

TRABAJOS DE REVISION

DEPARTAMENTO INTERFACULTATIVO DE FISIOLOGIA VEGETAL

LAS FITOHORMONAS EN LA SIMBIOSIS RHIZOBIUM-LEGUMINOSA

F. Ligeró y C. Lluch

La compleja interacción que se establece entre las raíces de las plantas superiores y determinados microorganismos procarióticos, cuyo resultado es la formación de nódulos radicales fijadores de nitrógeno, exige una gran coordinación metabólica entre los dos simbioses. Los nódulos radicales de las leguminosas son estructuras altamente organizadas y metabólicamente muy activas. Parece, por tanto, razonable que los reguladores del crecimiento vegetal, las fitohormonas, producidas tanto por la planta como por las bacterias, tengan un papel crítico en el establecimiento de estas estructuras.

Son numerosos los trabajos realizados para intentar dilucidar el papel de estas sustancias en la implantación del nódulo en la raíz de la leguminosa infectada con su *Rhizobium* específico, si bien aún no se han obtenido resultados concluyentes acerca de la función específica y clara de las fitohormonas en el proceso.

Nutman (15), trabajando con *Trifolium subterraneum*, observó que si eliminaban los ápices de la raíz, la nodulación resultaba inhibida. Esto sugiere que un factor producido por la raíz debe estar implicado en el desarrollo de la nodulación, mostrando este fenómeno características frecuentemente asociadas con las hormonas vegetales.

Recientemente se ha puesto de manifiesto la presencia de unas proteínas muy específicas en los nódulos, llamadas "nodulinas", para las que se han sugerido papeles interesantes en la morfogénesis y funciones simbióticas del nódulo, siendo su presencia, al parecer, dependiente de las fitohormonas (26).

Se han encontrado niveles altos de sustancias promotoras del crecimiento en nódulos de judía (20), altramuz (2) y soja (27). Inhibidores del crecimiento han sido descritos recientemente en nódulos de soja (27, 28).

De todas las hormonas vegetales la auxina, sintetizada por la bacteria (22,25) o por la planta huésped, es la hormona cuya implicación en este proceso ha sido más ampliamente descrita, aunque los resultados en muchos casos son contradictorios. Existen diversas opiniones a favor de su intervención en los primeros momentos de la infección (7, 8). Otros, sin embargo, indican que la auxina, aún a

distintas concentraciones, induce la deformación del pelo radical pero no el "curling" característico del inicio de la infección (1).

El alto grado de organización del nódulo indica que además deberán estar involucrados otros reguladores como giberelinas, citoquininas y etileno (23). Las giberelinas producidas por diferentes estirpes de *Rhizobium* (12, 22), pueden intervenir en la multiplicación de los microorganismos del suelo, en la alteración de los procesos químicos del suelo y en el desarrollo del meristemo nodular (3). También se ha observado una estrecha relación entre el grado de infectividad de diversas estirpes de *R. meliloti* y la capacidad de las mismas para producir giberelinas en las primeras 72 horas del cultivo (12).

Las giberelinas aplicadas exógenamente, en concentraciones que no tienen efecto sobre el crecimiento del tallo y raíz, inhiben la nodulación de soja (27). Estos autores sugieren que el nivel endógeno de giberelinas en la raíz puede ejercer un papel regulador a dos niveles: en alguna etapa del proceso de infección y en la morfogénesis del nódulo, controlando de esta forma el número de nódulos y la efectividad de los mismos.

Las citoquininas se sintetizan en los ápices de la raíz y pueden ser transportadas basipetamente (14). Además las citoquininas son producidas por cultivos de algunas especies de *Rhizobium* en cantidades suficientes como para producir mitosis poliploides típicas de los meristemos nodulares (17, 25). La hipótesis más ampliamente aceptada sostiene la participación de las citoquininas, posiblemente con las auxinas, en la aparición de las células disomáticas e infección de las mismas en la zona meristemática (16, 17). Determinadas sustancias con actividad citoquinínica, como la isopentenil adenina, o su ribósido, detectada en nódulos de *Phaseolus*, parecen jugar un importante papel durante el posterior crecimiento del nódulo (18).

