

PLASMODESMOS: ESTRUCTURA Y FUNCIÓN

Plasmodesmata: Structure and Function

THOMAS DAVID GEYDAN¹, Biólogo, LUZ MARINA MELGAREJO², Ph. D.
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, AA 14490,
Bogotá, Colombia,

¹tdgeydanr@unal.edu.co - ²lmmelgarejom@unal.edu.co

Presentado 23 de mayo de 2006, aceptado 26 de julio de 2006, correcciones 7 de septiembre de 2006.

RESUMEN

Los plasmodesmos son canales que atraviesan la membrana y la pared celular. Estos canales especializados y no pasivos, actúan como compuertas que facilitan y regulan la comunicación y el transporte de sustancias como agua, nutrientes, metabolitos y macromoléculas entre las células vegetales. En los últimos años, una nueva visión sobre estos canales ha surgido y, estudios han demostrado que los plasmodesmos son más complejos de lo que anteriormente se pensaba. En esta nota, se pretende exponer el conocimiento actual sobre dichas estructuras, enfocándonos en su estructura y función.

Palabras clave: Plasmodesmos, estructura, función, comunicación celular, macromoléculas.

ABSTRACT

Plasmodesmata are channels that transverse the cell wall and membrane. These specialized and non passive channels act like gates that facilitate and regulate both communication and transportation of molecules such as water, nutrients, metabolites and macromolecules between plant cells. In the last decade a new point of view of plasmodesmata has emerged, and studies have demonstrated that these channels are more complex. In this brief note, we pretend to expose the actual knowledge of plasmodesmata, focusing on their structure and function.

Key words: Plasmodesmata, Structure, Function, Cell Communication, Macromolecules.

INTRODUCCIÓN

ESTRUCTURA GENERAL DE LOS PLASMODESMOS

Los plasmodesmos (PD) son canales que atraviesan la pared celular uniendo los citoplasmas de células adyacentes y facilitando la comunicación intercelular. El modelo actual de la estructura de los PD sugiere la presencia de un tubo membranoso

comprimido derivado del retículo endoplásmico (RE) que se encuentra presente en el centro del canal y recibe el nombre de desmotúbulo (McLean *et al.*, 1997). Proteínas globulares que se encuentran cercanamente asociadas a proteínas transmembranales se proyectan como radios a manera de espiral desde el desmotúbulo hacia la membrana plasmática (MP) dividiendo el cilindro citoplásmico y formando microcanales (Fig. 1; Overall y Blackman, 1996). Básicamente existen dos tipos de PD, los cuales se forman bajo condiciones diferenciales en el desarrollo celular (Zambryski y Crawford, 2000). Los PD primarios, se forman durante la citoquinesis en la placa celular de células en división. Los PD secundarios, se forman post-citoquinesis y se pueden ensamblar a lo largo de la pared celular, permitiendo un incremento en el tráfico molecular y/o la conexión de células citoquinéticamente no relacionadas. Los PD ya sean primarios o secundarios pueden ser simples o ramificados, condición que generalmente se correlaciona con la madurez y/o función del tejido (McLean *et al.*, 1997).

POSIBLES ESTADOS DE LOS PLASMODESMOS

Generalmente, la función de los PD se caracteriza por el tamaño límite de exclusión (TLE) plasmodesmal de moléculas que se mueven de forma pasiva (McLean *et al.*, 1997). Los PD pueden presentarse en tres estados: abierto, cerrado y dilatado (Zambryski y Crawford, 2000). Los PD cerrados, se caracterizan por falta de intercambio de moléculas entre células vecinas y tal estado puede ser transitorio o permanente, involucrando desensamblaje total o parcial del PD de la pared celular. El estado abierto, cuyo TLE depende del tipo celular en cuestión y de su estatus fisiológico, se caracteriza por el libre movimiento de iones, metabolitos y reguladores de crecimiento (Crawford y Zambryski, 2001). Finalmente, una extensión de los PD abiertos, los PD dilatados, permiten el movimiento de macromoléculas (MC) que exceden el TLE dado para el tejido en cuestión. La dinámica entre los diferentes estados puede explicarse, en parte, gracias al complejo actinamiosina que se encuentra arreglado helicoidalmente a lo largo del desmotúbulo conectando la MP con el mismo, este complejo actinamiosina podría actuar en concierto con proteínas asociadas con calcio como la centrina (proteína que funciona contrayéndose en respuesta a aumentos en la concentración de Ca^{2+} citoplásmico y se relaja vía fosforilación mediada por ATP) y con la calreticulina (una proteína secuestradora de calcio altamente conservada) modulando el tamaño del anillo citoplásmico y de los microcanales vía caminos sensibles al Ca^{2+} (Baluska *et al.*, 2001). Reforzando la anterior idea, se ha mostrado que elevaciones transitorias en la concentración de Ca^{2+} citoplásmico resultan en un cierre transitorio de los plasmodesmos de plantas vasculares (Holdaway-Clarke *et al.*, 2001).

