

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA SEÑALIZACIÓN POR GIBERELINAS EN PLANTAS

ORIGIN AND EVOLUTION OF GIBBERELLIN SIGNALING IN PLANTS

por MIGUEL A. BLÁZQUEZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA MOLECULAR Y CELULAR DE PLANTAS, CSIC-U POLITÈCNICA DE VALÈNCIA.

Palabras clave: evolución, desarrollo, estrés, factores de transcripción.

Keywords: evolution, development, stress, transcription factors.

Resumen: Las giberelinas son hormonas vegetales reconocidas principalmente por su papel en la promoción del crecimiento de las plantas. Sin embargo, también regulan otros procesos clave, como la tolerancia al estrés y el desarrollo general. Aunque su protagonismo en la Revolución Verde de los años 60 impulsó su uso agronómico, es solo en tiempos recientes que hemos comprendido su evolución y cómo han adquirido estas funciones tan diversas. El mecanismo de señalización de las giberelinas es relativamente simple: son detectadas por el receptor soluble GID1, que cambia su forma para interactuar con las proteínas DELLA, promoviendo su degradación en el proteasoma. Las proteínas DELLA no se unen directamente al ADN, pero regulan la expresión génica al interactuar con factores de transcripción. De este modo, las giberelinas controlan la expresión génica mediante la modulación de los niveles de DELLA. Aunque las proteínas DELLA están presentes en todas las plantas terrestres, las giberelinas y su receptor GID1 solo se encuentran en plantas vasculares. Se ha descubierto que en plantas no vasculares las proteínas DELLA conservan la capacidad de interactuar con factores de transcripción y controlar el estrés y el desarrollo. Esto sugiere que las giberelinas adoptaron estas funciones cuando el receptor GID1 apareció en el ancestro común de las plantas vasculares.

Abstract: Gibberellins are plant hormones primarily recognized for their role in promoting plant growth. However, they also regulate other key processes, such as stress tolerance and overall development. Although their prominence during the Green Revolution of the 1960s drove their agronomic use, it is only in recent times that we have understood their evolution and how they acquired such diverse functions. The gibberellin signaling mechanism is relatively simple: they are detected by the soluble receptor GID1, which undergoes a conformational change to interact with DELLA proteins, promoting their degradation via the proteasome. DELLA proteins do not bind directly to DNA but regulate gene expression by interacting with transcription factors. In this way, gibberellins control gene expression through modulation of DELLA levels. Although DELLA proteins are present in all land plants, gibberellins and their GID1 receptor are found only in vascular plants. It has been discovered that in non-vascular plants, DELLA proteins retain the ability to interact with transcription factors and control stress responses and development. This suggests that gibberellins acquired these functions when the GID1 receptor appeared in the common ancestor of vascular plants.

Las giberelinas (GAs) son hormonas clave que regulan procesos celulares en prácticamente todas las fases del crecimiento vegetal. Participan en la germinación, el alargamiento de órganos (mediante la estimulación de la división y la expansión celular), la floración y la fructificación. Sin embargo, este desarrollo acelerado tiene un coste: las plantas se vuelven más sensibles al estrés oxidativo y a los ataques de hongos (1). El mecanismo de acción de las giberelinas gira en torno a las proteínas DELLA. Estas proteínas actúan como reguladores de la expresión génica interactuando con cientos de factores de transcripción, alterando su actividad de diferentes maneras. En algunos casos, secuestran a los factores de transcripción, inhibiendo su acción, mientras que en otros actúan como co-activadoras. La acción de las DELLA depende de sus niveles celulares, que a su vez están controlados por los niveles de GAs. Cuando las

GAs se unen al receptor GID1, este complejo facilita la degradación de las DELLA, lo que impacta directamente en la expresión génica.

En condiciones de bajos niveles de GAs, las DELLA se acumulan y limitan el crecimiento, mientras que un aumento en los niveles de GAs promueve su degradación, impulsando el crecimiento celular. Dado que las concentraciones de GAs varían según las condiciones ambientales (luz, temperatura, nutrientes), estas hormonas ayudan a coordinar el crecimiento de la planta con su capacidad para resistir el estrés.

A nivel evolutivo, las investigaciones sugieren que solo las plantas vasculares (traqueofitas) tienen una ruta completa de señalización de GAs, mientras que las plantas no vasculares, como las briófitas, poseen las proteínas DELLA pero carecen de GAs y GID1. Esto plantea preguntas fundamentales sobre la evolución de esta ruta: (1) la coordinación entre estrés y

desarrollo, ¿es la función ancestral de las DELLA o ha surgido después de la aparición de las GAs?; (2) la capacidad de interactuar con cientos de factores de transcripción ¿ha evolucionado de forma distinta en plantas con y sin GAs/GID1?; y (3) ¿cómo reclutaron las GAs a las DELLA para ejercer su control sobre procesos celulares?

Nuestro trabajo reciente nos permite contestar a estas preguntas y proponer un modelo para el origen y la evolución de la señalización por GAs (Figura 1). En primer lugar hemos estudiado genéticamente el

papel de las DELLA en una briófita: *Marchantia polymorpha*. En esta planta, la expresión de MpDELLA se concentra en los meristemos y células en división. Su acumulación tiene dos efectos: por un lado enlentece el crecimiento y por otro activa la producción de compuestos antioxidantes que confieren resistencia frente a distintos tipos de estrés abiótico (2). Esto supone la conservación en briófitas de funciones ya definidas en plantas vasculares, por lo que probablemente era la función de la DELLA ancestral, que se ha mantenido hasta ahora.

