

OCTADECANOIDES COMO REGULADORES DE LA DEFENSA DE LAS PLANTAS

G. Camarena-Gutiérrez

Unidad de Morfología y Función. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM
Av. De los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla C. P. 54090. México

RESUMEN

En años recientes muchas moléculas lipoides muy potentes han sido identificadas, comprenden compuestos lipofílicos no derivados de lípidos como los brasinoesteroides triterpenoides, otros que parcialmente son de origen lipídico como los lipo-oligosacáridos, factores de nodulación de especies de *Rhizobium* que pueden tener parientes endógenos en las plantas, y un tercer grupo, los octadecanoides, cuyas estructuras son derivadas de ácidos grasos vegetales. Las señales mediadas por lípidos son un aspecto importante de la vida de las plantas y un área de investigación en rápido crecimiento.

PALABRAS CLAVE: octadecanoides, señales de transducción, ácido jasmonico, defensa de plantas.

OCTADECANOIDS AS PLANT DEFENSE REGULATORS

SUMMARY

In recent years many novel and highly potent lipid signaling molecules have been recognized. These comprise lipophilic compounds not derived from lipids, such as the triterpenoid brassinoesteroids, others that are partly of lipid origin such as the lipo-oligosaccharides, nodulation factors of *Rhizobium* species that may have relatives endogenous to plants, and a third group, the octadecanoids, whose structures are derived from plant fatty acids. Lipid-mediated signals is an important aspect of plant life and a rapidly growing area of research.

KEY WORDS: octadecanoids, transduction signals, jasmonic acid

INTRODUCCIÓN

Numerosas plantas silvestres y cultivadas muestran respuestas inducidas por el daño producido por los insectos. Estas respuestas inducidas son cambios que ocurren después del ataque de herbívoros. Muchos estudios han documentado efectos negativos de las respuestas inducidas sobre la preferencia del herbívoro. Los elicitores son compuestos que inician respuestas inducidas a la herbivoría cuando son aplicados al follaje o las raíces. Los elicitores son una forma práctica para inducir respuestas de la planta debido a que pueden ser patentados, fabricados, y aplicados a un número grande de plantas por tecnología de aspersión convencional. Para usar respuestas inducidas como una herramienta efectiva del manejo de plagas, se deben evaluar los efectos de las respuestas inducidas sobre la productividad agrícola. Manipular las respuestas inducidas sólo será una herramienta

efectiva si beneficia a la planta reduciendo la herbivoría.

El ácido jasmónico se encuentra en muchas especies vegetales y está involucrado en diversas funciones incluyendo la resistencia y senescencia de la planta. El ácido jasmónico es producido por la planta después del daño producido por una oruga resultando un incremento de la producción de compuestos de resistencia.

Los jasmonatos median varios eventos en células vegetales tales como las respuestas de defensa, floración y senescencia a través de señales intracelulares y la expresión de un gran número de genes que parecen estar regulados por jasmonatos. También modulan varios eventos fisiológicos tales como la resistencia a insectos y patógenos, maduración de la fruta, maduración del polen, crecimiento de la raíz y la senescencia.

DESCUBRIMIENTO Y FISIOLÓGIA DEL SISTEMA DE SEÑALES DE LOS OCTANOIDEOS

En 1962 se reportó la estructura del metilácido jasmonico, MJ, (Figura 1), un componente de la esencia de la flor de jazmín (Clouse, 1996). Debido al interés de la industria del perfume y la simplicidad de su estructura, las rutas sintéticas del MJ fueron rápidamente establecidas. Esto hizo que el compuesto estuviera disponible para los investigadores. El ácido libre del ester, el ácido jasmónico, fue aislado primero de los filtrados del cultivo del hongo *Lasiodiplodia theobromae* como un inhibidor del crecimiento de las plantas en 1971, y aproximadamente 10 años después se identificó un promotor de la senescencia aislado de *Artemisia absinthum* que resultó ser metiljasmonato, MJ. A esta observación le siguieron reportes de actividad promotora de senescencia e inhibidora del crecimiento del (-)-ácido jasmónico de diferentes plantas, y para 1984 se había establecido en plantas la existencia de ácido jasmónico. Por los mismos años la biosíntesis de ácido jasmónico (Figura 2) había sido reportada en una serie de artículos por Vick y Zimmerman (1983). Esta línea de investigación llevo al descubrimiento de un metabolito parecido a prostaglandina de ácido linoléico, llamado 12-oxo-phytodienoic acid (PDA), y que resultó ser un precursor de ácido jasmónico.

