

Boletín de la SEFV



La SEFV al día.....	3	Informes de Reuniones Científicas.....	33
XIII Congreso Luso-Espanhol de Fisiología Vegeta y XX Reunión SEFV.....	5	Premios	39
Revisión: Caulogénesis y Citoquininas.....	6	Novedades Editoriales.....	39
Novedades Científicas.....	22	Boletín de Inscripción.....	43
Política Científica.....	29	Actualización de Datos.....	44
Tesis doctorales.....	30		
• Gregorio Barba Espín			
• Beatriz Sánchez-Calvo			

JUNTA DIRECTIVA

PRESIDENTA	Dra. M ^a Dolores Rodríguez Martín Dpto. de Fisiología Vegetal (CIALE) Facultad de Biología Universidad de Salamanca
SECRETARIO	Dr. Óscar Lorenzo Sánchez Dpto. de Fisiología Vegetal (CIALE) Facultad de Biología Universidad de Salamanca
TESORERO	Dr. Luis Sanz Andreu Dpto. de Fisiología Vegetal (CIALE) Facultad de Biología Universidad de Salamanca
VOCALES	Dr. Jaume Flexas Sans Dpto. de Biología Facultad de Ciencias Universitat de les Illes Balears
	Dra. Isabel Díaz Rodríguez Dpto. Biotecnología Centro de Biotecnología y Genómica de Plantas Universidad Politécnica de Madrid
	Dr. Francisco Javier Cejudo Fernández Dpto. Bioquímica Vegetal y Biología Molecular Instituto de Bioquímica Vegetal y Fotosíntesis Universidad de Sevilla
	Dr. Ricardo Javier Ordás Fernández Dpto. Biología de Organismos y Sistemas Facultad de Biología Universidad de Oviedo
	Dra. M ^a Ángeles Pedreño García Dpto. Biología Vegetal Facultad de Biología Universidad de Murcia
	Dr. Pedro Luis Rodríguez Egea Dpto. Biotecnología IBCOMP Universidad Politécnica de Valencia

*Centro Hispano-Luso de Investigaciones Agrarias (CIALE)
Universidad de Salamanca, C/Río Duero nº 12
Campus de Villamayor. Parque Científico. 37185 Salamanca
Teléfono: 923 294500 ext: 5120/5117
Fax:923 294399 Email: sefv@usal.es*

**Foto portada: Planta transgénica de *Nicotiana clevelandii* floreciendo *in vitro*.
Cedida por Ricardo Javier Ordás (Escuela Politécnica de Mieres - Universidad de
Oviedo)**

***Los interesados en contribuir con una fotografía para la portada pueden enviarla a
sefv@usal.es***

La SEFV al día

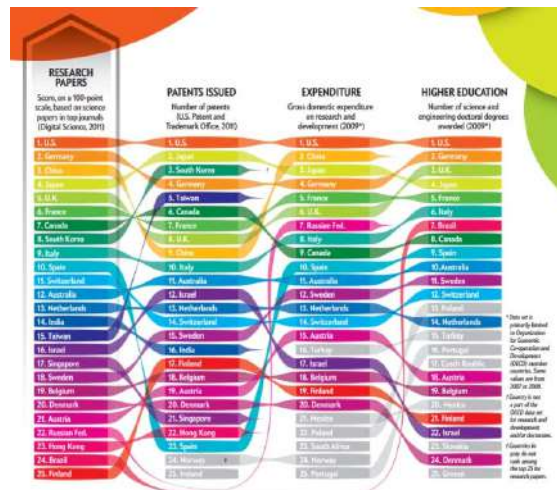
Creo que nadie es ajeno a los malos momentos por los que está pasando la Ciencia y la Investigación en nuestro país. Todos estamos sufriendo, en mayor o menor medida, los recortes e incluso anulaciones de convocatorias de proyectos, programas de becas, contratos postdoctorales, etc. El CSIC está en uno de sus momentos más difíciles y en las Universidades cada vez es más complicado investigar. La precaria situación de muchas de ellas hace imposible mantener unos mínimos servicios de mantenimiento, el Plan Bolonia exige una mayor dedicación docente en Grados, Masters, tutorías, seminarios... y todo ello con menos personal, ya que los contratos no se renuevan y las jubilaciones se amortizan. Ésta es la situación y de ella nos dan buena cuenta los medios de comunicación, que transmiten una imagen deprimente y desesperanzadora.

No puedo ni quiero negar la realidad, pero yo, por suerte o por desgracia, soy optimista por naturaleza, y me gustaría transmitir un poco de ilusión y esperanza en este breve resumen que realizo al final de este duro año y a las puertas de un nuevo año aún sin estrenar y lleno de nuevas oportunidades.

Es verdad que hemos retrocedido casi una década en cuanto a inversiones en investigación, pero también es verdad que entonces ya se hacía mucha ciencia y de muy buena calidad. Los recortes ya empezaron hace unos años y se han ido acumulando sin que, al parecer, nos hayamos resentido demasiado. Debe ser por esa mezcla de vocación y masoquismo que nos caracteriza a los investigadores, pero seguimos investigando y seguiremos haciéndolo. A pesar de que la inversión en I+D en nuestro país está muy por debajo de la de otros países de nuestro entorno, nuestros resultados están a la altura de los países mejor posicionados en producción científica. En un reciente estudio publicado por Social Media TICs and Training, S.L. sobre “Los 25 mejores países del Mundo en Ciencia” entre 2008 y 2011, España ocupa la posición 10 en productividad investigadora y el número 9 en calidad de la Educación Superior (ver figura). El moderado aumento que hemos experimentado en los últimos 15-20 años en cuanto a inversión en proyectos y contratos, nos ha permitido dar un gran paso en nuestro posicionamiento a nivel mundial, hasta ocupar el lugar que en justicia

deberíamos ocupar y del que no podemos ni debemos descender ni un peldaño. Creo que en algún momento nuestros gobernantes deberán tomar conciencia de la importancia de las inversiones en investigación, tanto básica como aplicada, como motor del desarrollo de nuestro país, del gran rendimiento que obtenemos con los escasos fondos disponibles y de que, como ya se está comprobando en otros países europeos, ésta es una buena forma, si no la única, de afrontar la crisis con posibilidades de éxito.

Desde la SEFV seguimos y respaldamos todas las iniciativas de apoyo a la Ciencia que surgen de diversas asociaciones científicas y que se canalizan a través de COSCE hacia los gobernantes nacionales y europeos, y algunas ya están empezando a dar sus frutos. Tras una carta escrita por 42 Premios Nobel y apoyada por cientos de Sociedades Científicas europeas, en la que se solicitaba un blindaje de fondos para investigación independiente de vaivenes económicos, el Parlamento ha aprobado el programa Horizonte 2020, con una financiación de 100.000 millones de euros para I+D entre 2014 y 2020.



Por otra parte, hace aproximadamente un mes, tuvimos la preceptiva reunión de la Junta Directiva y la Asamblea General a la que todos fuisteis convocados, y en ellas tratamos éste y otros temas de interés para la SEFV y para todos sus miembros.

En este sentido, tenemos buenas noticias, para variar de la tendencia actual. La

SEFV goza de buena salud, mantiene el número de socios a pesar de numerosas jubilaciones, algunas de miembros "históricos", y la economía está más que saneada, acabando el año con un importante superávit, teniendo en cuenta que este año se han financiado cinco reuniones de grupos de la SEFV y otras tres organizadas por miembros de la Sociedad.

Por ello, y dado que nuestros sueldos se han congelado, nos hemos quedado sin paga extra y nuestro poder adquisitivo ha retrocedido a niveles de hace años, hemos aprobado una reducción de las cuotas de socios acordes con esta situación, pasando la cuota de socio ordinario a 52€/año y la de adherido a 26€/año.

Además, se aprobó una extensión de la situación de socio adherido para los que ya son doctores pero aún siguen en situación de becarios o con contratos eventuales.

También se va a ampliar el número de becas para la asistencia a los congresos organizados por la SEFV y se van a crear nuevas becas de inscripción en congresos relevantes, especialmente internacionales, que podrán solicitar todos los socios y que serán resueltas por la Junta Directiva. La idea es intentar paliar, en lo posible, los efectos de los recortes en los proyectos y que los más jóvenes puedan seguir asistiendo a reuniones de interés para nuestra investigación. Pero debo destacar aquí que este esfuerzo lo hace la SEFV solo para sus socios, que son su principal fuente de ingresos y su principal objetivo. Por eso os animo a que comunicuéis estas ventajas a vuestros compañeros, becarios y postdocs, pues solo realizando la inscripción podrán aprovecharlas.

De acuerdo con los objetivos de la SEFV, queremos apoyar las iniciativas de organización de reuniones científicas y jornadas de divulgación que surjan de los socios, y os instamos a solicitar información y apoyo si estáis pensando en organizar algún evento de este tipo.

En otro orden de cosas, el pasado verano asistí, como representante vuestra, al Congreso FESPB-EPSO que tuvo lugar en Friburgo (Alemania), en el que conseguimos que se aprobara la convocatoria de becas FESPB para todos los países miembros y no solo para los pertenecientes a Europa del este, como venía siendo habitual. Además, estamos negociando una reducción de la cuota que paga nuestra sociedad, y que se hará efectiva este próximo año.

También estamos colaborando con la Sociedad Portuguesa de Fisiología Vegetal en la organización de nuestro Congreso SEFV-SPFV, que será en Lisboa el próximo mes de Julio, y del que tenéis más información en este boletín.

Seguimos nuestra colaboración con la Sociedad Argentina de Fisiología Vegetal y, este año, a su reunión asistieron como invitados los Dres. M^a Ángeles Pedreño y Javier Cejudo representando a la SEFV.

Por otra parte, hemos recibido una solicitud de colaboración por parte de la Sociedad Italiana de Biología Vegetal, que sería similar a la que mantenemos con la Sociedad Portuguesa, con el fin de aunar esfuerzos e internacionalizar nuestras reuniones, y que está en periodo de discusión para formalizar el acuerdo en el congreso de Lisboa.

Como veis, la SEFV está viva y en plena expansión y, como os había prometido, hay buenas noticias y motivos para la esperanza. Espero en estas pocas líneas haberos transmitido mi ilusión y entusiasmo por continuar la labor que comenzaron nuestros fundadores hace más de 35 años y con los que tenemos una deuda pendiente... ¡seguir adelante!



Reunión de la Junta Directiva SEFV. Madrid, 16 de Noviembre de 2012

Con este espíritu, os deseo unas Felices Fiestas y un 2013 lleno de buenos propósitos y mejores resultados.

*M^a Dolores Rodríguez
Presidenta de la SEFV*

XIII Congresso Luso-Espanhol de Fisiologia Vegetal (XIII Portuguese-Spanish Congress of Plant Physiology)

The Portuguese Society of Plant Physiology (SPFV) in collaboration with its counterpart Spanish (SEFV) is organizing the "XIII Portuguese-Spanish Congress of Plant Physiology (FV2013), <http://fisiologiavegetal2013.itqb.unl.pt> that will take place in Lisbon, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa (Campo Grande), from 24 to 28 July 2013.

The SPFV invited world-renowned scientists from Portugal, Spain, USA, Chile, Germany and the UK, who will contribute to this conference with six plenary lectures. It will be a comprehensive and exciting program including ten sessions (each with a guest speaker) and 4-6 oral presentations of selected abstracts, covering subjects ranging from "Cell biology and development" to "Biotechnology and innovation." Other sessions include "Plant-Microorganism Interactions and Plant-Environment", "Metabolism and Bioenergy", "Evolution and Biodiversity", "Applied Physiology", "Systems Biology and Omics", "Education and Training" and "Entrepreneurship / Opportunities Financing".

While aiming for a scientific meeting of high international level, we are also targeting high schools, promoting research in plants among young students and teachers and bringing some to participate in this conference (contest "**VIP - Vamos Investigar as Plantas** Let's Investigate Plants"). During this meeting we will promote high quality research and raise public awareness of the importance of plants and their research for global food security, renewable resources, bio-energy, environment and sustainability, health and wellbeing and for the global economy. We are offering special conditions to facilitate the participation of scientists from the Community of Portuguese Speaking Countries (CPLP) and the participation of students.

We would like to invite to participate in the FV2013 all those who are involved in research on plants or in the teaching of Plant Biology.

<http://fisiologiavegetal2013.itqb.unl.pt>



Revisión

CAULOGENESIS Y CITOQUININAS

Ricardo Javier Ordás^{1,2}
rordas@uniovi.es

¹Laboratorio de Biotecnología Agroforestal, Escuela Politécnica de Mieres, Universidad de Oviedo, C/Gonzalo Gutiérrez Quirós, 33600, Mieres, Spain

²Área de Fisiología Vegetal, Departamento BOS, Universidad de Oviedo, C/Catedrático Rodrigo Uría s/n, 33071, Oviedo, Spain

RESUMEN

La mayor parte de nuestro conocimiento sobre el papel de las Cks en el desarrollo vegetal proviene de la observación de los cambios o respuestas inducidas por la aplicación de Cks exógenas. No obstante, no está claro si el desarrollo del tallo *in vitro* es completamente comparable al de la planta ya que cuando se cultivan tejidos se optimizan los niveles de hormonas para alcanzar los efectos deseados y no necesariamente para mimetizar situaciones fisiológicas. Las diferencias cuantitativas y cualitativas entre niveles de hormonas en tejidos cultivados *in vitro* y tejidos de planta podrían significar, por ejemplo, que se activan receptores con afinidades diferentes para Cks. Por tanto, si es posible, es importante comparar procesos de desarrollo en cultivos de tejidos con lo que ocurre en planta. Estos enfoques tradicionales se han ampliado con trabajos sobre la manipulación de la biosíntesis de los reguladores del crecimiento, por ejemplo mediante la transformación genética de las plantas, y son muchos los avances que se están llevando a cabo en la identificación de genes involucrados en su metabolismo, percepción y respuesta.

En el desarrollo del meristemo caulinar ("Shoot Apical Meristem", SAM), que en último término, es la estructura que se forma durante la organogénesis adventicia de tallo, varios son los genes que hasta hoy han sido descritos como determinantes. La creciente información disponible sobre el mecanismo de transducción de la señal de las Cks y la identificación de varios genes implicados en la formación de meristemas, han permitido proponer un modelo que integra ambas rutas. Por el momento se desconoce el modo en que los genes activados por los Reguladores de Respuesta-tipo B (Response Regulators, RR-B) actúan para inducir la formación de nuevos meristemas. A partir de estudios de expresión en *Arabidopsis*, se han identificado una serie de genes cuyo patrón de expresión varía considerablemente durante la inducción de *novi* de tallos; sin embargo las relaciones precisas entre los mismos no están

claras. Uno de los primeros genes de respuesta inducidos es *KNOTTED-1 LIKE IN ARABIDOPSIS THALIANA* (*KNAT1*), que codifica un factor de transcripción con un dominio homeobox inducido por Cks y cuya sobreexpresión promueve la formación de meristemas ectópicos en hojas de *Arabidopsis*. Uno de los posibles genes regulados por el gen *KNAT1* es *CUP SHAPED COTYLEDON 2* (*CUC2*), que codifica un factor de transcripción necesario para la expresión del gen *SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*), imprescindible para la formación de meristemas. Otro de los genes clave en la formación de meristemas es *WUSCHEL* (*WUS*) que codifica un factor de transcripción homeótico. *WUS* es una proteína clave en la formación de meristemas, pues activa la división celular en el centro de organización del meristemo apical, asegurando un suministro continuo de células madre. La expresión de *WUS* está restringida a la zona central del meristemo por la acción de *CLAVATA1-2-3*. La unión de *CLV3* a *CLV1-2* dispara una cascada de señalización que termina por reprimir la transcripción de *WUS*. En resumen, *CLAVATA* interactúa con *WUSCHEL* formando un bucle que restringe el número de células "pluripotentes" que hay en el meristemo en un momento dado. Este bucle formado por *WUS* y *CLV1-2-3* permite que se mantenga la integridad del meristemo apical y garantiza el suministro constante de células indiferenciadas que requiere el desarrollo vegetal. Asimismo, el gen *WUS* parece reprimir la actividad de "*Arabidopsis Response Regulators*" (*ARRs*) tipo A como *ARR5*, *ARR6* y *ARR7* que, a su vez, están implicados en la inhibición de la señalización de las Cks. Una atractiva hipótesis es que *WUSCHEL* crea una región altamente sensible (competente) para responder a las Cks regulando negativamente los inhibidores *ARRs* de las Cks.

Introducción

Hay dos procesos asexuales, organogénesis y embriogénesis somática, por los que una(s) célula(s), tejido u órgano pueden regenerar una

planta. Estos procesos, que ocurren tanto *in vivo* como *in vitro*, son un modelo idóneo para el estudio de la morfogénesis (ver revisión: Ikeda y Kamada, 2005). Durante estos procesos, las células somáticas vegetales revierten su estado de diferenciación, adquieren “totipotencia o polipotencia” y reinician un nuevo proceso de desarrollo; sin embargo la comprensión de los mecanismos que gobiernan este proceso aún es escasa. La identificación de los elementos que rigen los eventos claves o llave de la morfogénesis requiere una aproximación fisiológica, genética y molecular (Komamine *et al.*, 2005). En esta revisión se aborda el estudio de la participación de las citoquininas (Cks) en la reprogramación de las células somáticas hacia organogénicas, particularmente el desarrollo de brotes (caulogénesis).

Las citoquininas (Cks) son un grupo de fitohormonas con importantes funciones en todas las fases del desarrollo de las plantas (Taiz y Zeiger, 2010), desde la germinación de las semillas hasta la senescencia (Mok *et al.*, 2005; Segura, 2008). Desde el descubrimiento de la primera citoquinina (Ck) por Skoog (1955), la kinetina, el número de compuestos químicos que engloba la definición de Cks ha crecido para incluir un gran número de componentes sintéticos y naturales, derivados de la adenina y la fenilurea. Todas las Cks naturales identificadas hasta este momento son derivados de adenina con un sustituyente de naturaleza isoprenoide o aromática en el nitrógeno amínico de la posición 6 del anillo de purina (Figura 1). Según dicho sustituyente se consideran 2 grandes clases (Segura 2008): las Cks isoprenoídicas, que incluyen las familias de la isopenteniladenina (iP), la zeatina (Z) y la dihidrozeatina (DHZ); y las Cks aromáticas, que comprenden las familias de la benciladenina (BA) y las orto/meta/para- hidroxibenciladeninas, comúnmente llamadas topolinas (oT, mT y pT). Las Cks pueden encontrarse en las plantas como bases libres o formando conjugados con diversos compuestos químicos que se unen al anillo de purina o a la cadena lateral. Las principales formas conjugadas de las Cks son los ribósidos (conjugación con una ribosa en la posición 9 del anillo de purina), los ribótidos (el ácido ortofosfórico se esterifica en posición 5' con el correspondiente ribósido) y los glicósidos (conjugación con un resto de glucosa, ya sea en el anillo (N-glucósidos) o en el grupo hidroxilo de la cadena lateral (O-glucósidos)) (Frébort *et al.*, 2011) (Figura 1).

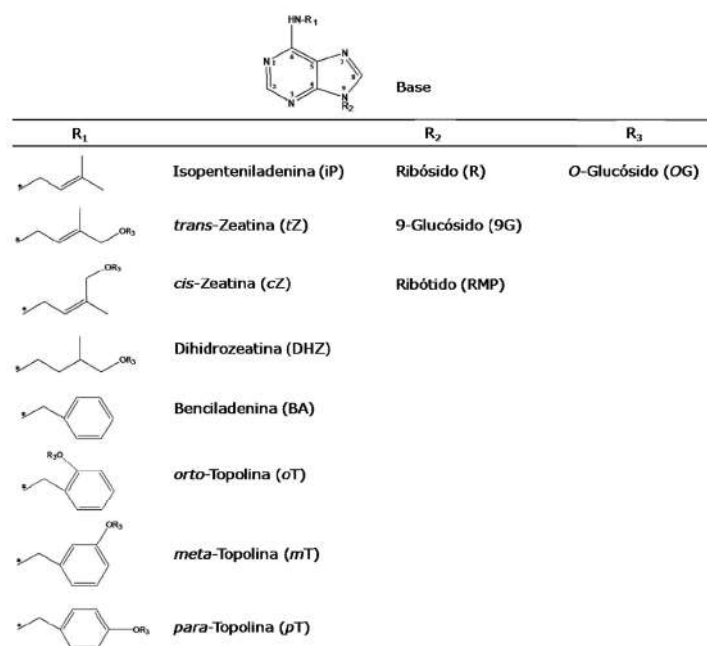


Figura 1. Estructuras, nombres y abreviaturas de las principales Cks naturales. Imagen tomada de Cuesta (2008).

Las Cks isoprenoídicas y dentro de éstas, isopentenil adenina (iP), zeatina (Z) y dihidrozeatina (DHZ) son las predominantes en las plantas superiores; se piensa que las bases libres y sus ribósidos (iPR, ZR, DHZR) son los compuestos biológicamente activos mientras que los glucósidos de Ck juegan un papel en el transporte, en la protección frente a la degradación y en la inactivación reversible e irreversible de dichos compuestos (Letham 1994). La química de este grupo de Cks ha sido revisada ampliamente (Shaw, 1994; Mok y Mok, 2001). Además, su actividad biológica han sido analizada en cultivo de tejidos de un gran número de especies vegetales (Mok *et al.*, 1987; Mok, 1994; Vanková, 1999) y los niveles de Cks endógenas se han determinado en una gran cantidad de especies durante diferentes procesos fisiológicos (Zazimalová *et al.*, 1999; Moncaleán *et al.*, 2002b y 2003; Valdés *et al.*, 2003 y 2004). También han sido descritas Cks aromáticas naturales como el ribósido de BA (BAR) en *Pimpinella anisum* (Ernst *et al.*, 1983), la BA en agallas de *Lycopersicon esculentum* (Nandi *et al.*, 1989), y la mT en *Populus×canadiensis* (Strnad *et al.*, 1992).

La mayor parte de nuestro conocimiento sobre el papel de las Cks en el desarrollo vegetal proviene de la observación de los cambios o respuestas inducidas por la aplicación de Cks exógenas (Valdés *et al.*, 2000; Moncaleán *et al.*, 2005; Cortizo *et al.*, 2010b; Cuesta, 2010 y 2012). No obstante, en los últimos años, estos enfoques tradicionales se han ampliando con trabajos sobre la manipulación de la

biosíntesis de los reguladores del crecimiento, por ejemplo mediante la transformación genética de las plantas (Walden *et al.*, 1997). De ésta manera se está intentando conseguir la caracterización de los genes implicados en la transducción, el control de la liberación, conjugación e inactivación de Cks. De cualquier modo, muchos son los avances que se han llevado a cabo en la identificación de genes involucrados en su metabolismo, percepción y respuesta (Hutchinson y Kieber, 2002; Aoyama y Oka, 2003; Kakimoto, 2003; Grefen y Harter, 2004; Mizuno, 2004; Ferreira y Kieber, 2005; Hwang y Sakakibara, 2006). En conjunto, este enfoque molecular está completando el trabajo realizado en el campo de la bioquímica y la fisiología en lo que respecta al modo de acción de las Cks.

Citoquininas y modo de acción

En la última década se ha progresado mucho en el conocimiento de la percepción y transducción de la señal de citoquininas (Cks) a través de numerosos estudios en *Arabidopsis thaliana* y otras angiospermas. La mayor parte de los trabajos realizados, hasta ahora, en este campo se han llevado a cabo en *Arabidopsis*; sin embargo, aún son muchas las incógnitas por responder.

