

Notas

Los oligogalacturónidos de origen péctico y su acción en las plantas

Introducción

La pared celular de las plantas no es simplemente un esqueleto inerte y estático, tiene función mecánica y protectora, así mismo actúa como una matriz extracelular que interactúa con las proteínas de la superficie celular aportándole información sobre su posición y grado de desarrollo (Cosgrove, 1997). Ésta contiene numerosas enzimas y pequeñas moléculas que son biológicamente activas y que pueden modificar sus propiedades físicas hasta en pocos segundos (Taiz y Zieger, 1998). Entre estas moléculas bioactivas se cuentan las oligosacarinas (Albersheim, 1992), que son pequeños fragmentos derivados de la degradación de los polisacáridos que componen la pared celular y que están asociados a las respuestas de desarrollo natural y de defensa de los vegetales (Creelman y Mullet, 1997).

Los oligogalacturónidos son una de las oligosacarinas más estudiadas. Estos oligosacáridos son liberados de los polisacáridos pécticos que componen la pared celular durante la degradación de estas estructuras por las enzimas pécticas de la propia planta o proveniente de los microorganismos que invaden los tejidos vegetales (Darvill y Albersheim, 1992; Satoh, 1998; Van Cutsem, 1994). Estos oligogalacturónidos intervienen en la respuesta defensiva de las plantas (De Lorenzo et al., 1997; Cervone et al., 1997), regulan diferentes procesos de crecimiento y desarrollo, tales como: la inhibición de la rizogénesis inducidos por auxina (Branca et al., 1988; Bellincampi et al., 1995, 2000),

estimulan la formación de flores (Marfá et al., 1991) y la morfogénesis de los explantes (Eberhard et al., 1989).

Teniendo en cuenta lo antes expuesto el objetivo de este trabajo es dar a conocer algunos de los principales efectos fisiológicos de los oligogalacturónidos pécticos sobre las respuestas defensiva, la morfogénesis y el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Papel de las sustancias pécticas en la pared celular de las plantas

La pared celular de los vegetales es el componente de la célula que rodeando el protoplasto, la misma interactúa con las células vecinas, uniéndolas entre sí, para formar los diferentes tipos de tejidos. La pared celular de las células en crecimiento están hidratadas y en constante cambio, respondiendo al este proceso, estado de diferenciación, medio ambiente, o a su actividad (Hoson, 1993; Igartuburu, 1994).

La pared celular de las plantas está compuesta en su mayoría por una asociación de múltiples polisacáridos que varían en su compleja estructura y proporciones en dependencia del estado de diferenciación de la célula, la especie y la variedad en estudio, constituyendo quizás la organización macromolecular más compleja y diversa presente en la naturaleza (Selvendran, 1995). Las características físicas y la función biológica de esta estructura dependen de los polímeros estructurales que la constituyen y de