TRÁFICO MACROMOLECULAR

Recientemente, se han propuesto dos modelos de tráfico de macromoléculas célula a célula que implican apertura y cierre de PDs. Dichos modelos, se basan en proteínas específicas que interactúan directa o indirectamente con los PD modulando su estado (Lucas y Lee, 2004). En el primer modelo, modelo de 'compuerta', los microcanales se dilatan debido a la unión de una proteína denominada *gate open* (GO) con su respectivo receptor de compuerta plasmodesmal, de ésta forma, moléculas que se

pueden mover libremente por el citoplasma y difundir a células vecinas. El cierre parcial o total de los microcanales, que depende del estatus fisiológico y del tejido implicado, ocurre por remoción de la GO a través de la interacción directa con una proteína denominada *gate closure* (GC). En el segundo modelo, el de movimiento selectivo de macromoléculas, proteínas transportadoras y/o chaperonas entregan la carga (complejos ribonucleoprotéicos o proteínas) a una proteína de anclaje encontrada en los PD; de ésta forma, la interacción proteica induce dilatación de los microcanales, seguido de un tráfico selectivo de la carga hacia las células vecinas. Durante éste proceso, pequeñas moléculas pueden co-difundir a través de los canales dilatados. El cierre de los microcanales ocurre por remoción de la proteína transportadora de la proteína de anclaje (Lucas y Lee, 2004). En conjunto, proteínas especializadas en la dinámica de apertura y cierre de los PD y proteínas constitutivas de los PD como lo son actina, miosina VIII, centrina y calreticulina modulan y regulan de forma efectiva el tráfico de moléculas y MC de célula a célula.

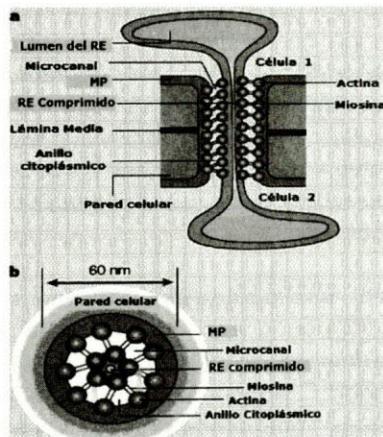


Figura 1. Conexión célula a célula vía plasmodesmos. A) PD en corte longitudinal. El espacio entre la MP y el desmotúbulo se denomina anillo citoplásmico que a su vez se encuentra dividido en microcanales debido a la unión de proteínas globulares que se encuentran embebidas en la MP y el desmotúbulo. B) PD en corte transversal. Es por estos microcanales que iones, metabolitos y macromoléculas pueden difundir y/o transportarse entre células vecinas. Esta particular forma de continuidad citoplásmica se denomina simplasto y es característica de organismos supracelulares (Modificado de Lucas, 2001).

MACROMOLÉCULAS ASOCIADAS CON LOS PD

Varias MC asociadas a los PD han sido identificadas (Oparka, 2004). Por tal razón varios estudios han examinado la interacción entre proteínas de movimiento viral (PMV) y proteínas endógenas de las plantas, para así identificar factores del huésped involucrados en el tráfico de MC hacia los PD. Con pocas excepciones, las proteínas de las plantas que interactúan con los PD pueden ser agrupadas en distintas categorías.

Chaperonas. Varias proteínas de transporte han mostrado interactuar directamente con chaperonas del tipo DNAJ, las cuales tienen un amplio rango de funciones inclu-

yendo, importación de proteínas hacia los organelos y regulación de otras chaperonas como las HSP70, las cuales a su vez juegan un importante papel en el cambio conformacional y tráfico de ciertas proteínas antes de su paso por los PD (Jackson, 2000). Muchas chaperonas se unen directamente a motores moleculares, asegurando así, la entrega de la MC al citoesqueleto. Varios motores moleculares incluyendo aquellos de las familias de la miosina, kinesina y dineína se han visto interactuar con proteínas celulares que determinan especificidad en el transporte celular (Zambryski y Crawford, 2000).

Proteínas de tráfico vesicular. Las proteínas Rab GTPasas que poseen una función dual, especificidad para unirse a la molécula a transportar y habilidad de unir dicha carga al citoesqueleto, son candidatas atractivas en la mediación del tráfico de MC. En todos los eucariotas las Rab juegan un papel importante en la determinación del tráfico especializado de vesículas. Existe un gran número de proteínas en y alrededor de los PD (Oparka, 2004) lo cual sugiere que muchas de éstas proteínas son dirigidas hacia los PD por medio de vías que implican el uso de vesículas y transporte de las mismas mediado por proteínas Rab. En el caso de los virus, una forma mediante la cual podrían alcanzar efectivamente los PD para su subsecuente infección sistémica, sería la de unirse con una Rab directamente o mediante la unión a una vesícula transportada por dicha proteína que vaya a ser entregada a los PD, de ésta forma el complejo viral sería transportado a la localización celular correcta saboteando vías típicas de transporte del huésped.