Las Cks controlan la expresión génica a nivel transcripcional y postranscripcional (Figura 2) (Ordás *et al.*, 1992; Alonso *et al.*, 2007). La mayor parte de las alteraciones son cuantitativas pero también se observan, ocasionalmente, cambios cualitativos como represiones completas de algún gen (Schümulling *et al.*, 1997; Schümulling y Rupp, 1999). De hecho, pequeños cambios en el contenido endógeno de las Cks pueden modificar el patrón del "pool" de ARNm existente (Gan y Amasino, 1995).

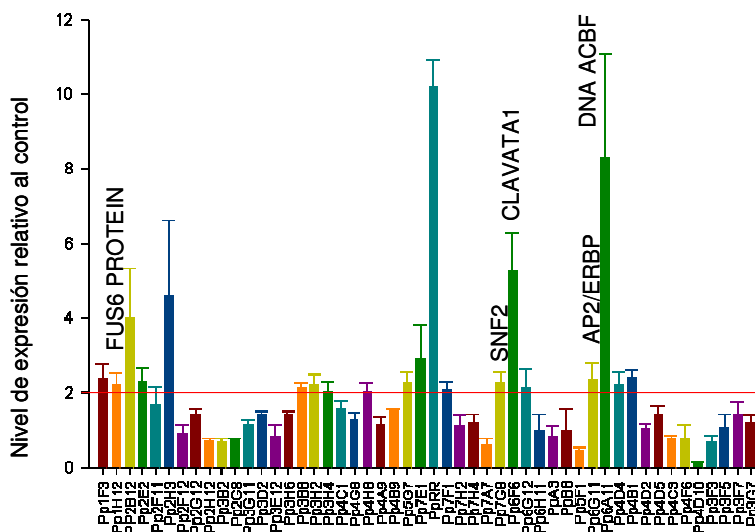


Figura 2. Expresión génica relativa y normalizada determinada por Q-RT-PCR de ESTs ("Expressed Sequence Tag") obtenidos a partir de una librería SSH ("Suppression-Subtractive Hybridization") de cDNA

obtenida tras 16 h de cultivo de cotiledones de *Pinus pinea* en presencia de de BA 44,4 μ M. Imagen tomada de Alonso (2006).

Varios experimentos han demostrado que la señal de Ck es percibida y transmitida por un sistema de fosforilaciones sucesivas a través de un sistema complejo de señalización de dos componentes propio de organismos procariotas y eucariotas inferiores (Hwang y Sheen, 2001). La obtención de mutantes ha sido una herramienta clave para el aumento del conocimiento a este respecto. Así, la búsqueda de mutantes de *Arabidopsis* ha permitido la identificación y clonación del gen *CYTOKININ INDEPENDENT 1 (CKI1)* (Kakimoto, 1996) observándose que su sobreexpresión conlleva la formación de tallos en ausencia de aplicación exógena de Cks en callos. El gen *CKI1* codifica una proteína histidina quinasa (HK) similar a los reguladores de dos componentes propios de procariotas (Chang y Stewart, 1998). De todos modos, no está claro si CKI1 funciona como un receptor de Ck o si su sobreexpresión dispara actividades dependientes de Ck y que no están normalmente bajo el control de *CKI1* (Heyl y Schümulling, 2003). Posteriormente, se identifica en *Arabidopsis*, el gen *CYTOKININ RESPONSE 1 (CRE1)*; los mutantes *cre1* no desarrollan tallos cuando se cultivan *in vitro* en presencia de Cks (Inoue *et al.*, 2001). A continuación, se demuestra en *Arabidopsis* que CRE1/AHK4 es un receptor de Cks (Inoue *et al.*, 2001; Yamada *et al.*, 2001). El estudio de otros dos genes de *Arabidopsis*, *AHK2* y *AHK3*, muestra su alta relación con *AHK4*, sugiriendo que los receptores de Cks están codificados por una familia multigénica. Además, se observa que las Cks se unen a los dominios extracelulares de CRE1/AHK4, AHK2 y AHK3 con alta afinidad, lo que confirma que son receptores de este grupo de fitohormonas (Ueguchi *et al.*, 2001; Yamada *et al.*, 2001). La estructura primaria de estos tres receptores de Cks contiene un dominio extracelular conservado, que parece actuar como sensor de Cks, llamado CHASE (Cyclases/Histidine Kinases Associated Sensory Extracellular), un dominio histidina quinasa y un dominio receptor (Heyl y Schümulling, 2003). Estos receptores tienen diferentes afinidades por los distintos tipos de Cks (Spíchal *et al.*, 2004) y su distribución específica en los tejidos de la planta podría ser la responsable de los distintos efectos que una misma Ck tiene en los diferentes tejidos. Al unirse, las Cks provocan la autofosforilación de un residuo histidina del receptor (Figura 3) y, a continuación, el grupo fosfato es transferido a

miembros de la familia ARABIDOPSIS HIS PHOSPHOTRANSFER PROTEINS (AHPs) (Hwang *et al.*, 2002). Estas proteínas fosforiladas entran en el núcleo (Figura 3), este movimiento

REGULATORS (ARRs), responsables de la activación de las proteínas y los genes implicados en la respuesta a las Cks (Hwang *et al.*, 2012).

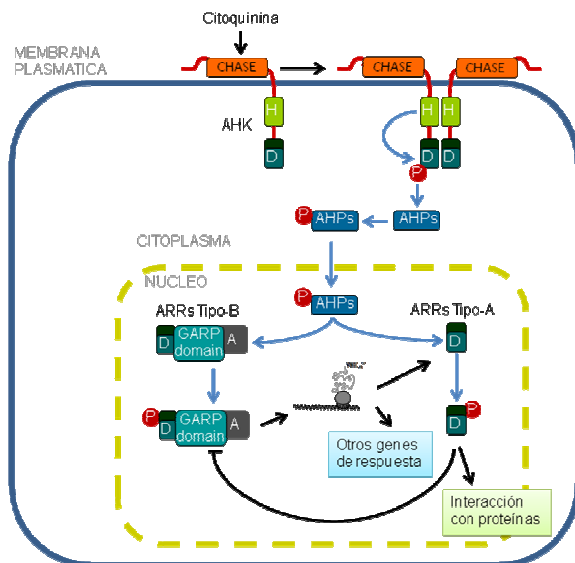


Figura 3. Mecanismo de transducción de señal de las citoquininas Imagen tomada de Álvarez (2012).

En función de la secuencia de su dominio receptor y de la estructura del dominio C terminal, los RRs se clasifican en tres tipos: A, B y C (To y Kieber, 2008). La familia de los RR tipo A está formada por al menos 10 proteínas (ARR3-9, 15-17) con un dominio receptor central, flanqueado por secuencias cortas a ambos lados del mismo sin un dominio de unión al DNA (D'Agostino *et al.*, 2000). Su transcripción es inducida por Cks y están implicadas en la activación de proteínas de respuesta primaria y en la regulación negativa de la cascada de señalización de las Cks (Hwang *et al.*, 2002; To *et al.*, 2004; Cortizo *et al.*, 2010a). Los RRs tipo A también son capaces de inhibir su propia expresión mediante un mecanismo de retroalimentación negativa (Kim, 2008). El gran número de RR-A descritos en angiospermas y la aparente redundancia de sus funciones se explica por la especificidad tisular de su expresión (To *et al.*, 2004), lo que permite a la planta regular de forma fina la respuesta a las Cks en los diferentes órganos. En *Pinus* spp. se han descrito dos *RR-A*, *PipsRR1* y *PipiRR1* (Cortizo *et al.*, 2010a; Álvarez *et al.* 2012a), que son inducidos por Cks y muestran una estructura y comportamiento similar al descrito en angiospermas, sugiriendo un alto grado de conservación (Figura 4).

dentro y fuera del núcleo de las AHPs es independiente de su estado de fosforilización y no se ve alterado por la aplicación exógena de Cks (Punwani *et al.*, 2010), dónde transfieren el fosfato a los genes *Reguladores de Respuesta* (*Response Regulators*, *RRs*), miembros de la familia de proteínas ARABIDOPSIS RESPONSE

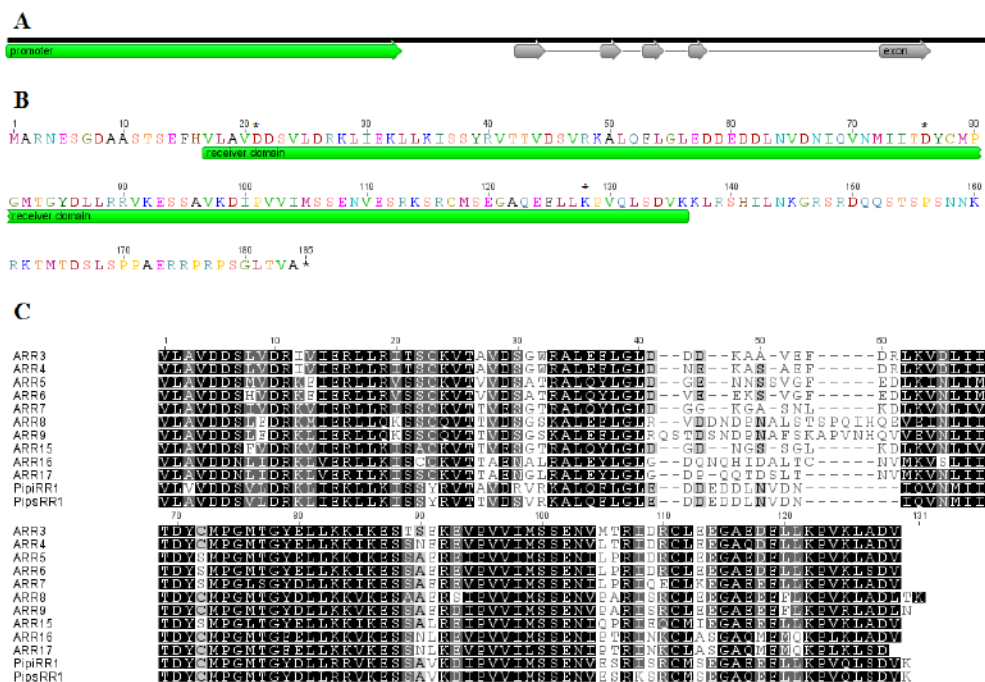


Figura 4. Esquema de la secuencia genómica del gen *PipsRR1* (4566 bp), se incluyen las secuencias codificantes (exones; cajas) y reguladoras (promotor e intrones; línea) (A). Secuencia aminoacídica de la proteína *PipsRR1*, mostrando el dominio

receptor predicho. Los residuos DDK están marcados con un asterisco (*). El alineamiento (CLUSTALW) de la secuencia aminoacídica deducida de los dominios receptores de PipsRR1, PipiRR1 y todos tipo-A RRs de *Arabidopsis* (C). La mayor identidad es representada en una tonalidad más sombreada. Imagen tomada de Álvarez *et al.* (2012).

Los RR tipo B son al menos 11 proteínas (ARR1-2, 10-14, 18-21) que presentan un dominio receptor y un dominio GARP (relacionado con los tipo Myb) de unión al DNA en la región C-terminal que sugiere que estas proteínas actúan como factores de transcripción (Hwang *et al.*, 2002; Heyl y Schumulling, 2003). Se cree que los RR-B actúan como factores de transcripción y regulan de forma directa la transcripción de los *ARRs* tipo A (Hwang *et al.*, 2012), los cuales regulan negativamente la vía de señalización de las Cks por medio de un mecanismo aún desconocido, limitando de esta forma las respuestas a las Cks. La interacción entre ambos tipos de reguladores de respuesta se traduce en un bucle de regulación negativa que atenúa la respuesta a las Cks (Figura 3). Además los RRs tipo B también regulan de forma indirecta la transcripción de otros genes de respuesta (Mason *et al.*, 2005; Hwang *et al.*, 2012).

Finalmente, los RR tipo C (ARR22, 24) no presentan dominio de unión al DNA y no están regulados por Cks (To y Kieber, 2008). La elucidación de la vía de señalización de las Cks como una variante del sistema de señalización de dos componentes bacterianas (TCS) ha conducido a una mejor comprensión de cómo esta hormona está involucrada en los procesos generales de la planta (Fernández *et al.*, 2006). Sin embargo, aún queda por conocer el mecanismo preciso de la percepción y transducción de señales de las Cks aromáticas y su relación con las Cks isoprenoídicas. De hecho, ya en 1997 Strnad apunta que los receptores correspondientes a las Cks aromáticas no son simples formas alternativas de una misma señal.

Por otro lado, un conjunto de factores de transcripción regulados por Ck conocidos como factores de respuesta de citoquinina (CRFs) también se han descrito como una rama potencial de la TCS; sin embargo, poco se sabe acerca de cómo los CRFs realmente interactúan entre sí y con los miembros de la vía TCS. Específicamente, los CRFs estarían situados aguas abajo en la vía de señalización de las AHPs y probablemente funcionarían en paralelo con los *ARRs* de tipo B en su acción sobre las Cks (Rashotte *et al.*, 2006 y 2010; Cutcliffe *et al.*, 2011).

En resumen, los estudios descritos muestran que una vez que la Ck se une al receptor se inicia una cascada de fosforilaciones que tiene como resultado final la fosforilación y activación de un conjunto de RRs tipo B. La activación de factores de transcripción tipo B lleva a la activación de los

genes tipo A (Figura 3). Los RRs tipo A también pueden ser fosforilados en respuesta a Cks y quizás junto con los RRs tipo B interactúan en varios blancos para mediar la respuesta a estas fitohormonas. Intentar explicar el modo de acción de las Cks sobre la base de un modelo similar para todos los procesos en los que participa, quizás sea un problema excesivamente complejo por el momento, pues no está claro que sea único y, desde luego, existen evidencias de que el mecanismo de transducción parece ser diferente dependiendo del tipo celular y del receptor concreto que sea activado por la Ck.

Citoquininas y caulogénesis.

La aplicación exógena de Cks en el cultivo *in vitro* es una rutina en la micropropagación de la mayoría de las especies (Biondi *et al.*, 1984; George y Sherrington, 1984; Zhang y Lemaux, 2004), resultando primordial la cantidad y tipo de Ck aplicada (Moncaleán *et al.*, 2002a y 2005) (Figura 5), además del modo de aplicación de la misma (Drake *et al.*, 1997; Moncaleán *et al.*, 2001). No obstante, hay que tener en cuenta que la concentración de la Ck en el sitio donde debe ejercer su acción no es la misma que la aplicada al medio nutritivo, ya que intervienen una serie de procesos entre los que se incluyen su absorción, transporte, localización y metabolismo en los tejidos (Auer *et al.*, 1992; Auer, 2002; Cortizo *et al.*, 2010a, Cuesta *et al.*, 2010). Asimismo, es necesario considerar el efecto provocado por la Ck aplicada sobre el contenido de las Cks endógenas y otras fitohormonas en los tejidos (Moncaleán *et al.*, 2005; Cuesta *et al.*, 2012). Es posible que los reguladores aplicados exógenamente tengan una actuación directa sobre el tejido diana, o que causen variaciones en las concentraciones internas de otros que actúen desencadenando una respuesta (Moncaleán *et al.*, 2003).

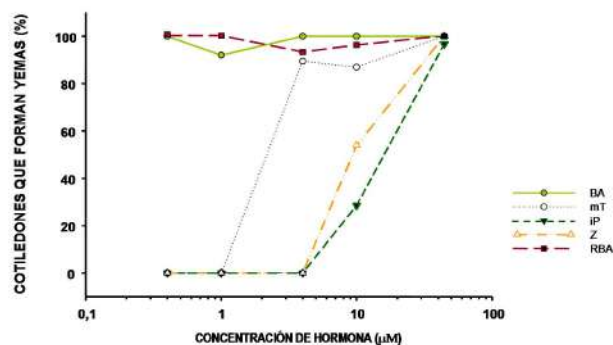


Figura 5. Porcentaje de cotiledones de *Pinus pinea* L cultivados *in vitro* en presencia de diferentes

concentraciones y tipos de citoquininas que forman yemas. Los explantos cotiledonares son cultivados en un medio ½ LP (Medio de cultivo de Leproive) con las citoquininas durante 35 d y posteriormente transferidos a un ½ LPC (1/2 LP con carbón activo). Los datos se toman tras 60 d de cultivo. BA, benciladenina; iP, isopenteniladenina; mT, metatopolina; RBA, ribósido de benciladenina; Z, zeatina. Imagen tomada de Moncaleán *et al.* (2002a).

Debido a que las Cks son las fitohormonas más eficientes para inducir la organogénesis de tallo (caulogénesis) *in vitro*, genes implicados en el metabolismo de las mismas o en la vía de transducción de su señal probablemente tienen un efecto positivo o negativo sobre dicho proceso (Meng *et al.*, 2010). Por ejemplo, la sobreexpresión del gen *ISOPENTENYL TRANSFERASA (ipt)*, induce un incremento en la producción de Cks a la vez que estimula la regeneración adventicia de tallos en explantos de tabaco (Li *et al.*, 1992; Kunkel *et al.*, 1999). Así, se ha observado una alta capacidad de regeneración de tallos en el mutante *hoc* de *Arabidopsis*, que produce altos niveles de Cks, posiblemente debido a su papel en el metabolismo de este grupo de fitohormonas. Ello podría explicar que explantos de raíz de dicho mutante desarrollasen numerosos brotes cuando se cultivaban *in vitro* en ausencia de reguladores del crecimiento (Catterou *et al.*, 2002).

La iniciación de la caulogénesis *in vitro* difiere marcadamente del desarrollo del tallo durante la embriogénesis. Durante el primero de estos procesos, el meristemo caulinar se inicia a partir de células somáticas diferenciadas, no a partir de células embrionarias. Por otro lado, la organogénesis de tallo *in vitro* se ha propuesto que sucede en tres fases descritas por Christianson y Warnick (1983, 1984, 1985) en trabajos realizados con explantos foliares de *Convolvulus*. Estos autores, definieron una primera fase en la cual algunas células de los explantos adquieren "competencia", definida como la habilidad para responder a las señales inductoras de la organogénesis. Según estos autores el proceso de adquisición de competencia viene acompañado por una "desdiferenciación" celular. Durante la segunda fase, las células competentes son reprogramadas o determinadas para formar órganos específicos bajo la influencia de un balance concreto de fitohormonas. En la tercera fase, los órganos se desarrollan en ausencia de fitohormonas aplicadas exógenamente, luego la organogénesis ya no es dependiente de la señal inductora. Posteriormente a estos primeros trabajos, se han observado estadios similares de organogénesis de tallo y raíz en diferentes sistemas de regeneración, tales como cotiledones de pino, hojas de tabaco y explantos de tallo de manzano, etc., (Flinn *et al.*, 1988; Atfield y

Evans, 1991ab; Hick, 1994; De Klerk *et al.*, 1995; Moncaleán *et al.*, 2005).

Como se ha comentado previamente, la aplicación exógena de Cks en tejidos cultivados *in vitro* ha sido ampliamente estudiada, al desempeñar un papel crucial en la regeneración de brotes adventicios (Krikorian 1995, Cortizo *et al.*, 2010b, Cuesta *et al.*, 2010). En este sentido, la BA es una de las más empleadas, apoyado por distintos estudios que demuestran su alta capacidad de inducción organogénica (Figura 5) (Valdés *et al.*, 2001; Caboni *et al.*, 2002; Alonso *et al.*, 2006). La respuesta organogénica está relacionada con la aplicación exógena de BA, influyendo en la intensidad de respuesta tanto su concentración como el tiempo de exposición (Centeno *et al.*, 2003; Moncaleán *et al.*, 2005, Álvarez *et al.*, 2009). Además, la caulogénesis *in vitro* incluye complejos y dinámicos mecanismos de regulación, que implican tanto a las Cks exógenamente aplicadas como a las presentes en los tejidos (Cuesta *et al.*, 2012), habiéndose estudiado la absorción y metabolismo de BA y su influencia sobre los niveles endógenos de otras Cks y auxinas (Centeno *et al.*, 1996; Auer *et al.*, 1999; Charrière *et al.*, 1999). Por ello, la respuesta obtenida es una mezcla del estímulo recibido, su efecto *per se* y su influencia sobre los componentes endógenos del propio tejido (Krikorian, 1995).

Expresión génica, citoquininas y caulogénesis

Comencemos este apartado describiendo las bases fisiológicas del desarrollo del meristemo caulinar ("Shoot Apical Meristem", SAM), que en último término, es la estructura que se forma durante la organogénesis adventicia de tallo.

La plasticidad del desarrollo vegetal depende de la existencia de un suministro continuo de células indiferenciadas en los meristemos. Este suministro es consecuencia de la existencia de un grupo de células "totipotentes" en dichos órganos, análogas a las células madre existentes en los animales. Durante el desarrollo de la planta, los diferentes estímulos endógenos o ambientales inducen la diferenciación de esas células, que pasan a integrarse en un órgano ya desarrollado o forman uno nuevo. El meristemo apical, es el encargado de la formación del tallo, las hojas, las ramas laterales y los meristemos florales en una planta. Muchos de estos procesos están desencadenados o mediados por varios reguladores del crecimiento que también participan en otros procesos del desarrollo vegetal. En muchos casos esta regulación no es atribuible a un solo tipo de fitohormonas, sino a un balance de varias y al estado fisiológico o sensibilidad de unas células, tejidos u órganos en un momento dado. Son

muchos los interrogantes que existen y la comprensión de los mecanismos que gobiernan estos procesos aún es escasa. La identificación de los mecanismos que gobiernan los eventos claves o llave de la morfogénesis requiere una aproximación fisiológica, genética y molecular.

El SAM es una estructura dinámica con una organización estable donde existe un complejo equilibrio entre el mantenimiento de un conjunto de células madre indiferenciadas y la formación de nuevos órganos. El SAM se puede dividir en tres zonas funcionalmente distintas (Reddy, 2008): en la zona central superior del meristemo se encuentra la Zona Central ("Central Zone", CZ) que incluye el Centro Organizador ("Organizing Center", OC) y está constituida por un grupo pequeño de células totipotentes cuyas tasas de proliferación están controladas de forma precisa por varios tipos de genes específicos de meristemo (Figura 6). Mutaciones de alguno de estos genes generalmente llevan a alteraciones en la proliferación o a la ausencia de órganos laterales (Maxwell y Kieber, 2004). A ambos lados de la CZ se encuentra la Zona Periférica (Peripheral Zone, PZ) con células en división que serán incorporadas a los órganos laterales. Finalmente, en la parte central por debajo de la CZ se encuentra la Zona Medular ("Rib Zone", RZ) que da lugar a los tejidos internos del meristemo (Figura 6).

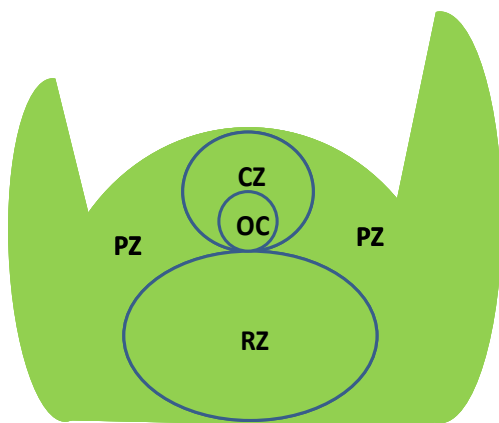


Figura 6. Esquema representativo e idealizado de las distintas zonas que se localizan en una yema de tallo. Zona Central (CZ); centro organizador (OC); zona periférica (PZ) y medular (RZ). Imagen tomada de Álvarez (2012).

