

AUTOFAGIA EN PLANTAS: EL MECANISMO SECRETO QUE ASEGURA SU SUPERVIVENCIA

por CARLOS CARDEÑAS ECHEVARRÍA

GRADUADO EN BIOQUÍMICA Y ALUMNO DEL MÁSTER EN BIOTECNOLOGÍA AVANZADA EN LA UNIVERSIDAD DE MÁLAGA.

CARCARLOS540@GMAIL.COM

Palabras clave: autofagia, plantas, estrés, desarrollo, condiciones ambientales

Keywords: autophagy, plants, stress, development, environmental conditions

Resumen: Las plantas son organismos sésiles, por lo que deben afrontar distintos retos para asegurar su supervivencia, como por ejemplo la depredación o las condiciones ambientales. Para ello, éstas han desarrollado distintos mecanismos a lo largo de la evolución, entre los que destaca la autofagia. La autofagia es un proceso metabólico que permite eliminar el contenido celular no deseado y el reciclaje de nutrientes. En este artículo se explican los tipos de autofagia en plantas y sus etapas, así como las distintas funciones que desempeña en el desarrollo, el metabolismo y las respuestas frente al estrés de las plantas.

Abstract: *Plants are sessile organisms, meaning they must face various challenges to ensure their survival, such as predation and environmental conditions. To cope with these challenges, they have developed different mechanisms throughout evolution, with autophagy being a notable one. Autophagy is a metabolic process that allows the removal of unwanted cellular content and the recycling of nutrients. This article explains the types of autophagy in plants and its stages, as well as the various roles it plays in plant development, metabolism, and stress responses.*

1. Introducción

Los seres vivos se encuentran en distintos ecosistemas rodeados por otros organismos y afectados por las distintas condiciones ambientales. En particular, las plantas terrestres se han adaptado a estos ecosistemas a pesar de ser sésiles. Al no poder moverse, las plantas deben encontrar otras formas de defenderse de los depredadores y de los cambios en su entorno. Además, éstas presentan un desarrollo y un crecimiento bastante complejos, ya que se deben dar unas condiciones apropiadas para que las semillas germinen y para que las plantas crezcan. Para adaptarse a estas dificultades, las plantas han desarrollado diversos mecanismos a lo largo de la evolución. Uno de los más importantes es la autofagia y su estudio e implicaciones podrían ser determinantes para afrontar problemas actuales como el cambio climático (Hong-Yun et al., 2022; Iglesias-Fernández & Vicente-Carbajosa, 2022).

2. ¿Qué es la autofagia y cuántos tipos existen?

La autofagia, que en griego significa “comerse a sí mismo” (Iglesias-Fernández & Vicente-Carbajosa, 2022), es un proceso metabólico que media la degradación de los orgánulos dañados y del contenido celular no deseado (Luo M. et al., 2023). Se han descrito

tres tipos de autofagia en plantas: microautofagia, macroautofagia y mega-autofagia (Su T. et al., 2020).

Durante la microautofagia, las proteínas citosólicas o los orgánulos se acumulan cerca de la vacuola y son encapsulados por la membrana de ésta. Esto forma una estructura denominada cuerpo autofágico, que se libera al interior de la vacuola y se degrada (Su T. et al., 2020). Este proceso se podría entender como un “reciclaje a pequeña escala” del contenido celular. De esta manera, los objetos que queremos desechar (proteínas u orgánulos) los tiramos directamente al camión de la basura (vacuola), donde serán degradados (ver Figura 1A.).

