

Sobrevivir al estrés: cómo responden las plantas a la falta de agua

Alejandra A. Covarrubias Robles

Las condiciones ambientales que limitan el crecimiento de las plantas también limitan su productividad y, por tanto, afectan el bienestar de la población humana, no sólo en lo que se refiere a la calidad y cantidad de alimentos sino también en cuanto a la calidad de su medio ambiente. El tan sólo comparar la abundancia y diversidad en la vegetación de una selva tropical con la que se pueda encontrar en un desierto helado (los polos) o caliente (el Sahara, el de Sonora, etc.), nos lleva a deducir que la productividad de una especie está más ligada a la disponibilidad de agua que a cualquier otro factor ambiental. El sector agrícola es uno de los que más consumen agua, y dada la limitación en sistemas de riego eficientes y de plantas de interés agrícola eficaces en su uso del agua, o resistentes a sequía, a la fecha el consumo total del agua en ciertas regiones de la Tierra ha llegado a alcanzar niveles alarmantes, cercanos al 30% de la porción renovable. Esta situación se ha agravado en los últimos años por el “calentamiento global” que sufre nuestro planeta, por lo que muchas regiones del mundo han alcanzado el límite de aprovechamiento del agua, lo que ha llevado a la sobre explotación de los recursos hídricos superficiales y subterrá-

neos, generando así un fuerte impacto negativo en el ambiente.

Los períodos de sequía son una característica inevitable y recurrente de la agricultura mundial y, a pesar de la capacidad de las sociedades humanas para mejorar la predicción de su arribo y para modificar su impacto, la sequía sigue siendo hasta ahora el factor más importante para la seguridad alimenticia de la población humana.

Una de las estrategias para contribuir a la solución de esta problemática mundial es implementar sistemas de mejoramiento dirigidos a la obtención de cultivos resistentes a condiciones ambientales que imponen una limitación de agua. Por varios años, en mi grupo de trabajo hemos abordado la pregunta de cuáles son los mecanismos moleculares implicados en la respuesta de las plantas a estas condiciones de estrés ambiental, con la idea de conocer mejor los elementos involucrados en esta respuesta para contar con un panorama lo suficientemente claro que nos permita generar nuevas o mejores herramientas para el mejoramiento de cultivos sensibles o insuficientemente resistentes a diferentes grados de sequía.



3
5
2

Un recorrido por el conocimiento de la respuesta de las plantas al déficit hídrico

En general, las condiciones ambientales que limitan la disponibilidad del agua para las plantas, como las heladas, la salinidad y la sequía, involucran tres factores principales: el momento del año en el que se presenta (verano o invierno), su intensidad (ligera o severa), y su duración (días, semanas, meses). Todos estos factores varían ampliamente en la naturaleza, en las diferentes regiones de la Tierra. Es bien sabido que en el caso de la sequía, el impacto sobre la productividad de un cultivo está en función de los factores arriba descritos, pero también de factores intrínsecos de las plantas, como el estado de desarrollo de la planta en el momento en que se presente la sequía, la especie del cultivo y/o la variedad dentro de una especie determinada. Asimismo dependerá del tipo de suelo en el que se siembre y de las prácticas agrícolas que se lleven a cabo en cada caso. Esta gran variabilidad en dichos factores ha dificultado la definición de características en las plantas que permitan el mejoramiento de los cultivos ante todas estas situaciones de sequía.

Las condiciones de limitación de agua inducen en las plantas respuestas que afectan su morfología, fisiología y metabolismo. Así, por ejemplo, las hojas cambian su ángulo de inclinación, se enrollan o se recambian, y se incrementa la relación del peso entre la raíz y la parte aérea (la raíz mantiene su velocidad de crecimiento, en tanto que la parte aérea la disminuye). Entre los cambios fisiológicos y metabólicos que ocurren se encuentran la disminución en la síntesis de proteínas y, por tanto, en la velocidad de crecimiento, el aumento de cera en la cubierta de las hojas, cambios en la transpiración, en la respiración, en la fotosíntesis, en la distribución de nutrientes, etc. Todos estos cambios se inducen como parte de una respuesta adaptativa, de tal forma que aquellas especies que se han seleccionado en ambientes limitantes en agua inducen estas respuestas rápidamente y, por tanto, disminuyen

