

Dinámica de enzimas antioxidantes en plantas de maíz inoculado con bacterias diazotróficas y sometido a sequía

Antioxidant enzyme dynamics in corn plant inoculated with diazotrophic bacteria and under drought

MIGUEL SALVADOR-FIGUEROA^{1*}, LAURA PÉREZ-FLORES², GAMALIEL VELÁZQUEZ-OVALLE,
MARTHA TLATELPA-DÍAZ¹ Y MARÍA DE LOURDES ADRIANO-ANAYA¹

¹Centro de Biotecnología. Universidad Autónoma de Chiapas.

Carretera a Puerto Madero Km 2.0. Tapachula, Chiapas. México. Tel y Fax (962) 6427972.

²Departamento de Biología Experimental. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

*Autor para correspondencia: Correo-e: msalvad@hotmail.com

RECIBIDO EL 12 DE MARZO DE 2013 / ACEPTADO EL 15 DE MAYO DE 2013

RESUMEN

La dinámica de las enzimas peroxidasa (PX) y superóxido dismutasa (SOD) en plantas de maíz (*Zea mays* L) inoculadas con bacterias diazotróficas y sometidas a sequía, fue estudiada. Se estableció un diseño completamente al azar con cuatro tratamientos y tres repeticiones (200 plantas por tratamiento): 1) inoculadas con el diazótrofo 11B, 2) inoculadas con *Azospirillum brasilense* 154, 3) control sometidas a sequía y 4) control sin limitación de agua. La inoculación de las plantas se realizó a los 5 y 12 días después de la siembra con 1×10^8 microorganismos planta⁻¹. Después de 20 días de crecimiento en invernadero, las plantas de los tratamientos 1, 2 y 3 se dejaron de regar. En las hojas, la actividad de la SOD y la PX se incrementó durante el periodo de sequía, dicho incremento fue mayor en las plantas inoculadas. Durante el periodo de sequía, en la raíz de las plantas la actividad de la PX se incrementó sin embargo, no se observó diferencia entre los tratamientos. Por otro lado, únicamente en las raíces de las plantas sometidas a sequía y no inoculadas, la actividad de SOD se redujo significativamente. Así mismo, durante la sequía el nivel de daño en los lípidos de las plantas inoculadas con diazótrofos fue el menor (1.7 veces en promedio). Por lo anterior se propone que la relación entre las bacterias diazotróficas y las plantas o mejora la producción de las enzimas estudiadas o mejora la actividad de las mismas.

Palabras clave: Sequía, oxidación, enzimas, superóxido dismutasa, peroxidasa, maíz

ABSTRACT

The dynamics of peroxidase enzymes (PX) and superoxide dismutase (SOD) in maize plants (*Zea mays* L) inoculated with diazotrophic bacteria and subjected to drought were studied. A completely randomized design was established with four treatments and three replications (200 plants per treatment): 1) plants inoculated with the diazotroph 11B, 2) plants inoculated with *Azospirillum brasilense* 154, 3) non-inoculated plants and subjected to drought and 4) and non-inoculated plants without limitation of water. Inoculation of the plants was carried out 5 and 12 days after sowing with 1×10^8 microorganisms plant⁻¹. After 20 days of growth, plants of treatments 1, 2 and 3 were not watered. In the leaves, the SOD activity and the PX increased during the drought period, the increase was higher in inoculated plants. During the drought period, the PX activity increased in the plant roots, however, no difference was observed between treatments. Furthermore, only in the plant roots subjected to drought and not inoculated, the activity of SOD significantly reduced. Also, during the drought, the level of damage in the lipids of plants inoculated with diazotrophs was the lowest (1.7 times average). Therefore it is proposed that the relationship between diazotrophic bacteria and plants improves the production of the enzymes studied or enhances the activity thereof.

Keywords: Drought, oxidation, enzymes, superoxide dismutase, peroxidase, maize

INTRODUCCIÓN

De las diversas restricciones naturales que limitan el desarrollo y producción de las plantas cultivadas por el hombre, la sequía es de las más críticas. En México, más del 80% de la agricultura se realiza bajo la modalidad de temporal y una proporción similar del área dedicada a esta labor tiene algún nivel de limitación de agua (SAGARPA, 2012). La respuesta de las plantas a la sequía es un fenómeno complejo e involucra los niveles morfológicos, fisiológicos y moleculares. Dentro de las respuestas morfológicas a la sequía está la formación de hojas pequeñas, estomas hundidos, cierre de estomas durante el día, la caída

de hojas en los periodos secos y la formación de una capa de suberina en las hojas. A nivel celular la falta de agua disminuye el potencial hídrico y la turgencia, incrementa la concentración de solutos, cambia el volumen celular y la membrana pierde integridad; en condiciones severas, se desnaturalizan las proteínas y la célula muere (Rojas, 2003).

