

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA

"ANTONIO NARRO"



Evaluación de la aplicación de Enerplant en el cultivo de la papa
(*Solanum Tuberosum* L.) cv. Atlantic en La Pequeña,
Agrícola GAPA S.A. de C.V., Galeana, N. L.

POR

EDGARDO NATHANAEL SOLÍS BERNAL.

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

Ingeniero Agrónomo en Horticultura.

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.
Noviembre del 2002.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
"ANTONIO NARRO"

DIVISIÓN AGRONOMÍA.

Evaluación de la aplicación de Enerplant en el cultivo de la papa
(*Solanum Tuberosum* L.) cv. Atlantic, en La Pequeña,
Agrícola GAPA S.A. de C.V., Galeana, N. L.

POR

EDGARDO NATHANAEL SOLÍS BERNAL.

TESIS

Que somete a consideración del H. Jurado Examinador como requisito parcial
para obtener el título de:

INGENIERO AGRÓNOMO EN HORTICULTURA.

Presidente del Jurado

Dr. Alfonso Reyes López.

Sinodal

Sinodal

MC. Juventino Pelcastre Rivera.

MC. Reynaldo Alonso Velasco.

Coordinador de la División de Agronomía.
MC. Reynaldo Alonso Velasco.

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.
Noviembre del 2002.

INDICE	Pag.
√ AGRADECIMIENTO	vi
√ DEDICATORIA	vii
√ RESUMEN	viii
√ INTRODUCCIÓN	1
√ Objetivo	2
√ Hipótesis	2
√ REVISIÓN DE LITERATURA	3
√ CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA:	4
√ REGULADORES DE CRECIMIENTO EN EL CULTIVO DE LA PAPA	5
√ <u>AUXINAS</u>	7
√ <u>GIBERELINAS</u>	8
√ <u>CITOCININAS</u>	10
√ Carbohidratos	12
√ <u>Carbohidratos De Importancia Fisiológica.</u>	13
√ <u>Los Carbohidratos Son Derivados Aldehídos O Cetonas De</u>	
√ <u>Alcoholes Polihídricos.</u>	13
√ Monosacáridos	14
√ <i>II Oligosacaridos</i>	15
√ III Polisacáridos	15
√ Azucres Como Moléculas Señaladoras	15
√ <u>Señalización De Azúcar, Sentido y Efectos.</u>	17
√ Mecanismos Moleculares y Bioquímicas de Expresión de Genes Regulados por Azúcar.	21
√ Hexoquinasa (HXK), Como Una Enzima De Doble Función y Censor	22
√ Proteínas Quinazas y Fosfatadas Dentro De Señales De Azúcar.	25
√ Genética del Sentido y señales de Azúcar.	29
√ Una Segunda Estrategia Fructífera Para El Aislamiento	

De Mutantes Que Responden A Azúcar.	30
✓ Glucosa como una Hormona y esta conexión con otras plantas hormonales.	33
✓ Azúcar conectada a señales de nitrógeno.	36
✓ Señalización de oligosacaridos en plantas: una evacuación actual	38
✓ <u>Oligosacaridos en crecimiento y desarrollo de plantas.</u>	38
✓ Morfogénesis.	38
✓ Regulación de auxinas.	39
✓ Síntesis de etileno y maduración de fruta.	40
✓ <u>Señal de traducción.</u>	40
✓ Fragmentos pépticos.	40
✓ Fosforilación in Vitro.	41
✓ <u>H₂O₂ producción y peroxidación de lípidos.</u>	42
✓ Flujos de iones.	42
✓ Señales de Oligosacaridos para respuestas de defensa.	43
✓ Puntos importantes de los oligosacaridos	44
✓ MATERIALES Y MÉTODOS.	45
✓ <u>CLIMA</u>	45
✓ <u>SUELO</u>	45
✓ <u>AGUA DE RIEGO</u>	46
✓ <u>MATERIAL VEGETATIVO EMPLEADO</u>	46
✓ <u>PARÁMETROS EVALUADOS Y METODOLOGÍA DE MUESTREO.</u>	46
✓ <u>CALIDAD</u>	47
✓ <u>NÚMERO DE TALLOS</u>	47
✓ <u>PREPARACIÓN DEL TERRENO.</u>	47
✓ <u>SIEMBRA</u>	47
○ <u>FERTILIZACIÓN</u>	48
✓ <u>CONTROL DE PLAGAS Y ENFERMEDADES</u>	48

✓ <u>RIEGO</u>	48
✓ <u>CULTIVOS</u>	48
✓ <u>DESVARE</u>	49
✓ <u>COSECHA</u>	49
✓ <u>DISEÑO</u>	49
✓ RESULTADOS Y DISCUSIÓN.	50
✓ EVALUACIÓN DE LOS TUBÉRCULOS	50
✓ <u>CALIDAD</u>	50
✓ <u>PRIMERAS, SEGUNDAS, MIXTAS</u>	51
✓ <u>PESO TOTAL DEL TUBÉRCULO</u>	51
✓ <u>PESO DEL TUBÉRCULO POR CATEGORIA</u>	52
✓ <u>NUMERO DE TALLOS</u>	53
✓ <u>RENDIMIENTO</u>	53
✓ CONCLUSIONES	55
✓ LITERATURA CITADA	56

ÍNDICE DE FIGURAS	Pag.
FIGURA 1 EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.	50
FIGURA 2: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.	51
FIGURA 3: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.	52
FIGURA 4: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.	52
FIGURA 5: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.	53
FIGURA 6: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.	54

AGRADECIMIENTO

A Dios porque se que existe, y sin el no hubiera sido posible la realización de este trabajo.

A la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro", por haberme abierto las puertas del conocimiento de la agricultura, y con la que quedo en deuda, para demostrarle que mi paso por sus aulas no fe en vano.

Al Dr. Alfonso Reyes López, por su paciencia, dedicación y su gran apoyo en la realización de este trabajo.

Al MC. Juventino Pelcastre Rivera por su gran apoyo en la revisión y sugerencias de este trabajo, así como en lo estadístico.

A la MC. Evangelina Rodríguez Solís por su colaboración en la realización e interpretación de los análisis estadísticos.

A mis maestros por sus valiosas enseñanzas.

A todas aquellas personas que de alguna u otra manera participaron en la culminación de este trabajo.

DEDICATORIA

A MIS QUERIDOS PADRES:

Armando Solís Solís
y
Rosa E. Bernal Ibarra

Por brindarme su apoyo incondicional, sus consejos, desvelos y sacrificios, por legarme la mejor herencia de mi vida. La culminación de mi carrera.

A MIS HERMANOS:

Gildardo, Elia, Patricia
Por su cariño y por confiar en mí.

A MI ESPOSA MARLEM:

Por compartir conmigo los momentos alegres y tristes en mi vida, sus estímulos para la realización de este trabajo.

A MI HIJO:

Por venir a alegrar mi vida y la de mi esposa con todo mi amor y cariño.

A la memoria de mi gran amigo DAVID MORALES LARA, por su sincero deseo de que yo culminara mis estudios y por su gran amistad.

RESUMEN

El cultivo de la papa (Solanum tuberosum L). Es considerado como uno de los más importantes a nivel mundial, por los altos rendimientos que se obtienen por unidad de superficie así como su alto consumo en la alimentación humana. A nivel nacional se puede decir que la superficie sembrada se encuentra limitada por las características propias de la especie ya que requiere de adecuadas temperaturas nocturnas y foto periodo para iniciar el proceso de tuberización por lo que obviamente no en todas las regiones agrícolas de México se presentan esta característica provoca que se presenten altas variables en cuanto a los rendimientos los cuales van desde 12 hasta 25 toneladas por hectárea.

La aplicación foliar de fitoreguladores es una practica que puede favorecer los propios agronómicos de crecimiento y desarrollo por lo que el objetivo de este trabajo de investigación es evaluar el producto Enerplant el cual esta considerado como un estimulador de los procesos agronómicos anteriormente mencionadas. Utilizando para esto un diseño estadístico completamente al azar en lo que se ubicaron dos tratamientos, un testigo y uno tratado con Enerplant a razón de 1.3 cc por hectárea. En el lote experimental se utilizaron 8 repeticiones de una hectárea cada unidad experimental. Las

variables a evaluar fueron calidad de los tubérculos, numero de tallos y rendimiento total con la aplicación de Enerplant el cual fue nuestro tratamiento No. 2 se incrementó la calidad de los tubérculos con una diferencia altamente significativa en comparación con el tratamiento No. 1 el cual fue nuestro testigo.

Respecto a la variable número de tallos hubo diferencia significativa obteniendo 33 tallos para el tratamiento No. 1 el cual es el testigo y 32 tallos para el tratamiento No. 2 con Enerplant, a pesar que se obtuvieron menos tallos pero con mayor peso en los tubérculos comparado con el testigo.

Referente al rendimiento el tratamiento No. 2 en el cual fue aplicado con Enerplant fue el mejor tratamiento con un rendimiento de 46.7 toneladas por hectárea y nuestro testigo el cual fue el tratamiento No. 1 obtuvo 40.02 toneladas por hectárea.

INTRODUCCIÓN

El cultivo de la papa (***Solanum tuberosum L.***). Es considerado como uno de los más importantes a nivel mundial, por los altos rendimientos que obtienen por unidad de superficie, así como su alto consumo en la alimentación humana.

A nivel nacional se puede decir que la superficie sembrada se encuentra limitada por las características propias de la especie, ya que requiere de adecuadas temperaturas nocturnas y de corto periodo para iniciar el proceso de tuberización por lo que obviamente no en todas las regiones agrícolas de México se presentan. Esta característica provoca que los rendimientos fluctúen desde 12 hasta 35 toneladas por hectárea. La explotación del cultivo de la papa requiere de una alta tecnificación; ya que para el proceso de producción se requiere de hasta 6,000 dólares por ha., por lo que en proceso productivo se utilizan desde el momento de la siembra mini tubérculos, provenientes de cultivo de tejidos. Esta practica se esta generalizando debido a que los mini tubérculos son altamente productivos.

Esta capacidad productiva radica en que durante el proceso de cultivo de tejidos, los meristemo utilizados son "limpiados" de virus o de cualquier represor genético que inhiben que, la planta de papa en forma natural se pueda expresar en toda su magnitud. Por lo que se puede concluir que el rendimiento del cultivo de la papa esta limitada por la cantidad de "represores" genéticos que existen en su genoma.

La aplicación foliar de fitoreguladores es una practica que puede favorecer los procesos agronómicos de crecimiento y desarrollo por lo que recientemente la empresa BIOTEC INTERNATIONAL ha estado desarrollando el producto ENERPLANT, el cual esta contemplado como estimulador de los procesos agronómicos anteriormente mencionados.

Objetivo

Mediante la aplicación de Enerplant se mejorará el rendimiento y calidad de tubérculos cosechados.

Hipótesis

Con la aplicación de Enerplant se aumentara el rendimiento y calidad del tubérculo en el cultivo de la Papa.

REVISIÓN DE LITERATURA

La papa es originaria de la región fría y montañosa de las andes de América del Sur: Colombia, Ecuador, Perú y Chile (Wihllack, citado por Zermeño 1991). Con alturas de hasta 4,000 m.s.n.m. donde prevalecen temperaturas bajas y días cortos, sin embargo este cultivo se encuentra en otras regiones con temperaturas similares aunque con diferentes condiciones. Actualmente *Solanum Tuberosum* L.; es cultivado en la mayoría de los países templados se considera como planta hortícola perteneciente al genero Solanum.

