

## Reseña

# LOS BRASINOESTEROIDES Y LAS RESPUESTAS DE LAS PLANTAS A ESTRÉS ABIÓTICOS. UNA VISIÓN ACTUALIZADA

Miriam Núñez<sup>✉</sup>, L. M. Mazorra, Yanelis Reyes y Lisbel Martínez

**ABSTRACT.** Starting from the reviews published by this journal and the *Journal of Plant Growth Regulation* in 2001 and 2003, respectively, this paper discusses updated international information on brassinosteroids and plant responses to abiotic stress, such as heat, water, saline and heavy metal stresses. This review also presents the advances of this subject obtained in Cuba, both by applying 24-epibrassinolide and some spirostane analogues, as well as the response of tomato genotypes with different castasterone contents to high temperature stress.

**RESUMEN.** A partir de la revisión bibliográfica publicada en esta revista en el 2001 y la publicada por la *Journal of Plant Growth Regulation* en el 2003, en este trabajo se hace una actualización sobre este tema, analizando y discutiendo la información que existe, a nivel internacional, acerca de los brasinoesteroides y las respuestas de las plantas a estrés abióticos, como son el estrés térmico, hídrico, salino y por metales pesados. Se presentan, además, los avances que en este tema se han obtenido en Cuba, tanto con la aplicación de 24-epibrasinólida como con la de algunos análogos espiroestánicos; así como la respuesta ante el estrés de altas temperaturas de algunos genotipos de tomate con diferentes niveles endógenos de castasterona.

**Key words:** brassinosteroids, plant response, stress, tomatoes

**Palabras clave:** brasinoesteroides, respuesta de la planta, estrés, tomate

## INTRODUCCIÓN

Los brasinoesteroides (BR) son compuestos esteroidales, que juegan un papel esencial en el crecimiento y desarrollo de las plantas, y se han revisado sus efectos en la división y expansión celular, la citodiferenciación, la germinación de las semillas, el crecimiento, la dominancia apical, la reproducción, la senescencia y otros efectos fisiológicos (1). En esa revisión se aborda, de forma muy general, la interacción de los brasinoesteroides con señales ambientales y los estrés, destacando que la aplicación de estos compuestos puede mejorar la respuesta de las plantas a diferentes estrés bióticos y abióticos, lo cual había sido discutido anteriormente (2, 3).

En el 2001, en esta revista se publicó una revisión sobre los brasinoesteroides y las respuestas de las plantas al estrés (4) y en el 2003, una investigadora canadiense hizo una revisión sobre las respuestas al estrés mediadas por brasinoesteroides, en la que concluye que estos compuestos tienen la capacidad de conferir tolerancia en las plantas ante un amplio espectro de estrés bióticos y abióticos, pero los mecanismos por los cuales ellos actúan permanecen aún sin explorar, aunque sugiere que esta capacidad de los brasinoesteroides resulta primordialmente de su interacción con otras hormonas vegetales (5). En el presente trabajo se recogen los avances, a nivel internacional, fundamentalmente a partir del 2003, no solo en cuanto a los efectos de la aplicación exógena de los brasinoesteroides en la respuesta de las plantas a los estrés oxidativo, por metales pesados, hídrico, salino y térmico, sino que también se presentan los resultados obtenidos, hasta la fecha, en cuanto a los mecanismos de acción de estos compuestos en estas condiciones.

Se analizan, además, los resultados de la aplicación exógena de análogos espiroestánicos de brasinoesteroides en el incremento de la tolerancia de las plantas a algunos estrés abióticos, como son el estrés por temperatura alta y el salino.

## RESPUESTA A ESTRÉS OXIDATIVO

Las especies activas de oxígeno (ROS) juegan un papel clave en el crecimiento, el desarrollo y la interacción con el estrés biótico y abiótico. Estas especies han sido, además, implicadas como elementos de regulación y señalización en una variedad de procesos celulares; se producen constantemente durante el curso de la fotosíntesis y respiración, sin embargo, existen mecanismos de protección que regulan dicha producción y, por ende, evitan los daños que produce en las células un exceso de ROS, es decir, el estrés oxidativo (6).

En condiciones normales de crecimiento, la producción de ROS en las células es muy baja; sin embargo, muchos estrés pueden

Dra.C. Miriam Núñez, Investigadora Titular, Dr.C. L. M. Mazorra, Investigador Agregado, Yanelis Reyes, Reserva Científica y Lisbel Martínez, Especialista del departamento de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), gaveta postal 1, San José de las Lajas, La Habana, Cuba, CP 32 700.

✉ mnunez@inca.edu.cu

romper la homeostasis de las células, acelerando la producción de estas especies activas. Cuando las plantas son sometidas a estrés abiótico, tales como el hídrico, salino, térmico, etc., se puede generar una variedad de ROS, como son los radicales superóxido e hidroxilo, así como peróxido de hidrógeno.

Evidencias experimentales han revelado que la aplicación exógena de brasinoesteroides es capaz de disminuir el daño oxidativo provocado por algunos estrés abióticos. Así, se ha demostrado que la incubación de discos foliares de tomate con 24-epibrasinólida (EBL) incrementó la actividad de las enzimas catalasa (CAT), superóxido dismutasa (SOD) y peroxidasa (POX), cuando estos fueron sometidos a estrés por temperaturas altas (7). Además, la aplicación exógena de 24-epibrasinólida en plantas de tomate sometidas a estrés por temperaturas altas estimuló la actividad de las enzimas SOD, CAT, ascorbato peroxidasa (APX) y POX, y redujo los contenidos de peróxido de hidrógeno y malondialdehído en las hojas (8).

La germinación y el crecimiento inicial de plántulas de tres variedades de sorgo, en presencia de polietilenglicol y dos concentraciones de homobrasinólida (HBL) y 24-epibrasinólida (EBL), demostraron que los brasinoesteroides fueron capaces de incrementar la actividad de la enzima CAT, pero disminuyen las actividades de las enzimas POX y ascorbato oxidasa, lo cual se asoció a la protección que estos compuestos confirieron ante el estrés osmótico impuesto (9).

Se ha demostrado que la aplicación exógena de brasinoesteroides incrementó significativamente la actividad de las enzimas CAT, SOD y POX en posturas de pepino, protegiendo de manera efectiva a la membrana de los daños provocados por el estrés salino (10).

Además, se ha informado que el incremento de la tolerancia en las plantas de arroz al estrés salino inducido por la EBL se debe parcialmente a la actividad incrementada de

la APX, que se mantiene durante el estrés (11). Aspersiones foliares con BR estimularon las actividades de las enzimas CAT y POX en hojas de posturas de soya, acelerando la resistencia al estrés hídrico por exceso (12).

Por otra parte, se ha constatado que la aplicación de la EBL estimuló las actividades de las enzimas SOD, APX y glutatióna reductasa (GR), y la concentración de dos antioxidantes no enzimáticos como el ácido ascórbico y la glutatióna en raíces de posturas de pepino sometidas a estrés por hipoxia (13).