Pocos son los informes existentes sobre el papel que el etileno, fitohormona, puede tener en la nodulación. El etileno es producido por las raíces en cantidades suficientes como para ser fisiológicamente importante (11, 19).

Estudiando la influencia de los factores ambientales en el crecimiento y nodulación de raíces escindidas de judía, Small *et al.* (24) comprobaron que la acumulación de los gases liberados por la raíz, entre los que se podía encontrar el etileno, provocaba una disminución de la nodulación. Posteriormente se comprobó que concentraciones de 8 ppm, inhiben la nodulación totalmente y concentraciones de 0,4 ppm disminuían la nodulación a niveles mínimos (4,5,6).

En alfalfa se ha observado que las raíces noduladas liberan gran cantidad de etileno comparado con la planta que no ha sido inoculada y crece con nitrógeno en el medio. También se observó que el etileno liberado seguía unas pulsaciones que coincidían con estadios morfogenéticos definidos de los nódulos.

El azufre puede incrementar el contenido en metionina, aminoácido considerado como precursor de la biosíntesis de etileno "in vivo" (10). Esta hipótesis parece estar apoyada por otros autores que han demostrado que los tratamientos de azufre y ethrel (compuesto que libera etileno) se comportan de forma similar (21).

Empleando tratamientos de azufre, por vía foliar en guisante, se ha observado que la liberación de etileno por las raíces de las plantas depende de la forma y cantidad de azufre aplicado. Existiendo, al mismo tiempo una correlación negativa entre la hormona liberada y el número de nódulos formados (13). El mecanismo exacto de esta inhibición es difícil de conocer y probablemente será resultado de todo un proceso hormonal puesto que se considera al etileno como modulador de hormonas promotoras del crecimiento (9). En cualquier caso hay que considerar que el papel de las fitohormonas en la nodulación de las leguminosas es un tema de interés singular y sobre el que son necesarios aún nuevos estudios bioquímicos, fisiológicos y de integración hormonal para que sea esclarecido.

BIBLIOGRAFIA

1. BERGERSEN, F.J. (1978). – Physiology of legume symbiosis. En: Interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants. Dommerges Y. R. and Krupa S.V. eds. Elsevier Publ. Amsterdam: 305-334.
2. DULLAART, J. (1970). – The bioproduction of indole-3-acetic acid and related compounds in root nodules and roots of *Lupinus luteus* L. and by its rhizobial symbiont. Acta Bot. Neerd.: 19, 573-618.
3. EVENSEN, K.B. y BLEVINS, D.G. (1981). – Differences in endogenous levels of gibberellins-like substances in nodules of *Phaseolus lunatus* L. plants inoculated with two *Rhizobium* strains. Plant Physiol.: 68 (1), 195-198.
4. GOODLASS, G. y SMITH, K.A. (1979). – Effects of ethylene on root extension and nodulation of pea (*Pisum sativum* L.) and white clover (*Trifolium repens* L.). Plant and Soil: 51, 387-395.
5. GROBBELAAR, N.; CLARKE, B. y HOUGH, M.C. (1970). – The inhibition of root nodulation by ethylene. Agroplanta: 2, 81-82.
6. GROBBELAAR, N.; CLARKE, B. y HOUGH, M.C. (1971). – The nodulation and nitrogen fixation of isolated roots of *Phaseolus vulgaris* L. III The effect of carbon dioxide and ethylene. Plant and Soil, Special Volume: 215-223.
7. KEFFORD, N.P.; BROCKWELL, J. y ZWAR, J.A. (1960). – The symbiotic synthesis of auxin by legumes and nodule bacteria and its role in nodule development. Aust. J. Biol. Sci.: 13, 456-467.
8. KEY, J.L.; BARNETT, N.M. y LIN, C.Y. (1967). – RNA and protein biosynthesis and the regulation of cell elongation by auxin. Ann. N.Y. Acad. Sci.: 144, 49-62.
9. LIEBERMAN, M. y KUNISHI, A.T. (1970). – Thought on the role of ethylene in plant growth and development. En: Plant Growth Substances. Carr. D.J. Ed. Springer-Verlag, N.Y.: 549-560.
10. LIEBERMAN, M.; KUNISHI, A.T.; MAPSON, L.W. y WARDALE, D.A. (1966). – Stimulation of ethylene production in apple tissue slices by methionine. Plant Physiol.: 41, 376-382.
11. LIGERO, F.; OLIVARES, J.; LLUCH, C. y RECALDE, L. (1981). – Desprendimiento de etileno por plantas de alfalfa (*Medicago sativa* L.) noduladas y no noduladas. IV Reunión SEFV, Salamanca, 1-3 Octubre 1981: 190-191.
12. LLUCH, C.; CAMPOS, J.A. y LIGERO, F. (1983). – Effect of nitrogen and sulphur fertilizers and seed inoculation with *Rhizobium phaseoli* on the N/S relationship in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). J. of Plant Nutrition: 6 (12), 1033-1042.

