

# INFLUENCIA DE ANÁLOGOS DE BRASINOESTEROIDES EN LA RESPUESTA DE PLANTAS DE TOMATE A DIFERENTES ESTRÉS AMBIENTALES

L. M. Mazorra<sup>✉</sup> y Miriam Núñez

**ABSTRACT.** The effect of brassinosteroid analogs on the behaviour of young tomato plants under water deficit and the changes of some antioxidant enzymes of foliar discs under high temperature stress were studied in the present work. Two experiments were conducted, at the first one, the effect of pre-treated tomato seeds (var. Amalia) was evaluated for eight hours with BB-6 solutions (0, 0.01 and 0.05 mg.L<sup>-1</sup>) on some plant growth and biochemical indicators after 72 hours of irrigation suspension. At the second one, the response of antioxidant enzymes (catalase, superoxide dismutase and peroxidase) was studied in tomato foliar discs from the same variety incubated with MH-5 and 24-epibrassinolide solutions (0, 0.001 and 0.005 mg.L<sup>-1</sup>) and submitted to high temperature stress (40°C) for two hours. Results showed that plants from treated seeds with 0.01 mg.L<sup>-1</sup> BB-6 solution presented a slightly more favorable foliar water status, providing a lesser reduction of shoot height and diameter after 72 hours of irrigation suspension. Under high temperature stress conditions, treatments with natural 24-epibrassinolide (EPIBR) and synthetic analog MH-5 enhanced the activity of the three antioxidant enzymes evaluated. It is suggested that these brassinosteroid analogs could protect tomato plants under water and high temperature stress conditions.

*Key words:* brassinosteroids, tomatoes, drought stress, heat stress

## INTRODUCCIÓN

Los brasinoesteroides son nuevas sustancias naturales promotoras del crecimiento de las plantas a muy bajas concentraciones, con múltiples efectos fisiológicos que incluyen el alargamiento celular, la diferenciación vascular, etiolación, desarrollo de la reproducción, entre otros. El papel de los brasinoesteroides en el incremento de la tolerancia de las plantas ante diferentes condiciones de estrés ha sido informado por varios autores (1, 2). Así, se ha

L. M. Mazorra, Reserva Científica y Dra.C. Miriam Núñez, Investigador Titular del Departamento de Fisiología y Bioquímica, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, La Habana, Cuba, CP 32 700

<sup>✉</sup> lmazorra@inca.edu.cu

**RESUMEN.** En el presente trabajo se estudió el efecto de análogos de brasinoesteroides en el comportamiento de plantas jóvenes de tomate sometidas a déficit hídrico, así como los cambios en algunas enzimas antioxidantes de discos foliares ante el estrés de altas temperaturas. Se ejecutaron dos experimentos, en el primero se evaluó el efecto que ejerció el pretratamiento durante ocho horas a las semillas de tomate var. Amalia con soluciones del análogo BB-6 (0, 0.01 y 0.05 mg.L<sup>-1</sup>) en algunos indicadores del crecimiento y bioquímicos de las plantas después de 72 horas de suspensión del riego. En el segundo, se estudió la respuesta de las enzimas antioxidantes (catalasa, superóxido dismutasa y peroxidasa) de discos foliares de tomate de la misma variedad incubados con soluciones del análogo MH-5 y de 24-Epibrasinólida (0, 0.001 y 0.005 mg.L<sup>-1</sup>) y sometidas a un estrés de altas temperaturas (40°C) por dos horas. Los resultados demostraron que las plantas procedentes de semillas tratadas con solución de 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6 presentaron, después de 72 horas de suspensión del riego, un estado hídrico foliar ligeramente más favorable, lo que repercutió en una menor reducción de la altura y el diámetro del tallo. En condiciones de estrés de altas temperaturas, tanto el brasinoesteroide natural 24-Epibrasinólida (EPIBR) como el análogo sintético MH-5 estimularon la actividad de las tres enzimas antioxidantes evaluadas. Se sugiere que estos análogos de brasinoesteroides pudieran proteger a las plantas de tomate ante el estrés hídrico y de altas temperaturas.