Entre los cultivares representantes del genero Solanum, en América del Sur existen en la isla de Chiloé Chile, ciertos ejemplares similares que se consideran S. Andigenum al parecer llegados de Europa (Yamaguech, 1983).

Existen otros tipos de *Solanum Tuberosum* en América Central y en México, los grados de poliploidia de especies silvestres como las cultivadas, muestran en diploides ($2n = 24$) cultivadas en Colombia entre los 1000 y 2000 m.s.n.m. *S. Phureja*, *S. Commersansi* cultivadas en Uruguay, *S. Tuberosum* L. y

el *S. Andigenum* son tetraploides ($2n = 48$) y el *S. Demisum* es hexaploide ($2n = 72$) (Enc. de México 1972).

Posteriormente la papa fue introducida a Europa en el siglo XVI, sin embargo desde la época prehispánica se cultivo en la región andina de América del Sur, especialmente por los Incas de Perú, en México existen cerca de 40 especies (Enc. de México 1977).

La inducción de la tuberización en el cultivo de la papa es influida por el balance hormonal, y este incide directamente en el rendimiento del cultivo, se comprobó que el equilibrio de las hormonas encargadas de promover la tuberización desplaza en dependencia de los efectos de la temperatura, la duración del día y la intensidad luminosa (Krauss, 1981).

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA:

Reino	Vegetal
Phylum	Autophyta
Clase	Dicotiledónea
Orden	Solanales
Familia	Solanaceae
Genero	Solanum
Sub-genero	Pachytemonum
Sección	Tuberarium
Sub-sección	Hyperbasartum
Especie	Tuberosum

REGULADORES DE CRECIMIENTO EN EL CULTIVO DE LA PAPA

Durante el ciclo vegetativo, la formación y crecimiento de tubérculos, y los cambios metabólicos que se producen, dependen en gran medida por la temperatura y duración del día, por su incidencia en el balance de las fitohormonas endógenas. El reposo vegetativo, la emergencia y el desarrollo de nuevas plantas, constituyen tres aspectos fundamentales del ciclo vegetativo del cultivo y la permanencia en uno o en otro estado depende además, de las condiciones antes señaladas de las características de la variedad y de la edad del tubérculo en el momento de la cosecha (Wheler *et al.* 1986).

Torres (1985) dice que el proceso de tuberización es complejo y depende de las condiciones externas, consta de dos procesos esenciales; desarrollo del estolón y tuberización de la punta del estolón, seguido por el engrosamiento del tubérculo. Además señala que el comienzo de tuberización de la punta del estolón coincide con los periodos de temperaturas mas bajas y días mas cortos así como por las altas concentraciones de hormonas inhibidoras.

(Moreno, 1973) mencione que el tubérculo es el punto final del crecimiento y desarrollo de la planta y el inicio de una nueva planta, formada por un eje principal corto y sus tejidos desarrollados radialmente, constituyen el sitio fundamental de recepción y almacenamiento de carbohidratos.

Burton (1966) señala la necesidad de establecer un balance adecuado entre el crecimiento del follaje y los tubérculos, es decir, un crecimiento amplio y rápido del follaje con alta capacidad de fotosíntesis, que una vez inducida la tuberización sea capaz de proveer al tubérculo de los carbohidratos necesarios.

(Weaver, 1980) define a los reguladores vegetales como compuestos orgánicos diferentes de los nutrientes, que en pequeñas cantidades fomentan, inhiben o modifican cualquier proceso fisiológico vegetal. En la actualidad se conoce que los procesos fisiológicos de las plantas están regulados por las hormonas vegetales, las cuales establecen entre sí un equilibrio interno, que constituye la base a partir de la cual se desencadenan todas las reacciones.

Las hormonas de las plantas son reguladores producidas por la misma planta, que en bajas concentraciones regulan los procesos fisiológicos de aquellas, en general, las hormonas se desplazan en el interior de las plantas del lugar de producción al lugar de la acción. Al referirse a productos químicos agrícolas que se utilicen para modificar el comportamiento de los cultivos, el término puede definirse a un mejor, agregándole el hombre del proceso que influye; por ejemplo, reguladores de crecimiento y desarrollo (RCD), es decir, sustancias que inducen el crecimiento y el desarrollo de las plantas.

AUXINAS

Hill (1977) menciona que las auxinas son sustancias químicamente relacionadas con el AIA, el cual parece ser propiamente el principal compuesto químico en muchas plantas. En ciertas pruebas biológicas que se utilizan partes seccionadas de plantas de las que se extrae el máximo de auxinas endógenas, demuestra activar el crecimiento.

Las auxinas son sintetizadas por la planta en las células del meristemo apical del talluelo, tallo, ramas y en las yemas; cuando se encuentran en desarrollo. De estas regiones meristemáticas son transportadas en forma basipetala por difusión a través de las células en la plántula al inicio de su desarrollo y por el floema en plántulas ya desarrolladas. (Zermeño 1989).

La aplicación de auxinas sintéticas parece causar una demanda artificial hacia la cual se movilizan los productos recientes de la fotosíntesis o los nutrientes marcados aplicados. Se ha sugerido que algunos de los efectos de las auxinas sobre el desarrollo son resultados del aumento en la nutrición y en el metabolismo causado por la dirección del transporte de los nutrientes.

(Devlin, 1980) son múltiples los efectos fisiológicos reportados en la literatura para este grupo de hormonas y muy discutido su mecanismo de

acción. Se destaca la influencia en el crecimiento de tejidos y órganos, y su intervención en el alargamiento celular, aunque también se reporta cierta actividad sobre división celular.

(Scott, 1972) la evidencia ha convencido de que la acción de las auxinas en la elongación celular de raíces, al menos, inicialmente se lleva a cabo en las propiedades mecánicas la acción involucra al núcleo, ya que un efecto inmediato y directo en la expresión de los genes parece ser alta, también hay evidencias de la influencia de auxinas en la síntesis de ácido nucleico, síntesis de metabolismos, enzimas y activadores.

GIBERELINAS

(Rojas 1995) dice que las giberelinas tienen como acción básica el modificar el mensaje genético que lleva el RNA. Cuando falta se presenta el síntoma típico de falta de amilasa en la planta, enzima que deshace al almidón, lo cual permite utilizarlo para obtener energía. Otro síntoma típico es el de promover el crecimiento en variedades enanas. También con la aplicación de giberalinas las plantas pueden florecer en condiciones inadecuadas de horas luz o de frío.

(Devlin, 1980) menciona que algunos autores sugieren que las giberelinas pueden actuar sobre la oxidación de AIA, aumentando el nivel auxínico de la

planta y que otros han demostrado que la giberalina refuerza la conversión del triptofano en AIA.

Prieto *et al.* (1990) indican que aumento el porcentaje de brotación en plantas de papa con mayor uniformidad y vigor después de tratar al tubérculo con giberalininas.

(Ayala, citado por Zermeño 1991) indican que encontraron un incremento de 11.4 por ciento de brotación con aplicación de giberalininas, respecto al testigo de semillas germinadas de triticales de un total de 500 a nivel laboratorio.

Hill (1977) menciona que las giberalininas son sustancias químicamente relacionadas con el ácido giberelico, que es un producto metabólico del hongo Gibberella Fujikuroi y se puede obtener a partir del medio en que el hongo ha sido cultivado.

Rojas (1979) establece que las giberalininas son compuestos muy estables y de rápida distribución por el floema, junto con otros compuestos de fotosíntesis. Se produce en el ápice de tallos y hojas jóvenes, se mueve basipetalmente, pero puede transportarse hacia el ápice en movimiento acopétalo.

James (1967) menciona que las giberlinas y las auxinas estimulan el alargamiento de células, especialmente de los tallos primarios, estimulan la germinación y la terminación de latencia, activan la floración prematura de las plantas, aumenta el tamaño de las variedades enanas y la expansión de las hojas.

Ruiz (1979) establece que la aplicación de giberlinas en papa en muchos casos aumenta el rendimiento, debido a que el número de tubérculo por planta esta en relación directa con el número de tallos, y esto a la vez por el número de yemas brotadas.

CITOCININAS

Los primeros trabajos realizados por Haberlandt (1913) revelaron la existencia de tipos de hormonas diferentes de las auxinas que influyen específicamente en la división celular.

(Weaver, 1980) menciona que las citocininas se asocian especialmente en el estímulo de la división celular, se ha demostrado que tienen otros efectos en el crecimiento, en las fases del desarrollo de la planta, desde división celular y elongación de las mismas hasta la formación de flores y frutos. También intervienen en el metabolismo, incluyendo actividades de enzimas y la biosíntesis en el crecimiento.

Bastin (1970) menciona que a partir de muestras de ácidos nucleicos se aisló una sustancia denominada kinetina degradada en el transcurso de una conservación prolongada o mediante calentamiento, mostró capacidad de inducir la división celular, especialmente en presencia de auxina.

Weaver (1980) indica que las actividades de las citocininas se correlacionan mas con la ubicación de las regiones de división celular activa como en las semillas durante la germinación con frutos en desarrollo, razón que permite considerarlas como reguladores de la división celular.

Luckwill et al (1981) encontró que el máximo contenido de citocininas se registra durante la primavera, tiempo de floración, disminuyendo los niveles a fines de verano, permaneciendo así durante todo el invierno. Este concepto coincide con la función de las citocininas en el amarre de fruto crecimiento de hojas y senescencia. En la actualidad se sabe que las citocininas pueden incorporarse a los ácidos nucleicos.

Rojas (1995) menciona que las citocininas, tienen efectos sobre la síntesis de DNA y que induce actividad de las amilasas y proteasas y la síntesis de tiamina y la auxina.

Colorado (2001) indica que en cítricos el Enerplant ayuda significativamente el amarre de fruta; no así afectando el numero total de flores abiertas por lo que se sugiere que el incremento en rendimiento detectado se debió a que inhibe el abortado de flor en naranjo.

El incremento en rendimiento es de al menos 30% con la aplicación del producto este factor representa 6000 Kg. de fruta mas por hectárea por lo que lo hace económicamente rentable, el precio promedio del Kg. para esta fecha de venta (el mas alto del año) es en promedio de 3 a 4 pesos por kilogramo.

(PBA), siendo este ultimo el que ha resultado ser mas efectivo, ya que es mas soluble y móvil (Weaver, 1980).

Carbohidratos

Los carbohidratos pueden definirse como derivados aldehídos o cetónicos de alcoholes polihidroxilados o anhídridos de estos derivados. Realizan muchas funciones vitales en los organismos vivos, que sirven de estructuras esqueléticas en plantas, insectos y crustáceos y, como estructura exterior, en los microorganismos. En los órganos de almacenamiento de las plantas y en el hígado y músculos de los animales, constituyen una importante reserva alimenticia. La mayor parte de la energía para las actividades metabólicas de la célula, en todos los organismos, se deriva de la oxidación de carbohidratos. La

mayor parte de las calorías de los alimentos de hombres y animales, exceptuando los carnívoros, procede de los carbohidratos. Las diversas funciones enumeradas antes, no pueden asignarse todas a un tipo de carbohidratos, pero si puede asignarse cada función a una clase específica de carbohidratos (Mertz, 1983).

Carbohidratos De Importancia Fisiológica.

