.....	Pág. 4
5. Biosíntesis y metabolismo.....	Pág. 4
6. Síntesis y transporte.....	Pág. 4-5
7. Efectos fisiológicos.....	Pág. 5-6
8. Rutas de señalización.....	Pág. 6
9. Aplicaciones comerciales.....	Pág. 6-7
10. Bibliografía.....	Pág. 7

1. Introducción

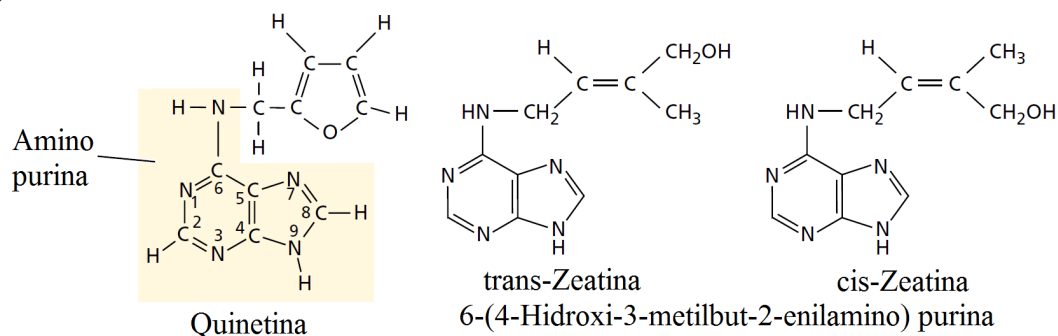
Historicamente, el término citoquinina se acuñó como nombre genérico de una serie de sustancias, naturales o sintéticas, capaces de estimular la división celular en presencia de auxinas. Hoy sabemos que las citoquininas, como las restantes hormonas vegetales, ejercen multitud de efectos sobre el desarrollo de la planta. No obstante, y dado que las interacciones, sinérgicas o antagónicas, entre auxinas y citoquininas son la base para explicar una serie de procesos fisiológicos, entre ellos la regulación de la división celular, esta denominación continua siendo válida.

Las citoquininas se revelaron como hormona clave en la regulación del desarrollo de las plantas, sin embargo, la mayor parte de los trabajos de las citoquininas se basaron, primero, en los efectos de la aplicación exógena de hormonas, y más recientemente, en estudios en plantas transgénicas con niveles alterados de citoquininas.

2. Descubrimiento

La idea de que la división celular en plantas está controlada por factores químicos endógenos data de 1892, pero no es hasta 1956 cuando el grupo de Skoog aisló la primera quinetina (6-furfurilaminopurina). El nombre asignado a esta sustancia se basó, obviamente, en su capacidad para promover la división celular (citocinesis) en los tejidos vegetales.

Se comprobó que, si los explantos se cultivan en un medio enriquecido con auxina, sólo se producía elongación celular. La inducción de la división celular únicamente tenía lugar cuando la médula se cultivaba junto al tejido vascular adyacente, o cuando el medio de cultivo se suplementaba con extractos de tejidos vegetales.



A pesar de que la quinetina tiene una gran actividad biológica, no es sintetizada por las plantas. La formación de quinetina es fruto de una reorganización interna de la desoxiadenosina, en la que la pentosa (del grupo furfurilo) migra desde la posición 9 a la posición 6 del anillo de adenina. La primera citoquinina natural descubierta fue aislada por los grupos de Miller y Letham, en 1963. La sustancia recibió el nombre común de zeatina.

3. Estructura

Las citoquininas naturales conocidas son derivados de la base púrica adenina. Todas ellas poseen un sustituyente, de naturaleza isoprenoide o aromática. El modo normal de escribir el nombre químico completo de una citoquinina es referirse a ella como una 6-amino purina sustituida. Las citoquininas pueden encontrarse en las plantas como bases libres o formando conjugados con diversos compuestos químicos que se unen al anillo de purina o a la cadena lateral. Las principales formas conjugadas de las citoquininas son:

- Nucleósidos (ribósidos)
- Nucleótidos (ribótidos)
- Glicósidos
- Alanilderivados
- Metiltioiderivados

Las citoquininas también son sintetizadas por microorganismos la mayoría de los cuales son fitopatógenos. Estos microorganismos segregan grandes cantidades de citoquininas o hacen que las plantas sintetizen la hormona, lo que provoca alteraciones importantes en el desarrollo de las plantas.