*Palabras clave:* brasinoesteroides, tomate, estrés de sequía, estrés térmico

demostrado, por ejemplo, que el pretratamiento de semillas de maíz con 12.5 mg.L<sup>-1</sup> de brasinólida puede ser usado para disminuir las pérdidas del cultivo debido a la sequía; sin embargo, según los autores, es necesaria la evaluación individual de los cultivares (3). Por otra parte, se ha estudiado también que el tratamiento de semillas de pepino con 24-epibrasinólida en concentraciones entre 0.01 y 10 mg.L<sup>-1</sup> incrementó la tolerancia al choque térmico (48°C 90 minutos) de las posturas y esta tolerancia está asociada con la estimulación de la actividad de algunos sistemas antioxidantes (4).

En Cuba, desde principios de la década de los noventa, se ha venido investigando en la actividad biológica y las aplicaciones prácticas de análogos espirostanicos de brasinoesteroides (5) y diversos autores han informado sobre la influencia de estos compuestos en el creci-

miento y rendimiento de algunos cultivos (6, 7, 8, 9, 10) de importancia económica; sin embargo, muy poco se conoce de los efectos que estos análogos pueden provocar en el comportamiento de las plantas ante diferentes estrés ambientales, así como el papel que pudieran desempeñar los sistemas de defensa antioxidante en los mecanismos de tolerancia al estrés inducida por estos biorreguladores.

El presente trabajo tiene como objetivo primordial evaluar la influencia de algunos de estos análogos en el comportamiento de plantas jóvenes de tomate sometidas a un período corto de déficit hídrico, así como en su actividad antioxidante en condiciones de estrés de altas temperaturas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para el desarrollo del trabajo se ejecutaron dos experimentos en el Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. *Experimento 1.* Se trataron las semillas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) variedad Amalia durante ocho horas con tres concentraciones (0, 0.01 y 0.05 mg.L<sup>-1</sup>) de una formulación conocida como BIOBRAS-6 (BB-6), la cual tiene como ingrediente activo un análogo espiroestanoide de brasinoesteroides (C<sub>27</sub>O<sub>5</sub>H<sub>42</sub>) (11) y es producida por el Centro de Estudios de Productos Naturales de la Universidad de La Habana. Posteriormente, las semillas se secaron al aire y sembraron en recipientes de 6 dm<sup>3</sup> de capacidad en un sustrato compuesto por suelo Ferralítico Rojo compactado y materia orgánica (1:1). Se utilizaron 16 recipientes por tratamiento y tres plantas por recipiente. Treinta días después de la siembra, las plantas de cada tratamiento se dividieron en dos grupos, uno continuó regándose diariamente (R), y al otro se le suspendió el riego durante 72 horas (E). Al final del período de estrés se realizaron diferentes evaluaciones relacionadas con el crecimiento (longitud y diámetro del tallo, masa seca por órganos y total), las relaciones hídricas (potencial hídrico foliar y contenido relativo de agua) y la bioquímica (clorofilas totales, proteínas solubles, prolina y actividad de la enzima nitrato reductasa) de las plantas, realizadas estas últimas según metodologías descritas anteriormente (6).

Para evaluar los indicadores de crecimiento se seleccionaron 12 plantas por tratamiento, mientras que para el resto de los indicadores se utilizaron la tercera y cuarta hojas de seis plantas como mínimo y en el caso de las determinaciones bioquímicas se conformaron tres muestras por cada uno de los tratamientos y a cada muestra se le hicieron las determinaciones por triplicado.

Los datos obtenidos se procesaron estadísticamente mediante el cálculo de la media, el error estándar y el intervalo de confianza a una probabilidad del 95 %.

