

PLANTES TRANSGÈNIQUES I AGRICULTURA: PRESENT I FUTUR

ALBERT BORONAT

Departament de Bioquímica i Biologia Molecular, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

Adreça per a la correspondència: Albert Boronat. Departament de Bioquímica i Biologia Molecular, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, 645. 08028 Barcelona. Adreça electrònica: aboronat@ub.edu.

RESUM

Des de la seva comercialització a mitjan anys noranta, el cultiu de varietats transgèniques ha crescut de manera continuada fins avui dia. Cal destacar, però, que aquests conreus corresponen majoritàriament a varietats transgèniques de soja, blat de moro, cotó i colza resistent a insectes o herbicides. El cultiu de plantes transgèniques modificades en altres característiques representa encara una proporció molt petita en relació amb les indicades anteriorment. Els avenços en les tècniques de transformació genètica i en els coneixements adquirits en diversos aspectes de la biologia de les plantes ha possibilitat la generació d'un gran nombre de plantes transgèniques modificades no solament en noves característiques d'interès agronòmic, sinó també en altres aspectes, com ara propietats nutricionals millorades o la producció de compostos d'interès industrial o farmacèutic. Malgrat que aquestes varietats transgèniques no s'han comercialitzat, algunes podrien arribar a tenir un impacte important en l'agricultura del futur.

Paraules clau: planta transgènica, resistència a plagues, tolerància a estrès, resistència a herbicides, plantes com a biofactories, millora nutricional.

TRANSGENIC PLANTS AND AGRICULTURE: PRESENT AND FUTURE

SUMMARY

Since their introduction in the mid 90's the cultivation of transgenic crops have been increasing until now. It must be stressed however that most of these crops correspond to transgenic varieties of soybean, maize, cotton and rapeseed resistant to insects and/or herbicides. The cultivation of transgenic plants modified in other traits is relatively low as compared to those indicated above. The advances in plant gene transformation technology

gies and on the knowledge of new aspects related with plant biology have set the basis for the generation of transgenic plants modified not only in new agronomic traits but also in aspects like nutritional quality or the production of compounds with pharmaceutical and industrial interest. In spite that these transgenic plants have not been commercialized some of them could have a relevant impact in agriculture.

Key words: transgenic plant, pest resistance, herbicide tolerance, stress tolerance, plants as factories, nutritional improvement.

INTRODUCCIÓ

Des de la seva comercialització a mitjan anys noranta, el cultiu de varietats transgèniques ha anat creixent de manera continuada fins avui dia. Les darreres dades fetes públiques per l'International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications (ISAAA; <http://www.isaaa.org>) referides a l'any 2009 estimen una àrea global de cultius transgènics d'aproximadament 130 milions d'hectàrees. Aquests conreus corresponen majoritàriament a varietats transgèniques de soja, blat de moro, cotó i colza resistents a insectes o herbicides. Amb uns 70 milions d'hectàrees, la soja és el cultiu transgènic més important, seguit del blat de moro, el cotó i la colza (ISAAA). Contrasta el fet que el cultiu de plantes transgèniques modificades en altres característiques representi actualment una proporció molt petita en relació amb el de les varietats indicades anteriorment. Cal destacar també que l'augment continuat dels cultius transgènics fa que aquests estiguin desplaçant progressivament els de les varietats convencionals no transgèniques. El cas més il·lustratiu és el de la soja, en què el cultiu de les varietats transgèniques ja representa prop del 80 % del total cultivat.

Els nous coneixements adquirits en múltiples aspectes de la biologia de les plantes han possibilitat la generació d'un gran nombre de plantes transgèniques modificades no solament en noves característi-

ques agronòmiques sinó també pel que fa a les propietats nutricionals o bé per a la producció de compostos d'interès industrial o farmacèutic. Malgrat que la majoria d'aquestes varietats transgèniques no s'han comercialitzat, resulta evident que algunes presenten un gran interès potencial i, en conseqüència, és possible que puguin arribar a tenir un impacte important en l'agricultura del futur.

