

Loci de caracteres cuantitativos asociados con tolerancia a déficit hídrico en *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

Quantitative trait loci associated with water deficit tolerance in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

Gutiérrez-Díez A¹, GE Salinas-García¹, L Iracheta-Donjuan², JA Torres-Castillo¹, N Mayek-Pérez³

Resumen. La localización de genes y loci de caracteres cuantitativos (QTLs) en una especie modelo permite conocer la organización de su genoma y la posibilidad para aislar y clonar genes de importancia agronómica. Setenta y tres líneas endogámicas recombinantes (LERs) derivadas de la cruce entre los ecotipos Columbia (Col) x Landsberg *erecta* (Ler) de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. se cultivaron en invernadero en condiciones de humedad del suelo contrastantes (riego y déficit hídrico). Durante su crecimiento se midieron algunas características fenológicas (días al inicio de la floración) y del crecimiento de las plantas (altura y número de nudos y de hojas por planta). Diferencias significativas en altura y número de nudos por planta se observaron entre LERs. Con base en las variables medidas y los datos de segregación depositados en el Proyecto AAtDB (Base de Datos de *Arabidopsis thaliana*; Boston, EUA) se construyó un mapa de ligamiento, y se localizaron QTLs asociados con la expresión de dichas características. El mapa de ligamiento incluyó 120 loci distribuidos en cinco grupos de ligamiento con longitud total de 2094 cM. Un QTL asociado con la altura de planta en condiciones de déficit hídrico se localizó entre los loci *ga2* y *O818* del grupo de ligamiento 1. El locus *ga2* se asocia con la producción de ácido giberélico en plantas.

Palabras clave: *Arabidopsis*; Déficit hídrico; Grupos de ligamiento; Mapa de ligamiento; CLCs.

Abstract. Gene and quantitative trait loci (QTLs) localization in a model species allow to know their organization in the genome, and the possibility for the isolation and cloning of genes with agronomic importance. Seventy-three recombinant inbred lines (RILs) derived from the cross of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. ecotypes Columbia (Col) x Landsberg *erecta* (Ler) were grown in a greenhouse under contrasting soil moisture conditions (irrigated and water deficits). During their growth, some phenological (days to flowering) and plant growth traits (plant height, and number of nodes and leaves per plant) were measured. Significant differences for plant height and nodes per plant were found among RILs. Based on measured traits and segregating data deposited on the Project AAtDB (An *Arabidopsis thaliana* Database; Boston, USA) we constructed one linkage map and mapped QTLs associated with the traits mentioned above. The linkage map included 120 loci distributed in five linkage groups, with a total length of 2094 cM. One QTL associated with plant height under water stress was located between loci *ga2* and *O818* in the linkage group 1. Locus *ga2* is related with gibberellic acid production in plants.

Keywords: *Arabidopsis*; Water deficits; Linkage groups; Linkage mapping, QTLs.

¹ Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). Facultad de Agronomía. Laboratorio de Biotecnología. Francisco Villa s/n, Col. Ex-Hacienda El Canadá, C.P. 66054, Escobedo; N.L., México. Tel. 5-81-1340-4399 ext. 3517.

² Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Campo Experimental Rosario Izapa. Tapachula, Chiapas, México.

³ Centro de Biotecnología Genómica-Instituto Politécnico Nacional. Blvd. del Maestro s/n esq. Elías Piña, Col. Narciso Mendoza, C.P. 88710, Reynosa, Tamaulipas, México.

Address Correspondence to: Adriana Gutiérrez-Díez. Tel.: 5-81-1340-4399 ext. 3517, e-mail: mcgudiez@aol.com

Recibido / Received 21.I.2012. Aceptado / Accepted 20.IV.2012.

