FITOQUÍMICOS SOBRESALIENTES DEL SEMIDESIERTO MEXICANO

de la **Planta** a los **Químicos Naturales** y a la **Biotecnología**

Cristobal N. Aguilar, Raúl Rodríguez Herrera
y Saúl Saucedo Pompa
Universidad Autónoma de Coahuila

Diana Jasso Cantú
Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

ISBN 978-968-6628-760

38 Oligosacarinas, reguladores orgánicos del crecimiento y desarrollo vegetal

Alfonso Reyes-López y Fabiola Aureoles-Rodríguez*

Introducción

La producción orgánica, como la que se practica en diferentes regiones del país, es un proceso reciente que demanda profunda investigación. Este tipo de producción, requiere de la generación de opciones tecnológicas que reduzcan los costos de producción, de manera que los productos obtenidos tengan mayor competitividad en los mercados. Existe la creciente necesidad, de elaborar sustancias orgánicas que promuevan el crecimiento y desarrollo de los cultivos, aprovechando los productos y subproductos generados dentro de los propios sistemas de producción, o bien, que sean elaborados comercialmente pero a bajo costo. Dichas sustancias, deben sustituir el uso de agroquímicos sintéticos, los cuales en ocasiones son caros y dañinos a la salud humana y el medio ambiente.

Los agroquímicos utilizados frecuentemente como reguladores de crecimiento y desarrollo vegetal, se agrupan en cinco principales grupos: auxinas, citocininas, giberelinas, etileno y ácido abcísico; otros compuestos como los brasinoesterioides, jasmonatos, poliaminas, aminas aromáticas, ácido salicílico y turgorinas también presentan actividad regulatoria. Recientes estudios, han demostrado que carbohidratos del tipo oligosacárido intervienen en aspectos fisiológicos que favorecen el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Los oligosacáridos son sustancias naturales reportadas como inocuas que se obtienen de paredes celulares de: bacterias, algas, hongos y plantas superiores, y que en mínimas concentraciones (generalmente micromoles (μM)), pueden afectar procesos fisiológicos tanto en animales como en plantas. Cuando esto ocurre, cambian el nombre de oligosacaridos a la de "oligosacarinas". No se conoce por completo su composición, biosíntesis o la

Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". Calzada Antonio Narro s/n. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México fabyaureoles@yahoo.com.mx

forma en la que éstas actúan, más sin embargo, algunos estudios han constatado que los oligosacáridos regulan la expresión genética al actuar como "sensores" y "señalizadores moleculares". Procesos como: regulación de estímulos por las auxinas, maduración y senescencia, embriogénesis, germinación, desarrollo de plántulas, morfogénesis de raíces y hojas, floración; procesos que involucran respuestas a condiciones medioambientales desfavorables como: sequía, alta radiación y daño por frío, y resistencia al ataque de patógenos, son promovidos por oligosacarinas.

En México, las substancias formuladas a base de oligosacarinas para uso agrícola son casi desconocidas, las que se llegan a encontrar en el mercado, y que están autorizadas, son de importación y no siempre se encuentran disponibles. En instituciones de docencia e investigación como la UAAAN, se han realizado experimentos en diferentes regiones del país que corroboran la efectividad de estos compuestos como reguladores de crecimiento y desarrollo vegetal. En cultivos como: papa, manzana, maíz, lechuga, sandía, chile, tomate, caña de azúcar, tabaco, naranja, entre otros, la aplicación de estos compuestos han incrementado el rendimiento, la calidad y otras variables agronómicas. En este trabajo, se exponen aspectos relevantes de las oligosacarinas que corroboran su efectividad en la regulación del crecimiento y desarrollo vegetal, y las considera como una alternativa inocua para sustituir el uso de agroquímicos sintéticos en la agricultura.

Hormonas y reguladores de crecimiento y desarrollo vegetal

Una hormona vegetal es un compuesto orgánico que se sintetiza en alguna parte de la planta y se transloca a otra parte, en donde con muy bajas concentraciones se genera una respuesta fisiológica (Salisbury y Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). Por su parte, un regulador de crecimiento y desarrollo vegetal o regulador vegetal, es un término más amplio y agrupan tanto a sustancias endógenas como exógenas, éstas últimas son aplicadas desde afuera y con frecuencia se sintetizan artificialmente (Jankiewicz, 2003). En ésta categoría, entran muchos compuestos y la lista sigue creciendo.

La respuesta de un regulador vegetal depende de la especie, parte del vegetal, estado de desarrollo, concentración hormonal interacciones con otras hormonas, y diversos factores ambientales (Salibury y Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). Los grupos más ampliamente conocidos son las: auxinas,

citocininas, giberelinas, el etileno y el ácido absicico (Kende and Zeevaart, 1997); otros grupos de compuestos como: los brasinoesteroides, jasmonatos, poliaminas, aminas aromáticas, ácido salicílico y turgorinas, también intervienen en el crecimiento y desarrollo de plantas (Jankiewicz, 2003).

Auxinas. En este grupo se encuentran compuestos como: el ácido indolbutírico (AIB), ácido indolacético (AIA), ácido naftalenacético (AIA), 2,4-D y 2,4,5-T. Estos promueven: alargamiento y división celular, formación de brotes, raíces y tejido calloso, respiración, abscisión, partenocarpia, dominancia apical, embriogénesis, síntesis de etileno, fototropismo y en elevadas concentraciones pueden actuar como herbicidas. De forma natural, las auxinas se generan principalmente en partes jóvenes de la planta como, ápices, frutos tiernos y hojas en desarrollo; su biosíntesis toma diferentes rutas metabólicas pero parte del triptofano y su transporte es basipétalo. Las auxinas se pueden encontrar en forma, sintética, natural, simples o conjugadas (Azcón-Bieto, 1993; Kende and Zeevaart, 1997; Jankiewicz, 2003). Su uso es frecuente en la micropropagación de plantas y en la producción agrícola en general.

Citocininas. Principalmente estimulan la división celular en plantas y retrasan el envejecimiento. También estimulan la biosíntesis de los ácidos nucleicos y de diferentes proteínas como las proteasas y ribonucleasas, la germinación de semillas, la reducción del periodo de latencia en yemas, regulan la morfogénesis (al suprimir dominancia apical y promover brotación de yemas laterales), inician la formación de yemas adventicias, promueven organogénesis en callos, inhiben la formación y el crecimiento de las raíces e inducen floración y absición de frutos pequeños. Se sintetizan principalmente en los ápices de las raíces, otras partes que sintetizan son: el cambium, yemas en desarrollo, frutos jóvenes o semillas en germinación, brotes y hojas. El transporte es tanto acropétalo como basipétalo y son poco móviles. La citocininas son derivados de purinas ("citocininas púricas") y de la urea ("citocininas úricas"). La Benciladenina (BA), la zinetina o Kinetina (Kin) y la isopentil adenina (2ip) son citocininas ampliamente utilizadas (Azcón-Bieto, 1993; Kende and Zeevaart, 1997; Jankiewicz, 2003).

Giberelinas (GA). Aisladas en 1935-1938 por Yubata y Sumiki presentan un espectro de actividad biológica muy variado, pueden producir elongación extraordinaria del tallo en enanos genéticos, fenómeno que puede ser atribuible a la estimulación de la división y el alargamiento celular; además son responsables de inducir la hidrólisis de las reservas de almidón en el

endospermo durante la germinación de las semillas, afectan la formación de flores, promueven partenocarpia y aumento del tamaño de frutos. La giberelinas son compuestos que tienen como partida el ácido mevalónico y por diferentes rutas metabólicas llegan a formar giberelinas, las más utilizadas son la GA_3 y GA_{4+7} (Salisbury y Ross, 1994; Kende and Zeevaart, 1997; Jankiewicz, 2003).

