

Polimerasa PARP y su relación con el crecimiento in vitro de las plantas.

María Luisa Castillo Baena

Universidad Nacional Abierta y a Distancia - UNAD

Escuela de Ciencias agrícolas, pecuarias y del medio ambiente - ECAPMA

Programa de Agronomía

Palmira

2021

Polimerasa PARP y su relación con el crecimiento in vitro de las plantas.

María Luisa Castillo Baena

Trabajo para optar al título de Agrónomo.

Director:

Sandra Yamilet Pulido Pulido

Universidad Nacional Abierta y a Distancia - UNAD

Escuela de Ciencias agrícolas, pecuarias y del medio ambiente - ECAPMA

Programa de Agronomía

Palmira

2021

Página de Aceptación

Sandra Yamilet Pulido Pulido

Director Trabajo de Grado

Jurado

Jurado

Resumen

La enzima PARP, poli (ADP-ribosa) polimerasa ha sido identificada como uno de los principales mecanismos que activan las plantas al ser sometidas bajo condiciones de estrés biótico o abiótico, siendo esta la responsable de la muerte celular en muchas ocasiones dependiendo de la severidad del estímulo negativo al cual fue sometida. Por tal motivo y de acuerdo a los avances que se han venido desarrollando en torno a la creciente necesidad de generar alternativas para la adaptación de los sistemas productivos a las actuales condiciones ocasionadas por el cambio climático, se han realizado una serie de estudios cuyo principal objetivo es determinar el papel de dicha enzima dentro de los procesos de reparación de ADN y de muerte celular programada o necrótica, donde a través de la inhibición de la misma ya sea de manera genética o farmacológica las plantas propagadas de manera invitro sean más resistentes a las diferentes condiciones de estrés y por consiguiente posean mayores posibilidades de adaptación a las condiciones climáticas actuales. La presente monografía es una revisión de la definición de PARP, su importancia dentro de los procesos fisiológicos de la planta, sus efectos y los resultados de la inhibición de la misma como mecanismo de respuesta a los niveles de estrés. Concluyendo que el efecto de esta enzima dentro de los diferentes procesos celulares va más allá de los mencionados anteriormente impactando de manera directa también el desarrollo y crecimiento de las plantas sobre todo en aquellas que no están sometidas a condiciones de estrés; además de ser parte fundamental en los mecanismos de defensa ante el ataque de patógenos u otros agentes que puedan provocar daño.

Palabras claves: PARP, Inhibición, ADN, propagación, invitro.

Abstract

The enzyme PARP, poly (ADP-ribose) polymerase has been identified as one of the main mechanisms that activate plants when subjected to conditions of biotic or abiotic stress, being this responsible for cell death on many occasions depending on the severity of the negative stimulus to which it was subjected. For this reason and following the advances that have been developed around the growing need to generate alternatives for the adaptation of production systems to the current conditions caused by climate change, a series of studies have been carried out whose main objective is to determine the role of the said enzyme within the processes of DNA repair and programmed or necrotic cell death, where through its inhibition, either genetically or pharmacologically, the plants propagated in an invitro way are more resistant to the different stress conditions and therefore have greater possibilities of adaptation to current climatic conditions. This monograph is a review of the definition of PARP, its importance within the physiological processes of the plant, its effects, and the results of its inhibition as a response mechanism to stress levels. Concluding that the effect of this enzyme within the different cellular processes goes beyond those mentioned above, also directly impacting the development and growth of plants, especially those that are not subjected to stress conditions; in addition to being a fundamental part of the defense mechanisms against the attack of pathogens or other agents that can cause damage.

Keywords: PARP, inhibition, DNA, propagation, invitro.

Tabla de contenido

Introducción	8
Problema.....	9
Justificación.....	10
Objetivos	11
Objetivos específicos.....	11
Polimerasa PARP y su relación con el crecimiento in vitro de las plantas.	12
¿Qué es PARP?	12
¿Por qué es importante PARP en los procesos fisiológicos celulares?	13
Estudios desarrollados enfocados en la inhibición de PARP y los efectos que se han reportado en los mismos.	15
Relación de PARP con los procesos de propagación Invitro.	17
Conclusiones.	22
Recomendaciones.....	24
Referencias	25

Lista de figuras

Figura 1. Crecimiento de brotes de <i>Solanum tuberosum</i> L. subsp. <i>andigenum</i> explantes nodales cultivados en medio de propagación suplementando con concentraciones crecientes de 3-metoxibenzamida (3MB).....	19
Figura 2. Crecimiento de brotes de <i>Solanum tuberosum</i> L. subsp. <i>andigenum</i> explantes nodales cultivados en medio de propagación suplementando con concentraciones crecientes de 3-metoxibenzamida (3MB).....	19

Introducción

En la actualidad debido a los diferentes cambios por los cuales está atravesando el planeta derivados del denominado cambio climático, se considera que a futuro se presentarán diversas condiciones generadoras de estrés en las plantas de distintos niveles de gravedad y frecuencia perjudicando los rendimientos de las unidades productivas actuales. Como respuesta a estas diferentes problemáticas y en búsqueda de obtener mejores resultados en cuanto a la adaptación y resistencia de las plantas a las condiciones anteriormente señaladas; el desarrollo investigativo actual enfoca sus esfuerzos en la búsqueda de aquellos factores determinantes en las respuestas de tolerancia al estrés, sobre todo aquellos directamente relacionados con los factores genéticos, dentro de los diferentes enfoques de investigación se ha identificado a la Poli (ADP-Ribosa) Polimerasa (PARP) como determinante en los procesos de respuesta celular ante estímulos medio ambientales generados por condiciones adversas de tipo biótico o abiótico.

