

LA PECULIAR RESPIRACIÓN DE LAS PLANTAS: ¿INEFICIENTE O SALVAGUARDA ANTE EL ESTRÉS?

por NÉSTOR FERNÁNDEZ DEL SAZ¹, MIQUEL RIBAS CARBÓ¹ E IGOR FLOREZ SARASA²

¹GRUP DE RECERCA EN BIOLOGIA DE LES PLANTES EN CONDICIONS MEDITERRANIES, DEPARTAMENT DE BIOLOGIA,

UNIVERSITAT DE LES ILLES BALEARS, PALMA, SPAIN; ²CENTRE FOR RESEARCH IN AGRICULTURAL GENOMICS (CRAG),

CAMPUS UAB BELLATERRA, 08193 BARCELONA, SPAIN

IGOR.FLOREZ@IRTA.CAT

Resumen: La respiración celular es un proceso complejo que otorga vitalidad a los organismos, y que está estrechamente relacionado con el metabolismo y el estrés oxidativo. Las plantas poseen una respiración alternativa que, a pesar de disminuir la eficiencia energética de la respiración, brinda flexibilidad metabólica para permitir a la planta responder a situaciones adversas. Esto arroja nuevas perspectivas en el estudio de un proceso clave para el beneficio de una productividad vegetal amenazada por el cambio climático.

Abstract: *Cellular respiration is a complex trait that provides vitality to all organisms, and that is tightly linked to metabolism and oxidative stress. Plants possess an alternative respiration that decreases the energetic efficiency of respiration but confers metabolic flexibility allowing plants to respond under unfavourable situations. This brings new perspectives into the study of this vital process for the benefit of plant productivity under climate change.*

Palabras clave: respiración, oxidasa alternativa, estrés oxidativo, cambio climático.

Keywords: respiration, alternative oxidase, oxidative stress, climate change.

La vida se vive y se paga respirando

Todos los seres vivos comparten algo en común, respiran. Mediante este proceso, los seres vivos consumen oxígeno (con excepción de microorganismos anaerobios) y alimentos para fabricar la energía necesaria para crecer, mantener lo que son, y en esencia, vivir. Aristóteles ya planteaba en uno de sus tratados que «las causas de la respiración debieran ser investigadas, ya que de ésta depende la vida y la muerte» (Parva Naturalia, 350 años A.C.), es decir, un organismo que no respira está muerto. La respiración ocurre en la mitocondria, orgánulo celular presente en todo ser vivo (excepto en bacterias que ya funcionan como tales) donde se genera la energía, en forma de adenosín-trifosfato o ATP, y que mantiene el metabolismo celular en funcionamiento, lo que otorga vitalidad al organismo. No es casualidad que en la famosa saga de *La guerra de las galaxias* definan a los llamados «midiclorianos» como seres microscópicos simbiontes que viven en nuestras células y que son los responsables de La Fuerza, fuente de toda energía vital (figura 1).



Figura 1. El origen de las mitocondrias, también conocidas en el cine como «midiclorianos». La imagen corresponde a una escena de la película *La amenaza fantasma* (episodio I de la saga *La guerra de las galaxias*) donde el maestro jedi Qui-Gon Jinn explica al pequeño Anakin Skywalker (futuro Darth Vader) qué son estos «seres microscópicos sin los que la vida no existiría». El origen de las mitocondrias se remonta a un evento endosimbiótico que ocurrió hace más de 1450 millones de años por el cual la célula ancestral eucariote engulló a una alfaproteobacteria o mitocondria ancestral^[1].

Irónicamente, el mismo oxígeno que los seres vivos respiran puede originar especies reactivas de oxígeno (ERO), moléculas responsables de daños en el metabolismo y del envejecimiento. En otras palabras, el coste a pagar por vivir es morir lentamente por intoxificación de este gas^[2]. Así pues, los organismos capaces de obtener un mayor beneficio (en términos

de crecimiento, supervivencia y reproducción) habrán vivido con más eficacia. Sin embargo, a lo largo de la vida, pueden aparecer situaciones estresantes en las que la regulación de la respiración, así como la inversión de recursos y energía, serán claves para reducir los daños por estrés y el impacto en los beneficios.

