

Especies reactivas de oxígeno y la enzima Superóxido Dismutasa como defensa de las plantas al estrés hídrico

Reactive oxygen species and the Enzyme Superoxide Dismutase as a plants defense to water stress

Espécies reativas de oxigênio e a enzima Superóxido Dismutase como defesa das plantas ao estresse hídrico

Sandra Yamile Pulido Pulido

Ingeniera Agrónoma, Magíster en Ciencias Biología, Doctora en Ciencias Agrarias

Universidad del Pacífico, Buenaventura, Valle del Cauca, Colombia

sypulidop@gmail.com

Resumen

El cambio climático a escala global y regional ha influido en la frecuencia e intensidad de fenómenos climáticos extremos como las sequías, incrementado las zonas áridas en el planeta, como consecuencia, los eventos de estrés por sequía han aumentado en las plantas. Esta investigación tiene como objetivo mostrar la habilidad y estrategia de las plantas para responder y adaptarse al estrés por sequía mediante la enzima Superóxido Dismutasa (SOD). Se encontró que las respuestas bioquímicas se constituyen en uno de los principales mecanismos de defensa contra este tipo de estrés, uno de estos mecanismos es la sobreproducción de especies reactivas de oxígeno (ROS) el cual es controlado por sistemas antioxidantes. Dentro de estos sistemas antioxidantes se encuentra la enzima antioxidante Superóxido Dismutasa (SOD). Se concluye que las defensas antioxidantes isoformas de la enzima Superóxido Dismutasa (Mn-SOD, Cu/Zn-SOD, Fe-SOD), se hallan en diferentes especies vegetales y funcionan como eficientes detoxificadores de ROS. Por

esto pueden ser una herramienta valiosa en los programas de mejoramiento genético de plantas buscando aumentar la tolerancia de éstas al déficit hídrico.

Palabras clave: estrés abiótico, estrés por sequía, respuestas bioquímicas, sistemas antioxidantes

Abstract

Climate change on a global and regional scale has influenced the frequency and the intensity of extreme climatic events like droughts, arid zones increase in our planet, as a consequence, the events of drought stress have increased in plants. This research has as an objective to show the ability and strategy of plants to respond and to adapt themselves to the drought stress using the Enzyme Superoxide Dismutase (SOD). It was found that biochemical responses constitute one of the main defense mechanisms against this type of stress; one of these mechanisms is the overproduction of Reactive Oxygen Species (ROS) which

is controlled by antioxidant systems. Within these antioxidant systems it is found the Enzyme Superoxide Dismutase (SOD). It is concluded that antioxidant isoform defenses of the Enzyme Superoxide Dismutase (Mn-SOD, Cu/Zn-SOD, Fe-SOD), are found in different vegetal species and they work as efficient ROS detoxifying system. Therefore they can be a valuable tool to plants genetic improvement programs looking for increase their tolerance to water deficit.

Key-words: abiotic stress, drought stress, biochemical responses, antioxidant systems

Resumo

As alterações climáticas a nível global e regional influenciou a frequência e intensidade de eventos climáticos extremos como secas, incrementando as zonas áridas do planeta, como resultado, os eventos têm aumentado estresse hídrico em plantas. Esta revisão tem como objetivo mostrar a

habilidade e estratégia de plantas para responder e se adaptar ao estresse pela enzima superóxido dismutase (SOD). Verificou-se que as respostas bioquímicas constituem um dos principais mecanismos de defesa contra este tipo de stress, um destes mecanismos é a superprodução de espécies reativas de oxigênio (ROS) que é controlada por sistemas antioxidantes. Dentro destes sistemas antioxidantes está a enzima superóxido dismutase (SOD). Concluiu-se que as defesas antioxidantes isoformas da enzima superóxido dismutase (Mn-SOD, Cu / Zn-SOD, Fe-SOD), se encontram em diferentes espécies e como função de desintoxicação de plantas eficaz de ROS. Assim, eles podem ser uma ferramenta valiosa em programas de melhoramento de plantas buscando melhorar a tolerância delas ao déficit hídrico.

Palavras-chave: estresse abiótico, estresse pela seca, respostas bioquímicas, sistemas antioxidantes.

Introducción

El cambio climático global lleva a un incremento de las regiones áridas y semiáridas del planeta (FAO, 2007; Panel Intergubernamental Sobre El Cambio Climático, 2007), junto con la sobrepoblación que conduce a una sobreexplotación del recurso agua para fines agrícolas, debido a que es necesaria para que las plantas se desarrollen, sobrevivan y den buena producción (Chaves *et al.*, 2003, 2002; Passioura, 2007). La FAO (2008, 2007) corrobora lo anterior señalando que la agricultura es el primer consumidor de agua a escala mundial, con 69 % de toda el agua dulce procedente de lagos, cursos de agua y acuíferos, además que su carencia puede ser una causa principal de hambrunas y subnutrición.

