Es de destacar que el potasio correlacionó de forma negativa con todos los potenciales evaluados, por lo al parecer no está involucrado en el mecanismo de ajuste osmótico. Los cationes calcio y magnesio presentaron un comportamiento similar.

La relación Na⁺/K⁺, al igual que el sodio, correlacionó de forma positiva con las variables del estado hídrico.

4.2.4. Contenido de clorofilas y carotenoides

Las clorofilas son moléculas fundamentales para la realización de la fotosíntesis. En la figura 12 se presentan los niveles de clorofilas, al final del tratamiento con NaCl y a los 14 días de recuperación. Se observó una disminución de la clorofila a y de las clorofilas totales en las plantas siete días después del tratamiento con NaCl. La aspersión foliar con ambos BR fue capaz de contrarrestar este efecto al alcanzar valores significativamente superiores al control sin sal, destacándose el BB-16 (Figura 12A).

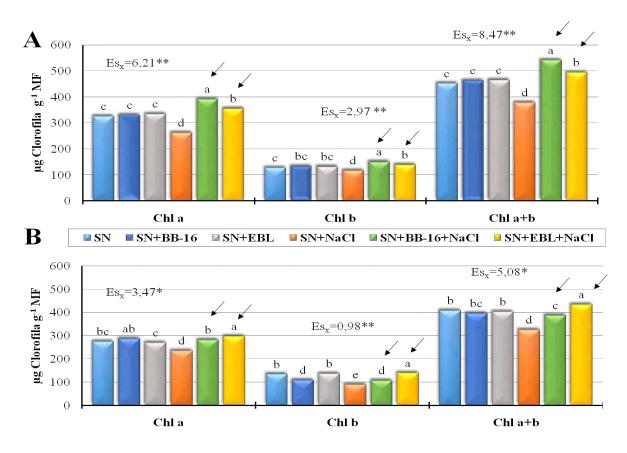


Figura 12. Efecto de la aspersión foliar con BB-16 (0,1 μmol L⁻¹) o EBL (2 μmol L⁻¹) en el contenido de clorofilas a, b y totales en hojas de plantas de arroz del cultivar J-104 sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ durante siete días. **A.** Final del período de estrés. **B.** Final del período de recuperación. Medias con letras comunes no difieren significativamente entre sí según prueba de Rangos Múltiples de Tukey (p≤0,05) n=9.

En la recuperación, se acentuó más la disminución significativa de las clorofilas totales en las plantas que estuvieron sometidas al NaCl. No obstante, se mantuvo el efecto de ambos BR en el incremento de los niveles de clorofilas (Figura 12B) y en este momento, se destacó la EBL por incrementar las clorofilas a valores significativamente superiores al control sin sal.

La disminución de la concentración de los pigmentos fotosintéticos ante estrés salino concuerda con diferentes autores en numerosos cultivos como: albahaca, arroz, pepino, soya, trigo, uva y tomate (Furdi *et al.*, 2013; Seif *et al.*, 2014; Senguttuvel *et al.*, 2014). Esta respuesta ha sido atribuida a varias causas: la destrucción de los pigmentos clorofilicos por el incremento de la actividad clorofilasa y la supresión de enzimas de la biosíntesis como la porfobilinógeno desaminasa. También puede estar ocasionada por la interferencia de los iones salinos con la síntesis de *novo* de proteínas y componentes estructurales de la clorofila (Ashraf y Harris, 2013).

La estimulación de la concentración de clorofilas en las hojas de las plantas asperjadas con BB-16 ó EBL y sometidas al tratamiento con NaCl, confirmó lo obtenido por otros autores. Se ha informado que la aspersión foliar con EBL a varias concentraciones (50, 100, 200 y 400 nmol L⁻¹) disminuyó la pérdida de los pigmentos fotosintéticos provocada por el estrés salino (NaCl 90 mmol L⁻¹) en plántulas de berenjena (Wu *et al.*, 2012). En *Phaseolus vulgaris* y *Hordeum vulgare*, el pre-tratamiento a las semillas con brasinoesteroide (5 μmol L⁻¹) revirtió la disminución del contenido de clorofila provocado por el estrés salino (150 mmol L⁻¹) alcanzando niveles similares a las plantas controles (Ali y Abdel-Fattah, 2006). De igual forma, la aspersión foliar con EBL en plantas de frijol sometidas a estrés salino aumentó la concentración de clorofilas (Rady, 2011).

Se ha demostrado el efecto de otros BR en la restitución de las moléculas de clorofila ante estrés salino. Por ejemplo, en *Brassica juncea* la concentración de 10⁻⁶ mol L⁻¹ de HBL fue la de mejor resultado en el incremento de la concentración de clorofilas en las tres concentraciones (50, 100 y 150 mmol L⁻¹) de NaCl evaluadas (Alyemeni *et al.*, 2013).

Particularmente, en arroz, Anuradha y Rao (2003) demostraron que el tratamiento a las semillas con BL, EBL y HBL (3 μmol L⁻¹) disminuyó la pérdida de los pigmentos fotosintéticos provocada por el estrés salino (NaCl 150 mmol L⁻¹).

Una vía por la cual los BR pudieran incrementar los contenidos de clorofilas es por inhibición de la enzima clorofilasa en condiciones de estrés abiótico, según lo planteado por Sharma *et al.* (2017).

La concentración de carotenoides de las hojas de las plantas sometidas a NaCl aumentó al final del período de estrés en todos los tratamientos con respecto al control. Este incremento fue más notable en los tratamientos asperjados con ambos BR (Figura 13).

Al final de la recuperación, las plantas asperjadas con BB-16 presentaron una concentración de estos pigmentos significativamente superior, incluso a la mostrada por el tratamiento control. Sin embargo, en las plantas asperjadas con EBL, la concentración de carotenoides fue significativamente inferior.

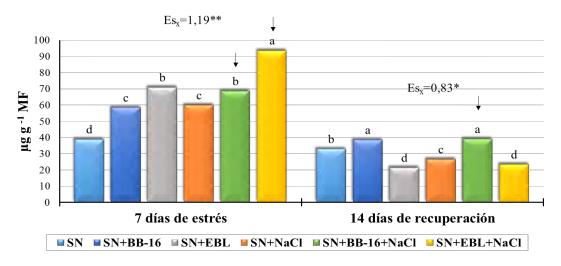


Figura 13. Efecto de la aspersión foliar con BB-16 (0,1 μmol L^{-1}) o EBL (2 μmol L^{-1}) en el contenido de carotenoides (xantofilas+ carotenos) de hojas de plantas de arroz del cultivar J-104 sometidas a NaCl 100 mmol L^{-1} durante siete días. Medias con letras comunes no difieren significativamente entre sí según prueba de Rangos Múltiples de Tukey ($p \le 0.05$) n = 9

En trigo, la aspersión foliar con EBL restituyó la pérdida de las moléculas de carotenoides provocada por el estrés salino en plantas de dos semanas de edad (Dong *et al.*, 2017). Del mismo modo, en maíz el pre-tratamiento a las semillas con EBL aumentó la concentración de carotenoides en plantas sometidas a diferentes niveles de salinidad (Agami, 2013).

Este incremento de los carotenoides, provocado por la aspersión foliar con los BR en las plantas sometidas a estrés salino, pudiera ser beneficioso. Estas moléculas pueden actuar como antioxidante absorbiendo la energía para prevenir la formación del oxígeno singlete y proteger el aparato fotosintético (Mattos y Moretti, 2015).

4.2.5. Indicadores del metabolismo oxidativo

Entre las técnicas que han sido empleadas para indicar el daño oxidativo se encuentran: la detección de la acumulación de los productos relativamente estables de la degradación oxidativa de los lípidos (malondialdehído), así como la formación de proteínas carboniladas que se generan debido al ataque de los radicales libres (Khan y Panda, 2002; Dalle-Donne *et al.*, 2003).

La aspersión foliar con BB-16 fue capaz de revertir parcialmente el aumento de la concentración de MDA provocado por el estrés salino, al finalizar el tratamiento con NaCl. Sin embargo, la aspersión con EBL lo revirtió totalmente, alcanzando valores de MDA significativamente inferiores al de las plantas del tratamiento control. Al final de la recuperación, no hubo diferencias significativas entre la concentración de MDA de las plantas sometidas a estrés salino y asperjadas con BB-16 o EBL y la del tratamiento control (Tabla X).

Tabla X. Efecto de la aspersión foliar con BB-16 (0,1 μmol L⁻¹) o EBL (2 μmol L⁻¹) en el daño oxidativo de hojas de plantas de arroz del cultivar J-104 sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. **MDA**: Malondialdehído **GCO**: Grupos carbonilos oxidados.

	7 DÍAS	DE ESTRÉS	14 DÍAS DE RECUPERACIÓN			
	MDA	Proteínas oxidadas	MDA	Proteínas oxidadas		
	(mmol TBARS	(µmol GCO mg ⁻¹ prot)	(mmol TBARS	(µmol GCO mg ⁻¹ prot)		
	g ⁻¹ MF)		g ⁻¹ MF)			
SN	2,07 с	0,256 с	2,56 b	0,043 b		
SN+BB-16	1,85 d	0,191 e	2,14 c	0,0332 с		
SN+EBL	1,97 cd	0,217 d	2,03 с	0,0356 с		
SN+NaCl	2,85 a	0,393 a	3,09 a	0,098 a		
SN+BB-16+NaCl	2,36 b	0,266 bc	2,37 bc	0,0447 b		
SN+EBL+NaCl	1,88 d	0,286 b	2,53 b	0,0477 b		
Es_x	0,037***	0,0076***	0,086***	0,0032***		

Medias con letras comunes no difieren significativamente entre sí según prueba de Rangos Múltiples de Tukey (p≤0,05) n=9

Estos resultados confirman lo obtenido por Özdemir *et al.* (2004) y Sharma *et al.* (2013b), quienes encontraron que el tratamiento a las semillas con EBL logró disminuir la peroxidación lipídica causada por el estrés salino en plántulas de arroz de un cultivar sensible a la salinidad como IR-28 y del cv. Pusa Basmati-1, respectivamente.

Además, la EBL redujo el eflujo de electrolitos y la peroxidación lipídica en plántulas de mostaza, frijol y trigo expuestas a estrés salino, lo que favoreció el índice de estabilidad de las membranas (Ali *et al.*, 2008a; Rady, 2011; Talaat y Shawky, 2013).

Las proteínas pueden sufrir varias modificaciones irreversibles por la acción de las EAO. La más común es la oxidación de sus grupos carbonilos. En la Tabla X se muestran los resultados de las determinaciones de los grupos carbonilos oxidados (GCO) de las proteínas de las hojas de plantas de arroz en cada uno de los tratamientos.

La oxidación de proteínas se incrementó significativamente con el tratamiento salino, mientras que la aspersión foliar con BB-16 o EBL disminuyó los niveles de GCO en las plantas estresadas a niveles similares al control sin sal.

Un resultado similar se encontró en hojas de fresa, donde la salinidad aumentó la oxidación de proteínas (Tanou *et al.*, 2009). De manera general, no se han encontrado informes que planteen la reducción de la oxidación de proteínas por los brasinoesteroides en condiciones de estrés salino, ni en ningún otro tipo de estrés. Estos resultados constituyen un aporte sobre el papel de los BR en el estrés oxidativo de plantas sometidas a estrés salino.

En la figura 14A se observan las respuestas de algunas enzimas del sistema antioxidante de las plantas de arroz variedad J-104 sometidas a estrés salino. El tratamiento con NaCl disminuyó significativamente la actividad de las peroxidasas (POX), las peroxidasas asociadas a la pared celular (POXwc), la catalasa (CAT) y la superóxido dismutasa (SOD). Al final de la recuperación, se encontró que las plantas tratadas con NaCl presentaron este mismo comportamiento, excepto las POXwc que aumentaron en las plantas que estuvieron sometidas a la sal (Figura 14B).

Resultados similares se han obtenido en la disminución de la actividad enzimática de las CAT y las SOD en arroz y *Lolium perenne* L. en condiciones de salinidad (Sharma *et al.*, 2013b; Wu *et al.*, 2017). Reducciones en la actividad de las enzimas POX se han informado en variedades susceptibles de arroz y trigo sometidas a salinidad (Zheng *et al.*, 2009; Kibria *et al.*, 2017). Sin embargo, otros autores han demostrado aumentos en la actividad de estas enzimas ante estrés salino (Talaat y Shawky, 2013; Mir *et al.*, 2015), resultado contrario al obtenido en este trabajo.

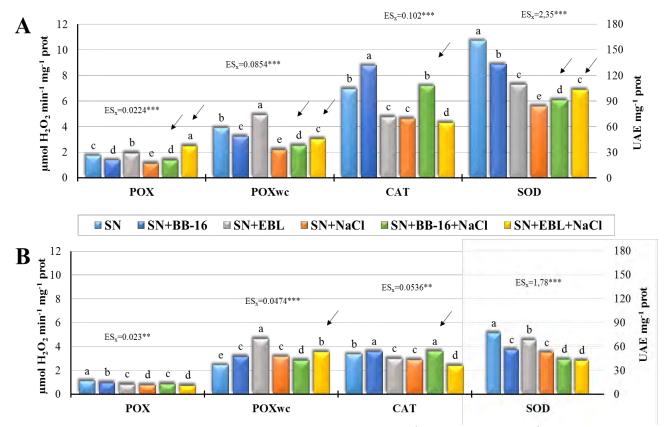


Figura 14. Efecto de la aspersión foliar con BB-16 (0,1 μmol L⁻¹) o EBL (2 μmol L⁻¹) en la actividad específica de algunas enzimas antioxidantes de plantas de arroz del cultivar J-104 sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. **A.** Final del período de estrés. **B.** Final del período de recuperación. **POX:** Peroxidasas. **POXwc:** Peroxidasas asociadas a la pared celular. **CAT:** Catalasa. **SOD:** Superóxido dismutasa. Medias con letras comunes no difieren significativamente entre sí según prueba de Rangos Múltiples de Tukey (p≤0,05) n=9.

La actividad enzimática de las POXwc disminuyó en un cultivar tolerante de tomate sometida a estrés salino, mientras que en la susceptible se mantuvo inalterable (Reyes *et al.*, 2014). Estas enzimas están involucradas en el catabolismo de las auxinas y la formación de lignina y suberina. Además, participan en el entrecruzamiento de los componentes de la pared celular (Almagro *et al.*, 2009).

La aspersión foliar con BB-16 o EBL revirtió parcialmente los efectos adversos de la sal en las actividades de todas las enzimas evaluadas (Figura 14A). Después de la recuperación, la aspersión foliar con BB-16 aumentó la actividad de las POXwc y las CAT, no varió la actividad de las POX y disminuyó la actividad de la SOD (Figura 14 B). La aplicación de EBL no modificó la actividad de las enzimas POX y POXwc de las plantas sometidas a estrés salino, mientras que disminuyó la actividad de la CAT y la SOD (Figura 14 B).

Existen numerosos resultados en la literatura que informan un incremento de la actividad de las enzimas antioxidantes ante la aplicación de EBL en diversos cultivos como guisante, arroz, trigo, habichuela y *Lolium perenne* L. (Shahid *et al.*, 2011; Sharma *et al.*, 2013b; Talaat y Shawky, 2013; Mir *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2017).

Sin embargo, los resultados con el BB-16 son más escasos. Se ha informado el incremento significativo de la actividad de las enzimas catalasa, superóxido dismutasa, glutatión reductasa y ascorbato peroxidasa en plántulas de arroz crecidas *in vitro* en presencia de NaCl 75 mmol L⁻¹ y BB-16 0,01 mg L⁻¹ en el medio de cultivo (Núñez *et al.*, 2003-2004).

El tratamiento a las semillas con EBL (0,1 μmol L⁻¹) y BB-16 (0,1 μmol L⁻¹) aumentó la actividad de las POXwc en plántulas de dos cultivares de tomate sometidos a tratamiento salino por siete días (Reyes *et al.*, 2014).

El aumento inducido por ambos brasinoesteroides de todas estas actividades enzimáticas al finalizar el estrés salino contribuye a la mitigación del estrés oxidativo en las plantas de arroz. Esto pudiera justificar, en parte, el incremento en las variables del crecimiento observado en el trabajo.

Otro de los sistemas antioxidantes de las plantas es el ciclo ascorbato-glutatión o de Halliwell-Asada-Foyer. Este es el principal sistema de desintoxicación del H₂O₂ en cloroplastos, mitocondrias y citosol de células vegetales. En este ciclo participan cuatro enzimas y dos compuestos antioxidantes, el ascorbato y el glutatión. En la figura 15 se muestran las actividades específicas de estas cuatro enzimas.

El estrés salino disminuyó la actividad de las cuatro enzimas evaluadas. La aspersión foliar con BB-16 o EBL logró revertir parcialmente este comportamiento en la actividad de la ascorbato peroxidasa (APX), y totalmente en el caso de la deshidroascorbato reductasa (DHAR), mientras que en la monodeshidroascorbato reductasa (MDHAR) y la glutatión reductasa (GR) sólo el BB-16 pudo contrarrestar el efecto adverso de la sal.

Después de 14 días de recuperación, de forma general, se mantuvo la depresión de la actividad enzimática en las plantas que estuvieron tratadas con NaCl. La aspersión foliar con EBL no tuvo efecto en la actividad de las enzimas evaluadas excepto en la MDHAR y la DHAR que disminuyeron significativamente. Sin embargo, el BB-16 aumentó de forma significativa las actividades de las enzimas MDHAR, DHAR y GR con respecto al control con sal.

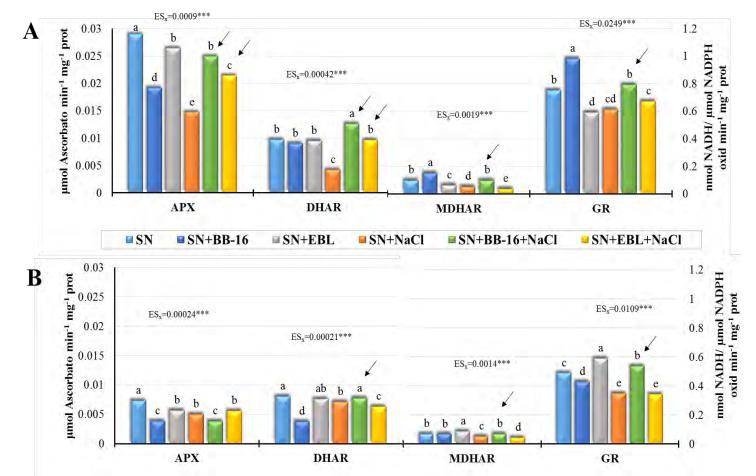


Figura 15. Efecto de la aspersión foliar con BB-16 (0,1 μmol L⁻¹) o EBL (2 μmol L⁻¹) en la actividad específica de las enzimas del Ciclo del Ascorbato-Glutatión de plantas de arroz del cultivar J-104 sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. **A.** Final del período de estrés. **B.** Final del período de recuperación. **APX:** Ascorbato peroxidasas. **DHAR:** Deshidroascorbato reductasa. **MDHAR:** Monodeshidroascorbato reductasa. **GR:** Glutatión reductasa. Medias con letras comunes no difieren significativamente entre sí según prueba de Rangos Múltiples de Tukey (p≤0,05) n=9.

En cultivares de tomate sensibles a la salinidad, la actividad enzimática de la APX disminuyó en hojas y raíces cuando las plantas estuvieron sometidas a NaCl 150 mmol L⁻¹ durante siete días, mientras que se acrecentó en un cultivar tolerante (Gharsallah *et al.*, 2016).

Este mismo comportamiento tuvo la APX y la GR en frijol crecido *in vitro* y sometido a diferentes niveles de salinidad; sin embargo, la suplementación de EBL en el medio revirtió la disminución en la actividad enzimática causada por el NaCl (Nafie *et al.*, 2015).

Por otra parte, la imbibición de semillas en diferentes concentraciones de HBL por ocho horas, incrementó las actividades enzimáticas de la APX y la GR en plántulas de mostaza sometidas a NaCl 180 mmol L⁻¹ (Harpreet *et al.*, 2015).

También, se ha encontrado en plantas de maíz de 10 días de edad pre-tratadas con EBL, y sometidas a diferentes niveles de salinidad, un aumento de la actividad de la APX y la GR (Rattan *et al.*, 2017).

