

ARABIDOPSIS THALIANA: UMA PEQUENA PLANTA UM GRANDE PAPEL

ARABIDOPSIS THALIANA: A SMALL PLANT A BIG ROLE

CARLA ANDRÉA DELATORRE¹, ADRIANO ALVES DA SILVA²

RESUMO

Arabidopsis thaliana é uma das espécies mais utilizadas na pesquisa científica atualmente. Apesar de não apresentar importância econômica direta, esta espécie é o foco de pesquisas na área da genética, bioquímica e fisiologia. O número de trabalhos publicados sobre a mesma aumentou significativamente após o seqüenciamento de seu genoma. Apesar do grande número de estudos existe ainda muita desinformação sobre qual o seu verdadeiro papel na pesquisa científica de espécies cultivadas e de que maneira o avanço no conhecimento adquirido com *A. thaliana* pode auxiliar o desenvolvimento de cultivares cada vez mais resistentes, adaptados e produtivos. Os objetivos deste trabalho são discutir as razões do uso da *A. thaliana* como espécie modelo e a aplicabilidade deste modelo no estudo de espécies cultivadas.

Palavras-chave: Biotecnologia, estresses e fatores abióticos, melhoramento de plantas e organismo modelo.

ABSTRACT

Arabidopsis thaliana has been the species of choice for scientific research. Despite its lack of economic importance, it has been the focus of genetic, biochemical and physiological research worldwide. The number of published articles about arabidopsis has increased substantially after its genome was sequenced, and outgrew the number of articles related to economically important species. Despite the great number of studies involving arabidopsis, there is much disinformation about the actual role of this species in crop scientific research, as well as how the breakthroughs in arabidopsis research may help to develop more adapted and productive crops. This work aims to discuss reasons for using *A. thaliana* as a model species and the feasibility of this model for crop studies.

Key-words: Biotechnology, model organism, abiotic stress, plant breeding.

INTRODUÇÃO

Arabidopsis thaliana é uma das espécies mais estudadas no meio científico atual. Apesar de sua proximidade com outras espécies como nabo, repolho, couve, brócolos e colza, ela não possui importância econômica direta. *A. thaliana* é considerada uma planta daninha de pequena importância agrícola. Apesar disto, esta espécie vem sendo, há mais de 40 anos, o foco de muitas pesquisas na área da genética, bioquímica e fisiologia.

Arabidopsis thaliana foi a primeira planta, e o terceiro organismo multicelular depois de *Caenorhabditis elegans* (The *C. elegans*

¹ Dra, Professora Adjunto do Departamento de Plantas de Lavoura, Departamento de Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Caixa Postal 15100, 90001-970, Porto Alegre-RS, Brasil, E-mail: cadtorre@ufrgs.br. Autor para correspondência.

² Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Fito-tecnia, Faculdade de Agronomia-UFRGS, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: agroadriano@terra.com.br.

Sequencing Consortium, 1998) e *Drosophila melanogaster* (Adams *et al.* 2000), a ser completamente seqüenciada (The Arabidopsis Genome Initiative, 2000).

O número de trabalhos publicados sobre *A. thaliana* é elevado e vem crescendo significativamente nos últimos anos, principalmente após o seqüenciamento do seu genoma no ano de 2000. Se utilizada a base de dados Web of Science (24/04/2007) observa-se que foram publicados mais de 10 mil trabalhos sobre esta espécie no período de 1995 a 2000 e, este número dobrou nos últimos cinco anos, na mesma base de dados.

Apesar do grande número de estudos desenvolvidos com *A. thaliana*, existe ainda muita desinformação sobre o verdadeiro papel desta planta na agronomia; qual a relação que a mesma possui com a pesquisa de espécies de grande importância econômica e como o conhecimento gerado pode ser utilizado para o desenvolvimento de cultivares cada vez mais resistentes, adaptados e produtivos.

Com base neste cenário os objetivos desta revisão são discutir a razão do uso da *A. thaliana* como espécie modelo e a aplicabilidade deste modelo no estudo de espécies cultivadas.