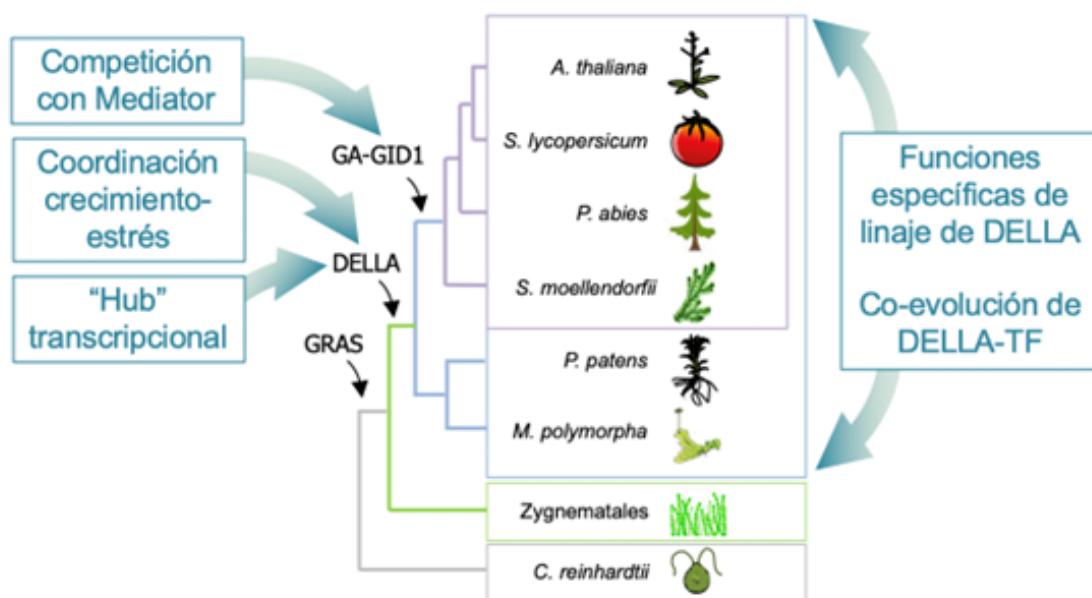


Figura 1. Modelo propuesto para la evolución molecular y funcional de las proteínas DELLA en plantas y su reclutamiento para construir una ruta completa de señalización por giberelinas en plantas vasculares.

En segundo lugar, hemos estudiado la capacidad de las proteínas DELLA de distintos linajes (vasculares y no vasculares) de interactuar con los mismos factores de transcripción, y hemos encontrado que todas ellas actúan como *hubs* transcripcionales en las distintas especies de plantas terrestres (3). Sin embargo, durante la evolución se ha producido una diversificación enorme en la identidad de las dianas sujetas a regulación por DELLA en cada linaje.

Y, en tercer lugar, hemos encontrado que aunque las proteínas DELLA de briófitas carecen de un GID1 con el que interactuar, mantienen un alto grado de conservación en la región responsable de dicha interacción (4). Esto se explica porque los mismos dominios que sirven para la interacción con el receptor de GAs también son los que establecen la interacción con MED15, una subunidad del complejo Mediator que promueve la transcripción génica (5). De hecho, hemos sido capaces de poner de manifiesto la competición entre GID1 y MED15 por la misma región de las DELLA de *Arabidopsis*.

Por tanto, proponemos que las DELLA surgieron en el ancestro de todas las plantas terrestres y pronto adquirieron la capacidad de interactuar con docenas de factores de transcripción y de esta manera optimizar las respuestas ambientales (6). Y cuando surgieron las GAs y el receptor GID1 en el ancestro de las plantas vasculares, las DELLA fueron reclutadas por GID1 para constituir la ruta completa de señalización de GAs en este linaje al que pertenecen todos nuestros cultivos. La importancia de las DELLA en la adaptación vegetal queda sustentada por el hecho de haberse mantenido esencialmente de la misma manera durante los últimos 500 millones de años, incorporando algunas variaciones específicas de linaje.

Referencias

- P. Hedden, V. Sponsel, A Century of Gibberellin Research. *J Plant Growth Regul* 34, 740–760 (2015).

-
2. J. Hernández-García, R. Sun, A. Serrano-Mislata, K. Inoue, C. Vargas-Chávez, D. Esteve-Bruna, V. Arbona, S. Yamaoka, R. Nishihama, T. Kohchi, M. A. Blázquez, Coordination between growth and stress responses by DELLA in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Curr Biol* 31, 3678–3686.e11 (2021).
3. A. Briones-Moreno, J. Hernández-García, C. Vargas-Chávez, N. Blanco-Touriñán, A. Phokas, C. Úrbez, P. D. Cerdán, J. C. Coates, D. Alabadí, M. A. Blázquez, DELLA functions evolved by rewiring of associated transcriptional networks. *Nat Plants* 9, 535–543 (2023).
4. J. Hernández-García, A. Briones-Moreno, R. Dumas, M. A. Blázquez, Origin of Gibberellin-Dependent Transcriptional Regulation by Molecular Exploitation of a Transactivation Domain in della Proteins. *Mol Biol Evol* 36, 908–918 (2019).
5. J. Hernández-García, A. Serrano-Mislata, M. Lozano-Quiles, C. Úrbez, M. A. Nohales, N. Blanco-Touriñán, H. Peng, R. Ledesma-Amaro, M. A. Blázquez, DELLA proteins recruit the Mediator complex subunit MED15 to coactivate transcription in land plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 121, 2319163121 (2024).
6. J. Hernández-García, A. Briones-Moreno, M. A. Blázquez, Origin and evolution of gibberellin signaling and metabolism in plants. *Semin Cell Dev Biol* 109, 46–54 (2021).
-