A continuació es consideren diferents àmbits en els quals s'han generat plantes modificades genèticament (algunes ja comercialitzades) i es valora el seu interès en l'agricultura. D'acord amb el context social, polític i econòmic actual és difícil, però, valorar el nivell d'acceptació que poden tenir aquestes varietats transgèniques.

RESISTÈNCIA A PLAGUES

Les plagues d'insectes i les malalties causades per fongs, bacteris i virus són responsables de grans pèrdues en les collites a escala mundial. Malgrat que al llarg de l'evolució les plantes han desenvolupat sistemes naturals de defensa per protegir-se contra insectes i patògens, les varietats utilitzades en l'agricultura moderna sovint han perdut aquests mecanismes de resistència. Si bé en alguns casos la resistència a certes plagues s'ha incrementat de manera efectiva per mitjà de programes de millora tradicional, la gran majoria de varietats cultivades no disposen de mecanismes

efectius de resistència. És degut a aquest fet que l'agricultura intensiva actual requereix l'ús de grans quantitats de plaguicides, amb les repercussions econòmiques, ambientals i sanitàries consegüents. És per això que el desenvolupament de varietats transgèniques resistents a diferents tipus de plagues ha estat un dels primers objectius de l'agricultura transgènica.

Les varietats transgèniques resistents a insectes que es cultiven actualment expressen les anomenades *proteïnes* Bt derivades del bacteri *Bacillus thuringiensis*. Les propietats insecticides de les proteïnes Bt són conegudes des dels anys trenta i han estat utilitzades com a bioinsecticida en forma d'espores o cristalls durant diverses dècades. Hi ha moltes soques de *B. thuringiensis* que produeixen proteïnes Bt amb diferents especificitats d'acció envers els insectes diana. Les proteïnes Bt formen cossos cristallins proteics dins del bacteri (per això el nom de proteïnes Cry, com també s'anomenen) i són inactives fins que són ingerides per les larves dels insectes diana i processades enzimàticament en l'aparell digestiu. Els pèptids derivats s'uneixen a receptors de l'epiteli intestinal, on generen forats que causen la pèrdua del seu contingut i la mort de la larva. L'especificitat de les diferents proteïnes Bt està relacionada amb els receptors amb els quals són capaços d'interaccionar. Malgrat el ràpid desenvolupament tecnològic i comercial de les plantes Bt, també s'han dirigit esforços a generar plantes resistents a insectes amb la utilització d'estratègies alternatives. En aquest sentit s'ha abordat l'ús de proteïnes insecticides d'origen vegetal, com ara les lectines, els inhibidors d'amilasa o els inhibidors de proteases. Si bé s'han obtingut resultats prometedors, aquestes estratègies no han mostrat l'efectivitat obtinguda amb les proteïnes Bt (Schuler *et al.*, 1998; Christou *et al.*, 2006).

La generació de plantes transgèniques resistents a patògens ha estat també una àrea molt activa en el camp de la biotecnologia vegetal. Així, cal destacar que entre les varietats transgèniques comercials cultivades actualment algunes són resistents a virus específics. Aquest és el cas de les papaias i d'algunes varietats de carbassons que expressen la proteïna de la coberta del virus infecció corresponent. Malgrat que l'expressió de proteïnes de la coberta ha estat la manera primera i més efectiva de conferir resistència a diferents tipus de virus en les plantes, s'han descrit també estratègies alternatives basades en l'expressió d'altres proteïnes víriques, tant estructurals com no estructurals (Shah *et al.*, 1995; Prins *et al.*, 2008). Més recentment s'han utilitzat també amb èxit estratègies de silenciament gènic basades en l'expressió de seqüències de RNA víric no codificants i en la producció d'anticossos específics contra el virus per part de la planta mateixa (Prins *et al.*, 2008). El desenvolupament de plantes transgèniques resistents a bacteris i fongs patògens ha estat també un camp de recerca molt actiu, malgrat que encara no se n'ha comercialitzat cap varietat. En aquests casos les estratègies utilitzades han estat també molt diverses i han implicat principalment la generació de plantes transgèniques que expressen components de les vies de senyalització de mecanismes de defensa i tecnologies de silenciament gènic (Campbell *et al.*, 2002).