Las citoquininas naturales se clasifican atendiendo a la naturaleza química del sustituyente en N⁶ de la adenina. La naturaleza química (isoprenoide o aromática) del sustituyente en N⁶ de la adenina permite clasificar las citoquininas en dos grandes clases:

- **Citoquininas isoprenoídicas:** Comprende las familias de la isopenteniladenina (iP), la zeatina (Z) y la dihidrozeatina (DZ).
- **Citoquininas aromáticas:** Incluye las familias de la benciladenina (BA), la orto-hidroxibenciladenina y la meta-hidroxibenciladenina.

4. Actividad

La actividad biológica de las citoquininas depende tanto de la naturaleza química como del sustituyente en N⁶ de la adenina como de la integridad del propio anillo de purina.

La presencia de una cadena lateral en N⁶ es fundamental para que las citoquininas promuevan la división celular. En general, tanto la longitud como el grado de insaturación de esta cadena influyen significativamente en la actividad biológica de las citoquininas.

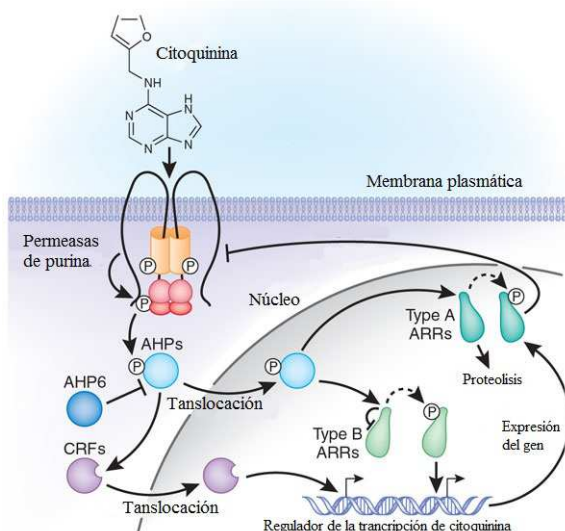
5. Biosíntesis y metabolismo

Los niveles de citoquininas en las plantas dependen de su biosíntesis o su absorción, a partir de fuentes extracelulares, interconversiones metabólicas, inactivación y degradación.

Las plantas pueden obtener citoquininas a partir de la hidrólisis de los tRNA con citoquininas y su ruta principal es la del mevalonato (MVA) pero la mayoría de las citoquininas son sintetizadas de novo (directamente) por plantas siendo las interconversiones entre bases, nucleósidos y nucleótidos constituyentes de la ruta principal del metabolismo de éstas; y es la conjugación con restos glicídicos el que regula los niveles endógenos de citoquininas libres biológicamente activas.

6. Síntesis y transporte

Las citoquininas son sintetizadas, mayoritariamente, en las zonas meristemáticas de las raíces. Durante la fase reproductora también aparecen otros centros de producción importante de citoquininas, principalmente el endospermo o el eje embrionario, que se convierte en el centro de producción y de distribución de las citoquininas cuando se inicia la germinación de semillas.



Una vez sintetizadas, las citoquininas pueden ser distribuidas a otras partes de la planta a través del xilema, el floema o ambos. La utilización de uno u otro sistema conductor depende del lugar en el que las citoquininas fueron sintetizadas inicialmente y, en principio, el transporte a larga distancia, vía xilema o floema, de las citoquininas puede considerarse inespecífico.

Por tanto, las citoquininas pueden tener un papel fundamental coordinando el desarrollo de raíces y tallos, al actuar como señal que lleva información hasta los tallos del estado nutritivo de las raíces.