Uno de los procesos en los que las citoquininas juegan un papel fundamental es el desarrollo y función del meristemo apical del tallo tal y como muestran los trabajos de Werner *et al.*, 2001 y 2003, Bartrina *et al.*, 2011). Plantas deficientes en Cks presentan una fuerte disminución del tamaño del SAM y de la formación de primordios foliares, lo cual sugiere el requerimiento de estas hormonas para la

actividad proliferativa del SAM. Las plantas presentan un crecimiento continuo a lo largo de su vida, por lo que el SAM debe mantener una población de células troncales indiferenciadas y pluripotentes que suministre las células necesarias para la formación post-embionaria de órganos aéreos como hojas, ramas y flores (Barton, 2010). Asimismo, resulta fundamental la existencia de un estricto control entre el mantenimiento de esta población y la incorporación de células a los órganos en formación (Stahl y Rüdiger, 2009). El balance entre proliferación celular y diferenciación en el SAM está controlado por señales externas e internas (Werner y Schmülling, 2009), algunas de las cuales las comentaremos detalladamente en este apartado. Entre ellas, las fitohormonas y diversos factores de transcripción cooperan para establecer un balance entre el mantenimiento de una zona de crecimiento indeterminado en el centro del meristemo y la producción de órganos a partir de sus flancos (Figura 7). Los patrones de expresión específicos de ciertos factores de transcripción, junto con otros factores adicionales aún desconocidos, crean gradientes locales de concentración de citoquininas y auxinas entre otras, resultando en un rango de efectos diferenciales por parte de estas hormonas que da lugar a la especificación de tejidos (Shani *et al.*, 2006). En concreto, las zonas centrales del SAM presentan un alto ratio citoquinina-auxina y permanecen indiferenciadas, mientras que en las zonas laterales (Barton, 2010), donde hay una mayor expresión de auxinas se promueve la iniciación de los órganos laterales en puntos específicos (Veit, 2009).

Así pues, en la zona central del SAM existe una producción/acumulación de citoquininas que actúan de modo paracrino para mantener la identidad funcional de las células meristemáticas, regulando positivamente la división celular y restringiendo la diferenciación funcional de las mismas (Werner y Schmülling, 2009). También se ha documentado la existencia de un transporte de citoquininas sintetizadas en las raíces a las regiones basales del SAM a través del sistema vascular, aunque la relevancia de este aporte aún no está clara debido a la falta de sistema vascular en las zonas centrales del SAM (Figura 7) (Veit, 2009). Recientemente, también se han aportado datos que sugieren la participación de otras macromoléculas en el control del desarrollo meristemático, como pequeños ARNs de doble hélice que se desplazarían desde el cilindro vascular hacia los tejidos meristemáticos (Williams *et al.*, 2005, Sablowski, 2011).

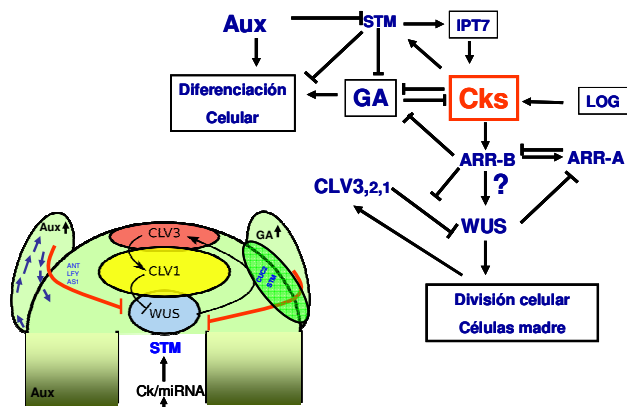


Figura 7. Esquema y diagrama que muestran la relación entre los diferentes reguladores de crecimiento, auxinas, giberelinas y citoquininas, y la expresión génica diferencial en las diferentes zonas del meristemo apical donde ocurre la división o diferenciación celular. Modelo integrando Cks y formación del meristemo (derecha). Dominios de expresión de los genes CLAVATA 1, 3 y WUSCHEL en el meristemo (izquierda), en que se muestra el sistema de retroalimentación encargado de controlar la proporción de células totipotentes en el meristemo apical. CLV3, a través del receptor CLV1 restringe la expresión de WUS en la población de células madre. A su vez, WUS promueve la expresión de CLV3 en las capas celulares más superficiales.

La creciente información disponible sobre el mecanismo de percepción y transducción de la señal de las Cks a través de numerosos estudios realizados en *Arabidopsis thaliana* y otras angiospermas (Argueso *et al.*, 2010; Hellmann *et al.*, 2010; Kieber y Schaller, 2010) y la identificación de varios genes implicados en la formación de meristemos, han permitido proponer un modelo que integra ambas rutas (Howell *et al.*, 2003; Gordon *et al.*, 2009; Sablowski, 2009; Hwang *et al.*, 2012). También otros factores como aquellos mecanismos regulados por auxinas o giberelinas están implicados (Shani *et al.*, 2006; Vernoux *et al.*, 2010); pero no serán abordados en esta revisión.

Aunque se desconoce en gran parte los procesos fisiológicos implicados en el control del desarrollo del SAM, en los últimos años se han producido grandes avances en el conocimiento de los genes implicados en la caulogénesis *in vitro* (Dodsworth, 2009; Meng *et al.*, 2010). Por el momento se desconoce el modo en que los genes activados por los RR-B actúan para inducir la formación de nuevos meristemos (Figura 7). A partir de estudios de expresión en *Arabidopsis thaliana*, se han identificado una serie de genes cuyo patrón de expresión varía considerablemente durante la inducción de novo de tallos (Che *et al.*, 2002 y 2007; Alonso *et al.*, 2007; Meng *et al.*, 2010); sin embargo las relaciones precisas entre los mismos no están claras. Por una parte parece que las citoquininas

estimulan la división celular mediante la inducción de la expresión del gen *cyclinD3* (*CycD3*) (Riou-Khamlichi *et al.*, 1999). Este gen codifica para una ciclina tipo D, la cual está implicada en la transición de la fase G1 a la fase S del ciclo celular y juega un papel fundamental en la regulación de la división y, por tanto, de la proliferación celular. Por otro lado, el incremento de los niveles endógenos de Cks en plantas transgénicas de *Arabidopsis* induce un aumento de los niveles de ARNm de los genes homeobox: *STM* (*SHOOTMERISTEMLESS*), *KNAT1* (*KNOTTED-1 LIKE IN ARABIDOPSIS THALIANA*) y *KNAT2* (Rupp *et al.*, 1999). Junto a ellos, han sido identificados otros genes en *Arabidopsis* que están implicados en el desarrollo y mantenimiento del SAM, por ejemplo, dos genes pertenecientes a la familia NAM (No Apical Meristem) *CUC1* y *CUC2* (*CUP SHAPE COTYLEDON*) que además parecen estar implicados en el proceso de separación de los cotiledones (Aida *et al.*, 1997; 1999; Takada *et al.*, 2001).

Uno de los primeros genes de respuesta inducidos *KNOTTED-1 LIKE IN ARABIDOPSIS THALIANA* (*KNAT1*) codifica un factor de transcripción con un dominio homeobox inducido por Cks (Hake *et al.*, 1989; Vollbrecht *et al.*, 1991), cuya sobreexpresión promueve la formación de meristemos ectópicos en hojas de *Arabidopsis* (Chuck *et al.*, 1996). Niveles elevados de *KNAT* y *STM* también han sido encontrados en el mutante de *Arabidopsis amp1* (*altered meristem program*), que también presenta altos niveles de Cks endógenas. Por otra parte, construcciones en las que la expresión de *KNAT1* es dirigida por un promotor relacionado con senescencia provoca un retraso de ésta y un aumento a su vez de los niveles de Cks en hojas maduras de hasta 15 veces por encima de los valores normales (Ori *et al.*, 1999).

Uno de estos posibles genes regulados por *KNAT1*, *CUP SHAPED COTYLEDON 2* (*CUC2*), codifica un factor de transcripción necesario para la expresión de *SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*) y la formación de meristemos (Takada *et al.*, 2001). La sobreexpresión de *STM* (al igual que *KNOTTED-1*) también induce un aumento de los niveles de Cks en los meristemos (Jasinski *et al.*, 2005; Yanai *et al.*, 2005). Estos datos sugieren que los genes *KNOX* ejercen su efecto regulando la biosíntesis de las citoquininas y parecen otorgar un papel importante a las Cks en el mantenimiento/ desarrollo del SAM a través del control transcripcional de los principales genes reguladores del meristemo apical (Hay y Tsiantis, 2010).

En un intento de identificar genes directamente relacionados con la formación

adventicia de yemas y tras realizar un barrido funcional en una librería de cDNA de Arabidopsis, Banno *et al.* (2001) identifican el gen *ENHANCER OF SHOOT REGENERATION (ESR1)*, un probable factor de transcripción con un dominio del tipo AP2/EREBP (Fujimoto *et al.*, 2000). Cuando este gen es sobreexpresado en explantos de raíz de dicha especie confiere la capacidad de formación de tallos Ck-independientes, pero no afecta a la inducción de callos o raíces sugiriendo que afecta específicamente a la formación de tallos. Además, la sobreexpresión de *ESR1*, aumenta significativamente la eficiencia en la regeneración de brotes *in vitro* en presencia de Ck, al mismo tiempo que disminuye la concentración óptima de hormona necesaria, lo que sugiere un efecto sinérgico entre sobreexpresión de *ESR1* y Cks sobre la regeneración de tallos.

Otro de los genes clave en la formación de meristemos caulinares es *WUSCHEL (WUS)* que codifica un factor de transcripción homeótico cuya expresión aumenta siete veces en el momento en el que ocurre la determinación para formar tallos en callos de Arabidopsis (Che *et al.*, 2002). *WUS* es un factor de transcripción que promueve la formación de células madre y que se expresa en las células del denominado centro organizador del meristemo apical, activando la división celular y asegurando un suministro continuo de células madre (Carles y Fletcher 2003). Otro factor de transcripción homeótico relacionado con *WUS* es el codificado por el gen *STIMPY (STIP o WOX9)* que mediaría la acción de las Cks y los ARRs tipo B en el desarrollo de SAM (Skylar *et al.*, 2010).

El dominio de expresión y actuación de las citoquininas está restringido a la zona central del SAM por la acción de los factores de transcripción *KNOX* y *WUS* (Shani *et al.*, 2006; Perilli *et al.*, 2009; Sawblowski, 2009; Hay y Tsiantis, 2010; Traas y Monéger, 2010). Las células meristemáticas que van a originar los primordios foliares son transcripcionalmente diferentes de las células madre, incluso antes de que se puedan observar diferencias morfológicas. Diferencias que se manifestaban inicialmente en la desaparición de los transcritos de *KNOTTED 1* en las células de los primordios foliares (Smith *et al.*, 1992). Los factores de transcripción

KNOTTED1-like homeobox (KNOX1) son esenciales para el mantenimiento de poblaciones de células indiferenciadas a través de la promoción de la división celular y su actividad se realiza, al menos en parte, estimulando la síntesis de Cks en el meristemo (Barton, 2010), en concreto mediante la activación directa de genes codificantes de IPTs. Por ejemplo, la activación ectópica de varias proteínas *KNOX1* en plantas transgénicas de *A. thaliana* produce un rápido incremento de la expresión del gen *IPT7* (Figura 7), con la consecuente acumulación de Cks (Shani *et al.*, 2006). Además, existen otros factores de acción local implicados en determinar los niveles de citoquininas activas y modular sus respuestas en el SAM (Veit, 2009). En arroz se ha identificado un gen, *LONELY GUY (LOG)*, que codifica para un enzima que transforma nucleótidos de citoquininas biológicamente inactivos en bases libres activas (Kurakawa *et al.*, 2007, Kuroha *et al.*, 2009). Su expresión tiene lugar en la región apical del meristemo y la mutación *log* causa efectos similares a los observados en los trabajos de Werner *et al.* (2001 y 2003) comentados anteriormente. Por su parte, el factor de transcripción *WUSCHEL (WUS)* reprime directamente a los genes codificantes de ARRs tipo A como *ARR5* y *ARR7* (Leibfried *et al.*, 2005), los cuales ya han sido descritos como reguladores negativos de la señalización de las Cks (Figura 7).

Frente al papel de *KNAT1*, *KNAT2*, *STM* y *WUS* de promover la actividad del meristemo apical, un grupo diferente de genes en Arabidopsis, *CLAVATA 1-2-3 (CLV1-3)*, es responsable de la restricción de la proliferación celular en el SAM, precisamente inhibiendo la expresión de *WUS* en las células adyacentes a la zona central del SAM (Figura 7). De hecho, mutantes con pérdida de función de estos genes producen un ensanchamiento del SAM y meristemo floral (Leyser y Furner, 1992; Clark *et al.*, 1993 y 1995; Kayes y Clark, 1998). El locus *CLV* está formado por *CLV1*, que codifica un receptor serina/treonina quinasa que en Arabidopsis se expresa en la capa L3 de la zona central del meristemo (Figura 8), *CLV2*, que codifica una proteína muy similar a *CLV1*, pero sin el dominio intracelular y *CLV3*, que codifica un pequeño péptido extracelular.

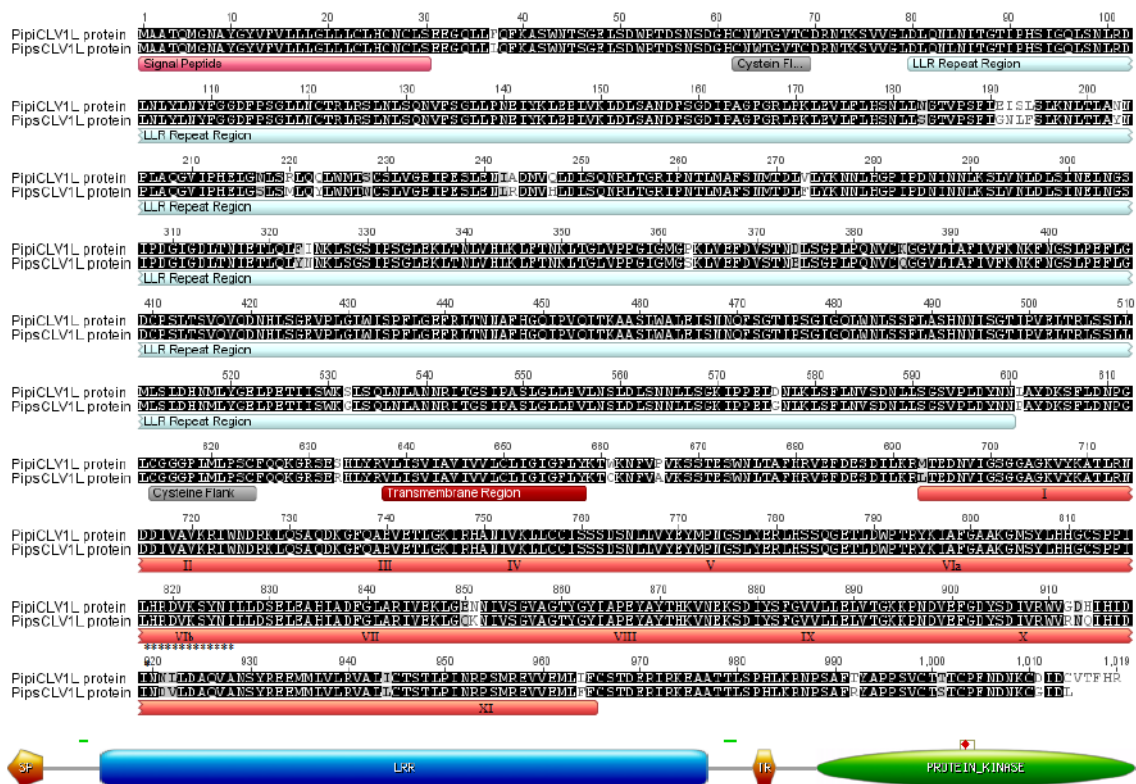


Figura 8. Alineamiento (CLUSTALW) de las secuencias aminoacídicas deducidas de las proteínas Pipi y PipsCLV1L de *Pinus pinea* y *P. pinaster*, respectivamente. Se muestran varios dominios: dos regiones hidrofóbicas; un péptido señal en N; una región transmembrana; una región rica en leucina (LRR) en N; una región conservada en C-terminal con un dominio proteína quinasa (incluyendo los subdominios en números romanos). El sitio activo se ha marcado con un asterisco. Imagen tomada de Álvarez et al. (2012b).

La expresión de *CLV3* es inducida por *WUS* y se localiza en las células de las capas más superficiales del meristemo apical (L1 y L2 en *Arabidopsis*). En este escenario, *CLV1* es la proteína que percibe la señal de *CLV3* y desencadena una serie de reacciones en las que están implicadas, al menos, una proteína-fosfatasa, una GTPasa y una o varias MAPK quinasa. Esta señalización desde la membrana plasmática llega al núcleo, donde la transcripción de *WUS* es reprimida, posiblemente modulando algún(os) factor(es) de transcripción (Barton, 2010). Varios reguladores de la transcripción de *WUS* parecen estar implicados en este proceso. Entre éstos están los genes *STIMPY* (Wu et al., 2005), *SPLAYED*, *BARD1*, *OBERON1* y *OBERON2*. Es posible que uno o varios de estos reguladores estén controlados por *CLV3* (Barton, 2010). De esta forma, la señalización a través de los genes *CLAVATA* restringe el tamaño del dominio de expresión de *WUS*. Así, si el número de células madre es muy pequeño, la baja cantidad de *CLV3* permitirá la expansión de la expresión de *WUS* lo que en último término lleva a la formación de nuevas células madre en el centro organizador del meristemo, que incrementarán la expresión de *CLV3*.

En *Arabidopsis*, Cary et al. (2002) y Che et al. (2002 y 2007) estudiaron perfiles de expresión génica durante la morfogénesis *in vitro* de tallos. La inducción de tallos *in vitro* a partir de explantos de raíz de *Arabidopsis* se llevó a cabo por preincubación durante 4 días en medio de inducción de callo (CIM) que contenía bajos niveles de Ck y altos de auxina, seguido del cultivo de los explantos en medio de inducción de tallos (SIM), con altos niveles de Ck durante 14-15 días (Valvekens et al., 1988). Bajo estas condiciones, los explantos adquirirían competencia para responder a las señales de formación de tallo durante su cultivo en CIM, mientras que la determinación de las células competentes sucedía en los primeros 6 días de cultivo en SIM, siendo visible la emergencia de tallos a partir del 8º día en ese medio (Cary et al., 2002). En éste sentido cabe destacar que Cary et al. (2002) y Che et al. (2002) estudian los perfiles de expresión génica en *Arabidopsis* durante la morfogénesis *in vitro* de tallos utilizando “microarrays” de dicha especie. En estos trabajos, se observa que la expresión de entre un 2 y un 3 % de los genes aumenta, en algún momento del proceso de desarrollo del tallo *in vitro*, hasta más de cuatro veces respecto al tiempo cero. Entre ellos, vuelven a aparecer genes como *WUS*, *STM*, *CLV1* y *CUC2*,

etc. Además, durante el desarrollo de los tallos, se observa la inducción de la expresión de dos genes primarios de respuesta a Cks, *ARR4* y *ARR5* (Che *et al.*, 2002). Más tarde, mientras se produce la emergencia de los tallos, aumentan los genes que codifican componentes del aparato fotosintético (Che *et al.*, 2002). También se demuestra que las Cks incrementan la expresión de *CRE1/AHK4*, indicando la existencia de un ciclo de retroalimentación positivo en la señalización de estas fitohormonas (Franco-Zorrilla *et al.*, 2002). De todos modos, hay que tener en cuenta que este tipo de ensayos se realizan en sistemas de regeneración en los que se utilizan tanto auxinas como Cks, produciéndose, por tanto, formación de callo previo a la aparición de yemas y pudiendo aparecer interacciones entre dichas hormonas.

Por último, y no por ello menos importante, factores modeladores del estado de la cromatina han sido relacionados con el mantenimiento del estado desdiferenciado de las células madre en el SAM. Existen datos que sugieren que la expresión de *WUS* está regulada epigenéticamente por remodelación de la cromatina (Williams y Fletcher., 2005), tal es el caso de *FASCIATA (FAS1-2)* (Kaya *et al.*, 2001) o de *AtBRAHMA (AtBRM)* un homólogo de la subunidad del complejo modelador de la cromatina SWI2/SNF2 en levaduras (Farrona *et al.*, 2004; Kwon *et al.*, 2005). Así, uno de los retos en la comprensión de los procesos implicados en el crecimiento y desarrollo del meristemo apical será también comprender la regulación dinámica de la estructura de la cromatina en las células madre y sus descendientes.

En resumen, *CLAVATA* interactúa con *WUSCHEL* formando un bucle que restringe el número de células "pluripotentes" que hay en el meristemo en un momento dado (Schoof *et al.*, 2000). Como se ha mencionado anteriormente el gen *WUS* parece reprimir la actividad de ARRs tipo A como *ARR5*, *ARR6* y *ARR7* que a su vez están implicados en la inhibición de la señalización de las citoquininas (Leibfried *et al.*, 2005). Una atractiva hipótesis es que *WUSCHEL* crea una región altamente sensible (competente) para responder a las citoquininas (Gordon *et al.*, 2009) regulando negativamente los inhibidores ARRs de la Cks. Este modelo es propuesto con los datos extraídos de modelos de caulogénesis indirecta en angiospermas como *Arabidopsis*, *petunia* o *maíz*. Sin embargo, no debería extrapolarse a los sistemas de caulogénesis en coníferas sin antes haber comprobado su validez, la distancia evolutiva existente entre gimno- y angiospermas aconseja una extrapolación prudente y un análisis de estos procesos también en las

coníferas (Alonso *et al.*, 2007; Wagner *et al.*, 2009, Álvarez *et al.*, 2012a,b).

BIBLIOGRAFÍA

- Aida M, Ishida T, Fukaki H, Fujisawa H, Tasaka M. 1997. Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the *CUPSHAPED COTYLEDON* mutant. **The Plant Cell**, 9: 841-857.
- Aida M, Ishida T, Tasaka M. 1999. Shoot apical meristem and cotyledon formation during *Arabidopsis* embryogenesis: interaction among the *CUP-SHAPED COTYLEDON* and *SHOOT MERISTEMLESS* genes. **Development**, 126: 1563-1570.
- Alonso P. 2006. Clonación *in vitro* de *Pinus pinea* L.: Citoquininas y caulogénesis. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- Alonso P, Cortizo M, Cantón FR, Fernández B, Rodríguez A, Centeno ML, Cánovas FM, Ordás RJ. 2007. Identification of genes differentially expressed during adventitious shoot induction in *Pinus pinea* cotyledons by subtractive hybridization and quantitative PCR. **Tree Physiology**, 27:1721-1730.
- Alonso P, Moncaleán P, Fernández B, Rodríguez A, Centeno ML, Ordás RJ. 2006. An improved micropropagation method for stone pine (*Pinus pinea* L.). **Annals of Forest Science**, 63: 879-885.
- Álvarez JM. 2012. Aplicaciones biotecnológicas para la propagación de *Pinus pinaster* Ait. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- Álvarez JM, Cortizo M, Ordás RJ. 2012a. Characterization of a type-A response regulator differentially expressed during adventitious caulogenesis in *Pinus pinaster*. **Journal of Plant Physiology**, 169(18): 1807–1814.
- Álvarez, JM, Cortizo M, Bueno N, Rodríguez A, Ordás RJ. 2012b. CLAVATA1-LIKE, a leucine-rich-repeat protein receptor kinase gene differentially expressed during adventitious caulogenesis in *Pinus pinaster* and *Pinus pinea*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**: DOI 10.1007/s11240-012-0240-8.
- Álvarez JM, Majada J, Ordás RJ. 2009. An improved micropropagation protocol for maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) isolated cotyledons. **Forestry**, 82(2):175-184.
- Aoyama T y Oka A. 2003. Cytokinin signal transduction in plant cells. **Journal of Plant Research**, 116(3): 221-231.
- Argueso CT, Raines T, Kieber JJ. 2010. Cytokinin signaling and transcriptional networks. **Current Opinion of Plant Biology**, 13:533-539.