Por otro lado, la macroautofagia a diferencia de estos procesos más específicos, es un proceso más general y mejor estudiado. De manera general, durante este tipo de autofagia se forma una estructura compuesta por una doble membrana con forma de copa, que se denomina fagóforo. Éste deriva de los puntos de contacto (Su T. et al., 2020) (se definen como regiones en las que dos orgánulos se encuentran muy próximos entre sí, pero sin llegar a fusionarse (Prinz, W.A, Toulamay, A & Balla, T., 2020)) formados entre la mitocondria, el retículo endoplasmático y la membrana plasmática, o entre el retículo endoplasmático y la mitocondria⁴. En este caso, es como si introduyésemos los objetos que queremos desechar (proteínas u orgánulos) en bolsas de basura (autofagosomas) y, posteriormente, tiramos las bolsas de basura al camión de la basura (vacuola), donde serán

degradadas (ver Figura 1A.).

La mega-autofagia es exclusiva de plantas y consiste en la liberación masiva de una serie de enzimas desde la vacuola hacia el citoplasma. Esto conlleva a la degradación a gran escala de los distintos componentes celulares, incluyendo el citoplasma, todos

los orgánulos, la membrana plasmática y la pared celular. Finalmente, esto conduce a en la muerte de la célula (Su T. et al., 2020). Este proceso se puede comparar con una “limpieza a fondo de la célula bajo situaciones extremas” (ver Figura 1B.).

