

Tania Monserrat Morales Santos y Hugo Sánchez Hernández

Mecanismos inmunológicos en las plantas

La defensa de las plantas frente a estímulos bióticos y abióticos está constituida por una compleja red de mecanismos para evitar la entrada de patógenos al organismo o restringir su desarrollo una vez trasladados en las células del huésped. Estas estrategias funcionan en conjunto y se encuentran conservadas evolutivamente en los linajes vegetales.

Respuesta de las plantas frente a organismos patógenos

Encontrar estrategias que permitan asegurar de manera sustentable la alimentación para las próximas generaciones es un reto muy grande que implica múltiples factores. Uno de los más importantes es la diseminación de plagas y patógenos, pues representa la principal limitante para la industria, ya que son causantes de enfermedades devastadoras que disminuyen el rendimiento de los cultivos y causan pérdidas económicas.

Un ejemplo de lo anterior es HLB (Huanglongbing), una de las enfermedades más destructivas que afecta la producción mundial de los cítricos. Esta enfermedad es causada por una bacteria endofítica limitada al **floema**, llamada *Candidatus Liberibacter asiaticus*, que se transmite por las secreciones bucales de un insecto conocido como *Diaphorina citri*, el cual se alimenta de los brotes más jóvenes de la planta (Munir y cols., 2020). Así como ésta podría listarse una infinidad de enfermedades que pueden causar la muerte incluso de todas las cosechas.

Controlar estas enfermedades no es algo simple, ya que en la naturaleza los organismos de diferentes especies luchan por el espacio para sobrevivir y llevar a cabo sus funciones vitales; entre ellas, la reproducción para perpetuar su especie. Todos los organismos interactúan y han evolucionado en conjunto al formar ecosistemas sustentables; plantas, insectos y distintos microorganismos, como hongos, bacterias y protozoarios, satisfacen así sus necesidades vitales. De manera general, existen dos tipos de interacciones entre los seres vivos: las relaciones intraespecíficas (entre organismos de una misma especie) y las relaciones interespecíficas (entre organismos de distintas especies).

Floema

Sistema vascular en las plantas por el cual se transportan sustancias nutritivas.



Relaciones benéficas entre plantas y otros organismos

En el transcurso del proceso evolutivo todos los seres vivos han desarrollado mecanismos adaptativos de defensa para sobrevivir ante la trasgresión del medio. A diferencia de los animales, las plantas se establecen en un nicho fijo y permanecen estáticas en un mismo sitio, por lo que deben tener un sistema inmune que les permita responder de manera eficiente al estrés biótico (insectos, nemátodos, virus, bacterias, hongos, oomycetos) y abiótico (sequías, altas y bajas temperaturas, heridas, toxicidad por metales pesados, estrés salino).

Un grupo de bacterias conocidas como rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV) se asocia de manera simbiótica a las plantas para cumplir funciones muy importantes que van desde la fijación biológica de nitrógeno, la solubilización de fosfatos y la síntesis de fitohormonas, hasta la inhibición del desarrollo de microorganismos fitopatógenos mediante la síntesis de sustancias químicas antimicrobianas, antibióticos (sustancias antifúngicas) o sideróforos que estimulan las defensas de las plantas mediante mecanismos de biocontrol. Como parte de este grupo de bacterias se ha reportado una amplia gama de géneros, entre ellos: *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus* y *Rhizobium* (Moreno y cols., 2018).

Diversidad de organismos patógenos en las plantas: biotróficos y necrotróficos

Los organismos patógenos en las plantas se llaman fitopatógenos y se clasifican en dos categorías principales según sus estilos de vida, métodos de infección y mecanismos de adquisición de sus nutrientes: patógenos biotróficos y necrotróficos. Los biotróficos causan relativamente poco daño al huésped, pues requieren alimentarse de los tejidos vivos, poseen estructuras de alimentación especializadas; por lo general carecen de toxinas y secretan pocas enzimas degradadoras de la pared. En cambio, los patógenos necrotróficos únicamente logran obtener sus nutrientes de células muertas, para lo cual utilizan enzimas y toxinas que degradan y maceran la pared

celular de la planta; éstos se caracterizan por crecer en tejidos dañados o senescentes. De manera general, los patógenos biotróficos mantienen una relación más estrecha con sus huéspedes e incluso establecen interacciones muy complejas que les permiten modular el metabolismo de la planta a su favor; mientras que los necrotróficos tienen una relación mucho menos íntima (Nafisi y cols., 2015).