El tratamiento de semillas de *Brassica juncea* L. con HBL incrementa la actividad de algunas enzimas antioxidantes en plántulas de siete días de edad crecidas en presencia de níquel (14), al igual que en las de 30 días de edad crecidas en presencia de diferentes niveles de cobre (15). La reducción de la toxicidad inducida por los brasinoesteroides pudiera estar asociada (14) al incremento del contenido de proteínas solubles y ácidos nucleicos, así como al incremento de la actividad de la ATPasa, lo cual fue informado con anterioridad (16).

En plantas de garbanzo, crecidas con diferentes niveles de cadmio en el suelo, se ha informado también una estimulación inducida por BR, de las actividades de las enzimas antioxidantes CAT, SOD y POX (17).

El tratamiento de posturas de *Robinia pseudoacacia* con brasinólida (BL) estimuló la actividad de las enzimas CAT, POX y SOD, y disminuyó el contenido de malondialdehído, lo cual fue asociado con una mayor tolerancia al déficit hídrico (18).

Por otra parte, se ha informado que una formulación, cuyo ingrediente activo es un análogo espiroestano dihidroxilado de brasinoesteroides, fue capaz de estimular la actividad de algunas enzimas antioxidantes (CAT, SOD, GR y APX) en plántulas de arroz crecidas en medio MS suplementado con 75 mM de NaCl (19).

Todas estas evidencias demuestran que la aplicación exógena de BR estimula la defensa antioxidante de

las plantas ante diferentes condiciones de estrés abióticos; sin embargo, aún no está claro si estos compuestos modulan directa o indirectamente la respuesta de las plantas al estrés oxidativo (20). No obstante, se ha demostrado que los genes ATPA2 y ATP24a, que codifican para las peroxidases, fueron constitutivamente sobrerregulados en el mutante biosintético *det2* de *Arabidopsis* (21). Además, por análisis de microarreglos se han identificado los genes relacionados con el estrés oxidativo, que codifican para la monodeshidroascorbato reductasa y tioredoxina en plantas deficientes de BR o tratadas con estos compuestos (22).

La estimulación de la resistencia al estrés oxidativo de plantas del mutante biosintético *det2* se correlacionó con un incremento constitutivo de la actividad de la SOD y de los niveles de transcritos de los genes de defensa CAT. Por tanto, se podía deducir que este comportamiento del mutante se debe a que la deficiencia de BR se traduce en un estrés fisiológico *in vivo*, que activa la expresión constitutiva de algunos genes de defensa y, por ende, las actividades de las enzimas relacionadas. Si esto es así, se puede sugerir que los BR en las plantas del genotipo salvaje actúan como represores de la transcripción o pos-transcripción de los genes de defensa, para asegurar el crecimiento y desarrollo normal de ellas (20).

Por otra parte, trabajando con genotipos de tomate con diferentes niveles endógenos de castasterona (CS) sometidos a estrés por temperaturas altas (23), se encontró que el genotipo deficiente de BR ( $\delta^r$ ) mostró un mayor daño oxidativo que el genotipo salvaje, aun cuando presentó una sobrevivencia ligeramente superior ante el choque térmico; sin embargo, el mutante enano *abs1*, que resultó de una mutación del dominio quinasa del receptor tBR11 de los BR y que posee un nivel endógeno relativamente alto de CS, mostró un menor daño oxidativo y una tolerancia basal significativamente superior ante esta condición de estrés, lo que sugiere

que se requieren contenidos endógenos de BR por encima de los niveles fisiológicos normales, para lograr una protección ante este tipo de estrés. Él también obtuvo que las alteraciones de la homeostasis de BR, por deficiencia o acumulación constitutiva de la hormona, distorsionan el ciclo ascorbato-glutación en hojas de plantas de tomate (datos no publicados).

En una publicación reciente (24), se demostró que el tratamiento con 24-*epiBL* estimuló la actividad de la NADPH oxidasa e incrementó los niveles de peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) en el apoplasto de plantas de pepino. Esta acumulación de  $H_2O_2$  inducida por *BR* estuvo acompañada de un incremento en la tolerancia al estrés oxidativo. Se comprobó, además, que la inhibición de la NADPH oxidasa y disminución de los niveles de  $H_2O_2$  redujo la tolerancia al estrés oxidativo y al estrés por frío de estas plantas, lo que sugiere que los niveles elevados de  $H_2O_2$  y la estimulación de la actividad NADPH oxidasa están involucrados en la tolerancia al estrés inducida por BR.

A pesar de los avances obtenidos en el efecto que ejercen los brasinoesteroides en la protección ante el estrés oxidativo en diferentes especies vegetales, se hace necesario continuar profundizando en el papel de estas hormonas, para obtener más evidencias experimentales y poder determinar si ellos modulan directa o indirectamente las respuestas de las plantas ante el estrés oxidativo.

## RESPUESTA A ESTRÉS POR METALES PESADOS

Las plantas tienen la capacidad de absorber metales pesados del medio externo y acumularlos en su interior. Concentraciones altas de estos metales, incluidos los esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas, ejercen efectos tóxicos en sus rutas metabólicas, ya que ellos pueden, entre otros, bloquear grupos funcionales de moléculas importantes, sustituir iones esenciales de sitios celulares, desnaturalizar o

inactivar enzimas y afectar la integridad de las membranas de células y organelos (6).

La toxicidad por metales pesados genera una variedad de respuestas de adaptación en las plantas. Un mecanismo conocido para la desintoxicación de metales pesados es la formación de quelatos del ión metálico por un ligando, que puede ser un ácido orgánico, aminoácido, péptido o polipéptido. Las fitoquelatinas son ligandos péptidos que desintoxican a las plantas de los metales intracelulares y se ha demostrado que en células de *Chlorella vulgaris* tratadas con plomo, los brasinoesteroides estimulan la síntesis de fitoquelatinas, resultando el orden de actividad el siguiente: BL>EBL>28-homobrasinólida, HBL>CS>24-epicastasterona, ECS>28-homocastasterona, HCS (25). Este mismo autor ya había demostrado (16) que la aplicación de EBL mezclado con diferentes metales pesados bloqueaba su acumulación en estas células y, por tanto, reducía el impacto que este estrés provocaba en el crecimiento y la concentración de azúcares y proteínas.

La influencia de los BR en la acumulación de metales pesados (cadmio, cobre, plomo y zinc) ha sido estudiada en diferentes cultivos, tales como cebada, tomate, rábano y remolacha y se ha informado que la aplicación de EBL redujo significativamente la absorción del metal. Por ejemplo, en raíces de remolacha (*Beta vulgaris*), se encontró que el contenido de plomo se redujo en un 50 % (2), al igual que el cobre en plantas de mostaza de la India (*Brassica juncea* L. Czern and Coss) (26).

