

Cualquiera de nosotros que haya paseado alguna vez por el campo en primavera, es muy probable que, invadido por la visión bucólica e idílica del paisaje no se haya percatado de los detalles más curiosos de este ecosistema en plena acción. Detrás de la calma aparente de este panorama, si enfocamos nuestra atención en las hojas, flores y tallos de sus verdes integrantes y ralentizamos el tiempo que empleamos en observarles, uno puede descubrir de súbito el atareado mundo vegetal.

La hoja vegetal se puede asemejar en ocasiones a una pista de aterrizaje para cientos de artrópodos que, por razones alimentarias deciden "tomar tierra" en su superficie foliar y probar suerte. Tras esta llegada de nuevos inquilinos, comienzan a aparecer los primeros síntomas de vida extrafoliar y la colonización empieza a dejar su rastro tras la reproducción de los colonos. Sobre la hoja comienzan a aparecer huevos y larvas, que dejan un rastro destructivo a medida que completan su ciclo de desarrollo.

¿Qué ocurre entonces? ¿Son las plantas tan pasivas como nos puede hacer creer su aparente inmovilidad? Nada más alejado de la realidad, ya que, al igual que el mecanismo de defensa animal, disponen de toda una artillería pesada para protegerse del patógeno o en el caso vegetal, también de la plaga que la ataca. Estas barreras de defensa pueden ser pasivas o activas; las primeras son capaces de alejar al depredador de su superficie o hacer su estancia en ella lo menos amena posible, por ejemplo desarrollando estructuras glandulares que secretan sustancias tóxicas para el artrópodo e impiden la alimentación y el crecimiento de su progenie.

Pero si esta táctica de defensa no funciona, siempre existe la posibilidad de pedir ayuda a la caballería, ya que en el reino vegetal una de las muchas estrategias ingeniosas para combatir atacantes indeseados consiste en la atracción de depredadores o enemigos naturales de artrópodos, un fenómeno que en la planta de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es provocado por la emisión de compuestos volátiles como los terpenos en respuesta al ataque de herbívoros fitopatógenos, daño mecánico o aplicación artificial de la hormona metil jasmonato (Baldwin, 2001).

Como si de puestos de control en un campo de batalla se tratase, las estructuras glandulares de la superficie foliar que producen algunos de estos compuestos químicos de defensa vegetal, se encargan de detectar, alertar y participar de forma activa mediante la liberación de su contenido. De hecho, recientemente se ha propuesto la teoría de que los tricomas glandulares presentes en ciertas especies vegetales pueden actuar como mecanorreceptores o sensores de la presencia de herbívoros en su superficie (Peiffer et al. 2009).

La respuesta de los atacantes, por supuesto, no se hace esperar, de modo que plagas de artrópodos y patógenos como bacterias, hongos y virus, han desarrollado multitud de estrategias para esquivar los mecanismos de defensa de la planta. Sin embargo, las

plantas disponen de un Sistema Inmune específico que consiste en el reconocimiento de la agresión y del propio agresor disparando toda una cascada de respuestas de defensa cuyo cometido es alertar al resto de órganos vegetales de la existencia de peligro y, de este modo, preparar sus estructuras para ofrecer una resistencia generalizada en lo que se denomina Respuesta Sistémica. Esto requiere de la existencia de moléculas señalizadoras que se movilizan a través de los tejidos vegetales e inducen la expresión de genes relacionados con la defensa, las hormonas vegetales. Son ellas las protagonistas a nivel molecular de esta historia consiguiendo, cual eficientes emisarias, transmitir el tipo de contraataque necesario para vencer en la resistencia al patógeno o plaga.

Un ejemplo de este tipo de respuestas es la ruta de señalización controlada por la hormona vegetal metil jasmonato, involucrada en la Respuesta sistémica inducida cuya biosíntesis y liberación se dispara tras la detección de, entre otras señales, daño mecánico ocasionado por la alimentación de un insecto herbívoro sobre el tejido foliar. Esta biomolécula desencadena una serie de respuestas de defensa de forma sistémica que varían según la especie de estudio, pero que en plantas donde ha sido ampliamente estudiada como el tomate, conduce a un aumento de la expresión de enzimas inhibidores de proteasas y polifenol oxidasas.