La seguridad alimentaria está amenazada por los efectos del cambio climático. La sequía está catalogada como uno de los más importantes tipos de estrés medioambientales que afectan fuertemente

el crecimiento y desarrollo de la planta, producción y rendimiento de los cultivos (Shao *et al.*, 2009). Ante una población creciente, reducir el hambre sólo será posible si se logran aumentar de forma significativa y sostenible los rendimientos agrícolas. Ello, a su vez, dependerá de un aumento de la utilización del riego y una mejor gestión del agua (FAO, 2008).

Un efecto secundario al estrés por sequía es el daño oxidativo causado por la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), que obligan a las plantas a activar mecanismos moleculares de regulación induciendo genes que expresan enzimas desoxidantes como Superóxido Dismutasa (SOD). Estudios realizados en muchas especies vegetales, sometidas a estrés hídrico, muestran el incremento de la actividad de esta enzima así como su relación con la resistencia al estrés. La enzima puede ser utilizada como marcador en la

búsqueda de resistencia. Este artículo tiene como objetivo evidenciar la habilidad y estrategia de las plantas para responder y adaptarse al estrés hídrico mediante la enzima (SOD).

Especies Reactivas de Oxígeno (ROS)

Las ROS se producen continuamente como subproductos de varias vías metabólicas que están localizadas en diferentes compartimentos celulares como cloroplastos, mitocondrias y peroxisomas. (Navrot, Rouhier, Gelhaye & Jaquot, 2007; Del Rio, Sandalio, Altomare & Zilinskas, 2006). Bajo condiciones de equilibrio las moléculas de ROS son eliminadas por varios mecanismos de defensa antioxidativa (Foyer & Noctor, 2005). Las plantas en condiciones normales producen (ROS) tales como los radicales O_2^- radical superóxido; $\bullet OH$ radical hidroxilo; HO_2 radical perihidroxilo; RO Radicales alcoxilos y formas no radicales H_2O_2 peróxido de hidrogeno y 1O_2 oxígeno simple (Gill & Tuteja, 2010).

El equilibrio entre la producción y la eliminación de ROS puede ser perturbado por varios factores de estrés biótico como ataques de patógenos y abióticos como salinidad, radiación ultravioleta (UV), sequía, metales pesados, temperaturas extremas, deficiencia de nutrientes, contaminación del aire, herbicidas, entre otros. Cuando se rompe el equilibrio se genera un aumento repentino de los niveles intracelulares de ROS causando un daño significativo en las estructuras de la célula. (Figura 1 y Figura 2) (Gill & Tuteja, 2010).



Figura 1. Equilibrio entre antioxidantes (AOX) y oxidantes (ROX).

Fuente: Gill & Tuteja (2010).

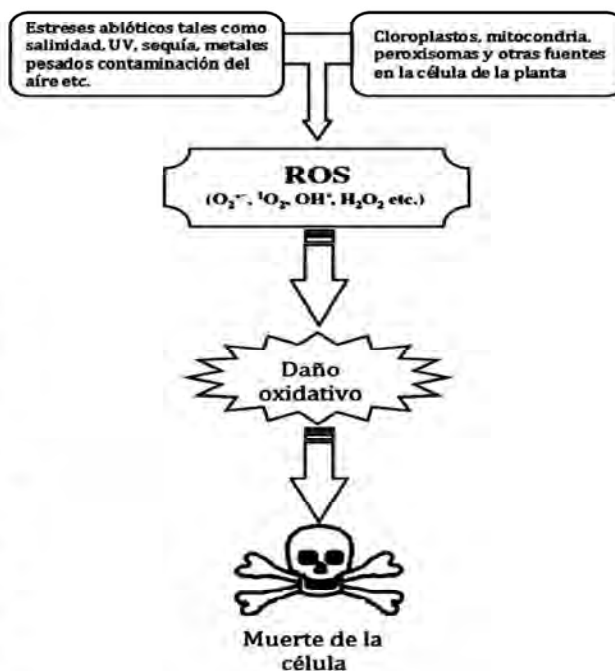


Figura 2. El estrés abiótico induce la producción de ROS y muerte de la célula

Fuente: Gill & Tuteja (2010).

La acumulación de ROS debido a los diferentes tipos de estrés ambiental, son una de las principales causas de pérdida de productividad de los cultivos al rededor del mundo. (Mittler, 2002). El aumento de los niveles de ROS en las plantas, causan un gran daño en las células y las lleva a la muerte debido a que se degradan proteínas, se fragmenta el DNA y se incrementa la peroxidación lipídica y el contenido de malondialdeido (MDA) (Moller, Jensen & Hansson, 2007; Anjum *et al.*, 2011; Gill & Tuteja, 2010; Prasad, 2004; Mittler, 2002).