TOLERÀNCIA ALS HERBICIDES

La tolerància als herbicides és una característica de gran interès en la millora de les varietats comercials, ja que possibilita el tractament dels camps de cultiu amb un herbicida no selectiu que afecti exclusivament les males herbes. Tradicionalment, la

tolerància a alguns herbicides s'ha pogut generar per mètodes de millora genètica convencionals o mitjançant tècniques de cultiu *in vitro*. Més recentment, la disponibilitat de les tècniques d'enginyeria genètica ha ampliat la possibilitat de conferir tolerància als herbicides, principalment, d'acord amb la sobreexpressió de les proteïnes diana o l'expressió de versions de la proteïna diana insensibles a l'herbicida. Així, per exemple, les varietats resistents al glifosat (el principi actiu de l'herbicida Roundup Ready, comercialitzat per Monsanto) expressen una forma bacteriana de l'enzim EPSP-sintasa (la diana d'acció d'aquest l'herbicida) insensible a aquest compost (Dill, 2005). Les varietats tolerants als herbicides representen la superfície més gran de cultius transgènics a escala mundial (ISAAA).

TOLERÀNCIA A L'ESTRÈS ABIÒTIC

La productivitat agrícola es veu fortament afectada per diferents tipus d'estrès abiòtic, com ara la sequera, les temperatures extremes o l'elevada salinitat. En particular, es preveu que la sequera i la salinització progressiva dels sòls pot arribar a afectar fins al 50 % de la superfície cultivable en els propers quaranta anys. L'estrès abiòtic induïx en les plantes una gran diversitat de respostes morfològiques, fisiològiques, bioquímiques i moleculars que estan controlades per una complexa xarxa de cascades de senyalització. Els avenços en la comprensió d'aquests mecanismes de resposta han possibilitat el disseny d'estratègies per incrementar la tolerància a l'estrès abiòtic tant en plantes model com en plantes d'interès agronòmic. Aquestes estratègies s'han basat tant en l'expressió de gens implicats en les vies de senyalització com de gens que codifiquen proteïnes que

confereixen tolerància a l'estrès o bé enzims que participen en la síntesi de determinats metabòlits protectors (Vinocur i Altman, 2005; Yamaguchi i Blumwald, 2005; Bhatnagar-Mathur *et al.*, 2008). Cal esmentar, però, que actualment no hi ha varietats transgèniques comercials amb tolerància a cap tipus d'estrès abiòtic.

MANIPULACIÓ DE LA MADURACIÓ DELS FRUITS

Les fruites, juntament amb les hortalisses, són components importants de la dieta per la seva aportació de fibra, vitamines i components minerals. La maduració dels fruits és un procés molt actiu que, en els fruits climatèrics com el tomàquet, comporta un pic de respiració relacionat amb la síntesi d'etilè i els canvis posteriors en el color, el sabor i la textura del fruit. A causa del seu elevat valor nutricional i comercial el fruit del tomàquet ha estat un dels sistemes model més utilitzats per a l'estudi dels diferents processos relacionats amb la maduració. Un dels aspectes que més condiciona la recollecció, el transport i la comercialització del tomàquet és l'estovament ràpid del fruit en les etapes finals del procés de maduració a causa de la síntesi d'enzims que degraden la paret cel·lular. Entre aquests enzims destaquen la poligalacturonasa i la pectina-metilesterasa (Alexander i Grierson, 2002). Els fruits de tomàquet transgènics FlavrSavr, amb baixos nivells d'activitat poligalacturonasa obtinguts mitjançant la inhibició selectiva d'aquest enzim utilitzant una estratègia de RNA anti-sentit, va ser el primer producte vegetal transgènic comercialitzat l'any 1994.