Ácido absícico (ABA). Fue aislado en 1963 y se produce en todos los órganos de las plantas: hojas, semillas, frutos (aun durante poscosecha) y raíces. Los precursores del ABA son el ácido mevalónico y los carotenoides. Los plastidios son los organelos que contienen más ABA, los cloroplastos de la espinaca llegan a presentar cerca del 75-97% de ABA y es transportado tanto por el xilema como por el floema. Los efectos fisiológicos de ABA pueden ser atribuidos tanto a su influencia sobre la permeabilidad de las membranas celulares y subcelulares como a su habilidad para modificar la expresión de algunos genes. Estos dos fenómenos llevan a cambios en los procesos bioquímicos, lo que finalmente se revela como un efecto fisiológico o morfogenético. ABA interviene en la apertura y cierre de estomas, induce embriogénesis en callos, inhibe la germinación de semillas, reduce daños por estés, promueve el envejecimiento y absición de órganos, acorta el periodo de desarrollo vegetativo, induce floración, formación de semillas y acelera la maduración de frutos (Salisbury y Ross, 1994; Kende and Zeevaart, 1997; Jankiewicz, 2003).

Etileno. Su precursor es la metionina y tiene efectos en la planta al afectar la permeabilidad de las membranas celulares. El etileno estimula la absición de hojas y partes reproductivas; inhibe elongación celular; causa engrosamiento de tallos; la formación de raíces adventicias; promueve floración en bromeliaceas; inhibe la brotación de yemas axilares; rompe latencia de semillas, bulbos y tubérculos; causa espístasis de hojas; estimula germinación; forma flores femeninas; estimula la formación de raíces adventicias y pelos radiculares; causa maduración y envejecimiento de frutos (Salisbury y Ross, 1994; Kende and Zeevaart, 1997; Jankiewicz, 2003) y crea defensas ante el ataque de patógenos (Ellis *et al*, 2002).

Otros reguladores vegetales

Las **poliaminas** como la putrescina, spermidina, spermina, diaminopropano, cadaverina, caldopentamina y las **aminas aromáticas** como la feniletilamina, 3,4-dimetoxifeniletilamina y tiramina tienen un efecto en el alargamiento y división celular por inhibir la síntesis de ADN nuclear, intervienen: en la diferenciación de órganos, floración, enraizamiento, inducción de yemas florales, estabilización de membranas y reducción del estrés hídrico. Las poliaminas frecuentemente sirven de intermediarios en la respuesta de las plantas frente a factores del medio ambiente y también a factores internos del organismo como las hormonas (Salisbury y Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). Los **jasmonatos**, por su parte, favorecen la acumulación de reservas en órganos especializados como tubérculos de papa, inhiben la germinación de semillas ricas en ácidos grasos como la colza (Wilen *et al.*, 1991), participan en la formación de antocianinas y gomosis (Jankiewicz, 2003) y crean defensas ante el ataque de patógenos (Bowles, 1998; Ellis *et al.*, 2002; Mahalingam, 2003; Kaitheri *et al.*, 2007). Los **brasinoesteroides** se encuentran en grandes cantidades en polen y tienen efecto en la elongación celular, participan en la diferenciación del xilema, en el desarrollo reproductivo, reducen senescencia y daño por estrés (Jankiewicz, 2003). El **ácido salicílico** es responsable de la producción de calor y volatilización de compuestos que atraen insectos polinizadores (Meeuse y Raskin, 1988), además promueve la resistencia de la planta al ataque de microorganismos invasores como virus y hongos (Métraux *et al.*, 1990; Paniagua, 2003). Las **turgorinas** por su parte controlan movimientos násticos en algunas plantas como la *Acacia karoo* y la Venus atrapa moscas (*Dionaea muscipula*) (Salisbury y Ross, 1994).

Mecanismos de acción de los reguladores vegetales

Generalmente cada regulador influye más en varios fenómenos del desarrollo, mientras que los efectos biológicos que se observan, por lo general, resultan de la acción conjunta de diferentes reguladores (Salisbury y Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). La condición para que ocurra una respuesta de las células es la presencia en ellas de proteínas receptoras que se unen con la molécula del regulador (Venis, 1985; Jankiewicz, 2003). El complejo formado entre el receptor y el regulador vegetal trabaja como un cierre o ziper de pantalón y puede tomar diferentes rutas, expresar un gen y propiciar

una respuesta en la planta (Diagrama 1). Esto puede explicar la especificidad de la reacción de algunas células que tiene los receptores apropiados y pueden ser las **células blanco** para el regulador dado, mientras que otras células que no tienen receptores no reaccionan a ésta. Parece evidente que una célula puede producir las proteínas receptoras para más de un regulador. La unión del regulador con el receptor debe ser específica y reversible, y también, debe caracterizarse con cierta afinidad para dar una respuesta biológica concreta (Jankiewicz, 2003).

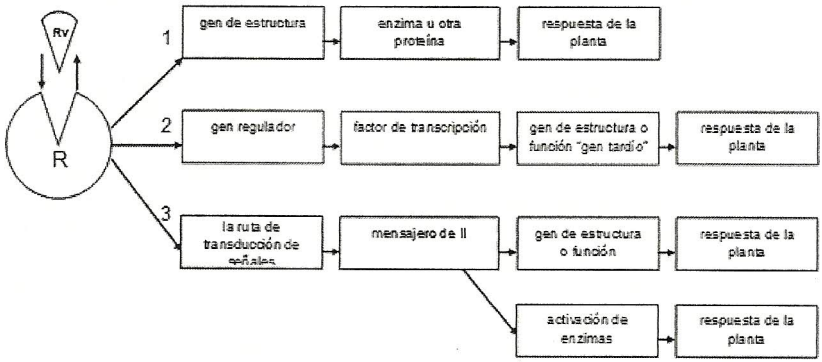

Diagrama 1.- Diferentes posibilidades que puede tomar la unión de reguladores vegetales y receptores (ruta 1, 2, 3). Rv – Regulador vegetal, R – receptor. (Jankiewicz, 2003).

Los receptores de los reguladores vegetales deben ser hábiles para discernir la estructura molecular específica del regulador y formar complejos con ésta. Dichos complejos inician luego una cascada de reacciones bioquímicas que finalmente llevan a la producción del ARNm adecuado a los fenómenos biofísicos como el bombeo de protones a través de la membrana. En consecuencia se cambia la dinámica de crecimiento o se reemplaza la diferenciación de las células, u otros fenómenos. Tal secuencia de eventos se denomina frecuentemente como la **"ruta de transducción de señales"** (Jankiewicz, 2003, Paniagua, 2003).

La **transducción de señales** inicia con la liberación de una sustancia o sustancias en la célula que transmiten información a otras células. Después se da la transferencia de estímulos desde una molécula perceptora primaria generalmente extracelular pero asociada a la membrana (que es la que percibe el estímulo y que se llama receptor), a través, de un conjunto de moléculas extra o intercelulares (llamadas señaladores) cuya función es transmitir la señal por medio de un evento químico como la fosforilación hasta las moléculas o genes que se encargan de la respuesta al estímulo (llamados efectores). Al proceso se le llama **cascada de señalización** ya que ocurre en cadena, requiriéndose en cada paso de la acción del agente anterior, y no es estrictamente lineal, es decir, un señalador puede activar uno o más efectores o por otro lado un efector puede activarse por dos o más señalizadores. El resultado final es una especie de intercomunicación entre diversos señalizadotes y efectores que forman una red de transducción de señales. La transducción de señales permite percibir las condiciones medio ambientales y activar respuestas adaptativas, en especial, en condiciones de estrés (Jankiewicz, 2003, Paniagua, 2003).