Sistema inmunológico en plantas

La resistencia de las plantas frente a diversos patógenos se basa en efectos combinados de barreras físicas (directas) y bioquímicas (indirectas); su combinación les otorga un espectro amplio de protección frente a los organismos patógenos. Los dos tipos de defensas principales producidas por el sistema inmune de las plantas se clasifican en: defensas constitutivas, que se encuentran activas todo el tiempo, y defensas inducidas, que se activan exclusivamente cuando la planta percibe un ataque. Sin necesidad de ningún tipo de estímulo, las defensas constitutivas implican una modificación morfológica o estructural, como en pared celular, tricomas, espinas, ceras e incluso compuestos químicos repelentes, antinutritivos o toxinas. Por otra parte, las defensas inducidas representan un gasto energético para el organismo que podría ser empleado para el crecimiento o la reproducción; por lo tanto, sólo son activadas en



casos muy específicos, como el ataque de patógenos (Laredo y cols., 2017).

De entre la cantidad enorme de respuestas inducidas que poseen las plantas destacan la codificación de genes, la síntesis de proteínas especiales, las alteraciones en la señalización hormonal, así como la producción de proteasas digestivas y metabolitos secundarios (flavonoides, fenoles). La producción de metabolitos secundarios está intrínsecamente relacionada con la resistencia; éstos son compuestos orgánicos de bajo peso molecular que se presentan en diversos grupos de organismos (plantas, hongos, bacterias, líquenes, entre otros) y su síntesis está restringida principalmente a fases de estrés (no son esenciales para el crecimiento o la reproducción) (Schlüttenhofer, 2020).

Además de los metabolitos secundarios, las hormonas vegetales son compuestos que cumplen una relevante función en el proceso de defensa. Éstas son moléculas químicas de diversa composición que se encargan de permitir la adaptación de las plantas a cualquier condición ambiental desfavorable que se presente; además, regulan funciones muy importantes, que van desde el crecimiento y desarrollo hasta la respuesta mediante señales frente al estrés biótico y abiótico. El proceso de defensa está controlado sobre todo por las interacciones sinérgicas y antagónicas de tres fitohormonas: los jasmonatos (JA), el ácido salicílico (AS) y el etileno (ET).



Sistema inmune innato y proteínas NLR en plantas

■ La primera barrera de defensa del sistema inmune innato puede diferenciar las moléculas propias y las extrañas mediante el reconocimiento de secuencias conocidas como patrones moleculares asociados a microorganismos (MAMP). Estas estructuras se encuentran únicamente en los microorganismos ausentes en el huésped y se reconocen mediante receptores del sistema inmune innato, llamados receptores de reconocimiento de patrones (PRR). La inmunidad activada por los MAMP restringe el crecimiento de los patógenos en el organismo de la planta y es un proceso general que reconoce grandes grupos de microorganismos (véase la Figura 1).

En investigaciones recientes se ha demostrado que el sistema inmune innato en plantas y animales involucra receptores de superficie celular y receptores intracelulares de la superfamilia NLR (dominio de unión a nucleótidos [NBD] y repeticiones ricas en leucinas [LRR], llamadas comúnmente proteínas ricas en repeticiones de leucinas unidas a nucleótidos [NLR o NB-LRR]). Estas proteínas contienen dominios muy conservados a lo largo de sus linajes y permiten a los hospedadores reconocer e interactuar con organismos patógenos, comensales y simbióticos. En plantas, las proteínas NLR están presentes en angiospermas y gimnospermas, así como en briofitas y hepáticas; sin embargo, no se presentan en algas unicelulares *Chlamydomonas* (Jones y cols., 2016).

