



Revisión bibliográfica

APUNTES SOBRE ALGUNOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO VEGETAL QUE PARTICIPAN EN LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS FRENTE AL ESTRÉS ABIÓTICO

Review

Notes of the influence of some plant growth regulators in the abiotic stress plant response

Licet Chávez Suárez[✉], Alexander Álvarez Fonseca y Ramiro Ramírez Fernández

ABSTRACT. The abiotic stress is one of the most significant cause of the agricultural economic losses around the world. Plant growth regulators as: abscisic acid, ethylene, jasmonic acid and salicylic acid are essentials in the abiotic stress plant response. The molecular and the other chemical properties of the main plant growth regulators as well as their influence on plant response against the abiotic stress are described in this paper.

RESUMEN. El estrés abiótico es una de las principales causas de las pérdidas de las producciones agrícolas a nivel mundial. Los reguladores del crecimiento vegetal tales como el ácido abscísico, el etileno, el ácido jasmónico y el ácido salicílico son esenciales en la respuesta de las plantas al estrés abiótico. Se describen las generalidades de estas moléculas así como su función en la respuesta de la planta frente al estrés abiótico.

Key words: abiotic stress, ethylene, ABA, jasmonic acid, salicylic acid

Palabras clave: estrés abiótico, etileno, ABA, ácido jasmónico, ácido salicílico

INTRODUCCIÓN

El estrés abiótico, que incluye factores como la salinidad, la sequía y las temperaturas extremas, causa pérdidas inmensas en la producción agrícola a nivel mundial. Es necesario la combinación de métodos tradicionales de mejoramiento genético y el uso de herramientas biotecnológicas con el objetivo de incrementar la tolerancia al estrés abiótico en plantas cultivadas (1).

Para lo anterior se requiere una comprensión detallada de los mecanismos de tolerancia de las plantas a estos factores adversos.

En tal sentido, las hormonas vegetales son un grupo de moléculas pequeñas de naturaleza química diversa que controlan procesos, que van desde el crecimiento y desarrollo de la planta, hasta su respuesta frente al estrés biótico y abiótico (2). Se ha comprobado que una compleja red de señales hormonales controla la respuesta de la planta frente al estrés abiótico (3). El ácido abscísico (ABA), el etileno, el ácido jasmónico (AJ) y el ácido salicílico (AS) son reguladores del crecimiento vegetal con un papel bien documentado en la respuesta de la planta frente al estrés abiótico. El ABA es la principal molécula involucrada en la respuesta

al estrés por sequía y por salinidad. Las cuatro moléculas mencionadas se relacionan con la respuesta de la planta al estrés por calor. Estudios realizados en mutantes muestran la relación del AS, el ABA y el etileno en la termotolerancia adquirida de las plantas, mientras que el AS y el AJ participan en la termotolerancia basal (4). La acción de estas hormonas frente a situaciones de estrés puede desarrollarse a través de acciones sinérgicas o antagónicas (5).

Es por ello que el presente trabajo tiene como objetivo abordar brevemente algunos aspectos relacionados con la biosíntesis y la función de los reguladores del crecimiento vegetal, ABA, AS, AJ y el etileno, en la respuesta de las plantas frente al estrés abiótico.

Licet Chávez Suárez, Investigador Agregado; Alexander Álvarez Fonseca, Reserva Científica y Dr.C. Ramiro Ramírez Fernández, Investigador Titular del Centro de Investigaciones, Servicios y Tecnologías Ambientales de Granma, Instituto de Investigaciones Agropecuarias «Jorge Dimitrov», carretera Vía Manzanillo km 17, Bayamo, Granma, Cuba.

✉ licet@dimitrov.cu; alexanderf@dimitrov.cu; rramirez@dimitrov.cu

ABA

El ABA es una fitohormona descubierta en frutos jóvenes de algodón en los años 60, a la que se le llamó primeramente dormina o abscisina. Desde esa fecha hasta la actualidad se ha encontrado en numerosas especies de plantas y musgos. Las funciones más descritas del ABA están relacionadas con los procesos de maduración, la adquisición de tolerancia a la desecación y dormancia de la semilla (6). También es muy importante en el desarrollo de la planta, así como en la respuesta de la misma al estrés biótico y abiótico (7).

BIOSÍNTESIS DE ABA

La ruta biosintética del ABA se conoce con exactitud (8). La planta *Arabidopsis thaliana* se ha utilizado como modelo para la identificación de las principales enzimas que participan en la ruta metabólica. El primer precursor del ABA, el isopentenil difosfato, se sintetiza primariamente en plastidios, a partir del gliceraldehído 3-fosfato y el piruvato, en la vía del metiliteritrol fosfato. Esta conduce a la producción sucesiva de fitoeno y licopeno, como intermediarios, el último de los cuales es ciclado e hidroxilado para formar la zeaxantina, primer carotenoide oxigenado de la vía. La subsecuente conversión de la zeaxantina tanto a la violaxantina como la neoxantina, ocurre también en los plastidios. En *Arabidopsis*, tanto la violaxantina como la neoxantina son *in vivo*, sustratos de la 9-cisepoxicarotenoide dioxigenasa (NCED) para producir xantoxina, el primer precursor citoplasmático para la conversión catalítica al ABA (6).

Además de la síntesis de novo, el ABA puede circular a través de la planta como un éster inactivo conjugado de glucosa y es liberado en su forma activa por las β -glucosidasas apoplásticas y del retículo endoplasmático. Esto implica que la intensidad de la señal del ABA en el sitio de acción no se correlaciona necesariamente con la

cantidad absoluta de hormona *per se* y es gobernada por la eficiencia de la modificación enzimática y su liberación (9). Debido a que el éster de glucosa puede activarse por ruptura, este hecho pudiera representar un rápido mecanismo de respuesta, considerado como la primera línea de defensa contra el medio ambiente cambiante. Apoya lo anterior el hecho de que mutantes de *Arabidopsis* deficientes en β -glucosidasas, contienen menores niveles de ABA en las hojas y desarrollan fenotipos sensibles al estrés. El éster ABA-glucosa se almacena en la vacuola o en el espacio apoplástico (10), pero se transporta por un mecanismo desconocido al retículo endoplasmático en respuesta a la deshidratación, donde se escinde para liberar el ABA (11). Además, estudios bioquímicos mostraron que el déficit de agua conduce a una rápida polimerización de las β -glucosidasas en los microsomas (presumiblemente incluyendo el retículo endoplasmático).

ABA Y LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS FRENTE AL ESTRÉS ABIÓTICO

Durante el crecimiento vegetativo, el ABA es la principal hormona que confiere tolerancia al estrés abiótico, fundamentalmente a la salinidad y la sequía (12).

Se conoce que la salinidad, así como la sequía y las bajas temperaturas, causan un incremento en la biosíntesis y acumulación del ABA, pues activan genes que codifican para las enzimas que participan en la biosíntesis de esta hormona, las que pueden ser catabolizadas al terminar el periodo estresante (13).