Meyes *et al.*, (1999) mencionan que los carbohidratos están ampliamente distribuidos en vegetales y animales, donde desempeñan funciones estructurales y metabólicas. En los vegetales, la glucosa es sintetizada por fotosíntesis a partir de bióxido de carbono y agua y almacenada con almidón o convertida a celulosa que forma parte de la estructura de soporte vegetal. Los animales pueden sintetizar algunos carbohidratos a partir de lípidos y proteínas, pero el volumen mayor de los carbohidratos de animales se deriva en última instancia de los vegetales.

Los Carbohidratos Son Derivados Aldehídos O Cetonas De Alcoholes Polihídricos.

Así mismo Meyes et al., los clasifican como sigue:

- 1) Los monosacáridos son aquellos carbohidratos que no pueden ser hidrolizados en moléculas mas sencillas. Pueden subdividirse en triosas, tetrasas, pentosas, hexosas, heptosas y cotosas, dependiendo de la cantidad de átomos de carbono que contengan; y como aldosas y

cetosas dependiendo si tienen o no grupo aldehído o cetona. En el cuadro 15-1 se dan algunos ejemplos.

- 2) Los disacáridos producen dos moléculas del mismo o de diferentes monosacáridos cuando se hidrolizan: ejemplo de estos compuestos son la maltosa, que produce dos moléculas de glucosa y la sacarosa, que produce una molécula de glucosa y una de fructosa.
- 3) Los oligosacáridos son los compuestos que por hidrólisis dan 2 a 10 moléculas de monosacárido. La maltotriosa* es un ejemplo.
 - Obsérvese que esta no es una triosa verdadera sino un trisacarido que contiene tres residuos de alfa glucosa.
- 4) Los polisacáridos son aquellos carbohidratos que dan, al ser hidrolizados, mas de 10 moléculas de monosacáridos. Los almidones y las dextrinas son ejemplos de polisacáridos que pueden ser lineales o ramificados. Según la naturaleza de los monosacáridos a que dan origen por hidrólisis, en ocasiones se le designa como hexosanos o pentosanos.

Ejemplos de clases de carbohidratos.

Clase general	Formula	Ejemplo de un compuesto que Ocurre en la naturaleza.
I. Monosacáridos		
Triosas	$C_3H_6O_3$	Gliceraldehido
Pentosas	$C_5H_{10}O_6$	Ribosa
Hexosas	$C_6H_{12}O_6$	Glucosa (una aldohexosa) y fructosa (una cetohexosa)

II Oligosacáridos

Disacáridos	$C_{12}H_{22}O_{11}$	Maltosa (dos residuos de glucosa) y sacarosa (glucosa y fructosa)
Trisacaridos	$C_{18}H_{32}O_{16}$	Refinosa (fructosa, glucosa y galactosa)

III Polisacáridos

Polímeros de pentosa	$(C_5H_8O_4)_X$	Xilano (polixinosa)
Polímero de hexosa	$(C_6H_{10}O_5)_X$	Almidón (poli glucosa)

Azucres Como Moléculas Señaladoras

La producción de azucres a través de la fotosíntesis es la actividad mas fundamental en la vida de la planta. El proceso de producción de azúcar, transporte, consumo y almacenamiento son dinámicas estrechamente relacionados con fisiología celular, identificación de órganos, energía del medio ambiente, y etapas del desarrollo. Una habilidad de las plantas para monitorear y responder a los niveles de azúcar que pueden servir como un mecanismo de control para integrar las condiciones externas del medio ambiente incluyendo luz, otros nutrientes, stress abiótico y biótico, con un programa intrínseco del desarrollo directo a través de múltiples hormonas de las plantas. En las plantas, el azúcar tiene convencionales vistas como recursos para la respiración e intermediarios metabólicos, como ciertamente componentes de la estructura o almacenamiento. La observación de los efectos de los azucres sobre la

expresión de los, el crecimiento de la planta y el desarrollo tienen poco de ser atribuidas a los metabolismos del azúcar y la producción de energía.

Incluso dentro de levadura y mamíferos, la sabiduría permanece inmóvil con estimaciones en el papel de las repuestas de los reguladores de los mecanismos de la glucosa. La exclusión previa de azúcares como moléculas señaladoras de plantas se contienen de la observación de las altas concentraciones de azúcar necesitadas en las clásicas actividades que definen los efectos de las hormonas de las plantas. Reciente evidencia convincente, sostiene de tal manera que las señales y sentidos pueden incluso hacer un rango mili molar de moléculas señaladoras usando azúcar, atando enzimas, proteínas o transporte.

Experimentos designados cuidadosamente nos revelan actualmente la separación de sentidos y señales de azúcar del metabolismo de los azúcares. A pesar de la anticipada complicación de los sentidos y señales de azúcares de las plantas fotosintéticas, insita a seguir estudiando las investigaciones que fueron hechas hace 2 años. Aunque múltiples receptores/sensores de azúcares son probables de existir, la hexoquinasa (HXK) como una enzima de doble función y sensores de glucosa siendo la primera función en la planta. Algunos componentes de las moléculas señaladoras, incluyen proteína WD, calcio-dependiente proteína quinasa (CDPK), proteína fosfatada (PP), mitogen activada

proteína quinasa (MAPK), SNF1- relacionada PK (SnRK) y factores de transcripción, son las mas importantes señales de transcripción en las plantas.

El aislamiento y la caracterización de mutantes reaccionantes de azúcar por usar una variedad de estrategias tienen revelado sorprendentes aspectos y largos complejos de regulación de azúcares en las plantas. Algunos artículos excelentes y perspectivas sobre azúcares reguladores de la expresión de los genes y sentido de azúcares y azúcares señaladoras han aparecido desde hace 2 años. En estos artículos, nos enfocamos sobre la interpretación de nuevas evidencias y conceptos de glucosa y sentido de sacarosa. La clasificación de puntos aparentemente controversiales y la implicación de azúcares mutantes y plantas fenotípicas transgénicas interactúa en los roles fisiológicos de azúcares como plantas hormonales en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Sheen *et al.*, 1999).

Señalización De Azúcar, Sentido y Efectos.

Aunque hay abundantes publicaciones que han documentado los efectos de los azúcares en las plantas, la definición de señales de azúcares permanecen confusa. Sacarosa es la principal forma de translocar azúcar en las plantas y es con frecuencia el azúcar mas usado dentro de los azúcares responsables sobre la regulación de genes y desarrollo. De cualquier modo en muchos casos los efectos de la sacarosa pueden ser sustituidos completamente por hexosas,

semejante a la glucosa y fructosa. Por instantes la represión de sacarosa de genes foto sintetizados pueden ser simulados por baja concentración de hexosas. Estos resultados indican que en muchos casos la sacarosa no es la molécula señaladora directa. De cualquier manera la sacarosa puede tener una molécula señaladora con una misión de distinta forma que de la hexosa y puede ser percibida por diferentes tipos de sensores / receptores. Dos semejantes ejemplos son: 1ero en la regulación de la expresión de la sacarosa y segundo el control post-transcripcional de una leucina. Estos resultados sugieren la existencia de un específico sentido y señalización de la sacarosa.

Aunque numerosos experimentos han documentado los papeles de la hexosas como activador responsable de azúcares en las plantas; las preguntas siguen de cómo las señales de hexosas son sensibles y de todas maneras el metabolismo de hexosas es importante para las señales. En este caso las señales que no son largas, pueden ser atribuidas a la hexosa pero pueden ser metabolismos complicados.

Una aproximación para la dirección, se cuestiona para comparar la eficacia de varios azúcares y glucosas análogas. Por ejemplo la hexoquinasa (HXK) puede ser una hexosa sensor por que 2-deoxiglucosa o 3-o-metilglucosa puede igualar las señales de glucosa en la regulación de genes fotosintéticos. El uso de inhibidores HXK para bloques de glucosa. Sin embargo, la presencia de

censores desconocidos de hexosas que pueden distinguir diferentes glucosas análogas no tiene que ser una regla. Desde 2-deoxiglucosa y mannososa no son metabolizadores efectivos a través de glicólisis, es sugerible que el metabolismo de la glucosa sea un limitado rol regulador. La eficacia de las no metabolisables 6-deoxiglucosa y 3-O-metilglucosa como azúcares señaladoras en la regulación de genes de la papa, soporta la existencia del azúcar censor HXK.

Reciente identificación de 2 hexosas censores transportadoras, SNF3 y RGT2, que mediante la regulación de glucosa van transportando genes dentro de la levadura, han sugerido que un censor de hexosas puede existir en plantas. Tres largas glucosa inusuales que son transportadoras de gustosas proteínas se encontraron en la base de datos de la secuencia de Arabidopsis, es candidato potencial para distinguir censores de hexosas. Es probable que distintos censores de hexoses son usados para diversos sentidos y señales en las plantas.

La importancia de HXK como un censor de glucosa es mas allá del soporte de la generación y caracterización de Arabidopsis transgenicos con alteración de niveles de HXK o con una levadura heterologa de HXK que suple principalmente funciones catalíticas. Estos estudios han definido tres pequeñas y distintos caminos de sentidos y señales de glucosas: HXK-independiente, HXK-dependiente, metabolismos dependientes y metabolismos-independientes. Interesantemente la represión de azúcar de genes de la fotosíntesis y activación

de azúcares de patogénesis-relacionado, parece ser que se encuentran mediante distintos caminos señaladores, la regulación de glucosa de varios genes están involucrados con nitrógeno y metabolismos de carbón apareciendo independientes de HXK. Además la extendida detección de la represión de azúcares y la activación de algunos genes con funciones diversas de algunos procesos vitales como la embriogenesis, germinación, desarrollo de plántulas, morfogénesis de hojas y raíces, floración, respuesta al stress, defensa contra patógenos, respuesta a heridas y a la senescencia, mostrando ser influenciada por azúcares. Estos efectos pueden ser, debido a azúcares señaladoras o metabolismos o ambas.

Azúcares exógenos aplicadas y análisis de plantas transgenicas con la expresión modificada invertida y la locacion, tienen enlace con azúcares señaladoras, represión fotosintética, senescencia en las hojas, embrión alterado, raíz, acelerador del desarrollo, transición en la floración y defensa contra patógenos.

El análisis de mutantes de almidón sugieren una conexión entre azúcares y tiempo de floración. La correlación de indicador mitótico y distribución de glucosa, llevara a la propuesta de que la glucosa puede tener funciones como un morfogen. Sin embargo las consecuencias de aplicaciones de azúcares exógenos, fluctuaciones de azúcares endógenas, distribución y manipulación

invertida son complejos, por lo que los fenotipos pueden ser debido a efectos osmóticos, flujos metabólicos alterados, tanto como azúcares señaladores (Koch, 1996).

Mecanismos Moleculares y Bioquímicas de Expresión de Genes

Regulados por Azúcar.

La expresión de genes regulados por azúcar puede resolver los niveles de transcripción y post-transcripción. Muchos sistemas, incluyendo toda la planta, tejido intacto, cultivo de células de tejido, protoplastos aislados, han sido utilizados para identificar azúcares sensibles a elementos del cis-DNA. La regulación de los azúcares represor y azúcares inductor de genes es probable que sea mediante mecanismos distintos. Una complicada imagen emergió cuando seis maíces de genes promotores de fotosíntesis se caracterizó sobre detalle. No consenso elementos del DNA o elementos reguladores negativos siendo evidentes para la global represión de glucosa. De esta manera la modulación de múltiples factores de transcripción puede ser requerido para los tipos de traducción de señales de glucosa.