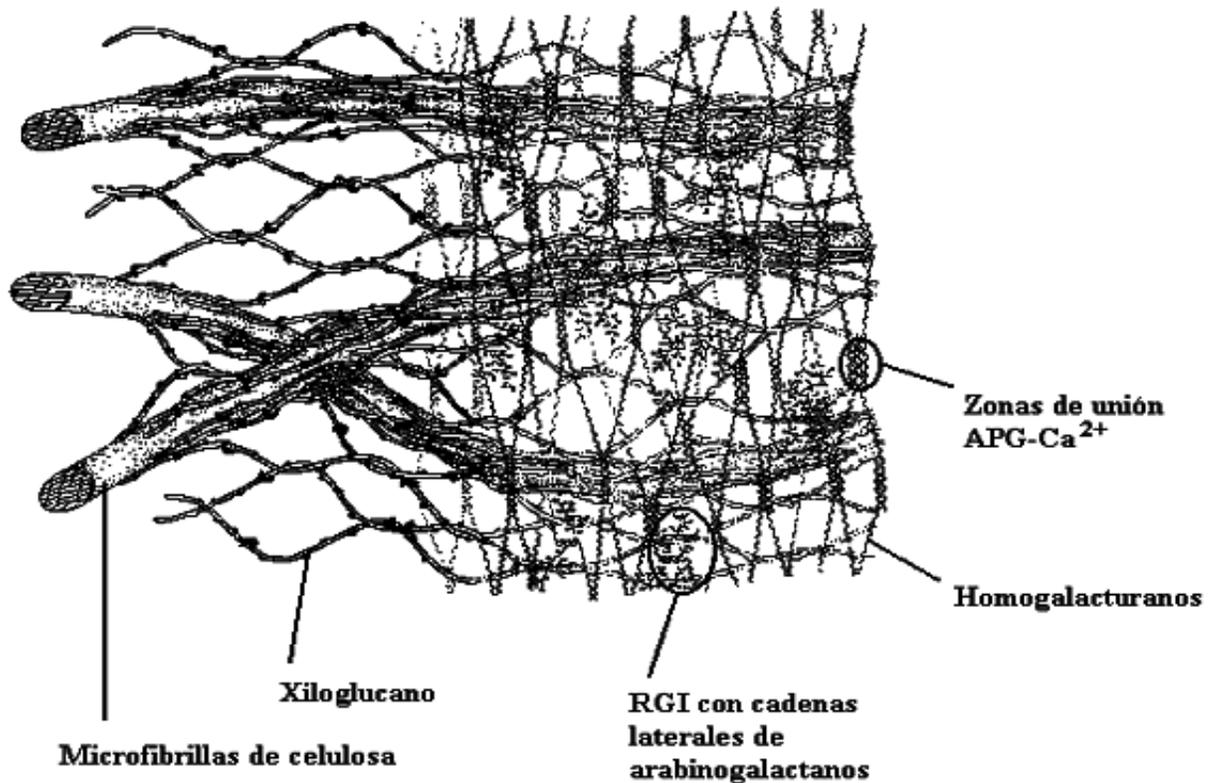


FIGURA 1. MODELO DE DISTRIBUCIÓN DE LOS POLISACÁRIDOS DE LA PARED CELULAR PARA LAS DICOTILEDÓNEAS Y ALGUNAS MONOCOTILEDÓNEAS. FUENTE: CARPITA Y GIBEAULT (1993)

cómo interactúan unos con otros para darle forma a la matriz de la pared (Ryden y Selvendran, 1990). Los polisacáridos más abundantes en las paredes celulares vegetales son la celulosa, las hemicelulosas y las pectinas.

Diferentes son los modelos que se han propuesto para explicar cómo se distribuyen los polisacáridos de la pared celular (Cleland, 1981; Talmadge, 1986). Sin embargo, estos modelos presentan insuficiencias al explicar los cambios asociados a la pared celular durante los procesos de elongación y diferenciación celular. Por este motivo, Carpita y Gibeault (1993) proponen un nuevo modelo que se adecua a las evidencias experimentales que se tienen sobre los cambios físicos y estructurales que ocurren en la pared durante estos procesos fisiológicos (Figura 1).

De acuerdo con el modelo anterior los componentes de la pared celular se distribuyen en tres dominios: un primer dominio que comprende la red que forma el complejo Celulosa-Xiloglucano. El xiloglucano actúa como conector entre las diferentes microfibrillas de celulosa, aunque existen otros polisacáridos unidos a las microfibrillas pero en menor cantidad. Así unos xiloglucanos pueden aparecer expuestos sobre una cara de la cadena de glucanos en las microfibrillas de celulosa y otros cubren la distancia hasta la próxima microfibrilla o simplemente entrelazada con otros xiloglucanos definiendo el espacio y las formas de las microfibrillas en el espacio. Este primer dominio se encuentra embebido en un segundo dominio constituido por la matriz

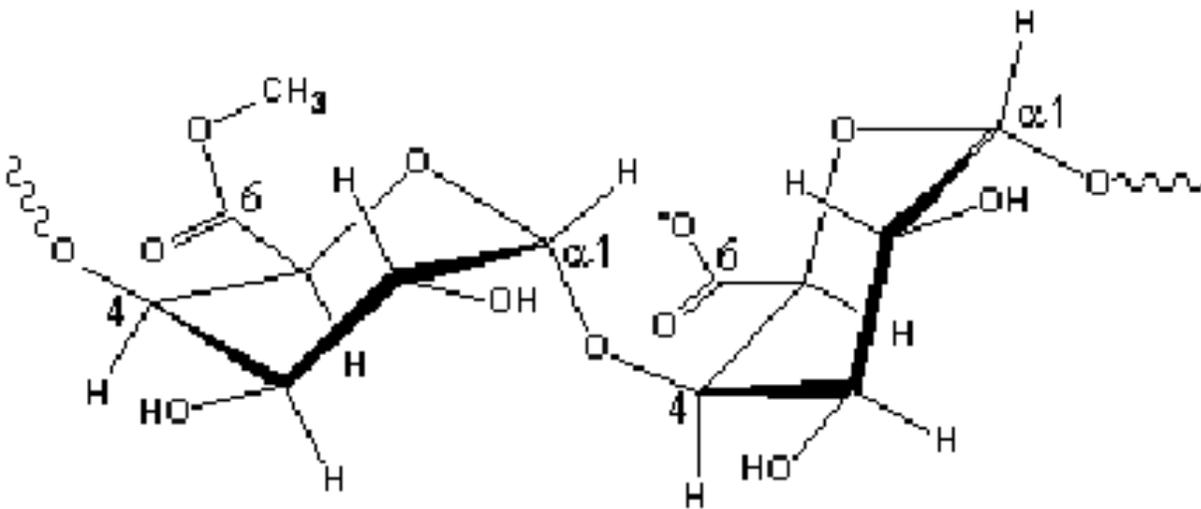


FIGURA 2. ESTRUCTURA GENERAL DE LOS RAMNOGALACTURANOS.

de polisacáridos pécticos y el tercer dominio independiente consiste en las proteínas estructurales. De esta forma, el modelo presupone que los distintos polisacáridos que constituyen la pared celular pueden existir como supraestructuras moleculares con asociaciones covalentes o no entre los diferentes componentes y por consiguiente los polisacáridos obtenidos al fraccionar la pared resultan de la degradación o alteración de dicha molécula “madre” (Cabrera, 2000).