INTRODUCCIÓN

La identificación de genes que rigen los caracteres cuantitativos en los principales cultivos ha sido lenta debido en parte al tamaño de sus genomas (Briggs, 1992). La planta *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. es un modelo de estudio en biología molecular debido a su genoma pequeño (125 Mb) (AGI, 2000), su fácil cultivo en espacios pequeños, y su ciclo biológico relativamente corto. Por ello, *A. thaliana* es un modelo también para el análisis genético de caracteres cuantitativos. Dicha especie vegetal ($n = 5$) pertenece a la familia de las crucíferas y crece en forma silvestre con un ciclo biológico anual en zonas con temperaturas moderadas. Algunas variantes comunes de *A. thaliana* incluyen la respuesta diferencial a la longitud del día, vernalización y dormancia, entre otros atributos morfológicos y fisiológicos (Rédei, 1992). *Arabidopsis* se ha utilizado para el análisis genético desde hace más de 40 años, aunque las primeras investigaciones se iniciaron por Friedrich Laibach en 1907 (Clarke y Dean, 1994). La especie muestra algunas características favorables tales como la producción de altas cantidades de semillas; cultivo en condiciones controladas (ej., de laboratorio en cajas Petri con papel de filtro); rápido desarrollo; variabilidad en la respuesta al fotoperíodo; fácil cruzamiento, con fertilidad completa de los híbridos; pocos cromosomas, y factibilidad para el aislamiento de mutaciones inducidas y espontáneas (Rédei, 1992).

El análisis molecular de *Arabidopsis* ha producido una gran cantidad de investigaciones sobre la manipulación del ambiente y, por lo tanto, del fenotipo. Chang et al. (1988) desarrollaron uno de los primeros mapas de ligamiento de *A. thaliana* utilizando marcadores moleculares RFLP (Polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción), donde asignaron genes en fragmentos de ADN con una longitud menor a 2 cM (Chang et al., 1988; Rédei, 1992). En trabajos previos, se han identificado genes en *Arabidopsis* asociados con caracteres de herencia cuantitativa tales como la tolerancia a los metales pesados (Zhou y Goldsbrough, 1995). También, se ha determinado la inestabilidad o estabilidad de genes en plantas transgénicas (Aspuria et al., 1995). A la fecha no se han identificado genes o loci de caracteres cuantitativos (QTLs) asociados con la resistencia al estrés hídrico.

A partir del cruzamiento de los ecotipos Columbia x Landsberg *erecta* en *Arabidopsis* se generó una población de líneas recombinantes (Lister y Dean, 1993). El ecotipo Landsberg *erecta* porta la mutación *erecta* por lo que su altura de planta es corta y su porte erecto, mientras que Columbia presenta el gen silvestre que produce plantas con mayor altura y menos compactas. Las líneas recombinantes derivadas de dicha cruce segregan para un amplio rango de caracteres cuantitativos tales como la altura de planta; tamaño de roseta; número y forma de hojas; días a floración; etc. Los datos fenotípicos

en dicha población de líneas recombinantes pueden utilizarse en combinación con datos obtenidos a partir del análisis con marcadores moleculares de ADN. La combinación de dichos datos es útil para determinar la localización de genes de interés y QTLs asociados con los mismos, así también como para identificar y caracterizar genes y QTLs asociados con tolerancia a factores adversos como la sequía y la salinidad (Quesada et al., 2002; Ungerer et al., 2003; Weining et al., 2003; Fritz Gerald et al., 2006; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2007; McKay et al., 2008; Harb et al., 2010). Los datos moleculares para esta población están disponibles en la base de datos del proyecto de cartografía de *A. thaliana*, denominado AAtDB. Esta base de datos se puede consultar en internet (Lister y Dean, 1993).

La localización de genes de interés agronómico y los QTLs asociados a ellos en una especie modelo tiene relevancia científica, tanto en términos del avance en el conocimiento de la organización de los genomas vegetales como en su aplicación para facilitar el aislamiento y la clonación de genes de importancia. En este caso, aunque se sabe mucho sobre las características importantes para la adaptación a un ambiente en particular, poco se sabe acerca de la genética y la evolución de la adaptación a la sequía. Los fitomejoradores se han enfocado en el entendimiento de las bases genéticas y fisiológicas de las diferencias en la respuesta a la sequía en plantas cultivadas, pero la identificación de los polimorfismos asociados a su expresión es limitada dada la escasa información genómica disponible en la mayoría de las especies cultivadas. En contraste, en *A. thaliana*, donde concurren la mayoría de las herramientas genómicas para facilitar la clonación de QTLs, la investigación principalmente se enfoca en el entendimiento de las bases moleculares de la aclimatación a la sequía. A diferencia de lo que ocurre en plantas cultivadas, se pone poca atención en las características que reflejen adaptación. Se han efectuado pocos estudios para determinar características candidatas de adaptación o tolerancia a la sequía y/o salinidad en *A. thaliana* utilizando accesiones naturales, poblaciones para el mapeo y líneas casi isogénicas (Quesada et al., 2002; Weining et al., 2003; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2007; McKay et al., 2008; Harb et al., 2010).