Las proteínas NLR son conocidas comúnmente como receptores inmunes NLR y poseen una función análoga a los receptores intracelulares tipo NOD en el sistema inmune innato en animales (Araújo y cols., 2020). Estas proteínas pueden ser cinasas receptoras, que poseen un dominio extracelular involucrado en la percepción del ligando, un dominio transmembrana de paso simple y un dominio de cinasa intracelular, o bien son proteínas de tipo receptor que tienen un dominio extracelular, pero carecen de un dominio de señalización intracelular. Las NLR participan en la segunda barrera de defensa de la inmunidad vegetal, una barrera mucho más específica que los MAMP, pues se encargan de reconocer y defender al huésped de proteínas efectoras; es decir, moléculas virulentas secretadas por patógenos

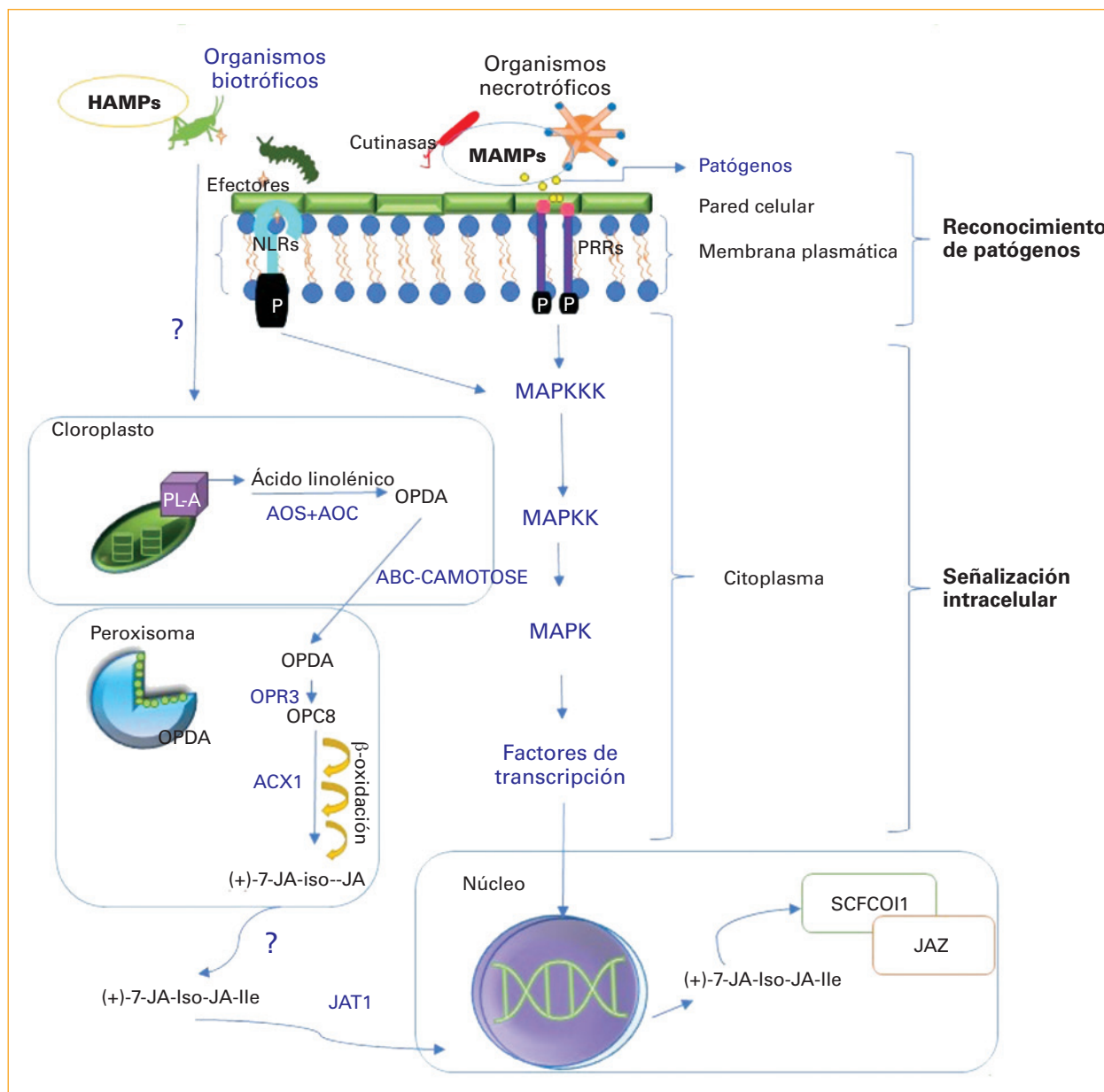


Figura 1. Reconocimiento y vías de señalización intracelular desencadenadas frente a la respuesta de defensa contra patógenos en plantas. Aún no se conocen todos los mecanismos que inducen la activación de las fosfolipasas (PL) en la membrana plasmática para ser transmitidas al cloroplasto ni los mecanismos de transporte de (+)-7-JA-iso-JA al citoplasma donde se une a aminoácidos, preferentemente isoleucina mediante la enzima JAR1. Modificada de Kushalappa y cols. (2016). *HAMP: patrones moleculares asociados a herbívoros; MAMP: patrones moleculares asociados a microorganismos; PRR: receptores de reconocimiento de patrones; NLR: proteínas ricas en repeticiones de leucinas, unidas a nucleótidos; PLA: fosfolipasa A; AOS: óxido de aleno sintetasa; AOC: óxido de aleno ciclasa; OPDA: 12-oxo-fitodienoico; OPR3: OPDA reductasa 3; ACX1: acetil co. A oxidasa; JAT1: transportador JA1; SCFCO11: complejo Skp1/Cullin/Fbox; JAZ: *jasmonate ZIM domain*.

que pueden llegar a redirigir el metabolismo de las plantas (Giménez-Ibáñez y cols., 2016).

■ **Proteínas efectoras y genes de resistencia**

Las proteínas efectoras son fitotoxinas y moléculas virulentas cuya función es suprimir la activación de

respuestas de defensa inmune durante el reconocimiento de los MAMP en un proceso conocido como susceptibilidad activada por el efector. A pesar de que esto suena como una gran ventaja evolutiva, representa un reto, en especial para patógenos biotróficos que requieren mantener a su huésped con vida; por lo tanto, su aplicación y dosis deben ser

