

# Fitohormonas involucradas en la restricción radical de plantas creciendo en contenedores de bajo volumen

---

## Phytohormones Involved in Radical Restriction on Plants Growing in Low Volume Containers

Carlos Luis Boschi

Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía.  
Departamento de Producción Vegetal.  
Av. San Martín 4453 (1418) Buenos Aires, Argentina.  
Correo de correspondencia: cboschi@agro.uba.ar

### Resumen

La reducción de la biomasa aérea y crecimiento reducido de raíces en plantas creciendo en contenedores de bajo volumen limita la productividad de la horti, fruti y floricultura. El objetivo de esta revisión bibliográfica es documentar el *estado del arte* del conocimiento sobre los mecanismos fisiológicos que modulan dicha reducción. Si bien es sabida la influencia hormonal en estos mecanismos, no es clara aún la comprensión global de las fitohormonas involucradas. La restricción radical se encuentra asociada con un suministro insuficiente de citocininas por las raíces; la cual puede ser revertida por aplicación de citocininas exógenas. También hay evidencia que sugiere que la aplicación exógena temprana de auxinas podría reemplazar el requerimiento de citocininas para revertir la restricción radical, pero existe un marcado desconocimiento de los mecanismos involucrados. Se concluye que las auxinas, a través de su efecto promotor de la diferenciación y crecimiento de raíces, causarían indirectamente un aumento en la provisión de citocininas, ya que los ápices radicales son la principal fuente de

### Abstract

Aerial biomass reduction and root growth reduced in plants growing in low-volume containers limits the horti, fruti and floriculture productivity. The bibliographic review objective is to document the *state of the art* of the physiological mechanisms that modulate said reduction. While the hormonal influence on these mechanisms is known, the overall understanding of the phytohormones involved is not yet clear. Radical restriction is associated with an insufficient supply of cytokinins by the roots; which can be reversed by application of exogenous cytokinins. There is also evidence to suggest that the early exogenous application of auxins could replace the cytokinins requirement to reverse the radical restriction, but there is a marked ignorance of the mechanisms involved. It is concluded that auxins, through their promoting effect of the differentiation and growth of roots, would indirectly cause an increase in the provision of cytokinins since radical apices are the main source of cytokinins in the plant. However, recent reports show that auxins inhibit the synthesis of cytokinins

citocininas de la planta. Sin embargo, reportes recientes demuestran que las auxinas inhiben la síntesis de citocininas en ápices radicales, lo que permite hipotetizar, alternativamente, que una acción directa de las auxinas exógenas sobre el crecimiento de la parte aérea de la planta sería posible. La existencia de distintos antagonistas de ambas hormonas, y de intermediarios de la acción o transporte de auxinas, permiten poner a prueba estas hipótesis.

### Palabras clave

Auxinas, citocininas, cultivos en macetas, restricción radical, antagonista hormonal.

in radical apices, which allows to hypothesize, alternatively, that a direct action of exogenous auxins on the growth of the aerial part of the plant would be possible. The existence of different antagonists of both hormones, and intermediaries of the action and / or transport of auxins, allow to test these hypotheses.

### Keywords

Auxins, cytokinins, potted cultures, radical restriction, hormonal antagonist.

## Introducción

El crecimiento radical explora el suelo o sustrato para obtener agua y nutrientes solubles, las raíces profundas absorben agua de las capas inferiores del suelo mientras que las ramificaciones radicales absorben con mayor eficiencia nutrientes menos móviles como el fosfato, zinc y manganeso. Así, la arquitectura de la raíz resulta de variables físicas propias del medio edáfico/sustrático, de la sensibilidad de los tejidos involucrados, de la interacción entre la disponibilidad de fotoasimilados generados por la irradiación fotosintéticamente activa que recibe la planta y de los niveles hormonales (básicamente la relación entre auxinas y citocininas) (Yoshida *et al.*, 2013; Pacurar *et al.*, 2014).

Se define a la restricción radical como un estrés físico impuesto al sistema radical de la planta cuando las mismas crecen en contenedores de pequeño tamaño. Es el caso del manejo de cultivos en contenedores, propios de la etapa de vivero en la horticultura, fruticultura y floricultura, donde el estrés causado por el contenedor genera cambios que deprimen el crecimiento radical y aéreo, como consecuencia principalmente de un desbalance en la síntesis de fitohormonas (De Lojo *et al.*, 2017).