La enzima PARP ha sido identificada como una de las más relevantes en los diferentes procesos de reparación de ADN, activación de vías apoptóticas y recientemente dentro de la división celular interviniendo de manera directa en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Por tal motivo en la actualidad de la mano de los procesos de fitomejoramiento desarrollados de manera in vitro, los investigadores enfocan sus esfuerzos en el conocimiento de esta, sus mecanismos de acción y como la inhibición de la misma sería determinante bajo un enfoque de generación de material vegetal de desarrollo óptimo que se adapte y responda de manera favorable a diferentes condiciones de estrés tales como ataques de patógenos, condiciones agroclimáticas desfavorables (sequía, heladas, entre otros) y hasta intoxicaciones por salinidad o moléculas agroquímicas.

Problema

En la actualidad la comunidad científica y académica centra sus esfuerzos en el desarrollo de alternativas de acción y adaptabilidad de las diferentes unidades productivas a las actuales condiciones medio ambientales generadas a partir del cambio climático, el cual a su vez también ha generado la aparición de diferentes problemáticas fitosanitarias las cuales han puesto en riesgo la sostenibilidad de algunos procesos productivos agrícolas actuales, todo esto a través de la puesta en marcha de acciones de mejoramiento genético y producción de material vegetal principalmente a través de procesos invitro con el fin de que este responda favorablemente a las nuevas condiciones actuales; uno de los puntos más importantes a considerar dentro de estos procesos investigativos es la acción de la enzima PARP poli (ADP-ribosa) polimerasa la cual activa una serie de mecanismos en la planta cuando esta es sometida a condiciones de estrés los cuales derivan en la apoptosis celular, una vez identificada esta limitante en los procesos de generación de material vegetal de manera in vitro se ha desarrollado una serie de avances investigativos desde diferentes enfoques que buscan no solo aumentar el conocimiento del mecanismo de acción de PARP y sus efectos, si no que a su vez se centran en acciones de inhibición de la misma y los resultados obtenidos.

Sin embargo en la actualidad los avances académicos y científicos generados a través de estos procesos de investigación se encuentran dispersos, evidenciando así una falta de consolidación de la información existente sobre los avances y estudios relacionados con la acción de PARP y los efectos no solo de esta encima sino también de los procesos enfocados en su inhibición, lo cual dificulta la identificación de las líneas investigativas abordadas y las posibles preguntas de investigación que esta temática genera.

Justificación

La identificación del efecto de la enzima PARP en las actividades fisiológicas de las plantas y su respuesta a diferentes estímulos en especial aquellos derivados de condiciones de estrés, en la actualidad es uno de los puntos más relevantes de enfoque investigativo; ya que esta enzima se encarga de activar el mecanismo que desencadena la respuesta de apoptosis en las células, causado por la descomposición del NAD⁺, lo cual incrementa el consumo de ATP, agotando la reserva energética de la misma (Doucet-Chabeaud, G. et al., 2001, p.955), teniendo como consecuencia la muerte celular por estrés oxidativo; en la actualidad los estudios se enfocan en el papel que cumple esta enzima en el desarrollo y crecimiento de aquellas plantas propagadas de manera *Invitro* las cuales al estar sometidas a condiciones abióticas durante su crecimiento y posterior fase de adaptación atraviesan por periodos de estrés, en búsqueda de aumentar la resistencia y el margen de supervivencia para estos casos.

La dinámica agrícola mundial se encuentra en un periodo de adaptación a las nuevas condiciones medio ambientales derivadas de la acción del cambio climático, por tal motivo es de suma relevancia la búsqueda constante del desarrollo alternativas de para dar respuesta a los retos productivos derivados de este, con base en lo mencionado, es importante conocer la función y la relación de la enzima PARP dentro del desarrollo de los procesos fisiológicos de las plantas con el fin de garantizar el éxito de la generación de material genético que cumpla con los requisitos necesarios, a través de la consolidación de la información y los avances obtenidos mediante diferentes procesos investigativos desarrollados en los últimos años, lo cual permitirá a la comunidad científica y académica acceder a la información actual y a los resultados obtenidos a través de diferentes líneas y enfoques investigativos principalmente desarrollados en el área de propagación *Invitro* ya que en la actualidad es el principal método de generación de material vegetal que cumpla con lo anteriormente mencionado.

Objetivos

Objetivo general

Exponer la influencia de la enzima Poli ADP ribosa polimerasa PARP en los procesos fisiológicos celulares además su relación con el crecimiento y desarrollo de plantas propagadas de manera invitro.