El ácido jasmónico ahora es un miembro apreciado dentro de un gran grupo de compuestos relacionados biosintéticamente y estructuralmente denominados jasmonatos u octadecanoides debido a que son derivados del ácido graso octadecanoide ácido α -linoléico. Después se descubrió que el metil-jasmonato (MJ) es un inductor de la síntesis de inhibidores de proteasas de insectos en

tomate, una respuesta disparada normalmente por el ataque de herbívoros (Farmer y Ryan 1990). El ácido jasmónico y sus precursores también son inductores activos de inhibidores de proteasas de insectos en tomate, y las heridas incrementan los niveles endógenos de ácido jasmónico. Esta es la evidencia que los octanoides son transductores de señales en la defensa del tomate contra los herbívoros, y la acumulación de evidencias sugiere que ésta función no está restringida al tomate sino que está ampliamente dispersa si es que no es general entre las plantas superiores. En un gran número de especies un patrón complejo de compuestos volátiles son emitidos por las hojas después del tratamiento con ácido jasmónico o MJ. La liberación de volátiles también es inducida por los herbívoros forrajeros, y éstos compuestos han sido implicados en la atracción de los enemigos naturales de los insectos herbívoros (Bruin, Sabelis, y Dicke, 1995). Los patógenos son reconocidos por las plantas resistentes a través de fragmentos de la pared celular (y/o membrana) llamados elicitores. La unión de los elicitores a la membrana celular provoca un arreglo complejo de barreras defensivas estructurales y químicas (Hahn, 1996), una de las cuales es la acumulación de metabolitos secundarios tóxicos. El metabolismo secundario de las plantas puede analizarse en células en cultivo y se ha demostrado que (a) el contacto con los elicitores produce una acumulación de ácido jasmonico endógeno y (b) tanto el ácido jasmónico exógeno como los elicitores inducen la acumulación de metabolitos secundarios, algunos de los cuales son altamente tóxicos a microorganismos, como los alcaloides de la benzofenantridina y el taxol. El ácido jasmónico también es efectivo en plantas intactas, se ha demostrado la acumulación de glucosinolatos en especies de *Brassica*,