Los objetivos de este trabajo fueron 1) determinar la respuesta al déficit hídrico en términos de la expresión de varias características fenotípicas, en una población de líneas recombinantes de *A. thaliana* en condiciones controladas, y 2) localizar QTLs asociados a la expresión de características fenotípicas relacionadas con la tolerancia al déficit hídrico en *A. thaliana*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Germoplasma. El germoplasma consistió de 73 líneas endogámicas recombinantes (LERs) F_8 de *A. thaliana* derivadas de la cruce entre los ecotipos Columbia (Col) x Landsberg

erecta (Ler) (Lister y Dean, 1993). La semilla del germoplasma fue proporcionada por el 'Nottingham *Arabidopsis* Stock Center' (NASC, 2011) de Nottingham, Inglaterra.

Experimento en invernadero. El experimento se condujo en condiciones de invernadero en la Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de Nuevo León ubicado en Marín, México (25° 23' N; 100° 02' O, 400 msnm). Las LERs se sembraron en bandejas de plástico que contenían una mezcla de sustrato de 'peat moss', vermiculita y perlita en partes iguales. El germoplasma se aleatorizó en un diseño de bloques completos al azar con arreglo factorial en parcelas divididas con cuatro repeticiones. Las parcelas grandes fueron los niveles de humedad y las chicas las LERs. La unidad experimental fue una semilla de una LER sembrada en un pozo de la bandeja. Las plantas se regaron por capilaridad cada 48 h. Durante los primeros 14 días después de la siembra (dds), se aplicó la solución de Peters 20-20-20 de NPK con el agua de riego y, posteriormente, la fórmula 9-45-15 de NPK hasta los 21 dds. Dichas soluciones se aplicaron a razón de 1 g/L en ambos casos. A los 21 días de la siembra se establecieron dos tratamientos de humedad en el suelo: con y sin (control) estrés hídrico, cada uno con dos repeticiones. Las plantas control se mantuvieron con la humedad del sustrato a capacidad de campo por el resto del experimento mediante riegos cada 48 h. Las plantas expuestas a condiciones de estrés hídrico fueron regadas hasta los 21 dds; luego se suspendió el riego por 9 d y se alcanzó el punto de marchitez permanente. Inmediatamente después, se aplicó un riego de recuperación a capacidad de campo; luego las plantas fueron regadas a capacidad de campo cada nueve días a partir del inicio de los tratamientos y así se mantuvieron hasta su cosecha. Las temperaturas medias máximas y mínimas durante el desarrollo del experimento en invernadero fueron 35,6/22,8 °C, respectivamente. Durante el experimento se determinaron los días a la primera flor; a la cosecha, se midieron la altura de las plantas (cm) y el número de nudos y de hojas por planta.

Análisis estadístico. Los datos de invernadero se analizaron usando ANOVA. En los casos en que el ANOVA detectó diferencias significativas ($p < 0,05$) se calculó el valor de Tukey para la comparación de medias. En la construcción del mapa de ligamiento y localización de QTLs se utilizaron los datos de segregación depositados en la base de datos AAtDB ('An *Arabidopsis thaliana* Database; Boston, EUA). La construcción del mapa de ligamiento se realizó con un valor LOD de 2.0 con el uso del programa MapMaker/Exp 3.0 (Lincoln et al., 1993a), los comandos utilizados fueron: "group", "compare", "make chromosome", "anchor", "assign" y "frame". La distancia genética se determinó por la función de Kosambi. La localización de los QTLs se realizó con el programa MapMaker/QTL versión 1.1 (Lincoln et al., 1993b), con cada variable se utilizó el comando "scan" con un LOD de 2.0, y 3.0; para los QTL identificados se utilizaron los comandos "scan", "show peaks" y "map".

