

LA RUTA 66 DE LAS PLANTAS: TRANSPORTE DE AMINOÁCIDOS DE TEJIDO FUENTE A SUMIDERO

PLANT PATHWAY 66: AMINO ACID TRANSPORT FROM SOURCE TO SINK TISSUE

Beatriz Medina Morales, Concepción Ávila, Vanessa Castro-Rodríguez

Investigadoras del Departamento de Bioquímica y Biología Molecular. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga.

bmedina@uma.es, cavila@uma.es, vavicaro@uma.es

Resumen: Los transportadores de aminoácidos desempeñan un papel clave en la movilización del nitrógeno (N) dentro de las plantas, facilitando su distribución desde los tejidos fuente hacia los tejidos sumidero. En este artículo, revisamos las principales familias de transportadores implicadas en el movimiento de aminoácidos y su relevancia en la homeostasis del nitrógeno. Además, contextualizamos su función en relación con la absorción de nitrógeno desde el medio y su asimilación en la planta.

Abstract: *Amino acid transporters play a key role in nitrogen mobilization within plants, facilitating its distribution from source to sink tissues. In this article, we review the main families of transporters involved in amino acid movement and their relevance in nitrogen homeostasis. Additionally, we provide context on their function in relation to nitrogen uptake from the environment and its assimilation in the plant.*

Palabras clave: nitrógeno, aminoácidos, proteínas de membrana, transporte

Keywords: nitrogen, amino acids, membrane proteins, transport

En las plantas, el N se destaca como uno de los elementos más prevalentes, constituyendo aproximadamente entre el 1% y 5% de la materia seca total. Este elemento es esencial en la composición de moléculas específicas, como aminoácidos (aa), ácidos nucleicos, fitohormonas y clorofillas (Muratore y col., 2021). Sin embargo, la disponibilidad de N en el suelo a menudo actúa como un factor limitante en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Por esta razón, las plantas han desarrollado mecanismos reguladores muy sofisticados y establecido relaciones simbióticas, entre otras, para aumentar la eficiencia en la absorción y utilización del nitrógeno (Canovas y col., 2007).

Por lo general, la captación de nitrógeno inorgánico se lleva a cabo mediante proteínas de membrana. Entre estas, se encuentran la familia de transportadores de nitrato (NPF y NRT2) y la familia de transportadores de amonio (AMT) (Muratore y col., 2021). Las primeras moléculas nitrogenadas orgánicas producidas tras la asimilación de nitrógeno inorgánico son los aminoácidos glutamina (Gln), y glutamato (Glu), los cuales actúan posteriormente como donadores de N para la biosíntesis de otros

aminoácidos y compuestos nitrogenados (Figura 1) (Masclaux-Daubresse y col., 2010).

Los aminoácidos juegan un papel central en la fisiología de las plantas. Influyen en una serie de procesos fisiológicos como el crecimiento y desarrollo, el control del pH intracelular, la generación de energía metabólica o poder redox y la resistencia a estreses abióticos y bióticos. Además, sirven como precursores para la síntesis de metabolitos secundarios (Hildebrandt y col., 2015). Los aminoácidos también desempeñan un papel crucial en la respuesta a la infección por patógenos, siendo una fuente indispensable de nitrógeno para muchos patógenos biotróficos, pero también para la respuesta del huésped. Adicionalmente, los aminoácidos se utilizan como movilizadores de nitrógeno asimilado entre los distintos órganos a través tanto del floema como del xilema (Pratelli y col., 2014).

Las vías metabólicas que involucran a los aminoácidos están organizadas en compartimentos celulares específicos. En las células de las plantas, algunos aminoácidos se sintetizan en los plastidios de las raíces o las hojas, aunque también pueden generarse

