

Imagen tomada de: Canva educativo

Participación del transporte simplástico de las auxinas durante el desarrollo de las plantas

Symplastic transport participation of auxins during plant development

Elizabeth Carrillo-Flores, Asdrúbal Aguilera-Méndez, Ma. Elena Mellado-Rojas, Elda Beltrán-Peña*

RESUMEN

La apropiada organogénesis de las plantas, durante su ciclo de vida, propicia su desarrollo y la adaptación a diferentes condiciones ambientales. Diversas fitohormonas regulan el desarrollo vegetal, pero la auxina denominada ácido indol-3-acético (AIA) es una de las más importantes. El AIA se sintetiza en la parte aérea de la planta y se moviliza a los tejidos demandantes por un transporte rápido que utiliza el floema y por el transporte polar de auxinas (TPA). Recientemente, se ha demostrado que las auxinas también se movilizan mediante el transporte simplástico (TS) a través de los plasmodesmos (PD), cuya apertura o cierre está regulada respectivamente por la degradación o la deposición de la callosa. El objetivo del presente trabajo fue profundizar en los avances sobre la participación del transporte simplástico de las auxinas durante el desarrollo vegetal, así como la degradación o deposición de la callosa, en el cierre o apertura de los PD, para regular el desarrollo de algunos órganos de *Arabidopsis thaliana*. La intervención de las proteínas PDLP5 es determinante para la deposición de la callosa en los PD, lo que regula la distribución de la auxina e impacta en la formación radicular, especialmente en las raíces laterales. La participación del TS es importante para desarrollar la actividad de las auxinas, lo cual favorece la formación radicular, necesaria en la mejora de absorción de nutrientes de las plantas. Este conocimiento puede ser utilizado para mejorar las plantas de interés agronómico.

PALABRAS CLAVE: auxinas, callosa, desarrollo vegetal, plasmodesmos, transporte simplástico.

ABSTRACT

The appropriate organogenesis of plants during their life cycle promotes their development and adaptation to different environmental conditions. Various phytohormones regulate plant development but auxin, called Indole-3-Acetic Acid (IAA), is one of the most important. IAA is synthesized in the aerial part of plant and is mobilized to the demanding tissues by a rapid transport using the phloem and by the polar auxin transport (PAT). Recently, it has been shown that auxins also are mobilized by a symplastic transport (ST) through plasmodesmata (PD), which opening or closing is regulated by the callose degradation or deposition respectively. The objective of the present work was to deepen the analysis on the participation of symplastic transport of auxins during plant development, as well in the callose degradation or deposition, in the closing or opening of the PD, that regulates the development of some organs of *Arabidopsis thaliana*. The intervention of PDLP5 proteins is decisive for the callose deposition in the PD, which regulates the auxin distribution and impacts root formation, especially at the lateral roots. The participation of TS is important to develop the auxin activity, which favors root formation, necessary for the improvement plant nutrient absorption. This knowledge can be used to improve development plants of agronomic interest.

KEYWORDS: auxins, callose, plant development, plasmodesmata, symplastic transport.

*Correspondencia: eldabelt@umich.mx/Fecha de recepción: 20 de septiembre de 2023/Fecha de aceptación: 24 de enero de 2024/Fecha de publicación: 30 de enero de 2024.

¹Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Instituto de Investigaciones Químico Biológicas, Avenida Francisco J. Múgica s/n, Ciudad, Universitaria, colonia Felicitas del Río, Morelia, Michoacán, México, C. P. 58030.

INTRODUCCIÓN

Las plantas están formadas por un sistema radicular y un sistema aéreo. El primero se origina a partir del meristemo apical de la raíz (MAR), y sus funciones principales consisten en anclar la planta al suelo y adquirir agua y nutrientes. Mientras que el sistema aéreo, que se origina a partir del meristemo apical del brote (MAB), lleva a cabo, entre otras funciones, la fotosíntesis y la biosíntesis de auxinas (Gaillochet y Lohmann, 2015). Las auxinas, hormonas vegetales asociadas a la elongación de las plantas, son sintetizadas en la parte aérea y se transportan a la raíz por el floema y por el transporte polar de auxinas (TPA). Este último permite la creación de una concentración máxima de auxinas necesaria para el desarrollo adecuado del sistema radicular. Las auxinas además de moverse por el TPA, también lo hacen mediante el transporte simplástico (TS), a través de los plasmodesmos (PD) (Band, 2021). El TS está regulado por la síntesis, deposición o degradación de la callosa en el cuello de los PD, lo que respectivamente permite el cierre o apertura de los mismos (Wu y col., 2018). La callosa es un polímero de glucosas unidas por enlaces glucosídicos β -1,3 que participa en la formación de las placas del tamiz del floema y controla el cierre o la apertura de los PD durante el desarrollo y la maduración de los estambres y las anteras (Nishikawa y col., 2005). En las plantas perennes como el álamo, el ácido abscísico incrementa la síntesis de callosa en las puntas de los brotes y de esta manera disminuye la actividad meristemática y la latencia de las yemas (Tylewicz y col., 2018). Otros reportes señalan el papel de la callosa en el desarrollo vegetal y en las interacciones ambientales (Li y col., 2023).

En este trabajo se aborda como el cierre o apertura de los PD, a través de la callosa, regula el desarrollo de algunos órganos de *Arabidopsis thaliana*.

Desarrollo vegetal

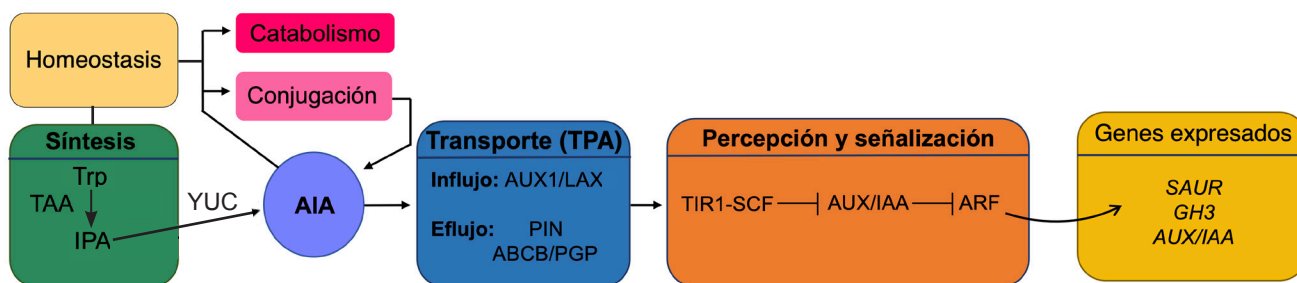
Las plantas poseen estructuras especializadas que les permiten su desarrollo y reproducción.

