**INTRODUCCIÓN.**

Los hongos filamentosos constituyen una parte importante del ecosistema y ayudan en gran medida a mantener el balance de la biósfera. Los hongos filamentosos tienen una morfología característica debido al crecimiento de sus hifas, las cuales se desarrollan a partir de puntos de germinación y se ramifican hasta formar diferentes estructuras macroscópicas (Grimm et al. 2005). Este grupo de hongos pertenece a la subdivisión “Pezizomycota”, la cual se encuentra dentro de la división “Ascomycota” (Hibbett et al. 2007), donde se encuentran todos los hongos de morfología filamentosa. Los hongos filamentosos producen esporas como medida de propagación y supervivencia, y se producen por reproducción sexual (ascosporas) o asexual (conidios). Gracias a sus propiedades morfológicas, los hongos filamentosos se desarrollan en diversos tipos de hábitats, aunque el más predominante en la mayoría de sus especies es el suelo (Nevalainen, Kautto, and Te’o 2014). Cabe mencionar que, además de su papel en la naturaleza, también tienen gran importancia en otros sistemas más relacionados al ser humano como lo es la industria alimenticia, farmacéutica, agrícola, e investigación científica. Todos los hongos filamentosos experimentan diversos tipos de estrés que condicionan su comportamiento durante el desarrollo. Todo tipo de estrés altera la homeostasis celular, y en consecuencia, desencadena respuestas que intentan hacer frente a este desequilibrio. Existen varios tipos de estrés tales como estrés osmótico, oxidativo, lumínico y térmico, y están ligados a procesos fisiológicos de los hongos como el crecimiento radial, conidiación, patogenicidad, y producción de metabolitos secundarios como toxinas, pigmentos y compuestos de interés industrial. Los hongos filamentosos poseen vías intracelulares de señalización que les permiten responder eficazmente a diferentes tipos de estrés, y aunque la mayoría de los hongos comparten mecanismos conservados, estos no son idénticos. Las vías de transducción de señales, o vías de señalización, están presentes en todos los organismos, desde bacterias hasta mamíferos y plantas, y se componen de mecanismos moleculares que activan y desactivan procesos completos. Cada mecanismo es regulado por varias proteínas de función específica, que en conjunto y de forma regulada reorganizan la maquinaria intracelular provocando cambios a gran escala, como por ejemplo, la inducción a estados fisiológicos que favorecen su adaptación y supervivencia en un nuevo ambiente.

Actualmente, se conocen varios mecanismos que, integrados intentan explicar detalladamente las bases moleculares de las respuestas asociadas a cada tipo de estrés.

Sin embargo, cabe mencionar que a pesar de la gran cantidad de información no dejan de ser altamente complejos y aún siguen dejando dudas.

El siguiente trabajo presenta una visión general del papel de las proteínas G heterotriméricas…

Una de las primeras vías de señalización estudiadas en hongos fue la vía HOG asociada a respuestas con estrés osmótico. Aunque se han descrito muchos mecanismos y sus elementos principales no se ha estudiado el papel de las proteínas G heterotriméricas como iniciadores de la respuesta

Uno de las vías de señalización principales aunque no estudiadas en gran profundidad asociadas con el estrés es la de las proteínas G heterotriméricas. Aunque no se le ha dado mucha importancia, las proteínas G heterotriméricas juegan un papel importante en todas las respuestas de todos los tipos de estrés, considerando su localización como uno de los primeros puntos de contacto con el exterior es bueno considerar todos los estudios que giran en base a este heterotrímero ya que puede resultar crucial su conocimiento para posteriores estudios o para comprender más el funcionamiento de las respuestas.

**PROTEÍNAS G HETEROTRÍMERICAS EN HONGOS FILAMENTOSOS.**

Las proteínas G heterotriméricas constituyen parte esencial de las vías de transducción de señales en todos los organismos eucariotas. Su localización en la cara interna de las membranas les permite procesar señales del exterior y estimular respuestas intracelulares específicas. Las proteínas G heterotriméricas están conformadas por tres subunidades monoméricas llamadas alfa (Gα), beta (Gβ) y gamma (Gγ), las cuales interaccionan con receptores de membrana y proteínas efectoras (Simon, Strathmann, and Gautam 1991). La subunidad Gα contiene un dominio conservado con actividad GTPasa, el cual estabiliza e hidroliza nucleótidos de guanina bajo condiciones apropiadas. El ciclo funcional de las proteínas G heterotriméricas ocurre en la cara interna de las membranas y comienza con la unión de un ligando a un receptor específico. La activación del receptor provoca un cambio conformacional en la subunidad Gα llevando a un intercambio de GDP por GTP en su dominio y en consecuencia la disociación del heterotrímero. El estado activo de estas proteínas se regula por proteínas reguladoras de señal (RGS), las cuales estimulan la actividad del dominio GTPasa de la subunidad Gα provocando la hidrólisis de GTP y como resultado la formación del heterotrímero inactivo (Rens-Domiano and Hamm 1995). Las proteínas G heterotriméricas juegan un papel importante en la transducción de señales de varios estímulos ambientales y nutricionales en hongos filamentosos. Los primeros reportes sobre estas proteínas en hongos filamentosos demostraron que son esenciales para el crecimiento, el desarrollo y la virulencia de especies patogénicas en animales y plantas (Li et al. 2007; Liu and Dean 1997).