En papa, la aspersión foliar con EBL y EBL+ ácido ascórbico incrementó la actividad de las enzimas APX y DHAR en plántulas sometidas a estrés por NaCl 150 mmol L⁻¹ (Upadhyaya *et al.*, 2015).

En la tabla XI se muestran los coeficientes de correlación entre el daño oxidativo y las diferentes enzimas antioxidantes. De forma general, en el caso del BB-16, se observó que el contenido de MDA y las proteínas oxidadas correlacionaron negativamente con la actividad enzimática de la MDHAR, GR, POX y CAT tanto a los siete días de estrés como a los 14 días de recuperación. Al parecer el aumento de la actividad de estas enzimas está directamente relacionado con la disminución del daño oxidativo.

En el caso de la EBL, el contenido de MDA correlacionó negativamente con las actividades de la DHAR, POX y POXwc a los siete días de estrés. En la recuperación sólo se mantuvo la correlación con la POXwc y se sumó la de la MDHAR.

El contenido de proteínas oxidadas a los siete días de estrés, correlacionó de forma negativa con las enzimas APX, DHAR, POX, POXwc y CAT. A los 14 días de recuperación se observó este comportamiento entre el contenido de proteínas oxidadas y las POXwc, la MDHAR y la GR.

Tabla XI. Coeficientes de correlación de Pearson entre el daño oxidativo (MDA y Proteínas oxidadas) y las actividades enzimáticas de ascorbato peroxidasa (APX), deshidroascorbato reductasa (DHAR), monodeshidroascorbato reductasa (MDHAR), glutatión reductasa (GR), peroxidasas (POX), peroxidasas asociadas a la pared celular (POXwc), catalasa (CAT), superóxido dismutasa (SOD) en hojas de plantas de arroz del cultivar J-104 sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ durante siete días.

Daño		Coeficientes de correlación									
oxidativo			APX	MDHAR	DHAR	GR	POX	POXwc	CAT	SOD	
MDA	BB-16	7días de estrés	-0,59	-0,97*	-0,63	-0,92*	-0,82*	-0,83*	-0,997*	-0,83*	
		14 días de recuperación	0,14	-0,90*	0,61	-0,70*	-0,86*	-0,62	-0,88*	-0,22	
	EBL	7días de estrés	-0,63	-0,12	-0,98*	-0,63	-0,94*	-0,87*	-0,63	-0,42	
		14 días de recuperación	0,31	-0,77*	-0,17	-0,67	-0,13	-0,85*	0,01	-0,10	
Proteínas oxidadas	BB-16	7días de estrés	-0,60	-0,98*	-0,72*	-0,94*	-0,83*	-0,73*	-0,98*	-0,74*	
		14 días de recuperación	-0,18	-0,94*	0,48	-0,72*	-0,92*	-0,33	-0,98*	-0,44	
	EBL	7días de estrés	-0,89*	-0,15	-0,92*	-0,61	-0,84*	-0,71*	-0,70*	-0,46	
		14 días de recuperación	-0,34	-0,77*	-0,32	-0,71*	-0,39	-0,94*	-0,10	-0,19	

El contenido de proteínas oxidadas correlacionó mejor con las enzimas antioxidantes que el contenido de MDA. Esto pudiera estar relacionado con el hecho que el peróxido de hidrógeno es el principal causante de la oxidación de los grupos carbonilos, modificación irreversible de las proteínas causada por el estrés oxidativo (Möller *et al.*, 2007).

A su vez las enzimas evaluadas, excepto la SOD, son las encargadas de la desintoxicación del H₂O₂ en los diferentes compartimentos celulares, por lo que un aumento de su actividad pudiera redundar directamente en una disminución de esta EAO y por tanto una menor oxidación de proteínas.

Por otra parte, el MDA es uno de los productos finales de la peroxidación lipídica que comienza con el radical hidroxilo. Este último provoca una reacción en cadena que genera nuevos radicales hidroxialquílicos que afectan otros lípidos formando hidroperóxidos lipídicos. El radical hidroxilo se forma en la reacción de Fenton a partir de H₂O₂ y O₂- en presencia de iones Fe lábiles (Möller *et al.*, 2007).

Por esta razón quizás la respuesta en la concentración de MDA no sería tan directa ante una disminución de la concentración de peróxido provocada por la acción de las enzimas antioxidantes.

En los últimos años se han obtenido evidencias de que las EAO tienen una acción bimodal: altos niveles pueden ocasionar daño celular, mientras que bajos niveles pueden jugar un papel regulatorio en las respuestas de las plantas al estrés (Choudhury *et al.*, 2017).

La tolerancia inducida por brasinoesteroides ha sido frecuentemente relacionada con incrementos en la acumulación de EAO y viceversa; la acumulación de EAO se ha correlacionado con la aplicación exógena de BR (Jiang *et al.*, 2012b; Jiang *et al.*, 2012a).

Los brasinoesteroides promueven la transcripción de los genes *RBOH* y también incrementan la actividad de la NADPH oxidasa produciendo O_2^- que es rápidamente dismutado por la SOD a H_2O_2 (Xia *et al.*, 2009). Este peróxido activa las MAPK que a su vez inducen nuevas RBOH produciendo una amplificación de la señal (Zhou *et al.*, 2014).

El peróxido como segundo mensajero puede sobrerregular la expresión de genes relacionados con la respuesta a estrés como enzimas antioxidantes, dehidrinas y factores de transcripción que permiten una rápida disminución de los niveles de EAO (Petrov y Van Breusegem, 2012). También este H₂O₂ pudiera inducir la síntesis de ABA, que a su vez incrementa aún más las concentraciones de esta EAO, permitiendo una respuesta sistémica de la planta al estrés. Existen autores que plantean que esta pudiera ser la base genética de la interrelación entre los BR y el ABA (Zhou *et al.*, 2014).

Si se hace un análisis comparativo de la respuesta de las plantas de arroz sometidas a estrés salino a la aplicación de BB-16 o EBL, se puede plantear que se encontraron diferencias. Por ejemplo, el BB-16, al finalizar la recuperación, incrementó significativamente la masa seca de la parte aérea y el área foliar con valores superiores al control sin sal. Sin embargo, con la aplicación de la EBL la longitud de las raíces fue superior al control sin sal.

En las respuestas bioquímicas, también, hubo diferencias. El BB-16 sólo aumentó significativamente la prolina en hojas, mientras que la EBL aumentó este aminoácido en hojas y raíces. Este último, además, incrementó la glicina betaína en las raíces. Adicionalmente, en las enzimas antioxidantes se observó un efecto del BB-16, durante la recuperación, que no presentó la EBL.

Estas evidencias revelaron que el efecto del BB-16 se observó principalmente en la parte aérea de la planta, mientras que la EBL también influyó en las raíces. Además se observa una mayor influencia del BB-16 al final de la recuperación.

Este comportamiento pudiera explicarse por las diferencias estructurales existentes entre ambos brasinoesteroides. El análogo utilizado en el trabajo tiene un núcleo esteroidal similar a la castasterona, un precursor de la brasinólida. Además, en lugar de la cadena lateral característica de los brasinoesteroides naturales presenta un anillo espirocetálico (Coll *et al.*, 1995). Estas diferencias pudieran explicar la actividad prolongada en el tiempo del BB-16 por dos vías. Al tener una estructura similar a un precursor pudiera convertirse en BR natural por las enzimas biosintéticas presentes en la célula. También la presencia del anillo espirocetálico pudiera conllevar a una disminución de la inactivación observada durante el metabolismo de los brasinoesteroides naturales. La degradación de la EBL implica la hidroxilación del carbono 25 y 26, así como la ruptura de la cadena lateral a nivel del carbono 20 (Liu *et al.*, 2017). Sin embargo, estas reacciones no pueden ocurrir en el análogo puesto que esta cadena lateral típica está ausente, por lo que pudiera mantenerse intacto por un tiempo más prolongado.

En otros estudios, donde se han comparado los efectos de la EBL con análogos espirostánicos de brasinoesteroide en condiciones de estrés abiótico, el brasinoesteroide natural ha resultado más efectivo (Mazorra, 2009; Núñez *et al.*, 2013; Reyes *et al.*, 2014). Sin embargo, se debe tener en cuenta que la forma de aplicación en estos casos fue el tratamiento a la semilla o la adición al medio de cultivo, reafirmando lo planteado anteriormente sobre la importancia de la forma de aplicación.

Como se evidenció en los resultados presentados, al final de la recuperación, se observó un efecto residual del NaCl. Para dilucidar si este efecto fue producto de las concentraciones de NaCl adsorbidas en el suelo durante el período de estrés o si fue debido a la permanencia de la toxicidad iónica durante la recuperación; se realizó el siguiente experimento en sustrato inerte (vermiculita) donde además, se evaluó la influencia de la aspersión foliar con EBL en dos cultivares cubanos de arroz que difieren en su sensibilidad al estrés salino.

4.3 Efecto de la aspersión foliar con 24-epibrasinólida (EBL) sobre variables fisiológicas y del metabolismo oxidativo de plantas de dos cultivares de arroz crecidas en sustrato inerte y sometidas a estrés salino.

En la figura 16A se muestra el comportamiento de la longitud de la parte aérea de las plantas. El tratamiento con NaCl afectó este indicador desde los tres días de estrés en ambos cultivares. La aspersión foliar con EBL logró revertir esta disminución en todos los momentos evaluados. Esta respuesta fue más efectiva en el cultivar J-104, donde las plantas tratadas con EBL y sometidas a estrés lograron valores semejantes al control sin sal, excepto a los catorce días de la recuperación.

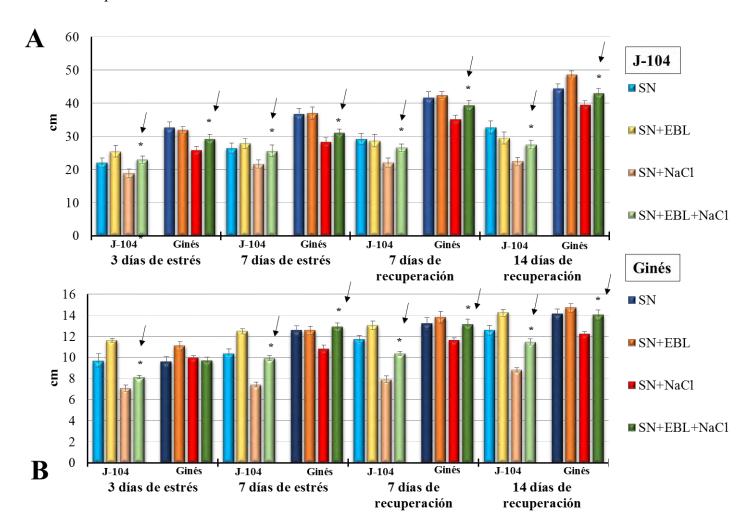


Figura 16.- Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μ mol L⁻¹) en la longitud de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. **A.** Parte aérea. **B.** Raíces. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza (p≤0,05) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=24.

En la figura 16B se observa el comportamiento de la longitud de las raíces en ambos cultivares. Es interesante destacar cómo la salinidad afectó al cultivar J-104 desde los tres días de estrés, mientras que en el cultivar Ginés esta afectación se hizo visible a los siete días de estrés. La aspersión foliar con EBL tuvo una influencia positiva en todos los momentos evaluados (Figura 16B). Se destacó el cultivar Ginés, donde las plantas incrementaron la longitud radical a niveles similares al control sin sal en todos los momentos evaluados.

La masa seca de la parte aérea disminuyó significativamente desde los tres días del tratamiento con NaCl. Este efecto más marcado en el cultivar J-104 que en el Ginés (Figura 17A). La aspersión foliar con EBL, en el caso del cultivar J-104 solo logró revertir este efecto negativo a los tres días de estrés y a los siete y catorce días de recuperación. Sin embargo, en el cultivar Ginés, la aspersión foliar (SN+EBL+NaCl) aumentó significativamente la masa seca de la parte aérea, en comparación con el tratamiento control (SN+NaCl), desde los siete días de estrés. Esta respuesta se mantuvo hasta el final del experimento (Figura 17A).

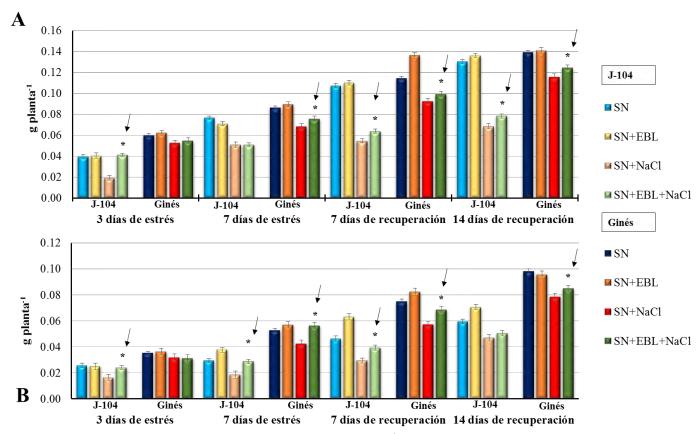


Figura 17.- Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μ mol L⁻¹) en la masa seca de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. **A.** Parte aérea. **B.** Raíces. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza ($p \le 0,05$) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=24.

Al evaluar la masa seca de las raíces se encontró que el estrés salino provocó una disminución significativa en el cultivar J-104 que fue revertida en las plantas asperjadas con EBL, excepto a los 14 días de recuperación. La disminución de este indicador en el cultivar Ginés comenzó a los siete días de estrés y la aspersión foliar con EBL revirtió totalmente este comportamiento; sin embargo, al final de la recuperación esta recuperación fue parcial (Figura 17B).

La salinidad afectó negativamente los indicadores de crecimiento en ambos cultivares, incluso durante la recuperación estos efectos se hicieron visibles. Es de destacar, que el cultivar Ginés considerado tolerante tuvo reducciones en el crecimiento, aunque menores que el cultivar J-104. Esto pudiera deberse a que la tolerancia de esta variedad se ha evaluado entre 5-7 dS m⁻¹ en condiciones de campo (González *et al.*, 2009); mientras que la concentración de NaCl (100 mmol L⁻¹) es equivalente a una conductividad eléctrica de la solución nutritiva muy superior (9,867 dS m⁻¹).

Por otra parte, el efecto osmótico del estrés salino produce el cierre de los estomas con la consiguiente disminución de la fotosíntesis por deficiencia de CO₂. Por esa razón, en el experimento se evaluó la conductancia estomática, la transpiración, la concentración interna de CO₂ y la tasa fotosintética

En la figura 18A, se observa que el estrés salino disminuyó significativamente la conductancia estomática en ambos cultivares. Este comportamiento fue más pronunciado en el cultivar J-104 a los siete días de estrés. El cultivar Ginés presenta una mayor tendencia a la recuperación con un incremento superior en este indicador a los 14 días.

Resultados similares han sido demostrados, por otros autores, en cuatro cultivares de cítricos ante diferentes concentraciones de NaCl, siendo los cultivares más afectados los sensibles (Balal *et al.*, 2012). También, se ha observado la disminución de la conductancia estomática en plántulas de mostaza y de *Fraxinus ornus* sometidas a estrés salino (Jamil y Rha, 2013; Fini *et al.*, 2014).

La aspersión foliar con EBL incrementó significativamente la conductancia estomática con respecto al control con sal, en ambos cultivares, en todos los momentos evaluados (Figura 18A).

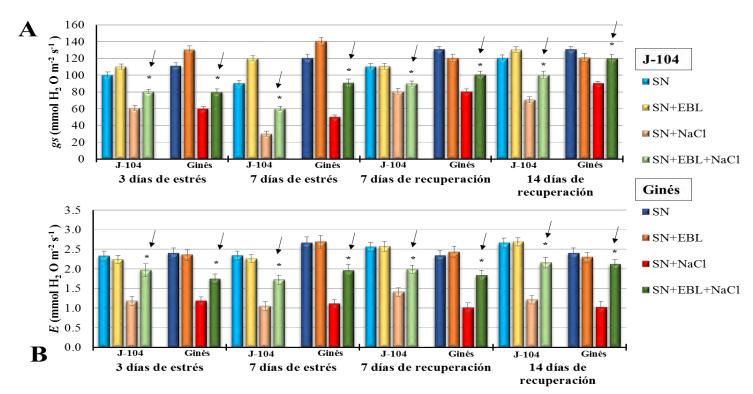


Figura 18.- Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μ mol L⁻¹) en la conductancia estomática (A) y la transpiración (B) de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza (p≤0,05) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=16.

En el acápite anterior se discutió ampliamente el efecto de los brasinoesteroides en la conductancia estomática.

El estrés salino disminuyó significativamente la transpiración en ambos cultivares, este comportamiento se mantuvo durante la recuperación (Figura 18B). Algo similar se obtuvo en cuatro cultivares de cítricos ante diferentes concentraciones de NaCl, disminuyendo la transpiración más en los cultivares sensibles que en las tolerantes (Balal *et al.*, 2012), fenómeno que no se observó en este trabajo. Por otra parte, se ha informado la disminución de la transpiración en plántulas de mostaza y *Fraxinus ornus* sometidas a tratamiento con NaCl (Jamil y Rha, 2013; Fini *et al.*, 2014).

Una disminución de la conductancia estomática, debida al cierre de los estomas provocado por el efecto osmótico del NaCl, implica una disminución de la transpiración. Este mecanismo se utiliza para evitar la pérdida de agua y la desecación.

La aspersión foliar con EBL logró revertir este efecto, incrementando significativamente la transpiración. En este caso no se encontraron diferencias entre las plantas de los dos cultivares estudiados, en ninguno de los momentos evaluados (Figura 18B).

Otros autores como Seif *et al.* (2014) y Cheng *et al.* (2015) encontraron que la aplicación de EBL a plantas de uva y melón de agua, respectivamente; restableció la disminución en la transpiración provocada por el tratamiento con NaCl.

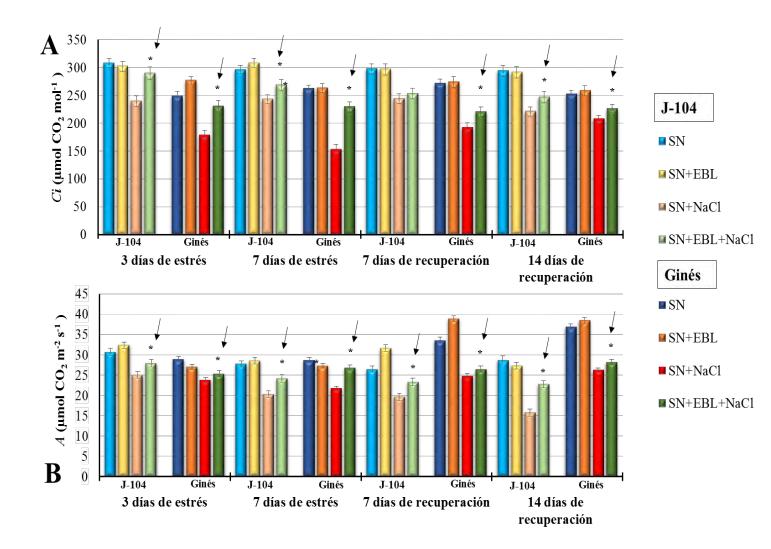


Figura 19.- Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μmol L^{-1}) en la concentración interna de CO_2 (**A**) y la tasa fotosintética (**B**) de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L^{-1} por siete días. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza ($p \le 0,05$) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=16.

El estrés salino disminuyó significativamente la *Ci* en ambos cultivares. Este efecto fue más marcado en el cultivar Ginés, aunque hubo una tendencia a la recuperación (Figura 19A).

Otros autores han informado la disminución de la *Ci* en diferentes cultivares de arroz expuestos a estrés salino durante siete días (Moradi y Ismail, 2007). Este efecto también es una consecuencia de la disminución de la conductancia estomática.

La aspersión foliar con EBL modificó este efecto negativo de la sal, particularmente, en el cultivar Ginés, donde hubo un mayor incremento de la *Ci* en todos los momentos evaluados. En el cultivar J-104, el incremento fue menor y a los siete días de recuperación no se encontraron diferencias significativas (Figura 19A).