El contenedor genera cambios en el medio ambiente radical, que queda expuesto a diferentes tipos de tensiones abióticas como la sequía, la salinidad, la temperatura, sumado a las limitaciones físicas en su crecimiento. Entre otras respuestas, se observan proteínas que se acumulan significativamente durante el estrés causado, son proteínas LEA (abundantes de embriogénesis tardía) (Amara *et al.*, 2014) cuya biosíntesis aumenta conforme se incrementa la restricción radical, y serían moduladas por relaciones cambiantes entre auxinas y citocininas.

Bajo este marco, el objetivo de esta revisión bibliográfica es documentar el *estado del arte* del conocimiento de los mecanismos fisiológicos que modulan dicha reducción. Si bien es sabida la influencia hormonal en estos mecanismos, no es clara aún la comprensión global de las fitohormonas involucradas.

## Fitohormonas y la restricción radical

Las respuestas relacionadas con las auxinas y citocininas en el crecimiento del sistema radical en general tienen efectos opuestos: mientras que las citocininas inhiben el crecimiento radical a través de su efecto sobre la división y diferenciación del ápice radical y en el periciclo de la raíz principal, las auxinas incrementan la masa radical a través de la diferenciación de ramificaciones laterales. Así, el proceso de desarrollo de nuevas raíces laterales, que componen la mayoría de la masa radicular, son moduladas por las auxinas, quienes inducen las divisiones de células periclinales que forman células fundadoras de raíz lateral (De Smet, 2012). Las células fundadoras se desarrollan en raíces laterales primordiales y laterales, un proceso modulado por las citocininas, que reducen la formación de raíces laterales y aseguran un espaciado suficiente entre dos raíces laterales vecinas (Shivakumar, 2018).

Esta situación determina un menor crecimiento de biomasa, tanto radical como aérea, durante la etapa de cultivo en macetas individuales, dado que la raíz alcanza la base de la celda y se ve obligada a cambiar la dirección de su crecimiento, se reduce tanto la tasa de expansión como la ramificación radical y aumentan las proteínas LEA, que son moléculas hidrofílicas cuyo papel es probablemente proteger biomoléculas y membranas celulares (Yuen *et al.*, 2019). La mayoría de estas proteínas son deshidrinas, que se enriquecen con diversos intermediarios de la síntesis de citocininas, pero carecen de triptófano (precursor de la síntesis de auxinas) (Allagulova *et al.*, 2003), lo cual evidencia que la extracción y absorción de citocininas por las deshidrinas son un motivo de la reducción en la síntesis o translocación de citocininas (generadas en los ápices radicales) en situaciones de estrés impuesto por el contenedor de cultivo.

La disminución en la producción de citocininas tendría a su vez un impacto negativo en el desarrollo y en la tasa de asimilación neta, que alteran el ciclo circadiano de asimilación de CO<sub>2</sub>, posiblemente con acción en la capacidad de la enzima PEP Case, que deprime la concentración de clorofila e incapacita la fijación y regeneración de RuBisCo (Daloso *et al.*, 2015).

Esta reducción del crecimiento del sistema radical impacta mayoritariamente en la síntesis de raíces más finas y afectaría el ritmo circadiano endógeno orquestado por auxinas y citocininas, lo que conlleva a cambios significativos en el comportamiento posterior de la planta. Esta estrecha correlación entre el crecimiento de la biomasa aérea y radical, controlado por señales endógenas de naturaleza hormonal producidas por el sistema radical, pueden llegar a ser una herramienta de manejo que permita al cultivador manejar la ontogenia del cultivo en contenedores mediante la aplicación exógena (pulverizando al follaje) de hormonas naturales —ácido indol acético (AIA), bencil amino purina (BAP)—, sintéticas —ácido naftalen acético 1) (ANA), ácido indol butírico (IBA)— o mediante la aplicación de inhibidores de síntesis o translocación de auxinas o citocininas —Acido naftil talámico (NPA), ácido tri-iodobenzoico (TIBA), Dopamina, y nitroprusiato de sodio (NPS)—. Así, La aplicación exógena de citocininas

(6-bencilaminopurina, BAP) en cultivos en contenedores puede reducir el efecto negativo de tamaños de celda limitantes (Di Benedetto *et al.*, 2015).