En condiciones de sequía, las concentraciones de ABA en las hojas se incrementan. Este incremento del ABA actúa como una señal por lo que puede amplificar la señal inicial e iniciar otra cascada de señalización (14). La producción de ABA en las raíces y su transporte hacia las hojas constituye un mecanismo de respuesta ante el déficit hídrico del suelo. Es muy conocido el papel del ABA en el cierre estomático para prevenir la desecación (15).

Desde el punto de vista de la tolerancia a la salinidad y otros tipos de estrés, la función del ABA parece ser la regulación del balance hídrico en la planta y la tolerancia al estrés osmótico.

Por otro lado, numerosos experimentos indican que existen vías dependientes e independientes de ABA para la inducción de los genes relacionados con el estrés abiótico (16). La expresión inducida de ABA depende frecuentemente de la presencia de elementos que actúan en cis llamados ABRE, a los cuales se unen factores de transcripción bZIP conocido como proteínas que unen ABRE (AREB) o factores AREB (6).

Se han efectuado estudios con numerosos mutantes de *Arabidopsis* deficientes de ABA, nombrados *aba1*, *aba2*, *aba3* (17) y *aba4* (18). También se han informado mutantes deficientes de ABA en especies como el tabaco, tomate y maíz (19). Sin el tratamiento estresante, el crecimiento de estos mutantes es comparable con el fenotipo silvestre. Bajo estrés salino los mutantes muestran pobre crecimiento.

El papel del ABA en la tolerancia al estrés osmótico es bien conocido (20, 21) y también existen varias evidencias del papel del ABA en el control de la homeostasis iónica. Por ejemplo, el contenido de ABA se incrementó ligeramente solamente en las hojas de los cultivares de arroz tolerantes al salinidad versus los cultivares sensibles. Este incremento en el contenido de ABA se acompañó por una mejor relación K^+/Na^+ (22). También el transporte y la acumulación de K^+ en raíces de plantas superiores está regulado por el ABA.

Muchas plantas responden a los altos niveles salinos secuestrando iones dentro de la vacuola. Este proceso está mediado por un antiporte vacuolar Na^+/H^+ que utiliza el gradiente protónico para concentrar iones en contra de su gradiente (23). Una caracterización de cinco antiportes de Na^+/H^+ , mostró que dos transcriptos de ellos, AtNHX1 y AtNHX2, se acumulan en respuesta

al ABA. Sin embargo, esta acumulación no ocurre en mutantes aba1-2 lo que indica que la respuesta al estrés de estos genes depende del ABA (24). Se han aislado numerosos ADN complementarios que codifican para bombas iónicas de membranas tales como ATPasas y V-ATPasa. La acumulación de estos transcritos se provoca debido a la salinidad, alguno de ellos son regulados por el ABA (25). También es importante para la homeostasis iónica el incremento del Ca^{++} citoplasmático libre que es inducido por el ABA, un evento regulado por la ADP ribosa cíclica (26). La identificación de ARNm inducidos por el estrés o por el ABA, que codifican una proteína de membrana que se une al calcio (27) y una fosfolipasa C específica para el fosfatidilinositol en *A. thaliana* (28), respectivamente, proporciona evidencia indirecta de la participación del calcio en la señalización del ABA en tejidos vegetativos. El aislamiento del gen RD20, una proteína que une el calcio que está inducida por el ABA y el estrés salino, sugiere una relación entre el estrés salino, el ABA y las vías señalizadoras del calcio (13).

Los genes que codifican enzimas involucradas en la biosíntesis de prolina, glicín betaína y el pinitol/ ononitol, se expresan en varias especies de plantas como respuesta al estrés salino. El gen P5CS (pirrolín carboxilato sintetasa), involucrado en la biosíntesis de la prolina a partir del glutamato, se expresa en *Oryza sativa* y *A. thaliana* en respuesta al estrés salino y al ABA (29).

ETILENO

El etileno (C_2H_4), es un simple gas perteneciente a los hidrocarburos, que se produce en la mayoría de los tejidos y células de las plantas. Desempeña un importante papel en el desarrollo y la fisiología de las mismas. Participa en procesos tan importantes como la germinación de la semilla, la inhibición de la elongación del tallo y la raíz y la expansión de la hoja, la formación de la flor, el desarrollo de los pelos radicales y la nodulación

de la raíz, la abscisión, la senescencia y la maduración de los frutos (30). La síntesis del etileno puede ser inducida por el estrés ambiental tales como, heridas, hipoxia y ataque por patógenos. En la agricultura el etileno es muy importante en la etapa poscosecha de gran variedad de frutas y vegetales (31).

BIOSÍNTESIS DEL ETILENO

La síntesis del etileno comienza con el aminoácido metionina y procede vía S-adenosilmetionina (SAM), al intermediario cíclico no aminoácido, ácido aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), en reacción catalizada por la enzima ACC sintasa (32). El grupo metiltilio se recicla a través del ciclo de Yang. La conversión del ACC se lleva a cabo por la enzima ACC oxidasa (ACO). La SAM también se utiliza en la síntesis de ciertas poliaminas mediante la enzima SAM descarboxilasa. Tanto la ACC sintasa como la ACC oxidasa son codificadas por familias multigénicas en numerosas plantas tales como *Arabidopsis*, arroz y tomate. La expresión de los genes ACS y ACO es regulada y muestra distintos patrones de expresión en varios tejidos en diferentes estadios del desarrollo y en respuesta a estrés abiótico y biótico. Además, existen evidencias que sugieren que la regulación de estos genes puede ocurrir más allá del nivel de expresión del gen (32).

EL ETILENO Y LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS FRENTE AL ESTRÉS ABIÓTICO

Se ha planteado que la síntesis del etileno se incrementa debido a diversos estrés tales como las heridas, la salinidad, la sequía, el frío, el ozono y el encharcamiento (33).

En plantas maduras de trigo se observó que los cambios en la biosíntesis del etileno difieren en cuanto a la tolerancia de la variedad y el grado del déficit hídrico impuesto (34). En las variedades tolerantes a la sequía la actividad de la enzima ACC oxidasa se incrementó en las primeras 24 horas del tratamiento

estresante, mientras que en las variedades sensibles disminuyó todo el tiempo de tratamiento (48 horas). Sin embargo, estos autores no encontraron variaciones en el contenido de ACC, aunque en este experimento el tratamiento estresante fue corto, indicó una alteración de la biosíntesis del etileno en las variedades de trigo sensibles y tolerantes (34).

Otros autores sugieren que el etileno puede no jugar un papel importante en la respuesta de la planta al déficit hídrico debido a que no observaron acumulaciones significativas en el contenido de esta hormona en sorgo (35), ni en plantas de trigo de seis semanas (36).

Se han informado alteraciones en la señalización del etileno en plantas afectadas por estrés salino. Un homólogo del gen del receptor del etileno NTHK1 (*Nicotiana tabacum* histidina kinase) de tabaco, confiere sensibilidad a la salinidad en plantas de *Arabidopsis* transformadas con este gen, a saber por cambios fenotípicos, el equilibrio electrolítico relativo y el crecimiento relativo de la raíz bajo estrés salino (37).

