



Influence of APETALA2/ethylene response factor transcription factors in the response to abiotic stress in plants

Influencia de factores de transcripción de la superfamilia APETALA2/factor de respuesta a etileno en respuesta al estrés abiótico en plantas

Diobel González-Stewart¹, Miguel Ángel Herrera-Alamillo¹, Oscar Alejandro Viveros-Aguilar¹, Ana Ly Arroyo-Herrera¹, Luis Joel Figueroa-Yáñez² y Luis Carlos Rodríguez- Zapata^{1*}

¹ Unidad de Biotecnología, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Chuburná de Hidalgo, 97205, Mérida, Yucatán, Mexico.

² Unidad de Biotecnología Industrial, Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco, El Bajío, 45019, Zapopan, Jalisco, Mexico.

* Corresponding author

Email address: lcrz@cicy.mx (L.C. Rodríguez- Zapata)

Article history:

Received: 7 March 2025 / Received in revised form: 10 June 2025 / Accepted: 20 June 2025

/ Published online: 1 July 2025.

<https://doi.org/10.29267/mxjb.2025.10.3.18-35>

ABSTRACT

As sessile organisms, plants are constantly exposed to adverse abiotic conditions that threaten their survival and productivity. The APETALA2/Ethylene Responsive Factor (*AP2/ERF*) transcription factors play a central role in regulating gene expression associated with plant developmental processes and adaptation to abiotic stress conditions. This family is classified into five main subfamilies (*AP2*, *DREB*, *ERF*, *RAV*, and *Soloist*), with the *ERF* and *DREB* subfamilies being the most relevant in response to environmental stress. In addition to their role in gene regulation, *AP2/ERF* transcription factors are involved in interactions with key hormones such as abscisic acid (ABA), gibberellins, auxins, and ethylene, helping to maintain hormonal homeostasis under adverse conditions. Their expression varies depending on the tissue and developmental stage, enabling specific

adaptive responses in different plant organs. Studies have shown that plants with altered expression of these factors exhibit significant morphological changes, such as enhanced root systems, under stress conditions. This review highlights the importance of further investigating the complex regulatory networks in which *AP2/ERF* transcription factors participate, particularly their interactions with hormonal pathways and target genes, emphasizing the need to extend these studies beyond model crops to better understand the diversity and evolution of this family in abiotic stress adaptation.

Keywords: abiotic stress, *AP2/ERF* transcription factors, *AP2/ERF* subfamilies, gene regulation, regulatory networks.

RESUMEN

Las plantas, al ser organismos sésiles, enfrentan constantemente condiciones abióticas adversas que amenazan su supervivencia y productividad. Los factores de transcripción *APETALA2*/factor de respuesta a etileno (*AP2/ERF*) desempeñan un papel central en la regulación de la expresión génica asociada a los procesos de desarrollo vegetal y la adaptación a condiciones de estrés abiótico. Esta familia se clasifica en cinco subfamilias principales (*AP2*, *DREB*, *ERF*, *RAV* y *Soloist*), siendo las subfamilias *ERF* y *DREB* las más relevantes en la respuesta a estrés ambiental. Además de su rol en la regulación génica, se relacionan con hormonas clave, como el ácido abscísico (ABA), giberelinas, auxinas y etileno, para mantener la homeostasis hormonal durante condiciones adversas. Su expresión varía según el tejido y el momento, permitiendo respuestas adaptativas específicas en diferentes órganos de la planta. Estudios han demostrado que plantas con expresión alterada de estos factores exhiben cambios morfológicos significativos, como sistemas radiculares más desarrollados, bajo condiciones de estrés. Esta revisión destaca la importancia de continuar investigando las redes reguladoras complejas en las que participan los *AP2/ERF*, así como su interacción con vías hormonales y genes diana, enfatizando en la necesidad de extender estos estudios más allá de los cultivos modelo para comprender mejor la diversidad y evolución de esta familia en la adaptación al estrés abiótico.

Palabras claves: estrés abiótico, factores de transcripción *AP2/ERF*, redes reguladoras, regulación génica, subfamilias *AP2/ERF*.

1. INTRODUCCIÓN

Las plantas, como organismos sésiles, están constantemente expuestas a diversos factores de estrés abiótico que amenazan su supervivencia y productividad. El estrés abiótico, que incluye condiciones como sequía, salinidad, temperaturas extremas y deficiencia de nutrientes, representa uno de los mayores desafíos para la agricultura global en el contexto del cambio climático (Zandalinas *et al.*, 2021). Estos factores de estrés no solo afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas, sino que también reducen significativamente el

rendimiento de los cultivos, amenazando la seguridad alimentaria mundial (Raza *et al.*, 2019).

Para hacer frente a estas condiciones adversas, las plantas han desarrollado mecanismos complejos de respuesta y adaptación. En el centro de estos mecanismos se encuentran los factores de transcripción, que actúan como reguladores maestros en la coordinación de las respuestas al estrés (Ma *et al.*, 2024). Los factores de transcripción son proteínas que se unen específicamente al ADN para regular la expresión génica, juegan un papel crucial en la activación o represión de genes relacionados con el estrés. Entre las diversas familias de factores de transcripción, la superfamilia APETALA2/factor de respuesta a etileno (*AP2/ERF*) ha emergido como un actor clave en la regulación del desarrollo floral y, más recientemente, se ha descubierto su implicación en las respuestas al estrés abiótico (Wang *et al.*, 2024). Las relaciones entre los factores de transcripción representan un área de investigación fascinante y crucial para comprender cómo las plantas integran las señales de estrés y coordinan sus respuestas. En particular, la elucidación de las interacciones entre los factores de transcripción de la superfamilia APETALA2/factor de respuesta a etileno (*AP2/ERF*) en el contexto del estrés abiótico promete revelar nuevos conocimientos sobre los mecanismos moleculares subyacentes a la tolerancia al estrés en plantas.

El objetivo de esta revisión es explorar y sintetizar los avances recientes en la comprensión de las interacciones entre los factores de transcripción de la superfamilia APETALA2/factor de respuesta a etileno (*AP2/ERF*) en la respuesta al estrés abiótico en plantas. Se examinarán los mecanismos moleculares de estas interacciones, sus implicaciones en la regulación de genes relacionados con el estrés y su impacto en la fisiología de las plantas bajo condiciones de estrés. Además, se discutirán las posibles aplicaciones de este conocimiento en la mejora de cultivos y el desarrollo de estrategias para aumentar la tolerancia al estrés en plantas de importancia agrícola.