Las ROS pueden dañar células pero también pueden iniciar respuestas tales como una nueva expresión génica. La acumulación de ROS debido a las condiciones de estrés biótico y abiótico, es contrarrestada por sistemas enzimáticos antioxidantes que incluyen una variedad de detoxificadores tales como Superóxido Dismutasa (SOD), Ascorbato Peroxidasa (APX), Glutacion Peroxidasa (GPX), Glutacion-S-Transferasa (GST), Catalasa (CAT) y no enzimáticos de bajo peso molecular, tales como Ácido Ascórbico (ASH), Glutacion (GSH), β -tocoferol, carotenoides y flavonoides (Gill & Tuteja, 2010).

También se ha mostrado que las ROS influyen en la expresión de un número de genes, activando una cascada de señalización en las vías de transducción, que sugiere que las células tienen estrategias de evolución para usar las ROS como estímulo biológico y señalizador que activa y controla varios programas de respuesta al estrés (Dalton, Shertzer & Puga, 1999).

En condiciones de déficit hídrico se presenta un aumento de las ROS (Farooq, Wahid, Kobayashi, Fujita & Basra, 2009), como una respuesta bioquímica temprana de las células eucarióticas ante el estrés, este evento es conocido como explosión oxidativa, evento temprano de respuesta de defensa de la planta al estrés hídrico y actúa como mensajero secundario para desencadenar reacciones posteriores de defensa (Apel & Hirt, 2004).

Al ocurrir la explosión oxidativa en las plantas, una de las respuestas primarias es el cierre de los estomas, presentándose dentro de éstas una disminución de la disponibilidad de CO_2 que afecta la capacidad de disipar la energía necesaria para la realización del ciclo de Calvin, produciéndose una reducción de la fotosíntesis y un aumento en la producción y contenido de ROS intracelular, dentro de éstas se tiene el radical superóxido (Türkan Bor, Özdemir & Koca, 2005; Prasad, 2004). Por tanto al afectarse los procesos de fotosíntesis debido al déficit hídrico se disminuye el crecimiento, desarrollo y el rendimiento de las plantas.

El radical superóxido (O_2^-) ha sido reportado como el principal causante del daño oxidativo en plantas, por esta razón ha tenido un papel importante en la determinación de los sistemas de adaptación en relación a tolerancia al déficit hídrico (Borsani, Díaz, Agius, Valpuesta & Monza, 2001; Smirnof, 1993).

El radical superóxido libre (O_2^-), puede reaccionar con el H_2O_2 por reacción de Haber-Weiss para generar radical hidróxilo (OH^\cdot), siendo este el más reactivo dentro de las ROS y se constituye en un componente importante de la toxicidad generada

por el oxígeno (Jaramillo *et al.*, 2005; Türkan *et al.*, 2005; Prasad, 2004; Borsani *et al.*, 2001; Slooten *et al.*, 1995; Smirnof, 1993).

Importancia, características y función de la Superóxido Dismutasa (SOD) dentro del sistema antioxidante

Las SOD pertenece a una familia de metaloenzimas, es considerada como la más eficiente de las enzimas antioxidantes intracelulares, está presente en todos los organismos aeróbicos y en todos los compartimientos subcelulares, en los cuales es posible que se generen las ROS, esto es importante en la tolerancia de las plantas a todo tipo de estrés debido a que proveen la primera línea de defensa contra los efectos de los elevados niveles de ROS (Gill & Tuteja, 2010; Abdul, Sankar, Murali, Gomathinayagam & Lakshmanan, 2008)

Es muy importante el estudio del papel que cumplen los sistemas de ROS y sus enzimas antioxidantes en la tolerancia de las plantas al estrés, porque con la manipulación de niveles de estas enzimas, es posible disminuir el estrés oxidativo, ofreciendo una alternativa para contrarrestar el efecto del estrés por sequía (Ramachandra, Viswanatha. & Vivekanandan., 2004). Además la respuesta enzimática puede constituir una ventaja adaptativa en la protección al déficit oxidativo (Borsani *et al.*, 2001).

La enzima Superóxido Dismutasa (SOD) hace parte del sistema de defensa oxidativo y tiene como función evitar la reacción de Haber-Weiss y minimizar el daño oxidativo, esta enzima dismuta rápidamente el radical superóxido (O_2^-) a Peróxido de Hidrógeno (H_2O_2), este producto tiene la característica de ser relativamente estable y puede ser detoxificado por la Catalasa (CAT) y Peroxidasas (POX). Estas enzimas minimizan la reacción de Haber-Weiss manteniendo concentraciones de O_2^- y H_2O_2 cercanas a cero (Jaramillo, *et al.* 2005; Türkan *et al.*, 2005; Prasad, 2004; Borsani *et al.*, 2001; Slooten *et al.*, 1995; Smirnof, 1993), por esto se constituye en uno de los mayores

mecanismos de defensa antioxidantes en las plantas (Jaramillo *et al.*, 2005; Muñoz, Moran, Becana & Montoya, 2005)

Se conocen tres isoformas de la enzima SOD que se caracterizan porque cada una está coordinada con diferente ion metálico como cofactor (Jaramillo *et al.*, 2005; Muñoz *et al.*, 2005) y cada una es codificada por una pequeña familia de genes, lo que probablemente ha complicado aclarar el papel que tienen en las plantas (Kliebenstein, Monde & Last, 1998).

