

# TRANSPORTE DE VIRUS EN PLANTAS

G. Camarena-Gutiérrez

Unidad de Morfología y Función. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM Av. de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla. C.P. 54090. México. [datura49@hotmail.com](mailto:datura49@hotmail.com)

## RESUMEN

Se ha establecido que los virus se mueven de célula a célula y a larga distancia explotando y modificando vías para el movimiento molecular dentro de la célula, entre células y entre órganos. Los virus codifican funciones requeridas para el movimiento que actualmente se conocen como proteínas de movimiento. A nivel de una o dos células, la vía de movimiento involucra el transporte de nuevos genomas sintetizados a través del plasmodesmo.

**PALABRAS CLAVE:** proteínas de movimiento, plasmodesmo

## MOVEMENT OF VIRUSES IN PLANTS

### SUMMARY

It is now firmly established that plant viruses move from cell to cell over long distances by using and modifying existing pathways for molecular movement within the cells, from cell to cell and from organ to organ. Viruses codify functions required for movement; these are now known as movement protein. At the level of one or two cells, movement involves the transport of newly synthesized genomes to and through plasmodesmata.

**KEY WORDS:** movement protein, plasmodesmata.

## INTRODUCCIÓN

La idea de que los virus se mueven a través de las plantas de dos modos diferentes fue propuesta por Samuel en 1934 quien estudió el virus del mosaico del tabaco, TMV. Nishigushi (1978) y su equipo de trabajo demostraron que los virus de las plantas tienen funciones que les permiten moverse. Actualmente se han identificado las proteínas de movimiento (MPs) y ya se conocen los mapas genéticos que las codifican.

Las proteínas de movimiento se han identificado en la mayoría de los virus vegetales, y casi en todos los casos tienen funciones dedicadas al movimiento intercelular. Entre las proteínas de movimiento, muchos virus codifican para proteínas estructurales o proteínas de replicación del genoma con funciones adicionales en el transporte célula a célula y el transporte a larga distancia.

Las proteínas de movimiento de varias familias de virus son genéticamente intercambiables en muchos casos, el movimiento defectuoso de un virus en un hospedero particular puede complementarse por una co-infección de un virus no relacionado que tiene un movimiento competente

(Atabekob, 1990). Por ejemplo el luteovirus del enrollamiento de la hoja de la papa, tiene normalmente un movimiento restringido hacia las células del mesófilo, el que se facilita con una co-infección del virus Y de la papa.

Esta posibilidad de intercambio y complementación de las funciones de movimiento entre familias de virus no relacionados, sugiere que virus dispares pueden transitar a través de vías de movimiento intercelular comunes.

## VÍAS DE MOVIMIENTO DE VIRUS EN PLANTAS

En un organismo hay varios tipos de tejido y de células que son las vías de movimiento para una infección por virus. Si la infección comienza en una célula de la epidermis, el virus deberá moverse secuencialmente de célula a célula en el mesófilo, vaina del haz y parénquima del floema (Figura 1)

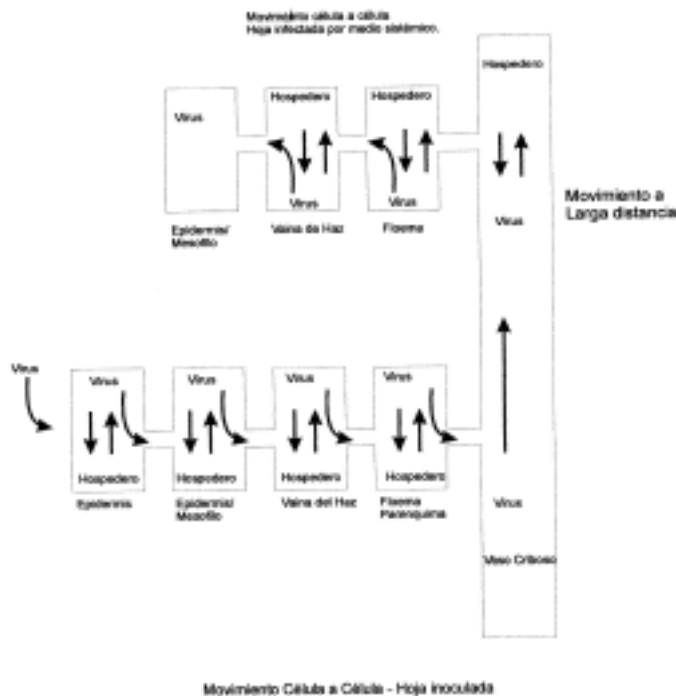
El transporte a larga distancia hacia otras hojas se facilita por el movimiento desde el parénquima vascular hacia los elementos cribosos, a través de los que se mueve rápidamente el virus por el flujo masivo hacia los tejidos que son demanda de fotoasimilados (Leisner S. M. *et al.*, 1993)