2. FACTORES DE TRANSCRIPCIÓN DE LA FAMILIA APETALA

Los factores de transcripción de la superfamilia APETALA2/factor de respuesta a etileno (*AP2/ERF*) desempeñan un papel crucial en el desarrollo y la respuesta al estrés en plantas. Esta familia de proteínas reguladoras se caracteriza por la presencia de un dominio MADS altamente conservado, responsable de la unión al ADN y la dimerización (Theißen *et al.*, 2016). La superfamilia de factores de transcripción *AP2/ERF* constituye un grupo extenso y diverso de reguladores transcripcionales específicos de plantas, cuya relevancia en el crecimiento, desarrollo y respuesta al estrés vegetal es indiscutible. La clasificación de esta familia en cinco subfamilias principales se basa en la estructura y disposición de los dominios *AP2/ERF* (Fig. 1), reflejando la complejidad y especialización funcional de estos factores de transcripción. La subfamilia *AP2*, caracterizada por la presencia de dos dominios *AP2* en tándem, contrasta con las subfamilias *ERF* y *DREB*, que poseen un único dominio *AP2* (Ma *et al.*, 2024; Tang *et al.*, 2024). La distinción entre *ERF* y *DREB* radica en sutiles diferencias aminoacídicas en las posiciones 14 y 19 del dominio *AP2*, lo que sugiere una divergencia funcional significativa. La subfamilia *RAV* se distingue por la presencia adicional de un dominio B3, mientras que la subfamilia Soloist, a pesar de contener un solo

dominio *AP2*, exhibe una estructura génica y secuencia aminoacídica notablemente divergente (Ma *et al.*, 2024; Tang *et al.*, 2024).

La complejidad de la superfamilia *AP2/ERF* se acentúa con las subdivisiones adicionales de las subfamilias *ERF* y *DREB*. La subfamilia *ERF* se subdivide en grupos B1 a B6 (Licausi *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2024), mientras que la subfamilia *DREB* comprende los grupos A1 (*DREB1*) y A2 (*DREB2*). El grupo *DREB1* está implicado principalmente en la respuesta al estrés por bajas temperaturas, con seis genes identificados en *Arabidopsis* (Nakashima *et al.*, 2000; Magome *et al.*, 2004; Akthar *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2024). Por otro lado, el grupo *DREB2* participa en la respuesta al estrés por deshidratación, con ocho genes descritos en *Arabidopsis* (Fowler *et al.*, 2002; Agarwal *et al.*, 2006; Kim *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2024).

La clasificación funcional de los *AP2/ERF* también se basa en su afinidad por elementos reguladores específicos que actúan en cis. Los factores que se unen a la caja o secuencia GCC (AGCCGCC) regulan principalmente genes relacionados con la patogénesis, mientras que aquellos que se unen a *DREB/CRT* (TACCGACAT o A/GCCGAC) están involucrados en la respuesta a estrés abiótico, particularmente frío y sequía (Franco-Zorrilla *et al.*, 2014; Chandler, 2017; Garza-Avelar *et al.*, 2020; Ritonga *et al.*, 2021; Viswanath *et al.*, 2023; Tang *et al.*, 2024).

Es notable que las subfamilias *ERF* y *DREB* constituyan más de la mitad de los miembros de la superfamilia *AP2/ERF* en la mayoría de las especies vegetales, lo que subraya su importancia en la adaptación a diversos estresores ambientales (Jaramillo *et al.*, 2018; Cerrillo-Rojas *et al.*, 2020; Tang *et al.*, 2024). En contraste, la subfamilia Soloist, aunque minoritaria, presenta un perfil estructural y regulatorio único. Su dominio *AP2* altamente divergente sugiere funciones especializadas en estrés abiótico y desarrollo, estando ausente en algunas especies como el arroz (Tang *et al.*, 2024).

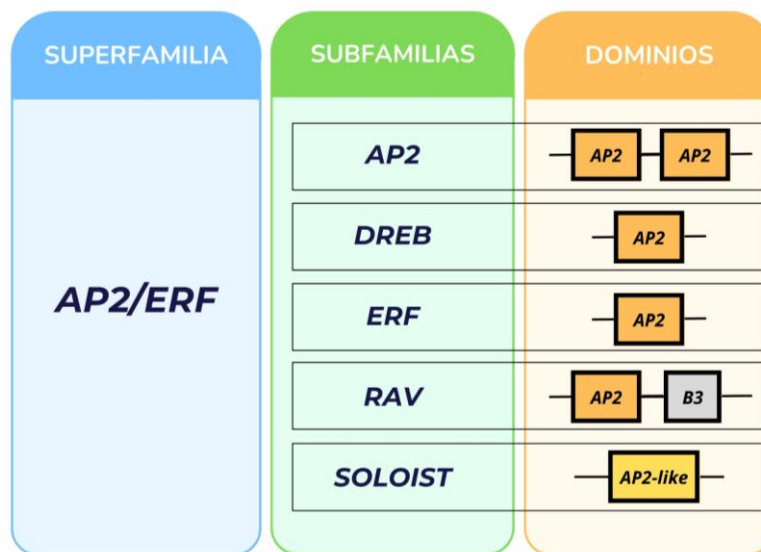


Fig. 1 Clasificación de la superfamilia *AP2/ERF* en subfamilias y dominios proteicos. La superfamilia *AP2/ERF* (cuadro azul), se divide en cinco subfamilias principales (cuadro verde): *AP2*, *DREB*, *ERF*, *RAV* y Soloist. Cada subfamilia presenta dominios específicos (cuadro anaranjado), destacándose el dominio *AP2* como elemento conservado en todas ellas, excepto en la subfamilia Soloist, que posee un dominio similar (*AP2-like*).

Fig. 1 Classification of the *AP2/ERF* superfamily into subfamilies and protein domains. The *AP2/ERF* superfamily (blue box) is divided into five main subfamilies (green box): *AP2*, *DREB*, *ERF*, *RAV*, and Soloist. Each subfamily has specific domains (orange box), with the *AP2* domain being a conserved element in all of them, except for the Soloist subfamily, which has a similar domain (*AP2-like*).

Los miembros de las subfamilias *ERF* y *DREB*, por ejemplo, se unen a elementos promotores específicos (ERE y DREB/CRT, respectivamente) (Fig. 1), modulando la expresión génica en respuesta a diferentes estresores ambientales. Esta especialización funcional subraya el papel crucial de los *AP2/ERF* en la adaptación de las plantas a condiciones ambientales adversas.

La diversidad estructural y funcional de los *AP2/ERF* refleja la complejidad de los mecanismos regulatorios en las plantas y su capacidad de adaptación a condiciones ambientales cambiantes. Esta familia de factores de transcripción no solo participa en la respuesta a estrés, sino que también desempeña roles cruciales en procesos de desarrollo

y crecimiento vegetal, como se muestra en la Fig. 2, donde se ilustra la dualidad de *AP2/ERF* como reguladores integrales de estrés y desarrollo.