En el tomàquet el procés de maduració està regulat per l'etilè. Aquesta hormona se sintetitza a partir de S-adenosilmetionina per l'acció seqüencial dels enzims ACC-

sintasa i ACC-oxidasa. La inhibició selectiva de qualsevol d'aquests dos enzims resulta en un alentiment molt acusat del procés de maduració del fruit. Així, plantes transgèniques de tomàquet en les quals l'expressió del gens que codifiquen l'ACC-sintasa o l'ACC-oxidasa s'ha bloquejat mitjançant RNA antisentit, mostren fruits que maduren molt lentament en la planta, i el procés pot allargar-se durant setmanes o fins i tot mesos (Gray *et al.*, 1992). Cal indicar, però, que el tractament d'aquests fruits amb etilè restableix el procés de maduració. Malgrat el seu interès potencial, aquestes varietats transgèniques de tomàquet no han estat comercialitzades.

PRODUCCIÓ DE COMPOSTOS D'INTERÈS INDUSTRIAL

Si bé una part important de l'activitat agrícola està destinada a l'alimentació humana i ramadera, el conreu de varietats destinades a la producció de matèries primeres d'interès industrial representa també una activitat important. Un exemple d'aquest tipus de compostos el tenim en els olis vegetals que, en funció dels àcids grassos que els componen, tenen aplicacions en àmbits tan diferents com la producció de detergents, pintures o niló. Cal destacar també l'interès més recent del cultiu de plantes oleaginoses destinades a la producció de biodièsel. A tot el món les plantes oleaginoses cultivades a més gran escala són la soja, la palma, el gira-sol i la colza. Malgrat que hi ha altres plantes que produeixen olis que contenen àcids grassos amb propietats molt interessants per a certs usos industrials, la seva producció a gran escala no és factible a causa del seu baix rendiment d'oli o pel fet que no són adequades per cultivar-les a gran escala. La identificació dels gens que codifiquen

enzims relacionats amb la síntesi d'àcids grassos en diferents espècies vegetals ha possibilitat la modificació d'espècies oleaginoses amb l'objectiu de modificar el perfil d'àcids grassos del seus olis per a usos alimentaris i industrials (Thelen i Ohlroge, 2002; Jaworski i Cahoon, 2003). Algunes varietats de soja i de colza transgèniques amb perfils d'olis modificats es cultiven des de fa ja alguns anys.

El midó és un altre compost vegetal de gran interès industrial. En aquest sentit cal fer ressaltar que aproximadament el 70 % del midó produït a Europa i als EUA es destina a usos industrials. El blat de moro és l'espècie més cultivada per a l'obtenció de midó, seguida del blat, la patata i la tapioca. El midó és una mescla de dos polímers de glucosa: l'amilosa (lineal) i l'amilopectina (ramificat). Les característiques fisicoquímiques del midó, i en conseqüència els seus usos industrials, estan determinades tant per les diferents propietats de l'amilosa i de l'amilopectina com per la seva proporció relativa. Les propietats del midó estan també condicionades per la distribució i la mida dels grànuls, i també per la presència addicional de lípids, proteïnes i fosfat. Totes aquestes característiques, que estan determinades genèticament, fan que el midó produït per una determinada planta pugui tenir propietats molt diferents del d'una altra planta. De manera semblant al que s'ha descrit anteriorment, la disponibilitat de gens que codifiquen enzims implicats en la síntesi de midó ha possibilitat la generació de varietats transgèniques que produeixen tipus de midó diferents dels que sintetitzen normalment i, per tant, adequats a nous usos industrials (Jobling, 2004).

Un tema de gran interès en el camp de la biotecnologia vegetal és el de la manipulació genètica orientada a la producció de compostos que no se sintetitzen normal-

ment en les plantes. Un exemple d'aquest tipus de compostos és el dels polihidroxialcanoats, polímers produïts per alguns bacteris que tenen propietats equivalents a les dels plàstics convencionals obtinguts del petroli. En funció del monòmer que constitueix el polímer aquests plàstics mostren una consistència i un grau d'elasticitat diferents. Cal fer ressaltar que un dels aspectes més rellevants d'aquests materials plàstics és que són biodegradables. Alguns d'aquests polímers s'han produït per fermentació microbiana i s'han utilitzat en la fabricació de diferents tipus d'utensilis. Malauradament, l'elevat cost de producció ha fet que la comercialització no hagi tingut l'èxit esperat. Com que el nombre d'etapes enzimàtiques necessàries per produir els polihidroxialcanoats és relativament baix, s'ha avaluat la possibilitat de sintetitzar aquests polímers en plantes transgèniques. Així, l'expressió del gens que codifiquen els enzims bacterians requerits per a la síntesi de polihidroxibutirat ha mostrat l'acumulació d'aquest polímer en quantitats elevades en plantes transgèniques (Beilen i Poirier, 2008). Tanmateix, s'ha demostrat la possibilitat de produir el copolímer polihidroxibutirat-polihidroxivalerat (amb més interès comercial que el polihidroxibutirat) en plantes transgèniques d'*Arabidopsis*, si bé en aquest cas els nivells d'acumulació del polímer són significativament menors (Slater *et al.*, 1999).