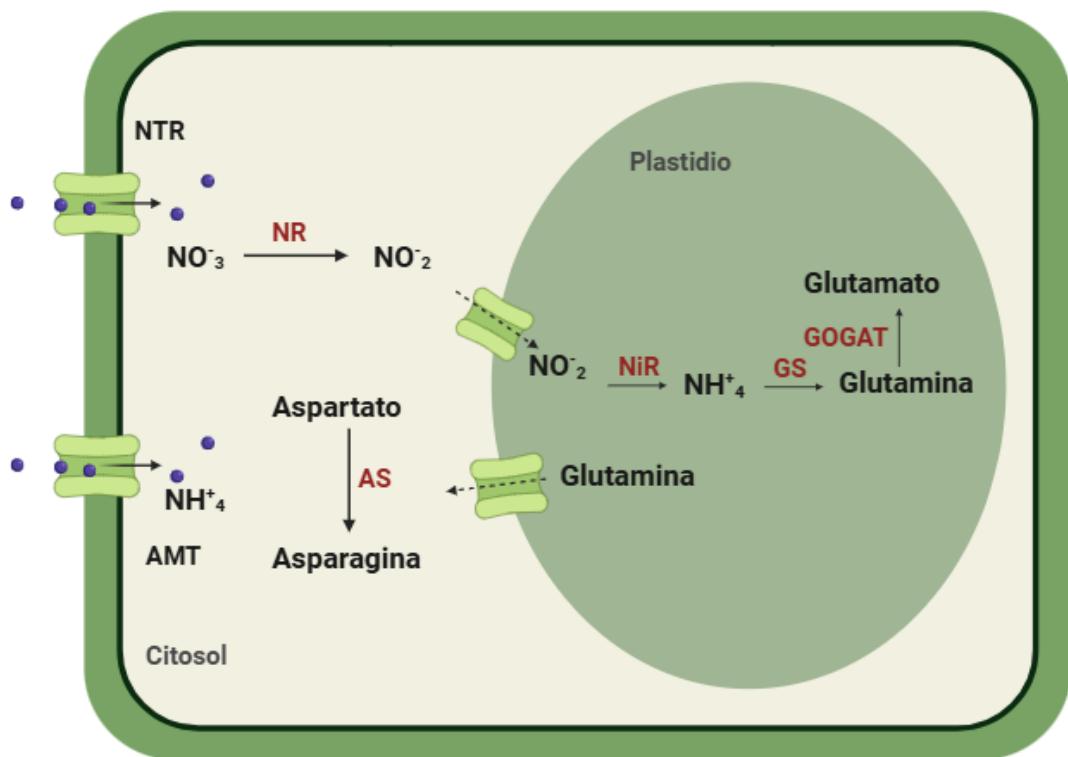


Figura 1: Absorción y asimilación primaria de nitrógeno en plantas. Nitrato Reductasa (NR), Nitrito Reductasa (NiR), Glutamina Sintetasa (GS), Glutamina Oxoglutarato Aminotransferasa (o Glutamato Sintasa GOGAT), Asparagina Sintetasa (AS). Imagen diseñada en Biorender.

en otros compartimentos, como el citosol, las mitocondrias y los peroxisomas (Yao y col., 2020).

Estos aminoácidos se movilizan desde los tejidos donde se producen, conocidos como tejidos fuente, hacia los tejidos sumideros, que suelen ser órganos en desarrollo, como semillas, raíces y hojas en crecimiento (Sonawala y col., 2018). Actúan como una forma primordial de transporte del nitrógeno orgánico, y se desplazan a través del floema hacia estos tejidos sumideros, tanto los de naturaleza vegetativa como los reproductivos en desarrollo, para satisfacer sus necesidades de nitrógeno (Yang y col., 2020).

Para que estas rutas funcionen de manera eficaz, las plantas dependen de una variedad de transportadores de aminoácidos, tanto importadores como exportadores, que se encuentran en las diversas membranas celulares. Estas proteínas facilitan la transferencia de aminoácidos de un lado de la membrana al otro, generalmente entre el citosol y el interior de los orgánulos o entre el citosol y el espacio extracelular (Sonawala y col., 2018). En la actualidad se han identificado tres familias de transportadores de aminoácidos: la familia de transportadores de aminoácidos/permeasas auxinas (AAAP), la familia de transportadores de aminoácidos poliamina colina (APC) y la familia de transportadores de entrada y salida múltiple de aminoácidos (UMAMIT) (Yang y col., 2020). La familia APC consta de tres subfamilias, entre

ellas se encuentran los transportadores de aminoácidos catiónicos (CAT), estos transportadores participan en las plantas en diversas funciones biológicas como la carga y descarga del floema, desarrollo de la semilla, transporte intracelular y la asimilación del nitrógeno orgánico en las raíces (Yang y col., 2020).

En los primeros estudios sobre los transportadores de aminoácidos en células vegetales, el enfoque principal se centró en la complementación funcional de mutantes de levadura con deficiencias en el transporte de aminoácidos. En 1993, (Frommer y col., 1993) llevaron a cabo un experimento interesante: utilizaron un mutante de levadura que tenía problemas en la absorción de prolina y expresaron en este sistema un cDNA de una permeasa de aminoácidos de *Arabidopsis thaliana*. Esta expresión del cDNA permitió que la levadura mutante absorbiera L-[14C]prolina. No obstante, con el avance de la tecnología y la culminación de la secuenciación del genoma de algunas plantas, surgió la posibilidad de identificar estos transportadores mediante análisis bioinformáticos (Yang y col., 2020).