Desde el punto de vista estructural se conoce que los polisacáridos pécticos son copolímeros distribuidos en bloques de dos tipos fundamentalmente (Iacomini et al., 2005). Un bloque no ramificado, constituido por una cadena lineal de unidades de ácido anhidrogalaacturónico unidas entre sí por enlaces del tipo α - (1,4) y que son conocidos por homogalaacturanos y un bloque ramificado, donde una cadena lineal de homogalaacturanos es interrumpida frecuentemente por unidades de β -L-ramnopiranosido enlazado por las posiciones 1-2, que quiebran la regularidad lineal del esqueleto. Muchos de estos residuos portan cadenas laterales de azúcares neutros. Estos polisacáridos son conocidos como ramnogalaacturanos (RG), que en dependencia de su composición se clasifican como RGI o RGII (Carpeta y Mc Cann, 2000) (Figura 2).

De acuerdo con lo informado por Bosco et al. (2001), Los ácidos poligalaacturónicos son polisacáridos gelificantes que constituyen una fracción homogénea de las pectinas que se localizan en la matriz extracelular de los tejidos más jóvenes suaves de los frutos, y normalmente exhiben un grado de esterificación variable, generalmente las estructuras consisten en residuos de ácidos poli- α -(1-4)-galaacturónico parcialmente metilados, pero con áreas parcialmente ramificadas de secciones alternadas de α -(1-2)-L-ramnosil y α -(1-4)-galaacturonosil, conteniendo estas ramificaciones puntos en la mayoría de los lados neutrales de la cadena central residuos como L-arabinosa y D-galaactosa, pero también pueden contener otros residuos tales como D-xilosa, L-fucosa y ácido D-glucurónico

Los oligogalaacturónidos son oligosacáridos lineales de unidades de ácido D-galaacturónico unidos por enlaces del tipo α (1-4). El anillo piranosido del ácido D-galaacturónico aparece en la conformación de silla 4C_1 correspondiente a su forma más estable. Los enlaces glicosídicos en los C-1 y C-4 están además en la posición axial-axial y el número de residuos de D-galaacturonatos que contiene el oligosacárido define su grado de polimerización (Schools et al., 1995). La estructura química del oligosacárido se presenta en la figura 3.

Los oligogalaacturónidos pueden presentarse en

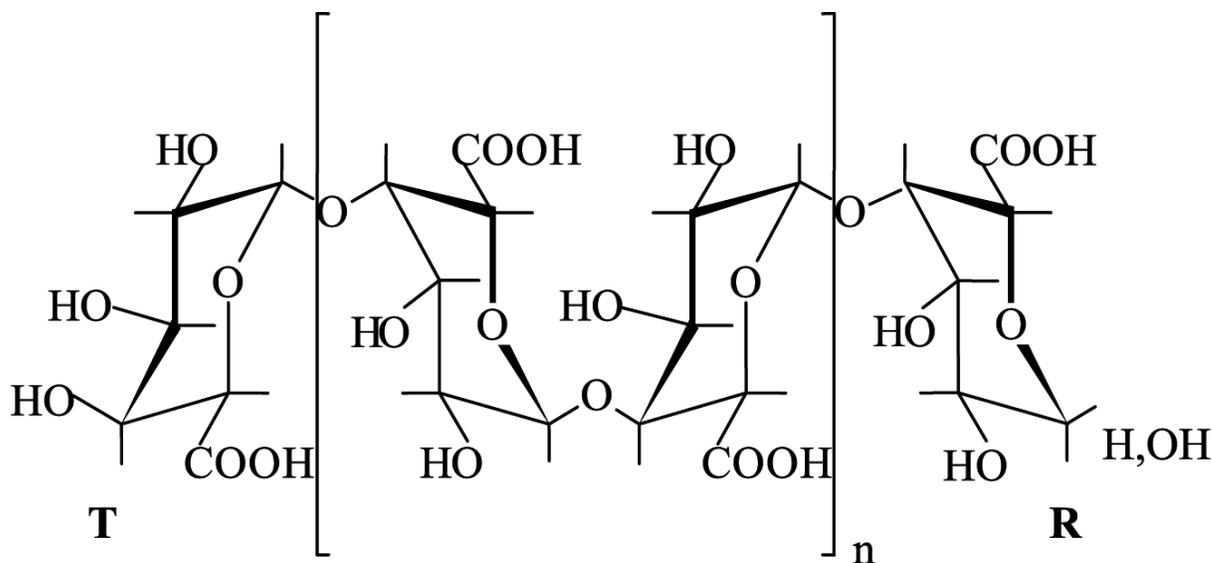


FIGURA 3. ESTRUCTURA DE LOS OLIGOGALACTURÓNIDOS.
 LEYENDA: T: EXTREMO TERMINAL R: EXTREMO REDUCTOR GRADO DE POLIMERIZACIÓN = $2n+2$

los tejidos vegetales además en forma insaturada con un doble enlace entre los C-4 y C-5 del residuo terminal o en forma de oligogalacturónidos C-1 oxidados, en los que el residuo del extremo reductor es un ácido galactárico. Es frecuente que los residuos de ácido galacturónico se encuentren metilados determinando un mayor o menor grado de esterificación en la pectina. Los parámetros más importantes a considerar en la macromolécula son el grado de esterificación, grado de polimerización, la masa molecular, la acetilación, el contenido y lugar de unión de los azúcares neutros y la distribución de los sustituyentes no urónicos (Tho et al., 2002).

