

Utilización de factores de transcripción como herramienta biotecnológica para incrementar la tolerancia a la sequía en plantas

María Noelia Muñoz García y Daniela Andrea Capiati*

Instituto de Investigaciones en Ingeniería Genética y Biología Molecular, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Vuelta de Obligado 2490, C1428ADN Buenos Aires, Argentina

*Autor responsable: E-mail: dcapiati@dna.uba.ar

Recibido el 29/11/2011 - Aceptado el 05/12/2011

Resumen

Los estreses abióticos como la sequía, la alta salinidad en el suelo y el frío afectan negativamente el crecimiento de las plantas. La sequía es uno de los problemas más importantes que limita la productividad de los cultivos. Para diseñar estrategias que permitan desarrollar plantas más tolerantes al estrés hídrico es importante comprender los mecanismos a través de los cuales las plantas perciben y transducen las señales de estrés para la generación de respuestas adaptativas. Las vías de transducción de señales, que se inician con la percepción de la señal de estrés, tienen como blanco final una serie de factores de transcripción que controlan la expresión de genes cuyos productos contribuyen a proteger y reparar las células del daño causado por el estrés. El empleo de genes que codifican para estos factores de transcripción constituye un enfoque muy efectivo para producir plantas tolerantes al estrés, ya que un solo gen puede alterar la expresión de un gran número de genes, dando como resultado una respuesta mucho más amplia y eficaz. En la última década se ha elucidado la función de varios factores de transcripción que controlan la respuesta a la sequía, como los DREB/CFB y los AREB/ABF, entre otros. En este artículo se describen estos factores de transcripción y su utilización para desarrollar plantas transgénicas tolerantes a la sequía.

Palabras clave: sequía, factores de transcripción, plantas transgénicas

Transcription factors as tools for genetic engineering of plant drought tolerance

Abstract

Abiotic stresses such as drought, high salinity and cold negatively affect plant growth. Drought is the major factor that limits crop productivity. Understanding the mechanisms by which plants perceive the stress signal and transmit it to the cellular machinery to activate adaptive responses is of great importance to develop strategies for the genetic engineering of drought tolerance. The signal transduction cascades triggered by water-deficit stress lead to the activation of transcription factors that control the expression of stress-responsive genes, whose products contribute to protect and mitigate the stress-induced cellular damage. The use of these transcription factors constitutes a highly effective approach for producing stress-tolerant plants. This is based on the observations that a single regulatory gene induces the expression of a number of different stress-responsive genes, thus leading to a wide-arrayed and efficient response. In the last decade, the function of several transcription factors that control water-deficit response (such as DREB/CFB and AREB/ABF) has been elucidated. This article focuses in the use of these transcription factors as tools to engineer drought tolerance in plants

Key words: drought, transcription factors, transgenic plants

Introducción

Las condiciones ambientales adversas, principalmente la sequía, representan la principal causa de pérdidas de productividad en los cultivos [1]. El problema de la sequía se ha agravado en los últimos años en muchas regiones del mundo por el cambio climático y la desertización. La agricultura consume la mayor parte del agua del planeta, y en las regiones más áridas el uso de agua para la agricultura puede llegar al 90 por ciento del consumo. Es claro que se necesita mejorar la eficiencia del uso del agua en la agricultura. El desarrollo de cultivos más tolerantes a la sequía mediante ingeniería genética constituye una importante estrategia para enfrentar la demanda mundial de alimento con una menor cantidad de agua.

La comprensión de los mecanismos moleculares a través de los cuales las plantas perciben el estrés y transducen esta señal dentro de las células para generar respuestas adaptativas es vital para diseñar estrategias que permitan mejorar la tolerancia al estrés de los cultivos. La vía de transducción de señales comienza con la percepción de la señal (a través de sensores aún no identificados) y continúa con la generación de segundos mensajeros como el calcio, fosfoinosítidos, especies reactivas del oxígeno (ROS) y la activación de cascadas de fosforilación de proteínas. Estas vías tienen como blanco final factores de transcripción que controlan la expresión de genes de respuesta a estrés (Figura 1). Los productos de estos genes contribuyen a proteger y reparar las células del daño causado por el estrés, o bien participan en la generación de moléculas regulatorias, principalmente el ácido abscísico (ABA).