MILLORA DE LA QUALITAT NUTRICIONAL

Les plantes constitueixen la base de la nutrició humana. Així, mentre que alguns vegetals aporten els components calòrics bàsics de la dieta (blat, arròs, patates, llegums, etc.) altres representen un complement essencial en forma de vitamines o

sals minerals (fruites i hortalisses). Alguns productes agrícoles (principalment cereals i lleguminoses) són també importants en l'alimentació dels animals de granja.

És ben conegut que una dieta estrictament vegetariana pot comportar una sèrie de dèficits nutricionals. Així, per exemple, mentre que els cereals són deficitaris en certs aminoàcids essencials com la lisina o el triptòfan, les lleguminoses tenen un contingut molt baix en metionina, aminoàcid també essencial. A part del seva importància en la salut humana, el fet que certs cereals i lleguminoses siguin la base per a la preparació de pinsos fa que aquests hagin de ser suplementats amb els aminoàcids deficitaris corresponents per equilibrar-ne el contingut. En aquest sentit s'han generat plantes transgèniques amb l'objectiu d'incrementar el contingut d'aminoàcids essencials tant en cereals com en lleguminoses. Algunes estratègies utilitzades s'han basat en l'increment del nivells d'aminoàcids essencials concrets mitjançant tècniques d'enginyeria metabòlica. Així, per exemple, s'han generat plantes transgèniques de blat de moro amb nivells elevats de lisina en el gra (Galili i Höfgen, 2002; Tang i Galili, 2004). Alternativament, l'increment de determinats aminoàcids essencials en les llavors s'ha obtingut per mitjà de l'expressió de proteïnes heteròlogues especialment riques en els aminoàcids d'interès (Tabe i Higgins, 1998; Mandal i Mandal, 2000).

Mitjançant la dieta s'ingereixen una gran varietat de substàncies que són beneficioses per a la salut. Està ben documentat que, a causa de les seves característiques particulars, algunes d'aquestes substàncies poden prevenir diferents malalties, com ara les cardiovasculars, certs tipus de càncer o malalties degeneratives. Malgrat les recomanacions de l'Organització Mundial de la Salut de consumir diàriament cinc peces de fruita o hortalisses, els hàbits ali-

mentaris de la gran majoria de la població dels països industrialitzats no segueix aquestes indicacions. Per tant, l'increment del contingut d'aquests compostos en productes vegetals de consum quotidià representa una estratègia per proporcionar més aport per mitjà de la dieta. A continuació es descriuen alguns exemples dels compostos diana més destacats i dels resultats més rellevants obtinguts.

Els carotenoides són pigments àmpliament distribuïts en la naturalesa i proporcionen coloració a molts fruits i altres parts comestibles de les plantes. A part de l'interès d'alguns carotenoides com a font de provitamina A (principalment el β -carotè), altres carotenoides de la dieta s'han relacionat amb una incidència menor de malalties cardiovasculars, certs tipus de càncer i malalties degeneratives. Entre aquests cal destacar el licopè, carotenoide que confereix el típic color vermell al fruit del tomàquet, que s'ha relacionat amb una incidència menor de malalties cardiovasculars i de càncer de pròstata. Com que el tomàquet és la font més habitual de licopè en la dieta, l'augment del nivell d'aquest carotenoide en el fruit mitjançant estratègies d'enginyeria metabòlica ha estat un objectiu important durant els darrers anys (Fraser *et al.*, 2009). Si bé hi ha diferents exemples d'enginyeria metabòlica per incrementar o modificar el perfil de carotenoides en diferents plantes, el cas més paradigmàtic és el del *golden rice*. Aquest arròs ha estat modificat genèticament per acumular β -carotè en el gra i, d'aquesta manera, poder pal·liar els déficits de vitamina A que es presenten en diverses zones del planeta on l'arròs representa el component bàsic de la dieta (Beyer *et al.*, 2002). Aquest déficit nutricional causa símptomes que van des de la ceguera nocturna a la ceguera total, i s'estima que aproximadament 500.000 nens es tornen cecs cada any com a conseqüència d'a-