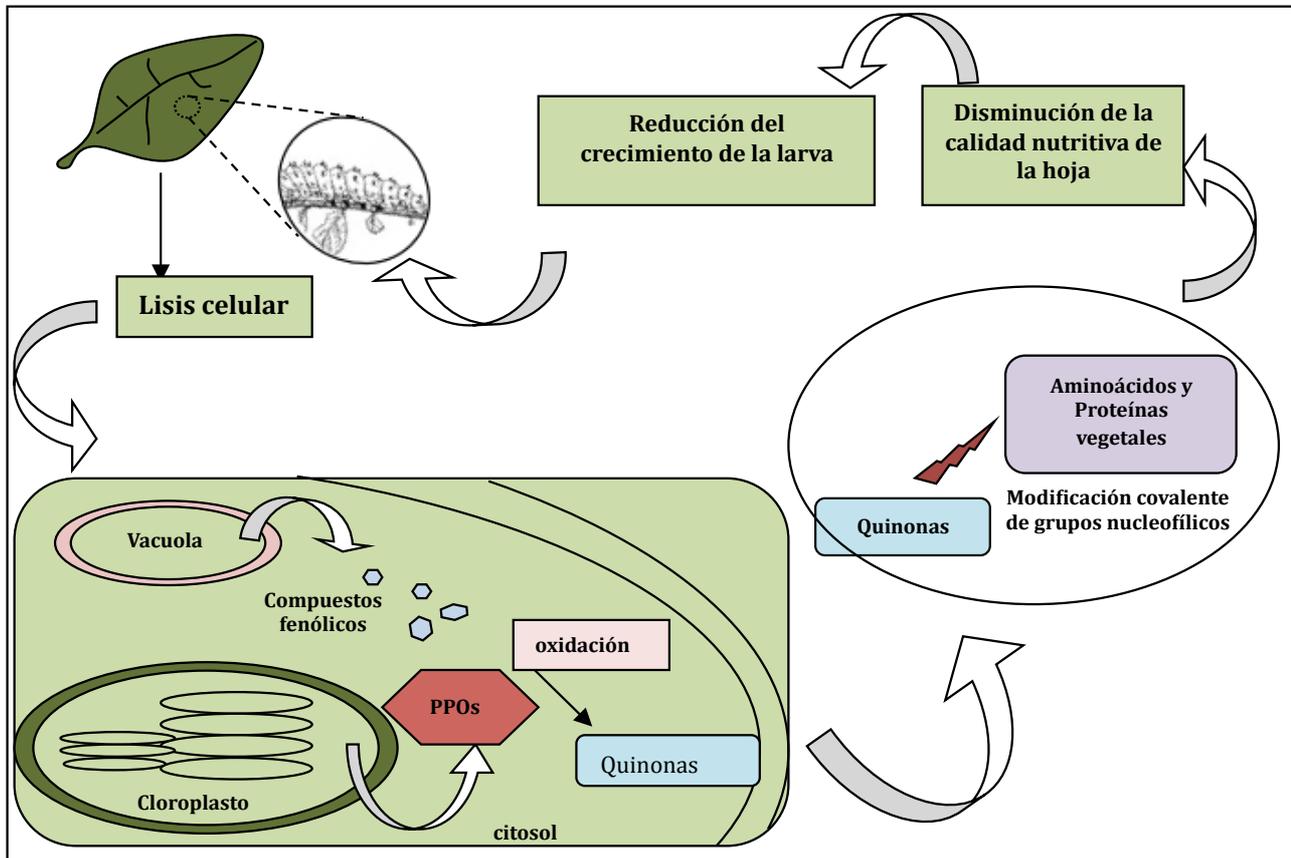
Veamos en detalle cómo pueden estos elementos ayudar en la defensa vegetal en una planta modelo como el tomate. Por un lado tenemos a los inhibidores de proteasas, proteínas de defensa que actúan impidiendo la digestión del tejido foliar por parte del insecto herbívoro, ya que inulan la actividad de las enzimas digestivas del artrópodo. En el caso de la enzima polifenol oxidasa, su actividad catalítica consiste en la oxidación de compuestos fenólicos convirtiéndolos en especies altamente reactivas con una afinidad de unión por los grupos nucleofílicos $-NH_2$ y $-SH$ de algunos aminoácidos y proteínas. En el interior celular, el enzima polifenol oxidasa y su sustrato se encuentran en compartimentos distintos, sin embargo, cuando ocurre la rotura de los tejidos vegetales, esta compartimentación desaparece ocasionada por la lisis celular entrando en contacto enzima y sustrato.

Ahora volvamos a esa pista de aterrizaje que constituye la superficie foliar, la alimentación de algunas plagas como la oruga *Spodoptera litura* F., provoca la liberación de los compuestos fenólicos y la extrusión de enzimas oxidativas como la polifenol oxidasa. La alteración de los aminoácidos en presencia de estos compuestos oxidados hace de la planta un recurso alimenticio menos saludable o nutritivo para la oruga, ya que se reduce la digestibilidad de las proteínas de la dieta y la biodisponibilidad de aminoácidos, lo que conduce a un aumento de la tasa de mortalidad (Stout et al. 1998; Mahanil et al. 2008) (Figura 1).

En definitiva, los mecanismos de defensa descritos constituyen una pequeña representación de la diversidad de estrategias que los organismos vegetales han desarrollado para vencer los pormenores de su limita-

da movilidad, fruto de los requisitos de diseño evolutivo, y resistir el continuo ir y venir de insectos herbívoros que, lejos de ser huéspedes amigables, mastican sus hojas, succionan el floema y les transmiten en determinadas ocasiones enfermedades víricas.

Agradecimientos: La autora del artículo agradece al Dr. Antonio Heredia la lectura crítica y sus comentarios acerca de este manuscrito y al Dr. Rafael Fernández Muñoz por transmitirle sus conocimientos sobre defensa vegetal.



49

Figura 1. Descripción del mecanismo de oxidación dependiente de oxígeno de compuestos fenólicos mediante la acción de la enzima Polifenol oxidasa (PPO), que ocurre tras la rotura de los tejidos vegetales debido a la alimentación de insectos herbívoros.

Bibliografía citada:

Kessler A. and Baldwin I.T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile Emissions in Nature. Science 291: 2141-2144, 2001.
 Peiffer M, Tooker J.F, Luthe D.S, and Felton G.W. Plants on early alert: glandular trichomes as sensor for insect herbivores. New Phytol 188: 644-656, 2009.
 Stout M. J, Kathi V, Workman R. M, Bostock and Sean S, Dufey. Specificity of induced resistance in the tomato, Lycopersicon esculentum. Oecologia 113: 74-81, 1998.
 Mahanil S, Attajarusit J, Stout M. J, and Thipyapong P. Overexpression of tomato polyphenol oxidase increases resistance to common cutworm. Plant Sci 174: 456-466, 2008.