13. LLUCH, C.; GOMEZ, M. y OLIVARES, J. (1982). – The effect of the fertilization leguminous plants with sulphur on ethylene production by roots and *Rhizobium* nodulation. *Agrochimica*, XXVI (1), 79-86.
14. MOZES, R. y ALTMAN, A. (1977). – Characteristic of root-to-shoot transport of cytokinin 6-bencylaminopurina in intact seedlings of *Citrus aurantium*. *Physiol. Plant.*: 39, 225-232.
15. NUTMAN, P.S. (1952). – Studies on the physiology of nodule formation. III Experiments on the excision of root tips and nodules. *Ann. Bot.*: 16, 79-101.
16. PANKHURST, C.E. y SCHWINGHAMER, E.A. (1974). – Adenine requirement for nodulation of pea by an auxotrophic mutant of *Rhizobium leguminosarum*, *Arch. Microbiol.*: 100, 219-238.
17. PHILLIPS, D.A. y TORREY, J.C. (1970). – Cytokinin production by *Rhizobium japonicum*. *Physiol. Plant.*: 23, 1057-1063.
18. PUPPO, A.; RIGAUD, J. y BARTHE, P.H. (1974). – Sur la présence de cytokinines dans les nodules de *Phaseolus vulgaris* L.C. *R. Acad. Sci. (Paris). Sér. D*: 279, 2029-2032.
19. RADIN, J.W. y LOOMIS, R.S. (1969). – Ethylene and carbon dioxide in the growth and development of cultured radish roots. *Plant Physiol.*: 44, 1548-1589.
20. RADLEY, M. (1961). – Gibberellin-like substances in plants. *nature*: 191, 684-685.
21. RECALDE-MANRIQUE, L. y RECALDE, L. (1979). – Efecto comparativo de las aplicaciones foliares de azufre elemental pulverizado y ethrel. *Anal. Edaf. y Agrobiol.* XXXVIII, 2105-2115.
22. SARIC, Z.; MILIC, V. y HAZEM, T. (1978). Biosynthesis of plant growth substances by some *Rhizobium japonicum* strain of various efficiency. *J. Sci. Agric. Res.*: 115, 29-41.
23. SEQUEIRA, L. (1973). – Hormone metabolism in diseased plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*: 24, 353-380.
24. SMALL, J.G.; HOUGH, M.C.; CLARKE, B. y GROBBELAAR, N. (1968). – The effect of temperature on nodulation of whole plants and isolated roots of *Phaseolus vulgaris* L. *S. Afr. J. Sci.*: 64, 218-224.
25. TORREY, J.G. (1976). – Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.*: 27, 435-459.
26. VERMA, D.P.S.; LEE, J.; FULLER, F. y BERGMANN, H. (1984). – Leghaemoglobin and nodulin genes: two major groups of host genes involved in symbiotic nitrogen fixation. En: *Advances in Nitrogen Fixation Research*. C. Veeger and W.E. Newton. Eds. Nijhoff/Junk Publ. The Hague, 557-564.
27. WILLIAMS, P.M. y SICARDI DE MALLORCA, M. (1982). – Abscisic acid and gibberellin like substances in roots and root nodules of *Glicine max*. *Plant and Soil* 65, 19-26.
28. WILLIAMS, P.M. y SICARDI DE MALLORCA, M. (1984). – Effect of gibberellins and the growth retardant CCC on the nodulation of soya. *Plant and Soil*. 77, 53-60.