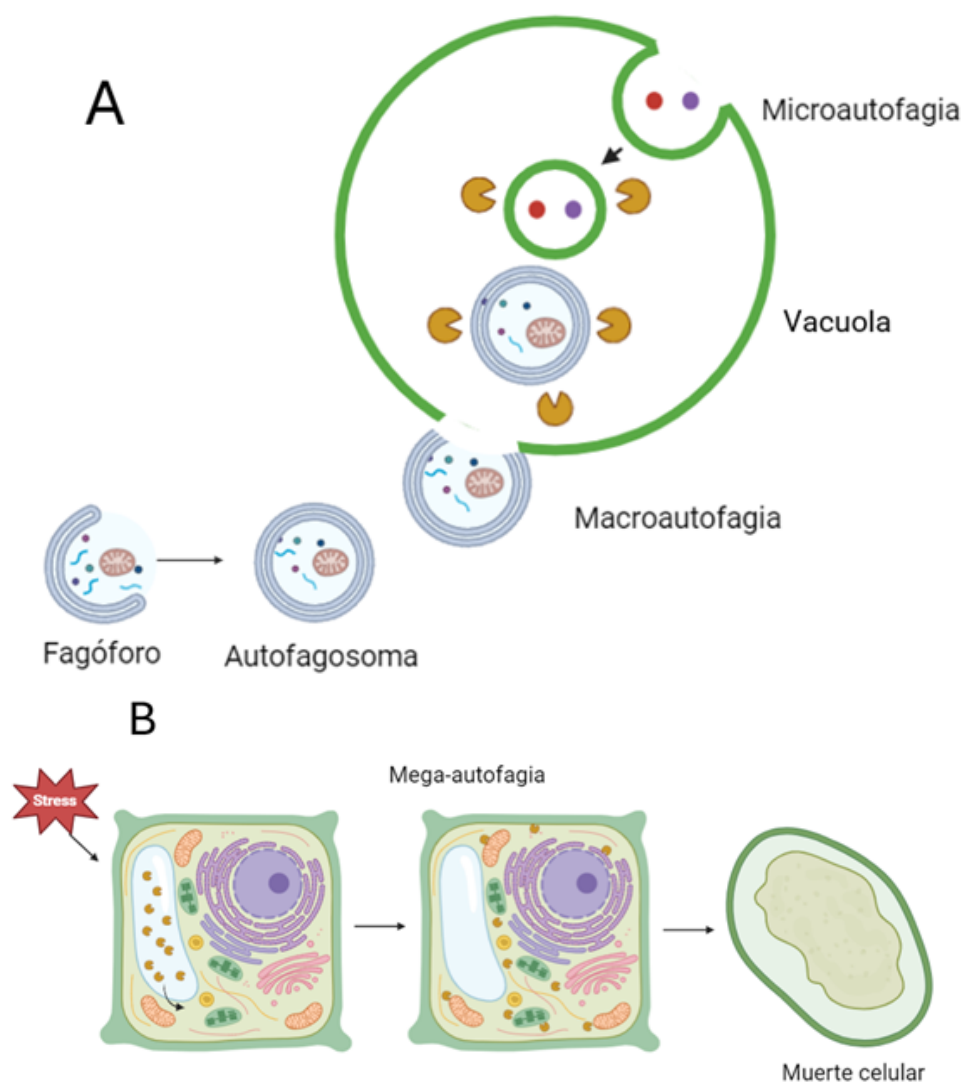


Figura 1. Esquema de los tipos de autofagia en plantas terrestres. A. Se muestran las diferencias entre la macroautofagia y la microautofagia. En la macroautofagia se envuelven los componentes que se van a degradar en una estructura denominada fagóforo. Posteriormente, el fagóforo se extiende para formar el autofagosoma y éste se fusiona con la membrana de la vacuola, donde el contenido será degradado por una serie de enzimas. En la microautofagia se envuelven los componentes a degradar en la membrana de la vacuola, donde serán degradados por estas enzimas. B. En la mega-autofagia, tras una situación extrema en la planta se liberan una serie de enzimas desde al interior hacia el exterior de la vacuola, provocando así la muerte celular. Figura elaborada con (biorender.com) sin fines comerciales.

3. Proteínas *AuTophagy-related* (ATG) y las etapas de la autofagia

La autofagia (en sentido estricto, la autofagia hace referencia a la macroautofagia) se divide generalmente en cinco etapas: iniciación, nucleación, elongación y terminación, fusión y degradación. En la fase inicial se forma el fagóforo, que contiene el contenido celular no deseado. Posteriormente, la membrana se

extiende para formar una estructura que forma una doble membrana completa denominada autofagosoma. A continuación, el autofagosoma se transporta hacia la vacuola y la membrana del autofagosoma se fusiona con la membrana de la vacuola. Finalmente, el cuerpo autofágico se degrada en el interior de la vacuola (Hong-Yun et al., 2022; Mishra, D., 2023).

La autofagia está regulada por las proteínas *AuTophagy-related* (ATG). En *Arabidopsis thaliana*,

las proteínas ATG forman parte de cuatro complejos que están implicados en la formación del autofagosoma: el complejo de la quinasa ATG1 (las quinasas son enzimas encargadas de transferir grupos fosfato) se activa en respuesta a la deficiencia de nutrientes. El complejo de la fosfatidil inositol 3 quinasa (PI3K) participa en la síntesis del fagóforo. El complejo ATG12 asiste el reclutamiento del contenido a degradar. El complejo ATG9, compuesto por las proteínas ATG2, ATG9 y ATG18, desempeña una función vital en la expansión y el cierre del fagóforo mediante el reclutamiento de porciones del retículo endoplasmático (Luo M. et al., 2023; Mishra, D., 2023).

Además, la proteína ATG8 se localiza en los autofagosomas y está involucrada en la formación del mismo y en el reclutamiento del contenido que se va a degradar. Esta proteína es esencial para estudiar la autofagia, ya que se emplea como un marcador de ésta y nos permite seguir las distintas etapas (Tang, J. & Bassham, D.C., 2022). En relación a la metáfora planteada para explicar la autofagia, las proteínas ATG serían los basureros encargados de introducir el contenido de desecho (orgánulos y proteínas dañadas) en bolsas de basura (autofagosomas) y de transportarlos hasta el camión de la basura (vacuola).

4. Funciones de la autofagia

La autofagia es un proceso altamente conservado que juega un papel importante en controlar el desarrollo de la planta, el metabolismo y las respuestas frente al estrés. En condiciones normales, la autofagia se produce a un nivel basal, sin embargo, este proceso se induce en respuesta al estrés, como por ejemplo la sequía, estrés por sal o el calor (Tang, J. & Bassham, D.C., 2022).