A diferencia del mundo animal, la vida puede ser más estresante para una planta dada su condición sésil. Aunque en ambos casos, la respiración es clave para responder a los desafíos de situaciones adversas. Por ejemplo, un conejo invierte ATP en conferir movimiento a sus patas para evitar el asalto o la depredación por un zorro. Un adecuado aporte de oxígeno a los músculos durante su carrera hacia la supervivencia le incrementará las posibilidades de éxito. La hoja de una planta no puede huir de un herbívoro, pero lo repelerá mediante la liberación de moléculas volátiles, o por acumulación de sustancias que generen un olor o sabor desagradable para el depredador (aun así quizás no se libren de que las ‘caten’). La respiración se volverá clave para controlar la velocidad de síntesis de estas sustancias porque alterará la síntesis de ciertos metabolitos. En los ambientes secos y calurosos, el conejo invertirá energía en desplazarse hacia lugares frescos y húmedos donde alimentarse e hidratarse. Por otra parte, una planta invertirá parte de sus recursos en construir raíces más profundas hacia la búsqueda de agua y nutrientes, o en regular la apertura de sus estomas para seguir obteniendo la materia prima (CO_2) que energiza su metabolismo, a la vez que intenta evitar una excesiva pérdida de agua. Ambas inversiones requieren energía, además de un metabolismo activo, y nuevamente, la respiración realizada en las hojas y raíces resultará vital.

Las plantas y las pequeñas empresas encaran dificultades similares en su lucha por la supervivencia. Una empresa joven invertirá sus recursos en obtener las herramientas necesarias que le permitan incrementar la productividad y el beneficio a largo plazo. De forma similar, los costes son mayores para las plantas en etapas tempranas de la vida, o cuando se están adaptando a un nuevo ambiente, y mayores son los beneficios en una etapa de madurez vital, o una vez adaptadas al nuevo ambiente. En una empresa, el director ejecutivo dirige el destino de los recursos hacia la búsqueda del beneficio de la economía. En una planta, la respiración dirige el destino metabólico del carbono con la finalidad de incrementar los beneficios de la vida. Curiosamente, antes de las de Aristóteles, las primeras sugerencias de que el aire contenía alguna sustancia vital para el ser humano procedían de la antigua Roma, caracterizada con una fuerte economía de mercado concentrada en la

agricultura. Paradójicamente, mucho antes de la aparición del ser humano, y de ser comercializadas, las plantas ya habían lidiado innumerables situaciones desafiantes para su economía, como la colonización del medio terrestre, o la adaptación a cambios de los niveles de CO_2 atmosféricos, que las convirtieron en unas expertas economistas. Y ellas nos enseñaron economía.

Estrés oxidativo, el precio de una vida cada vez más cara

En 1980, Levitt definió el estrés como *cualquier factor ambiental potencialmente desfavorable para los organismos vivos*^[3]. Muchos factores ambientales alteran la fisiología y metabolismo de las plantas, y además les altera el estado de oxidación. En estas circunstancias se puede generar un exceso de ERO, como el superóxido, el peróxido de hidrógeno, y los radicales hidroxilo, que son responsables de provocar el estrés oxidativo celular^[4]. El superóxido y el peróxido inactivarán muchas macromoléculas, mientras que los radicales hidroxilo reaccionarán instantáneamente con proteínas, lípidos, y ADN, causando daños. Paradójicamente, las ERO son importantes para las células como moléculas de señalización, proliferación celular y diferenciación^[4]. Incluso participan en procesos de muerte celular programada, en los que el estrés oxidativo forma parte de un proceso orquestado a nivel fisiológico, bioquímico y genético. Por tanto, resulta esencial para la vida mantener un nivel basal de las ERO en la célula, así como una maquinaria antioxidante que permita mantener su control^[4]. En las plantas, además de los mencionados anteriormente, algunos procesos metabólicos se benefician de las ERO. Por ejemplo, el superóxido y el peróxido son importantes para la formación de lignina en la pared celular y también para la respuesta defensiva frente a los patógenos.