Durante la formación del embrión se originan dos polos, donde se localizan el MAB y el MAR (Scheres, 2007; Chang y col., 2020). El MAB da lugar a las hojas, tallos y flores (Chang y col., 2020; Li y col., 2022a), mientras que el MAR da origen al sistema radicular (Strotmann y Stahl, 2021). En las plantas maduras, el MAB y el MAR se localizan en la punta de la parte aérea y de la raíz, respectivamente (Figura 1A). El MAB se subdivide en diferentes zonas y capas (Figura 1B). La capa externa, denominada L1, da origen a la epidermis; la capa L2 genera el tejido fundamental y; la L3, que es la capa más interna, produce la vasculatura (Gaillochet y Lohmann, 2015). Mientras que la zona central (ZC) presenta una baja división celular, en la zona periférica (ZP), al igual que la zona que corresponde al meristemo de la costilla (MC), las divisiones son más rápidas (Uchida y Torii, 2019). En la Figura 1B, se observa que el centro organizador (CO) está rodeado por las tres zonas antes mencionadas. Cabe señalar que el CO está formado por un conjunto de células que raramente se dividen, al igual que el centro quiescente (CQ) del MAR (Gaillochet y Lohmann, 2015; Uchida y Torii, 2019).

La actividad y el mantenimiento del CO regula el tamaño y el funcionamiento correcto del MAB (Vázquez-Chimalhua y col., 2018; Wang y Jiao, 2023). Por otra parte, el MAR muestra una organización de cilindros concéntricos altamente estructurada, donde al conjunto de células iniciales que rodean al CQ se le conoce como el nicho de células fuente (NCF), el cual da origen a las diferentes capas que conforman la raíz primaria (García-Gómez y col., 2021). En la Figura 1C se puede observar el arreglo radial de las capas de la raíz, donde una capa denominada periciclo rodea la estela o haz vascular; enseguida se localiza la endodermis, las células de la corteza y la epidermis (capa externa de la raíz). Debajo del NCF, se encuentran la cofia y la columela, que protegen a la punta de la raíz de la fricción durante la exploración del suelo (Kumar e Iyer-Pascuzzi, 2020).

Vía de respuesta a las auxinas

La palabra auxina proviene del griego *auxein*



Fuente: Modificado a partir de Hussain y col. (2021).

■ **Figura 2.** Vía de respuesta a las auxinas. Se muestran elementos moleculares que participan en la homeostasis de AIA (síntesis, catabolismo y conjugación), el transporte polar y percepción y señalización de las auxinas. El AIA se transporta por los acarreadores AUX1/LAX y ABCB/PIN. Finalmente, el AIA percibe el receptor TIR1 unido al SCF percibe al AIA y posteriormente una de las proteínas del complejo SCF ubiquitina al represor AUX/AIA, lo que es una señal para su degradación con la consiguiente liberación de los factores de transcripción ARF, permitiendo así la expresión de los genes de respuesta temprana a las auxinas (*SAUR*, *GH3* y *AUX/IAA*).

Figure 2. Auxin response pathway. Molecular elements involved in IAA homeostasis (synthesis, catabolims and conjugation), polar transport, and auxin perception and signaling are shown. The AIA is transported by the AUX1/LAX and ABCB/PIN carriers. Finally, AIA is perceived by the TIR1 receptor attached to the SCF, and subsequently one of the protein of SCF complex ubiquitinates the AUX/AIA repressor, which is a signal for its degradation with the consequent ARF transcription factors release, thus allowing expression of genes of early auxin response (*SAUR*, *GH3* and *AUX/IAA*).

La homeostasis de auxinas mantiene el equilibrio interno de la fitohormona, que se establece a través de ajustes múltiples y dinámicos en la síntesis, el catabolismo y la conjugación de la auxina denominada Ácido Índol-3-Ácético (AIA), lo que permite el desarrollo y adaptación de las plantas a estímulos ambientales (Zhang y Peer, 2017). En *A. thaliana*, en la vía de síntesis del AIA dependiente del triptófano (Trp), el Trp se convierte por la acción de las trp aminotransferasas (TAA) a ácido indol-3-pirúvico (IPA). Posteriormente, el IPA es transformado por las flavin mono-oxigenasas YUCCA (YUC) a AIA (Figura 2) (Cao y col., 2019). El catabolismo del AIA (Figura 2), se efectúa entre otros procesos por la oxidación del AIA a oxiAIA (Rosquete y col., 2012).

El AIA en las plantas se distribuye desde los tejidos de síntesis a los demandantes a través del floema y por el TPA, el cual genera gradientes en distancias cortas. Para que se lle-

ve a cabo el TPA, se requiere de los acarreadores de influjo AUXIN1/LIKE-AUX1 (AUX1/LAX) y de eflujo PIN-FORMED (PIN) y ATP-Binding Cassette/P-glycoprotein (ABCB/PGP) (Figura 2) (Sauer y Kleine-Vehn, 2019).

Respecto a los eventos de la percepción y señalización de las auxinas se sabe que, cuando la concentración de auxinas es baja, la respuesta a esta fitohormona está inhibida por los represores denominados Auxin/Indole-3-Acetic Acid (AUX/IAA) que secuestran a los factores de respuesta a auxinas ARF (ARF, por sus siglas en inglés: Auxin Response Factor) y con ello impiden la expresión de los genes de respuesta temprana a las auxinas. Mientras que altas concentraciones de auxinas son percibidas por el receptor nuclear de respuesta de inhibición al transporte TIR1 (TIR1, por sus siglas en inglés: Transport Inhibitor Response1) que está unido al complejo SCF (S-PHASE KINASE-ASSOCIATED PRO-

TEIN1 (SKP1), CULLIN1 (CUL1), RING BOX PROTEIN1 (RBX1) y una F-box ligasa E3 de ubiquitina, lo que ocasiona que las auxinas unan a los represores AUX/IAA con el complejo SCF. Cuando esto sucede, los AUX/IAA son marcados por la ubiquitina-ligasa E3 (forma parte del SCF) y degradados vía el proteosoma, con la consiguiente liberación de los factores de transcripción ARF y la expresión de los genes de respuesta temprana a las auxinas: *SMALL AUXIN-UPREGULATED RNA (SAUR)*, *GRETCHEN HAGEN3 (GH3)* y *AUX/IAA* (Robert y Friml, 2009; Schaller y col., 2015; Leyser, 2018) (Figura 2).