Para invadir células en tejidos sistémicos, distantes del sitio donde inicia la infección, se requiere entrar en las células de los elementos cribosos, después el movimiento célula a célula en la vaina del haz, mesófilo y las células de la epidermis (Figura 1)

La vía entera es parte de una cadena elaborada de simplasto (Lucas, 1995). Por tanto, en cada paso se requiere del transporte a través de un canal intercelular, el plasmodesmo. La utilización de los canales intercelulares para la dispersión del virus, en lugar de liberarse a los espacios extracelulares y unirse a receptores de la superficie de la célula, es quizás la adaptación evolutiva más significativa que distingue a los virus vegetales de los virus animales.

Entre dos células, el movimiento célula a célula involucra el transporte de genomas sintetizados *de novo*, a través del plasmodesmo. De hecho el movimiento a corta distancia puede imaginarse como un proceso de movimiento de genomas, esto se debe a que no se requiere de ensamble de viriones o una cápside proteica para moverse a células adyacentes

A continuación se describen las vías de movimiento célula a célula como un proceso dividido en tres pasos



**Figura 1. Vías de movimiento célula a célula y de larga distancia en plantas. La interacción entre el virus y el hospedero y la dirección del movimiento del virus esta representado por las flechas.**

principales: 1) transferencia de genomas nuevos desde los sitios de replicación a los sistemas de transporte intracelulares; 2) transporte facilitado de genomas a los plasmodesmos, 3) tránsito a través de los plasmodesmos.

## MOVIMIENTO CÉLULA A CÉLULA

### Transferencia de genomas desde los sitios de replicación a sistemas de transporte intracelular.

La replicación del genoma de virus ARN cadena positiva, los cuales representan la mayoría de virus de plantas, ocurre en el citoplasma en asociación estrecha con las superficies de la membrana. La replicación del genoma para varios otros tipos de virus, como los geminivirus que contienen ADN de una sola cadena (SSDNA) y algunos virus ARN de cadena negativa, ocurre en el núcleo.

Considerando los sitios de replicación del genoma viral y las distancias intracelulares que el genoma debe recorrer para alcanzar el plasmodesmo, es posible que el movimiento célula a célula o de larga distancia involucre una interface critica entre el aparato de replicación y la maquinaria de transporte, incluyendo a las proteínas de movimiento. La interacción de las proteínas de movimiento y los genomas nacientes puede iniciar el proceso de transporte.

### Transporte intracelular facilitado de genomas hacia los plasmodesmos

El ADN de geminivirus es sintetizado en el núcleo, requiriendo que los genomas destinados al transporte intracelular primero deben atravesar la membrana nuclear. Los geminivirus codifican dos proteínas de movimiento, llamadas BR1 y BL1, que actúan cooperativamente para facilitar el movimiento célula a célula. Sanderfoot, 1996, ha reportado que la proteína BR1 contiene señales de localización que dirigen hacia el núcleo de nuevas células infectadas. La proteína BL1 está asociada con la fracción de la pared celular y facilita el transporte de macromoléculas a través de los plasmodesmos.