A diferencia de los animales, y nuevamente dada su condición sésil, el estrés ambiental (abiótico o biótico) resulta más peligroso en principio para la homeostasis de las ERO en las plantas. De hecho, el estrés oxidativo derivado de factores ambientales estresantes es responsable de numerosas pérdidas de calidad y productividad de los cultivos, y se espera un incremento de estas pérdidas como consecuencia del cambio climático^[5]. Las plantas poseen mecanismos antioxidantes muy eficientes para controlar la producción de las ERO, que, además, suelen diferir entre especies y genotipos. Sin embargo, la exposición a períodos estresantes (p. ej., sequía) recurrentes supone un desafío para la economía de la planta cuando debe invertir más recursos (carbono y energía) para

mejorar la defensa antioxidante, en perjuicio en la productividad. Para una economía centrada en la agricultura, resultará imprescindible una selección óptima de genotipos o variedades de una determinada especie que puedan vivir más eficientemente en las situaciones estresantes. En línea con esta necesidad, la comunidad científica trabaja en la identificación de nuevos parámetros bioquímicos, moleculares y genéticos clave para el control de las ERO y de la productividad vegetal.

Una respiración alternativa en las plantas

Las plantas poseen una particular vía alternativa para la respiración situada en la membrana interna de la mitocondria, compuesta por una enzima dimérica llamada oxidasa alternativa o AOX y que, al igual que la citocromo *c* oxidasa o COX (presente en la mayoría de organismos vivos), oxida el ubiquinol y reduce el O₂ para formar agua^[6]. Sin embargo, esta vía no contribuye apenas a la síntesis de ATP porque libera la energía de oxidación en forma de calor. Contrariamente, la vía de la COX sí está ligada a la síntesis de ATP mediante la fosforilación oxidativa. Por tanto, la respiración alternativa disminuye la eficiencia energética de la respiración en cuanto a la síntesis de ATP se refiere. Dado que las plantas son grandes economistas ¿con qué fin mantienen una respiración que disminuye el beneficio de la vida (energía)?

Se piensa que la AOX apareció como mecanismo antioxidante en las bacterias anaeróbicas que tuvieron que aprender a vivir en una atmósfera rica en oxígeno tras la aparición de la fotosíntesis hace 2450 millones de años^[7]. Su aparición, por tanto, es anterior al origen de la mitocondria (figura 1), y hoy sabemos que la AOX está presente en todos los reinos de los seres vivos. Mientras que en los animales, la presencia de la AOX se restringe a ciertos filos, en el reino vegetal se ha encontrado en todas las especies investigadas y su secuencia de ADN está muy conservada^[8]. Una de las principales funciones de la respiración alternativa fue descrita en los años 70 en la familia de las aráceas, en las que, durante la floración, el espádice empieza a respirar muy activamente a través de la AOX (figura 2). Como consecuencia, este órgano aumenta su temperatura entre 10 y 15°C por encima de la temperatura ambiente. Esto facilita la volatilización de compuestos de intenso olor que atraen a los insectos polinizadores a cientos de kilómetros de distancia (figura 2).