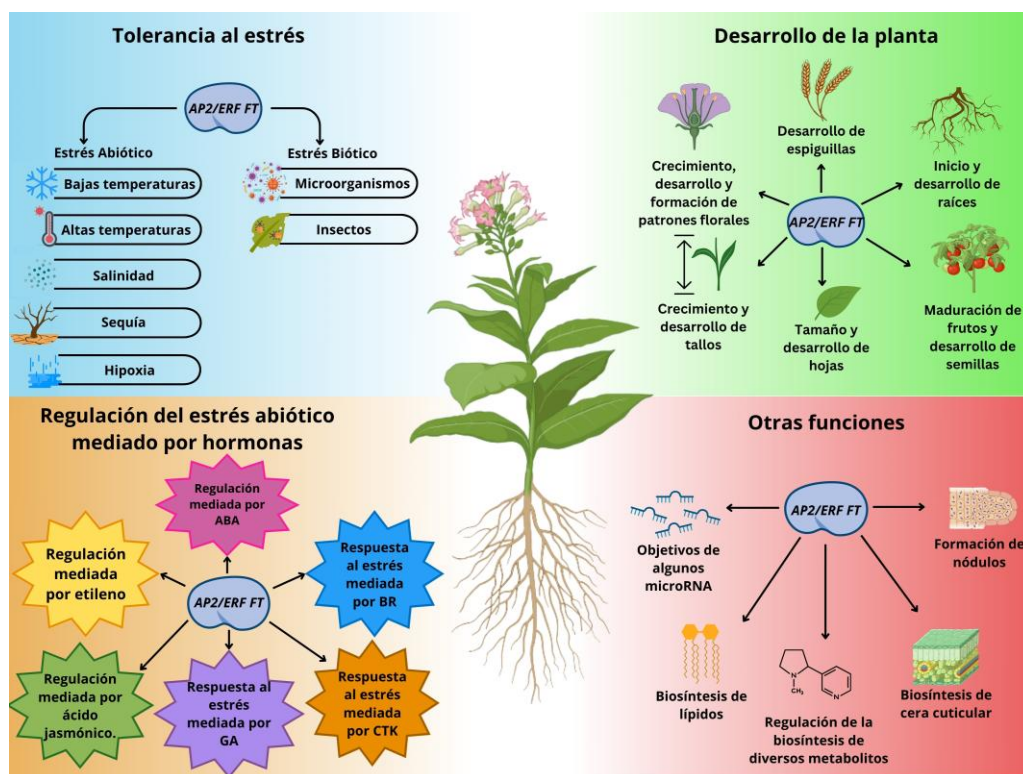


Fig. 2 Roles multifuncionales de los factores de transcripción *AP2/ERF* en respuesta al estrés abiótico y desarrollo vegetal. Entre las funciones críticas en las que intervienen encontramos: en la tolerancia al estrés abiótico y biótico (zona superior azul) como en el desarrollo vegetal (zona superior verde); también participan en procesos secundarios como la regulación hormonal (zona inferior anaranjada) y en la biosíntesis de metabolitos (zona inferior rosada).

Fig. 2 Multifunctional roles of *AP2/ERF* transcription factors in response to abiotic stress and plant development. Among the critical functions they are involved in, we find responses to abiotic and biotic stress (upper blue area), as well as roles in plant development (upper green area). They also participate in secondary processes such as hormonal regulation (lower orange area) and the biosynthesis of metabolites (lower pink area).

En los últimos años, se ha profundizado en el conocimiento de las funciones de los factores *AP2* en la respuesta al estrés abiótico. Por ejemplo, en *Arabidopsis thaliana*, se ha demostrado que *AP2* actúa como un regulador maestro en la tolerancia a la sequía y la salinidad, modulando la expresión de genes relacionados con el estrés oxidativo y la homeostasis iónica (Ma *et al.*, 2024). Asimismo, estudios recientes en *Oryza sativa* (arroz) han revelado que la familia de factores de transcripción *AP2/ERF* desempeña un papel crucial en la respuesta al estrés por frío, y el arroz silvestre Chaling (*Oryza rufipogon*), el

cual muestra una mayor expresión de estos genes en comparación con los cultivares sensibles al frío (Yang *et al.*, 2023).

La versatilidad funcional de los factores *AP2* se extiende más allá de la respuesta al estrés abiótico. En *Solanum lycopersicum*, *SlAP2a* se ha identificado como un regulador clave en la maduración del fruto y la biosíntesis de etileno, destacando la interconexión entre los procesos de desarrollo y la respuesta al estrés (Liu *et al.*, 2015). Además, investigaciones recientes en *Brassica napus* han demostrado que *BnAP2* participa en la regulación del desarrollo del órgano floral y la arquitectura de la planta, lo que sugiere un papel importante en la adaptación a diferentes condiciones ambientales al modular o variar la respuesta a estos eventos desfavorables como la variación de rutas metabólicas o activación de procesos bioquímicos para contrarrestarlos como el estrés oxidativo (Jaramillo *et al.*, 2018; Cerrillo-Rojas *et al.*, 2023; Tan *et al.*, 2024).

La complejidad de las interacciones entre los factores *AP2* y otros reguladores transcripcionales se ha puesto de manifiesto en estudios recientes. En *Zea mays*, se ha observado que *ZmEREB24*, un factor de transcripción *AP2/ERF*, que mejora la tolerancia a la sequía en plántulas de maíz, al unirse a motivos específicos en los promotores de genes objetivo-involucrados en el metabolismo de prolina y azúcares y la traducción de señales hormonales, revela una intrincada red de regulación transcripcional (Ren *et al.*, 2024). Estas interacciones subrayan la importancia de considerar los factores *AP2* no como entidades aisladas, sino como parte de un sistema regulatorio integrado que coordina el desarrollo y la respuesta al estrés en plantas.

3. MECANISMOS DE ACCIÓN

Un mecanismo fundamental de acción de los factores *AP2* implica su capacidad para reconocer y unirse a secuencias específicas de ADN en las regiones promotoras de genes diana. Esta unión facilita el reclutamiento de la maquinaria transcripcional, promoviendo o reprimiendo la expresión de genes involucrados en la respuesta al estrés (Licausi *et al.*, 2013; Phukan *et al.*, 2017; Garza-Avelar *et al.*, 2020; Tang Q *et al.*, 2024). Por ejemplo, en *A. thaliana*, se ha demostrado que *AP2/ERF* se une directamente a los elementos de respuesta a deshidratación (*DRE*) en los promotores de genes inducibles por estrés, activando su expresión y mejorando la tolerancia a la sequía (Wang *et al.*, 2024).

Además de su función como activadores transcripcionales, los factores de transcripción *AP2* también pueden actuar como represores, modulando finamente la respuesta al estrés. En *Oryza sativa*, se ha observado que *OsAP2-39* reprime la expresión de genes relacionados con la biosíntesis de giberelinas, lo que resulta en una mayor tolerancia al estrés por sequía (Yaish *et al.*, 2010). Esta dualidad funcional subraya la complejidad de los mecanismos reguladores mediados por los factores *AP2* en la respuesta al estrés abiótico.