Según Monsoor (2005), el grado de polimerización de los oligogalacturónidos es el factor estructural de mayor significación en la definición de su función biológica. La mayoría de los estudios de dependencia estructura-actividad evidencian que un grado de polimerización igual a nueve es el tamaño mínimo de los oligómeros biológicamente activos. Sin embargo, los fragmentos pépticos con grado de polimerización mayor de 16 presentan actividad biológica, pero esos tienen poca movilidad en el apoplasto, por lo que tienen menor importancia como moléculas señalizadoras (Messiaen y Van Cutsem, 1993), debido a que es posible, que la misma pared celular actúe como una barrera para la

interacción de estos macrofragmentos con la membrana citoplasmática (Frirdich et al., 2005).

A escala industrial las materias primas más abundantes para la producción de pectinas son los residuos de la producción de jugos de manzana y la extracción de jugos de cítricos. El ácido galacturónico se obtiene por desmetoxilación básica o enzimática de la pectina y los oligogalacturónidos pueden prepararse por hidrólisis ácida o enzimática de la pared celular vegetal o del ácido poligalacturónico (Singthong et al., 2005).

Actividad biológica de los oligogalacturónidos en las plantas

La respuesta biológica de los oligogalacturónidos se observa tanto en las plantas Monocotiledóneas como en las Dicotiledóneas (Moerschbacher et al., 1999; Inngjerdingen et al., 2005). Esta respuesta es intrínseca del tipo, la especie y variedad de planta, así mismo, depende de la estructura química del oligogalacturónido que se utilice (Shibuya y Minami, 2001).

Los procesos que conllevan a la liberación de oligogalacturónidos durante la invasión de las células vegetales por los microorganismos patógenos y durante los procesos de crecimiento y desarrollo de los vegetales en condiciones normales se representan de modo esquemático en la Figura 4 (Thain, 1990; Farmer, 1991; Mathieu, 1991; Mathieu, 1996a; Mathieu,

EVIDENCIAS DE INTERACCIÓN CON LA MEMBRANA CITOPLASMÁTICA

- Despolarización de la membrana citoplasmática
- Salida de K^+ , entrada de Ca^{2+}
- Fosforización de proteínas de la membrana
- Activación de fosfolipasas

