

## SEMÁFOROS METABÓLICOS EN PLANTAS

por POR ANTONIO J. SERRATO<sup>1</sup>, MÓNICA BALSERA<sup>2</sup> Y MARIAM SAHRAWY<sup>1</sup>

<sup>1</sup>DEPARTAMENTO DE ESTRÉS, DESARROLLO Y SEÑALIZACIÓN EN PLANTAS; ESTACIÓN EXPERIMENTAL DEL ZAIDÍN (EEZ-CSIC). <sup>2</sup>DEPARTAMENTO DE ESTRÉS ABIÓTICO; INSTITUTO DE RECURSOS NATURALES Y AGROBIOLOGÍA DE SALAMANCA (IRNASA-CSIC).

ANTONIO.SERRATO@EEZ.CSIC.ES

**Resumen:** ¿Os habéis preguntado alguna vez lo que pasa en el interior de una hoja? Probablemente muchos habréis pensado que poco, muy poco, aparte de parecernos bellas ornamentaciones de nuestras casas, campos y bosques con sus bonitos colores y exuberantes formas. Aunque esa idea que podemos llegar a tener (sí, sí, prejuicios...) se puede transformar en fascinación si nos paramos a reflexionar un momento. Pensad que las frutas, que tanto nos gustan, están llenas de azúcares, vitaminas y multitud de nutrientes beneficiosos para la salud. Pero ¿de dónde sale todo eso? De las hojas, el suelo, el aire, el agua y el sol. Parece increíble, pero toda esa metamorfosis de elementos tan primarios la hacen las hojas. Y, además, todo debe hacerse de manera muy coordinada, en un equilibrio casi perfecto que ha tenido millones de años de aprendizaje. Esta coordinación requiere un control preciso de lo que entra y sale (lo que llamamos metabolitos) en las factorías de la célula vegetal (los cloroplastos). Ese tráfico constante de metabolitos, que van por rutas parecidas a autovías, carreteras o las calles de nuestras ciudades, necesitan un control, señales de tráfico, semáforos y guardias de tráfico, todos ellos moleculares (y que a veces reciben nombres que olvidas al instante). Pues todo eso, y mucho más, está ocurriendo ahora mismo en el interior de las hojas de cualquiera de las plantas que se encuentran al alcance de tu vista.

**Abstract:** *Have you ever wondered what happens inside a leaf? Many of you have probably thought that little, very little, apart from seeming/appearing to us as beautiful ornamentations of our houses, fields and forests with their beautiful colours and exuberant shapes. Although that idea that we may have (oh yes! prejudices...) can be transformed into fascination if we stop for a moment to meditate about it. Think that the fruits, which we like so much, are full of sugars, vitamins and a multitude of nutrients beneficial for our health. But where does all that come from? From the leaves, the soil, the air, the water and the sun. It seems incredible, but all this metamorphosis of such primary elements is done by the leaves. And, furthermore, everything must be done in a very coordinated manner, in an almost perfect balance that has had millions of years of learning. This coordination requires precise control of what enters and leaves (what we call metabolites) in the factories of the plant cell (the chloroplasts). This constant traffic of metabolites, which travel along routes similar to highways, roads or the streets of our cities, need control, traffic signs, traffic lights and traffic guards, all of them molecular (and which sometimes receive names that you instantly forget). Well, all that, and much more, is happening right now inside the leaves of any of the plants within your sight (it happens right in front of you).*

Palabras clave: cloroplasto, electrones, semáforo, rutas metabólicas

Keywords: chloroplast, electrons, traffic light, metabolic pathways

### Introducción

Todos los organismos tienen mecanismos celulares de control y regulación que dictan cuándo y dónde deben activarse o desactivarse ciertas rutas metabólicas. Estos mecanismos, que funcionan a modo de “semáforos metabólicos”, aseguran el uso óptimo de los recursos al adaptarse a las condiciones cambiantes del entorno. En las plantas, estos semáforos metabólicos abarcan desde antioxidantes y proteínas reguladoras hasta sensores de nutrientes, porque la planta se ‘pregunta’ constantemente: ¿tengo todo lo necesario para desarrollarme equilibradamente y tener descendencia? Otros elementos señalizadores importantes son las hormonas vegetales, que funcionan como mensajes