El factor de transcripción *APETALA2* (*AP2*) desempeña un papel fundamental en la regulación del desarrollo floral en angiospermas. De acuerdo con el modelo ABCDE de desarrollo floral, *AP2* se clasifica como un gen de Clase A, siendo responsable de la morfogénesis de sépalos y pétalos. Este factor de transcripción es crucial en la

determinación de la identidad de los cuatro verticilos florales principales, y su alteración puede conducir a anomalías significativas en el desarrollo floral, incluyendo la transformación homeótica de pétalos en estambres o carpelos.

AP2 ejerce su función reguladora mediante la modulación de la expresión de diversos genes en el meristemo floral, exhibiendo efectos pleiotrópicos en múltiples tejidos y procesos del desarrollo. Entre estos se incluyen la especificación de la identidad de los órganos florales, el mantenimiento de la población de células madre, y la morfogénesis de tallos y semillas. Es importante destacar que la expresión del gen *AP2* está sujeta a una regulación negativa post-transcripcional mediada por el microARN *miR172*, el cual se une al transcrito de *AP2*, afectando así su expresión y, por ende, su función reguladora. Más allá de su papel en la organogénesis floral, *AP2* ha sido implicado en la regulación de características cuantitativas de las semillas, como su tamaño y masa, lo que subraya su relevancia en aspectos críticos del desarrollo reproductivo. En síntesis, *AP2* se erige como un regulador maestro que orchestra la identidad floral, la organogénesis y la formación de semillas, constituyendo un elemento esencial para el correcto desarrollo reproductivo en plantas superiores (Sharma *et al.*, 2020).

Los factores *AP2* también participan en la regulación de la homeostasis hormonal durante el estrés abiótico. En *Glycine max* (soja), *GmERF75* regula positivamente la biosíntesis de ABA y etileno, hormonas clave en la respuesta al estrés, mejorando así la tolerancia a la sequía y la salinidad (Zhao *et al.*, 2019). Esta interconexión entre la señalización hormonal y la actividad de los factores *AP2* ilustra la complejidad de las redes reguladoras involucradas en la respuesta al estrés abiótico.

La especificidad tisular y temporal de la expresión de los factores *AP2* es otro aspecto crucial de su mecanismo de acción. En *Triticum aestivum*, *TaERF3* se expresa predominantemente en las raíces en respuesta al estrés salino, regulando genes involucrados en la homeostasis iónica y osmótica (Rong *et al.*, 2014; Jia *et al.*, 2021). Esta expresión diferencial permite una respuesta adaptativa específica en diferentes órganos de la planta.

En *Arabidopsis thaliana*, por ejemplo, se ha observado que la expresión de *AP2/ERF* aumenta considerablemente en respuesta a la sequía, salinidad y bajas temperaturas (Phukan *et al.*, 2017). Este incremento en la expresión se correlaciona con una mayor tolerancia a estos estresores, lo que sugiere un papel protector de estos factores de transcripción. De manera similar, en *Oryza sativa*, la sobreexpresión de *OsSAPK3* ha demostrado mejorar la tolerancia a la sequía y al estrés salino, evidenciando la conservación funcional de estos factores de transcripción en diferentes especies de plantas (Lou *et al.*, 2023).

Morfológicamente, las plantas sometidas a estrés abiótico y con una expresión alterada de factores *AP2* muestran cambios significativos. En *Glycine max*, la sobreexpresión de *GmAP2/ERF144* en condiciones de sequía resulta en un sistema radicular más desarrollado y una mayor eficiencia en el uso del agua, lo que permite a las plantas acceder a recursos hídricos más profundos (Wang *et al.*, 2022). Asimismo, es importante destacar que la respuesta de los factores *AP2* al estrés abiótico no es uniforme en todas las especies o

tipos de estrés. Por ejemplo, mientras que en algunas plantas la expresión de ciertos *AP2* aumenta en respuesta al estrés, en otras puede disminuir. Esta variabilidad subraya la complejidad de las redes reguladoras involucradas y la necesidad de estudios específicos para cada especie y condición de estrés (Wang *et al.*, 2022; Ma *et al.*, 2024).

Los factores de transcripción de la superfamilia *AP2/ERF* desempeñan un papel fundamental en la modulación de las respuestas de las plantas al estrés abiótico. Su expresión diferencial en condiciones de estrés desencadena una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas que permiten a las plantas hacer frente a condiciones ambientales adversas. La comprensión detallada de estos mecanismos no solo amplía nuestro conocimiento sobre la biología vegetal, sino que también ofrece oportunidades prometedoras para el desarrollo de cultivos más tolerantes frente al cambio climático y otros desafíos ambientales.

4. PERSPECTIVAS FUTURAS

El estudio de las relaciones de los factores de transcripción de la familia APETALA en respuesta al estrés abiótico en plantas ha experimentado avances significativos en los últimos años. Por ejemplo, Gao *et al.* (2009) demostraron que *GhDREB* aumenta el contenido de azúcar soluble en trigo bajo estrés por sequía, mientras que Zhao *et al.* (2020) reportaron que *NtERF172* mejora la tolerancia a la sequía en tabaco al incrementar la actividad de la catalasa y reducir el contenido de H₂O₂. Sin embargo, aún quedan áreas cruciales que requieren una investigación más profunda para comprender plenamente estos mecanismos moleculares y su potencial aplicación en la mejora de cultivos.

Una de las áreas que necesita mayor atención es la elucidación de las redes reguladoras complejas que involucran a los factores *AP2/ERF* y otros elementos de respuesta al estrés. Diversos estudios han evidenciado su relación con las vías del ácido abscísico (ABA), giberelinas (GA), auxinas (IAA), etileno (ET), brasinoesteroides (BR) y citoquininas (CTK) (Zwack *et al.*, 2015; Verma *et al.*, 2016; Xie *et al.*, 2019; Yoon *et al.*, 2020; Waat *et al.*, 2022). Esta actividad modula la respuesta al estrés abiótico al influir en la biosíntesis, señalización y transporte hormonal (Zhang *et al.*, 2021; Huang *et al.*, 2022; Tian *et al.*, 2022; Cai *et al.*, 2023). (Fig. 3). Estas proteínas específicas de plantas regulan redes complejas que involucran tolerancia al estrés y crecimiento ya sea como activadores o represores transcripcionales (Xie *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2024). Los *AP2/ERFs* se relacionan con vías hormonales, particularmente ácido abscísico y etileno, para activar genes de respuesta al estrés a través de mecanismos dependientes e independientes de hormonas (Ma *et al.*, 2024). Por ejemplo, *LeERF2* en tomate activa genes de biosíntesis de etileno (Zhang *et al.*, 2009), mientras que *ERF3* en manzana y *ERF9* en plátano mejoran la expresión de ACS1 (Xiao *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2018). Su participación se extiende a las respuestas al estrés mediadas por giberelina, auxina, brasinoesteroide y citoquinina (Xie *et al.*, 2019; Ma *et al.*, 2024). La plasticidad funcional de los *AP2/ERFs* los convierte en valiosos objetivos para el mejoramiento de cultivos, con roles emergentes en la maduración de frutos y la producción de metabolitos secundarios (Srivastava *et al.*, 2019). Comprender las intrincadas redes reguladoras y los objetivos posteriores de los *AP2/ERFs* proporciona

una base teórica para mejorar la tolerancia al estrés de las plantas y el rendimiento en condiciones adversas (Srivastava *et al.*, 2019; Ma *et al.*, 2024).