ÁCIDO SALICÍLICO

El AS (ácido 2-hidroxibenzoico) es un regulador endógeno del crecimiento de naturaleza fenólica, que participa en la regulación de numerosos procesos fisiológicos en las plantas (38), así como en sus mecanismos de defensa frente al estrés biótico y abiótico (39). El AS, por ejemplo, induce la floración en determinadas plantas, controla la toma de iones por las raíces y la conductividad estomática (40). También participa en el funcionamiento de las membranas celulares, las relaciones hídricas, la fotosíntesis, la inhibición de la biosíntesis del etileno e incremento del crecimiento. Existen evidencias experimentales que indican la participación del AS en la regulación de la expresión de los genes en el curso de la senescencia en *Arabidopsis*. Además, se plantea que el AS puede participar

como un regulador del gravitropismo, en la inhibición de la maduración de los frutos, entre otros procesos (41).

Adicionalmente, se ha descrito que en algunos casos el efecto del AS dentro del metabolismo de las plantas puede ser de forma indirecta ya que altera la síntesis y señalización de otras hormonas que incluyen la vía del AJ, etileno y auxinas (42).

En las últimas dos décadas este compuesto ha recibido mucha atención por su participación en los mecanismos de defensa de la planta debido a su capacidad para inducir la resistencia sistémica adquirida (RSA) frente a diferentes patógenos, la que se manifiesta en la aparición de proteínas relacionadas con la patogénesis, y se considera que el AS sirve como una señal en la inducción de estos genes (43).

BIOSÍNTESIS DEL AS

En relación a la biosíntesis del AS, se ha descrito que puede ser generado por dos vías enzimáticas distintas (44). El aminoácido L-fenilalanina, puede ser convertido en ácido salicílico por dos vías, una mediante el intermediario benzoato y la otra mediante el ácido cumárico, a través de una serie de reacciones enzimáticas inicialmente catalizadas por la enzima fenilalanina amonio liasa (FAL). Existen numerosos reportes que corroboran la importancia de esta enzima en la síntesis del AS, por ejemplo (45), mostraron que, en las plantas de tabaco transgénicas donde se ha suprimido el gen de la FAL, los niveles del AS son menores que en las plantas normales después de la inoculación con el virus del mosaico del tabaco. A su vez, el corismato puede también ser convertido en AS, vía isocorismato, en un proceso de dos pasos que implica la participación de las enzimas isocorismato sintasa (ICS) e isocorismato piruvato liasa (IPL) (46, 47). La mayor parte del AS producido como respuesta al ataque por patógenos se sintetiza por la segunda vía en *Arabidopsis*, *Nicotiana benthamiana* y tomate (*Solanum lycopersicum*) (47, 48, 49).

La mayoría del AS en la planta es convertido a AS O- β -glucósido (ASG) por medio de una enzima llamada AS glucosil transferasa (ASGT) inducible por patógenos (50). En *Arabidopsis*, el AS se sintetiza probablemente en cloroplastos (51), mientras que en tabaco la enzima ASGT parece estar localizada en el citosol. El ASG, en tabaco, es activamente transportado del citosol hacia la vacuola, donde puede funcionar como una forma almacenada inactiva que puede ser convertida a AS en caso de ser necesario (50).

El salicilato de metilo (SMe), es otro derivado del AS y su forma glucosilada (SMeG) también puede acumularse en niveles relativamente altos *in vivo* (50, 52). Se ha demostrado que tanto el SMe como el ASG son biológicamente inactivos, mientras que una forma hidroxilada del AS, el ácido 2,5 dihidroxibenzóico (ácido genticónico), que también se acumula en plantas, puede inducir la expresión de genes PR específicos en tomate que no se inducen por ácido salicílico (44).

EL AS Y LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS FRENTE AL ESTRÉS ABIÓTICO

Actualmente se le presta gran atención a la capacidad del AS de producir efectos protectores en las plantas sometidas a diferentes estrés abióticos. Se ha demostrado el efecto protector del AS contra los factores abióticos estresantes, tales como metales tóxicos, calor, frío, y daño oxidativo. Además el papel del AS en la inducción de la tolerancia a la salinidad se ha investigado en detalle en numerosas especies de plantas. El AS induce la tolerancia a la salinidad en tomate (53), zanahoria (54), maíz (55) y trigo (56).

Otros autores (43), aplicaron varias concentraciones exógenas de AS a meristemos de tallos *in vitro* para mejorar la micropropagación e inducir la tolerancia a la salinidad en *Hibiscus acetocella* y *H. moscheutos*, mientras que (57), obtuvieron un incremento en la tasa fotosintética y en la biomasa de los dos cultivares de girasol estudiados,

con la aplicación foliar de AS a una concentración de 200 mg/L.

Otro autor (58) estudió la capacidad del ácido salicílico para contrarrestar el efecto negativo del tratamiento con NaCl en maíz. Concluyó que la aplicación exógena de AS, contrarresta el efecto deletéreo del NaCl en esta planta, incrementando su tolerancia, mediante la activación de los procesos fotosintéticos. Por otro lado, se ha propuesto que el AS induce las reacciones protectoras mediadas por el ABA frente al déficit de agua principalmente por el incremento de la acumulación de prolina. También protege la actividad nitrato reductasa y mantiene el contenido de proteína y nitrógeno e incrementa la clorofila, la tasa fotosintética y la actividad de la RUBISCO en plantas de trigo sometidas a déficit hídrico (40).

Otros investigadores observaron el efecto de la aclimatación con calor conjuntamente con el tratamiento con AS de cuatro variedades de *Brassica*. Encontraron que fue efectivo para proporcionar tolerancia al calor en el estadio de plántula, lo que es crucial para el desarrollo de la planta. Observaron un incremento en los azúcares totales solubles, en el peso fresco y seco, en la actividad de algunas enzimas como la invertasa y en la expresión de algunas proteínas HSP (siglas en inglés: *heat shock protein*) (59). Además, se ha observado que el AS promueve la germinación de las semillas de *Arabidopsis* en condiciones de salinidad. La germinación de la semilla del mutante *sid2*, que tiene un defecto en la síntesis de AS, se afecta en condiciones de salinidad, pero los efectos inhibitorios se reducen en presencia de concentraciones fisiológicas de AS. La salinidad provoca estrés oxidativo en la planta. El contenido endógeno de H₂O₂ en la semilla del mutante es mayor que en las semillas normales. Sin embargo, la aplicación exógena de AS reduce los niveles endógenos de especies reactivas del oxígeno, lo que muestra que el AS participa en la respuesta de la planta al estrés oxidativo en condiciones salinas (60).

El papel del AS frente al estrés abiótico se atribuye a la regulación del estado redox en las células vegetales (61) y la protección de la estructura celular (62). Por otro lado, se ha comprobado que la activación de la fosfolipasa D involucra la acumulación de AS libre y el desarrollo de termotolerancia inducida por las bajas temperaturas de plantas de uva (63). Por otro lado, el pretratamiento con $20 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ de AS mejoró significativamente el potencial de germinación y el crecimiento en plántulas de maíz tanto a 25 como a 15°C (64).