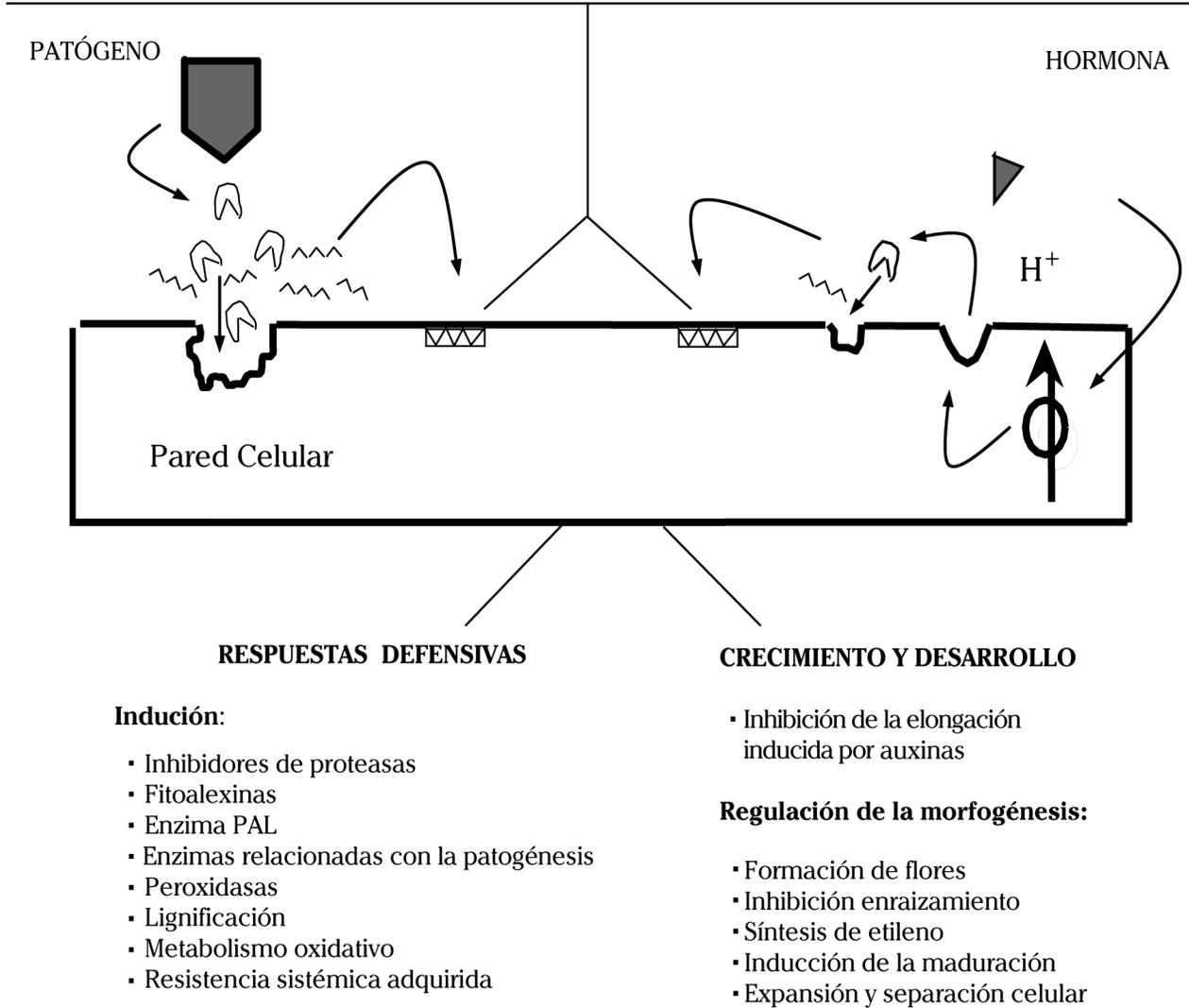


FIGURA 4. ACTIVIDAD BIOLÓGICA DE LOS OLIGOGALACTURÓNIDOS LIBERADOS DE LA PARED CELULAR DE LAS PLANTAS DURANTE LA COLO-NIZACIÓN D E LOS TEJIDOS VEGETALES POR LOS MICROORGANISMOS FITOPATÓGENOS Y DURANTE LOS PROCESOS DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO. FUENTE: MODIFICADO DE CABRERA (2000)

1996b; Bellincampin et al. 1995 y 2000; Chandra et al., 1996; Satoh, 1998; Shibuya y Minami, 2001; Cabrera et al., 2003; Nieves et al., 2006; Hernández et al., 2007a). Aparecen resumidas en esta figura las evidencias experimentales relacionadas con la interacción de estas oligosacarinas con la membrana plasmática y las respuestas de defensa o crecimiento y desarrollo inducidas presumiblemente por esta interacción.

Generalmente, los oligogalacturónidos con un grado de polimerización entre 10 y 16 moléculas de ácido galacturónico son los de mayor actividad biológica. No se ha informado efectos sinérgicos ni antagónicos en la actividad biológica entre estos oligosacáridos, por lo que diferentes autores aceptan como válido utilizar en sus trabajos de investigación mezclas de estos compuestos (Marfá et al., 1991; Bellincampi et al., 1995; Messiaen y Van Cutsem, 1999). Coté y Hahn (1994) y Narihiro et al. (2001), demostraron que la actividad de los oligogalacturónidos disminuye, cuando los grupos carboxilos (-COOH) están esterificados o reducidos y cuando el extremo reductor del oligosacárido se reduce a alditol, por lo que esto también influye en la actividad biológica de los oligogalacturónidos.

En una amplia variedad de especies de plantas ha quedado demostrado que los diferentes tejidos son sensibles a los oligogalacturónidos. Una de las respuestas que se han observado después de la adición de esta sustancia que está involucrada en la respuesta defensiva de las plantas ha sido la producción de especies activas de oxígeno, incluyendo H_2O_2 y O_2^- (Low y Merida, 1996). Estas respuestas son denominadas comúnmente explosiones oxidativas, y ocurren unos minutos después de la adición de los oligogalacturónidos a la suspensión de células cultivadas de tabaco (*Nicotiana tabacum L.*) (Rout-Mayer et al., 1997; Binet et al., 1998), tomate (*Solanum lycopersicon L.*) (Stennis et al., 1998) y soya (*Glycine max L.*) (Messiaen y Van Cutsem., 1999).

El Pectimorf, es una mezcla de oligogalacturónidos con grado de polimerización entre 9 y 16 moléculas de ácido galacturónico, obtenido a partir de los desechos de la industria cítrica; es un regulador del crecimiento no tradicional, que se produce por la degradación parcial de la pared celular de la corteza de los cítricos; presenta las características de activar los mecanismos de defensa y/o modificar el crecimiento y desarrollo de

las plantas. Esta mezcla tiene una fracción molar que oscila entre 10.4 y 7.2 % y es sintetizada en el Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, de La Habana, Cuba (Cabrera, 2000; Cabrera et al., 2003)

Montes *et al.* (2000), estudiaron la respuesta de explantes de hojas de vitroplantas de *Anthurium cubense L.* ante diferentes dosis de reguladores del crecimiento con el fin de favorecer la organogénesis indirecta como alternativa al método de reproducción vía semillas cultivadas in vitro y observaron la formación de una masa callogénica de color blanco transcurridos dos meses a partir de la siembra en condiciones de oscuridad, y después del subcultivo a un medio conteniendo $4.7 \mu M$ de Pectimorf (mezcla de oligogalacturónico de origen péctico), obtuvo una tasa de regeneración de hasta 17 brotes por explante. Así mismo, fue muy favorable el comportamiento de las vitroplantas durante la fase de aclimatización, lográndose más del 90 % de vitroplantas con buen vigor vegetativo y las características morfológicas de las plantas regeneradas fueron superiores a las de las plantas donantes y el vigor se expresó en un rápido crecimiento de éstas.