Otra de las áreas clave para la investigación futura es comprender mejor la regulación por retroalimentación entre los *AP2/ERF* y la biosíntesis y el metabolismo de las hormonas. Como se discutió anteriormente, los *AP2/ERF* pueden influir en las vías hormonales como ABA, GA, IAA, CTK y BR, variando la respuesta en la tolerancia al estrés. Se necesita más investigación para dilucidar cómo los *AP2/ERF* perciben las señales hormonales y cómo esta retroalimentación regula la homeostasis hormonal en diferentes condiciones de estrés (Ren *et al.*, 2024).

De igual modo, un tópico prometedor es explorar la interacción sinérgica o antagónica entre múltiples grupos de transducción de señales hormonales regulados por *AP2/ERF*, como se observa en la Fig. 3. Los estudios han demostrado que los *AP2/ERF* pueden unirse tanto a elementos *DRE/CRT* como a *ERE*, lo que sugiere un papel potencial en la regulación de las respuestas al estrés abiótico y biótico. Descifrar la compleja interacción entre diferentes vías hormonales y cómo los *AP2/ERF* orquestan estas vías será crucial para diseñar estrategias para mejorar la tolerancia al estrés en las plantas (Tang *et al.*, 2024).

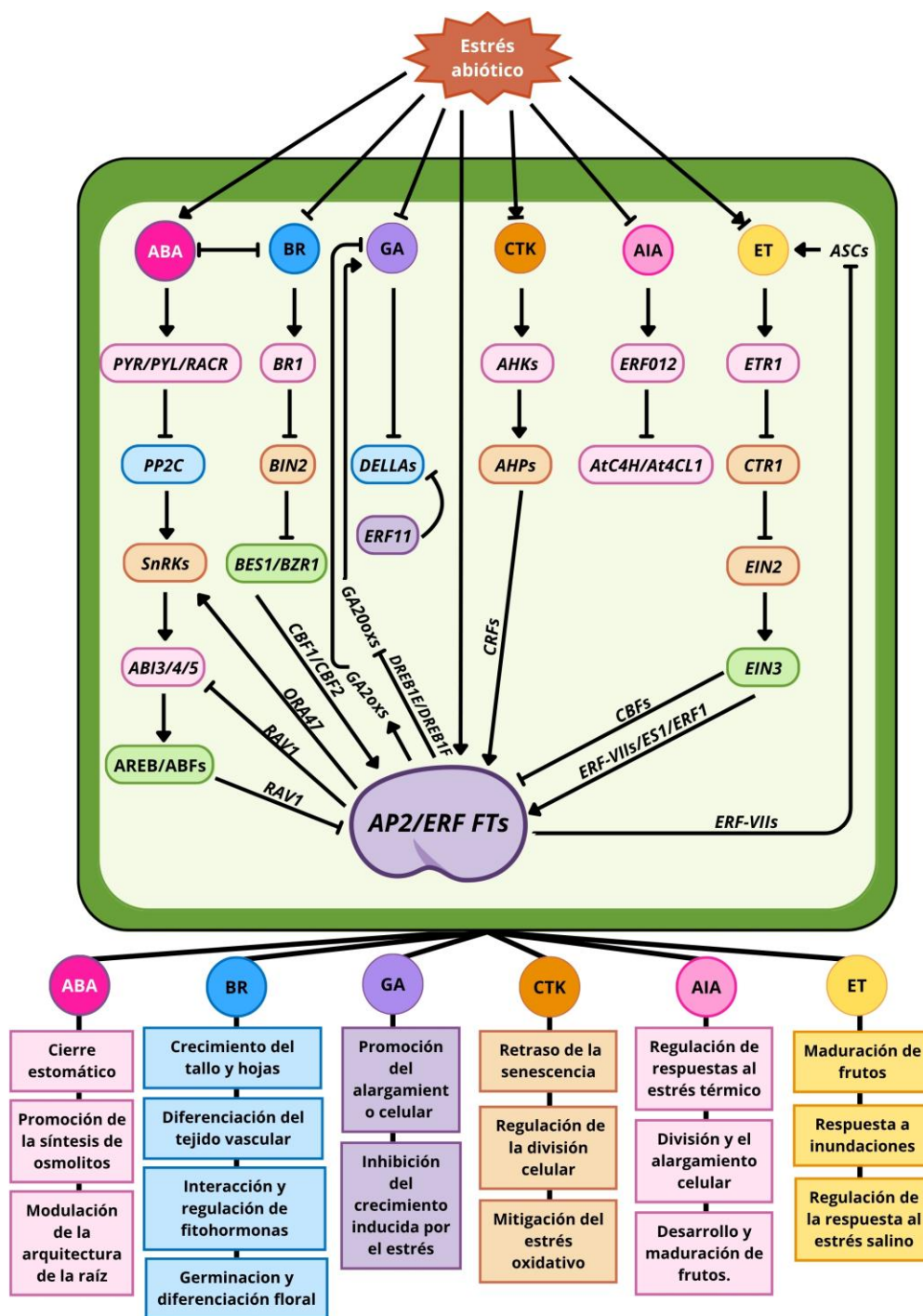


Fig. 3 Relaciones de sinérgicas o antagónicas entre los factores de transcripción de la superfamilia *AP2/ERF* y las vías de señalización hormonal que modulan la respuesta al estrés abiótico en plantas.

Fig. 3 Synergistic or antagonistic relationships between *AP2/ERF* transcription factors and hormonal signaling pathways that modulate the response to abiotic stress in plants.

Además, la investigación futura debe centrarse en identificar los genes diana posteriores regulados por los *AP2/ERF* y dilucidar sus funciones en la tolerancia al estrés. Los análisis transcriptómicos y genómicos a gran escala han proporcionado información valiosa sobre los genes diana potenciales de los *AP2/ERF* (Ma *et al.*, 2024; Tang *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2024). *OsERF71* aumenta la tolerancia a la sequía al modular la señalización de ABA y la biosíntesis de prolina (Li *et al.*, 2018). La sobreexpresión de *SlERF5* en tomate incrementa la resistencia a la sequía y la salinidad (Pan *et al.*, 2012). *ZmEREB24* en maíz regula genes implicados en el metabolismo de prolina y azúcar, así como en la transducción de señales hormonales (Ren *et al.*, 2024). Sin embargo, se necesita un análisis funcional adicional para confirmar estas dianas y comprender sus roles específicos en las respuestas al estrés abiótico.