su velocidad de crecimiento, su transpiración, su eficiencia fotosintética; reorganizan la distribución de sus nutrientes, dándole prioridad a la formación de las semillas para garantizar su reproducción y consecuente descendencia, todo ello para disminuir su gasto energético ante estas situaciones desfavorables y reservarse para mejores condiciones y, en el peor de los casos, al menos garantizar la permanencia de la especie. Por eso las especies silvestres de cultivos como el frijol, el maíz, el trigo, el arroz, etc., generalmente son plantas pequeñas, con pocas semillas, las cuales además son pequeñas al igual que sus hojas; sin embargo, a pesar de estas características desventajosas desde el punto de vista agronómico, son resistentes a sequía, así como a otras agresiones ambientales, y a ciertos patógenos.

Una de las respuestas mejor caracterizadas ante la limitación de agua es el cierre, parcial o total, de pequeños orificios especializados que se encuentran en las hojas, llamados *estomas*, lo cual evita que la planta se deshidrate. Este proceso, al igual que muchos otros involucrados en tal respuesta, está regulado por una fitohormona que lleva el nombre de ácido abscísico (ABA), la cual se sintetiza en diferentes células, incluyendo las que conforman los estomas, y además se transporta a distintas regiones de la planta a través de su sistema circulatorio, en general de la raíz a la parte aérea. Este cierre de los estomas no sólo tiene como consecuencia la disminución de la pérdida de agua por la hojas, sino también la reducción en la entrada del CO₂, lo cual repercute directamente en el proceso fotosintético y, por tanto, en la formación eficiente de fuentes carbonadas necesarias para la nutrición vegetal. La inducción de estos procesos está perfectamente coordinada con la disminución en la velocidad de crecimiento, lo cual permite a la planta contender contra este agobio ambiental.

El ABA se considera a la fecha como el mediador por excelencia de la respuesta de las plantas al déficit hídrico, aunque no todas las especies vegetales muestran el mismo comportamiento. Entre las primeras respuestas

bioquímicas que se pueden detectar en la planta ante la escasez de agua es el incremento en los niveles del ABA. En consecuencia, se inducen diferentes procesos, como la modificación de diferentes proteínas, lo cual lleva a su activación o desactivación, dependiendo de la proteína de que se trate; situaciones como ésta resultan en, por ejemplo, la salida de potasio y la entrada de calcio en las células de los estomas (*células guardia*), provocando el cerramiento de los mismos. También se inducen cambios en la eficiencia de la síntesis de proteínas y en la expresión de los genes, ya sea para aumentar o disminuir su expresión. Estos últimos procesos, en general, dan como resultado la síntesis de proteínas necesarias para la producción de ciertos compuestos con actividad protectora, o bien directamente a la producción de proteínas con capacidad de proteger diferentes tipos de macromoléculas (ácidos nucleicos, estructuras celulares como membranas, citoesqueleto, el aparato traduccional o transcripcional, etc., así como a otras proteínas). Por otro lado, se apaga o se disminuye la expresión de otros genes cuyos productos ya no serán tan importantes para las células vegetales en estas situaciones adversas.

El funcionamiento de todos estos procesos presupone que, en las diferentes células vegetales, se seleccionaron a lo largo de su evolución mecanismos que les permiten detectar las diferentes formas en las que se presenta el déficit hídrico; es decir, existen uno o varios mecanismos por los que perciben que la cantidad de agua ya no es la óptima para seguir creciendo. Así mismo, existen mecanismos que permiten transmitir la señal detectada por las células para que, finalmente, la célula establezca una respuesta que le permitirá contender contra la situación de alarma. A estos mecanismos se les conoce como las *vías de transducción* de señales. En estas vías generalmente participan proteínas que modifican a enzimas o a otras proteínas; por ejemplo, modificaciones por fosforilación llevadas a cabo por las *quinasas*. En este caso existen también aquellas enzimas que les quitan los fosfatos a las