Este resultado concuerda con lo informado por otros autores, que observaron un aumento de la *Ci* en plantas de frijol mungo asperjadas con EBL (10⁻⁸ mol L⁻¹) y sometidas a estrés por NaCl (Mir *et al.*, 2015). También, en berenjena, las concentraciones de EBL de 50 y 100 nmol L⁻¹ restablecieron la disminución en la *Ci* provocada por NaCl a la concentración de 90 mmol L⁻¹; sin embargo las concentraciones de EBL de 200 y 400 nmol L⁻¹ no tuvieron diferencias con el control salinizado (Wu *et al.*, 2012).

En la figura 19B la tasa fotosintética de las plantas disminuyó con el estrés salino en ambos cultivares desde los tres días de impuesto el mismo y se mantuvo este comportamiento durante todo el experimento, aunque en la recuperación el cultivar Ginés tuvo un incremento significativo con respecto al cultivar J-104.

Algo similar ha sido informado por otros autores que refieren la disminución de la fotosíntesis en cuatro cultivares de cítricos ante diferentes concentraciones de NaCl, siendo los más afectados los cultivares sensibles (Balal *et al.*, 2012). Además, se ha observado la disminución de la tasa fotosintética en plántulas de mostaza sometidas a diferentes concentraciones de NaCl (Jamil y Rha, 2013). También, en *Fraxinus ornus* disminuyó la tasa fotosintética en plantas expuestas a salinidad (Fini *et al.*, 2014).

La aspersión foliar con EBL logró revertir parcialmente el efecto del estrés salino en la fotosíntesis en ambos cultivares, en todos los momentos evaluados.

Varios autores han informado la influencia positiva del tratamiento con brasinoesteroides en la fotosíntesis, por ejemplo, en berenjena la concentración de 100 nmol L⁻¹ de EBL disminuyó los efectos inhibitorios del estrés salino en la fotosíntesis (Wu *et al.*, 2012). En frijol mungo, la

aspersión foliar con EBL (10⁻⁸ mol L⁻¹) aumentó la fotosíntesis en el tratamiento con NaCl a niveles similares al control (Mir *et al.*, 2015).

Otros brasinoesteroides naturales como la HBL, también, han tenido efectos positivos en la fotosíntesis en condiciones de estrés. Por ejemplo, en *Brassica juncea*, la HBL 10⁻⁶ mol L⁻¹ fue la de mejor resultado en el incremento de la fotosíntesis en las tres concentraciones 50, 100 y 150 mmol L⁻¹de NaCl evaluadas (Alyemeni *et al.*, 2013). En otros estudios se ha planteado que los brasinoesteroides disminuyen la fotoinhibición incrementando la eficiencia fotoquímica y cuántica del fotosistema II (Vardhini y Anjum, 2015).

Al analizar los resultados sobre los pigmentos clorofilicos en el cultivar J-104, a los tres días del tratamiento con NaCl, se observó una disminución de la clorofila a y de las clorofilas totales en las plantas estresadas. Al finalizar el período de estrés esta disminución la presentaron también, la clorofila b y los carotenoides.

En la recuperación, este comportamiento se mantuvo en la mayoría de los pigmentos evaluados, excepto en los carotenoides a los siete días de recuperación. Sin embargo, en el cultivar Ginés, la disminución de las clorofilas comenzó desde los tres días de estrés hasta el final del experimento, mientras que los carotenoides no sufrieron cambios durante el período de estrés, pero aumentaron a los siete días de recuperación y no variaron con respecto al control con sal a los 14 días de recuperación (Figura 20).

La aspersión foliar con EBL disminuyó los efectos adversos del estrés salino en la concentración de clorofilas desde los tres días de estrés hasta el final del experimento en ambos cultivares (Figura 20). En cuanto a los carotenoides, aumentó la concentración de los mismos en las plantas estresadas en el cultivar J-104 en todos los momentos evaluados. En el cultivar Ginés, la aspersión foliar logró aumentar la concentración de carotenoides a los 14 días de recuperación.

La disminución de la fotosíntesis en las plantas sometidas a estrés salino pudiera deberse tanto a la disminución de la concentración interna de CO₂ como a la disminución de las clorofilas.

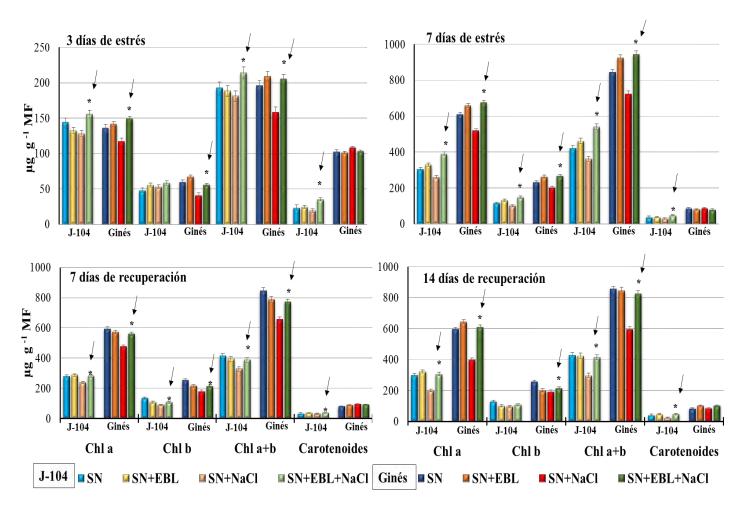


Figura 20. Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μmol L⁻¹) el contenido de clorofilas a, b y totales y los carotenoides en hojas de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza (p≤0,05) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=9.

En la figura 21 se observa el comportamiento de la concentración de prolina en ambos cultivares de arroz. En las hojas ocurrió un aumento significativo de la concentración de este aminoácido con respecto al control sin sal desde los tres días de estrés en ambos cultivares, manteniéndose este comportamiento durante todo el experimento (Figura 21A).

En las raíces, el estrés salino aumentó significativamente los niveles de prolina, en ambos cultivares, con respecto al control sin sal. Sin embargo, durante la recuperación, se encontró una estabilización de estos niveles en el cv. J-104, mientras que en el cv. Ginés disminuyó entre los siete y los 14 días de recuperación, aunque en ambos casos los valores fueron significativamente superiores al tratamiento control.

Esta respuesta en el cv. Ginés pudiera ser debido a una rápida reutilización de la prolina para la síntesis de glutamato después de la disminución del estrés salino, lo cual conllevaría a una recuperación de la energía invertida y mayor economía celular.

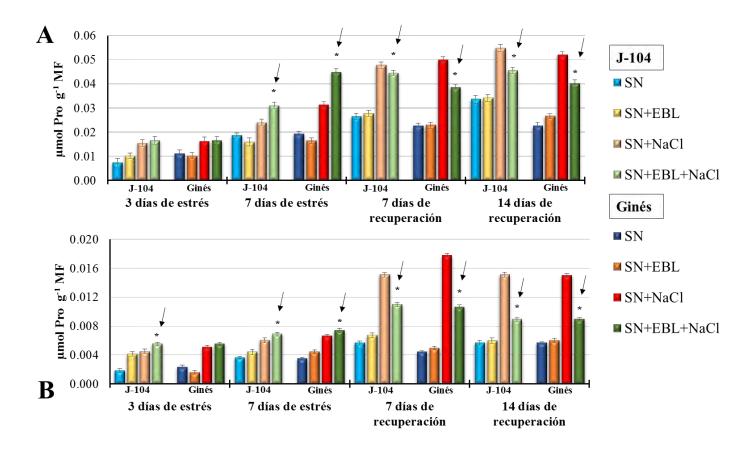


Figura 21.- Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μ mol L⁻¹) en la concentración de prolina en hojas (**A**) y raíces (**B**) de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza (p≤0,05) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=9.

La aspersión foliar con EBL, aumentó significativamente los niveles de prolina durante el estrés salino con respecto al control con NaCl en hojas y raíces de ambos cultivares. Sin embargo, durante la recuperación estos niveles disminuyeron significativamente con respecto al control con NaCl, en ambos órganos de los dos cultivares estudiados. Este comportamiento fue muy similar a la respuesta a la aspersión foliar con EBL estudiada en el acápite anterior.

En la figura 22 se muestran las actividades específicas de algunas enzimas antioxidantes. En el caso de las peroxidasas, el estrés salino disminuyó su actividad en el cultivar J-104 en todos los momentos evaluados; mientras que en el cv. Ginés solo lo hizo durante el periodo de estrés sin variación en la recuperación (Figura 22A).

La aspersión foliar con la EBL revirtió este efecto en todos los momentos evaluados para el cv. J-104 y en el caso de la Ginés durante el periodo de estrés (Figura 22A).

En el caso de la enzima catalasa el estrés salino disminuyó su actividad en todos los momentos evaluados en el cv. J-104. En el cv. Ginés el estrés aumentó la actividad, aunque durante la recuperación no hubo variación (Figura 22B).

La aspersión foliar con EBL restituyó la actividad CAT en el cv. J-104 en todos los momentos evaluados. En el cv. Ginés sólo aumentó significativamente a los siete días de estrés y a los siete días de recuperación (Figura 22B).

La actividad de la SOD, en el cv. J-104, disminuyó ante el estrés salino en todos los momentos evaluados, comportamiento que fue revertido por la aspersión foliar con EBL (Figura 22C). En el cv. Ginés la salinidad sólo redujo la actividad a los tres días de estrés, aumentando significativamente en los restantes momentos evaluados. La aspersión foliar con EBL sólo mostró diferencias significativas a los siete días de estrés.

Este aumento de la actividad enzimática de la CAT y la SOD en las plantas del cultivar Ginés sometidas a salinidad pudiera ser beneficioso para la disminución del daño oxidativo, lo que redundaría en una estimulación del crecimiento en estas condiciones.

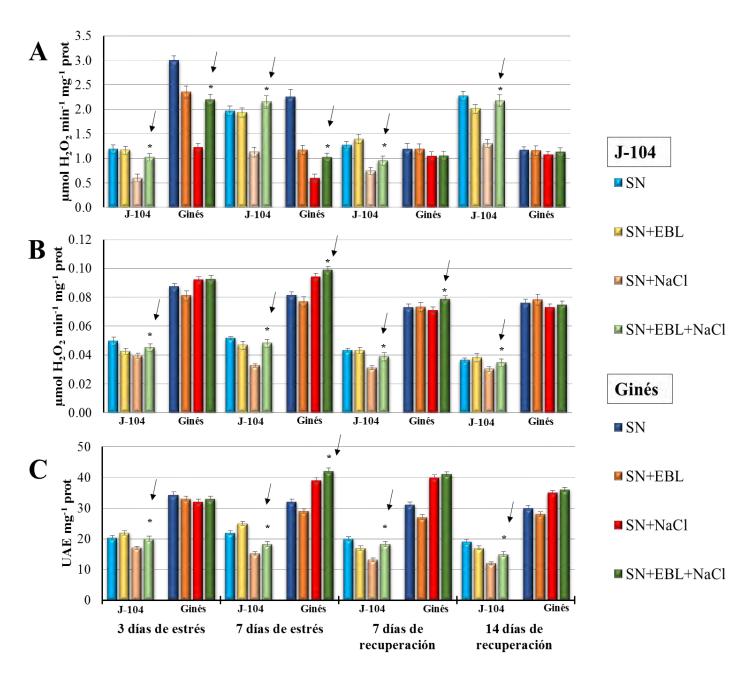


Figura 22. Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μ mol L⁻¹) en la actividad específica de algunas enzimas antioxidantes de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. A. Peroxidasas. B. Catalasas C. Superóxido dismutasa. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza ($p \le 0.05$) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=9.

De forma general, el estrés salino disminuyó las cuatro enzimas involucradas en el ciclo del Ascorbato-Glutatión en el cv. J-104 y la aspersión foliar con EBL modificó este comportamiento. En el cultivar Ginés la APX aumentó su actividad ante estrés salino excepto a los tres días de estrés que no hubo variación. La aspersión foliar con EBL incrementó aún más la actividad de esta enzima durante la recuperación. En el caso de la MDHAR y la DHAR, la salinidad disminuyó la actividad en este cultivar, aunque menos que en la J-104. La aspersión foliar con EBL logró revertir este efecto a niveles similares al control sin sal. La salinidad aumentó la actividad enzimática de la GR a los tres días de estrés mientras que disminuyó a partir del fin del estrés; no obstante, este decremento fue menor que en la J-104. La aspersión foliar con EBL incrementó la actividad de esta enzima a los siete días de estrés y a los 14 días de recuperación.

De manera general, el cultivar Ginés tuvo una mayor actividad enzimática constitutiva que el cultivar J-104. Este comportamiento se ha informado en cultivares tolerantes de diferentes especies y pudiera preparar a la planta para una mejor respuesta a los efectos adversos de la salinidad.

Igualmente, una mayor actividad de las enzimas antioxidantes pudiera influir en la planta para prepararla mejor para la etapa reproductiva y el rendimiento; aún más en esta primera fase del crecimiento del cultivo de arroz, que según el estadio fisiológico, es la de inicio de ahijamiento. Una mayor cantidad de hijos puede redundar en un mayor rendimiento en condiciones salinas (Evers *et al.*, 2005).

La ejecución de este experimento confirmó que los efectos adversos del estrés salino se mantienen durante la recuperación, a pesar de que las plantas crecieron en un sustrato inerte. De ahí que, los efectos en el experimento realizado en suelo, al parecer se deben a la toxicidad de los iones que permanecen en los tejidos incluso después de 14 días de recuperación.

La respuesta de las plantas de los tratamientos controles a la salinidad fue muy similar entre ambos experimentos (acápites 4.2 y 4.3); así como el comportamiento ante la aspersión foliar con EBL, excepto en las actividades de las enzimas antioxidantes durante la recuperación.

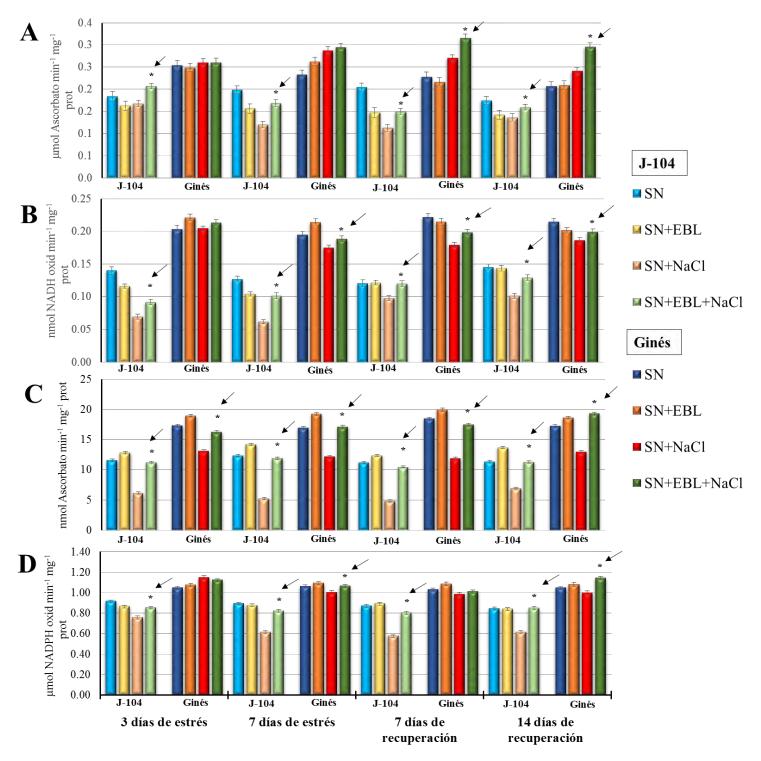


Figura 23. Efecto de la aspersión foliar con EBL (2 μmol L⁻¹) en la actividad específica de las enzimas del Ciclo Ascorbato-Glutatión de plantas de arroz de los cultivares J-104 y Ginés sometidas a NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días. **A.** Ascorbato peroxidasas. **B.** Monodeshidroascorbato reductasa **C.** Deshidroascorbato reductasa. **D.** Glutatión reductasa. En todos los casos las barras indican los intervalos de confianza (p≤0,05) y los asteriscos los tratamientos que difieren significativamente de sus controles respectivos n=9.

4.4 Análisis integral de la respuesta de plantas de arroz a la aplicación exógena de EBL ante el estrés salino.

Teniendo en cuenta el efecto protector de ambos BR en las plantas de arroz ante el estrés salino, el comportamiento de las variables fisiológicas y bioquímicas discutidas en este trabajo y la información publicada en cuanto al reconocimiento de los BR por proteínas de membrana y la cascada de señales que se desencadenan, así como los genes inducidos o regulados por BR en plantas, se propone un modelo de acción que integra la respuesta a la 24-epibrasinólida en las células fotosintéticas de plantas de arroz, cuando estas se someten a estrés salino (Figura 25).

Primeramente, se sabe que el BR es reconocido por su receptor BRI1, una proteína transmembrana rica en leucina que tiene un dominio citoplasmático con actividad Ser/Thr quinasa. El reconocimiento del ligando induce la auto-fosforilación del tallo C-terminal del receptor y con ello provoca un cambio conformacional que induce la disociación de BKI1, un regulador negativo que mantiene a BRI1 en su estado basal. Posteriormente, ocurre una heterodimerización con BAK1, otro componente de la cascada de señalización. Este evento induce una transfosforilación, que activa aún más el receptor (Figura 25[1]).

Este cambio conformacional y posteriores fosforilaciones pudieran activar la H⁺ ATPasa tipo P ya que se ha observado que esta ATPasa se activa con la actividad quinasa de BRI1 (Figura 25[2]). La activación de la H⁺ ATPasa provoca hiperpolarización de la membrana y acidificación del apoplasto.

El pH ácido en el apoplasto induce la activación de enzimas relacionadas con el ablandamiento de la pared celular como las expansinas (EXP), las xiloglucano-endotransglicosilasas (XET) y las xiloglucano-transhidrolasas (XHT) (Figura 25[3]).

La acidificación, también, inhibe las peroxidasas dependientes de pH, localizadas en el apoplasto, las cuales están involucradas en la formación de lignina y la rigidez de la pared celular (Figura 25[4]). Todas estas respuestas inducidas por los BR pudieran estar vinculadas a la recuperación en el crecimiento encontrada, en este trabajo, en las plantas estresadas.

Por otra parte, a través de una cascada de señalización que involucra la fosforilación de varias moléculas y asociación y disociación de las mismas, los BR activan varios genes a través del factor de transcripción BZR1/BES1. Este se asocia a otros factores de

transcripción como BIM 1 y Myb30 y reconocen promotores específicos para los genes regulados por estas hormonas (Figura 25[5]).

Entre estos genes se encuentran *OsXTR1* y*OsXTR3*, que codifican para las XET/XTH ya mencionadas; el gen *CESA* que codifica para la enzima celulosa sintasa, el gen *CycD3* que codifica para una ciclina tipo D y los genes *CYCA*, *CYCB*, *CYCD3*;1, *CYCD3*;2 que codifican para quinasas dependientes de ciclinas y ciclofilinas, todos relacionados con el ciclo celular (Figura 25[6]).

Recientemente, se ha encontrado que la interacción directa de BAK 1, el correceptor de BRI1 con RLP44 activa la señalización por brasinoesteroides permitiendo la sobrerregulación de agentes remodeladores de la pared celular como las pectinmetilesterasas (PME) (Figura 25[7]). Como se puede observar también la inducción de estos genes está relacionada con el crecimiento celular.

Otro de los efectos mostrados en este trabajo por la aspersión foliar con EBL fue la estimulación de los indicadores de las relaciones hídricas en las plantas. Esto pudiera ser debido a la regulación de la actividad de las acuaporinas en la célula. Una de las vías de regulación de estos canales de agua es la fosforilación, por lo que es probable que BRI1 al ser una proteína con actividad quinasa pueda incrementar su actividad (Figura 25[8]). Este fenómeno también contribuiría al aumento del intercambio gaseoso, observado en el trabajo.

Además estas hormonas, por si mismas o a través de la señalización por ABA, también modulan otros genes como *P5CS* que interviene en la biosíntesis de la prolina bajo condiciones de estrés (Figura 25[9]). Esto pudiera explicar la acumulación de prolina en las hojas al finalizar el período de estrés lo que contribuyó al ajuste osmótico. La reducción en los niveles de prolina al finalizar la recuperación pudiera deberse al catabolismo de este aminoácido para obtener glutamato, una vez terminadas las condiciones estresantes, lo que favorecería la economía celular al recuperar la energía invertida.