La participación del TPA durante el desarrollo vegetal ha sido demostrada ampliamente (Michniewicz y col., 2007; Habets y Offringa, 2014; Ötvös y col., 2019; Sauer y Kleine-Vehn, 2019; Lee y col., 2020; Han y col., 2021; García-Gómez y col., 2021; Mishra y col., 2022) y recientemente, se ha reportado que el TS de las auxinas complementa al TPA (Rutschow y col., 2011; Gao y col., 2020; Mellor y col., 2020; Band, 2021).

Transporte polar de auxinas (TPA)

En forma aniónica (AIA⁻), el AIA es transportado por los acarreadores de influjo AUX1/LAX y de eflujo PIN y ABCB/PGP (Robert y Friml, 2009; Han y col., 2021) (Figura 3A). En *Arabidopsis*, la familia de los acarreadores de eflujo PIN está integrada por ocho miembros. En la punta de la raíz primaria, las auxinas que llegan a través del floema son redistribuidas por diferentes PIN, estableciendo con ello un gradiente indispensable para crear una concentración máxima de auxinas en el MAR, que es esencial para el crecimiento indeterminado de la raíz. En la Figura 3B, se observa que PIN1 participa en el movimiento de las auxinas a través del haz vascular; PIN4 las concentra en el CQ; PIN3 y PIN7 las redistribuyen en la región de la columela y PIN2 sube a las auxinas por la cofia hacia la epidermis y las regresa a través de las células de la corteza hacia el CQ para mantener una concentración máxima de auxinas en la punta de la raíz, necesaria para la función correcta del NCF (Figura 3B). También, se ha reportado

que, en el desarrollo de las raíces laterales están involucrados los acarreadores de eflujo PIN1 y PIN3 (Finet y Jaillais, 2012; Lee y col., 2020).

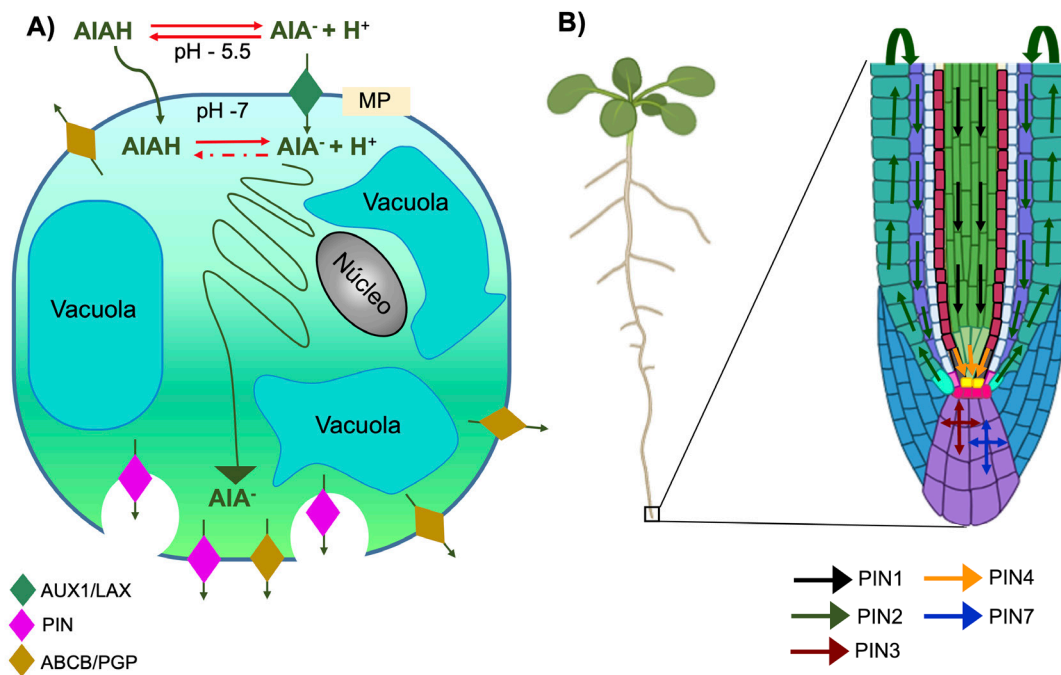
Transporte simplástico de las auxinas a través de los plasmodesmos

La caracterización de la dinámica de la auxina es esencial para entender cómo participa esta fitohormona en la regulación del desarrollo vegetal. Se ha reportado que el TS de las auxinas está involucrado en el fototropismo, la emergencia de las raíces laterales y la hiponastia de las hojas (Band, 2021). Mellor y col. (2020), observaron que al comparar el nivel experimental de auxinas en la raíz de *A. thaliana in vivo* con el nivel predicho por experimentos *in silico*, ambas distribuciones mostraban discrepancias muy grandes entre las concentraciones de auxinas cuando se consideraba solo el TPA. Mientras que, cuando tomaron en cuenta tanto el TPA como el TS, ambas distribuciones presentaron una alta concordancia. Esto les permitió a los autores recomendar que, en cualquier proceso del desarrollo vegetal que involucre el transporte de auxinas, se debe de considerar tanto al TPA como el TS.

Estructura y regulación de la apertura y cierre de los plasmodesmos

Los PD son canales nanoscópicos que atraviesan la pared celular y conectan el citoplasma de células vecinas. El movimiento de las moléculas a través de los PD depende de su permeabilidad, característica conocida como límite del tamaño de exclusión (LTE), que se define por el tamaño máximo que tiene una molécula capaz de atravesar el PD (Zambryski, 2004; Faulkner, 2018; Peters y col., 2021; Barr y Tilsne, 2023). El LTE, a su vez, depende del gradiente de concentración entre las células adyacentes. Por estos PD se transportan proteínas, RNAs, virus, AIA y moléculas con un peso de hasta 80 kDa (Brunkard, 2020).

La permeabilidad de los PD está regulada por mecanismos dependientes e independientes de la callosa depositada en los cuellos de los PD (Figura 4). Los mecanismos dependientes de



Fuente: Modificado a partir de Michniewicz y col. (2007) y Zažímolová y col. (2007).