La mayoría de los transportadores de aminoácidos en plantas estudiados funcionalmente se encuentran en la membrana plasmática. Sin embargo, algunos de ellos se localizan en la membrana de algún orgánulo

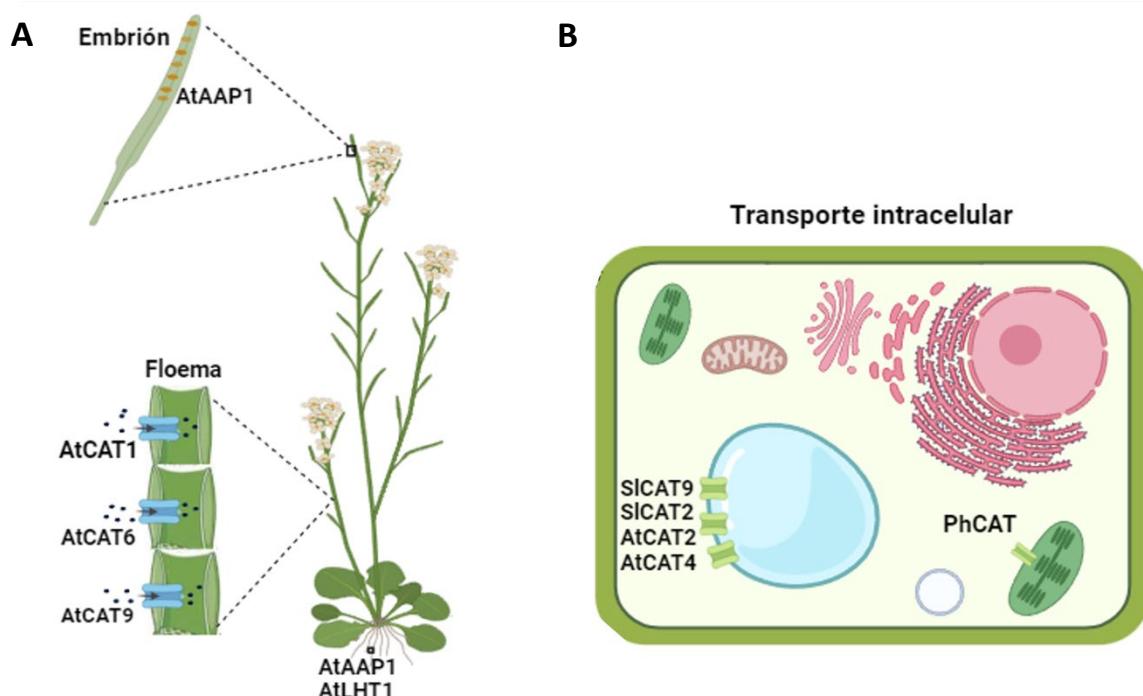


Figura 2: Transportadores de aminoácidos identificados en diferentes organismos. A) Localización de diferentes isoformas de transportadores de aminoácidos en *Arabidopsis thaliana*. B) Transportadores de aminoácidos que se localizan en diferentes compartimentos subcelulares en plantas. SI (*Solanum lycopersicum*), At (*Arabidopsis thaliana*), Ph (*Petunia hybrida*).

(Yang y col., 2020). En los últimos años se han estudiado transportadores localizados en el tonoplasto, como SICAT9 y SICAT2 en el tomate (Snowden y col., 2015; Yang y col., 2013), y AtCAT2 y AtCAT4 en *Arabidopsis thaliana* (Yang y col., 2014). Adicionalmente, se ha identificado un transportador de aminoácidos catiónico en el cloroplasto, que juega un papel crucial en el transporte de fenilalanina (Phe) en la especie *Petunia hybrida*, conocido como PhCAT (Widhalm y col., 2015).

También se han identificado transportadores de aminoácidos localizados en los tejidos vasculares. Diversos estudios han demostrado que en *Arabidopsis* AtCAT1, AtCAT6 y AtCAT9 contribuyen a la carga del floema (Hammes y col., 2006). También se ha descrito que transportadores de aminoácidos pueden tener más de una función fisiológica en la planta. Como, por ejemplo, AtAAP1 participa en la absorción de aminoácidos de la raíz del medio (Lee y col., 2007) y además media la importación de aminoácidos en embriones en desarrollo (Sanders y col., 2009). También se demostró que AtLHT1 participa en la importación de aminoácidos en las raíces y en las células del mesófilo (Hirner y col., 2006) (Figura 2).