- Attfeld EM, Evans PK. 1991a. Developmental pattern of root and shoot organogenesis in cultured leaf explants of *Nicotiana tabacum* cv *Xanthi* nc. **Journal Experimental Botany**, 42: 51-57.
- Attfeld EM, Evans PK. 1991b. Stages in the initiation of root and shoot organogenesis in cultured leaf explants *Nicotiana tabacum* cv *Xanthi* nc. **Journal Experimental Botany**, 42: 59-63.
- Auer CA. 2002. Discoveries and dilemmas concerning cytokinin metabolism. **Journal of Plant Growth Regulation**, 21(1): 24-31.
- Auer CA, Cohen JD, Lalue M, Cooke T. 1992. Comparison of benzyladenine metabolism in two *Petunia hybrida* lines differing in shoot organogenesis. **Plant Physiology**, 98: 1035-1041.
- Auer CA, Motyka V, Březinová A, Kamínek M. 1999. Endogenous cytokinin accumulation and cytokinin oxidase activity during shoot organogenesis of *Petunia hybrida*. **Physiologia Plantarum**, 105: 141-147.
- Banno H, Ikeda Y, Niu Q, Chua NH. 2001. Overexpression of *Arabidopsis ESR1* induces initiation of shoot regeneration. **The Plant Cell**, 13: 2609-2618.
- Bartrina I, Otto E, Strnad M, Werner T, Schmülling T. 2011. Cytokinin Regulates the Activity of Reproductive Meristems, Flower Organ Size, Ovule Formation, and Thus Seed Yield in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Cell**, 23: 69–80.
- Barton MK. 2010. Twenty years on: the inner workings of the shoot apical meristem, a developmental dynamo. **Developmental Biology**, 341(1):95-113.
- Binns AN. 1994. Cytokinin accumulation and action: biochemical, genetic and molecular approaches. **Annual Review of Plant Physiology**, 45: 173-196.
- Biondi S, Canciani L, Bagni N. 1984. Uptake and translocation of benzyladenine by Elm shoots cultured *in vitro*. **Canadian Journal of Botany** 62(11): 2385-2390.
- Caboni E, D'Angeli S, Chiappetta A, Innocenti AM, Van Onckelen H, Damino C. 2002. Adventitious shoot regeneration from vegetative shoot apices in pear and putative role of cytokinin accumulation in the morphogenetic process. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, 70: 199-206.
- Carles CC y Fletcher JC. 2003. Shoot apical meristem maintenance: the art of a dynamic balance. **Trends in Plant Science**, 8:394-401.
- Cary AJ, Che P, Howell S. 2002. Developmental events and shoot apical meristem gene expression patterns during shoot development in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Journal**, 32: 867-877.
- Catterou M, Dubois F, Smets R, Vaniet S, Kichey T, Van Onckelen H, Sangwan-Norree BS, Rajbir S. 2002. *hoc*: an *Arabidopsis* mutant overproducing cytokinins and expressing high *in vitro* organogenic capacity. **Plant Journal**, 30(3): 273-287.
- Centeno ML, Rodríguez A, Feito I, Fernández B. 1996. Relationship between endogenous auxin and cytokinin levels and morphogenic responses in *Actinidia deliciosa* tissue cultures. **Plant Cell Reports**, 16: 58-62.
- Centeno ML, Rodríguez A, Feito I, Sánchez-Tamés R, Fernández B. 2003. Uptake and metabolism of N⁶-benzyladenine and 1-naphthaleneacetic acid and dynamics of indole-3-acetic acid and cytokinins in two callus lines of *Actinidia deliciosa* differing in growth and shoot organogenesis. **Physiologia Plantarum**. 118: 579-588.
- Chang C y Stewart RC. 1998. The two-component system. **Plant Physiology**, 117: 723-731.
- Charrière F, Sotta B, Miginiac E, Hahne G. 1999. Induction of adventitious shoots or somatic embryos on *in vitro* cultured zygotic embryos of *Helianthus annuus*: variation of endogenous hormone levels. **Plant Physiology Biochemistry**, 37(10): 751-757.
- Che P, Gingerich DJ, Lall S, Howell SH. 2002. Global and hormone-induced gene expression changes during shoot development in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 14:2771-2785.
- Che P, Lall S, Howell SH. 2007. Developmental steps in acquiring competence for shoot development in *Arabidopsis* tissue culture. **Planta**, 226:1183-1194.
- Chuck G, Lincoln C, Hake S. 1996. KNAT1 induces lobed leaves with ectopic meristems when overexpressed in *Arabidopsis*. **The Plant Cell Online**, 8:1277-1289.
- Christianson ML y Warnick D. 1983. Competence and determination in the process of *in vitro* shoot organogenesis. **Developmental Biology**. 95: 288-293.
- Christianson ML y Warnick D. 1984. Phenocritical times in the process of *in vitro* shoot organogenesis. **Developmental Biology**, 101(382): 390.
- Christianson ML y Warnick D. 1985. Temporal requirement for phytohormone balance in the control of organogenesis. **Developmental Biology**, 12: 494-497.
- Clark SE, Running MP, Meyerowitz EM. 1993. CLAVATA3 a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis*. **Development**, 119: 397-418.
- Cortizo M, Cuesta C, Centeno ML, Rodríguez A, Fernández B, Ordás R. 2010a. Benzyladenine

- metabolism and temporal competence of *Pinus pinea* cotyledons to form buds *in vitro*. **Journal of Plant Physiology**, 166 (10): 1069-1076.
- Cortizo M, Álvarez JM, Rodríguez A, Fernández B, Ordás R.J. 2010b. Cloning and characterization of a type-A response regulator differentially expressed during adventitious shoot formation in *Pinus pinea* L. **Journal of Plant Physiology**, 167:1023-1026.
- Cuesta C. 2008. Bases fisiológicas y moleculares en la micropropagación de familias de *Pinus pinea* L. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- Cuesta C, Novák O, Ordás RJ, Fernández B, Strnad M, Doležal K, Rodríguez A. 2012. Endogenous cytokinin profiles and their relationships to between-family differences during adventitious caulogenesis in *Pinus pinea* cotyledons. **Journal of Plant Physiology**, 1830–1837.
- Cuesta C Rodríguez, A, Centeno ML, Ordás RJ, B Fernández. 2010. Caulogenic induction in cotyledons of stone pine (*Pinus pinea*): Relationship between organogenic response and benzyladenine trends in selected families. **Journal of Plant Physiology**, 166 (11): 1162-1171.
- Cutcliffe JW, Hellmann E, Heyl A, M. Rashotte A. 2011. CRFs form protein–protein interactions with each other and with members of the cytokinin signalling pathway in *Arabidopsis* via the CRF domain. **Journal of Experimental Botany**, 62(14): 4995–5002.
- De Klerk GJ, Keppel M, Ter Brugge J, Meekes H. 1995. Timing of the phases in adventitious root formation in apple microcuttings. **Journal of Experimental Botany**, 46: 965-972.
- D'Agostino I, Deruère J, Kieber J. 2000. Characterization of the response of the *Arabidopsis* response regulator gene family to cytokinin. **Plant Physiology**, 124: 1706:1717.
- Dodsworth, S. 2009. A diverse and intricate signalling network regulates stem cell fate in the shoot apical meristem. **Developmental Biology**, 336:1-9.
- Drake PMW, John A, Power JB, Davey MR. 1997. Cytokinin pulse-mediated shoot organogenesis from cotyledons of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and high frequency *in vitro* rooting of shoots. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, 50(2): 147-151.
- Ernst D, Scäfer W, Oesterhelt D, 1983. Isolation and identification of a new, naturally occurring cytokinin (6-benzylaminopurineriboside) from an anise cell culture (*Pimpinella anisum* L.). **Planta**, 159: 222-225.
- Farrona S, Hurtado L, Bowman JL, Reyes JC. 2004. The *Arabidopsis thaliana* SNF2 homolog *AtBRM* controls shoot development and flowering. **Development** 131: 4965-4975.
- Fernández B, Centeno ML, Rodríguez A, Ordás RJ. 2006. Citoquininas y organogénesis de tallo. En: A. Gomez Cárdenas y P. García Agustín (Eds). *Fitohormonas : metabolismo y modo de acción*. Colección Ciencias experimentales nº 8: 27-46. Publicaciones de la Universitat Jaume I. Castelló de la Plana. ISBN: 84-8021-561-5.
- Frébort I, Kowalska M, Hluska T, Frébortová J, Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. **Journal Experimental Botany**, 62 (8): 2431-2452.
- Ferreira FJ. y Kieber JJ. 2005. Cytokinin signalling. **Current Opinion in Plant Biology**, 8(5): 518-525.
- Flinn BS, Webb DT, Newcomb W. 1988. The role of cell clusters and promeristemoids in determination and competence for caulogenesis by *Pinus strobus* cotyledons *in vitro*. **Canadian Journal of Botany**, 66:1556-1565.
- Franco-Zorrilla JM, Martin AC, Solano R, Rubio V, Leyva A, Paz-Ares J. 2002. Mutations at *CRE1* impair cytokinin-induced repression of phosphate starvation responses in *Arabidopsis*. **Plant Journal**, 3: 353-360.
- Fujimoto SY, Ohta M, Usui A, Shinshi H Ohme-Takagi M. 2000. *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. **The Plant Cell**, 12: 393-404.
- Gan S. y Amasino RM. 1995. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. **Science**, 270(5244): 1986-1988.
- George EF. y Sherrington P. 1984. Plant growth regulators. En: E.F. George y P.D. Sherrington (Eds.). *Plant Propagation by Tissue Culture*. Exegetics Ltd., England, pp. 308-330.
- Gordon SP, Chickarmane VS, Ohno C, Meyerowitz EM. 2009. Multiple feedback loops through cytokinin signaling control stem cell number within the *Arabidopsis* shoot meristem. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 106:16529-16534.
- Grefen C y Harter K. 2004. Plant two-component systems: principles, functions, complexity and cross talk. **Planta** 219(5): 733-742.
- Hay A y Tsiantis M. 2010. KNOX genes: versatile regulators of plant development and diversity. **Development**, 137: 3153-3165.
- Hellmann E, Gruhn N, Heyl A. 2010. The more, the merrier: Cytokinin signaling beyond *Arabidopsis*. **Plant Signaling & Behaviour**, 5:1365-1371.

- Heyl A y Smülling T. 2003. Cytokinin signal perception and transduction. **Current Opinion in Plant Biology**, 6: 480-488.
- Hick GS. 1994. Shoot induction and organogenesis *in vitro*: a developmental perspective. **In vitro Cellular & Developmental Biology-Plant**, 30: 10-15.
- Hake S, Vollbrecht E. Freeling M. 1989. Cloning Knotted, the dominant morphological mutant in maize using Ds2 as a transposon tag. **EMBO Journal**, 8(1), 15-22.
- Howell SH, Lall S, Che P. 2003. Cytokinins and shoot development. **Trends in Plant Science**, 8: 453-459.
- Hutchinson CE y Kieber JJ. 2002. Cytokinin signalling in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 14: S47-S49.
- Hwang I y Sakakibara H. 2006. Cytokinin biosynthesis and perception. **Physiologia Plantarum**. 126(4): 528-538.
- Hwang I y Sheen J. 2001. Two-component circuitry in *Arabidopsis* cytokinin signal transduction. **Nature**, 413: 383-389.
- Hwang I, Chen H, Sheen J. 2002. Two-component signal transduction pathways in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, 129: 500-515.
- Hwang I, Sheen J, Müller B. 2012. Cytokinin Signaling Networks. **Annual Review of Plant Biology**, 63:353-380.
- Ikeda M y Kamada H. 2005. Comparison of molecular mechanisms of somatic and zygotic embryogenesis. En: A. Mujib y J. Samaj (Eds). *Plant Cell Monographs (2); Somatic Embryogenesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 51-68.
- Jasinski S, Piazza P, Craft J, Hay A, Woolley L, Rieu I, Phillips A, Hedden P, Tsiantis M. 2005. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. **Current Biology**, 15: 1560–1565.
- Inoue T, Higuchi M, Hashimoto Y, Seki M, Kobayashi M, Kato T, Tabata S, Shinozaki K, Kakimoto T. 2001. Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from *Arabidopsis*. **Nature**, 409: 1060-1063.
- Kakimoto T. 1996. CKI1, a histidine kinase homolog implicated in cytokinin signal transduction. **Science**, 274: 982-985.
- Kakimoto T. 2003. Perception and signal transduction of cytokinins. **Annual Review of Plant Biology**, 54: 605-627.
- Kaya H, Shibahara KI, Taoka KI, Iwabuchi M, Stillman B, Araki T. 2001. *FASCIATA* genes for chromatin assembly factor-1 in *Arabidopsis* maintain the cellular organization of apical meristems. **Cell**, 104(1): 131-142.
- Kayes JM, Clark SE. 1998. *CLAVATA2*, a regulator of meristem and organ development in *Arabidopsis*. **Development**, 125: 3843-3851.
- Kieber JJ. y Schaller E. 2010. The Perception of Cytokinin: A Story 50 Years in the Making. **Plant Physiology**, 154: 487–492.
- Kim, J. 2008. Phosphorylation of A-Type ARR to function as negative regulator of cytokinin signal transduction. **Plant Signaling & Behavior**. 3:348.
- Komamine A, Murata N, Nomura K. 2005. Mechanisms of somatic embryogenesis in carrot suspension cultures– morphology, physiology, biochemistry, and molecular biology. **In vitro Cellular & Developmental Biology-Plant**, 41: 6–0
- Krikorian, A.D. 1995. Hormones in tissue culture and micropropagation. En: P.J. Davies (Ed). *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. 2^a ed, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 774-796.
- Kunkel T, Niu QW, Chan YS, Chua NH. 1999. Inducible isopentenyl transferase as a high-efficiency marker for plant transformation. **Nature Biotechnology**, 17(9): 916-919.
- Kuroha T, Tokunaga H, Kojima M, Ueda N, Ishida T, Nagawa S, Fukuda H, Sugimoto K, Sakakibara H. 2009. Functional Analyses of LONELY GUY Cytokinin-Activating Enzymes Reveal the Importance of the Direct Activation Pathway in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 21(10): 3152–3169.
- Kurakawa T, Ueda N, Maekawa M, Kobayashi K, Kojima M, Nagato Y, Sakakibara H, Kyojuka J. 2007. Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme. **Nature**, 445: 652-655.
- Kwon CS, Chen C, Wagner D. 2005. *WUSCHEL* is a primary target for transcriptional regulation by *SPLAYED* in dynamic control of stem cell fate in *Arabidopsis*. **Genes & Development**, 19: 992-1003.
- Letham DS. 1994. Cytokinins as phytohormones-sites of biosynthesis, translocation, and function of translocated cytokinin. En: D.W.S. Mok y M.C. Mok (Eds). *Cytokinins: Chemistry, Activity and Function*. Florida, CRC Press, Boca Raton, pp. 57-80.
- Leibfried A, To JPC, Busch W, Stehling S, Kehle A, Demar M, Kieber JJ, Lohmann JU 2005. *WUSCHEL* controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. **Nature**, 438:1172-1175.
- Leyser HMO, Furner IJ. 1992. Characterisation of Three apical meristem mutants of *Arabidopsis thaliana*. **Development**, 116: 397-403.
- Li Y, Hagen G, Guilfoyle TJ. 1992. Altered morphology in transgenic tobacco plants that overproduce

- cytokinins in specific tissues and organs. **Development Biology**, 153(2): 2044-2052.
- Mason MG, Mathews DE, Argyros DA, Maxwell BB, Kieber JJ, Alonso JM, Ecker JR, Schaller G. 2005. Multiple type-B response regulators mediate cytokinin signal transduction in *Arabidopsis*. **The Plant Cell Online**. 17:3007-3018.
- Maxwell BB y Kieber JJ. 2004. Cytokinin signal transduction. En: Plant hormones biosynthesis, signal transduction and action, pp 321-349.
- Meng L, Zhang S, Lemaux PG. 2010. Toward molecular understanding of *in vitro* and in planta shoot organogenesis. **Critical Review in Plant Science**, 29:108-122.
- Mizuno T. 2004. Plant response regulators implicated in signal transduction and circadian rhythm. **Current Opinion in Plant Biology**, 7(5): 499-505.
- Mok DWS y Mok MC. 2001. Cytokinin metabolism and action. **Annual Review of Plant Physiology**, 52: 89-118.
- Mok MC. 1994. Cytokinins and plant development: an overview. En: D.W.S. Mok y M.C. Mok (Eds.). Cytokinins: chemistry, activity, and function. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 155-166.
- Mok MC, Martin RC, Dobrev PI, Vaňková R, Ho PS, Yonekura-Sakakibara K, Sakakibara H, Mok DWS. 2005. Topolins and hydroxylated thidiazuron derivatives are substrates of cytokinin O-glucosyltransferase with position specificity related to receptor recognition. **Plant Physiology**, 137: 1057-1066.
- Mok MC, Mok DWS, Turner JE, Mujer CV. 1987. Biological and biochemical effects of cytokinin-active phenylurea derivatives in tissue culture systems. **HortScience**, 22: 1194-1197.
- Moncaleán P, Rodríguez A, Fernández B. 2001. *In vitro* response of *Actinidia deliciosa* explants to different BA incubation periods. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, 67(3): 257-266.
- Moncaleán P, Cortizo, M, Alonso P, Fernández B, Rodríguez A, Centeno ML, Ordás RJ. 2002a. Cytokinins and morphogenesis in *P. pinea* Cotyledons. En: S. Espinel, Y. Barredo y E. Ritter (Eds.). Sustainable Forestry Wood products & Biotechnology. DFA-AFA Press, Vitoria-Gasteiz, Spain. D.L.: VI-552/03, pp 71-78.
- Moncaleán P, Rodríguez A, Fernández B. 2002b. Plant growth regulators as putative physiological markers of developmental stage in *Prunus persica*. **Plant Growth Regulation**, 36(1): 27-29.
- Moncaleán P, Rodríguez A, Fernández B. 2003. Effect of different benzyladenine time pulse on the endogenous levels of cytokinins, indole-3-acetic acid and abscisic acid in micropropagated explants of *Actinidia deliciosa*. **Plant Physiology and Biochemistry**, 41: 149-155.
- Moncaleán P, Alonso P, Centeno M, Cortizo M, Rodríguez A, Fernández B, Ordás R. 2005. Organogenic responses of *Pinus pinea* cotyledons to hormonal treatments: BA metabolism and cytokinin content. **Tree Physiology**, 25:1-9.
- Nandi SK, Letham DS, Palni LMS, Wong OC, Summons RE. 1989. 6-Benzylaminopurine and its glycosides as naturally occurring cytokinins. **Plant Science**, 61: 189-196.
- Ordás RJ, Fernández B, Rodríguez R. 1992. Benzyladenine-controlled protein synthesis and growth in apple cell suspensions. **Physiologia Plantarum**, 84(2): 229-235.
- Ori N, Juárez MT, Jackson D, Yamaguchi J, Banowitz GM, Hake S. 1999 Leaf senescence is delayed in tobacco plants expressing the maize homeobox gene knotted 1 under the control of senescence-activated promoter. **The Plant Cell**, 11: 1073-1080
- Perilli S, Moubayidin L, Sabatini S. 2010. The molecular basis of cytokinin function. **Current Opinion in Plant Biology**. 13:21-26.
- Punwani JA, Hutchison CE, Schaller GE, Kieber JJ. 2010. The subcellular distribution of the Arabidopsis histidine phosphotransfer proteins is independent of cytokinin signaling. **Plant Journal**, 62:473-482.
- Rashotte AM, Mason MM, Hutchison CE, Ferreria FJ, Schaller GE, Kieber JJ. 2006. A subset of Arabidopsis AP2 transcription factors mediate cytokinin responses in concert with a two-component pathway. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 103: 11081-11085.
- Rashotte AM, Chae HS, Maxwell BB, Kieber JJ. 2005. The interaction of cytokinin with other signals. **Physiologia Plantarum**, 123(2): 184-194.
- Rashotte AM, Goertzen LR. 2010. The CRF domain defines cytokinin response factor proteins in plants. **BMC Plant Biology**, 10: 74.
- Reddy GV. 2008. Live-imaging stem-cell homeostasis in the Arabidopsis shoot apex. **Current Opinion in Plant Biology**, 11:88-93.
- Rupp HM, Frank M, Werner T, Strnad M, Schülling, T. 1999. Increased steady state mRNA levels of the *STM* and *KNAT1* homeobox genes in cytokinin overproducing *Arabidopsis thaliana* indicate a role for cytokinins in the shoot apical meristem. **Plant Journal**, 18(5): 557-563.