RESULTADOS

El análisis de varianza no mostró diferencias significativas entre ambientes (riego, déficit hídrico), ni en la interacción ambientes x líneas para ninguna variable medida. Solo entre LERs se detectaron diferencias significativas ($p < 0,01$) para altura de planta y número de nudos por planta ($p < 0,05$) (Tabla 1). La LER con mayor altura de planta fue N1926 (16,8 cm), mientras que N1994 presentó la menor altura (3,4 cm). La LER con el mayor número de nudos fue N1909 (10) mientras que el menor valor para esta variable se registró en N1974 (6).

El mapa de ligamiento consistió de 120 loci agrupados en cinco grupos de ligamiento (GL), con una longitud de 2094 centiMorgans (cM), y un promedio de 24 marcadores por GL (Fig. 1). La distancia promedio entre marcadores fue de 17,45 cM. Se detectó un QTL entre los loci *ga2* y *O818* con un valor LOD de 2,17 en el GL 1, asociado con la altura de

Tabla 1. Cuadrados medios del análisis de varianza de las variables medidas en líneas endogámicas recombinantes de *A. thaliana* Col x Ler.

Table 1. Mean squares of the analysis of variance of the measured variables in recombinant endogamic lines of *A. thaliana* Col x Ler.

Variable	Fuente de variación						
	Repeticiones (1) ¹	Ambiente (1)	Error A (1)	Líneas (72)	Interacción (72)	Error B (140)	CV ³ (%)
Altura de planta	7,14	75,41	2,06	34,33** ²	7,67	7,18	33,3
Días a floración	15,47	6,25	43,09	66,29	66,14	61,47	21,1
Número de nudos	0,14	5,37	1,56	1,18 * ²	0,80	0,83	34,6
Número de hojas	0,90	14,12	39,22	14,86	12,75	15,56	32,3

¹ Los números entre paréntesis indican los grados de libertad de cada fuente.

² * Significativo ($p \leq 0,05$), ** Significativo ($p \leq 0,01$).

³ CV = Coeficiente de variación.

planta en condiciones de deficiencia hídrica; el QTL estuvo a 172 cM del extremo superior de dicho GL (Fig. 2). Los valores LOD de los marcadores en el GL 1 muestran un 'pico' mayor al valor mínimo de 2, que ratifica la presencia del QTL asociado con la característica de interés (Fig. 3).

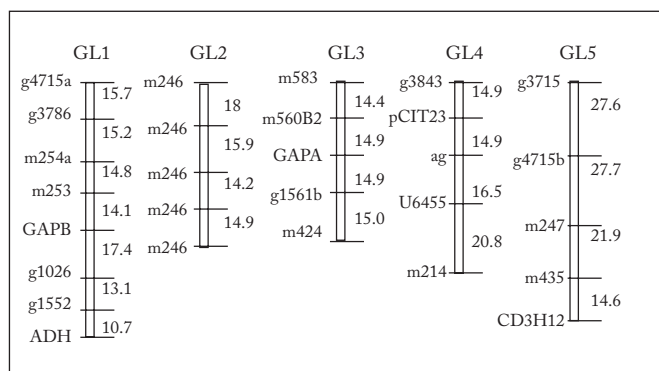


Fig. 1. Mapa de ligamiento de *A. thaliana* Col x Ler. A la izquierda están los marcadores de los grupos de ligamiento y a la derecha las distancias genéticas (cM).

Fig. 1. Ligament maps of *A. thaliana* Col x Ler. Markers of ligament groups or genetic distances (cM) are shown to the left or to the right, respectively.