Miosina VIII. La miosina VIII, una miosina única presente en las plantas, se ha encontrado localizada en los PD y se ha visto implicada en la regulación de su función (Baluska *et al.*, 2001). Esta miosina, se encuentra anclada a la MP de los PD posiblemente a través de su dominio C-terminal. La miosina VIII, posee una región motora típica de todas las miosinas, así como cuatro motivos IQ (isoleucina-glutamina) que unen calmodulina. Por lo tanto, es posible que la miosina VIII funcione como un motor molecular regulado por Ca^{2+} capaz de transportar carga a lo largo de los filamentos de actina que atraviesan el poro del PD.

Quinasas. Proteínas quinasa presentes en el PD podrían estar involucradas en la fosforilación de MCs de forma directa o alternativamente podrían jugar un papel importante en la fosforilación de chaperonas y/o motores moleculares que las entregan (Oparka, 2004). En muchas células animales, fosforilación de la miosina por quinasas específicas resulta en la disociación del motor de la miosina de la MP a la cual se encuentra adherida, por lo tanto, fosforilación de la miosina unida a la MP de los PD podría proveer un interesante mecanismo para la modulación del TLE en plantas.

MOVIMIENTO A TRAVÉS DE LOS PD

En el modelo actual más ampliamente aceptado para el tráfico selectivo de MC (Oparka, 2004; Lucas y Lee, 2004), el motor citoesquelético y no la carga, es fosforilada para permitir el tráfico de MC a través del poro. De ésta forma, una proteína

sería requerida para transportar la MC hacia el citoplasma. Una vez allí, la MC se asocia con una chaperona que a su vez une la carga a un motor molecular apropiado. La continuidad del citoesqueleto de actina del citoplasma al PD provee un camino para el tráfico direccional de la MC hacia el PD. Una vez en el PD, una proteína de anclaje une la MC ya sea por unión directa o alternativamente por unión al motor de miosina en su dominio C-terminal. El motivo conformacional de apertura presente en la MC activa la quinasa específica de miosina que la fosforila, resultando en la liberación de la miosina de la membrana y un concomitante incremento del TLE del PD. La MC es así transportada a la célula adyacente vía el dominio motor de la miosina a través de los filamentos de actina que atraviesan el PD. En éste modelo, ciclos de fosforilación y defosforilación del motor molecular regulan la unión y desprendimiento de la MC de la MP que cubre al PD, permitiendo un mecanismo genérico de regulación de la apertura del PD.

PERSPECTIVAS

Aunque el conocimiento sobre los plasmodesmos ha avanzado, aún quedan preguntas sin resolver. ¿Cómo es la formación de dichas estructuras en una célula madura? ¿Cómo se logra la exquisita regulación de moléculas entre el floema y las células acompañantes? ¿Qué otras moléculas están implicadas en la apertura, cierre y transporte a través de los plasmodesmos? Estas y otras preguntas que aún quedan sin resolver de manera satisfactoria, deben ser temas a tratar en futuras investigaciones.

AGRADECIMIENTOS

Al laboratorio de fisiología y bioquímica vegetal, grupo de fisiología del estrés y biodiversidad en plantas y microorganismos, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, por el apoyo brindado.

BIBLIOGRAFÍA

- BALUSKA F, CVRCKOVÁ F, KENDRIC-JONES J, VOLKMANN D. Sink Plasmodesmata as Gateways for Phloem Unloading. Myosin VIII and Calreticulin as Molecular determinants of Sink Strength? *Plant Physiol.* 2001;126:39-46.
- CRAWFORD K, ZAMBRYSKI P. Non-Targeted and Targeted Protein Movement through Plasmodesmata in Leaves in Different Developmental and Physiological States. *Plant Physiol.* 2001;125:1802-1812.
- HOLDAWAY-CLARKE T, WALKERHELPER A, OVERALL R. Physiological Elevations in Cytoplasmic Free Calcium by Cold or Ion Injection Result in Transient Closure of Higher Plant Plasmodesmata. *Planta.* 2001;210:329-335.
- JACKSON D. Opening up the Communication Channels: Recent Insights Into Plasmodesmal Function. *Curr Opin Plant Biol.* 2000;3:394-399.
- LUCAS W. RNA As a Long Distance Information Macromolecule in Plants. *Nature.* 2001;2:849-857.
- LUCAS W, JUNG-YOUN LEE. Plasmodesmata As a Supracellular Control Network in Plants. *Nature.* 2004; 5:712-726

- MCLEAN B, HEMPEL F, ZAMBRYSKI P. Plant Intercellular Communication Via Plasmodesmata. *Plant Cell.* 1997;9:1043-1054.
- OPARKA K. Getting the Message Across: How do Plants Cells Exchange Macromolecular complexes? *Trends Plant Sci.* 2004;9:33-41.
- OVERALL R, BLACKMAN L. A Model of the Macromolecular Structure of Plasmodesmata. *Trends Plant Sci.* 1996;9:307-311.
- ZAMBRYSKI P, CRAWFORD K. Plasmodesmata: Gatekeepers for Cell-to-Cell Transport of Developmental Signals in Plants. *Annu Rev Cell Dev Biol.* 2000;16:393-421.