Por otra parte, se ha evidenciado que 14 días después que las plántulas de nabo (*Brassica napus*) han crecido *in vitro* en medio que contiene EBL y cadmio, este BR redujo el efecto tóxico del metal en los procesos fotoquímicos a través de la disminución del daño en los centros de reacción activos y en los de evolución de  $O_2$  del fotosistema II y del mantenimiento de un transporte electrónico fotosintético eficiente (27).

Además, los autores plantearon que, probablemente, el efecto protector de la EBL incrementa en un tejido más viejo, que es más sensible al daño por cadmio.

Algunos autores han informado que la BL mejoró el crecimiento de posturas de frijol mungo ante condiciones de estrés por aluminio (28). Además, plántulas de mostaza de la India cv. T-59 crecidas en solución nutritiva suplementada con 150 mM de  $NiCl_2$  y asperjadas a los 15 días con solución 1  $\mu M$  de EBL, exhibieron a los 30 días después de la siembra, un incremento del nivel del sistema antioxidante y la prolina, lo que pudo asociarse a la protección de la maquinaria fotosintética y el crecimiento y, por ende, a una mayor tolerancia de las plantas al estrés (29). Con anterioridad, trabajando con plántulas de la misma especie y cultivar, otros encontraron que la aspersión foliar con 0.01  $\mu M$  de HBL revirtió en cierta medida la reducción que en el crecimiento provocó el estrés por cadmio (30).

Más recientemente, se demostró que el tratamiento de semillas de esta especie con HBL mejoró el crecimiento y los indicadores fotosintéticos en plántulas crecidas en presencia de cobre y sugirieron que el incremento en las actividades de las enzimas antioxidantes, así como en los niveles de prolina, fueron los responsables de la reversión de los efectos tóxicos que provoca el exceso de este metal en las plantas (15).

En experimentos realizados con plantas de garbanzo (*Cicer arietinum*) cv. Uday, se demostró que la aspersión foliar con 0.01  $\mu M$  de HBL mejoró, de forma general, el comportamiento de las plantas ante la presencia de cadmio en el suelo, asociándose esta respuesta al incremento significativo del sistema antioxidante estimulado por este compuesto (17).

Se conoce que uno de los mecanismos para la extracción del metal es la biosorción, que se basa en las interacciones físico-químicas entre los iones metálicos y grupos funcionales presentes en la superficie de la célula. Los grupos funcionales

más comúnmente implicados en estas interacciones incluyen los grupos carboxilos, hidroxilos y aminos, entre otros, los cuales están presentes en componentes de las paredes celulares, tales como los polisacáridos, los lípidos y las proteínas (16).

Todos estos resultados revelan el efecto protector de las aplicaciones de *EBL* y *HBL* ante el estrés por metales pesados; sin embargo, se hace necesario profundizar en las investigaciones para determinar cuál es el mecanismo que utilizan estas hormonas esteroidales, para disminuir la toxicidad que el exceso de estos iones provoca en las plantas.

## RESPUESTA A ESTRÉS HÍDRICO

Diversos autores han demostrado que los BR incrementan la tolerancia de las plantas al estrés por sequía. De esta forma, en el 2001, se informó que el tratamiento de plantas de pepino, con concentraciones de  $10^{-11}$  y  $10^{-6}$  M de *EBL*, mejora la resistencia a la desecación y el sobrecalentamiento, incrementa el contenido de agua en las hojas y acelera el crecimiento de las plantas en condiciones de déficit hídrico (31). Además, ellos revelan que esta respuesta inducida por el tratamiento hormonal está asociada a la acumulación de compuestos osmóticamente activos, aminoácidos libres en particular, que evidentemente contribuyen a la osmorregulación de las plantas.

Por su parte, otros estudiaron el efecto de la *HBL* y *EBL* en la germinación y el crecimiento de posturas de tres variedades de sorgo (9), dos de ellas susceptibles a la sequía y otra tolerante en condiciones de estrés osmótico. Ambos BR fueron muy efectivos en incrementar el porcentaje de germinación y crecimiento de las posturas de las tres variedades en estas condiciones y la promoción del crecimiento se asoció, en parte, con un incremento de los niveles de proteínas solubles y prolina libre. Resultados similares se obtuvieron en frijol (32), donde el pre-tratamiento con estos compuestos

previo a la imposición del déficit hídrico y, muy especialmente, la concentración de 5  $\mu$ M de *EBL* mejoró la nodulación de las raíces y el rendimiento de las legumbres, efecto que pudo estar mediado por la influencia sobre el contenido de citoquininas y la actividad de la nitrogenasa en las raíces noduladas.

Otros han conducido experimentos de sequía en macetas y en campo (18) utilizando posturas de *Robinia pseudoacacia* L. de un año de edad y han demostrado que la inmersión de las raíces de las posturas en soluciones de BL, antes de la plantación, incrementó significativamente la sobrevivencia y el crecimiento de las posturas en esas condiciones, obteniéndose los mejores resultados con la concentración de 0.2 mgL<sup>-1</sup>. En el experimento en macetas, no solo se sumergieron las raíces antes de la plantación, sino también se realizó una aspersión foliar y se reguló el suministro hídrico después del establecimiento de las posturas para simular condiciones de sequía. Los resultados demostraron que el tratamiento con 0.2 mgL<sup>-1</sup> de BL disminuyó la transpiración, la conductancia estomática y el contenido de malondialdehído e incrementó el contenido de agua foliar, el potencial hídrico alba, el contenido de azúcares solubles, el contenido de prolina libre y las actividades de algunas enzimas antioxidantes de las posturas crecidas en condiciones de estrés hídrico moderado o severo en comparación con las no tratadas con BL. Esto sugiere que este tratamiento pudiera ser útil en el manejo de la reforestación en áreas áridas y semiáridas.

Por otra parte, se ha evaluado el efecto de la aspersión foliar de 0.01  $\mu$ M de *HBL* en la recuperación de plántulas de mostaza, sometidas a suspensión del suministro hídrico por siete días, en dos momentos del crecimiento (33). Los resultados demostraron que el tratamiento con BR revirtió la inhibición que en el crecimiento provocó el déficit hídrico y esta respuesta se asoció con el incremento observado en la prolina y en las actividades de algunas enzimas antioxidantes de las hojas.

Con anterioridad, se había planteado que el tratamiento con *EBL* incrementa la tolerancia a la sequía de plántulas de *Arabidopsis thaliana* y *Brassica napus* (34). Ellos analizaron la expresión de algunos genes asociados con la tolerancia a la sequía y encontraron que los cambios transcripcionales fueron más aparentes en *A. thaliana* tratada con la *EBL* y, en particular, en los momentos iniciales del estrés.

Se debe destacar que en un estudio posterior en *Arabidopsis* (35), se encontró que un total de 85 genes fueron regulados por la sequía y la BL, lo que confirma los resultados anteriores.