Bray (1997) estableció que las respuestas al déficit de agua están moduladas principalmente por ácido abscísico (ABA). Esta respuesta pueden ocurrir en el lapso de unos cuantos segundos (cambios en la fosforilación de una proteína) o dentro de minutos u horas (cambios en la expresión genética). El grupo más grande de genes inducidos por el ABA son los de las pro-

teínas LEAP (por sus siglas en inglés *Late Embryogenesis Abundance Protein*), originalmente asociadas con la tolerancia a la deshidratación durante la maduración de las semillas y también expresadas bajo condiciones de salinidad y temperaturas frías (Zhu, 2001; Soulages, Kim, Arrese, Walters y Cushman, 2003; Sairam y Tyagi, 2004; Hundertmark e Hinch, 2008). Otro mecanismo de resistencia ante condiciones de sequía es el ajuste osmótico por acumulación de solutos inorgánicos y diversas moléculas orgánicas (Zhu, 2001).

Al igual que en temperaturas altas, congelamiento, presencia de contaminantes y patógenos y rayos UV, la exposición de las plantas a concentraciones limitantes de agua incrementa la producción de especies reactivos de oxígeno (ERO) [radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$), peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y radical hidroxilo (HO^{\bullet})], las que al no eliminarse, producen daño a moléculas y orgánulos de la célula, concluyendo con la muerte celular por oxidación (Sairam y Tyagi, 2004). Normalmente las plantas poseen mecanismos enzimáticos para la eliminación de las ERO (Kumar, 2011; Iturbe-Ormaetxe, Escudero, Arrese-Igor y Becana, 1998). El $O_2^{\bullet-}$ es eliminado por la superóxido dismutasa (SOD), produciendo H_2O_2 , el cual es removido por la ascorbato peroxidasa (APX) o por la catalasa. (Farr y Kogama, 1991). Se ha demostrado que diversas plantas tolerantes a la escasez de agua tienen mayor actividad de la SOD, APX y/o catalasa que las especies sensibles (Ruiz-Lozano, Azcón y Palma, 1996; Sairam, Deshmukh y Saxena, 1998).

Por otra parte, se ha reportado que la interacción planta-microorganismos benéficos del suelo permite a las plantas incrementar la tolerancia a diferentes condiciones limitantes del crecimiento y de la producción (Ruiz-Lozano et al., 1996; Freire-Cruz, Ishii y Kadoya, 2000). En este sentido, Freire-Cruz et al. (2000) encontraron en plantas de lechuga (*Lactuca sativa*) y papaya (*Carica papaya*), respectivamente, inoculadas con diferentes especies de hongo micorrízico arbuscular, incremento en la tolerancia a la sequía. Por otro lado, Ruiz-Lozano et al. (1996) observaron, a las 5 y 8 semanas después de la siembra, ma-

yor actividad de SOD, tanto en tallo como en raíz, en plantas de *Lactuca sativa* inoculadas con *Glomus mosseae* y *G. deserticola*, y sometidas a limitación de agua. Así mismo, Gálvez (2002) encontró mayor resistencia a condiciones de limitación de agua en plantas de maíz inoculadas con bacterias diazotróficas, presentando estomas sin daño y menores síntomas de oxidación. Sin embargo, no estudiaron si la mayor integridad de los estomas y el menor daño oxidativo fue causado por incremento en las enzimas antioxidantes. Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue determinar el efecto de la inoculación de bacterias diazotróficas en la actividad de enzimas antioxidantes en plantas de maíz sometidas a sequía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Como planta modelo se empleó maíz (*Zea mays* L) de una variedad criolla de la región del Soconusco, Chiapas, México. Las semillas (3,000) fueron asepticadas con hipoclorito de sodio (1%) durante dos minutos. Después de pregerminar las semillas, en cámara húmeda, se seleccionaron aquellas que mostraron igual nivel de desarrollo y se sembraron (2,400 plantas) individualmente, por punción a una profundidad de 5 cm, en contenedores de 350 mL, los cuales previamente se llenaron con arena de río esterilizada.

Para determinar el efecto de las bacterias diazotróficas en la actividad de las enzimas antioxidantes del maíz se establecieron cuatro tratamientos, bajo un diseño completamente al azar: 1) plantas inoculadas con la bacteria diazotrófica 11B; 2) plantas inoculadas con *Azospirillum brasilense* 154; 3) plantas sin inocular sometidas a sequía y 4) plantas sin inocular y sin limitación de agua. La inoculación de las plantas se realizó a los 5 y 12 días después de la siembra con 1×10^8 microorganismos por planta⁻¹.