El ABA, a su vez inicia una segunda ronda de señalización que sigue el mismo mecanismo descrito, pero difiere temporal y espacialmente del primero [2, 3]. El ABA es una hormona vegetal que cumple una importante función en la adaptación a la sequía y alta salinidad regulando la expresión de muchos genes involucrados en la tolerancia a la deshidratación de tejidos vegetativos y semillas [4, 2].

En los últimos años, la biotecnología ha logrado grandes avances en la producción de plantas tolerantes a diversos estreses abióticos (causados por condiciones ambientales adversas). En los comienzos, se utilizaron genes que codifican diferentes proteínas involucradas en la protección y reparación del daño celular, como enzimas de la biosíntesis de moléculas osmoprotectoras, lográndose buenos resultados [5]. Sin embargo, el uso de genes reguladores, como los factores de transcripción, parece ser un enfoque más efectivo en la producción de plantas tolerantes al estrés, ya que un solo gen regulador puede alterar la expresión de un gran número de genes que cumplen funciones de protección y reparación, generando una respuesta mucho más amplia y eficaz [6].

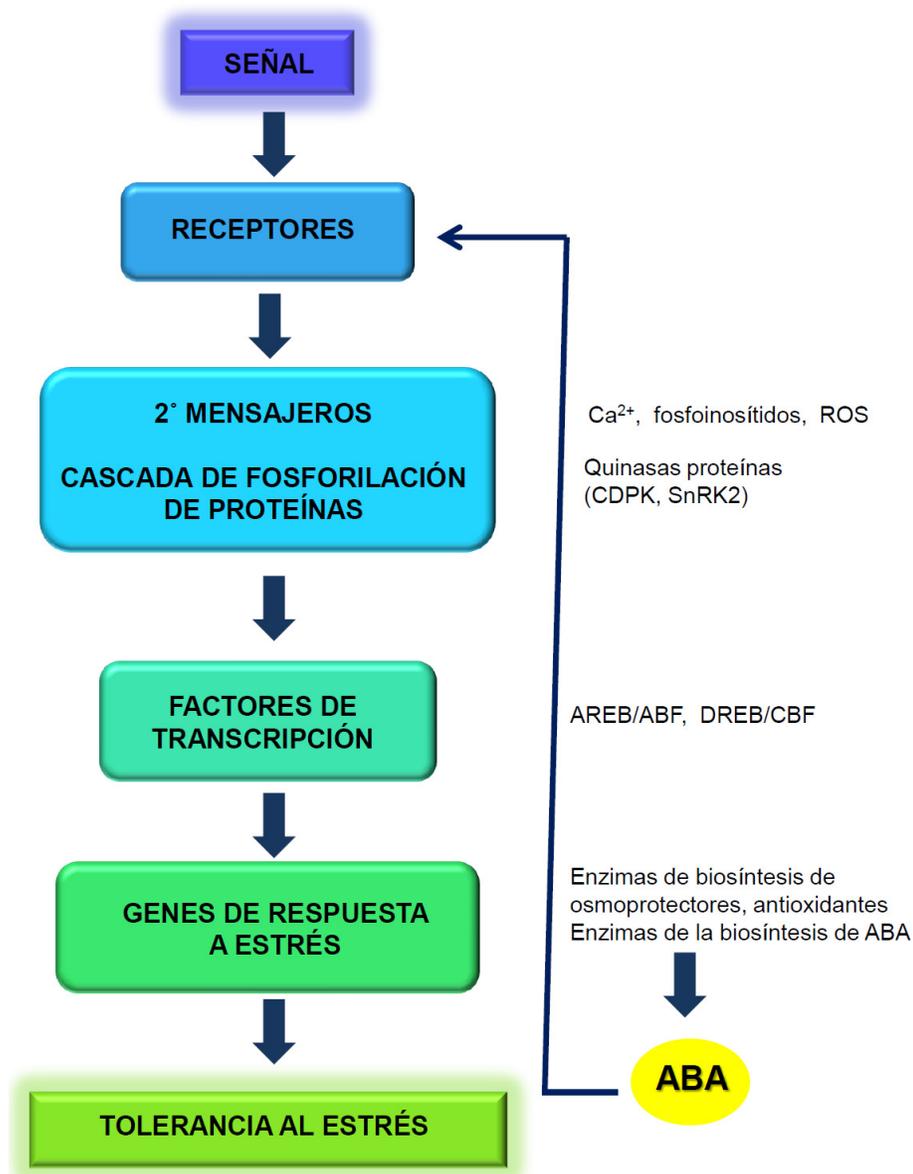


Figura 1. Vías de señalización de estrés hídrico. La señal de estrés es percibida por sensores aún desconocidos que activan complejas cascadas de señalización intracelular, incluyendo la generación de segundos mensajeros y cascadas de fosfoproteínas. Las vías de señalización resultan en la activación de factores de transcripción y la expresión de genes de respuesta a estrés cuyos productos contribuyen directa o indirectamente a aumentar la tolerancia al estrés.

