

## Oligosacarinas Derivadas de Pared Celular: Actividad Biológica y Participación en la Respuesta de Defensa de Plantas

### *Cell Wall Oligosaccharine Derivatives: Biological Activity and Participation in the Response of Plant Defense*

**Enrique Arturo Enríquez-Guevara, Emmanuel Aispuro-Hernández**, Coordinación de Tecnología de Alimentos de Origen Vegetal, **Irasema Vargas-Arispuro**, Coordinación de Ciencia de los Alimentos y **Miguel Ángel Martínez-Téllez**, Coordinación de Tecnología de Alimentos de Origen Vegetal, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C., Carr. a La Victoria Km 0.6, Apdo. Postal 1735, Hermosillo, Sonora CP 83000 México. Correspondencia:norawa@ciad.mx

(Recibido: Julio 27, 2010 Aceptado: Octubre 05, 2010)

---

Enriquez-Guevara, E.A, Aispuro-Hernandez, E., Vargas-Arispuro, I. y Martínez-Téllez, M.A. 2010. Oligosacarinas Derivadas de Pared Celular: Actividad Biológica y Participación en la Respuesta de Defensa de Plantas. Revista Mexicana de Fitopatología 28:144-155.

Enriquez-Guevara, E.A, Aispuro-Hernandez, E., Vargas-Arispuro, I. and Martínez-Téllez, M.A. 2010. Cell Wall Oligosaccharine Derivatives: Biological Activity and Participation in the Response of Plant Defense. Revista Mexicana de Fitopatología 28:144-155.

**Resumen.** La pared celular de hongos y plantas está integrada principalmente por carbohidratos complejos. Algunos fragmentos derivados de estos carbohidratos poseen actividad elicitora en plantas y se conocen como oligosacarinas. El tipo de efecto y especificidad varían según las características fisicoquímicas de la oligosacarina y la especie vegetal que percibe la señal. La comprensión de los mecanismos de acción y la cascada de señales que regula la expresión génica y estimula la síntesis de efectores moleculares asociados con las reacciones de protección en plantas podría solucionar varios problemas presentes en los cultivos vegetales, relacionados con la resistencia a enfermedades y aspectos de rendimiento y calidad. También se requieren más estudios para explorar la viabilidad de estas moléculas en la agricultura, ya que podrían ser la alternativa para reducir la aplicación de agroquímicos. Por tanto, en el presente trabajo se revisan los efectos biológicos de oligosacarinas derivadas de pared celular de plantas y hongos y se discuten sus posibles mecanismos de acción en base a su origen y características fisicoquímicas. Además se analiza el potencial de estas moléculas para mejorar aspectos de rendimiento y calidad de productos agrícolas.

**Abstract.** The Fungi and plants cell wall is mainly composed of complex carbohydrates. Some fragments derived from these carbohydrates have an elicitor activity in plants, being known as oligosaccharine. The type of effect and specificity differ according to the oligosaccharine physicochemical characteristics and the plant species perceiving the signal. Understanding the action mechanisms, as well as all the signals regulating gene expressions and stimulating the synthesis of molecular effectors associated with the plant protective reactions could solve several problems present in vegetable crops, which are associated with resistance to diseases, yield and quality related aspects. Further studies are also needed to explore the feasibility of these models in agriculture, since they may represent an alternative to reduce the use of chemicals, and to analyze the potential of these molecules to improve yield and quality of agricultural products.

Additional keywords: elicitor, oligoglucanos, oligogalacturonide, chitoooligosaccharides, receptors, fruit quality.

---

Palabras clave adicionales: elicitor, oligoglucanos, oligogalacturónidos, quitooligosacáridos, receptores, calidad de frutos.

---

#### INTRODUCCIÓN

El uso de agroquímicos tradicionales es cuestionado por su

#### INTRODUCTION

The use of traditional agrochemicals is criticized for its environmental impact and limited by the current demand of consumers, who demand food free of toxic chemicals potentially harmful to health. Because of this particular factor, the search for alternative compounds that can be used in organic agriculture becomes rather relevant to supplement

efecto ambiental y limitado por las exigencias actuales de los consumidores, quienes demandan productos alimenticios libres de sustancias tóxicas o químicos potencialmente dañinos a la salud. Debido a esto, se torna relevante la búsqueda de compuestos alternativos que puedan ser utilizados en la agricultura orgánica para suplir la acción de diversos químicos sintéticos. En este contexto, se ha descubierto que algunos componentes de plantas y organismos fitopatógenos o moléculas liberadas por ellos actúan como efectores biológicos en diversos cultivos de interés agrícola, los cuales se describirán más adelante.

En la última década los fisiólogos vegetales se han interesado en el estudio de ciertos oligosacáridos derivados de la pared celular de plantas y hongos que en concentraciones bajas presentan actividad biológica, llamados oligosacarininas (Vorwerk *et al.*, 2004). Éstas se generan por hidrólisis enzimática de la pared celular y se cree que están involucradas en varios procesos de desarrollo en plantas. Las oligosacarininas son reconocidas en la superficie celular por diferentes receptores, lo que resulta en la estimulación de distintas vías metabólicas y un incremento de la resistencia sistémica adquirida (RSA), aún cuando la planta no posea genes determinantes de la resistencia específica a cierto patógeno (Silipo *et al.*, 2010; Camarena-Gutiérrez y De la Torre-Almaráz, 2007). La RSA es efectiva contra un amplio espectro de diferentes patógenos y es a largo plazo. El estudio de las oligosacarininas es relevante ya que forman parte de la red compleja de moléculas que participan en la activación de mecanismos de resistencia en plantas. La presente revisión se enfoca a las oligosacarininas derivadas de la pared celular de hongos (quitina y glucanos) y plantas (pectina y xiloglucano) más estudiadas actualmente, cubre aspectos relacionados con sus posibles mecanismos de acción, sus principales implicaciones fisiológicas y su uso potencial en cultivos agrícolas.

**Estructura de la pared celular.** Las plantas superiores están rodeadas por una pared celular que define la forma de la célula y contribuye a la integridad estructural de toda la planta. Ésta es una estructura flexible que presenta un comportamiento plástico y propiedades elástico-extensivas, cuya forma y tamaño están determinados por procesos especializados que se relacionan con el desarrollo de la planta (Fry, 2004). Actualmente, la descripción clásica de la función de la pared celular ha sido superada por nuevos descubrimientos que señalan su gran dinamismo y, además de su papel estructural, está involucrada en censar información del medio extracelular, mediar procesos de señalización y monitorear su propia integridad (Hématy *et al.*, 2009). La pared celular vegetal se compone principalmente de polisacáridos, proteínas, sustancias aromáticas, agua e iones en proporciones que varían en dependencia de la especie, tejido, condición específica de desarrollo de la planta y etapa de maduración del fruto (Vorwerk *et al.*, 2004). El 90 % de la pared celular se constituye de polisacáridos agrupados en tres categorías: celulosa, hemicelulosas y pectinas (Fry, 2004). La celulosa comúnmente es el componente mayoritario y forma fibras alineadas con alta resistencia que se estabilizan con puentes de hidrógeno intramoleculares y por el impedimento

the action of various synthetic chemicals. Thus, it has been discovered that some components of plants and plant pathogenic organisms, or molecules released by them, act as biological effectors in various crops of agricultural interest, which are further described. Plant physiologists have been interested in the last decade to the study of certain oligosaccharides derived from cell walls of plants and fungi, which at low concentrations revealed a biological activity called oligosaccharines (Vorwerk *et al.*, 2004). These are generated by enzymatic hydrolysis of the cell wall and are believed to be involved in several plant development processes. The oligosaccharines are recognized by different cell surface receptors, resulting in a stimulation of direct metabolic pathways and an increase in systemic acquired resistance (SAR), even though the plant does not possess the determining genes for different pathogens specific resistance (Silipo *et al.*, 2010; Camarena-Gutiérrez and De la Torre-Almaráz, 2007). The SAR is effective against a broad spectrum of different pathogens and at a long term. The study of oligosaccharines is important because it is part of the complex network of molecules involved in the activation of resistance mechanisms in plants. The study hereby is focused on the oligosaccharines derived from the cell wall of fungi (chitin and glucans) and plants (pectin and xyloglucan) most studied nowadays; it covers issues related to possible action mechanisms, their main physiological implications, as well as their potential use in agricultural crops.