La utilización del Pectimorf (10 mg.L^{-1}) en el enraizamiento de margullos en las variedades de *Ficus benjamina* 'Golden King' y 'Nítida' estimuló el número de raíces emitidas con 13 y 27, respectivamente, que fue superior al tratamiento de Rhizopon-B (Control) con 11 y 8.14 raíces emitidas para las variedades respectivas. La uniformidad de las raíces es una variable importante a tener en cuenta en la adaptación de una planta una vez sembrada en maceta; en tal sentido se encontró que las dos variedades anteriores además de la 'Exótica' el Pectimorf resultó ser el más efectivo. En la variable volumen de raíces, se corroboran los resultados obtenidos hasta el momento donde el Pectimorf ofrecen los mejores resultados. En el caso del enraizamiento de esquejes intermedios (semileñosos) de la guayaba (*Psidium guajava L.*) en la variedad 'Suprema Roja' el tratamiento de 20 mg.L^{-1} Pectimorf el que mejor porcentaje de plantas vivas (66 %) tuvo, que fue superior al tratamiento testigo (AIA.- 0.5 %), que alcanzó un 15 % aproximadamente 60 días después de sembrados los esquejes, así mismo la variedad 'Enana Roja' tuvo un comportamiento similar a la anterior. En relación con el número de raíces por plantas la

variedad 'Enana Roja' mostró una mayor precocidad (siete raíces por esquejes) y la 'Suprema Roja' obtuvo entre cinco y siete raíces por planta (Domini y Benítez, 2004). Se puede concluir a partir de los resultados que se obtuvieron en este trabajo, que el uso de Pectimorf puede representar una alternativa importante, como estimulante en la formación del callo y la emisión de raíces para la propagación de la especie *Psidium guajava* L. mediante la tecnología del enraizamiento de esquejes.

El Pectimorf también se ha utilizado en la Embriogénesis Somática en caña de azúcar (*Saccharum spp.*) (Nieves et al., 2006), de la mandarina (*Citrus reshni Hort. et Tan.*) variedad 'Cleopatra' (Hernández et al., 2007a), crecimiento y desarrollo de tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*) a partir de semillas (Costales et al., 2007), de *Anthurium andreanum* L. (Hernández et al. 2007b), enraizamiento de pecíolos de violeta africana (*Saintpaulia ionantha* L.) (Falcón y Cabrera, 2007), en semilla artificial de caña de azúcar (*Saccharum sp.*) (Cid et al., 2006).

Conclusiones

Los aoligogalacturónidos son efectivos en las respuestas defensivas de las plantas, así como en los procesos morfogénicos tanto *in vitro* como *ex vitro*, pero la respuesta de los cultivos dependen del tipo de oligogalacturónido que se utilice, la concentración del mismo y su interacción con las hormonas endógenas de los explantes. 

Referencias

Albersheim, P.
1992 Oligosaccharins: Oligosaccharides regulatory molecules. *Acc. Chem. Res.* 25: 77-83.

Bellicampi, D.; Brown, T.H.; Shen, O. M.: Parker, A.
1995 Extracellular accumulation of an auxin-regulated protein in phaseolus vulgaris L. cells is inhibited by oligogalacturonides. *J. Plant. Physiology* 147: 367-370.

Bellincampi, D., Dipierro, N., Salvi, G., Cervone, F., De Lorenzo, G.
2000 Extracellular H₂O₂ Induced by Oligogalacturonides Is Not Involved in the Inhibition of the Auxin-Regulated rolB Gene Expression in Tobacco Leaf Explants. *Plant Physiology* 122: 1379-1385.

Binet, M.N.; Bourque, S.; Lebrun-Garcia, A.; Chiltz, A. and Pugin, A.
1998 Comparison of the effects of criptogein and oligogalacturonides on tobacco cells and evidence of different forms of desensitization induced by these elicitors. *Plant Sci.* 137: 33-41.

Bosco, M.; Miertus, S.; Turchini, S.; Prosperi, T.; Ascone, I. And Rizzo, R.
2001 Structural studies on polygalacturonate gels: an EXAFS investigation combined with molecular modelling. *Carbohydr. Polym.* 119 (1): 134- 145.

Branca, C.; De Lorenzo, G.: Cervone, F.
1988 Competitive inhibition of the auxin-induced elongation by a-d-oligogalacturonides in pea stem segments. *Physiol Plant* 72: 499-504.

Bruce, R. J. y West, C. A.
1989 Elicitation of lignin biosynthesis and isoperoxidase activity by pectic fragments in suspension cultures of castor bean. *Plant Physiology* 91: 889-897.

Cabrera, J. C.
2000 Obtención de una mezcla de oligogalacturónidos a partir de corteza de cítrico. Tesis en opción al grado de Doctor en Ciencias Químicas. INCA.

Cabrera, J. C.; Gómez, R.; Diosdado, E.; Hormaza, J. V.; Iglesias, R.; Gutiérrez, A. E.; González, S. J.
2003 Procedimiento de obtención de una mezcla de oligosacáridos pécticos estimuladora del enraizamiento vegetal. Certificado Nro. 22 859. Concedido por resolución No. 155/2003. OCPI.Cuba.

Carpeta, C. M.; Mc Cann, J. N.
2000 Conformation and interaction of pectin. I. Polymorphism between gel and solid states of calcium glcturonate. *J. Mol. Biol.* 155: 507-516.

Carpita, N. C. y Gibeaut, D. M.
Structural models of primary cell walls in flowering plants ; consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *The Plant Journal* 3 (1): 1-30.

Cervone F, Castoria R, Leckie F, De Lorenzo G.
1997 Perception of fungal elicitors and signal transduction. In P Aducci, ed, Signal transduction in plants. *Birkhäuser Verlag, Basel*, pp. 153-177.