Del mismo modo, el asperjado con auxinas en concentraciones adecuadas aumenta la tasa de crecimiento en cultivos que crecen en macetas de tamaño limitante (Hannah, 2017), porque la acción promotora de las auxinas implicaría un aumento de la síntesis de citocininas en los puntos radicales, ya que si bien hay evidencias de lo contrario (Keller, 2007; Koenig *et al.*, 2009), la acción auxínica exógena sería local y no traslocada.

Por lo expuesto, se documentan respuestas similares de la planta, tanto ante la aplicación foliar de auxinas como por la aplicación vía radical de citocininas. Y con el mismo razonamiento se esperan similares respuestas ante la aplicación de inhibidores de auxinas o de citocininas.

## Inhibidores hormonales

Las sustancias con efecto inhibitorio, en algunos casos inhiben la síntesis de intermedios y en otros bloquean el transporte. Son básicamente cuatro:

### 1) *Acido naftil talámico (NPA)*

Se trata de una estrigolactona sintética inhibidora polar del transporte de auxinas. La aplicación de NPA en las hojas basales de la planta o regado al sistema radical redujo el número de raíces laterales; por ende, sería posible bloquear el desarrollo de raíces laterales pulverizando al follaje o regando con soluciones de ácido naftil talámico (NPA) (Dubrovsky *et al.*, 2008; Pumisitapon *et al.*, 2011). Ello permitiría comprender mecanismos moleculares del transporte polar de auxinas en condiciones de restricción radical.

### 2) *El ácido tri-iodobenzoico (TIBA)*

Se trata de un regulador del crecimiento inhibidor del transporte de auxinas polares y se trasloca solamente acropetalmente (Saniewski *et al.*, 2017); la velocidad a la cual se transporta no es constante, sino que depende de la especie vegetal tratada. Opuestamente también se comprobó en plantas enteras de maíz que el TIBA es transportado basipetamente (Wu y McSteen, 2007); y en numerosas leguminosas se constataron ambos movimientos (Nakajima *et al.*, 2017). Una vez que el regulador llega al sitio de acción, se observa un efecto a nivel celular de inhibición en la duplicación de los cromosomas en la telofase (Amijima *et al.*, 2014), y bastan muy bajas concentraciones para producir el efecto (2  $\mu\text{M}$ ); semillas asperjadas con TIBA generaron plántulas con 50% de la longitud del hipocótilo (Amijima *et al.*, 2014). Estos efectos son el producto de cambios en mecanismos involucrados que perturban el movimiento de vesículas que contienen los transportadores de auxinas desde y hacia las membranas celulares (Soeno *et al.*, 2010; Pumisitapon *et al.*, 2011).

### 3) *La dopamina*

La dopamina es una feniletilamina, producto natural de la vía de la catecolamina, es en el metabolismo animal un neurotransmisor bien conocido en mamíferos (Wang *et al.*, 2018).

Sin embargo, son escasas las investigaciones que aportan al conocimiento e importancia fisiológica de la dopamina en plantas. Se trata de una molécula hidrosoluble que el tejido vegetal genera: una fuerte capacidad antioxidante (Kulma y Szopa, 2007). La dopamina influye en el metabolismo del azúcar y, mediante una inhibición de la traslocación de citocininas, afecta el crecimiento y la expansión celular. Desempeña un papel importante en la regulación intercelular de la permeabilidad iónica y foto fosforilación de los cloroplastos debido a su poder de reducción que termina con la eliminación de radicales libres (Roshchina, 1990). En cuanto al estrés radical, hay evidencias dicotómicas, por un lado, dada la acción inhibitoria en la actividad de las citocininas no estaría contribuyendo a su reversión, pero, por otro lado y debido a sus propiedades antioxidantes, la dopamina genera respuestas que permitiría adecuar las células al estrés abiótico. La dopamina puede administrarse externamente o estimular su biosíntesis mediante el asperjado con ácido ascórbico o luz ultravioleta (Swiedrych *et al.*, 2004).

La restricción radical genera estrés salino; que conlleva a un aumento de la actividad de la tirosina descarboxilasa, enzima clave en la vía de síntesis de la dopamina (Swiedrych *et al.*, 2004). Así, plantas de arroz bajo estrés salino fueron asperjadas al follaje con soluciones de dopamina y tuvieron mayor tolerancia a la salinidad, estudios moleculares evidenciaron que la tolerancia fue producto de la activación por la dopamina del gen aquaporina OsPIP1-3 (Abdelkader *et al.*, 2012).