Los brasinoesteroides promueven la transcripción de los genes *RBOH* y también incrementan la actividad de la NADPH oxidasa produciendo O_2^- que es rápidamente dismutado por la Cu-Zn SOD a H_2O_2 (Figura 25[10]).

El peróxido activa las MAPK que inducen nuevas RBOH produciendo una amplificación de la señal (Figura 25[11]). Este H₂O₂ pudiera inducir la síntesis de ABA, que a su vez

incrementa aún más las concentraciones de esta EAO, permitiendo una respuesta sistémica de la planta al estrés (Figura 25[12]).

Las concentraciones de peróxido en el apoplasto pueden ser reguladas por POXwc, enzimas bifuncionales que pueden generar o consumir esta EAO dependiendo de sus concentraciones, esto pudiera explicar el aumento de la actividad de estas enzimas en los resultados presentados (Figura 25[13]).

El peróxido como segundo mensajero puede sobrerregular la expresión de genes relacionados con la respuesta a estrés como enzimas antioxidantes, dehidrinas y factores de transcripción que permiten una rápida disminución de los niveles de EAO regulando el estado redox de la célula (Figura 25[14]).

Esto explicaría el aumento, observado en el trabajo, de las principales enzimas antioxidantes como la SOD, las POX y las enzimas del ciclo del ascorbato-glutatión (Figura 25[15]). Lo anterior unido al aumento de los carotenoides, puede contribuir a la disminución de las EAO en el cloroplasto, uno de los organelos que más las producen en condiciones de estrés.

A su vez, esa disminución de las EAO causó una disminución del daño oxidativo a lípidos y proteínas (Figura 25[16]). Esto pudiera favorecer el aumento de la concentración de clorofilas y de la fotosíntesis, observado en el trabajo (Figura 25[17]), lo que estaría relacionado con la recuperación de la masa seca en las plantas asperjadas.

También, el aumento de la CAT contribuiría a mantener los niveles de peróxido de hidrógeno estables en la célula, lo cual también se vincula a la disminución del daño oxidativo (Figura 25[18])

Esta disminución del daño oxidativo favorecería al mantenimiento de la integridad de la membrana plasmática, lo que unido a la regulación por los BR de la expresión y la actividad de transportadores de Na⁺ y K⁺ y las bombas de H⁺ que generan el gradiente para el transporte como CLC, OsAKT, OsHKT, OsNHX y NCC, pudiera contribuir a la disminución del Na⁺ y el aumento del K⁺, Ca²⁺ y Mg²⁺ obtenidos en este trabajo (Figura 25[19]).

En el caso del Biobras-16, no se conoce si el análogo espirostánico que contiene la formulación al penetrar en el tejido es convertido o no a un brasinoesteroide natural y si es reconocido por la célula por el mismo receptor de membrana. Este hecho debe ser verificado, posteriormente, pues la respuesta observada durante la recuperación de las plantas al estrés salino hace pensar que este compuesto puede ser un precursor de un BR o que su conversión a formas inactivas, es decir, su metabolismo sea más lento que el de los BR naturales, por lo que su actividad se mantiene por un período más largo de tiempo.

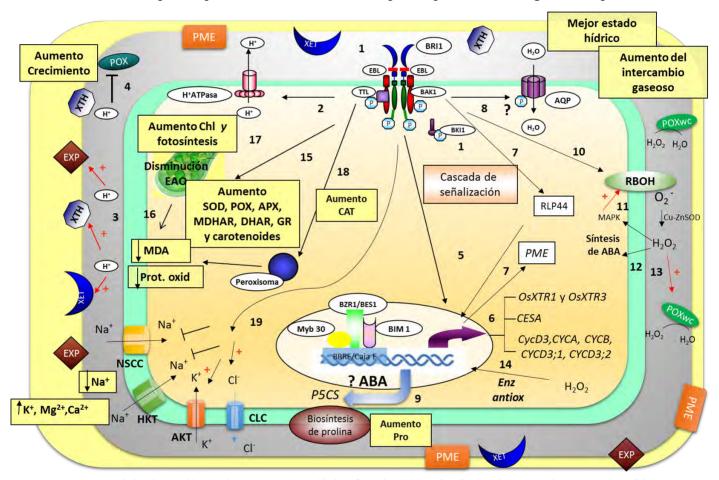
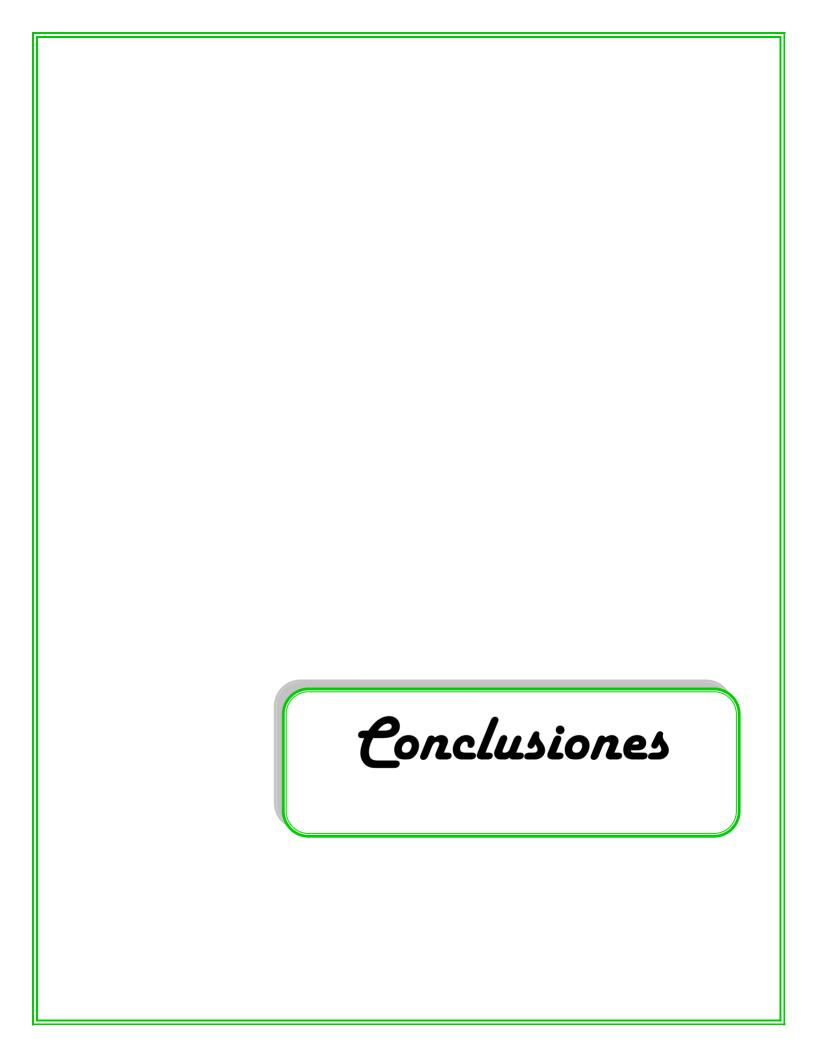


Figura 25. Modelo de acción de la EBL en las células fotosintéticas de plantas jóvenes de arroz sometidas a estrés salino. 1) La EBL es reconocida por su receptor BRI1 y desencadena cambios conformacionales, heterodimerización con BAK1 y transfosforilación con lo que se activa totalmente el receptor. 2) La activación de BRI1 puede fosforilar a la H⁺ ATPasa tipo P con lo que se hiperpolariza la membrana y se acidifica el apoplasto. 3) El pH ácido activa enzimas modificadoras de la pared como las expansinas (EXP), las xiloglucano-endotrasglicosilasas (XET) y las xiloglucano-trashidrolasas (XHT). 4) A su vez el pH ácido también inhibe las peroxidasas dependientes de pH (POX). 5) La activación del receptor por la EBL desencadena una cascada de señalización que termina en la asociación del factor de transcripción BZR1/BES1 con otros factores para el reconocimiento de promotores específicos en el ADN. 6) Este reconocimiento provoca la inducción de numerosos genes involucrados en el crecimiento y la expansión celular. 7) La interacción directa de RLP44 con BAK1 induce la expresión de genes de la

pectinmetilesterasa (PME). 8) La activación de BRI 1 a su vez regula la actividad de las acuaporinas (AQP), tal vez por fosforilación.9) También se induce, por una vía dependiente de ABA, el gen P5CS, que codifica para la pirrolina-5- carboxilato sintasa, enzima clave en la biosíntesis de la prolina en condiciones de estrés. 10) Se incrementa la actividad de la NADPH oxidasa produciendo O₂- que es rápidamente dismutado por la Cu-Zn SOD a H₂O₂. 11) El peróxido activa las MAPK que a su vez inducen nuevas RBOH produciendo una amplificación de la señal. 12) Este H₂O₂ pudiera inducir la síntesis de ABA, produciendo una respuesta sistémica al estrés. 13) Las concentraciones de peróxido en el apoplasto pueden ser reguladas por peroxidasas asociadas a la pared celular (POXwc) que son inducibles por su sustrato. 14) El peróxido puede inducir la expresión de genes relacionados con la respuesta a estrés como enzimas antioxidantes. 15) El aumento de las principales enzimas antioxidantes como la SOD y las POX y las enzimas del ciclo del ascorbato-glutatión, unido al aumento de los carotenoides, pudieran provocar una disminución de las EAO en los cloroplastos. 16) Esto disminuyó el daño oxidativo en lípidos y proteínas. 17) Esta disminución de las EAO favorecería el aumento de las clorofilas y la fotosíntesis. 18) El aumento de la catalasa (CAT) puede contribuir a la eliminación del peróxido de hidrogeno y así también disminuir el daño oxidativo. 19) El mantenimiento de la integridad de la membrana plasmática por la disminución del daño oxidativo, unido a la regulación por los BR de la expresión y la actividad de transportadores de Na⁺ y K⁺ y las bombas de H⁺ pudiera conllevar a la disminución del Na⁺, así como el aumento del K⁺, Ca²⁺ y Mg²⁺. * Los recuadros en amarillo representan los resultados obtenidos en el trabajo

En general, este modelo resalta los aportes teóricos de este trabajo e integra las diferentes respuestas obtenidas con los mecanismos de acción moleculares informados en la literatura internacional. Nunca antes se había elaborado un modelo biológico integral para explicar cómo los BR protegen a las plantas de arroz ante los efectos adversos inducidos por el estrés salino; lo que confirma la novedad de este trabajo.

Por otra parte, los resultados discutidos, en esta tesis, demostraron que el BB-16 mitigó los efectos adversos inducidos por la salinidad en plantas de arroz; por lo que constituyen la base para la futura realización de experimentos de campo, que permitan establecer las dosis y los momentos de aplicación más adecuados en suelos afectados por la salinidad.



V. CONCLUSIONES.

- La aspersión foliar con 24-epibrasinólida 2 μmol L⁻¹ o Biobras-16 0,1 μmol L⁻¹ mitiga los efectos adversos provocados por el tratamiento con NaCl 100 mmol L⁻¹ por siete días en plantas jóvenes de arroz.
- 2. En condiciones de salinidad, la estimulación del crecimiento inducida por la aspersión foliar, con EBL o BB-16, está asociada a un mejor estado hídrico de las plantas, a un incremento de la actividad de algunas enzimas antioxidantes y a la disminución del daño oxidativo a lípidos y proteínas.
- 3. Ambos brasinoesteroides protegen a las plantas jóvenes de arroz de los efectos adversos del estrés salino; sin embargo, las respuestas fisiológicas y bioquímicas asociadas a esta protección fueron diferentes, lo que pudiera atribuirse a las características estructurales de cada uno de estos compuestos.
- 4. El comportamiento de las plantas de arroz, durante la recuperación del estrés salino, y la respuesta a la aspersión foliar con brasinoesteroides, es independiente del sustrato utilizado (suelo y vermiculita).
- 5. Se propone un modelo biológico que integra las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas de arroz asperjadas con EBL y sometidas a estrés salino que detalla el posible modo de acción de los brasinoesteroides bajo estas condiciones.



VI. RECOMENDACIONES.

- ➤ Validar los resultados de la aspersión foliar con BB-16 en plantas de arroz crecidas en suelos afectados por salinidad.
- > Determinar los efectos de la aspersión foliar con BB-16 en otros estadios fisiológicos de las plantas de arroz afectadas por estrés salino.
- > Efectuar investigaciones sobre los mecanismos moleculares asociados a la protección inducida por ambos brasinoesteroides ante estrés salino.
- > Utilizar este documento como material de estudio en la docencia de pre y postgrado.

Referencias bibliográficas

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- 1. Achary, V. M.; Reddy, C. S.; Pandey, P.; Islam, T.; Kaul, T. y Reddy, M. K. (2014) Glutathione reductase a unique enzyme: molecular cloning, expression and biochemical characterization from the stress adapted C4 plant, *Pennisetum glaucum* (L.). *Molecular Biology Reports*, vol p. e45637
- 2. **Aebi, H.** (1984) Catalase in vitro. *Methods in Enzymology*, vol 105 p. 121-126
- 3. **Agami, R. A.** (2013) Alleviating the adverse effects of NaCl stress in maize seedlings by pretreating seeds with salicylic acid and 24-epibrassinolide. *South African Journal of Botany*, vol 88 p. 171-177
- 4. **Aghaei, K.; Ehsanpour, A. A. y Komatsu, S.** (2009) Potato responds to salt stress by increased activity of antioxidant enzymes. *Journal of Integrative Plant Biology*, vol 51 p. 1095-1103
- 5. **Ahmed, C. B.; Rouina, B. B.; Sensoy, S.; Boukhriss, M. y Abdullah, F. B.** (2010) Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, vol 58 p. 4216-4222
- 6. **Alfonso, R.** (1998) Determinación de parámetros genético-fisiológicos indicadores del estrés hídrico para su empleo en el mejoramiento genético del arroz (*Oryza sativa* L.) y la estabilidad varietal. Tesis de Doctorado. La Habana, Cuba
- 7. **Ali, A. A. y Abdel-Fattah, R. I.** (2006) Osmolytes-antioxidant behaviour in *Phaseolus vulgaris* and *Hordeum vulgare* whit brassinosteroid under salt stress. *Journal of Agronomy*, vol 5 p. 167-174
- 8. **Ali, B.; Hayat, S. y Ahmad, A.** (2007) 28-Homobrassinolide ameliorates the saline stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, vol 59 p. 217-223
- 9. **Ali, B.; Hayat, S.; Fariduddin, Q. y Ahmad, A.** (2008a) 24-Epibrassinolide protects against the stress generated by salinity and nickel in *Brassica juncea*. *Chemosphere* vol 72 p. 1387-1392
- 10. **Ali, Q.; Atar, H.-R. y Ashraf, M.** (2008b) Modulation of growth, photosynthetic capacity and water relations in salt stressed wheat plants by exogenously applied 24-epibrassinolide. *Plant Growth Regulation*, vol 56 p. 107-116
- 11. Almagro, L.; Gómez Ros, L. V.; Belchi-Navarro, S.; Bru, R.; Ros Barceló, A. y Pedreño, M. A. (2009) Class III peroxidases in plant defence reactions. *Journal of Experimental Botany*, vol 60 p. 377-390
- 12. **Alscher, R. G.; Erturk, N. y Heath, L. S.** (2002) Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, vol 53 p. 1331-1341
- 13. **Álvarez, A.; Baños , R. y Otero, L.** (2008) Salinidad y uso de aguas salinas para la irrigación de cultivos y forrajes en Cuba. *Ciencia y Tecnología Ganadera*, vol 2 p. 1-12
- 14. **Alyemeni, M. N.; Hayat, S.; Wijaya, L. y Anaj, A.** (2013) Foliar application of 28-homobrassinolide mitigates salinity stress by increasing the efficiency of photosynthesis in Brassica juncea. *Acta Botanica Brasilica*, vol 27 p. 502-505
- 15. **Anuradha, S. y Rao, S.** (2001) Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa L.*). *Plant Growth Regulation*, vol 33 p. 151-153
- 16. **Anuradha, S. y Rao, S.** (2003) Application of brassinosteroids to rice seeds (*Oryza sativa L.*) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increase nitrate reductase activity. *Plant Growth Regulation*, vol 40 p. 29-32
- 17. **Argentel, L.; González, L. M.; López, R. D. y López Aguilar, R. C.** (2013) Régimen hídrico y ajuste osmótico en variedades cubanas de trigo (*Triticum aestivum y T. durum*) cultivadas en condiciones de salinidad. *Cultivos Tropicales*, vol 34 p. 10-17
- 18. **Arnon, D. I.** (1949) Copper enzyme in isolated chloroplasts: Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, vol 24 p. 1-15

- 19. **Arora, A.; Sairam, R. K. y Srivastava, G. C.** (2002) Oxidative stress and antioxidative system in plants. *Current Science*, vol 82 p. 1227-1238
- 20. Arora, N.; Bhardwaj, R.; Sharma, P. y Arora, H. K. (2008) 28-homobrassinolide alleviates oxidative stress in salt treated maize (*Zea mays* L.) plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology.*, vol 20 p. 153-157
- 21. **Arosio, P. y Levi, S.** (2002) Ferritin, iron homeostasis, and oxidative damage. *Free Radical Biology and Medicine* vol 33 p. 457-463
- 22. **Asada, K.** (1992) Ascorbate peroxidase: A hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants. *Physiologia Plantarum*, vol 85 p. 235-241
- 23. **Ashraf, M. y Harris, P. J. C.** (2013) Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, vol 51 p. 163-190
- 24. **Azevedo-Neto, A. D.; Ptisco, J. T.; Eneas-Filho, J.; Abreu, C. E. B. y Gomez-Filho, E.** (2006) Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, vol 56 p. 87-94
- 25. **Babu, R. C.; Pathan, M. S.; Blum, A. y Nguyen, H. T.** (1999) Comparison of measurement methods of osmotic adjustment in rice cultivars. *Crop Science*, vol 39 p. 150-158
- 26. **Bahmani, K.; Ahmad Sadat Noori, S.; Darbandi, A. I. y Akbari, A.** (2015) Molecular mechanisms of plant salinity tolerance: a review. *Australian Journal of Crop Science*, vol 9 p. 321-336
- 27. Balal, R. M.; Khan, M. M.; Shahid, M. A.; Mattson, N. S.; Abbas, T.; Ashfaq, M.; Garcia-Sanchez, F.; Ghazanfer, U.; Gimeno, V. y Iqbal, Z. (2012) Comparative Studies on the Physiobiochemical, Enzymatic, and Ionic Modifications in Salt-tolerant and Salt-sensitive Citrus Rootstocks under NaCl Stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol 137 p. 86-95
- 28. **Bates, L. S.; Waldren, R. P. y Teare, I. D.** (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*, vol 39 p. 205-207
- 29. **Behnamnia, M.** (2015) Protective Roles of Brassinolide on Tomato Seedlings under Drought Stress. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, vol 8 p. 455-462
- 30. Benavides, P. M.; Marconi, L. P.; Gallego, M. S.; Comba, E. M. y Tomaro, L. M. (2000) Relationship between antioxidant defence systems and salt-tolerance in *Solanum tuberosum*. Australian Journal of Plant Physiology vol 27 p. 273-278
- 31. **Beyer, W. F. y Fridovich, I.** (1987) Assaying for superoxide dismutase activity: some large consequences of minor changes in conditions. *Analytical Biochemistry* vol 161 p. 559-566
- 32. **Bouquin, T.; Meier, C.; Foster, R.; Nielsen, M. E. y Mundy, J.** (2001) Control of specific gene expression by gibberellin and brassinosteroid. *Plant Physiology*, vol 127 p. 450-458
- 33. **Bray**, **E.**; **Bailey-Serres**, **J.** y **Weretilnyk**, **E.** (2000) Responses to abiotic stresses *En*: B Buchanan, W Gruissem, R Jones, eds, Biochemistry & Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, pp 1158-1203
- 34. Caesar, K.; Elgass, K.; Chen, Z.; Huppenberger, P.; Witthöft, J.; Schleifenbaum, F.; Blatt, M. R.; Oecking, C. y Harter, K. (2011) A fast brassinolide-regulated response pathway in the plasma membrane of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal* vol 66 p. 528-540
- 35. Canales, E.; Coll, Y.; Hernández, I.; Portieles, R.; Rodríguez García, M.; López, Y.; Aranguren, M.; Alonso, E.; Delgado, R.; Luis, M.; Batista, L.; Paredes, C.; Rodríguez, M.; Pujol, M.; Ochagavia, M. E.; Falcón, V.; Terauchi, R.; Matsumura, H.; Ayra-Pardo, C.; Llauger, R.; Pérez, M. C.; Núñez, M.; Borrusch, M. S.; Walton, J. D.; Silva, Y.; Pimentel, E.; Borroto, C. y Borrás-Hidalgo, O. (2016) "Candidatus Liberibacter asiaticus", Causal Agent of Citrus Huanglongbing, Is Reduced by Treatment with Brassinosteroids. *PLoS ONE*, vol 11 p. e0146223