4.1. El desarrollo y la reproducción

Durante la maduración y el crecimiento de las semillas, éstas acumulan almidón, proteínas y ácidos grasos. Cuando la semilla se encuentra en situaciones de estrés, se produce una agregación de las proteínas en el retículo endoplasmático. Para evitar la sobreproducción de proteínas, la autofagia se activa y alivia la carga de proteínas en este orgánulo. Además, la autofagia afecta a la calidad de la semilla. Esto se debe a que, durante el desarrollo del embrión, la autofagia participa en la movilización de nutrientes desde las hojas hacia el embrión en crecimiento, y representa un paso crítico para la removilización de nitrógeno, azufre y metales. Para demostrar la importancia de la autofagia durante estos procesos, se

realizaron estudios genéticos en semillas de *Arabidopsis thaliana*. En estos estudios se vio que los genes ATG se activan durante el desarrollo del embrión y durante la maduración de la semilla (ver Figura 2.) (Iglesias-Fernández & Vicente-Carbajosa, 2022).

Por otro lado, las plantas terrestres, en su lucha por adaptarse al medioambiente, necesitaban células y/o estructuras capaces de transportar sustancias a grandes distancias; esto supone una organización mucho más compleja. El desarrollo de estas células vasculares está asociado con la reducción del contenido del citoplasma. Estas células pueden dar lugar a dos tipos de tejidos vasculares, que son el xilema y el floema. En el xilema encontramos células que han sufrido un proceso de muerte celular, pero que conservan su pared celular para permitir el paso de sustancias a través de ellas, mientras que en el floema hay células vivas que han sufrido una reducción del contenido celular. La proteína ATG8, que juega un papel importante en la autofagia, se activa durante el desarrollo del xilema y el floema en varias plantas vasculares. Esto sugiere que la autofagia es un proceso universal y expandido en la diferenciación de ambos tejidos vasculares (ver Figura 2.) (Michalak, K. et al., 2024).

Los genes relacionados con la autofagia también desempeñan una función fundamental en la reproducción de las plantas terrestres. Por ejemplo, en el arroz los mutantes deficientes en genes relacionados con la autofagia (*Osatg7-1* y *Osatg9*, Os: *Oryza sativa*, que es el nombre científico del arroz) muestran esterilidad masculina. Además, el polen de los mutantes *Osatg7-1* es prematuro debido a una serie de defectos relevantes en la antera durante la maduración del polen (Kurusu T. et al., 2017). Además, en tomate también se ha observado que los mutantes *Slatg7* (Sl: *Solanum lycopersicum*, que es el nombre científico del tomate) muestran una morfología anormal y una viabilidad reducida del polen. Esto sugiere que la autofagia es un proceso relacionado de forma directa o indirecta con la reproducción de algunas especies de plantas (ver Figura 2.) (Wu M. et al., 2023).

En relación con la reproducción, la autofagia también está implicada en la maduración de algunas frutas frescas. Esto se ha demostrado mediante estudios genéticos. En éstos, se vio que una serie de genes ATG muestran unos niveles mayores de expresión durante la maduración del fruto en pimientos y uvas. Además, en fresa se ha demostrado que se forman estructuras relacionadas con la autofagia, como por ejemplo los autofagosomas, y que la expresión de ciertos genes ATG varía durante la maduración del fruto (ver Figura 2.) (Sánchez-Sevilla, J. et al., 2021).

4.2. Defensa frente a estrés abiótico

Como se mencionó al inicio de este artículo, las plantas son inmóviles, por lo que necesitan afrontar distintos cambios ambientales, como la sequía y el estrés térmico. La autofagia se encarga de eliminar las proteínas dañadas y los componentes celulares en respuesta al estrés producido por el medioambiente, lo que se denomina estrés abiótico. Durante el estrés térmico, se induce la expresión de los genes ATG y la acumulación de autofagosomas. Además, la proteína ATG8 podría interaccionar con algunas proteínas HSP, que están implicadas en la respuesta frente al estrés térmico (ver Figura 2.) (Su T. et al., 2020).

