



# Las plantas y sus ACUAPORINAS

Julio César Amezcua Romero y Rosario Vera Estrella

El agua es indispensable para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Actúa como disolvente de los iones y moléculas del interior de las células, participa en procesos metabólicos como la fotosíntesis y la respiración celular, y controla el volumen de las células. Pero, ¿cómo llega el agua al interior de las células?

El movimiento de las moléculas de agua a través de las membranas celulares, no sólo de las plantas sino también de los animales, hongos y bacterias, se puede llevar a cabo de dos maneras: por *difusión simple* a través de la bicapa lipídica que forma la membrana, y por *difusión facilitada*, asistida por unas proteínas incrustadas en la membrana llamadas *acuaporinas*. El transporte del agua por difusión simple es lento y en pequeñas cantidades, debido al carácter hidrofóbico –repelente al agua– de la bicapa lipídica. Por el contrario, el transporte del agua por difusión facilitada es rápido y en grandes cantidades, y además puede ser controlado por las células, ya que usan a las acuaporinas como medio de transporte.

## ¿Qué son las acuaporinas?

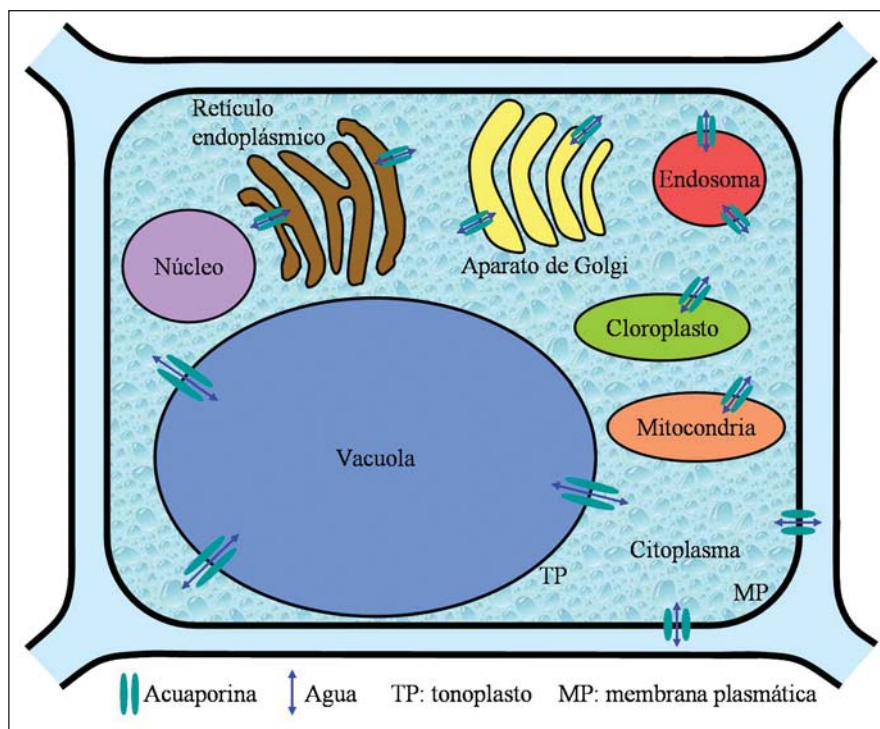
Son proteínas que forman poros en las membranas celulares, a través de los cuales se mueve el agua por ósmosis, en respuesta a diferencias en las concentraciones de agua en ambos lados de las membranas. Hasta el momento se han encontrado acuaporinas en todas las especies de plantas en las cuales se han

buscado: maíz (*Zea mays*), tabaco (*Nicotiana tabacum*), espinaca (*Spinacea oleracea*), arroz (*Oryza sativa*), jitomate (*Lycopersicum esculentum*), rábano (*Raphanus sativus*), soya (*Glycine max*) y álamo de California (*Populus thrichocarpa*), entre otras.

A diferencia de animales, hongos y bacterias, las plantas tienen una gran cantidad de acuaporinas. Se han identificado alrededor de 60 en el álamo de California, 33 en el arroz y 35 en *Arabidopsis thaliana*. Las acuaporinas se encuentran en todos los tejidos y órganos de las plantas; sin embargo, no todas están presentes en las mismas células ni en los mismos tejidos y órganos. Algunas acuaporinas se encuentran presentes en células, tejidos u órganos durante todo el ciclo de vida de las plantas, mientras que otras sólo aparecen durante alguna etapa específica del desarrollo, o bajo ciertas condiciones ambientales. La gran diversidad de las acuaporinas en las plantas denota la importancia que deben tener estas proteínas durante el crecimiento y desarrollo de las plantas.