La imbibición de semillas de pimiento con 10^{-4} M de AS y ácido sulfosalicílico, indujo un mejor crecimiento de las plántulas sometidas a bajas temperaturas (65). Además, el AS puede disminuir el daño causado por las bajas temperaturas en maíz (66) y fresa (67), a través de la alteración de la actividad de enzimas antioxidantes (68, 69).

Otros autores (70), evaluaron el efecto del AS sobre la germinación y el crecimiento de las plántulas de seis variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.), en condiciones de bajas temperaturas. El tratamiento con AS, mejoró el porcentaje de germinación y el crecimiento de las plántulas. También se incrementó la concentración de ácido indolacético, de ácido giberélico y de ABA, en las plántulas provenientes de semillas tratadas.

ÁCIDO JASMÓNICO

El éster metílico del ácido jasmónico (JAME) fue aislado por primera vez a partir de los aceites esenciales del *Jasminum grandiflorum* (71). Los jasmonatos son fitohormonas lipídicas, derivados oxigenados de los ácidos grasos linoleico y linolénico principalmente, que actúan como moléculas señalizadoras de la respuesta de las plantas a numerosas situaciones de estrés abiótico y biótico y participan en diversos procesos del desarrollo de la planta (72). Entre las situaciones de estrés que regulan están las heridas

(mecánicas o bióticas), la exposición a ozono, sequía y el ataque por patógenos y plagas. Entre los procesos de desarrollo en los que participan los jasmonatos están el crecimiento de la raíz, la tuberización, la maduración de frutos, senescencia, desarrollo del polen y enrollamiento de zarcillos (73).

BIOSÍNTESIS DEL AJ

Los AJs son compuestos que poseen homología estructural y funcional con esteroides y prostaglandinas originados en animales a partir del ácido araquidónico (74). El AJ es una ciclopentenona que posee una cadena pentenilo y una cadena carboxílica. Entre los cuatro isómeros posibles, el enantiómero (-)-AJ tiene la configuración absoluta (3*R*, 7*R*), la forma (+)-7-*iso*-JA (3*R*, 7*S*) es nativa y fisiológicamente activa (75).

La biosíntesis del AJ fue descrita por Vick y Zimmerman (76). Los lípidos de membrana constan de ácidos grasos poliinsaturados esterificados al glicerol en las posiciones sn1 y sn2. La tercera posición del glicerol está esterificada con un grupo fosfato. La moléculas lipídicas resultantes, el ácido fosfatídico (PA) y el inositol trifosfato (IP3), intervienen en la señalización del calcio en respuesta al estrés (77). Sin embargo, no solo el principal grupo de esta clase de lípidos puede servir como segundo mensajero, sino también los residuos de ácidos grasos son fuente de señales posteriores, tales como las oxilipinas, que incluyen los jasmonatos el cual comprende el AJ, el JAME, conjugados del AJ con aminoácidos y otros metabolitos del AJ. La generación de oxilipinas se inicia por la acción de enzimas lipooxigenasas (LOXs) las cuales forman hidroperóxidos del ácido linolénico (18:3) o el ácido linoleico (18:2) (78). Cuando el sustrato es el primero se obtienen como productos el ácido (13*S*) hidroperooctadecatrienoico (13HPOT) o el ácido (9*S*) hidroperooctadecatrienoico (9HPOT). Los productos correspondientes cuando el sustrato es el ácido linoleico

son el ácido (13*S*) hidroperooctadecadienoico (13HPOD) y (9*S*) hidroperooctadecadienoico (9HPOD). Aunque puede tener lugar la oxidación no enzimática por la formación de fitoprostano (79). En la reacción catalizada por las LOXs se forma exclusivamente el isómero *S*.

El primer paso en la biosíntesis del AJ es la conversión de la 13HPOT en un óxido de aleno inestable, catalizado por la enzima 13 AOS (76). La AOS pertenece a la familia de enzimas CYP74A, las cuales son independientes del oxígeno molecular y el NADPH, exhibe baja afinidad por el CO_2 y utilizan el grupo hidroperóxido como fuente de equivalente de reducción y oxígeno (78). La enzima siguiente es la óxido de aleno ciclasa (AOC) también se localiza en los plastidios (80). Utilizando el altamente inestable óxido de aleno, la AOC establece una estructura enantiomérica en el anillo ciclopentenona que aparece en el AJ. Una reacción no enzimática adicional en ausencia de AOC es la formación del OPDA racémico y el clivaje cetol. Se piensa que debido a la inestabilidad del óxido de aleno y la localización común de AOS y AOC, estas enzimas estén estrechamente en contacto, pero no hay pruebas de la interacción proteína-proteína (81). El producto de la AOC, *cis* 12 ácido oxofitodienoico (OPDA) es el producto final de la parte de la síntesis del AJ que se desarrolla en los cloroplastos. El paso siguiente, la reducción del anillo ciclopentenona, es catalizada por una reductasa peroxisomal (OPDA reductasa) OPR (82). En *Arabidopsis* y tomate existen más de tres enzimas, pero solamente la OPR3 exhibe especificidad por el *cis* (+)- OPDA. Las OPRs reducen las estructuras inonas conjugadas incluyendo las que aparecen en el OPDA. La conversión del OPDA por la enzima del peroxisoma OPR3 sugiere la interrogante de cómo el OPDA es liberado del cloroplasto y entra a los peroxisomas (83).

Excepto los pasos de β -oxidación, que tienen lugar en peroxisomas (84), las enzimas específicas para la

biosíntesis de AJ (13-LOX, AOS y AOC) han sido clonadas y poseen en su secuencia un péptido de tránsito cloroplástico por lo cual tienen localización cloroplástica (85).

La β -oxidación es catalizada por tres proteínas: acil-CoA oxidasa (ACX), la proteína multifuncional (MFP), y la L-3-cetoacil-CoA tiolasa (CAT). Posiblemente la actividad de una tioesterasa adicional estaría involucrada en la liberación de AJ del AJCoA, producto final de la β -oxidación (86). Por lo tanto, la biosíntesis de AJ y el metabolismo ocurre en tres compartimentos celulares: el cloroplasto donde OPDA y dnOPDA se sintetizan, el peroxisoma donde tiene lugar la reducción de OPDA por la OPDA reductasa3 (OPR3) y los pasos de β -oxidación y el citoplasma donde ocurren diferentes modificaciones de AJ: metilación, hidroxilación y conjugación (85).

Todos los genes que codifican enzimas de la biosíntesis del AJ son inducibles (87) y los promotores analizados incrementan su actividad después del tratamiento con AJ, lo que sugiere una regulación por retroalimentación positiva. La biosíntesis del AJ no se induce por el AJ endógeno, lo que sugiere que la percepción del AJ es extracelular.

La expresión de los genes es parte solamente de la información necesaria para atender la regulación de la biosíntesis del AJ. Por ejemplo las hojas completamente desarrolladas de *Arabidopsis* presentan las enzimas LOX, AOS y AOC en abundancia (88); sin embargo, la formación del AJ tiene lugar solamente después de estímulos externos, tales como heridas. Además, el incremento del AJ inducido por la herida es transiente y aparece antes de la expresión de LOX, AOS y AOC.