- 36. Cao, F.; Liu, L.; Ibrahim, W.; Cai, Y. y Wu, F. (2013) Alleviating Effects of Exogenous Glutathione, Glycinebetaine, Brassinosteroids and Salicylic Acid on Cadmium Toxicity in Rice Seedlings (*Oryza Sativa*). *Agrotechnology*, vol 2 p. 107
- 37. Carlberg, I. y Mannervik, B. (1985) Glutathione reductase. *Methods in Enzymology*, vol 113 p.
- 38. Catterou, M.; Dubois, F.; Schaller, H.; Aubanelle, L.; Vilcot, B.; Sangwan-Norreel, B. S. y Sangwan, R. S. (2001a) Brassinosteroids, microtubules and cell elongation in *Arabidopsis thaliana*. I. Molecular, cellular and physiological characterization of the Arabidopsis *bul1* mutant, defective in the Δ7-sterol-C5-desaturation step leading to brassinosteroid biosynthesis. *Planta*, vol 212 p. 659-672
- 39. Catterou, M.; Dubois, F.; Schaller, H.; Aubanelle, L.; Vilcot, B.; Sangwan-Norreel, B. S. y Sangwan, R. S. (2001b) Brassinosteroids, microtubules and cell elongation in *Arabidopsis thaliana*.II. Effects of brassinosteroids on microtubules and cell elongation in the *bul1* mutant *Planta*, vol 212 p. 673-683
- 40. Caverzan, A.; Passaia, G.; Barcellos Rosa, S.; Werner Ribeiro, C.; Lazzarotto, F. y Margis-Pinheiro, M. (2012) Plant responses to stresses: Role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. *Genetics and Molecular Biology*, vol 35 p. 1011-1019
- 41. **Cerana, R.; Bonetti, A.; Marre, M. T.; Romani, G.; Lado, P. y Marre, E.** (1983) Effects of a brassinosteroid on growth and electrogenic proton extrusion in Azuki bean epicotyls. *Physiologia Plantarum*, vol 59 p. 23-27
- 42. **Cerana, R.; Lado, P.; Anastasia, M.; Ciuffreda, P. y Allevi, P.** (1984) Regulating effects of brassinosteroids and of sterols on growth and H⁺ secretion in maize roots. *Journal of Plant Physiology*, vol 114 p. 221-225
- 43. **CIAT** (2005) Centro Internacional de la Agricultura Tropical. Morfología de la planta de arroz. vol p. 16
- 44. Coll, F.; Jomarrón, I.; Robaina, C.; Alonso, E. y Cabrera, M. T. (1995) Polyhydroxyspirostanones as plant growth regulators. *PCT Int. Appl.*, vol W09713. 780 [C.A. 126, 343720] p.
- 45. Cui, L.; Zou, Z.; Zhang, J.; Zhao, Y. y Yan, F. (2015) 24-Epibrassinoslide enhances plant tolerance to stress from low temperatures and poor light intensities in tomato (*Lycopersicon esculentum Mill.*). Functional & Integrative Genomics, vol 16 p. 29-35
- 46. **Cha-um, S.; Charoenpanich, A.; Roytrakul, S. y Kirdmanee, C.** (2009) Sugar accumulation, photosynthesis and growth of two indica rice varieties in response to salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol 31 p. 477-486
- 47. **Cha-um, S.; K., S. y Kirdmanee, C.** (2007) Glycinebetaine accumulation, physiological characterizations and growth efficiency in salt-tolerant and salt-sensitive lines of indica rice (*Oryza sativa* L. ssp. indica) in response to salt stress. *Journal of Agronomy and Crop Science* vol 193 p. 157-166
- 48. **Chaiwanon, J. y Wang, Z. Y.** (2015) Spatiotemporal brassinosteroid signaling and antagonism with auxin pattern stem cell dynamics in Arabidopsis roots. *Current Biology*, vol 20 p. 1031-1042
- 49. **Chance, B. y Maehly, C.** (1955) Assay of catalase and peroxidases. *Methods in Enzymology* vol 11 p. 764-775
- 50. **Chelikani, P.; Fita, I. y Loewen, P. C.** (2004) Diversity of structures and properties among catalases. *Cell and Molecular Life Sciences*, vol 61 p. 192-208
- 51. **Chen, T. H. y Murata, N.** (2011) Glycine-betaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications *Plant, Cell and Environment*, vol 34 p. 2-20
- 52. **Chen, Z. y Gallie, D. R.** (2006) Dehydroascorbate reductase affects leaf growth, development, and function. *Plant Physiology*, vol 142 p. 775-787
- 53. Cheng, W.; Huang, Y.; Meng, C.; Zhang, N.; Zeng, H.; Ren, J.; Li, Y. y Sun, Y. (2015) Effect of Exogenous 24-Epibrassinolide on Salt Resistance of watermelon (*Citrullus*

- lanatus L.) under Salinity Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Advanced Design and Manufacturing Engineering (ICADME 2015), vol 39 p.
- 54. Chinnusamy, V. y Zhu, J.-K. (2003) Plant salt tolerance. *Topics in Current Genetics*, vol 4 p. 241-270
- 55. Choe, S.; Fujioka, S.; Noguchi, T.; Takatsuto, S.; Yoshida, S. y Feldmann, K. A. (2001) Overexpression of *DWARF4* in the brassinosteroid biosynthetic pathway results in increased vegetative growth and seed yield in *Arabidopsis*. *Plant Journal* vol 26 p. 573-582
- 56. Choudhury, F. K.; Rivero, R. M.; Blumwald, E. y Mittler, R. (2017) Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *The Plant Journal* vol 90 p. 856-867
- 57. **Dalton, D. A.; Russell, S. A.; Hanus, F. J.; Pascoe, G. A. y Evans, H. J.** (1986) Enzymatic reactions of ascorbate and glutathione that prevent peroxide damage in soybean root nodules. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* vol 83 p. 3811-3815
- 58. **Dalle-Donne, I.; Rossi, R.; Giustarini, D.; Milzani, A. y Colombo, R.** (2003) Protein carbonyl groups as biomarkers of oxidative stress. *Clinica Chimica Acta* vol 329 p. 23-38
- 59. **Das, T.; Meena, M.; Shukla, Y. M. y Verma, H. P.** (2014) Impact of brassinolide in physiological and biochemical attributes in rice under saline stress. *Agriculture for Sustainable Development* vol 2 p. 32-35
- 60. **Delauney, A. J. y Verma, D. P. S.** (1993) Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal*, vol 4 p. 215-223
- 61. Dell'Amico, J. M.; Domingo Miguel, R.; Pérez Pastor, A.; García, M.; Peñalver, M.; Villanueva, F. y Puerto, P. (2011) Relaciones hídricas y contenido iónico en plantas de mandarina ev Fortune durante un ciclo de sequía y recuperación en la etapa de rápido crecimiento del fruto. *Cultivos Tropicales*, vol 32 p. 30-41
- 62. **Demiral, T. y Turkan, I.** (2005) Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, vol 53 p. 247-257
- 63. **Divi, U. K.; Rahman, T. y Krishna, P.** (2016) Gene expression and functional analyses in brassinosteroid-mediated stress tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, vol 14 p. 419-432
- 64. **Dong, Y.; Wang, W.; Hu, G.; Chen, W.; Zhuge, Y.; Wang, Z. y He, M. R.** (2017) Role of exogenous 24-epibrassinolide in enhancing the salt tolerance of wheat seedlings. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, vol 17 p. 554-569
- 65. **Duan, D. Y.; Li, W. Q.; Liu, X. J.; Ouyang, H. y An, P.** (2007) Seed germination and seedling growth of *Suaeda salsa* under salt stress. *Annales Botanici Fennici*, vol 44 p.
- 66. **Durchan, M.; Tichý, J.; Litvín, R.; Šlouf, V.; Gardian, Z. y al., e.** (2012) Role of carotenoids in light-harvesting processes in an antenna protein from the chromophyte *Xanthonema debile*. *The Journal of Physical Chemistry B*, vol 116 p. 8880-8889
- 67. **Edreva, A.** (2005) Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: a submolecular approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol 106 p. 119-133
- 68. **Ekinci, M.; Yildirim, E. y Dursun, A.** (2012) Mitigation of salt stress in lettuce (*Lactuca sativa* L. var. Crispa) by seed and foliar 24-epibrassinolide treatments. *HortScience*, vol 47 p. 631-636
- 69. Eltayeb, A. E.; Kawano, N.; Badawi, G. H.; Kaminaka, H.; Sanekata, T.; Shibahara, T. y al., e. (2007) Over expression of monodehydroascorbate reductase in transgenic tobacco confersenhanced tolerance to ozone, salt and polyethylene glycol stresses. *Planta* vol 225 p. 1255-1264
- 70. **Eltelib, H. A.; Fujikawa, Y. y Esaka, M.** (2012) Overexpression of the acerola (*Malpighia glabra*) monodehydroascorbate reductase gene in transgenic tobacco plants results in increased ascorbate levels and enhanced tolerance to salt stress. *South African Journal of Botany* vol 78 p. 295-301
- 71. Eremina, M.; Unterholzner, S. J.; Rathnayake, A. I.; Castellanos, M.; Khan, M. y Kugler, K. G., et al. (2017) Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing

- tolerance of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A*, vol 113 p. E5982-E5991
- 72. Evers, J. B.; Vos, J.; Fournier, C.; Andrieu, B.; Chelle, M. y Struik, P. C. (2005) Towards a generic architectural model of tillering in *Gramineae*, as exemplified by spring wheat (*Triticum aestivum*). New Phytologist, vol 166 p. 801-812
- 73. **FAO** (2017) FAO Salt-affected-soils. En línea: http://www.fao.org/soils-portal/soil-management/management-of-some-problem-soils/salt-affected-soils. Consultado: 23/04/2018
- 74. **Fariduddin, Q.; Varshney, P.; Yusuf, M.; Ali, A. y Ahmad, A.** (2013) Dissecting the rol of Glycine betaine in plants under abiotis stress. *Plant Stress*, vol 7 p. 8-18
- 75. **Fariduddin, Q.; Yusuf, M.; Ahmad, I. y Ahmad, A.** (2014) Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses. *Biologia Plantarum*, vol 58 p. 9-17
- 76. Fini, A.; Guidi, L.; Giordano, C.; Baratto, M. C.; Ferrini, F.; Brunetti, C.; Calamai, L. y Tattini, M. (2014) Salinity stress constrains photosynthesis in Fraxinus ornus more when growing in partial shading than in full sunlight: consequences for the antioxidant defence system. *Annals of Botany* vol 114 p. 525-538
- 77. **Flowers, T. J. y Yeo, A. R.** (1981) Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *New Phytologist*, vol 81 p. 363-373
- 78. **Foyer, C. H. y Noctor, G.** (2009) Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications. *Antioxidants and Redox Signaling*, vol 11 p. 861-905
- 79. **Foyer, C. H. y Noctor, G.** (2011) Ascorbate and glutathione: The heart of the redox hub. *Plant Physiology*, vol 155 p. 12-18
- 80. **Fridman, Y. y Savaldi-Goldstein, S.** (2013) Brassinosteroids in growth control: How, when and where. *Plant Science* vol 209 p. 24-31
- 81. **Fry, S. C.** (2004) Primary cell wall metabolism: tracking the careers of wall polymers in living plant cells. *New Phytologist*, vol 161 p. 641-675
- 82. Fu, F. Q.; Mao, W. H.; Shi, K.; Zhou, Y. H.; Asami, T. y Yu, J. Q. (2008) A role of brassinosteroids in early fruit development in cucumber. *Journal of Experimental Botany*, vol 59 p. 2299-2308
- 83. **Fukaki, H. y Tasaka, M.** (2009) Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Molecular Biology*, vol 69 p. 437-449
- 84. Furdi, F.; Velicevici, G.; Petolescu, C. y Popescu, S. (2013) The effect of salt stress on chlorophyll content in several Romanian tomato varieties. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*, vol 17 p. 363-367
- 85. Gao, X.-P.; Pan, Q.-H.; Li, M.-J.; Zhang, L.-Y.; Wang, X.-F.; Shen, Yuan-Yue; Lu, Y.-F.; Chen, S.-W.; Liang, Z. y Zhang, D.-P. (2004) Abscisic Acid is Involved in the Water Stress-Induced Betaine Accumulation in Pear Leaves. *Plant and Cell Physiology*, vol 45 p. 742-750
- 86. **Garcia-Plazaola, J. I.; Esteban, R.; Fernandez-Marin, B.; Kranner, I. y Porcar-Castell, A.** (2012) Thermal energy dissipation and xanthophyll cycles beyond the Arabidopsis model. *Photosynthesis Research*, vol 113 p. 89-103
- 87. García, A.; Rodríguez, T.; Héctor, E. y Núñez, M. (2005) Efecto del análogo de brasinoesteroide MH-5 en el crecimiento del arroz (*Oryza sativa* L.) en condiciones de déficit hídrico. *Cultivos Tropicales*, vol 26 p. 87-91
- 88. García, A. B.; Engler, J.; lyer, S.; Cerats, T.; Van Montagu, M. y Caplan, A. B. (1997)
 Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice. *Plant Physiology*, vol 115 p. 159-169
- 89. **García, J. A.; Gallego, M. C.; Serrano, A. y Vaquero, J. M.** (2007) Trends in block-seasonal extreme rainfall over the Iberian Peninsula in the second half of the twentieth century. *Journal of Climate*, vol 20 p. 113-130

- 90. **Gaxiola, R. A.; Li, J.; Undurraga, S.; Dang, V.; Allen, G. J.; Alper, S. L. y Fink, G. R.** (2001) Drought- and salt-tolerant plants result from overexpression of the AVP1 H⁺-pump *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, vol 98 p. 11444-11449
- 91. **Gharsallah, C.; Fakhfakh, H.; Grubb, D. y Gorsane, F.** (2016) Effect of salt stress on ion concentration, proline content, antioxidant enzyme activities and gene expression in tomato cultivars. *AoB PLANTS*, vol 8 p. 1-21
- 92. **Gill, S. S. y Tuteja, N.** (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol 48 p. 909-930
- 93. **Giri, J.** (2011) Glycinebetaine and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling & Behavior*, vol 6 p. 1746-1751
- 94. Goda, H.; Shimada, Y.; Asami, T.; Fujioka, S. y Yoshida, S. (2002) Microarray analysis of brassinosteroid-regulated genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, vol 130 p. 1319-1334
- 95. Golldack, D.; Quigley, F.; Michalowski, C. B.; Kamasani, U. R. y Bohnert, H. J. (2003) Salinity stress-tolerant and -sensitive rice (*Oryza sativa* L.) regulate AKT1-type potassium channel transcripts differently. *Plant Molecular Biology*, vol 51 p. 71-81
- 96. **Gomez-Cadena, A., et al.** (2001) Alteraciones en la fisiología de los citricos inducidas por salinidad. *Levante Agrícola*, vol 356 p. 187-193
- 97. **Gong, D.; Guo, Y.; Schumaker, K. S. y Zhu, J. K.** (2004) The SOS3 family of calcium sensors and SOS2 family of protein kinases in *Arabidopsis. Plant Physiology*, vol 134 p. 919-926
- 98. González-García, M.-P.; Vilarrasa-Blasi, J.; Zhiponova, M.; Divol, F.; Mora-García, S.; Russinova, E. y Caño-Delgado, A. I. (2011) Brassinosteroids control meristem size by promoting cell cycle progression in *Arabidopsis* roots. *Development*, vol 138 p. 849-859
- 99. **González, J.; Córdova, A.; Aragón, C. E.; Pina, D.; Rivas, M. y Rodríguez, R.** (2005) Effect of an analogue of brassinosteroid on FHIA-18 plantlets exposed to thermal stress. *Infomusa* vol 14 p. 18-21
- 100. **González, L. M.** (2000) Extent, cause and management of salt affected soils in Cuba FAO. Newsletter on Sustainable Productive Use of Salt Affected Habitats, vol 4 p. 8-11
- 101. **González, L. M.** (2001) Apuntes sobre la fisiología de las plantas cultivadas bajo estrés de salinidad. *Cultivos Tropicales*, vol 23 p. 47-57
- 102. **González, M. C.; Pérez, N. y Cristo, E.** (2009) Gines: primer mutante de arroz obtenido a partir de la irradiación con protones. *Cultivos Tropicales*, vol 30 p. 59
- 103. González, S.; Diosdado, E.; Rodríguez, J.; Román, M. I.; Garbey, P.; Coll, D.; Benítez, D.; Abreu, C.; Echemendía, D.; Ramírez, I.; Ferro, N. y Coll, F. (1998) Actividad Biológica de nuevos biorreguladores de las plantas. *Revista Biología*, vol 12 p. 28-34
- 104. **Gossett , D. R.; Millhollon, E. P. y Lucas, M. C.** (1994) Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton. *Crop Science*, vol 34 p. 706-714
- 105. **Grieve, C. M. y Grattan, S. R.** (1983) Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant and Soil* vol 70 p. 303-307
- 106. Grove, M. D.; Spencer, G. F.; Rohwedder, W. K.; Mandava, N.; Worley, J. F.; Warthen, J. D.; Steffens, G. L.; Flippen-Anderson, J. L. y Cook, J. C. (1979) Brassinolide, a plant growth promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. *Nature*, vol 281 p. 216-217
- 107. **Gupta, B. y Huang, B.** (2014) Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization. *International Journal of Genomics*, vol 2014 p. 1-18
- 108. **Haghjou, M. M.; Shariati, M. y Smirnoff, N.** (2009) The effect of acute high light and low temperature stresses on the ascorbate-glutathione cycle and superoxide dismutase activity in two *Dunaliella salina* strains. *Physiologia Plantarum*, vol 135 p. 272-280
- 109. Hakim, M. A.; Juraimi, A. S.; Hanafi, M. M.; Ismail, M. R.; Rafii, M. Y.; Islam, M. M. y Selamat, A. (2014) The effect of salinity on growth, ion accumulation and yield of rice varieties. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, vol 24 p. 874-885

