

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA**



**ROL DE LAS FITOHORMONAS PARA MEJORAR LA TOLERANCIA AL
ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS.**

POR

JORGE ERNESTO CLAUDIO BAEZA ARANZAEZ

**MEMORIA PRESENTADA A LA
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
PARA OPTAR AL TÍTULO DE
INGENIERO AGRÓNOMO.**

**CONCEPCIÓN, CHILE
2023**

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**ROL DE LAS FITOHORMONAS PARA MEJORAR LA TOLERANCIA AL
ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS.**

POR

JORGE ERNESTO CLAUDIO BAEZA ARANZAEZ

**MEMORIA PRESENTADA A LA
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
PARA OPTAR AL TÍTULO DE
INGENIERO AGRÓNOMO.**

**CONCEPCIÓN, CHILE
2023**

Aprobada por:

Profesor Asociada, María Dolores López B.
Licenciada en Química, Dr.

Guía

Juan Gabriel Pérez Pérez
Ingeniero Agrónomo Dr.,
Instituto Valenciano de Investigaciones
Agrarias.

Profesor Asociado, Mauricio Schoebitz C.
Ing. Agrónomo, Dr.

Asesor

Profesor Asociado, Richard Bastías I.
Ing. Agrónomo, Mg., PhD.

Asesor

Profesor Asociado, Guillermo Wells M.
Ing. Agrónomo, Mg. Cs.

Decano

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
RESUMEN.....	1
SUMMARY.....	1
INTRODUCCION.....	2
DESARROLLO Y DISCUSIÓN.....	11
Capítulo I. Ácido abscísico, etileno, jasmonatos y salicilatos y su rol en el estrés hídrico.....	11
Capítulo II. Giberelinas, auxinas y citoquininas	14
Capitulo III. Otras fitohormonas: Brasinoesteroides y estrigolactonas.....	16
CONCLUSIONES.....	17
REFERENCIAS.....	18

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

	Página
Figura 1 Esquema de fijación de carbono en condiciones normales.....	3
Figura 2 Esquema de la fijación del carbono bajo estrés hídrico.....	4
Figura 3 Modelo del papel de los factores de señalización en el cierre estomático y la señalización retrógrada durante el estrés hídrico.....	10
Tabla 1 Efecto de diferentes tratamientos de riego sobre el rendimiento, el peso del grano, el peso del fruto, la relación grano/fruto, el contenido de α -tocoferol en el grano y la productividad del agua (WP) en <i>Corylus avellana</i> L.....	6
Tabla 2 Tipos de osmolitos y su función en plantas.....	8
Tabla 3 Ejemplo de estrés oxidativos de cultivos sometidos a distintos tratamientos de sequía.....	9

ROL DE LAS FITOHORMONAS PARA MEJORAR LA TOLERANCIA AL ESTRÉS HÍDRICO EN PLANTAS.

THE ROLE OF PHYTOHORMONES TO ENHANCE THE DROUGHT STRESS TOLERANCE OF PLANTS.

Palabras clave: auxinas, etileno, estrés abiótico, ácido abscísico, ácido jasmónico

RESUMEN

El cambio climático presenta una serie de problemáticas para la agricultura siendo uno de los problemas más significativos la disminución de precipitaciones en distintas partes del mundo y la escasez de agua que afecta negativamente a los cultivos. Con el fin de entender lo que sucede a nivel hormonal y cómo las plantas responden a esta situación, se realizó un análisis bibliográfico desde el 2018 a la actualidad. Las fitohormonas, entre las que se encuentran el ácido jasmónico, abscísico, salicílico y giberélico, además de etileno, auxinas, entre otras, presentan diferentes vías de activación para hacer frente a esta situación de estrés. Inducen el engrosamiento de la pared celular y la cutícula, alteran la morfología de la raíz y la hoja minimizando el estrés oxidativo, la pérdida de agua y otros efectos adversos de la sequía. A nivel radicular se observa un aumento de auxinas como el ácido indolacético (AIA) que estimula la síntesis de ciertos metabolitos secundarios para eliminar especies reactivas de oxígeno (ROS) y provocar el cierre de estomas evitando la pérdida de agua. Otras fitohormonas como el ácido jasmónico y abscísico también actúan como reguladores del cierre estomático. En esta revisión se presentan diferente señalización hormonal que facilita la comunicación a distintos niveles de la planta y coordina las actividades para mejorar la tolerancia bajo estrés hídrico, jugando un papel clave para la seguridad alimentaria.

SUMMARY

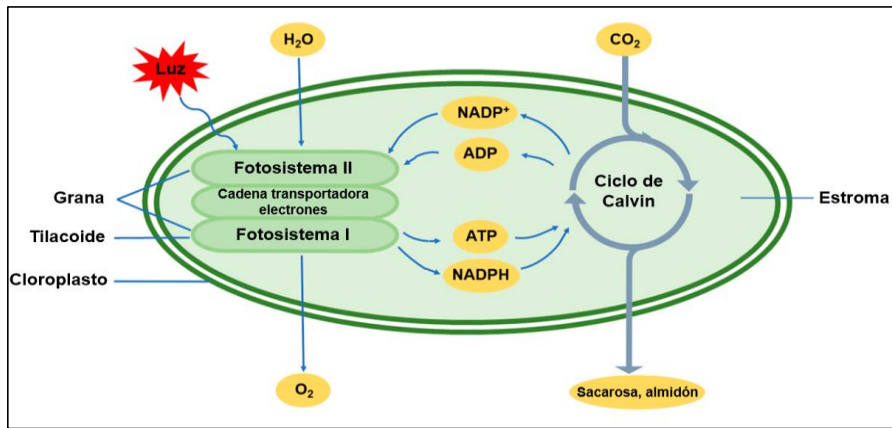
Climate change presents different problems for agriculture being one of the most important the decrease in rainfall in different parts of the world and the scarcity of water that negatively affects crops. In order to understand what happens at the hormonal level and how plants respond to this situation, a bibliographic analysis was carried out from 2018 to the present. Phytohormones, among which are jasmonic, abscisic, salicylic, and gibberellic acids, as well as ethylene, auxins, among others, present different activation pathways to deal with this stress situation. They induce thickening of the cell wall and cuticle, alter root and leaf morphology, minimizing oxidative stress, water loss, and other adverse effects of drought. At the root level, an increase in auxins such as indoleacetic acid (IAA) is observed, which stimulates the synthesis of certain secondary metabolites to eliminate reactive oxygen species (ROS) and cause stomatal closure to avoid water loss. Other phytohormones such as jasmonic and abscisic acids also act as regulators of stomatal closure. This review presents different hormonal signaling that facilitates communication at different levels of the plant and coordinates activities to improve tolerance under water stress, playing a key role for food safety.