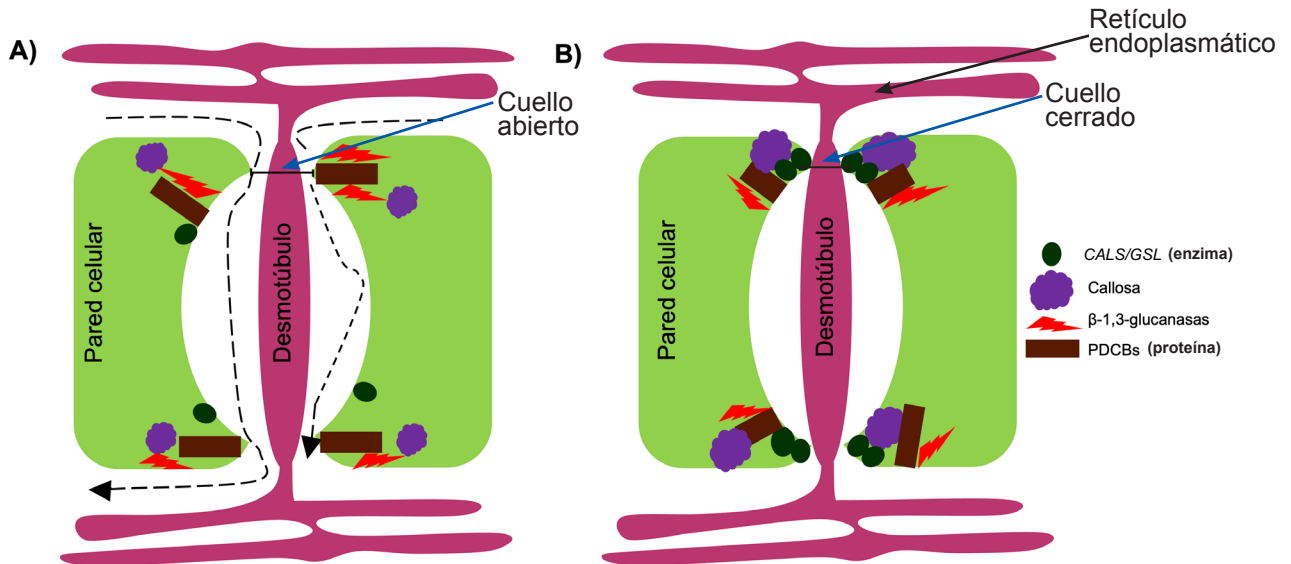
■ **Figura 3. Transporte polar de auxinas.** A) La auxina protonada (AIAH) difunde libremente a través de la membrana plasmática, mientras que el AIA⁻ se transporta dentro de la célula por los acarreadores de influjo AUX1/LAX. En el citosol, el AIA⁻ para salir, requiere de los acarreadores de eflujo PIN y ABCB/PGP. La localización de dichos acarreadores determina la direccionalidad del flujo intracelular de auxinas. B) Acercamiento a la punta de la raíz primaria donde se puede observar que las auxinas son transportadas por diferentes PIN creando niveles máximos de auxinas en el centro quiescente (color amarillo) mientras que en otras capas se presentan niveles bajos de esta fitohormona (color verde oscuro).

Figure 3. Polar auxin transport. A) Protonated auxin (AIAH) freely diffuses across the plasma membrane, while IAA⁻ is transported into the cell by the AUX/LAX influx carriers. In the cytosol, IAA requires the efflux PIN and ABCB/PGP carriers to exit. The location of these carriers determines the direction of auxin intracellular flow. B) Approach of the primary root tip where it can be observed that auxin is transported by different PINs, creating auxin maximum level in the quiescent center (yellow color), while low levels of this phytohormone are present in other layers (dark green).

callosa involucran la síntesis y degradación del polímero, en tanto que, los independientes incluyen la alteración del número de PD y el cambio de estructura de los PD de simples a ramificados (Wu y col., 2018). Los PD simples conectan el citoplasma de dos células, mientras que los ramificados, que consisten de la fusión de varios PD simples, presentan varias cavidades que aumentan el TS (Zambryski y Crawford, 2000). Por otra parte, se ha observado que altos niveles de callosa en el cuello del PD lo cierran, y restringen el TS, y que di-

cho nivel depende de las enzimas CALLOSE SYNTHASE/GLUCAN SYNTHASE-LIKE (*CALS/GSL*) (Hernández-Hernández y col., 2020).

En el cierre de los PD, también están involucradas las proteínas que ayudan al posicionamiento de la callosa sobre el cuello de los PD, como las PD-CALLOSE BINDING PROTEIN (PDCB) (Simpson y col., 2009; Amsbury y col., 2018) y las PLASMODESMATAL-LOCATED PROTEIN (PDLP) (Thomas y col., 2008; Li y col., 2022b) (Figura 4B). Por otra parte, la re-



Fuente: Modificado a partir de Hernández-Hernández y col. (2020).

■ **Figura 4. Participación de la callosa en la apertura y cierre del PD.** A) El cuello del PD abierto por la degradación de callosa por las β -1,3-glucanasas, permite el movimiento de diferentes moléculas a través de la manga citoplasmática (flechas negras). B) El PD cerrado por la síntesis y deposición de la callosa sobre el cuello del PD, restringe el transporte simplástico.

Figure 4. Callose participation on the PD opening and closing. A) The PD neck opened by the callose degradation by β -1,3-glucanases, allows the movement of different molecules through the cytoplasmic sleeve (black arrows). B) The closed PD by the callose synthesis and deposition on the PD neck, restricts symplastic transport.

moción de la callosa que resulta en la apertura de los PD está mediada por las β -1,3-glucanasas (Figura 4A) (Hernández-Hernández y col., 2020).

Participación de la callosa en la defensa de las plantas

Una de las primeras funciones reportada de los PD se relaciona con la defensa vegetal, debido a que virus, hongos y bacterias usan a los PD para invadir a la planta (Zambryski y Crawford, 2000; Liu y col., 2021). Para enfrentar a las infecciones, las plantas incrementan la expresión de los genes *CALS/GSL*, *PDL5* y *PDCB* que codifican respectivamente para las proteínas CALS/GSL, PDL5 y PDCB, y que forman una estructura conocida como papillae, que además contiene fitoalexinas, especies reactivas de oxígeno y defensinas (Wang, 2021). La deposición de callosa en los PD en respuesta al ataque de patógenos está regulada por el ácido salicílico, ocasionando con ello una dis-

minución del LTE (Zavaliev y col., 2011; Jiang y col., 2021).

Nie y col. (2017), reportaron un aumento en la acumulación de callosa en *A. thaliana* expuesta a *Botrytis cinerea*. En otro estudio, se observó un incremento de callosa en hojas de fresa expuestas a la interacción física y a los compuestos volátiles de *Botrytis methylotrophicus* (Vicente-Hernández y col., 2019). Los resultados antes mencionados, sugieren que el cierre de los PD es un mecanismo que se lleva a cabo para impedir la propagación del patógeno al resto de la planta.