*Experimento 2.* Los discos de hojas de plantas de tomate variedad Amalia de 15 días de edad, las cuales fueron crecidas en cámara de crecimiento en condiciones semi-controladas (25±2°C, 16 horas de luz y 18±2°C, 8 horas

de oscuridad) se preincubaron a 25°C durante 24 horas en soluciones (0, 0.001 y 0.005 mg.L<sup>-1</sup>) de 24-epibrasinólida, el cual fue suministrado por *Beak Consultants Ltd* (Toronto, Canadá) y de una formulación conocida como MH-5, la cual tiene como ingrediente activo un análogo espiroestanoide trihidroxilado de brasinoesteroides (C<sub>27</sub>O<sub>6</sub>H<sub>42</sub>) (12) de igual procedencia que el utilizado en el experimento anterior. Posteriormente, se sometieron a 40°C durante dos horas. Al final del tratamiento térmico, los discos (0.25 g) fueron homogenizados en 2 mL de 50 mM de tampón fosfato pH 7.8 que contiene 0.1 mM de Na<sub>2</sub>EDTA, 1.5% (p/v) de PVPP y 0.1% (v/v) de Tritón X-100. El homogenato se centrifugó a 4°C durante 10 minutos a 10 000 g y con el sobrenadante se realizaron las determinaciones de las actividades de las enzimas catalasa (CAT), peroxidasa (POX) y superóxido dismutasa (SOD), siguiendo las metodologías descritas anteriormente (13). La unidad de actividad peroxidasa se definió como la cantidad de enzima que causa un incremento de 0.1 en la absorbancia por cada minuto de reacción a 25°C. La unidad de superóxido dismutasa se definió como la cantidad de extracto enzimático que provoca una disminución en un 50 % de la reducción de la inhibición del NBT. La unidad de catalasa es la cantidad de enzima que descompone 1 μmol de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> durante un minuto a 25°C. Los datos obtenidos se procesaron estadísticamente mediante análisis de varianza utilizando modelo de clasificación simple, reflejándose la media y el error estándar de cada uno de los tratamientos.

## RESULTADOS

El tratamiento a la semilla con BB-6 no provocó modificaciones en la longitud del tallo de las plantas que se mantuvieron regadas; no obstante, la reducción que se indujo en esta variable por el déficit hídrico fue menor (4.8 %) en el tratamiento de 0.01 mg.L<sup>-1</sup> en comparación con el control y la concentración de 0.05 mg.L<sup>-1</sup>, las cuales presentaron reducciones de 9.15 y 9.01 %, respectivamente (Tabla I).

**Tabla I. Influencia del pretratamiento de las semillas con BIOBRAS-6 en el comportamiento de la longitud y el diámetro del tallo de plantas jóvenes de tomate var. Amalia en dos condiciones de suministro hídrico**

Tratamientos	Longitud del tallo (cm)		Diámetro del tallo (mm)	
	R	E	R	E
Control	25.14±0.42	22.84±0.56	6.66±0.21	5.92±0.12
0.01 mg.L <sup>-1</sup> BB-6	25.26±0.43	24.04±0.50	6.84±0.20	6.28±0.14
0.05 mg.L <sup>-1</sup> BB-6	25.41±0.44	23.12±0.66	6.42±0.15	6.12±0.10

Los mayores diámetros promedio en ambas condiciones de suministro hídrico se obtuvieron con el tratamiento de 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6; sin embargo, la menor reducción de esta variable inducida por el estrés se obtuvo con la concentración de 0.05 mg.L<sup>-1</sup>.

Las variaciones en la masa seca por órgano y total (Figura 1) reflejaron que en las plantas regadas, el pretratamiento de las semillas con BB-6 estimuló ligeramente, aunque no significativamente, la masa seca por órganos y, por ende, la masa seca total, obteniéndose en este último indicador incrementos de 13.2 y 14 % para las concentraciones de 0.01 y 0.05 mg.L<sup>-1</sup>, respectivamente. Sin embargo, las plantas tratadas sometidas a esta condición de estrés, aún cuando presentaron, en comparación con las plantas regadas, porcentajes de reducción de este indicador ligeramente superiores (10.1 y 7.8 %) a los exhibidos por las plantas controles (4.3 %), los valores promedio de las plantas estresadas fueron similares.