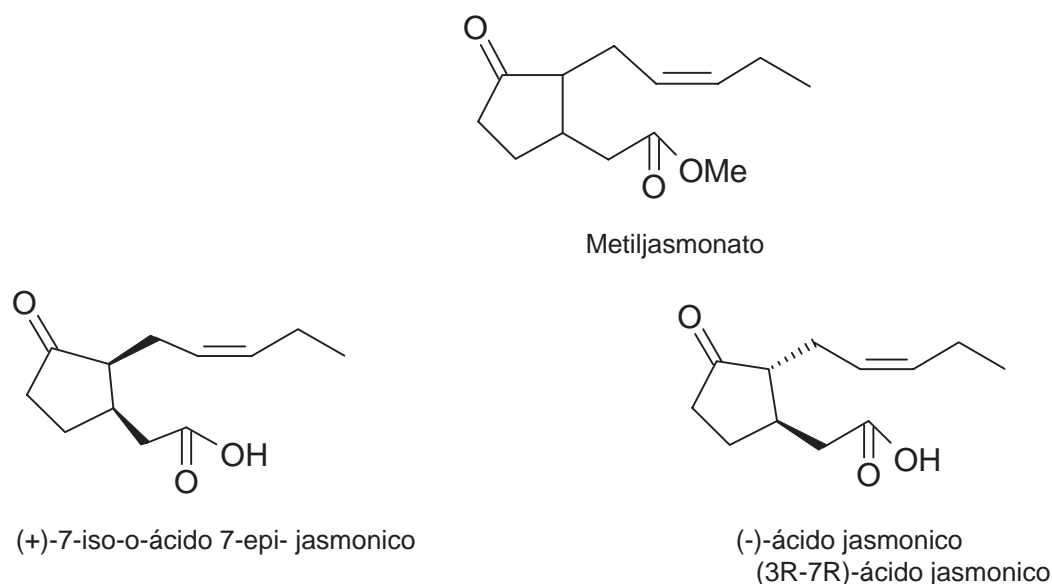


Figura 1. Estructuras del metiljasmonato y las dos formas epiméricas del ácido jasmónico aislados de plantas. El (3R,7S)-ácido jasmónico también es conocido como (+)-7-iso- o 7-epi-ácido jasmónico, es formado biosintéticamente, pero convertido en ácido o base a través de procesos de enolización al isómero trans más estable 3R,7R-ácido jasmónico el cual es el isómero predominantemente extraído de tejidos intactos