Dentro de la célula, los reguladores vegetales actúan a diferentes niveles para dar una respuesta completa en la planta, esto es, pueden realizar modificaciones durante la transcripción, después de la transcripción (modificaciones postranscripcionales), en la traducción o después de la traducción (Diagrama 2) (Jankiewicz, 2003).

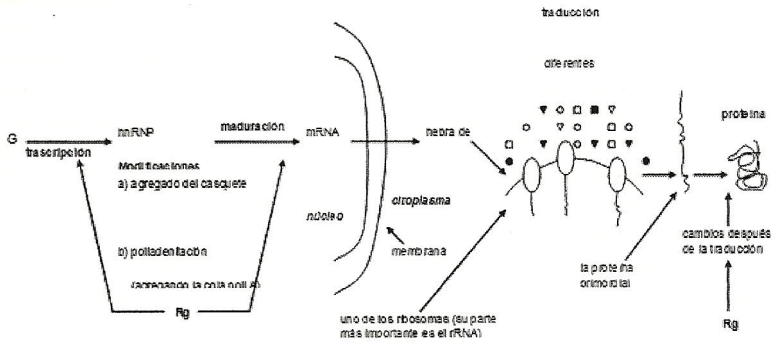

Diagrama 1.- Posibilidades de acción de los reguladores vegetales sobre la transcripción y traducción. Los reguladores pueden actuar a diferentes (transcripción, modificaciones transcripcionales, traducción, cambios después de la traducción). G = gene, Rg = regulador vegetal, hnRNP = complejo heterogeneo de RNA con proteínas y RNA del núcleo: mRNA-RNA mensajero, tRNA-RNA de transferencia, rRNA-RNA ribosomal.

La transducción de señales, aparte de activar genes que propician el crecimiento y desarrollo de la planta, activan genes que propician una respuesta ante condiciones extremas del medio ambiente y genes que generan resistencia al ataque de agentes patógenos.

La planta para protegerse contra el ataque de patógenos, ha desarrollado estrategias como son: el desarrollo de características estructurales especiales, producción de fitoalexinas, hipersensibilidad o provocando condiciones desfavorables que eviten el ataque.

Características estructurales. En ocasiones la planta presenta cutículas o tejidos más gruesos, lo cual dificulta que diferentes microorganismos penetren en la pared e infecten la planta, o por lo menos les cuesta más trabajo, dándole a la planta tiempo de activar otros mecanismos de defensa; a esto se

le llama "resistencia adquirida local" (Raskin, 1992; Ryals *et al.*, 1994) y cuando se expande a toda la planta se le llama "resistencia sistémica adquirida". En pepino, la señal que indujo resistencia sistémica al ataque de patógenos, fue propagada desde el lugar de infección a toda la planta por los tejidos vivos (principalmente por el floema) (Guedes, *et al.*, 1980). Otra estrategia de la planta al ataque, es la presencia de pelos que impiden la penetración del patógeno al hospedante y luego su distribución en los tejidos.

Fitoalexinas. Es la elaboración de sustancias tóxicas que impiden el desarrollo de pátógenos en las plantas (Fley *et al.,* 1993). Un estudio reporta que las plantas se defienden del ataque de insectos herbívoros con la síntesis de metabolitos secundarios y proteínas tales como inhibidores de las proteasas, polifenoloxidasa y enzimas catabólicas de aminoácidos. Estas proteínas toman los aminoácidos de los intestinos del insecto y causan defectos en su crecimiento y desarrollo (Chen *et al.*, 2005, Ryan, 2000). La producción de fitoalexinas requiere de los "elicitores" que son compuestos que se forman durante la infección, es decir, con la interacción planta-patógeno, estos "elicitores" pueden ser: carbohidratos (como oligosacáridos) provenientes de las paredes destruidas de las plantas o de los patógenos, compuestos lipídicos, enzimas producidas por los microorganismos, polipéptidos, etc. Se ha encontrado que muchos fragmentos desprendidos de las paredes celulares, producto de la infección de la planta con hongos o con bacterias, sirven como "elicitores" de fitoalexinas (Gustine *et al.*, 1991). Aunque las características estructurales pueden definir en algunos casos la resistencia a la infección, es más común la formación de las sustancias químicas.

Hipersensibilidad. En ocasiones la propia planta causa la muerte de varias células en el lugar de infección, de esta forma, el microorganismo que ha infectado la célula se queda sin soporte físico y nutricional, y se anula su capacidad de propagación (Maclean *et al.*,1974). Aunque el mecanismo de hipersensibilidad es poco conocido, se ha demostrado que en éste, desempeñan un papel importante las formas activas del oxígeno. Cuando la reacción de hipersensibilidad ya está iniciada, el nivel de las formas activas de oxigeno alrededor del sitio de infección aumenta rápidamente (Mehdy, 1994). Este fenómeno, es conocido como "explosión oxidativa" y ocurre en muchas

especies de plantas. Las formas activas de oxigeno pueden probablemente servir como señales intermediarias que llevan a la expresión de genes que codifican fitoalexinas (Jankiewicz, 2003).

Otras condiciones desfavorables. Las plantas pueden provocar condiciones desfavorables para que no se desarrolle el parásito, por ejemplo, cambiando el pH de los tejidos atacados (Kuc´ ,1976). También puede presentarse acumulación de proteínas que los insectos no pueden digerir.

Oligosacáridos

Estructura, Fuentes, Biosíntesis e Inocuidad

En la naturaleza existen diferentes tipos de carbohidratos: los monosacáridos, oligosacáridos y polisacáridos. En esencia, los oligosacáridos son polímeros de monosacáridos con un número de unidades monoméricas entre 2 y 10. Los disacáridos más comunes en la naturaleza son la sacaros (glucosa + fructosa), lactosa (glucosa + galactosa) y la maltosa (glucosa + glucosa). La trehalosa (glucosa+glucosa) es otro disacárido pero no reductor (Paiva y Panek, 1996).

Oligosacáridos, de cadenas más largas son la inulina, la oligofructosa (*fructooligosacáridos*) y los galactooligosacáridos. La inulina y la oligofructosa están formados por cadenas de fructosa que pueden terminar en glucosa o fructosa. Están presentes en muchos vegetales como: cebolla, puerro, ajo, plátano, alcachofa, etc. Por su parte, los galactooligosacáridos están formados por cadenas de galactosa y están presentes en la leche y en algunas plantas. Los oligosacáridos forman parte de los glucolípidos y glucoproteínas que se encuentran en la superficie externa de la membrana plasmática y por lo tanto, tienen una gran importancia en las funciones de reconocimiento celular.

Los oligosacáridos pueden presentan actividad biológica y cuando esto ocurre, reciben el nombre de oligosacarinas (Darvill *et al.*, 1992; Aldington and Fry, 1993; Ryan and Farmer, 1991). Éstas se encuentran presentes en casi todos los seres vivos. El discárido trehalosa se ha identificado en casi todos los insectos principalmente en la hemolinfa y se han acumulado evidencias

que indican su presencia en plantas angiospermas como tabaco y arroz, lo cual hace suponer que se encuentra presente en todas las plantas superiores (Mascorro-Gallardo *et al.* 2005).