No hay dudas de que la aplicación exógena de BR incrementa la resistencia de las plantas al estrés hídrico; sin embargo, no se han realizado muchos estudios para conocer si los cambios en los niveles endógenos de estos compuestos están normalmente involucrados en la respuesta de las plantas a este tipo de estrés. Recientemente, utilizando mutantes de guisante (*Pisum sativum* L.), se evaluaron si los cambios en los niveles endógenos de BR son parte de la respuesta de las plantas al estrés hídrico y si los niveles bajos de estas hormonas alteran la capacidad de respuesta de las plantas a este tipo de estrés (36). Los resultados demostraron que el déficit hídrico incrementó los niveles endógenos de ácido abscísico (ABA) en las hojas, entrenudos y yemas apicales en las plantas del genotipo salvaje; sin embargo, el contenido de CS permaneció inalterado. Por otra parte, la capacidad de las plantas de incrementar significativamente los niveles de ABA ante el déficit hídrico no se afectó por la deficiencia de BR, ya que no hubo diferencias significativas entre el genotipo salvaje, el mutante deficiente de BR, *Ikb*, y el mutante de reconocimiento de BR, *Ika*, antes o 14 días después de suspensión del riego. Además, el déficit hídrico afectó de forma similar la altura, el tamaño de la hoja y el potencial hídrico de las plantas de los tres genotipos.

Los autores concluyen que, al menos en guisante, los cambios en los niveles endógenos de BR no forman parte, normalmente, de la respuesta de las plantas al estrés hídrico, aunque reconocen los resultados informados por otros en leguminosas, relacionados con la influencia positiva que las aplicaciones exógenas de este tipo de compuestos ejerce en las plantas sometidas a este tipo de estrés y recomiendan continuar investigando los mecanismos por los cuales ellos actúan.

En relación con lo anterior, se debe tener en cuenta que, por ejemplo en *Arabidopsis*, se han identificado casi 2 000 genes de respuesta a la sequía, de los cuales aproximadamente las dos terceras partes fueron regulados por el ABA. Sin embargo, del resto de las hormonas vegetales (auxinas, giberelinas, citoquininas, etileno, brasinoesteroides y ácido jasmónico) resultó el ácido jasmónico el más significativo en afectar la expresión de genes relacionados con este tipo de estrés (35).

## RESPUESTA A ESTRÉS SALINO

Varias investigaciones han demostrado la capacidad de los BR de revertir los impactos negativos que el estrés salino provoca en el comportamiento de las plantas. De esta forma, se han sumergido semillas de arroz en agua o solución de 150 mM NaCl en la presencia o ausencia de BR y se encontró que cuando la solución se suplementó con BR, el efecto inhibitorio de la sal sobre la germinación y el crecimiento se redujo considerablemente (37). Esta respuesta del crecimiento se relacionó con el incremento de los niveles de proteínas solubles y ácidos nucleicos. Se obtuvo una respuesta similar del crecimiento inicial de plántulas de dos variedades cubanas de arroz, cuando las semillas fueron tratadas con NaCl 100 mM conjuntamente con determinadas concentraciones de los análogos espirostánicos de brasinoesteroides conocidos como Biobras-6 y Biobras-16 (38).

También se estudiaron los efectos de la EBL sobre el crecimiento, el sistema antioxidante, la peroxidación lipídica, la prolina y el contenido de proteínas solubles en posturas de arroz cv. IR-28 sensibles a la sal (11). Los resultados mostraron que el tratamiento con EBL contrarrestó, considerablemente, el daño oxidativo provocado por el estrés salino y mejoró el crecimiento de las posturas en estas condiciones. Resultados preliminares, pero similares en cuanto a la disminución del daño oxidativo, se han obtenido al asperjar foliarmente plántulas de arroz de la variedad cubana J-104 (sensible a la sal) con concentraciones de 1  $\mu$ M de 24-EBL en el momento de la implantación del tratamiento de 100 mM de NaCl. Cabe destacar que, en este caso, el tratamiento con el BR influyó ligeramente en la recuperación de las plantas del estrés salino (datos no publicados).

En otro cereal, como es el trigo, se evaluaron los efectos de la aspersión foliar con EBL en plantas de la variedad S-24 (tolerante a la sal) y MH-97 (moderadamente sensible a la sal), dos días después de comenzado el tratamiento de estrés (suplemento de 150 mM de NaCl a la solución nutritiva Hoagland, 41 días después la siembra) (39). Se encontró que, 45 días después de la aplicación, la EBL solamente mejoró el crecimiento en la variedad tolerante, aunque la inhibición de la actividad fotosintética provocada por la sal fue contrarrestada significativamente por este compuesto en ambos cultivares. La EBL estimuló la eficiencia del fotosistema II en ambos cultivares medido como la relación Fv/Fm; sin embargo, esta hormona no tuvo influencia en el rendimiento del grano.

En otro estudio, con estas dos mismas variedades (40), se demostró que el suministro continuo de EBL por las raíces, a través de la solución nutritiva suplementada o no con 120 mM de NaCl, mejoró no solo el crecimiento de las plantas de ambos cultivares en condiciones salinas, sino que además estimuló el rendimiento total del grano y la masa de 100 granos,

siendo la concentración de 0.052  $\mu$ M la más efectiva. Los autores sugirieron que el incremento en el tamaño del grano inducido por la EBL pudo deberse al incremento en la translocación de más fotoasimilados hacia el grano, mientras que el mejoramiento en el crecimiento de ambos cultivares pudo estar asociado al incremento observado en la capacidad fotosintética, debido a la supresión de las limitaciones estomáticas inducidas por dicho estrés.

Se conoce que, en cereales, los niveles de lectinas se incrementan en condiciones de estrés. El ABA está involucrado en el control de la síntesis de una lectina clásica de los cereales, la aglutinina del germen de trigo (WGA, por sus siglas en inglés). Se ha demostrado que los BR no influyen en el contenido de ABA; sin embargo, estimulan la acumulación de lectina en las raíces de plantas de trigo en condiciones de estrés salino, lo que indica que el control del contenido de lectina por los BR es independiente del ABA. Se considera que estos compuestos ejercen una acción protectora en las posturas de trigo a través de un decremento considerable del ABA inducido por el estrés salino y una acumulación de WGA en las raíces (6).

Por otra parte, recientemente, se demostró que el tratamiento de semillas con 3  $\mu$ M de EBL disminuyó significativamente el índice mitótico de plantas de cebada crecidas en medio que contienen 300, 350 ó 400 mM de NaCl; sin embargo, esta hormona fue capaz de mejorar las anomalías cromosómicas que se presentan en los ápices de las raíces en estas condiciones (41).

En maíz, el tratamiento de semillas con otro BR, la HBL, incrementó la actividad de las enzimas antioxidantes, disminuyó la peroxidación lipídica e incrementó la concentración de proteínas solubles de plantas crecidas en condiciones salinas (42). Empleando este mismo compuesto, se encontró que el tratamiento a las semillas de garbanzo, antes o después de la inmersión en NaCl, era capaz de revertir los efectos

daños que el tratamiento salino ejerce en el crecimiento y rendimiento de estas plantas (43).