- 110. **Hamilton, E. W. y Heckathorn, S. A.** (2001) Mitochondrial adaptations to NaCl. Complex I is protected by anti-oxidants and small heat shock proteins, whereas complex II is protected by proline and betaine. *Plant Physiology*, vol 126 p. 1266-1274
- 111. **Hare**, **P. D.** y Cress, **W. A.** (1997) Metabolic implications of stress-induced proline accumulations in plants. *Plant Growth Regulation*, vol 21 p. 79-103
- 112. **Harpreet, K.; Sirhindi, G. y Bhardwaj, R.** (2015) Alteration of antioxidant machinery by 28-homobrassinolide in *Brassica juncea* L. under salt stress. *Advances in Applied Science Research*, vol 6 p. 166-172
- 113. **Hartung, W.; Sauter, A. y Hose, E.** (2002) Abscisic acid in the xylem: where does it comes from, where does it goes to? *Journal of Experimental Botany*, vol 53 p. 27-32
- 114. **Haubrick, L. L. y Assmanns, M.** (2006) Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles. *Plant, Cell and Environment*, vol 29 p. 446-457
- 115. **Hernández, A.; Pérez, J. M.; Bosch, D. y Castro, N.** (2015) Clasificación de los suelos de Cuba 2015. Ediciones INCA, Cuba
- 116. Hernández, J. A.; Corpas, F. J.; Gomez, M.; L.A., D. R. y Sevilla, F. (1993) Salt-induced oxidative stress mediated by activated oxygen species in pea leaf mitochondria. *Physiologia Plantarum*, vol 89 p. 103-110
- 117. **Hiraga, S.; Sasaki, K.; Ito, H.; Ohashi, Y. y Matsui, H.** (2001) A large family of class III plant peroxidases *Plant and Cell Physiology*, vol 42 p. 462-468
- 118. **Hisyam, B.; Alam, M. A.; Namah, N. y Jahan, M. S.** (2017) Roles of glycine betayne on antioxidants and gene function in rice plants under water stress. *Asian Journal of Plant Sciences*, vol 16 p. 132-140
- 119. Hodges, M. D.; DeLong, J. M.; Forney, C. F. y Prange, R. K. (1999) Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, vol 207 p. 604-611
- 120. **Hossain, M. A.; Nakano, Y. y Asada, K.** (1984) Monodehydroascorbate reductase in spinach chloroplasts and its participation in regeneration of ascorbate for scavenging hydrogen peroxide. *Plant and Cell Physiology*, vol 25 p. 385-395
- 121. Hu, W.-h.; Yan, X.-h.; Xiao, Y.-a.; Zeng, J.-j.; Qi, H.-j. y Ogweno, J. O. (2013) 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum* annuum. Scientia Horticulturae, vol 150 p. 232-237
- 122. **Hu, Y. X.; Bao, F. y Li, J. Y.** (2000) Promotive effect of brassinosteroids on cell division involves a distinct *CycD3*-induction pathway in *Arabidopsis. Plant Journal*, vol 24 p. 693-701
- 123. **Hussain, M.; Ahmad, S.; Hussain, S.; Lal, R.; Ul-Allah, S. y Nawaz, A.** (2017) Rice in Saline Soils: Physiology, Biochemistry, Genetics, and Management. *Advances in Agronomy*, vol 148 p. 231-287
- 124. **Igarashi, Y.; Yoshiba, Y.; Sanada, Y.; Yamaguchi-Shinozaki, K. y Wada, K.** (1997) Characterization of the gene for Δ1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and correlation between the expression of the gene and salt tolerance in *Oryza sativa* L. *Plant Molecular Biology* vol 33 p. 857–865
- 125. **Iglesias**, **L.** (1994) Revisión sobre diversos aspectos relacionados con la tolerancia al estrés de calor en plantas. *Cultivos Tropicales*, vol 15 p. 99-107
- 126. **HArroz** (2004) Instituto de Investigaciones del Arroz. Fisiología de la planta de arroz. Curso a distancia en Revista de ANAP. vol p. 33 p.
- 127. **Ikekawa, N. y Zhao, Y. J.** (1991) Application of 24-epibrassinolide in agriculture. *En:* HG Culter, T Yokota, G Adam, eds, Brassinosteroids: Chemistry, Biochemistry and Applications. American Chemical Society Washington DC, pp 280-291
- 128. **IPCC** (2016) Climate Change: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *En*, University Press, Cambridge

- 129. **IRRI** (2002) Standard evaluation system for rice. *En.* International Rice Research Institute, Los Baños, Manila, Philippines
- 130. **Jaffuel, S. y Dauzat, J.** (2005) Synchronism of leaf and tiller emergence relative to position and to main stem development stage in a rice cultivar. *Annals of Botany*, vol 95 p. 401-412
- 131. **Jamil, M. y Rha, E. S.** (2013) NaCl Stress-Induced Reduction in Growth, Photosynthesis and Protein in Mustard. *Journal of Agricultural Science*, vol 5 p. 114-127
- 132. **Jiang, Y. P.; Cheng, F.; Zhou, Y. H.; Xia, X. J.; Mao, W. H.; Shi, K.; Chen, Z. X. y Yu, J. Q.** (2012a) Brassinosteroid-induced CO₂ assimilation is associated with increased stability of redox-sensitive photosynthetic enzymes in the chloroplasts in cucumber plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, vol 426 p. 390-394
- 133. **Jiang, Y. P.; Cheng, F.; Zhou, Y. H.; Xia, X. J.; Mao, W. H.; Shi, K.; Chen, Z. X. y Yu, J. Q.** (2012b) Hydrogen peroxide functions as a secondary messenger for brassinosteroids-induced CO₂ assimilation and carbohydrate metabolism in *Cucumis sativus. Journal of Zhejiang University-SCIENCE B (Biomedicine & Biotechnology)*, vol 13 p. 811-823
- 134. **Jimenez, A.; Hernandez, J. A.; del Rio, L. A. y Sevilla, F.** (1997) Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea leaves. *Plant Physiology* vol 114 p. 275-284
- 135. **Kagale, S.; Divi, U. K.; Krochko, J. E.; Keller, W. A. y Krishna, P.** (2007) Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses. *Planta* vol 225 p. 353-364
- 136. **Kao, C. H.** (2015) Role of glutathione in abiotic stress tolerance of rice plants. *Journal of Taiwan Agricultural Research*, vol 64 p. 167-176
- 137. **Karlidag, H.; Yildirim, E. y Turan, M.** (2011) Role of 24-epibrassinolide in mitigating the adverse effects of salt stress on stomatal conductance, membrane permeability, and leaf water content, ionic composition in salt stressed strawberry (*Fragaria*×*ananassa*) *Scientia Horticulturae*, vol 130 p. 133-140
- 138. **Katayama**, T. (1995) Physiology and biology in flower bud differentiation. *En:* T Matsuo, K Kumazawa, R Ishii, K Ishihara, H Hirata, eds, Science of the rice plant, Vol two Physiology. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo, pp 66-96
- 139. Kauschmann, A.; Jessop, A.; Konca, C.; Szekeres, M.; Willmitzer, L. y Altmann, T. (1996)
 Genetic evidence for an essential role of brassinosteroids in plant development. *Plant Journal*, vol 9 p. 701-713
- 140. **Kavitha, K.; George, S.; Venkataraman, G. y Parida, A.** (2010) A salt-inducible chloroplastic monodehydroascorbate reductase from halophyte *Avicennia marina* confers salt stress tolerance on transgenic plants. *Biochimie*, vol 92 p. 1321-1329
- 141. **Khan, M. H. y Panda, S. K.** (2002) Induction of oxidative stress in roots of Oryza sativa L. in response to salt stress. *Biologia Plantarum*, vol 45 p. 625–627
- 142. **Khan, M. H. y Panda, S. K.** (2008) Alterations in root lipid peroxidation and antioxidative responses in two rice cultivars under NaCl-salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol 30 p. 81-89
- 143. **Khatoon, H.; Singh, A.; Ahmad, F. y Kamal, A.** (2017) Brassinosteroids An Essential Steroidal Regulator: Its Structure, Synthesis and Signaling in Plant Growth and Development- A Review. *International Journal of Current Research in Biosciences and Plant Biology*, vol 4 p. 88-96
- 144. **Khripach, V.; Zhabinskii, V. y De Groot, A.** (1999) Brassinosteroids. A new Class of Plant Hormones. Academic Press, New York
- 145. **Kibria, M. G.; Hossain, M.; Murata, Y. y Hoque, M. A.** (2017) Antioxidant Defense Mechanisms of Salinity Tolerance in Rice Genotypes. *Rice Science*, vol 24 p. 155-162
- 146. Kim, S. K.; Chang, S. C.; Lee, E. J.; Chung, W. S.; Kim, Y. S.; Hwang, S. y Lee, J. S. (2000) Involvement of brassinosteroids in the gravitropic response of primary root of maize *Plant Physiology*, vol 123 p. 997-1004

- 147. **Kishor, P. B.; Hong, Z.; Miau, G. H.; Hu, C. y Verma, D. P. S.** (1995) Overexpression of (delta) Pyrroline-5-Carboxylate synthetase increase proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiology*, vol 108 p. 1387-1394
- 148. **Kiyosue, T.; Yoshiba, Y.; Yamagushi-Shinosaki, K. y Shinosaki, K.** (1996) A nuclear gen encoding mitochondrial proline dehydrogenase, an enzyme involved in proline metabolism, is upregulated by proline but downregulated by dehydration in *Arabidopsis. Plant Cell*, vol 8 p. 1323-1335
- 149. Koka, C. V.; Cerny, R. E.; Gardner, R. G.; Noguchi, T.; Fujioka, S.; Takatsuto, S.; Yoshida, S. y Clouse, S. D. (2000) A putative role for the tomato genes DUMPY and CURL-3 in brassinosteroid biosynthesis and response. *Plant Physiology*, vol 122 p. 85-98
- 150. **Kolukisaoglu, U.; Weinl, S.; Blazevic, D.; Batistic, O. y Kudla, J.** (2004) Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the Arabidopsis and rice CBL-CIPK signaling networks. *Plant Physiology*, vol 134 p. 43-58
- 151. **Kong-ngern, K.; Bunnag, S. y Theerakulpisut, P.** (2012) Proline, hydrogen peroxide, membrane stability and antioxidant enzyme activity as potential indicators for salt tolerance in rice (*Oryza sativa L.*). *International Journal of Botany*, vol 8 p. 54-65
- 152. König, J.; Baier, M.; Horling, F.; Kahmann, U.; Harris, G.; Schürmann, P. y Dietz, K. J. (2002) The plant-specific function of 2-Cys peroxiredoxin-mediated detoxification of peroxides in the redox hierarchy of photosynthetic electron flux. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, vol 99 p. 5738-5743
- 153. **Kuppusamy, K. T.; Chen, A. Y. y Nemhauser, J. L.** (2009) Steroids are required for epidermal cell fate establishment in *Arabidopsis* roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, vol 106 p. 8073-8076
- 154. Lascano, H. R.; Gomez, L. D.; Casano, L. M. y Trippi, V. S. (1999) Wheat chloroplastic glutathione reductase activity is regulated by the combined effect of pH, NADPH and GSSG. *Plant & Cell Physiology*, vol 40 p. 683–690
- 155. Lee, K. S.; Choi, W. Y.; Ko, J. C.; Kim, T. S. y Gregorio, G. B. (2003) Salinity tolerance of japonica and indica rice (*Oryza sativa* L.) at the seedling stage. *Planta*, vol 216 p. 1043-1046
- 156. **LeMartret, B.; Poage, M.; Shiel, K.; Nugent, G. D. y Dix, P. J.** (2011) Tobacco chloroplast transformants expressing genes encoding dehydroascorbate reductase, glutathione reductase, and glutathione-S-transferase, exhibit altered antioxidant metabolism and improved abiotic stress tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, vol 9 p. 661-673
- 157. Leterrier, M.; Corpas, F. J.; Barroso, J. B.; Sandalio, L. M. y del Rio, L. A. (2005)
 Peroxisomal Monodehydroascorbate Reductase. Genomic clone characterization and functional analysis under environmental stress conditions. *Plant Physiology*, vol 138 p. 2111-2123
- 158. Lin, C. C. y Kao, C. H. (2001) Cell wall peroxidase against ferulic acid, lignin, and NaCl-reduced root growth of rice seedlings. *Journal of Plant Physiology* vol 158. p. 667-671
- 159. **Liszkay, A.; Kenk, B. y Schopfer, P.** (2003) Evidence for the involvement of cell wall peroxidase in the generation of hydroxyl radicals mediating extension growth. *Planta*, vol 217 p. 658-667
- 160. Liu, J.; Zhang, D.; Sun, X.; Ding, T.; Lei, B. y Zhang, C. (2017) Structure-Activity Relationship of Brassinosteroids and Their Agricultural Practical Usages. *Steroids*, vol 124 p. 1-17
- 161. Liu, L.; Shao, Z.; Zhang, M. y Wang, Q. (2015) Regulation of Carotenoid Metabolism in Tomato. *Molecular Plant*, vol 8 p. 28-39
- 162. Lunde, C.; Baumann, U.; Shirley, N. J.; Drew, D. P. y Fincher, G. B. (2006) Gene structure and expression pattern analysis of three monodehydroascorbate reductase (MDHAR) genes in *Physcomitrella patens*: implications for the evolution of the MDHAR family in plants. *Plant Molecular Biology*, vol 60 p. 259-275

- 163. Lutts, S.; Kinet, J. M. y Bouharmont, J. (1996) Ethylene production by leaves of rice *Oryza sativa* L. in relation to salinity tolerance and exogenous putrescine application. *Plant Science*, vol 116 p. 15-25
- 164. Lutts, S.; Majerus, V. y Kinet, J. M. (1999) NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiologia Plantarum* vol 105 p. 450–458
- 165. Marquardt, D.; Williams, J. A.; Kučerka, N.; Atkinson, J.; Wassall, S. R. y al., e. (2013) Tocopherol activity correlates with its location in a membrane: a new perspective on the antioxidant vitamin E. *Journal of the American Chemical Society*, vol 135 p. 7523-7533
- 166. Martínez-Atienza, J.; Jiang, X.; Garciadeblas, B.; Mendoza, I.; Zhu, J. K.; Pardo, J. M. y Quintero, F. J. (2007) Conservation of the Salt Overly Sensitive pathway in rice. *Plant Physiology*, vol 143 p. 1001-1012
- 167. Martínez-Ballesta, M. C.; Silva, C.; López-Berenguer, C.; Cabañero, F. J. y Carvajal, M. (2006) Plant aquaporins: new perspectives on water and nutrient uptake in saline environment. *Plant Biology*, vol 8 p. 535-546
- 168. **Mattos, L. M. y Moretti, C. L.** (2015) Oxidative Stress in Plants Under Drought Conditions and the Role of Different Enzymes. *Enzyme Engineering*, vol 5 p. 136-142
- 169. **Mazorra, L. M.** (2009) Los brasinoesteroides y su relación con la tolerancia de plántulas de tomate (Solanum lycopersicum L.) ante el choque por temperatura alta. Tesis de Doctorado. Universidad de la Habana, La Habana
- 170. **Meloni, D. A.; Oliva, M. A.; Martinez, C. A. y Cambraia, J.** (2003) Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, vol 49 p. 69-76
- 171. **Meudt, W. J.; Thompson, M. J. y Bennett, H. W.** (1983) Investigations on the mechanism of the brassinosteroid response. III. Techniques for potential enhancement of crop production. *Proceedings Plant Growth Regulation Society of America*, vol 10 p. 312
- 172. **Mhamdi, A.; Queval, G.; Chaouch, S.; Vanderauwera, S.; Van Breusegem, F. y Noctor, G.** (2010) Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models. *Journal of Experimental Botany*, vol 61 p. 4197-4220
- 173. **Mir, B. A.; Khan, T. A. y Fariduddin, Q.** (2015) 24-epibrassinolide and spermidine modulate photosynthesis and antioxidant systems in *Vigna radiata* under salt and zinc stress *International Journal of Advanced Research* vol 3 p. 592-608
- 174. **Mittova, V.; Guy, M.; Tal, M. y Volokita, M.** (2004) Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt tolerant tomato species *Lycopersicon pennelli. Journal of Experimental Botany*, vol 55 p. 1105–1113
- 175. Miyazawa, Y.; Nakajima, N.; Abe, T.; Sakai, A.; Fujioka, S.; Kawano, S.; Kuroiwa, T. y Yoshida, S. (2003) Activation of cell proliferation by brassinolide application in tobacco BY-2 cells: effects of brassinolide on cell multiplication, cell-cycle-related gene expression, and organellar DNA contents. *Journal of Experimental Botany* vol 54 p. 2669-2678
- 176. **Moharramnejad, S.; Sofalian, O.; Valizadeh, M.; Asgari, A. y Shiri, M.** (2015) Proline, glycine betaine, total phenolics and pigment contents in response to osmotic stress in maize seedlings. *Journal of Bioscience and Biotechnology*, vol p. 313-319
- 177. **Möller, I. M.; Jensen, P. E. y Hansson, A.** (2007) Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology* vol 58 p. 459-481
- 178. **Moradi, F. y Ismail, A. M.** (2007) Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Annals of Botany*, vol 99 p. 1161-1173
- 179. **Morales, D.; Bolarín, M. C. y Cayuela, E.** (2006) Respuesta de plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) a la aplicación de diferentes niveles de NaCl. I. Crecimiento y relaciones hídricas. *Cultivos Tropicales*, vol 27 p. 27-32

- 180. **Morales, D.; Bolarín, M. C. y Cayuela, E.** (2008) Respuesta de plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) de la variedad LP-7 a la aplicación de diferentes niveles de NaCl. II. Iones inorgánicos y orgánicos. *Cultivos Tropicales*, vol 29 p. 59-62
- 181. Morales, D.; Rodríguez, P.; Dell'Amico, J. M.; Torrecillas, A. y Sánchez-Blanco, M. d. J. (2010) Efecto del estrés por NaCl en el crecimiento y las relaciones hídricas en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) durante el período vegetativo. *Cultivos Tropicales*, vol 31 p. 76-81
- 182. Morales, D.; Rodríguez, P.; Sánchez-Blanco, M. J. y Torrecillas, A. (2004) Efecto del estrés por NaCl en el crecimiento y las relaciones hídricas de diferentes variedades de arroz (*Oryza sativa* L.). *Cultivos Tropicales*, vol 25 p. 11-16
- 183. **Morales, M. y Ros-Barceló, A.** (1997) A basic peroxidase isoenzyme from vacuoles and cell walls of *Vitis vinifera*. *Phytochemistry*, vol 45 p. 229-232
- 184. Morillon, R.; Catterou, M.; Sangwan, R. S.; Sangwan, B. S. y Lassalles, J. P. (2001)
 Brassinolide may control aquaporin activities in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, vol 212 p. 199-204
- 185. Moriwaki, T.; Yamamoto, Y.; Aida, T.; Funashi, T.; Shishido, T.; Asada, M.; Prodhan, S. H.; Komanine, A. y Motohashi, T. (2007) Overexpression of the *Escherichia coli* catalase katE, enhances tolerance to salinity stress in the transgenic indica rice cultivar, BR5. *Plant Biotechnology Reports*, vol 2 p. 41-46
- 186. **Moud, A. M. y Maghsoudi, K.** (2008) Salt stress effects on respiration and growth of germinated seeds of different wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *World Journal of Agricultural Sciences*, vol 4 p. 351-358
- 187. **Munns, R.** (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment,* vol 25 p. 239-250.
- 188. **Munns, R. y Tester, M.** (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, vol 59 p. 651-681
- 189. **Müssig, C.; Biesgen, C.; Lisso, J.; Uwer, U.; Weiler, E. y Altmann, T.** (2000) A novel stress-inducible 12-oxophytodienoate reductase from *Arabidopsis thaliana* provides a potential link between brassinosteroid-action and jasmonic-acid synthesis. *Plant Physiology*, vol 157 p. 143-152
- 190. **Nafie, E. M.; Khalfallah, A. A. y Mansur, R. M.** (2015) Syndrome effects of NaCl and Epibrassinolide on certain molecular and biochemical activities of salt-sensitive *Phaseolus vulgaris* cv. Brunco L. grown under in vitro condition. *Life Science Journal* vol 12 p. 119-136
- 191. **Nakano, Y. y Asada, K.** (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, vol 22 p. 867-880
- 192. Negrao, S.; Courtois, B.; Ahmadi, N.; Abreu, I.; Saibo, N. y Oliveira, M. M. (2011) Recent Updates on Salinity Stress in Rice: From Physiological to Molecular Responses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, vol 30 p. 329-377
- 193. **Negrao, S.; Schmockel, S. M. y Tester, M.** (2017) Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany* vol 119 p. 1-11
- 194. Noctor, G.; Mhamdi, A.; Chaouch, S.; Han, Y.; Neukerman, J.; Marquez-Garcia, B.; Queval, G. y Foyer, C. H. (2012) Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant, Cell and Environment*, vol 35 p. 454-484
- 195. **Nomura, T.; Ueno, M.; Yamada, Y.; Takatsuto, S.; Takeuchi, Y. y Yokota, T.** (2007) Roles of brassinosteroids and related *m*RNAs in pea seed growth and germination. *Plant Physiology*, vol 143 p. 1680-1688
- 196. Norma Cubana de Salinidad (2010). *En:* NORMA CUBANA: Calidad del suelo-Evaluación de la afectación por salinidad. Oficina Nacional de Normalización, Vol 776