Objetivos específicos

Definir la enzima Polimerasa PARP.

Explicar la importancia PARP en los procesos fisiológicos celulares.

Describir los diferentes estudios desarrollados enfocados en la inhibición de PARP y los efectos que se han reportado en los mismos.

Relacionar la acción de PARP con los procesos de propagación invitro.

Polimerasa PARP y su relación con el crecimiento in vitro de las plantas.

¿Qué es PARP?

PARP, son las siglas con las cuales se reconoce la enzima poli (ADP-ribosa) polimerasa, la cual se encuentra presente en todas las células eucariotas; Amor et. al. (1998, p.1) la definen como una modificación realizada después de una traducción única de las proteínas nucleares, siendo un tipo de modificación proteica secundaria, cuenta con un ciclo de vida corto que generalmente va de uno (1) a dos (2) minutos y que posteriormente suele ser degradada por la enzima Poli (ADP-Ribosil) glucohidrolasa. La investigación enfocada en la acción de PARP en las plantas inició a finales del siglo XX entre los cuales se encuentran los trabajos realizados por Amor et. al., en 1998, Chen et. al, en 1994, Lepiniec et. al., en 1995 y desde entonces una gran parte de las investigaciones en torno a esta se ha desarrollado en *arabidopsis thaliana*. Sin embargo, hasta la actualidad el conocimiento sobre la acción de esta en las células vegetales es muy limitado en comparación con su homólogo animal el cual ha sido ampliamente explorado por su relación con los tratamientos de procesos cancerígenos (Briggs & Bent 2011, p.372).

Dentro de los diferentes desarrollos investigativos PARP ha sido identificada como una de las responsables de la activación de una serie de mecanismos en la célula que finalmente desencadenan la reacción de apoptosis celular y la reparación de ADN, durante esta modificación proteica se consumen grandes cantidades de NAD⁺ la cual desencadena un incremento en el gasto de ATP, agotando la reserva energética de la célula y generando estrés oxidativo, (Doucet-Chabeaud et. al., 2001, p.955). La activación de estas vías apoptóticas es inducida por el nivel de estrés al cual la planta ha sido sometida y dependiendo de este su acción puede ser dirigida bajo diferentes enfoques ya sea para procesos de reparación y transcripción de ADN (Puchta et. al., 1995, p.203), o para desembocar el proceso de muerte celular tanto programada (PCD) como

necrótica, esta última caracterizada por la degradación del ADN nuclear (Ricci et. al., 2003, p.491; Gavrieli et. al., 1992, p.493).

Entre los diferentes avances en la identificación de la presencia de enzimas de la familia PARP, Block et. al. (2005, p.96) identificaron algunos tipos de genes que la codifican principalmente PARP1, PARP2, resaltando a esta última como el principal contribuyente de la actividad de estas en las células vegetales (Rissel et. al, 2017, p.2). La ruta de PARP dentro de la célula se desarrolla a través de la poli-ADP-ribosilación siendo esta una modificación originada de una traducción de proteínas nucleares; la cual es descrita por Amor et. al., (1998) en su investigación “La participación de la poli (ADP-ribosa) polimerasa en las respuestas al estrés oxidativo en las plantas” de la siguiente manera:

La proteína (ADP-ribosil) transferasa (polimerasa) (ADPRT) cataliza la poli-ADP-ribosilación mediante la unión covalente de ADP-ribosa a partir de nicotinamida adenina dinucleótido (NAD⁺) a los residuos de ácido glutámico en la proteína, seguido de una mayor transferencia de unidades de ADP-ribosa al aducto inicial para formar poli (ADP-ribosa) (p.1).

¿Por qué es importante PARP en los procesos fisiológicos celulares?

Como se mencionó anteriormente PARP es uno de los principales mecanismos que activan las plantas cuando son sometidas a condiciones de estrés, generado ya sea por factores bióticos o abióticos, desembocando en muchas ocasiones en la muerte celular según la intensidad y duración del estímulo negativo bajo el cual fueron sometidas, dichos factores de estrés pueden ser generados por condiciones de alta luminosidad, periodos de condiciones climáticas específicas ya sea de calor, frío o hasta agentes contaminantes tales como la acción del Metil Viológeno más conocido como Paraquat (Block et. al., 2005, p.103); esta proteína se activa

cuando se presentan rupturas de las cadenas de ADN iniciando todo el sistema de reparación del mismo, así como la activación de diferentes tipos de mecanismos defensivos.