quest déficit vitamínic. A més, la deficiència en vitamina A genera problemes de salut addicionals com ara diarrea o malalties respiratòries, que repercuteixen en un increment de la mortalitat infantil en aquestes zones i que s'estima en 1-2 milions de casos per any. La generació del *golden rice* ha passat per diferents etapes que han comportat des de la demostració de la capacitat de sintetitzar i acumular β -carotè en el gra expressant gens heteròlegs fins a l'obtenció de noves variants en les quals s'ha incrementat el contingut de β -carotè fins a uns nivells propers als recomanables per a l'aport necessari de provitamina A mitjançant la dieta (Paine *et al.*, 2005).

Els flavonoides constitueixen un grup de compostos fenòlics que, entre altres funcions, actuen com a pigments en flors i fruits i com a precursors de compostos de defensa en les plantes. Els flavonoides també tenen un paper important en la salut humana per les seves propietats antioxidants, que actuen prevenint el càncer, malalties cardiovasculars i malalties relacionades amb l'edat, com la demència. Com que gran part de la població consumeix habitualment aquest fruit, el tomàquet s'ha utilitzat com un sistema model per incrementar el contingut de flavonoides mitjançant transgènia. En el fruit del tomàquet els nivells de flavonoides són baixos i es troben únicament a la pell. Mitjançant manipulació genètica s'han obtingut tomàquets amb un alt contingut de flavonoides tant a la pell com a la polpa (Verhoeven *et al.*, 2002). Recentment, i mitjançant l'expressió de factors de transcripció heteròlegs, s'han aconseguit fruits de tomàquet amb un elevat contingut d'antocianines (un tipus de flavonoide pigmentat), fet pel qual mostren un característic color morat. És interessant remarcar que quan els fruits d'aquests tomàquets transgènics s'han incorporat a la dieta de ratolins mutants Trp53+/+, alta-

ment susceptibles a desenvolupar càncer, s'ha pogut observar un clar augment de la seva supervivència (Butelli *et al.*, 2008). Aquest fet és especialment rellevant, ja que mostra com el consum d'aquest productes modificats genèticament pot tenir un efecte beneficiós per a la salut.

Els tocoferols, també coneguts col·lectivament com a *vitamina E*, constitueixen un grup de compostos lipofílics antioxidants presents en les plantes. Els tocoferols són components essencials de la dieta i tenen un paper molt important en el funcionament del sistema immunitari i en la prevenció de certs tipus de càncer, disfuncions neurològiques i malalties cardiovasculars. Hi ha quatre formes de tocoferols (α , β , γ i δ), que difereixen únicament en la posició i el nombre de grups metil en l'anell de cromanol present en la molècula. Si bé tots els tocoferols presenten una intensa activitat antioxidant, el α -tocoferol és el que presenta una absorció i distribució més gran en l'organisme, i per això representa la forma més potent de vitamina E. La quantitat i composició dels tocoferols en les plantes varia considerablement entre diferents teixits i espècies. Els olis vegetals constitueixen una rica font de tocoferols en la qual predomina, però, el γ -tocoferol, que té una activitat de vitamina E molt menor que la del α -tocoferol. És interessant indicar que malgrat que les parts verdes de les plantes tenen baixos nivells de tocoferols, la forma predominant és el α -tocoferol. Hi ha, per tant, dos objectius diferenciats, si bé complementaris, per incrementar els nivells de vitamina E en les plantes. Un seria l'augment dels nivells de tocoferols totals i l'altre l'increment de la proporció relativa del α -tocoferol respecte de les altres formes. Malgrat la complexitat dels processos metabòlics implicats en la síntesi de tocoferols, ha estat possible generar plantes transgèniques en les quals s'han incremen-

tat tant la proporció de α -tocoferol en els olis com el contingut total de tocoferols en els teixits verds (Ajjawi i Shintani, 2004; DellaPenna 2005).