- Sablowski R. 2009. Cytokinin and WUSCHEL tie the knot around plant stem cells. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 106:16016-16017.
- Schoof H, Zaccaria P, Gundlach H, Lemcke K, Rudd S, Kolesov G, Arnold R, Mewes HW, Mayer, K.F. 2002. MIPS *Arabidopsis thaliana* Database (MAtdB): an integrated biological knowledge resource based on the first complete plant genome. **Nucleic Acids Research**, 30: 91-93.
- Strnad M. 1997. The aromatic cytokinins. **Physiologia Plantarum**, 101: 674-688.
- Strnad M, Peters W, Beck E, Kamínek M. 1992. Immunodetection and identification of N6-(o-hydroxybenzylamino)purine as a naturally occurring cytokinin in *Populus canadensis* Moench cv. 'Robusta' leaves. **Plant Physiology**, 99: 74-80.
- Riou-Khamlichi C, Huntley R, Jacquard A, Murray JA. 1999. Cytokinin activation of *Arabidopsis* cell division through a D-type cyclin. **Science**, 283(5407):1541-4.
- Sablowski R. 2011. Plant stem cells: from signaling to execution. **Current Opinion in Plant Biology**, 14: 4-9.
- Segura, J. 2008. Citoquininas. En: Azcón-Bieto y J., Talón, M. (Eds.). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill-Interamericana de España, Barcelona, pp. 421-444.
- Schumülling T y Rupp HM. 1999. Recent advances in cytokinin research. Receptors candidates, primary response genes, mutants and transgenic plants. *Advances in regulation of plant growth and development*, pp. 85-96.
- Schumülling T, Schafer S, Romanov GA. 1997. Cytokinin as regulators of gene expression. **Physiologia Plantarum**, 100: 505-519.
- Shani E, Yanai O, Ori N. 2006. The role of hormones in shoot apical meristem function. **Current Opinion in Plant Biology**, 9:484-489.
- Shaw G. 1994. Chemistry of adenine cytokinins. En: D.W.S. Mok y M.C. Mok (Eds.) *Cytokinins-Chemistry, Activity, and Function*, CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 255-268.
- Skoog F. 1955. Growth factors, polarity and morphogenesis. **Annals of Biology**, 31: 1-11.
- Skoog F y Miller C. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue cultured *in vitro*. **Symposia of the Society for Experimental Biology**, 54 (11): 118-131.
- Skyler A, Hong F, Chory J, Weigel D, Wu X. 2010. *STIMPY* mediates cytokinin signaling during shoot meristem establishment in *Arabidopsis* seedlings. **Development**, 137, 541-549.
- Smith LG, Greene BA, Veit B, Hake SC. 1992. A dominant mutation in the maize homeobox gene, *Knotted-1*, causes its ectopic expression in leaf cells with altered fates. **Development**, 116, 21-30.
- Spichal L, Rakova NY, Riefler M, Mizuno T, Romanov GA, Strnad M, Schmulling T. 2004. Two cytokinin receptors of *Arabidopsis thaliana*, CRE1/AHK4 and AHK3, differ in their ligand specificity in a bacterial assay. **Plant Cell Physiology**, 45: 1299-1305.
- Stahl I y Rüdiger S. 2009. Plant primary meristems: shared functions and regulatory mechanisms. **Current Opinion in Plant Biology**, 13:1-6.
- Taiz L y Zeiger E. 2010. Cytokinins: regulators of division. En: Licoln Taiz y Eduardo Zeiger (Eds) *Plant Physiology*, 5ª ed, Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachussets, pp. 621-648.
- Takada S, Hibara K, Ishida T, Tasaka M. 2001. The *CUP-SAPED COTYLEDON1* gene of *Arabidopsis* regulates shoot apical meristem formation. **Development** 128: 1127-1135.
- To J, Haberer G, Ferreira F, Deruere J, Mason M, Schaller G, Alonso J, Ecker J, Kieber J. 2004. Type-A *Arabidopsis* response regulators are partially redundant negative regulators of cytokinin signalling. **The Plant Cell**. 16 (3): 658-671.
- To JPC y Kieber JJ. 2008. Cytokinin signaling: two-components and more. **Trends in Plant Science**, 13:85-92.
- Traas J y Monéger F. 2010. Systems Biology of Organ Initiation at the Shoot Apex. **Plant Physiology**, 152
- Ueguchi C, Koizumi N, Suzuki T, Mizuno T. 2001. Novel family of sensor histidine kinase genes in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Physiology**, 42: 231-235.
- Valdés AE, Fernández B, Centeno ML. 2003. Alterations in endogenous levels of cytokinins following grafting of *Pinus radiata* support ratio of cytokinins as an index of ageing and vigour. **Journal of Plant Physiology**, 160(11): 1407-1410.
- Valdés AE, Fernández B, Centeno ML. 2004. Hormonal changes throughout maturation and ageing in *Pinus pinea*. **Plant Physiology and Biochemistry**, 42(4): 335-340.
- Valdés A, Ordás R, Fernández B. Centeno M. 2001. Relationships between hormonal contents and the organogenic response in *Pinus pinea* cotyledons. **Plant Physiology and Biochemistry**, 39: 377-384.
- Valvekens D. van Montagu M. y Lijsebetbebs M. 1998. *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation of *Arabidopsis thaliana* root explants by using kanamycin selection. **Proceedings of the National**

- Academy of Sciences of the United States of America**. 85: 5536-5540.
- Vanková R. 1999. Cytokinin glycoconjugates: distribution, metabolism and function. En: P. Pec M. Strnad, E. Beck (Eds.) *Advances in regulation of plant growth and development*, Peres Company, Prague, pp. 67-78.
- Veit B. 2009. Hormone mediated regulation of the shoot apical meristem. **Plant Molecular Biology**, 69:397-408.
- Vernoux T, Besnard F, Traas J. 2010. Auxin at the shoot apical meristem. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2.
- Vogel JP, Schuerman P, Woeste K, Brandstatter I, Kieber JJ. 1998. Isolation and characterization of *Arabidopsis* mutants defective in the induction of ethylene biosynthesis by cytokinin. **Genetics**, 149: 417-427.
- Vollbrecht E, Veit B, Sinha N, Hake, S. 1991. The developmental gene Knotted is a member of a maize homeobox gene family. **Nature**, 350, 241-243.
- Wagner A, Donaldson L, Kim H, Phillips L, Flint H, Steward D, Torr K, Koch G, Schmitt U, Ralph J. 2009. Suppression of 4-coumarate-CoA ligase in the coniferous gymnosperm *Pinus radiata*. **Plant Physiology**, 149:370-383.
- Walden R, Reiss B, Koncz C, Schell J. 1997. The impact of Ti-plasmid-derived gene vectors on the study of the mechanism of action of phytohormones. **Annual Review of Phytopathology**, 35: 45-66.
- Werner T, Motyka V, Laucou V, Smets R, Van Onckelen H, Schömlling T. 2003. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. **The Plant Cell**, 15: 2532-2550.
- Werner T, Motyka V, Strnad M, Schömlling T. 2001. Regulation of plant growth by cytokinin. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 98: 10487-10492.
- Werner T y Schömlling T. 2009. Cytokinin action in plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, 12: 527-538.
- Williams L y Fletcher JC. 2005. Stem cell regulation in the *Arabidopsis* shoot apical meristem. **Current Opinion in Plant Biology**, 8: 582-586.
- Williams L. Grigg SP, Xie M, Christensen S, Fletcher JC. 2005. Regulation of *Arabidopsis* shoot apical meristem and lateral organ formation by microRNA miR166g and its AtHD-ZIP target genes. **Development**, 132: 3657-3668.
- Wu X, Dabi T, Weigel D. 2005. Requirement of homeobox gene *STIMPY/WOX9* for *Arabidopsis* meristem growth and maintenance. **Current Biology**, 15: 436-440.
- Yamada H, Suzuki T, Terada K, Takei K, Ishikawa K, Miwa K, Yamashino T, Mizuno T. 2001. The *Arabidopsis* AHK4 histidine kinase is a cytokinin-binding receptor that transduces cytokinin signals across the membrane. **Plant Cell Physiology**, 42: 1017-1023.
- Yanai O, Shani E, Dolezal K, Tarkowski P, Sablowski R, Sandberg G, Samach A, Ori N (2005) *Arabidopsis* KNOXI proteins activate cytokinin biosynthesis. **Current Biology**, 15: 1566-1571.
- Zhang S y Lemaux PG. 2004. Molecular analysis of *in vitro* shoot organogenesis. **Critical Reviews in Plant Sciences**, 23(4): 325-335.
- Zazimalová E, Kamínek M, Brezinová A, Motyka V. 1999. Control of cytokinin biosynthesis and metabolism. En: P.J.J. Hooykaas, M.A. Hall y K.R. Libbenga (Eds.). *Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones*. Elsevier, Amsterdam, pp. 141-160.

Novedades Científicas

Dos moléculas responsables en el transporte de hierro en las plantas

Investigadores del CSIC y de la Universidad de Saarbrücken (Alemania) han desvelado el papel de

dos moléculas en el transporte de hierro en las plantas, según un artículo publicado en la revista *The Plant Cell*. Se trata de la nicotianamina y el citrato, que participan en la distribución del metálico micronutriente a través de la estructura vegetal. Los científicos han comprobado que una versión

mutante de la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, incapaz de producir nicotianamina, exhibe concentraciones bajas de hierro en sus órganos sumidero –hojas jóvenes y flores–, que aparecen amarillentas y estériles. Por el contrario, los órganos fuente de la planta, como son las hojas desarrolladas, contienen cantidades adecuadas de este elemento.

El estudio muestra que, aunque la absorción del hierro por parte de la planta tenga lugar de forma efectiva, la ausencia de nicotianamina impide el correcto transporte del micronutriente desde los tejidos del floema hacia las estructuras deficitarias de la planta, como hojas jóvenes y flores. Por su parte, el citrato tendría un papel fundamental en el transporte de hierro hacia las hojas desarrolladas para compensar parte de la ausencia de nicotianamina.

Hacia la mejora nutricional

A pesar de que el hierro es uno de los elementos más abundantes de la corteza terrestre, las formas químicas en las que las plantas pueden absorberlo limitan su disponibilidad. Este elemento es un compuesto fundamental no sólo para la nutrición vegetal, sino también para la humana. “Se considera que un 30% de la población mundial está afectada por la deficiencia de hierro, y mejorar el contenido de este metal en los alimentos es crucial para resolver el problema”, explica Javier Abadía, investigador de la Estación Experimental Aula Dei del CSIC. Gran parte de esta parte de la población no tiene acceso a las proteínas de origen animal, por lo que sus aportes de hierro dependen exclusivamente de los alimentos vegetales. La investigación ayuda a entender los mecanismos de asimilación de nutrientes en las plantas, lo que podría contribuir a aumentar de manera selectiva los contenidos de los mismos para la alimentación humana. En concreto, las deficiencias en algunos metales como hierro y zinc en humanos se podrían corregir con una adecuada acumulación de éstos en las plantas de las que nos alimentamos.

Referencia bibliográfica

Mara Schuler, Rubén Rellán-Álvarez, Claudia Fink-Straube, Javier Abadía, and Petra Bauer. “Nicotianamine Functions in the Phloem-Based Transport of Iron to Sink Organs, in Pollen Development and Pollen Tube Growth in *Arabidopsis*” 24(6): 2380-400. The Plant Cell, junio de 2012. Doi: 10.1105/tpc.112.099077.

Fuente: CSIC

Científicos chinos completan el genoma del algodón diploide

Fuente: *Ibercib*. 18 de septiembre de 2012

Un equipo internacional de investigación encabezado por científicos de la Academia China de Ciencias Agrarias (CAAS) y del Instituto de Genómica de Beijing (BGI) ha finalizado la secuenciación y el análisis del genoma de un algodón diploide *Gossypium raimondii*, que supone un importante recurso para el estudio y el mejoramiento genético de la calidad del algodón y para comprender las características genéticas y el mecanismo evolutivo de este cultivo. Los investigadores utilizaron tecnología de secuenciación de nueva generación y obtuvieron un proyecto de genoma con una cobertura de 103.6x. Más del 73 % de las secuencias se anclaron en 13 cromosomas de *G. raimondii*. Los investigadores identificaron 2.355 bloques sinténicos en el genoma de *G. raimondii* y observaron que alrededor del 40 % de los genes parálogos estaban presentes en más de 1 bloque, lo que indica que se ha producido una notable reorganización de los cromosomas durante su evolución. Zhiwen Wang, director del proyecto en BGI, señaló que «el genoma completado de *G. raimondii* ofrece una buena referencia para acelerar la investigación genómica de especies de algodón tetraploide como *G. hirsutum* y *G. barbadense*. También será una buena base para que los investigadores aumenten todavía más la calidad y la productividad del algodón explorando a fondo los mecanismos genéticos que explican la iniciación de la fibra del algodón, la biosíntesis del gosispol y la resistencia contra patógenos y herbívoros». El estudio se ha publicado en la revista *Nature Genetics*.

Noticia original:
<http://www.nature.com/ng/journal/vaop/ncurrent/full/ng.2371.html>

El óxido nítrico promueve la diferenciación de las células madre vegetales

Escrito por AgenciaDicyt

20 septiembre de 2012

El Ciale de la Universidad de Salamanca comienza a estudiar los mecanismos moleculares que regulan las células madre vegetales

El Centro Hispanoluso de Investigaciones Agrarias (Ciale) de la Universidad de Salamanca está iniciando una nueva línea de investigación que se propone averiguar si el óxido nítrico (NO) tiene alguna función en relación con las células madre vegetales. Luis Sanz, científico del grupo de Fisiología y Señalización Hormonal en Plantas del

Ciale, ha ofrecido hoy un seminario en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca (IRNASA, centro del CSIC) sobre esta novedosa cuestión.



Luis Sanz, en el laboratorio / FOTO: DICYT

Al igual que los animales, los organismos vegetales también tienen células madre, que no están diferenciadas y que originan distintos tipos de células en cualquier momento de la vida de la planta. Es decir, las células madre vegetales tienen la misma función que las células madre animales, aunque las segundas están mucho más estudiadas. "En los animales, el óxido nítrico promueve la diferenciación hacia células especializadas", explica Luis Sanz en declaraciones a DiCYT (www.dicyt.com) previas a su conferencia, "y nuestros primeros resultados indican que el mecanismo se ha conservado en plantas, así que podrían tener una función similar".

Hasta el momento, ningún trabajo científico ha abordado la influencia del NO en las células madre vegetales, de acuerdo con la información consultada por el grupo de investigación al que pertenece Luis Sanz. "Hemos publicado trabajos sobre el óxido nítrico en relación al crecimiento de las plantas y hemos visto que se acumula sobre todo en la punta de la raíz y del tallo", comenta el investigador. Esta pista puede indicar que, efectivamente, esta molécula gaseosa promueve la diferenciación de las células madre vegetales, algo que tendrá que ser probado mediante experimentación con herramientas genéticas. Al igual que en otras investigaciones en este campo, los científicos del Ciale desarrollarán plantas con distintas concentraciones de NO para comprobar su papel.

Si se confirma que el óxido nítrico es determinante en la diferenciación de las células madre vegetales, se abre un gran campo de estudio para los investigadores. La razón es que los mecanismos moleculares que regulan las células madre animales y están bien estudiados no existen en las vegetales, así que "tendríamos que averiguar cuáles son los mecanismos que regulan la actividad de estas células iniciadoras en las plantas", indica el

científico. Por el momento, el trabajo se lleva a cabo en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, pero los resultados serían extrapolables a cualquier otro vegetal.

El grupo de Fisiología y Señalización Hormonal en Plantas del Ciale tiene una amplia experiencia en el estudio del óxido nítrico en plantas, una molécula que también está presente en organismos animales y a la que se le atribuyen funciones muy importantes. Los científicos tienen evidencias de que afecta a genes y proteínas que componen las rutas de señalización hormonal, de manera que es determinante para el crecimiento y el desarrollo de las plantas. El hecho de que también sea determinante en la diferenciación de las células madre vegetales hace que el estudio del NO adquiera aún mayor interés.

Los granos de polen tienen memoria para controlar su ADN móvil

MADRID, 20 Sep. (EUROPA PRESS)

Los científicos del Instituto Gulbenkian de Ciência (IGC), en Portugal, y el Cold Spring Harbor Laboratory (CSHL), en Estados Unidos, han descrito un nuevo mecanismo por el que las secuencias de ADN móvil son silenciadas en el grano de polen y las semillas, evitando así daños a las plantas nuevas, tal y como recoge un informe publicado en 'Cell'.

En cualquier organismo vivo, todas las células tienen el mismo ADN, pero la identidad de cada célula se define por la combinación de los genes que son activados o desactivados en un momento dado. En los animales, esta memoria celular se borra entre generaciones, de modo que el nuevo huevo no tiene memoria y, como tal, tiene el potencial de convertirse en cualquier tipo de célula.

En las plantas con flores, por el contrario, la memoria celular pasa de generación en generación, con consecuencias potencialmente perjudiciales para el desarrollo de nuevas plantas.

Uno de los mecanismos principales que contribuyen a la memoria celular es la adición de un grupo químico - el grupo metilo - a las secuencias de ADN (un proceso llamado metilación). Estos cambios en la expresión génica que son heredables, pero no se escriben directamente en la secuencia de ADN, reciben el nombre de epigenética.

Los granos de polen contienen dos espermatozoides (células sexuales) y un núcleo vegetativo acompañante cuyo ADN no se transmite a la siguiente generación. Gracias a la técnica desarrollada por el equipo del IGC, los investigadores fueron capaces de separar las dos células y el núcleo vegetativo del grano de polen y observar su estado de metilación por separado.

Utilizando el modelo de la planta *Arabidopsis thaliana*, Jörg Becker, José Feijó y su equipo del

CIG; y Robert Martienssen y sus colaboradores del CSHL, analizaron el genoma de los granos de polen y sus células precursoras, las microsporas, señalado las secuencias de ADN que estaban metiladas.

Los elementos transponibles son muy comunes en todos los genomas conocidos. En el genoma humano, por ejemplo, representan el 45% del genoma total. Estos elementos están involucrados en la evolución de los genomas, ya que cuando se integran de nuevo en el genoma pueden afectar a la función y la organización de otros genes.

Sin embargo, los elementos de transposición son mutágenos y, por lo tanto, su activación debe permanecer bajo control estricto, ya que puede ser perjudicial para la célula y el organismo. Si tales mutaciones perjudiciales se producen en las células sexuales, se transmiten a la progenie y se propagan en la población.

Según explica Jörg Becker, "hemos revelado un mecanismo en las células sexuales que puede prevenir la activación de elementos potencialmente perjudiciales mientras que, al mismo tiempo, permite la formación de una célula con plena capacidad para convertirse en cualquier tipo de célula, lo que dará lugar a una nueva generación", ha señalado.

El mecanismo recién descrito también puede convertirse en un fuerte argumento para explicar por qué la reproducción sexual evolucionó y llegó a ser tan frecuente en la mayoría de los organismos superiores.

Un estudio revela que las plantas tienen un mecanismo para pedir ayuda cuando detectan el ataque de los insectos

Fuente: Ibercib. 03 de octubre de 2012

Científicos de la Universidad de Wageningen y del Instituto Ecológico Neerlandés (NIOO-KNAW) han llevado a cabo un estudio sobre el mecanismo que utilizan las plantas para pedir ayuda cuando una plaga de insectos deposita sus huevos en ellas, que es la fase inicial del ataque de los herbívoros. El equipo ha investigado cómo reaccionan las hembras preñadas de mariposa blanca —una plaga común de la col— y las avispas parásitas que son sus enemigas naturales cuando aquellas depositan sus huevos sobre las hojas de la planta. El estudio revela que la puesta de los huevos desencadena determinados cambios químicos y estructurales en la planta que atraen a distintas avispas parásitas, que se alimentan de los huevos u orugas de mariposa, mientras que repelen a las mariposas ponedoras.

Noticia original:
<http://www.plosone.org/article/info%3adoi%2f10.1371%2fjournal.pone.0043607>

Los insectos fitófagos afectan a la evolución de las plantas

Fuente: Ibercib. 22 de octubre de 2012.

Un estudio realizado por científicos de Rothamsted Research en Inglaterra, en colaboración con las universidades de Zúrich, Copenhague, California-Davis y Cornell, han descubierto que las plantas evolucionan de forma natural para protegerse contra el ataque de los insectos. Sin embargo, esta evolución les cuesta una pérdida de capacidad para competir por los nutrientes con otras plantas. Los investigadores estudiaron en particular las poblaciones naturales de la planta *Arabidopsis thaliana* en Europa. Compararon la variación geográfica de los perfiles de glucosinatos (un grupo de compuestos químicos que las plantas pueden utilizar para protegerse) con la abundancia de dos ácidos especializados utilizando datos de campo recogidos a lo largo de 39 años en el Estudio de Insectos de Rothamsted Research. Observaron que los insectos fitófagos podían forzar una evolución rápida de las plantas por selección natural, al favorecerse los genes resistentes al ataque de los insectos. Pero en zonas donde la probabilidad de que las plantas sufran daños a causa de los insectos fitófagos es menor, no parece que se favorezcan dichos genes. Estos autores creen que este descubrimiento «pone de relieve la potencia de los enemigos naturales como fuerzas selectivas».

Noticia original:
<http://www.rothamsted.ac.uk/pressreleases.php?prid=196>

La herencia epigenética está más extendida en las plantas que en los animales

Fuente: Ibercib. 22 de octubre de 2012.

Científicos del Laboratorio de Cold Spring Harbor en Nueva York han completado un estudio que ha descubierto el mecanismo por el que las plantas heredan las modificaciones epigenéticas. Según dicho estudio, la reprogramación del genoma de las plantas mediante mecanismos epigenéticos está guiada por ARN pequeño y pasa a la siguiente generación. Dicho estudio implica además que la herencia epigenética —la herencia por la descendencia de unas «etiquetas» químicas presentes en el ADN progenitor que modifican la expresión de los genes— está mucho más extendida en las plantas que en los animales. Para seguir estudiando estas modificaciones del ADN de los granos de polen de las plantas, los científicos decidieron analizar un conjunto específico de marcas químicas denominado grupos de metilo. Al separar los granos de polen en diferentes fases de desarrollo, observaron distintas pautas de fijación de los grupos de metilo al ADN. También observaron la

correspondiente acumulación de ARN pequeño, incluyendo dos clases del denominado ARN corto de interferencia (siRNAs) —diminutas moléculas de ARN de 21 o 24 nucleótidos de longitud— que intervienen en el silenciamiento de la expresión de los genes. Estos pequeños siRNAs actúan como guías hasta el punto donde se produce la metilación, silenciando la expresión del gen.

Noticia original: <http://www.cshl.edu/Article-Martienssen/scientists-uncover-mechanism-by-which-plants-inherit-epigenetic-modifications>

Desarrollan tomates transgénicos que prevendrían enfermedades cardiovasculares

Fuente: ArgenBIO. 08-11-2012.

Describen por la primera vez la generación de plantas de tomates biotecnológicos capaces de producir en el fruto un péptido que funciona como el colesterol “bueno”.

Según el estudio presentado en las Sesiones Científicas de la Asociación Americana del Corazón, los ratones que comieron estos tomates transgénicos desarrollaron menos inflamación y aterosclerosis (trastorno que ocurre cuando se acumulan grasa, colesterol y otras sustancias en las paredes de las arterias y forman estructuras duras, denominadas placas ateroscleróticas).

Alan M. Fogelman, junto con su equipo de la Facultad de Medicina David Geffen (Universidad de California, Los Angeles), encontraron una manera novedosa y práctica para fabricar un péptido (pequeña cadena de aminoácidos) que actúa como la proteína principal del colesterol bueno, pero que es mucho más eficiente y puede administrarse a través de la ingesta de un fruto.

Los investigadores modificaron genéticamente a las plantas de tomate para que fabricaran en el fruto el péptido 6F, que imita a la acción de la proteína ApoA-1, la principal en el complejo HDL (lipoproteína de alta densidad, conocida como colesterol “bueno”). Alimentaron con estos tomates a ratones que no tenían la capacidad de remover de la sangre a la lipoproteína LDL (lipoproteína de baja densidad, conocida como colesterol “maló”) y que por lo tanto desarrollaban fácilmente aterosclerosis e inflamación al consumir una dieta alta en grasas.

Luego del experimento, observaron que los ratones presentaban menos inflamación, mayores niveles de la enzima paraoxonasa (asociada con el colesterol bueno y con menor riesgo cardíaco), mayores niveles de colesterol bueno y menos placas ateroscleróticas.

Estas plantas de tomates se encuentran en etapa de desarrollo y no están disponibles comercialmente.

Científicos Chinos obtienen la secuencia genética del genoma de la sandía

Fuente: ChileBio. 28 Nov. 2012.

Un grupo internacional de investigadores liderados por la Academia de Agricultura y Ciencias Forestales de Beijing (China), acaba de dar a conocer que se ha completado la secuencia genética de la sandía (*Citrullus lanatus*), planta originaria de África perteneciente a la familia de las Cucurbitaceae, familia a la que también pertenece el pepino, el melón, etc. Aunque su cultivo se ha extendido por todo el mundo, en el continente asiático las sandías tienen una gran presencia y son muy valoradas. El genoma de la sandía abre nuevas vías de investigación que permitirán incrementar la rentabilidad, mejorar la resistencia a las plagas y enfermedades, es una herramienta genética que además permitirá ahondar un poco más en su historia evolutiva.

Hablando de su historia, parece ser que el mapa genético de la sandía ha desvelado que la domesticación ha provocado que parte de los genes de resistencia que protegen a las sandías, se hayan perdido. Teniendo en cuenta que las cosechas de sandías sufren pérdidas significativas a causa de las enfermedades, este descubrimiento podría contribuir a recuperar esos genes perdidos. Los investigadores han destacado que las sandías silvestres cuentan con mayor diversidad genética y además los genes de resistencia están activos, toda una oportunidad para mejorar la genética de las sandías de producción.