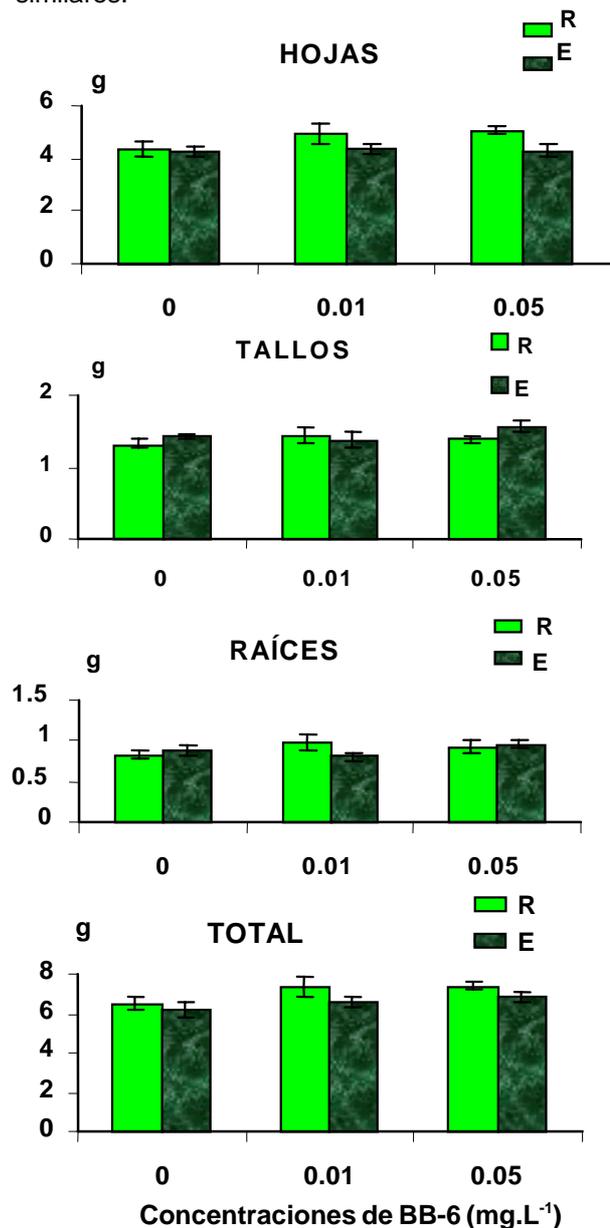


Figura 1. Influencia de diferentes concentraciones de BB-6 en la masa seca por órganos y total de plantas jóvenes de tomate var. Amalia sometidas a dos condiciones de suministro hídrico

En cuanto a los indicadores de las relaciones hídricas (Tabla II), se observó que las plantas regadas presentaron valores similares del potencial hídrico foliar; sin embargo, en las plantas que fueron sometidas a la suspensión del riego, el estado hídrico más favorable lo presentaron aquellas cuyas semillas fueron tratadas con 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6. Las plantas procedentes de semillas tratadas con 0.05 mg.L<sup>-1</sup> presentaron valores similares a las plantas controles. Por su parte, el contenido relativo de agua reflejó que las plantas procedentes de semillas tratadas con la dosis superior de BB-6 presentaron valores significativamente inferiores de este indicador en condiciones de estrés.

Tabla II. Efecto del BIOBRAS-6 en dos indicadores de las relaciones hídricas de plantas jóvenes de tomate var. Amalia en dos condiciones de suministro hídrico

Tratamientos	Potencial hídrico foliar (-MPa)		CRA (%)	
	R	E	R	E
Control	0.16±0.02	0.49±0.02	87.84±0.14	77.33±0.42
0.01 mg.L <sup>-1</sup> BB-6	0.15±0.01	0.38±0.01*	95.85±1.65*	75.76±2.39
0.05 mg.L <sup>-1</sup> BB-6	0.14±0.01	0.51±0.03	93.93±1.73*	65.00±1.35*

\*Diferencia significativa en relación con el tratamiento control

La condición de estrés indujo en las plantas controles una disminución ligera de la actividad de la ANR y un incremento de las concentraciones de prolina y proteínas solubles; mientras que las clorofilas totales apenas se alteraron (Tabla III). En el caso específico de las plantas procedentes de semillas tratadas con 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6, la condición de estrés no modificó ni la actividad de la nitrato reductasa ni la concentración de proteínas solubles; sin embargo, hubo un incremento en la concentración de prolina, aunque éste fue muy inferior al del resto de los tratamientos y hubo una disminución de la concentración de clorofilas totales, pero éstas no difirieron significativamente del control en esta condición.