**Cell wall structure.** Higher plants are surrounded by a cell wall that defines the cell shape and contributes to the structural integrity of the whole plant. This is a flexible structure presenting a plastic behavior and elastic-extensive properties, which shape and size are determined by specialized processes that are related to plant development (Fry, 2004). Currently, the typical description of the function of the cell wall has been overtaken by new discoveries that point to its great dynamism and, in addition to its structural role, is involved in sense extracellular information, mediate signaling processes and monitor its own integrity (Hématy *et al.*, 2009). The plant cell wall is mainly composed by polysaccharides, proteins, aromatic substances, water and ions in varying proportions depending on the species, specific tissue condition of the plant development and fruit ripening stage (Vorwerk *et al.*, 2004). A total of 90% of the cell wall polysaccharides is grouped into three categories: cellulose, hemicelluloses and pectin (Fry, 2004). Cellulose is usually the major component, lined with high strength fibers that are stabilized by intermolecular hydrogen bonds and the impediment to the free rotation of glucose residues. Hemicelluloses are mainly constituted by neutral carbohydrates which form extended linear chains with short branches. The xyloglucan is the main component of the hemicelluloses and, due to the crosslinking with adjacent cellulose fibers, plays a key role in cell wall architecture (Chanliaud *et al.*, 2002). Another component of cell wall pectins are polymers of galacturonic acid residues associated by  $\alpha$ -1,4 links. The homogalacturonanes (HG) are pectic polysaccharides structurally simpler; they form linear chains and their residues may be methyl-esterified or acetylated.

en la rotación libre de sus residuos de glucosa. Las hemicelulosas se constituyen básicamente por carbohidratos neutros, que forman cadenas lineales extensas con ramificaciones cortas. El xiloglucano es el componente principal de las hemicelulosas y, debido a su entrecruzamiento con las fibras de celulosa adyacentes, desempeña un papel fundamental en la arquitectura de la pared celular (Chanliaud *et al.*, 2002). Otro componente de la pared celular son las pectinas, polímeros de residuos de ácido galacturónico unidos por enlaces  $\alpha$ -1,4. Los homogalacturonanos (HG) son los polisacáridos pécticos estructuralmente más sencillos, forman cadenas lineales y sus residuos pueden estar metil-esterificados o acetilados. Los ramnogalacturonanos I poseen residuos de ramosa y ácido galacturónico intercalados y presentan grupos laterales como galactanos y arabinanos. Finalmente, los ramnogalacturonanos II y xilogalacturonanos se forman con un esqueleto de HG con cadenas laterales de azúcares combinados y residuos de xilosa, respectivamente (Vorwerk *et al.*, 2004; Fry, 2004). Las pectinas se localizan en la matriz extracelular de los tejidos blandos de los frutos, por lo que son el principal objetivo de las enzimas hidrolíticas liberadas por hongos y otros patógenos oportunistas en la planta (Pagel y Heitefuss, 1990). Además de conferir fuerza y plasticidad a la pared celular, las pectinas se encuentran estructuralmente asociadas con iones  $\text{Ca}^{2+}$ , lo que permite el entrecruzamiento de sus cadenas y favorece la integridad celular (William *et al.*, 2001). Las uniones pectina-calcio conllevan a cambios conformacionales en las cadenas del polímero, que forman estructuras biológicamente activas denominadas “caja de huevo” (Cabrera *et al.*, 2008). Actualmente, se han propuesto tecnologías para aprovechar las propiedades de los componentes de la pared celular que inducen reacciones de protección en plantas (Hématy *et al.*, 2009).

**Interacción planta-patógeno.** Las plantas se encuentran constantemente expuestas a microorganismos e insectos, cuya interacción puede ser compatible y hasta favorecer su desarrollo de forma simbiótica. Sin embargo, la presencia de depredadores u organismos fitopatógenos como virus, hongos, bacterias y nemátodos pueden ocasionar pérdidas parciales o totales en la producción de cultivos agrícolas (García-Brugger *et al.*, 2006). Particularmente, los hongos fitopatógenos producen glucanasas (galacturonasas y xilasas) que fragmentan a los polisacáridos de la pared celular para iniciar el proceso de infección de los tejidos vegetales. Los oligosacáridos generados por estas enzimas representan una fuente de carbono para los hongos, pero a su vez actúan en los tejidos afectados mediante la estimulación de reacciones de protección. Por consiguiente, en las plantas se sintetizan proteínas inhibitoras de glucanasas fúngicas para retardar la degradación de su pared celular, lo que a su vez incrementa el tiempo de vida de los oligosacáridos biológicamente activos (oligosacarinas). Después del proceso de infección de los hongos, las plantas liberan  $\beta$ -1,3-endoglucanasas que fragmentan la pared celular fúngica y originan oligosacáridos, que también activan reacciones de protección en la célula vegetal. En los hongos se sintetizan proteínas inhibitoras de glucanasas para prevenir la degradación de su

The rhamnogalacturonan I have interspersed rhamnose residues of galacturonic acid, presenting side groups such as galactans and arabinans. Finally, the ramnogalacturonan II and the xilogalacturonans are formed with an HG backbone with side chains of combined sugars and xylose residues, respectively (Vorwerk *et al.*, 2004; Fry, 2004). The pectins are located in the intracellular matrix of soft tissues of the fruit, which is why they are the main target of hydrolytic enzymes released by fungi and other opportunistic pathogens in the plant (Pagel and Heitefuss, 1990). In addition to conferring strength and plasticity to the cell wall, pectins are structurally associated with  $\text{Ca}^{2+}$  ions, allowing the crosslinking of their chains and promoting cell integrity (William *et al.*, 2001). The pectin-calcium bonds lead to conformational changes in the polymer chains, which are biologically active structures called “egg boxes” (Cabrera *et al.*, 2008). Different technologies have been proposed nowadays to exploit the properties of cell wall components that induce protective responses in plants (Hématy *et al.*, 2009).

**Plant-pathogen interaction.** Plants are constantly exposed to microorganisms and insects, whose interaction can be compatible and even encourage their development symbiotically. Nevertheless, the presence of predators or phytopathogenic organisms such as viruses, fungi, bacteria and nematodes can cause either a partial or total loss in the production of agricultural crops (García-Brugger *et al.*, 2006). The phytopathogen fungi, in particular, produce glucanases (galacturonases and xylases) that break the polysaccharides located in the cell wall to initiate the infection process of plant tissues. The oligosaccharides generated by these enzymes represent a carbon source for the fungi, but in turn, act on target tissues by stimulating protective reactions. Therefore, fungal glucanases inhibitory proteins are synthesized in plants to slow cell wall degradation, which increases the lifetime of oligosaccharides biologically active (oligosaccharines). After the fungi infection process, the  $\beta$ -1,3-endoglucanases are released by the plants that fragment the fungal cell wall and cause oligosaccharides, which also activate protective reactions in the plant cell. Glucanase inhibitory proteins are synthesized in the fungi to prevent degradation of its own cell wall. Thus, the relationship among the released molecular effectors during the plant-pathogen interaction largely determines the degree of pathogenesis (Agrios, 2005).

**Elicitors and their action mechanism.** The recognition among plants and their pathogens is a complex and relevant process where pathogens must first interact with receptors on the host cell surface (Hématy *et al.*, 2009). The signal sent into the cell depends on the interaction, as well as in the speed and specificity of the response. Plants are sessile organisms and have sophisticated mechanisms to detect their pathogens (Silipo *et al.*, 2010). Mutual signaling between the host plant and a potential pathogen has been the focus of scientific attention in recent years, particularly to identify and characterize the molecules involved in the recognition between two organisms. A class of molecules involved in signal exchange between plant and pathogen are the elicitors, which stimulate protective reactions in plants (Yoshikawa *et al.*, 1993; Hahn, 1996). The term elicitor was originally

propia pared celular. Así, la relación entre los efectores moleculares liberados durante la interacción planta-patógeno determina en gran medida el grado de patogénesis (Agrios, 2005).

**Elicitores y su mecanismo de acción.** El reconocimiento entre las plantas y sus patógenos es un proceso complejo y relevante, donde los microorganismos patógenos deben primeramente interactuar con los receptores de la superficie celular del hospedero (Hématy *et al.*, 2009). Según el tipo de interacción es la señal enviada hacia el interior de la célula, así como la rapidez y especificidad de la respuesta. Por su parte, las plantas son organismos sésiles y cuentan con mecanismos sofisticados para detectar a sus patógenos (Silipo *et al.*, 2010). La mutua señalización entre la planta hospedera y un patógeno potencial, ha sido el foco de atención de los científicos fitopatólogos en los últimos años, en particular para identificar y caracterizar las moléculas involucradas en el reconocimiento entre dos organismos. Una clase de moléculas que intervienen en el intercambio de señales entre la planta y su patógeno son los elicitores, que estimulan reacciones de protección en plantas (Yoshikawa *et al.*, 1993; Hahn, 1996). El término elicitor fue designado originalmente para moléculas y otros estímulos que favorecen la síntesis de fitoalexinas (Keen, 1975). Éstas presentan propiedades antimicrobianas y elevan la resistencia de las plantas, por lo que son componentes importantes de los mecanismos de protección de las células vegetales (Mert-Türk, 2002). Posteriormente, el término elicitor fue propuesto para moléculas que estimulan cualquier respuesta de defensa en plantas (Dixon, 1986; Dixon y Lamb, 1990). Las moléculas elicitoras pueden ser de distinta naturaleza química y estructural, entre las que se incluyen proteínas, glucoproteínas, glucanos, lípidos y moléculas sintéticas, que ejercen su acción biológica al ser reconocidas por receptores específicos de la pared o membrana celular. Generalmente, las reacciones de protección de las plantas se agrupan en tres tipos de modificaciones metabólicas posteriores a la percepción del patógeno. Primero ocurre una estimulación intensa de las vías metabólicas secundarias, que conducen a la producción y acumulación de fitoalexinas (Mert-Türk, 2002) y especies reactivas de oxígeno (Aziz *et al.*, 2004). Segundo, ocurre un reforzamiento de las barreras mecánicas naturales de las células vegetales, mediante la deposición de macromoléculas como proteínas y glucoproteínas ricas en prolina (Bradley *et al.*, 1992), polisacáridos como la calosa (Millet *et al.*, 2010) y polímeros aromáticos del tipo de la lignina (Bruce y West, 1989). El tercero comprende la producción de una gran gama de péptidos y proteínas defensivas, la mayor parte de ellas conocidas como proteínas relacionadas con la patogénesis (PR) (Hématy *et al.*, 2009). Dentro de las proteínas PR se incluyen enzimas hidrolíticas como quitinasas y glucanasas (Aziz *et al.*, 2004; Falcón-Rodríguez *et al.*, 2009), proteínas tipo taumatina (Chou y Huang, 2010) e incluso algunas cuya función en la patogénesis aún se desconoce (Buchel y Linthorst, 1999). En la Figura 1 se esquematizan diversos efectos biológicos de las oligosacarinas en las plantas, los cuales parecen semejantes a los ocasionados por otros elicitores (Etzler, 1998). A continuación se presentan avances