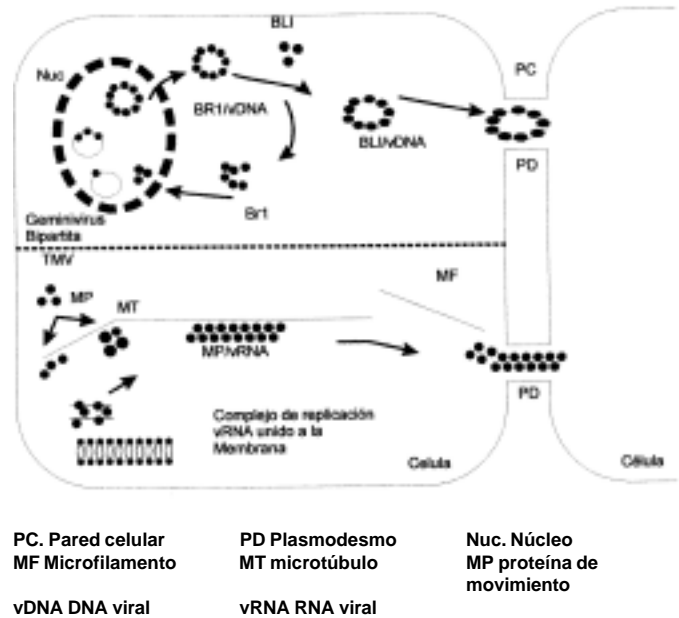
Esos datos apoyan un modelo en el que la proteína de movimiento BR1 provee la actividad de una lanzadera nuclear para entregar el ADN viral al citoplasma, y posteriormente la proteína BL1 interviene en el tráfico de ADN hacia y a través del plasmodesmo (Figura 2). La función de lanzadera nuclear de la proteína BR1 indudablemente ocurre por el transporte dirigido a través

de poros nucleares, y puede involucrar la exportación nuclear por las vías usadas para las proteínas celulares, ARN, y nucleoproteínas.

El transporte intracelular facilitado de los genomas de virus que se replican en el citoplasma o en asociación con membranas citoplásmicas se conoce mejor para el virus del mosaico del tabaco, TMV, y otros virus que utilizan mecanismos de movimiento parecidos al TMV. Los datos bioquímicos apoyan la noción de que las proteínas de movimiento forman complejos con genomas virales. Las proteínas de movimiento del virus del mosaico del tabaco poseen propiedades cooperativas de unión no específica entre el ARN y el ADN de cadena simple (Citovsky, 1992). Se han encontrado propiedades similares en el dianthovirus del mosaico necrótico del clavel rojo, RCNNMV; virus del mosaico del pepino, CMV; y el virus del mosaico de la alfalfa.

Varios grupos de virus que se replican en el citoplasma codifican proteínas de movimiento con diferencias estructurales o funcionales a la de los virus que se parecen al virus del mosaico del tabaco; sin embargo, la actividad de unión al ácido nucleico constituye una característica altamente conservada. Al menos cuatro grupos de virus tienen un bloque de tres genes que codifican un conjunto de tres proteínas de movimiento, y cada proteína de movimiento participa en la dispersión sistémica a través de las plantas. La más grande de estas tres proteínas tiene actividad de ATPasa y contiene secuencias *motifs* parecidas a la enzima helicasa. Aunque el papel de la actividad de helicasa y la naturaleza de las interacciones entre las tres proteínas de movimiento no son claras hasta el momento, la actividad de unión al ARN puede servir para formar un complejo de ribonucleoproteína análogo al formado por las proteínas de movimiento parecidas a las del virus del mosaico del tabaco.

¿Cómo atraviesan el citoplasma, el genoma unido a las proteínas de movimiento, en dirección a un plasmodesmo? Dos grupos de investigadores han obtenido evidencias de que las proteínas de movimiento pueden facilitar el tráfico a través de sus interacciones con el citoesqueleto. Debido a que los microtúbulos y microfilamentos facilitan el movimiento dirigido de grandes complejos macromoleculares, organelos, vesículas y ARNm a través del citoplasma (Langford, 1995), se considera que estas estructuras suministran la tracción sobre la que los complejos virales avanzan hacia el plasmodesmo (Figura 2).