En otra especie, *Brassica napus*, se ha informado que la presencia de 2  $\mu\text{M}$  en el medio estimuló significativamente la germinación y el crecimiento inicial de las plántulas ante condiciones salinas impuestas por 200, 250 y 300 mM de NaCl (34). Sin embargo, los autores solamente estudiaron el efecto, sin profundizar en las causas que originan esta respuesta.

Se ha constatado que, en plántulas de mostaza expuestas a estrés por NaCl, la aspersión foliar con 1  $\mu\text{M}$  de 24-EBL, 15 días después de la siembra, incrementó significativamente el crecimiento, el nivel de pigmentos y la actividad fotosintética; además de disminuir el flujo de electrolitos y la peroxidación lipídica, lo que favorece el índice de estabilidad de las membranas (29).

Estudios recientes en los que crecieron plántulas etioladas de tomate, tratadas o no con NaCl (75 mM) en presencia de diferentes BR y el inhibidor de la biosíntesis de BR (BRZ2001), demostraron que este inhibidor fue más potente que el NaCl en retrasar la germinación de las semillas de tomate de las variedades cubanas Amalia e INCA 9(1). La reducción de la elongación del tallo fue el efecto más marcado del inhibidor BRZ2001, aunque este compuesto también inhibió el crecimiento de la raíz. Sin embargo, el inhibidor no alteró la acumulación de la masa seca de las plántulas (datos no publicados).

También se demostró que la inhibición del crecimiento de la raíz fue el efecto más marcado del estrés salino en las variedades Amalia e INCA 9(1). Por su parte, la elongación del tallo de las plantas de las variedades Amalia e INCA9(1) fueron insensibles a la concentración de 0.1  $\mu\text{M}$  de EBL y BB-16, mientras que estos compuestos a esta misma concentración no mejoraron la inhibición del crecimiento radical inducido por la salinidad. Incluso la 24-epibrasinólida (EBL) incrementó la susceptibilidad

de la variedad INCA9(1) a la salinidad; aunque este efecto no fue evidente en la variedad Amalia. Se observó un sinergismo marcado entre la salinidad y el inhibidor BRZ2001, en la inhibición del crecimiento y la acumulación de masa seca de la plántula (datos no publicados). Estos resultados, en general, sugieren que la inhibición del crecimiento por la salinidad y el déficit de hormona endógena pueden transcurrir por mecanismos distintos. Además, se comprueba el efecto del genotipo en la capacidad de influir en la respuesta al estrés salino.

## RESPUESTA A ESTRÉS TÉRMICO

Desde 1999, se informó que plántulas de tomate y *Brassica napus* crecidas en presencia de 1  $\mu\text{M}$  de EBL son significativamente más tolerantes al tratamiento de calor letal que las crecidas en ausencia de este compuesto (44). Ellos, además, concluyeron que la EBL incrementa la tolerancia básica de las plántulas, ya que no fue necesario un pre-acondicionamiento para observar dicho efecto, y esta respuesta estuvo asociada a la mayor acumulación de proteínas de choque térmico (*HSP*, por sus siglas en inglés). Esto puede contribuir directa o indirectamente al incremento de la tolerancia mediada por los BR. Posteriormente, se evidenció que la acumulación de *HSP* en posturas tratadas con EBL resulta de la síntesis mayor de hsp y se sugiere que el tratamiento con EBL limita la pérdida de algunos componentes del aparato de traducción, durante el estrés prolongado, e incrementa el nivel de expresión de algunos de los componentes de la maquinaria de traducción durante la recuperación. Esto correlaciona con una más rápida reasunción de la síntesis de proteínas a nivel celular y mayor sobrevivencia de las plántulas después del estrés de calor (45).

Por otra parte, utilizando mutantes de *Arabidopsis* deficientes de BR (*det2-1* y *dwf4*), se ha encontrado que los genes que codifican para las

proteínas de choque térmico (hsp), se expresaban a niveles altos en dichos genotipos durante el estrés de calor (34), lo que indica que aunque los BR aumenten la termotolerancia en las plantas, estos compuestos no son necesarios para la expresión de dichos genes durante el estrés.

Con anterioridad, se había demostrado que plantas de tomate tratadas con EBL son más tolerantes a las temperaturas altas que las no tratadas (46) y estos autores obtuvieron las primeras evidencias directas de que esta mayor tolerancia inducida por este compuesto puede estar asociada a una mayor expresión de genes que codifican para pequeñas proteínas de choque térmico mitocondriales. Además, las plantas de tomate tratadas con EBL y sometidas a estrés por temperaturas altas mostraron una mayor eficiencia fotosintética, mayor germinación del polen y crecimiento acelerado del tubo polínico, lo que implicó un incremento en el rendimiento del fruto, debido fundamentalmente a un incremento en el número de frutos. Estos resultados fueron las primeras evidencias de que la aplicación de EBL puede contrarrestar el efecto inhibitorio de las temperaturas altas en el crecimiento y la reproducción de las plantas.

Más recientemente, en plántulas de *Brassica napus* L., se asoció el incremento de la tolerancia a cortos períodos de estrés de calor, inducidos por la BL, a un aumento marcado en la concentración endógena de ABA (47). Resultados similares también se encontraron en cultivos de células de *Chlorella vulgaris* (48).

Se ha observado que la EBL puede proteger a las plantas de papa crecidas *in vitro* ante el estrés de calor y determinaron que la efectividad en la protección se afectaba con la concentración de etanol, solvente utilizado para disolver la EBL, en el medio de crecimiento (49). Ellos buscaron las explicaciones potenciales del efecto de la EBL utilizando un enfoque proteómico, ya que no obtuvieron efecto significativo en los efectos sobre los antioxidantes enzimáticos. Sin embargo, se ha informado que la

inducción de la tolerancia al estrés de calor provocada por la EBL en plantas de tomate, puede estar asociada al incremento en la actividad de algunas enzimas antioxidantes (7, 8, 23), así como al incremento de la eficiencia en la fijación del carbono en las hojas (8).

En relación con el estrés causado por bajas temperaturas, se ha estudiado el efecto de la EBL en la expresión de genes durante la aclimatación al frío de posturas de *A. thaliana* y *B. napus*, las cuales fueron sometidas a 2°C por tres días (34). Se observaron niveles superiores de los transcritos de tres genes estructurales (*rd29A*, un homólogo de *BN115* y *COR47*) en las posturas de *A. thaliana* tratadas con EBL en comparación con las no tratadas. De igual forma, se incrementó hasta dos veces la expresión de transcritos de *CBF1*, un factor de transcripción de respuesta al frío, en las primeras tres, seis y nueve horas del tratamiento de estrés. Sin embargo, no se encontró respuesta en la expresión de genes regulatorios y estructurales en las posturas de *B. napus*.

Con anterioridad, utilizando la proteómica para investigar si el crecimiento de epicotilos de frijol mungo podía ser regulado por BR en condiciones de estrés por frío (50), se encontraron 17 proteínas involucradas en la asimilación de la metionina, síntesis de ATP, construcción de la pared celular y respuesta al estrés, que son reguladas por el frío y fueron sobre-reguladas por la EBL.