Las plantas se distribuyeron aleatoriamente en un invernadero (28 °C; 70% HR; fotoperíodo 12:12) y durante el período de crecimiento fueron irrigadas a capacidad de campo con agua estéril. Para evitar limitaciones de nutrientes a todas las plantas se les irrigó con una solución

de macro y micronutrientos de Hewitt (1952) cada 120 h. Después de 20 días de crecimiento, las plantas inoculadas con las bacterias y la mitad de las plantas no inoculadas se dejaron de regar. El período de sequía se prolongó por cuatro días y se reinició el riego.

Veinte plantas, de cada uno de los tratamientos, fueron retiradas diariamente durante el período de sequía-reirrigación. Después de separar raíz y tallo, las muestras fueron maceradas en nitrógeno líquido y almacenadas a -30 °C para su posterior análisis. 200 mg de los tejidos macerados fueron suspendidos en solución reguladora de fosfatos 20 mM y la actividad enzimática de la peroxidasa (PX) y la SOD se determinó empleando los métodos descritos por Kar y Faierabend (1984) y Fryer, Andrews, Oxborough, Blowers y Baker (1998), respectivamente.

Para determinar el nivel de daño celular causado por el estrés oxidativo inducido por la sequía, se determinó el grado de peroxidación de los lípidos empleando para ello el procedimiento BIOXYTECH® LPO-586™ de OxisResearch™.

Los resultados fueron analizados mediante ANOVA y comparación de medias a nivel de significancia de $p \leq 0.05$ empleando el programa InfoStat Profesional ver. 2011.

RESULTADOS

La actividad de PX en las hojas de las plantas sometidas a limitación de agua se incrementó conforme avanzó el período de sequía, no así en las plantas que permanecieron con riego (Figura 1). El mayor incremento de actividad de PX se observó entre las 72-96 horas posteriores a la limitación de agua. Las plantas inoculadas y sometidas a sequía expresaron 1.51 veces más actividad de PX que las plantas no inoculadas con esa misma condición. Dicha diferencia fue estadísticamente significativa.

Así mismo, las plantas inoculadas y sometidas a sequía expresaron 3.52 veces más actividad de PX que las plantas mantenidas bajo riego, mientras que las plantas no inoculadas y sometidas a limitación de agua tuvieron 2.29 veces más actividad de PX. Las diferencias en la actividad de PX fueron estadísticamente significativas.

Veinticuatro horas después de re-iniciado el proceso de irrigación, en las hojas de las plantas previamente sometidas a déficit de agua se observó disminución en la actividad de PX (Figura 1). Después de la rehidratación, la actividad de la PX en las hojas de las plantas sometidas a limitación de agua, práctica-

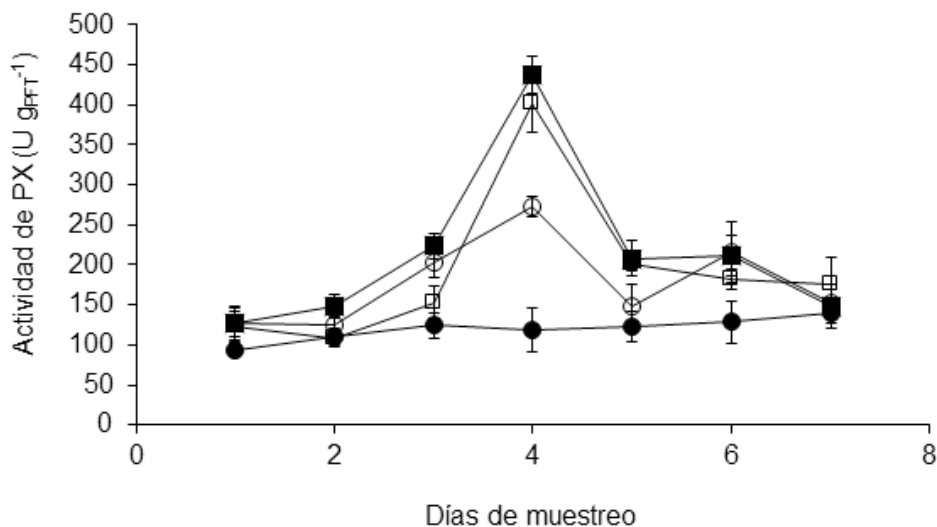


Figura 1. Actividad de la PX en hojas de maíz durante los días de limitación de agua y posterior re-irrigación. La re-irrigación se inició después al cuarto día de sequía. Plantas inoculadas con el diazótrofo 11B (■) o con *A. brasilense* 154 (□). Plantas control sometidas a sequía (○). Plantas control con riego (●). PFT = Peso fresco de tejido.

mente se igualó a la actividad encontrada en las plantas mantenidas con riego.