controladas. Las plantas huésped sólo sobreviven si logran reconocer y defenderse de los efectores, para lo cual han desarrollado genes de resistencia contra enfermedades (genes R). Éstos son un mecanismo sofisticado de resistencia, pues impiden o retrasan la entrada del patógeno mediante la producción de metabolitos relacionados con la resistencia (RRM) y proteínas relacionadas con la resistencia (RRP) (Kushalappa y cols., 2016). Hasta la fecha se han logrado clonar más de 300 genes R intracelulares y de superficie celular de diversos cultivos, incluidos maíz, arroz, trigo, papa y jitomate (Araújo y cols., 2020).

■ La función de las fitohormonas en la defensa de las plantas: síntesis de jasmonatos

■ Al estudiar cómo responden las plantas al ataque surge una pregunta: ¿cómo reconocen el daño causado por un agente mecánico, como el viento o la herbivoría de los insectos? Esta respuesta se lleva a cabo por el sistema inmune. Las plantas reconocen el daño mecánico provocado por herbívoros mediante las secreciones bucales y de ovoposición, así como las heces del animal. Este grupo de señales se denomina patrones moleculares asociados a herbívoros (HAMP). El daño mecánico en los tejidos provocado

mediante diversas estrategias de alimentación de los herbívoros desencadenará una serie de reacciones al activarse unas vías de señalización sumamente parecidas a las que se presentan en los vertebrados bajo el estímulo de dolor en que se sintetizan prostaglandinas a partir del ácido araquidónico; resulta impresionante en las plantas el proceso análogo que se lleva a cabo por un compuesto químicamente muy similar, el ácido jasmónico (AJ).

Para comprobar la gran importancia de los jasmonatos frente al ataque de insectos se han desarrollado en el laboratorio plantas mutantes (incapaces de expresar genes que intervienen en la acumulación de jasmonatos) y se ha demostrado que no sólo son capaces de responder frente al ataque de insectos, sino que también poseen un metabolismo especializado que regula el crecimiento mientras se activan las defensas, media la tolerancia a las heridas y las relaciones simbióticas, participa en la producción del polen, la tuberización, el desarrollo de tricomas en la hojas, el crecimiento y morfogénesis de la raíz y hojas, así como en la formación de yemas y flores, entre otras (Schlutenhofer, 2020).