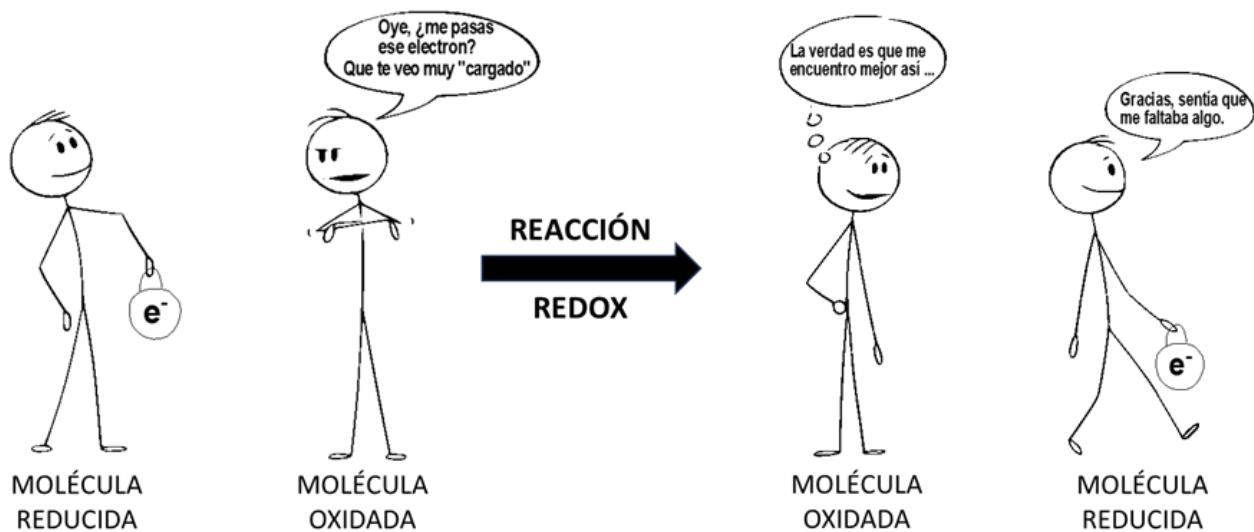
que se distribuyen por toda la planta para coordinar y optimizar las actividades celulares, y garantizar así que las reacciones bioquímicas ocurran en el momento adecuado y en la cantidad necesaria. Un dulce ejemplo claro de esta regulación es la distribución y acumulación de azúcares. Las plantas producen azúcares en las hojas verdes durante la fotosíntesis y luego los distribuyen a otras partes de la planta (Ruban *et al.*, 2020). Ciertas proteínas específicas tienen como cometido regular este proceso, asegurando que los azúcares se produzcan en cantidad suficiente para que puedan llegar a donde son necesarios. En este artículo exploraremos los semáforos metabólicos, esos elementos de distinta naturaleza molecular que regulan el metabolismo de las plantas, y descubriremos también cómo estos procesos han evolucionado

para hacer de las plantas unos de los organismos con mayor éxito evolutivo en la historia de nuestro planeta.

### Reacciones rédox: el motor de la vida

La vida en nuestro planeta es un baile constante de intercambios de electrones entre moléculas, un proceso conocido como reacciones rédox en el que una molécula dona electrones y otra molécula los acepta (Wrigglesworth, 1997). Y os preguntaréis, ¿y por qué ocurren estas reacciones de intercambio de electrones? Dicho de una manera sencilla, los electrones sirven para constituir enlaces entre átomos, por lo que ayudan a acumular energía y complejidad en ciertas moléculas, y que en términos científicos se denominan reacciones anabólicas. Por otro lado,