proteínas modificadas y que se conocen como *fosfatasas*, de tal forma que así es posible modular la activación de una vía de transducción de señales y/o la inducción de la expresión de un gen. A la fecha se desconoce la identidad de las moléculas implicadas en el reconocimiento del déficit hídrico. Sin embargo, es abundante el conocimiento sobre diferentes moléculas involucradas en diferentes vías de transducción de señales y sobre la posible organización de estas últimas. Algunas de estas vías implicadas en la transducción de señales en respuesta al ABA han sido caracterizadas en el caso de las células de estomas, en donde la rápida respuesta de cerrado derivada del estímulo estresante es mediada esencialmente por esta fitohormona. Cabe hacer notar que, en este caso particular, la mayor parte de las vías identificadas implicadas en la inducción del cerramiento, o en la inhibición de la apertura del estoma, dan lugar a la inducción de modificaciones post-traduccionales; es decir, en modificaciones que alteran la funcionalidad de proteínas con diferentes actividades, ya sea quinasas, fosfatasas, transportadores de iones, fosfolipasas que degradan ciertos lípidos para producir segundos mensajeros como el inositol trifosfato (InsP3), enzimas que hidrolizan el ATP (ATPasas) y que están implicadas en la generación del gradiente de protones necesario para la activación de transportadores, factores transcripcionales, etc. Actualmente, una de las vías de transducción de mayor interés inducida por el ABA, que ha sido identificada y caracterizada en estas células, es aquella en la que están implicadas las especies reactivas de oxígeno, en particular el ión superóxido (O_2^-) producido por la activación, por fosforilación, de la enzima NADPH oxidasa, localizada en la membrana plasmática. Se ha sugerido que estaría involucrada en la producción de peróxido de hidrógeno, el cual podría ser responsable de la modificación por oxidación de ciertas enzimas, como las fosfatasas, que a su vez también están involucradas en la mediación o regulación de la respuesta al estrés a través del ABA. Éste es uno de los ejemplos clásicos en la biología vegetal en el que se

puede percibir la complejidad de los mecanismos por los cuales una célula es capaz de constituir una respuesta que le permitirá sobrevivir y realizar su función, y que a su vez le permitirá a la planta como un todo reaccionar oportuna y adecuadamente ante los cambios en la humedad del ambiente. Nótese que esta complejidad, y su consecuente eficacia, sólo implica cambios a nivel post-traducciona y que, para ello, no se requieren de modificaciones en el nivel de la expresión genética. La inducción y/o represión de la expresión genética se llega a dar, pero a tiempos más tardíos y estarían implicadas en tratar de mantener la funcionalidad de estos tipos celulares, a través promover la producción de moléculas con la capacidad de proteger la actividad de aquellas proteínas necesarias para llevar a cabo su función.

Aun cuando la respuesta a ABA en las células guarda de los estomas ha sido la más estudiada y mejor caracterizada, otros tipos celulares también son capaces de responder al déficit hídrico a través de la mediación por ABA, en esos casos, para inducir las funciones específicas de los tipos celulares en cuestión. Resulta sin duda asombrosa la versatilidad que se ha seleccionado en las células vegetales para reconocer la presencia del ABA ante diferentes condiciones, ya que hay evidencia que indica que el ABA puede ser detectado por receptores localizados en la membrana plasmática y/o en el interior de las células. Por otro lado, se han reportado receptores de ABA de naturaleza muy diversa; uno de ellos resultó ser una proteína que se une a ARN y que interviene en la señalización del estrés en el proceso de floración; en tanto que otro corresponde a una proteína de cloroplasto que forma parte de una quelatasa de magnesio y que es un componente clave para la síntesis de clorofila y para la señalización entre este plástido y el núcleo. Más recientemente se reportó un nuevo receptor del ABA, en este caso se trata de una proteína de membrana que, por lo tanto, estaría involucrada en la percepción del ABA extracelular, y que corresponde a un receptor acoplado a una proteína G, las cuales constituyen otro de

los tantos factores que conforman las vías de transducción de señales, cuya función está ligada a la hidrólisis de GTP a GDP y, en muchos casos, son las responsables de la activación de proteínas que funcionan como receptores. A pesar de la abundancia de datos relacionados con el papel del ABA en la respuesta al déficit hídrico y, aun cuando se han identificado varios receptores de esta molécula, no está claro cuál es la señal que percibe la planta para determinar que los niveles de agua no son óptimos y, por tanto, inducir la liberación, movilización y/o producción del ABA.