Factores de transcripción que controlan genes de respuesta al estrés hídrico

La transcripción de un gen se inicia cuando el complejo de iniciación de la transcripción, que incluye la ARN polimerasa, se une a la secuencia TATA box del promotor. El complejo de iniciación de la transcripción es regulado por factores de transcripción que interactúan con secuencias específicas del promotor (elementos de respuesta o elementos

regulatorios), y que a su vez son activados o reprimidos por estímulos ambientales u hormonales (Figura 2). El estrés hídrico regula los factores de transcripción por inducción de sus genes, activación de sus proteínas (por ejemplo, por fosforilación), o degradación a través del sistema de proteasoma. De esta manera, los factores de transcripción actúan como llaves moleculares para la expresión de los genes de respuesta a estrés [7].

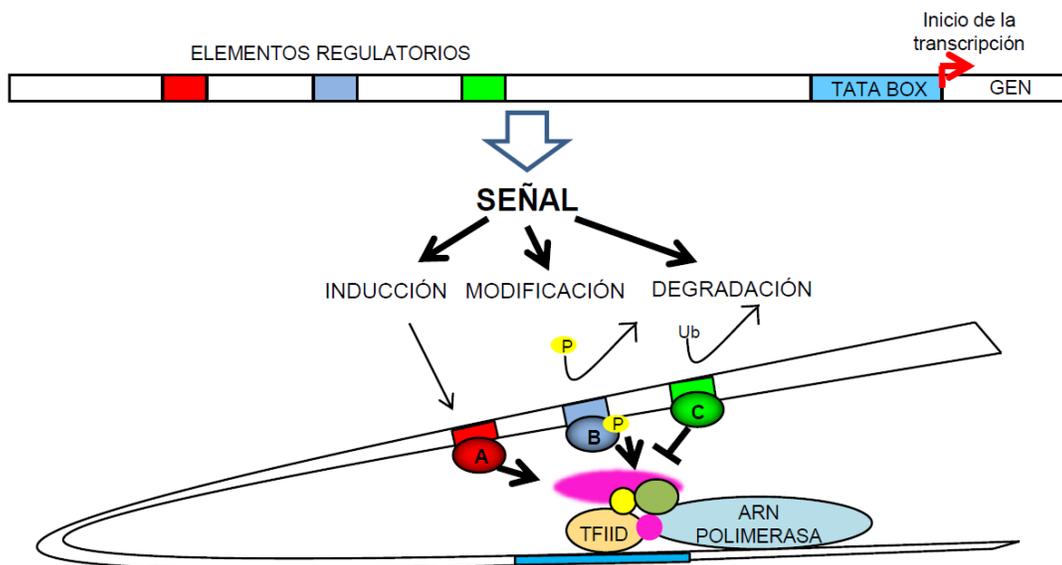


Figura 2. Regulación de la transcripción. El complejo de iniciación de la transcripción es regulado por factores de transcripción (representados por A B y C) que son activados o inhibidos por señales ambientales u hormonales.

Se han identificado cuatro grupos principales de factores de transcripción involucrados en la regulación de genes de repuesta al estrés hídrico en plantas [2] (Figura 3):

- AREB/ABF (*ABA-responsive element-binding protein/ABRE-binding factor*)
- MYC/MYB
- DREB/CBF (*DRE-binding protein/C-repeat-binding factor*)
- NAC y ZF-HD (*zincfinger homeodomain*)

Muchos de estos factores han sido utilizados en diversas especies vegetales para incrementar la tolerancia al estrés hídrico; algunos ejemplos se mencionan a continuación.