DESENVOLVIMENTO

Histórico

A *Arabidopsis thaliana* foi descoberta por Johannes Thal nas montanhas de Harz, na Alemanha no século XVI. O nome dado a esta espécie na época foi *Pilosella siliquosa*, o qual foi alterado várias vezes até chegar ao nome conhecido hoje (Rédei, 1975). O primeiro mutante, *AGAMOUS*, foi descrito em 1873 por Alexander Braun (Arabidopsis Home, 2006) e em 1943, Friedrich Laibach relatou sobre o potencial desta espécie como planta modelo e começou a construir, junto com sua aluna Erna Reinholz, a primeira coleção de mutantes induzidos de *A. thaliana*, utilizando raios-x (Laibach, 1943). Este

mesmo autor descreveu o número correto de cromossomos da espécie, cinco, no ano de 1907. Laibach coletou um grande número de ecótipos e com a ajuda de Albert Kranz, organizou-os na atual coleção de 750 acessos naturais (Meyerowitz, 2001).

O início de uma comunidade de pesquisa em arabidopsis data de uma newsletter chamada "Arabidopsis Information Service", estabelecida em 1964. A primeira Conferência Internacional de arabidopsis ocorreu em 1965, em Göttingen, Alemanha.

A partir de 1980, a arabidopsis começou a ser amplamente utilizada em laboratórios de pesquisa vegetal em todo mundo, sendo um dos vários candidatos à planta modelo, que incluíam milho, petúnia e tabaco. O estabelecimento desta como planta modelo preferencial ocorreu em 1986 quando foram publicados sua transformação genética mediada por T-DNA e o isolamento do primeiro gene (Stachel *et al.*, 1986). No ano de 2000, obteve-se o primeiro rascunho da seqüência de seu genoma, o que consolidou o uso desta como modelo (THE ARABIDOPSIS GENOME INITIATIVE, 2000). A evolução do número de trabalhos publicados foi tão grande que, atualmente, são produzidos mais de 20 artigos por dia útil mencionando arabidopsis (Bevan & Walsh, 2006).

Organismo modelo

Por definição, organismo modelo é uma espécie estudada extensivamente para o entendimento de um fenômeno biológico particular, com a expectativa que as descobertas possam facilitar o entendimento do fenômeno em outros organismos. Esta estratégia é possível porque princípios biológicos, como rotas metabólicas e regulatórias, e os genes que as codificam são conservados durante a evolução (Borém & Vieira, 2005). Os organismos modelo são utilizados não apenas para estudar fenômenos, mas também para desenvolver técnicas e identificar genes com maior facilidade.

O primeiro modelo utilizado em biologia molecular foi a bactéria *Escherichia coli*

(Riley & Labedan, 1997; Thomas, 1999; Karp *et al.*, 2002). Em eucariótas, *Saccharomyces cerevisiae* tem sido amplamente estudada, devido à facilidade e rapidez de crescimento (Kucharczyk & Rytka, 2001; Sutherland *et al.*, 2001). A mosca das frutas, *Drosophila melanogaster*, também é utilizada como modelo, sendo um organismo animal multicelular de fácil manipulação (Parsell & Lindquist, 1993; Steller, 1995; Adams *et al.*, 2000; Guelman *et al.*, 2006). *Caenorhabditis elegans* possui padrões de desenvolvimento bem definidos e pode facilmente ser avaliada em relação a anormalidades, sendo utilizada como modelo em estudos de desenvolvimento na biologia animal e humana (Brenner, 1974; The *C. elegans* Sequencing Consortium, 1998; Oh *et al.*, 2006; Pang *et al.*, 2006). Outros modelos usados na biologia humana incluem o ratinho (*Mus musculus*) e o anfíbio *Xenopus laevis*. Na área vegetal, tabaco, petúnia, milho, tomate e mais recentemente o arroz são alguns exemplos de espécies eventualmente usadas como modelos.

Entre as características idealizadas em um organismo modelo estão: pequeno tamanho, curto tempo de geração, alta acessibilidade, fácil manipulação, pequeno genoma, ampla conservação de mecanismos e importância econômica potencial. *A. thaliana* possui estas características à exceção de importância econômica comercial.

Biologia da espécie

A. thaliana é uma planta da família Brassicaceae e possui muitos ecótipos, dentre estes, Columbia, Landsberg e Wassilewskija se destacam na sua utilização em pesquisas científicas (Mewis *et al.*, 2005; Chen *et al.*, 2006). Esta espécie possui uma vasta distribuição pela Europa, Ásia e América do Norte (Alonso-Blanco & Koornneef, 2000; Hoffmann, 2002).