Sin embargo, los altos consumos de NAD⁺ y ATP durante el proceso de activación de PARP conllevan a alto gasto energético dentro de la célula, el cual ha estado ampliamente relacionado con el desencadenamiento de la apoptosis celular. A su vez, un menor consumo de ATP derivado de la inhibición de la acción de esta evitaría un aumento del ciclo respiratorio mitocondrial lo cual previene el inicio de los procesos derivados del estrés oxidativo (Van Breusegem & Dat 2006, p.385). Por tal motivo es de vital importancia el estudio de la acción de esta y los efectos de los diferentes procesos de su inhibición; dado que uno de los principales objetivos para mejorar la respuesta de las plantas a los diferentes niveles de estrés es optimizar el rendimiento energético de las células, ya que a mayores reservas de NAD y NADH mejor es la resistencia a algunas toxinas o virus como lo es el caso del virus del mosaico del tabaco en específico en mutantes de *Nicotiana sylvestris* (Dutilleul et. al., 2003, p.1213; Noctor et. al., 2006, p.1613) a su vez con la inhibición de la acción de esta enzima se evitaría “la muerte celular y las plantas se vuelven tolerantes a una amplia gama de tensiones abióticas como la luz intensa, la sequía y el calor” (Block et. al., 2005, p.102; Virág & Szabó, 2002, p.375).

Diversas investigaciones como las desarrolladas por Berglund et. al., (1996, p.188) han postulado a un producto de la acción de PARP como lo es la nicotinamida (NIC) como uno de los principales marcadores de estrés en las plantas; todo esto originado al evidenciar el aumento de los niveles de esta cuando las células habían atravesado por diversos periodos de estrés sobre todo aquellos derivados por el daño de las cadenas de ADN o procesos oxidativos, reafirmando así el postulado del papel de PARP dentro de la activación de los diferentes mecanismos de defensa. Sin embargo, según lo mencionado por Chetty et. al., (2020, p.833) las evidencias muestran que la actividad de la enzima PARP no solo se encarga de los procesos anteriormente

mencionados (reparación de ADN y activación de las vías apoptóticas) si no de la transformación genética, la arquitectura de la cromatina, procesos de interacción con el ácido abscísico (ABA) y de manera muy importante de la regulación de los diferentes procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas, todo esto enmarcado bajo las diferentes condiciones de estrés, lo anteriormente mencionado guiaría el interés investigativo a la exploración de PARP como determinante en la producción de biomasa y en la búsqueda de mejores rendimientos productivos (Schulz et. al., 2014, p.3).

Estudios desarrollados enfocados en la inhibición de PARP y los efectos que se han reportado en los mismos.

Debido a la estrecha relación de PARP con los procesos de muerte celular programada (PCD) o necrótica se han desarrollado una serie de estudios enfocados en los procesos de inhibición ya sea de manera genética o farmacológica de la misma, con el fin de obtener material vegetal más resistente y de fácil adaptación a diferentes condiciones de estrés. Todo esto bajo la implementación de métodos de propagación vegetal invitro. Dentro del desarrollo investigativo los Fito mejoradores enfocan su análisis en parámetros tales como el crecimiento y la fotosíntesis con el fin de identificar el impacto del estrés abiótico en el material vegetal y la tolerancia que este posee (Jansen et al., 2009, p.903), al mismo tiempo los diferentes investigadores dan prioridad a realizar tratamientos bajo condiciones de estrés suaves o similares a las que se pueden presentar a nivel de campo con el fin de obtener resultados más acordes a la dinámica rural.

Entre los estudios realizados enfocados en la inhibición de los genes PARP a través de la generación de mutantes knockout de T-DNA, Rissel et. al, (2017, p.7) encontraron que la inhibición genética de esta proteína en algunos casos no presentaba resultados tan relevantes con

respecto a los obtenidos mediante la inhibición farmacológica; esto quiere decir que posiblemente exista una presencia de otro tipo de proteínas que aún no se han descrito relacionadas con la actividad de PARP, probablemente relacionado con la familia de proteínas SRO las cuales también han sido identificadas como determinantes dentro de los mecanismos de respuestas al estrés. Se estima que principalmente a las respuestas de estrés biótico, al mismo tiempo cabe resaltar que al inhibir genéticamente PARP a través de la generación de mutantes estos se vuelven hipersensibles a aquellos factores que afectan las cadenas de ADN (Boltz et. al., 2014, p. 5; Zhang et. al., 2015, p.8); al mismo tiempo se ha encontrado que la acción de PARP también participa en la respuesta a niveles de estrés abiótico como aquellos ocasionados por acciones de patógenos, bloqueando así algunos mecanismos de defensa de las plantas, como un ejemplo de esto se ha comprobado que los mutantes en los cuales se ha inhibido PARP1 y PARP2 son un poco más susceptibles a los ataques de las bacterias *Pseudomona* (Feng et. al., 2015, p.7).

Re afirmando hasta cierto punto que la inhibición farmacológica de PARP obtiene mejores resultados, Block et. al. (2005, p.99) demostraron que un eficiente uso energético dentro de la planta inducido por la inhibición de PARP a través de la acción de 3-metoxibenzamida (3MB) y nicotinamida (NA), facilitarían la adaptación de la planta a condiciones de estrés leve por periodos prolongados o a superar aquellos picos de estrés que la afecten. Por otro lado, Vanderauwera et. al., (2007, p.15150) mediante un análisis de transcriptomas identificaron que la tolerancia a las diferentes condiciones de estrés derivada de la inhibición de PARP pueden ser ocasionada por una acción que interfiere las respuestas hormonales y de transcripción dentro de la célula; principalmente aquellas relacionadas con los procesos metabólicos de proteínas y la traducción de las mismas protegiendo a la célula de “el plegamiento incorrecto de proteínas durante el estrés” (Vanderauwera et. al.,2007, p.15150), otro punto importante es que se ha evidenciado el aumento de la transcripción de algunos genes que juegan un papel relevante en la