INTRODUCCION

La sequía es uno de los problemas más complejos a nivel mundial para la agricultura y la seguridad alimentaria (Rojas, 2020). Chile no está fuera de estos eventos de sequía y en la zona centro sur han ocurrido sucesos por más de 10 años, denominándose mega-sequía (Garreaud *et al.*, 2020). Esta ha provocado un aumento de la temperatura ambiental desencadenando una mayor demanda hídrica de los cultivos por aumento de evapotranspiración y falta de lluvia (Naumann *et al.*, 2018). Además, la sequía u otras situaciones de estrés hídrico desencadenan una serie de respuestas en los cultivos que pueden ir en desmedro de su producción y/o correcto funcionamiento metabólico. Dentro de la capacidad de adaptación, las plantas activan mecanismos bioquímicos y fisiológicos, desencadenando cambios microbiológicos en el suelo, que les ayuda a desarrollar estrategias para mitigar los efectos ocasionados por estrés hídrico (Xie *et al.*, 2019).

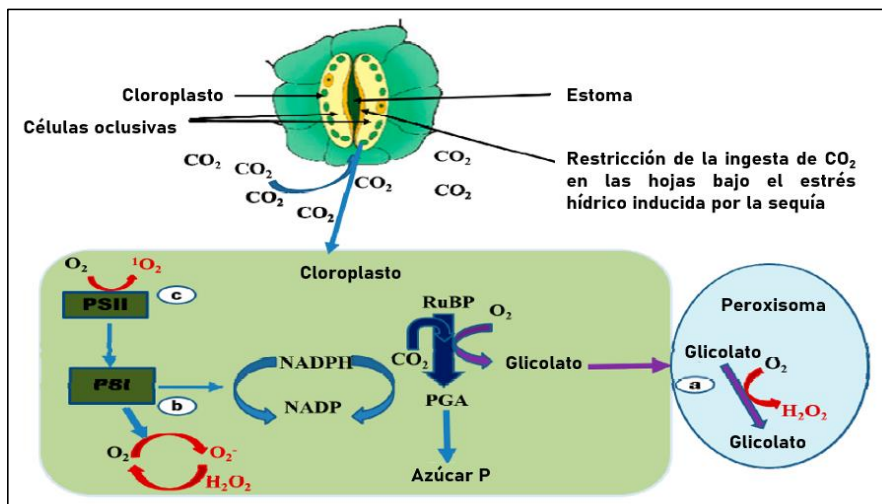
Las relaciones hídricas de las plantas afectan a los procesos fisiológicos. El agua de las plantas, en su camino desde el suelo a la atmósfera, es absorbida por la raíz, luego fluye por el xilema, se evapora en los espacios intercelulares del mesófilo, y finalmente difunde como vapor de agua a la atmósfera, especialmente a través de los poros estomáticos que en alto número perforan la epidermis. La cantidad de agua que fluye a través de la planta o circula por unidad de superficie de cultivo depende de la oferta de agua del suelo, de las características estructurales y funcionales de la planta o el cultivo, y de las condiciones atmosféricas. El estado hídrico de la planta dependerá del balance entre el agua que la planta absorbe del suelo y la que pierde por transpiración. En el interior de la planta, el potencial hídrico es elevado en las raíces y disminuye progresivamente en el tallo, fundamentalmente por una disminución en el potencial de presión hidrostática generado por la evaporación del agua en las hojas. Estas relaciones hídricas impactan directamente en la fotosíntesis (McCully, 1999; Schweiger *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2017). En condiciones normales la fijación del carbono se describe como se observa en la Figura 1, sin embargo, bajo estrés hídrico, se desencadena un desequilibrio en la fijación de carbono durante la actividad fotosintética (Figura 2), ya que ocurre un cierre estomático, generando un cambio en el potencial osmótico e interrumpiendo el mecanismo fotosintético de las plantas. Con ello se generan especies reactivas de oxígeno (ROS), como el oxígeno singlete (1O_2) en el fotosistema II y el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) junto con el superóxido (O_2^-) en el fotosistema I causando daño celular por oxidación de las proteínas (Asada, 2006; Noctor *et al.*, 2014; Pinheiro & Chaves, 2011).

Figura 1. Esquema de fijación de carbono en condiciones normales



Fuente: Adaptado de (Gan *et al.*, 2019)

Figura 2. Esquema de la fijación del carbono bajo estrés hídrico.



Fuente: Adaptado de (Ojuederie *et al.*, 2019)

La escasez de agua reduce la actividad fotosintética, reduciendo el área foliar, cerrando los estomas y disminuyendo la eficiencia de la fijación del carbono (Hemati *et al.*, 2022). Por tanto, el impacto fisiológico más importante del estrés hídrico en plantas es la limitación de la fotosíntesis.

En estudios realizados en rosa de Damasco (*Rosa damascena*) se comparó el impacto de los tratamientos de sequía con la tasa de fotosíntesis neta, tasa de transpiración, conductancia estomática, eficiencia instantánea en el uso del agua, temperatura interna del agua en la hoja y de las hojas maduras completamente expandidas. En sequía leve (50 % de capacidad de campo (CC)) se observó una reducción del 31 % en la fotosíntesis, del 19 % en la conductancia estomática y de un 65 % en la eficiencia instantánea en el uso del agua, aumentando la tasa de transpiración dos veces. La sequía severa (25 % de capacidad de campo) obtuvo resultados aún más pronunciados, reduciendo la fotosíntesis en un 55 % y la conductancia estomática en un 36 %, en relación con las plantas bien regadas (Al-Yasi *et al.*, 2020).

Por otro lado, como se ha señalado anteriormente, la clorofila puede reflejar el estado de crecimiento de las plantas y el grado de estrés, ya que es el pigmento más importante y eficaz en la fotosíntesis (Yang *et al.*, 2021). Se ha comprobado que la degradación de las moléculas de clorofila se acelera con el estrés por sequía, siendo esta degradación mucho mayor en las células mesófilas que en células o vainas vasculares en plantas C4 como el maíz (Hemati *et al.*, 2022). En cultivares de trigo susceptibles a estrés hídrico el nivel de clorofila disminuye significativamente en condiciones de sequía, mientras que el contenido de clorofila de los cultivares de trigo resistentes se mantiene (Zaefyzadeh *et al.*, 2009). En plántulas de alcornoque chino (*Quercus variabilis*), los contenidos de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), carotenoides (Car) y clorofila total disminuyeron significativamente al 40 % y al 20 % de la capacidad de campo, a pesar de que no hubo cambios significativos en las relaciones Chl *a*/Chl *b* y Car/Chl (Wu *et al.*, 2013).

Además de los efectos descritos, es importante mencionar que la sequía suele ir acompañada con altas temperaturas, afectando y dificultando el crecimiento de los cultivos. En un estudio previo en maíz (*Zea mays*) donde se combinaba sequía y estrés térmico, se observó una reducción significativa tanto de la altura de la planta como de su peso fresco y del peso seco de los brotes, además del diámetro del tallo y área foliar (Hussain *et al.*, 2019).

En otro estudio previo realizado en huertos de frutales de *Corylus avellana* L., sometidos a distintos tratamientos de riego, se pudo apreciar una disminución significativa en el rendimiento, peso del grano y peso del fruto entre el tratamiento de mayor riego versus el de menor (Tabla 1).