A nivel celular se han encontrado acuaporinas en la mayoría de las membranas celulares, como la plasmática y la de organelos celulares como las vacuolas (también llamada *tonoplasto*), el retículo endoplásmico, la membrana interna del cloroplasto, la de los endosomas, la del aparato de Golgi y la de la mitocondria. Esta distribución tan amplia refleja la importancia que tiene para las células el controlar el transporte del agua a través de sus membranas, ya que deben mantener un volumen lo más constante posible tanto en el





**Figura 1.** Localización de las acuaporinas en las membranas celulares de las plantas.

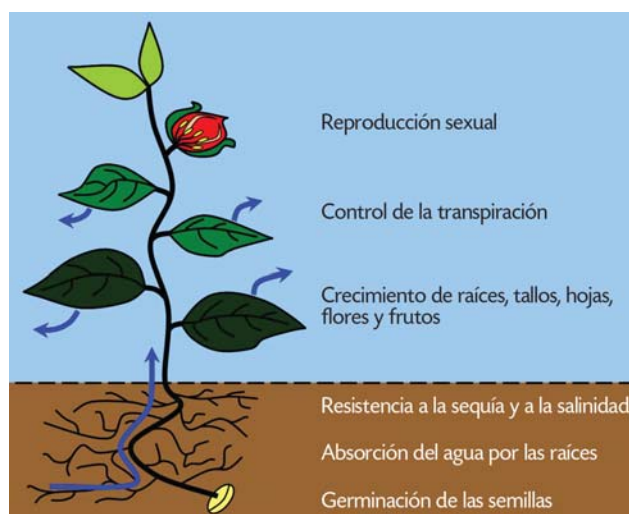
citoplasma como en los organelos. Un exceso de agua puede diluir demasiado a las moléculas que participan en las reacciones metabólicas, y así evitar su interacción, o incluso podría hacer que los organelos se hincharan demasiado hasta reventar. Por el contrario, la falta de agua inhibiría procesos metabólicos tales como la fotosíntesis y la respiración, provocando la muerte de las células y la consecuente muerte de la planta. Afortunadamente, las acuaporinas controlan el movimiento del agua a través de las membranas celulares, y las células regulan tanto la abundancia como la actividad de dichas proteínas. Por consiguiente, pueden controlar la cantidad de agua que entra y sale de ellas.

Las acuaporinas de las plantas cumplen diversas funciones, que se describen a continuación.

### Absorción del agua por las raíces

El proceso fisiológico más obvio en el cual se puede investigar la función de las acuaporinas en las plantas es, sin duda, la absorción del agua por las raíces. Mediante distintas técnicas de detección se han localizado el ácido ribonucleico (ARN) mensajero

y la proteína de algunas acuaporinas en las células de la endodermis, la exodermis y los tejidos vasculares de las raíces del maíz, el rábano y de *M. crystallinum*, lo que sugiere que dichas acuaporinas deben participar en el transporte del agua hacia el interior de la raíz hasta el tejido vascular. Sin embargo, la evidencia funcional de que el agua efectivamente se transporta hacia



**Figura 2.** Funciones de las acuaporinas en las plantas.

el interior de las raíces a través de las acuaporinas proviene del uso tanto de inhibidores de su actividad como de plantas en las cuales se ha suprimido la expresión de alguna de ellas.

Se ha mostrado que al tratar con mercurio plantas como la choya (*Opuntia acanthocarpa*), el álamo temblón (*Populus tremuloides*), el jitomate (*Solanum lycopersicum*), la cebolla (*Allium cepa*), el trigo (*Triticum aestivum*), el chile (*Capsicum annuum*), el melón (*Cucumis melo*), la cebada (*Hordeum vulgare*) y el betabel (*Beta vulgaris*), se disminuye hasta en un 90 por ciento el movimiento del agua a través de sus raíces. Como el mercurio es un inhibidor de la actividad de algunas acuaporinas, la disminución observada indica que estas proteínas participan en el movimiento del agua a través de las raíces de dichas plantas. Además, se ha demostrado que al suprimir la expresión de genes de acuaporinas en plantas de tabaco y de *A. thaliana* también se reduce el movimiento del agua a través de sus raíces.

### Control de la transpiración

El xilema es el tejido vascular que se encarga de transportar el agua y los minerales disueltos en ella desde las raíces hasta las hojas, pasando por el tallo. Una vez que llega a las hojas, el agua se distribuye por todas las células que las forman. No obstante, la mayor cantidad de esta agua (hasta 99 por ciento) se pierde hacia la atmósfera por evaporación a través de unos poros llamados estomas. A esta pérdida del agua por las hojas se le conoce como transpiración y, en efecto, supone un gran desperdicio de agua por las plantas.