Intensas investigaciones de la represión de azúcar de los genes de arroz α -amilasa dentro de 3 laboratorios han revelado múltiples elementos "cis", importantes para la transcripción de azúcares dependientes y de la represión de

la glucosa es similar a los genes del maíz promotores de la fotosíntesis, HXK es propuesto a ser el censor mediador del azúcar de los genes de arroz α -amilasa. La activación de la expresión de genes por azúcar tienen que ser mejor estudiadas con los genes promotores codificado de patatín β -amilasa y la proteína vegetativa de almacenamiento. Ambos positivo y negativo de los elementos cis donde se encontró.

Una sacarosa conservada responde a los elementos (SURE) y esto es con el afán de encontrar un factor, teniendo que se identificado. Un reto en el futuro deberá ser la conexión de diversos elementos cis-DNA sobre las respuestas del azúcar promotoras, siendo estas componentes de las señales y censor es a través de varios factores de transcripción (Hwang *et al.*, 1998).

Hexoquinasa (HXK), Como Una Enzima De Doble Función y Censor

La clásica definición de HXK como una esencial enzima citosolica dimerica esencial para glicólisis siendo las bases para un panorama controversial solo si la HXK es una glucosa censor, donde las intracelulares señales de glucosa son censadas, si las funciones catalíticas y reguladoras de HXK son separadas y si la porción de ATP/AMP es la señal actual. La manipulación de los metabolismos de la glucosa es simple pero la fisiología del sistema de las células de las hojas mostró que el azúcar fosfatado, los cambios en los niveles de ATP, el

agotamiento de fosfato y otros metabolismos no pueden ser sustituidos por una señal de glucosa.

La inhibición de la germinación de las semillas de Arabidopsis por mannososa puede ocurrir sin afecto del ATP o niveles de fosfato inorgánico sobre semilla y puede ser superado por un inhibidor HXK: estos resultados nos suministran evidencias para el desengancho de las señales de glucosa de los metabolismos de la glucosa. En plantas transgenicas de Arabidopsis y levadura, tienen distintas funciones reguladoras dentro de la represión de glucosa pero similares actividades catalíticas donde se exhiben por plantas y levaduras de HXK. Por lo tanto, los simples metabolismos de la glucosa no pueden explicar por mucho las respuestas de la glucosa.

La función de HXK como un censor de glucosa es probable que se conserve en las plantas como indicadores, cuando toda expresión de los genes de Arabidopsis HXK1 promovió la hipersensibilidad de glucosa en tomates transgenicos y una transformación de las células de las hojas de maíz. Reciente aislamiento de una nueva levadura mutante HXK2 nos enseñó diferentes propiedades enzimáticas y ATP afines, pero similares a la depresión de glucosa, indicando que las funciones catalíticas y reguladoras se pueden separar. Además esto no tiene correlación directa entre la razón de acumulación de azúcar fosfatada y los niveles de varias novelas de mutantes HXK2. La mutante

Arabidopsis HXK1 tienen que ser aislada por falta de represión de glucosa, sin corresponder cambios en los metabolismos de azúcar.

Comprendiendo las bases moleculares y bioquímicas de las funciones de HXK como una glucosa censor requerirá nuevas investigaciones. Como una enzima HXK induce los cambios conformados después de doblarse para su substracción de glucosa u otras hexosas y esto puede ser un mecanismo esencial de los procesos de sentido. Estos cambios conformacionales de HXK puede semejarse al cambio conformacional del análogo inducido de un receptor típico que permite la modificación de la interacción de proteínas-proteínas como activador de señales en forma de cascada.

La identificación de proteínas que interactúan con HXK representa un paso crucial en desenredar los mecanismos de los sentidos y señales de la glucosa por medio de HXK. La reciente aclaración de cómo la galactokinasa actúa como una galactosa censor, proviniendo del vivo ejemplo de cómo un azúcar quinaza puede regular la expresión de los genes. Los cambios de las señales son simples y directas envolviendo un ATP y una galactosa dependiente, la interacción y la regulación por galactokinasa de una transcripción represora específica GAL80 y un activador, GAL4. Como la hexoquinasa controla un ancho espectro de expresión de genes y procesos de desarrollo en las plantas los mecanismos señaladores, es probable que sean complejos y multifacéticos. Por

ejemplo, patrones localizados en múltiples subcélulas y la interacción proteína-proteína pueden dejar participar a HXK en diferentes señales en forma de cascada en las células de la planta. Nosotros hemos observado que una significativa porción de HXK esta presente en una compleja proteína larga eso puede ser importante para los sentidos y señales de la glucosa. Además la posibilidad que HXK pueda funcionar en el núcleo de la planta, no debe descartarse, ya que probablemente fuera detectada esta proteína purificada dentro del núcleo de las células de las hojas de maíz. El aislamiento de mutantes HXK pueden realizar solamente señales o solo funciones catalíticas, pueden ser mas valiosas para la aclaración del vinculo entre estructura y función de HXK como una enzima y como un sensor. De todos modos esto permanece confuso, la planta AtHXK1 como un sensor. Aunque la levadura mutante S1SA HXK2 perdieron sus funciones señaladoras, la mutación equivalente sobre At HXK1 no puede ser afecto a los sentidos y señales de glucosa en un ensayo de expresión transitoria (Jang y Sheen, 1997).

Proteínas Quinazas y Fosfatadas Dentro De Señales De Azúcar.

El desarrollo y descubrimiento de especificas proteínas quinazas (PK) y fosfatadas (PP), activadores e inhibidores en la década pasada nos han dado valiosas herramientas con el cual se examina la participación de las proteínas fosforiladas o desfosforiladas dentro de diversos caminos de transducción de

señales. Los inhibidores PP1 y PP2A han mostrado que pueden imitar la represión de la glucosa de los genes de fotosíntesis dentro de las células de las hojas de maíz dentro de las culturas fotoautotróficas de *Chenopodium rubrum*. Los mismos inhibidores también activan la glucosa y stress invertido e inducido y phenylalanine-ammonia lyase genes in the alter system.

Interesantes glucosas, inhibidores PP y señales de stress pueden activar supuestos MAPKs, que el uso de la proteína básica myelin como sustratos. De cualquier modo, el diferente efecto de la staurosporine inhibidor (PK) sobre esas señales sugiere la participación de diferentes PKs dentro de diferentes caminos de transducción. El mismo inhibidor PP puede mostrar ese bloque pero no activa el azúcar inducible β -amilasa gen de expresión, indicando distintos mecanismos de fosforilización para la activación de glucosa.

Resultados de experimentos con inhibidores de canales de iones de calcio y calmodulin tienen que proponer usar un rol para un segundo mensaje dentro de las azúcares señalizadoras. El aumento de azúcar inducida de una membrana plasmática de calcio dependiente PK esta en interesantes observaciones y valiosas investigaciones. De cualquier modo, para la represión de la glucosa de genes fotosintéticos de las células de las hojas de maíz, no tienen evidencia para el involucramiento de calcio, inositolphosphate, cAMP, o cGMP pueden encontrarse después tratamientos con un amplio espectro de reagentes. Por lo

tanto, múltiples mecanismos reguladores son usados para diversas respuestas de azúcares dentro de las plantas.

Una planta PK con una función potencial dentro de los azúcares señalizadoras es el SNF1-afin PK(SnRK). Por más pequeñas plantas SnRKs de rye, tabaco (NPKS) y arabidopsis (AKIN10 y AKIN11) pueden complementar la mutante levadura SNF1, el cual muestra depresión de glucosa. Esas indicaciones de SnRK pueden ser un regulador dentro de las respuestas del azúcar dentro de las plantas. Como la levadura SNF1 y la planta SnRK son similares a las mamíferas AMP-activada PK (AMPK), esto tiene que ser propuesto, esos cambios en el AMP/ATP vía metabolismo de glucosa, mejor dicho esa misma glucosa, son importantes para la señalización.

La activación directa de SNF1 y SnRK in Vitro por AMP tienen que seguir siendo mostradas. De cualquier modo, la actividad de SnRK esta requerido dentro de papa para la activación de azúcar de los genes de la síntesis de sacarosa, cuando el azúcar y los niveles de ATP son presumiblemente altos y los niveles de AMP son bajos. De esta manera depresión de los genes responden a través de la activación SNF1 debajo de la inanición de la glucosa dentro de la levadura y no pueden trasladarse directamente a la regulación de SnRK de los genes de la síntesis de sacarosa baja glucosa, que es una rica condición dentro de las plantas. Además si los genes de la síntesis de la sacarosa es activado por

glucosa análogas no metabolizables semejantes como 6-deoxyglucose o 3-O-metilglucosa dentro de papa, como dentro de otros sistemas de plantas; esto es difícil de explicar, la conexión entre metabolismos de glucosa y activación de SnRK dentro de las respuestas de glucosa.

Una importante intuición dentro de la función y regulación de SnRK dentro de plantas es el cada descubrimiento de una proteína WD codificada por pleiotropic regulador locus PRL1 interactuando con AKIN10 y AKIN11 dentro de una azúcar dependiente dentro de levadura. La mutante PRL1 exhibe pleiotropic fenotipos, incluyendo hipersensibilidad a sacarosas dentro del crecimiento medio de las plantas.

Ensayos de quinazas in Vitro muestra que PRL1 es un inhibidor de AKIN10 y AKIN11. Aunque alrededor del 50% incrementa la actividad quinazas AKIN esta observada dentro de la mutante PRL1 comparada con tipos silvestres; la actividad de quinazas esta similarmente estimulada por 3% de sacarosa dentro de ambas, tipos silvestres y la planta mutante PRL1. Un modelo propuesto es el PRL1 como un regulador negativo de homólogos SNF1 de Arabidopsis. A raíz de esto, nosotros esperamos la activación de azúcar en la expresión de los genes en la síntesis de la sacarosa pueda ser aumentada dentro de la mutante PRL1 como deducción de los análisis de papas transgenicas con reducida expresión de SnRK (Mackintosh y Cackintosh, 1994).

Genética del Sentido y señales de Azúcar.

Las rutas de los sentidos y señales de azúcares son resueltas por múltiples sentidos y conexiones con el crecimiento y desarrollo de las plantas. El fundamental mecanismo de regulación son probablemente también complejos y pueden ser completamente esquivados por aproximaciones moleculares y bioquímicas.

El poder de la genética a descubierto componentes sorprendentes e interferencias que puede provenir de nuevos y complementarias rutas de transducción de azúcares señaladoras por usar *Arabidopsis thaliana* como un sistema modelo. Dos estrategias generales tienen que ser tomadas para aislar sentido y señales de azúcares mutantes. Aunque mutantes son seleccionadas dentro de la presencia de sacarosa, estas no definen los específicos caminos de la sacarosa como todos los genes marcadores también regulados por glucosa. Estos no pueden pertenecer al mismo camino lineal como indicador por los distintos patrones de expresión de genes, específicas señales de azúcar y morfología. Ahí pueden también ser alterados los efectos generales sobre marcadores de la expresión de los genes y esto puede ser una no directa conexión con niveles de azúcar dentro de esa mutante. Por un instante, las mutantes *sun1* y *sun7* son diferentes de *sun6* dentro de la aumentada

exhibición de PC-LUG independiente expresión de sacarosa y crecimiento notable o defectos de fertilidad. La reducida expresión del gen β -amilasa dentro de *iba2* parece ser parcial debido a una reducción del nivel basal de la expresión de los genes.