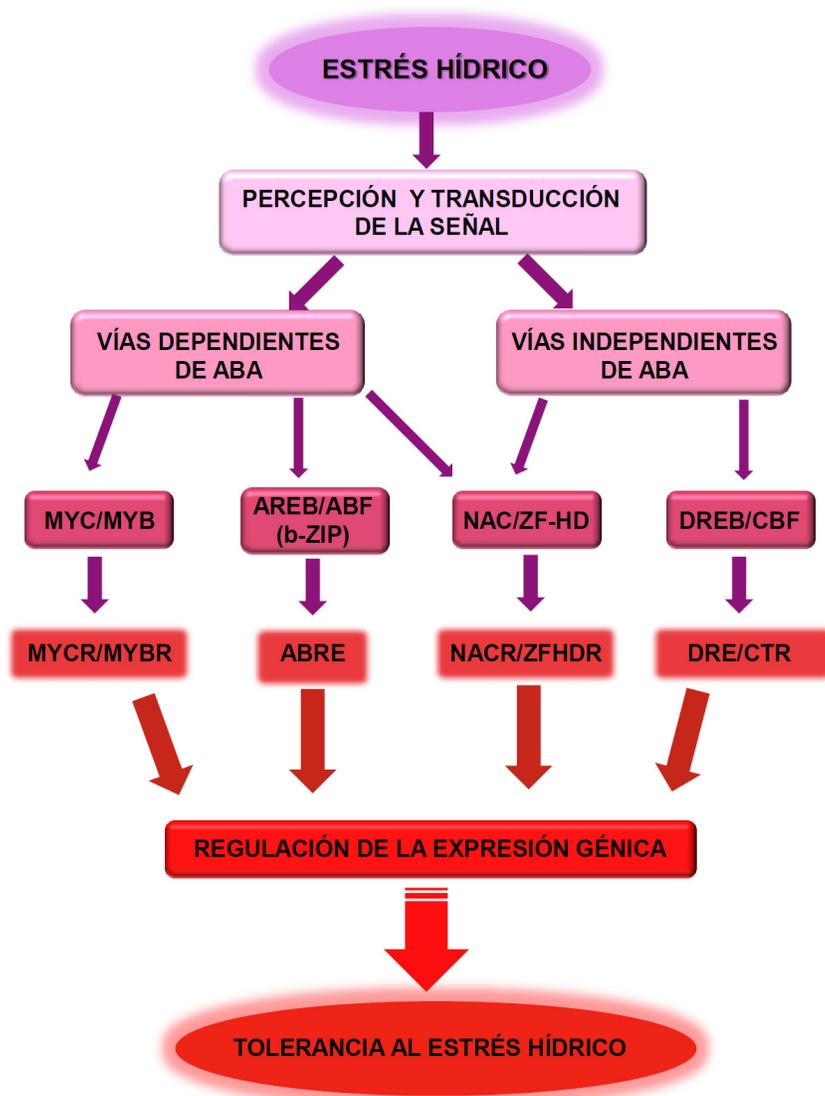


Figura 3. Factores de transcripción y elementos de respuesta involucrados en la regulación de la expresión de genes por estrés hídrico.

Factores de transcripción AREB/ABF

Los niveles de ABA aumentan significativamente durante el estrés hídrico. Además de provocar el cierre de los estomas, para evitar la pérdida de agua, el ABA induce la expresión de numerosos genes involucrados en la adaptación al estrés [8, 9]. Los promotores de muchos de estos genes contienen el elemento de respuesta ABRE, que es una secuencia reconocida por los factores de transcripción AREB/ABF. Éstos son los principales reguladores de la expresión de genes dependiente de ABA. Estos factores de transcripción pertenecen a la clase bZIP (*basic leucine zipper*). Los factores de transcripción AREB/ABF han sido descriptos en la planta

modelo *Arabidopsis thaliana* [10, 11] y en otras especies vegetales como arroz (*Oryza sativa*) [12], trigo (*Triticum aestivum*) [13], cebada (*Hordeum vulgare*) [14], tomate (*Solanum lycopersicum*) [15, 16] y papa (*Solanum tuberosum*) [17]. La expresión de los genes AREB/ABF es inducida por estrés hídrico y ABA. Las proteínas ABF/AREB deben ser activadas por fosforilación de manera dependiente de ABA. Las enzimas que fosforilan estos factores de transcripción son las quinasas SnRK2s (*SNF1-related protein kinase subfamily 2*) [18] y CDPKs (*calcium-dependent protein kinases*) [19, 17].