Recientemente, Tee y col. (2023) señalaron que, las plantas para iniciar y ejecutar su defensa contra el ataque de patógenos emplean una serie de cascadas de señalización, cada una con componentes moleculares específicos. Estos autores indicaron que diversas cascadas de señalización iniciadas por diferentes elici-

tores, convergen en la síntesis de callosa que resulta en el cierre de los PD.

Participación de la callosa durante el desarrollo vegetal

La callosa es sintetizada por un complejo multiproteico que se localiza en la membrana celular, sin embargo, la subunidad catalítica crítica es la sintasa de callosa *CALS/GSL* (Li y col., 2023). El genoma de *A. thaliana* contiene doce genes de sintasas de callosa *CALS/GSL* (Chen y col., 2009). Han y col. (2014) reportaron que la mutante *gsl8* de *A. thaliana* impide la acumulación de callosa en los PD y altera el desarrollo de estomas. Como la mutación *gsl8* también ocasionó otras alteraciones del desarrollo, para poder analizar el efecto de la callosa sobre la respuesta del hipocótilo a la luz y a la gravedad, se crearon mutantes *gsl8* condicionadas a dexametasona (*dsGSL8 RNAi*). Adicionalmente, observaron que, los hipocótilos de plántulas *dsGSL8 RNAi*, en presencia de dexametasona, no presentaron el doblamiento característico en respuesta a la gravedad y a la luz, ni la acumulación de callosa en dicha zona. Así que, sus resultados señalaron que la acumulación de callosa fue necesaria para el doblamiento del hipocótilo en respuesta a los dos tropismos evaluados.

Vatén y col. (2011) reportaron que, el gen *CALS3*, que codifica para la sintasa de callosa, se expresa en el haz vascular y en el RAM, y que las raíces de las mutantes de ganancia de función *CALS3* que incluyen a *cals3-1d*, *cals3-2d* y *cals3-3d*, denominadas colectivamente *cals3-d*, presentaban un patrón aberrante de la proteína verde fluorescente (PVF) (GFP, por sus siglas en inglés: Green Fluorescent Protein) que marca el movimiento, codificada por *pSUC2::GFP*. Estos investigadores, además observaron que GFP se movilizó en el haz vascular en las plántulas control *pSUC2::GFP*, en tanto que en la línea *cals3-1d* homocigota, la GFP desapareció y su movimiento se restableció parcialmente en la línea heterocigota *cals3-1d/+*. Y también documentaron que las plántulas *cals3-d* presentaron una

raíz primaria extremadamente corta y una mayor acumulación de callosa (detectada por tinción con azul de anilina) respecto a la línea silvestre.

La callosa influye en el desarrollo de las raíces laterales, las cuales se inducen a partir de los primordios existentes en ellas y cuyo desarrollo transcurre a través de siete etapas. En la etapa I, las células fundadoras del periciclo son marcadas con auxinas; posteriormente, en las etapas II-VII, las células se van dividiendo y formando un domo que, conforme crece, va rompiendo sucesivamente las capas de la endodermis, la corteza, hasta llegar a la epidermis. Este desarrollo está regulado por las auxinas que, en primer lugar, marcan a las células del periciclo que van a dar lugar a los primordios y posteriormente las auxinas se movilizan hacia la punta del domo conforme crece el primordio hasta llegar a los meristemas de las raíces laterales (Malamy y Benfey, 1997; Torres-Martínez y col., 2019).

Las proteínas PDLP5 ayudan al posicionamiento de la callosa en el cuello de los PD y por lo tanto contribuyen al cierre del canal. Sager y col. (2020) observaron que, en las etapas I-II del desarrollo de los primordios de las raíces laterales (PRL), las PDLP5 se localizaron en la endodermis, mientras que en las etapas IV-VI, se identificaron en la corteza y en la epidermis, que es cuando ya ha emergido la RL. También detectaron que el patrón de localización de las PDLP5 fue similar al del transportador de flujo de las auxinas LAX3 durante el desarrollo de los PRL y posteriormente comprobaron que la expresión de *PDLP5* depende de las auxinas. LAX3 regula el flujo de auxinas hacia las células que rodean al PRL y al cerrar los PD se impide la disipación de auxinas y con ello se asegura la emergencia de las RL. Estos investigadores, además observaron un fenotipo contrastante entre las mutantes *pdlp5-1* y las líneas de sobreexpresión *PDLP5OE*. Las plántulas de la mutante *pdlp5-1* mostraron un mayor número de raíces laterales largas, en tanto que las plántulas *PDLP5OE* presentaron raíces laterales escasas y cortas,

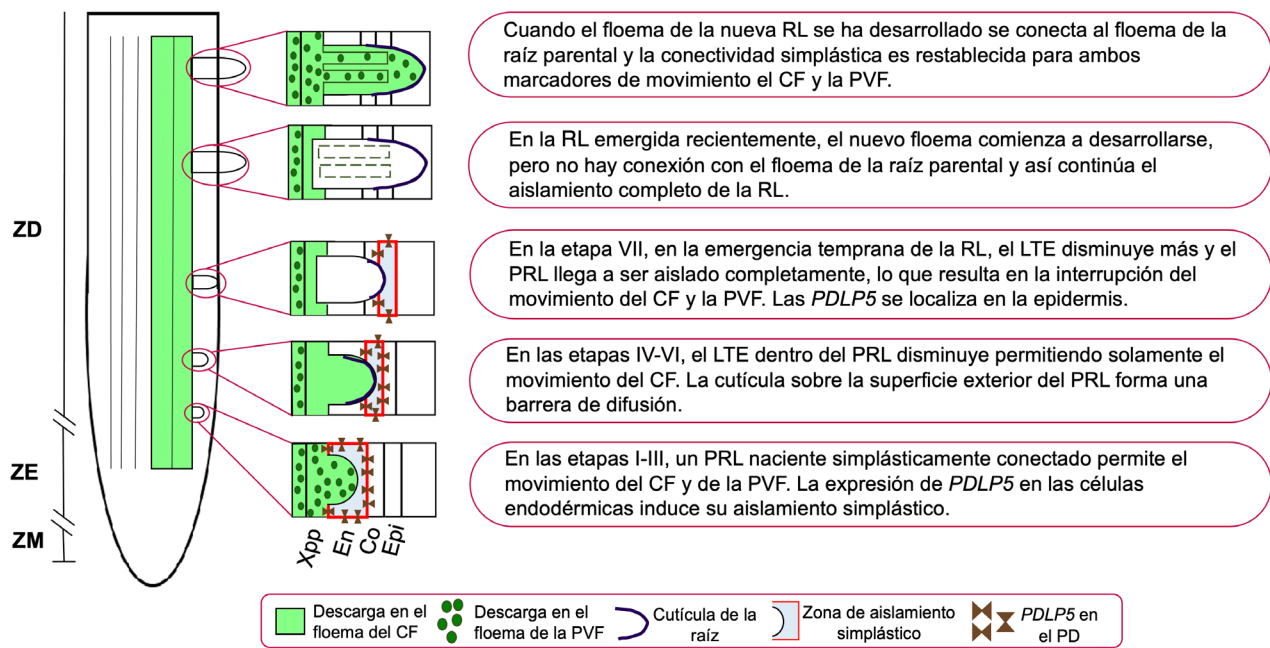
comportamiento que atribuyeron a un desarrollo acelerado de los PRL en *pdlp5-1* y a un retraso en dicho desarrollo en la línea *PDLP5OE*.