#### 4) El óxido nítrico

Es una molécula que interviene mediando la acción de las auxinas sobre la diferenciación y crecimiento de raíces laterales. En plantas de alfalfa, los niveles de óxido nítrico pudieron ser incrementados en forma exógena mediante una aplicación al follaje de 100  $\mu\text{M}$  de nitroprusiano de sodio (NPS) (Filippou *et al.*, 2013). El NPS es, entre los nitrosilos de hierro, el compuesto comercialmente más utilizado, tanto *ex* como *in vitro*. Se trata de un pentacianido nitrosilferrato de sodio, complejo inorgánico donde el hierro está en estado ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ) y el óxido nítrico se une formalmente como  $\text{NO}^+$  (Ziogas *et al.*, 2015). El mecanismo que induce a la liberación no está del todo entendido, pero sí es claro que el NPS requiere tanto de la irradiación con luz o la reducción de un electrón para liberar NO. Es importante tener en cuenta a la hora de asperjar al follaje que el NPS, en solución acuosa, se degrada cuando se expone a la luz blanca o azul, pero no a la luz roja; sin embargo, aun cuando se degrade, los subproductos siguen siendo biológicamente activos (Shi *et al.*, 2016).

### Interacciones hormonales

Durante la restricción radical existe información de posibles interacciones entre fitohormonas presentes y reguladores exógenos; una evaluación de los niveles de hormonales en plantas de manzano asperjadas con ácido indolbutírico (IBA) sugirió que el ácido indolacético (AIA), el ácido ascórbico (ABA) y la brassinolida, aumentan con la aplicación exógena de IBA; mientras que el zeatin ribosa, las giberelinas y el ácido jasmónico disminuyen.

El efecto promotor de las auxinas exógenas solamente se expresa al llegar a las raíces y no durante su traslocación (Mao *et al.*, 2018; Shivakumar, 2018; Mehta *et al.*, 2018; Danova *et al.*, 2018). En consecuencia, la aplicación de algunos de los inhibidores enunciados debería bloquear al menos parcialmente la promoción del crecimiento radical.

Por otra parte, si la acción promotora de las auxinas sobre el crecimiento de la parte aérea fuera consecuencia de un efecto local sobre el follaje, entonces la aplicación de dopamina, que es un antagonista de citocininas (Christou y Barton, 1989) no debería modificar dicho efecto promotor; mientras que, por el contrario, si la acción fuera mediada por citocininas, el efecto promotor debería bloquearse. Asimismo, se indicó que el óxido nítrico (NO) es una molécula que interviene mediando la acción de las auxinas sobre la diferenciación y crecimiento de raíces laterales; pero también se señaló que el crecimiento radical producto de la aplicación de NO es debido a un incremento significativo en la actividad de las enzimas fosfatasa ácida en raíz (Ramos-Artuso *et al.*, 2018).

Bajo este marco, si el efecto de adecuación a la restricción radical del NO es debido a acción hormonal, podría documentarse aumentando su concentración y considerando previamente una adecuada nutrición fosfórica a la planta. Cabría esperar que el suministro exógeno de óxido nítrico mediante aplicaciones de NPS al medio radical, causara en las plantas efectos similares a la aplicación de auxinas a la raíz o de citocininas al follaje.

## Conclusión

Tanto la síntesis de auxinas como de citocininas son alteradas en plantas creciendo bajo restricción radical. La limitación en la biosíntesis de citocinina en los ápices radicales, conlleva a una disminución de síntesis de auxinas en los ápices aéreos que además por efecto de cascada altera otro número de hormonas indirectamente relacionadas con el crecimiento. Estas alteraciones pueden ser controladas mediante la pulverización al follaje de citocininas naturales o de inhibidores de auxinas, indistintamente; o bien mediante aplicación vía radical de auxinas naturales, reguladores auxínicos o inhibidores de citocininas indistintamente. La calibración de la dosis del manejo seleccionado dependerá de la especie estudiada del volumen del contenedor y de condiciones ambientales influyentes en el crecimiento, las cuales serán objetivo de futuros trabajos de investigación aplicada.