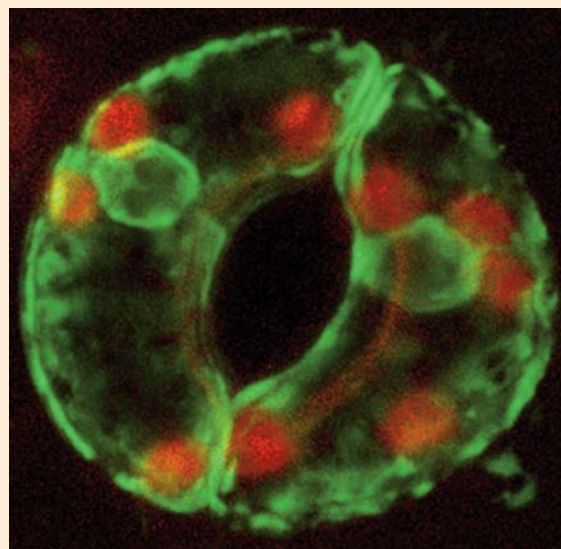
Sin embargo, la abertura de los estomas tiene una función esencial para las plantas e indispensable para los humanos y todos los animales: tomar el dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) atmosférico y liberar el oxígeno que respiramos los animales, producto de la fotosíntesis. La abertura y cierre de los estomas se controla mediante la toma y pérdida de agua, respectivamente, por las dos células que los forman: las *células guarda*. Mediante distintas técnicas de detección se han encontrado ARN mensajeros y proteínas de varias acuaporinas en las células guarda de las hojas del girasol (*Helianthus annuus*) y de la espinaca, lo que sugiere que las acuaporinas

## LOS ESTOMAS Y LA TRANSPIRACIÓN

Los estomas son poros situados mayormente en el envés (parte de abajo) de las hojas, a través de los cuales se llevan a cabo el intercambio de oxígeno ( $\text{O}_2$ ) por dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) y la pérdida del agua por transpiración. Cada uno de ellos está compuesto por un poro rodeado por dos células epidérmicas llamadas células guarda, por medio de las cuales se regula el intercambio gaseoso y la transpiración.

Si tomamos en cuenta que una planta de maíz transpira aproximadamente 2 litros de agua por día y que un árbol en un bosque puede llegar a transpirar entre 700 y 3,500 litros de agua durante el verano (por día!), la regulación de la abertura y cierre de los estomas se convierte en un proceso fundamental en la fisiología de las plantas.

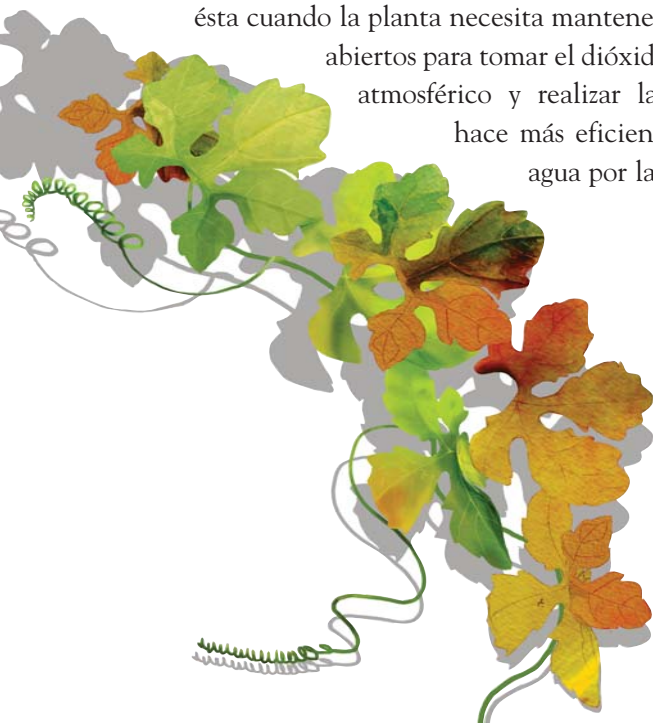
La abertura y el cierre de los estomas se controlan mediante la toma y pérdida de agua, respectivamente, por las dos células guarda que los forman. Cuando las células guarda toman agua hasta ponerse turgentes, es decir, hinchadas debido a la acumulación de agua en su interior, dichas células se curvan de manera que se forma un hueco entre ellas: el poro. Por el contrario, cuando pierden agua, las células guarda pierden turgencia y se vuelven flácidas, lo que ocasiona la pérdida de la curvatura que da origen al poro y el consecuente cierre del estoma.



podieran estar participando en la toma y pérdida del agua por las células guarda y, por tanto, ser el medio por el cual las plantas controlan su transpiración.

Las acuaporinas también podrían estar participando en la transferencia del agua desde el xilema hasta los estomas de las hojas. Se ha reportado que el tratamiento de hojas de girasol y de álamo temblón con mercurio inhibe el movimiento del agua dentro de ellas. Aunque dicha transferencia resultaría perjudicial para las plantas, se debe tomar en cuenta que la pérdida del agua a través de los estomas cumple con dos funciones: 1) enfriar las hojas, pues para evaporarse el agua necesita captar mucha energía, la cual proviene del calor producido durante la absorción de la luz solar para realizar la fotosíntesis. Por consiguiente, cuando el agua se evapora se lleva consigo el calor producido en las hojas, evitando que se quemen por la alta intensidad de los rayos solares. 2) Conducir el agua desde las raíces hasta las hojas: por ser una molécula polar, el agua tiene un extremo cargado negativamente y otro cargado positivamente. El extremo positivo de una molécula de agua atrae al extremo negativo de otra, y de ésta manera se forma una columna de agua en el xilema. Conforme ocurre la evaporación, las moléculas de agua ascienden por el xilema para reemplazar a las moléculas perdidas, y al hacerlo jalan a las moléculas que vienen detrás de ellas en la columna de agua. Por tanto, un aumento en la transpiración de las plantas, mediada por las acuaporinas, en días muy calurosos, aseguraría un mejor control de la temperatura de las hojas, mientras que la disminución de ésta cuando la planta necesita mantener sus estomas