cuando es necesario, se rompen los enlaces de esas moléculas (por ejemplo, en los azúcares), liberándose esa energía acumulada junto a los electrones que forman parte de esos enlaces (reacciones catabólicas). Las reacciones rédox (figura 1) son fundamentales en muchos procesos celulares como la fotosíntesis (anabolismo) y la respiración (catabolismo). En la fotosíntesis oxigénica, el agua dona electrones para que se formen enlaces entre átomos de C a la vez que se genera oxígeno molecular durante el proceso, mientras que en la respiración celular, el oxígeno actúa como aceptor de electrones para producir  $H_2O$  como subproducto (Marshall, 2023). Estos intercambios energéticos son los que sostienen la vida al proporcionar la energía para alimentar nuestro metabolismo y el oxígeno que necesitamos muchos seres vivos para respirar (aunque no todos los organismos necesitan oxígeno, pero esa es otra historia).



**Figura 1.** Proceso de intercambio de electrones entre moléculas, conocido como reacciones de reducción-oxidación o rédox.

### El origen del oxígeno en la atmósfera terrestre y el legado de las cianobacterias: una historia de reacciones rédox y adaptación celular.

Y hablando de plantas, reacciones rédox y fotosíntesis, ¿cuál es el origen del oxígeno en la atmósfera de nuestro planeta? Durante millones de años, los organismos fotosintéticos han sido los alquimistas de esta sustancia vital. En concreto, las cianobacterias han desempeñado un papel fundamental en su producción. Hace unos 2 400 millones de años idearon el proceso de la fotosíntesis y empezaron a generar materia orgánica (los metabolitos) a partir de la energía solar y de elementos químicos más sencillos, como el agua

y las sales minerales (Murphy and Cardona, 2022). Como consecuencia de la emisión del oxígeno molecular generado como subproducto de estas reacciones, este evento marcó el inicio de un cambio radical en la composición atmosférica, lo que permitió la diversificación de formas de vida. Sin embargo, este regalo de oxígeno no llegó sin consecuencias. A medida que el oxígeno comenzaba a acumularse en la atmósfera, nacía un nuevo desafío: el estrés oxidativo, un fenómeno debido a la alta reactividad del oxígeno.

Para sobrevivir en este nuevo entorno oxigenado, los organismos desarrollaron mecanismos de defensa: desde la producción de antioxidantes para neutralizar las especies reactivas de oxígeno (*ROS*, por su nombre en inglés) hasta las complejas redes de señalización celular para aprovechar las *ROS* generadas como mo-

léculas que monitorizan el estado metabólico redox de la célula. Para el control de las *ROS* según las necesidades fisiológicas resultó clave conocer cuál era la concentración máxima, que no había que sobrepasar para evitar daños, y mínima, por debajo de la cual las cianobacterias le podrían perder la pista al estado de su propio metabolismo. Este control sutil permitió que las células desarrollaran redes de regulación, señalización y defensa para adaptarse dinámicamente a las condiciones ambientales. En el centro de estas redes se encuentran las proteínas reguladoras, que mediante modificaciones redox reversibles en las cadenas laterales de sus aminoácidos ajustan la actividad celular según las condiciones del entorno.

### La evolución de la fotosíntesis y su impacto

La aparición de la fotosíntesis representa uno de los mayores hitos evolutivos en la historia de la vida en la Tierra (Olson, 2006). Este proceso permitió que los organismos utilizaran de manera eficiente la energía solar que, desde nuestro punto de vista como especie, nos parece inagotable. Si reflexionamos un poco, esa transición en la dependencia de energía que ya hicieron los organismos fotosintéticos hace millones de años es la misma que pretende hacer el hombre de nuestros días para cambiar su modelo productivo. Sin embargo, volviendo a la fotosíntesis, este avance también tuvo consecuencias drásticas ya que supuso la extinción masiva de numerosos organismos anaerobios que no encontraron fórmulas eficientes para sobrevivir en el nuevo entorno químico y perecieron ‘oxidados’ por el oxígeno liberado y acumulado en la atmósfera a lo largo de millones de años. Sin embargo, este mismo proceso permitió el desarrollo de un nuevo linaje de seres vivos: los organismos fotosintéticos.