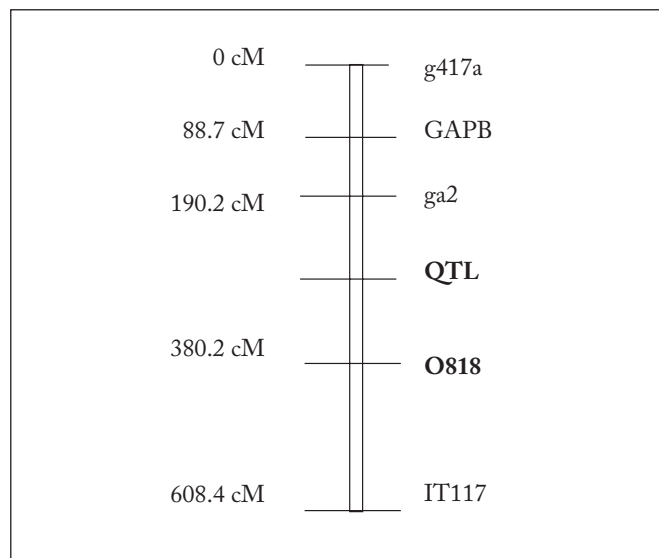


Fig. 2. Localización del QTL asociado con la altura de planta bajo estrés hídrico en el grupo de ligamiento 1 de *A. thaliana* Col x Ler. A la izquierda están las distancias genéticas y a la derecha, los marcadores moleculares identificados.

Fig. 2. Location of the QTL associated with plant height under water stress in the ligament group 1 of *A. thaliana* Col x Ler. Genetic distances or the identified molecular markers are shown to the left or to the right, respectively.

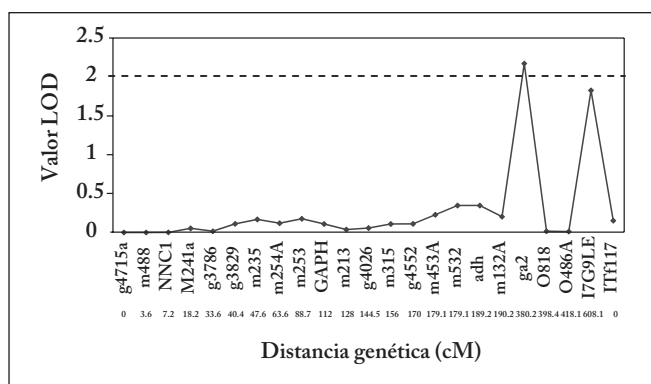


Fig. 3. Valores LOD de los marcadores del grupo de ligamiento 1 de *A. thaliana* Col x Ler.

Fig. 3. LOD values of markers of the ligament group 1 in *A. thaliana* Col x Ler.

DISCUSIÓN

En este trabajo no se detectaron diferencias significativas entre las condiciones de humedad del suelo en las que se cultivaron las LERs de *A. thaliana* en cuanto a las características del crecimiento de plantas medidas en condiciones controladas. Esto sugiere que las condiciones de humedad experimentales no fueron lo suficientemente contrastantes como para permitir detectar diferencias en el crecimiento y/o desarrollo de *A. thaliana* bajo dichas condiciones. Sin embargo, los resultados indican que la mayor proporción de la variación en la altura de planta de la población de LERs F_8 de Columbia X Landsberg *erecta* se explica por el QTL localizado entre los marcadores *ga2* y *O818*. Esto es debido a que la presencia del QTL incrementó la altura en 6,2 cm en *A. thaliana* y explicó 71% de la varianza de la característica en la población de LERs.

El grupo de LERs de *Arabidopsis* estudiado en este trabajo proviene de la cruce de los ecotipos Landsberg *erecta* (portador de la mutación *erecta* y con plantas de altura baja y porte erecto) y Columbia (gen silvestre que produce plantas altas y poco compactas). Este grupo, bajo las condiciones experimentales de prueba, segregó efectivamente para las cuatro características cuantitativas medidas (Lister y Dean, 1993), aunque sólo significativamente para la altura de planta y el número de nudos por planta. También se identificó un QTL asociado con una característica relacionada con la tolerancia a la deficiencia hídrica. Esto también se ha detectado en trabajos previos no sólo para sequía sino también para otros factores adversos como la salinidad del suelo (Quesada et al., 2002; Ungerer et al., 2003; Weining et al., 2003; Fritz Gerald et al., 2006; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2007; McKay et al., 2008; Harb et al., 2010).

El locus *ga2* se asocia con la producción de ácido giberélico en *A. thaliana*. Se ha demostrado que este locus controla la sintasa de ent-kaureno, que participa en la ruta biosintética de las giberelinas (Yamaguchi-Shinozaki et al., 1998). El ácido giberélico es una giberelina, un di-terpeno que participa en el control de algunos aspectos del crecimiento de las plantas, entre los que se destacan la germinación de las semillas, el alargamiento del vástago y/o el desarrollo floral (Hedden y Kamiya, 1997). Precisamente su implicación en el alargamiento del vástago se traduce en una mayor altura de las plantas y esto a su vez, en una mayor producción de nudos en el tallo.