A pesar de los avances significativos en la investigación, el conocimiento acerca de los transportadores de aminoácidos en plantas sigue siendo relativamente limitado. No obstante, estos transportadores desempeñan un papel esencial en el

transporte intracelular de aminoácidos entre diversos compartimentos celulares, movilización de nutrientes entre órganos fuente y sumidero, y durante procesos claves en el desarrollo y crecimiento de las plantas. Por lo cual, el transporte es crucial para la síntesis, conversión y almacenamiento de aminoácidos en la planta.

Al profundizar en el estudio de estos transportadores, se abren nuevas perspectivas para comprender los mecanismos subyacentes al flujo de nutrientes desde los tejidos fuente, donde se sintetizan y acumulan, hacia los tejidos sumidero en desarrollo. Por lo tanto, investigar en profundidad los transportadores de aminoácidos en plantas no solo amplía nuestro conocimiento fundamental sobre la fisiología vegetal, sino que también tiene aplicaciones potenciales en la mejora de la agricultura y la producción de cultivos de alto rendimiento.

Referencias:

Canovas, FM., y colaboradores. (2007). Ammonium assimilation and amino acid metabolism in conifers. *Journal of Experimental Botany*, 58(9), 2307-2318. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm051>

Frommer, WB., y colaboradores. (1993). Expression cloning in yeast of a cDNA encoding a broad specificity amino acid permease from *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(13), 5944-5948.

- <https://doi.org/10.1073/pnas.90.13.5944>
- Hammes, UZ., y colaboradores. (2006). AtCAT6, a sink-tissue-localized transporter for essential amino acids in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 48(3), 414-426.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02880.x>
- Hildebrandt, TM., y colaboradores. (2015). Amino Acid Catabolism in Plants. *Molecular Plant*, 8(11), 1563-1579.
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.09.005>
- Hirner, A., y colaboradores. (2006). Arabidopsis LHT1 Is a High-Affinity Transporter for Cellular Amino Acid Uptake in Both Root Epidermis and Leaf Mesophyll. *The Plant Cell*, 18(8), 1931-1946.
<https://doi.org/10.1105/tpc.106.041012>
- Lee, Y., F y colaboradores. (2007). AAP1 transports uncharged amino acids into roots of Arabidopsis. *The Plant Journal*, 50(2), 305-319.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03045.x>
- Masclaux-Daubresse, C., y colaboradores. (2010). Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: Challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 105(7), 1141-1157.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq028>
- Muratore, C., Espen, L., & Prinsi, B. (2021). Nitrogen Uptake in Plants: The Plasma Membrane Root Transport Systems from a Physiological and Proteomic Perspective. *Plants*, 10(4), 681.
<https://doi.org/10.3390/plants10040681>
- Pratelli, R., & Pilot, G. (2014). Regulation of amino acid metabolic enzymes and transporters in plants. *Journal of Experimental Botany*, 65(19), 5535-5556.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru320>
- Sanders, A., y colaboradores. (2009). AAP1 regulates import of amino acids into developing Arabidopsis embryos. *The Plant Journal*, 59(4), 540-552.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03890.x>
- Snowden, C J., y colaboradores. (2015). A tonoplast Glu/Asp/ GABA exchanger that affects tomato fruit amino acid composition. *The Plant Journal*, 81(5), 651-660.
<https://doi.org/10.1111/tpj.12766>
- Sonawala, U., y colaboradores. (2018). Review: Functional linkages between amino acid transporters and plant responses to pathogens. *Plant Science*, 277, 79-88.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.09.009>
- Widhalm, J. R., y colaboradores. (2015). Identification of a plastidial phenylalanine exporter that influences flux distribution through the phenylalanine biosynthetic network. *Nature Communications*, 6(1), 8142.
<https://doi.org/10.1038/ncomms9142>

Yang, G., y colaboradores. (2020). Amino Acid Transporters in Plant Cells: A Brief Review. *Plants*, 9(8), 967.
<https://doi.org/10.3390/plants9080967>

Yang, H., y colaboradores. (2014). Characterization of the putative amino acid transporter genes AtCAT2, 3 & 4: The tonoplast localized AtCAT2 regulates soluble leaf amino acids. *Journal of Plant Physiology*, 171(8), 594-601.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.11.012>

Para saber más:

Castro-Rodríguez et al. (2020) *JXB*
<https://doi.org/10.1093/jxb/eraa238>