Tabla 1. Efecto de diferentes tratamientos de riego sobre el rendimiento, el peso del grano, el peso del fruto, la relación grano/fruto, el contenido de α -tocoferol en el grano y la productividad del agua (WP) en *Corylus avellana* L.

T	Rendimiento (kg árbol ⁻¹)		Peso grano (g)		Peso fruto (g)		Grano/Fruto (%)	α - tocoferol (μ g ⁻¹)	WP (kg m ⁻³)	
T1	8,1	a	1,52	a	3,32	a	44,5	392,3	0,51	c
T2	8,0	ab	1,46	ab	3,25	ab	42,2	418,1	0,68	b
T3	7,8	ab	1,41	b	3,14	ab	41,6	409,2	0,76	ab
T4	7,5	b	1,37	b	3,04	b	42,6	428,8	0,86	a

T1 (control), fueron regadas con el 100 % de la evapotranspiración real con un potencial hídrico del tallo de $>-0,7$ MPa, T2, T3 y T4 se regaron cuando el potencial alcanzó los $-1,0$, $-1,3$ y $-1,7$ MPa, respectivamente. (T: tratamiento). Fuente: Adaptado de (Ortega-Farías *et al.*, 2020).

El crecimiento radicular en las plantas también se ve afectado por estrés hídrico, ya que el crecimiento de las raíces se ve favorecido sobre el de las hojas, gracias al ajuste osmótico que permite renovar el crecimiento en las raíces (Lisar *et al.*, 2012).

Un mecanismo bioquímico que ayuda a la aclimatación de las plantas en un suelo seco o salino es el ajuste osmótico. Varias células vegetales tolerantes a la sequía acumulan solutos para regular su potencial y, por tanto, bajar el potencial hídrico (ψ) durante períodos transitorios o prolongados de estrés. Esta capacidad se denomina ajuste osmótico (AO, por sus siglas en inglés) (Bhatla & Lal, 2018). El AO, es la acumulación de solutos en las células de las plantas superiores, conocidos como osmolitos, en respuesta a los déficits de agua (Turner, 2018).

Los osmoprotectores son iones inorgánicos y solutos orgánicos, que ajustan el potencial osmótico mediante el aumento o disminución de sus concentraciones y, por lo tanto, aumentan la retención de agua celular durante el estrés hídrico (Ozturk *et al.*, 2021). Esta acumulación de solutos produce una disminución del ψ en raíces,

siendo menor que el del suelo, el cual suele estar entre 1,2 a 1,8 MPa permitiendo así a la planta poder captar agua del medio (Munns *et al.*, 2020).

Los azúcares, cumplen un rol importante para el crecimiento y reguladores de la expresión génica además de funcionar como osmoprotectores durante el estrés (Iqbal & Nazar, 2015). La respuesta inicial al estrés por sequía parece estar asociada a un aumento de monosacáridos, mientras que la respuesta más tardía parece estar asociada a un aumento de fructanos (Kerepesi & Galiba, 2000).

Las plantas acumulan estas moléculas con función osmótica durante los episodios de exposición al estrés abiótico, donde también encontramos aminoácidos. Entre estos osmolitos encontramos prolina, glicina betaína y ácido gamma-aminobutírico (GABA, por sus siglas en inglés) (Tabla 2) que se han convertido en candidatos para mejorar la tolerancia al estrés (Iqbal & Nazar, 2015). La prolina es un protector de los osmolitos, siendo fundamental también para la síntesis de proteínas (Liang *et al.*, 2013). La prolina actúa como soluto compatible para proteger las células vegetales bajo estrés osmótico y actúa como chaperona molecular (Iqbal & Nazar, 2015), así como también aumenta las actividades enzimáticas (Furlan *et al.*, 2020). También se ha reportado que la prolina alivia la acidosis citoplasmática, estabiliza las proteínas, incluidas las enzimas antioxidantes, y minimiza los efectos dañinos de las ROS a través de varios mecanismos (Furlan *et al.*, 2020).

Por otro lado, glicina betaína (N,N,N-trimetilglicina) se acumula ampliamente en las plantas y otros organismos (Chen & Murata, 2002). La glicina betaína (GB) es un soluto compatible que actúa en la osmorregulación, siendo un pequeño metabolito orgánico, el cual puede desempeñar potencialmente un papel crucial en la protección eficaz contra la sal, la sequía y el estrés por temperaturas extremas (Chen y Murata, 2008, 2011; Giri, 2011). La biosíntesis de GB es inducible por el estrés y su concentración varía entre las especies vegetales, oscilando entre 40 y 400 $\mu\text{mol (g Peso seco)}^{-1}$ (Iqbal & Nazar, 2015) (Tabla 2).

Tabla 2. Tipos de osmolitos y su función en plantas.

Tipo de osmolitos	Osmolitos	Función
-------------------	-----------	---------

Aminoácidos	Prolina, alanina, glicina, glutamina, asparagina, ácido γ -aminobutírico, ácido pipercolico citrulina, ornitina	Precursores de la mayoría de los osmolitos, alivio de la acidosis citoplasmática, previene el daño de la membrana y la toxicidad iónica
Compuestos de amonio cuaternario	Glicina-betaína, β -alanina betaína, prolina betaína, colina-O-sulfato, hidroxiprolina betaína, pipercolato betaína	Protección contra el daño de la membrana, actividad enzimática, regulación de ROS desintoxicación
Sulfonio terciario compuestos	Dimetil sulfonopropionato (DMSP)	Osmoprotección, desintoxicación exceso de azufre
Azúcares	Sacarosa, trehalosa, fructosa, maltosa, ramnosa	Ajuste osmótico y en estabilización de las membranas
Alcoholes de azúcar	Pinitol, manitol, mioinositol, ononitol, sorbitol	Facilita el ajuste osmótico ajuste osmótico y actúa como moléculas de señalización

Fuente: Adaptado de (Iqbal & Nazar, 2015)

A nivel molecular, los principales marcadores de estrés oxidativo inducidos por la sequía son la peroxidación lipídica (LPO por sus siglas en inglés) medido por el contenido de malondialdehído (MDA) y la acumulación de H_2O_2 , que causan la disfunción de varios procesos celulares y fisiológicos, incluyendo la conductancia estomática, las funciones de la membrana, la eficiencia del uso del agua, la eficiencia de la carboxilación, la respiración, la fotosíntesis o la transpiración. Diferentes estudios indican un aumento del contenido de MDA y H_2O_2 bajo estrés por sequía en muchas especies de plantas, como son raps, maíz, soja, alfalfa, a, etc., que junto con otros ROS tóxicos da lugar a daños oxidativos (Tabla 3) (Hasanuzzaman *et al.*, 2020).