O ciclo de vida da arabidopsis, incluindo germinação, desenvolvimento, floração, maturação e formação de sementes, é de cerca

de seis semanas. Em torno de 20 dias tem-se a formação do botão floral, aos 30 dias visualiza-se a inflorescência e, aos 45 dias, ocorre o desenvolvimento das sementes, seguido do início da senescência (Boyes *et al.*, 2001).

As plantas se desenvolvem na forma de roseta que varia de 2 a 10 cm de diâmetro, dependendo das condições de crescimento. As raízes são do tipo axial e as folhas são cobertas por tricomas. As flores são compostas no verticilo externo por quatro sépalas verdes, quatro pétalas brancas, seis estames e um gineceu interno. As flores possuem um tamanho médio de dois milímetros. Os frutos são do tipo silíqua e, são produzidas milhares de sementes por planta (Meinke *et al.*, 1998).

Por que *Arabidopsis thaliana*?

Uma das vantagens de arabidopsis em relação as demais plantas diz respeito ao porte da planta que é muito pequeno. Este fato possibilita crescer milhares de plantas em espaços reduzidos como casas de vegetação ou mesmo câmaras de crescimento. Esta planta pode ser cultivada inclusive em placas de Petri o que facilita muito o trabalho e a condução de um grande número de plantas ao mesmo tempo.

Além disso, *A. thaliana* é uma espécie de reprodução rápida, autógama, com ciclo de vida curto e com grande produção de sementes, em torno de 5.000 por planta (Meinke *et al.*, 1998). O modo de reprodução autógama permite que genes recessivos possam ser acessados com maior facilidade.

O pequeno porte de planta aliado à facilidade de cultivo, hábito reprodutivo e ciclo de vida, resultam em um terceiro aspecto positivo, o custo de produção reduzido.

Um fator que foi decisivo no estabelecimento de arabidopsis como espécie modelo é o fato de ser possível sua transformação genética com *Agrobacterium tumefaciens* de maneira muito eficiente inclusive pela aspersão de suas flores com solução contendo a bactéria recombinante (Labra *et al.*, 2004). A maioria das espécies cultivadas

apresenta grandes dificuldades para transformação, sendo necessária a utilização de biobalística, um processo muito caro, ou pela própria *Agrobacterium tumefaciens* com a formação de calos. Estes dois processos apresentam baixa eficiência, problemas de regeneração de planta inteira e variação somaclonal (Larkin & Scowcroft, 1981; Labra *et al.*, 2004).

Outro aspecto a considerar é relativo ao tamanho do genoma da *A. thaliana*. Esta espécie possui um tamanho de genoma bastante reduzido quando comparado a espécies de importância comercial como arroz, sorgo, milho, cevada e trigo. Possui um genoma com cerca de 146 milhões de pares de base (Bevan & Walsh, 2006), cerca de quatro vezes menor que o arroz e 130 vezes menor que o do trigo, por exemplo, (Devos & Gale, 2000). A densidade gênica, ou seja, a porcentagem de genes por megabases do genoma é maior em *A. thaliana* quando comparada a outras espécies como arroz e milho. Em arabidopsis cerca de 85% do genoma é composto por genes propriamente ditos. Já em trigo menos de 1% do genoma é composto por genes, o resto são seqüências não codificantes. Este fato faz com que o sequenciamento, isolamento e, por conseqüência, o entendimento das funções de cada gene em *A. thaliana* possa ser realizado com maior rapidez e menor custo.

A maioria dos processos que ocorrem nas espécies de importância econômica comercial ocorre também em arabidopsis. A comparação entre os proteomas de arabidopsis e de arroz mostrou que 71% das proteínas previstas para o arroz apresentam similaridade a proteínas de arabidopsis (Bevan & Walsh, 2006). Esta similaridade sugere que as funções celulares e bioquímicas dos genes de arroz e outras culturas possivelmente possam ser estabelecidas a partir de experimentos conduzidos em arabidopsis. Deste modo, a determinação de relações ortólogas entre arabidopsis e plantas com grande importância econômica é uma forma rápida e fácil de se transferir a informação obtida em arabidopsis para culturas comerciais.