designated for molecules and other stimuli that promote phytoalexins synthesis (Keen, 1975). These reveal antimicrobial properties and increase the resistance of plants; consequently, they are important components of the protective mechanisms of plant cells (Mert-Türk, 2002). The term elicitor was proposed later for molecules that stimulate any plant defense response (Dixon, 1986; Dixon and Lamb, 1990). The elicitor molecules can be of different chemical and structural nature, among which proteins, glycol-proteins, glucans, lipids and synthetic molecules that exert their biological action are included to be recognized by specific receptors on the cell wall or membrane. Generally, the plants protective reactions are grouped within three types of metabolic changes after the perception of the pathogen. First, an intense stimulation takes place of secondary metabolic pathways that lead to the production and accumulation of phytoalexins (Mert-Türk, 2002) and reactive oxygen species (Aziz *et al.*, 2004). Second case, a reinforcement of the natural mechanical barriers of plant cells occurs throughout the deposition of macromolecules such as proteins and glycol-proteins rich in proline (Bradley *et al.*, 1992), polysaccharides such as callose (Millet *et al.*, 2010) and aromatic polymers of the lignin type (Bruce and West, 1989). The third involves the production of a wide range of defensive proteins and peptides, most of them known as pathogenesis-related proteins (PR) (Hématy *et al.*, 2009). Hydrolytic enzymes are included among the PR proteins, such as chitinases and glucanases (Aziz *et al.*, 2004; Falcón-Rodríguez *et al.*, 2009), thaumatin like proteins (Chou and Huang, 2010) and even some whose role in the pathogenesis remains unknown (Buchel and Linthorst, 1999). Various oligosaccharine biological effects on plants are outlined in Figure 1, which appear to be similar to those caused by other elicitors (Etzler, 1998). The following are innovative advances in the study of these molecules and their receptors.

**Oligosaccharine receptors.** Although some types of biological responses and physiological effects exerted on plants by oligosaccharines are known, it is still required to completely explain the mechanism by which these molecules exert their elicitor properties. Some promising efforts have focused on molecular characterization of receptors and intermediaries in the transmission of signals, finding differences in accordance to the type of elicitor (for chemical and structural characteristics) and the plants species under evaluation. Oligosaccharines receptors recognize carbohydrates; consequently, proteins may be lectin type (Hématy *et al.*, 2009), which recognize carbohydrates both specifically and reversibly, allowing to start the activation process or transport the signal to a secondary transducer (Etzler, 1998). It has been reported by Gouget *et al.* (2006), that some lectin-like receptors (LecRK) with structural and catalytic characteristics similar to the cell wall-associated kinases (WAK), possess an extracellular domain responsible for recognition and other intracellular with catalytic activity capable of transmitting the signal to the cytoplasm (Brutus *et al.*, 2010). The LecRK, in *Arabidopsis*, are involved in the interactions between the wall and the cell membrane exerting signaling functions, but their ligands are still unknown

novedosos en el estudio de estas moléculas y sus receptores.

**Receptores de oligosacarinas.** A pesar de que se conocen algunos tipos de reacciones biológicas y efectos fisiológicos ejercidos en las plantas por las oligosacarinas, falta dilucidar por completo el mecanismo mediante el cual estas moléculas ejercen sus propiedades elicitoras. Algunos esfuerzos incipientes se han enfocado en caracterizar molecularmente los receptores e intermediarios en la transmisión de las señales, encontrando diferencias según el tipo de elicitor (por sus características químicas y estructurales) y la especie vegetal estudiada. Los receptores de las oligosacarinas reconocen carbohidratos, por tanto podrían ser proteínas del tipo de las lectinas (Hématy *et al.*, 2009), que reconocen carbohidratos de manera específica y reversible, lo que permite iniciar la activación de los procesos o el transporte de la señal a algún transductor secundario (Etzler, 1998). Gouget *et al.* (2006), encontraron algunos receptores tipo lectina (LecRK) con características estructurales y catalíticas similares a las cinasas asociadas a la pared celular (WAK), que poseen un dominio extracelular encargado del reconocimiento y otro intracelular con actividad catalítica capaz de transmitir la señal hacia el citoplasma (Brutus *et al.*, 2010). En *Arabidopsis*, los LecRK participan en las interacciones entre la pared y membrana celular y ejercen funciones de señalización; sin embargo sus ligandos aún son desconocidos (Gouget *et al.*, 2006). En cambio, la WAK1 se une a oligosacarinas derivadas de pectina, las cuales

(Gouget *et al.*, 2006). Quite the opposite, the WAK1 joins oligosaccharines derived from pectin, which over-regulate their expression (Brutus *et al.*, 2010). Oligosaccharines receptors derived from the fungi cell wall, on the other hand, have been the most studied. Research with isolated cell membrane receptors revealed that hepta- $\beta$ -glycosides and oligomers derivative of chitin are protein molecules and that their binding is reversible, which means that they are not covalently bound to the receptor (Hahn, 1996; Silipo *et al.*, 2010). It has been determined throughout chromatographic and electrophoretic techniques that the receptor proteins of these oligosaccharines have a high molecular mass, probably formed by multimeric complexes (Hahn, 1996). A  $\beta$ -glucan receptor protein (BGP) was particularly revealed in the soybean cell membrane, which also possess  $\beta$ -1,3-glucanase activity, which can generate  $\beta$ -glucans fragments. However, it lacks an intracellular signaling domain, thus it is believed that there are other complementary components that enable the transmission of the signal (Silipo *et al.*, 2010). Regarding oligosaccharines receptors derived from chitin, a protein was characterized from the plasma membrane of rice plants that binds with high affinity to N-acetylchitooligosaccharides. This receptor called CEBIP has two lysine residues and a transmembrane domain, but same as BGP, it lacks the intracellular domain required for signal transduction (Kaku *et al.*, 2006). A plasma membrane protein essential for the specific detection of chitin oligomers was identified in

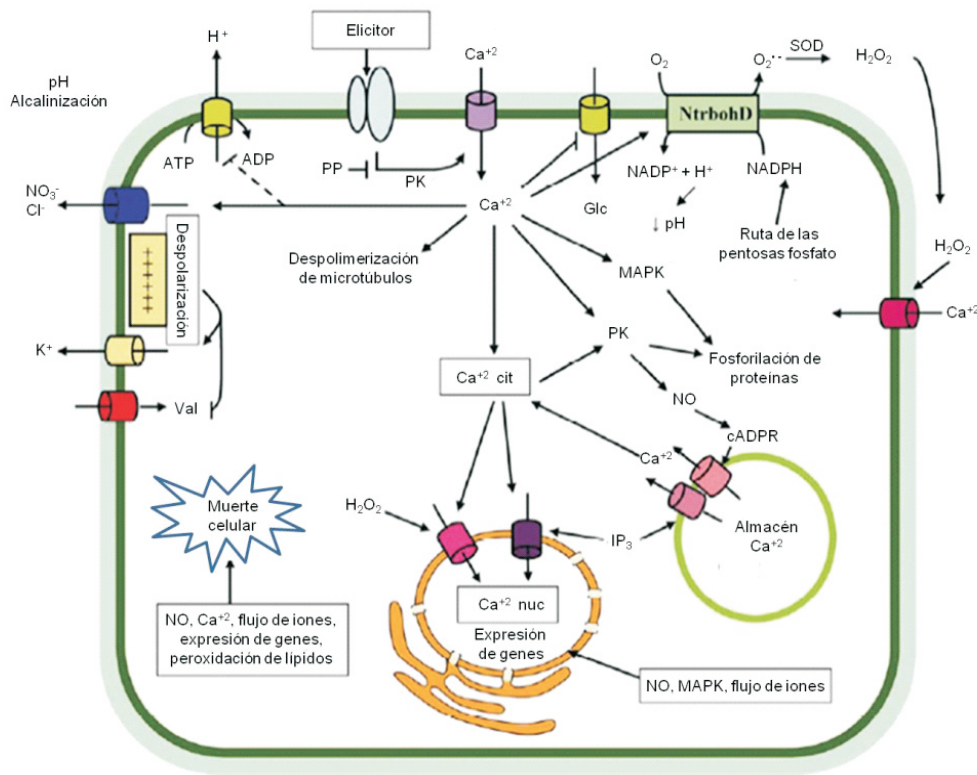


Figura 1. Activación de vías metabólicas en la célula vegetal tras la detección de fragmentos de pared celular. Modificada de Garcia-Brugger *et al.* (2006).