**Figura 2. Modelos de transporte intracelular de im Geminivirus Bipartita y genomas del TMV.** Para el geminivirus. Br1 funciona como una lanzadera nuclear que acompaña a los genomas recién sintetizados hacia el citoplasma, donde BL1 permite el tráfico de genomas hacia el plasmodesmo. Para el TMV, los complejos de MP con RNA genómico son tomados de sitios membranosos de replicación al plasmodesmo a través de un transporte facilitado por microtúbulos y microfilamentos.

### Mecanismos de transporte intercelular de genomas a través de plasmodesmos

Los plasmodesmos ofrecen un medio para evitar el problema de los virus de las plantas, cómo entrar y salir de las células cerradas en una matriz de pared celular. Un plasmodesmo primario formado durante la citocinesis de células de mesófilo tiene aproximadamente 50 nanómetros de diámetro y está alineado con la membrana plástica que se continúa en ambas células adyacentes (Lucas 1995; Figura 3 A). Extendiéndose a través del plasmodesmo hay un desmotúbulo, que une el sistema de endomembranas de las células vecinas. Algunos plasmodesmos contienen una cavidad central entre la membrana plasmática y el desmotúbulo. La microscopía de alta resolución indica que la membrana plasmática y el desmotúbulo están asociados con glóbulos de proteínas llamadas proteínas puente (Ding, 1992b), formando uniones entre la membrana plasmática y los glóbulos del desmotúbulo a través de la cavidad central (Figura 3 A). Se ha propuesto que en el espacio entre la membrana y el desmotúbulo, es por donde los virus y otras macromoléculas se mueven. Por inmunocitoquímica se observa en el microscopio electrónico la asociación de las proteínas de movimiento semejantes al virus del mosaico del tabaco en el interior de los plasmodesmos.

Ahora se sabe que las proteínas de movimiento modifican las propiedades de entrada de los plasmodesmos, y facilitan la transferencia de grandes macromoléculas (Atkins, 1991). Aunque no se conocen las señales del plasmodesmo, se sabe que son necesarias la secuencia central y la secuencia carbono terminal de las proteínas de movimiento para la localización o función del plasmodesmo.

El paso de complejos de genoma-proteína de movimiento, a través del plasmodesmo requiere tres pasos generales: A) La unión a la superficie del plasmodesmo. La unión de los complejos genoma-MP y la internalización en el plasmodesmo puede ocurrir por un proceso mediado por receptores o proteínas de acoplamiento en la superficie del plasmodesmo. El movimiento de complejos hacia el plasmodesmo puede ocurrir por una vía definida por los componentes del citoesqueleto involucrados en el tráfico intracelular. B) Tránsito a través del canal. Una vez que el complejo genoma-proteína de movimiento entra al desmotúbulo, interactúa con el aparato de tráfico (Figura 3 B) que consta de proteínas de acompañamiento, chaperonas, kinasas, ATPasa y GTPasa. La interacción entre la proteína de movimiento y el aparato de tráfico del plasmodesmo puede involucrar ciclos de fosforilación y desfosforilación de las proteínas de movimiento en los aminoácidos serina y treonina de la región carbono terminal que es altamente variable. C) Liberación dentro de la célula adyacente. Los mecanismos que gobiernan la liberación del complejo en las células adyacentes casi no se conoce. Por analogía con otros procesos de transporte celular se ha detectado que las proteínas de movimiento del TMV tienen GTP unido.