En condiciones normales, la síntesis de jasmonatos en plantas se encuentra inhibida por un complejo represor que mantiene unidas a las pro-



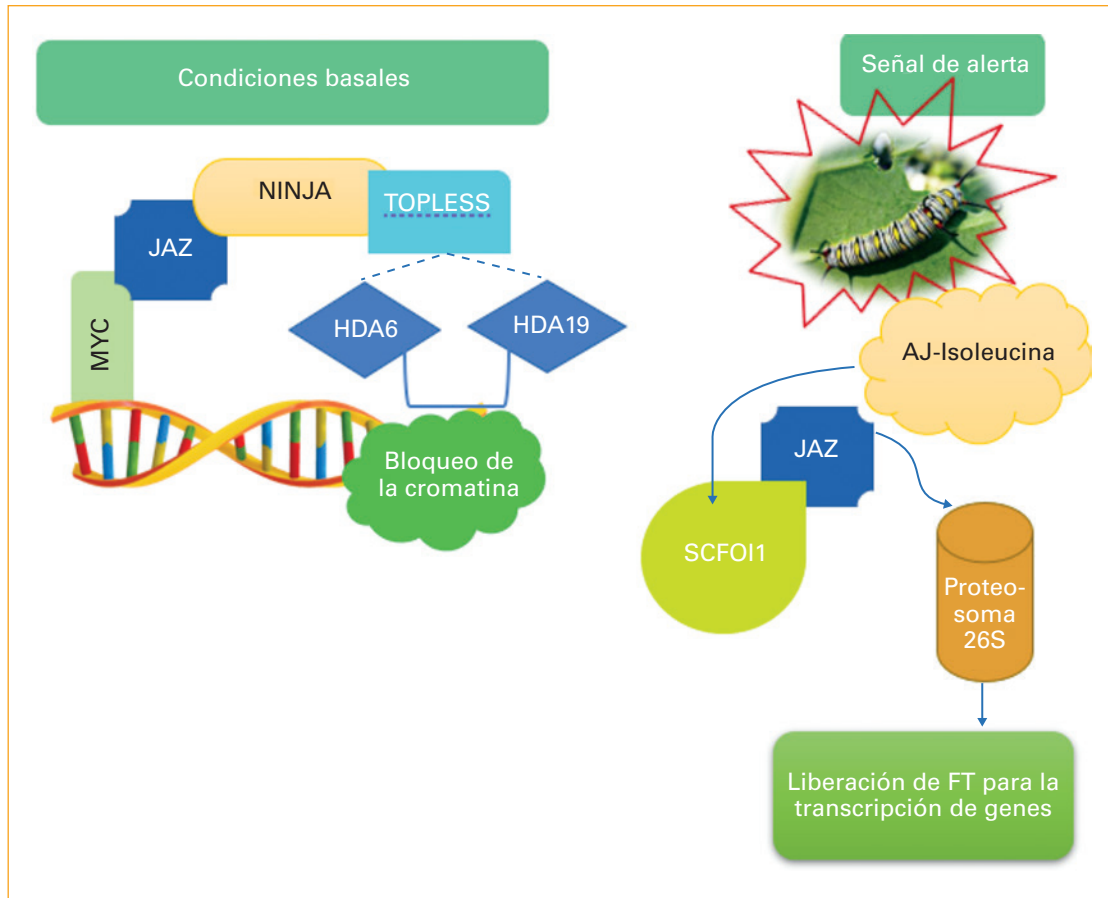


Figura 2. Complejo represor JAZ-MYC en condiciones basales y liberación de los FT para la producción de jasmonatos mediante la ubiquitinación de la proteína JAZ.

teínas *jasmonate ZIM domain* (JAZ) y los factores de transcripción MYC, lo que impide la interacción de dichos genes y la maquinaria de ARN polimerasa II requerida para iniciar la reprogramación transcripcional de jasmonatos (véase la Figura 2). El complejo represor JAZ-MYC recluta a la proteína adaptadora NINJA, el correceptor general TOPLESS (TPL) que incorpora a la histona deacetilasa 6 y 19 (HDA6 y HDA19). Tras la ruptura de la membrana celular del cloroplasto por la herbivoría se libera α -ácido linolénico mediante las enzimas fosfolipasas A1; después, con ayuda de otras dos enzimas (sintetasa de óxido aleno y ciclasa de óxido aleno), se conduce a la formación de OPDA dentro del cloroplasto. El OPDA es un precursor del ácido jasmónico que requiere pasar al peroxisoma, donde realiza tres ciclos de beta oxidación; esto da lugar al ácido jasmónico que en el citoplasma por acción de la enzima JAR1 se conjuga con un aminoácido, preferentemente

isoleucina, que origina el ácido jasmónico isoleucina (AJ-Isoleucina), la forma activa de la hormona (Giménez-Ibáñez y cols., 2016). En el núcleo se perciben las altas concentraciones de AJ-Isoleucina por el complejo represor JAZ-SCFCO11. La proteína SCFCO11 es una ubiquitina ligasa que marcará a la proteína JAZ para ser degradada por la proteosoma 26S; por lo tanto, el complejo represor JAZ-MYC libera los factores de transcripción (FT) para comenzar la expresión de genes antes suprimidos (Wasterneck y Strnad, 2019).