Figure 1. Activation of metabolic pathways in plant cells after the detection of cell wall fragments. Modified from Garcia-Brugger *et al.* (2006).

sobrerregulan su expresión (Brutus *et al.*, 2010). Por otro lado, los receptores de las oligosacarinas derivadas de la pared celular de hongos han sido los más estudiados. Investigaciones con aislados de membrana celular demostraron que los receptores de hepta- $\beta$ -glucósidos y oligómeros derivados de quitina son moléculas proteicas y que su unión es reversible, por lo que no están unidos covalentemente al receptor (Hahn, 1996; Silipo *et al.*, 2010). Mediante técnicas cromatográficas y electroforéticas se determinó que las proteínas receptoras de estas oligosacarinas tienen una masa molecular elevada, probablemente formada por complejos multiméricos (Hahn, 1996). Particularmente, en la membrana celular de soya se encontró una proteína receptora de  $\beta$ -glucanos (GBP), que además posee actividad  $\beta$ -1,3-glucanasa, con lo que puede generar fragmentos de  $\beta$ -glucanos. Sin embargo, carece de un dominio intracelular de señalización, por tanto se cree que existen otros componentes complementarios que permiten la transmisión de la señal (Silipo *et al.*, 2010). En el caso de los receptores de oligosacarinas derivadas de quitina, se caracterizó una proteína de la membrana plasmática de plantas de arroz que se une con gran afinidad a N-acetilquitooligosacáridos. Este receptor denominado CEBiP tiene dos residuos extracelulares de lisina y un dominio transmembrana, pero igual que GBP carece del dominio intracelular necesario para la transducción de la señal (Kaku *et al.*, 2006). Estudios posteriores en *Arabidopsis* identificaron una proteína de la membrana plasmática esencial en la detección específica de oligómeros de quitina. Ésta fue nombrada CERK1, y además del motivo extracelular tiene un dominio intracelular con actividad de cinasa que hace posible su participación directa en la cascada de señales detonante de reacciones de protección (Miya *et al.*, 2007). A diferencia de las oligosacarinas derivadas de quitina, no se han encontrado receptores específicos para los derivados de quitosano, cuya detección parece ser mediada principalmente por la interacción entre sus cargas positivas con los fosfolípidos de la membrana celular cargados negativamente (Silipo *et al.*, 2010).

#### **Oligosacarinas derivadas de la pared celular de hongos.**

**Oligosacarinas derivadas de glucano.** Los elicitores activos de glucanos fueron los primeros en ser descubiertos en filtrados de cultivo de *Phytophthora sojae* (Ayers *et al.*, 1976). Estos están compuestos por residuos de 3-, 6- y 3,6- $\beta$ -glucósidos y entre los efectos biológicos se incluyen la producción y acumulación de fitoalexinas en soya (Hahn, 1996), arroz (Yamaguchi *et al.*, 2000), plantas de frijol (Cline *et al.*, 1978), alfalfa (Kobayashi *et al.*, 1993), chícharo y pimiento verde (Bhandal y Paxton, 1991). Recientemente Perkovskaya *et al.* (2004) observaron que un extracto de carbohidratos de la pared celular del hongo *Botrytis cinerea* incrementó la producción de fitoalexinas en células de cebolla (*Allium cepa*). Algunas fitoalexinas relacionadas con la resistencia a infecciones en células de cebolla fueron identificadas como 5-octil-ciclopenta-1,3-diona y 5-hexil-ciclopenta-1,3-diona (Dmitriev *et al.*, 1996). Reportes recientes indican que algunos oligómeros de glucano generan reacciones en células de *Vitis vinifera*, que se

subsecuentemente estudias en *Arabidopsis*. It was named CERK1, and besides the extracellular motif, it has an intracellular domain with kinase activity that makes its direct participation possible in the signaling cascade that triggers protective reactions (Miya *et al.*, 2007). Unlike oligosaccharines derived from chitin, no specific receptors have been revealed for chitosan derivatives, whose detection appears to be primarily mediated by the interaction between the positively charges and the negatively charged cell membrane phospholipids (Silipo *et al.*, 2010).

#### **Oligosaccharines derived from the fungal cell wall.**

**Oligosaccharines derived from glucan.** The glucan active elicitors were the first to be discovered in culture filtrates of *Phytophthora sojae* (Ayers *et al.*, 1976). These are composed by residues of 3-, 6- and 3, 6-  $\beta$ -glycosides; the production and accumulation of phytoalexins are included among the biological effects in soybean (Hahn, 1996), rice (Yamaguchi *et al.*, 2000), bean plants (Cline *et al.*, 1978), alfalfa (Kobayashi *et al.*, 1993), peas and green pepper (Bhandal and Paxton, 1991). It has been recently reported by Perkovskaya *et al.* (2004) that an extract of carbohydrates from the *Botrytis cinerea* fungi cell wall increased the production of phytoalexins in onion cells (*Allium cepa*). Some phytoalexins associated with resistance to infection in onion cells were identified as 5-octyl-cyclopenta-1,3-dione and 5-hexyl-cyclopenta-1,3-dione (Dmitriev *et al.*, 1996). Recent reports indicate that some glucan oligomers generate reactions in cells of *Vitis vinifera*, manifested in an increase of free cytosolic calcium and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> formation, followed by the expression of genes encoding key enzymes of the phenylpropanoid pathway and pathogenesis related proteins (Aziz *et al.*, 2007). Signaling events such as activation of protein kinases, production of reactive oxygen species, opening of ion channels and increased intracellular nitric oxide (NO) are triggered by the increase in intracellular calcium level (Figure 1). However, it has been reported by Mithöfer *et al.* (2001), that the  $\beta$ -glucans promote H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production without increasing intracellular calcium concentrations in cell soybeans cultures. Some bacteria, on the other hand, produce cyclic glucans involved in symbiotic and pathogenic interactions with plants. How the cyclic glucans perform is partially known; although, it seems to be antagonistic to the elicitors because it decreases the plant protection basal responses (Hahn, 1996; Silipo *et al.*, 2010).

**Oligosaccharines derived from chitin and chitosan.** Chitin is a long chain polymer of N-acetylglucosamine and it is the main component of the fungi cell wall, exoskeletons of arthropods and insects. The chitosan is a linear polymer linked by  $\beta$ -1,4-D-glucosamine (deacetylated unit) and N-acetyl D-glucosamine (acetylated unit) bonds randomly distributed (Abram and Higuera, 2004). Protective reactions in many plants are generated by the oligosaccharides derived from these polymers, encouraging callose deposition in *Arabidopsis* roots (Millet *et al.*, 2010), phytoalexins accumulation in pea pods (Hadwiger *et al.*, 1994) and protease inhibitors in potato and tomato leaves (Walker-Simmons *et al.*, 1984; Peña-Cortes *et al.*, 1988). The effect of the application of chitosan derivatives in tobacco plants

manifiestan en un aumento de calcio citosólico libre y formación de  $H_2O_2$ , seguida de la expresión de genes que codifican enzimas clave de la ruta de los fenilpropanoides y de proteínas relacionadas con la patogénesis (Aziz *et al.*, 2007). El aumento en el nivel intracelular de calcio es detonante de eventos de señalización como la activación de proteínas cinasas, producción de especies reactivas de oxígeno, apertura de canales iónicos e incremento intracelular de óxido nítrico (NO) (Figura 1). No obstante, Mithöfer *et al.* (2001) encontraron que los  $\beta$ -glucanos promueven la producción de  $H_2O_2$  sin incrementar las concentraciones intracelulares de calcio en cultivos celulares de soya. Por otro lado, algunas bacterias producen glucanos cíclicos involucrados en las interacciones simbióticas y patogénicas con las plantas. El modo de acción de los glucanos cíclicos se conoce parcialmente; sin embargo, parece antagonico a los elicitors por disminuir las respuestas basales de protección de las plantas (Hahn, 1996; Silipo *et al.*, 2010).