### Transporte intercelular de genomas con base en mecanismos por túbulos.

Diferentes tipos de virus, incluyendo a los comovirus y tospovirus, emplean un sistema de transporte que

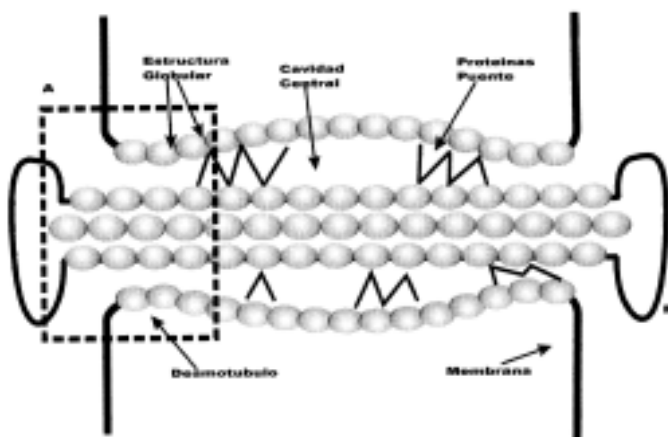


Figura 3. Modelo de un plasmodesmo primario y complejos de transporte parecidos al virus del mosaico del tabaco TMV. (A) Diagrama representando un tipo de plasmodesmo primario, en base a un análisis de microscopía electrónica de alta resolución.

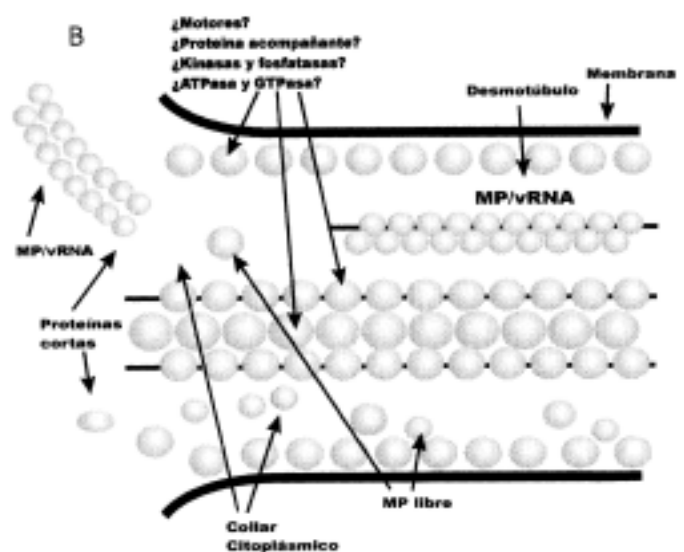


Figura 3B. Amplificación del área en la figura A. Se muestran los complejos de movimiento interactuando con las proteínas de la cola en la abertura del plasmodesmo y con estructuras globulares y proteínas supuestamente reguladoras en el collar citoplásmico. Se especula que transitan por el plasmodesmo motores moleculares, proteínas de acompañamiento y chaperonas, kinasas y fosfatasa, y ATPasa y GTPasa.

involucra la formación de túbulos a través de las paredes celulares y/o plasmodesmos (Storm, 1995). La microscopía electrónica sugiere que los túbulos derivados de plasmodesmos que han perdido sus desmotúbulos se proyectan unidireccionalmente hacia una célula (Maule 1991).

Se ha propuesto un modelo especulativo de transporte que integra las características conocidas de los virus que inducen túbulos. Las proteínas de movimiento viral localizan los plasmodesmos, donde inducen la remoción de los desmotúbulos. El ensamble de las proteínas de movimiento en los desmotúbulos, posiblemente en asociación con la membrana plasmática y proteínas del hospedero, producen una extensión unidireccional del túbulo hacia la célula adyacente. Los túbulos en extensión pueden ser anclados por estructuras del citoesqueleto en una o en ambas células. Los viriones ensamblados en el citoplasma son transportados a las estructuras tubulares a través de las interacciones con proteínas de movimiento. Después los viriones son transportados a través de los túbulos vía una interacción específica a de movimiento-proteína de la cápside y depositada en la célula adyacente.