La sobre-expresión de genes AREB/ABF en *Arabidopsis* aumentó la tolerancia al estrés hídrico como resultado de la inducción de numerosos genes de respuesta a estrés, aunque se observó una inhibición del crecimiento de la planta [20, 21]. La triple mutante *areb1 areb2 abf3* de *Arabidopsis* mostró una tolerancia muy reducida a la sequía. El análisis transcriptómico de las plantas expuestas a sequía reveló que 58 genes presentan niveles de expresión reducidos en la triple mutante con respecto a las plantas salvajes [22]. Muchos de estos genes son inducidos normalmente por ABA y/o estrés hídrico causado por sequía o alta salinidad. Estos resultados indican que los factores de transcripción AREB/ABF cumplen una importante función en la regulación de la expresión de genes de respuesta a estrés hídrico de manera dependiente de ABA.

En especies de interés agronómico estos genes no han sido ampliamente estudiados en cuanto a su potencial para generar cultivos resistentes a estrés abiótico, posiblemente debido a que existen evidencias de que la tolerancia a estrés hídrico mediada por ABA genera una pérdida de productividad intrínseca por el cierre estomático (debido a una baja producción de fotosintatos por disminución de la fijación de CO₂). Sin embargo, se demostró que la expresión del gen *ABF3* de *Arabidopsis* en arroz incrementó la tolerancia al estrés abiótico sin causar inhibición del crecimiento o alteraciones fenotípicas visibles [23]. Recientemente, se ha descrito que la sobre-expresión de *SIAREB1* en plantas de tomate da como resultado un aumento de la tolerancia al estrés hídrico sin afectar su crecimiento [16]. Estos resultados sugieren que los genes AREB/ABF pueden ser buenos candidatos para ser utilizados como herramienta biotecnológica, pero es necesario analizarlos de manera independiente en cada especie, ya que no todas las plantas responden de la misma manera a su sobre-expresión o la expresión de genes AREB/ABF exógenos.

Factores de transcripción MYC/MYB

Las familias de proteínas MYC/MYB se encuentran tanto en plantas como en animales y tienen diversas funciones. En plantas, algunos factores de transcripción MYC/MYB participan en la activación de la transcripción de genes de respuesta a estrés hídrico de manera dependiente de ABA [2]. MYC y MYB funcionan cooperativamente para la activación de la expresión de genes, uniéndose a los elementos de respuesta MYCR y MYBR (MYC, MYB *recognition sites*), respectivamente [24].

Se ha descrito que la sobre-expresión de *AtMYB15* aumentó la tolerancia al estrés hídrico en *Arabidopsis* [25]. Resultados similares se observaron en plantas que sobre-expresan *AtMYB2*, *AtMYC2* o ambos genes [24]. En todos los casos, se observó además la inducción de genes de respuesta a estrés. Al igual que los genes AREB/ABF, la sobre-expresión de algunos genes MYC/MYB causó una inhibición del crecimiento en *Arabidopsis* [26]. Los genes MYC y MYB han sido utilizados en algunas especies de interés agronómico. La sobre-expresión de *StMYB1R-1* en plantas de papa incrementó la tolerancia a la sequía sin afectar significativamente su productividad [27]. En arroz, la sobre-expresión de *OsMYB3R-2* incrementó la tolerancia al estrés hídrico [28]. El gen de arroz *OsMYB4* fue utilizado en varias especies, como el tomate, obteniéndose distintos grados de tolerancia a la sequía dependiendo de la especie [29].

Factores de transcripción DREB/CBF

Las proteínas DREB/CBF son factores de transcripción de tipo AP2/ERF de plantas que inducen un conjunto de genes de respuesta a estrés abiótico. Cumplen una importante función en las vías de señalización independientes de ABA [2]. Estos factores de transcripción se dividen en dos subgrupos: DREB1/CBF y DREB2. La expresión de los genes DREB1/CBF (*DREB1B/CBF1*, *DREB1A/CBF3* y *DREB1C/CBF2* en *Arabidopsis*) es inducida por frío, mientras que la expresión de los genes DREB2 (*DREB2A* y *DREB2B* en *Arabidopsis*) es inducida por estrés hídrico [30]; sin embargo, las proteínas de ambos subgrupos se unen al elemento de respuesta DRE/CRT (*dehydration-responsive element/C-repeat*), indicando la existencia de un entrecruzamiento entre la expresión de genes inducida por frío y sequía, a través del elemento DRE/CRT [7]. Por este motivo, ambos subgrupos han sido útiles para incrementar la tolerancia tanto a la sequía como al frío. Genes homólogos a DREB1 y DREB2 han sido identificados en varias especies de interés agronómico [31].