**Oligosacarinas derivadas de quitina y quitosano.** La quitina es un polímero de cadena larga de N-acetilglucosamina y es el principal componente de la pared celular de hongos, exoesqueletos de artrópodos e insectos. El quitosano es un polímero lineal unido por enlaces distribuidos al azar  $\beta$ -1,4-D-glucosamina (unidad deacetilada) y N-acetil-D-glucosamina (unidad acetilada) (Abram e Higuera, 2004). Los oligosacáridos derivados de estos polímeros generan reacciones de protección en diversas plantas. En raíces de *Arabidopsis* promueven la deposición de calosa (Millet *et al.*, 2010), acumulación de fitoalexinas en vainas de chícharo (Hadwiger *et al.*, 1994) y de inhibidores de proteasas en hojas de papa y tomate (Walker-Simmons *et al.*, 1984; Peña-Cortes *et al.*, 1988). Recientemente, Falcón-Rodríguez *et al.* (2009) estudiaron el efecto de la aplicación de derivados de quitosano en plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum*), y encontraron que la naturaleza química y longitud del polímero influyen en la respuesta. Se observó que los distintos derivados de quitosano utilizados aumentaron la actividad  $\beta$ -1,3-glucanasa en hojas y raíces de las plántulas. Sin embargo, la mezcla de derivados oligoméricos de 5-9 grados de polimerización (GP) logró un aumento notorio de la actividad enzimática con una concentración menor que con los derivados poliméricos. Interesantemente, el grado de acetilación del derivado afectó la actividad de las enzimas fenilalanina amonio-liasa (PAL) y peroxidasa (POD), de manera que el derivado más acetilado aumentó la actividad de PAL, mientras que el derivado con menor acetilación favoreció la actividad de POD. La enzima PAL inicia la síntesis de metabolitos secundarios como ligninas, taninos y flavonoides en la vía de los fenilpropanoides.

**Oligosacarinas derivadas de la pared celular de plantas.**

**Oligosacarinas derivadas de xiloglucano.** El xiloglucano es un polisacárido estructural de la pared celular primaria que forma enlaces  $\beta$ -(1-4)-D-glucosa con las cadenas laterales compuestas de  $\alpha$ -D-xilosa,  $\beta$ -D-galactosa,  $\alpha$ -D-fucosa y pequeñas cantidades de  $\alpha$ -L-arabinosa y  $\beta$ -D-xilosa (Fry *et al.*, 1993). Los xiloglucanos se detectaron primeramente en semillas (Kooiman, 1961) y posteriormente en la pared de células de arce en suspensión (Bauer *et al.*, 1973). Cutillas-

(*Nicotiana tabacum*) has been recently studied by Falcón-Rodríguez *et al.* (2009); it was revealed by their findings that the chemical nature and length of the polymer influence response. It was noted that the different chitosan derivatives used increased the  $\beta$ -1,3-glucanase activity in leaves and roots of seedlings. Nevertheless, the resulting mixture of oligomeric derivatives of 5-9 polymerization degrees (PD) achieved a marked increase of enzyme activity with a lower concentration than with the polymeric derivatives. Interestingly, the acetylation degree of the derivative affected the phenylalanine ammonia-lyase (PAL) and peroxidase (POD) activity, in a way that the most acetylated derivative increased the PAL activity, whereas the derivative with a lower acetylation favored POD activity. The synthesis of secondary metabolites such as lignin, tannins and flavonoids in the pathway of phenylpropanoids is initiated by the PAL enzyme.

**Oligosacarines derived from plants cell walls.**

**Oligosacarines derived from xyloglucan.** The xyloglucan is a structural polysaccharide of the primary cell wall that forms  $\beta$ -(1-4)-D-glucose links with side chains composed by  $\alpha$ -D-xylose,  $\beta$ -D-galactose,  $\alpha$ -D-fucose and small amounts of  $\alpha$ -L-arabinose and  $\beta$ -D-xylose (Fry *et al.*, 1993). The xyloglucans were first detected in seeds (Kooiman, 1961) and later in the maple cell wall suspension (Bauer *et al.*, 1973). A mixture of oligosaccharides derived from xyloglucan was reported by Cutillas-Iturbide *et al.* (1998) to have increased ethylene production in persimmon fruits. Ethylene is a phytohormone involved in plant growth and development; it participates in the climacteric fruit ripening, germination, flowering and senescence (Chang and Meyerowitz, 1995). The accumulation of anthocyanins is also promoted by ethylene during ripening, by increasing the PAL enzyme activity (Faragher and Brohier, 1984). Among the biological effects of the oligomers derived from xyloglucan are the growth and cell expansion of tobacco cells (Kaida *et al.*, 2010) and pea stems (McDougall and Fry, 1990). Additionally, they activate the  $\beta$ -1,4-glucanase enzymes in peas (Farkas and Maclachlan, 1988) and tomato (Maclachlan and Brady, 1992), cellulase in pea (McDougall and Fry, 1990) and xyloglucanase in tomato (Maclachlan and Brady, 1992).

**Oligosacarines derived from pectin.** The homogalacturonan partial depolymerization generates oligogalacturonides (OGAs) that exhibit biological effects in plants, as the stimulation of protective reactions, and growth and development regulation (Hématy *et al.*, 2009; Silipo *et al.*, 2010). The OGAs are involved in jasmonate synthesis pathways for the activation of protective mechanisms of plants against pathogens (Norman *et al.*, 1999). They also promote the phytoalexins accumulation in soybean (Davis *et al.*, 1986), bean (Tepper and Anderson, 1990), peas (Walker-Simmons *et al.*, 1984) and parsley (Davis and Hahlbrock, 1987). Other biological effects produced by OGAs are cytosolic acidification and calcium mobilization, as well as PAL gen and enzyme activation in carrots (Messiaen and Van Cutsem, 1994). Likewise, the pectic oligomers increase the ethylene production in pericarp discs of zucchini and tomato (Campbell and Labavitch, 1991a; Balandrán-Quintana *et al.*,

Iturbide *et al.* (1998), observaron que una mezcla de oligosacáridos derivados de xiloglucano incrementó la producción de etileno en frutos de pèrsimo. El etileno es una fitohormona involucrada en el crecimiento y desarrollo de plantas, participa en la maduración en frutos climatéricos, así como germinación, floración y senescencia (Chang y Meyerowitz, 1995). El etileno también favorece la acumulación de antocianinas durante la maduración, al incrementar la actividad de la enzima PAL (Faragher y Brohier, 1984). Entre los efectos biológicos de los oligómeros derivados del xiloglucano están el crecimiento y expansión celular en células de tabaco (Kaida *et al.*, 2010) y tallos de chícharo (McDougall y Fry, 1990). Además, activan a las enzimas  $\beta$ -1,4-glucanasa en chícharo (Farkas y Maclachlan, 1988) y tomate (Maclachlan y Brady, 1992), celulasa en chícharo (McDougall y Fry, 1990) y xiloglucanasa en tomate (Maclachlan y Brady, 1992).

**Oligosacarinas derivadas de pectina.** La despolimerización parcial del homogalacturonano genera oligogalacturónidos (OGAs) que exhiben efectos biológicos en plantas, como la estimulación de reacciones de protección y regulación del crecimiento y desarrollo (Hématy *et al.*, 2009; Silipo *et al.*, 2010). Los OGAs están involucrados en la ruta de síntesis del jasmonato durante la activación de los mecanismos de protección de las plantas contra patógenos (Norman *et al.*, 1999). Estos también promueven la acumulación de fitoalexinas en soya (Davis *et al.*, 1986), frijol (Tepper y Anderson, 1990), chícharo (Walker-Simmons *et al.*, 1984) y perejil (Davis y Hahlbrock, 1987). Otros de los efectos biológicos producidos por los OGAs son la acidificación y movilización de calcio en citosol y la activación del gen y la enzima PAL en zanahorias (Messiaen y Van Cutsem, 1994). Asimismo, los oligómeros pécticos incrementan la producción de etileno en discos de pericarpio de calabacín y tomate (Campbell y Labavitch, 1991a; Balandrán-Quintana *et al.*, 2002), igual que en tomate entero (Melotto *et al.*, 1994) y peras (Campbell y Labavitch, 1991b). Además los OGAs y la auxina actúan de manera antagónica en la modulación del crecimiento y morfogénesis de los tejidos de las plantas (Bellincampi *et al.*, 1993). Algunos ejemplos de la actividad biológica de los oligogalacturónidos se muestran en el Cuadro I. El rango en el tamaño de los oligogalacturónidos biológicamente activos fluctúa entre 9 y 15 residuos de ácido galactosilurónico (Cabrera *et al.*, 2008). Sin embargo, se ha reportado que algunos di y trigalacturónidos estimulan la producción de inhibidores de proteasas en tomate (Moloshok *et al.*, 1992), lo que sugiere que en algunos tejidos el GP requerido para que presenten actividad biológica es variable. Además, los OGAs de cadena corta aumentan la producción de etileno y la expresión de la enzima ácido carboxílico-1-aminociclopropano oxidasa (ACO) en plantas de tomate, donde los pentasacáridos son los mayormente activos (Simpson *et al.*, 1998). O'Donnell *et al.* (1996) reportaron que una mezcla de OGAs con GP entre 1-8 incrementa la producción de etileno, mientras que OGAs con GP de 2-9 favorecen la despolarización del potencial de membrana en células de hojas de tomate (Thain *et al.*, 1990). Recientemente se estudió el efecto del grado de metilación en la actividad de

2002), as in whole tomato (Melotto *et al.*, 1994) and pears (Campbell and Labavitch, 1991b). Moreover, OGAs and auxin act in an antagonistic manner in modulating the growth and morphogenesis of plant tissues (Bellincampi *et al.*, 1993). Some examples of oligogalacturonide biological activity are shown in Table 1. The range in the size of the oligogalacturonide biologically active fluctuates between 9 and 15 galactosyluronic acid residues (Cabrera *et al.*, 2008). However, it has been reported that some di and trigalacturonides stimulate the production of protease inhibitors in tomato (Moloshok *et al.*, 1992), suggesting that in some tissues, the PD required to present biological activity is variable. Furthermore, the short chain OGAs increases ethylene production and expression of the enzyme 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (ACO) in tomato plants, where the pentasaccharides are the most active (Simpson *et al.*, 1998). It has been reported by O'Donnell *et al.* (1996) that a mixture of OGAs with a PD between 1-8 increases the ethylene production, while OGAs with a PD of 2-9 promote depolarization of the membrane potential in cells of tomato leaf (Thain *et al.*, 1990). The effect of the degree of methylation in the activity of pectic oligosaccharides has been recently studied. Strawberries genetically modified to produce OGAs were obtained by Osorio *et al.* (2008), with a degree of esterification less than the wild fruit *Fragaria vesca*, and found that they increase resistance to infection by *Botrytis cinerea* in the transgenic fruit through activation of the salicylic acid signaling pathway.