Por último, es importante extender la investigación sobre los *AP2/ERF* más allá de los cultivos modelo como *Arabidopsis* y arroz. Las fuentes mencionan que se han realizado progresos en la comprensión de los *AP2/ERF* en otros cultivos y plantas no modelo, como maíz, maderables, frutales y otras especies de interés ecológico y agronómico (Xu *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2020; Zang *et al.*, 2020; Hawku *et al.*, 2021; Zhao *et al.*, 2022a; Zhao *et al.*, 2022b; Guo *et al.*, 2023). La investigación adicional sobre diversas especies de plantas ampliará nuestra comprensión de la diversidad y la evolución de la familia *AP2/ERF* y su papel en la adaptación al estrés abiótico. Desde una perspectiva evolutiva, los genes *AP2/ERF* muestran diferentes niveles de conservación. *OsAP211* y *OsRAP2.6* en arroz son más propensos a mutaciones, mientras que *OsDREB2B* y otros genes presentan mayor conservación (Yang *et al.*, 2023). Esta variabilidad podría reflejar la adaptación a diferentes condiciones ambientales a lo largo de la evolución de las especies vegetales.

5. CONCLUSIÓN

Se puede afirmar, que los factores de transcripción *AP2/ERF* son componentes esenciales en la respuesta de las plantas al estrés abiótico. Estos FT inducen cambios en vías hormonales, modulan la expresión génica y confieren tolerancia a múltiples variantes de estrés, convirtiéndolos en objetivos prometedores para la mejora de la resistencia de los cultivos a condiciones ambientales adversas. Sin embargo, es importante señalar que la mayoría de los estudios se han centrado en estrés como sequía, salinidad y temperaturas extremas, mientras que la información sobre la respuesta a estrés químicos como pesticidas, gases de escape de automóviles y contaminación atmosférica es más limitada. Se requiere investigación adicional para comprender plenamente el papel de los *AP2/ERF* en estos contextos y explorar su potencial en la mejora de la tolerancia de las plantas a una gama más amplia de estreses ambientales, incluyendo los derivados de la actividad humana y el cambio climático global.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Diobel González-Stewart: Conceptualización, Metodología y Redacción - Borrador original. Miguel Ángel Herrera-Alamillo: Análisis formal, Validación, Supervisión e Investigación. Oscar Alejandro Viveros-Aguilar: Visualización. Ana Ly Arroyo-Herrera: Investigación y

Análisis formal. Luis Joel Figueroa-Yáñez: Investigación y Análisis formal. Luis Carlos Rodríguez-Zapata: Supervisión y Obtención del financiamiento.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

REFERENCIAS

Agarwal, P. K., Agarwal, P., Reddy, M. K., Sopory, S. K., 2006. Role of *DREB* transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Plant Cell Rep.* 25(12), 1263–1274. <https://doi.org/10.1007/s00299-006-0204-8>

Akhtar, M., Jaiswal, A., Taj, G., Jaiswal, J. P., Qureshi, M. I., Singh, N. K., 2012. *DREB1/CBF* transcription factors: their structure, function and role in abiotic stress tolerance in plants. *J. Genet.* 91(3), 385–395. <https://doi.org/10.1007/s12041-012-0201-3>

Cai, X., Chen, Y., Wang, Y., Shen, Y., Yang, J., Jia, B., Sun, X., Sun, M., 2023. A comprehensive investigation of the regulatory roles of *OsERF096*, an *AP2/ERF* transcription factor, in rice cold stress response. *Plant Cell Rep.* 42(12), 2011–2022. <https://doi.org/10.1007/s00299-023-03079-6>

Cerrillo-Rojas, G. V., Soria-Guerra, R. E., Ochoa-Alfaro, A. E., Correa-Aguado, H. C., Díaz-García, D. A., Garcidueñas-Piña, C., Morales-Domínguez, J. F., 2023. Characterization, in silico analysis and expression of *DREB2* and *VPase* from *Suaeda edulis*. *Mex. J. Biotechnol.* 8(3):25-48. <https://doi.org/10.29267/mxjb.2023.8.3.25>

Chandler, J. W., 2017. Class VIIIb APETALA2/ethylene response factors in plant development. *Trends Plant Sci.* 23(2), 151–162. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.016>

Fowler, S., Thomashow, M. F., 2002. *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell.* 14(8), 1675–1690. <https://doi.org/10.1105/tpc.003483>

Franco-Zorrilla, J. M., López-Vidriero, I., Carrasco, J. L., Godoy, M., Vera, P., Solano, R., 2014. DNA-binding specificities of plant transcription factors and their potential to define target genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 111(6), 2367–2372. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316278111>

Gao, S. Q., Chen, M., Xia, L. Q., Xiu, H.J., Xu, Z. S., Li, L. C., Zhao, C. P., Cheng, X. G., Ma, Y. Z., 2009. A cotton (*Gossypium hirsutum*) *DRE*-binding transcription factor gene, *GhDREB*, confers enhanced tolerance to drought, high salt, and freezing stresses in transgenic wheat. *Plant Cell Rep.* 28(2), 301–311. <https://doi.org/10.1007/s00299-008-0623-9>

Garza-Avelar, H. D., Tiessen-Favier, A., Herrera-Estrella, L., Ascencio-Valle, F., Cardona-Félix, C., Gómez-Anduro, G. A., 2020. Elementos regulatorios cis conservados en el promotor *Dof01* de maíz: regulador clave de la respuesta a estrés por frío. Mex. J. Biotechnol. 5(2):135-161. <https://doi.org/10.29267/mxjb.2020.5.2.135>

Guo, Z. He L., Sun, X., Li C., Su, J., Zhou, H., Liu, X., 2023. Genome-wide analysis of the *Rhododendron* *AP2/ERF* gene family: Identification and expression profiles in response to cold, salt and drought stress. Plants. 12(5). <https://doi.org/10.3390/plants12050994>

Huang, Y., Liu, L., Hu, H., Tang, N., Shi L., Xu, F., Wang, S., 2022. *Arabidopsis* *ERF012* Is a Versatile Regulator of Plant Growth, Development and Abiotic Stress Responses. Int. J. Mol. Sci. 22(23), 6841. <https://doi.org/10.3390/ijms23126841>

Hawku, M. D., Goher, F., Islam, M. A., Guo, J., He, F., Bai, X., Yuan, P., Kang, Z., Guo, J., 2021. *TaAP2-15*, An *AP2/ERF* Transcription Factor, Is Positively Involved in Wheat Resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. tritici. Int. J. Mol. Sci. 22(4), 2080. <https://doi.org/10.3390/ijms22042080>