La sobre-expresión de los genes DREB1/CBF en *Arabidopsis* incrementó la tolerancia al estrés hídrico y frío y esto se correlacionó con un aumento en los niveles de transcritos que codifican proteínas asociadas a la adaptación al estrés [32, 33]. El análisis transcriptómico demostró que aproximadamente 30 genes son inducidos en respuesta a la sobre-expresión de *DREB1B/CBF1*, *DREB1A/CBF3* o *DREB1C/CBF2* [33].

La sobre-expresión del gen *DREB1A* es una estrategia muy utilizada. Con ello se ha logrado activar la expresión de numerosos genes de respuesta a estrés dando como resultado plantas más tolerantes al frío y al estrés hídrico [34]. *DREB1A* ha demostrado ser efectivo en numerosas especies. La sobre-expresión del *DREB1A/CBF3* de *Arabidopsis* en papa, tabaco, trigo y arroz incrementó la tolerancia a la sequía [35, 36, 23]. También los genes DREB de otras especies han mostrado ser eficientes. Por ejemplo, plantas de arroz que sobreexpresan el gen *DREB1A* propio resultaron más tolerantes al estrés hídrico y al frío [37].

Factores de transcripción NAC y ZF-HD

Además de los descriptos, el estrés hídrico activa varios otros factores de transcripción, incluyendo los factores de transcripción NAC y las proteínas *zinc finger homeodomain* (ZF-HD). Las proteínas ZFHD1 se unen al elemento de respuesta ZFHDR, mientras que las proteínas NAC se unen al elemento de respuesta NACRS (*NAC recognized sequence*) [38, 39]. La familia de genes NAC tiene 106 y 149 miembros en Arabidopsis y arroz, respectivamente [40, 41]. La sobre-expresión de los genes NAC ANAC019, ANAC055 y ANAC072 en Arabidopsis incrementó la tolerancia a la sequía [38] mientras que en arroz, la sobre-expresión de SNAC1 o de OsNAC6/SNAC2 resultó en una tolerancia aumentada al estrés hídrico [42-44].

Conclusiones

Considerando que la población mundial podría llegar a 9 mil millones para el año 2050, es necesario incrementar la productividad agronómica para abastecer la futura demanda de alimento. El avance en el conocimiento de los mecanismos moleculares de respuesta a estrés hídrico ha facilitado herramientas para diseñar estrategias biotecnológicas que permiten aumentar la tolerancia y la productividad de los cultivos en condiciones de sequía o con un menor requerimiento de agua. Particularmente, en este artículo se resumieron las funciones de los principales factores de transcripción que regulan conjuntos de genes de respuesta a estrés y su utilización para aumentar la tolerancia a la sequía en especies de interés agronómico. El análisis funcional de estos factores de transcripción aportará nuevos conocimientos acerca de los complejos mecanismos de regulación de las respuestas a estrés y del entrecruzamiento de las vías de señalización que activan estas respuestas, que serán útiles al momento de diseñar las estrategias para generar cultivos tolerantes a la sequía y otros estreses abióticos que afecten su productividad.

Referencias

1. Boyer JS (1982) Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-448
2. Hirayama T, Shinozaki K (2010) Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future. [Plant J](#) 61: 1041-1052
3. Capiati DA, Muñoz García MN, Ulloa RM (2011) Water-deficit stress signal transduction pathways in plants: From sensing to response. En: *Abiotic Stress: New Research*. Nova Science Publishers, New York. En prensa
4. Kim S (2006) The role of ABF family bZIP class transcription factors in stress response. *Physiol Plant* 126: 519-5276
5. Wang W, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 11-14