abiertos para tomar el dióxido de carbono atmosférico y realizar la fotosíntesis hace más eficiente el uso del agua por las plantas.



### **Crecimiento de raíces, tallos, hojas, flores y frutos**

El crecimiento de las células vegetales se basa en la acumulación de agua dentro de la vacuola (organelo encargado de mantener el volumen celular, así como de almacenar moléculas útiles para la célula y desechar los desperdicios celulares). La acumulación del agua en la vacuola hace que la célula forzosamente aumente su volumen, y por lo tanto crezca para darle espacio al agua que se está acumulando. Por medio de este mecanismo, todas las células vegetales crecen y alcanzan su tamaño final, dando forma a las raíces, tallos, hojas, flores y frutos.

El hecho de que las células vegetales crezcan por acumulación de agua en su interior sugiere que las acuaporinas participan en el crecimiento celular y, por consiguiente, en el crecimiento de los órganos de las plantas. Se ha observado que la cantidad de ARN mensajero de algunas acuaporinas localizadas en el tonoplasto aumenta durante el crecimiento de las células tanto de raíces como de hojas, tallos, flores y frutos de plantas como el tulipán (*Tulipa gesneriana*), el jitomate, la uva (*Vitis vinifera*) y *Arabidopsis thaliana*. Esto sugiere que dichas acuaporinas pueden estar contribuyendo a la acumulación de agua dentro de las vacuolas durante el crecimiento celular. También se tiene evidencia de que el tratamiento de las raíces del maíz con mercurio bloquea su crecimiento, indicando que se necesita el transporte de agua a través de las acuaporinas para que las raíces crezcan. Igualmente, se ha reportado que en ciertas células de las raíces de la higuera (*Ricinus communis*) hay un aumento tanto de la cantidad de ARN mensajero de una acuaporina localizada en la membrana plasmática como del transporte de agua cuando están creciendo, lo que sugiere que el aumento del transporte de agua se debe, probablemente, al aumento en la cantidad de la acuaporina.

### **Reproducción sexual**

Como sabemos, las flores son los órganos reproductores de las angiospermas (plantas con flores) y están compuestas por sépalos, pétalos, estambres (parte masculina, productora del polen) y pistilo (parte femenina, productora de los óvulos). A su vez, los

estambres están compuestos por filamentos y anteras, dentro de las cuales se localizan los sacos polínicos donde se produce el polen. Precisamente en las anteras ocurre algo fuera de lo común: una deshidratación. De hecho, tanto las anteras como el polen se deshidratan cuando han alcanzado la madurez. La deshidratación de la antera es necesaria para que ésta se rompa y libere el polen, de manera que este último se pueda transportar hasta el pistilo para llevar a cabo la polinización.

Después de la colocación del polen sobre el pistilo, ocurre un evento extraordinario: el polen crece (por acumulación de agua en su interior) hacia el interior del pistilo, creando un tubo polínico a través del cual se transporta el esperma producido por el grano de polen hasta el lugar donde se encuentran los óvulos, para unirse a uno de ellos y llevar a cabo la fertilización. Es debido a esta capacidad que tiene para formar el tubo polínico en presencia de humedad (el pistilo es muy húmedo) que el polen se tiene que deshidratar dentro de las anteras cuando alcanza la madurez y entonces está listo para polinizar; así se evita que el tubo polínico crezca en las anteras. Por último, la fertilización tiene como fin convertir al óvulo fertilizado en una semilla, a partir de la cual se producirá una planta nueva.

Aún no se sabe exactamente como participan las acuaporinas en la reproducción sexual de las plantas; sin embargo, se ha observado que en los granos de polen de *A. thaliana* abunda el ARN mensajero de varias acuaporinas. Se ha propuesto que éstas participan en la deshidratación del polen dentro de las anteras o en el crecimiento del tubo polínico a través del pistilo. Asimismo, se ha reportado que la inhibición de ciertas acuaporinas en la planta de tabaco provoca una deshidratación tardía de las anteras, lo que sugiere que dichas acuaporinas están involucradas en el transporte del agua hacia fuera de las anteras durante su deshidratación.