**Application of OGAs in agriculture.** The knowledge of genetic, biochemical and physiological events that occur in plant cells after interaction with oligosaccharines has set the basis to develop technologies that improve yield and quality aspects of agricultural products. Currently, commercial mixtures of oligosaccharines have been developed to stimulate the emission of roots in different varieties of guava (*Psidium guajava* L.) (Ramírez *et al.*, 2003). The effect in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), derived from the foliar application of two commercial mixtures of oligosaccharines in postharvest yield and quality of fruits was evaluated. Yield increases of 22 and 40%, as well as improved quality issues such as acidity, total soluble solids and firmness were revealed by the results derived from the study hereby (García-Sahagún *et al.*, 2009). An increase in the length of internodes, stalks number and quality of juice, expressed in Brix degrees was revealed by studies performed in sugar cane (*Saccharum officinarum* L.) treated with pectic oligomers (Mariña-de la Huerta *et al.*, 2005). Recently, a method to enhance the color of Flame Seedless and Red Globe table grape varieties was developed by Martínez-Téllez and Vargas-Arispuro (2010) from the exogenous application of 3-20 DP OGAs. Color is a fundamental aspect of quality in red fruits and the results are attributed to a possible increase in anthocyanins, which are compounds from the secondary metabolism that provide color to fruits and flowers in shades from red to purple. A possible explanation is that OGAs increase the level of ethylene in fruit (Table 1), which at the same time over-regulates genes related with anthocyanin synthesis such as chalcone synthase, flavanone 3-



Cuadro I. Actividad biológica de los  $\alpha$ -1,4-oligogalacturonidos en plantas.

Table I. Biological activity of the  $\alpha$ -1, 4-oligogalacturonides in plants.

Actividad	GP	Organismo	Referencia
<i>Respuesta de defensa</i>			
Síntesis de fitoalexinas	8-13	Soya	Davis et al., 1986
	3-12	Soya	Komae et al., 1990
	$\geq 3$	Perejil	Davis y Hahlbrock, 1987
	9-15	Frijol	Dixon, 1986; Tepper y Anderson, 1990
Aumento en actividad de PAL	>9	Zanahoria	Messiaen et al., 1993
	9-15	Frijol	Dixon, 1986; Tepper y Anderson, 1990
Sobrerregulación de CHS	9-15	Frijol	Tepper y Anderson, 1990
Aumento en actividad de $\beta$ -1,3-glucanasa	$\geq 3$	Perejil	Davis y Hahlbrock, 1987
Síntesis de lignina	8-11	Pepino	Robertsen, 1986
	9-15	Frijol	Tepper y Anderson, 1990
Síntesis de inhibidores de proteasas	2-3	Tomate	Moloshok et al., 1992
<i>Desarrollo y crecimiento</i>			
Incremento de etileno	5-19	Tomate	Brecht y Huber, 1998
	5-19	Pera	Campbell y Labavitch, 1991b
Incremento del crecimiento del tallo	>8	Chicharo	Branca et al., 1988
Formación de flores	10-14	Tabaco	Eberhard et al., 1989; Marfa et al., 1991

GP = Grado de polimerización; PAL = fenilalanina amonio-liasa; CHS = Chalcona sintasa.

los oligosacáridos pécticos. Osorio *et al.* (2008) obtuvieron fresas genéticamente modificadas para producir OGAs con un grado de esterificación menor al del fruto silvestre *Fragaria vesca*, y encontraron que estos aumentan la resistencia a la infección por *Botrytis cinerea* en el fruto transgénico, mediante la activación de la vía del ácido salicílico.

**Aplicación de los OGAs en la agricultura.** El conocimiento de los fenómenos genéticos, bioquímicos y fisiológicos que ocurren en la célula vegetal tras la interacción con las oligosacarininas ha establecido las bases para desarrollar tecnologías que mejoren rendimientos y aspectos de calidad de productos agrícolas. Actualmente existen mezclas comerciales de oligosacarininas que estimulan la emisión de raíces en distintas variedades de guayabo (*Psidium guajava* L.) (Ramirez *et al.*, 2003). En tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), se evaluó el efecto de la aplicación foliar de dos mezclas comerciales de oligosacarininas en el rendimiento y calidad postcosecha de los frutos. Los resultados indicaron incrementos en el rendimiento del 22 y 40 %, además mejoraron aspectos de calidad como la acidez titulable, sólidos solubles totales y firmeza (García-Sahagún *et al.*, 2009). Estudios en caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) tratada con oligómeros pécticos revelaron un aumento en el largo del entrenudo, número de tallos y calidad del jugo, expresado en grados Brix (Mariña-de la Huerta *et al.*, 2005). Recientemente Martínez-Téllez y Vargas-Arispuro (2010) desarrollaron un método para aumentar la coloración de uva de mesa de las variedades Flame Seedless y Red Globe a partir de la aplicación exógena de OGAs de 3-20 GP. El color es un aspecto fundamental de calidad en frutos rojos y los resultados se atribuyen a un posible incremento del contenido de antocianinas; compuestos del metabolismo secundario que brindan color en frutos y flores de tonos rojo a

hydroxylase and UDP glucose flavonoid 3-glucosyl transferase (El-Kereamy *et al.*, 2003).

## CONCLUSIONS

Diverse genetic, biochemical and physiological effects on plant tissues are generated by the compounds from the cell wall of plants and fungi. Some of the reactions are general while others display high specificity, such as stimulating the synthesis of a secondary metabolite. Thus, the oligosaccharines elicitor capacity is of great interest because its potential to improve crop yields is perceived through the early and timely activation of protective mechanisms in crops. Furthermore, it could improve quality parameters like color and increase the systemic acquired resistance in plants, as an alternative to the use of agrochemicals. Although, the relationship between the physicochemical characteristics of the oligosaccharines with the type of stimulus and plant species still needs to be established.

**Acknowledgements.** To Marisol Ochoa Villarreal for her suggestions and revision of the article, and to Francisco Soto Cordova for his support in formatting of this manuscript.

## LITERATURA CITADA

- Abram, A.P., e Higuera, I. 2004. Generalidades. pp. 26-39. In: A.P. Abram (ed.). Quitina y Quitosano: obtención, caracterización y aplicaciones. Pontificia Universidad Católica del Perú, Fondo Editorial. Perú. 312 p.
- Agrios, G.N. 2005. Plant Pathology. Fifth edition. Academic Press. New York, USA. 177 p.
- Ayers, A.R., Ebel, J., Finelli, F., Berger, N., and Albersheim, P. 1976. Host-pathogen interactions: IX. Quantitative assays of elicitor activity and characterization of the elicitor present in the extracellular medium of cultures of *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. Plant Physiology

púrpura. Una posible explicación es que los OGAs aumentan el nivel de etileno en frutos (Cuadro I), lo que a su vez sobrerregula genes relacionados con la síntesis de antocianinas como chalcona sintasa, flavonona 3-hidroxilasa y UDP glucosa flavonoide-3-glucosil transferasa (El-Kereamy *et al.*, 2003).

## CONCLUSIONES

Los compuestos derivados de la pared celular de plantas y hongos generan efectos genéticos, bioquímicos y fisiológicos diversos en tejidos vegetales. Algunas reacciones son generales mientras que otras exhiben alta especificidad, como estimular la síntesis de algún metabolito secundario. Por tal motivo la capacidad elicitora de las oligosacarinas es de gran interés, ya que se percibe su potencial para mejorar los rendimientos agrícolas a través de la activación temprana y oportuna de mecanismos de protección en los cultivos. Además, se podrían mejorar parámetros de calidad como el color y aumentar la resistencia sistémica adquirida en plantas; como la alternativa a la aplicación de agroquímicos. Sin embargo, se requiere establecer claramente la relación entre las características fisicoquímicas de las oligosacarinas con el tipo de estímulo y la especie vegetal.