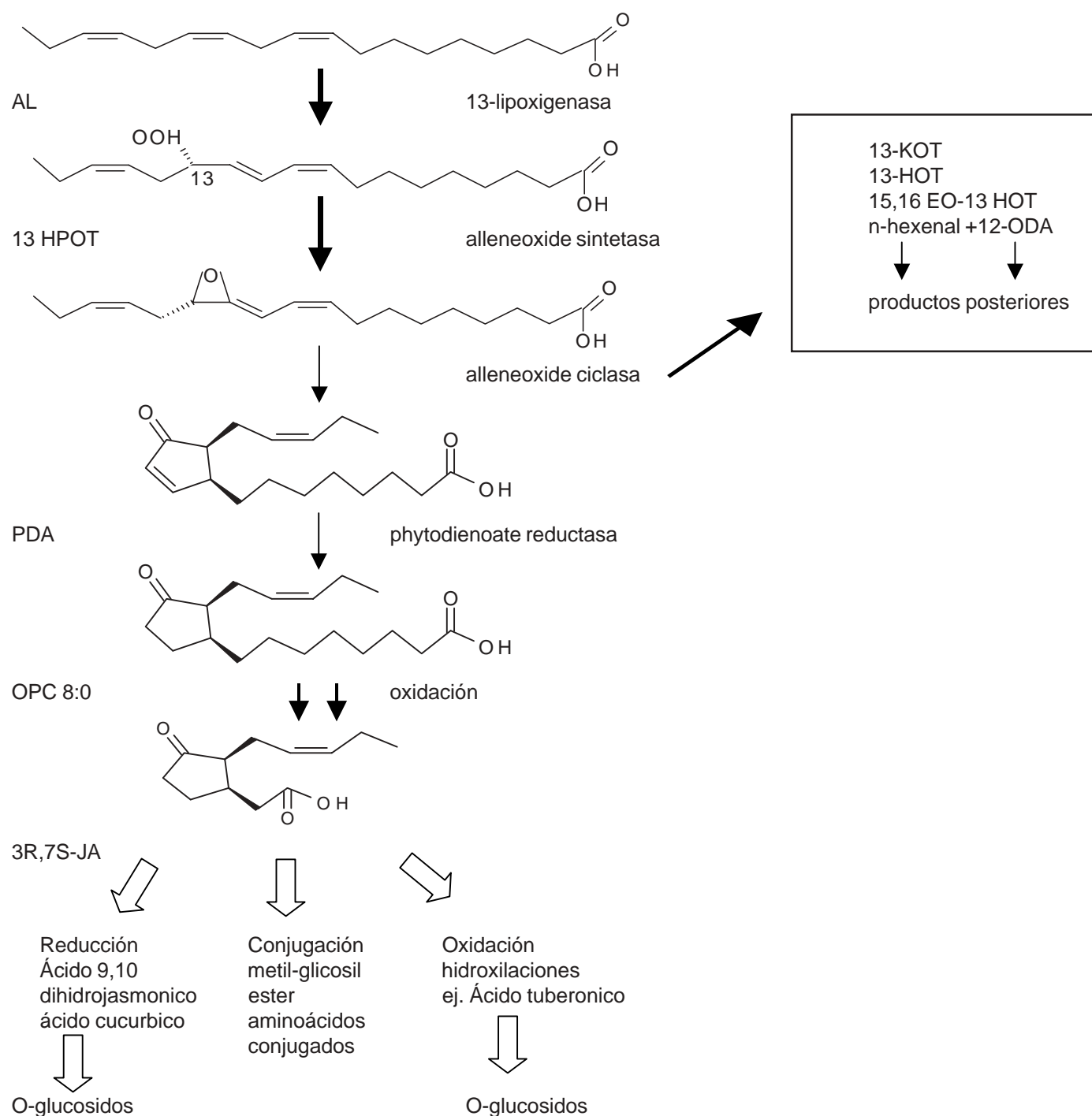


Figura 2. La vía Vick-Zimmerman, 1983 de la biosíntesis de jasmonato a partir de ácido α -Linoleico y las conversiones metabólicas conocidas. Algunos de estos metabolitos pueden tener actividad biológica, como los conjugados de jasmonatos.

acumulación de nicotina en especies de *Nicotiana*, producción de alcaloides en *Catharantus* y *Chinchona* y la biosíntesis de fitoalexinas furanocoumarinas en *Apium graveolens*. Estos y otros ejemplos muestran que la inducción del metabolismo secundario tiene implicaciones no sólo para los patógenos sino también para la defensa de herbívoros. El tratamiento de plantas con MJ puede

permitir la resistencia a patógenos, como se ha demostrado por la resistencia del algodón a *Verticillium* y del tomate a *Fusarium* y del tomate y la papa contra *Phytophthora infestans*.

Un tercer contexto donde los octadecanoides juegan un papel importante es en la transducción de estímulos

mecánicos en una respuesta de crecimiento que involucra la reducción del crecimiento de elongación, aumenta la expansión celular radial, y la formación de tejido periférico de soporte en *Bryonia dioica*, el crecimiento de internodos en *Phaseolus vulgaris*. Aunque todavía no se ha analizado, es probable que esté involucrada la señal del octadecanoide además del contacto físico, que es un factor importante para las plantas trepadoras y ante otras fuerzas mecánicas como la agitación por el viento, un factor ambiental universal al cual las plantas responden con adaptaciones morfológicas similares (Feys *et al.*, 1994). La investigación con plantas transgénicas y mutantes indican que los octadecanoides quizá no sean esenciales para el desarrollo vegetativo pero pueden ser requeridos durante la fase reproductiva en el proceso de producción de polen y/o maduración. Su papel principal ahora parece ser el señalar a la planta el impacto de factores de estrés del medio ambiente.

OCTADECANOIDES

El hecho de que diversos procesos biológicos puedan ser influenciados por la aplicación de ácido jasmónico o MJ no necesariamente significa que estos compuestos también sean los reguladores endógenos. MJ mismo actúa entregando una forma de ácido jasmónico y es hidrolizado rápidamente a ácido jasmónico después de entrar al tejido. Los precursores de ácido jasmónico pueden ser activos per se y/o a través de la conversión a ácido jasmónico o un metabolito de ácido jasmónico lo que hace más difícil estudiar su actividad, y esto aumenta si tomamos en cuenta que no se han investigado la función de los isómeros *cis* y *trans* o las muestras racémicas. Todas las observaciones del tipo de compuesto químico lleva a dos conclusiones principales que son: (a) no sólo el ácido jasmónico sino varios de los octadecanoides conocidos parecen ser activos per se, y hacen cosas diferentes; (b) la fitotoxina: coronatine parece ser un octadecanoide camaleónico que se comporta como ácido jasmónico en un sistema, como PDA/OPC (Figura 2) en otro, y como conjugado de ácido jasmónico en el tercero. Su fuerte actividad biológica puede ser el origen de la activación simultánea de las diferentes respuestas de los octadecanoides en plantas tratadas con la toxina. Así que, utilizando fitotoxinas como coronatine, serán una herramienta ideal para revelar los secretos del hasta ahora desconocido sitio primario de percepción de los octadecanoides.

Se conocen numerosas proteínas cuyo nivel es afectado por octadecanoides a través de la regulación de la transcripción o postranscripción (Tabla 1). Cómo percibe la planta al ácido jasmónico u otros octadecanoides, permanece en el misterio.