protección de la célula ante condiciones de estrés, entre los cuales están los niveles de metabolismo de almidón que según Yano et. al. (2005, p.837) aumentan los diferentes niveles de azúcar soluble lo cual mejora la tolerancia a condiciones de frío extremo o congelamiento, esto ampliaría la visión de la acción de PARP ya que en general la tolerancia de las plantas a situaciones de estrés se había atribuido principalmente al mejoramiento de la homeostasis energética. Jansen et. al., (2009, p.910) analizaron diferentes parámetros en plantas de *Arabidopsis thaliana* (L.) sometidas a condiciones de estrés por sequía, frío y luminosidad entre los cuales estaba el crecimiento; confirmaron que aquellas plantas deficientes en PARP presentaban mejores respuestas sobre todo en el parámetro anteriormente mencionado con respecto a las plantas testigo.

Como inhibidores farmacológicos de PARP se ha empleado 3-aminobenzamida, nicotinamida, 3-metoxibenzamida (3MB) y 6 (5 H) –fenantridinona ya que son conocidos como agentes preventivos de la diferenciación de elementos traqueales la cual está ampliamente relacionado con los procesos de PCD (muerte celular programada) y por lo tanto son considerados inhibidores específicos para esta enzima (Amor et. al, 1998, p.2).

Relación de PARP con los procesos de propagación *In vitro*.

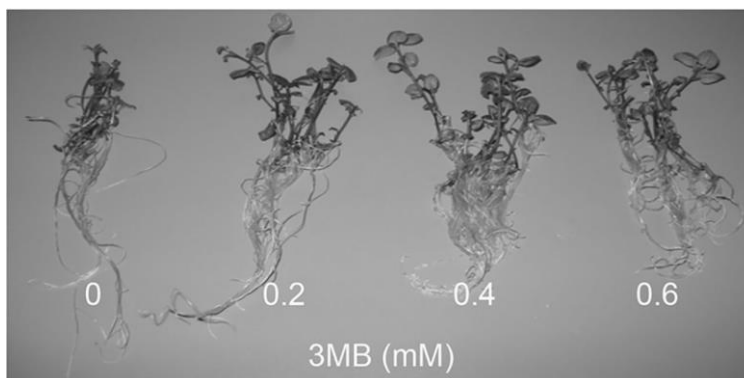
Tomando como punto de partida los actuales retos de producción y de generación de material vegetal la utilización de nuevas tecnologías y procesos de propagación es de vital importancia con el fin de garantizar la continuidad y competitividad de las diferentes unidades productivas actuales, es allí donde la propagación *in vitro* toma un papel de gran relevancia ya que en este método se toman células, tejidos y órganos de plantas madre seleccionadas por su inocuidad o características relevantes, que mediante un proceso en laboratorio el cual incluye

unas condiciones ambientales controladas, un medio de cultivo estéril y sobre todo unos procesos que garanticen la inocuidad y salud del material empleado, se busca la inducción de la formación de rebrotes para la multiplicación del material deseado (Estopá Bagot 2005, p.51), es importante resaltar que todo este proceso se encuentra enfocado en la generación de plantas de alta calidad que respondan a los retos productivos actuales, entre ellos la búsqueda de generar material vegetal de fácil adaptación al medio y de mayor tolerancia a cambios bruscos o factores generadores de estrés; ya sea los mencionados anteriormente o los inducidos por factores bióticos o abióticos del medio, tales como la sequía, condiciones de disminución de las temperaturas, ataque de patógenos, intoxicación, entre muchos otros.

Un punto importante dentro de los diferentes procesos de propagación *In vitro* es el hecho de que las plantas se encuentran sometidas a condiciones ambientales controladas y posteriormente atraviesan unos periodos de aclimatación o como es comúnmente conocido periodo de endurecimiento donde el material vegetal atraviesa por altos niveles de estrés, allí es donde entra la relación de PARP ya que lo que se busca es aumentar la resistencia y el margen de supervivencia del material vegetal mediante la inhibición de la misma, al mismo tiempo en estudios desarrollados por Chetty et. al., (2020, p.833) se encontró que el empleo de 3MB (3-metoxibenzamida) aumentaba “significativamente el crecimiento y la formación de micro tubos en plantas propagadas de manera *in vitro*” (Véase la figura 1); todo esto con base a la medición de variables como peso fresco de planta y masa de raíces, con esto ellos concluyeron “que la inhibición de la actividad PARP puede aumentar la producción de biomasa y las tasas de transformación para el mejoramiento genético de la papa azul” (Véase la figura 2) (p.833).