Uno de los primeros trabajos que combinó el mapeo clásico con el apoyo de estrategias de marcadores moleculares de ADN (RFLPs) fue el de Taji et al. (1999). Estos autores mapearon 25 genes inducibles en respuesta a la deshidratación en una población segregante de *A. thaliana*. Posteriormente, Juenger et al. (2005) identificaron, en una población segregante derivada de la cruce entre los ecotipos Landsberg *erecta* (*Ler*) x Islas Cabo Verde (*Cvi*), cinco QTLs que afectaban la fecha de floración, y otros cinco que afectaban la proporción de isótopos estables de C ($\delta^{13}\text{C}$) (ambos mecanismos de evitación a la sequía). Estos QTLs estaban ubicados en dos regiones genómicas de *A. thaliana* lo que sugiere la existencia de relaciones pleiotrópicas potenciales e interacciones QTL – QTL entre ambas características. Posteriormente, se demostró que los QTLs asociados con $\delta^{13}\text{C}$ tenían efectos alélicos en la expresión de la conductancia estomática, y luego en la eficiencia transpiratoria y la pérdida de agua por la planta. Por su parte, a partir de LERs derivadas de la cruce entre los ecotipos Tsu-1 x Kas-1, McKay et al. (2008) reportaron efecto citoplásmico en la respuesta de tolerancia a la sequía, así como dos QTLs para $\delta^{13}\text{C}$. Adicionalmente, Quesada et al. (2002) detectaron (1) once QTLs asociados con la tolerancia al estrés por salinidad en *A. thaliana*, con la germinación y el crecimiento vegetativo, y (2) loci asociados con la síntesis de ácido abscísico o respuesta a la sequía (*RD26*, *RD29A*, *RD29B*, *DREB1*) y al frío.

Este es un trabajo pionero en México donde se detectaron QTLs asociados con genes de resistencia al déficit hídrico en *A. thaliana*. Aunque los resultados fueron limitados, al menos se detectó un marcador cercano a un locus de interés, posiblemente asociado con la respuesta de *A. thaliana* a las condiciones de deficiencia hídrica, basados en el crecimiento y desarrollo vegetativo. Como indicaron Quesada et al. (2002) para el caso de los QTLs asociados con la respuesta a salinidad, la información aquí reportada es básica para la identificación, caracterización y manipulación de aquellos genes de *A. thaliana* involucrados en la respuesta de las plantas a la deficiencia hídrica. Los resultados, aunque limitados, podrían aplicarse en el mejoramiento genético de plantas cultivadas a través de la identificación y aprovechamiento de los genes ortólogos correspondientes.

CONCLUSIONES

En este trabajo se detectó un marcador QTL estrechamente asociado con la altura de la planta de *Arabidopsis thaliana* en condiciones de deficiencia hídrica. Este marcador se ubica entre los loci *ga2* y *O818* del grupo de ligamiento 1 de la especie; el locus *ga2* se asocia con la producción de ácido giberélico en plantas.