O consórcio estabelecido entre várias instituições com o objetivo de seqüenciar o genoma de arabidopsis construiu uma comunidade científica organizada. Diferentemente do que ocorre em outras espécies, os genes de arabidopsis não podem ser patenteados, o que aumenta a transparência e o acesso aos conhecimentos obtidos. Além disso, uma pletera de métodos e recursos para estudos nesta espécie foi desenvolvida. Entre estes, as populações contendo inserções de T-DNA e transposições, existem mais de 320 mil inserções seqüenciadas. As linhagens contendo estas inserções estão disponíveis e devem permitir a identificação da função de um grande número de genes. Outras populações que permitem a detecção de padrões de expressão ou de localização também já foram desenvolvidas. Além disso, estão disponíveis microarranjos (“microarrays”) representando quase a totalidade dos 26 mil genes de arabidopsis, e os dados obtidos estão sendo integrados. Os resultados de 1300 experimentos com microarranjos estão disponíveis nas bases de dados do TAIR e NASC. Estes recursos no estudo de arabidopsis abrem um leque bastante grande de potencialidades para o seu uso na pesquisa científica agrícola.

Exemplo de estudos

Muitos estudos vêm sendo realizados em *A. thaliana* nos mais diversos processos durante o desenvolvimento da planta. A espécie vem sendo usada como modelo tanto em estudos de crescimento e desenvolvimento, como nos processos de resposta a estresses bióticos e abióticos. Um estudo de importância para a área agrícola realizado em *A. thaliana* foi o processo de floração. Esse processo envolve uma complexa rede de vias de sinalização que regula a floração, sendo modulada pelas condições ambientais (Reeves & Coupland, 2000; Samach & Coupland, 2000; Araki, 2001; Mouradov *et al.*, 2002).

Inúmeros fatores ambientais controlam a indução à floração em arabidopsis como luz, temperatura, nutrientes, ácido giberélico

co, sendo o mais importante o fotoperíodo. A arábido-*opsis* é uma planta de dias longos (Corbesier *et al.*, 1996). Outras vias de sinalização à floração são percebidas por arábido-*opsis*, como a via de vernalização, onde a exposição à baixa temperatura acelera a sua floração (Sheldon *et al.*, 1999; Michaels & Amasino, 2000) e a via regulada pelo ácido giberélico que também acelera o ciclo (Wilson *et al.*, 1992; Putterill *et al.*, 1995; Blázquez *et al.*, 1998). Estudos conduzidos com *Arabidopsis thaliana* levaram à identificação de vários componentes de cada uma dessas vias e respectivas posições numa hierarquia de interações moleculares (Blázquez, 2000). A arábido-*opsis* é um sistema modelo excelente para se estudar esta complexidade, porque responde a muitos dos fatores ambientais que induzem a floração em outras espécies de plantas e as ferramentas necessárias para este estudo já estão bem desenvolvidas (Levy & Dean, 1998; Simpson & Dean, 2002).

Muitos dos componentes destas vias encontrados em arábido-*opsis*, também foram identificados em espécies com grande importância econômica comercial como, por exemplo, o gene LFY, para o qual foram encontrados genes homólogos em arroz (Chujo *et al.*, 2003), e o gene VRN2 que foi encontrado em trigo (Yan *et al.*, 2004).

Todas as vias de floração conduzem à ativação da transcrição do mesmo grupo de genes de identidade floral que agem nos primórdios dos órgãos florais (Pineiro & Coupland, 1998). O LFY é o primeiro dos genes de identidade floral conhecido a ser expresso e, diretamente, ativa genes à jusante da via. A importância do gene LFY foi confirmada por Weigel & Nilsson (1995) que o superexpressaram em *A. thaliana* fazendo com que a planta transgênica florescesse 12 dias antes da planta não transformada.

Existe em *A. thaliana* uma grande variação em crescimento e nas respostas ao ambiente nos seus diversos ecótipos fornecendo, portanto, grande fonte de diversidade (Bevan & Walsh, 2006). Assim, arábido-*opsis* tem sido usada para estudar a tolerância a

fatores abióticos. Um dos principais estresses é a deficiência hídrica, neste caso um dos avanços diz respeito aos DREBs (Dehydration-Responsive Element Binding), os quais são fatores de transcrição que se ligam aos promotores de genes específicos induzindo a expressão destes em resposta a estresses como déficit hídrico, salinidade e temperatura (Kasuga *et al.*, 1999). O efeito dos DREBs foi observado por Liu *et al.* (1998) que superexpressaram o gene DREB em *A. thaliana*. A planta transgênica apresentou maior sobrevivência em condição de seca e baixa temperatura quando comparada à planta controle. Em condição de estresse por frio, a sobrevivência foi quase de 84% nas plantas superexpressando DREB, enquanto todas as plantas controle morreram. Este mesmo comportamento foi observado no estresse causado por déficit hídrico onde as plantas transformadas obtiveram uma sobrevivência de 44% e as plantas não transformadas não apresentaram sobreviventes.