Por otro lado, durante el estrés por sequía, la autofagia puede degradar selectivamente las acuaporinas (son unos canales que permiten el paso de agua) para ajustar la permeabilidad al agua. Además, también degrada las proteínas dañadas para eliminar su toxicidad y componentes de las rutas de señalización

de las hormonas vegetales para inducir la respuesta frente al estrés (ver Figura 2.) (Tang, J. & Bassham, D.C., 2022).

5. Conclusiones

La autofagia es un mecanismo indispensable, que permite asegurar la supervivencia de las plantas terrestres ante diversos problemas. Las conclusiones principales que se extraen de este trabajo son las siguientes:

- Las proteínas ATG son las principales protagonistas en la regulación de la autofagia
- La autofagia permite el desarrollo y la reproducción de las plantas, al igual que el desarrollo de los frutos
- La autofagia tiene un papel esencial en la defensa frente al estrés



Figura 2. Funciones de la autofagia en plantas. Figura elaborada con (biorender.com) sin fines comerciales.

Bibliografía

Hong-Yun Zeng, Ping Zheng, Ling-Yan Wang, He-Nan Bao, Sunil Kumar Sahu & Nan Yao. Autophagy Regulation of Innate Immunity. *Advances in Experimental Medicine and Biology* 1209, 23-43 (2022).

Iglesias-Fernández, R. & Vicente-Carbajosa, J. A View into Seed Autophagy: From Development to Environmental Responses. *Plants* 11, 3247 (2022).

Kurusu T, Koyano T, Kitahata N, Kojima M, Hanamata S, Sakakibara H, Kuchitsu K. et al. Autophagy-mediated regulation of phytohormone metabolism during rice anther development. *Plant Signal Behav* 12, 9 (2017).

Luo M, Law K, He Y, Chung K, Po M, Feng L, Chung K, Gao C, Zhuang X & Jiang L. Arabidopsis

AUTOPHAGY-RELATED2 is essential for ATG18a and ATG9 trafficking during autophagosome closure. *Plant Physiol* 193, 304–321 (2023).

Michalak, K. M., Wojciechowska, N., Marzec-Schmidt, K. & Bagniewska-Zadworna, A. Conserved autophagy and diverse cell wall composition: unifying features of vascular tissues in evolutionarily distinct plants. *Ann Bot* 133, 559–571 (2024).

Mishra, D. Closing the loop: Three musketeers of autophagy-ATG2, ATG18a, and ATG9. *Plant Physiology* 193, 177–178 Preprint at <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad369> (2023).

Prinz, W. A., Toulmay, A. & Balla, T. The functional universe of membrane contact sites. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 21, 7–24 Preprint at <https://doi.org/10.1038/s41580-019-0180-9> (2020).

Sánchez-Sevilla, J. F., Botella, M. A., Valpuesta, V. & Sanchez-Vera, V. Autophagy Is Required for Strawberry Fruit Ripening. *Front Plant Sci* 12, 688481 (2021).

Su T, Li X, Yang M, Shao Q, Zhao Y, Ma C, Wang P. Autophagy: An Intracellular Degradation Pathway Regulating Plant Survival and Stress Response. *Frontiers in Plant Science* 11, 164. Preprint at <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00164> (2020).

Tang, J. & Bassham, D. C. Autophagy during drought: function, regulation, and potential application. *Plant Journal* 109, 390–401 (2022).

Wu M, Zhang Q, Wu G, Zhang L, Xu X, Hu X, Gong Z, Chen Y, Li Z, Li H, Deng W. SLMYB72 affects pollen development by regulating autophagy in tomato. *Hortic Res* 10, 286 (2023).