Independientemente de que los mecanismos de acción de los octadecanoides esperan ser descritos, se han hecho progresos en determinar la posición de los octadecanoides señal en la cadena de eventos que

TABLA 1. Proteínas inducidas por ácido jasmónico en plantas superiores

Funciones relacionadas a la defensa.

Inhibidores I y II de la serina proteasa
Inhibidor de la cisteína proteasa
Inhibidor del aspártico proteasa
Fenol oxidasa
Thioninas
Proteína inactivante de ribosomas (JIP60)
Enzima berberina
Citocromo P450s en la vía de la sanguinarina
Lipasas
Chalcona sintetasa, dehidroflavonol reductasa
HMG-CoA reductasa

Funciones asociadas como señales de vías metabólicas

Prosistemina
Lipoxigenasas
Calmodulina
Nucleotido difosfato kinasa

Proteínas con funciones degradativas

Leucina aminopeptidasa
Carboxipeptidasa
Aspartico proteasa
Cisteína proteasa
Proteína similar a ubiquitina

Otras funciones

Proteína ligadora de acil-CoA
Treonina deaminasa
Proteínas de almacenamiento
Pared celular invertasa
Proteínas de almacenamiento en semillas (napina, crucifera)
Similar a nodulina, proteínas asociadas a miosinas

permiten la respuesta de la planta ante un evento de estrés del medio ambiente. Mucho de lo que se sabe se basa en el trabajo de defensa de los tomates contra los herbívoros. Cuando un insecto ataca a una planta, presenta una respuesta local y algo después una respuestas sistémica a la herida se inicia produciendo entre otras cosas, la acumulación de inhibidores de proteasas de insectos. En el sitio de la herida varias cosas pasan (Doares, *et al.*, 1995) (Figura 3): (a) se acumulan fragmentos de la pared celular, oligogalacturonidos; (b) los productos de la desintegración de la pared celular en el sitio de la herida se mezclan con enzimas y sustratos de la producción de octadecanoides; y (c) el octapéptido sistemina es liberado proteolíticamente de su polipéptido precursor prosistemina. Tanto los oligogalacturonidos y la sistemina son inductores de la biosíntesis de ácido jasmónico, éstos dos compuestos incrementan la salida de ácido jasmónico al tejido intacto adyacente de la herida donde el proceso (b) podría estar operando al mismo tiempo. Como consecuencia se inicia una fuerte y rápida acumulación de octadecanoides en el área de la herida. Esto a su vez activa la síntesis de inhibidores de proteasa. Después se envían una o varias señales vía el ácido jasmónico desde el área de la herida