Amplios análisis de la expresión de genes puede ayudar poco en la deficiencia precisa dentro de las específicas rutas de azúcares señaladoras. Esto es intrigante ya que esas mutantes aun afectan las respuestas de fitocromo. La interacción entre azúcar y señales de luz son multifacéticos. Por ejemplo, azúcar y luz tienen efectos opuestos sobre la expresión de los genes de la fotosíntesis, pero un efecto sinérgico sobre acumulación de antocianina y expresión de genes de defensa. Mucha de la activación de luz de la expresión del gen nitrato reductasa puede ser logrado por tratamientos de azúcar en la oscuridad. Similares respuestas de luz, la caracterización de múltiples caminos señaladores pueden establecer el aparente resultado controversial en el futuro (Smeekens y Rook, 1997).

Una Segunda Estrategia Fructífera Para El Aislamiento De Mutantes Que Responden A Azúcar.

El azúcar dependiente del desarrollo de la germinación o etapas de la plántula también han sido probadas para ser utilizadas para aislar respuestas de

azúcares mutantes. Aunque esto es una condición artificial relativamente semejante a la selección de numerosas hormonas de plantas mutantes, muchas respuestas de azúcares mutantes aisladas por esos métodos enseñan interesantes fenotipos en la ausencia de azúcares exógenos. La selección simple en una etapa de desarrollo temprano permite una ambiciosa pantalla genética de escala larga, lo cual puede ser combinada con el uso de cada vez mas bancos largos de T-DNA de semillas mutantes, estas teniendo que ser disponibles. Selectas mutantes sobre las bases de la influencia en el desarrollo de las plantas por azúcar incluye insensibilidad a glucosa (gin), hipersensibilidad a glucosa (glo), insensibilidad a carbohidratos (cai), insensibilidad a sacarosa (sis), e insensibilidad a germinación en mannososa (mig). Interesentemente el uso de diferentes azúcares, el criterio de selección y condiciones, aparecen para seleccionar diferentes tipos de mutantes en periodo de morfología, bioquímica y propiedades moleculares. De cualquier modo la complementación de exámenes pueden ser requeridas para distinguir genéticamente varias respuestas de azúcares mutantes. La selección de respuestas de azúcares mutantes mediante el uso de glucosa ha sido bastante exitoso. El esfuerzo esta lejos de producir mutantes gin eso muestra deficiencias en el sentido y señales de glucosa y esto esta evidentemente desacoplado de los cambios metabólicos del azúcar.

La caracterización de la mutante gin1 revelo una previa inesperada interferencia entre los caminos de las señales de la glucosa y el etileno. Esos

descubrimientos guían a la caracterización de existencia de sobreproducción de etileno (eto) y mutantes de respuestas triples constitutivas (ctr1) como mutantes gin y las mutantes insensibles de etileno (etr1 y ein2) como las mutantes glo. De esta manera los cambios genéticos originalmente definen como lineal por el estudio de mutantes de etileno ya que este hace que aparezcan ramas y también conectan a los caminos de las señales de la glucosa de HXK dependiente. La reciente clonación y caracterización de la mutante ein2 también tiene puntos en una conexión entre caminos de etileno y stress (jasmonico y oxidativo). La ramificación y conexión entre los caminos de glucosa y etileno son mas sostenidos por la falta del típico etileno "triple respuesta" dentro del crecimiento oscuro de la mutante gin1 y la falta de hipersensibilidad a glucosa en alguna de las mutantes ein. Los resultados de la caracterización de la mutante gin1 justifica la re-reexaminación de otro Arabidopsis mutante existente. Para sus respuestas dentro de la expresión del gen regulador de azúcar y desarrollo de la plántula. Reciente caracterización y clonación de la nueva Arabidopsis mutante prl1 proviene de un interesante pero complicado ejemplo de regulación de azúcar en las plantas. La mutante prl1 muestra hipersensibilidad a sacarosa en crecimiento de plántula pero exhibe depresión de algunos genes del cual esa expresión puede ser dependiente o independiente de la sacarosa en plantas de tipo salvaje. El opuesto efecto de azúcar sobre la expresión de genes y sobre el desarrollo encontrado en prl1 donde inicialmente confuso, pero tal vez explicado por esa identidad molecular. El gen prl1 codifica

una proteína WD que puede interactuar como muchos componentes envueltos en diversos caminos de señales de transducción. Por ejemplo muchas plantas de respuesta hormonal son también alteradas en la mutante *prl1*. Curiosamente la hipersensibilidad a azúcares fenotípica de *prl1* es similar a la mutante *fusca6* esta es la parte de un complejo nuclear *cop9*. otra planta proteína WD *cop9* influye en muchos aspectos en el desarrollo de las plantas.

Mutaciones de la levadura proteína WD *tup1* resulto en fenotipos pleiotropicos incluyendo disminuir la represión de glucosa. De esta manera en los análisis de la expresión de genomas aislando el RNA de la mutante *tup1* muestra la expresión de genes afectados por la mutante *tup1* y es principalmente (90%) distinta de esa depresión de glucosa afectada. Por lo tanto, el *prl1* puede ser envuelto en múltiples desconexiones con las rutas de las señales y causa fenotipos pleiotropicos (Zhou *et al.*, 1998).

Glucosa como una Hormona y esta conexión con otras plantas hormonales.

Los efectos específicos de la glucosa en la expresión de los genes y desarrollo, son características de la acción de hormonas en las plantas. La demostración de HXK como un sensor específico de glucosa y la acción de las señales de glucosa no metabolizable mediadas a través de sensores / receptores

no conocidos califican la glucosa como una hormona de planta con doble función como molécula señaladora y como metabolismo intermediario. La alta concentración efectiva de glucosa en relación a otras hormonas, refleja su rol fisiológicos que permite monitorear plantas y ajustar sus actividades entre la producción y utilización de azúcar. No es sorprendente los recientes análisis de plantas transgenicas y respuestas de azucars mutantes que tienen intima interferencia entre glucosa y las rutas de hormonas de plantas señaladoras (Koch, 1996).

Recientes caracterizaciones de plantas de zanahorias transgenicas con antisentido invertido de la pared celular o con la construcción de la vacuola invertida mostró embriones malformados y brotes tupidos esto puede ser corregido por hexosas. Estos fenotipos son aparentemente causados por una carencia de señales de hexonas del cual el posible control del balance entre las hormonas de las plantas y las auxinas y citocininas (del cual son criticas para la embriogenesis y el desarrollo de brotes y raíz).

En una reciente identificación de la mutante *gin2*, se observo la falta de *AtHXX1* y causo alteración sensible a auxinas y citocininas. La conservada F-box y la leucina-rica repiten entre la regulación de la glucosa *GRR1* en levadura y la auxina señaladora componente de *TIR1* en *Arabidopsis* sugiere otra posible conexión entre glucosa y auxinas señaladoras. En plantas transgenicas de

Arabidopsis y tomate, sobre expresado por AtHXK1 promotores de células muertas y de los procesos de senescencia estando estos controlados por citocininas, ácido abscísico y etileno. En estas plantas transgenicas y la regulación de genes de glucosa están controladas por las no tradicionales hormonas de las plantas jasmonicas y salicicas (estas son importantes contra patógenos y como defensa a heridas de las plantas), son también alteradas.

Será interesante determinar de todos modos la acción de esas hormonas que se unen sobre los mismos elementos del cis DNA o el objetivo del factor transcripción o una baja señal compuesta.

El análisis del gen α -amilasa en embriones de cebada indican la represión de azúcar de una dependiente giberalina señaladora. La represión de glucosa en la germinación puede ser también controlada por ácido abscísico, giberalinas y etileno proviniendo de otro posible enlace entre señales de azúcar y hormonas. La interferencia entre las rutas de las señales de glucosa y etileno tienen que ser bien estabilizadas de los estudios de la mutante gin1 y varias mutantes de etileno.

Mas allá de los análisis genéticos y moleculares de las mutantes gin1 y ein pueden revelar el preciso punto convergente de las dos rutas señaladoras. Además interacciones en los niveles de señales, regulación de la glucosa de los

genes envueltos en el biosintético camino de hormonas puede contribuir a otro nivel de conexión entre glucosa y otras plantas hormonales (Lejía *et al.*, 1999).

Azúcar conectada a señales de nitrógeno.

Aunque la autosuficiente producción de azúcar en el crecimiento y desarrollo de las plantas requiere muchos nutrientes del medio ambiente. Las señales de azúcar como un indicador de la actividad de la fotosíntesis se puede reflejar en estado ambiental y fisiológico con la posibilidad de tomar mayor nutrientes de nitrógeno. La regular relación entre azúcares y nitrógeno es manifestado por el reciente descubrimiento de genes codificados transportadores de nitrógeno y el nitrato reductasa, síntesis de asparagine (ASN2) y síntesis de glutamina son activadas por azúcares. La expresión de un distinto gen de la síntesis de asparagine (ASN1) esta contenida por azúcares.

Este tipo de regulación de genes esta enlazado y ajustado para el balance entre azúcar y nitrógeno como regulación de azúcar de ASN1 y ASN2 pudiendo ser tomada por asparagine, glutamina y señales de glutamina. Análisis de la regulación de los genes ASN1 GS2 en Arabidopsis transgenicos sugiere que los caminos de una independiente HXK esta envuelta. La identificación del supuesto regulador del nitrógeno proteína PII, codificado por GLB1 en Arabidopsis y aceite de frijol indican la existencia de un carbón conservado y evolucionado con un

mecanismo de sentido de nitrógeno orgánico en las plantas. La expresión de GLB1 esta regulada por azúcar y aminoácidos.

Por que la proteína PII de Arabidopsis esta localizada en los cloroplastos, comunicación entre los cloroplastos y núcleo se requieren para regular la transcripción de genes nucleares. Reciente aislamiento de los supuestos genes receptores glutamate en Arabidopsis, levanta la posibilidad para directos sentidos de aminoácidos a través de conservados sensores / receptores. Otros niveles de interacción entre azúcar y nitrógeno, puede ser la regulación de actividades enzimáticos. Para este caso, plantas SnRKs pueden jugar un rol en el control de los metabolismos del nitrógeno y el carbono por 3 enzimas metabólicas – HMG-CoA reductase, nitrato reductase y síntesis de sacarosa fosfatada – tienen que ser mostradas para ser sustratos.

La importancia del balance del azúcar y nitrógeno en la vida de la planta esta también demostrada en maíz donde las altas señales de nitratos pueden realizar la expresión de los genes fotosintéticos para la producción de azúcar. En tabaco, nitratos han mostrado que induce metabolismos ácidos orgánicos pero contiene metabolismos de almidón. Los efectos de nitratos en la activación de la expresión de genes fotosintéticos en maíz tiene que ser propuesta para ser resuelta a través de la elevación de citocininas. Tratamientos de nitratos en raíces de maíz incrementa la acumulación de citocininas mas que 10-fold, y esto

es seguido por la activación de una citosina-inducible que responde a la regulación de los genes en las hojas. De esta manera los mecanismos que coordinan las señales de azúcar y nitrógeno constituyen una importante parte de una organización de señales fundamentales para el crecimiento de la planta. Plantas mutantes y transgénicas pueden ser usadas para explotar la interacción entre señales y nitratos (Sheen *et al.*, 1999).

Señalización de oligosacaridos en plantas: una evaluación actual

Oligosacaridos en crecimiento y desarrollo de plantas.