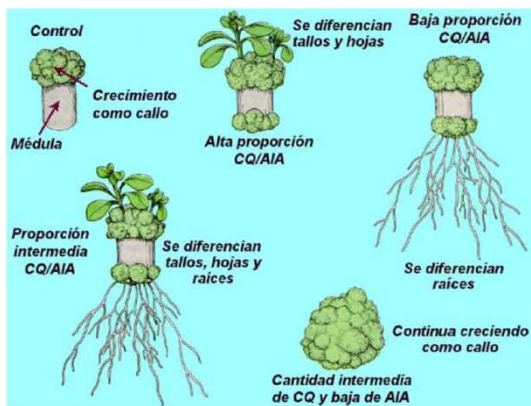
A nivel celular, las citoquininas pueden moverse por difusión o utilizando sistemas selectivos de transporte. Las citoquininas libres y la adenina utilizan permeasas acopladas a la bomba de protones para atravesar la membrana plasmática. Estos transportadores se denominan genéricamente permeasas de purina (PUP).

Las citoquininas se sintetizan mayoritariamente en los plastos, por lo que debe existir transportadores implicados en la distribución intracelular de la hormona.

7. Efectos fisiológicos

El ciclo celular es regulado por la asociación periódica de ciclinas y quinasas dependientes de ciclinas (CDKs). En muchos casos, el control de la expresión de estas proteínas puede explicarse por una interacción positiva entre auxinas y citoquininas.

En el conjunto de la planta, la importancia de las citoquininas en la regulación del ciclo celular se pone de manifiesto por la participación de estas hormonas en el mantenimiento de los meristemos.



La interacción entre citoquininas y auxinas regula la neoformación de órganos. La totipotencia celular hace posible que los tejidos vegetales cultivados in vitro tengan capacidad para diferenciar los meristemos adventicios y regenerar nuevos órganos. Aunque la organogénesis es el resultado de una interacción entre el material vegetal, el medio de cultivo, y las condiciones ambientales, las fitohormonas desempeñan el papel principal. La hipótesis más aceptada para explicar el control hormonal de la organogénesis postula que dicho proceso está regulado por cambios en los niveles endógenos de auxinas y citoquininas.

De acuerdo con el modelo de Skoog-Miller de la organogénesis, la diferenciación de yemas vegetativas (caulogénesis) es promovida por balances de auxina/citoquinina favorables a las citoquininas, mientras que los balances favorables a las auxinas inducen la formación de raíces (rizogénesis).

La interacción auxinas-citoquininas participa en el control de la dominancia apical. La dominancia apical se define como el control ejercido por el ápice caulinar sobre el crecimiento (brote) de las yemas laterales (axilares). En muchas especies, este control parece ser fruto de una interacción entre auxinas y citoquininas: el ácido indolacético (AIA) sintetizado en el ápice caulinar se transporta en sentido basípeto y suprime el crecimiento de las yemas laterales, mientras que las citoquininas (especialmente la tZ), procedentes de la raíz, promueven el rebrote de las yemas axilares.

Las citoquininas retrasan la senescencia foliar. La senescencia foliar debe ser considerada como una forma de muerte celular programada. Los datos sobre el papel de las citoquininas en la senescencia surgen de estudios sobre:

- Aplicación exógena de citoquininas, que retrasan la senescencia tanto de las hojas unidas a la planta como aisladas e incubadas en la oscuridad.
- Correlación entre los niveles endógenos de citoquininas y el grado de senescencia, habiéndose observado que la concentración de estas hormonas disminuye al ir progresando la senescencia. De hecho, en muchas plantas el inicio de la senescencia se relaciona con una brusca caída de la concentración de citoquininas en el fluido xilemático.
- Estudios con plantas transgénicas capaces de producir niveles elevados de citoquininas. La mayoría de las plantas exhiben algún grado de retraso en su senescencia foliar, aunque también manifiestan una serie de anomalías, morfológicas y en su desarrollo.