Jia, M., Li, Y., Wang, Z., Tao, S., Sun, G., Kong, X., Wang, K., Ye, X., Liu, S., Geng, S., Mao, L., Li, A., 2021. *TaIAA21* represses *TaARF25*-mediated expression of *TaERFs* required for grain size and weight development in wheat. TPJ: For Cell and Molecular Biology. 108(6), 1754–1767. <https://doi.org/10.1111/tpj.15541>

Kim, Y. S., Lee, M., Lee, J. H., Lee, H. J., Park, C. M., 2015. The unified ICE-CBF pathway provides a transcriptional feedback control of freezing tolerance during cold acclimation in *Arabidopsis*. Plant Mol. Biol. 89(1–2), 187–201. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11103-015-0365-3>

Li, D., Liu, X., Shu, L., Zhang, H., Zhang, S., Song, Y., Zhang, Z., 2020. Global analysis of the *AP2/ERF* gene family in rose (*Rosa chinensis*) genome unveils the role of *RcERF099* in *Botrytis* resistance. BMC Plant Biology. 20(1), 533. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02740-6>

Li, J., Guo, X., Zhang, M., Wang, X., Zhao, Y., Yin, Z., Zhang, Z., Wang, Y., Xiong, H., Zhang, H., Todorovska, E., Li, Z., 2018. OsERF71 confers drought tolerance via modulating ABA signaling and proline biosynthesis. Plant Sci: An International Journal of Experimental Plant Biology. 270, 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.01.017>

Licausi, F., Ohme-Takagi, M., Perata, P., 2013. APETALA2/Ethylene Responsive Factor (*AP2/ERF*) transcription factors: mediators of stress responses and developmental programs. New Phytol. 199(3), 639–649. <https://doi.org/10.1111/nph.12291>

Liu, M., Pirrello, J., Chervin, C., Roustan, J. P., Bouzayen, M., 2015. Ethylene control of fruit ripening: revisiting the complex network of transcriptional regulation. Plant Physiol. 01361.2015. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01361>

Lou, D., Lu, S., Chen, Z., Lin, Y., Yu, D., Yang, X., 2023. Molecular characterization reveals that *OsSAPK3* improves drought tolerance and grain yield in rice. BMC Plant Biol. 23(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04071-8>

Ma, Z., Hu, L., Jiang, W., 2024. Understanding *AP2/ERF* transcription factor responses and tolerance to various abiotic stresses in plants: A comprehensive review. Int. J. Mol. Sci. 25(2). <https://doi.org/10.3390/ijms25020893>

Magome, H., Yamaguchi, S., Hanada, A., Kamiya, Y., Oda, K., 2004. Dwarf and delayed-flowering 1, a novel *Arabidopsis* mutant deficient in gibberellin biosynthesis because of overexpression of a putative *AP2* transcription factor. Plant J: For Cell and Molecular Biology. 37(5), 720–729. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2003.01998.x>

Nakashima, K., Shinwari, Z. K., Sakuma, Y., Seki, M., Miura, S., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 2000. Organization and expression of two *Arabidopsis* *DREB2* genes encoding *DRE*-binding proteins involved in dehydration- and high-salinity-responsive gene expression. Plant Mol. Biol. 42(4), 657–665. <https://doi.org/10.1023/a:1006321900483>

Pan, Y., Seymour, G. B., Lu, C., Hu, Z., Chen, X., Chen, G., 2012. An ethylene response factor (*ERF5*) promoting adaptation to drought and salt tolerance in tomato. Plant Cell Rep. 31(2), 349–360. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1170-3>

Park, S., Gilmour, S. J., Grumet, R., Thomashow, M. F., 2018. CBF-dependent and CBF-independent regulatory pathways contribute to the differences in freezing tolerance and cold-regulated gene expression of two *Arabidopsis* ecotypes locally adapted to sites in Sweden and Italy. PloS One. 13(12), e0207723. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207723>

Phukan, U.J., Jeena, G.S., Tripathi, V., Shukla, R.K., 2017. Regulation of *Apetala2*/Ethylene Response Factors in Plants. Front. Plant Sci. 8:150. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00150>

Raza, A., Razzaq, A., Mehmood, S. S., Zou, X., Zhang, X., Lv, Y., Xu, J., 2019. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A review. Plants. 8(2). <https://doi.org/10.3390/plants8020034>

Ren, Z., Fu J., Abou-Elwafa, S. F., Ku, L., Xie, X., Liu, Z., Shao, J., Wen, P., Al Aboud, N. M., Su, H., Wang, T., Wei, L., 2024. Analysis of the molecular mechanisms regulating how *ZmEREB24* improves drought tolerance in maize (*Zea mays*) seedlings. Plant Physiol. Biochem. 207(108292), 108292. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108292>

Ritonga, F.N., Ngatia, J.N., Wang, Y., Khoso, M.A., Farooq, U., Chen, S., 2021. *AP2/ERF*, an important cold stress-related transcription factor family in plants: A review. Physiol. and Mol. Biol. Plants: An International Journal of Functional Plant Biology. 27(9), 1953–1968. <https://doi.org/10.1007/s12298-021-01061-8>

Rong, W., Qi, L., Wang, A., Ye, X., Du, L., Liang, H., Xin, Z., Zhang, Z., 2014. The *ERF* transcription factor *TaERF3* promotes tolerance to salt and drought stresses in wheat. Plant Biotechnol. J. 12(4), 468–479. <https://doi.org/10.1111/pbi.12153>

Sharma, P., Singh, R., Sehrawat, N., 2020. A critical review on: Significance of floral homeotic APETALA2 gene in plant system. J. Appl. Pharm. Sci. 10(1), 124–130. DOI: [10.7324/JAPS.2020.101017](https://doi.org/10.7324/JAPS.2020.101017)

Srivastava, R., Kumar, R., 2019. The expanding roles of APETALA2/Ethylene Responsive Factors and their potential applications in crop improvement. Brief. Funct. Genom. 18(4), 240–254. <https://doi.org/10.1093/bfqp/elz001>

Tan, Z., Han, X., Dai, C., Lu, S., He, H., Yao, X., Chen, P., Yang, C., Zhao, L., Yang, Q.-Y., Zou, J., Wen, J., Hong, D., Liu, C., Ge, X., Fan, C., Yi, B., Zhang, C., Ma, C., Liu K., Shen J., Tu J., Tang G., Fu T., Guo L., Zhao, H., 2024. Functional genomics of *Brassica napus*: Progresses, challenges, and perspectives. J. Integr. Plant Biol. 66(3), 484–509. <https://doi.org/10.1111/jipb.13635>

Tang, Q., Wei S., Zheng, X., Tu, P., Tao, F., 2024. APETALA2/ethylene-responsive factors in higher plant and their roles in regulation of plant stress response. Crit. Rev. Biotechnol. 1–19. <https://doi.org/10.1080/07388551.2023.2299769>