En otro trabajo, utilizando callos de nabo cultivados a 20 y 5°C, se estudió el efecto de la EBL en la composición de ácidos grasos y el contenido de azúcares (51). Se demostró que la concentración de EBL utilizada (100 nM) incrementó el contenido de azúcares solo de los callos cultivados a 20°C, ya que este compuesto disminuyó significativamente el incremento del contenido de azúcares inducido por el estrés por temperaturas bajas. Por otra parte, la EBL no influyó en la composición de ácidos grasos de los fosfolípidos de los callos cultivados a 5°C.

También cabe destacar los resultados que se han obtenido en Cuba en relación con el efecto de las aplicaciones exógenas de análogos espirostánicos de brasinoesteroides en la tolerancia de las plantas al estrés térmico. De esta forma, se ha informado que la respuesta ante el estrés por temperaturas altas (45 min a 45°C) de discos foliares de tomate fue similar en aquellos tratados con 24-EBL, BB-6 y MH-5; estas dos últimas formulaciones tienen como ingredientes activos análogos espirostánicos dihidroxilado y trihidroxilado, respectivamente (52). Sin embargo, cuando plántulas de esta misma variedad se sometieron a un estrés más severo, es decir, a esta misma temperatura durante cuatro horas (23), la respuesta fue diferente, ya que el MH-5 fue más efectivo que el BB-6 para incrementar la sobrevivencia de las plántulas y significativamente inferior a la EBL en estas condiciones.

Anteriormente se habían informado los efectos favorables de la aspersión foliar con un análogo espirostánico de BR en el comportamiento de vitroplantas de banano, clon FHIA-18, sometidas a temperaturas de 7, 27 y 34°C por 72 horas (53).

Estos resultados, en general, son de gran interés desde el punto de vista práctico, porque abren la posibilidad futura del uso de este tipo de análogos espirostánicos de brasinoesteroides como sustancias antiestrés en la práctica agrícola cubana.

## CONCLUSIONES

Los resultados presentados en esta revisión demuestran los avances que se han obtenido, a nivel internacional, relacionados con los brasinoesteroides y las respuestas de las plantas a estrés abióticos. Sin embargo, hay que plantear que la mayoría de los estudios realizados han estado dirigidos a conocer los efectos que la aplicación exógena de estos compuestos provocan en el comportamiento de las plantas sometidas a diferentes estrés abióticos. En general, las respuestas

de estrés a la aplicación exógena de BR se han evaluado en determinadas horas después de su aplicación. Sin embargo, se ha demostrado que los cambios en la expresión génica regulados por los BR pueden ocurrir en períodos más cortos de tiempo (21, 22); por lo que es posible que buena parte de los efectos bioquímicos y moleculares descritos sean indirectos y no reflejen un papel esencial de estas hormonas en la activación de estas respuestas.

Hasta el 2003 se habían obtenido pocas evidencias sobre las interacciones de los BR con otras hormonas en la regulación de los efectos del estrés. En esta revisión se presentan los avances en cuanto a la interacción del ABA con estas hormonas esteroidales. Aunque los BR inducen protección anti-estrés, probablemente ellos no son esenciales en la regulación de los efectos asociados al estrés, sugiriéndose la posibilidad de que funcionen como moduladores de la acción de otras hormonas del estrés.

Estudios recientes con mutantes de reconocimiento y biosíntesis de BR de tomate y guisante, sugieren que determinados cambios en el contenido endógeno de BR no afectan la tolerancia a temperaturas altas y déficit hídrico, respectivamente (23, 36). Sin embargo, las alteraciones en elementos de la ruta de reconocimiento de los BR (receptor BR11 en tomate y regulador BIN2 en arroz) incrementan la tolerancia a diferentes estrés abióticos (54), aunque en el caso de los mutantes de guisante no se encontraron diferencias en el comportamiento ante el estrés hídrico, entre el mutante biosintético y el de reconocimiento (36).

Dada la afectación observada, de forma general, de la tolerancia en los mutantes de reconocimiento, pero no en los biosintéticos, es posible concluir la posible existencia de interacción entre las rutas asociadas al estrés y las de señalización a los BR. Pudiera especularse que las respuestas al estrés pudieran ser dependientes de cambios en la sensibilidad de la célula a la hormona, la cual puede

deberse más a la actividad de componentes de la ruta de señalización que a cambios en determinado nivel endógeno de BR.

Por otra parte, en este trabajo se revelan las potencialidades de algunos análogos espirosteroides de brasinoesteroides, sintetizados en Cuba como sustancias antiestrés, aunque se necesita mucha más información antes de que estos compuestos puedan ser aplicados con efectividad a nivel de campo. A pesar de las diferencias estructurales de estos análogos respecto a los brasinoesteroides naturales, ellos son capaces de modificar respuestas bioquímicas del estrés, aunque su eficiencia, en ocasiones, parece ser menor que la de los compuestos naturales. No obstante, resultados preliminares han demostrado que dos aspersiones foliares, durante el ciclo del cultivo del arroz, incrementan los rendimientos de las plantas cultivadas en suelos afectados por determinados niveles de salinidad (datos no publicados).

Por último, no se debe perder de vista la gran significación económica que tiene el hecho de que los brasinoesteroides y sus análogos sean capaces de disminuir el impacto negativo que provoca el estrés abiótico en el crecimiento y la productividad de las plantas, pues esto confirma lo ya expuesto (55) en cuanto a que el papel de los brasinoesteroides en la protección de las plantas ante el estrés ambiental constituye un tema de investigación importante, para esclarecer su modo de acción y poder contribuir, eficientemente, a su uso en la producción agrícola; así como a la predicción de Khripach *et al.* (3), relacionada con el papel importante de los brasinoesteroides en la agricultura del siglo XXI, sobre todo en aquellos hábitats hostiles.