Las tres isoformas de Superóxido Dismutasa también están clasificadas por su sensibilidad diferencial al Cianuro de Potasio (KCN) y al Peróxido de Hidrógeno (H_2O_2). La isoforma Superóxido Dismutasa Zinc y Cobre (SOD Zn/Cu) se caracteriza por ser sensible a KCN y H_2O_2 , la isoforma Superóxido Dismutasa Hierro (SOD Fe) únicamente sensible a H_2O_2 y la isoforma Superóxido Dismutasa Manganeso (SOD Mn) es resistente a ambos inhibidores. (Del Rio, Sandalio, Altomare & Zilinskas, 2003; Mittler, 2002; Bowler, Van Camp, Van Montagnu & Inzé, 1994)

Dentro de las isoformas SOD se han reportado varias isoenzimas de SODFe (seis), SODMn (tres), SODCu/Zn (siete). Al comparar la secuencia y estructura de estas isoformas se observó que SODMn y SODFe son grupos que están estrechamente relacionados, mientras SODCu/Zn parecen haber evolucionado independientemente (Muñoz *et al.*, 2005).

Las isoformas SOD Cu/Zn y SODMn se encuentran en todos los eucariotes superiores del reino animal. Sin embargo, en las algas eucariotas y los protozoos poseen SODMn y SODFe pero no poseen SOD Cu/Zn (Bowler, Montagu & Inzé, 1992)

El grupo de SOD Fe probablemente constituye el grupo más viejo de SOD. Esto se sugirió porque tal vez el hierro fue el primer ion metálico usado como cofactor ubicado en el sitio activo de la primera SOD por causa de la abundancia de Fe (II)

soluble formado en el tiempo (Bannister, Bannister, Barra, Bond & Bossa, 1991). Como los niveles de O_2 se incrementaron en el medio ambiente, los componentes minerales de éste fueron oxidados. La disminución de la disponibilidad de Fe (II) en el medio ambiente causó un cambio al uso del ion metálico Mn (III) que era el más disponible (Alscher, Erturk & Heath, 2002)

Las isoformas SOD Mn son probablemente las segundas más antiguas después de las SOD Fe, estas llevan un único átomo del metal por subunidad. Esas enzimas no pueden funcionar si el átomo de Mn no está presente en el sitio activo. Se ha encontrado en mitocondria y peroxisomas, y la isoforma SOD Fe está presente en los cloroplastos (Figura 3) (Muñoz *et al.*, 2005; Alscher *et al.*, 2002).

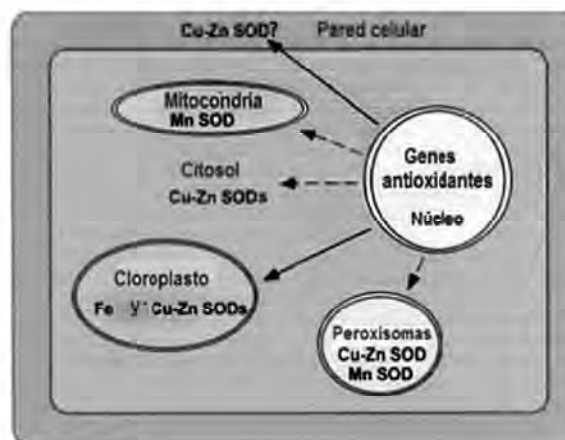


Figura 3. Localización de SODs en la célula de la planta

Fuente: Alscher *et al.* (2002)

Cuando la atmósfera fue completamente saturada de oxígeno, el Fe (II) fue casi completamente transformada en no disponible y el Cu (I) insoluble fue convertido en Cu (II) soluble. En este estado, empieza a ser usado como ion metálico cofactor del sitio activo de SOD (Alscher *et al.*, 2002).

La isoforma SOD Cu/Zn es la más abundante en organismos eucariotas y está localizada principalmente en el citoplasma, en los cloroplastos y en diferentes tipos de peroxisomas. (Martínez, 2003). También se encuentran en el núcleo y en el apoplasto (Alscher *et al.*, 2002).