En las raíces de las mismas plantas se observó que la actividad de PX tuvo un comportamiento similar al encontrado en las hojas, es decir, se incrementó durante la fase de sequía y posteriormente decreció cuando las plantas se volvieron a regar. Las plantas sometidas a limitación de agua, inoculadas y no inoculadas, tuvieron 1.54 veces más actividad que las plantas mantenidas bajo riego (Figura 2).

Por otro lado, se observó que bajo las condiciones de crecimiento empleadas en este trabajo, la actividad de PX fue mayor en la raíz que en las hojas, independientemente de ser plantas inoculadas o no inoculadas.

Al igual que el comportamiento de la PX, en las hojas de las plantas sometidas a sequía se observó que la actividad de la SOD se incrementó conforme la duración del tratamiento de sequía se prolongó (Figura 3). El aumento de actividad, en el cuarto día de sequía, fue mayor para las plantas inoculadas. La actividad de SOD fue 1.15 y 1.59 veces mayor en las plantas sometidas a sequía y en las plantas inoculadas sometidas a sequía que en las plantas control mantenidas con riego. Dicho incremento fue estadísticamente significativo,

aunque no se encontró diferencia en la actividad de SOD entre las plantas inoculadas.

Al igual que en la actividad de la PX, el incremento de la actividad de la SOD en las plantas sometidas a limitación de agua se revirtió después de reiniciar el proceso de irrigación, alcanzando niveles similares a las plantas que se mantuvieron con riego continuo

Por otra parte, tanto en las raíces de las plantas inoculadas con las bacterias diazotróficas, como en las que permanecieron con riego, la actividad de SOD permaneció sin cambio significativo durante el período de sequía, no así en las plantas con suspensión de riego, las cuales al cuarto día mostraron disminución significativa (27.2%) de dicha actividad (Figura 4).

Adicionalmente, al cuarto día de sequía se encontró que las hojas de las plantas inoculadas y sin riego tenían 1.70 veces menos nivel de peroxidación en los lípidos que en las plantas sin riego, pero no inoculadas ($5.17 \pm 0.142 \mu\text{M}$ de malondialdehído (MDA) gPFT^{-1} para las inoculadas con la cepa 11B, $5.59 \pm 0.289 \mu\text{M}$ de MDA gPFT^{-1} para las plantas inoculadas con la cepa 154, $5.14 \pm 0.196 \mu\text{M}$ de MDA gPFT^{-1} para las plantas sin inóculo mantenidas con riego y $9.17 \pm 0.205 \mu\text{M}$ de MDA gPFT^{-1} para las plantas sin inóculo, respectivamente).

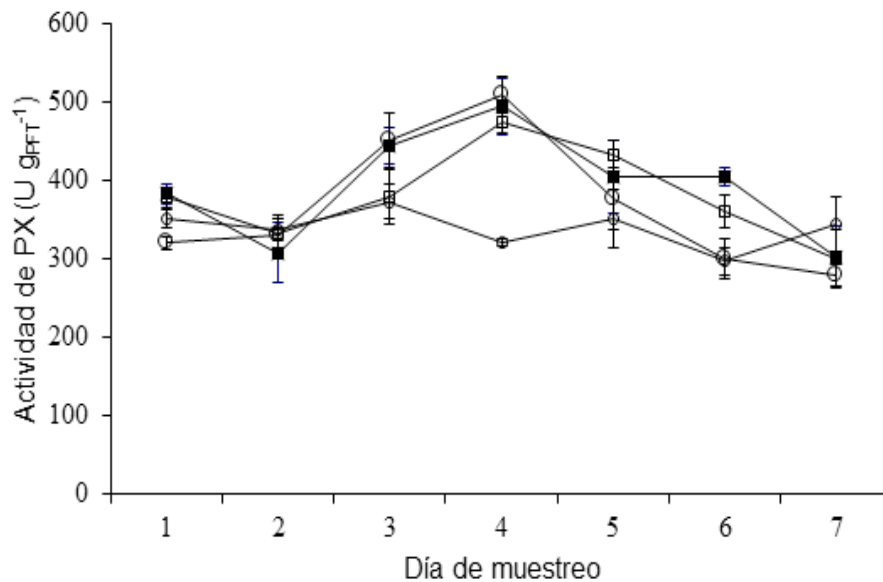


Figura 2. Actividad de la PX en la raíz de maíz durante los días de limitación de agua y posterior re-irrigación. La re-irrigación se inició después del cuarto día de sequía. Plantas inoculadas con el diazótrofo 11B (■) o con *A. brasilense* 154 (□). Plantas control sometidas a sequía (○). Plantas control con riego (●). PFT = Peso fresco de tejido.