### Germinación de las semillas

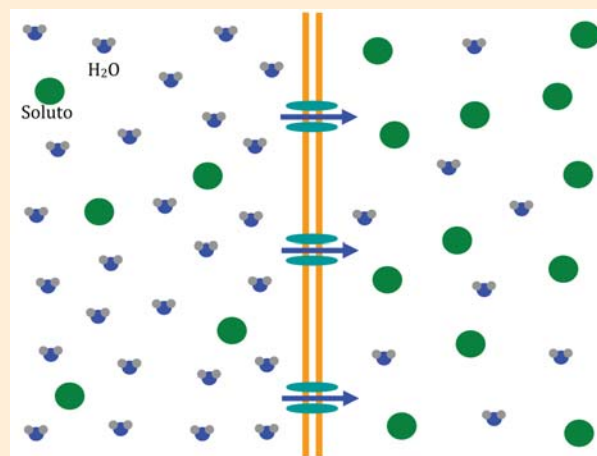
La fertilización de un óvulo tiene como consecuencia la formación de una semilla. En su interior se desarrolla un embrión, a partir del cual se originan todas las células necesarias para formar una planta nueva. Durante el proceso de germinación (crecimiento

activo del embrión), éste tiene que romper la cubierta dura de la semilla para emerger. Esto lo logra mediante la acumulación de una gran cantidad de agua en el interior de sus células, lo que hace que crezca y tenga la fuerza mecánica suficiente (debida a la turgencia) para romper la cubierta de la semilla. Por esta razón, la germinación de las semillas solamente ocurre cuando éstas se encuentran en un ambiente muy húmedo.

## ÓSMOSIS

La ósmosis es el fenómeno biológico referente al movimiento exclusivo del disolvente (líquido en el cual se encuentran disueltos los solutos o materiales que componen una disolución), a través de una membrana que separa dos disoluciones de distinta concentración y que permite solamente el paso del disolvente y no de los solutos a través de ella. En el caso de las células, el agua por supuesto es siempre el disolvente. Y de manera particular, la ósmosis es el proceso que dirige el movimiento del agua desde el suelo hasta el interior de las células de las raíces y desde una célula a otra en las plantas.

Debido a este fenómeno, el agua se mueve espontáneamente desde una región con mucha cantidad de agua y pocos solutos disueltos, hasta una región con poca cantidad de agua y muchos solutos disueltos. Por lo tanto, al igual que otras sustancias que se mueven a través de una membrana, el agua tiende a fluir para equilibrar su concentración en ambos lados.



Una característica peculiar de las semillas es su poco contenido de agua (entre el 5 y el 20 por ciento de su peso), lo que les confiere su apariencia “seca”. Debido a esto, el transporte de agua por ósmosis hacia el interior de las semillas se ve favorecido, lo cual requiere la participación de las acuaporinas.

Y efectivamente, las acuaporinas están involucradas en la germinación. Se ha reportado que la germinación de semillas tanto de nabo (*Brassica napus*) como de tabaco y de arroz está asociada con aumentos en las cantidades de ARN mensajero y de proteína de varias acuaporinas. Asimismo, se ha mostrado que el tratamiento con mercurio reduce tanto la toma de agua en las semillas de chícharo (*Pisum sativum*), así como la germinación de las semillas de *A. thaliana*. Esta evidencia sugiere una participación muy activa de las acuaporinas durante la germinación.

### Resistencia a la sequía y a la salinidad

La sequía y la salinidad (aumento de la cantidad de sales) de los suelos son las principales condiciones ambientales que afectan la productividad de los cultivos agrícolas y el crecimiento y desarrollo de las plantas en general. La sequía se caracteriza por la falta de lluvia y la consecuente escasez de agua en el suelo, mientras que la salinidad se origina por la presencia de grandes cantidades de sales como el cloruro de sodio (NaCl, componente común de la corteza terrestre) en el suelo, debida a la erosión natural de las rocas o a la irrigación con agua con un contenido alto de sales.

Por lo general, tanto la sequía como la salinidad provocan una disminución en el movimiento del agua a través de las raíces de las plantas, como es el caso del jitomate, melón, chile, choya, trigo y *A. thaliana*. Por consiguiente, se afectan seriamente los procesos fisiológicos relacionados con el movimiento del agua dentro de las plantas; por ejemplo, la transpiración. Estos efectos indican que las acuaporinas deben tener una participación muy activa y versátil en la contienda de las plantas contra la sequía y la salinidad.

Las primeras evidencias funcionales que sugirieron que las acuaporinas participan en la respuesta de las



plantas a la sequía y a la salinidad provienen de estudios en los cuales se utilizó el mercurio. Se ha observado que este elemento afecta menos gravemente a plantas como el trigo, el arroz y la choya, cuando se encuentran estresadas por sequía o por salinidad. Estos resultados sugieren que hay una disminución de la cantidad de acuaporinas en las raíces de las plantas cuando éstas se encuentran bajo condiciones de sequía o salinidad, lo cual causa que el mercurio tenga menos efecto en la toma de agua por las raíces de las plantas estresadas.