Sager y col. (2021), establecieron un modelo que propone que en diferentes etapas del desarrollo de los PRL se presenta un aislamiento simplástico transitorio. En las etapas I-III, el PRL está conectado al floema de la raíz primaria y las proteínas PDLP5 se posicionan sobre las células de la endodermis. En los estadios IV-VI, las *PDPL5* se localizan en la corteza impidiendo el movimiento de la GFP, mientras que en la etapa VII, las PDLP5 se posicionan en la epidermis quedando el PRL

aislado simplásticamente del floema de la raíz primaria. Una vez que la raíz lateral emerge, esta desarrolla su floema y se restablece la conexión simplástica entre la raíz lateral y el floema de la raíz primaria (Figura 5).

Otro ejemplo de la participación de la callosa en el desarrollo de las RL, fue el observado en las plántulas *pdbg1,2* (mutantes dobles de las glucanasas, donde los PD están cerrados debido a que no hay degradación de callosa).

Estas plántulas presentaron en el haz vascular de la raíz primaria una mayor acumulación de callosa y un incremento en la densi-



Fuente: Modificado a partir de Sager y col. (2021).

Figura 5. Posicionamiento de las proteínas *PDPL5* durante el desarrollo de los primordios de las raíces laterales (PRL). Marcadores de movimiento: verde claro corresponde al diacetato de carboxifluoresceína (CF), los puntos verde oscuro a la proteína verde fluorescente (PVF). Abreviaciones: ZM, zona meristemática; ZE: zona de elongación; ZD: zona de diferenciación; LTE: límite de tamaño de exclusión; RL: raíces laterales; Xpp: células del polo del xilema del periciclo; En: endodermis; Co: corteza; Epi: epidermis; PDLP5: PLASMO-DESMATA-LOCATED PROTEIN 5. Figure 5. PDLP5 protein positioning during the development of lateral root primordia (LRP). Movement markers: light green corresponds to carboxyfluorescein diacetate (CF), dark green dots to green fluorescent protein (GFP). Abbreviations: MZ, meristematic zone; EZ, elongation zone; DZ, differentiation zone; SEL, size exclusion limit; LR: lateral development; Xpp, xylem pole pericycle cells; En, endodermis; Co, cortex; Epi, epidermis; PDLP5, PLASMODESMATA-LOCATED PROTEIN 5.

dad de las raíces laterales respecto a las plántulas silvestres. Al observar con más detalle plántulas de estas mutantes, notaron que, en el sitio donde normalmente se forma un PRL aparecen varios, lo que resulta en un mayor número y densidad de raíces laterales. Los autores concluyeron que el transporte simplástico a través de los PD es crítico para la iniciación y el posicionamiento adecuado de los PRL (Benitez-Alfonso y col., 2013).

CONCLUSIONES

Las auxinas, fitohormonas generadas en la parte aérea de la planta, se distribuyen a través del transporte polar (TPA) y simplástico (TS) hacia todos los tejidos. Su transporte, distribución y regulación son esenciales para el desarrollo de las plantas, por su función organogénica. En *Arabidopsis thaliana*, el aislamiento simplástico transitorio de las auxinas en el floema de la raíz primaria, es determinante para la emergencia de las raíces laterales. Esta acción se regula a través de las proteínas PDL5, que ayudan al posicionamiento de la callosa en el cuello de los plasmodesmos (in-

duciendo su cerrado); además de que el flujo de las auxinas hacia las células que rodean los primordios de las raíces laterales es ajustado por LAX3. Una vez que la raíz lateral emerge, esta desarrolla su floema y se restablece la conexión simplástica entre la raíz lateral y el floema de la raíz primaria. Adicional al TPA, el TS de las auxinas coadyuva al desarrollo vegetal. Entender los mecanismos moleculares que regulan la arquitectura radicular es importante para mejorar la eficiencia en la adsorción de nutrientes y por su potencial impacto en el rendimiento de cultivos de importancia agronómica.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), E. C. F., es becario del CONAHCYT, México (801093).

DECLARACIÓN DE CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declararon no tener conflictos de intereses de ningún tipo.

REFERENCIAS

- Amsbury, S., Kirk, P., and Benítez-Alfonso, Y. (2018). Emerging models on the regulation of intracellular transport by plasmodesmata-associated callose. *Journal of Experimental Botany*. 69(1): 105-115.
- Band, R. L. (2021). Auxin fluxes through plasmodesmata. *New Phytologist*. 231(5): 1686-1692.
- Barr, Z. and Tilsne, J. (2023). Cell-to-cell connectivity assays for the analysis of cytoskeletal and other regulators of plasmodesmata. *Methods in Molecular Biology*. 2604: 193-202.
- Benitez-Alfonso, Y., Faulkner, C., Pendle, A., Miyashima, S., Helariuta, Y., and Maule, A. (2013). Symplastic intercellular connectivity regulates lateral root patterning. *Development Cell*. 26(2): 136-147.
- Brunkard, J. O. (2020). Exaptive evolution of target of rapamycin signaling in multicellular eukaryotes. *Development Cell*. 54(2): 142-155.
- Cao, X., Yang, H., Shang, C., Sang, M., Liu, L., and Cheng, J. (2019). The roles of auxin biosynthesis YUCCA gene family in plants. *International Journal of Molecular Science*. 20(24): 6343.
- Chang, W., Guo, Y., Zhang, H., Liu, X., and Guo, L. (2020). Same actor in different stages: Genes in shoot apical meristem maintenance and floral meristem determinacy in *Arabidopsis*. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 8: 89.
- Chen, X. Y., Liu, L., Lee, E., Han, X., Rim, Y., Chu, H., and Kim, J. Y. (2009). The *Arabidopsis* callose synthase gene *GSL8* is required for cytokinesis and cell patterning. *Plant Physiology*. 150(1): 105-113.
- Faulkner, C. (2018). Plasmodesmata and the symplast. *Current Biology*. 28(24): R1374-R1378.
- Finet, C. and Jaillais, Y. (2012). AUXOLOGY: When auxin meets plant evo-devo. *Developmental Biology*. 365(1): 19-31.
- Fuchs, M. and Lohmann, J. U. (2020). Aiming for the top: non-cell autonomous control of shoot stem cell in *Arabidopsis*. *Journal Plant Research*. 133: 297-309.
- Gaillochet, C. and Lohmann, J. U. (2015). The never-ending story: from pluripotency to plant developmental plasticity. *Development*. 142(13): 2237-