EL AJ Y LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS FREENTE AL ESTRÉS ABIÓTICO

El ácido jasmónico y sus derivados se consideran componentes de la vía de transducción de señales en los mecanismos de defensa de las plantas y se han registrado aumentos en sus

niveles endógenos en plantas sometidas a estrés (89). Ellos inducen la expresión de genes que codifican proteínas específicas, entre las que pueden citarse inhibidores de proteasas, enzimas involucradas en la biosíntesis de flavonoides, osmotinas y lipoxigenasas, y diferentes proteínas relacionadas con la patogénesis (90).

En relación al papel que desempeñan el AJ y sus derivados en las respuestas a estrés, existen evidencias de que plantas tolerantes poseen niveles más elevados de estos compuestos que las sensibles. En tomate, el cultivar Pera tolerante a la salinidad presentó mayores niveles endógenos de AJ y de su precursor, el ácido 12-oxofitodienoico (OPDA), que el cv. sensible Hellfrucht Frühstamm. Además, ambos cultivares respondieron al estrés salino modificando sus niveles de AJ. Por otra parte, en respuesta al tratamiento salino se observó la acumulación de proteínas enzimáticas involucradas en la síntesis de AJ, tales como lipoxigenasas (LOX) y óxido de aleno sintasa (AOS), y de una proteína inducida por AJ, el inhibidor de proteasa (pin2). La acumulación de LOX fue más pronunciada en las plantas del cv. Hellfrucht Frühstamm sometidas a estrés; por otra parte, la acumulación de ARNm de óxido de aleno sintasa (AOS-ARNm) y ARNm de inhibidor de proteasa (Pin2-ARNm) se observó con tratamientos con NaCl y AJ, indicando que el estrés salino causa una respuesta diferencial en plantas tolerantes y sensibles (91).

Otros investigadores (92) encontraron una proteína PR10 (*pathogen related*) en arroz, RSOsPR10, cuyo ARNm se induce rápidamente en las raíces debido al estrés salino y la sequía, mediante la activación de la vía de señalización del AJ; mientras que el ABA y el AS no mostraron influencia alguna en esta inducción.

En hojas de soya sometidas a la pérdida del 15 % de su peso fresco, los niveles de AJ se incrementaron cinco veces después de dos horas de estrés, mientras que disminuyó

aproximadamente a los niveles del control alrededor de las cuatro horas. En esta investigación se observó que la aplicación del AJ metilado, no tuvo influencia sobre la tasa de transpiración. Los autores (93) concluyeron que la rápida inducción de los niveles de AJ observados en las hojas con déficit hídrico se debió a la pérdida de la turgencia y a cambios relacionados con el transporte de iones, mientras que no tuvo influencia en el cierre estomático.

Por otro lado, otros autores (94) notaron que varios péptidos inducidos por el ester metílico del AJ comparten homología con la proteínas LEA (*late embryogenesis abundant*) que son inducidas por el estrés hídrico o el ABA.

CONSIDERACIONES FINALES

Sin lugar a dudas es clave el papel del ABA, AS, AJ y el etileno en la regulación de la respuesta de las plantas frente al estrés abiótico. Estos reguladores del crecimiento vegetal pueden interactuar de forma cooperada o antagónica, en dependencia del factor estresante. La selección de la respuesta más adecuada a cada uno de estos estímulos está determinada en parte por la interacción, positiva o negativa, que se establece entre estos fitorreguladores y sus rutas de señalización. El tema del entrecruzamiento entre las rutas de señalización del etileno, el AS, el AJ y el ABA, es amplio y muy importante. Requiere, además, de numerosos esfuerzos e investigaciones para lograr su plena comprensión, debido a su importancia como mecanismo regulador en la defensa de la planta no solo ante situaciones de estrés abiótico, sino también en la defensa de la planta contra el ataque de patógenos. No menos importantes resultan las investigaciones relacionadas con otros reguladores del crecimiento vegetal tales como los brasinoesteroides, las poliaminas y las citoquininas, que intervienen en la respuesta de la planta frente al estrés abiótico.

Como parte de una estrategia en el desarrollo de plantas tolerantes a estos tipos de estrés, es importante que se conozcan mecanismos particulares que permiten la tolerancia, así como su inducción. La aplicación de los reguladores del crecimiento vegetal facilitaría tanto el mantenimiento de las tierras cultivables, como permitir la expansión de plantas dentro de áreas marginales que no se utilizan actualmente. Sin embargo, se hace necesario el conocimiento detallado de los efectos de dichos compuestos sobre los procesos fisiológicos que determinan la productividad de las plantas en relación con la tolerancia al estrés, antes de su aplicación práctica.