- 197. **Nortes, P. A.** (2008) Respuesta agronómica y fisiológica del almendro al riego deficitario. Indicadores de estrés hídrico. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Cartagena, España
- 198. **Nounjan, N. y Theerakulpisut, P.** (2012) Effects of exogenous proline and trehalose on physiological responses in rice seedlings during salt-stress and after recovery. *Plant, Soil and Environment*, vol 58 p. 309-315
- 199. **Nuñez, M.** (2000) Análogos de brasinoesteroides cubanos como biorreguladores en la agricultura. *Informe final de Proyectos de Investigaciones. Código 00300047. PNCT. Biotecnología Agrícola. CITMA. La Habana*, vol p.
- 200. **Nuñez, M.** (2013) Análogos de brasinoesteroides, nuevos productos para la agricultura. Editorial Académica Española España
- 201. **Núñez, M.** (2003) Synthesis and practical applications of brassinosteroid analogs. *En:* Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity. Kluwer Academic Publishers, Netherlands
- 202. **Núñez, M.; Mazorra, L. M.; Martínez, L.; González, M. C. y Robaina, C.** (2006) Influencia de la 24-epibrasinólida y un análogo espirostánico de brasinoesteroides en el crecimiento de plántulas de dos variedades de arroz (*Oryza sativa* L.) en medio salino. *Cultivos Tropicales*, vol 27 p. 75-82
- 203. **Núñez, M.; Mazorra, L. M.; Martínez, L.; González, M. C. y Robaina, C.** (2007) Análogos de brasinoesteroides revierten parcialmente el impacto del estrés salino en el crecimiento inicial de las plántulas de dos genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.). *Cultivos Tropicales*, vol 28 p. 95-99
- 204. Núñez, M.; Mazzafera, P.; Mazorra, L. M.; Siquiera, W. J. y Zullo, M. A. T. (2003-2004) Influence of a brassinosteroid analogue on antioxidant enzymes in rice grown in culture medium with NaCl. *Biologia Plantarum*, vol 47 p. 67-70
- 205. **Núñez, M.; Pérez, G.; Martínez, L.; Reyes, Y. y Coll, Y.** (2016) Análogos espirostánicos de brasinoesteroides estimulan el crecimiento de plántulas de arroz (*Oryza sativa* L.) cv. INCA LP-7 sometidas a estrés por NaCl. *Cultivos Tropicales*, vol 37 p. 152-159
- 206. **Núñez, M.; Reyes, Y.; Rosabal, L.; Martínez, L.; González, M. C. y Pieters, A.** (2013) Brasinoesteroides y sus análogos estimulan el crecimiento de plántulas de dos genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.) en medio salino. *Cultivos Tropicales*, vol 34 p. 74-80
- 207. Oh, M.; Romanow, W. G.; Smith, R. C.; Zamski, E.; Sasse, J. y Clouse, S. D. (1998) Soybean BRU1 encodes e functional xyloglucan endotransglycosylase that is highly expressed in inner epicotyl tissue during brassinosteroid-promoted elongation. *Plant Cell Physiology*, vol 39 p. 124-130
- 208. Ohta, M.; Guo, Y.; Halfter, U. y Zhu, J. K. (2003) A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, vol 100 p. 11771-11776
- 209. **ONEI** (2016a) Anuario Estadístico de Cuba: Agricultura, Ganadería, Silvicultura y Pesca. *Oficina Nacional de Estadística e Información* vol p.
- 210. **ONEI** (2016b) Anuario Estadístico de Cuba: Medio Ambiente. *Oficina Nacional de Estadística e Información*, vol p.
- 211. Oono, Y.; Seki, M.; Nanjo, T.; Narusaka, M.; Fujita, M.; Satoh, R.; Satou, M.; Sakurai, T.; Ishida, J.; Akiyama, K.; Iida, K.; Maruyama, K.; Satoh, S.; Yamaguchi-Shinozaki, K. y Shinozaki, K. (2003) Monitoring expression profiles of Arabidopsis gene expression during rehydration process after dehydration using ca. 7000 full-length cDNA microarray. Plant Journal vol 34 p. 868-887
- 212. Ortega, P.; Rodés, R.; Ortega, E.; Fernández, L.; Diez, M. y García, V. (2003) Efecto de un brasinoesteroide sintético (DAA-6) sobre el crecimiento del vástago y las raíces de la caña de azúcar. Revista CENIC Ciencias Biológicas vol 34 p. 67-72

- 213. Özdemir, F.; Bor, M.; Demiral, T. y Turkan, I. (2004) 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 Regulation* vol 42 p. 203-211
- 214. **Panda, S. K. y Khan, M. H.** (2003) Salt stress influences lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of an indica rice (*Oryza sativa L*). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, vol 9 p. 273-278
- 215. Pandey, P.; Singh, J.; Achary, V. M. M. y Reddy, M. K. (2015) Redox homeostasis via gene families of ascorbate-glutathione pathway. *Frontiers in Environmental Science*, vol 3 p. 25
- 216. Pandey, S.; Fartyal, D.; Agarwal, A.; Shukla, T.; James, D.; Kaul, T.; Negi, Y. K.; Arora, S. y Reddy, M. K. (2017) Abiotic Stress Tolerance in Plants: Myriad Roles of Ascorbate Peroxidase. *Frontiers in Plant Science*, vol 8 p. 581
- 217. **Pang, C.-H. y Wang, B.-S.** (2010) Role of Ascorbate Peroxidase and Glutathione Reductase in Ascorbate–Glutathione Cycle and Stress Tolerance in Plants. *En:* NA Anjum, *e al.*, eds, Ascorbate-Glutathione Pathway and Stress Tolerance in Plants. Springer Science+Business Media B.V. 2010
- 218. Park, A. K.; Kim, I.-S.; Do, H.; Jeon, B. W.; Lee, C. W.; Roh, S. J.; Shin, S. C.; Park, H.; Kim, Y.-S.; Kim, Y.-H.; Yoon, H.-S.; Lee, J. H. y Kim, H.-W. (2016) Structure and catalytic mechanism of monodehydroascorbate reductase, MDHAR, from *Oryza sativa* L. *japonica*. *Scientific Reports*, vol 6 p. 33903
- 219. **Passardi, F.; Cosio, C.; Penel, C. y Dunand, C.** (2005) Peroxidases have more functions than a Swiss army knife. *Plant Cell Reports*, vol 24 p. 255-265
- 220. **Passardi, F.; Penel, C. y Dunand, C.** (2004) Performing the paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall *Trends in Plant Science*, vol 9 p. 534-540
- 221. Perveen, S.; Shinwari, K.; Jan, M.; Malook, I.; Rehman, S.; Ali Khan, M. y Jamil, M. (2013) Low Temperature Stress Induced Changes in Biochemical Parameters, Protein Banding Pattern and Expression of *Zat12* and *Myb* Genes in Rice Seedling. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, vol 9 p. 193-206
- 222. **Petrov, V. D. y Van Breusegem, F.** (2012) Hydrogen peroxide—a central hub for information flow in plant cells. *AoB PLANTS* vol pls014 p.
- 223. **Phap, V. A.** (2006) Induction of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by brassinosteroids. Tesis de Doctorado. Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn, Alemania
- 224. **Qayyum, B.; Shahbaz, M. y Akram, N. A.** (2007) Interactive effect of foliar application of 24-Epibrassinolide and root zone salinity on morpho-physiological attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agriculture & Biology*, vol 9 p. 584-589
- 225. Qiu, Q. S.; Guo, Y.; Dietrich, M. A.; Schumaker, K. S. y Zhu, J. K. (2002) Regulation of SOS1, a plasma membrane Na⁺/H⁺ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3 *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, vol 99 p. 8436-8441
- 226. **Qu, T.; Liu, R.; Wang, W.; An, L.; Chen, T. y Liu, G., et al.** (2011) Brassinosteroids regulate pectin methylesterase activity and AtPME41 expression in *Arabidopsis* under chilling stress. . *Cryobiology*, vol 63 p. 111-117
- 227. **Rady, M. M.** (2011) Effect of 24-epibrassinolide on growth, yield, antioxidant system and cadmium content of bean (*Phaseolus vulgaris L.*) plants under salinity and cadmium stress. *Scientia Horticulturae*, vol 129 p. 232-237
- 228. **Rahnama, H. y Ebrahimzadeh, H.** (2006) Antioxidant isozymes activities in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) under salt stress *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran*, vol 17 p. 225-230
- 229. Rajguru, S. N.; Banks, S. W.; Gossett, D. R.; Lucas, M. C.; Fowler, T. E. J. y Millhollon, E. P. (1999) Antioxidant Response to Salt Stress During Fiber Development in Cotton Ovules. *Journal of Cotton Science*, vol 3 p. 11-18
- 230. **Ralph, J.; Lundquist, K. y Brunow, G.** (2004) Lignins: natural polymers from oxidative coupling of 4-hydroxyphenylpropanoids. *Phytochemistry Reviews*, vol 3 p. 29-60

- 231. **Rattan, A.; Kapoor, N.; Kapoor, D. y Bhardwaj, R.** (2017) Salinity induced damage overwhelmed by the treatment of brassinosteroids in *Zea mays* seedlings. *Advances in Bioresearch*, vol 8 p. 87-102
- 232. **Reddy, I. N. B. L.; Kim, B.-K.; Yoon, I.-S.; Kim, K.-H. y Kwon, T.-R.** (2017) Salt Tolerance in Rice: Focus on Mechanisms and Approaches. *Rice Science*, vol 24 p. 123-144
- 233. **Reyes, Y.** (2012) Efectos de la 24-epibrasinólida en la respuesta de plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) ante el estrés salino. Tesis de Maestría. Facultad de Biología, Universidad de La Habana
- 234. Reyes, Y.; Mazorra, L. M.; Martínez, L. y Núñez, M. (2010) Efecto del análogo de brasinoesteroide (Biobras-16) en la germinación y el crecimiento inicial de las plantas de dos variedades de tomate en condiciones de estres salino. Cultivos Tropicales, vol 31 p. 82-88
- 235. Reyes, Y.; Rosabal, L.; Martínez, L.; Mazorra, L. M. y Núñez, M. (2014) Efecto de los brasinoesteroides y un inhibidor de su biosíntesis en plántulas de dos variedades de tomate sometidas a estrés salino. *Cultivos Tropicales*, vol 35 p. 25-34
- 236. **Reznick, A. Z. y Packer, L.** (1994) Oxidative damage to proteins: Spectrophotometric method for the carbonyl assay. *Methods Enzymology*, vol 233 p. 357-363
- 237. **Ritzema, H. P.; Satyanarayana, T. V.; Raman, S. y Boonstra, J.** (2008) Subsurface drainage to combat waterlogging and salinity in irrigated lands in India: Lessons learned in farmers' fields. *Agricultural Water Management* vol 95 p. 179-189
- 238. Rodríguez, P.; Dell'Amico, J.; Morales, D.; Sánchez Blanco, M. J. y Alarcón, J. J. (1997) Effects of salinity on growth, shoot water relations and root hydraulic conductivity in tomato plants. *Journal of Agricultural Science*, vol 128 p. 439-444
- 239. Ros-Barceló, A.; Gómez Ros, L. V. y Esteban Carrasco, A. (2007) Looking for syringyl peroxidases. *Trends in Plant Science*, vol 12 p. 486-491
- 240. Sade, N.; Gebretsadik, M.; Seligmann, R.; Schwartz, A.; Wallach, R. y Moshelion, M. (2010) The role of tobacco aquaporin1 in improving water use efficiency, hydraulic conductivity, and yield production under salt stress *Plant Physiology*, vol 152 p. 245-254.
- 241. **Salama, H. M. H.; Al Watban, A. A. y Al-Fughom, A. T.** (2011) Effect of ultraviolet radiation on chlorophyll, carotenoid, protein and proline contents of some annual desert plants. *Saudi Journal of Biological Sciences*, vol 18 p. 79-86
- 242. Sam, O.; Núñez, M.; Falcón, V.; Ruiz, M. C. y Dell'Amico, J. (2001) Effect of a brassinosteroid analogue and high temperature stress on leaf structure of *Lycopersicon esculentum*. *Biologia Plantarum*, vol 44 p. 213-218
- 243. Sánchez-Barrena, M. J.; Martinez-Ripoll, M.; Zhu, J. K. y Albert, A. (2005) The structure of the *Arabidopsis thaliana* SOS3: molecular mechanism of sensing calcium for salt stress response. *Journal of Molecular Biology* vol 345 p. 1253-1264
- 244. Saradhi, P. P.; Arora, S. y Prasad, A. V. (1995) Proline accumulates in plants exposed to UV radiation and protects them again UV induced peroxidation. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, vol 209 p. 1-5
- 245. **Sasse**, **J. M.** (1999) Physiological actions of brassinosteroids. En Brassinosteroids: Steroidal Plants Hormons. Springer-Verlag. , Tokyo.
- 246. **Sasse, J. M.** (2003) Physiological actions of brassinosteroids: an update. *Plant Growth Regulation*, vol 22 p. 276-288
- 247. Sasse, J. M.; Smith, R. y Hudson, I. (1995) Effect of 24-epibrassinolide on germination of seeds of *Eucalyptus camaldulensis* in saline conditions. *Proceedings Plant Growth Regulation Society of America*, vol 22 p. 136-141
- 248. Satoh, R.; Nakashima, K.; Seki, M.; Shinozaki, K. y Yamaguchi-Shinozaki, K. (2002) ACTCAT, a novel cis-acting element for proline and hypoosmolarity-responsive expression of the ProDH gene encoding proline dehydrogenase in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, vol 130 p. 709-719

- 249. Savouré, A.; Hua, X. J.; Bertauche, N.; Van Montagu, M. y Verbruggen, N. (1997) Abscisic acid-independent and abscisic acid-dependent regulation of proline biosynthesis following cold and osmotic stresses. *Molecular and General Genetics*, vol 254 p. 104-109
- 250. **Scandalios, J. G.** (1990) Response of plant antioxidant defense genes to environmental stress. *Advances in Genetics*, vol 28 p. 1-41
- 251. **Seif, S. N.; Tafazzoli, E.; Talaii, A.-R.; Aboutalebi, A. y Abdosi, V.** (2014) Evaluation of two grape cultivars (*Vitis vinifera* L.) against salinity stress and surveying the effect of methyl jasmonate and epibrassinolide on alleviation the salinity stress. *International Journal of Biosciences*, vol 5 p. 116-125
- 252. Sen, P.; Aich, A.; Pal, A.; Sen, S. y Pa, D. (2014) Profile of antioxidants and scavenger enzymes during different developmental stages in *Vigna radiata* (L.) Wilczek (Mungbean) under natural environmental conditions. *International Journal of Plant Research*, vol 4 p. 56-61
- 253. Senguttuvel, P.; Vijayalakshmi, C.; Thiyagarajan, K.; Kannanbapu, J. R.; Kota, S.; Padmavathi, G.; Geetha, S.; Sritharan, N. y Viraktamath, B. C. (2014) Changes in photosynthesis, chlorophyll fluorescence, gas exchange parameters and osmotic potential to salt stress during early seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.). SABRAO Journal of Breeding and Genetics, vol 46 p. 120-135
- 254. **Shahbaz, M.; Ashraf, M. y Athar, H. R.** (2008) Does exogenous application of 24-epibrassinolide ameliorate salt induced growth inhibition in wheat (*Triticum aestivum L.*)? *Plant Growth Regulation* vol 55 p. 51-64
- 255. Shahid, M. A.; Balal, R. M.; Pervez, M. A.; Abbas, T.; Aqeel, M. A.; Riaz, A. y Mattson, N. S. (2015) Exogenous 24-epibrassinolide elevates the salt tolerance potential of pea (*Pisum sativum* L.) by improving osmotic adjustment capacity and leaf water relations. *Journal of Plant Nutrition*, vol 38 p. 1050-1072
- 256. Shahid, M. A.; Pervez, M. A.; Balal, R. M.; Mattson, N. S.; Rashid, A.; Ahmad, R.; Ayyub, C. M. y Abbas, T. (2011) Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum L.*). Australian Journal of Crop Science, vol 5 p. 500-510
- 257. **Shamsi, I. H.; Jiang, S.; Hussain, N.; Lin, X. y Jiang, L.** (2010) Coordinate Role of Ascorbate-Glutathione in Response to Abiotic Stresses. *En:* NA Anjum, *e al.*, eds, Ascorbate-Glutathione Pathway and Stress Tolerance in Plants. Springer Science+Business Media B.V.
- 258. **Sharma, I.; Bhardwaj, R. y Pati, P. K.** (2013a) Stress modulation response of 24-epibrassinolide against imidacloprid in an elite indica rice variety Pusa Basmati-1. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, vol 105 p. 144-153
- 259. **Sharma, I.; Ching, E.; Saini, S.; Bhardwaj, R. y Pati, P. K.** (2013b) Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati-1. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol 69 p. 17-26
- 260. **Sharma, I.; Kaur, N. y Pati, P. K.** (2017) Brassinosteroids: A Promising Option in Deciphering Remedial Strategies for Abiotic Stress Tolerance in Rice. *Frontiers in Plant Science*, vol 8 p. 1-17
- 261. **Sharma, P. y Bhardwaj, R.** (2007) Effect of 24-epibrassinolide on seed germination, seedling growth and heavy metal uptake in *Brassica juncea* L. *General and Applied Plant Physiology*, vol 33 p. 59-73
- 262. Sharma, P.; Jha, A. B.; Dubey, R. S. y Pessarakli, M. (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*, vol 2012 p. 26
- 263. **Sharma, S. S. y Dietz, K. J.** (2006) The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany*, vol 57 p. 711-726

- 264. **Shi, H.; Quintero, F. J.; Pardo, J. M. y Zhu, J. K.** (2002) The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na transport in plants. *Plant Cell* vol 14 p. 465-477
- 265. Shimada, Y.; Goda, H.; Nakamura, A.; Takatsuto, S.; Fujioka, S. y Yoshida, S. (2003) Organ-specific expression of brassinosteroid-biosynthetic genes and distribution of endogenous brassinosteroids in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* vol 131 p. 287-297
- 266. Siringam, K.; Juntawong, N.; Cha-um, S. y Kirdmanee, C. (2011) Salt stress induced ion accumulation, ion homeostasis, membrane injury and sugar contents in salt-sensitive rice (Oryza sativa L. spp. indica) roots under isoosmotic conditions. *African Journal of Biotechnology* vol 10 p. 1340-1346
- 267. **Siripornadulsil, S.; Traina, S.; Verma, D. P. y Sayre, R. T.** (2002) Molecular mechanism of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae. *Plant Cell*, vol 14 p. 2837-2847
- 268. **Somogy, M.** (1952) Notes on sugar determination. *The Journal of Biological Chemistry*, vol 195 p. 19-23
- 269. Strizhov, N.; Abraham, E.; Okresz, L.; Blickling, S.; Zilberstein, A.; Schell, J.; Koncz, C. y Szabados, L. (1997) Differential expression of two P5CS genes controlling proline accumulation during salt-stress requires ABA and is regulated by ABA1,ABI1 and AXR2 in Arabidopsis. *Plant Journal*, vol 12 p. 557-569
- 270. **Su, J. y Wu, R.** (2004) Stress-inducible synthesis of proline in transgenic rice confers faster growth under stress that with constitutive synthesis. *Plant Science* vol 166 p. 941–948
- 271. Sultana, S.; Khew, C. Y.; Morshed, M. M.; Namasivayam, P.; Napis, S. y Ho, C. L. (2012)

 Over expression of monodehydroascorbate reductase from a mangrove plant (AeMDHAR)

 confers salt tolerance on rice. *Journal of Plant Physiology*, vol 169 p. 311-318
- 272. Sun, S. (1994) MicroLowry in methods in Plant Molecular Biology and Agricultural Biotechnology. Asian Vegetable Research and Development Center Council of Agriculture, vol p. 9-11
- 273. Symons, G. M.; Ross, J. J.; Jager, C. E. y Reid, J. B. (2008) Brassinosteroid transport. *Journal of Experimental Botany*, vol 59 p. 17-24
- 274. **Szabados**, **L. y Savoure**, **A.** (2009) Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, vol 15 p. 89-97
- 275. **Szarka, A.; Tomasskovics, B. y Bánhegyi, G.** (2012) The ascorbate-glutathione-α-tocopherol triad in abiotic stress response. *International Journal of Molecular Sciences*, vol 13 p. 4458-4483
- 276. **Tabur**, **S.** y **Demir**, **K.** (2009) Cytogenetic response of 24-epibrassinolide on the root meristem cells of barley seeds under salinity. *Plant Growth Regulation*, vol 58 p. 119-123
- 277. Taiz, L. v Zeiger, E. (2006) Water and plant cells. En: SA Inc., ed, Plant physiology, p 672
- 278. **Talaat, N. B. y Shawky, B. T.** (2012) 24-Epibrassinolide ameliorates the saline stress and improves the productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, vol 82 p. 80-88
- 279. **Talaat, N. B. y Shawky, B. T.** (2013) 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant system in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, vol 35 p. 729-740
- 280. **Tanaka, K.; Kasai, Z. y Masahiro, O.** (1995) Physiology of ripening. *En:* T Matsuo, K Kumazawa, R Ishii, K Ishihara, H Hirata, eds, Science of the rice plant, Vol two Physiology. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo, pp 66-96
- 281. **Tanou, G.; Molassiotis, A. y Diamantidis, G.** (2009) Induction of reactive oxygen species and necrotic death-like destruction in strawberry leaves by salinity. *Environmental and Experimental Botany*, vol 65 p. 270-281