No estudo dos DREBs, gerou-se não só o conhecimento do processo em si, mas este foi aplicado de maneira prática. Diversas instituições estão envolvidas em pesquisas com o gene DREB no caráter de tolerância ao déficit hídrico. Como exemplos, a Universidade de Cornell, nos Estados Unidos, está desenvolvendo cultivares de arroz resistentes à seca, a Universidade de Missouri, também nos Estados Unidos, está desenvolvendo plantas transgênicas de soja e o CIMMYT (Centro Internacional de Melhoramento de Milho e Trigo) no México, já transferiu o gene DREB, isolado inicialmente em *A. thaliana*, para o genoma do trigo. As plantas de trigo transformadas geneticamente que receberam o gene DREB de arábido-*opsis* apresentaram uma tolerância ao déficit hídrico muito superior as plantas não transformadas (Pellegrineschi *et al.*, 2006).

Além da estratégia de isolar em arábido-*opsis* genes de interesse e transferi-los para outras espécies induzindo maior tolerância a estresses abióticos, outra estratégia em uso é tentar encontrar genes homólogos em outras espécies. Por exemplo, a partir

do gene *DREB* de arábido-opsis encontrou-se um gene homólogo em arroz, denominado de *Oryza sativa DREB (OsDREB)*. Este gene isolado de arroz foi transferido para arábido-opsis com objetivo de testar a sua função, comparando se a função do gene isolado em arábido-opsis apresentava a mesma função do gene homólogo em arroz. Para realizar este estudo utilizaram-se plantas de *A. thaliana* transformadas com o gene *OsDREB*, plantas superexpressando *DREB* e plantas não transformadas. Os resultados mostraram que o gene *OsDREB* isolado em arroz acarretou uma maior sobrevivência das plantas de arábido-opsis, embora de uma maneira menos expressiva quando comparada às plantas superexpressando o gene *DREB*, mas muito superior ao controle tanto no estresse por frio quanto por salinidade (Dubouzet *et al.*, 2003). No trabalho realizado por Ping *et al.* (2005), o gene *OsDREB* identificado a partir do gene *DREB* de arábido-opsis foi transferido para o tabaco, aumentando a tolerância deste ao frio. Este fato é importante ao se considerar que um dos principais problemas do cultivo do tabaco no Sul do Brasil são as baixas temperaturas.

Outro exemplo, da utilização de conhecimento obtido em arábido-opsis em cultivares de espécies com interesse comercial relacionado com tolerância a fatores abióticos, é o do aumento da tolerância à salinidade em tomate. O gene *AtNHX*, isolado em arábido-opsis por Apse *et al.* (1999) em estudos sobre o caráter tolerância à salinidade, foi transferido para uma cultivar de tomate (Zhang & Blumwald, 2001). As plantas de tomate transformadas com o gene *AtNHX* apresentaram sobrevivência muito maior quando comparada àquelas de tomate comum em condições de excesso de salinidade no solo. É importante salientar que, neste caso, o excesso de sal é acumulado na folha e não no fruto, o que garante a boa qualidade do mesmo. Atualmente, cerca de um terço das terras agricultáveis do mundo apresentam níveis de salinidade que afetam o desenvolvimento dos cultivos (Bonetti, 2005).