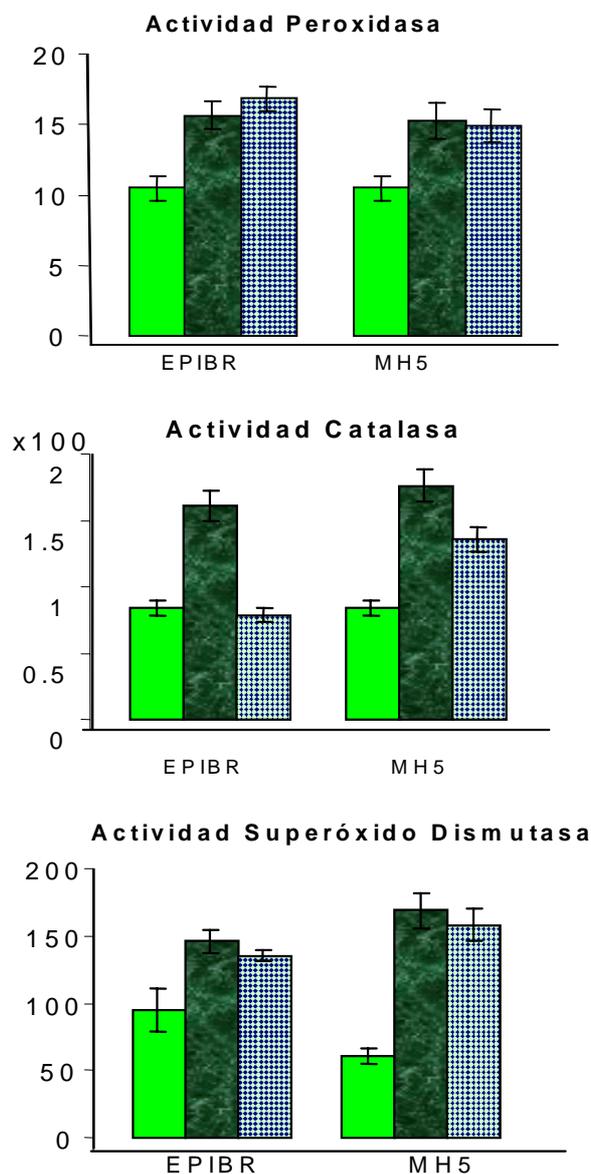
Estos resultados unidos al comportamiento mostrado por los indicadores de las relaciones hídricas y del crecimiento demostraron que el pretratamiento de las semillas de esta variedad durante ocho horas con 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6, al parecer, potenció la tolerancia de las plantas a esta condición de estrés.

En relación con el experimento 2, el brasinoesteroide natural EPIBR incrementó significativamente la actividad de la superóxido dismutasa a 40°C, detectándose el mismo efecto para las dos concentraciones utilizadas. De igual manera, los discos tratados con el análogo MH5 mostraron mayor actividad superóxido dismutasa, a pesar de que los incrementos absolutos de esta actividad fueron superiores a los provocados por la EPIBR (Figura 2).

**Tabla III. Influencia del tratamiento con BIOBRAS-6 en algunos indicadores bioquímicos de plantas jóvenes de tomate var. Amalia en dos condiciones de suministro hídrico**

Tratamientos	Clorofilas totales (mg/cm <sup>2</sup> )		ANR (μmoles NO <sub>2</sub> /h/gmf)		Prolina μg/g mf		Proteínas solubles (mg/g mf)	
	R	E	R	E	R	E	R	E
Control	1.19±0.03	1.25±0.02	3.13±0.04	2.53±0.12	5.27±0.12	18.00±0.06	6.48±0.13	8.15±0.33
0.01 mg.L <sup>-1</sup> BB-6	1.39±0.02*	1.15±0.04	3.02±0.08	3.05±0.15	3.59±0.28*	9.74±0.09*	6.46±0.05	6.88±0.28
0.05 mg.L <sup>-1</sup> BB-6	1.31±0.00*	0.86±0.05*	2.69±0.09	2.70±0.02	5.07±0.09	14.16±0.31*	8.22±0.04*	7.18±0.32