Estas respuestas bioquímicas al estrés hídrico han sido estudiadas, observando que existe una serie de vías que señalizan y desencadenan las respuestas al estrés (Mahmood *et al.*, 2019). Entre ellas existen compuestos y enzimas que son buenos indicadores de estrés hídrico como la señalada anteriormente prolina, o enzimas relacionadas con el estrés oxidativo como la malondialdehído, superóxido dismutasa (SOD) o catalasas, así como proteínas encargadas del transporte del

agua como las acuaporinas. Los daños en los lípidos de las membranas celulares de las plantas también son causados por la radiación UV-B en presencia de oxígeno, lo que se conoce como peroxidación lipídica la cual puede definirse midiendo el contenido de MDA, que se forma a través de la oxidación y degradación de los ácidos grasos poliinsaturados (Čermelj *et al.*, 2022). El SOD es una enzima antioxidante funcional en animales y plantas, la cual aumenta en presencia de ROS generados por estrés biótico y abiótico (Stephenie *et al.*, 2020). La actividad de la catalasa se define como la cantidad de enzima necesaria para descomponer 1 $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1}\text{ml}^{-1}$, la cual aumenta en presencia de estrés (Liu *et al.*, 2021).

Tabla 3. Ejemplo de estrés oxidativos de cultivos sometidos a distintos tratamientos de sequía.

Especies vegetales	Niveles de estrés	Indicadores de estrés oxidativo
<i>Lolium perenne</i> L.	Estrés por sequía, retención de riego, 45 d	Sequía Aumento de EL. Aumento del contenido de MDA y H_2O_2 .
<i>Lens culinaris Medik. cv. JL-3</i>	Las plántulas se expusieron al aire seco durante 4 h, 3 d	Reducción del índice de estabilidad de la membrana en un 57%. El contenido de MDA aumentó en un 36%.
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	Estrés por sequía (300 mM de d-manitol), 10 d	Estrés oxidativo acelerado por la elevada generación de ROS.
<i>Brassica napus</i> L.	Déficit de agua (60% FC), 21 d	El producto de la LPO, el MDA, se ve notablemente potenciado. El contenido de H_2O_2 se mantuvo sin cambios.
<i>Olea europaea</i> L.	Condición de déficit hídrico por retención de agua, 20 d	Aumento de la permeabilidad de la membrana celular.
<i>Oryza sativa</i> L.	Estrés osmótico (15% seguido de 20% de PEG), 7 d	Mayor acumulación de O_2^- . Aumento de la LPO, así como del contenido de TBARS.

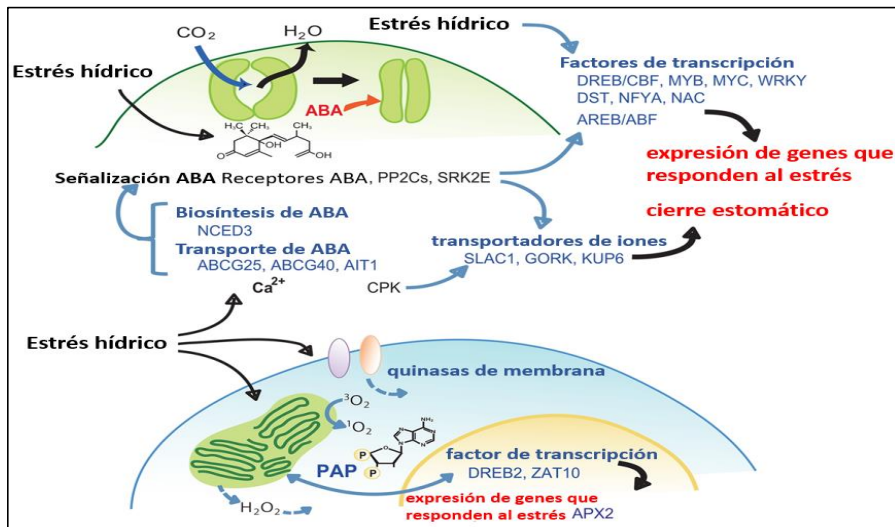
Fuente: Adaptado de (Hasanuzzaman *et al.*, 2020)

Finalmente, se debe señalar que algunas respuestas moleculares han sido bien estudiadas bajo condiciones de estrés hídrico. El ácido abscísico (ABA) endógeno en ausencia de agua desencadena una serie de respuestas fisiológicas, y el cierre estomático, que está regulado por una red de transducción de señales. Algunos

Comentado [ML1]: En esta tabla el contenido está movido

genes son clave para la biosíntesis de ABA en Arabidopsis, siendo su expresión rápidamente inducida por la sequía de una manera específica en el tejido vascular y desencadenando una cadena de acciones (Figura 3) (Osakabe *et al.*, 2014).

Figura 3. Modelo del papel de los factores de señalización en el cierre estomático y la señalización retrógrada durante el estrés hídrico.



Fuente: adaptado de (Osakabe *et al.*, 2014)

Sin embargo, además de los osmoprotectores, enzimas oxidativas y expresión génica, cabe destacar el rol de las fitohormonas para mejorar la tolerancia al estrés hídrico que será desarrollado en los siguientes capítulos.

DESARROLLO Y DISCUSIÓN

Las hormonas endógenas desempeñan un papel crucial frente al estrés abiótico y entender su rol fisiológico es clave en el desarrollo de bioestimulantes. Respuestas adecuadas durante su aplicación exógena vendrán determinadas por la hormona vegetal utilizada y su concentración, la planta o cultivo en la que se aplicará y el momento de aplicación. Entre las fitohormonas, el ácido jasmónico (JA) ácido abscísico (ABA), ácido salicílico (SA por sus siglas en inglés), ácido giberélico (GA por sus siglas en inglés), etileno (ET), auxina y citoquinina (CK por sus siglas en

inglés) ven alteradas su síntesis (Ullah *et al.*, 2018). En los siguientes capítulos se revisará el rol de las fitohormonas para mejorar la respuesta ante situaciones de sequía.

Capítulo I. Ácido abscísico, etileno, jasmonatos y salicilatos y su rol en el estrés hídrico

Una de las principales hormonas vegetales es el ácido abscísico (ABA), el cual regula diversos procesos fisiológicos, entre ellos el potencial hídrico, a través de la regulación estomática de las hojas, relacionado con la baja disponibilidad de agua, aumentando la producción de ABA (Waterland *et al.*, 2010). La mayor parte del ABA se sintetiza en las raíces y luego se transporta a las partes superiores de la planta a través de los tejidos vasculares (Ramachandran *et al.*, 2018). En *Arabidopsis thaliana* L., la sobreexpresión del gen del algodón (GhCBF3) inducido por ABA conduce a una alta tolerancia a la sequía en líneas transgénicas manteniendo los niveles de clorofila, contenido relativo de agua (RWC por sus siglas en inglés) y prolina más significativos que en la planta wild type (N. N. Wang *et al.*, 2019). ABA desempeña dos funciones en el estrés por sequía: el equilibrio hídrico y la tolerancia a la deshidratación celular. El equilibrio hídrico se consigue en prácticamente todas las células mediante el control de las células de guarda y la expresión de genes que producen proteínas de tolerancia a la deshidratación (Hsu *et al.*, 2021; Razi & Muneer, 2021). Bajo estrés por sequía, ABA regula la morfofisiología y bioquímica de los cultivos siendo el cierre estomático la respuesta más efectiva y esencial en cultivos bajo estrés por sequía (Pál *et al.*, 2018). En olivo (*Olea europaea* L.), frente a estrés ambiental, como salinidad, sequía, deficiencia de fósforo, altas y bajas temperaturas, ABA actúa como molécula señal regulando las funciones estomáticas y reduciendo la transpiración en hojas (Ouledali *et al.*, 2019).

En plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) se ha demostrado que el tratamiento foliar con ABA exógeno provoca cambios adaptativos como aumento de la actividad dismutasa (SOD), ascorbato peroxidasa (APX), catalasa (CAT) y glutatión reductasa (GR), entre otras cosas (Li *et al.*, 2021).

Por otro lado, el etileno (ET) es una fitohormona gaseosa que regula la senescencia, floral, la maduración del fruto, la abscisión de pétalos y hojas, y las respuestas de las plantas al estrés (Huang *et al.*, 2022). El ET juega un papel vital ante estresores bióticos y abióticos en condiciones de sequía. El peso seco de los brotes de seis genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.) fue más significativo en el grupo tolerante bajo estrés leve por sequía, relacionado con un aumento de etileno (Chandwani & Amaresan, 2022; Gautam *et al.*, 2022).

En estudios previos, al incorporar ET de manera exógena junto con ABA en plantas de *Arabidopsis* se demostró la capacidad de inhibir los efectos del ABA impidiendo un cierre estomático debido a la aplicación de ET. Sin embargo, se han detectado resultados contradictorios, ya que al realizar experimentos similares incorporando ET exógeno en plantas de *Arabidopsis* se facilitó la acumulación en células de guarda de H₂O₂ induciendo el cierre estomático por estas vías (Desikan *et al.*, 2006; Tanaka *et al.*, 2005).

El ácido jasmónico (JA) y sus precursores y derivados, denominados jasmonatos (JAs), tienen una gran importancia en la regulación de procesos fisiológicos tanto en el crecimiento como en el desarrollo de las plantas, en especial en la mediación de respuestas al estrés biótico y abiótico (Ruan *et al.*, 2019). No obstante, en estrés hídrico, las proteínas JAs se destruyen, motivando factores de transcripción activos que regulan al alza los genes asociados con la tolerancia al estrés. Los JAs son fitohormonas complejas creadas por la descomposición de lípidos en la membrana celular en varias especies de plantas (Raza *et al.*, 2021). Se ha demostrado que los JAs interactúan con otras fitohormonas regulando así el crecimiento y desarrollo de las plantas, facilitando la adaptación a estímulos bióticos y abióticos (Siddiqi & Husen, 2019).

En tratamientos con JAs exógeno se ha visto que afecta de manera negativamente a la germinación de semillas de *Solanum lycopersicum*. Sin embargo, aún faltan estudios del impacto de los JAs en la germinación en regímenes de estrés por déficit hídrico y salinidad (Zamani *et al.*, 2020).

El ácido salicílico (SA) es una molécula fenólica que puede recuperar eficazmente la biosíntesis de metabolitos secundarios (Ali, 2021). Además, puede

desempeñar un papel en diversos procesos biológicos, como lo es la asimilación del CO₂, la antioxidación, la regulación estomática y la fotosíntesis (Iqbal *et al.*, 2022). Algunos estudios sugieren que SA puede tener un papel en el estrés por sequía regulando los genes relacionados con la sequía a través de la regulación de la transcripción y la apertura estomática (Chhaya *et al.*, 2021; Signorelli *et al.*, 2019).

Además, el SA y sus derivados en tratamientos foliares y de semilla mejoran la tolerancia al estrés por sequía (Bandurska, 2013; Maghsoudi *et al.*, 2019). Bajo condiciones de estrés por sequía, la aplicación de ácido salicílico exógeno incrementó la actividad catalasa de los cultivos de trigo (*Triticum aestivum* L.).

En resumen, estas cuatro fitohormonas, el ABA, ET, JA y SA, desempeñan funciones clave en la respuesta de las plantas al estrés hídrico, regulando procesos fisiológicos y bioquímicos que les permiten adaptarse y sobrevivir en condiciones de escasez de agua.

Capítulo II. Giberelinas, auxinas y citoquininas

Los ácidos giberélicos (GAs por sus siglas en inglés) (ácido carboxílico diterpenoide tetracíclico) pueden potenciar el desarrollo y crecimiento en diferentes etapas de las plantas al impulsar la elongación y división celular en los diferentes ciclos de vida de estas (Kalra & Bhatla, 2018). El GA es una fitohormona que está asociada con la germinación de semillas, elongación de tallo y desarrollo reproductivo en plantas, como estudios previos han demostrado en arroz (*Oryza sativa* L.), además de tener una íntima relación con la tolerancia al estrés por sequía (Rasheed *et al.*, 2020). La deficiencia en la biosíntesis de GAs causa cambios significativos en el metabolismo primario, principalmente debido al estrés por sequía, mejorando la tolerancia al estrés hídrico, al aumentar el mantenimiento del contenido de agua (Hedden, 2020; Omena-Garcia *et al.*, 2019). Los síntomas de deficiencia de giberelinas (GAs) se parecen fenotípicamente a los síntomas de estrés por sequía, por ejemplo, bajo un estrés hídrico prolongado, las plantas muestran una reducción en la altura, el desarrollo foliar y el desarrollo de flores y frutos (Kumar, 2020; Salazar-Cerezo *et al.*, 2018).

La aplicación exógena de GAs mejoró la tolerancia al estrés hídrico de las plantas de maíz manteniendo la permeabilidad de la membrana, aumentando el contenido de Chl y mejorando el contenido relativo de agua de la hoja. También se encontró que el tratamiento con dosis bajas de GAs exógenas, mejora la germinación de las semillas de trigo bajo estrés por sequía (Salih, 2020).

La auxina fue la primera fitohormona identificada, la cual influye en la diferenciación y dediferenciación celular, la morfología o arquitectura de raíces, además del crecimiento de estas, el geotropismo, el desarrollo de los órganos florales y la latencia de semillas (Gomes & Scortecci, 2021). Se ha descubierto un vínculo cercano entre el contenido de auxina y la respuesta de las plantas al estrés por sequía. También se ha demostrado que la homeostasis de la auxina regula la producción de ABA y las respuestas al estrés por sequía (Farhangi-Abriz & Torabian, 2018). Algunos estudios sugieren que las auxinas, específicamente el ácido indol acético (IAA), tiene una relación directa con la tolerancia en la sequía en plantas de maíz y *Arabidopsis* (Quiroga *et al.*, 2020; Salehin *et al.*, 2019).