Con respecto a la expresión de los genes en respuesta a la sequía y a la salinidad, se ha encontrado que las cantidades de ARN mensajero de las acuaporinas pueden aumentar, disminuir o permanecer constantes. Particularmente, se tiene mayor interés en estudiar aquellas acuaporinas cuyos niveles de ARN mensajero cambian, puesto que esto indica que dichas acuaporinas están respondiendo al estrés. En las raíces de girasol, tabaco, arroz, maíz, *A. thaliana*, *M. crystallinum* y de la planta de resurrección (*Crasterostigma plantagineum*) se han descrito, principalmente, disminuciones y uno que otro aumento en las cantidades de ARN mensajero de varias acuaporinas en respuesta a la sequía y a la salinidad. En el caso particular de las hojas, también se ha descrito una tendencia de los niveles de ARN mensajero de las acuaporinas a disminuir en respuesta a la sequía y a la salinidad; sin embargo, se ha reportado el aumento de la cantidad de ARN mensajero de algunas acuaporinas en hojas de plantas como arroz, tabaco, *M. crystallinum* y *A. thaliana* en res-

puesta a dichos estreses ambientales. Con base en esta evidencia, se sugiere que la disminución de las cantidades de ARN mensajero de las acuaporinas podría formar parte del mecanismo de retención de agua por las plantas cuando se encuentran bajo condiciones de sequía y salinidad, ya que al haber menos acuaporinas hay también menos vías posibles de pérdida de agua. Por otra parte, las acuaporinas cuyos niveles de ARN mensajero aumentan podrían estar participando en mantener el transporte del agua dentro de las plantas para tratar de continuar con su crecimiento y desarrollo durante el estrés.

Aunado a lo anterior, la producción de plantas transgénicas en las que se ha alterado su material genético para reprimir o aumentar la expresión de algunas acuaporinas ha dado resultados muy diversos bajo condiciones de sequía. Se ha reportado que las plantas de tabaco y de *A. thaliana* que tienen inhibida la expresión de algunas acuaporinas poseen una menor cantidad de agua en sus hojas bajo condiciones de sequía. De manera interesante, la recuperación de dichas plantas transgénicas es mucho más lenta cuando se les riega de nuevo, lo que significa que su capacidad de tomar agua es mucho menor que la de las plantas silvestres. Estos estudios sugieren que las acuaporinas contribuyen a la adaptación de las plantas a la sequía, al facilitar una mayor acumulación de agua en las hojas y una rehidratación más rápida cuando se alivia el estrés.

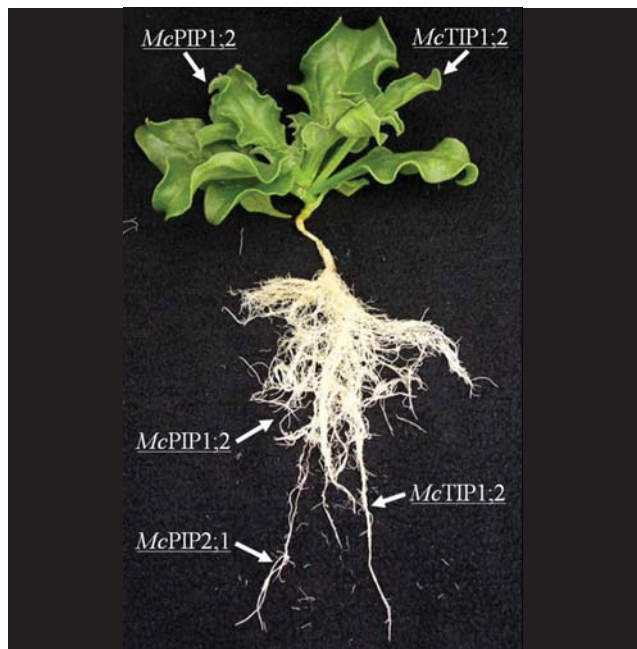
En el caso contrario, cuando se sobreexpresa alguna acuaporina en cierta planta, se han observado efectos tanto benéficos como adversos en la resistencia de la planta transgénica a la sequía o a la salinidad, dependiendo de la acuaporina que se sobreexpresa y de la planta que se utilice. Por ejemplo, la introducción de una acuaporina del arroz en la planta de *A. thaliana* hace a ésta última más resistente a la sequía y a la salinidad. Asimismo, se ha mostrado que una acuaporina del nabo hace menos sensible a la sequía a una planta de tabaco. Sin embargo, la expresión de una acuaporina de *A. thaliana* en el tabaco hace a éste último más susceptible a la sequía, ya que se marchita más rápidamente que la planta silvestre. Además, la introducción de una acuaporina de la cebada en la planta de arroz hace que este último sea más susceptible a

la salinidad, puesto que dichas plantas transgénicas crecen menos que las plantas silvestres en presencia de sal.