Diferencia significativa en relación con el tratamiento control



**Figura 2. Influencia de la 24-Epibrasinólida y del análogo MH5 en la actividad de las enzimas peroxidasa, catalasa y superóxido dismutasa en condiciones de estrés de calor (40°C durante dos horas). Las barras blancas, rayadas y oscuras representan las concentraciones 0, 0.005 y 0.001 mg.L<sup>-1</sup> respectivamente**

Al analizar los efectos de ambos reguladores en la actividad de la peroxidasa, se constata que ellos promueven de manera significativa la actividad de dicha enzima, observándose igualmente que no hay dependencia de la concentración en los comportamientos de la enzima. La EPIBR, además, aumentó la actividad catalasa; sin embargo, en este caso, su efecto sí dependió de la concentración, manifestándose en que la concentración de 0.001 mg.L<sup>-1</sup> no afectó la actividad catalasa. Contrario a lo que ocurre con EPIBR, ambas concentraciones del análogo estimularon la actividad catalasa a 40°C (Figura 2).

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo demostraron que la suspensión del riego durante 72 horas a plantas de tomate variedad Amalia provocó un déficit hídrico ligero en ellas, independientemente del tratamiento, caracterizado por una disminución del potencial hídrico foliar y del contenido relativo de agua. No obstante, se debe destacar que las plantas estresadas provenientes de semillas tratadas con 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6 presentaron los mayores valores de potencial hídrico y de CRA, lo que indica que ellas poseían un estado hídrico más favorable, lo cual fue reafirmado al analizar la concentración de prolina, ya que este tratamiento fue el que exhibió un incremento inferior de este indicador, cuya acumulación está considerada por varios autores como un síntoma de estrés (14).

El estado hídrico más favorable que presentaron las plantas del tratamiento de 0.01 mg.L<sup>-1</sup> de BB-6 se revirtió en una reducción menor de la longitud y el diámetro del tallo en esta condición de estrés en comparación con las plantas controles; sin embargo, la masa seca por órganos y total presentaron magnitudes similares.

Los efectos que los tratamientos con brasinoesteroides han ejercido en plantas sometidas a déficit hídrico han sido informados por diversos autores (15, 16, 17). Así, en trigo cv. HD2329 se demostró que el tratamiento a las semillas con homobrasinólida incrementó la germinación, la actividad  $\alpha$ -amilasa y las proteínas solubles totales en posturas de dos días de edad y la longitud del tallo en posturas de cuatro días con estrés de humedad y sin él inducido por polietilenglicol (18). De igual forma, se demostró que el tratamiento con epibrasinólida y ácido abscísico en plantas de sorgo incrementó la capacidad de supervivencia de las mismas en condiciones de déficit hídrico severo (19). Esta respuesta se debió no sólo a un

incremento de la retención de agua sino también a un aumento de la tolerancia fisiológica a un estado hídrico bajo (20).

Los resultados del presente trabajo demostraron que los análogos espiroestánicos de brasinoesteroides pueden potenciar la tolerancia de las plantas al déficit hídrico, aunque resulta vital considerar la concentración a utilizar, aspecto que ha sido informado con anterioridad por otros autores (13).

El estrés de altas temperaturas puede conducir a la producción en exceso de radicales activos de oxígeno que incluyen el radical hidroxilo, superóxido y el peróxido de hidrógeno y provocar un estrés oxidativo (21). Se conoce que la actividad de los sistemas de defensa antioxidantes puede estar involucrada en la resistencia de las plantas a muchos tipos de estrés (22, 23, 24). La superóxido dismutasa está involucrada en la desintoxicación de radicales superóxido, especie dañina para las células. Los incrementos de la actividad de esta enzima como consecuencia de la aplicación de estos biorreguladores indica que estos pudieran participar en la eliminación de posibles niveles tóxicos del radical superóxido. Sin embargo, la acción de la superóxido dismutasa puede generar peróxido de hidrógeno, especie que aún es dañina para los tejidos. Su posible eliminación en los tejidos foliares puede ocurrir a través de la enzima catalasa o por la ascorbato peroxidasa (25). Las peroxidases no específicas de plantas participan igualmente en el balance de especies activas de oxígeno. Los resultados sugieren que los posibles excesos de estos radicales que resultan de la exposición de los tejidos al estrés de altas temperaturas, pudieran ser controlados por la acción combinada de las enzimas estudiadas, las que a su vez son inducidas por la aplicación exógena de brasinoesteroides. Se sugiere que tanto el brasinoesteroide natural como el análogo sintético pudieran estimular la tolerancia de los tejidos a las altas temperaturas.