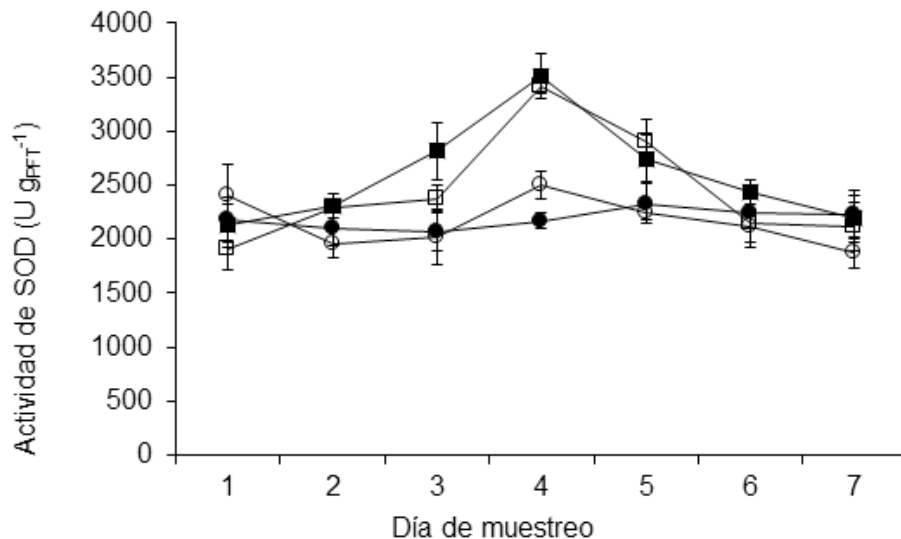


Figura 3. Actividad de la SOD en las hojas de maíz durante los días de limitación de agua y posterior re-irrigación. La re-irrigación se inició después del cuarto día de sequía. Plantas inoculadas con el diazótrofo 11B (■) o con *A. brasilense* 154 (□). Plantas control sometidas a sequía (○). Plantas control con riego (●). PFT = Peso fresco de tejido.

DISCUSIÓN

Uno de los mecanismos de reacción bioquímica más importante con que una planta cuenta para contender ante diversos cambios dañinos del ambiente, es el complejo enzimático de defensa, el cual incluye a la PX y la SOD. La PX, al igual que la catalasa, es una hemo-proteína que cataliza la dismutación del H_2O_2 en H_2O y O_2 y desarrolla otros roles fisiológicos (como enzimas de lignificación y como oxidasa del indolacético). Por su parte la SOD es la primera enzima en el proceso de detoxificación que convierte los radicales superóxido ($O_2 \cdot^-$) en H_2O_2 . Los $O_2 \cdot^-$ son producidos constantemente tanto en los cloroplastos, como un mecanismo de disipación de energía, como en la mitocondria, como una fuga de electrones de la cadena respiratoria. Los $O_2 \cdot^-$ también se producen como una consecuencia de muchas condiciones limitantes del ambiente, tales como contaminantes de aire, SO_2 y O_3 , bajas y altas temperaturas, herbicidas y sequía. Muchas plantas tienen diversas isoenzimas de SOD localizadas en diferentes compartimientos celulares. Las isoformas de Cu y Zn se localizan en cloroplastos y citosol, mientras que la isoforma de Mn se localiza en la mitocondria.

Se ha propuesto (Bray, 1997) que una de las vías para incrementar la tolerancia a la limitación de agua en los vegetales es aumentar la actividad de las enzimas implicadas en la eliminación de ERO. Por otra parte, se ha reportado (Ruiz-Lozano, Azcón y Gómez, 1995) que el empleo de microorganismos benéficos en el cultivo de plantas, además de mejorar las características físicas del vegetal, incrementa, entre otras cosas, la tolerancia a la limitación de agua.

En este estudio, empleando como modelo al maíz, se encontró que plantas inoculadas con bacterias promotoras del crecimiento de plantas (BPCP) y sometidas a limitación de agua expresaron, tanto en raíz como en hojas, mayor actividad de PX (Figuras 1 y 2) y que bajo condiciones óptimas de crecimiento (plantas mantenidas con riego) la producción de PX fue mayor en raíz que en las hojas. Así mismo, se encontró que en las hojas de las plantas sometidas a sequía, inoculadas o no, la actividad de SOD aumentó significativamente al cuarto día de sequía (Figura 3), mientras que en la raíz de esas mismas plantas sólo se observó disminución en las plantas no inoculadas (Figura 4).