## Literatura citada

- Abdelkader, A.; El-khawas, S.; El-Din El-Sherif, N.; Hassanein, R.; Emam, M. y Hassan, R. (2012). Expression of aquaporin gene (*Os PIP1-3*) in salt-ed rice (*Oryzasativa L.*) plants pre-treated with the neurotransmitter (dopamine). *Plant Omics*, 5(6): 532-541.
- Allagulova, C.; Gimalov, F. R.; Shakirova, F. M. y Vakhitov, V. A. (2003). The plant dehydrins: Structure and putative functions. *Biochemistry-Moscow*, 68(9): 945-951.
- Amara, I.; Zaidi, I.; Masmoudi, K.; Ludevid, M. D.; Pages, M., Goday, A. y Brini, F. (2014). Insights into Late Embryogenesis Abundant (LEA) proteins in plants: from structure to the function. *American Journal of Plant Sciences*, 5: 3440-3455.
- Amijima, M.; Iwata, Y.; Koizumi, N. y Mishiba, K. (2014). The polar auxin transport inhibitor TIBA inhibits endoreduplication in dark grown spinach hypocotyls. *Plant Science*, 225: 45-51.
- Christou, P. y Barton, K. (1989). Cytokinin antagonist activity of substituted phenethylamines in plant cell culture. *Plant Physiology*, 89: 564-568.

- Daloso, D.; Antunes, W.; Pinheiro, D.; Waquim, J. P.; Araújo, W. L.; Loureiro, M. Y Williams, T. (2015). Tobacco guard cells fix CO<sub>2</sub> by both Rubisco and PEP case while sucrose acts as a substrate during light-induced stomatal opening. *Plant, cell and environment*, 38(11): 2353-2371.
- Danova, K.; Motyka, V.; Todorova, M.; Trendafilova, A.; Krumova, S.; Dobrev, P. y Evstatieva, L. (2018). Effect of Cytokinin and Auxin Treatments on Morphogenesis, Terpenoid Biosynthesis, Photosystem Structural Organization, and Endogenous Isoprenoid Cytokinin Profile in *Artemisia alba* Turra *In Vitro*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 37(2): 403-418.
- De Lojo, J.; Gandolfo, E.; Gómez, D.; Feuring, V.; Monti, S.; Giardina, E.; Boschi, C. y Di Benedetto, A. (2017). Root restriction effects on the bedding pot plant *Impatiens walleriana*. *J. Exp. Agric. Int.*, 15(4): 1-16.
- De Smet, I. (2012). Lateral root initiation: One-step at a time. *New Phytologist*, 193(4): 867-873.
- Di Benedetto, A.; Galmarini C. y Tognetti, J. (2015). Exogenous cytokinin promotes *Epipremum aureum* L. growth through enhanced dry weight assimilation rather than through changes in partitioning. *American Journal of Experimental Agriculture*, 5(5): 419-434.
- Dubrovsky, J. G.; Sauer, M.; Napsucially-Mendivil, S.; Ivanchenkos, M.; Friml, J.; Shishkova, S.; Celenza, J. y Benkova, E. (2008). Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. *Proceedings National Academy of Science (USA)*, 105(25): 8790-8794.
- Filippou, P.; Antoniou, C. y Fotopoulos, V. (2013). The nitric oxide donor sodium nitroprusside regulates polyamine and proline metabolism in leaves of *Medicago truncatula* plants. *Free Radical Biology and Medicine*, 56: 172-183.
- Hannah, P. (2017). Effect of auxins application on *Rhododendron arboreum* Smith pre-conditioned (girdled) stem cuttings. *Environment and Ecology*, 35(4D): 3532-3534.
- Keller, C.P. (2007). Leaf expansion in *Phaseolus*: transient auxin-induced growth increase. *Physiologia Plantarum*, 130: 580-589.
- Koening, D.; Bayer, E.; Kang, J.; Kuhlemeier, C. y Sinha, N. (2009): Auxin patterns *Solanum lycopersicum* leaf morphogenesis. *Development*, 136(17): 2997-3006.
- Kulma, A. y Szopa, J. (2007). Catecholamines are active compounds in plants. *Plant Sciences*, 172(3): 433-440.
- Mao, J. P.; Zhang, D.; Zhang, X.; Li, K.; Liu, Z.; Meng, Y. y Han, M. Y. (2018). Effect of exogenous indole-3-butanoic acid (IBA) application on the morphology, hormone status, and gene expression of developing lateral roots in *Malus hupehensis*. *Scientia Horticulturae*, 232: 112-120.
- Mehta, S. K.; Singh, K. y Harsana, A. S. (2018). Effect of IBA concentration and time of planting on rooting in pomegranate (*Punica granatum*) cuttings. *Journal of Medicinal Plants*, 6(1): 250-253.
- Nakajima, Y.; Nara, Y.; Kobayashi, A.; Sugita, T.; Miyazawa, Y.; Fujii, N. y Takahashi, H. (2017). Auxin transport and response requirements for root hydrotropism differ between plant species. *Journal of experimental botany*, 68(13): 3441-3456.
- Pacurar, D. I.; Perrone, I. y Bellini, C. (2014). Auxin is a central player in the hormone cross talks that control adventitious rooting. *Physiologia Plantarum*, 151(1): 83-96.
- Pumisutapon, P.; Visser, R. y De Klerk, G. (2011). Hormonal control of the outgrowth of axillary buds in *Alstroemeria* cultured *in vitro*. *Biologia Plantarum*, 55(4): 664-668.
- Ramos-Artuso, F.; Galatro, A. y Simontacchi, M. (2018). El óxido nítrico: respuestas de aclimatación en plantas de maíz con deficiencia de fósforo. *Investigación Joven*, 4(2): 73.
- Roshchina, V. (1990). Biomediators in chloroplasts of higher plants. 3. Effect of dopamine on photochemical activity. *Photosynthetica*, 24(1): 117-121.
- Saniewski, M.; Góraj-Koniarska, J.; Gabryszewska, E.; Miyamoto, K. y Ueda, J. (2017). Differential effects of N-1-naphthylphthalamic acid (NPA) and 2, 3, 5-triiodobenzoic acid (TIBA) on auxin control of swelling of the shoots of *Bryophyllum calycinum*. *Acta Agrobotanica*, 70(3): 371-373.
- Shi, J.; Gao, L.; Zuo, J.; Wang, Q.; Wang, Q. y Fan, L. (2016). Exogenous sodium nitroprusside treatment of broccoli florets extends shelf life, enhances antioxidant enzyme activity, and inhibits chlorophyll-degradation. *Postharvest Biology and Technology*, 116: 98-104.