Las plantas son herederas directas de las cianobacterias, cuyos descendientes evolutivos, los cloroplastos, se convirtieron en las “factorías verdes” de las hojas de los vegetales (Margulis, 2002). Ese color verde, que proviene de la clorofila, ya daría alguna pista sobre la existencia de vida en nuestro planeta si un tipo de vida inteligente nos observara a vista de satélite. Las plantas, al colonizar la superficie terrestre, desarrollaron la capacidad de generar materia orgánica a partir de energía solar, agua y sales minerales absorbidas por las raíces, junto con el CO<sub>2</sub> del aire, que difunde hacia el interior a través de una especie de pequeñas bocas’ en la superficie de las hojas que se conocen como estomas (del griego *stόma* significa precisamente eso, ‘boca’).

Esta capacidad para ‘fabricar’ su propia ‘comida’ (conocida como autotrofía) ha estado optimizándose mediante la ayuda de elementos reguladores cada

vez más complejos, para evitar que se produzcan reacciones metabólicas fútiles o no provechosas, que supondrían un derroche energético inasumible para la planta. Es decir, que desde que apareció la versión 1.0 de la fotosíntesis hace millones de años, las plantas actuales podrían ir por una versión que poco tendría que ver en términos de eficiencia con la que tenía a sus inicios. Estos mecanismos de regulación actuarían como puntos de control del metabolismo a modo de ‘semáforos’ moleculares que regularían cuándo y dónde se deben activar ciertas actividades enzimáticas (a cualquier proteína que cataliza o acelera una reacción química se la denomina enzima). Este proceso de fotosíntesis, evolucionando desde sus primeros días hasta las complejas redes metabólicas y reguladoras observadas en las plantas modernas, representa una adaptación clave que ha permitido que las plantas prosperen y dominen los ecosistemas terrestres.

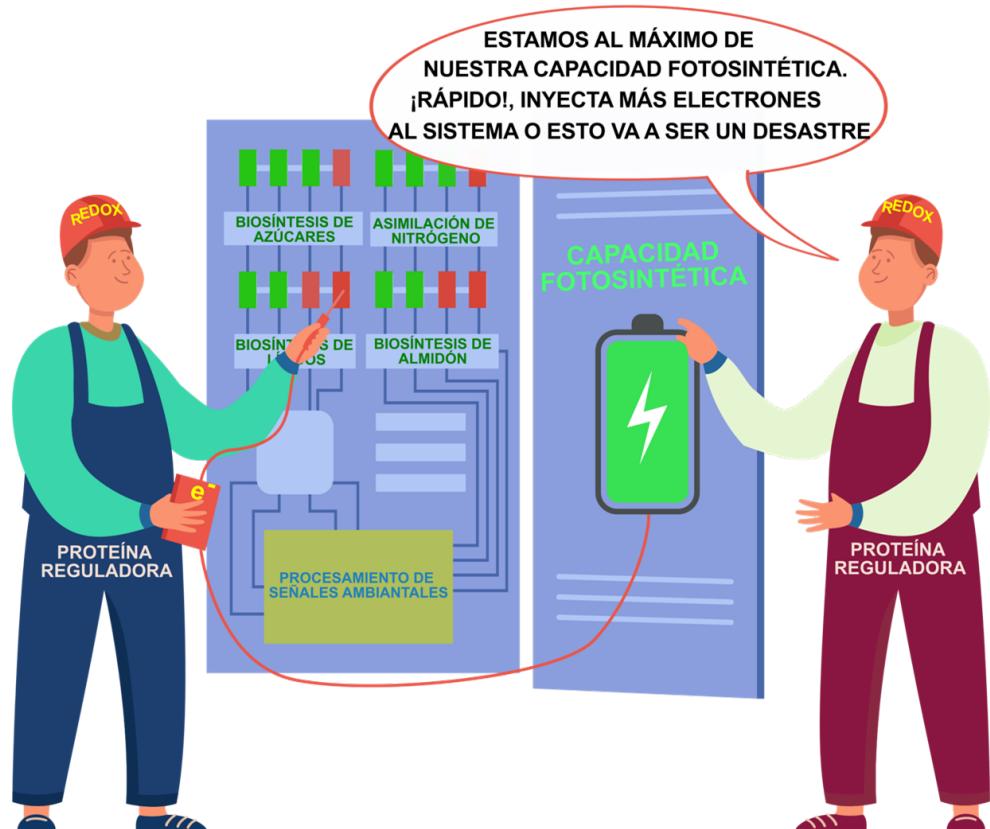
### Reguladores en la síntesis y distribución de azúcares en las plantas