Los estudios de las enzimas SOD han producido resultados variables por el hecho de que esas isoformas son afectadas en forma diferente por el déficit hídrico (Bowler *et al.*, 1994). En las plantas la isoforma que aumenta su concentración, en respuesta a diferentes estímulos de déficit es la isoforma SOD Cu/Zn (Mittler & Zilinskas, 1994; Kenis, Rouby, Edelman. & Silvente, 1994; Kaminaka, Morita, Tokumoto, Masamura & Tanka, 1999). Los esfuerzos para fortalecer las defensas antioxidantes en el citoplasma o en el cloroplasto incluyen la sobreexpresión de esta isoforma, la cual provee aumento a la tolerancia a estrés oxidativo en plantas (Perl *et al.*, 1993; Gupta *et al.*, 1993a, Gupta *et al.*, 1993b; Murgia *et al.*, 2004)

En estudios realizados con especies de cultivos resistentes y tolerantes a sequía, los cuales fueron sometidos a estrés hídrico, se obtuvo como resultado que las especies tolerantes presentaron una actividad más alta de enzimas antioxidantes que las especies susceptibles, esto se observó en cultivos de trigo, frijol, maíz (Chopra & Selote, 2007; Türkan *et al.*, 2005)

En un estudio realizado en genotipos tolerantes y sensibles a sequía del musgo *Tortula ruralis* se observó un incremento en los niveles de SOD en los genotipos tolerantes a sequía (Bowler *et al.*, 1992). En variedades de arroz resistentes a sequía y a heladas también se presentó un incremento de SOD en presencia del déficit hídrico, asociando esto a un aumento en la capacidad del sistema antioxidante bajo este tipo de estrés (Guo, Ou, Lu & Zhong, 2006; Huang & Guo, 2005).

En tres genotipos de *Radix astragali* planta medicinal de la china, se observó que al aplicar déficit hídrico aumento la actividad de las SOD y además que este aumento se presentó en el genotipo más tolerante (Yong, Zongsuo, Hongboc & Feng, 2004)

Las diferentes isoformas en plantas sometidas a déficit hídrico han sido reportadas y además se han detectado cambios en su actividad especialmente incremento, por ejemplo en *Catharanthus*

roseus (Abdul *et al.*, 2008), maíz (*Zea mays* L.) (Jiang & Zhang, 2002; Zhu & Scandalios, 1994), *Arabidopsis thaliana*. (Kliebenstein *et al.*, 1998), *L. corniculatus* (Borsani *et al.*, 2001), trigo (Shao, Liang, Shao. & Sunc, 2005; Singh & Usha, 2003), arroz (Wang *et al.*, 2005), *Phaseolus acutifolius* (Türkan *et al.*, 2005).

En plantas, la isoforma SOD Cu/Zn se ha reportado con alto nivel de respuesta a diferentes estímulos de estrés, en cultivos como tabaco (Hamid, *et al.* 2004), guisantes (Mittler & Zilinskans. 1994), avena (Kenis *et al.*, 1994) y arroz (Kaminaka *et al.*, 1999).

En análisis por Northern-Blot de SOD Cu/Zn mRNA en *Lotus corniculatus* bajo estrés hídrico se presentó una alta acumulación de la enzima a medida que pasa el tiempo de exposición al estrés (Borsani *et al.*, 2001). Esto puede estar relacionado específicamente con la acumulación de la isoenzima SOD Cu/Zn². Este mismo comportamiento se ha observado en tabaco (Hamid *et al.* 2004), árboles de caucho (Miao & Gaynor, 1999) y plantas de tomate (Perl *et al.*, 1993).

Conclusiones

Las especies reactivas de oxígeno aumentan sus niveles en las plantas cuando están sometidas a diferentes tipos de estrés bióticos o abióticos, éstas son altamente reactivas y finalmente llegan a causar un estrés oxidativo que produce radicales libres a nivel intracelular y extracelular y pueden llevar a la muerte de la célula, causando daños a nivel de ácidos nucleicos, lípidos y proteínas; sin embargo las plantas han desarrollado mecanismos de defensas antioxidantes, que son eficientes y ayudan tanto en la inhibición de reacciones o en detoxificarla.

Una de las defensas antioxidantes son las isoformas de la enzima Superóxido Dismutasa (Mn-SOD, Cu/Zn-SOD, Fe-SOD), éstas se han encontrado en diferentes especies vegetales y funcionan como eficientes detoxificadores de ROS. Por esto

pueden ser una herramienta valiosa en los programas de mejoramiento genético de plantas buscando mejorar la tolerancia al estrés hídrico.