2249.

Gao, C., Liu, X., De-Storme, N., Jensen, K. H., Xu, Q., Yang, J., ..., and Liesche, J. (2020). Directionality of plasmodesmata-mediated transport in Arabidopsis leaves support auxin channeling. *Current Biology*. 30(10): 1970-1977.

García-Gómez, M. L., Garay-Arroyo, A., García-Ponce, B., Paz-Sánchez, M., and Álvarez-Buylla, E. R. (2021). Hormonal regulation of stem cell proliferation at the *Arabidopsis thaliana* root stem cell niche. *Frontiers in Plant Science*. 12: 628491.

Habets, M. E. J. and Offringa, R. (2014). PIN-driven polar auxin transport in plant developmental plasticity: a key target for environmental and endogenous signals. *New Phytologist*. 203(2): 362-377.

Han, H., Adamowski, M., Qi, L., Alotaibi, S. S., and Friml, J. (2021). PIN-mediated polar auxin transport regulations in plant tropic response. *New Phytologist*. 232: 510-522.

Han, X., Hyun, T. K., Zhang, M., Kumar, R., Koh, E. J., Kang, B. H., and Kim, J. Y. (2014). Auxin-callose-mediated plasmodesmal gating is essential for tropic auxin gradient formation and signaling. *Developmental Cell*. 28(2): 132-146.

Hernández-Hernández, V., Benítez, M., and Boudaoud, A. (2020). Interplay between turgor pressure and plasmodesmata during plant development. *Journal of Experimental Botany*. 71(3): 768-777.

Hussain, S., Nanda, S., Zhang, J., Rehmani, M. I. A., Suleman, M., Li, G., and Hou, H. (2021). Auxin and cytokinin interplay during leaf morphogenesis and phyllotaxy. *Plants*. 10(8): 1732.

Jiang, Y., Zheng, W., Li, J., Lui, P., Zhong, K., Jin, P., ..., and Chen, J. (2021). NbWRKY40 positively regulates the response of *Nicotiana benthamiana* to tomato mosaic virus via salicylic acid signaling. *Frontiers in Plant Science*. 11: 603518.

Kumar, N. and Iyer-Pascuzzi, A. S. (2020). Shedding the last layer: Mechanisms of root cap cell release. *Plants*. 9(3): 308.

Lee, H., Ganguly, A., Lee, R. D., Park, M., and Cho, H. T. (2020). Intracellular localized PIN-FORMED8 promotes lateral root emergence in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*. 10: 1808.

Leyser, O. (2018). Auxin signaling. *Plant Physiology*. 176(1): 465-479.

Li, N., Lin, Z., Yu, P., Zeng, Y., Du, S., and Huang, L. J. (2023). The multifarious role of callose and callose synthase in plants development and envi-

ronment interactions. *Frontiers in Plant Science*. 14: 1183402.

Li, R., Wei, Z., Li, Y., Shang, X., Cao, Y., Duan, L., ..., and Ma., L. (2022a). Ski-interacting protein interacts with shoot meristem less to regulate shoot apical meristem formation. *Plant Physiology*. 189(4): 2193-2209.

Li, Z., Liu, S. L., Montes-Serey, C., Walley, J. W., and Aung, K. (2022b). Plasmodesmata-located proteins regulate plasmodesmal function at specific cell interface in Arabidopsis. *BioRxiv*. 08.05.50299.

Liu, J., Zhang, L., and Yan, D. (2021). Plasmodesmata-involved battle against pathogens and potential strategies for strengthening hosts. *Frontiers in Plant Science*. 12: 644870.

Malamy, J. E. and Benfey, P. N. (1997). Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. *Development*. 124(1): 33-44.

Mellor, N. L., Voß, U., Janes, G., Bennett, M. J., Wells, D. M., and Band, L. R. (2020). Auxin fluxes through plasmodesmata modify root-tip auxin distribution. *Development*. 147(6): dev181669.

Michniewicz, M., Brewer, P. B., and Friml, J. (2007). Polar auxin transport and asymmetric auxin distribution. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*. 5: e0108.

Mishra, B. S., Sharma, M., and Laxmi, A. (2022). Role of sugar and auxin crosstalk in plant growth and development. *Physiologia Plantarum*. 174(1): e13546.

Nie, P., Li, X., Wang, S., Guo, J., Zhao, H., and Niu, D. (2017). Induced system resistance against *Botrytis cinerea* by *Bacillus cereus* AR156 through a JA/ET- and *NPR1*-dependent signaling pathway and activates PAMP-triggers immunity in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*. 8: 238.

Nishikawa, S., Zinkl, G. M., Swanson, R. J., Maruyama, D., and Preuss, D. (2005). Callose (beta-1,3 glucan) is essential for Arabidopsis pollen wall patterning, but not tube growth. *BMC Plant Biology*. 5(1): 1-9.

Ötvös, K., Marconi, A., Vega, A., O'Brien, J., Johnson, A., Abualia, R., and Benková, E. (2019). Modulation of plant root growth by nitrogen source-defined regulation of polar auxin transport. *The EMBO Journal*. 40(3): e106862.

Peris, L. C. I., Rademacher, E. H., and Weijers, D. (2010). Green beginnings-pattern formation in the early plant embryo. *Current Topics in Developmental Biology*. 91: 1-27.