No se conocen todas las fuentes generadoras de oligosacarinas pero se han obtenido oligosacainas de las paredes celulares de microorganismos, de plantas terrestres y macroalgas marinas, y solo algunas han sido caracterizadas en términos de su estructura y espectro de actividad biológica. Las que se conocen son derivados de pectinas, glucoproteínas (Bacic *et al.*, 1988), xiloglucan y otras son producto de la interacción planta-bacterias noduladoras (*Rhizobium, Bradyrhizobium, Azorhizobium, Mesorhizobium* y *Sinorhizobium*) que contienen glucosalina. El polisacárido xiloglucan, con la parcial digestión de la enzima celulasa β-(1→4)-D-glucanasa, ha producido los oligosacáridos XXFG, XXFGo1, GXFG, XLLG, XXLG, XXXG y FG (nombres abreviados) algunos de los cuales se transformaron en oligosacarinas (Frey *et al.*, 1993). También se han obtenido disacáridos como la trehalosa, a partir, de procedimientos enzimáticos basados en el uso de almidón como sustrato y empleando las enzimas malto-oligosil trehalosa sintasa (MTS) y la malto-oligosil trehalosa hidrolasa provenientes de la bacteria del suelo *Arthobacter ramosus* (Richard *et al.* 2002), otro proceso involucra levaduras y enzimas obtenidas de la vía TPS/TPP (Schiraldi *et al.* 2002). Se han obtenido oligosacáridos de fragmentos del polisacárido β-glucano de las paredes celulares de hongos por la acción de enzimas hidrolíticas (Sharp *et al.*, 1986). Las algas marinas constituyen una posible fuente de oligosacarinas económica porque contienen una gran diversidad de polisacáridos únicos (Kloareg and Quatrano, 1988). Del alga café *Laminaria digitata* se puede obtener la Laminarina un glucano β-1,3 soluble en agua con considerable grado de polimerización (Read *et al.*, 1996).

Frecuentemente las paredes celulares generan oligosacarinas que por si mismas influyen en el crecimiento y desarrollo de células y tejidos. Ocasionalmente, algunos microorganismos patógenos de las plantas secretan glucanos, los cuales hidrolizan la pared y generan fragmentos de polisacáridos que llegan a inducir resistencia a patógenos, es decir actúan como "elicitores". Las propias oligosacarinas en ocasiones son sustrato de enzimas específicas, ello ha permitido determinar sus mecanismos de acción y descubrir nuevas enzimas (Frey *et al.*, 1993). Mediante ingeniería genética, también se han aislado genes, proteínas y enzimas en levaduras, algas, bacterias, hongos y plantas superiores que junto con mutantes de *Arabidopsis* han permitido terminar las diferentes vías metabólicas que llevan a la

biosíntesis de oligosacarinas, detectar su forma de acumulación y sus mecanismos de acción en la fisiología de las plantas.

Hasta donde se tiene conocimiento, las oligosacarinas no dañan la salud de seres humanos ni la de animales, y al parecer tampoco contaminan el ambiente por ser compuestos totalmente orgánicos. Un estudio realizado con ratones que recibieron soluciones salinas con oligosacarinas, demostró que estos compuestos no alteraron el comportamiento de los ratones ni presentaron daño alguno en órganos internos como: pulmones, riñones, cerebro, corazón, bazo e intestinos (Anónimo, 1999).

Oligosacáridos, sensores en la transducción de señales

Se ha reportado, que algunos oligosacáridos en bajas concentraciones pueden fungir como "sensores" y "señalizadores moleculares". Éstos participan en el proceso de "transducción de señales" para regular la expresión de genes, los cuales a su vez, regulan el crecimiento y desarrollo vegetal, la sobrevivencia en condiciones extremas del medio ambiente y la resistencia al ataque de patógenos (Coté and Hahn, 1994; Bakkers *et al.*, 1999; Alban and Franz, 2001; Shibuya and Minami, 2001). Por las funciones que desempeñan estos oligosacaridos en procesos biológicos se les ha asignado la categoría de "reguladores de crecimiento y desarrollo vegetal".

En diagrama 3 muestra como el oligosacárido es transportado por un transportador de glucosa a nivel de la membrana para posteriormente establecer relaciones en cascada a través de la hexoquinasa, la cual activa la glicólis o ciclo de TCA y aspectos morfológicos de la planta como: expansión de los cotiledones desarrollo de hojas, floración entre otros.

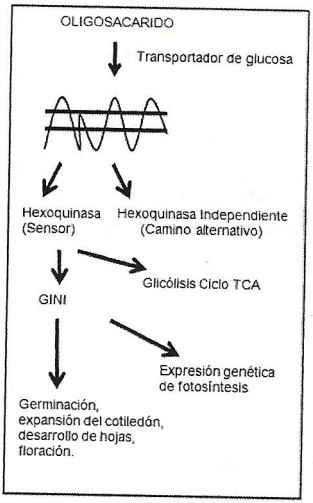

Diagrama 3.- Procesos bioquímicos iniciados por oligosacarinas que llevan a la obtención de diferentes respuestas en la planta.

Efectos en el crecimiento y desarrollo de plantas

Se ha reportado que las oligosacarinas actúan como reguladores del crecimiento y desarrollo vegetal. En biopreparados con estos compuestos, se observó que en su constitución se presentaron elementos auxinicos y citoquininicos semejantes a aquellos de los reguladores del crecimiento artificial, éstos se utilizaron en cultivo de tejidos para promover embriogénesis somática y posterior maduración y germinación de los embriones obtenidos en papa a un menor costo (Nuñez *et al.*, 1995). También estos compuestos han participan en la morfogénesis vegetal, en explantes de tabaco, oligosacáridos provenientes de la pared celular de sicomoro en concentraciones de 10^{-8} a 10^{-10} molar propiciaron la floración y/o formaron yemas vegetativas y cuando se elevaron tales concentraciones, estos efectos fueron inhibidos (Tran Than Van *et al.*, 1985). Con oligosacáridos elaborados con la bacteria fijadora de nitrógeno *Rhizobium melilati* (a-tetra-B-1, 4-D

glucosalina) fue promovida la formación de nódulos de la raíz en plantas sin la presencia de bacterias (Long, 1996; Denarie *et al.*, 1996).

En zanahoria aplicaciones de oligosacarinas inhibieron el crecimiento celular y la diferenciación de explantes (promovidos normalmente por auxinas) debido a que compitieron con las auxinas por los sitios de reconocimiento celular (Felippini *et al.*, 1992). En trigo 10 nM de la oligosacanina FG en ausencia del regulador 2,4-D incrementó el número de raíces adventicias en embriones, mientras que el mismo compuesto con la presencia de 2,4-D 10 nM, proliferó la formación de callo (Pavlova *et al.*, 1992). También oligosacarinas obtenidas de xyloglucan mostraron actividad auxinita al promover la elongación de segmentos de tallo en chícharo en ausencia de 2,4-D (McDougall and Frey, 1989). Por su parte la poligalacturonasa y fragmentos de pectina influyeron en la regulación de la síntesis de etileno en frutos de cítricos (Baldwing and Biggs, 1988), frutos de tomate (Baldwing and Pressey, 1988; Bretcht, and Huber, 1988) y en cultivo de células en suspensión (Ryan and Farmer, 1991) y la trehalosa además de ser una fuente de carbohidratos de reserva (Thevelein y Hohmann, 1995; De Winde *et al.*, 1997) está involucrada en procesos como el desarrollo embrionario, floración, percepción de azúcares y fotosíntesis (Mascorro *et al.*, 2005).