■ **Panorama futuro del estudio de la inmunología vegetal**

Aunque las últimas dos décadas han aportado mucho conocimiento para explicar los mecanismos inmunológicos en las plantas, aún existen diversos mecanismos moleculares no esclarecidos y desco-

nocidos. El estudio de las complejas interacciones planta-patógeno permitirá desarrollar e implementar procesos agrícolas menos invasivos en el ambiente para el control de plagas y el mejoramiento de cultivos más resistentes a enfermedades. El estudio de las proteínas NLR, las cascadas de señalización intracelulares llevadas a cabo por las MAPK y la participación de las fitohormonas como los jasmonatos podrá proporcionar este entendimiento de respuesta por parte de las plantas.

Por otro lado, el aislamiento de metabolitos secundarios que presentan propiedades benéficas permite su aplicación en diferentes industrias biotecnológicas. Durante los últimos años, la inducción de resistencia en plantas mediante la aplicación de rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal

y hongos micorrícicos arbusculares ha funcionado como un mecanismo que protege a las plantas de futuras infecciones frente a una amplia gama de patógenos, lo cual ha sido ampliamente aprovechado en cultivos con importancia económica para generar resultados favorables al desarrollo agrícola.

Tania Monserrat Morales Santos

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.

tann_iunam@comunidad.unam.mx

Hugo Sánchez Hernández

Programa Educativo de Ingeniería en Biotecnología, Universidad Politécnica de Quintana Roo.

hugo.sanchez@upqroo.edu.mx

Lecturas recomendadas

- Araújo, A. C. de et al. (2020), “Plant NLR receptor proteins and their potential in the development of durable genetic resistance to biotic stresses”, *Biotechnology Research and Innovation*, 3:80-94. Disponible en: <doi.org/10.1016/j.biori.2020.01.002>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Giménez-Ibáñez, S., A. Chini y R. Solano (2016), “How microbes twist jasmonate signaling around their little fingers”, *Plants*, 5(1):323-329. Disponible en: <doi.org/10.3390/plants5010009>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Jones, J. D. G., R. E. Vance y J. L. Dangl (2016), “Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals”, *Science*, 354(6316): en línea. Disponible en: <doi.org/10.1126/science.aaf6395>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Kushalappa, A. C., K. N. Yogendra y S. Karre (2016), “Plant Innate Immune Response: Qualitative and Quantitative Resistance”, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 35(1):38-55. Disponible en: <doi.org/10.1080/07352689.2016.1148980>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Laredo, E., J. L. Martínez, L. Guillén y D. Hernández (2017), “Aplicación de ácido jasmónico como inductor de resistencia vegetal frente a patógenos”, *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 8(3):673-683.
- Moreno, A. et al. (2018), “Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal: una alternativa de biofertilización para la agricultura sustentable”, *Revista Colombiana de Biotecnología*, 20(1):68-83. Disponible en: <doi.org/10.15446/rev.colomb.biote.v20n1.73707>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Munir, S. et al. (2020), “Unraveling the metabolite signature of citrus showing defense response towards *Candidatus Liberibacter asiaticus* after application of endophyte *Bacillus subtilis* L1-21”, *Microbiological Research*, 234 (enero): 126425. Disponible en: <doi.org/10.1016/j.micres.2020.126425>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Nafisi, M., L. Fimognari y Y. Sakuragi (2015), “Interplays between the cell wall and phytohormones in interaction between plants and necrotrophic pathogens”, *Phytochemistry*, 112(1):63-71. Disponible en: <doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.11.008>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Schluttenhofer, C. (2020), “Origin and evolution of jasmonate signaling”, *Plant Science*, 298(mayo):110542. Disponible en: <doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110542>, consultado el 20 de agosto de 2022.
- Wasternack, C. y M. Strnad (2019), “Jasmonates are signals in the biosynthesis of secondary metabolites —Pathways, transcription factors and applied aspects— A brief review”, *New Biotechnology*, 48:1-11. Disponible en: <doi.org/10.1016/j.nbt.2017.09.007>, consultado el 20 de agosto de 2022.