Debido a las inconsistencias encontradas, aún es incierto qué tan útiles pueden ser las estrategias biotecnológicas (alterar la expresión de los genes) que involucran a las acuaporinas en el mejoramiento de la resistencia de las plantas a la sequía o a la salinidad. Por esta razón, se debe continuar con estos estudios para determinar cuáles son los mecanismos que pudieran estar afectando la expresión de una acuaporina extraña en la planta en la cual se introduce, para que en el futuro se llegue a diseñar y a producir una planta transgénica con una mayor resistencia a la sequía y a la salinidad que sea capaz de crecer en zonas con poca o nula disponibilidad de agua, como los desiertos.

### El estudio de las acuaporinas de las plantas en México

El grupo de investigación de la doctora Rosario Vera Estrella se ha enfocado en el estudio de las acuaporinas para saber de qué manera participan en los mecanismos que hacen que ciertas plantas sean más resistentes a la salinidad y a la sequía que otras.



**Foto 1.** Localización de las acuaporinas McPIP1;2, McTIP1;2 y McPIP2;1 en las hojas y en las raíces de *Mesembryanthemum crystallinum*.

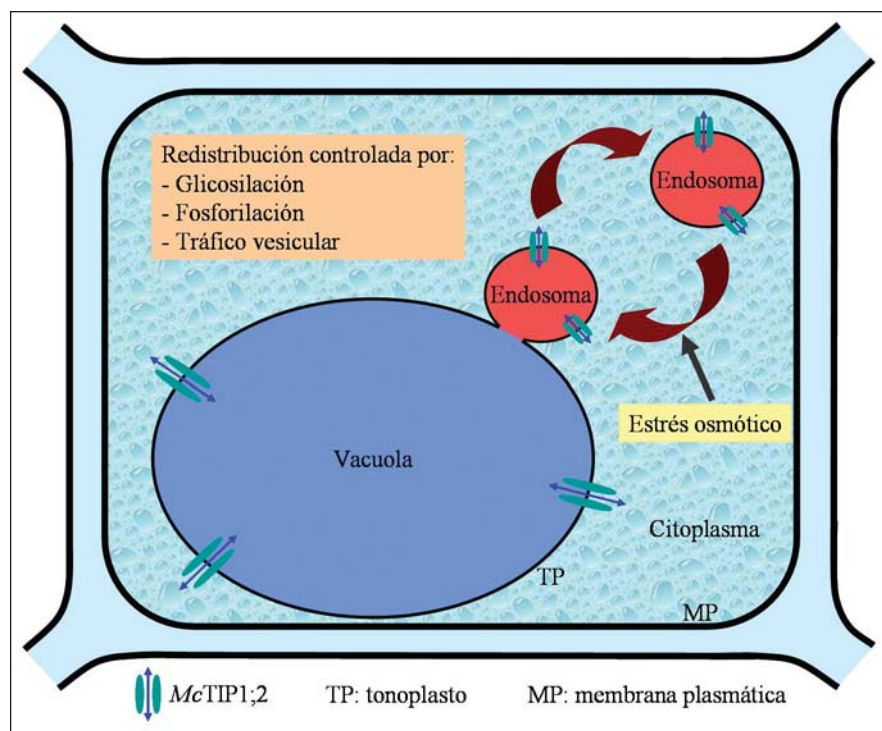


Para ello, el grupo ha tomado como modelo de estudio a la planta *Mesembryanthemum crystallinum*, ya que además de ser *halófito* (que puede crecer y desarrollarse completamente en suelos salinos), presenta cierta resistencia a la sequía. Particularmente, el trabajo del grupo se ha centrado en analizar la expresión, el funcionamiento y la regulación de las acuaporinas a nivel de las proteínas.

El grupo ha demostrado, mediante técnicas de inmunolocalización usando anticuerpos, que algunas acuaporinas de *M. crystallinum* responden de manera diferente a la salinidad y a la sequía. Por ejemplo, mientras que la abundancia de la acuaporina McPIP1;2 no cambia ni en las hojas ni en las raíces bajo condiciones de salinidad, la cantidad de McPIP2;1 (acuaporina exclusiva de la raíz) aumenta con la salinidad. De manera interesante, se encontró que mientras la salinidad disminuye la cantidad de McTIP1;2 en las hojas, el estrés osmótico la aumenta tanto en las hojas como en las raíces. Estos resultados sugieren que *M. crystallinum* es capaz de discriminar y responder de manera diferente a la salinidad y la sequía, a pesar de que ambas condiciones conllevan a la producción de un estrés

osmótico, puesto que una misma acuaporina se puede comportar de manera totalmente diferente dependiendo de la condición ambiental a la que se enfrente la planta.

Los estudios realizados con McTIP1;2 condujeron a la doctora Vera a proponer y demostrar que las acuaporinas de las plantas se pueden mover de una membrana a otra dentro de las células. Vera encontró que McTIP1;2, la cual se localiza originalmente en el tonoplasto, se redistribuye hacia las membranas de los endosomas que se forman dentro de las células en respuesta a un estrés osmótico. Además, demostró que el movimiento de dicha acuaporina involucra procesos de glicosilación (adición de un carbohidrato) y fosforilación (adición de un grupo fosfato) a la proteína. Esta evidencia sugiere que *M. crystallinum* puede utilizar diferentes vías de señalización, como la glicosilación y la fosforilación, para hacer que sus acuaporinas participen en su proceso de adaptación a la salinidad y a la sequía. La redistribución de las acuaporinas hacia las membranas de otros organelos puede ser uno de los mecanismos que utilizan las células para mantener la funcionalidad de éstos durante un estrés osmótico.