Literatura citada

1. Abdul, C. B., Sankar, P.V., Murali, M., Gomathinayagam, G.M.A. & Lakshmanan, R. P. (2008). Water deficit stress effects on reactive oxygen metabolism in *Catharanthus roseus*; impacts on ajmalicine accumulation. Colloids and Surfaces. *Biointerfaces* (62):105–111.
2. Alscher, R. A., Erturk, N. & Heath, L. S. (2002). Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *J. Exp. Bot.* (53): 1331–1341
3. Anjum, S. A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C. & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* Vol. 6(9): 2026-2032.
4. Apel, K. & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* (55): 373-399.
5. Bannister, W.H., Bannister, J.V., Barra, D., Bond, J. & Bossa, F. (1991). Evolutionary aspects of superoxide dismutase: the copper/zinc enzyme. *Free Radical Research Communications* 12-13, 349-361.
6. Borsani, O., Díaz, P., Agius, M.F., Valpuesta, V. & Monza, J. (2001). Water stress generate and stress oxidative through the induction a specific Cu/Zn superoxide dismutasa in *Lotus corniculatus* leaves. *Plant Science* (161): 757 -763.
7. Bowler, C., Van Camp, W., Van Montagnu, M. & Inzé, D. (1994). Superoxide dismutase in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* (13): 199 -218.
8. Bowler, C., Montagu, M. V. & Inzé, D. (1992). Superoxide Dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiology* (43):83 -116.
9. Chaves, M.M., Maroco, J.P. & Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* (30): 239–264.
10. Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodríguez, M.L., Ricardo, C.P.P. & Osorio, M.L. (2002). How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals of Botany* (89): 907–916.
11. Chopra R.N. & Selote D.S. (2007). Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than susceptible wheat cultivar under field conditions. *Environmental and Experimental Botany* (60): 276 - 283.
12. Dalton, T.P., Shertzer, H.G. & Puga, A. (1999). Regulation of gene expression by reactive oxygen. *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.* (39): 67-101
13. Del Rio, L.A., Sandalio, L.M., Corpas, F.J., Palma, J.M. & Barroso, J.B. (2006). Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes. Production, scavenging, and role in cell signaling. *Plant Physiol.* (141): 330-335.
14. Del Rio, L.A., Sandalio, L.M., Altomare, D.A. & Zilinskas, B.A. (2003). Mitochondrial and peroxisomal manganese superoxide dismutase: differential expression during leaf senescence. *J. Exp. Bot.* (54): 923-933
15. FAO, (2008). Redacción II 2008. Informe de la FAO. El agua y la seguridad alimentaria. Recuperado de: <http://redaccionii2008.blogspot.com/2008/06/informe-de-la-fao.html>.
16. FAO, (2007). Electronic forum on biotechnology in food and agriculture: conference 14. Recuperado de: <http://www.fao.org/biotech/forum.asp>.
17. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. & Basra, Sma. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* (29): 185-212.
18. Foyer, C.H. & Noctor, G. (2005). Redox homeostis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell* (17):1866-1875.
19. Gill, S.S. & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* (48): 909-930.
20. Guo, Z., Ou, W.K., Lu, S. & Zhong, Q. (2006). Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity. *Plant Physiology and Biochemistry*, (44): 828-836.
21. Gupta, A.S., Heinen, J.L., Holaday, A.S., Burke, J.J. & Allen, R.D. (1993a). Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants that overexpress chloroplastic Cu/Zn superoxide dismutase. *Proc Natl Acad Sci USA* (90): 1629–1633.
22. Gupta, A.S., Webb, R.P., Holaday, A.S. & Allen, R.D. (1993b). Overexpression of superoxide dismutase protects plants from oxidative stress (induction of ascorbate peroxidase in superoxide dismutase-overexpressing plants). *Plant Physiol* (103):1067–1673.
23. Hamid, G. B., Yamauchi, Y., Shimada, E., Sasaki, R., Kawano, N. & Tanaka, K. (2004). Enhanced tolerance to salt stress and water deficit by overexpressing superoxide dismutase in tobacco (*Nicotiana tabacum*) chloroplasts. *Plant Science*. (4): 919-928.
24. Huang, M. & Guo, Z. (2005). Responses of antioxidative system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity. *Biol. Plant.* (49): 81–84.
25. Jaramillo, S., Villa, N. A., Pineda, A.F., Gallego, A.B., Tabares, P.Y. & Ceballos, A. (2005). *Pesq. agropec. bras., Brasília*, (40):1115-1121.
26. Jiang, M. & Zhang, J. (2002). Water stress induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. *J. Exp. Bot.* (53):2401–2410
27. Kaminaka, H., Morita, S., Tokumoto, M., Masamura, T. & Tanka, K. (1999). Differential gene expression of rice superoxide dismutase isoforms to oxidative and environmental stresses. *Free. Radic. Res.* (31): 219-225.