Theißen, G., Melzer, R., Rümpler, F., 2016. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution. Development (Cambridge, England). 143(18), 3259–3271. <https://doi.org/10.1242/dev.134080>

Tian, W., Huang, Y., Li, D., Meng, L., He, T., He, G., 2022. Identification of *StAP2/ERF* genes of potato (*Solanum tuberosum*) and their multiple functions in detoxification and accumulation of cadmium in yeast: Implication for Genetic-based phytoremediation. Sci. Total Environ. 810(152322), 152322. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152322>

Verma, V., Ravindran, P., Kumar, P.P., 2016. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biol. 16(1), 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>

Jaramillo, V., Vintimilla, C., Torres, A.F., Arahana V., Torres, M.L., 2018 Differential expression of genes in response to salinity stress in tree tomato (*Solanum betaceum*). Mex. J. Biotechnol. 3(2):1-15. <https://doi.org/10.29267/mxjb.2018.3.2.1>

Viswanath, K.K., Kuo, S.Y., Tu, C.W., Hsu, Y.H., Huang, Y.W., Hu, C.C., 2023. The role of plant transcription factors in the fight against plant viruses. Int. J. Mol. Sci. 24(9). <https://doi.org/10.3390/ijms24098433>

Waadt, R., Seller, C.A., Hsu, P.K., Takahashi, Y., Munemasa, S., Schroeder, J.I., 2022. Publisher Correction: Plant hormone regulation of abiotic stress responses. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 23(7), 516. <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00501-x>

Wang, H., Ni, D., Shen, J., Deng, S., Xuan, H., Wang, C., Xu, J., Zhou, L., Guo, N., Zhao, J., Xing, H., 2022. Genome-wide identification of the *AP2/ERF* gene family and functional analysis of *GmAP2/ERF144* for drought tolerance in soybean. Front. Plant Sci. 13, 848766. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.848766>

Wang, K., Guo, H., Yin, Y., 2024. *AP2/ERF* transcription factors and their functions in *Arabidopsis* responses to abiotic stresses. *Environ. Exp. Bot.* 222(105763), 105763. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105763>

Xiao, Y.Y., Chen, J.Y., Kuang, J.F., Shan, W., Xie, H., Jiang, Y.M., Lu, W.J., 2013. Banana ethylene response factors are involved in fruit ripening through their interactions with ethylene biosynthesis genes. *J. Exp. Bot.* 64(8), 2499–2510. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert108>

Xie, Z., Nolan, T.M., Jiang, H., Yin, Y., 2019. *AP2/ERF* transcription factor regulatory networks in hormone and abiotic stress responses in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* 10, 228. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00228>

Xu, Z.S., Chen, M., Li, L.C., Ma, Y.Z., 2011. Functions and application of the *AP2/ERF* transcription factor family in crop improvement: Functions of the *AP2/EREBP* family. *J. Integr. Plant Biol.* 53(7), 570–585. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2011.01062.x>

Yaish, M.W., El-Kereamy, A., Zhu, T., Beatty, P.H., Good, A.G., Bi, Y.M., Rothstein, S.J., 2010. The APETALA-2-like transcription factor *OsAP2-39* controls key interactions between abscisic acid and gibberellin in rice. *PLoS Genetics*. 6(9), e1001098. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001098>

Yang, S., Zhou, J., Li, Y., Wu, J., Ma, C., Chen, Y., Sun, X., Wu, L., Liang, X., Fu, Q., Xu, Z., Li L., Huang, Z., Zhu, J., Jia, X., Ye, X., Chen, R., 2023. *AP2/EREBP* pathway plays an important role in Chaling Wild Rice tolerance to cold stress. *Int. J. Mol. Sci.* 24(19). <https://doi.org/10.3390/ijms241914441>

Yoon, Y., Seo, D.H., Shin, H., Kim, H.J., Kim, C.M., Jang, G., 2020. The Role of Stress-Responsive Transcription Factors in Modulating Abiotic Stress Tolerance in Plants. *Agron.* 10(6), 788. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060788>

Zandalinas, S.I., Fritschi, F.B., Mittler, R., 2021. Global warming, climate change, and environmental pollution: Recipe for a multifactorial stress combination disaster. *Trends Plant Sci.* 26(6), 588–599. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.02.011>

Zang, Z., Lv, Y., Liu, S., Yang, W., Ci J., Ren, X., Wang, Z., Wu, H., Ma, W., Jiang, L., Yang, W., 2020. A novel *ERF* transcription factor, *ZmERF105*, positively regulates maize resistance to *Exserohilum turcicum*. *Front. Plant Sci.* 11, 850. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00850>

Zhang, K., Jiang, L., Wang, X., Han, H., Chen, D., Qiu, D., Yang, Y., 2021. Transcriptome-wide analysis of *AP2/ERF* transcription factors involved in regulating Taxol biosynthesis in *Taxus × media*. *Industrial Crops and Products*. 171(113972), 113972. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113972>

Zhang, Z., Zhang, H., Quan, R., Wang, X.C., Huang, R., 2009. Transcriptional regulation of the ethylene response factor *LeERF2* in the expression of ethylene biosynthesis genes

controls ethylene production in tomato and tobacco. *Plant Physiol.* 150(1), 365–377. <https://doi.org/10.1104/pp.109.135830>

Zhao- MinghuiLi, Y., Zhang, X., You, X., Yu, H., Guo, R., Zhao, X., 2022. Genome-wide identification of *AP2/ERF* superfamily genes in *Juglans mandshurica* and expression analysis under cold stress. *Int. J. Mol. Sci.* 23(23), 15225. <https://doi.org/10.3390/ijms232315225>

Zhao, Mingqi, Haxim, Y., Liang, Y., Qiao, S., Gao, B., Zhang, D., Li, X., 2022. Genome-wide investigation of *AP2/ERF* gene family in the desert legume *Eremosparton songoricum*: Identification, classification, evolution, and expression profiling under drought stress. *Front. Plant Sci.* 13, 885694. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.885694>

Zhao, M.J., Yin, L.J., Liu, Y., Ma, J., Zheng, J.C., Lan, J.H., Fu, J.D., Chen, M., Xu, Z.S., Ma, Y.Z., 2019. The ABA-induced soybean *ERF* transcription factor gene *GmERF75* plays a role in enhancing osmotic stress tolerance in *Arabidopsis* and soybean. *BMC Plant Biol.* 19(1), 506. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2066-6>

Zhao, Q., Hu, R.S., Liu, D., Liu, X., Wang, J., Xiang, X.H., Li, Y., 2020. The *AP2* transcription factor *NtERF172* confers drought resistance by modifying *NtCAT*. *Plant Biotechnol. J.* 18(12), 2444–2455. <https://doi.org/10.1111/pbi.13419>

Zwack, P.J., Rashotte, A.M., 2015. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses. *J. Exp. Bot.* 66(16), 4863–4871. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv172>