Los expertos también han identificado varios genes asociados a los rasgos de calidad, tamaño, sabor, contenido en azúcares o metabolismo de la citrulina, compuesto biológico que el metabolismo transforma en arginina, un aminoácido involucrado en diferentes actividades de las glándulas endocrinas, y capaz de producir efectos beneficiosos en el sistema circulatorio e inmunitario. Según los investigadores responsables del proyecto, el genoma de la sandía se podrá utilizar para desarrollar nuevos estudios sobre la evolución de los cultivos de cucurbitáceas, dado que se han señalado diferentes genes comunes en la familia, también se podrán llevar a cabo otros estudios más básicos como la comprensión de la metabolización del azúcar.

Con el mapa genético de la sandía se podrán producir sandías sin alérgenos, recordemos que una investigación llevada a cabo por la Fundación Jiménez Díaz logró identificar tres proteínas que provocaban síntomas de alergia leve, pero con un consumo continuado podría derivar en otras complicaciones. Volviendo a la investigación, la genómica de integración y el análisis transcriptómico, han permitido adquirir conocimientos de importancia sobre diferentes

aspectos del floema, el tejido encargado de transportar los nutrientes al fruto en las cucurbitáceas como por ejemplo los pepinos. En este caso, los expertos apuntan que las sandías contienen 118 factores de transcripción (proteínas que participan en la regulación de la transcripción del ADN), en cambio los pepinos sólo tienen 46 factores, en ambos se identificaron 32 comunes.

Poco a poco se van desvelando los diferentes mapas genéticos de los alimentos más importantes y de mayor consumo en el mundo, el genoma del tomate, el genoma del cacao, el genoma del pepino, genoma de la patata o el genoma de la uva entre muchos otros. El mapa genético es actualmente una herramienta indispensable para poder hacer frente al cambio climático, la invasión de nuevas enfermedades y plagas, mejorar la productividad desarrollando plantas más eficientes capaces de producir frutos mayores y de mejor calidad, etc. Puedes conocer más detalles de la investigación a través del artículo publicado en la revista científica Nature Genetics en el siguiente enlace <http://www.nature.com/ng/journal/vaop/ncurrent/full/ng.2470.html>

EFSA rechaza oficialmente el estudio de Séralini sobre riesgos del consumo de maíz MG

Fuente: Fundación Antama. 29 Nov, 2012

La Autoridad Europea de Seguridad Alimentaria (EFSA) ha emitido su opinión científica final sobre la publicación de Séralini y otros en la que se advertían riesgos de salud asociados al consumo de maíz modificado genéticamente. En ésta se rechaza científicamente dicho estudio por contener un diseño y un análisis incorrecto que no valida sus conclusiones.

El estudio de Séralini y otros fue publicado el pasado 19 de septiembre en la revista Food and Chemical and en él se apuntaban riesgos de salud por el consumo de maíz transgénico. El informe fue fuertemente criticado por la comunidad científica desde que vio la luz al contener inexactitudes científicas que mostraban evidencias de búsqueda de resultados predefinidos. El estudio analizaba los efectos del consumo de un maíz modificado genéticamente cuya seguridad ya ha sido evaluada y confirmada en repetidas ocasiones EFSA.

Poco después de que el estudio saliera a la luz, la EFSA hizo una primera revisión del informe semanas después de su lanzamiento en el que concluyó que “ni el diseño, ni la presentación, ni el análisis de los datos del informe son suficientes” por lo que “no se pueden considerar ciertas científicamente las conclusiones”. Ahora, más de dos meses después de su publicación la EFSA emite su dictamen definitivo en el que rechaza dicho informe.

EFSA publicó en junio de 2009 su último informe sobre la seguridad del maíz estudiado por Séralini concluyendo que “es tan seguro en efectos sobre la salud humana y animal y el medio ambiente como el maíz convencional”. EFSA ha repetido estos estudios hasta tres veces (la última en septiembre de 2011) sin encontrar riesgo alguno para la salud humana, animal, o para el medio ambiente.

El rechazo científico de la EFSA se suma al del Instituto Federal Alemán para la Evaluación de Riesgos, El Instituto belga de Investigación de Ciencias de la Vida, seis Academias científicas francesas (Agricultura, Medicina, Farmacia, Ciencia, Tecnología y Veterinaria), y más de 700 científicos y académicos de todo el mundo que han firmado una petición para que Séralini de a conocer los datos en los que se sustenta este inconsistente estudio.

Descubierta una proteína que controla la maduración en frutas y hortalizas

Fuente: FreshPlaza. 28/11/2012

Científicos de la Universidad de Leicester, en Reino Unido, han descubierto una proteína que madura antes las frutas y que podría aumentar su valor y sus ventas de forma espectacular. El descubrimiento permitiría a los agricultores acelerar o retrasar la maduración de cultivos enteros para evitar que fueran víctimas de condiciones meteorológicas impropias de la correspondiente estación.

Los investigadores han solicitado una patente y tienen previsto testar su descubrimiento en tomates, pimientos morrones y cítricos.

Por primera vez, han demostrado que un sistema regulador que controla el modo en que las proteínas se deterioran en las células vegetales también afecta a los cloroplastos, estructuras que controlan la fotosíntesis.

Usando Arabidopsis, han demostrado que alterar un gen en particular podría cambiar la velocidad con la que los cloroplastos se transforman en otras estructuras en las células vegetales, incluidas aquellas que participan en la maduración de la fruta. Probar el mecanismo en plantas de cultivo demostrará si algún día podría usarse con fines comerciales para garantizar que la fruta se madure siempre en el momento adecuado, según han asegurado los investigadores.

“Ya estamos trasladando el trabajo a los tomates. Yo creo que en un año sabremos si en un principio esto funcionaría o no”, ha dicho el jefe de proyecto, Paul Jarvis.

Debido a que el mismo sistema regulador controla otros varios aspectos del desarrollo vegetal, como la rapidez con la que envejecen las hojas, podría usarse también para otros propósitos como mantener los cultivos vivos durante más tiempo, ha explicado el científico.

Avance en la secuenciación del genoma del trigo

Fuente: Agrodigital. 29/11/2012

Un equipo internacional de investigación, en el que han participado investigadores del Servicio de Investigación Agraria de EEUU (ARS) ha avanzado en la secuenciación del genoma del trigo utilizando el método shotgun sequencing. Se espera que los resultados, publicados en Nature, permitan aumentar los rendimientos de este cereal y acelerar la obtención de nuevas variedades.

El trigo es el cultivo que ocupa más superficie y el cultivo básico más importante del mundo. Su mejora tiene grandes importantes consecuencias para la seguridad alimentaria global. Este avance en la secuenciación de su genoma ayudará a mejorar los programas de selección y adaptación en Asia y África subsahariana para variedades de trigo tolerantes a sequía y resistentes a malezas, insectos plaga y otras enfermedades.

El estudio representa el examen más detallado hasta el momento del genoma del trigo, el cual es cinco veces más grande que el humano, lo que hace difícil el estudio de esta planta. La técnica de secuenciación utilizada escinde el genoma en segmentos menores y más fáciles de analizar, ensamblándolos de nuevo posteriormente.

Investigadores ven en la genética el futuro contra las enfermedades de los cítricos

Fuente: Agroinformación.com

Conseguir plantas "más resistentes", gracias a la biología genética y la transgenia es la solución que ven los investigadores a largo plazo para combatir enfermedades que afectan a los cítricos como el "huanglongbing", la más grave del mundo. Así lo ha manifestado el director científico de la fundación brasileña Fundecitrus, Juliano Ayres, durante el XII Congreso Internacional de Cítricos que ha reunido en Valencia a más de dos mil expertos, técnicos y científicos del sector cítrico de 56 países.

En declaraciones a los medios Ayres ha recordado que Estados Unidos y Brasil, dos de los principales países productores de cítricos del mundo, sufren la enfermedad del "huanglongbing" -de la rama amarilla-, una bacteria que se transmite por los insectos y que se está extendiendo con rapidez.

A corto plazo, esta plaga se combate protegiendo con invernaderos los plantones sanos y controlando los insectos transmisores y la planta sintomática pero "en el futuro, el único camino que hay será la biología genética y la transgenia pero esto puede tardar diez años", ha apuntado Ayres.

"A España todavía no ha llegado la enfermedad pero el vector está en la isla de Madeira y amenaza por entrar por África. Hay riesgo y por eso hay que estar atento para tener el conocimiento y buscar una

planta más resistente, que va a ser el futuro", ha agregado.

El responsable científico de Fundecitrus ha explicado que su fundación mantiene una estrecha colaboración con el Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias (IVIA), "el mayor referente mundial en investigación" y ha incidido en que la lucha contra las enfermedades es "uno de los desafíos importantes" del sector.

El profesor del IVIA Luis Navarro, presidente de la Sociedad Internacional de Cítricos y de la organización del XII Congreso, ha apuntado que el futuro de la citricultura es "la investigación, el desarrollo y la innovación".

"Sin ellos difícilmente se podrán conseguir mayores rentabilidades para los agricultores y mejores productos para los consumidores", ha agregado Navarro, para quien la inversión en I+D+i "es un valor añadido y una apuesta para aumentar la competitividad y salir de la crisis".

Pero esa inversión, ha agregado, no sólo debe venir de los gobiernos, sino también del sector privado: "cuanto más desarrollado está un país menos invierten los gobiernos y más las empresas privadas".

El congreso permitirá conocer los últimos estudios en la lucha contra las enfermedades y "aprovechar ese conocimiento" si llegaran a España que, según Navarro, "tiene una citricultura sana gracias a una gran labor de investigación en prevención".

El futuro, según Navarro, es la obtención de nuevas variedades que den "mayor rendimiento a los agricultores y fruta más sana y apetecible a los consumidores", lo que da "valor añadido para que la citricultura española pueda competir con otras con menores costes de producción".

Durante el congreso, la firma Bayer ha presentado sus últimas innovaciones en el sector agrícola como el nuevo modelo de trampa para el control de la mosca "sin necesidad de aplicar productos encima de los cítricos", según ha explicado el responsable de cítricos de la empresa para España y Portugal, Javier Fullana.

Además, ha presentado "movento", un producto que, según Fullana, va a "ser una revolución" porque va a controlar la plaga del piojo rojo de California, una de las que afecta a los cítricos en España.

Se trata de un producto sistémico, que actúa por ingestión, de bajo impacto ambiental, alta persistencia contra la plaga y da más rentabilidad para el agricultor porque sólo tiene que hacer una aplicación al año para el control de la primera generación.

Trigo transgénico libre de gluten

Fuente: isaaa.org. 6 de Diciembre de 2012

Este avance científico podría ser muy útil para que los celíacos puedan consumir trigo.

Un equipo internacional de investigadores ha desarrollado un trigo genéticamente modificado (GM) o transgénico que no produce gluten.

Los investigadores centraron su trabajo DEMETER (DME), la enzima que activa el grupo de genes responsables de la producción de gluten en el trigo. El uso de técnicas de ingeniería genética permitieron suprimir la DME en un 85.6%, que después se tradujo en una reducción de 76.4% de gluten en las semillas de trigo.

El equipo, conformado por investigadores de China, Alemania y Estados Unidos, considera que la harina hecha a partir de las semillas de este trigo GM es adecuada para la fabricación de pan.

El siguiente paso en la investigación es determinar si



estos granos pueden ser utilizados en los alimentos para las personas que sufren de la enfermedad celíaca (no toleran el gluten).

Política Científica

Avance de la Estrategia Española de Ciencia y Tecnología y de Innovación 2013-2020

Fuente: FECYT

El Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO) ha publicado el Avance de la Estrategia Española de Ciencia y Tecnología y de Innovación que estará vigente durante el período 2013-2020 y que sustituirá a la Estrategia Nacional de Ciencia y Tecnología y a la Estrategia Española de Innovación.

Con la elaboración de este documento, la Secretaría de Estado de Investigación, Desarrollo e Innovación del Ministerio de Economía y Competitividad en colaboración con el Consejo de Política Científica, Tecnológica y de Innovación, desarrolla el contenido de los artículos 6 y 7 de la Ley 14/2011, de 1 de junio, de la Ciencia, la Tecnología y la Innovación. La elaboración de los contenidos ha contado con la participación activa de tres grupos de trabajo formados por: (a) destacados representantes del mundo académico, científico y empresarial; (b) representantes de las Comunidades Autónomas y (c) representantes de los órganos de la Administración General del Estado y de sus organismos involucrados en el impulso de las actividades de I+D+i.

El Avance de la Estrategia Española de Ciencia y Tecnología y de Innovación es un documento abierto a la participación de todos los usuarios del Sistema Español de Ciencia, Tecnología e Innovación y de la sociedad española en su conjunto. La Estrategia Española de Ciencia y Tecnología y de Innovación que se someta finalmente a su aprobación, según el

procedimiento establecido en la Ley de la Ciencia, la Tecnología y la Innovación, será el resultado de un amplio consenso, y representará el instrumento marco en el que queden establecidos los objetivos generales a alcanzar durante el período 2013-2020 ligados al fomento y desarrollo de las actividades de I+D+i y al importante papel que dichas actividades desempeñan en el desarrollo de las actividades económicas, la generación de empleo, el liderazgo científico y empresarial del país y por tanto en la mejora de la competitividad y la recuperación de la senda del crecimiento económico de España.

Las actuaciones a llevar a cabo y la instrumentalización de los objetivos señalados en el ámbito de la Administración General del Estado forman parte del contenido de los Planes Estatales de Investigación Científica y Técnica y de Innovación, actualmente en proceso de elaboración, y que serán igualmente sometidos a consulta pública en un breve período de tiempo. Los nuevos Planes Estatales de Investigación Científica y Técnica y de Innovación sustituirán a partir de 2013 al VI Plan Nacional de I+D+i.

Constituido el Consejo Asesor de Ciencia, Tecnología e Innovación

Fuente: <http://www.salamancauniversitaria.com/>

La Secretaría de Estado de I+D+i ha constituido el Consejo Asesor de Ciencia, Tecnología e Innovación con el objetivo de incorporar al Sistema Español de I+D+i, a través de un nuevo modelo de gobernanza, un órgano de participación de la comunidad científica y tecnológica y de los agentes económicos y sociales.

El Consejo Asesor está formado por 14 miembros de la comunidad científica y tecnológica de reconocido prestigio, así como por las asociaciones empresariales y los sindicatos más representativos y, al menos dos tercios, deberán ser miembros destacados de la comunidad científica, tecnológica e innovadora. Su reglamento de organización y funcionamiento responden a los principios de calidad, independencia y transparencia, y para su aprobación ha sido necesaria la mayoría cualificada de los miembros.

Este Consejo se encargará de desarrollar la Estrategia Española de Ciencia, Tecnología e Innovación, que es un instrumento que determinará los principios, objetivos y prioridades de las políticas públicas de I+D+i para el periodo 2013-2020. De esta estrategia derivará además el Plan Estatal de Investigación Científica, Técnica y de Innovación, que contendrá las actuaciones a financiar por la Administración General del Estado.

Tesis Doctorales

Funciones del Metabolismo Redox en la Germinación y la Respuesta a Estrés Salino en Plantas de Guisante (*Pisum sativum* L.)

Gregorio Barba Espín



Directores: José Antonio Hernández Cortés y Pedro Díaz Vivancos

Centro de realización: Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura (CEBAS-CSIC)

La germinación de semillas es un complejo mecanismo fisiológico, que en ausencia de dormición tendrá lugar bajo condiciones medioambientalmente favorables. Se trata de un mecanismo fuertemente controlado por vías de señalización molecular. Además de las hormonas, hay muchas moléculas como las ROS y el NO que parecen desempeñar un papel señalizador en este proceso. Sin embargo la participación de estas moléculas y sus mecanismos de actuación se encuentran aún poco esclarecidos. Durante la germinación, las ROS se producen continuamente en todos los compartimentos celulares. Trabajos recientes han demostrado que el papel de los ROS en las semillas no es tan desfavorable como se consideraba anteriormente. Por el contrario, las ROS podrían desempeñar un papel clave en la

señalización celular durante las distintas etapas de la vida de las semillas, como la germinación o la salida de la dormición. De hecho, se ha comprobado la acumulación de peróxido de hidrógeno y de los radicales hidroxilo y superóxido durante la germinación de semillas de diversas especies. Además, muchos trabajos han demostrado que la aplicación exógena de H_2O_2 produce mejoras en la germinación de semillas de numerosas plantas.

En nuestros experimentos, la incubación de las semillas de guisante en presencia de H_2O_2 aumentó el porcentaje de germinación, así como el crecimiento de las plántulas (medido como peso fresco y longitud de las plántulas), de una manera dependiente de la concentración. Estos efectos fueron más evidentes en oscuridad que en presencia de un fotoperíodo de 12 h y con la concentración 20 mM de H_2O_2 . Sin embargo, concentraciones mayores (40 y 80 mM), si bien también estimulaban la germinación de las semillas, daban lugar a un crecimiento anormal de las plántulas, mientras que concentraciones superiores a 100 mM de H_2O_2 reducían la germinación.

El pre-tratamiento con 20 mM H_2O_2 produjo notables cambios en el metabolismo antioxidativo. Se produjo un aumento en la actividad de las enzimas APX, POX y ascorbato oxidasa, así como una disminución en el estado redox del ascorbato. El aumento en la actividad de la APX se debió al aumento en los niveles de transcripción de sus formas citosólica y estromática (*cytAPX*, *stAPX*). Curiosamente, el efecto del H_2O_2 en la inducción de *stAPX* fue más evidente cuando las semillas fueron incubadas en la oscuridad que cuando las semillas fueron incubadas con el fotoperíodo de 12 horas.

El análisis proteómico de las plántulas de guisante mostró una inducción de proteínas relacionadas con la señalización y desarrollo, la elongación y la división celulares y el control del ciclo celular.

Las fitohormonas como el ácido salicílico (SA), el etileno y el ácido abscísico (ABA) son moléculas endógenas de bajo peso molecular que regulan diferentes procesos en plantas, tales como la ruptura de la dormición y la germinación, en interacción con las ROS. En este sentido, se encontró una estrecha correlación entre el efecto del H₂O₂ en el crecimiento de las plántulas y la disminución de la concentración de ABA y zeatina ribósido (ZR). Se observó, además, una disminución de un polipéptido homólogo a una proteína de respuesta a ABA. Estos resultados sugieren una interacción entre las hormonas y el estado redox de la planta, mediada por H₂O₂, en la inducción de proteínas relacionadas con el desarrollo durante el crecimiento temprano de plántulas de guisante.

Por lo tanto, hemos demostrado que el tratamiento de las semillas de guisante en presencia de H₂O₂ produce un incremento en la germinación, así como en el crecimiento de las plántulas. Para comprender mejor los mecanismos responsables de este comportamiento, se ha analizado el efecto del tratamiento 20 mM H₂O₂ sobre varios parámetros, tales como la carbonilación de proteínas, el contenido endógeno en H₂O₂ y los niveles de peroxidación lipídica durante los primeros estadios de la imbibición (0, 12, 24 h) y 48 h post-imbibición. Durante la germinación de las semillas, previo a la emergencia de la radícula, se produjo un aumento de los niveles de proteínas carboniladas en la fracción albúmina, principalmente tras 12 h de imbibición. Sin embargo, bajo nuestras condiciones experimentales, en la fracción globulina no se detectaron proteínas carboniladas. El análisis de los péptidos carbonilados permitió la identificación de proteínas de almacenamiento y de diversas enzimas metabólicas. La carbonilación de proteínas es un proceso oxidativo irreversible que conduce a la pérdida de función de la proteína. Sin embargo, en semillas no se considera necesariamente un fenómeno perjudicial, habiéndose asociado como un proceso necesario en el inicio y el desarrollo de la germinación. El aumento de los niveles de proteína carboniladas se correlacionó con un aumento del H₂O₂ endógeno y de los niveles de peroxidación lipídica.

Estudiamos también los niveles de transcripción de dos *PsMAPK* (*PsMAPK2* y *PsMAPK3*), previamente descritas como susceptibles de activación en presencia de H₂O₂. Se detectó un aumento en los niveles de *PsMAPK2*, especialmente tras 12 h de imbibición de las semillas en 20 mM H₂O₂. Por su parte, no se produjeron cambios notables en la expresión de *PsMAPK3*. A su vez, los niveles de *PsMAPK2* se correlacionaron con los cambios detectados en la concentración de las fitohormonas ácido 1-aminociclopropilcarboxílico (ACC), ácido indol-

acético (IAA) y zeatina (Z) y con los parámetros oxidativos medidos.

Bajo nuestras condiciones experimentales, la adición exógena de ABA (10 μM) revertía los efectos positivos del H₂O₂ en la germinación y el peso fresco de las plántulas de guisante. Por otra parte, la imbibición con H₂O₂ redujo levemente los niveles de ABA en la semilla. Esta disminución podría ser suficiente para promover la germinación. A este nivel, el H₂O₂ podría estar actuando, directa o indirectamente, afectando el transporte de ABA desde el cotiledón al embrión, favoreciendo la germinación.

En términos generales, proponemos al H₂O₂ como coordinador del inicio de la germinación en semillas de guisante, actuando como un factor de imprimación que implica cambios específicos en el proteoma, en los niveles de transcripción y en el perfil hormonal, resultando en una aceleración del proceso de germinación, probablemente debido a la vigorización de las semillas. Estos resultados tienen implicaciones prácticas, pudiéndose aplicar en una mejora de las estrategias tecnológicas en la germinación de semillas.

Por otro lado, el balance de las ROS puede influir en muchos de los mecanismos por los cuales las plantas responden frente a un estrés biótico o abiótico, afectando a una multitud de procesos fisiológicos y bioquímicos. Durante un estrés salino se produce un aumento en la presión osmótica y en la toxicidad iónica, generando un estrés oxidativo mediado por ROS. En este contexto, hemos estudiado los efectos producidos por el tratamiento con SA sobre plantas de guisante sometidas a un estrés salino (NaCl 70 mM). El SA es un compuesto fenólico soluble en agua, que juega un papel importante en la respuesta de defensa frente a patógenos y también tiene un papel relevante en situaciones de estrés abiótico.

El tratamiento con SA producía, en términos generales, un efecto negativo en el crecimiento de plantas de guisante en condiciones de salinidad. El tratamiento salino redujo el peso fresco de la parte aérea y de las raíces de las plantas de guisante. Además, los síntomas de clorosis y necrosis en hojas fueron más evidentes en plantas tratadas con SA, asociados a una disminución de la tasa fotosintética y de la conductancia estomática en dichas plantas.

Los contenidos en ascorbato y glutatión reducidos en las hojas de las plantas sometidas a estrés salino se incrementaron con SA. Del mismo modo se registró un aumento en la concentración de H₂O₂ en las mismas muestras. Sin embargo, en ausencia de sal, no se produjeron cambios en el contenido en H₂O₂ debido al tratamiento con SA.

Del mismo modo, detectamos un desequilibrio en el metabolismo antioxidativo,

principalmente en la interacción sal-SA. En ausencia de NaCl, el tratamiento con SA aumentó la actividad CAT de una manera dependiente de la concentración. En plantas sometidas a estrés salino aumentaron las actividades GST y CAT. Por último, en las mismas condiciones, la presencia de SA producía un descenso de las actividades APX y GR así como un aumento de la actividad SOD, dependiente de la concentración de SA. El descenso en APX (enzima que elimina H₂O₂) y el aumento en SOD (enzima que genera H₂O₂) podría explicar la acumulación de H₂O₂ observada en plantas tratadas con SA en condiciones salinas.