**Agradecimientos.** A la M.C. Marisol Ochoa Villarreal por sus sugerencias y revisión del artículo, y al Q.B. Francisco Soto Cordova por su apoyo en el formateo del manuscrito.

57:751-759.

- Aziz, A., Gauthier, A., Bézier, A., Poinssot, B., Joubert, J.M., Pugin, A., Heyraud, A., and Baillieul, F. 2007. Elicitor and resistance-inducing activities of  $\beta$ -1,4 cellodextrins in grapevine, comparison with  $\beta$ -1,3 glucans and  $\alpha$ -1,4 oligogalacturonides. *Journal of Experimental Botany* 58:1463-1472.
- Aziz, A., Heyraud, A., and Lambert, B. 2004. Oligogalacturonide signal transduction, induction of defense-related responses and protection of grapevine against *Botrytis cinerea*. *Planta* 218:767-774.
- Balandrán-Quintana, R.R., Mendoza-Wilson, A.M., Alvarez-Manilla, G., Bergmann, C.W., Vargas-Arispuro, I., and Martínez-Téllez, M.A. 2002. Effect of pectic oligomers on physiological responses of chilling injury in discs excised from zucchini (*Cucurbita pepo* L.). *Biochemical and Biophysical Research Communications* 290:577-584.
- Bauer, W.D., Talmadge, K.W., Keegstra, K., and Albersheim, P. 1973. The structure of plant cell walls; II. The hemicellulose of the walls of suspension-cultured sycamore cells. *Plant Physiology* 51:174-187.
- Bellincampi, D., Salvi, G., De Lorenzo, G., Cervone, F., Marfa, V., Eberhard, S., Darvill, A., and Albersheim, P. 1993. Oligogalacturonides inhibit the formation of roots on tobacco explants. *The Plant Journal* 4:207-213.
- Bhandal, I.S., and Paxton, J.D. 1991. Phytoalexin biosynthesis induced by the fungal glucan polytran L in soybean, pea, and sweet pepper tissues. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 39:2156-2157.
- Bradley, D.J., Kjellbom, P., and Lamb, C.J. 1992. Elicitor- and wound-induced oxidative cross-linking of a proline-rich plant cell wall protein: a novel, rapid defense response. *Cell* 70:21-30.
- Branca, C., De Lorenzo, G., and Cervone, F. 1988. Competitive inhibition of the auxin-induced elongation by  $\alpha$ -D-oligogalacturonides in pea stem segments. *Physiologia Plantarum* 72:499-504.
- Brecht, J.K., and Huber, D.J. 1988. Products released from enzymically active cell wall stimulate ethylene production and ripening in preclimacteric tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit. *Plant Physiology* 88:1037-1041.
- Bruce, R.J., and 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.
- Brutus, A., Sicilia, F., Macone, A., Cervone, F., and De Lorenzo, G. 2010. A domain swap approach reveals a role of the plant wall-associated kinase 1 (WAK1) as a receptor of oligogalacturonides. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:9452-9457.
- Buchel, A.S., and Linthorst, H.J.M. 1999. PR-1: A group of plant proteins induced upon pathogen infection. pp. 21-47. In: S.K. Datta, and S. Muthukrishnan (eds.). *Pathogenesis-related proteins in plants*. CRC Press. Boca Raton, Florida, USA. 291 p.
- Cabrera, J.C., Boland, A., Messiaen, J., Cambier, P., and Van Cutsem, P. 2008. Egg box conformation of oligogalacturonides: The time-dependent stabilization of the elicitor-active conformation increases its biological activity. *Glycobiology* 18:473-482.
- Camarena-Gutiérrez, C. y De la Torre-Almaráz, R. 2007. Resistencia sistémica adquirida en plantas: estado actual. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 13:157-162.
- Campbell, A.D., and Labavitch, J.M. 1991a. Induction and regulation of ethylene biosynthesis and ripening by pectic oligomers in tomato pericarp discs. *Plant Physiology* 97:706-713.
- Campbell, A.D., and Labavitch, J.M. 1991b. Induction and regulation of ethylene biosynthesis by pectic oligomers in cultured pear cells. *Plant Physiology* 97:699-705.
- Chang, C., and Meyerowitz, E.M. 1995. The ethylene hormone response in *Arabidopsis*: A eukaryotic two-component signaling system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92:4129-4133.
- Chanliaud, E., Burrows, K., Jeronimidis, G., and Gidley, M. 2002. Mechanical properties of primary plant cell wall analogues. *Planta* 215:989-996.
- Chou, J., and Huang, Y. 2010. Differential expression of thaumatin-like proteins in sorghum infested with greenbugs. *Zeitschrift Fur Naturforschung* 65:271-276.
- Cline, K., Wade, W., and Albersheim, P. 1978. Host-pathogen interactions: XV. Fungal glucans which elicit phytoalexin accumulation in soybean also elicit the accumulation of phytoalexins in other plants. *Plant Physiology* 62:918-921.
- Cutillas-Iturbide, A., Fulton, D.C., Fry, S.C., and Lorences, E.P. 1998. Xyloglucan-derived oligosaccharides induce

- ethylene synthesis in permission (*Diospyros kaki* L.) fruit. *Journal of Experimental Botany* 4:701-706.
- Davis, K.R., Darvill, A.G., Albersheim, P., and Dell, A. 1986. Host-pathogen interactions: XXIX. Oligogalacturonides released from sodium polypectate by endopolygalacturonic acid lyase are elicitors of phytoalexins in soybean. *Plant Physiology* 80:568-577.
- Davis, K.R., and Hahlbrock, K. 1987. Induction of defense responses in cultured parsley cells by plant cell wall fragments. *Plant Physiology* 85:1286-1290.
- Dixon, R.A. 1986. The phytoalexin response: elicitation, signalling and control of host gene expression. *Biological Reviews* 61:239-291.
- Dixon, R.A., and Lamb, C.J. 1990. Molecular communication in interactions between plants and microbial pathogens. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41:339-67.
- Dmitriev, A., Djatsok, J., and Grodzinsky, D. 1996. The role of Ca<sup>2+</sup> in elicitation of phytoalexin synthesis in cell culture of onion (*Allium cepa* L.). *Plant Cell Reports* 15:945-948.
- Eberhard, S., Doubrava, N., Marf, V., Mohnen, D., Southwick, A., Darvill, A., and Albersheim, P. 1989. Pectic cell wall fragments regulate tobacco thin-cell-layer explant morphogenesis. *The Plant Cell* 1:747-755.
- El-Kereamy, A., Chervin, C., Roustan, J-P., Cheynier, V., Souquet, J-M., Moutounet, M., Raynal, J., Ford, C., Latché, A., Pech, J-C., and Bouzayen, M. 2003. Exogenous ethylene stimulates the long-term expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in grape berries. *Physiologia Plantarum* 119:175-182.
- Etzler, M.E. 1998. Oligosaccharide Signaling of Plant Cells. *Journal of Cellular Biochemistry Supplements* 30:123-128.
- Falcón-Rodríguez, A.B., Cabrera, J.C., Ortega, E., and Martínez-Téllez, M.A. 2009. Concentration and physicochemical properties of chitosan derivatives determine the induction of defense responses in roots and leaves of tobacco (*Nicotiana tabacum*) plants. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences* 4:192-200.
- Faragher, J.D., and Brohier, R.L. 1984. Anthocyanin accumulation in apple skin during ripening: regulation by ethylene and phenylalanine ammonia-lyase. *Scientia Horticulturae* 22:89-96.
- Farkas, V., and Maclachlan, G. 1988. Stimulation of pea 1,4- $\beta$ -glucanase activity by oligosaccharides derived from xyloglucan. *Carbohydrate Research* 184:213-219.
- Fry, S. 2004. Primary cell wall metabolism: Tracking the careers of wall polymers in living plant cells. *New Phytologist* 161:641-675.
- Fry, S.C., Aldington, S., Hetherington, P.R., and Aitken, J. 1993. Oligosaccharides as signals and substrates in the plant cell wall. *Plant Physiology* 103:1-5.
- García-Brugger, A., Lamotte, O., Vandelle, E., Bourque, S., Lecourieux, D., Poinssot, B., Wendehenne, D., and Pugin, A. 2006. Early signaling events induced by elicitors of plant defenses. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 19:711-724.
- García-Sahagún, M.L., Martínez-Juárez, V., Avendaño-López, A.N., Padilla-Sahagún M.C. e Izquierdo-Oviedo, H. 2009. Acción de oligosacáridos en el rendimiento y calidad de tomate. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32:295-301.
- Gouget, A., Senchou, V., Govers, F., Sanson, A., Barre, A., Rougé, P., Pont-Lezica, R., and Canut, H. 2006. Lectin receptor kinases participate in protein-protein interactions to mediate plasma membrane-cell wall adhesions in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 140:81-90.
- Hadwiger, L.A., Ogawa, T., and Kuyama, H. 1994. Chitosan polymer sizes effective in inducing phytoalexin accumulation and fungal suppression are verified with synthesized oligomers. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 7:531-553.
- Hahn, M.G. 1996. Microbial elicitors and their receptors in plantas. *Annual Review of Phytopathology* 34:387-412.
- Hématy, K., Cherk, C., and Somerville, S. 2009. Host-pathogen warfare at the plant cell wall. *Current Opinion in Plant Biology* 12:406-413.
- Kaida, R., Sugawara, S., Negoro, K., Maki, H., Hayashi, T., and Kaneko, T.S. 2010. Acceleration of cell growth by xyloglucan oligosaccharides in suspension-cultured tobacco cells. *Molecular Plant* 3:549-554.
- Kaku, H., Nishizawa, Y., Ishii-Minami, N., Akimoto-Tomiya, C., Dohmae, N., Takio, K., Minami, E., and Shibuya, N. 2006. Plant cells recognize chitin fragments for defense signaling through a plasma membrane receptor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:11086-11091.
- Keen, N.T. 1975. Specific elicitors of plant phytoalexin production: determinants of race specificity in pathogens. *Science* 187:74-75.
- Kobayashi, A., Tai, A., Kanzaki, H., and Kawazu, K. 1993. Elicitor-active oligosaccharides from algal laminaran stimulate the production of antifungal compounds in alfalfa. *Zeitschrift Fur Naturforschung* 48:575-579.
- Komae, K., Komae, A., and Misaki, A. 1990. A 4,5-unsaturated low molecular oligogalacturonide as a potent phytoalexin-elicitor isolated from polygalacturonide of *Ficus awkeotsang*. *Agricultural and Biological Chemistry* 54:1477-1484.
- Kooiman, P. 1961. The constitution of *Tamarindus-amyloid*. *Recueil des Travaux Chimiques des Pays-Bas* 80:849-865.
- Maclachlan, G., and Brady, C. 1992. Multiple forms of 1,4- $\beta$  glucanase in ripening tomato fruits include a xyloglucanase activatable by xyloglucan oligosaccharides. *Australian Journal of Plant Physiology* 19:137-146.
- Marfa, V., Gollin, D.J., Eberhard, S., Mohnen, D., Darvill, A., and Albersheim, P. 1991. Oligogalacturonides are able to induce flowers to form on tobacco explants. *The Plant Journal* 1:217-225.
- Mariña-de la Huerta, C., Fernández, L., Saborit, M., Castillo P. y Nieto, M. 2005. Comportamiento de la planta de caña de azúcar tratada con ENERPLANT cultivada en suelos vertisoles. *Revista Electrónica Granma Ciencia* 9:1-6.
- Martínez-Téllez, M.A. and Vargas-Arispuro, I. 2010. Method for controlling colouration in table grapes based on oligogalacturonides. *Patente Internacional WO/2010/044649*.