Aunque la mayoría de la información con la que contamos en la actualidad se refiere a las respuestas de la planta que dependen del ABA, también existen respuestas que son independientes del ABA; es decir, aquellas en las que el ABA no actúa como mediador. De estas últimas existe poca información disponible a la fecha; sin embargo, de los datos reportados se puede considerar que muchos de los elementos participantes son moléculas del mismo tipo. Así, por ejemplo, se han detectado igualmente quinasas, fosfatasas, fosfolipasas, por supuesto factores transcripcionales específicos, etc. En este caso se desconoce si existe alguna o algunas moléculas mediadoras particulares, y cuáles serían los mecanismos por los que las células vegetales percibirían o detectarían cuando el agua está limitada. Hasta ahora, la mayor contribución al conocimiento de estas vías de respuesta se refiere a la identificación de factores transcripcionales, que generalmente son las proteínas en las que termina la cascada de señalización y que se encargan de activar la expresión de los genes necesarios para contener con el estrés. Cabe resaltar el hecho de que una vía o cascada de señalización determina la activación o represión no de un solo gen, sino de grupos de genes; asimismo, un solo tipo de factor transcripcional es capaz de activar la expresión de más de un gen. Por tanto, las vías de transducción ejercen un efecto amplificador ante una señal o estímulo particular.

Es posible vislumbrar que la respuesta óptima de la planta al estrés es el resultado del

buen funcionamiento de cada uno de los elementos involucrados, así como de la coordinación entre ellos, la cual se da por la interacción entre las diferentes vías de respuesta y con las vías de señalización involucradas en el desarrollo de la planta. En las plantas con semilla, o plantas superiores, esta intercomunicación entre las vías de señalización de los estímulos estresantes y de los programas de desarrollo de la planta resulta una característica sobresaliente, ya que, dado que las plantas son organismos sésiles (que no se mueven), en ellas se han seleccionado mecanismos de respuesta rápidos y versátiles que favorecen su buen desarrollo y reproducción ante los múltiples y diversos cambios ambientales. Así que bien podríamos afirmar, sin temor a equivocarnos, que la adaptación de las plantas al estrés es el resultado de una compleja red de múltiples interacciones entre moléculas diversas implicadas en los diferentes procesos importantes para su crecimiento, desarrollo y reproducción.

Además de la importancia intrínseca que tienen las moléculas participantes en las vías de transducción desde el punto de vista biológico, éstas han recibido particular atención por el potencial que presentan como moléculas moduladoras de grupos de genes. Esto tiene particular relevancia en el proceso de generación de herramientas para el mejoramiento de la resistencia al estrés, en particular a la sequía, en diferentes cultivos. La razón de ello es que, como se mencionó al inicio de este texto, la sequía se presenta de una forma compleja e, igualmente, la respuesta de las plantas es de una gran complejidad, producto de millones de años de evolución. En su forma más simple, podemos decir que la resistencia a la sequía es el resultado de la activación y represión de la expresión de varios genes. Esto es consistente con la observación de que la resistencia a sequía en cultivos de diferentes especies se comporta como un carácter cuantitativo; es decir, que implica la suma de los efectos provocados por la intervención de diferentes *loci*. Dichos

resultados también son consistentes con el hecho de que la obtención de plantas transgénicas que sobre-expresan solamente un gen particular, en algunas especies como tomate, arroz, tabaco, canola o *Arabidopsis thaliana*, resulta en la adquisición de cierta tolerancia a la sequía, pero no en la resistencia a sequía que se espera desde el punto de vista agronómico. En algunos casos, las plantas pueden tolerar las condiciones de sequía hasta cierta fase de su desarrollo, pero no producir semillas suficientes o en cantidades, al menos, similares al cultivo original no transgénico. En otros casos, las plantas transgénicas presentan características anormales o desventajosas, aun en condiciones óptimas de crecimiento. A pesar de que a la fecha se han sobre-expresado aproximadamente de 60 a 70 genes diferentes implicados en la respuesta a sequía, sólo en muy pocos casos, quizás 3 o 4, se han obtenido resultados alentadores en cuanto a las características de resistencia de las plantas a la sequía. Dada la complejidad de la respuesta adaptativa de la planta, se podría pensar que este tipo de intentos en donde se incrementa la expresión de una sola de las proteínas involucradas, por más importante que pudiera ser, rompe con el equilibrio tan fino que se ha logrado para mantener una homeostasis fisiológica y metabólica que permita la mejor adaptación de la planta a la sequía. Así, otros intentos más exitosos han sido el sobre-expresar genes que codifican factores transcripcionales, ya que éstos son responsables de, a su vez, inducir la expresión no de uno sino de varios genes que codifican proteínas que permiten que se dé un balance más cercano al óptimo para mantener el funcionamiento de proteínas o enzimas claves en procesos esenciales para el crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas (en lo descrito hasta aquí consúltense Ingram y Bartels, 1996, Bray, 1997, Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2000, Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki y Seki, 2003, Schroeder, Kwak y Allen, 2001 y Knight y Knight, 2001).