Figura 1

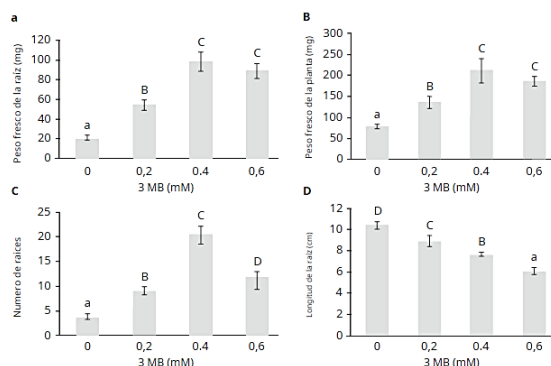
Crecimiento de brotes de Solanum tuberosum L. subsp. andigenum explantes nodales cultivados en medio de propagación suplementando con concentraciones crecientes de 3-metoxibenzamida (3MB)



Nota. Tomado de El inhibidor de poli (ADP-ribosa) polimerasa 3-metoxibenzamida mejora in vitro crecimiento de las plantas, microtuberización y eficiencia de transformación de la papa azul (*Solanum tuberosum L. subsp. andigenum*) [Fotografía] (p.836), por Chetty et. al, 2020, *Biología celular y del desarrollo in vitro - Planta*, 833-841.

Figura 2

Peso fresco de Solanum tuberosum L. subsp. andigenum plantas y desarrollo de raíces en presencia de 3-metoxibenzamida (3 MB). (a) Peso fresco de la raíz (mg). (B) Peso fresco de la planta (mg). (C) Número de raíces. (D) Longitud de la raíz (cm).



Nota. Tomado de El inhibidor de poli (ADP-ribosa) polimerasa 3-metoxibenzamida mejora in vitro crecimiento de las plantas, microtuberización y eficiencia de transformación de la papa azul (*Solanum tuberosum* L. subsp. *andigenum*) [gráfica] (p.837), por Chetty et. al, 2020, *Biología celular y del desarrollo in vitro - Planta*, 833-841.

Al mismo tiempo en diferentes investigaciones enfocadas en la inhibición de PARP se han evidenciado mejoras en el crecimiento y desarrollo de plantas sometidas a estrés oxidativo, resultante de la exposición a moléculas agroquímicas como las del paraquat, a condiciones de alta salinidad, calor, entre otras (Rissel & Peiter, 2019, p.16); bajo esta misma línea de investigación Schultz et. al. (2014, p.1) también encontraron que aquellas plantas sometidas a procesos de inhibición de esta enzima presentaban un aumento significativo en la producción de biomasa para casos específicos de material vegetal no estresado. Corroborando lo anteriormente mencionado se ha encontrado que la acción del inhibidor 3MB al ser empleado en plantas no estresadas ha mostrado una mejora en los diferentes procesos de la fotosíntesis y aumento de la división celular en el área foliar (Vanderauwera et. al., 2007, p.15153). A su vez bajo este mismo enfoque Liu et. al. (2017, p.471), analizaron el efecto del inhibidor 3-Aminobenzamide (3AB) encontrando resultados favorables en cuanto a la elongación de raíz, evidenciando una mejor tasa de división celular en esta zona lo cual se tradujo en un aumento de las raíces primarias y secundarias, todo esto en *Arabidopsis*. Logrando así un avance importante dentro de los diferentes procesos de propagación invitro y resaltando la importancia de la realización de este tipo de procedimientos en el momento de garantizar material vegetal de alta calidad, vigor y resistencia.

Siendo la propagación in vitro el principal medio de estudio de los procesos de inhibición de PARP, ya que esta garantiza el desarrollo de la investigación en ambientes controlados con el fin de obtener resultados fiables; además de permitir mediante diferentes procesos la

identificación de las vías de acción de esta enzima dentro de la célula, incrementando así el conocimiento que se tiene de la misma y sus efectos a corto, mediano y largo plazo en las plantas. Los diferentes avances investigativos han llevado a los profesionales a ampliar los enfoques con respecto a PARP y su inhibición, tomándola no solo como una opción para la generación de material vegetal que se adapte a condiciones de estrés, ya sea prolongado o intempestivo; sino como una fuente de mejoramiento del proceso de crecimiento y desarrollo del material vegetal.

Conclusiones.

A lo largo de esta revisión académica hemos podido evidenciar que el papel de PARP es de gran importancia sobre todo después de ser identificada como una enzima determinante en los procesos de reacción ante el estrés, la activación de mecanismos de defensa, reparación de ADN y muchos otros procesos fisiológicos que ocurren dentro de las células vegetales y que permiten a esta dar respuesta a diferentes estímulos tanto bióticos como abióticos.

Los diferentes esfuerzos investigativos se han enfocado en como la inhibición de la enzima PARP, ya sea de manera farmacológica o genética posee el potencial para dar origen a material vegetal que se adapte a diferentes condiciones adversas; como lo es el caso de condiciones agroclimáticas específicas (sequías, alta luminosidad, fríos o heladas), ataques de patógenos, intoxicación por moléculas de agroquímicos entre otros; todo esto derivado de las consecuencias del cambio climático y los modelos de producción intensiva implementados actualmente, además que esta representa un nuevo enfoque investigativo por sus resultados favorables en el aumento de la división celular impactando de manera directa los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas.