Efecto en la resistencia al estrés abiótico

Además de los efectos en la regulación del crecimiento y desarrollo vegetal las oligosacarinas generan resistencia al estrés abiótico como sequía, radiación y daño por frío. Se ha reportado que la trehalosa es capaz de proteger y estabilizar la estructura y la función de las enzimas y la integridad de las membranas biológicas bajo condiciones de estrés abiótico extremo, como desecación y radiación (Crowe *et al.*, 1984; Colaco *et al.*, 1992), esto se logra gracias a que la trehalosa reemplaza el agua formando una especie de cápsula alrededor de las proteínas deshidratada protegiendo así su estructura terciaria y su actividad (Lins *et al.*, 2004 Figura). La trehalosa por ser un azúcar no reductor, evita la degradación de las proteínas al reducir la reacción de Maillard donde los grupos aldehído de los azúcares reducen a los grupos amino de los residuos de las proteínas (Elbein *et al.*, 2003; Paiva y Panek, 1996). También la capacidad de la trehalosa para proteger las membranas de la deshidratación, es favoreciendo la permanencia del estado fluido de los

lípidos, evitando así la fusión, la separación de bases y el rompimiento de las membranas (Crowe *et al.*, 1984).

En la levadura *Saccharomyces cerevisiae* se logró aislar el gen SITPS1 responsable de la síntesis de trehalosa y junto con los mutantes de *Arabidopsis tps*1D y *tps*1D/*tps*2D (que perdieron la capacidad para sintetizar trehalosa) se encontró que SITPS1 codificó una versión elaborada de *tps*1 la cual restauró en los mutantes la habilidad para biosintetizar trehalosa. En mutantes de *Arabidopsis* donde se expresa el gen AtTPS1, mismo que complementa al mutante *tps*1D de *S. cerevisiae* (Van Dijck *et. al.*, 2002; Zentella *et al.*, 1999) se encontró que ante un tratamiento por deshidratación, al aplicar agua nuevamente, las plantas se rehidrataron rápidamente completando su ciclo normal hasta llegar a la floración y formación de semillas fértiles, a diferencia de las testigo donde murieron todas las plantas por deshidratación (Avonce *et. al.*, 2004; Avonce *at al.*, 2005). En otras plantas mutantes diferentes de *Arabidopsis* no se produjo el mismo efecto, solo se observaron cambio en la floración, la cual, se retraso una semana, esto fue atribuido a una interferencia en los mecanismos de señalización (Avonce *at al.*, 2005).

Efecto en la resistencia al ataque de patógenos

El efecto de las oligosacarinas en la resistencia al ataque de patógenos ha sido tema de mayor estudio, más sin embargo, como el propósito de este trabajo es destacar su papel en la regulación del crecimiento y desarrollo vegetal solo mencionaremos algunos aspectos importantes.

Se ha encontrado que algunas oligosacarinas generadas por la fragmentación de paredes celulares de hongos (como resultado de la interacción planta-patógeno) son "elicitores" (Fritig *et al.*, 1998) e intervienen en la resistencia al ataque de patógenos (Joubert *et al.* 1998). El oligogluca, oligochitin, oligochitosan y el ácido oligogalacturónico son ejemplos de oligosacáridos (Darvill and Albersheim, 1984). El procedimiento para generar una respuesta de la planta al ataque de patógenos establece que "elicitores" de oligosacáridos junto con la acción de enzimas pépticas, dentro de la célula vegetal estimulan la biosíntesis de, fitoalexinas, proteínas glucanasas-quitinasas, ligninas y/o especies reactivas oxidativas a partir de procesos

como la despolarización de la membrana, incremento en el flujo de iones, alcalinización del medio, generación de ROS, acumulación de proteínas y/o expresión de genes (Diagrama 4) (Cote and Hahn, 1994; Ebel and Mithofer, 1998).

Algunos "elicitores" de oligosacáridos han sido aplicados a células en cultivo de tejidos propiciando resistencia al ataque de patógenos. Evidencias muestran que algunas oligosacarinas presentan en su estructura extensiones que son cadenas de longitud variable las cuales son susceptibles de sulfurarse y cuando lo hacen adquieren una mayor actividad fisiológica, es decir, se establecen interacciones únicas entre el huésped y su patógeno ya sea en algas, plantas terrestres y animales (Roche *et al.*, 1991; Menard *et. al.* 2004).

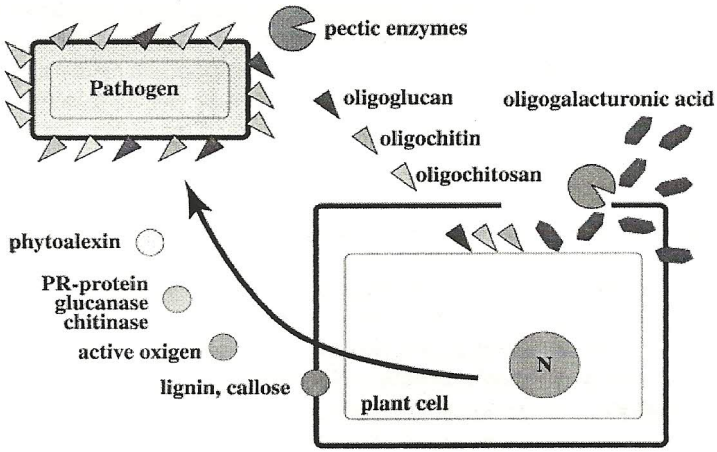

Diagrama 4. Respuesta de la planta ante el ataque de patógenos y la presencia de oligosacáridos como "elicitores".

Experiencias con el uso de oligosacarinas en cultivos agrícolas en México

Como México en la actualidad no produce sustancias a base de oligosacarinas y las que se encuentran son importaciones, diferentes instituciones educativas y de investigación se han dado a la tarea de realizar investigaciones con el fin de obtener nuevos compuestos, autentificar su efectividad como reguladores vegetales y probar su inocuidad. La UAAAN cuenta, en estos momentos, con algunos convenios con empresas privadas, como el celebrado con Biotec Internacional S.A. de C. V. para elaborar compuestos a base de oligosacarinas y probar su efectividad en diferentes cultivos. A continuación se muestran algunos resultados obtenidos en diferentes regiones del país con diferentes cultivos que corrobora su efectividad como promotores del crecimiento y desarrollo vegetal (Reyes, 2006).

Un estudio realizado en el cultivo de sandia (*Citrillus vulgaris* L.) en Padilla Nuevo León reportó que dos aplicaciones foliares de 1.3 ml/ha de oligosacarinas a los 15 y 30 días después del transplante incrementaron 30.41 % el rendimiento, en comparación con el testigo. Mientras que en tomate (*Lycopersicom esculentum* Mill.) 3 aplicaciones al suelo con 1.3 ml/ha de oligosacarinas 20, 40 y 60 días después del transplante incrementó 51.66 % el rendimiento comparado con el testigo y en tomate fresadilla (*Physalis heredafolia*) se reportó que con una aplicación foliar y dos al suelo cada 20 días con 1.3 ml/ha de oligosacarinas se produjo un incrementó en el rendimiento del 49.2 % comparado con el testigo.

Un el cultivo de papa (*Solanum tuberosum* L.) un estudio realizado en Navidad Nuevo León, reportó que 3 aplicaciones de 1.3 ml/ha de oligosacarinas efectuadas a los 0, 40 y 70 días después de la siembra incrementaron 32.72 % el rendimiento, también el diámetro de tubérculos (calibres) se vio incrementado. Otro estudio realizado en el mismo cultivo pero con la variedad (var.) Atlantic en Perote Veracruz reportó que 3 aplicaciones foliares de 1.3 ml/ha de oligosacarinas efectuado a los 40, 60 y 70 días después de la siembra incrementaron el rendimiento un 58.31 % y el diámetro de los tubérculos un 7.78 %. Este mismo cultivar pero en la región de Janos, Chihuahua, reportó que 3 aplicaciones foliares de 1.3 ml/ha de oligosacarinas efectuadas a los 40, 60 y 70 días después de la siembra incrementaron 22.39 % el rendimiento, también el diámetro de tubérculo se vio incrementado. De igual forma en Galeana, Nuevo León, las aplicaciones foliares de 1.3 ml/ha en

la var. Atlantic city incrementaron el rendimiento 35.38%, el porcentaje de tubérculos para freído 5.8% y el diámetro de tubérculo y por último la var. Atlantic G3 cultivada en Fresnillo Zacatecas con aspersiones foliares de 1.3 ml por ha efectuadas a los 40, 60 y 70 días después de la siembra incrementaron el rendimiento 60.84 %, así como el diámetro de tubérculo y el porcentaje de tubérculo para freído 19.6 %.