Al aplicar IAA exógeno en plantas de trébol, estas aumentaron significativamente el contenido relativo de agua y la clorofila, en comparación al control. Además, tanto el ABA como el JA, incrementaron su expresión de genes sensibles a auxinas, genes sensibles al estrés por sequía y disminuyó la expresión de genes de senescencia foliar (Zhang *et al.*, 2020).

Por otro lado, tenemos las citoquininas (CKs). Algunas de las funciones de las citoquininas son el control de la división celular, la fuerza del sumidero fotosintético, la estabilidad de la unidad, la diferenciación celular, el retraso de la senescencia, la absorción de nutrientes, la germinación y el desarrollo de flores y semillas, y la prevención de la iniciación de raíces laterales (Müller & Munné-Bosch, 2021; Verma *et al.*, 2022). Bajo condiciones de estrés por déficit hídrico la gestión eficaz del agua es crucial para superarlas. Junto con el aumento del tamaño de las raíces que permite un acceso más fácil a una fuente de agua. Se ha descubierto que las CKs juegan un papel regulador en diferentes procesos relacionados con los estomas, como la conductancia y la densidad estomáticas. Niveles bajos de CK generalmente tienen un efecto positivo en el estado hídrico de la planta, como se ha observado en

plantas transgénicas que sobreexpresan genes de CK deshidrogenasa (Farber *et al.*, 2016; Hai *et al.*, 2020; Hu *et al.*, 2013; Vojta *et al.*, 2016). También se ha descrito que protege de la maquinaria fotosintética, promueve los sistemas antioxidantes, la diafonía con otras fitohormonas de estrés (Pavlů *et al.*, 2018).

La aplicación exógena de CKs en plantas de trigo sometidas a estrés por sequía y altas temperaturas, mejoró significativamente el contenido relativo de agua foliar, índice de estabilidad de la membrana, la clorofila y también disminuyó la peroxidación lipídica (Kumari *et al.*, 2018).

En resumen, estas tres fitohormonas auxinas, GAs, y CKs, desempeñan funciones importantes en la respuesta de las plantas al estrés hídrico. Su regulación y aplicación exógena pueden mejorar la tolerancia al estrés por sequía, manteniendo el crecimiento, el desarrollo y el estado hídrico adecuado de las plantas.

Capítulo III. Otras fitohormonas: Brasinoesteroides y estrigolactonas

Los brasinoesteroides (BR) son hormonas esteroideas esenciales para el crecimiento y el desarrollo de las plantas. Estas hormonas controlan la división, elongación y diferenciación de varios tipos de células a lo largo de todo el ciclo vital de la planta (Planas-Riverola *et al.*, 2019). Además, los BR cumplen otras funciones fisiológicas, como la flexión de las hojas, la biosíntesis del etileno, la germinación de las semillas y la activación de la bomba de protones. Otras funciones incluyen la morfogénesis tisular, la reproducción, la rizogénesis, el desarrollo del tejido vascular, la senescencia, la abscisión y la floración (Kahlaoui *et al.*, 2016). Se observó que los cultivares de maíz tolerantes a la sequía tienen más BR endógenos, y que deficiencia de BR en tomate reveló que la señalización de esta fitohormona es necesaria para la tolerancia a la sequía (Jogawat *et al.*, 2021).

Al incorporar exógenamente BR en plantas de tomate se pudo asociar con un mayor contenido de clorofila, que a su vez aumentó la eficiencia fotosintética neta, mejorando la capacidad antioxidante y elevando los niveles de genes y enzimas del ciclo ascorbato-glutatión, que incluyeron principalmente superóxido GR, SOD, APX y CAT (Shu *et al.*, 2016).

Las estrigolactonas (SLs) son unas fitohormonas clasificadas recientemente como tal, derivadas de los carotenoides y extraídas de malezas parasitarias (Ruyter-Spira *et al.*, 2013). Algunas de las funciones de las SLs es la facilitación de la interacción planta hongos micorrícicos, estimulando el metabolismo y ramificación de estos además de influir en la nodulación, principalmente en el número óptimo de estos en leguminosas (Bonfante & Genre, 2010; Foo & Davies, 2011). También se han detectado un efecto sobre la arquitectura de las raíces, al estimular la elongación de la raíz primaria y suprimir el desarrollo de las raíces laterales (Ruyter-Spira *et al.*, 2011). Se han descrito su interacción con diversas hormonas como auxinas, citoquininas, ácido abscísico y brasinoesteroides (Faizan *et al.*, 2020).

La aplicación de estrigolactona exógena en mutantes de arroz y en *Arabidopsis* deficientes de esta hormona inhibió la ramificación de los brotes (Umehara *et al.*, 2008). También la aplicación exógena de esta fitohormona podría aliviar los síntomas de sequía en las plántulas de Cabernet Sauvignon (*Vitis vinífera* L) (W. ni Wang *et al.*, 2021).

En resumen, los brasinoesteroides (BR) son hormonas que controlan el crecimiento y desarrollo de las plantas, mientras que las estrigolactonas (SLs) regulan la interacción con hongos micorrícicos y la arquitectura de las raíces. La aplicación exógena de BR puede mejorar la fotosíntesis y la capacidad antioxidante, mientras que las SLs pueden inhibir la ramificación de los brotes y aliviar los síntomas de sequía en algunas especies.

CONCLUSIONES

A partir de la revisión realizada se puede concluir que:

1. Las fitohormonas son mediadoras clave en la respuesta de las plantas al estrés por sequía, regulando diversos procesos fisiológicos en la planta, incluyendo el equilibrio hídrico, la tolerancia a la deshidratación celular, la senescencia, la maduración del fruto, y la abscisión de pétalos y hojas.
2. El ácido abscísico (ABA) es una de las principales hormonas del estrés vegetal, regulando la apertura y cierre estomático además de mecanismos de adaptación de plantas en respuesta a la baja disponibilidad de agua.

3. El etileno, salicilatos, jasmonatos, giberelinas, auxinas y citoquininas también juega un papel vital en la respuesta de las plantas al estrés por sequía, interactuando directa o indirectamente con otras fitohormonas, estimulando la expresión de genes, produciendo antioxidantes en consecuencia aumentando la tolerancia a la sequía.
4. Las nuevas fitohormonas como los brasinoesteroides y las estrigolactonas han demostrado tener un impacto significativo en la tolerancia a la sequía, la interacción con microorganismos del suelo, la arquitectura de la raíz y la regulación de la expresión génica.
5. Más investigación es requerida en relación con las fitohormonas y su crosstalk, especialmente para desarrollar bioestimulantes que promuevan la sostenibilidad y la productividad en los cultivos actuales, frente a desafíos como la sequía.