- Peters, W. S., Jensen, K. H., Stone, H. A., and Knoblauch, K. (2021). Plasmodesmata and the problems with size: Interpreting the confusion. *Journal of Plant Physiology*. 257: 153341.
- Robert, H. S. and Friml, J. (2009). Auxin and other signal on the move in plants. *Nature Chemical Biology*. 5: 325-332.
- Rosquete, M. R., Barbez, E., and Kleine-Vehn, J. (2012). Cellular auxin homeostasis: gatekeeping in housekeeping. *Molecular Plant*. 5(4): 772-786.
- Rutschow, H. L., Baskin, T. I., and Kramer, E. M. (2011). Regulation of solute flux through plasmodesmata in the root meristem. *Plant Physiology*. 155(4): 1817-1826.
- Sager, R., Bennett, M., and Lee, J. Y. (2021). A tale of two domains pushing lateral roots. *Trends in Plant Science*. 26(8): 770-779.
- Sager, R., Wang, X., Hill, K., Yoo, B. C., Caplan, J., Nedo, A., and Lee, J. Y. (2020). Auxin-dependent control of a plasmodesmal regulator creates a negative feedback loop modulating lateral root emergence. *Nature Communications*. 11(1): 364.
- Sauer, M. and Kleine-Vehn, J. (2019). PIN-FORMED and PIN-LIKES auxin transport facilitators. *Development*. 146(15): dev168088.
- Scarpella, E., Barkoulas, M., and Tsiantis, M. (2010). Control of leaf and vein development by auxin. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2(1): a001511.
- Schaller, G. E., Bishopp, A., and Kieber, J. J. (2015). The Yin-Yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development. *The Plant Cell*. 27(1): 44-63.
- Scheres, B. (2007). Stem-cell niches: nursery rhymes across kingdoms. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. 8(5): 345-354.
- Simpson, C., Thomas, C., Findlay, K., Bayer, E., and Maule, A. J. (2009). An *Arabidopsis* GPI-anchor plasmodesmal neck protein with callose binding activity and potential to regulate cell to-cell trafficking. *The Plant Cell*. 21(2): 581-594.
- Strotmann, A. I. and Stahl, Y. (2021). At the root of quiescence: function and regulation of the quiescent center. *Journal of Experimental Botany*. 72(19): 6716-6726.
- Taiz, L. and Zeiger, E. (2010). Auxin: The first discovered plant growth hormone. In L. Taiz, L. and E. Zeiger (Eds.), *Plant Physiology*, (Fifth edition). (pp. 545-582). Massachusetts U.S.A. Sinauer Associates Inc, Publishers.
- Tee, E. E., Johnston, M. G., Papp, D., and Faulkner, C. (2023). A PDLP-NHL3 complex integrates plasmodesmal immune signaling cascades. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 120(17): e2216397120.
- Thomas, C. L., Mayer, E. M., Ritzenthaler, C., Fernandez-Calvino, L., and Maule, A. J. (2008). Specific targeting of a plasmodesmal protein affecting cell-to-cell communication. *PLoS Biology*. 6(1): e7.
- Torres-Martínez, H. G., Rodríguez-Alonso, G., Shishkova, S., and Dubrovsky, J. G. (2019). Lateral root primordium morphogenesis in angiosperms. *Frontiers in Plant Science*. 10: 206.
- Tylewicz, S., Petterle, A., Marttila, S., Miskolczi, P., Azeez, A., and Bhalerao, R. P. (2018). Photoperiodic control of seasonal growth is mediated by ABA action on cell-cell communication. *Science*. 350(6385): 212-215.
- Uchida, N. and Torii, K. U. (2019). Stem cells within the shoot apical meristem: identity, arrangement and communication. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 76(6): 1067-1080.
- Vatén, A., Dettmer, J., Wu, S., Stierhor, Y. D., Miyashima, S., Yadav, S. R., ..., and Helariutta, Y. (2011). Callose biosynthesis regulates symplastic trafficking during root development. *Developmental Cell*. 21(6): 1144-1155.
- Vázquez-Chimalhua, E., López-Bucio, J., Valencia-Cantero, E. y Beltrán-Peña, E. (2018). Mecanismos moleculares que controlan el desarrollo de los meristemas en plantas. En E. Beltrán-Peña, J. López-Bucio y M. Martínez-Trujillo (Eds.), *Fronteras en la biología: Señalización y comunicación de las plantas* (pp. 28-39). Morelia: Morevalladolid.
- Vicente-Hernández, A., Salgado-Garciglia, R., Valencia-Cantero, E., Ramírez-García, A., García-Juárez, P., and Macías-Rodríguez, L. (2019). *Bacillus methylotrophicus* Ma-96 stimulates the growth of strawberry (*Fragaria X ananassa* 'Aromas') plants *in vitro* and slows *Botrytis cinerea* infection by two different methods of interaction. *Journal of Plant Growth Regulation*. 38(3): 765-777.
- Wang, A. (2021). Cell-to-cell movement of plant viruses via plasmodesmata: a current perspective on potyviruses. *Current Opinion in Virology*. 48: 10-16.
- Wang, Y. and Jiao, Y. (2023). Cell signaling in the shoot apical meristem. *Plant Physiology*. 193(1): 70-82.
- Wu, S. W., Kumar, R., Iswanto, A. B. B., and Kim, J. Y. (2018). Callose balancing at plasmodesmata. *Journal*

of *Experimental Botany*. 69(22): 5325-5339.

Zambryski, P. (2004). Cell-to-cell transport of proteins and fluorescent tracers via plasmodesmata during plant development. *Journal of Cell Biology*. 164(2):165-168.

Zambryski, P. and Crawford, K. (2000). Plasmodesmata: gatekeepers for cell-to-cell transport of developmental signals in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 16: 393-421.

Zavaliev, R., Ueki, S., Epel, B. L., and Citovsky, V. (2011). Biology of callose (β -1,3-glucan) turnover at plasmodesmata. *Protoplasma*. 248: 117-130.

Zažímolová, E., Krecek, P., Skůpa, O., Hoyerová, K., and Patrásek, J. (2007). Polar transport of the plant hormone auxin- the role of PIN-FORMED (PIN) proteins. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 64(13): 1621-1637.

Zhang, J. and Peer, W. A. (2017). Auxin homeostasis: the DAO of catabolism. *Journal of Experimental Botany*. 68(12): 3145-3154.

Zhang, Y., Yu, J., Xu, X., Wang, R., Liu, Y., Huang, S., ..., and Wei, Z. (2022). Molecular mechanisms of diverse auxin responses during plant growth and development. *International Journal of Molecular Science*. 23(20): 12495.