REFERENCIAS

- Mittler, R. y Blumwald, E. Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2010, vol. 61, p. 443-462.
- Lumba, S.; Cutler, S. *et al.* Plant nuclear hormone receptors: a role for small molecules in protein-protein interactions. *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.*, 2010, vol. 26, p. 445-469.
- Bartsch, M. y Bednarek, P. Accumulation of isochlorogenic acid-derived 2,3-dihydroxybenzoic 3-O-beta-D-xyloside in Arabidopsis resistance to pathogens and ageing of leaves. *J. Biol. Chem.*, 2010, vol. 285, no. 33, p. 25654-25665.
- Divi, K. U.; Rahman, T. y Krishna, P. Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. *BMC Plant Biology*, 2010, vol. 10, p. 151-157.
- Fujita, M.; Fujita, Y.; Noutoshi, Y.; Takahashi, F.; Narusaka, Y.; Yamaguchi-Shinozaki, K. y Shinozaki, K. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, vol. 9, p. 436-442.
- Wasilewska, A.; Florina, V.; Sirichandra, C.; Redkob, Y.; Jammesc, F.; Valona, C.; Frei, N. y Leunga, F. An update on abscisic acid signaling in plants and more. *Molecular Plant*, 2008, vol. 1, no. 2, p. 198-217.
- Klingler, J. P.; Batelli, G. y Zhu, J. K. ABA receptors: the Start of a new paradigm in phytohormone signalling. *Journal of Experimental Botany*, 2010, vol. 61, no. 12, p. 3199-3210.
- Marion-Poll, A. y Leung, J. Abscisic acid synthesis, metabolism and signal transduction. *Plant Hormone Signaling, Annual Plant Reviews*, 2006, p. 1-35.
- Jang, F. y Hartung, W. Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): the factors regulating the intensity of the ABA signal. *J. Exp. Bot.*, 2007, doi:10.1093/jxb/erm127.
- Dietz, K. J.; Sauter, A.; Wichert, K.; Messdaghi, D. y Hartung, W. Extracellular beta-glucosidase activity in barley involved in the hydrolysis of ABA glucose conjugates in leaves. *J. Exp. Bot.*, 2000, vol. 51, p. 937-944.
- Lee, K. H.; Piao, H. L.; Kim, H. Y.; Choi, S. M.; Jian, F.; Hartung, W.; Hwang, I.; Kwak, J. M.; Lee, I. J. y Hwang, I. Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increased active pools of abscisic acid. *Cell*, 2006, vol. 126, p. 1109-1120.
- Hossain, M. A.; Cho, J. I. *et al.* The ABRE-binding bZIP transcription factor OsABF2 is a positive regulator of abiotic stress and ABA signaling in rice. *J. Plant. Physiol.*, 2010, vol. 167, no. 17, p. 1512-1520.
- Chávez, L. y González, L. M. Mecanismos moleculares involucrados en la tolerancia de las plantas a la salinidad. *ITEA*, 2009, vol. 105, no. 4, p. 231-256.
- Chávez, L. y Ramírez, R. Mecanismos de transducción de señales en plantas afectadas por salinidad y sequía. *ITEA*, 2010, vol. 106, no. 3, p. 1-13.
- Schachtman, D. P. y Goodger, J. Q. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends. Plant. Sci.*, 2008, vol. 13, p. 281-287.
- Li, C.; Cuiling, L.; Jian, L.V. *et al.* TaZFP: a wheat zinc finger protein gene down-regulated by abscisic acid and salinity stress plays a positive role in stress tolerance. *Plant Physiol*, 2010, vol., 154, no. 1, p. 211-221.
- Koornneef, M.; Leon-Kloosterziel, K. M.; Schwartz, S. H. y Zeevaart, J. A. D. The genetic and molecular dissection of abscisic acid biosynthesis and signal transduction in Arabidopsis. *Plant. Physiol. Biochem*, 1998, vol. 36, p. 83-89.
- North, H. M.; De Almeida, A.; Boutin, J. P.; Frey, A.; To, A.; Botran, L.; Sotta, B. y Marion-Poll, A. The Arabidopsis ABA deficient mutant aba4 demonstrates that the major route for stress-induced ABA accumulation is via neoxanthin isomers. *Plant J.*, 2007, vol. 50, p. 810-824.
- Lietenberg, S.; North, H. y Marion-Poll, A. Molecular biology and regulation of abscisic acid biosynthesis in plants. *Plant. Physiol. Biochem.*, 1999, vol. 37, p. 341-350.
- Rock C. D. Pathways to abscisic acid-regulated gene expression. *New Phytol.*, 2000, vol. 148, p. 357-396.
- Zhu, J. K. Salt drought stress signal transduction in plants. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2002, vol. 53, p. 247-273.
- Bhora J. S.; Dooffling, H. y Dooffling K. Salinity tolerance of rice with reference to endogenous and exogenous abscisic acid. *J. Agron. Crop. Sci.*, 1995, vol. 174, p. 79-86.
- Verma, D.; Singla-Pareek, S. L.; Rajagopal, D.; Reddy, M. K. y Sopory, S. K. Functional validation of a novel isoform of Na⁺/H⁺ antiporter from Pennisetum glaucum for enhancing salinity tolerance in rice. *J. Biosci.*, 2007, vol. 32, no. 3, p. 621-628.
- Yokoi, S.; Quintero, F. J.; Cubero, B.; Ruiz, M. T.; Bressan, R. A.; Hasegawa, P. M. y Pardo, J. M. Differential expression and function of Arabidopsis thaliana NHX Na⁺/H⁺ antiporter in the salt stress response. *Plant J.*, 2002, vol. 30, p. 529-539.

25. Tsiantis, M. S.; Bartholomew, D. M. y Smith, J. A. Salt regulation of transcript levels for the c subunit of a leaf vacuolar H(1) ATPase in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant J.*, 1996, vol. 9, p. 729-736.
26. Wu Y.; Kuzma J.; Marechal, E.; Graeff R.; Lee H. C.; Foster R. y Chua, N. H. Abscisic acid signaling through cyclic ADP-ribose in *Arabidopsis* in plants. *Science*, 1997, vol. 278, p. 2126-2130.
27. Frandsen, G.; Muller-Uri, F.; Nielsen, M.; Mundy, J. y Skriver, K. Novel plant Ca(2+)-binding protein expressed in response to abscisic acid and osmotic stress., *J. Biol. Chem.* 1996, vol. 271, p. 343-348.
28. Hirayama T.; Ohto, C.; Mizoguchi, T. y Shinozaki K. A gene encoding a phosphatidylinositol-specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, vol. 92, p. 3903-3907.
29. Sairam, R. K. y Tyagi A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science*, 2004, vol. 86, no. 3, p. 407-421.
30. Kumar, V.; Parvatam, G. y Aswathanarayana, G. AgNO₃-a potential regulator of ethylene activity and plant growth modulator. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2009, vol. 12, p. 2, ISSN: 0717-3458.
31. Abeles, F. B.; Morgan, P. W. y Salveit, M. E. Ethylene in Plant Biology. Second Edition. Academic Press. San Diego, USA. 1992, 226 p.
32. Wang, K. L. C.; Hail, L. y Ecker, J. R. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 2002, p. 131-151, Supplement.
33. Yoo, S.; Cho, Y. y Sheen, J. Emerging connections in the ethylene signaling network. *Cell*, 2009, p. 1360-1385.
34. Chen, K. M.; Gong, H. J.; Chen, G. C. y Zhang, L. ACC and MACC biosynthesis and ethylene production in water stressed spring wheat. *Acta Botanica Sinica*, 2002, vol. 44, p. 775-781.
35. Zhang, J. X. y Kirkham, M. B. Water relations of water-stressed split-root C4 (*Sorghum bicolor* poaceae) and C3 (*Helianthus annuus* asteraceae) plants. *American Journal of Botany*, 1995, vol. 82, p. 1220-1229.
36. Narayana, I.; Lalonde, S. y Saini, H. S. Water-stress-induced ethylene production in wheat-a fact or artefact. *Plant Physiology*, 1991, vol. 96, p. 406-410.
37. Cao, W.; Liu, J.; He, X.; Mu, R.; Zhou, H.; Chen, S. y Zhang, J. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiol.*, 2007, vol. 143, p. 707-719.
38. El-Khalla, S. M.; Hathout, T. A.; El Raheim, A.; Ahsour, A. y Abd-Almalik, A. Brassinolide and salicylic acid induced antioxidant enzymes, hormonal balance and protein profile of maize plants grown under salt stress. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 2009, vol. 5, no. 4, p. 391-402.
39. Shahba, Z.; Baghizadeh, A.; Vakili S.; Yazdanpanah A. y Yosefi, M. The salicylic acid effect on the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sugar, protein and proline contents under salinity stress (NaCl). *Journal of Biophysics and Structural Biology*, 2010, vol. 2, no. 3, p. 35-41.
40. Umebese, C. E.; Olatimilehin, T. O. y Ogunsusi, T. A. Salicylic acid protects nitrate reductase activity, growth and proline in amaranth and tomato plants during water deficit. *Am. J. Agri. & Biol. Sci.*, 2009, vol. 4, no. 3, p. 224-229.
41. Najafian, S.; Khoshkhui, M.; Tavallali, V. y Saharkhiz, M. J. Effect of salicylic acid and salinity in Thyme (*Thymus vulgaris* L.): investigation on changes in gas exchange, water relations, and membrane stabilization and biomass accumulation. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 2009, vol. 3, no. 3, p. 2620-2626.
42. Rangel, G.; Castro E.; Beltran, E.; Reyes H. y García, E. El ácido salicílico y su participación en la resistencia a patógenos en plantas. *Biológicas*, 2010, vol. 12, no. 2, p. 90- 95.
43. Sakhanokho, H. F. y Kelley, R. Y. Influence of salicylic acid on *in vitro* propagation and salt tolerance in *Hibiscus acetosella* and *Hibiscus moscheutos* (cv 'Luna Red'). *African Journal of Biotechnology*, 2009, vol. 8 no. 8, p. 1474-1481.
44. Chen, Z.; Zheng, Z.; Huang, J.; Lai, Z. y Fan, B. Biosynthesis of salicylic acid in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 2009, vol. 4, p. 493-496.
45. Pallas, J. A.; Paiva, L. N.; Lamb, C. y Dixon, A. R. Tobacco plants epigenetically suppressed in phenylalanine ammonia-lyase expression do not develop systemic acquired resistance in response to infection by tobacco mosaic virus. *Plant J.*, 1996, vol. 10, p. 281-293.
46. Verberne, M. C.; Verpoorte, R.; Bol, J. F.; Mercado-Blanco, J. y Linthorst, H. J. M. Overproduction of salicylic acid in plants by bacterial transgenes enhances pathogen resistance. *Nature Biotechnology*, 2000, vol. 18, p. 779-783.
47. Wildermuth, M. C.; Dewdney, J.; Wu, G. y Ausubel, F. M. Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defense. *Nature*, 2001, vol. 414, p. 562-565.
48. Uppalapati, S. R.; Ishiga, Y.; Wangdi, T.; Kunkel, B. N.; Anand, A.; Mysore, K.S. y Bender, C. L. The phytotoxin coronatine contributes to pathogen fitness and is required for suppression of salicylic acid accumulation in tomato inoculated with *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2007, vol. 20, p. 955- 965.
49. Catinot, J.; Buchala, A.; Abou-Mansour, E. y Métraux, J. P. Salicylic acid production in response to biotic and abiotic stress depends on isochorismate in *Nicotiana benthamiana*. *FEBS Letters*, 2008, vol. 582, p. 473-478.
50. Dean, J. V.; Mohammed, L. A. y Fitzpatrick, T. The formation, vacuolar localization, and tonoplast transport of salicylic acid glucose conjugates in tobacco cell suspension cultures. *Planta*, 2005, vol. 221, p. 287-296.