REFERENCIAS

1. Ali, B. (2021). Salicylic acid: An efficient elicitor of secondary metabolite production in plants. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 31, 101884. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2020.101884>
2. Al-Yasi, H., Attia, H., Alamer, K., Hassan, F., Ali, E., Elshazly, S., Siddique, K. H. M., & Hessini, K. (2020). Impact of drought on growth, photosynthesis, osmotic adjustment, and cell wall elasticity in Damask rose. *Plant Physiology and Biochemistry*, 150(February), 133–139. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.038>
3. Asada, K. (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, 141(2), 391–396. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082040>
4. Bandurska, H. (2013). Salicylic Acid: An Update on Biosynthesis and Action in Plant Response to Water Deficit and Performance Under Drought. *Salicylic Acid*, 1–14. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6428-6_1
5. Bhatla, S. C., & Lal, M. A. (2018). Abiotic Stress. *En Plant Physiology, Development and Metabolism*. <https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1>
6. Bonfante, P., & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant - Fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1(4), 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>

7. Čermelj, A. M., Golob, A., Vogel-Mikuš, K., & Germ, M. (2022). Silicon mitigates negative impacts of drought and uv-b radiation in plants. *Plants*, *11*(1). <https://doi.org/10.3390/plants11010091>
8. Chandwani, S., & Amaresan, N. (2022). Role of ACC deaminase producing bacteria for abiotic stress management and sustainable agriculture production. *Environmental Science and Pollution Research*, *29*(16), 22843–22859. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-18745-7>
9. Chen, T. H. H., & Murata, N. (2002). Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current Opinion in Plant Biology*, *5*(3), 250–257. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00255-8](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00255-8)
10. Chen, T. H. H., & Murata, N. (2008). Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in Plant Science*, *13*(9), 499–505. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.06.007>
11. Chen, T. H. H., & Murata, N. (2011). Glycinebetaine protects plants against abiotic stress: Mechanisms and biotechnological applications. *Plant, Cell and Environment*, *34*(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02232.x>
12. Chhaya, Yadav, B., Jogawat, A., Gnanasekaran, P., Kumari, P., Lakra, N., Lal, S. K., Pawar, J., & Narayan, O. P. (2021). An overview of recent advancement in phytohormones-mediated stress management and drought tolerance in crop plants. *Plant Gene*, *25*(September 2020), 100264. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2020.100264>
13. Desikan, R., Last, K., Harrett-Williams, R., Tagliavia, C., Harter, K., Hooley, R., Hancock, J. T., & Neill, S. J. (2006). Ethylene-induced stomatal closure in Arabidopsis occurs via AtrbohF-mediated hydrogen peroxide synthesis. *Plant Journal*, *47*(6), 907–916. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02842.x>
14. Faizan, M., Faraz, A., Sami, F., Siddiqui, H., Yusuf, M., Gruszka, D., & Hayat, S. (2020). Role of strigolactones: Signalling and crosstalk with other phytohormones. *Open Life Sciences*, *15*(1), 217–228. <https://doi.org/10.1515/biol-2020-0022>
15. Farber, M., Attia, Z., & Weiss, D. (2016). Cytokinin activity increases stomatal density and transpiration rate in tomato. *Journal of Experimental Botany*, *67*(22), 6351–6362. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw398>
16. Farhangi-Abriz, S., & Torabian, S. (2018). Biochar Increased Plant Growth-Promoting Hormones and Helped to Alleviates Salt Stress in Common Bean Seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, *37*(2), 591–601. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9756-9>
17. Foo, E., & Davies, N. W. (2011). Strigolactones promote nodulation in pea. *Planta*, *234*(5), 1073–1081. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1516-7>

18. Furlan, A. L., Bianucci, E., Giordano, W., Castro, S., & Becker, D. F. (2020). Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 151(April), 566–578. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.010>
19. Gan, P., Liu, F., Li, R., Wang, S., & Luo, J. (2019). Chloroplasts—beyond energy capture and carbon fixation: Tuning of photosynthesis in response to chilling stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(20), 1–15. <https://doi.org/10.3390/ijms20205046>
20. Garreaud, R. D., Boisier, J. P., Rondanelli, R., Montecinos, A., Sepúlveda, H. H., & Veloso-Aguila, D. (2020). The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. *International Journal of Climatology*, 40(1), 421–439. <https://doi.org/10.1002/joc.6219>
21. Gautam, H., Fatma, M., Sehar, Z., Iqbal, N., Albaqami, M., & Khan, N. A. (2022). Exogenously-Sourced Ethylene Positively Modulates Photosynthesis, Carbohydrate Metabolism, and Antioxidant Defense to Enhance Heat Tolerance in Rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(3). <https://doi.org/10.3390/ijms23031031>
22. Giri, J. (2011). Glycinebetaine and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 6(11), 1746–1751. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17801>
23. Gomes, G. L. B., & Scortecci, K. C. (2021). Auxin and its role in plant development: structure, signalling, regulation and response mechanisms. *Plant Biology*, 23(6), 894–904. <https://doi.org/10.1111/plb.13303>
24. Hai, N. N., Chuong, N. N., Tu, N. H. C., Kisiala, A., Hoang, X. L. T., & Thao, N. P. (2020). Role and regulation of cytokinins in plant response to drought stress. *Plants*, 9(4), 10–12. <https://doi.org/10.3390/plants9040422>
25. Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Parvin, K., Bhuiyan, T. F., Anee, T. I., Nahar, K., Hossen, M. S., Zulficar, F., Alam, M. M., & Fujita, M. (2020). Regulation of ROS metabolism in plants under environmental stress: A review of recent experimental evidence. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(22), 1–44. <https://doi.org/10.3390/ijms21228695>
26. Hedden, P. (2020). The current status of research on gibberellin biosynthesis. *Plant and Cell Physiology*, 61(11), 1832–1849. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa092>
27. Hemati, A., Moghiseh, E., Amirifar, A., Mofidi-Chelan, M., & Asgari Lajayer, B. (2022). Physiological Effects of Drought Stress in Plants. En *Plant Stress Mitigators*. https://doi.org/10.1007/978-981-16-7759-5_6
28. Hsu, P. K., Dubeaux, G., Takahashi, Y., & Schroeder, J. I. (2021). Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *Plant Journal*, 105(2), 307–321. <https://doi.org/10.1111/tpj.15067>