Tal com s'ha indicat anteriorment, la modificació de la composició dels olis vegetals ha constituït un dels objectius clàssics en el camp de la biotecnologia vegetal. Si bé algunes d'aquestes modificacions poden tenir certs beneficis nutricionals (per exemple, la producció d'olis amb un contingut major d'àcids grassos poliinsaturats), tal com s'ha indicat anteriorment moltes han estat enfocades a la producció d'olis destinats a usos industrials. Més recentment, un tema que ha despertat un gran interès és la producció d'olis que continguin àcids grassos poliinsaturats de cadena llarga del tipus ω -3 i ω -6. Aquests àcids grassos, que són essencials per al desenvolupament de l'organisme, posseeixen també efectes beneficiosos per a la salut, com ara la prevenció de malalties cardiovasculars. Malgrat que els olis vegetals contenen els precursors per a la síntesi dels àcids grassos ω -3 i ω -6, la seva metabolització en l'organisme és ineficient i l'aport depèn fonamentalment de la dieta, en particular del peix i de productes derivats. La identificació dels gens que codifiquen enzims implicats en la síntesi d'àcids grassos ω -3 i ω -6 a partir d'organismes marins n'ha possibilitat l'expressió en plantes transgèniques. Aprofitant que les plantes produeixen àcid linoleic i àcid α -linolènic, els precursors dels àcids grassos ω -3 i ω -6, ha estat possible produir aquest tipus de compostos en olis vegetals (Napier, 2007).

BIBLIOGRAFIA

- AJJAWI, I.; SHINTANI, D. (2004). «Engineered plants with elevated vitamin E: a nutraceutical success story». *Trends Biotechnol.*, 22: 104-107.