**Figura 3.** Redistribución de la acuaporina McTIP1;2 dentro de las células de las hojas de *Mesembryanthemum crystallinum* en respuesta a un estrés osmótico.

A nivel funcional, el grupo de investigación ha demostrado que McTIP1;2 y McPIP2;1 actúan como canales que permiten el paso del agua a través de las membranas celulares. Para esto se utilizaron ovocitos (células sexuales femeninas) de la rana *Xenopus laevis* en los que se inyectó por separado cada una de las acuaporinas. Los ovocitos se colocaron luego en una solución muy diluida para provocar su hinchamiento debido al transporte osmótico del agua hacia su interior. Como la membrana plasmática de los ovocitos tiene una permeabilidad al agua muy baja, el hinchamiento observado indica que el agua se está transportando hacia el interior de dichas células por medio de las acuaporinas incorporadas en la membrana, lo cual demuestra la funcionalidad de éstas como transportadoras de agua.

Utilizando el sistema de expresión en ovocitos también se demostró que la actividad de transporte de agua de McPIP2;1 está controlada por la fosforilación. La inhibición de la fosforilación de McPIP2;1 en los ovocitos en los que se inyectó esta acuaporina, lograda mediante la incubación de las células con inhibidores de dicho proceso, ocasionó que los ovocitos se hincharan muy lentamente, lo cual indica que la fosforilación de McPIP2;1 es necesaria para que dicha acuaporina actúe como un canal para el transporte del agua a través de las membranas.

En conclusión, aún hay mucho por saber acerca de las acuaporinas y su función en las plantas; sin embargo, los estudios que se han realizado hasta el momento han mostrado que el transporte de agua dentro de las plantas, lejos de ser simple y ordinario, es realmente un proceso complejo que se puede controlar mediante el uso de las acuaporinas.

**Julio César Amezcua Romero** es doctor en ciencias bioquímicas por el Instituto de Biotecnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Su tesis de doctorado se centró en el estudio de la función, distribución y regulación de la acuaporina McPIP2;1 de la planta *Mesembryanthemum crystallinum* bajo condiciones de sequía y salinidad. Actualmente es profesor de biología molecular, celular y tisular en la Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad León.

kanilek@yahoo.com

**Rosario Vera Estrella** es doctora en botánica por la Universidad de Toronto en Canadá. Durante sus estudios de posgrado encontró novedosos mecanismos de transducción de señales involucrados en la respuesta inmunitaria del jitomate a un hongo fitopatógeno. Actualmente es investigadora en el Departamento de Biología Molecular de Plantas del Instituto de Biotecnología de la UNAM. Su trabajo de investigación se ha centrado en el estudio de las respuestas de las plantas *M. crystallinum*, *Thellungiella halophila* y *A. thaliana* a la salinidad y a la sequía, con particular énfasis en los mecanismos de transporte de agua y de solutos a través de las membranas celulares.

rosario@ibt.unam.mx



### Lecturas recomendadas

- Amezcua Romero, J. C., O. Pantoja y R. Vera Estrella (2010), "Ser123 is essential for the water channel activity of McPIP2;1 from *Mesembryanthemum crystallinum*", *The Journal of Biological Chemistry* 285:16739-16747.
- Johansson, I., M. Karlsson, U. Johanson, C. Larsson y P. Kjellbom (2000), "The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance", *Biochimica et Biophysica Acta* 1465:324-342.
- Kirch, H. H., R. Vera Estrella, D. Golldack y colaboradores (2000), "Expression of water channel proteins in *Mesembryanthemum crystallinum*", *Plant Physiology* 123: 111-124.
- Maurel, C., L. Verdoucq, D.T. Luu y V. Santoni (2008), "Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions", *Annual Review of Plant Biology* 59:595-624.
- Vera Estrella, R. (2000), "Aquaporin regulation under salt and osmotic stress in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L", en Hohmann, S. y S. Nielsen (compiladores), *Molecular Biology and Physiology of Water and Solute transport*, Nueva York, Kluwer Academic/Plenum, 339-346.
- Vera Estrella, R. y H. J. Bohnert (2011), "Physiological roles for the PIP family of plant aquaporins", en Murphy, A. S., W. A. Peer y B. Schulz (compiladores), *The Plant Plasma Membrane*, Plant cell monographs, Heidelberg, Springer, 193-222.
- Vera Estrella, R., B. J. Barkla, H. J. Bohnert y O. Pantoja (2004), "Novel regulation of aquaporins during osmotic stress", *Plant Physiology* 135:2318-2329.