Los resultados del presente trabajo sugieren que tanto el BB-6 como el MH-5, que son análogos con modificaciones estructurales en la cadena lateral, pudieran, al igual que los brasinoesteroides naturales, proteger a las plantas ante el estrés hídrico y de altas temperaturas.

## REFERENCIAS

- Vardhini, B. V. y Rao, S. S. R. Effect of brassinosteroids on salinity induced growth inhibition of groundnut seedlings. *Indian J. Plant Physiol.*, 1997, vol. 2, no. 2, p. 156-157.
- Hotta, Y.; Tanaka, T.; Bingshan, L.; Takeuchi, Y. y Konnai, M. Improvement of cold resistance in rice seedlings by 5-aminolevulinic acid. *J. Pesticide Sci.*, 1998, vol. 23, no. 1, p. 29-33.
- Li, L.; Staden, J. van y Van-Staden, J. Effects of plant growth regulators on drought resistance of two maize cultivars. *South-African J. Bot.*, 1998, vol. 64, no. 2, p. 116-120.
- Zhu, C.; Zeng, G. W. y Liu, F. Y. Effect of epi-brassinolide on the heat shock tolerance and antioxidant metabolism in cucumber seedling. *J. Zhejiang Agric. Univ.*, 1996, vol. 22, no. 3, p. 284-288.
- Núñez, M. Aplicaciones prácticas de los brasinoesteroides y sus análogos en la agricultura. *Cult. Trop.*, 1999, vol. 20, no. 3, p. 63-72.
- Núñez, M.; Torres, W. y Echevarría, I. Influencia de un análogo de brasinoesteroide en el crecimiento y la actividad metabólica de plantas jóvenes de tomate. *Cult. Trop.*, 1996, vol. 17, no. 3, p. 26-30.
- Soto, F.; Tejeda, T. y Núñez, M. Estudio preliminar sobre el uso de brasinoesteroides en cafetos. *Cult. Trop.*, 1997, vol. 18, no. 1, p. 52-54.
- Torres, W. y Núñez, M. The application of Biobras-6 and its effect on potato (*Solanum tuberosum* L.) yields. *Cult. Trop.*, 1997, vol. 18, no. 2, p. 8-10.
- Núñez, M.; Sosa, J. L.; Alfonso, J. L. y Coll, F. Influencia de dos nuevos biorreguladores cubanos en el rendimiento de plantas de cebolla (*Allium cepa*) cv. Red Creole. *Cult. Trop.*, 1998, vol. 19, no. 1, p. 21-24.
- Almenares, J. C.; Cuñarro, R.; Ravelo, R.; Fitó, E.; Moreno, I. y Núñez, M. Influencia de diferentes dosis y momentos de aplicación del Biobras-16 en el cultivo del maíz (*Zea mays*). *Cult. Trop.*, 1999, vol. 20, no. 3, p. 77-81.
- Adam, G.; Marquardt, V.; Coll, F. y Alonso, E. Verfasen zur Herstellung von Brassinosteroid analogs von Spirostan. *Patentschrift DD*, 273 638, 1989.
- Hechavarría, M. Síntesis, caracterización y actividad biológica de trihidroxiketonas esteroidales. M.Sc. Tesis. Universidad de La Habana. La Habana. Cuba, 1998.
- Mazorra, L. y Núñez, M. Brassinosteroid analogues differentially modify preoxidase activity, superoxide dismutase activity and protein content in tomato seedlings. *Cult. Trop.*, 2000, vol. 21, no. 4, p. 29-33.
- Sundaresan, S. y Sudhakaran, P. R. Effect of water deficit stress on proline accumulation in two varieties of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) differing in their tolerance to drought. *Indian J. Exp. Biol.*, 1996, vol. 34, p. 159-162.
- Sairam, R. K. Effects of homobrassinolide application on plant metabolism and grain yield under irrigated and moisture-stress conditions of two wheat varieties. *Plant Growth Regul.*, 1994, vol. 14, p. 173-181.
- Sairam, R. K. Effect of homobrassinolide application on metabolic activity and grain yield of wheat under normal and water-stress condition. *J. Agron. Crop Sci.*, 1994, vol. 173, p. 11-16.
- Kumawat, B. L.; Sharma, D. D. y Jat, S. C. Effect of brassinosteroids on yields and yield attributing characters under water deficit stress conditions in mustard (*Brassica juncea* (L.) Czern and Coss). *Annals Biol. Ludhiana*, 1997, vol. 13, no. 1, p. 91-93.
- Sairam, R. K.; Shukla, D. S. y Deshmukh, P. S. Effect of homobrassinolide seed treatment on germination, alpha-amylase activity and yield of wheat under moisture stress conditions. *Indian J. Plant Physiol.*, 1996, vol. 1, no. 3, p. 41-44.
- Xu, H. I.; Shida, A.; Futatsuya, F. y Kumura, A. Effects of epibrassinolide and abscisic acid on sorghum plants growing under soil water deficit. I. Effects on growth and survival. *Jpn. J. Crop Sci.*, 1994, vol. 63, p. 671-675.