Las citoquininas también promueven la expansión celular. Las citoquininas exógenas inducen un importante crecimiento en el tamaño de las células de los cotiledones y las hojas de las plantas. Éstas

también pueden modificar la forma de las hojas en las plantas intactas; esta acción puede estar relacionada con la ya comentada independencia entre citoquininas y los genes KNOX.

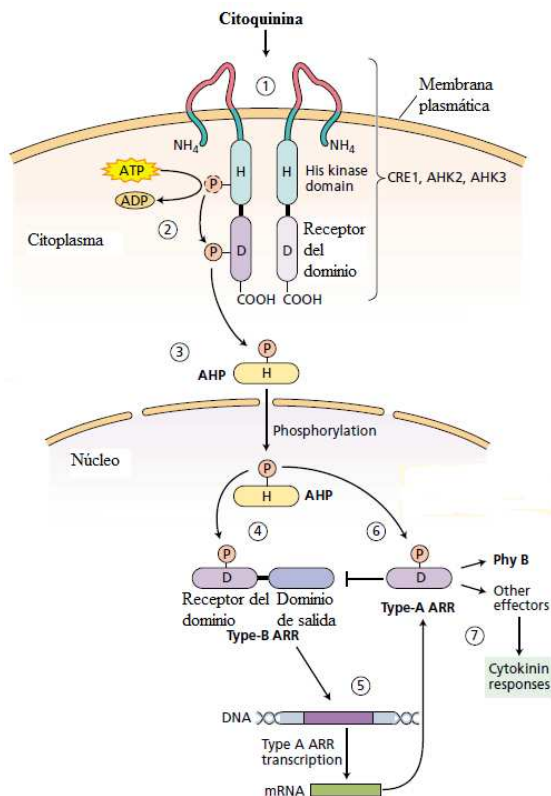
La acción concertada de las citoquininas y la luz controla la germinación, la síntesis de pigmentos y el desarrollo de cloroplastos. Las citoquininas exógenas pueden suplir los requerimientos luminosos (o interactuar con ellos) de una serie de procesos fisiológicos tan variados como la germinación de semillas sensibles a la luz, la síntesis de pigmentos o el desarrollo de los cloroplastos.

La germinación de semillas sensibles a la luz es un proceso controlado por los fitocromos. En ciertos casos, las citoquininas pueden suplir el estímulo de luz roja, necesario para la germinación, o actuar sinérgicamente con los fitocromos.

Las citoquininas exógenas exhiben complejas interacciones con la luz durante el desarrollo de los cloroplastos. En particular, estimulan la síntesis de algunos de los constituyentes de los cloroplastos durante la transformación de los etioplastos en cloroplastos, un proceso absolutamente dependiente de la luz.

8. Rutas de señalización

En la ruta de señalización de las citoquininas el sistema es más complejo, ya que implica cuatro eventos de fosforilación entre los residuos de histidina y aspartato; el sistema consta de un sensor histidina quinasa fusionado a un dominio receptor de reguladores de respuesta (denominado por ellos sensor quinasa híbrido), y una histidina fosfotransferasa, que media la transferencia del fosfato entre el sensor, y el regulador de respuesta.



Los receptores de citoquininas son sensores histidina quinasa híbridos; los receptores actúan como elementos positivos y redundantes de la ruta de señalización de las citoquininas y las fosfotransferasas actúan como lanzaderas transmisoras de la señal entre el citoplasma y el núcleo, por lo que se encargan de transmitir la señal desde el receptor a los reguladores de respuesta. Por otra parte, los reguladores son componentes finales de la ruta de señalización de las citoquininas.

La unión de la citoquinina al receptor inicia una cascada de fosforilaciones que lleva a la fosforilación y activación de los reguladores de respuesta tipo B a través de fosfotransferasas AHP.