Entre los metabolitos más apreciados por muchos animales herbívoros y omnívoros, como nosotros, se encuentran los azúcares. De ellos se conocen muchos tipos, algunos especializados en viajar a través de conductos de la planta (el floema) desde las hojas, donde se producen, hacia los frutos, tubérculos o semillas, donde se almacenan, y todos ellos en el punto de mira culinario de muchas especies, incluida la nuestra, por supuesto. Los azúcares los podemos agrupar en pequeños o grandes, simples o complejos, solubles o insolubles y dulces o insípidos. Los hay vitales para la supervivencia de las plantas en general (algunos incluso les ayudan a superar períodos de sequía) y, a través de la cadena alimentaria, también aportan sustento para los animales y para los seres humanos.

La síntesis de azúcares podría ser un buen ejemplo de regulación metabólica, íntimamente ligada a la fotosíntesis (Sharkey, 2024). Durante el día, cuando la fotosíntesis está activa, las plantas producen azúcares, principalmente sacarosa, un tipo de hidratos de carbono y metabolitos esenciales. Estos azúcares se distribuyen por toda la planta y se utilizan como fuente de energía y como precursores para la síntesis de otros metabolitos, aunque una parte se almacena para su uso posterior. Las plantas son, en esencia, ahorradoras eficientes. En los cloroplastos, la conexión entre la producción de azúcares y la fotosíntesis la llevan a cabo algunas proteínas a las que se les conoce como reguladoras. Estas proteínas mantienen con mayor o menor medida activos a los procesos

metabólicos al inyectarles un flujo constante de electrones durante el día (figura 2). En investigación, este tipo de regulación se conoce como regulación redox (no es un nombre complicado, ¿no?). Si pudiéramos hacer un símil, estas conexiones podrían compararse con los cables de cobre que alimentan los electro-

domésticos que utilizamos en casa, algunos de ellos para cocinar, precisamente, alimentos provenientes de las plantas. Por cierto, algunas proteínas también utilizan este metal para pasarle electrones a otras proteínas, ya que todos sabemos que el cobre es un buen conductor para los electrones.



**Figura 2.** Las proteínas reguladoras redox en los cloroplastos coordinan los procesos metabólicos con la fotosíntesis.

### Las plantas sienten y se adaptan al entorno

Las plantas no tienen ojos ni oídos (si vieras alguna que los tuviera tendrías garantizado aparecer en la Wikipedia), pero sienten su entorno. El amanecer y el anochecer también son percibidos por las plantas como lo hacemos los seres humanos. Durante el día, las hojas están trabajando a máximo rendimiento, por supuesto dependiendo de la intensidad lumínica del día en cuestión y de la temperatura. Como estaremos de acuerdo que no es lo mismo trabajar con día soleado y templado que con un día nublado y frío, está claro que todo tiene que adaptarse a las condiciones medioambientales. No olvidemos que las plantas no pueden moverse de su lugar y se tienen que adaptar irremediablemente para poder sobrevivir.