En cebolla (*Allium cepa* L.) var. Cristal wax, en la localidad de Padilla, Tamaulipas, 3 aplicaciones al suelo de 1.3 ml ha de oligosacarinas efectuadas 15, 30 y 55 días después del transplante incrementaron el 25.74 % el rendimiento comparado con el testigo.

En chile jalapeño (*Capsicum annuum* L.) var. V5000 en Guasave Sinaloa 4 aplicaciones foliares de 2.0 ml/ha efectuadas a los 30, 15, 1 días antes del 1er corte y a los15 días después del 1er corte incrementaron 96.1% el rendimiento.

En Maíz var. Dekalb 870 (*Zea mays*) en la región de Victoria-Villa de Casas, Tamaulipas, 2 aplicaciones foliares de 1.3 ml/ha de oligosacáridos efectuados a los 40 y 55 días después de la siembra incrementaron 21.98 % la cantidad de grano. Así mismo, en la variedad de maíz Asgrow 791 en la región de Navidad N. L., 3 aplicaciones foliares de 1.3 ml/ha efectuadas 50, 65 y 80 días después de la siembra reportan un rendimiento 34.4 % superior al testigo, 12.85 % más cantidad de granos por mazorca, 139 % más peso de mazorca y 1.63 % más contenido de proteína.

En soya (*Glicine max* L.) cultivada en González, Tamaulipas, se realizaron 3 aplicaciones foliares con 1.3 ml/ha de oligosacarinas 15, 30 y 45 días después de la siembra encontrando un incremento del 20.48 % en el rendimiento comparado con el testigo.

Un estudio con semillas de hortalizas colocadas en cajas petra, reporta que la aplicación de 4.0 gr de oligosacáridos en las semillas de lechuga propició 22 % más germinación. Esta misma concentración incremento 18 % la germinación en cebolla. En zanahoria, 1 gr incremento 20 % la germinación de semillas mientras que en repollo la misma concentración propició un 10 % la germinación.

En Montemorelos, Nuevo León, en naranja valencia tardía (*Citrus sinensis*), las aplicaciones de 0.65 cc de oligosacáridos en la fase de Flor + cuajado y cuajado + crecimiento propiciaron un mayor amarre de fruto y en consecuencia, un mayor rendimiento (47.71 y 58.37) comparado con las aplicaciones que mostraron los peores resultados (0.65 cc en la etapa de cuajado) (Reyes, et. al, 2003).

En manzano Golden Delicious cultivado en Arteaga, Coahuila, las aplicaciones foliares de 3.8 cc de oligosacárinas en la etapa de primera flor + flor completa incrementaron 80.52 % el número de frutos y 48.01% el rendimiento en comparación con el testigo.

Un reporte en tabaco realizado en la Habana, Cuba, mostró que las aplicaciones de 3.9 ml/ha de oligosacarinas efectuadas 25 y 35 días después del transplante propiciaron un mayor rendimiento en el tabaco con calidad de exportación. También, en Cienfuegos, Cuba, las aplicaciones de 5.2 ml/ha en 3 y 4 aplicaciones a los 2, 3,4 y 5 meses después de la germinación al igual que las aplicaciones de 2.6 ml/ha en 4 aplicaciones presentaron rendimientos y contenido de sacarosa más altos que el tratamiento testigo.

En caña de azúcar Cv. 140-81 (*Sacharum officinale*) aplicaciones de 500 ppm incrementaron 6.5 % el por ciento de brotación, 19.21 % la cantidad de semillas y 13.68 % el número de tallos aplicación del producto en inmersión por 5 min antes de la siembra. En el cv. 1051-73 la concentración de 1000 ppm incremento la brotación 107.89 %, la longitud de hojas 16.56 % la longitud de hojas, 21.34 % el número de semillas y 7.3 % el contenido de sacarosa comparado con el testigo. Holguin, Cuba, 2.6 ml/ha con el cultivar 86-503 en dos aplicaciones después de que la soca tenía 53 días incrementaron 38.12 % el rendimiento y 31.61 % el contenido de azúcar comparado con el testigo. En Villa Clara, Ranchuelo de Cuba, en vitro plantas C1051-73 se efectuaron aplicaciones de follaje a los 1,2, 3 y 4 meses después del transplante y las dosis de aplicaron 2 y 4 ocasiones 2.6 ml ha y 1.3 ml/ha en 4 concentraciones donde se incrementó 23.38 y 22.08 % el rendimiento de caña.

Perspectivas

Los estudios realizados hasta hoy, tanto en laboratorio como en campo, han corroborado la eficacia de las oligosacárinas como reguladores

del crecimiento y desarrollo vegetal. Como son de origen natural y totalmente inocuos, representan una excelente alternativa para reemplazar los reguladores de crecimiento sintéticos que muchas veces resultan costosos y tóxicos para la salud humana y el medio ambiente. En un futuro muy próximo ante la creciente demanda de productos más sanos y en equilibrio con el ambiente, el uso de estos compuestos será extensivo en la producción y postproducción agrícola como: cereales, frutas, hortalizas y también en la producción de plantas ornamentales. Si bien falta mucho por descubrir sobre la biosíntesis, mecanismos de acción y métodos de extracción de los oligosacáridos, éstos seguirán siendo uno de los campos de investigación más activos en la fisiología, bioquímica, biología molecular y agronomía por buen rato.

Bibliografia

Alban S, Franz G. 2001. Partial synthetic glucan sulfates as potential new antithrombotics: A review. Biomacromolecules 2:354-361.

Aldington S, Fry SC. 1993. Oligosaccharins. Adv Bot Res 19:1-101.

Anónimo. 1999. Informe preliminar del estudio "Toxicidad subcrónica del Enerplant en ratas Wistar". Centro de investigación y extensión en ciencias de la salud. ITESM. 27 p.

Avonce N, Leyman B, Mascorro-Gallardo J O, Van Dijck P, Thevelein J M, Iturriaga G. 2004. The *Arabidopsis* trehalosa-6P sintasa AtTPS1 gene is a regulator of sucrose, abscisic acid, and stress signaling. Plant Physiol. 136:3649-3659.

Avonce N, Leyman B, Thevelein J, Iturriaga G. 2005. Trehalosa metabolism and glucosa sensing in plants. Bioch. Soc. Trans. 33:276-279.

Azcón-Bieto J, Talón M. 1993. Fisiología y bioquímica vegetal. McGraw-Hill-Interamericana de España, Madrid.

Bacic A, Harris P J, Stone B A. 1988. Structure and function of plant cell walls. In J Preiss, ed. The biochemistry of Plants, A Comprehensive Treatise, Vol 14. Academic Press, San Diego, CA, pp 297-371.

Bakkers J, Kijne J W, Spaink H P. 1999. Function of chitin oligosaccharides in plant and animal development. EXS 87:71-83.

Baldwing E A, Biggs R H. 1988. Cell-wall lysing enzymes and products of cell-wall digestion elicit ethylene in citrus. Physiol. Plant. 73:58-64.

Baldwing E A, Pressey R. 1988. Tomato polygalacturonasa elicits ethylene production in tomato fruit. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 113:92-95.