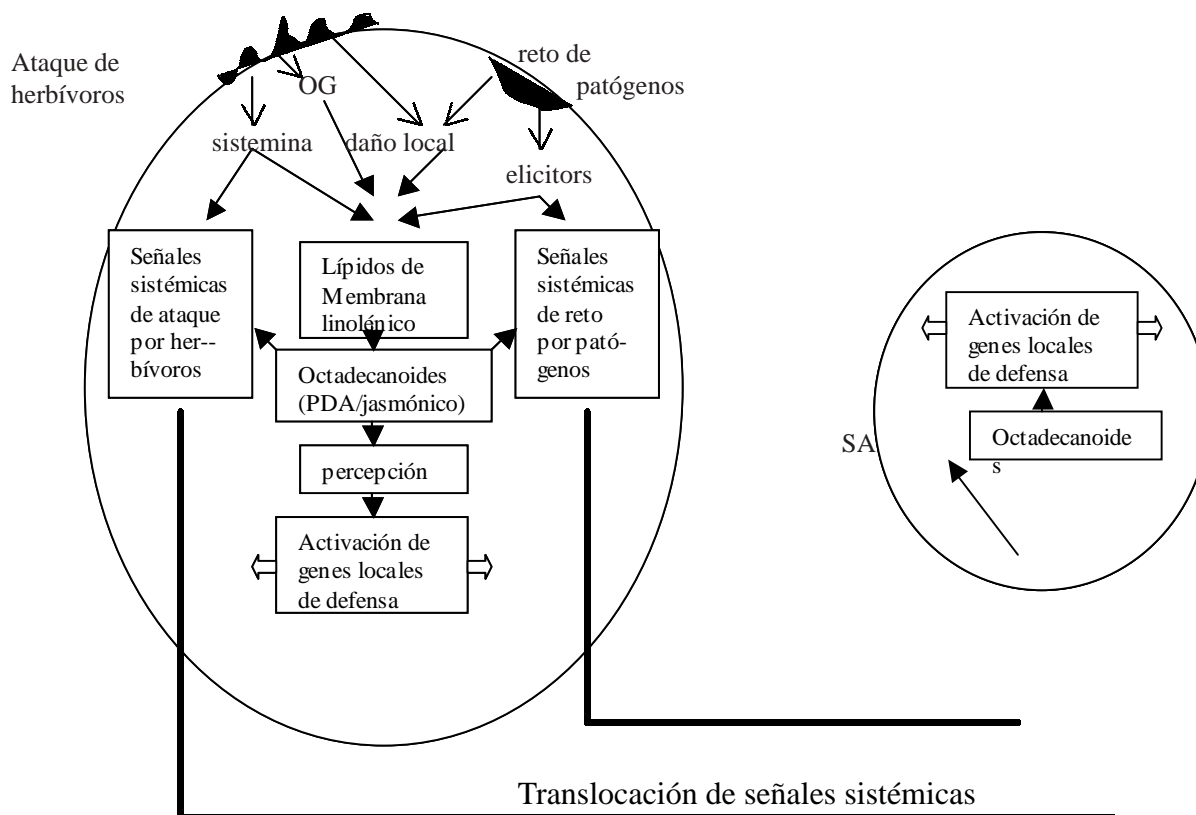


Figura 3. Comparación de los procesos locales y sistémicos de las señales de los octadecanoides en la defensa contra herbívoros y patógenos. En las dos situaciones el disparo de las defensas locales incluye la liberación de octadecanoides como resultado de un daño local y/o la inducción de la biosíntesis de octadecanoides por liberación del ácido graso insaturado α -linolénico a través de varias señales que actúan localmente. Los componentes conocidos son el octadecapéptido sistemina y oligogalacturonidos (OG) en el caso de un reto por insectos y los elicitors en el caso de un reto por patógenos. Al mismo tiempo las señales sistémicas producidas viajan grandes distancias e inducen defensas sistémicas en tejido saludable. Los octadecanoides están entre los factores que son translocados. En el sitio de una respuesta sistémica la sistemina induce la acumulación de octadecanoides. Figura elaborada en base al artículo de SH (Doares, *et. al* 1995). Las fórmulas fueron elaboradas con el programa ISIS draw 2.4 disponible en la red.

hacia el tejido no herido lo que permite inducir una respuesta sistémica de defensa. La sistemina es claramente uno de esos factores y se mueve en el floema. De acuerdo a sus propiedades fisicoquímicas es probable que los octadecanoides también sean transportados a larga distancia. La evidencia de que los octadecanoides son los transductores de las señales de la respuesta sistémica a las heridas es concluyente.

Los procesos que disparan la acumulación de octadecanoides no son bien comprendidos. El control inicial parece que se ejerce a nivel de la liberación de ácidos grasos y/o la formación de peróxido de hidrógeno, aunque también se tiene que tomar en cuenta, especialmente durante la herida la liberación de ácido jasmónico. La liberación de ácidos grasos de las células intactas puede implicar factores iónicos, tales como protones, pH, y/o calcio, los dos son liberados en el sitio de la herida en grandes cantidades y pueden activar localmente a las enzimas responsables de la liberación de los ácidos grasos. No se sabe si hay un proceso similar en el reconocimiento

de la sistemina en tejido sistémico no herido. Por otro lado, hay evidencias de que las señales iónicas son intermediarios entre el reconocimiento del elicitor y la acumulación de ácido jasmónico.