28. Kenis, J., Rouby, M., Edelman, M. & Silvente, S. (1994). Inhibition of nitrate reductase by water stress and oxygen in detached oat leaves: a possible mechanism of action, *J. Plant Physiol.* (144): 733-739.
29. Kliebenstein, R.A., Monde, R. & Last, R.L. (1998). Superoxide dismutase in Arabidopsis: an eclectic enzyme family with disparate regulation and protein localization, *Plant Physiol.* (118): 637 - 658.
30. Martínez, L. (2003). Tesis Doctoral Biotecnología. Respuesta Bioquímica y molecular de la simbiosis *Phaseolus vulgaris* L. *Glomus* intraradices al estrés de agua.
31. Miao, Z. & Gaynor, J. (1999). Molecular cloning, characterization and expression of Mn-superoxide dismutase from the rubber tree (*Hevea brasiliensis*), *Plant Mol. Biol.* (23): 267–277.
32. Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* (7): 405-410.
33. Mittler, R. & Zilinskas, A. (1994). Regulation of pea cytosolic ascorbate and other antioxidant enzymes during the progression of drought stress and following recovery from drought, *Plant J.* (5): 297-405.
34. Moller, I.M., Jensen, P.E. & Hansson, A. (2007). Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* (58): 459-481.
35. Muñoz, I.G., Moran, J.F., Becana, M. & Montoya, G. (2005). The crystal structure of an eukaryotic iron superoxide dismutase suggests intersubunit cooperation during catalysis. *Protein Science.* (14): 387-394.
36. Murgia, I., Tarantino, D., Vannini, C., Bracale, M., Carriavieri, S. & Soave, C. (2004). *Arabidopsis thaliana* plants overexpressing thylakoidal ascorbate peroxidase show increased resistance to paraquat-induced photooxidative stress and to nitric oxide-induced cell death. *Plant J.* (38): 940–53.
37. Navrot, N., Rouhier, N., Gelhaye, E. & Jaquot, J.P. (2007). Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria, *Physiol. Plant.* (129): 185-195
38. Panel Intergubernamental Sobre El Cambio Climático. (2007). Recuperado de: <http://www.ipcc.ch>.
39. Passioura, J. (2007). The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany* (58): 113–117.
40. Perl, A., Perl-Treves, R., Galili, S., Aviv, D., Shalgi, E. & Malkin, S. (1993). Enhanced oxidative-stress defence in transgenic potato expressing tomato Cu, Zn superoxide dismutases. *Theor Appl Genet.* (85):568–76.
41. Prasad, M.N.V. (2004). Radicales Libres (FR) Y Especies Reactivas Del Oxígeno (ROS). En: Reigosa, M.J., Pedrol, N., Sánchez, A.M. (2004) *La Ecofisiología Vegetal: Una Ciencia de Síntesis*. Madrid: Thomson Editores Spain, p. 775-790.
42. Ramachandra, A. R., Viswanatha, K. C. & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* (161): 1189–1202
43. Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Manivannan, P., Panneersel, V. R. & Shao, M.A. (2009). Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants-biotechnologically and sustainably improving agriculture and the environment in arid regions of the globe. *Crit. Rev. Biotechnol.* (29): 131-151.
44. Shao, H.B., Liang, Z.S., Shao, M.A. & Sunc, Q. (2005). Dynamic changes of anti-oxidative enzymes of 10 wheat genotypes at soil water deficits *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* (42): 187–195.
45. Singh, B. & K. Usha (2003). Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress, *Plant Growth Regul.* (39): 137–141.
46. Slooten, L., Capiou, K., Camp, W.V., Montagu, M.V., Soybesma, C. & Inze, D. (1995). Factors affecting the enhancement of oxidative stress tolerance in transgenic tobacco over expressing manganese superoxide dismutase in the chloroplasts, *Plant Physiol.* 107: 373–380
47. Smirnof, N. (1993). The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol.* (125): 27- 58.
48. Türkan, I., Bor, M., Özdemir, F. & Koca, H. (2005). Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Science.* (168): 223 -231.
49. Wang, Z.F., Wang, O.B., Kwon, S.Y., Kwak, S.S. & Su, W.A. (2005). Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase, *J. Plant Physiol.* (162): 465–472.
50. Yong, T., Zongsuo, L., Hongboc, S. & Feng, D. (2004). Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix Astragali* at seeding stage. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces.* (49):60–65
51. Zhu, D. & Scandalios, John C. (1994). Differential Accumulation of Manganese-Superoxide Dismutase Transcripts in Maize in Response to Abscisic Acid and High Osmoticum. *Plant Physiol.* (106): 173-178.

Cómo citar los artículos publicados en el volumen 5

Volumen 5 Número 1 enero-junio 2014

Reducción de la demanda química de oxígeno, coliformes, mohos y levaduras en mucílago de café mediante electrocoagulación

Orozco, L. F., Castro-Ríos, K. & Taborda, G. (2013). Reducción de la demanda química de oxígeno, coliformes, mohos y levaduras en mucílago de café mediante electrocoagulación. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 13-19.

Caracterización estructural de la cascarilla de arroz modificada como adsorbente alternativo y eficiente para la remoción de Cr (VI) en solución

Doria, G.M., Hormaza, A. & Gallego, D. (2013). Caracterización estructural de la cascarilla de arroz modificada como adsorbente alternativo y eficiente para la remoción de Cr (VI) en solución. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 21-29.

Colecta de germoplasma de higuera (*Ricinus communis* L.) en dos municipios de Arauca, Colombia

Cardozo, C.I., Cárdenas, R.E. & Posada, C.A. (2013). Colecta de germoplasma de higuera (*Ricinus communis* L.) en dos municipios de Arauca, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 31-40.

Fertilización con vermicomposta en maíz criollo y su tasa de descomposición en el suelo

García, J.A., Villarreal, M., Sánchez, P., Parra, S. & Hernández, S. (2013). Fertilización con vermicomposta en maíz criollo y su tasa de descomposición en el suelo. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 41-47.