- 282. **Tanveer, M.; Shahzad, B.; Sharma, A.; Biju, S. y Bhardwaj, R.** (2018) 24-Epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol 130 p. 69-79
- 283. **Udovenko, G. V.** (1977) Resistencia de las plantas cultivadas a la salinidad *En:* L Editorial Kolos, ed.
- 284. Uozu, S.; Tanaka-Ueguchi, M.; Kitano, H.; Hattori, K. y Matsuoka, M. (2000) Characterization of XET-related genes of rice. *Plant Physiology*, vol 122 p. 853-859
- 285. Upadhyaya, C. P.; Bagri, D. S. y Upadhyay, D. C. (2015) Ascorbic acid and/or 24-epibrassinolide trigger physiological and biochemical responses for the salt stress mitigation in potato (Solanum Tuberosum L.). International Journal of Applied Sciences and Biotechnology, vol 3 p. 655-667
- 286. **Vardhini, B. V. y Anjum, N. A.** (2015) Brassinosteroids make plant life easier under abiotic stresses mainly by modulating major components of antioxidant defense system. *Frontiers in Environmental Science*, vol 2 p. 1-16
- 287. **Vardhini, S. V. y Rao, S. S. R.** (1997) Effect of brassinosteroids on salinity induced growth inhibition of groundnut seedlings. *Indian Journal of Plant Physiology*, vol 2 p. 156-161
- 288. Verbruggen, N.; Hua, X. J.; May, M. y Van Montagu, M. (1996) Environmental and developmental signals modulate proline homeostasis: evidence for a negative transcriptional regulator. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, vol 93 p. 8787-8791
- 289. Vilarrasa-Blasi, J.; González-García, M. P.; Frigola, D.; Fàbregas, N.; Alexiou, K. G. y López-Bigas, N., et al. (2014) Regulation of plant stem cell quiescence by a brassinosteroid signaling module. *Developmental Cell*, vol 30 p. 36–47
- 290. Wang, G. P.; Zhang, X. Y.; Li, F.; Luo, Y. y Wang, W. (2010) Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance to drought and heat stress in wheat leaves in the protection of photosynthesis. *Photosynthetica*, vol 48 p. 117-126
- 291. Wang, H.; Wu, Z.; Zhou, Y.; Han, J. y Shi, D. (2012) Effects of salt stress on ion balance and nitrogen metabolism in rice. *Plant, Soil and Environment*, vol 58 p. 62-67
- 292. Wani, A. S.; Hayat, S.; Ahmad, A. y Tahir, I. (2017) Efficacy of brassinosteroids analogues in the mitigation of toxic effects of salt stress in *Brassica juncea* plants. *Journal of Environmental Biology*, vol 38 p. 27-36
- 293. Wolf, S.; Mravec, J.; Greiner, S.; Mouille, G. y Höfte, H. (2012) Plant cell wall homeostasis is mediated by brassinosteroid feedback signaling. *Current Biology*, vol 22 p. 1732-1737
- 294. Wolf, S.; van der Does, D.; Ladwig, F.; Sticht, C.; Kolbeck, A. y Schürholz, A. K., et al. (2014) A receptor-like protein mediates the response to pectin modification by activating brassinosteroid signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, vol 111 p. 15261-15266
- 295. Wu, W.; Zhang, Q.; Ervin, E. H.; Yang, Z. y Zhang, X. (2017) Physiological Mechanism of Enhancing Salt Stress Tolerance of Perennial Ryegrass by 24-Epibrassinolide. *Frontiers in Plant Science*, vol 8 p. 1017
- 296. Wu, X.-X.; Ding, H.-D.; Zhu, Z.-W.; Yang, S.-J. y Zha, D.-S. (2012) Effects of 24-epibrassinolide on photosynthesis of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings under salt stress. *African Journal of Biotechnology* vol 11 p. 8665-8671
- 297. Xia, X.-J.; Wang, Y.-J.; Zhou, Y.-H.; Tao, Y.; Mao, W.-H.; Shi, K.; Asami, T.; Chen, Z. y Yu, J.-Q. (2009) Reactive oxygen species are involved in Brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant Physiology*, vol 150 p. 801-814
- 298. **Xie, L.; Yang, C. y Wang, X.** (2011) Brassinosteroids can regulate cellulose biosynthesis by controlling the expression of *CESA* genes in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, vol 62 p. 4495-4506

- 299. Xu, W.-F.; Shi, W.-M.; Ueda, A. y Takabe, T. (2008) Mechanisms of salt tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* carrying a peroxisomal ascorbate peroxidase gene from barley. *Pedosphere*, vol 18 p. 486-495
- 300. **Xu, W.; Campbell, P.; Vargheese, A. K. y Braam, J.** (1996) The Arabidopsis XET-related gene family: Environmental and hormonal regulation of expression *Plant Journal*, vol 9 p. 879-889
- 301. Xu, W.; Purugganan, M. M.; Polisensky, D. H.; Antosiewicz, D. M.; Fry, S. C. y Braam, J. (1995) *Arabidopsis TCH4*, regulated by hormones and the environment, encodes a xyloglucan endotransglycosylase. *Plant Cell*, vol 7 p. 1555-1567
- 302. **Yemm, E. W. y Willis, A. J.** (1954) The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal*, vol 57 p. 508-514
- 303. Yeo, A. R.; Lee, K. S.; Izard, P.; Boursier, P. J. y Flowers, T. J. (1991) Short and long term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa*). *Journal of Experimental Botany* vol 42 p. 881-889
- 304. Yi, H. C.; Joo, S.; Nam, K. H.; Lee, J. S.; Kang, B. G. y Kim, W. T. (1999) Auxin and brassinosteroid differentially regulate the expression of three members of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene family in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Plant Molecular Biology*, vol 41 p. 443-454
- 305. Yin, Y.; Wang, Z. Y.; Mora-Garcia, S.; Li, J.; Yoshida, S.; Asami, T. y Chory, J. (2002) BES1 accumulates in the nucleus in response to brassinosteroids to regulate gene expression and promote stem elongation. *Cell*, vol 109 p. 181-191
- 306. Yoon, H. S.; Lee, H.; Lee, I. A.; Kim, K. Y. y Jo, J. (2004) Molecular cloning of the monodehydroascorbate reductase gene from *Brassica campestris* and analysis of its mRNA level in response to oxidative stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*, vol 1658 p. 181-186
- 307. **Yoshida, S.** (1981) Fundamentals of rice crop science. International Rice Research Institute Los Banos, Philippines.
- 308. **Zamocky, M.; Furtmüller, P. G. y Obinger, C.** (2008) Evolution of catalases from bacteria to humans. *Antioxidants and Redox Signaling*, vol 10 p. 1527-1547
- 309. **Zegbe, J. A. y Behboudian, M. H.** (2010) Relaciones hídriacas, intercambio gaseoso y rendimiento de tomate para proceso bajo riego reducido. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, vol 1 p. 445-450
- 310. **Zeng, H.; Tang, Q. y Hua, X.** (2010) Arabidopsis brassinosteroid mutants det2-1 and bin2-1 display altered salt tolerance. *Plant Growth Regulation*, vol 29 p. 44-52
- 311. **Zhang, H.; Liu, Y.; Wen, F.; Yao, D.; Wang, L. y Guo, J. e. a.** (2014) A novel rice C2H2-type zinc finger protein, ZFP36, is a key player involved in abscisic acid induced antioxidant defense and oxidative stress tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*, vol 65 p. 5795-5809
- 312. **Zheng, C.; Jiang, D.; Liu, F.; Dai, T.; Jing, Q. y Cao, W.** (2009) Effects of salt and waterlogging stresses and their combination on leaf photosynthesis, chloroplast ATP synthesis, and antioxidant capacity in wheat. *Plant Science*, vol 176 p. 575-582
- 313. **Zhou, J.; Xia, X. J.; Zhou, Y. H.; Shi, K.; Chen, Z. y Yu, J. Q.** (2014) *RBOH1* dependent H₂O₂ production and subsequent activation of *MPK1/2* play an important role in acclimation-induced cross- tolerance in tomato. *Journal of Experimental Botany*, vol 65 p. 595-607
- 314. **Zhu, J. K.** (2002) Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, vol 53 p. 247-273
- 315. **Zurek, D. M.** y Clouse, S. D. (1994) Molecular cloning and characterization of a brassinosteroid-regulated gene from elongating soybean (*Glycine max* L.) epicotyls. *Plant Physiology*, vol 104 p. 161-170



VIII. ANEXOS

Anexo 1. Características químicas del suelo Gleysol Nodular Ferruginoso Petroférrico utilizado en los experimentos del acápite 3.1. Las determinaciones se realizaron en el Laboratorio de Análisis Químico del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (Paneque, 2002).

Na	K	Ca	Mg	P	MO	pН
cmol kg ⁻¹			ppm	%		
0,23	0,05	9,8	3,98	150,7	0,83	7,1

Anexo 2. Características químicas del suelo Gleysol Nodular Ferruginoso Petroférrico utilizado en el primer experimento del acápite 3.2. Las determinaciones se realizaron en el Laboratorio de Análisis Químico del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (Paneque, 2002).

Na	K	Ca	Mg	P	MO	pН
	cmol kg ⁻¹			ppm	%	
0,18	0,04	10,6	4,15	143,5	0,92	7,2

Anexo 3. Características químicas del suelo Gleysol Nodular Ferruginoso Petroférrico utilizado en el segundo experimento del acápite 3.2. Las determinaciones se realizaron en el Laboratorio de Análisis Químico del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (Paneque, 2002).

Na	K	Ca	Mg	P	MO	pН
cmol kg ⁻¹			ppm	%		
0,15	0,037	13,6	5,2	138,4	0,90	6,8

Anexo 4. Temperatura máxima, media y mínima y humedad relativa media del aire durante las fases de crecimiento, período de tratamiento con NaCl y fase de recuperación de las plantas de arroz en el experimento realizado con la EBL en el acápite 3.1. Se muestran las medias \pm desviación estándar. Septiembre-Octubre 2009

Fases	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Temperatura media (°C)	Humedad Relativa media (%)
Etapa de crecimiento	$32,2 \pm 2,4$	$22,2 \pm 0,5$	$26,5 \pm 0,3$	82,4 ± 1,4
Período de tratamiento con NaCl	31,8 ± 1,0	19,8 ± 1,5	25,1 ± 1,5	82,1 ± 4,6
Fase de recuperación	32,6 ± 1,2	22.8 ± 0.8	$27,0 \pm 0,8$	78,9 ± 1,4

Anexo 5. Temperatura máxima, media y mínima y humedad relativa media del aire durante las fases de crecimiento, período de tratamiento con NaCl y fase de recuperación de las plantas de arroz en el experimento realizado con el BB-16 en el acápite 3.1. Se muestran las medias \pm desviación estándar. Mayo-Junio 2010

Fases	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Temperatura media (°C)	Humedad Relativa media (%)
Etapa de crecimiento	$33,1 \pm 0,5$	$22,0 \pm 0,9$	26,4 ± 1,1	$79,5 \pm 1,8$
Período de tratamiento con NaCl	$33,4 \pm 0,4$	$23,4 \pm 0,6$	$27,9 \pm 0,4$	77,1 ± 3,0
Fase de recuperación	$31,4 \pm 0,4$	$22,7 \pm 0,5$	$26,2 \pm 0,4$	83,5 ± 1,4

Anexo 6. Temperatura máxima, media y mínima y humedad relativa media del aire durante las fases de crecimiento, período de tratamiento con NaCl y fase de recuperación de las plantas de arroz en el experimento realizado con la EBL en el acápite 3.2. Se muestran las medias \pm desviación estándar. Agosto-Septiembre 2013

Fases	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Temperatura. Media (°C)	Humedad Relativa media (%).
Etapa de crecimiento	$32,4 \pm 0,5$	$19,3 \pm 0,8$	$25,9 \pm 0,6$	$67,1 \pm 2,5$
Período de tratamiento con NaCl	$30,1 \pm 0,8$	21,3 ± 1,1	$26,2 \pm 0,3$	$71,4 \pm 1,2$
Fase de recuperación	$30,5 \pm 0,7$	$22,9 \pm 0,6$	$26,7 \pm 0,3$	$74,5 \pm 2,7$

Anexo 7. Temperatura máxima, media y mínima y humedad relativa media del aire durante las fases de crecimiento, período de tratamiento con NaCl y fase de recuperación de las plantas de arroz en el experimento realizado con el BB-16 en el acápite 3.2. Se muestran las medias ± desviación estándar. Octubre-Noviembre 2013

Fases	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Temperatura. Media (°C)	Humedad Relativa media (%).
Etapa de crecimiento	$31,3\pm0,8$	$18,0 \pm 1,1$	$24,7\pm0,8$	$67,9 \pm 2,5$
Período de tratamiento con NaCl	$32,1 \pm 0,6$	$19,5 \pm 0,9$	$25,8 \pm 0,6$	66,7 ± 2,4
Fase de recuperación	$32,3 \pm 0,5$	$20,2 \pm 0,7$	$26,2 \pm 0,5$	$65,7 \pm 1,9$

Anexo 8. Temperatura máxima, media y mínima y humedad relativa media del aire durante las fases de crecimiento, período de tratamiento con NaCl y fase de recuperación de las plantas de arroz en el experimento realizado con ambos BR en el acápite 3.2. Se muestran las medias \pm desviación estándar. Mayo-Junio 2014

Fases	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Temperatura. Media (°C)	Humedad Relativa media (%).
Etapa de crecimiento	$32,7\pm0,4$	$23,1\pm0,7$	$28,6\pm0,6$	81,9 ± 1,9
Período de tratamiento con NaCl	$33,4 \pm 0,9$	$24,3 \pm 0,5$	$28,9 \pm 1,3$	$80,7 \pm 2,7$
Fase de recuperación	$33,7 \pm 1,1$	$25,6 \pm 0,9$	$29,7 \pm 1,2$	$83,2 \pm 2,3$



Listado de publicaciones relacionadas con la tesis.

- 1) EFECTO DE LA 24-EPIBRASINÓLIDA EN ELCRECIMIENTO, LOS NIVELES DE PROLINA Y DE MALONDIALDEHIDO DE PLÁNTULAS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.) SOMETIDAS A ESTRÉS SALINO. **Yanelis Reyes**, Lisbel Martínez, Lissy Rosabal, Luis Miguel Mazorra, Alejandro Pieters, Miriam Núñez. *Cultivos Tropicales* 2012 vol. 33, no. 1, p. 19-27.
- 2) REVERSION OF DELETERIOUS EFFECTS OF SALT STRESS BY ACTIVATION OF ROS DETOXIFYING ENZYMES VIA FOLIAR APPLICATION OF 24-EPIBRASSINOLIDE IN RICE SEEDLINGS. **Yanelis Reyes Guerrero**, Lisbel Martínez González, José Dell'Amico, Miriam Núñez y Alejandro J. Pieters. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2015 vol. 27, no. 1, p. 31-40
- 3) ASPERSIÓN FOLIAR CON BIOBRAS-16 ESTIMULA EL CRECIMIENTO DE PLANTAS JÓVENES DE ARROZ (*Oryza sativa* L.) SOMETIDAS A TRATAMIENTO CON NACL. **Yanelis Reyes Guerrero**, Lisbel Martínez González y Miriam Núñez Vázquez. *Cultivos Tropicales* 2017, vol. 38, no. 1, pp. 155-166
- 4) EFECTO DE LA 24-EPIBRASINÓLIDA EN EL CRECIMIENTO Y LA FOTOSÍNTESIS DE PLANTAS JÓVENES DE ARROZ TRATADAS CON NACL **Yanelis Reyes**, Lisbel Martínez, José Dell'Amico, María C. González, Michael Deyholos y Miriam Núñez. *Cultivos Tropicales* 2017, vol. 38, no. 3, pp. 44-54
- 5) FOLIAR SPRAY WITH BRASSINOSTEROIDS INCREASE ANTIOXIDANT ACTIVITY IN RICE SEEDLINGS UNDER SALT STRESS. **Yanelis Reyes**, Lisbel Martínez, José Dell'Amico, Eduardo Jeréz, Omar Cartaya, Ana María Moreno, Miriam Núñez. *Sylwan*. **Aceptada**

Otras publicaciones relacionadas con el tema

Autora

- 1) ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y BIOQUÍMICOS DE LA TOLERANCIA DEL ARROZ AL ESTRÉS SALINO Y SU RELACIÓN CON LOS BRASINOESTEROIDES. **Yanelis Reyes**, Luis Miguel Mazorra y Miriam Núñez. *Cultivos Tropicales*, 2008 vol. 29, no. 4, p. 67-75.
- 2) EFECTO DEL ANÁLOGO DE BRASINOESTEROIDE (BIOBRAS-16) EN LA GERMINACIÓN Y EL CRECIMIENTO INICIAL DE PLANTAS DE TOMATE EN CONDICIONES DE ESTRÉS SALINO. **Yanelis Reyes**, Luis Miguel Mazorra, Lisbel Martínez y Miriam Núñez. *Cultivos Tropicales* 2010 vol. 31, no. 3, p. 82-88
- 3) EFECTO DE LOS BRASINOESTEROIDES Y UN INHIBIDOR DE SU BIOSÍNTESIS EN PLÁNTULAS DE DOS VARIEDADES DE TOMATE SOMETIDAS A ESTRÉS SALINO. **Yanelis Reyes Guerrero**, Lissy Rosabal Ayan, Lisbel Martínez González, Luis M. Mazorra Morales y Miriam Núñez Vázquez *Cultivos Tropicales* 2014 vol. 35, no. 1, p. 25-34

Coautora

- LOS BRASINOESTEROIDES Y LAS RESPUESTAS DE LAS PLANTAS A ESTRÉS ABIÓTICOS. UNA VISIÓN ACTUALIZADA. Miriam Núñez, L. M. Mazorra, Yanelis Reyes y Lisbel Martínez. *Cultivos Tropicales* 2010 vol. 31, no. 2, p. 56-65
- 2) BRASINOESTEROIDES Y SUS ANÁLOGOS ESTIMULAN EL CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE DOS GENOTIPOS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.) EN MEDIO SALINO. Miriam Núñez, **Yanelis Reyes**, Lissy Rosabal, Lisbel Martínez, María C. González y Alejandro Pieters. *Cultivos Tropicales* 2013 vol. 34, no. 1, p. 74-80.
- 3) ANÁLOGOS ESPIROSTÁNICOS DE BRASINOESTEROIDES ESTIMULAN EL CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE ARROZ (*Oryza sativa* L.) cv. INCA LP-7 SOMETIDAS A ESTRÉS POR NaCl. Miriam Núñez Vázquez, Geydi Pérez Domínguez, Lisbel Martínez González, **Yanelis Reyes Guerrero** y Yamilet Coll García *Cultivos Tropicales*, 2016, vol. 37, no. 4, pp. 152-159
- 4) ADVANCES ON EXOGENOUS APPLICATIONS OF BRASSINOSTEROIDS AND THEIR ANALOGS TO ENHANCE PLANT TOLERANCE TO SALINITY. A REVIEW. Miriam Núñez, Yanelis Reyes, Walfredo Torres, Lisbel Martínez y Marco A. Zullo. *Australian Journal of Crop Science* Aceptada

Premios

Premio CITMA Provincia Mayabeque, 2010

Premio CITMA Provincia Mayabeque, 2013

Sello Forjadores del Futuro, 2012, 2018

Más de 20 ponencias en eventos nacionales e internacionales