Pues bien, ¿quién controla esto? Ya conocemos la respuesta: las proteínas reguladoras, de las que se conocen muchos tipos (y de las que desconocemos

otros tantos), pero todas ellas coordinan el buen funcionamiento del metabolismo y el desarrollo de la planta. Algo tan sencillo como parar cierta actividad metabólica supone la participación de muchas de estas proteínas, alguna de las cuales ya se encargan de ir apagando, antes de que caiga la noche, procesos que ya no son necesarios. ¿Y cómo ocurre esto? Pues, sencillamente, las proteínas reguladoras dejan de recibir electrones y, a su vez, dejan de pasárselos a las proteínas que los necesitan para mantenerse activas, que terminan por inactivarse, como si las desconectáramos de la red eléctrica (siguiendo el símil que pusimos anteriormente). Por ejemplo, los cloroplastos son capaces de almacenar almidón durante el día y, cuando llega la noche, la maquinaria encargada de ello deja de funcionar, volviéndose a activar a la mañana siguiente, una vez que se ha agotado casi todo el almidón durante la noche. Es como si la planta se preparara una especie de ‘bocadillo’ para ir tomando por la noche, para cuando le entre ‘hambre’, ya que

necesita energía y metabolitos para seguir funcionando cuando no hay luz del sol, aunque no al ritmo frenético que tiene durante el día.

### Impacto en la agricultura y la biotecnología

Puesto que los semáforos metabólicos influyen en la eficiencia con las que las plantas producen y utilizan los azúcares, mejorar biotecnológicamente la regulación de la fotosíntesis y la distribución de azúcares podría aumentar la producción de biomasa en condiciones óptimas y maximizar la acumulación de nutrientes en partes comestibles de los cultivos, como los granos en cereales o las frutas en árboles frutales. Siguiendo con la idea general de este trabajo sobre el control de tráfico metabólico en plantas, si entendemos las rutas metabólicas como vías que desembocan a acumular un determinado producto, con los conocimientos científicos actuales, podríamos cambiar o desviar ese tráfico de metabolitos para fomentar el paso a través de rutas de mayor interés agronómico, sin llegar a mermar el desarrollo del cultivo. Además, en un contexto de cambio climático global, entender cómo los semáforos metabólicos per-

miten que las plantas se ajusten dinámicamente a las condiciones ambientales cambiantes es fundamental para desarrollar cultivos resilientes y sostenibles. Por ejemplo, la regulación de la apertura y cierre de estomas podrían llevar al desarrollo de cultivos que minimicen la pérdida de agua durante sequías prolongadas para preservar los recursos hídricos y mantener la productividad agrícola.

### Conclusiones

A lo largo de la evolución, las plantas han desarrollado un sistema de semáforos/interruptores que las hacen capaces de coordinar de forma cuidadosa y controlada cada una de las etapas de la formación de metabolitos, como los azúcares que hemos comentado. Este sistema permite que las plantas proporcionen una serie de ingredientes que utilizan las demás células y otros tejidos no fotosintéticos para que ellos mismos se preparen su propio ‘menú metabólico’ en función de sus necesidades. ¿Pensáis que habría sido posible la vida si no existiera un grupo de proteínas que pusieran cierto orden dentro de los procesos biológicos que la sustentan?

### Referencias

- [1] Margulis L (2002). Planeta simbiótico. *Editorial Debate*. ISBN 978-84-8306-998-1.
- [2] Marshall M. (2023). Descubriendo los misterios de la fotosíntesis y su funcionamiento. La mayoría de las plantas dividen las moléculas de agua para generar energía, y ahora tenemos una idea más clara de cómo lo hacen exactamente. *National Geographic* 2023.
- [3] Murphy D and Cardona T (2022). *Editorial Oxford University Press*. ISBN 978-01-9881-572-3
- [4] Olson, JM (2006). Photosynthesis in the Archean era. *Photosynthesis Research*. 88 (2): 109–17. doi: 10.1007/s11120-006-9040-5
- [5] Ruban A, Foyer C and Murchie E (2022). Photosynthesis in Action. Harvesting Light, Generating Electrons, Fixing Carbon. *Editorial Elsevier*. ISBN: 9780128237816.
- [6] Sharkey TD (2024). The end game(s) of photosynthetic carbon metabolism. *Plant Physiology*. 195:67–78. doi: 10.1093/plphys/kiad601
- [7] Wrigglesworth J (1997). Energy and life. *Editorial Taylor&Francis*. ISBN 978-07-4840-433-3