El SA participa en la inducción de proteínas relacionadas con la patogénesis (PR), y media en la interacción entre las proteínas MAPK y PR. Se observó una inducción de *PR1b* en plantas sometidas a estrés salino en presencia de SA. Así mismo, la interacción salinidad-SA tuvo un efecto significativo sobre la expresión de *PsMAPK3*. La expresión de *PsMAPK3* no resultó alterada por NaCl, pero fue significativamente mayor en ausencia que en presencia de SA. En general, los resultados muestran que los tratamientos con SA afectaron negativamente a la respuesta de las plantas de guisante frente a estrés salino, y esta respuesta se correlacionó con un desequilibrio en el metabolismo antioxidativo. Por otra parte, los datos también indican que el tratamiento con SA podría aumentar la resistencia de las plantas sometidas a estrés salino frente a un posible ataque de patógenos oportunistas, como sugiere el aumento de la expresión génica de *PR1b*.

Publicaciones derivadas de la Tesis:

Barba-Espín G, Diaz-Vivancos P, Clemente-Moreno MJ, Albacete A, Faize L, Faize M, Pérez-Alfocea F, Hernández JA (2010). Interaction between hydrogen peroxide and plant hormones during germination and the early growth of pea seedlings. *Plant Cell Environm* 33:981-994.

Barba-Espín G, Diaz-Vivancos P, Job D, Belghazi M, Job C, Hernández JA (2011). Understanding the role of H₂O₂ during pea seed germination: a combined proteomic and hormone profiling approach. *Plant Cell Environm* 34:1907-1919.

Barba-Espín G, Clemente-Moreno MJ, Álvarez S, García-Legaz MF, Hernández JA, Diaz-Vivancos P (2011) Salicylic acid negatively affects the response to salt stress in pea plants. *Plant Biology* 13: 909-917



Miembros del Tribunal: Prof. Claudette Job (Presidenta), Dr. Roque Bru, Dr. Abel Piqueras, Dra. Nieves Fernández (vocales) y Prof. Manuel Acosta (secretario).

Análisis de la modulación funcional de dianas celulares mediada por lípidos nitrados en organismos vegetales

Beatriz Sánchez-Calvo

Directores: Juan Bautista Barroso Albarracín y Francisco Javier Corpas Aguirre

Centro de Realización: Departamento de Biología Experimental, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Jaén y Departamento de Bioquímica, Biología Celular y Molecular de Plantas, Estación Experimental del Zaidín, CSIC, Granada

Miembros del tribunal:

Dr. José M. Palma Martínez, Estación Experimental del Zaidín-CSIC, Granada (Presidente), Dra. Raquel Valderrama Rodríguez, Universidad de Jaén (Secretaria) y Dr. Homero Rubbo, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Lugar y fecha: Universidad de Jaén, 17 de septiembre de 2012

Resumen

Diferentes situaciones de estrés, tanto de origen biótico como abiótico, pueden alterar la homeostasis redox celular llevando a la planta a un estrés oxidativo y nitrosativo mediado por la generación de especies de oxígeno (ROS) y nitrógeno reactivo (RNS). En este trabajo se ha estudiado la modulación de los principales sistemas antioxidantes de plantas que intervienen en los mecanismos de defensa frente a posibles daños mediados por especies de oxígeno y nitrógeno reactivo (RONS) en cultivos celulares de *Arabidopsis thaliana*.

Por otra parte, se ha estudiado la modulación funcional de dianas celulares mediada por lípidos nitrados en organismos vegetales, tanto en cultivos celulares como en plantas de *Arabidopsis thaliana*. En organismos animales, los ácidos grasos nitrados tienen gran importancia, ya que se ha demostrado que estas moléculas pueden tener importantes

funciones. Sin embargo, para nuestro conocimiento, en plantas superiores no hay ninguna información relacionada con la función de los ácidos grasos nitrados en estos sistemas. Por tanto, en este trabajo usando aproximaciones farmacológicas se ha demostrado, tanto *in vitro* como *in vivo*, que el ácido nitro-linolénico (LnNO₂) es capaz de liberar NO y además de mediar la generación de *S*-nitrosotioles (SNOs) y *S*-nitrosoglutation (GSNO). Esto fue corroborado tanto en cultivos celulares en suspensión como in planta de *Arabidopsis thaliana* usando distintas técnicas complementarias (ensayo fluorimétrico, cromatografía líquida de electro spray acoplada a espectrometría de masa, quimioluminiscencia de ozono y microscopía láser confocal). Para evaluar una de las posibles funciones fisiológicas del LnNO₂, se analizó su efecto sobre las principales enzimas antioxidantes, produciendo una disminución en sus actividades enzimáticas, debido fundamentalmente a un proceso de *S*-nitrosilación mediada por LnNO₂. Con el objetivo de profundizar en el conocimiento de la respuesta de las plantas al LnNO₂, se realizó un análisis proteómico de proteínas que respondían al tratamiento con

LnNO₂ en cultivos celulares de *Arabidopsis thaliana*. En el análisis proteómico, se identificaron 6 proteínas que se expresaban de forma diferencial en

los cultivos celulares tratados con el LnNO₂. Este es el primer trabajo en plantas superiores que muestra uno de los mecanismos de acción de los ácidos grasos nitrados.

Publicaciones derivadas de la tesis:

1. Sánchel-Calvo B, Barroso JB, Corpas FJ (2012) Hypothesis: Nitro-fatty acids play a role in plant metabolism. **Plant Science** (in press, doi 10.1016/j.plantsci.2012.10.006)



De izquierda a derecha Juan B. Barroso, Raquel Valderrama, José M. Palma, Beatriz Sánchez-Calvo, Homero Rubbo y Francisco J. Corpas

Informes de Reuniones Científicas

XII Simposium sobre fitohormonas: Metabolismo y modo de acción 20 – 22 Junio, 2012. Las Palmas de Gran Canaria

El pasado mes de Julio se celebró en Canarias la XII reunión del Grupo de Metabolismo y Modo de Acción de Fitohormonas de la SEFV. Los organizadores, **Rafael Robaina** y **Pilar García-Jiménez** (U de Las Palmas, Gran Canaria) eligieron como sede para el evento el Hotel Gloria Palace de San Agustín, al sur de la isla de Gran Canaria, donde también se alojaron todos los participantes. En un entorno de estas características resulta casi imposible distinguir entre trabajo y placer, y las discusiones científicas encontraban su continuación en las terrazas del hotel, al borde de la piscina, en la visita al barrio de Vegueta en Las Palmas, o en la cena de gala en el Ateneo Literario. A pesar del relativamente bajo número de inscripciones comparado con ediciones anteriores, prácticamente todos los temas clásicos del Grupo estuvieron bien representados sin mermar la calidad de otras

ocasiones. El Grupo de Fitohormonas se reunió por primera vez en León en 1988 por iniciativa de Ignacio Zarra y Gloria Revilla. Es obvio que el panorama científico español ha cambiado notablemente desde entonces, en todas las áreas de la Fisiología Vegetal. Si hubiera que destacar dos de los grandes cambios en la investigación alrededor de las hormonas vegetales, uno de ellos sería la incorporación de nuevas técnicas de estudio y aproximaciones como la Genética, la Biología Molecular y la Genómica, y el otro sería la aceptación de que prácticamente todos los aspectos del funcionamiento (es decir, de la fisiología) de una planta están dirigidos o al menos modulados por una hormona. Estos dos aspectos quedaron claros en una presentación muy ilustrativa de **Juan Carbonell** (IBMCP, CSIC-UPV, Valencia) quien, como colofón de la reunión, expuso un primer análisis bibliográfico de las contribuciones españolas al “Metabolismo y Modo de Acción de las Fitohormonas” desde las dos primeras publicaciones en 1975 [1, 2]. Este análisis indica que la actividad española en esta área de

trabajo ha aumentado (probablemente en paralelo con otras áreas de Fisiología Vegetal), aunque curiosamente esta tendencia no se sigue en otros países de nuestro entorno, como el Reino Unido. Y también resultó remarcable que entre los diez artículos con mayor repercusión en el área de fitohormonas, cinco de ellos correspondían a trabajos realizados por Roberto Solano y algunos de estos trabajos tienen implicaciones incluso en otras áreas de la Biología.

No parece por tanto una casualidad que los organizadores eligieran a **Roberto Solano** (CNB, CSIC-UAM, Madrid) para impartir la Conferencia Inaugural de la Reunión, en la que dibujó la trayectoria de su laboratorio en los últimos diez años, donde cada una de sus contribuciones al conocimiento de la acción de los jasmonatos (JA) han sido seminales. El repaso incluyó el descubrimiento del (+)-7-*iso*-Jasmonoil-Ile como la forma activa de la hormona [3], la identificación de MYC2 y sus homólogos como los factores de transcripción que regulan la respuesta a jasmonatos [4, 5], y la participación en la elucidación del mecanismo de señalización desde el receptor COI1 hasta la inducción de la degradación de los represores JAZ [6].

Si hay una hormona vegetal que pueda rivalizar con los jasmonatos en cuanto a la velocidad con la que se ha alcanzado un conocimiento profundo sobre su acción son los brasinosteroides, cuya era moderna comenzó con el descubrimiento en 1996 de que los mutantes *det2*, con desetiología constitutiva en la oscuridad, eran defectivos en la biosíntesis de brasinosteroides [7]. El estudio de estos y otros mutantes ha desvelado nuevas funciones de estas hormonas en el control de diversos aspectos del desarrollo vegetal, y **Ana Caño** y **Mary Paz González** (CRAG, CSIC-IRTA-UAB-UB, Barcelona) presentaron datos que les han llevado a proponer que los brasinosteroides regulan la longitud de la raíz manteniendo la progresión del ciclo celular en el meristemo [8]. Además, el esfuerzo que este laboratorio está dedicando a entender cómo la señalización de brasinosteroides se manifiesta de formas distintas dependiendo del tipo celular de la raíz, les ha permitido identificar una posible diana génica a través de la cual controlan la capacidad de división de las células del centro quiescente.

En realidad, el crecimiento de la raíz lo determina un balance entre las actividades de varias hormonas: aparte de los jasmonatos y los brasinosteroides, las auxinas, las citokininas y las giberelinas también influyen en la división celular en el meristemo radicular, o en la expansión y diferenciación de las células derivadas de dicho meristemo [9]. La elucidación del mecanismo molecular por el que se integra toda esta información es un área muy activa de investigación, y el laboratorio de **Miguel**

Blázquez y David Alabadí (IBMCP, CSIC-UPV, Valencia) ha encontrado que las proteínas DELLA, cuya estabilidad depende de los niveles de giberelinas, interaccionan con numerosos factores de transcripción clave en la señalización de otras hormonas. Así, la interacción física entre DELLAs y BZR1 explica la regulación conjunta de la fotomorfogénesis por giberelinas y brasinosteroides [10], mientras que la interacción con ARR1 sería el instrumento para el efecto antagonístico entre giberelinas y citokininas en el control de la división celular en el meristemo de la raíz.

Cómo las hormonas influyen en la progresión del ciclo celular es otra de las cuestiones para las que se desconoce con detalle el mecanismo molecular. El trabajo presentado por **Juan Carlos del Pozo** (CBGP, INIA-UPM, Madrid) apunta a que las auxinas podrían regular la división celular a través de SKP2A, una proteína que participa en la elección de proteínas que han de ser ubiquitinadas, y que en este caso actuaría como un nuevo receptor de auxinas, alternativo a los ya conocidos TIR1 y sus homólogos AFBs [11]. También resultaron sugerentes las variaciones observadas en el laboratorio de **M^ª Carmen Risueño** (CIB, CSIC, Madrid) en los niveles de auxinas durante la embriogénesis inducida in vitro a partir de microsporas, en sintonía con el papel determinante ya establecido para estas hormonas desde los primeros estadios del desarrollo embrionario.

Respecto a la participación de las hormonas en la regulación de las respuestas de la planta frente a las condiciones de estrés, los principales avances presentados en la reunión otorgan un papel fundamental a la raíz en la coordinación de tal respuesta, tal y como discutieron **Francisco Pérez-Alfocea** (CEBAS, CSIC, Murcia) y **Rosa Pérez** (Universidad Jaime I, Castellón), con resultados no siempre coincidentes dependiendo de las especies empleadas (tomate y cítricos, respectivamente). Pero parece claro en cualquier caso que la raíz se está erigiendo en una de las dianas para conseguir mediante abordajes biotecnológicos cultivos sostenibles en condiciones menos favorables, y que los balances hormonales que regulan la fisiología de la raíz son determinantes [12].

En contraste con todo el esfuerzo dedicado a los mecanismos de señalización hormonal, a las interacciones entre rutas, y al estudio integrado de las respuestas fisiológicas controladas por hormonas, se presta menos atención a los mecanismos de control de la homeostasis hormonal que la que se merecen estos procesos. Esta afirmación parece incluso más vigente después de la presentación que realizó **Stephan Pollmann** (CBGP, INIA-UPM, Madrid) en la que repasó entre otros aspectos las variadas estrategias bioquímicas que se siguen en las plantas para controlar el

metabolismo de las fitohormonas. De hecho, se podría concluir que existe un gran número de pasos clave en la síntesis, inactivación, conjugación, transporte y compartimentalización de las hormonas sobre los que apenas sabemos nada. Este desconocimiento se debería en parte a la dificultad intrínseca de los abordajes metodológicos requeridos para estos estudios, pero los desarrollos recientes de nuevas técnicas analíticas hacen que esta excusa sea cada vez menos sólida.

Las diferencias entre especies se analizan con frecuencia desde la perspectiva de la adaptación de cada planta a su nicho ecológico (o condiciones de cultivo si se trata de especies de interés agronómico). Sin embargo, también pueden emplearse para estudiar, a otra escala, cuestiones sobre el origen evolutivo de las funciones que cumplen las hormonas vegetales. Varios estudios recientes han abordado el origen de las auxinas como hormonas vegetales generadoras de gradientes de información posicional, y también en el origen del módulo de señalización que promueve la degradación de proteínas DELLA dependiente de giberelinas [13]. Y también hay abordajes que han buscado la presencia en organismos distantes como las algas – y en su caso la función– de ciertos reguladores vegetales del crecimiento. En la reunión de Canarias, la Conferencia de Clausura corrió a cargo de **Bénédict Charrier** (Station Biologique de Roscoff, CNRS, Francia), que nos ilustró con un trabajo muy interesante sobre los posibles papeles de las auxinas como moléculas con información posicional durante la diferenciación de órganos también en algas marrones [14]. Con una idea similar en mente, **Pilar García-Jiménez** (U. de Las Palmas, Gran Canaria) presentó los esfuerzos iniciales de su grupo en la identificación de compuestos volátiles que pudieran servir de moduladores de ciertas etapas del desarrollo de macroalgas, y cuyos resultados iniciales sugieren que el etileno podría regular la tetraesporogénesis. Pese a la relevancia objetiva de los trabajos presentados en el Simposio, el mayor valor de estas investigaciones radica en las vías abiertas por cada nuevo hallazgo. Éste debería ser el mejor estímulo para asistir a la próxima reunión de nuestro grupo, que será organizada por Francisco Pérez-Alfocea en Murcia dentro de dos años. Y si hay una característica distintiva en esta área de investigación es que las hormonas subyacen a la mayoría de procesos biológicos, ya sean de desarrollo o de respuestas a las condiciones de estrés. Con estas premisas, este simposio promete convertirse en una buena puesta al día en Biología Vegetal, independientemente de los intereses primarios de los laboratorios, por lo que la invitación para participar está más abierta que nunca tanto a los

investigadores clásicamente ligados al Grupo, como al resto de la comunidad.

1. Azcón, R. y Barea J.M. (1975) Synthesis of auxins, gibberellins and cytokinins by *Azotobacter vinelandii* and *Azotobacter beijerinckii* related to effects produced on tomato plants. *Plant Soil* 43, 609-619.
2. García-Luis, A. y Guardiola, J.L. (1975) Effects of gibberellic acid on transport of nitrogen from cotyledons of young pea seedlings. *Ann. Bot.* 39, 325-330.
3. Fonseca, S., Chini, A., Hamberg, M., Adie, B., Porzel, A., Kramell, R., Miersch, O., Wasternack, C. y Solano, R. (2009). (+)-7-iso-Jasmonoyl-L-isoleucine is the endogenous bioactive jasmonate. *Nat Chem Biol* 5, 344-350.
4. Fernandez-Calvo, P., Chini, A., Fernandez-Barbero, G., Chico, J.M., Gimenez-Ibanez, S., Geerinck, J., Eeckhout, D., Schweizer, F., Godoy, M., Franco-Zorrilla, J.M., et al. (2011). The Arabidopsis bHLH transcription factors MYC3 and MYC4 are targets of JAZ repressors and act additively with MYC2 in the activation of jasmonate responses. *Plant Cell* 23, 701-715.
5. Lorenzo, O., Chico, J.M., Sanchez-Serrano, J.J. y Solano, R. (2004). JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in Arabidopsis. *Plant Cell* 16, 1938-1950.
6. Chini, A., Fonseca, S., Fernandez, G., Adie, B., Chico, J.M., Lorenzo, O., Garcia-Casado, G., Lopez-Vidriero, I., Lozano, F.M., Ponce, M.R., et al. (2007). The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. *Nature* 448, 666-671.
7. Li, J., Nagpal, P., Vitart, V., McMorris, T.C. y Chory, J. (1996). A role for brassinosteroids in light-dependent development of Arabidopsis. *Science* 272, 398-401.
8. Gonzalez-Garcia, M.P., Vilarrasa-Blasi, J., Zhiponova, M., Divol, F., Mora-Garcia, S., Russinova, E. y Caño-Delgado, A.I. (2011). Brassinosteroids control meristem size by promoting cell cycle progression in Arabidopsis roots. *Development* 138, 849-859.
9. Petricka, J.J., Winter, C.M. y Benfey, P.N. (2012). Control of Arabidopsis root

- development. *Ann. Rev. Plant Biol.* 63, 563-590.
10. Gallego-Bartolome, J., Minguet, E.G., Grau-Enguix, F., Abbas, M., Locascio, A., Thomas, S.G., Alabadí, D. y Blázquez, M.A. (2012). Molecular mechanism for the interaction between the gibberellin and brassinosteroid signaling pathways in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 13446-13451.
 11. Jurado, S., Abraham, Z., Manzano, C., Lopez-Torrejon, G., Pacios, L.F. y Del Pozo, J.C. (2010). The *Arabidopsis* cell cycle F-box protein SKP2A binds to auxin. *Plant Cell* 22, 3891-3904.
 12. Ghanem, M.E., Albacete, A., Smigocki, A.C., Frebort, I., Pospisilova, H., Martinez-Andujar, C., Acosta, M., Sanchez-Bravo, J., Lutts, S., Dodd, I.C., et al. (2011). Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J. Exp. Bot.* 62, 125-140.
 13. Yasumura, Y., Crumpton-Taylor, M., Fuentes, S. y Harberd, N.P. (2007). Step-by-step acquisition of the gibberellin-DELLA growth-regulatory mechanism during land-plant evolution. *Curr. Biol.* 17, 1225-1230.
 14. Le Bail, A., Billoud, B., Kowalczyk, N., Kowalczyk, M., Gicquel, M., Le Panse, S., Stewart, S., Scornet, D., Cock, J.M., Ljung, K., et al. (2010). Auxin metabolism and function in the multicellular brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *Plant Physiol.* 153, 128-144.

Miguel Blázquez
Instituto de Biología Molecular y Celular de Plantas
(CSIC-UPV)

XXIX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal **17 – 20 septiembre de 2012, Mar del Plata**

Este mes de septiembre, durante los días 17 al 20, se ha celebrado en la ciudad argentina de Mar del Plata la XXIX REUNIÓN ARGENTINA DE FIOLOGÍA VEGETAL, que se ha dedicado a "La producción de alimentos y la Fisiología Vegetal: nuevos desafíos para un mundo en cambio". El presidente del comité organizador ha sido Roberto Benech Arnold y, en virtud del acuerdo entre la SEFV y la SAFV, hemos tenido el privilegio de asistir

como invitados a la misma los autores de este informe. En cuanto a su esquema organizativo el congreso ha consistido en tres sesiones plenarias cada día por las mañanas seguidas de una sesión de discusión de pósters. Por las tardes se celebraron los simposios sobre temáticas específicas (Regulación hormonal, Fisiología de Semillas, Genética y Biología Molecular, Metabolismo Vegetal, Fisiología y dinámica del agua en vegetales: de las comunidades a las células, Desarrollo y señalización, Interacciones bióticas y Ecofisiología de cultivos: estrategias para aumentar los rendimientos en el contexto de los futuros incrementos térmicos), con sus correspondientes sesiones de discusión de pósters.



En primer lugar cabe resaltar el alto número de participantes en este Congreso, unos 600, debido no sólo a la participación de nuestros colegas argentinos sino también a la presencia de investigadores de Brasil, Chile y, en menor medida, de otros países latinoamericanos. En este sentido, también nos llamó la atención la gran participación de jóvenes investigadores, lo que proporcionó a todas las sesiones, pero de forma destacada a las sesiones de discusión de pósters, un ambiente muy activo. Esta alta participación de jóvenes no es casual y se debe principalmente a la política activa de concesión de becas de asistencia para incentivarla, unas 60, así como a cuotas de inscripción muy asequibles (tanto para la asistencia a todas las sesiones o para una única jornada) en parte debido a la propia organización (no se incluían las comidas) y por el elevado número de empresas colaboradoras.

Por otro lado, el nivel científico del congreso ha sido muy alto. Las conferencias

plenarias, todas en inglés, fueron impartidas por investigadores internacionales de reconocido prestigio en sus respectivos campos de investigación como M. Bennet, B. Finch-Savage, C. Martin, G. Beemster, A. Nunes Nesi, S. Penfield, I. Baldwin y R. Richards. Para los simposios eligieron a ponentes, en su mayor parte argentinos, que presentaron trabajos en general de un nivel también muy elevado.

Para nosotros, como representantes de la SEFV en este congreso, el evento ha supuesto una excelente oportunidad para dar a conocer nuestro trabajo científico y descubrir el nivel de la Fisiología Vegetal en Argentina, así como de establecer contactos con numerosos investigadores argentinos. También ha sido una gran ocasión para conocer la ciudad de Mar del Plata y disfrutar de la hospitalidad de los organizadores de la Reunión, muy especialmente de Roberto Benech Arnold y de Fernando Carrari, a quienes queremos agradecer desde aquí su invitación, ya que nos brindó la ocasión de participar en este congreso y de disfrutar del evento durante esos días.

M^ª Ángeles Pedreño y Francisco Javier Cejudo

XI Simposio Hispano-Portugués de Relaciones Hídricas en las Plantas 17 – 20 septiembre de 2012, Sevilla

Entre los días 17 a 20 de septiembre de 2012 tuvo lugar en Sevilla, la XI edición del Simposio Hispano-Portugués de Relaciones Hídricas en las Plantas que el grupo de Relaciones Hídricas tuvo el honor de organizar. Aún está vigente la página web del Simposio, en la que aparecen otros detalles (www.rhsevilla2012.com).

En primer lugar, hay que agradecer el patrocinio de la SEFV y la ayuda que los componentes del Grupo de Relaciones Hídricas han prestado en todo momento. Sin la colaboración del Dr. Arturo Torrecillas y del Dr. Robert Savé la realización del simposio hubiera sido mucho más dificultosa y menos brillante. El Dr. Hipólito Medrano también ha ayudado en numerosos aspectos.

El Simposio contó con 101 participantes inscritos, que presentaron 37 ponencias orales y 35 pósteres. Se impartieron, además, cinco conferencias de ponentes invitados, y dos conferencias más relacionadas con el VII Premio Ibérico de Investigación en Relaciones Hídricas, que en esta edición han compartido las Dras. Usue Pérez López y Alicia Pou Mir.