Bowles Dianna. 1998. Signal transduction in the wound response of tomato plants. Phyl. Trans. R. Soc. Lond. B 353:1495-1510.

Brecht J K, Huber D J. 1988. Products released from enzymicall active cell wall stimulate ethylene production and ripening in preclimateric tomato (*Lycopersicom esculentum* Mill.) fruit. Plant. Physiol. 88:1037-41.

Colaco C, Sen S, Thangavelu M, Pinder S, Roser B.1992. Extraordinary stability of enzymes dried in trehalosa: simplified molecular biology. Bio/Technol.10:1007-1111.

Coté F, Hahn M. 1994. Oligosaccharins : Structure and signal transduction. Plant Mol. Biol. 26:1379-1411.

Crowe J, Crowe L, Chapman D. 1984. Presevation of membrane in anhydrobiotic organism. The role of trehalose. Science 223:209-217.

Chen H, Wilkerson C G, Kuchar J A, Phinney B S, Home G A. 2005. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:19237-19242.

Darvill A G, Albersheim P. 1984. Phytoalexin and their elicitors a defense against microbial infecction in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35:243-275.

Darvill AG, Augur C, Bergmann C, Carlson RW, Cheong J-J, Eberhard S, Hahn MG, Ló V-M, Merfà V, Meyer B, Mohnen D, O´Neill M A, Spiro M D, van Halbeek H, Cork W S, Albersheim P. 1992. Oligosaccharins-oligosaccharides that regulate growth, development and defence responses in plants. Glycobiology 2: 181-198.

Denarie J, Debelle F, Prome J C. 1996. Rhizobium lipo-chitooligosaccharide nodulation factors: Signaling molecules mediating recognition and morphogenesis. Annual Review of Biochemistry 65:503-535.

De Winde J H, Thevelein J M, Winderickx J. 1997. From feast to famine adaptation to nutrient depletion in yeast (charper 1). Pp. 7-52. Hohmann, S.;Mager, W.G. (eds.) Landes Bioscience Georgetown. TX *In*:Yeast Stress Responses. USA.

Ebel J; Mithofer A. 1998. Early events in the elicitation of plant defense. Planta 206: 335-348.

Elbein A D, Pan Y T, Pastuszak I, Carroll D. 2003. New insights on trehalose: a multifunctional molecule. Glycobiology 13: 17R-27R.

Ellis C; Karafyllidis I; Wasternack C; Turnes G J. 2002. The *Arabidopsis* mutant *cev1* links cell wall signalling to jasmonate and ethylene responses. Plant Cell 14:1557-1566.

Filippini F, LoSchiavo F, Terzi M, Branca C, Bellincampi D, Salvi G, Desiderio A de Lorenzo G, Cervone F. 1992. Phytoalexin elicitor-active α-1,4-D-oligogalacturonides reduce auxin perception by plant cells and tissue. In CM Carssen, LC van Loon, D Vreugdenhil, eds, Progress in Plan Growth Regulation. Klumer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 517-521.

Frey C S, Aldington S, Hetherington R P, Aithen J. 1993. Oligosaccharides as signals and substrate in the plant cell wall. Plant Physiol 103:1-5.

Fritig B, Heitz T, Legrand M. 1998. Antimicrobial protein in induced plant defense. Curr. Opin. Immunol. 10:16-22.

Guades M E M, Richmond S, Kuæ J. 1980. Induced systemic resistance to antracnosis in cucumber as influenced by the location of the inducer inoculation with *Colletotrichum lagenarium* and the onset of flowering and fruiting. Physiol. Plant Pathol. 17:229-233.

Gustine D L, Sherwood R T, Moyer B G, Lukezic F L. 1991. Metabolites from Pseudomonas corrugate elicit phytoalexin biosyntesis in white clover. Phytopath 80:1427-1432.

Jankiewicz S L. 2003. Reguladores del crecimiento, desarrollo y resistencia en plantas. Propiedades y Acción. Ed. Mundi Prensa. México. 487 p.

Joubert J M, Yuin J C, Barchietto T, Seng J M, Plesse B, Klarzynski O, Kopp M, Fritig B, Kloareg B. 1998. A β-1,3 glucan, specific to a marine alga, stimulates plant deference reactions and induces broad range resistance against pathogens. In The 1998 Brighton Conference: Pests and Disease. (Farnham, U K: British Crop Protection Council) pp. 441-449.

Kaitheri K P, Ranf S, Pancholi S S, Jayanty S, Walla D M, Miller W, Howe A G, Lincoln E D, Statmann W J. 2007. Tomato MAPKs LeMPK1, LeMPK2 and LeMPK3 function in the systemin-mediated defense response against herbivorous insects. PNAS 104:12205-12210.

Kende H, Zeevaart D J A. 1997. The five "classical" plant hormones. Plant Cell 9:1197-1210.

Kloareg B, Quatrano R S. 1988. Structure of the cell walls os marine algae and ecophysiological functions of the cell wall of marine algae and ecophysiological function of the matrix polysaccharides. Mar. Biol. Annu. Rev. 26:259-315.

Kuc´ J A. 1976. Phytoalexins. In: Heitefuss R, Williams P H, eds. Physiological Plant Pathology. Encyclopedia of Plant Physiology. New Ser. 4, Springer-Verlag, Berlin . pp 634-652.

Lins R D, Pereira C S, Hunenberger P H. 2004. Trehalose-protein interaction in aqueous solution. Proteins 55: 177-186.

Long S R. 1996. Rhizobium symbiosis: Nod factors in perspective. Plant Cell 8:1885-1898.

Maclean D J, Sargent J A, Tommerup I C, Ingram D S. 1974. Hypersensitivity as a primary event in resistace to fungal parasites. Nature 249:186-187.

Mahalingam R, Fedoroff N. 2003. Stress response, cell death and signalling: the many faces of reactive oxygen species. Physiol. Plant. 119:56-68.

Mascorro-Gallardo J O, Avonce N, Iturriaga G. 2005. Biotecnología de la trehalosa en las plantas. Revista Chapingo. Serie Horticultura 11-2:193-202.

McDougall G J, Fry S C. 1989. Xyloglucan oligosaccharides promote growth and activete cellulase. Evidence for a role of cellulase in cell expression. Plant Physiol. 89:883-887.

Meeuse B A D, Raskin I. 1988. Sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. Sexual Plant Reproduction 1:3-5.

Mehdy M C. 1994. Active oxygen species in plant defence against pathogen. Plant Physiol. 105:467-472.

Menard R, Alban S, de Ruffray P, Jamois F, Franz G, Fritig B, Yvin J C, Kauffmann S. 2004. β-1,3 glucan sulfato, but not β-1,3 glucan, induce the salicylic acid signaling pathway in tabacco and arabidopsis. Plant. Cell. 16:3020-3032.

Métraux J P, Singer H, Ryals J, Ward E, Wyss-Benz M, Gaudin J, Raschdorf K, Schmid E, Blum W, Inverardi B. 1990. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. Science 250:1004-1006.

Nuñez M. 1988. Influencia de nuevos biorreguladores cubanos en la producción de hortalizas en condiciones tropicales. XLIV Reunión Anual de la Sociedad Internacional de Horticultura tropical. Venezuela Pp 23.

Paiva C L A, Panek A D. 1996. Biotechnological application of the disaccharide trehalosa, Biotechnol. Annu. Rev. 2:293-314.

Paniagua G A R. 2003. Biología celular. Ed. McGraw-Hill. España. 416 p.

Pavlova Z N, Ash O A, Vnuchkova V A; Babakov A V, Torgov V I, Nechaev O A, Usov A I, Shibaev V N. 1992. Biological activity of a synthetic pentasaccharide fragment of xyloglucan. Plant Sci 85:131-134.