Sin embargo, debemos resaltar que la investigación del papel de PARP en las células vegetales es más reciente y menos avanzado que el desarrollado en torno a su homólogo animal, y que por tal motivo es de suma importancia ampliar los procesos investigativos en donde se identifique plenamente las ventajas y desventajas de su activación e inhibición, resaltando en los diferentes factores, tipos de proteínas y enzimas que acompañan o se activan paralelamente a esta, con el fin de identificar el motivo por el cual como se mencionó anteriormente, en la actualidad la inhibición farmacológica obtenga mejores resultados que la genética.

Por último, debemos tener en cuenta que los diferentes procesos de investigación enfocados en la obtención de material vegetal de alta calidad son de gran importancia, sobre todo

aquellos cuyo objetivo principal es el conocimiento de las diferentes vías metabólicas y procesos celulares por los que atraviesan las plantas cuando son sometidas a condiciones adversas, sin embargo, esto representa un gran desafío para aquellos profesionales que enfocan sus estudios dentro de estas temáticas, ya que los efectos obtenidos en muchas ocasiones suelen ser menores al ser puestos en práctica en campo, en comparación a los obtenidos en ambientes controlados como los laboratorios; por tal motivo es de suma importancia la implementación de procesos como la reproducción vegetal invitro ya que su enfoque principal a pesar de ser un procedimiento desarrollado dentro de laboratorio bajo condiciones controladas es obtener material vegetal de acuerdo a los requerimientos actuales, de fácil adaptación y respuesta a la dinámica productiva en campo.

Recomendaciones.

Entre los diferentes enfoques investigativos cuyo abordaje consideramos es de suma importancia se puede resaltar el presentado por Feng et. al., (2015, p.7), Boltz et. al., (2014, p.5) y Zhang et. al., (2015, p.8) quienes plantearon que después de la implementación de procesos de inhibición de PARP las plantas se volvieron más vulnerables al daño de ADN o ataques de patógenos, debido a que se debilitan sus respuestas defensivas ante estos estímulos; por tal motivo es relevante identificar hasta qué punto los procesos de inhibición sobre todo aquellos relacionados con los métodos genéticos afectarían las respuestas fisiológicas de las plantas; con el fin de avanzar hacia unos estándares que generen resultados sostenibles en el tiempo y que permitan a los productores acceder de manera segura a este tipo de material vegetal, además de la ampliación de estos procesos y estudios a espacios fuera de laboratorio como una opción de respuesta tipo choque en caso de que las unidades productivas ya estén establecidas.

Al mismo tiempo entre las preguntas de investigación que quedan abiertas se debe tener en cuenta la necesidad de ampliar el conocimiento que se posee sobre las diferentes enzimas y proteínas que intervienen en todos los procesos fisiológicos celulares de las plantas, con el fin de buscar un incremento no solo en la productividad y resistencia a patógenos sino la resiliencia de las mismas ante los cambios actuales derivados de las acciones antrópicas y las condiciones medio ambientales.

Referencias

- Amor, Y., Babiychuk, E., Inzé, D., & Levine, A. (1998). The involvement of poly(ADP-ribose) polymerase in the oxidative stress responses in plants. *FEBS Letters*, 440, 1-7.
[https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(98\)01408-2](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(98)01408-2)
- Berglund, T., Kalbin, G., Strid, A., Rydström, J., & Ohlsson, A. B. (1996). UV-B- and oxidative stress-induced increase in nicotinamide and trigonelline and inhibition of defensive metabolism induction by poly(ADP-ribose)polymerase inhibitor in plant tissue. *FEBS Letters*, 380, 188-193. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(96\)00027-0](https://doi.org/10.1016/0014-5793(96)00027-0)
- Block, M., Verduyn, C., Brouwer, D., & Cornelissen, M. (2005). Poly(ADP-ribose) polymerase in plants affects energy homeostasis, cell death and stress tolerance. *The Plant Journal*, 41(1), 95-106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02277.x>
- Boltz, K. A., Jasti, M., Townley, J. M., & Shippen, D. E. (2014). Analysis of Poly(ADP-Ribose) Polymerases in Arabidopsis Telomere Biology. *PLOS ONE* 9(2).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088872>
- Briggs, A. G., & Bent, A. F. (2011). Poly(ADP-ribosyl)ation in plants. *Trends in Plant Science*, 372-380.
- Chen, Y. M., Shall, S., & O'Farrell, M. (1994). Poly(ADP-ribose) polymerase in plant nuclei. *Eur J Biochem*.
- Chetty, V. J., García, D. J., Narváez Vásquez, J., & Orozco Cárdenas, M. L. (2020). El inhibidor de poli (ADP-ribosa) polimerasa 3-metoxibenzamida mejora in vitro crecimiento de las plantas, microtuberización y eficiencia de transformación de la papa azul (*Solanum tuberosum* L. subsp. *andigenum*). *Biología celular y del desarrollo in vitro - Planta*, 833-841. <https://doi.org/10.1007/s11627-020-10086-9>