Morfogénesis.

Los primeros reportes de los efectos de oligosacaridos, como reguladores del crecimiento y desarrollo de plantas indican que los fragmentos de pared celular de plantas, producidos por hidrólisis ácida parcial de paredes de células influyen la floración y el crecimiento vegetativo de *Lemna gibba*. Se encontró que los fragmentos de pared celular de plantas causan cambios en las características morfológicas de finas capas de células cultivadas de tabaco. Dependiendo de la composición del medio los fragmentos presentaron una u otra respuesta, inhibieron formación de raíces, potenciaron el enraizamiento de una manera polar o potenciaron alargamiento polar de tejido llevándolo a la formación de flores, dependiendo del nivel de auxinas y citocininas en el medio.

La evidencia acumulativa confirma que los fragmentos pépticos regulan órgano génesis en el explante.

La hipótesis de que los oligosacaridos actúan como moléculas señalizadoras de los procesos del desarrollo en plantas ha ganado soporte en un reciente reporte con un oligosacarido de origen procariote que regula patrones morfogenicos de raíces de plantas.

La fijación de nitrógeno mediante el simbionte *Rhizobium meliloti*, produce un oligosacarido, llamado NodRm-1, que ha sido recientemente caracterizado como tetra- β -1, 4-D-glucosa mine, modificado tanto por sulfacion como por un ácido graso C-16, la acción de la señalización de oligosacaridos puede ser mediada por lectinas de raíz.

Regulación de auxinas.

Han sido sugeridos dos mecanismos para la inducción a elongación de células de plantas por auxinas, un resultado de la secreción de H^+ , quizás asociado con la activación de síntesis de novo de celulazas que aflojan las estructuras de las paredes celulares. Los componentes estructurales de los polisacáridos xiloglucanas de la pared celular primaria pueden afectar (regular) el crecimiento estimulado por auxinas en segmentos de tallo de guisante. Un posible mecanismo para la regulación de auxinas por xiloglucanas, puede

involucrar la regulación diferencial de la actividad de celulosa durante el crecimiento. La activación de la enzima fue solo observada cuando el polisacárido xiloglucana fue el sustrato para la enzima. La actividad de XG9 puede resultar de su habilidad para activar celulosa, además facilitando el rápido crecimiento de células durante su elongación. Otros oligómeros xiloglucanas fueron también activadores de celulasa, sugiriendo que los múltiples productos de degradación probablemente contribuyen a este efecto.

Síntesis de etileno y maduración de fruta.

La producción de etilenos es esencial para la maduración de tomate, activándose la función de genes nucleares específicos en los niveles transcripcional y post-transcripcional. Recientemente ambos fragmentos PG (poligacturonasa) y pépticos, han sido implicados como posibles reguladores de la síntesis de etileno en la maduración de frutos cítricos, tomate y cultivos de células en suspensión. Así las galacturonides pueden contribuir al efecto morfogenético por medio de la regulación de la producción de etileno.

Señal de traducción.

Fragmentos pépticos.

Oligouronides inducen la síntesis del inhibidor proteinasa en hojas de tomate, potenciando la fosforilación in Vitro de una proteína de 34 Kda (pp34), presente en plasma purificado de membrana de tomate y hojas de papa. La

fosforilación de pp34 en respuesta a oligouronides se mostró que ocurre en un residuo de treonina, indicando el involucramiento de proteína Kinasa de membrana del tipo serina/treonina.

Así la fosforilización exhibe un patrón específico con varias respuestas defensivas localizadas en varios tejidos de plantas y con respuestas en desarrollo o morfología en cultivos de tejidos.

Fosforilación in Vitro.

Un posible rol para la fosforilización de proteínas en señalización, se da mediante la interacción de β -glucanas con cultivo de células en suspensión de soya. Entre las proteínas que claramente muestran alteración de la fosforilación in Vitro, en respuesta a elicitores de glucanas están, Mr94, 78 y 69; de alrededor de 35 proteínas detectadas in Vitro; 7 de las proteínas marcadas in Vitro fueron similares; una proteína exhibió fosforilación fue potenciada in Vitro con un residuo de serina.

Una rápida fosforilación de la proteína nuclear (26 Kda) fue además observada. En todos los casos alrededor de 16 polipéptidos mostraron alteración de la fosforilación in Vitro, después del tratamiento con elicitores en células de perejil.

H₂O₂ producción y peroxidación de lípidos.

La producción de H₂O₂ y/o superóxido (O₂⁻), ocurre en plantas sanas durante la lignificación, es un proceso que puede auto iniciarse debido al ataque de hongos o por elicitores, incluyendo fragmentos pépticos. La generación de H₂O₂ y O₂, puede esperar tener un número de consecuencias para células de plantas; particularmente en lípidos los cuales son especialmente vulnerables a peroxidación.

Reportes de inducción a peroxidación de lípidos y peroxigenasas pueden ser relacionados con las observaciones recientes que los derivados-lípidos, compuestos volátiles, metil Jasmonato, pueden inducir la síntesis de proteasas defensivas en varias especies de plantas.

Genes inhibidores de proteinasas inducibles con heridas son activados por oligogalacturonidos y un descubrimiento reciente de 18 residuos polipéptidos. El ácido Jasmonico fue propuesto como un intermediario en el mecanismo de traducción intracelular de genes inhibidores de proteinasas inducibles con heridas.

Flujos de iones.

Los efectos de dos rangos de tamaños de fragmentos pépticos fueron examinados por sus efectos sobre el potencial de membrana en células de hoja

de tomate. Ambos juegos de oligogalacturonides en concentraciones de 0.0-1.0 mg/ml, causaron rápida despolarización de la membrana, lo cual fue reversible removiendo los oligogalacturonides fueron inactivos a este respecto. Además se han encontrado en estudios recientes implicados de H-ATPasa en señalización de oligosacaridos (Ryan and Farmer, 1991).

Señales de Oligosacaridos para respuestas de defensa.

Así mismo Ryan and Farmer (1991), nos informa que estudios recientes han dado evidencia importante confirmado el papel de fragmentos pépticos, como reguladores de respuestas en las plantas.

En cultivos de suspensión de aceite de frijol, las estructuras de oligouronides requieren de la estimulación de la biosíntesis de lignina, esto es a nivel de toda la planta ya que la incorporación de β -glucuronico y quitina en tabaco por fragmentos pépticos han sido demostradas, y la ubicación celular de fragmentos pépticos en tejidos de la planta durante la infección de hongos, a dado mas evidencia que estos fragmentos pueden actuar como una molécula señaladora que responde a un ataque de patógenos.

Puntos importantes de los oligosacaridos

1. Existen en plantas oligosacaridos con actividad regulatoria hormonal a los que se les ha llamado oligosacarinas.
2. La presencia de estas moléculas se demostró en trabajos en cultivos de tejidos, donde con su presencia se logro inducir respuestas morfogeneticas definidas.
3. Han sido posibles dos procedimientos para extraer las oligosacarinas de fragmentos de pared celular, denominándoseles EPG y B.
4. La concentración de oligosacarinas activas en mezclas de fragmentos EPG o B oscilan en el orden de 10^{-8} y 10^{-9} M. (equivalentes en cantidad de sacarosa por ejemplo a 3.4×10^{-7} g).
5. Algunos azucares (oligosacarinas EPG o B), actúan como moléculas reguladoras mediante la señalización para controlar la expresión de los genes y procesos del desarrollo.
6. La expresión de los genes regulados por oligosacarinas es muy posible que ocurra a nivel transcripcional y post-transcripcional.
7. La más exitosa forma de seleccionar mutantes que responden a azucares es utilizando glucosa.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Ubicación del sitio experimental.

“La Pequeña” propiedad de Agrícola GAPA, S.A. de C.V. se encuentra ubicada en el municipio de Galeana, Nuevo León a los 25° 15' latitud norte y a los 100° 41' longitud oeste del meridiano de Greenwich, con una altitud de 1950 msnm.

CLIMA

El clima de esta región está clasificado como templado con veranos cálidos, heladas fuertes y frecuentes, en invierno, con una temperatura media anual 18° C, una precipitación pluvial total anual media de 300 mm con distribución irregular durante todo el año.

SUELO

El suelo de esta localidad es de tipo calcáreo donde predominan las arcillas con tendencia a reacción alcalina.

AGUA DE RIEGO

El agua utilizada para riego proviene de mantos acuíferos subterráneos la cual es extraída por medio de bombas eléctricas. La cual se considera de salinidad media, con un nivel de sodio no peligroso para los cultivos.

MATERIAL VEGETATIVO EMPLEADO

Tubérculos de papa cv. Atlantic.

Tratamientos y fechas de aplicación, se realizaron 3 aplicaciones de ENERPLANT, La primera fue el 10 de junio, la segunda el 1º de julio y la tercera el 10 de julio, la dosis aplicada en cada ocasión fue de 1.3 cc/ha. Mediante el sistema de riego en asidero.

TRATAMIENTOS	DOSIS/Ha.
T1 Testigo	-----
T2 Enerplant	1.3 cc

* La aplicación fue en 2000 litros de agua por hectárea.

PARÁMETROS EVALUADOS Y METODOLOGÍA DE MUESTREO.

- 1) Rendimiento: en cada unidad experimental se localizaron 5,000 m² de la parte central, se procedió a pesar las arpilleras con una balanza de pedestal y se calculo el rendimiento total por hectárea.

CALIDAD

Para determinar este parámetro se cosecharon por entero 2.0 m lineales en cada lote experimental. Posteriormente se separaron las papas por tamaño de acuerdo al tipo de comprador, la clasificación para "La pequeña" fueron primeras, las cuales su peso fue de 140 gramos, mixtas 90 gramos.

NÚMERO DE TALLOS

De los 2. metros cosechados para calidad se evaluó también el número de tallos correspondientes. Se contaron el total de plantas existentes en los 2 metros lineales así como un numero de tallos por cada planta.

PREPARACIÓN DEL TERRENO.

La preparación del terreno consistió en un subsuelo seguido de un barbecho profundo, complementándose con un paso de rastra, con la finalidad de obtener un mejor mullido y una mejor aireación del suelo para que el sistema radicular de la planta penetre mas fácilmente.

SIEMBRA

La siembra se realizo el 28 de abril de 1998, en la cual se utilizo una maquina sembradora Lookwood con el fin de abrir el surco, tirar el fertilizante y tratar al suelo con los pesticidas apropiados, dejando el terreno listo para

depositar la semilla, lo cual se hizo a una distancia de 25 cm. entre planta, con una profundidad de 20 cm. y una distancia entre surcos de 90 cm.

FERTILIZACIÓN

La fertilización se realizó el mismo día de la siembra, se utilizó la fórmula 140-300-100 empleándose como fuentes el sulfato de amonio, superfosfato simple de calcio, sulfato de potasio y urea.

CONTROL DE PLAGAS Y ENFERMEDADES

El control de plagas y enfermedades se realizó asperjando Mancozeb, como preventivo para alternaría Solani y Phytophthora infestans, principalmente, Metamidofos fue aplicado para el control Phthorimaea operculella.

RIEGO

Se dieron con el equipo de aspersión side roll cada 10 días (10 cm. de lámina) iniciando el primero después de la siembra dando un total de 13 riegos.