- Cid, M.; González-Olmedo, J. L.; Lezcano, Y.; Nieves, N.
2006 Influencia del Pectimorf sobre la calidad de la semilla artificial de caña de azúcar (*Saccharum sp.*). *Cultivos Tropicales* 27 (1): 31-34.
- Chandra, S., Heinstein, . F.; Low, P. S.
1996 Activation of phospholipase a by plant defense elicitors. *Plant Physiology* 110: 979-986.
- Cleland, R. E.
1981 Wall extensibility: hormones and wall extension. En *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, Volumen 13 B (Tanner, W. and Loewus, F. A. eds.): berlin: Springer-Verlag, pp. 255-273.
- Cosgrove, D. J.
1997 Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annu. Rev. Cell. Div. Biol.* 13: 171-201.
- Costales, D; artínez, L y Núñez, M.
2007 Efecto del tratamiento de semillas con una mezcla de oligogalacturónidos sobre el crecimiento de plántulas de tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*). *Cultivos Tropicales* 28 (1): 85-91.
- Creelman, R. A. y Mullet, J. E.
1997 Oligosaccharins, Brassinolides, and Jasmonates: Nontraditional Regulators of Plant Growth, Development, and Gene Expression. *The Plant Cell* 9: 1211-1223.
- Darvill, A. G. y Albersheim, P.
1992 Oligosaccharins: Oligosaccharides regulatory molecules. *Acc. Chem. Res.* 25: 77-83.
- De Lorenzo G, Castoria R, Bellincampi D, Cervone F.
1997 Fungal invasion enzymes and their inhibition. In G. C Carroll, P. Tudzynski, eds, *The Mycota. V. Plant Relationships*, Part B. Springer-Verlag, Berlin, pp 61-83.
- Dominí, M. E. y Benítez, B.
2004 Uso de biopreparados como promotores de enraizamientos en margullos de Ficus (*Ficus benjamina*). *Cultivos Tropicales* 25 (3): 45-48.
- Eberhard S, Doubrava N, Marfa` V, Mohnen D, Southwick A, Darvill A, Albersheim P.
1989 Pectic cell wall fragments regulate tobacco thin-cell-layer explant morphogenesis. *Plant Cell* 1: 747-755.
- Falcón, A. B. y Cabrera, J. C.
2007 Actividad enraizadora de una mezcla de oligogalacturónidos en pecíolos de violeta africana (*Saintpaulia ionantha L.*). *Cultivos Tropicales* 28 (2): 87-90.
- Farmer, E. E.
1991 Oligosaccharide signalling in plants. Specificity of oligouronide-enhanced plasma membrane protein phosphorylation. *The Journal of Biological Chemistry* 266 (5): 3140-3145.
- Fírdich, E.; Bouwman, C.; Vinogradov, E.; Whitfield, C.
2005 The role of galacturonic acid in outer membrane stability in *Klebsiella pneumoniae*. *Journal of Biological Chemistry* 280 (30): 27604-27612.
- Hernández. R. M.; Lara R. M.; Diosdado, E.; Cabrera, J. C.; González, C.; Valdés, M.; Xiqués, X.
2007a Evaluación de la actividad del Pectimorf en la embriogénesis somática de la mandarina 'Cleopatra' (*Citrus reshni Hort. et Tan.*) mediante marcadores isoenzimáticos. *Cultivos Tropicales* 28 (4): 25-31
- Hernández, Loracnis; Benítez, B.; Soto, F.; Dominí, M. E.
2007b. Efecto de una mezcla de oligogalacturónidos en el crecimiento y desarrollo de *Anthurium andreaeanum*. *Cultivos Tropicales* 28 (4): 83-86.
- Hoson, T.
1993 Regulation of polysaccharides breakdown during auxin-induced cell wall loosening. *J. Plant. Res.* 106: 369-381.
- Iacomini, Marcello; Serrato, Rodrigo V.; Sasaki, Guilherme L.; Lopes, Luciana; Buchi, Dorly F. and Gorin, Phillip A.J.
2005 Isolation and partial characterization of a pectic polysaccharide from the fruit pulp of *Spondias cytherea* and its effect on peritoneal macrophage activation. *Fitoterapia* 76 (7): 676-683.
- Igatuburu, J. M.
1994 Estudios de subproductos de la vinificación. *Fibra alimentaria y carbohidratos de la semilla y del hollejo de la uva Palomino. Tesis Doctoral*. Universidad de Cádiz, España, septiembre.