El incremento de la actividad de la SOD en las plantas, inoculadas o no inoculadas, sometidas a sequía permite predecir una ma-

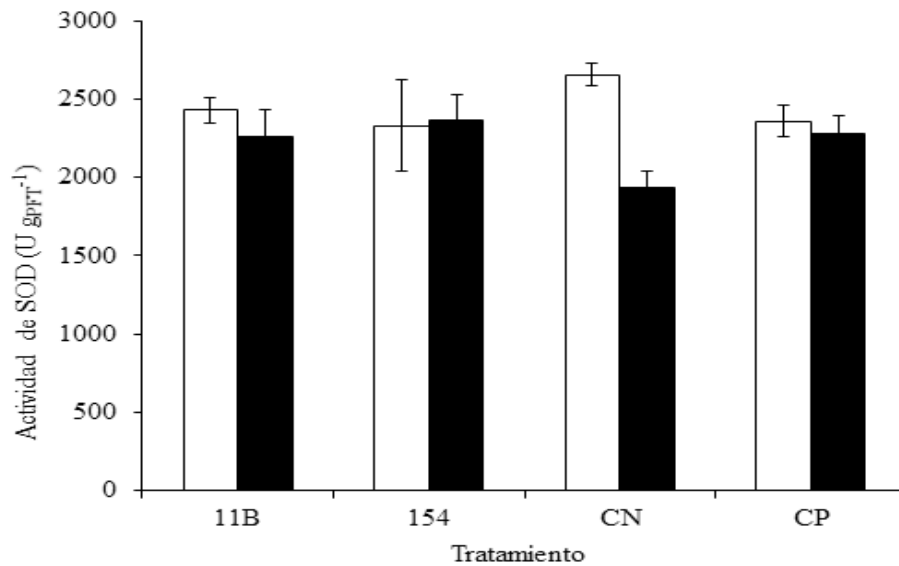


Figura 4. Actividad de la SOD en la raíz de maíz durante el día 1 (□) y el día 4 (■) de limitación de agua y posterior re-irrigación. 11B plantas inoculadas con el diazótrofo 11B. 154 plantas inoculadas con *A. brasilense* 154. CN Plantas control sometidas a sequía. CP Plantas control con riego. PFT = Peso fresco de tejido.

yor producción de H_2O_2 . Por lo anterior, las plantas deberían sufrir de choque oxidativo y muerte celular, síntomas que fueron observables en las plantas no inoculadas. Al parecer, la actividad de SOD en las plantas empleadas depende del órgano. El incremento o poca alteración de la actividad de la SOD también se ha observado en otros modelos biológicos. En 1993, Navari-Izzo, Milone, Quartacci y Pinzino reportaron que en hojas de trigo crecido bajo condiciones intermedias de déficit de agua, la actividad de SOD no se modificó. Por otro lado, Irigoyen, Enrich y Sanches-Diaz (1992) encontraron en hojas de alfalfa crecida en condición severa de limitación de agua, que la actividad de la SOD no se modificó. También se ha reportado el comportamiento inverso, es decir, incremento en la actividad de la SOD generalmente ligada a especies de plantas resistentes a la sequía. Así, Dhindsa y Matowe (1981) reportaron el incremento de la actividad de las enzimas SOD y catalasa en la especie de musgo *Tortula rurales*, tolerante a la limitación de agua, mientras que en la especie sensitiva *Cratoneuron filicinum*, el comportamiento fue inverso. Mientras que en plantas de chícharo la limitación de agua dio como resultado incremento en la actividad

de la SOD, también se observó decremento en la actividad de la catalasa, la reductasa de dehidroascorbato y la reductasa del glutatión (Moran, Becana, Iturbe-Ormaetxe, Freckilla, Klucas y Aparacio-Tejo, 1994). Así mismo, la tolerancia a la sequía en híbridos de maíz se ha correlacionado con niveles elevados de actividad de la SOD (Cu y Zn) y la reductasa del glutatión (Moran, Becana, Iturbe-Ormaetxe, Freckilla, Klucas y Aparacio-Tejo, 1994).

Pocos estudios se han realizado para determinar si el empleo de BPCP modifica la actividad de las enzimas involucradas en la remoción de las ERO y, si por esta causa las plantas biofertilizadas (inoculadas) incrementan su tolerancia a diversos factores ambientales adversos. Se ha reportado que el empleo de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) modifican la actividad de las enzimas involucradas en la remoción de las ERO. Ruiz-Lozano et al. (1996) reportaron que después de cinco y ocho semanas de cultivo las plantas de *Lactuca sativa* L. cv. Romana, inoculada con diferentes cepas de HMA (*G. mosseae* y *G. deserticola*) sometidas a sequía mostraron mayor actividad de SOD, tanto en tallo como en raíz, que las plantas control o las inoculadas con HMA mantenidas con mayor humedad.