CULTIVOS

El desarrollo del cultivo permitió solamente 4 cultivadas y esto se hace con la finalidad de aporcar tierra para tener una "caja" que permita la mejor

distribución de los tubérculos así como su protección de los rayos solares, además proporciona la eliminación de malezas entre surcos.

DESVARE

Se hizo una aplicación de 3 lts/ha de Gramoxone como agente desecante 8 días antes del desvare, el cual se realizó el día 13 de agosto de 1998, mediante una desvaradora mecánica.

COSECHA

Se realizó por medio de una cosechadora mecánica de dos surcos, el 28 de agosto de 1998, clasificándolas en 3 categorías, primeras, segundas y mixtas.

DISEÑO

Para este trabajo, se utilizó un diseño completamente al azar. El lote experimental consistió en 2 tratamientos y 8 repeticiones. El área de cada unidad experimental fue de una hectárea.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

La finalidad de este capítulo fue la de demostrar que se cumplió con objetivos planteados en la presente investigación, así como también se demuestra que la hipótesis planteada del presente trabajo concuerda con los resultados obtenidos, con una comparación de medias DMS al 0.05.

EVALUACIÓN DE LOS TUBÉRCULOS

CALIDAD

Los resultados que arrojaron los análisis estadísticos. Para la determinación de calidad (figura 1) con un análisis de varianza al 0.05 se logró cosechar por entero 2.0 metros lineales en cada una de las unidades experimentales, encontrándose que el T2 fue el más significativo en comparación con el testigo T1, con tubérculos de menor calidad.

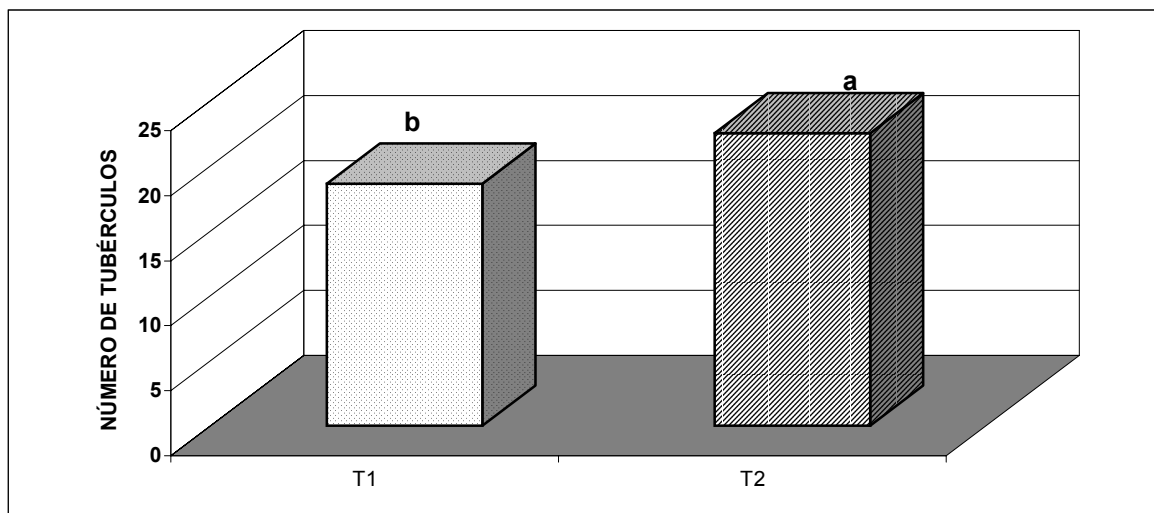


FIGURA 1 EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRICOLA GAPA, S.A. DE C.V.

PRIMERAS, SEGUNDAS, MIXTAS

Para la obtención del número de tubérculos donde se evaluaron primeras, segundas y mixtas (Fig. 2). fue necesario realizar un análisis estadístico con una DMS al 0.05 encontrándose que el mejor tratamiento para el número de tubérculos en cuanto a primeras segundas y mixtas fue el número 2 el cual fue aplicado con Enerplant. en comparación con el testigo.

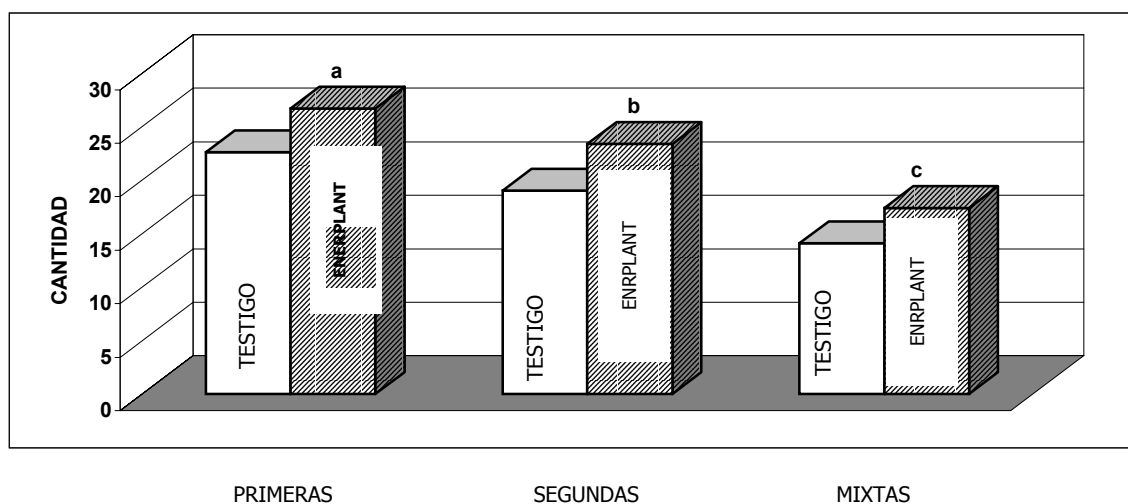


FIGURA 2: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.

Se puede decir que los resultados encontrados en el experimento con papa con la aplicación de Enerplant concuerdan con los resultados obtenidos en cítricos por Colorado (2001)

PESO TOTAL DEL TUBÉRCULO

Con respecto al peso total del tubérculo (Fig. 3) , los análisis estadísticos realizados nos muestra una diferencia altamente significativa con una DMS al 0.05 donde se encontró el mejor tratamiento fue el T2 (Enerplant), en comparación con el testigo (T1).

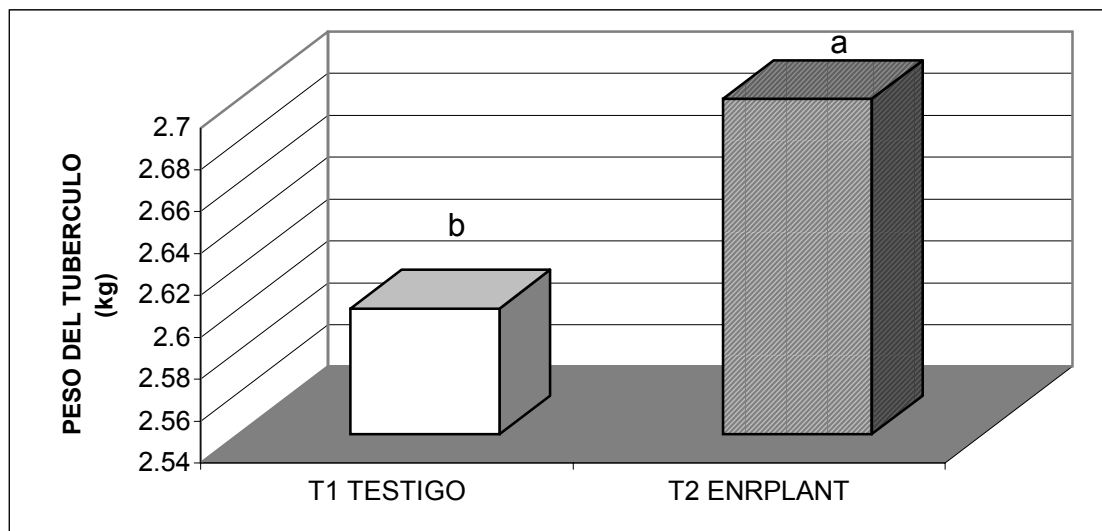


FIGURA 3: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.

PESO DEL TUBÉRCULO POR CATEGORÍA

En cuanto al peso del tubérculo por categorías (Fig. 4) se observó un mayor peso en las papas de primera calidad en comparación con el testigo donde se observaron pesos menores, esto indica que hubo diferencia altamente significativa entre los tratamientos.

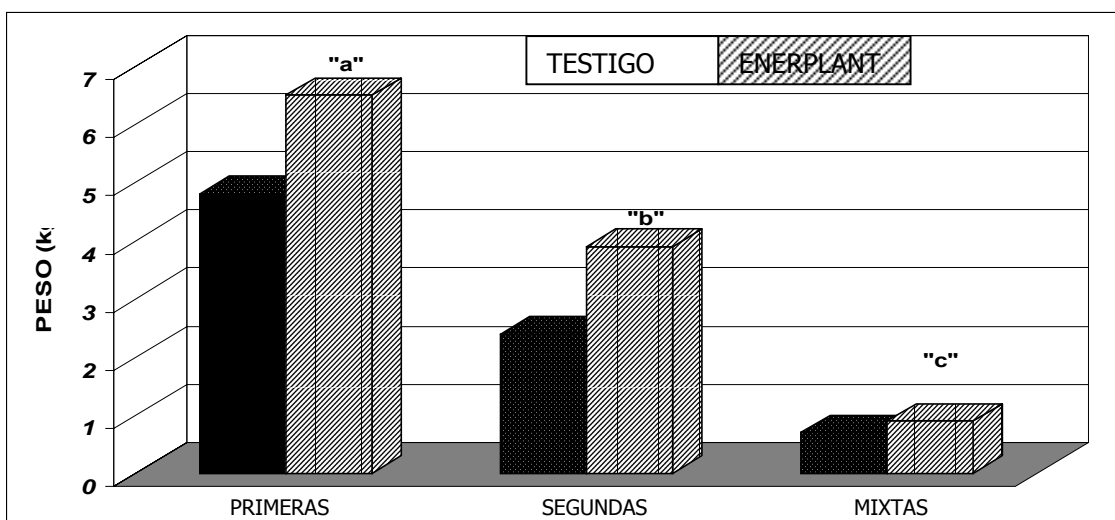


FIGURA 4: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.

NUMERO DE TALLOS

Los análisis realizados en cuanto a número de tallos (Fig. 5), se observan diferencias significativas con un DMS al 0.05 , se puede decir que con la aplicación del producto obtuvimos menos tallos pero mayor peso en los tubérculos comparados con el testigo.