## REFERENCIAS

- Sasse, J. M. Physiological actions of brassinosteroids. *J. Plant Growth Regul.*, 2003, vol. 22, p. 276-288.
- Khripach, V. A.; Zhabinskii, A. y de Groot, E. Brassinosteroids. A new class of plant hormones. San Diego: Academic Press, 1999. xiv + 456 p. ISBN 0-12-406360-8.
- Khripach, V.; Zhabinskii, V. y Groot, A. de. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century. *Annals of Botany*, 2000, vol. 86, p. 441-447.
- Núñez, M. y Mazorra, L. M. Los brasinoesteroides y la respuesta de las plantas al estrés. *Cultivos Tropicales*, 2001, vol. 22, no. 3, p. 19-26.
- Krishna, P. Brassinosteroid-mediated stress response. *J. Plant Growth Regul.*, 2003, vol. 22, p. 289-297.
- Bagjuz, A. y Hayat, S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiol. Biochem.*, 2009, vol. 47, p. 1-8.
- Mazorra, L. M.; Núñez, M.; Hechavarría, M.; Coll, F. y Sánchez-Blanco, M. J. Influence of brassinosteroids on antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures. *Biol. Plant.*, 2002, vol. 45, p. 593-596.
- Ogwen, J. O.; Song, X. S.; Shi, K.; Hu, W. H.; Mao, W. H.; Zhou, Y. H.; Yu, J. Q. y Nogués, S. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *J. Plant Growth Regul.*, 2008, vol. 27, p. 49-57.
- Vardhini, B. V. y Rao, S. S. Amelioration of osmotic stress by brassinosteroids on seed germination and seedling growth of three varieties of sorghum. *Plant Growth Regulation*, 2003, vol. 41, p. 25-31.
- Shang, Q. M.; Song, S. Q.; Zhang, Z. G. y Guo, S. R. Exogenous brassinosteroid induced the salt resistance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, vol. 39, p. 1872-1877.
- Özdemir, F.; Bor, M.; Demiral, T. y Turkan, I. Effects of 24-epibrassinolide on seed germination, seedling growth, lipid peroxidation, proline content and antioxidative system of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity stress. *Plant Growth Regul.*, 2004, vol. 42, p. 203-211.
- Lu, X. M. y Zhu, S. D. Effects of some drugs on resistance of early-maturing *Glycine max* under water stress. *Acta Praticulturae Sinica*, 2006, vol. 15, p. 86-92.
- Kang, Y.; Guo, S.; Li, J. y Duan, J. Effects of 24-epibrassinolide on antioxidant system in cucumber seedling roots under hypoxia stress. *Agricultural Sciences in China*, 2007, vol. 6, p. 281-289.
- Sharma, P.; Bhardwaj, R.; Arora, N.; Arora, H. K. y Kumar, A. Effects of 28-homobrassinolide on nickel uptake, protein content and antioxidative defense system in *Brassica juncea*. *Biol. Plant.*, 2008, vol. 52, p. 767-770.
- Fariduddin, Q.; Yusuf, M.; Hayat, S. y Ahmad, A. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in *Brassica juncea* plants exposed to different levels of copper. *Environ. Exp. Bot.*, 2009, vol. 66, p. 418-424.
- Bagjuz, A. Blockade of heavy metal accumulation in *Chlorella vulgaris* cells by 24-epibrassinolide. *Plant Physiol. Biochem.*, 2000, vol. 38, p. 797-801.
- Hasan, S. A.; Hayat, S.; Ali, B. y Ahmad, A. 28-Homobrassinolide protects chickpea (*Cicer arietinum*) from cadmium toxicity by stimulating antioxidants. *Environmental Pollution*, 2008, vol. 151, p. 60-66.
- Li, K. R.; Wang, H. H.; Wang, Q. J. y Fan, J. Effects of brassinolide on the survival, growth and drought resistance of *Robinia pseudoacacia* seedlings under water stress. *New Forests*, 2008, vol. 35, p. 255-266.
- Núñez, M.; Mazzafera, P., Mazorra, L. M., Siqueira, W. y Zullo, M. A. T. Influence of a brassinosteroid analogue on antioxidant enzymes in rice grown in culture medium with NaCl. *Biol. Plant.*, 2003/2004, vol. 47, p. 67-70.
- Cao, S.; Xu, Q.; Cao, Y.; Qian, K.; An, K.; Zhu, Y.; Binzeng, H.; Zhao, H. y Kua, B. Loss-of-function mutations in *DET2* gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in *Arabidopsis*. *Physiol. Plant.*, 2005, vol. 123, p. 57-66.
- Goda, H.; Shimada, Y.; Asami, T.; Fujioka, S. y Yoshida, S. Microarray analysis of brassinosteroid-regulated genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2002, vol. 130, p. 1319-1334.

22. Müssig, C.; Fischer, S. y Altmann, T. Brassinosteroid-regulated gene expression. *Plant Physiol.*, 2002, vol. 129, p. 1241-1251.
23. Mazorra, L. M. Los brasinosteroides y su relación con la tolerancia de plántulas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) ante el choque por temperatura alta. [Tesis para optar por el grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas] La Habana: Universidad de La Habana, 2008.
24. Xia, X-J.; Wang, Y-J.; Zhou, Y-H.; Tao, Y.; Mao, W-H.; Shi, K.; Asami, T.; Chen, Z. y Yu, J-Q. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant Physiology*, 2009, vol. 150, p. 801-814.
25. Bajguz, A. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in *Chlorella vulgaris*. *J. Plant Physiol.*, 2002, vol. 159, p. 321-324.
26. Sharma, P. y Bhardwaj, R. Effects of 24-epibrassinolide on growth and metal uptake *Brassica juncea* L. under copper metal stress. *Acta Physiol. Plant.*, 2007, vol. 29, p. 259-263.
27. Janeczko, A.; Kościelniak, J.; Pilipowicz, M.; Szarek-Lukaszewska, G. y Skoczowski, A. Protection of winter rape photosystem 2 by 24-epibrassinolide under cadmium stress. *Photosynthetica*, 2005, vol. 43, p. 293-298.
28. Bilkisu, A. A.; Xiao-Gang, G.; Ping-Lei, G. y Yong-Hua, Y. Brassinolide amelioration of aluminum toxicity in mungbean seedling growth. *J. Plant Nutr.*, 2003, vol. 26, p. 1725-1734.
29. Ali, B.; Hayat, S.; Fariduddin, Q. y Ahmad, A. 24-Epibrassinolide protects against the stress generated by salinity and nickel in *Brassica juncea*. *Chemosphere*, 2008, vol. 72 p. 1387-1392.
30. Alam, M.; Hayat, S.; Ali, B. y Ahmad, A. Effect of 28-homobrassinolide treatment on nickel toxicity in *Brassica juncea*. *Photosynthetica*, 2007, vol. 45, p. 1339-142.
31. Pustovoitova, T. N.; Zhdanova, N. E. y Zholkevich, V. N. Epibrassinolide increases plant drought resistance. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 2001, vol. 376, p. 36-38.
32. Upreti, K. K. y Murti, G. S. R. Effects of brassinosteroids on growth, nodulation, phytohormone content and nitrogenase activity in French bean under water stress. *Biol. Plant.*, 2004, vol. 48, p. 407-411.
33. Fariduddin, O.; Khanam, S.; Hasan, S. A.; Ali, B.; Hayat, S. y Ahmad, A. Effect of 28-homobrassinolide on the drought stress-induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L. *Acta Physiologicae Plantarum*, 2009, vol. 31, no. 5, p. 1-9.
34. Kagale, S.; Divi, U. K.; Krochko, J. E.; Keller, W. A. y Krishna, P. Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses. *Planta*, 2007, vol. 225; p. 353-364.
35. Huang, D.; Wu, W.; Abrams, S. y Cutler, A. The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors. *J. Exp. Botany*, 2008, vol. 59, p. 2991-3007.
36. Jager, C. E.; Symons, G. M.; Ross, J. J. y Reid, J. B. Do brassinosteroids mediate the water stress response?. *Physiol. Plant.*, 2008, vol. 133, p. 417-425.
37. Anuradha, S. y Rao, S. S. R. Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regul.*, 2001, vol. 33, p. 151-153.
38. Núñez, M.; Mazorra, L. M.; Martínez, L.; González, M. C. y Robaina, C. Análogos de brasinosteroides revierten parcialmente el impacto del estrés salino en el crecimiento inicial de las plántulas de dos genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.). *Cult. Trop.*, 2007, vol. 28, no. 2, p. 95-99.
39. Shahbaz, M.; Ashraf, M. y Athar, H-R. Does exogenous application of 24-epibrassinolide ameliorate salt induced growth inhibition in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Growth Regul.*, 2008, vol. 55, p. 51-64.
40. Ali, Q.; Atar, H-R. y Ashraf, M. Modulation of growth, photosynthetic capacity and water relations in salt stressed wheat plants by exogenously applied 24-epibrassinolide. *Plant Growth Regul.*, 2008, vol. 56, p. 107-116.
41. Tabur, S. y Demir, K. Cytogenetic response of 24-epibrassinolide on the root meristem cells of barley seeds under salinity. *Plant Growth Regul.*, 2009, vol. 58, p. 119-123.
42. Arora, N.; Bhardwaj, R.; Sharma, P. y Arora, H. K. 28-homobrassinolide alleviates oxidative stress in salt treated maize (*Zea mays* L.) plants. *Brazilian J. Plant Physiol.*, 2008, vol. 20, p. 153-157.
43. Ali, B. y Hayat, S.; Ahmad, A. 28-Homobrassinolide ameliorates the saline stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Environ. Exp. Bot.*, 2007, vol. 59, p. 217-223.
44. Dhaubhadel, S.; Chaudhary, S.; Dobinson, K. F. y Krishna, P. Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings. *Plant Mol. Biol.*, 1999, vol. 40, p. 333-342.
45. Dhaubhadel, S.; Browning, K. S.; Gallie, D. R. y Krishna, P. Brassinosteroid functions to protect the translational machinery and heat-shock protein synthesis following thermal stress. *The Plant J.*, 2002, vol. 29, p. 681-691.
46. Singh, I. y Shono, M. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato. *Plant Growth Regul.*, 2005, vol. 47, p. 111-119.
47. Kurepin, L. V.; Qaderi, M. M.; Back, T. G.; Reid, D. M. y Pharis, R. P. A rapid effect of applied brassinolide on abscisic acid concentrations in *Brassica napus* leaf tissue subjected to short-term heat stress. *Plant Growth Regul.*, 2008, vol. 55, p. 165-167.
48. Bajguz, A. Brassinosteroid enhanced the level of abscisic acid in *Chlorella vulgaris* subjected to short-term heat stress. *J. Plant Physiol.*, 2009, vol. 166, p. 882-886.
49. Confraria, A.; Desikan, R. y Neill, S. Brassinosteroids protect plants against heat stress. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A. Molecular & Integrative Physiology*, 2007, vol. 146, no. 4, p. 279.
50. Huang, B.; Chu, C.-H.; Chen, S. L.; Juan, H. F. y Chen, Y. M. A proteomics study of the mung bean epicotyl regulated by brassinosteroids under conditions of chilling stress. *Cell. Mol. Biol. Lett.*, 2006, vol. 11, no. 2, p. 264-278.