- ALEXANDER, L.; GRIERSON, D. (2002). «Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening». *J. Exp. Bot.*, 53: 2039-2055.
- BEILEN, J. B. van; POIRIER, Y. (2008). «Production of renewable polymers from crop plants». *Plant J.*, 54: 684-701.
- BEYER, P.; AL-BABILI, S.; YE, X.; LUCCA, P.; SCHAUB, P.; WELSCH, R.; POTRYKUS, I. (2002). «Golden Rice: introducing the beta-carotene biosynthesis pathway into rice endosperm by genetic engineering to defeat vitamin A deficiency». *J. Nutr.*, 132: 506S-510S.
- BHATNAGAR-MATHUR, P.; VADEZ, V.; SHARMA, K. K. (2008). «Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects». *Plant Cell Rep.*, 27: 411-424.
- BUTELLI, E.; TITTA, L.; GIORGIO, M.; MOCK, H. P.; MATROS, A.; PETEREK, S.; SCHIJLEN, E. G.; HALL, R. D.; BOVY, A. G.; LUO, J.; MARTIN, C. (2008). «Enrichment of tomato fruit with health-promoting anthocyanins by expression of select transcription factors». *Nat. Biotechnol.*, 26: 1301-1308.
- CAMPBELL, M. A.; FITZGERALD, H. A.; RONALD, P. C. (2002). «Engineering pathogen resistance in crop plants». *Transgenic Res.*, 11: 599-613.
- CHRISTOU, P.; CAPELL, T.; KOHLI, A.; GATEHOUSE, J. A.; GATEHOUSE, A. M. (2006). «Recent developments and future prospects in insect pest control in transgenic crops». *Trends Plant Sci.*, 11: 302-308.
- DELLAPENNA, D. (2005). «Progress in the dissection and manipulation of vitamin E synthesis». *Trends Plant Sci.*, 10: 574-579.
- DILL, G. M. (2005). «Glyphosate-resistant crops: history, status and future». *Pest Manag. Sci.*, 61: 219-224.
- FRASER, P. D.; ENFISSI, E. M.; BRAMLEY, P. M. (2009). «Genetic engineering of carotenoid formation in tomato fruit and the potential application of systems and synthetic biology approaches». *Arch. Biochem. Biophys.*, 483: 196-204.
- GALILI, G.; HÖFGEN, R. (2002). «Metabolic engineering of amino acids and storage proteins in plants». *Metab. Eng.*, 4: 3-11.
- GRAY, J.; PICTON, S.; SHABBEER, J.; SCHUCH, W.; GRIERSON, D. (1992). «Molecular biology of fruit ripening and its manipulation with antisense genes». *Plant Mol. Biol.*, 19: 69-87.
- JAWORSKI, J.; CAHOON, E. B. (2003). «Industrial oils from transgenic plants». *Curr. Opin. Plant Biol.*, 6: 178-184.
- JOBLING, S. (2004). «Improving starch for food and industrial applications». *Curr. Opin. Plant Biol.*, 7: 210-218.
- MANDAL, S.; MANDAL, R. K. (2000). «Seed storage proteins and approaches to improvement of their nutritional quality by genetic engineering». *Current Sci.*, 79: 576-589.
- NAPIER, J. A. (2007). «The production of unusual fatty acids in transgenic plants». *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58: 295-319.
- PAINE, J. A.; SHIPTON, C. A.; CHAGGAR, S.; HOWELLS, R. M.; KENNEDY, M. J.; VERNON, G.; WRIGHT, S. Y.; HINCHLIFFE, E.; ADAMS, J. L.; SILVERSTONE, A. L.; DRAKE, R. (2005). «Improving the nutritional value of Golden Rice through increased pro-vitamin A content». *Nat. Biotechnol.*, 23: 482-487.
- PRINS, M.; LAIMER, M.; NORIS, E.; SCHUBERT, J.; WASSENEGGER, M.; TEPFER, M. (2008). «Strategies for antiviral resistance in transgenic plants». *Mol. Plant Pathol.*, 9: 73-83.
- SCHULER, T. H.; POPPY, G. M.; KERRY, B. R.; DENHOLM, I. (1998). «Insect-resistant transgenic plants». *Trends Biotechnol.*, 16: 168-175.
- SHAH, D. M.; ROMMENS, C. M. T.; BEACHY, R. N. (1995). «Resistance to diseases and insects in transgenic plants: progress and applications to agriculture». *Trends Biotechnol.*, 13: 362-368.
- SLATER, S.; MITSKY, T. A.; HOUMIEL, K. L.; HAO, M.; REISER, S. E.; TAYLOR, N. B.; TRAN, M.; VALENTIN, H. E.; RODRIGUEZ, D. J.; STONE, D. A.; PADGETTE, S. R.; KISHORE, G.; GRUYS, K. J. (1999). «Metabolic engineering of Arabidopsis and Brassica for poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) copolymer production». *Nat. Biotechnol.*, 17: 1011-1016.
- TABE, L.; HIGGINS, T. J. V. (1998). «Engineering plant protein composition for improved nutrition». *Trends Plant Sci.*, 3: 282-286.
- TANG, G.; GALILI, G. (2004). «Using RNAi to improve plant nutritional value: from mechanism to application». *Trends Biotechnol.*, 22: 463-469.
- THELEN, J. J.; OHLROGGE, J. B. (2002). «Metabolic engineering of fatty acid biosynthesis in plants». *Metab. Eng.*, 4: 12-21.
- VERHOEYEN, M. E.; BOVY, A.; COLLINS, G.; MUIR, S.; ROBINSON, S.; VOS, C. H. de; COLLIVER, S. (2002). «Increasing antioxidant levels in tomatoes through modification of the flavonoid biosynthetic pathway». *J. Exp. Bot.*, 53: 2099-2106.
- VINOCUR, B.; ALTMAN, A. (2005). «Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations». *Curr. Opin. Biotechnol.*, 16: 123-132.
- YAMAGUCHI, T.; BLUMWALD, E. (2005). «Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities». *Trends Plant Sci.*, 10: 615-620.