Diseño óptimo de sistemas de riego a presión. Aplicación en casos (Ecuador)

Lapo, C.M. & Pérez, R. (2013). Diseño óptimo de sistemas de riego a presión. Aplicación en casos (Ecuador). *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 49-64.

Generalidades de la producción de embriones bovinos *in vitro*

Gonella, A.M., Atuesta, J.E., Bernal, S.M. & Chacón, L. (2013). Generalidades de la producción de embriones bovinos *in vitro*. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 65-80.

Hongos asociados a la pudrición de la corona en frutos de banano orgánico (*Musa spp.* L.) en Piura, Perú

Aguilar, R., García, R.B., Dulanto, J.A. & Maldonado, E.A. (2013). Hongos asociados a la pudrición de la corona en frutos de banano orgánico (*Musa spp.* L.) en Piura, Perú. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 81-88.

Inventario y valoración de la flora utilizada por la vereda Santa Teresa, Palmira (Valle del Cauca)

Bonilla, M. M. & Caetano, C.M. (2013). Inventario y valoración de la flora utilizada por la vereda Santa Teresa, Palmira (Valle del Cauca). *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 89-99.

Ciencia de la sostenibilidad, sus características metodológicas y alcances en procesos de toma de decisiones

Salas-Zapata, W.A. & Ríos-Osorio, L.A. (2013). Ciencia de la sostenibilidad, sus características metodológicas y alcances en procesos de toma de decisiones. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 101-111.

Agrocombustibles y cambio climático: el caso de la Orinoquia colombiana

Zuñiga, O. E. (2013). Agrocombustibles y cambio climático: el caso de la Orinoquia colombiana. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 4 (1), 113-117.

Volumen 5 Número 2 julio-diciembre 2014

¿Mientras más piedras, mejor? Materiales gruesos, relieve y nutrientes en suelos de la vertiente norte de la Cordillera Central Dominicana

May, T. (2014) ¿Mientras más piedras, mejor? Materiales gruesos, relieve y nutrientes en suelos de la vertiente norte de la Cordillera Central Dominicana. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 19-30.

Evaluación de nuevos cultivares de soya en el municipio de Puerto Padre, Cuba

Ávila Concepción, J. M., Ramón Infante, H. & Cabello Peña, H. (2014). Evaluación de nuevos cultivares de soya en el municipio de Puerto Padre, Cuba. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 31-39.

Crítica ecológica al concepto de Desarrollo y nuevas alternativas desde América Latina

Matos de Oliveira, A. L. (2014). Crítica ecológica al concepto de Desarrollo y nuevas alternativas desde América Latina. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 41-53.

Tecnologías usadas no Brasil para a recuperação de sementes crioulas

Zúñiga Mosquera, O. E. (2014). Tecnologías usadas no Brasil para a recuperação de sementes crioulas. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 55-69

Análisis de riesgos en la salud de la población rural de la pampa argentina por uso de agroquímicos en cultivo de soja

Nogar, A. G. & Larsen, B. A. (2014). Análisis de riesgos en la salud de la población rural de la pampa argentina por uso de agroquímicos en cultivo de soja. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 71-84.

Biomimesis: nuevos horizontes de sostenibilidad y tendencias globales de la praxis tecno-científica en el mundo contemporáneo

Sierra Hernando, C. H. & Kuiru, N. (2014). Biomimesis: nuevos horizontes de sostenibilidad y tendencias globales de la praxis tecno-científica en el mundo contemporáneo. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 85-98.

Perspectiva interdisciplinaria del ordenamiento alimentario y derecho del consumidor en Argentina

Zapata Galvis, J. & Llano Franco, J. V. (2014). Perspectiva interdisciplinaria del ordenamiento alimentario y derecho del consumidor en Argentina. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 99-114.

Propuesta de campaña de bien público para fomentar la agricultura urbana en la ciudad de Puerto Padre, Cuba

Ramona Altabas, J., Paz Ramírez, Y. & Pérez Parra, I. S. (2014). Propuesta de campaña de bien público para fomentar la agricultura urbana en la ciudad de Puerto Padre, Cuba. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 115-126.

Evaluación en pérdidas de durazno (*Prunus persica*) variedad rubidoux en la granja experimental Tanguavita Paipa, Boyacá, Colombia

Lemus Cerón, A. J., Bastidas Parrado, L. A. & Puentes Montañez, G. A. (2014). Evaluación en pérdidas de durazno (*Prunus persica*) variedad rubidoux en la granja experimental Tanguavita Paipa, Boyacá, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 127-133.

Biofertilización nitrogenada como aporte a la sustentabilidad de la agricultura colombiana

Montenegro Gómez, S. P. & Barrera Berdugo, S. E. (2014). Biofertilización nitrogenada como aporte a la sustentabilidad de la agricultura colombiana. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental RIAA*, 5 (2), julio-diciembre, 135-144.