Finalmente, los dos tipos de reguladores de respuesta interactúan con diversos efectores que, en última instancia, median las acciones fisiológicas de las citoquininas

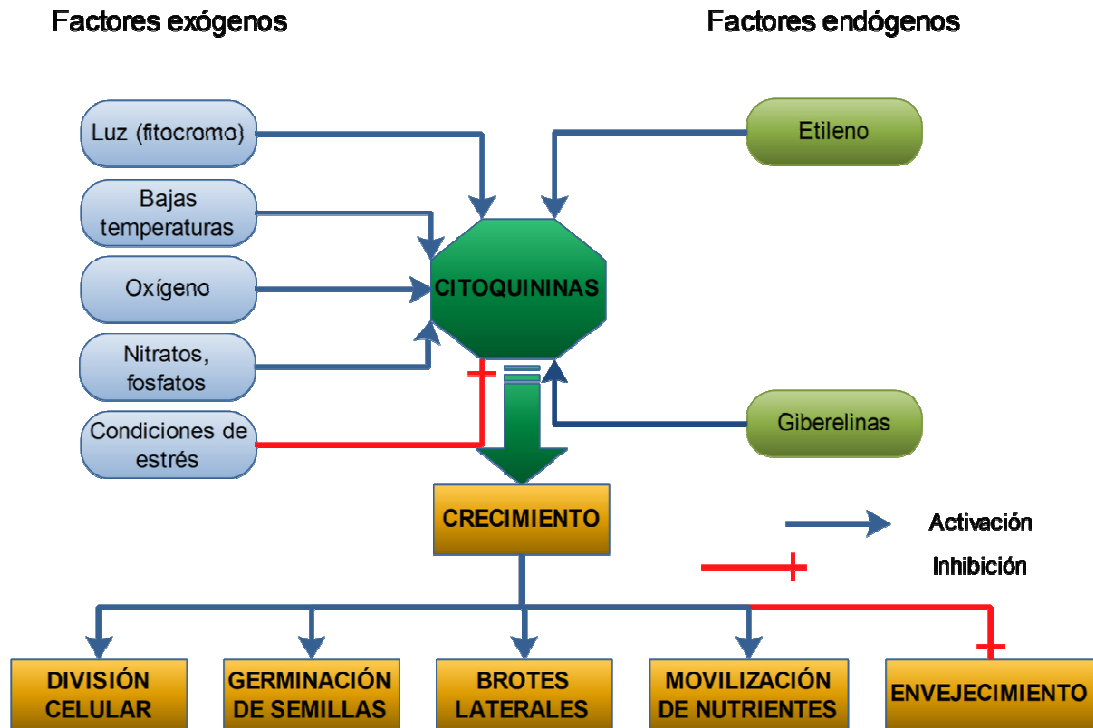
9. Aplicaciones comerciales

Las citoquininas tienen gran importancia económica. La industria de la micropropagación está basada en la capacidad de las citoquininas, solas o en combinación con auxinas, para promover el rebrote de las yemas axilares y la neoformación de tallos adventicios.

La capacidad de las citoquininas para reducir la dominancia apical también es la base de su empleo en una serie de preparados comerciales que incrementan la ramificación de las plantas con interés frutícola

(manzano) u ornamental. En este caso, principalmente se emplean preparados basados en BA o en citoquininas sintéticas. Las citoquininas también se utilizan, en combinación con las giberelinas, para controlar la forma y el tamaño de los frutos de algunas variedades de manzano.

El reciente descubrimiento de citoquininas aromáticas sintéticas que inhiben selectivamente el ciclo celular en plantas y animales abre grandes posibilidades para la búsqueda de nuevos agentes con actividad anticancerígena.



10. Bibliografía

- Fisiología vegetal Lincoln Taiz y Eduardo Zeiger universitat Jaume I, 3ª edición.
- Fundamentos de la fisiología vegetal, Joaquín Azcón-Bieto y Manuel Talón Mc Graw Hill, 2ª edición.
- Biology, Campbell Reece, Seventh Edition, informatic version.