51. Janeczko, A. Hura, K.; Shoczowski, A.; Idzik, I.; Biesaga-Koöecieliak, J. y Niemczyk, E. Temperature-dependent impact of 24-epibrassinolide on the fatty acid composition and sugar content in winter oilseed rape callus. *Acta Physiol. Plant.*, 2009, vol. 31, no.1, p. 71-79.
52. Mazorra, L. M. y Núñez, M. Inducción de la termotolerancia por la 24-epibrasinólida y dos análogos espirostánicos de brasinoesteroides en plantas de tomate. *Cult. Trop.*, 2006, vol. 27, no. 3, p. 89-93.
53. González, J.L.; Córdova, A.; Aragón, C.E.; Pina, D.; Rivas, M. y Rodríguez, R. Effect of an analogue of brassinosteroid on FHIA-18 plantlets exposed to thermal stress. *InfoMusa*, 2005, vol. 14, no.1, p. 18-20.
54. Koh, S.; Lee, S. Ch.; Kim, M. K.; Koh, J. H.; Lee, S.; An, G.; Choe, S. y Kim, S. R. T-DNA tagged knockout mutation of rice OsGSK1, an orthologue of *Arabidopsis* BIN2, with enhanced tolerance to various abiotic stress. *Plant. Mol. Biol.*, 2007, vol. 65, no.4, p. 453-466.
55. Kamuro, Y. y Takatsuto, S. Practical applications of brassinosteroids in agricultural fields. En: Sakurai, A, Yokota, T, Clouse, S.D., Eds. *Brassinosteroids Steroidal Plant Hormones*. Tokyo: Springer-Verlag, 1999, p. 223-241.

Recibido: 15 de octubre de 2009

Aceptado: 1 de febrero de 2010

**CIENCIA E INNOVACIÓN TECNOLÓGICA**

**INCA**

**Mejoramiento genético**

Mejoramiento genético (vías clásica y biotecnológica).  
Fitomejoramiento participativo, Mecanismos biológicos de la tolerancia a estrés, liberación de variedades (papa, arroz, tomate, soja, calabaza, habichuela, ...) y de otros cultivos alimenticios, aromáticos o condimentosos y medicinales, ornamentales y flores  
Sistemas de producción de semillas y propágulos CERTIFICADOS



**Biofertilizantes**

Manejo de la simbiosis micorrizica efectiva en agroecosistemas, rizobacterias fijadoras de nitrógeno y estimuladoras del crecimiento vegetal (en leguminosas, poáceas, ...).  
Desarrollo de nuevos productos biofertilizantes y alternativas nutricionales ante la fertilización química (abonos orgánicos, compost, humus de lombriz, abonos verdes, ...).  
Análisis de suelos, plantas y aguas.  
Programas de mejora de suelos erodados, salinizados y conservación de suelos;  
Aplicación de técnicas de teledetección para la elaboración de mapas de suelos y para la planificación del uso y manejo del suelo y del agroecosistema, de la cuenca hidrográfica, ...



**Productos bioactivos**

Productos bioactivos de origen natural que aumentan la productividad y la resistencia de los cultivos a los factores ambientales negativos, bióticos y abióticos, en los cultivos y la eficiencia y sustitución de hormonas y otros productos de importación en la producción biotecnológica (multiplicación acelerada de plantas *in vitro*)



**Sistemas agrícolas locales y de grandes extensiones, sostenibles y ecológicamente viables**

Técnicas culturales para disminuir el efecto del estrés;  
Zonificación agroecológica de los cultivos;  
Agricultura urbana, periurbana y local; Planificación del desarrollo rural, fundamentalmente local, incluyendo el desarrollo de Fincas Integrales;  
Fortalecimiento de los sistemas de innovación agrarios locales, urbanos y rurales