- Inngjerdingen, K.; Debes, S.; Inngjerdingen, M.; Hokputsa, S.; Harding, S.; Rolstad, B.; Michaelsen, T.; Diallo, D.; Paulsen, B.
- 2005 Bioactive pectic polysaccharides from *Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC., a Malian medicinal plant, isolation and partial characterization. *Journal of Ethnopharmacology* 101 (3): 204-214.
- Low, P.S. y Merida, J. R.
- 1996 The oxidative burst in plant defense: function and signal transduction. *Plant Physiology* 96: 533 – 542.
- Mathieu, Y.
- 1991 Membrane responses induced by oligogalacturonides in suspension cultured tobacco cells. *Plant Journal* 1: 333-343.
- Mathieu, Y.
- 1996a Cytoplasmic acidification as an early phosphorylation-dependent response of tobacco cells to elicitors. *Planta* 199: 416-424.
- Mathieu, Y.
- 1996b Involvement of protein phosphorylation in the early steps of transduction of the oligogalacturonide signal in tobacco cells. *Plant Physiology and Biochemistry* 34 (3): 399-408.
- Marfá, V.; Gollin, D.J.; Eberhard, S.; Mohnen, D.; Darvill, A. and Albersheim, P.
- 1991 Oligogalacturonides are able to induce flowers to form in tobacco explants. *Plant J.* 1: 217- 225.
- Mau, C. J. D. y West, C. A.
- 1993 Conserved primary structure of two terpenoid phytoalexin biosynthetic enzymes which are induced by cell wall elicitors: cloning of casbene synthetase cDNA. *J. Cell. Biochem.* 17 A: 33 (A404).
- Messiaen, J.; Van Cutsem, P.
- 1993 Defense gene transcription in carrot cells treated with oligogalacturonides. *Plant Cell Physiology* 34 (7): p. 111-112.
- Messiaen, J.; Van Cutsem, P.
- 1999 Polyamines and pectins. II. Modulation of pectic- signal transduction. *Plant* 208: 247-256.
- Moerschbacher, B.M.; Mierau, M.; Graebner, B.; Noll, U. and Mort, A.J.
- 1999 Small oligomers of galacturonic acid and endogenous suppressors of disease resistance reaction in wheat leaves. *J. Exp. Bot.* 50: 605-612.
- Monsoor, M.
- 2005 Effect of drying methods on the functional properties of soy hull pectin. *Carbohydrate Polymers* 61 (3): 362-367.
- Montes, S.; Aldaz, J. P.; Cevallos, M.; Cabrera, J. C. y López, M.
- 2000 Uso del biorregulador Pectimorf en la propagación acelerada del *Anthurium cubense*. *Cultivos Tropicales* 21 (3): 29-31.
- Nieves, N.; Poblete, A.; Cid, M.; Lezcano, Y.; González-Olmedo, J. L.; Cabrera, J. C.
- 2006 Evaluación del Pectimorf como complemento del 2,4-D en el proceso de embriogénesis somática de caña de azúcar (*Saccharum spp.*). *Cultivos Tropicales* 27 (1): 25-30.
- Rout- Mayer, M. A.; Mathieu, Y.; Cazalé, A. C.; Guern, J. and Laurière, C.
- 1997 Extracellular alkalization and oxidative burst induced by fungal pectin lyase in tobacco cells are due to the perception of oligogalacturonides fragments. *Plant Physiol. Biochem* 35: 321-330.
- Ryden, P. y Selvendran, R. R.
- 1990 Cell wall polysaccharides and glycoproteins of parenchymatous tissue of runner bean. *Biochem. J.* 269: 393-402.
- Satoh, S.
- 1998 Functions of the cell wall in the interactions of plant cells: Analysis using carrot cultured cells. *Plant Cell Physiol.* 39 (4): 361-368.
- Schools, H. A.; Vierhuis, E.; Bak, E. J., Voragen, A. G.
- 1995 Different populations of pectic hairy regions occur in apple cell walls. *Carbohydr. Res.* 275: 343- 360.
- Selvendran, R. R.
- 1995 Cell-wall chemistry and architecture in relation to sources of dietary fibre. *European Journal of Clinical Nutrition* 49 (3): 27-41.
- Shibuya, N. y Minami, E.
- 2001 Oligosaccharide signalling for defence responses in plant. *Physiological and Molecular Plant Pathology.* 59: 223- 233.
- Singthong, Jitra; Ningsanond, S.; Cui, S. and Douglas, G. H.

- 2005 Extraction and physicochemical characterization of Krueo Ma Noy pectin. *Food Hydrocolloids* 19 (5): 793-801.
- Stennis, M. J.; Chandra, S.; Ryan, C. A. y Low, P. S.
1998 Systemin potentiates the oxidative burst in cultured tomato cells. *Plant Physiol* 117: 1031-1036.
- Svalheim, O. y Robertsen, B.
1993 Elicitation of H₂O₂ production in cucumber hypocotyls segments by oligo-1,4-D' galacturonides and oligo-glucan preparation from cell walls of *Phytophthora megasperma* f. sp. *Glycinea*. *Physiologia Plantarum* 88: 675-681.
- Taiz, L. y Zeiger, E.
Cell wall: Structure, biogenesis and expansion Chapter 15. P. 409-445. *Plant physiology*. Editado por Sinauer Associates, Inc, USA.
- Thain, J. F.
Oligosaccharide that induce proteinase inhibitor activity in tomato plants cause depolymerization of tomato leaf cells. *Plant, Cell and Environment* 13: 569-574.
- Talmadge, K. W.
1986 Structure of plant cell wall. I. The macromolecular components of the cell wall of a suspension-cultured sycamore cell with a detailed analysis of the pectic polysaccharides. *Plant Physiology* 80: 1012-1019.
- Tho, I; Sande, S. A. and Kleinebudde, P.
2002 Pectinic acid, A novel excipient for production of pellets. *Proc. 4th world meeting: ADRITELF/ APGI/ APV*, Florence, April.

M.Sc. Humberto Izquierdo Oviedo
Investigador Auxiliar. Departamento de
Fisiología y Bioquímica Vegetal
Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas
La Habana, Cuba.