El incremento de la actividad de PX, tanto en hojas como en raíz (Figuras 1 y 2), en las plantas de maíz sometidas a limitación de agua, inoculadas y no inoculadas, empleadas en este estudio, es un indicativo de que esta es la vía primaria de defensa contra las ERO, y su expresión se ve favorecida por la interacción con las BPCP. Por otra parte, la mayor actividad de la PX en raíz (2.7 veces más en las plantas mantenidas con humedad) parece indicar que dicho órgano se enfrenta a condiciones más adversas durante su desarrollo y la expresión incrementada pudiera ser inducida por otros factores físicos diferentes a la limitación de agua.

Se piensa (Sairam y Tyagi, 2004) que las Peroxidasas del Ascorbato (APX) son las enzimas atraparoras de H_2O_2 más importantes, que trabajan tanto en el citosol como en los cloroplastos. Estas enzimas emplean el ácido ascórbico como sustrato reductor y forman parte del ciclo Halliwell-Asada (ciclo del ascorbato-glutatinión). Diversas condiciones estresantes, sequía, temperaturas elevadas, aplicación de ácido absísico, entre otras, inducen la expresión génica de las APX (Mitler y Zilinskas, 1994), lo que sugiere un papel importante en la tolerancia a la sequía.

Se ha encontrado marcada discrepancia en la actividad de las APX en plantas sometidas a limitación de agua. Irigoyen et al. (1992) reportaron, en hojas de alfalfa, que la actividad de PX se inhibió. En plantas de chícharo (*Pisum sativum* L. cv Lincoln) sometidas a diferentes grados de sequía Iturbe-Ormaetxe et al. (1998) encontraron que bajo sequía moderada (-1.34 ± 0.04 MPa) la actividad de las enzimas del ciclo ASC-GSH fue similar o ligeramente menor que en las plantas control, mientras que bajo sequía severa (-1.93 ± 0.05 MPa) la actividad de las enzimas se vio severamente afectada. Ruiz-Lozano et al. (1996) reportaron que Baisak, Rana, Acharya y Kar (1994) encontraron incremento en la actividad de las enzimas APX y reductasa del glutatinión (GR) en hojas de trigo sometido a sequía, y que Pastori y Trippi (1993) observaron el incremento en la actividad de APX y GR en una cepa de maíz resistente a sequía, en comparación con una cepa sensitiva a sequía.

Así mismo, Kawakami, Mizuno y Tsuchida (2000) demostraron, en tubérculos de papa sometidos a baja temperatura, que hay síntesis de novo de mRNA de APX para la protección contra el H_2O_2 y que sólo se expresa la APX citosólica (no hay isoformas). De igual manera, se han reportado diferencias entre el nivel de transcrito de la APX y el aumento en la cantidad y la actividad de la misma enzima (Mitler y Zilinskas, 1994), lo que sugiere que la alta cantidad de transcritos observado en plantas sometidas a sequía tienen alguna clase de restricción que no le permite interactuar con los ribosomas.

Por otra parte, la menor detección de MDA en las plantas inoculadas demuestra que la inoculación de éstas con las bacterias promotoras del crecimiento de plantas permite una menor producción del radical HO^{\cdot} , a través de la reacción de Haber-Weiss (Farr y Kogama, 1991), probablemente por el aumento de la actividad de las enzimas encargadas de transformar a las ERO, entre las que se encuentran la SOD y la PX, y que afectan el metabolismo de la planta.

Por todo lo anterior, la tolerancia a la sequía mostrada por las plantas de maíz inoculadas con las BPCP está probablemente conectada al incremento en la actividad del sistema de descomposición del O_2^{\cdot} y de H_2O_2 , aunque no se puede asegurar si el incremento de actividad de PX y de la SOD se deba a una mejora en la expresión genética, a la mejora en la producción de proteína específica o a la activación de la proteína.

Finalmente, es evidente que el sistema contra las ERO está muy relacionada con la tolerancia y defensa de la planta contra diferentes factores ambientales (limitación de agua) y son empleados por las células de las plantas como un mecanismo de sobrevivencia.

CONCLUSIÓN

La inoculación de bacterias diazotróficas mejora la expresión de enzimas antioxidantes en plantas de maíz sometidas a limitación de agua (sequía). Lo anterior significa que dichas plantas muestran menores signos y síntomas del daño por estrés oxidativo y mejor reactivación del desarrollo.