51. Strawn, M. A.; Marr, S. K.; Inoue, K.; Inada, N.; Zubieta, C. y Wildemuth, M. C. *Arabidopsis isochorismate* synthase functional in pathogen-induced salicylate biosynthesis exhibits properties consistent with a role in diverse stress responses. *The Journal of Biological Chemistry*, 2007, vol. 282, no. 8, p. 5919-5933.
52. Park, S. W.; Kaimoyo, E.; Kumar, D.; Mosher, S. y Klessig, D. F. Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance. *Science*, 2007, vol. 318, p. 113-116.
53. Stevens, J.; Senaratna, T. y Sivasithamparan, K. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilization. *Plant Growth Regul.*, 2006, vol. 49, p. 77-83.
54. Eraslan F.; Inal, A.; Gunes, A.; Alpaslan, M. Impact of exogenous salicylic acid on the growth, antioxidant activity and physiology of carrot plants subjected to combined salinity and boron toxicity. *Sci. Hortic.*, 2007, vol. 113, p. 120-128.
55. Gunes, A.; Inal, A.; Alpaslan, M.; Eraslan, F.; Bagci, E. G. y Cicek, N. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. *J. Plant Physiol.*, 2007, vol. 164, p. 728-736.
56. Arfan, M.; Athar, H. R.; Ashraf, M. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress?. *J. Plant Physiol.*, 2007, vol. 6, no. 4, p. 685-694.
57. Noreen, S. y Ashraf, M. Alleviation of adverse effects of salt stress on Sunflower (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of salicylic acid: growth and photosynthesis. *Pak. J. Bot.*, 2008, vol- 40, no. 4. p. 1657-1663.
58. Khodary, S. E. A. Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. *Int. J. Agri. Biol.*, 2004, vol. 6, no. 11, p. 5-8.
59. Kaur, K.; Navita, G. y Sangha, M. Induction of thermotolerance through heat acclimation and salicylic acid in *Brassica* species. *African Journal of Biotechnology*, 2009, vol. 8, no. 4, p. 619-625.
60. Lee, S. C. y Park, M. Modulation of reactive oxygen species by salicylic acid in *Arabidopsis* seed germination under high salinity. *Plant Signal Behav.*, 2010, vol. 5, no. 12, p. 345-357.
61. Shu, Y. y Hui, H. L. Role of salicylic acid in plant abiotic stress. *Zeitschrift fur Naturforschung. Section C. Biosciences*, 2008, vol. 63, no. 5, p. 313-320.
62. Zhang, K. G.; Xun, W. Z.; Fei, X. K. y Chou, S. G. Protection of ultrastructure in chilling-stressed banana leaves by salicylic acid. *J. Zhejiang University (Science B)*, 2007, vol. 8, no. 4, p. 277-282.
63. Bao, W. S.; Tian, L.; Rong, T. R.; Hong, P. Q.; Cheng, Z. J.; Fei, W. P.; Ye, C. J.; Ping, Z.; Wei, W. y Dong, H. W. Involvement of phospholipase D in the low temperature acclimation-induced thermotolerance in grape berry. *Plant Physiol. Biochem.*, 2009, vol. 47 no. 6 p. 504-510.
64. Bedi, S. y Dhingra, M. Stimulation of germination, emergence and seedling establishment in maize (*Zea mays* L.) at low temperature with salicylic acid. *Environ. Ecol.*, 2008, vol. 26, p. 313-317.
65. Benavides, A. M.; Ramirez, H. R.; Robledo, V. T.; Hernández, J. D.; Ramírez, J. G. M.; Bacopulos, E. T.; Sandoval, A. R. y Bustamante, M. A. G. Seed treatment with salicylates modifies stomatal distribution, stomatal density, and the tolerance to cold stress in pepper seedlings. *Proceedings of the 16th International Pepper Conference*, 2002, Tampico, Tamaulipas, Mexico. November 10-12.
66. Farooq, M.; Aziz, T.; Wahid, A.; Jin, L. D. y Siddique, K. H. M. Chilling tolerance in maize: agronomic and physiological approaches. *Crop & Pasture Sci.*, 2009, vol. 60, no. 6, p. 501-516.
67. Karlidag, H.; Yildirim, E. y Turan, M. Exogenous applications of salicylic acid affect quality and yield of strawberry grown under antifrost heated greenhouse conditions. *J. Plant. Nut. Soil Sci.*, 2009, vol. 172, no. 2, p. 270-276.
68. Cao, S. F.; Hu, Z. C. y Wang, H. O. Effect of salicylic acid on the activities of anti-oxidant enzymes and phenylalanine ammonia-lyase in cucumber fruit in relation to chilling injury. *J. Hort. Sci. Biotech.*, 2009, vol. 84, no. 2, p. 125-130.
69. Tao, L.; Hong, F.; Xin, S.; Lin, D. Q.; Fan, Z.; Guo, L. H. y Hui, L. H. The alternative pathway in cucumber seedlings under low temperature stress was enhanced by salicylic acid. *Plant Growth Reg.*, 2010, vol. 60, no. 1, p. 35-42.
70. Gharib F. A. y Hegazi A. Z. Salicylic acid ameliorates germination, seedling growth, phytohormone and enzymes activity in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under cold stress. *Journal of American Science*, 2010, vol. 6 no. 10, p. 675-683.
71. Demole, E.; Lederer, E. y Mercier, D. Isolement et détermination de la structure du jasmonate de méthyle, constituant odorant caractéristique de l'essence de jasmin. *Helvetica Chimica Acta*, 1962, vol. 45, p. 675-685.
72. Avanci, N. C.; Luche, D. D.; Goldman, G. H. y Goldman, M. H. S. Jasmonates are phytohormones with multiple functions, including plant defense and reproduction. *Genetics and Molecular Research*, 2010, vol. 9, no. 1, p. 484-505.
73. Lorenzo, O. y Solano, R. Señalización de ácido jasmónico e interacciones con otras hormonas. *Biojournal.net*, 2005, vol. 1 p. 1-16.
74. Kazan, K. y Manners, J. M. Jasmonate signaling: toward an integrated view. *Plant Physiol.*, 2008, vol. 146, p. 1459-1468.
75. Howe, G. A. Jasmonates as signals in the wound response. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2004, vol. 23, p. 223-237.
76. Vick, B. A. y Zimmerman, D. C. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiology*, 1984, vol. 75, p. 458-461.
77. Bargmann, B. O. y Munnik, T. The role of phospholipase D in plant stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, vol. 9, p. 515-522.
78. Feussner, I. y Wasternack, C. The lipoxygenase pathway. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, vol. 53 p. 275-297.