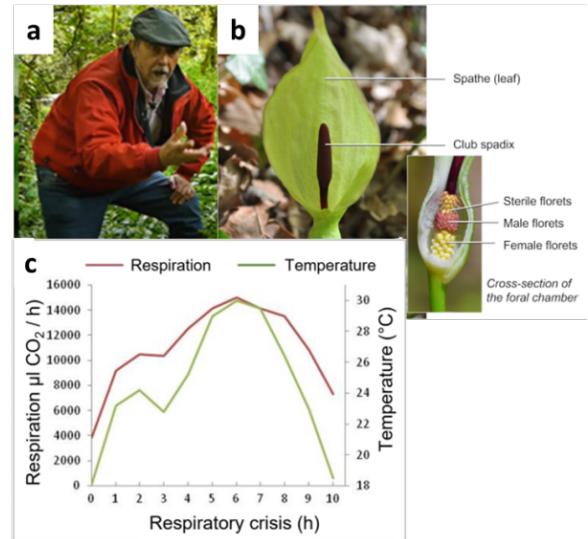


Figura 2. Anthony L. Moore y los espádices de las aráceas. La imagen (a) corresponde al vídeo *Lord and Ladies*, en el que este investigador pionero en estudios de la AOX explica su importancia para la reproducción de estas plantas ([youtube.com](https://www.youtube.com)). Las imágenes (b) y (c) corresponden a una inflorescencia de *Arum maculatum*, y a un gráfico que muestra la sincronización de los incrementos entre la tasa de respiración y la temperatura del espádice ([encyclopedie-environnement.org](https://www.encyclopedie-environnement.org))

Sin embargo, debemos saber que la AOX se ha detectado en todos los órganos vegetales estudiados hasta la fecha, no necesariamente termogénicos, en los que es más una excepción que la regla. En los órganos no termogénicos como las hojas, diversos estudios de las últimas dos décadas sugieren que esta oxidasa alternativa puede optimizar la fotosíntesis mediante la disipación del exceso de energía del cloroplasto, a la vez que favorece la síntesis de aminoácidos, lo que aporta una flexibilidad al metabolismo del carbono en condiciones de estrés^[6]. Esta flexibilidad metabólica ayuda a mantener un control sobre la producción de ERO y a reconfigurar el metabolismo para incrementar la producción de ciertos metabolitos importantes en la respuesta o aclimatación al estrés. Así se ha observado en las hojas de las plantas expuestas a gran intensidad lumínica o elevada salinidad, estresos que acarrean un exceso de energía en el cloroplasto que puede derivar en estrés oxidativo. Esta flexibilidad parece que también ayuda en ciertas raíces a acumular ácidos orgánicos que son exudados o liberados al suelo. La exudación de estos ácidos es típica de los suelos pobres en fósforo, nutriente fundamental para la síntesis de ATP y otros procesos necesarios para el crecimiento y el desarrollo de las plantas.

Respiración alternativa y cambio climático. ¿Eficiencia o supervivencia?

En el campo de la biología de las plantas, la respiración se ha considerado clásicamente un factor negativo, ya que en el balance de carbono de las plantas implica pérdidas (de CO₂), en oposición a las ganancias por fotosíntesis. Desde un punto de vista económico, y si consideramos el carbono como moneda de cambio, el aumento de las ganancias (o fotosíntesis) es una clara estrategia a seguir para ahorrar carbono, y, por tanto, mejorar la disponibilidad de recursos para el crecimiento y productividad de los cultivos. Por otro lado, también se puede actuar disminuyendo las pérdidas de carbono, es decir cambiando la respiración. Es justamente esta estrategia la que se ha puesto de moda recientemente, planteándose así diversas opciones para disminuir las pérdidas de carbono por respiración con el fin de mejorar la productividad de los cultivos^[9,10]. Una de las estrategias propuestas pasa por incrementar la eficiencia de la respiración mediante la restricción de la AOX, es decir, producir más energía (ATP) por carbono respirado (perdido). Con esto, el ATP ahorrado quedaría disponible para el crecimiento y el mantenimiento de las plantas, y de hecho, se ha estimado que una restricción controlada de la AOX podría hacer ganar un 5% la biomasa, aproximadamente^[9]. Aunque