Algunas de nuestras contribuciones al conocimiento de la respuesta a déficit hídrico en plantas

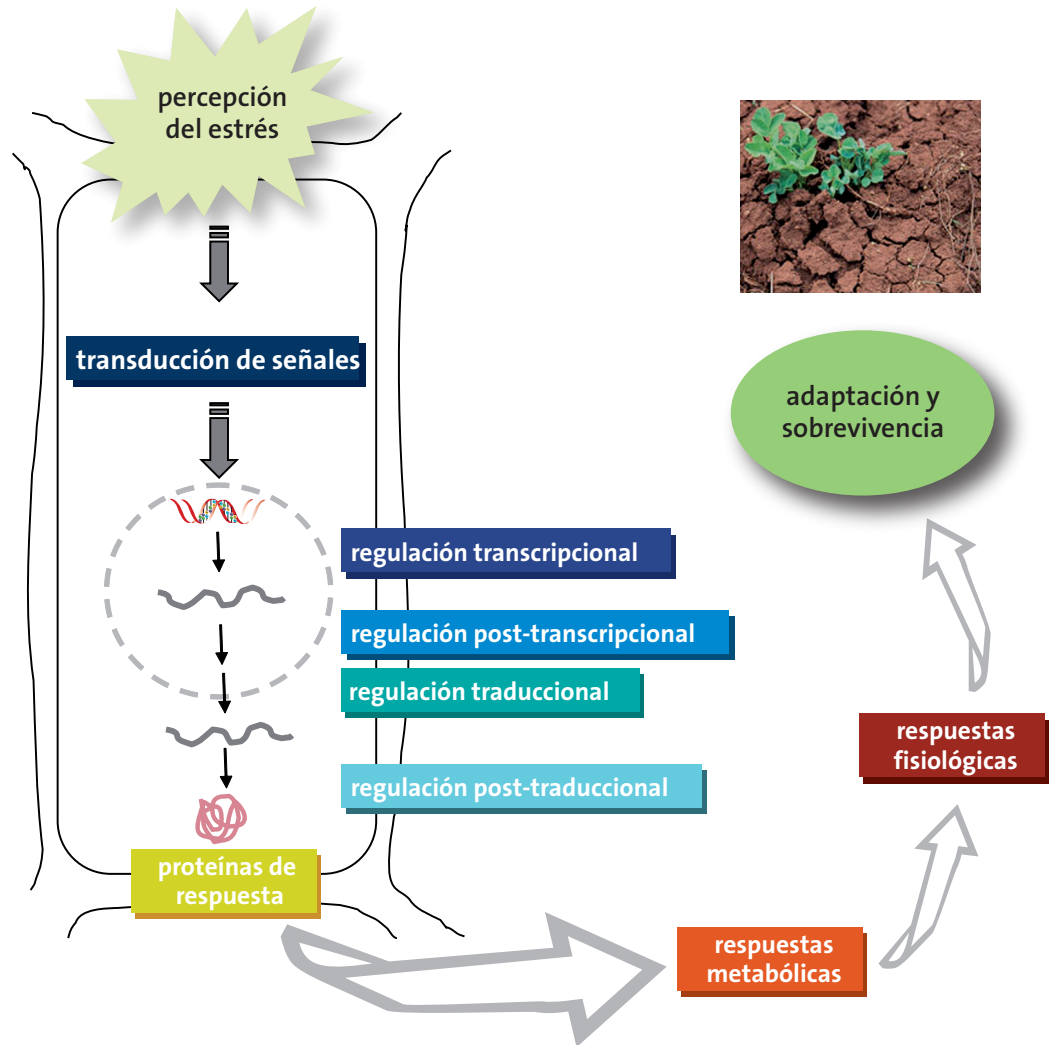
En mi grupo de trabajo estamos interesados en contribuir al mejor entendimiento de los mecanismos moleculares implicados en las respuestas de las plantas a la limitación de agua, y nos hemos enfocado principalmente en cuatro líneas de investigación. Para ello, hemos utilizado principalmente dos especies vegetales como modelos experimentales: *Arabidopsis thaliana* y *Phaseolus vulgaris* L. La primera, una planta utilizada ampliamente como modelo en genética molecular por las ventajas que presenta su manipulación y por la abundante información con la que se cuenta en los aspectos genéticos y moleculares, incluyendo que su genoma ha sido secuenciado completamente. En tanto que *P. vulgaris* L., o frijol común, es una planta de la familia de las leguminosas de interés agrícola, principalmente por ser una de las fuentes de proteínas vegetales más importante en países en desarrollo como los de Latinoamérica y África, pero que, a diferencia de *Arabidopsis*, presenta ciertas limitaciones para su estudio, dadas las restricciones en la disponibilidad de herramientas para un análisis genético y molecular eficiente, y de información a diferentes niveles. Sin embargo, es una especie vegetal de origen mesoamericano, de la que se cuentan con abundantes datos fisiológicos y de campo, de la que se tiene un germoplasma diverso, y que además posee un genoma relativamente pequeño (540 MKpb), con potencial para considerarse como un modelo experimental en biología vegetal relacionado a cultivos de interés agrícola. Por otro lado, consideramos que, aun cuando existe abundante información relacionada con la biología celular, del desarrollo y molecular de *A. thaliana*, en general es realmente escasa la información relacionada con aspectos fundamentales de la biología de especies vegetales de interés agrícola, lo que ha frenado el avance del conocimiento de las mismas, así como su mejoramiento por vías alternativas. Es por ello que resulta importante hacer un esfuerzo por