- Shivakumar, B. S. (2018). Study on rooting of stem cutting in Barbados cherry (*Malpighiaglabra L.*) under hill zone of Karnataka. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(3 special issue): 418-421
- Soeno, K.; Goda H.; Ishii, T.; Ogura, T.; Tachikawa, T.; Sasaki, E.; Yoshida, S.; Fujioka, S.; Asami, T. y Shimadza, Y. (2010). Auxin biosynthesis inhibitors, identified by a genomics-based approach, provide insights into auxin biosynthesis. *Plant Cell Physiology*, 51(4): 524-536.
- Swiedrych, A.; Lorenc-Kukula, K.; Skirydz, A. y Szopa, J. (2004). The catecholamine biosynthesis route in potato is affected by stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 42(7-8) 593-600.
- Wang S.; Che, T.; Levit, A.; Shoichet, B. K.; Wacker, D. y Roth, B. L. (2018). Structure of the D2 dopamine receptor bound to the atypical antipsychotic drug risperidone. *Nature*, 555: 269-273.
- Wu, X. y McSteen, P. (2007). The role of auxin transport during inflorescence development in maize (*Zea mays*, Poaceae). *American Journal of Botany*, 94(11): 1745-1755.
- Yoshida, S.; Saiga, S. y Weijers, D. (2013): Auxin regulation of embryonic root formation. *Plant Cell Physiology*, 54: 325-332.
- Yuen, F.; Watson, M.; Barker, R.; Grillo, I.; Heenan, R. K.; Tunnacliffe, A. y Routh, A. F. (2019). Preferential adsorption to air-water interfaces: a novel cryoprotective mechanism for LEA proteins. *Biochemical Journal*, 476(7): 1121-1135.
- Ziogas, V.; Tanou, G.; Belghazi, M.; Filippou, P.; Fotopoulos, V.; Grigorios, D. y Molassiotis, A. (2015). Roles of sodium hydrosulfide and sodium nitroprusside as priming molecules during drought acclimation in citrus plants. *Plant molecular biology*, 89(4-5): 433-450.

Recepción: 15 de noviembre de 2018  
Envío arbitraje: 20 de diciembre de 2018  
Dictamen: 26 de agosto de 2019  
Aceptado: 17 de septiembre de 2019