parece un porcentaje menor, si consideramos que la respiración está en todos los tejidos y especies conocidas, el impacto global podría ser enorme. Entonces, ¿la mejor estrategia de modificación de la respiración pasa por promoverla o disminuirla? Desde el punto de vista del balance de carbono, parece obvia la respuesta, pero en realidad no es tan simple y se sigue debatiendo. En parte se debe a que no existen muchos resultados experimentales sobre el impacto real que puede tener una modificación genética en la AOX en la productividad de los cultivos, ya que la mayoría de los estudios hasta el momento se han centrado en especies modelo de laboratorio y con escasa información sobre su crecimiento^[11]. Aún falta por evaluar el impacto de la alteración de la respiración en más especies y en el contexto actual de cambio climático^[11]. Sin embargo, podemos concluir que, en términos económicos, a pesar de disminuir el beneficio de la vida (energía), la respiración alternativa parece una importante herramienta en la que la célula invierte recursos para evitar pérdidas mayores, pues les aportaría mayor flexibilidad metabólica para responder a las situaciones adversas y para afrontar los tiempos de crisis. Quizás debamos aprender más de éstas grandes economistas y de su visión a más largo plazo, con la que priorizan la supervivencia futura sobre la eficiencia energética a corto plazo.

Referencias

- [1] A.J. Roger, SA. Muñoz-Gómez, and R. Kamikawa. The Origin and Diversification of Mitochondria. *Current Biology*. 2017, 27(21), 1177-1192. doi: 10.1016/j.cub.2017.09.015. PMID: 29112874.
- [2] Salgado Fuentes, B., and Viúdez Pareja, C. (2023). Envejecer: los estragos del tiempo... ¿y el oxígeno?. *Encuentros En La Biología*, 14(177), 16–18. <https://doi.org/10.24310/enbio.v14i177.16696>
- [3] J. Levitt. Responses of Plant to Environmental Stress: Water, Radiation, Salt and Other Stresses. 1980. *Academic Press*, New York, 365.
- [4] R. Mittler. ROS Are Good. *Trends in Plant Sciences*. 2017, 22(1), 11-19. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.002. PMID: 27666517.
- [5] IPCC. 2022. Climate Change 2022. Impacts, adaptation and vulnerability. In: HO. Pörtner, DC. Roberts, M. Tignor, et al. eds. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *UK and New York: Cambridge University Press*. doi:10.1017/9781009325844.
- [6] NF. Del-Saz, M. Ribas-Carbo, AE. McDonald, H. Lammers, AR. Fernie, and I. Florez-Sarasa. An In Vivo Perspective of the Role(s) of the Alternative Oxidase Pathway. *Trends in Plant Sciences*. 2018, 23(3), 206-219. doi: 10.1016/j.tplants.2017.11.006. PMID: 29269217.
- [7] AL. Moore, MS. Albury, PG. Crichton, and C. Affourtit. Function of the alternative oxidase: is it still a scavenger? *Trends in Plant Sciences*. 2002, 7(11), 478-81. doi: 10.1016/s1360-1385(02)02366-x. PMID: 12417142.
- [8] R.J. Weaver, and AE. McDonald. Mitochondrial alternative oxidase across the tree of life: Presence, absence, and putative cases of lateral gene transfer. *Biochimica et biophysica acta-Bioenergetics*. 2023, 1864(4):149003. doi: 10.1016/j.bbabi.2023.149003. PMID: 37557975.
- [9] JS. Amthor, A. Bar-Even, AD. Hanson, AH. Millar, M. Stitt, LJ. Sweetlove, and SD. Tyerman. Engineering strategies to boost crop productivity by cutting respiratory carbon loss. *Plant Cell*. 2019, 31(2), 297-314. doi: 10.1105/tpc.18.00743. PMID: 30670486; PMCID: PMC6447004.
- [10] A. Garcia, O. Gaju, AF. Bowerman, SA. Buck, JR. Evans, RT. Furbank, M. Gillham, AH. Millar, BJ. Pogson, MP. Reynolds, YL. Ruan, NL. Taylor, SD. Tyerman, and OK. Atkin. Enhancing crop yields through improvements in the efficiency of photosynthesis and respiration. *New Phytologist*. 2023, 237(1), 60-77. doi: 10.1111/nph.18545. PMID: 36251512.
- [11] I. Florez-Sarasa, AR. Fernie, and KJ. Gupta. Does the alternative respiratory pathway offer protection against the adverse effects resulting from climate change? *Journal of Experimental Botany*. 2020, 71(2), 465-469. doi: 10.1093/jxb/erz428. PMID: 31559421.