Mientras que la inducción de octadecanoides por estrés mecánico, ataque de patógenos o herbívoros comparten las mismas bases bioquímicas, la acumulación de octadecanoides durante el estrés de luz puede ser iniciado por las especies reactivas de oxígeno y altos niveles de oxígeno molecular, produciendo mayores niveles de ácidos grasos oxigenados, precursores potenciales de ácido jasmónico. De acuerdo a ésta hipótesis (Creelman y Mullet. 1995), el ácido jasmónico producido a una mayor tasa bajo tales condiciones, después regula la cantidad de luz absorbida por el aparato fotosintético a través de la inducción de la pérdida de clorofila y la producción de pigmentos no fotosintéticos, que absorben luz, como las antocianinas. La conexión regulatoria entre la fotosíntesis y la producción de octadecanoides es sugerida no sólo por la localización de las rutas biosintéticas sino también por el

hecho de que muchos genes que responden al ácido jasmónico no son solo activados por la luz sino también en presencia de altos niveles de azúcares. Finalmente, una disminución de la capacidad del cloroplasto para reparar el daño oxidativo durante el inicio de la senescencia puede resultar en una acumulación de ácido jasmónico similar a la condición de estrés fotooxidativo, llevando a una aceleración de la senescencia. Es interesante que las especies reactivas de oxígeno también jueguen un papel en los primeros estados de defensa de patógenos (Doke, 1996), y la oxidación progresiva de lípidos también es esperada después del daño del tejido. Por lo tanto se puede concebir que el proceso oxidativo contribuya a una entrega posterior para la biosíntesis de octadecanoides, pero esto tendrá que ser demostrado.

DISCUSIÓN

La participación de las moléculas de señal octanoides en las respuestas de una planta a la gran variedad de estímulos sugiere una base evolutiva común. En los primeros organismos aeróbicos el daño de su membrana por el oxígeno llegó a ser un problema, y todos los organismos desarrollaron mecanismos de defensa, también como vías de reparación para remover lípidos de membrana defectuosa. Es posible que algunos de los metabolitos durante esas reacciones después adquirieron funciones de regulación, indicando a la célula la condición de estrés para tomar medidas defensivas. Los octadecanoides pueden ser clasificados fisiológicamente como reguladores de la defensa de las plantas, y aprenderemos más en el futuro acerca de éstas importantes relaciones estructura-función. Se espera que el uso de las estructuras de los octadecanoides permita el acceso a un nuevo y poderoso agente de control de plagas que ayuden a la planta a defenderse contra sus

enemigos. Sin embargo, se requiere mucho trabajo básico para comprender la biología de los octadecanoides.

LITERATURA CITADA

- BRUIN, J.; SABELIS, M. W.; DICKE, M. 1995 Do plants tap SOS signals from their infested neighbours. *Trends in Ecology and Evolution*, Apr
- CLOUSE, S. D. 1996 Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development *Plant J.* 10, 1-8
- CREELMAN R.A.; MULLET J.E. 1995. Jasmonic Acid Distribution and Action in Plants: Regulation During Development and Response to Biotic and Abiotic Stress. *PNAS* 92: 4114-4119
- DOARES SH; SYROVETS T.; WEILER EW; CA RYAN CA. 1995. Oligogalacturonides and Chitosan Activate Plant Defensive Genes Through the Octadecanoid Pathway. *PNAS* 92: 4095-4098.
- DOKE N; MIURA Y; SANCHEZ LM; PARK HJ; NORITAKE T; YOSHIOKA H; KAWAKITA K. 1996. The oxidative burst protects plants against pathogen attack: mechanism and role as an emergency signal for plant bio-defence - a review. *Gene* 179,45. 45-51
- FARMER EE; RYAN CA. 1990. Interplant Communication: Airborne Methyl Ácido jasmonicomonate Induces Synthesis of Proteinase Inhibitors in Plant Leaves. *PNAS* 1990 87: 7713-7716
- FEYS BJF; BENEDETTI CE.; PENFOLD CN; TURNER JG. 1994. Arabidopsis Mutants Selected for Resistance to the Phytoxin Coronatine Are Male Sterile, Insensitive to Methyl jasmonate, and Resistant to a Bacterial Pathogen. *Plant Cell* 6: 751-759
- HAHN M G. 1996, Microbial elicitors and their receptors in plants. *Annual Review of Phytopathology*. Vol. 34 Issue 1, 387
- ISIS. Draw. 2.4 Disponible en red
- VICK B.A., Zimmerman D.C. 1983. The biosynthesis of jasmonic acid: a physiological role for plant plipoxigenase. *Biochem Biophys Res Commun*, Mar 35