O desenvolvimento de genótipos mais eficientes na utilização dos recursos ambientais tem se tornado objetivo nas pesquisas agrícolas. Entre os recursos mais limitantes encontra-se o fósforo. O entendimento do funcionamento da percepção e sinalização das limitações deste pelas plantas, bem como dos genes envolvidos no processo de aclimação podem permitir a manipulação destes e desenvolvimento de genótipos mais tolerantes a deficiência. Em decorrência das facilidades já citadas anteriormente, arábido-opsis tem sido utilizada em diversos estudos genéticos buscando identificar genes envolvidos na resposta à limitação de fósforo (Poirier *et al.* 1991, Trull & Deikman, 1998; Chen *et al.*, 2000; Sánchez-Calderón *et al.*, 2006). Entre os genes identificados, destacam-se aqueles com possível ação sinalizadora, como *phr1* (Rubio *et al.*, 2001), *pdr2* (Delatorre *et al.*, 2004) e *lpi1* (Sánchez-Calderón *et al.*, 2006). Mais de uma dezena de transportadores de fosfato de alta afinidade também teve seus genes identificados em arábido-opsis, e a expressão de um deles em tabaco gerou significativo aumento na absorção e acúmulo de fósforo (Mitsukawa *et al.*, 1997). Outro mutante identificado em arábido-opsis, *pdr1*, apresenta redução na expressão de mais de vinte genes envolvidos na resposta a limitação de fosfato e possui maior sensibilidade aos níveis de nitrato (Delatorre, 2002), sugerindo integração dos sinais nutricionais. A elucidação dos genes envolvidos na sinalização e da inter-relação entre os mesmos permitirão identificar alvos para manipulação em plantas de importância agrícola.

Perspectivas

São muitas as possibilidades de uso do conhecimento adquirido em *A. thaliana* nas espécies agrícolas. O grande desafio que surge a partir de agora é elucidar a função de cada um dos 26.000 genes de arábido-opsis e, a partir dessas descobertas, esclarecer como funcionam e interagem as mais diversas rotas metabólicas e, qual a relação que estas pos-

suem com os processos fisiológicos da planta. Estes resultados poderão ser transferidos para espécies de importância econômica agrícola, permitindo o desenvolvimento de cultivares cada vez mais eficientes e produtivas, mesmo em ambientes adversos ao seu cultivo. Pode-se dizer que *Arabidopsis* tem para a agronomia o mesmo papel e importância que a mosca da fruta (*Drosophila*) tem para a biologia humana.

AGRADECIMENTOS

As pesquisas conduzidas por Carla Andrea Delatorre recebem apoio financeiro do CNPq e FAPERGS. Adriano Alves da Silva recebe bolsa de estudos do CNPq.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, M.D. *et al.* (2000) - The genome sequence of *Drosophila melanogaster*. *Science* 287, 5461, 2185-2195.
- Alonso-Blanco, C. & Koornneef, M. (2000) - Naturally occurring variation in *Arabidopsis*: an underexploited resource for plant genetics. *Trends Plant Science* 1, 5: 22-29.
- Apse, M.P. *et al.* (1999) - Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. *Science* 5431, 285: 1256-1258.
- Arabidopsis* Home Acesso em 05 de Janeiro, 2006. Online. Disponível em <http://www.arabidopsis.org/info/aboutarabidopsis.jsp>
- Araki, T. (2001) - Transition from vegetative to reproductive phase. *Current Opinion in Plant Biology* 1, 4, 63-68.
- Bevan, M. & Walsh, S. (2006) - The *Arabidopsis* genome: a foundation for plant research. *Genome Research* 12, 15: 1632-1642.
- Blázquez, M.A. *et al.* (1998) - Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the LEAFY promoter. *The Plant Cell* 5, 10: 791-800.
- Blázquez, M.A. (2000) - Flower development pathways. *Journal of Cell Science* 20, 113: 3547-3548.
- Bonetti, L.P. (2005) - *Biotecnologia: Transgênicos contra fatores abióticos*. Acesso em 05 de Janeiro, 2006. Online. Disponível em <http://www.cotrisoja.com.br/artigos/art-2005-07-04.html>.
- Borém, A. & Vieira, M.L.C. (2005) - *Glossário de biotecnologia*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 183p.
- Boyes, D.C. *et al.* (2001) - Growth stage-based phenotypic analysis of *Arabidopsis*: A model for high throughput functional genomics in plants. *The Plant Cell* 7, 13: 1499-1510.
- Brenner, S. (1974) - Genetics of *Caenorhabditis elegans*. *Genetics* 1, 77, 71-94.
- Chen, D. *et al.* (2000) - Conditional identification of phosphate-starvation-response mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 1, 211: 13-22.
- Chen, M.J. *et al.* (2006) - Delayed flowering, an *Arabidopsis* gene that acts in the autonomous flowering promotion pathway and is required for normal development. *Journal of Integrative Plant Biology* 1, 48: 27-34.
- Chujo, A. *et al.* (2003) - Partial Conservation of LFY Function between Rice and *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology* 12, 44: 1311-1319.
- Corbesier, L. *et al.* (1996) - Design in *Arabidopsis thaliana* of a synchronous system of floral induction by one long day. *The Plant Journal* 6, 9: 947-952.
- Delatorre, C.A. (2002) - *Phosphate-deficiency response: understanding the signaling pathway*. Dissertação de Doutorado, Universidade da Califórnia, Davis, 158 pp.
- Delatorre, C. A. *et al.* (2004) - *Arabidopsis pdr2* reveals a phosphate-sensitive checkpoint in root development. *The Plant Journal* 6, 37: 801-814.
- Devos, K.M. & Gale, M.D. (2000) - Genome relationships: The grass model in current research. *The Plant Cell* 5, 12: 637-646.