REFERENCIAS

- Arabidopsis Genome Initiative (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796-815.
- Aspuria, E.T., T. Anai, N. Fujii, T. Ueda, M. Miyoshi, M. Matsuri y H. Uchmiya (1995). Phenotypic instability of transgenic tobacco plants and their progenies expressing *Arabidopsis thaliana* small GTP-binding protein genes. *Mol. Gen. Genet.* 241: 359-366.
- Briggs, S.P. (1992). Identification and isolation of agronomically important genes from plants. En: H.T. Stalker and J.P. Murphy (eds.). *Plant Breeding in the 1990's*. C.A.B. International. Wallingford, Oxon, United Kingdom. pp. 373-388.
- Clarke, J.H. y C. Dean (1994). Mapping *FRI*, a locus controlling flowering time and vernalization response in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Gen. Genet.* 242: 81-89.
- Chang, C., J.L. Bowman, A.W. DeJohn, E.S. Lander y E.M. Meyerowitz (1988). Restriction fragment length polymorphism linkage map for *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 6856-6860.
- Fritz Gerald, J.N., M.D. Lehti-Shiu, P.A. Ingram, K.I. Deak, T. Biesiada y J.E. Malamy (2006). Identification of quantitative trait loci that regulate *Arabidopsis* root system size and plasticity. *Genetics* 172: 485-498.
- Harb, A., A. Krishnan, M.M.R. Ambavaram, y A. Pereira (2010). Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology* 154: 1254-1271.
- Hedden, P. y Y. Kamiya (1997). Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation. *Annual Review Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 431-460.
- Juenger, T.E., J.K. McKay, N. Hausmann, J.J.B. Keurentjes, S. Sen, K.A. Store, T.E. Dawson, E.L. Simms y J.H. Richards (2005). Identification and characterization of QTL underlying whole-plant physiology in *Arabidopsis thaliana*: $\delta^{13}\text{C}$, stomatal conductance and transpiration efficiency. *Plant Cell Environ.* 28: 697-708.
- Lincoln, S.E., M.J. Daly y E.S. Lander (1993a). Constructing Genetic Linkage Maps with MAPMAKER/EXP Version 3. A Tutorial and Reference Manual. 3rd edition. A Whitehead Institute for Biomedical Research Technical Report. Available in: <http://linkage.rockefeller.edu/soft/mapmaker> [date: august 22, 2010].
- Lincoln, S.E., M.J. Daly y E.S. Lander (1993b). Mapping Genes Controlling Quantitative Traits Using MAPMAKER/QTL Version 1.1: A Tutorial and Reference Manual. 2nd edition. A Whitehead Institute for Biomedical Research Technical Report. Cambridge, USA. 44 p.
- Lister, C. y C. Dean (1993). Recombinant inbred lines for mapping RFLP and phenotypic markers in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal* 4: 745-750.

- McKay, J.K., J.H. Richards, K.S. Nemali, S. Sen, T. Mitchell-Olds, S. Boles, E.A. Stahl, T. Wayne y T.J. Juenger (2008). Genetics of drought adaptation in *Arabidopsis thaliana* II. QTL analysis of a new mapping population, KAS-1 x TSU-1. *Evolution* 62: 3014-3026.
- Nottingham Arabidopsis Stock Center (NASC) (2011). The European *Arabidopsis* Stock Center. School of Biosciences. University of Nottingham. Loughborough, United Kingdom. Disponible en <http://www.arabidopsis.info> [Fecha de consulta: 09 de mayo de 2011].
- Quesada, V., S. García-Martínez, P. Piqueras, M.R. Ponce y J.L. Micol (2002). Genetic architecture of NaCl tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 130: 951-963.
- Rédei, G.P. (1992). A heuristic glance at the past of *Arabidopsis* genetics. En: C. Koncz, N.H. Chua, J. Schell (eds.). *Methods in Arabidopsis Research*. World Scientific. Singapore. pp. 1-15
- Shinozaki, K. y K. Yamaguchi-Shinozaki (2006). Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany* 58: 221-227.
- Taji, T., M. Seki, K. Yamaguchi-Shinozaki, H. Kamada, J. Giraudat y K. Shinozaki (1999). Mapping of 25 drought-inducible genes, RD and ERD, in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology* 40: 119-123.
- Ungerer, M.C., S.S. Halldorsdottir, M.D. Purugganan y T.F.C. MacKay (2003). Genotype-environment interactions at quantitative trait loci affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 165: 353-365.
- Weining, C., J.R. Stinchcombe y J. Schmitt (2003). QTL architecture of resistance and tolerance traits in *Arabidopsis thaliana* in natural environments. *Mol. Ecol.* 12: 1153-1163.
- Yamaguchi-Shinozaki, K., T.P. Sun, H. Kawaide y Y. Kamiya (1998). The GA2 locus of *Arabidopsis thaliana* encodes *ent*-kaurene synthase of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiology* 116: 1271-1278.
- Zhou, J. y P.B. Goldsbrough (1995) Structure, organization and expression of the metallothionein gene family in *Arabidopsis*. *Mol. Gen. Genet.* 248: 318-328.