20. Xu, H. I.; Shida, A.; Futatsuya, F. y Kumura, A. Effects of epibrassinolide and abscisic acid on sorghum plants growing under soil water deficit. II. Physiological basis for drought resistance induced by exogenous epibrassinolide and abscisic acid. *Jpn. J. Crop Sci.*, 1994, vol. 63, p. 676-681.
21. Dat, J. F.; Lopez-Delgado, H.; Foyer, C. H. y Scott, I. M. Parallel changes in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. *Plant Physiol.*, 1998, vol. 116, p. 1351-1357.
22. Bellaire, B. A.; Carmody, J.; Brand, J.; Gossett, D. R.; Banks, S. W.; Lucas, M. C. y Fowler, T. E. Involvement of abscisic acid-dependent and independent pathways in the upregulation of antioxidant enzyme activity during NaCl stress in cotton callus tissue. *Free Rad. Res.*, 2000, vol. 33, p. 531-545.
23. Rajguru, S. N.; Banks, S. W.; Gossett, D. R.; Lucas, M. C.; Fowler, T. E. y Millhollon, E. P. Antioxidant response to salt stress during fiber development in cotton ovules. *The J. Cotton Sci.*, 1999, vol. 3, p. 11-18.
24. Manchandia, A. M.; Banks, S. W.; Gossett, D. R.; Bellaire, B. A.; Lucas, M. C. y Millhollon, E. P. The influence of a-amanitin on the NaCl-induced up-regulation of antioxidant enzyme activity in cotton callus tissue. *Free Rad. Res.*, 1999, vol. 30, p. 429-438.
25. Foyer, C. H.; Lopez-Delgado, H.; Dat, J. F.; Scott, I. M. Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signalling. *Physiol. Plant.*, 1997, vol. 100, p. 241-254.

Recibido: 2 de mayo del 2002

Aceptado: 26 de agosto del 2002

# Cursos de Verano

Precio: 200 USD

## Biología de la productividad de las plantas en condiciones de estrés abiótico

*Coordinador: Dra.C. Inés Reynaldo Escobar*

*Duración: 30 horas*

*Fecha: 23 al 27 de agosto*

### SOLICITAR INFORMACIÓN

**Dr.C. Walfredo Torres de la Noval**  
**Dirección de Educación, Servicios Informativos**  
**y Relaciones Públicas**  
**Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA)**  
**Gaveta Postal 1, San José de las Lajas,**  
**La Habana, Cuba. CP 32700**  
**Telef: (53) (64) 6-3773**  
**Fax: (53) (64) 6-3867**  
**E.mail: posgrado@inca.edu.cu**