6. Bhatnagar-Mathur P, Vadez V, Sharma KK (2008) Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant Cell Rep* 27: 411-24
7. Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2005) Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters. *Trends Plant Sci* 10: 88-94
8. Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, Abrams SR (2010) Abscisic acid: Emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol* 61: 651-679
9. Kim T-H, Bohmer M, Hu H, Nishimura N, Schroeder JI (2010) Guard cell signal transduction network: Advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annu Rev Plant Biol* 61: 561-591
10. Choi H, Hong J, Ha J, Kang J, Kim SY (2000) ABFs, a family of ABA-responsive element binding factors. *J Biol Chem* 275: 1723-1730
11. Uno Y, Furihata T, Abe H, Yoshida R, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2000) Arabidopsis basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 11632-11637
12. Hossain MA, Lee Y, Cho JI, Ahn CH, Lee SK, Jeon JS, Kang H, Lee CH, An G, Park PB (2010b) The bZIP transcription factor OsABF1 is an ABA responsive element binding factor that enhances abiotic stress signaling in rice. *Plant Mol Biol* 72: 557-566
13. Kobayashi F, Maeta E, Terashima A, Takumi S (2008) Positive role of a wheat HvABI5 ortholog in abiotic stress response of seedlings. *Physiol Plant* 134: 74-86
14. Casaretto JA, Ho T-H (2005) Transcriptional regulation by abscisic acid in barley (*Hordeum vulgare* L.) seeds involves autoregulation of the transcription factor HvABI5. *Plant Mol Biol* 57: 21-34
15. Hsieh TH, Li CW, Su RC, Cheng CP, Sanjaya, Tsai YC, Chan MT (2010) A tomato bZIP transcription factor, SIAREB, is involved in water deficit and salt stress response. *Planta* 231: 1459-1473
16. Orellana S, Yañez M, Espinoza A, Verdugo I, González E, Ruiz-Lara S, Casaretto JA (2010) The transcription factor SIAREB1 confers drought, salt stress tolerance and regulates biotic and abiotic stress-related genes in tomato. *Plant Cell Environ* 33: 2191-2208
17. Muñoz García MN, Giammaria V, Grandellis C, Ulloa RM, Téllez-Iñón MT, Capiati DA (2011) Characterization of StABF, a bZIP transcription factor from *Solanum tuberosum* L. that is phosphorylated by StCDPK2 in vitro. *Planta* doi 10.1007/s00425-011-1540-7
18. Fujii H, Zhu JK (2009) Arabidopsis mutant deficient in 3 abscisic acid activated protein kinases reveals critical roles in growth, reproduction, and stress. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 8380-8385

19. Zhao R, Sun HL, Mei C, Wang XJ, Yan L, Liu R, Zhang XF, Wang XF, Zhang DP (2011) The Arabidopsis Ca²⁺-dependent protein kinase CPK12 negatively regulates abscisic acid signaling in seed germination and post-germination growth. *New Phytol* 192: 61-73
20. Kang J, Choi H, Im M, Kim SY (2002) Arabidopsis basic leucine zipper proteins mediate stress-responsive abscisic acid signaling. *Plant Cell* 14: 343-357
21. Kim S, Kang JY, Cho DI, Park JH, Kim SY (2004) ABF2, an ABRE-binding bZIP factor, is an essential component of glucose signaling and its overexpression affects multiple stress tolerance. *Plant J* 40: 75-87
22. Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, Kidokoro S, Maruyama K, Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. (2010) AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J* 61: 672-685
23. Oh SJ, Song SI, Kim YS, Jang HJ, Kim SY, Kim M, Kim YK, Nahm BH, Kim JK (2005) Arabidopsis CBF3/DREB1A and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth. *Plant Physiol* 138: 341-351
24. Abe H, Urao T, Ito T, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2003) Arabidopsis AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *Plant Cell* 15: 63-78
25. Ding Z, Li S, An X, Liu X, Qin H, Wang D (2009) Transgenic expression of MYB15 confers enhanced sensitivity to abscisic acid and improved drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *J Genet Genomics* 36: 17-29
26. Vannini C, Locatelli F, Bracale M, Magnani E, Marsoni M, Osnato M, Mattana M, Baldoni E, Coraggio I (2004) Overexpression of the rice *Osmyb4* gene increases chilling and freezing tolerance of *Arabidopsis thaliana* plants. *Plant J* 37: 115-127
27. Shin D, Moon S-J, Han S, Kim B-G, Park SR, Lee S-K, Yoon H-J, Lee H-E, Kwon H-B, Baek D, Yi BY, Byun M-O (2011) Expression of *StMYB1R-1*, a novel potato single MYB-like domain transcription factor, increases drought tolerance. *Plant Physiol* 155: 421-432
28. Dai X, Xu Y, Ma Q, Xu W, Wang T, Xue Y, Chong K (2007) Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 143: 1739-1751
29. Vannini M, Campa M, Iriti M, Genga A, Faoro F, Carravieri S, Rotino GL, Rossoni M, Spinardi A, Bracale M (2007) Evaluation of transgenic tomato plants ectopically expressing the rice *Osmyb4* gene. *Plant Science* 173: 231-239
30. Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1998) Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature- responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 1391-1406

31. Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K (2009) Transcriptional Regulatory Networks in Response to Abiotic Stresses in Arabidopsis and Grasses. *Plant Physiol* 149: 88-95
32. Fowler S, Thomashow MF (2002) Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell* 14: 1675-1690
33. Gilmour SJ, Fowler SG, Thomashow MF (2004) Arabidopsis transcriptional activators CBF1, CBF2, and CBF3 have matching functional activities. *Plant Mol Biol* 54: 767-781
34. Kasuga M, Liu Q, Miura S, Yamaguchi S, Shinozaki K (1999) Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nat Biotechnol* 17: 287-291
35. Behnam B, Kikuchi A, Celebi-Toprak F, Yamanaka S, Kasuga M, Yamaguchi-Shinozaki K, Watanabe KN (2006) The Arabidopsis DREB1A gene driven by the stress-inducible rd29A promoter increases salt-stress tolerance in proportion to its copy number in tetrasomic tetraploid potato (*Solanum tuberosum*). *Plant Biotech* 23: 169-177
36. Kasuga M, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K (2004) A combination of the Arabidopsis DREB1A gene and stress inducible rd29A promoter improved drought and low temperature stress tolerance in tobacco by gene transfer. *Plant Cell Physiol* 45: 346-350
37. Ito Y, Katsura K, Maruyama K, Taji T, Kobayashi M, Seki S, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2006) Functional analysis of rice DREB1/CBF type transcription factors involved in cold responsive gene expression in transgenic rice. *Plant Cell Physiol* 47: 141-153
38. Tran L-SP, Nakashima K, Sakuma Y, Simpson SD, Fujita Y, Maruyama K, Fujita M, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2004) Isolation and functional analysis of *Arabidopsis* stress-inducible NAC transcription factors that bind to a droughtresponsive *cis*-element in the *early responsive to dehydration stress 1* promoter. *Plant Cell* 16: 2481-2498
39. Tran LS, Nakashima K, Sakuma Y, Osakabe Y, Qin F, Simpson SD, Maruyama K, Fujita Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007) Co-expression of the stressinducible zinc finger homeodomain ZFHD1 and NAC transcription factors enhances expression of the ERD1 gene in Arabidopsis. *Plant J* 49: 46-63
40. Gong W, Shen YP, Ma LG, Pan Y, Du YL, Wang DH, Yang JY, LD Hu, Liu XF, Dong CX, Ma L, Chen YH, Yang XY, Gao Y, Zhu D, Tan X, Mu JY, Zhang DB, Liu YL, Dinesh- Kumar SP, Li Y, Wang XP, Gu HY, Qu LJ, Bai SN, Lu YT, Li JY, Zhao JD, Zuo J, Huang H, Deng XW, Zhu YX (2004) Genome-wide ORFeome cloning and analysis of Arabidopsis transcription factor genes. *Plant Physiol* 135: 773-782
41. Xiong Y, Liu T, Tian C, Sun S, Li J, Chen M (2005) Transcription factors in rice: a genomewide comparative analysis between monocots and eudicots. *Plant Mol Biol* 59: 191-203

42. Hu H, Dai M, Yao J, Xiao B, Li Xianghua, Zhang Q, Xiong L (2006) Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. [Proc Natl Acad Sci USA](#) 103: 12987-12992
43. Hu H, You J, Fang Y, Zhu X, Qi Z, Xiong L (2008) Characterization of transcription factor gene SNAC2 conferring cold and salt tolerance in rice. *Plant Mol Biol* 67: 169-181
44. Nakashima K, Tran L-SP, Nguyen DV, Fujita M, Maruyama K, Todaka D, Ito Y, Hayashi N, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007) Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice. *Plant J* 51: 617-630



ISSN 1666-7948

www.quimicaviva.qb.fcen.uba.ar

Revista **QuímicaViva**

Número 3, año 10, Diciembre de 2011

quimicaviva@qb.fcen.uba.ar