79. Mueller, M. J. Archetype signals in plants: the phytoprostanes. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, vol. 7, p. 441-448.
80. Ziegler, J.; Stenzel, I.; Hause, B.; Maucher, H.; Miersch, O. y Hamberg, M. Molecular cloning of allene oxide cyclase: the enzyme establishing the stereochemistry of octadecanoids and jasmonates. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, vol. 275, p. 19132-19138.
81. Zerbe, P.; Weiler, E. W. y Schaller, F. Preparative enzymatic solid phase synthesis of *cis*(+)-12-oxo-phytyldienoic acid-physical interaction of AOS and AOC is not necessary. *Phytochemistry*, 2007, vol. 68, p. 229-236.
82. Strassner, J.; Schaller, F.; Frick, U. B.; Howe, G. A.; Weiler, E. W.; Amrhein, N.; Macheroux, P. y Schaller, A. Characterization and cDNA-microarray expression analysis of 12-oxophytodienoate reductases reveals differential roles for octadecanoid biosynthesis in the local versus the systemic wound response. *The Plant Journal*, 2002, vol. 32, p. 585-601.
83. Browse, J. Jasmonate passes muster: a receptor and targets for the defense hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2009, vol. 60 p. 183-205.
84. Strassner, J.; Schaller, F.; Frick, U. B.; Howe, G. A.; Weiler, E. W.; Amrhein, N.; Macheroux, P. y Schaller, A. Characterization and cDNA-microarray expression analysis of 12-oxophytodienoate reductases reveals differential roles for octadecanoid biosynthesis in the local versus the systemic wound response. *The Plant Journal*, 2002, vol. 32, p. 585-601.
85. Schaller, F.; Schaller, A. y Stintzi, A. Biosynthesis and metabolism of jasmonates. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2005, vol. 23, p. 179-199.
86. Li, C.; Schillmiller, A. L.; Liu, G.; Lee, G.; Jayanty, S.; Sageman, G.; Vrebalov, J.; Giovannoni, J. J.; Yagi, K.; Kobayashi, Y. y Howe, G. A. Role of β -oxidation in jasmonate biosynthesis and systemic wound signaling in tomato. *The Plant Cell*, 2005, vol.17, p. 971-986.
87. Wasternack, C.; Stenzel, I.; Hause, B.; Hause, G.; Kutter, C. y Maucher, H. The wound response in tomato-role of jasmonic acid. *Journal of Plant Physiology*, 2006, vol. 163, p. 297-306.
88. Stenzel, I.; Hause, B.; Maucher, H.; Pitzschke, A.; Miersch, O.; Ziegler, J.; Ryan, C. y Wasternack, C. Allene oxide cyclase dependence of the wound response and vascular bundle specific generation of jasmonates in tomato-amplification in wound-signalling. *The Plant Journal*, 2003, vol. 33, p. 577-589.
89. Fonseca, F.; Chico, J. y Solano, R. The jasmonate pathway: the ligand, the receptor and the core signalling module. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, vol. 12, p. 539-547.
90. Andrade, A.; Vigliocco, A.; Alemano, S.; Miersch, O.; Botella, M.A. y Abdala, G. Endogenous jasmonates and octadecanoids in hypersensitive tomato mutants during germination and seedling development in response to abiotic stress. *Seed Science Research*, 2005, vol. 15, no. 309-318.
91. Pedranzani, H.; Racagni, G.; Alemano, S.; Miersch, O.; Ramírez, I.; Peña-Cortés, H.; Taleisnik, E.; Machado-Domenech, E. y Abdala, G. Salt tolerant tomato plants show increased levels of jasmonic acid. *Plant Growth Regulation*, 2003, vol. 41, no. 2, p. 149-158.
92. Hashimoto, M.; Kisseleva, L.; Sawa, S.; Furukawa, T.; Komatsu, S. y Koshiha, T. A novel rice PR10 protein, RSOsPR10, specifically induced in roots by biotic and abiotic stresses, possibly via the jasmonic acid signaling pathway. *Plant Cell Physiol*, 2004, vol. 45, no. 5, p. 550-559.
93. Creelman, R. y Mullet, J. Jasmonic acid distribution and action in plants: regulation during development and response to biotic and abiotic stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, vol. 92, p. 4114-4119.
94. Reinbothe, S.; Reinbothe, C.; Lehmann, J. y Parthier, B. Differential accumulation of methyl jasmonate-induced messenger RNAs in response to abscisic-acid and desiccation in barley (*Hordeum-vulgare*). *Physiologia Plantarum*, 1992, vol. 86, p. 49-56.

Recibido: 9 de noviembre de 2011

Aceptado: 24 de abril de 2012

¿Cómo citar?

Chávez Suárez, Licet; Álvarez Fonseca, Alexander y Ramírez Fernández, Ramiro. Apuntes sobre algunos reguladores del crecimiento vegetal que participan en la respuesta de las plantas frente al estrés abiótico. *Cultivos Tropicales*, 2012, vol. 33, no. 3, p. 47-56. ISSN 1819-4087