Raskin I. 1992. Salicylate, a new plant hormona. Plant Physiol. 99:799-803.

Read S M, Currie G, Bacic A. 1996. Analysis of the structure heterogeneity of laminarin by electrospray-ionisation-mass spectrometry. Carbohydr. Res. 281:187-201.

Reyes L A, Macias H H I, Rodríguez S E, Pelcastre R J. 2003. Memoria de resúmenes. X Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de Ciencias Hortícolas. IX Congreso Nacional y II Internacional de Horticultura Ornamental. Evaluación

de los oligosacaridos en la floración así como en el cuajado de naranja "Valencia tardía" (*Citrus sinensis* L.). Pp. 376.

Reyes L A. 2006. Reportes de investigación. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. 36 p.

Ryals J, Uknes S, Ward E. 1994. Sistemic acquired resistence. *Plant Physiol*. 104:1109-1112.

Ryan C A, Farmer E E. 1991. Oligosaccharide signals in plants: a current assessment. Annu. Rev. Physiol. Mol. Bio. 42:651-74.

Ryan C A. 2000. Biochim Biophys Acta 1477:112-121.

Richards A B, Krakowka S, Dexter L B, Schamid H, Wolterbeek A P M, Waalkens berendsen D H, Shigoyuki A, Kurimoto M. 2002. Trehalose: a review of properties, history of use and human tolerance, and result of multiple safety studies. Food. Chem. Toxicol. 40:871-898.

Salisbury B F, Ross W C.1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. México. 759 p.

Sharp J K, Valent B, Albersheim P. 1986. Purification and partial characterization of a β-glucan fragment that elicits phytoalexin accumulation in soybean. J. Biol. Chem. 259:11312-20.

Shibuya N, Minami E. 2001. Oligogosaccharide signalling for defense responses in plant. Physiol. Mol. Plant Pathol. 59:223-233.

Schiraldi C, Di Lernia I, De Rosa M. 2002. Trehalose production exploiting novel approaches. Treds Biothechnol 20:420-425.

Tran Thanh Van K, Toubart P, Cousson A, Darvill A G, Gollin D J, Chelf P, Albersheim P. 1985. Manipulation of the morphogenetic pathway of tobacco explants by oligosaccharins. Nature 314:615-617.

Thevelein J M, Hohmann S. 1995. Trehalosa synthase: guard to the gate of glycolysis in yeast? TIBS 20:3-10.

Van Dijck P, Mascorro-Gallardo J O, De Bus M, Royackers K, Iturriaga G, Thevelein J M. 2002. Truncation of *Arabidopsis thaliana* and *Selaginella lepidophylla* trehalosa-6-phosphatae synthase unlocks high catalytic activity and supports high trehalosa levels on expression in yeast. Biochem. J. 366:63-71.

Venis M A. 1985. Hormone binding sites in plants. Logan. New York.

Wilen R W, Van Rooijen G J H, Pearse D W, Pharis R P, Hobrook L A, Moloney M M. 1991. Effects of jasmonic acid on embryo-specific processes in Brassica and Linum oilseeds. Plant Physiol., 95:399-405.

Zentella R, Mascorro-Gallardo J O, Van Dijck P, Folch-Mallol J, Bonini B, Van Vaeck C, Gaxiola R, Covarrubias A A, Nieto-Sotelo J, Thevelein J M, Iturriaga G. 1999. A *Selaginella lepidophylla* trehalosa-6-phosphate synthase complements growth and stress-tolerance defects in a yeast *tps*1 mutant. Plant Physiol. 119:1473-1482.

Dirección de Autores

Aguilar Cristóbal Noé
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. República. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Aguilera-Carbó Antonio
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Cruz-Flores Yendi A.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. República. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Augur Christopher
IRD-Unité Biotrans, IMEP, Boîte, 441. Fac. Sci. & Tech. St. Jerôme, Université Paul Cézanne Avenide Escadrille Normandie-Niemen, F-13397, Marseille Cedex 20, France.

Barajas-Bermúdez Leticia
Departamento de Química Orgánica. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas,
Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Belmares-Cerda Ruth E.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza PO BOX 252. ZIP 2500, Saltillo, Coahuila, México

Boone-Villa Daniel
Departamento de Biotecnología. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas,
Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Contreras-Esquivel Juan C.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. República. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Cruz-Hernández Mario A.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza PO BOX 252. ZIP 2500, Saltillo, Coahuila, México

Cruz-Requena Marisol
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. República. 25280, Saltillo, Coahuila, México

De la Garza-Toledo Heliodoro
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Díaz-Jiménez Lourdes
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN- Unidad Saltillo

Durón-Vázquez Regina
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Favela-Torres Ernesto
Universidad Autónoma Metropólitana-Iztapalapa, Departamento de Biotecnología., Avenida San Rafael Atlixco No.186, Colonia Vicentina, CP.09340, México D.F., México.

Garza-García Yolanda
Departamento de Biotecnología. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas,
Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Hernández-Rivera Juan S.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México. Correo electrónico

Jasso-Cantú Diana
Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". Calzada Antonio Narro s/n. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México

Lara-Fernández Lorena
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Martínez-Hernández José L.
Depto. de Biotecnología. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. V. Carranza e Ing. J. Cárdenas V. Col. Republica. C.P. 25800. Saltillo, Coahuila.

Martínez-Ávila Cristian G.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Mata-Gómez Marco A.
Depto. de Biotecnología. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. V. Carranza e Ing. J. Cárdenas V. Col. Republica. C.P. 25800. Saltillo, Coahuila

Medina-Morales Miguel
Departamento de Inversitgación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Mendoza-Villareal Rosalinda
Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". Calzada Antonio Narro s/n. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México

Mercado-Martínez Diego
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Rutiaga-Quiñones O. Miriam
Laboratorio de Biotecnología. Departamento de Ingenierías Química y Bioquímica. Instituto Tecnológico de Durango. Durango, Dgo. Boulevard Felipe Pescador 1830 Ote. Col. Nueva Vizcaya. C.P.34180.

Nevárez-Moorillón Guadalupe V.
Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Autónoma de Chihuahua. Apdo. Postal 1542-C Chihuahua, Chih.

Pérez-Berumen Catalina
Departamento de Química Orgánica. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Quero-Carrillo Adrian
Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Campus San Luís Potosí. Iturbide 73, Salinas, SLP 78600. Tel/fax. 496-9630240

Ramírez-Coronel Ascensión
Universidad Autónoma Metropólitana-Iztapalapa, Departamento de Biotecnología., Avenida San Rafael Atlixco No.186,Colonia Vicentina, CP.09340, México D.F., México.

Renovato-Núñez Jacqueline
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Rodríguez-Herrera Raúl
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Sévastianos Roussos
IRD-Unité Biotrans, IMEP, Boîte, 441. Fac. Sci. & Tech. St. Jerôme, Université Paul Cézanne Avenide Escadrille Normandie-Niemen, F-13397, Marseille Cedex 20, France.

Sáenz-Galindo Aidé
Departamento de Química Orgánica. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México

Saucedo-Pompa Saúl
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza PO BOX 252. ZIP 2500, Saltillo, Coahuila, México

Siller-Ceniceros Adriana
Departamento de polímeros, Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza PO BOX 252. ZIP 2500, Saltillo, Coahuila, México

Terrazas-Flores Juan J.
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México.

Ventura-Sobrevilla Janeth
Departamento de Investigación en Alimentos. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Autónoma de Coahuila. Blvd. Venustiano Carranza y José Cárdenas, Col. Republica. 25280, Saltillo, Coahuila, México.