tratar de generar conocimiento e implementar herramientas que permitan y/o faciliten la obtención de más información en este tipo de cultivos, así como de otras especies vegetales.

Una de las líneas de investigación que hemos abordado está dirigida a tratar de dilucidar la función, durante la respuesta adaptativa de las plantas al déficit hídrico, de un grupo de proteínas a las que hemos llamado hidrofílicas. El descubrimiento de este conjunto de proteínas fue motivado por la detección de características fisicoquímicas comunes en aquellas proteínas consideradas como proteínas LEA (*late embryogenesis abundant*). Estas proteínas se acumulan en la fase tardía de la embriogénesis (de ahí su nombre), cuando la semilla pierde la mayor parte de su contenido de agua y también se acumulan en los tejidos vegetativos cuando la planta se somete a déficit hídrico, por lo que se ha sugerido que tienen una función protectora durante estas condiciones de estrés (Bray, 1997 y Baker, Steele y Dure, 1988). Las características que resaltan del análisis de sus secuencias de aminoácidos son su alta hidrofílicidad y su elevado contenido en aminoácidos pequeños, en particular glicina. Utilizando las bases de datos con las secuencias correspondientes a los ARN mensajeros de diferentes organismos y algoritmos particularmente diseñados para la búsqueda de proteínas con características similares, demostramos que las proteínas LEA forman parte de un grupo de proteínas más amplio y complejo, al cual llamamos hidrofílicas (Garay *et al.*, 2000). Aún más interesante resultó el hecho de que proteínas análogas, es decir con características fisicoquímicas similares, pueden encontrarse en organismos de diferentes reinos, tanto procariotes (bacterias) como eucariotes (levaduras, hongos, artrópodos, arácnidos, nemátodos, peces, algas, plantas, etc.), y que, al menos en los casos en los que se investigó, sus ARN mensajeros (ARNm) se acumulan en respuesta a condiciones de limitación de agua. De hecho, de las hidrofílicas que correspondían a proteínas de las que ya se habían descrito sus patrones de expresión, se



sequía



Mecanismos fisiológicos de adaptación y supervivencia de las plantas al estrés hídrico.

encontró una alta correlación con su sobre expresión en estados de desarrollo en los que se transita por una fase de deshidratación, como es el caso de las esporas o de los conidios en los hongos. Estas evidencias son indicativas de que el criterio que define a las hidrofílicas es un excelente pronosticador de la sensibilidad de una proteína a situaciones de déficit hídrico; por lo tanto, hemos propuesto que las hidrofílicas representan adaptaciones análogas a un problema común en organismos tan diversos como procariotes y eucariotes (Garay *et al.*, 2000). Entre las preguntas que hemos abordado están: ¿Tienen las “hidrofílicas” una función protectora durante condiciones de déficit hídrico o deshidratación? ¿Cuáles son las características estructurales y fisicoquímicas en estas proteínas esenciales para su función?