- Dubouzet, J.G. *et al.* (2003) - OsDREB genes in rice, *Oryza sativa* L., encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression. *The Plant Journal* 4, 33, 751-763.
- Guelman, S. *et al.* (2006) - Host cell factor and an uncharacterized SANT domain protein are stable components of ATAC, a novel dAda2A/dGcn5-containing histone acetyltransferase complex in *Drosophila*. *Molecular and Cellular Biology* 3, 26, 871-882.
- Hoffmann, M.H. (2002) - Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). *Journal Biogeography* 4, 29, 125-34.
- Karp, P.D. *et al.* (2002) - The ecoCyc database. *Nucleic Acids Research* 1, 30, 56-58.
- Kasuga, M. *et al.* (1999) - Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nature biotechnology* 3, 17, 287-291.
- Kucharczyk, R. & Rytka, J. (2001) - *Saccharomyces cerevisiae* - a model organism for the studies on vacuolar transport. *Acta Biochimica Polonica* 48, 4, 1025-1042.
- Labra, M. *et al.* (2004) - Genomic stability in *Arabidopsis thaliana* transgenic plants obtained by floral dip. *Theoretical and Applied Genetics* 109, 7, 1512-1518.
- Laibach, F. (1943) - *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als object fur genetische und entwicklungsphysiologische untersuchungen. *Botanic Archives* 44, 439-455.
- Larkin, P.J. & Scowcroft, W.R. (1981) - Somaclonal variation: a novel source of variability from cell cultures for plant improvement. *Theoretical and Applied Genetics* 60, 4, 197-214.
- Levy, Y.Y. & Dean, C. (1998) - Control of flowering time. *Current Opinion in Plant Biology* 1, 1, 49-54.
- Liu, Q. *et al.* (1998) - Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 10, 8, 1391-1406.
- Meinke, D.W. *et al.* (1998) - *Arabidopsis thaliana*: A Model Plant for Genome Analysis. *Science* 5389, 282, 662-682.
- Meyerowitz, E.M. (2001) - Prehistory and history of *Arabidopsis* research. *Plant Physiology* 125, 1, 15-19.
- Mewis, I. *et al.* (2005) - Major signaling pathways modulate *Arabidopsis* glucosinolate accumulation and response to both phloem-feeding and chewing insects. *Plant Physiology* 138, 2, 1149-1162.
- Michaels, S.D. & Amasino, R.M. (2000) - Memories of winter: vernalization and the competence to flower. *Plant Cell Environment* 23, 11, 1145-1153.
- Mitsukawa, N. *et al.* (1997) - Overexpression of an *Arabidopsis thaliana* high-affinity phosphate transporter gene in tobacco cultured cells enhances growth under phosphate-limited conditions. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 94, 13, 7098-7102.
- Mouradov, A. *et al.* (2002) - Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity. *The Plant Cell* supplement, 14, 111-130.
- Oh, S.W. *et al.* (2006) - Identification of direct DAF-16 targets controlling longevity, metabolism and diapause by chromatin immunoprecipitation. *Nature Genetics* 38, 2, 251-257.
- Pang, K.C. *et al.* (2006) - Rapid evolution of noncoding RNAs: lack of conservation does not mean lack of function. *Trends in Genetics*, 22, 1, 1-5.
- Parsell, D.A. & Lindquist, S. (1993) - The function of heat-shock proteins in stress tolerance - degradation and reactivation of damaged proteins. *Annual Review of Genetics* 27, 1, 437-496.
- Pellegrineschi, A. *et al.* (2004) - *In quest for drought-tolerant varieties, CIMMYT shows first transgenic wheat field trials in Mexico*. Acesso em 05 Janeiro,