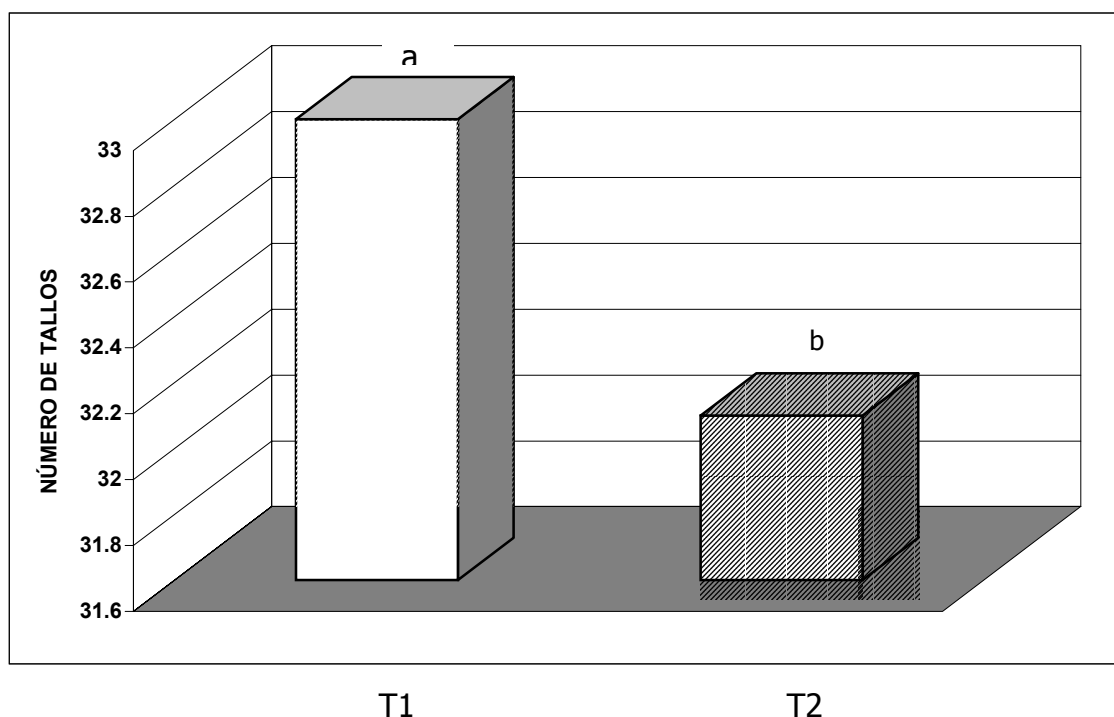


FIGURA 5: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.

Los resultados obtenidos en el experimento con la aplicación de Enerplant contrasta con los resultados obtenidos por Ruíz (1979).

RENDIMIENTO

Los análisis estadísticos realizados para determinar esta variable con una DMS al 0.05, nos indica una diferencia altamente significativa (Fig. 6) encontrando que el T2 (Enerplant) es estadísticamente superior al testigo T1 en cuanto a rendimiento.

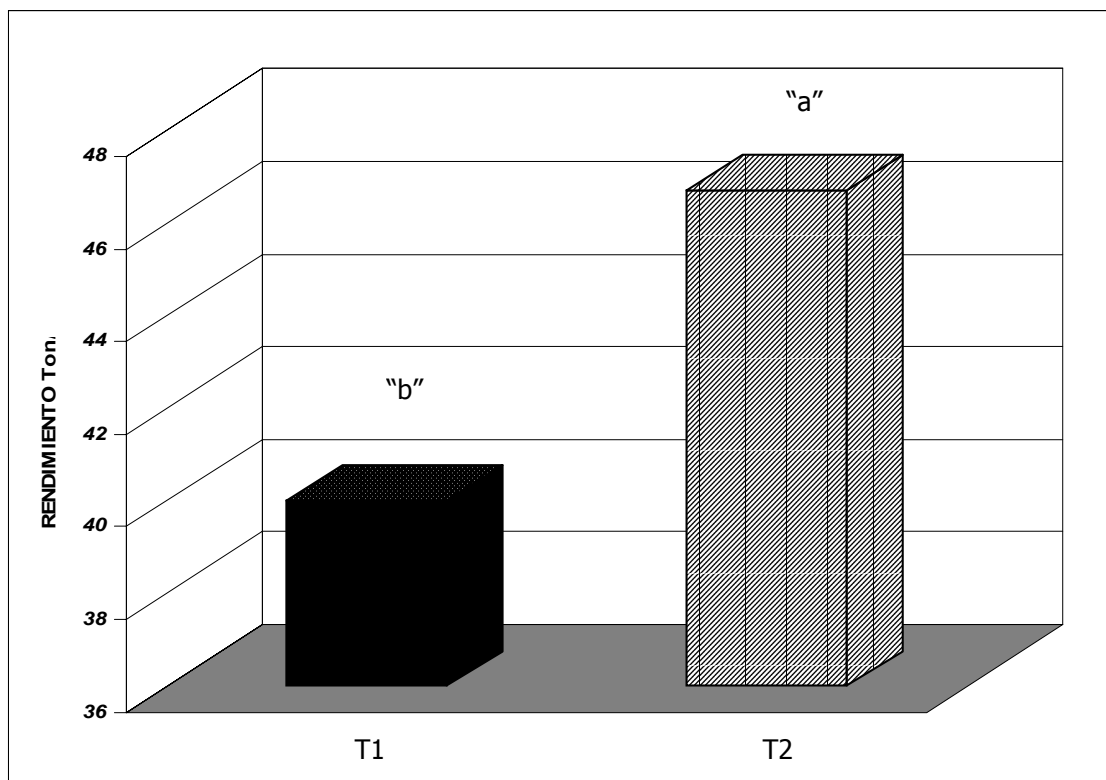


FIGURA 6: EFECTO DE LA APLICACIÓN DE ENERPLANT EN PAPA VARIEDAD ATLANTIC, EN "LA PEQUEÑA" AGRÍCOLA GAPA, S.A. DE C.V.

Se puede decir que los resultados encontrados en el experimento con papa con la aplicación de Enerplant concuerdan con los rendimientos obtenidos en cítricos por Colorado (2001)

CONCLUSIONES

Se puede llegar a concluir que:

- 1.- En cuanto a calidad de los tubérculos el mejor tratamiento fue el aplicado con Enerplant.
- 2.- En cuanto al número de tallos el comportamiento de Enerplant fue inferior al testigo.
- 3.- Respecto a rendimiento el tratado con Enerplant fue altamente significativo.

Se llega a concluir que con la aplicación de Enerplant se lograron tubérculos de mayor peso y calidad.

LITERATURA CITADA

- Bastin, R. 1970. Tratado de Fisiología vegetal. Cra. Editorial Continental, S.A. México. p.p. 420-423.
- Burton. W.G. 1966. The potato Wageningen. Ed. H. Vanman and Zonen, potato Journal (51): 20-27.
- Colorado. Herrera, Tomas, F. 2001. Evaluación de Enerplant en diferentes dosis en naranja "Valencia Tardía" (Citrus sinensis L.) En la huerta el Edén Montemorelos N. L. pp. 95 – 96.
- Devlin, R.M. 1980. Hormonas del crecimiento de las plantas, Fisiología Vegetal. Ed. Omega. Barcelona, pp. 353-437.
- Díaz. Vargas, Rafael. 1989. Efectos del Biozyme, T.S. y Biozyme T.F. sobre la absorción de N,P,K, Rendimiento y calidad de tubérculo en el Cultivo de la papa (Solanum Tuberosum L) Variedad Alfa UAAAN pp. 56-59.
- Enc. De México. 1977. Tomo X, Editora Mexicana, 1108-1120.
- Haberlandt, g. 1913. Physiologie der elitcilung. Sitz. Ber,K. Preuss. Akad. Wiss. Pp. 318-345.
- Hill, A.T. 1977. Hormonas reguladoras del crecimiento vegetal. Cuaderno de Biología. Ed. Omega. S.A. Barcelona, España. Pp. 189-201.
- Hwang. Y.S. Karrer, E.E., Thomas B.R., Chen L. and Rodriguez. R.L. 1998. Three Cis-Clements required for rice amylase Amy 3D expression during sugar starvation. Plant Mol Biol. 36:331-341.
- James, W.O. 1967. Introducción a la Fisiología vegetal. Omega. Barcelona p. 254.
- Jang. J-C, and Sheen, J. 1997. Sugar sensing in higher Plant Trends Plant science. 2:208-214.

- Koch, K.E. 1996. Carbohydrate modulated gene expression in plants. *Annu Rev. Plant Physiol plant mol. Biol.* 47: 509-540.
- Krauss, A. 1981. Absciscic and gibberellic acids in growing potato tubers, potato research 24 (4): 435.
- Lejia L., Trillard P., Lepetit M. Olive F.D., Filleur S., Daniel – Vedele F. and Gojon A. 1999 Molecular and functional regulation of two NO₃ Uptake systems by N and C Status of Arabidopsis Plants. *Plant J.* 18: 509-219.
- Luckwill, L.C. y D. Whyte. 1968. Hormones in the Xylem Sap of apple trees. *S.C.J. Monogr.* 31: 87-101.
- Mackintosh, C. and Cackinstosh R.W. 1994 Inhibitor of Protein Kinases and Phosphates. *Trends biochem sci* 19: 444-448.
- Mertz T. Edwin. 1983. Bioquímica. Ed. Publicaciones Culturales S.A. México D.F.
- Meyes, A. Meter, Murray, K. P., Granner, K.D. y Rodwell, W.V. 1999. Bioquímica de Harper, Edición 14 ed. El manual moderno. México D.F. Santa Fe de Bogotá.
- Moreno, V. 1973. Aspectos fisiológicos de la producción de tubérculos semillas de papa. En Cuba, Minagri, primer curso intensivo del mejoramiento de semilla de papa La Habana. p. 112.
- Prieto, R. y E. Narro F. 1990. Fertilizante Enraizador y reguladores de crecimiento en el cultivo de papa (*solanum tuberosum* L.) del siglo XXIII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Comarca Lagunera. p. 93.
- Rojas Garcidueñas. V. 1995. Manual de herbicidas y fitoreguladores aplicación y uso de productos agrícolas. Tercera Edición, México, España, Venezuela, Colombia. pp. 119-120.
- Ruiz, O. 1979. Tratado Elemental de Botánica. Ed. E.C.H.A.L. S.A. p. 80.
- Ryan C.A. And E.E. Farmer 1991. Oligosaccharide Signals In Plants: A. Current assessment. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Mol. Boil.* 42: 615-674.
- Scott, K.T. 1972. Auxinas and Roots. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* Palo Alto, California. U.S.A. 23: 235-258.
- Sheen, J.L. Zhou and Jyun-Chyun, J. 1999. Sugar as Signaling molecules, *Current Opinion in Plant Biology.* 2: 410 – 418.

- Smeckens, S., Rook, F. 1997. Sugar Sensing and Sugar-mediated. Signal transduction in plant. *Plant Physiol.* 115: 7-13.
- Torres, W. 1985. Metodología del análisis del crecimiento en Plantas aplicando al estudio del desarrollo de dos variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en diferentes fechas de plantación. Tesis para optar por el grado de candidato a Doctor en Ciencias Agrícolas. La Habana, INCA. p. 94.
- Weaver. J.R. 1980. Reguladores del crecimiento de las plantas en la agricultura. Editorial Trillas, México pp. 143-172.
- Wheler, R.M. and T.W. Tibbits, 1986. Growth and Tuberization of potato (*Solanum Tuberosum* L.) Under Continuos light *Plant Physiol* 80 (5): 901-904.
- Yamaguech; m. 1983. World Vegetables Principales productions and nutritive valves. *Avl. E.U.A.* pp. 245-249.
- Zermeño González. H. 1991. Mejorador de suelo y reguladores de crecimiento en el cultivo de papa (*Solanum Tuberosum* L.) Derramadero, Coahuila. UAAAN. pp. 14-15.
- Zhou, L. Jang, J.C. Jones T.L. and Sheen, J. 1998. Glucose and ethylene signal transduction Cross-talk revealed by an *Anabidopsis* glucose insensitive mutant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95: 10294-10299.