Uno de los enfoques que hemos seguido para tratar de contestar estas preguntas ha sido el estudio de su posible papel como protectoras de actividades enzimáticas bajo condiciones de deshidratación parcial, utilizando un ensayo *in vitro*. Los resultados obtenidos demuestran que diferentes hidrofílicas pertenecientes al grupo de las proteínas LEA son capaces de proteger las actividades de enzimas como la lactato deshidrogenasa (LDH) y la malato deshidrogenasa (MDH) cuando éstas son expuestas a un proceso de desecación controlada (Reyes *et al.*, 2005).

Dichas proteínas proporcionan una mejor protección cuando se comparan con otras proteínas de diferente naturaleza. De manera significativa, hidrofílicas de levadura y de bacteria también mostraron una actividad protectora en este ensayo *in vitro* (Reyes *et al.*, 2005).

Hemos determinado el grado de cambio conformacional que sufren las enzimas blanco durante la deshidratación parcial *in vitro*, y hemos demostrado que las enzimas blanco utilizadas sufren cambios conformacionales durante el proceso de pérdida de agua (en un rango de 90 a 98% de pérdida de agua), los cuales se correlacionan con la pérdida en actividad (Reyes *et al.*, 2005).

Este ensayo se realizó también en presencia y en ausencia de las posibles proteínas protectoras, con la finalidad de establecer si la presencia de hidrofílicas interfiere con las modificaciones conformacionales que pudieran sufrir las proteínas blanco durante el proceso de pérdida de agua. Los resultados obtenidos mostraron que la presencia de las hidrofílicas probadas previenen los cambios conformacionales inducidos por la disminución del agua disponible, lo cual nuevamente se correlaciona con la prevención de la pérdida de actividad enzimática. Estos datos demuestran que tales proteínas tienen la capacidad de proteger a otras proteínas de los efectos deletéreos causados por la limitación en la disponibilidad de agua y, además, proporcionan una base para entender la función de las hidrofílicas en la respuesta adaptativa de diferentes organismos ante condiciones de déficit hídrico. Recientemente hemos realizado experimentos en los que se demuestra que estas proteínas también ejercen un efecto protector ante ciclos de congelamiento y descongelamiento (Reyes, Arora y Covarrubias, en preparación). Estos resultados se suman a evidencias más recientes con las que demostramos el papel protector que estas proteínas pueden ejercer en las células vegetales ante situaciones donde el agua es limitada, utilizando plantas transgénicas de *Arabidopsis* que sobre-expresan una de las hidrofílicas del grupo de las proteínas LEA de plantas (Y. Olvera, tesis doctoral en proceso). Y, sin duda, la evidencia contundente que demuestra la relevancia de su papel en el proceso adaptativo de las plantas al déficit hídrico es el hecho de que plantas mutantes que carecen de alguna de estas proteínas se vuelven más sensibles a condiciones de sequía.

También hemos abordado el estudio de los mecanismos de regulación, tanto a nivel transcripcional como post-transcripcional. En este campo, nos hemos dado a la tarea de identificar y aislar reguladores globales del estrés por sequía en frijol, con la idea de identificar factores claves o nodales que nos sirvan, a su vez, de anzuelo para identificar vías de respuesta