2006. Online. Disponível em <http://www.cimmyt.org/english/webp/support/news/dreb.htm>.
- Pineiro, M. & Coupland, G. (1998) - The control of flowering time and floral identity in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 117, 1: 1-8.
- Ping, L. *et al.* (2005) - *OsDREB1* gene from rice enhances cold Tolerance in Tobacco. *Tsinghua Science and Technology* 10, 4: 478-483.
- Poirier, Y. *et al.* (1991) - Mutant of *Arabidopsis* deficient in xylem loading of phosphate. *Plant Physiology* 97, 3: 1087-1093.
- Putterill, J. *et al.* (1995) - The *CONSTANS* gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell* 80, 3, 847-857.
- Rédei, G.P. (1975) - *Arabidopsis* as a genetic tool. *Annual Review of Genetics* 9, 1: 111-127.
- Reeves, P.H. & Coupland, G. (2000) - Response of plant development to environment control of flowering by daylength and temperature. *Current Opinion in Plant Biology* 3, 1: 37-42.
- Riley, M. & Labedan, B. (1997) - Protein evolution viewed through *Escherichia coli* protein sequences: introducing the notion of a structural segment of homology, the module. *Journal of Molecular Biology* 268, 5: 857-68.
- Rubio, V. *et al.* (2001) - A conserved MYB transcription factor involved in phosphate starvation signaling both in vascular plants and in unicellular algae. *Genes & Development* 15, 16: 2122-2133.
- Samach, A. & Coupland, G. (2000) - Time measurement and control of flowering in plants. *Bioessays* 22, 1: 38-47.
- Sánchez-Calderón, L. *et al.* (2006) - Characterization of *low phosphorus insensitive* mutants reveals a crosstalk between low phosphorus-induced determinate root development and the activation of genes involved in the adaptation of *Arabidopsis* to phosphorus deficiency. *Plant Physiology* 140, 3: 879-889.
- Simpson, G.C. & Dean, C. (2002) - *Arabidopsis* the rosetta stone of flowering time? *Science* 296, 5566: 285-289.
- Sheldon, C.C. *et al.* (1999) - The FLF MADS box gene : a repressor of flowering in *Arabidopsis* regulated by vernalization and methylation. *The Plant Cell* 11, 3: 445-458.
- Stachel, S.E. *et al.* (1986) - Generation of single-stranded T-DNA molecules during the initial stages of T-DNA transfer from *Agrobacterium tumefaciens* to plant cells. *Nature* 322, 6081: 706-712.
- Steller, H. (1995) - Mechanisms and genes of cellular suicide. *Science* 267, 5203: 1445-1449.
- Sutherland, C. *et al.* (2001) - *Saccharomyces cerevisiae* - a model organism to investigate the mammalian AMP-activated protein kinase system. *Yeast* 18, 1: 191-191.
- The *Arabidopsis* Genome Initiative. (2000) - Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408, 8692: 796-815.
- The *C. elegans* Sequencing Consortium. (1998) - Genome sequence of the nematode *C. Elegans*: A platform for investigating biology. *Science* 282, 5396: 2012-2046.
- Thomas, G.H. (1999) - Completing the *E. coli* proteome: a database of gene products characterised since the completion of the genome sequence. *Bioinformatics* 15, 10: 860-861.
- Trull, M.C. & Deikman, J. (1998) - An *Arabidopsis* mutant missing one acid phosphatases isoform. *Planta* 206, 4: 544-550.
- Yan, L. *et al.* (2004) - The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor downregulated by vernalization. *Science* 303, 5664: 1640-1644.
- Web of science. Acesso em 24 de abril. 2007. Online. Disponível em <http://www.webofscience.com.br>.
- Weigel, D. & Nilsson, O. (1995) - A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants. *Nature* 377, 6549: 495-500.

Wilson, R.N. *et al.* (1992) - Gibberelin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days. *Plant Physiology* 100, 1, 403-408.

Zhang, H. & Blumwald, E. (2001) - Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nature biotechnology* 19, 8, 765-768.