REFERENCIAS

- Bray, E.A. 1997. Plant responses to water deficit. Trends in Plant Science. 2(2): 48-54.
- Baisak, R.; Rana, D.; Acharya, P. and Kar, M. 1994. Alterations in the activities of active oxygen scavenging enzymes of wheat leaves subjected to water stress. Plant Cell Physiology. 35: 489-495.
- Dhindsa, R. and Matowe, W. 1981. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation. Journal Experimental Botany. 32: 79-91.
- Farr S., B. and Kogama, T. 1991. Oxidative stress response in *Escherichia coli* and *Salmonella thyphimorium*. Microbiological Reviews. 55: 361-385.
- Freire-Cruz, A.; Ishii, T. and Kadoya, K. 2000. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tree growth, leaf water potential, and levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene in the roots of papaya under water-stress conditions. Mycorrhiza 10: 121-213.
- Fryer, M.; Andrews, J.; Oxborough, K.; Blowers, D. and Baker, N. 1998. Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. Plant Physiology. 116: 571-580.
- Gálvez A., L. 2006. La biofertilización como inductor de tolerancia a la sequía en el maíz (*Zea maíz* L.), bajo condiciones de campo. Tesis de Ingeniero Agrónomo Tropical General. Facultad de Ciencias Agrícolas. UNACH.
- Hewitt E., J. 1952. Sand-water culture methods used in the study of plant nutrition. Commonwealth Agricultural Bureau. Technical Communication, 22.
- Hundertmark, M. and Hinch, D. 2008. LEA (Late Embryogenesis Abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*. BMC Genomics. 9: 1-22.
- Irigoyen, J.; Enrich, D. and Sanches-Diaz, M. 1992. Alfalfa leaf senescence induced by drought stress: photosynthesis, hydrogen peroxide metabolism, lipid peroxidation and ethylene evolution. Physiology Plant. 84: 67-72.
- Iturbe-Ormaetxe, I.; Escudero P., R.; Arrese-Igor, C. and Becana, M. 1998. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. Plant Physiology. 116: 173-181.
- Kar, M. and Faierabend, J. 1984. Metabolism of activated oxygen in detached wheat and rye leaves and its relevance to the initiation of senescence. Planta. 160 (5): 385-391.
- Kawakami, S.; Mizuno, M. and Tsuchida, H. 2000. The defense mechanism against oxidative stress generated in potato tubers during low-temperature storage. Plant Peroxidase Newsletter. 14. 125-132.
- Kumar K., R. 2011. Plant responses to water stress: Role of reactive oxygen species. Plant Signaling & Behavior. 6:11, 1741-1745.
- Malan, C.; Greyling, M. and Gressel, J. 1990. Correlation between Cu Zn-superoxide dismutase and glutathione reductase, and environmental and xenobiotic stress tolerance in maize inbreds. Plant Science. 69: 157-166.
- Mitler, R. and Zilinskas B., A. 1994. Regulation of pea cytosolic ascorbate peroxidase and other antioxidant enzymes during the progression of drought stress and following recovery from drought. Plant Journal. 5: 397-405.
- Moran, J.; Becana, M.; Iturbe-Ormaetxe, I.; Freckilla, S.; Klucas, R. and Aparacio-Tejo, P. 1994. Drought induced oxidative stress in pea plants. Planta 194: 346-352.
- Navari-Izzo, F.; Milone, M.; Quartacci, M. and Pinzino, C. 1993. Metabolic changes in wheat plants subjected to a water-deficit stress programmed. Plant Science. 92: 151-157.
- Pastori G., M. and Trippi V., S. 1993. Antioxidative protection in a drought-resistant maize strain during leaf senescence. Physiologia Plantarum. 87(2): 227-231.
- Rojas, M. 2003. La resistencia a la sequía. Ciencia UANL 6(3): 326-331.
- Ruiz-Lozano, J.M.; Azcon, R. and Gomez, M. 1995. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus species* on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. Applied Environmental Microbiology. 61(2): 456-460.
- Ruiz-Lozano, J.M.; Azcon R. and Palma J., M. 1996. Superoxide dismutase activity in arbuscular mycorrhizal *Lactuca sativa* plants subjected to drought stress. New Phytologist. 134: 327-333.
- SAGARPA. 2012. México: El sector agropecuario ante el desafío del cambio climático. 145 p.
- Sairam R., K.; Deshmukh P., S. and Saxena D., C. 1998. Role of antioxidant systems in wheat genotypes tolerance to water stress. Biologia Plantarum 41(3): 387-394.
- Sairam, R.K. and Tyagi, A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plant. Current Sci. 86(3): 407-421.
- Soulages, J.; Kim, K.; Arrese, E.; Walters, C. and Cushman, J. 2003. Conformation of a group 2 late embryogenesis abundant proteins from soybean. Evidence of poly (L- proline)-type II structure. Plant Physiology. 131: 963-975.
- Zhu, J. 2001. Plant salt tolerance. Trends in Plant Science. 6 (2): 66-71.