### MOVIMIENTO A LARGA DISTANCIA

El movimiento que depende del floema o de larga distancia requiere que el virus sea capaz de entrar y salir de las células de la vaina del haz, células del parenquima

del floema, y tubos cribosos (Figura 1). Los plasmodesmos dan la conectividad del simplásto entre las células de la epidermis y mesófilo y las células dentro de la vasculatura, incluyendo los tubos cribosos. Estas son buenas razones para creer que el movimiento a larga distancia involucra funciones virales y del hospedero que son distintas a las involucradas en el movimiento a través de las células del mesófilo. Dos puntos críticos en el movimiento a larga distancia son la entrada y salida de los tubos cribosos.

Los plasmodesmos que conectan a un tubo criboso con su célula soporte, posee una morfología única que incluye una ramificación extensa sobre el lado de la célula de soporte (Leisner y Turgeon, 1993). Sobre el lado del tubo criboso los plasmodesmos forman un poro que carece de retículo endoplásmico. Debido a que el tubo criboso carece de síntesis de proteínas y actividades de replicación del genoma del virus, el proceso de salida puede involucrar un nuevo conjunto de factores del virus y del hospedero.

La mayoría de virus que se mueven de célula a célula por un mecanismo parecido al virus del mosaico del tabaco requiere de la cápside proteica para el movimiento a larga distancia. Los mutantes con defectos de ensamble del virion del virus del mosaico del tabaco, por ejemplo, se mueven eficientemente de célula a célula pero muestran defectos del transporte dependiente del floema a larga distancia (Vaewhongs, 1995)

Los virus con triple conjunto de genes para proteínas de movimiento tienen diferentes requerimientos para la cápside proteica. Los potivirus requieren de la cápside proteica para la infección sistémica, mientras que los hordevirus no la requieren (Baulcombe, 1995). Los potivirus tienen una cápside proteica con diferentes dominios necesarios para el movimiento célula a célula y de larga distancia; el dominio central es necesario para el ensamble del virion y el movimiento célula a célula, mientras que los dominios orientados al amino y carboxilo terminal de la proteína son necesarios para el movimiento a larga distancia (Dolja, 1992)

Las interacciones específicas entre la cápside proteica y otros factores virales o celulares necesarios para el movimiento a larga distancia todavía tienen que ser identificados, pero se supone que facilitan la entrada o salida del flujo del floema.

## DISCUSIÓN

La infección por virus provoca que se altere la fisiología general de la planta. Dependiendo del virus que se trate, puede suceder que la planta no crezca, la floración disminuya o bien disminuyan los complejos proteína-clorofila cosechadores de fotones (Funayama, 1997) llevándola hasta la muerte.

Se han empleado los enfoques de la genética, biología molecular y celular, logrando establecerse que los virus expresan proteínas de movimiento que tiene la capacidad de interactuar con los plasmodesmos permitiendo el movimiento célula a célula de los complejos proteína de movimiento-ácido nucleico viral. El desarrollo del floema y del xilema juega un papel crítico en el desarrollo de una cadena de comunicación. Roberto Ruiz y Beatriz Xoconostle (1999) trabajando con *Cucurbita maxima* han documentado la existencia de una población de moléculas de ARN dentro del floema, demostrando que algunas de esas moléculas se mueven vía el floema hacia los tejidos meristemáticos. Dando evidencias que las plantas superiores han desarrollado un mecanismo que permite la translocación selectiva de moléculas específicas de ARNm por el floema, para ser entregadas en órganos distantes de la planta. Muchas sorpresas nos esperan antes de pensar en una vacuna útil para las plantas.