a sequía en esta especie de interés agrícola. Algunos de los factores que identifiquemos serán utilizados para expresarlos en plantas transgénicas de forma modulada a través de promotores regulados por déficit hídrico, lo cual pudiera ofrecer una opción para la obtención de plantas tolerantes a estas condiciones. Adicionalmente, estamos estudiando algunos de los mecanismos que regulan la expresión de genes de respuesta a déficit hídrico a nivel post-transcripcional, usando como modelo los genes que codifican hidrofílinas tipo LEA. En esta área, hemos descubierto que, en algunos casos, la región localizada al final de un ARNm, la cual no se traduce en proteína (conocida como la región 3' no-traducida), participa en regular el que un mensajero determinado sea traducido eficientemente en su correspondiente proteína bajo condiciones de estrés. Esto resulta relevante, pues en condiciones estresantes normalmente la planta reduce la síntesis de proteínas con la finalidad de no desgastarse en condiciones desfavorables. Sin embargo, está claro que requerirá de mantener o inducir la síntesis de ciertas proteínas que le serán de utilidad para protegerse de tales condiciones de agobio. Es por ello que ciertos ARN mensajeros contienen regiones que ejercen tal efecto a través de interactuar con proteínas probablemente involucradas en el aparato de traducción de la célula (Moreno y Covarrubias, 2001 y Battaglia y Covarrubias, sometido para su publicación).

Otro aspecto de la regulación post-traduccional que hemos abordado recientemente ha sido la participación de los llamados microARN que, como su nombre lo indica, son pequeñas moléculas de ARN (21 a 24 nucleótidos) capaces de regular la expresión de un ARNm al inducir la degradación de su ARNm blanco

o inhibir su traducción. Nuestro objetivo es identificar y caracterizar los microARN que estén involucrados en la respuesta a déficit hídrico en frijol. A la fecha, hemos identificado algunas de estas moléculas, de las cuales una porción ha resultado ser específica de leguminosas, familia a la cual pertenece el frijol (Arenas, tesis doctoral en proceso).

Finalmente, pero no menos importante, se ha hecho el estudio de la regulación del metabolismo de la sacarosa y de su distribución durante la respuesta a sequía en frijol y su impacto en la productividad. En frijol se ha propuesto que la re-movilización de foto-asimilados podría estar involucrada en la resistencia a sequía. La variedad mejorada de frijol Pinto Villa es ampliamente usada en la meseta central mexicana, porque en sequía terminal presenta poca disminución de la producción con respecto a otras variedades e incluso con respecto a algunas variedades resistentes (Acosta y White, 1997, Rosales *et al.*, 2000). Las características fenotípicas de la variedad de frijol Pinto Villa, resistente a sequía, nos llevaron a proponer que uno de los mecanismos utilizados por éste para sobrevivir a la sequía y mantener su productividad consisten en transportar carbohidratos más eficientemente hacia la vaina. Los resultados obtenidos indican que, en efecto, este es el caso, lo cual apoya la idea de que para generar cultivos resistentes a condiciones de sequía como las que se presentan en México, donde muchas de las siembras son de temporal pues no cuentan con sistemas de irrigación y a las que la sequía las sorprende cuando las plantas en cultivo inician la formación de la semilla o el llenado del grano, será necesario considerar los mecanismos por los cuales la planta distribuye y/o metaboliza su carbono en estas condiciones. ●

Bibliografía

- Acosta y White, en *Crop Sci.*, 35:199-204, 1997.
- Arenas, tesis doctoral en proceso.
- Baker, Steele y Dure, en *Plant Mol. Biol.*, 11:277-291, 1988.
- Battaglia y Covarrubias, sometido para su publicación, 2007.
- Bray, en *Trends Plant Sci.*, 2:48-54, 1997.
- Garay et al., en *J. Biol. Chem.*, 275:5668-5674, 2000.
- Ingram y Bartels, en *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 47: 377-403, 1996.
- Knight y Knight, en *Trends Plant Sci.*, 6:262-267, 2001.
- Moreno y Covarrubias, en *Plant Mol. Biol.*, 45:501-515, 2001.
- Olvera, tesis doctoral en proceso.
- Reyes et al., en *Plant, Cell and Environ.*, 28:709-718, 2005.
- Reyes, Arora y Covarrubias, manuscrito en preparación.
- Rosales et al., en *Agrociencia*, 34:153-165, 2000.
- Schroeder, Kwak y Allen, en *Nature*, 410:327-330, 2001.
- Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki y Seki, en *Cur.Op. Plant Biol.*, 6:410-417, 2003.
- Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, en *Cur. Op. Plant Biol.*, 3:217-223, 2000.
- Terán y Singh, en *Crop Sci.* 42:64-70, 2002.