Un análisis filogenético generado por alineamiento múltiple de proteínas G de hongos reveló tres principales subgrupos (I-III) dentro de la familia de proteínas Gα. Los miembros de los subgrupos I y III pueden ser relacionados a las subunidades de las clases Gαi y Gαs de mamíferos, las cuales inhiben y estimulan, respectivamente, la actividad de la adenilato ciclasa, mientras que las subunidades del subgrupo II no tienen similitud con ninguna Gα de mamíferos que de pistas sobre su función (Bolker, 1998).

Las proteínas Gα del subgrupo I están altamente conservadas en la mayoría de los hongos filamentosos y regulan múltiples vías. Este subgrupo se ha implicado en la regulación de procesos como el crecimiento, conidiación, desarrollo sexual y asexual, patogenicidad y metabolismo secundario (Schmitt et al., 2004a).

Se han realizado múltiples estudios funcionales en varios hongos filamentosos con el fin de conocer el papel que desempeña la subunidad Gαi en el desarrollo. Como parte de dichos estudios se han generado cepas mutantes y cepas delecionadas (ΔGα), en las cuales se han mostrado efectos pleiotrópicos provocando cambios fisiológicos importantes.

La primera subunidad Gα del subgrupo I fue identificada en el hongo filamentoso Neurospora crassa, Gna-1 (gna-1). Un análisis de secuencia indicó que Gna-1 pertenece a la superfamilia de proteínas Gαi de mamíferos mostrando una similitud del 55%. Gna-1 contiene una secuencia consenso para miristoilación (MGXXXS) en el extremo amino terminal y un sitio de ADP-ribosilación dependiente de la toxina pertussis (CAAX) en el extremo carboxilo terminal que es conservado en la superfamilia de proteínas Gαi (Turner y Borkovich, 1993).

**Estrés oxidativo, osmótico, lumínico y térmico**

El estrés oxidativo es causado por una acumulación intracelular de especies reactivas de oxígeno (Reactive oxygen species: ROS) o por una alteración del estado redox. La respuesta oxidativa comprende dos mecanismos de destoxificación para destruir o restaurar el estado redox: no enzimática (glutation, tioredoxina) y enzimática (superóxido dismutasa, peroxidasa y catalasa (Breitenbach et al. 2015). Las señales de estrés oxidativo pueden provenir del ambiente, pero también pueden generarse intracelularmente y causar daños a proteínas, ADN, membranas, etc.

El estrés osmótico conduce a un flujo de agua desregulado hacia el interior o exterior de la célula: estrés hiperosmótico causa una contracción, estrés hipoosmótico causa inchamiento. La respuesta celular de este tipo de estrés implica la actividad de canales de agua (aquaporinas) y transportadores de electrolítos, y la acumulación de osmolitos, así como la protección de proteínas y estructuras subcelulares (Mager et al. 2000).

El estrés lumínico hace referencia a

La luz también puede estar asociada a elevadas temperaturas, conduciendo a la desecación y estrés osmótico. Por otro lado, los organismos pueden interpretar su entorno y adaptarse a cambios ambientales para asegurar su supervivencia y programar su reproducción.

Light

may

be

also

associated

with

elevated

temperatures,

leading

to

de-

siccation

and

osmotic

stress.

Proteínas G heterotrimécisa y estrés oxidativo

Discusión

Los diferentes tipos de estrés son significativamente diferentes, pero también presentan respuestas y mecanismos superpuestos.

**Referencias**

Breitenbach, Michael et al. 2015. “Oxidative Stress in Fungi: Its Function in Signal Transduction, Interaction with Plant Hosts, and Lignocellulose Degradation.” *Biomolecules* 5(2): 318–42. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25854186 (August 22, 2018).

Grimm, L. H., S. Kelly, R. Krull, and D. C. Hempel. 2005. “Morphology and Productivity of Filamentous Fungi.” *Applied Microbiology and Biotechnology* 69(4): 375–84. http://link.springer.com/10.1007/s00253-005-0213-5 (August 22, 2018).

Hibbett, David S. et al. 2007. “A Higher-Level Phylogenetic Classification of the Fungi.” *Mycological Research* 111(5): 509–47. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17572334 (August 22, 2018).

Li, Liande et al. 2007. “Heterotrimeric G Protein Signaling in Filamentous Fungi.” *Annual Review of Microbiology* 61(1): 423–52. http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.micro.61.080706.093432.

Liu, S, and R a Dean. 1997. “G Protein Alpha Subunit Genes Control Growth, Development, and Pathogenicity of Magnaporthe Grisea.” *Molecular plant-microbe interactions : MPMI* 10(9): 1075–86. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9390422.

Mager, W H, A H de Boer, M H Siderius, and H P Voss. 2000. “Cellular Responses to Oxidative and Osmotic Stress.” *Cell stress & chaperones* 5(2): 73–75. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11147967 (August 22, 2018).

Nevalainen, Helena, Liisa Kautto, and Junior Te’o. 2014. “Methods for Isolation and Cultivation of Filamentous Fungi.” In *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, , 3–16. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24515356 (August 22, 2018).

Rens-Domiano, S, and Heidi E Hamm. 1995. “Structural and Functional Relationships of Heterotrimeric G-Proteins.” *Faseb J* 9(11): 1059–66.

Simon, Melvin I, Michael P Strathmann, and Narasimhan Gautam. 1991. “Diversity of Proteins in Signal Transduction.” 252(5007): 802–8.