- <http://www.wipo.int/pctdb/en/wo.jsp?WO=2010044649>
- McDougall, G.J., and Fry, S.C. 1990. Xyloglucan oligosaccharides promote growth and activate cellulose. Evidence for a role of cellulose in cell expansion. *Plant Physiology* 93:1042-1048.
- Melotto, E., Greve, L.C., and Labavitch, J.M. 1994. Cell-wall metabolism in ripening fruit: VII. Biologically-active pectin oligomers in ripening tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruits. *Plant Physiology* 106:575-581.
- Mert-Türk, F. 2002. Phytoalexins: Defence or just response to stress? *Journal of Cell and Molecular Biology* 1:1-6.
- Messiaen, J., Read, N.D., Van Cutsem, P., and Trewavas, A.J. 1993. Cell wall oligogalacturonides increase cytosolic free calcium in carrot protoplasts. *Journal of Cell Science* 104:365-371.
- Messiaen, J., and Van Cutsem, P. 1994. Pectic signal transduction in carrot cells: Membrane, cytosolic and nuclear responses induced by oligogalacturonides. *Plant and Cell Physiology* 35:677-689.
- Millet, Y.A., Danna, C.H., Clay, N.K., Songnuan, W., Simon, M.D., Werck-Reichhart, D., and Ausubel, F.M. 2010. Innate immune responses activated in *Arabidopsis* roots by microbe-associated molecular patterns. *The Plant Cell* 22:973-990.
- Mithöfer, A., Fliegmann, J., Daxberger, A., Ebel, C., Neuhaus-Url, G., Bhagwat, A.A., Keister, D.L., and Ebel, J. 2001. Induction of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis by L-glucan elicitors in soybean is independent of cytosolic calcium transients. *FEBS Letters* 508:191-195.
- Miya, A., Albert, P., Shinya, T., Desaki, Y., Ichimura, K., Shirasu, K., Narusaka, Y., Kawakami, N., Kaku, H., and Shibuya, N. 2007. CERK1 a LysM receptor kinase is essential for chitin elicitor signaling in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:19613-19618.
- Moloshok, T., Pearce, G., and Ryan, C.A. 1992. Oligouronide signaling of proteinase inhibitor genes in plants: structure activity relationships of di- and trigalacturonic acids and their derivatives. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 294:731-734.
- Norman, C., Vidal, S., and Palva, E.T. 1999. Oligogalacturonide-mediated induction of a gene involved in jasmonic acid synthesis in response to the cell-wall-degrading enzymes of the plant pathogen *Erwinia carotovora*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 12:640-644.
- O'Donnell, P.J., Calvert, C., Atzorn, R., Wasternack, C., Leyser, H.M.O., and Bowles, D.J. 1996. Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. *Science* 274:1914-1917.
- Osorio, S., Castillejo, C., Quesada, M.A., Medina-Escobar, N., Brownsey, G.J., Suau, R., Heredia, A., Botella, M.A., and Valpuesta, V. 2008. Partial demethylation of oligogalacturonides by pectin methyl esterase 1 is required for eliciting defence responses in wild strawberry (*Fragaria vesca*). *The Plant Journal* 54:43-55.
- Pagel, W., and Heitefuss, R. 1990. Enzyme activities in soft rot pathogenesis of potato tubers: effects of calcium, pH, and degree of pectin esterification on the activities of polygalacturonase and pectate lyase. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 37:9-25.
- Peña-Cortes, H., Sanchez-Serrano, J., Rocha-Sosa, M., and Willmitzer, L. 1988. Systemic induction of proteinase-inhibitor-II gene expression in potato plants by wounding. *Planta* 174:84-89.
- Perkovskaya, G.Y., Kravchuk, Z.N., Grodzinsky, D.M., and Dmitriev, A.P. 2004. Induction of reactive oxygen species and phytoalexins in onion (*Allium cepa*) cell culture by biotic elicitors derived from the fungus *Botrytis cinerea*. *Russian Journal of Plant Physiology* 51:609-614.
- Ramírez, A., Cruz, N. y Franchialfaro, O. 2003. Uso de bioestimuladores en la reproducción de guayaba (*Psidium guajava* L.) mediante el enraizamiento de esquejes. *Cultivos Tropicales* 24:59-63.
- Robertsen, B. 1986. Elicitors of the production of lignin-like compounds in cucumber hypocotyls. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 28:137-148.
- Silipo, A., Erbs, G., Shinya, T., Dow, J.M., Parrilli, M., Lanzetta, R., Shibuya, N., Newman, M.A., and Molinaro, A. 2010. Glycoconjugates as elicitors or suppressors of plant innate immunity. *Glycobiology* 20:406-419.
- Simpson, S.D., Ashford, D.A., Harvey, D.J., and Bowles, D.J. 1998. Short chain oligogalacturonides induce ethylene production and expression of the gene encoding aminocyclopropane 1-carboxylic acid oxidase in tomato plants. *Glycobiology* 8:579-583.
- Tepper, C.S., and Anderson, A.J. 1990. Interactions between pectic fragments and extracellular components from the fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 36:147-158.
- Thain, J.F., Grubb, I.R., and Wildon, D.C. 1990. Oligosaccharides that induce proteinase inhibitor activity in tomato plants cause depolarization of tomato leaf cells. *Plant, Cell & Environment* 13:569-574.
- Vorwerk, S., Somerville, S., and Somerville, C. 2004. The role of plant cell wall polysaccharide composition in disease resistance. *Trends in Plant Sciences* 9:203-209.
- Walker-Simmons, M., Jin, D., West, C.A., Hadwiger, L., and Ryan, C.A. 1984. Comparison of proteinase inhibitor-inducing activities and phytoalexin elicitor activities of a pure fungal endopolygalacturonase, pectic fragments, and chitosan. *Plant Physiology* 76:833-836.
- William, G., McCartney, L., Mackie, W., and Knox, P. 2001. Pectin: Cell biology and prospects for functional analysis. *Plant Molecular Biology* 47:9-27.
- Yamaguchi, T., Yamada, A., Hong, N., Ogawa, T., and Ishii, T. 2000. Differences in the recognition of glucan elicitor signals between rice and soybean:  $\beta$ -glucan fragments from the rice blast disease fungus *Pyricularia oryzae* that elicit phytoalexin biosynthesis in suspension-cultured rice cells. *The Plant Cell* 12:817-826.
- Yoshikawa, M., Yamaoka, N., and Takeuchi, Y. 1993. Elicitors: their significance and primary modes of action in the induction of plant defense reactions. *Plant and Cell Physiology* 34:1163-73.