- Doucet-Chabeaud, G., Godon, C., Brutesco, C., de Murcia, G., & Kazmaier, M. (2001). Ionising radiation induces the expression of PARP-1 and PARP-2 genes in Arabidopsis. *Molecular Genetics and Genomics*, 265, 954-963.
- Dutilleul, C., Garmier, M., Noctor, G., Mathieu, C., Chétrit, P., Foyer, C. H., & de Paepe, R. (2003). Leaf Mitochondria Modulate Whole Cell Redox Homeostasis, Set Antioxidant Capacity, and Determine Stress Resistance through Altered Signaling and Diurnal Regulation. *The Plant Cell*, 15, 1212-1226. <https://doi.org/10.1105/tpc.009464>
- Estopá Bagot, M. (2005). El cultivo in vitro en la reproducción vegetativa en plantas de vivero. 50-56.
- Feng, B., Liu, C., VV de Oliveira, M., Intorne, A., Babilonia, K., Souza Filho, G., . . . He, P. (2015). Protein Poly(ADP-ribosyl)ation Regulates Arabidopsis Immune Gene Expression and Defense Responses. *PLOS Genetics*, 12(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004936>
- Gavrieli, Y., Sherman, Y., & Ben-Sasson, S. A. (1992). Identification of programmed cell death in situ via specific labeling of nuclear DNA fragmentation. *J Cell Biol*, 119(3), 493-501. <https://doi.org/10.1083/jcb.119.3.493>
- Jansen, M., Gilmer, F., Biskup, B., Nagel, K. A., Rascher, U., Fischbach, A., . . . Walter, A. (2009). Simultaneous phenotyping of leaf growth and chlorophyll fluorescence via GROWSCREEN FLUORO allows detection of stress tolerance in Arabidopsis thaliana and other rosette plants. *Functional Plant Biology*, 36, 902-914. <https://doi.org/10.1071/FP09095>
- Lepiniec, L., Babiychuk, E., Kushnir, S., Van Montagu, M., & Inze, D. (1995). Characterization of an Arabidopsis thaliana cDNA homologue to animal poly(ADP-ribose) polymerase. *FEBS Letters*, 103-108. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(95\)00335-7](https://doi.org/10.1016/0014-5793(95)00335-7)

- Liu, C., Wu, Q., Liu, W., Gu, Z., Wang, W., Xu, P., . . . Ge, X. (2017). Poly (ADP-ribose) polymerases regulate cell division and development in Arabidopsis roots. *Int Plant Biol*, 59, 459-474.
- Noctor, G., Queval, G., & Gakière, B. (2006). NAD(P) synthesis and pyridine nucleotide cycling in plants and their potential importance in stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1603-1620. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj202>
- Puchta, H., Swoboda, P., & Hohn, B. (1995). Induction of intrachromosomal homologous recombination in whole plants. *The Plant Journal*, 7, 203-210.
- Ricci, J.-E., Waterhouse, N., & Green, D. (2003). Mitochondrial functions during cell death, a complex (I–V) dilemma. *Cell Death & Differentiation*, 10, 488-492.
- Rissel, D., & Peiter, E. (2019). Poly(ADP-Ribose) Polymerases in Plants and Their Human Counterparts: Parallels and Peculiarities. *Int J Mol Sci.*, 20, 1638. <https://doi.org/10.3390/ijms20071638>
- Rissel, D., Heym, P., Thor, K., Brandt, W., Wessjohann, L., & Peiter, E. (2017). No silver bullet - Canonical Poly(ADP-Ribose) Polymerases (PARPs) are no universal factors of abiotic and biotic stress resistance of Arabidopsis thaliana. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1-14.
- Schulz, P., Jansseune, K., Degenkolbe, T., Méret, M., Claeys, H., Skirycz, A., . . . Hannah, M. A. (2014). Poly(ADP-Ribose) Polymerase Activity Controls Plant Growth by Promoting Leaf Cell Number, 1-15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090322>
- Van Breusegem, F., & Dat, J. F. (2006). Reactive Oxygen Species in Plant Cell Death. *Plant Physiology*, 141, 384-390. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078295>
- Vanderauwera, S., De Block, M., Van de Steene, N., Van de Cotte, B., Metzlaff, M., & Van Breusegem, F. (2007). Silencing of poly(ADP-ribose) polymerase in plants alters abiotic stress signal transduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 15150-15155.

- Virág, L., & Szabó, C. (2002). The therapeutic potential of poly(ADP-ribose) polymerase inhibitors. *Pharmacol Rev*, 375-429.
- Yano, R., Nakamura, M., Yoneyama, T., & Nishida, I. (2005). Starch-Related α -Glucan/Water Dikinase Is Involved in the Cold-Induced Development of Freezing Tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 138, 837-846. <https://doi.org/10.1104/pp.104.056374>
- Zhang, H., Gu, Z., Wu, Q., Yang, L., Liu, C., Ma, H., Ge, X. (2015). Arabidopsis PARG1 is the key factor promoting cell survival among the enzymes regulating post-translational poly(ADP-ribosyl)ation. *Scientific Reports*, 5, 1-13. <https://doi.org/10.1038/srep15892>