## AGRADECIMIENTO

Un agradecimiento a Gabriel Camarena Arellano por la realización de los dibujos

## LITERATURA CITADA

- ANDERSEN M. T., 1992 The coat protein of white clover mosaic potyvirus has a role in facilitating cell-to-cell transport in plants. *Virology* 191: 480-484
- ATABEKOV J. G.; TALIANSKY M. E. 1990 Expression of a plant virus-coded transport function by different viral genomes. *Adv. Virus Res.* 38: 201-248
- ATKINS D.; HULL R.; WELLS B.; ROBERTS K.; MOORE P.; BEACHY R. N.; 1991. The tobacco mosaic virus 30K movement protein in the transgenic tobacco plants is localized to plasmodesmata. *J. Gen. Virol.* 72: 209-211
- BAULCOMBE D. C.; CHAPMAN S.; SANTA CRUZ S. 1995 Jellyfish green fluorescent protein as a reporter for virus infections. *Plant J.* 7: 1045-1053
- CITOVSKY V.; WONG M. L.; SHAW A. L.; PRASAD B. M.; ZAMBRISKY V. 1992. Visualization and characterization of tobacco mosaic virus movement protein binding to single-stranded nucleic acids. *Plant Cell* 4: 397-411
- DING B.; HAUDENSHIELD J. S.; HULL R. J.; WOLF S.; BEACHY R. N.; LUCAS W. J. 1992 a. Secondary plasmodesmata are specific sites of localization of the tobacco mosaic virus movement in transgenic tobacco plants. *Plant Cell* 4: 915-928
- DOLJA V. V.; MCBRIDE H. J.; CARRINGTON J. C. 1992 Tagging of plant potyvirus replication and movement by insertion of D-glucuronidase into the viral polyprotein. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 10208-10212
- FOSTER R. L. S.; BECK D. L.; GUILFORD P. J.; VOOT D. M.; VAN DOLLEWEERD C. J.; VALE R.D. 1987 Intracellular transport using microtubule-based motors. *Ann. Rev. Cell Biol.* 3: 347-378
- FUNAYAMA S.; HIKOSADA K.; YAHARA T. 1997 Effects of virus infection and growth irradiance on fitness components and photosynthetic properties of *Eupatorium makinoi* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 84: 823-830

- GOODWIN P. B. 1983 Molecular size limit for movement in the symplast of the *Elodea* leaf. *Planta* 157: 124-130
- LANGFORD G. M. 1995 Actin and microtubule-dependent organelle motors: interrelationships between the two motility systems. *Curr. Opin. Cell Biol.* 7: 82-88
- LEISNER S. M.; TURGEON R.; HOWELL S. H. 1993 Effects of host plant development and genetic determinants on the long-distance movement of cauliflower mosaic virus in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 5: 191-202
- LUCAS W. J. 1995 Plasmodesmata: Intercellular channels for macromolecular transport in plants. *Curr. Opin. Cell Biol.* 7, 673-680
- MAULE A. J. 1991 Virus movement in infected plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 9: 457-473
- NOSHIGUSHI M.; MOTOYOSHI F.; OSHIMA N. 1978 Behavior of a temperature-sensitive strain of tobacco mosaic virus in tomato leaves and protoplasts. *J. Gen. Virol.* 39: 53-61
- RUIZ-MEDRANO R.; XOCONOSTLE-CAZARES B.; LUCAS W. J. 1999 Phloem long-distance transport of *CmNACP* mRNA: implications for supracellular regulation in plants. *Development* 126: 4405-4419
- SAMUEL G. 1934 The movement of tobacco mosaic virus within the plant. *Ann. Appl. Biol.* 21: 90-111
- SANDERFOOT A. A.; INGRAM D. J.; LAZAROWITZ S. G. 1996 A viral movement protein as a nuclear shuttle: The geminivirus BR1 movement protein contains domains essential for interaction with BLI and nuclear localization. *Plant Physiol.* 23-33
- STORM M. M. H.; KORMELINK R.; PETERS D.; van LENT J. W. M.; GOLDBACH R.W. 1995 The non-structural NSm protein of tomato spotted with virus induces tubular structures in plant and insect cells. *Virology* 214: 485-493
- VAEWHONGS A. A.; LOMMEL S. A. 1995 Virion formation is required for long distance movement of red clover necrotic mosaic virus in movement protein transgenic plants. *Virology* 212: 607-613
- XOCONOSTLE-CAZARES B.; XIANG Y.; RUIZ-MEDRANO R.; WANG H.; MONZER J.; YOO B. C.; MCFARLAND K. C. FRANCESHI V. R. LUCAS W. J. 1999 Plant paralog to viral movement protein potentiates transport of mRNA into the phloem. *Science* 283: 94-98