Agradecer a la empresa Vías y Construcciones S.A. el patrocinio del Premio, y a los Sres. D. Carlos Martínez Bertrand y D. Jorge Rodríguez Julián, que

representaron a Vías y Construcciones S.A. con este motivo.

Para la difusión del Simposio se elaboraron dos notas de prensa con la ayuda del gabinete de prensa del CSIC, y la Agencia EFE también le dio difusión al Simposio. Canal Sur Radio hizo una entrevista radiofónica al comité organizador y apareció en el Diario de Sevilla los días 16 y 24 de Septiembre.

Otras dos actividades relacionadas con el simposio que se consideraron especialmente relevantes fueron la edición de un número especial de la revista *Agricultural Water Management* (volumen 114, noviembre 2012) y un homenaje al Prof. Manuel Sánchez Díaz que se hizo en el marco del Simposio. En relación con lo primero, hay que agradecer al Grupo Elsevier y, en particular, al Dr. Brent Clothier, que supervisó la tarea que el Dr. Arturo Torrecillas y el Dr. José Enrique Fernández Luque hicieron como editores invitados por la revista. A cada participante se le hizo entrega de un ejemplar. En cuanto al Dr. Manuel Sánchez, al coincidir prácticamente su jubilación con la celebración del Simposio, el Grupo de Relaciones Hídricas y el comité organizador tuvieron a bien organizarle el homenaje mencionado. Finalmente, durante el simposio tuvo lugar la consabida reunión del Grupo de Relaciones Hídricas, durante la cual se acordó que la organización de la próxima edición estará a cargo del Prof. João Santos Pereira, del ISA de Lisboa, y que se hará en esta ciudad o en Évora.

*José Enrique Fernández Luque
Presidente del Comité Organizador del XI Simposio
Hispano-Portugués de Relaciones
Hídricas en las Plantas*

II Jornadas sobre Transgénicos Agrícolas

Desde la Asociación de Biotecnología de Salamanca organizamos los pasados días 22 y 23 de noviembre en Salamanca, con el apoyo de la Federación Española de Biotecnología, las II Jornadas sobre Transgénicos Agrícolas.

Vaya por delante mi agradecimiento a la Federación, por todo su apoyo; a nuestros patrocinadores, sin los cuales este evento no habría podido tener lugar; a los ponentes, por su implicación y por sus maravillosas aportaciones; a Fundación Antama, por su cobertura; y a mis compañeros, que han realizado un trabajo maravilloso.

Esta segunda edición de las Jornadas sobre Transgénicos Agrícolas viene motivada por el éxito de la primera. Queríamos mejorar el programa, queríamos llegar a un mayor público, y, por encima de todo, queríamos continuar combatiendo la

desinformación y la falta de información que existen sobre los transgénicos agrícolas.

Hoy día se postula más que necesaria una Nueva Revolución Verde, que abarate los costes de los alimentos, que permita que los mismos sean más accesibles a toda la población mundial, que no dañe el Medio Ambiente, y cuyos cultivos no copen todos los terrenos disponibles. Desde la Asociación de Biotecnología de Salamanca creemos que la biotecnología puede resultar una herramienta clave en esta segunda Revolución Verde.

Nuestra intención con estas Jornadas es, simplemente, informar al público, permitirles formarse una opinión propia. Creemos que cualquier opinión al respecto debe estar sustentada en hechos, bien fundamentada y contrastada, independientemente del contenido de la misma. Es por ello que no nos limitamos a ofrecer una sola voz, una sola gama de colores, sino varias.

Abrieron las Jornadas el Dr. D. Manuel Antonio Manso Martín, Decano de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, el Dr. D. José María Díaz Mínguez, Director del Centro Hispanoluso de Investigaciones Agrarias, y D. Rodrigo García Valiente, Presidente de la Asociación de Biotecnología de Salamanca.

Tras ello, tuvo comienzo la primera sesión no se limitó a tratar el tema de los transgénicos agrícolas, sino se centró en biotecnología vegetal, dentro de la cual los transgénicos agrícolas son sólo una pequeña parte. Nuestra intención era transmitir una serie de ideas relativas a la misma. Para ello, contamos con la presencia de D. Gonzaga Ruiz de Gauna, Coordinador en la Plataforma Tecnológica Española de Biotecnología Vegetal (BIOVEGEN), y Gerente de la Asociación para el Fomento de la I+D Tecnológica en Genómica Vegetal (INVEGEN), quien nos resumió la situación actual del sector en España y en comparación con el resto de países.

El Dr. D. Óscar Lorenzo Sánchez, Secretario de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal, Profesor titular de Fisiología Vegetal en la Universidad de Salamanca, y Secretario del Centro Hispano Luso de Investigaciones Agrarias, en su ponencia, Analogías y complementariedad entre Biotecnología Vegetal Transgénica y No Transgénica, explicó las principales diferencias entre dichas vertientes y resumió las principales técnicas empleadas en cada una, para que el público pudiera entender los fundamentos de las mismas.

La Dra. Dña. Berta Dopico Rivela, Catedrática de Fisiología Vegetal de la Universidad de Salamanca, e investigadora en el Centro Hispano Luso de Investigaciones Agrarias, se centró en ofrecer una visión panorámica sobre las múltiples aplicaciones y el potencial que entraña la Biotecnología Verde, que no se haya limitada ni mucho menos a las aplicaciones agrícolas.

Por último, el Dr. D. José Pío Beltrán Porte, Doctor en Ciencias Químicas, investigador en el Instituto de Biología Molecular y Celular de Plantas (IBMCP) y Delegado Institucional del CSIC en la Comunidad, aportó una visión más amplia, circundante al trabajo en el laboratorio, basadas en su propia experiencia. ¿Qué pasos seguir cuando hemos descubierto o desarrollado algo? ¿Qué pasos no seguir? ¿Cómo comunicarlo?

En la segunda sesión, tuvo lugar una mesa redonda en la que se buscaba ofrecer distintas opiniones, distintas perspectivas sobre los transgénicos agrícolas, sustentadas en hechos tangibles. Esta mesa redonda se componía de tres bloques.

En el primero de ellos, Situación Actual de los Transgénicos en el mundo, intervinieron Dña. Soledad de Juan Arechederra, Directora Gerente de Fundación Antama, y el Dr. D. Alejandro Martínez Peña, Fundador e Investigador de Idebio S.L.

En el segundo, Implicaciones y efectos derivados del uso de Transgénicos, contamos con la participación del Dr. D. José Miguel Mulet Salort, Profesor titular de Biotecnología en la Universidad Politécnica de Valencia, e investigador en el Instituto de Biología Molecular y Celular de Plantas (IBMCP), el Dr. D. Julio César Tello Marquina, Catedrático de Producción Vegetal y Director del Departamento del mismo nombre de la Universidad de Almería, y el Dr. D. José María García Álvarez-Coque, Catedrático de Economía Aplicada en la Universidad Politécnica y Director de la Cátedra Tierra Ciudadana.

Con el tercer bloque, Diálogo entre ponentes e interacción con el público, de dos horas de duración, nuestra intención era facilitar el acceso a la información, a estos distintos puntos de vista, mediante el contraste de opiniones, mediante el intercambio de preguntas. Fue una de las partes más interesantes del evento, debido a la relevancia de las preguntas planteadas y a los distintos puntos de vista que se aportaron.

La clausura del evento tuvo lugar a manos del Dr. D. José Martínez Fernández, Director del Máster de Agrobiotecnología de la Universidad de Salamanca e investigador del Centro Hispanoluso de Investigaciones Agrarias, la Dra. Dña. María Dolores Rodríguez Martín, Presidenta de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal y Coordinadora Honorífica del evento, y D. Noel Blanco Touriñán, Coordinador General del evento.



Las Jornadas se saldaron con una asistencia de más de 170 personas cada día, lo que hace un total de más de 200 personas al contabilizar los usuarios que las siguieron en directo a través de Internet. Desde la Asociación de Biotecnología de Salamanca queremos agradecerles a todos su asistencia, y esperamos que hayan sido de interés.

Las II Jornadas sobre Transgénicos Agrícolas han sido organizadas por la Asociación de Biotecnología de Salamanca, con el apoyo de la Federación Española de Biotecnólogos, y gracias al patrocinio de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal,

Pioneer Hi-Bred Spain S.L., el Máster de Agrobiotecnología de la Universidad de Salamanca, la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, el Centro Hispano Luso de Investigaciones Agrarias y Cémit Support Systems S.L.L. Desde la Asociación queremos reiterar de nuevo nuestro agradecimiento a nuestros patrocinadores, sin los cuales las II Jornadas no habrían podido hacerse realidad.

Premios

Entrega del “VII Premio Ibérico de Investigación en Relaciones Hídricas en las Plantas”

En el marco del “XI Simposio Hispano-Portugués de Relaciones Hídricas en las Plantas”, organizado por un equipo del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), centro del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), se otorgó el VII Premio Ibérico y Nacional de

Investigación en Relaciones Hídricas en las Plantas. El Acto de entrega se llevó a cabo el miércoles 19 de septiembre a las 15,00 horas en el Pabellón de México (Universidad de Sevilla). Los premiados fueron las investigadoras Usue Pérez López y Alicia Pou, quienes dictaron sendas conferencias. El premio, dotado con 1500 euros, fue patrocinado por la Empresa Vías y Construcciones S.A. (Grupo ACS) y entregado por Carlos Martínez Bertrand.

Novedades Editoriales

Plant Responses to Drought Stress. From Morphological to Molecular Features.

R. Aroca (ed). Springer-Verlag, Berlin, 2012. 466 pp. ISBN 978-3-642-32652-3. DOI 10.1007/978-3-642-32653-0.

Uno de los principales problemas a los que se enfrenta la agricultura moderna es la baja disponibilidad de agua de calidad adecuada para el riego. A su vez, los ecosistemas naturales también se enfrentan cada vez más a periodos de sequía más intensos y prolongados en el tiempo como consecuencia del cambio global que estamos experimentando. Las plantas, como organismos sésiles, se han visto forzados a desarrollar una serie de mecanismos encaminados a resistir los episodios de sequía. En este libro se han compilado diecisiete revisiones sobre diferentes aspectos de las respuestas de las plantas a la sequía, desde aspectos morfológicos a moleculares, incluyendo aspectos de ecofisiología y respuestas en campo. En el primer capítulo del Dr. Farooq se sintetiza una visión general de la respuesta de las plantas a la

sequía, sirviendo de introducción al libro y como revisión general para personas no iniciadas en la investigación en sequía. Los capítulos dos y tres están encuadrados dentro de la primera parte del libro (Respuestas morfológicas y anatómicas). Así, el capítulo 2 de la Dra. De Micco se centra en respuestas anatómicas en general y el capítulo 3 del Dr. Vilagrosa específicamente en la problemática de la cavitación del xilema. La segunda parte del libro versa sobre las respuestas fisiológicas. En dicha parte se incluyen cuatro capítulos. El primero del Dr. Aroca trata sobre como la absorción de agua por la raíz se regula en condiciones de sequía. El segundo del Dr. Flexas resume la respuesta de la fotosíntesis a la escasez de agua. El tercero del Dr. Bacelar versa sobre las distintas estrategias que tienen las plantas para optimizar el uso del agua en condiciones de sequía. Por último, el cuarto del Dr. Colla compendia el efecto de la baja disponibilidad de agua sobre la nutrición vegetal. La tercera parte del libro se refiere a las respuestas bioquímicas y moleculares. De este modo, el capítulo 8 del Dr.

Arndt resume todos los procesos implicados en el ajuste osmótico. El capítulo 9 del Dr. Munné-Bosch versa sobre la respuesta antioxidante de las plantas al estrés por sequía. El capítulo 10 del Dr. Davies evalúa la implicación de las hormonas vegetales en el crecimiento vegetal en condiciones de sequía. Finalmente, el capítulo 11 del Dr. Xiong resume la respuesta de la planta a la escasez de agua a nivel transcripcional. La cuarta parte del libro aborda la sequía desde un punto de vista ecofisiológico. Desde el capítulo del Dr. Aranda sobre los sistemas forestales al capítulo del Dr. Ryu sobre la influencia de los microorganismos del suelo para mejorar la tolerancia de las plantas a la sequía, pasando por los capítulos del Dr. Ruiz-Lozano y Dr. Erice sobre micorrizas arbusculares y fijación de nitrógeno, respectivamente. Finalmente, la última parte del libro contiene dos capítulos sobre ejemplos específicos en campo, como son el altramuz (capítulo del Dr. Palta) o frutales de hoja caduca (capítulo del Dr. López).

Como se puede observar este libro cubre una gama amplia de aproximaciones al estudio del efecto de la sequía en las plantas, y aunque esté dividido en partes, en muchos de los capítulos se tocan varios

aspectos de la respuesta de la planta y no sólo los correspondientes al apartado en cuestión. De este modo, el presente libro es un compendio actualizado del conocimiento científico sobre como las plantas responden a la sequía, y por lo tanto sirve tanto para especialistas en sequía, como para aquellos que quieran iniciarse en este campo. Un valor añadido es la proximidad de los temas tratados. Puesto que ha sido escrito en gran medida por investigadores nacionales o de países próximos. Éstos han expuesto en gran medida sus experiencias y resultados de investigación con especies vegetales propias de nuestros cultivos y ecosistemas.

The Molecular Life of Plants

[Russell Jones](#) (University of California, Berkeley, USA), [Helen Ougham](#) (Aberystwyth University), [Howard Thomas](#) (Aberystwyth University), [Susan Waaland](#) (University of Washington, USA)

October 2012, Wiley-Blackwell. ISBN: 978-0-470-87012-9

The Molecular Life of Plants presents students with an innovative, integrated approach to plant science. It looks at the processes and mechanisms that underlie each stage of plant life and describes the

PP SYSTEMS

Fotosíntesis CIRAS-2



Gomensoro
www.gomensoro.net

Skye

NDVI, PRI



Espectroreflectómetros
UNISPEC



Hansatech
Fluorímetros FMS2



Bombas
Schölander



Respiración Suelos
EGM-4



SV-LAB

Respiración Suelos Laboratorio



Área Foliar



intricate network of cellular, molecular, biochemical and physiological events through which plants make life on land possible. Richly illustrated, this book follows the life of the plant, starting with the seed, progressing through germination to the seedling and mature plant, and ending with reproduction and senescence. This "seed-to-seed" approach will provide students with a logical framework for acquiring the knowledge needed to fully understand plant growth and development.

Written by a highly respected and experienced author team *The Molecular Life of Plants* will prove invaluable to students needing a comprehensive, integrated introduction to the subject across a variety of disciplines including plant science, biological science, horticulture and agriculture.

Principles of Plant Genetics and Breeding, 2nd Edition

[George Acquaah](#)

September 2012, Wiley-Blackwell. ISBN: 978-0-470-66475-9

Description

To respond to the increasing need to feed the world's population as well as an ever greater demand for a balanced and healthy diet there is a continuing need to produce improved new cultivars or varieties of plants, particularly crop plants. The strategies used to produce these are increasingly based on our knowledge of relevant science, particularly genetics, but involves a multidisciplinary understanding that optimizes the approaches taken.

Principles of Plant Genetics and Breeding, 2nd Edition introduces both classical and molecular tools for plant breeding. Topics such as biotechnology in plant breeding, intellectual property, risks, emerging concepts (decentralized breeding, organic breeding), and more are addressed in the new, updated edition of this text. Industry highlight boxes are included throughout the text to contextualize the information given through the professional experiences of plant breeders. The final chapters provide a useful reference on breeding the largest and most common crops.

- Up-to-date edition of this bestselling book incorporating the most recent technologies in the field
- Combines both theory and practice in modern plant breeding
- Updated industry highlights help to illustrate the concepts outlined in the text
- Self assessment questions at the end of each chapter aid student learning
- Accompanying website with artwork from the book available to instructors

Functional Biology of Plants

by Martin Hodson (Oxford Brookes Univ.) and John Bryant (University of Exeter).

Ed. Wiley-Blackwell. 2012.

Hardcover ISBN: 978-0-470-69940-9; Paperback ISBN: 978-0-470-69939-3

Functional Biology of Plants provides students and researchers with a clearly written, well structured whole plant physiology text. Early in the text, it provides essential information on molecular and cellular processes so that the reader can understand how they are integrated into the development and function of the plant at whole-plant level. Thus, this beautifully illustrated book, presents a modern, applied integration of whole plant and molecular approaches to the study of plants.

Web site: <http://www.hodsons.org/FBOP/>

Molecular biology techniques : a classroom laboratory manual

Susan Carson, Heather B. Miller, D. Scott Witherow, 3rd ed.

Elsevier, 2012

ISBN 978-0-12-385544-2

Texto ilustrado e interactivo de biología molecular e ingeniería genética : conceptos, técnicas y aplicaciones en ciencias de la salud

Ángel Herráez, 2a. ed.

Elsevier, D.L. 2012

ISBN 978-84-8086-647-7

Modeling Physiology of Crop Development, Growth and Yield

By A Soltany, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Iran, T R Sinclair, University of Florida, USA

March 2012 / 336 pages / 9781845939700

Model studies focus experimental investigations to improve our understanding and performance of systems. Concentrating on crop modeling, this book provides an introduction to the concepts of crop development, growth, and yield, with step-by-step outlines to each topic, suggested exercises and simple equations. A valuable text for students and researchers of crop development alike, this book is written in five parts that allow the reader to develop a solid foundation and coverage of production models including water- and nitrogen-limited systems. A valuable text for students and researchers of crop development alike.

Plant Sciences Reviews 2011

CAB Reviews

Edited by D Hemming, Commissioning Editor, CAB Reviews, CABI UK

April 2012 / 272 pages / 9781780640150

Plant Sciences Reviews 2011 provides scientists and students in the field with timely analysis on key topics in current research. Originally published online in CAB Reviews, this volume makes available in printed form the reviews in plant sciences published during 2011.

Molecular Plant Breeding

By Y Xu, Maize Molecular Breeder, International Maize and Wheat Improvement Centre (CIMMYT), Mexico

January 2012 / 752 Pages / 9781845939823

Now available in paperback, Molecular Plant Breeding provides an integrative overview of issues from basic theories to their applications to crop improvement. Chapters include discussions of breeding methodology, quantitative genetics, genomics and bioinformatics and present statistical issues related to gene mapping, marker-assisted selection and genotype by environment interactions in clear and concise language. Providing an integrated profile of molecular breeding in plants, this book will be an essential resource for researchers and students involved in plant biology and breeding, genetics and applied genomics.

Boletín de Inscripción

Sociedad Española de Fisiología Vegetal - SEFV

Apellidos _____
Nombre _____ Título _____
Departamento _____
Centro _____ Institución _____
Calle/Aptdo. _____
Población _____ Provincia _____ C.P. _____
Teléfono _____ Fax _____ e-mail _____

Líneas de Investigación (seleccionar un máximo de 4 líneas)

- | | | | |
|---|---|--|--|
| <input type="checkbox"/> Alelopatía | <input type="checkbox"/> Fisiología Celular | <input type="checkbox"/> Herbicidas | <input type="checkbox"/> Paredes Celulares |
| <input type="checkbox"/> Biología Molecular | <input type="checkbox"/> Fisiología de Algas | <input type="checkbox"/> Histología y Anatomía | <input type="checkbox"/> Postcosecha |
| <input type="checkbox"/> Bioquímica Vegetal | <input type="checkbox"/> Fisiología de la Flor | <input type="checkbox"/> Horticultura | <input type="checkbox"/> Productividad Vegetal |
| <input type="checkbox"/> Biotecnología | <input type="checkbox"/> Fisiología de Líquenes | <input type="checkbox"/> Metabolismo Carbohidratos | <input type="checkbox"/> Propagación |
| <input type="checkbox"/> Crecimiento y Desarrollo | <input type="checkbox"/> Fisiología de Semillas | <input type="checkbox"/> Metabolismo Nitrógeno | <input type="checkbox"/> Relaciones Hídricas |
| <input type="checkbox"/> Cultivo "in vitro" | <input type="checkbox"/> Fisiología del Fruto | <input type="checkbox"/> Metabolismo Secundario | <input type="checkbox"/> Silvicultura |
| <input type="checkbox"/> Ecofisiología | <input type="checkbox"/> Fitopatología | <input type="checkbox"/> Micorrizas | <input type="checkbox"/> Simbiosis |
| <input type="checkbox"/> Fertilidad del suelo | <input type="checkbox"/> Fotomorfogénesis | <input type="checkbox"/> Nutrición Mineral | <input type="checkbox"/> Tecnología de alimentos |
| <input type="checkbox"/> Fis. Condic. Adversas | <input type="checkbox"/> Fotosíntesis | <input type="checkbox"/> Palinología | <input type="checkbox"/> Transporte |

Desea hacerse miembro Ordinario / Adherido (*tache lo que no proceda*) de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal.

_____ a _____ de _____ de 20____.
Firma,

Socios Ordinarios que lo presentan

D/D^a _____ Firma _____.

D/D^a _____ Firma _____.

Autorización bancaria

D/D^a _____.

Autorizo a la Sociedad Española de Fisiología Vegetal para que, con cargo a mi cuenta corriente/libreta n^o

Dígitos Banco	D. Sucursal	D. C.	D. Cuenta

Banco/Caja de Ahorros _____ Calle/Plaza _____,
Población _____ Provincia _____ C.P. _____,
cobre la cuota anual de la Sociedad.

_____ a _____ de _____ de 20____.
Firma,

Boletín de Actualización de Datos

Si alguno de sus datos cambia en algún momento, notifíquenos las modificaciones mediante este boletín.

La SEFV garantiza que su Base de Datos es para uso interno y únicamente se facilitarán datos a las Sociedades Científicas Internacionales de las que es miembro.

RELLENE ÚNICAMENTE SU NOMBRE Y LOS DATOS QUE SUFREN MODIFICACIONES

Nombre:

Cargo:

Departamento:

Centro - Institución/Empresa:

Dirección:

Tel:

Fax:

e-mail:

Líneas de investigación:

(Seleccione un máximo de 4 de la relación que figura a continuación)

Códigos de Líneas de investigación:

1 Aleopatía	10 Fisiología Celular	19 Herbicidas	28 Paredes Celulares
2 Biología Molecular	11 Fisiología de Algas	20 Histología y Anatomía	29 Postcosecha
3 Bioquímica Vegetal	12 Fisiología de la Flor	21 Horticultura	30 Productividad Vegetal
4 Biotecnología	13 Fisiología de Líquenes	22 Metabolismo Carbohidratos	31 Propagación
5 Crecimiento y Desarrollo	14 Fisiología de Semillas	23 Metabolismo Nitrógeno	32 Relaciones Hídricas
6 Cultivo "in vitro"	15 Fisiología del Fruto	24 Metabolismo Secundario	33 Silvicultura
7 Ecofisiología	16 Fitopatología	25 Micorrizas	34 Simbiosis
8 Fertilidad del suelo	17 Fotomorfogénesis	26 Nutrición Mineral	35 Tecnología de alimentos
9 Fis. Condic. Adversas	18 Fotosíntesis	27 Palinología	36 Transporte

Autorización bancaria

D/D^a _____.

Autorizo a la Sociedad Española de Fisiología Vegetal para que, con cargo a mi cuenta corriente/libreta n°

Dígitos Banco	D. Sucursal	D. C.	D. Cuenta

Banco/Caja de Ahorros _____ Calle/Plaza _____,
Población _____ Provincia _____ C.P. _____,
cobre la cuota anual de la Sociedad.

_____ a _____ de _____ de 20 ____.

Firma