29. Hu, L., Wang, Z., & Huang, B. (2013). Effects of cytokinin and potassium on stomatal and photosynthetic recovery of kentucky bluegrass from drought stress. *Crop Science*, 53(1), 221–231. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.05.0284>
30. Huang, T. H., Hsu, W. H., Mao, W. T., & Yang, C. H. (2022). The Oncidium Ethylene Synthesis Gene Oncidium 1-Aminocyclopropane-1 Carboxylic Acid Synthase 12 and Ethylene Receptor Gene Oncidium ETR1 Affect GA–DELTA and Jasmonic Acid Signaling in Regulating Flowering Time, Anther Dehiscence, and Flower Senescence in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 13(April). <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.785441>
31. Hussain, H. A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S., Zhang, K., Li, Y., Xu, Q., Liao, C., & Wang, L. (2019). Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Scientific Reports*, 9(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>
32. Iqbal, N., Fatma, M., Gautam, H., Sehar, Z., Rasheed, F., Khan, M. I. R., Sofo, A., & Khan, N. A. (2022). Salicylic Acid Increases Photosynthesis of Drought Grown Mustard Plants Effectively with Sufficient-N via Regulation of Ethylene, Abscisic Acid, and Nitrogen-Use Efficiency. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(5), 1966–1977. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10565-2>
33. Iqbal, N., & Nazar, R. (2015). Osmolytes and plants acclimation to changing environment: Emerging omics technologies. En *Osmolytes and Plants Acclimation to Changing Environment: Emerging Omics Technologies*. <https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1>
34. Jogawat, A., Yadav, B., Chhaya, Lakra, N., Singh, A. K., & Narayan, O. P. (2021). Crosstalk between phytohormones and secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: A review. *Physiologia Plantarum*, 172(2), 1106–1132. <https://doi.org/10.1111/ppl.13328>
35. Kahlaoui, B., Misle, E., Khaskhoussy, K., Jaouadi, I., & Hachicha, M. (2016). Brassinosteroids and drought tolerance in plants. En *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach* (2^a ed., pp. 600–607). <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch34>
36. Kalra, G., & Bhatla, S. C. (2018). Gibberellins. En *Plant Physiology, Development and Metabolism*, 617–628. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1_17
37. Kerepesi, I., & Galiba, G. (2000). Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Science*, 40(2), 482–487. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.402482x>
38. Kumar, B. (2020). Plant Bio-regulators for Enhancing Grain Yield and Quality of Legumes: A Review. *Agricultural Reviews*, 42(Of), 175–182. <https://doi.org/10.18805/ag.r-2068>

39. Kumari, S., Kumar, S., & Prakash, P. (2018). Exogenous application of cytokinin (6-BAP) ameliorates the adverse effect of combined drought and high temperature stress in wheat seedling. ~ 1176 ~ *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(1), 1176–1180.
40. Li, S., Liu, J., Liu, H., Qiu, R., Gao, Y., & Duan, A. (2021). Corrigendum: Role of Hydraulic Signal and ABA in Decrease of Leaf Stomatal and Mesophyll Conductance in Soil Drought-Stressed Tomato (Frontiers in Plant Science, (2021), 12, (653186), 10.3389/fpls.2021.653186). *Frontiers in Plant Science*, 12(August), 10–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.710792>
41. Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S. K., & Becker, D. F. (2013). Proline mechanisms of stress survival. *Antioxidants and Redox Signaling*, 19(9), 998–1011. <https://doi.org/10.1089/ars.2012.5074>
42. Lisar, S. Y. S., Motafakkerzad, R., Hossain, M. M., & Rahman, I. M. M. (2012). *Water Stress in Plants: Causes, Effects and Responses*, (I. M. M. Rahman & H. Hasegawa (eds.); p. Ch. 0). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/39363>
43. Liu, R. N., Jiao, T. Q., Li, J., Wang, A. Y., Li, Y. X., Wu, S. J., Du, L. Q., Dijkwel, P. P., & Zhu, J. B. (2021). Drought-induced increase in catalase activity improves cotton yield when grown under water-limiting field conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, November 2020, 1–15. <https://doi.org/10.1111/jac.12533>
44. Maghsoudi, K., Emam, Y., Ashraf, M., & Arvin, M. J. (2019). Alleviation of field water stress in wheat cultivars by using silicon and salicylic acid applied separately or in combination. *Crop and Pasture Science*, 70(1), 36–43. <https://doi.org/10.1071/CP18213>
45. Mahmood, T., Khalid, S., Abdullah, M., Ahmed, Z., Shah, M. K. N., Ghafoor, A., & Du, X. (2019). Insights into Drought Stress Signaling in Plants and the Molecular Genetic Basis of Cotton Drought Tolerance. *Cells*, 9(1). <https://doi.org/10.3390/cells9010105>
46. McCully, M. E. (1999). Root xylem embolisms and refilling. Relation to water potentials of soil, roots, and leaves, and osmotic potentials of root xylem sap. *Plant Physiology*, 119(3), 1001–1008. <https://doi.org/10.1104/pp.119.3.1001>
47. Müller, M., & Munné-Bosch, S. (2021). Hormonal impact on photosynthesis and photoprotection in plants. *Plant Physiology*, 185(4), 1500–1522. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab119>
48. Munns, R., Passioura, J. B., Colmer, T. D., & Byrt, C. S. (2020). Osmotic adjustment and energy limitations to plant growth in saline soil. *New Phytologist*, 225(3), 1091–1096. <https://doi.org/10.1111/nph.15862>
49. Naumann, G., Alfieri, L., Wyser, K., Mentaschi, L., Betts, R. A., Carrao, H., Spinoni, J., Vogt, J., & Feyen, L. (2018). Global Changes in Drought

- Conditions Under Different Levels of Warming. *Geophysical Research Letters*, 45(7), 3285–3296. <https://doi.org/10.1002/2017GL076521>
50. Noctor, G., Mhamdi, A., & Foyer, C. H. (2014). The roles of reactive oxygen metabolism in drought: Not so cut and dried. *Plant Physiology*, 164(4), 1636–1648. <https://doi.org/10.1104/pp.113.233478>
 51. Ojuederie, O. B., Olanrewaju, O. S., & Babalola, O. O. (2019). Plant growth promoting rhizobacterial mitigation of drought stress in crop plants: Implications for sustainable agriculture. *Agronomy*, 9(11). <https://doi.org/10.3390/agronomy9110712>
 52. Omena-Garcia, R. P., Oliveira Martins, A., Medeiros, D. B., Vallarino, J. G., Mendes Ribeiro, D., Fernie, A. R., Araújo, W. L., & Nunes-Nesi, A. (2019). Growth and metabolic adjustments in response to gibberellin deficiency in drought stressed tomato plants. *Environmental and Experimental Botany*, 159(November 2018), 95–107. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.12.011>
 53. Ortega-Farias, S., Villalobos-Soublett, E., Riveros-Burgos, C., Zúñiga, M., & Ahumada-Orellana, L. E. (2020). Effect of irrigation cut-off strategies on yield, water productivity and gas exchange in a drip-irrigated hazelnut (*Corylus avellana* L. cv. Tonda di Giffoni) orchard under semiarid conditions. *Agricultural Water Management*, 238(March), 106173. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106173>
 54. Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L. S. P. (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5(MAR), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
 55. Ouledali, S., Ennajeh, M., Ferrandino, A., Khemira, H., Schubert, A., & Secchi, F. (2019). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the control of stomata functioning by abscisic acid (ABA) in drought-stressed olive plants. *South African Journal of Botany*, 121, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.10.024>
 56. Ozturk, M., Turkyilmaz Unal, B., García-Caparrós, P., Khursheed, A., Gul, A., & Hasanuzzaman, M. (2021). Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 172(2), 1321–1335. <https://doi.org/10.1111/ppl.13297>
 57. Pál, M., Tajti, J., Szalai, G., Peeva, V., Végh, B., & Janda, T. (2018). Interaction of polyamines, abscisic acid and proline under osmotic stress in the leaves of wheat plants. *Scientific Reports*, 8(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31297-6>
 58. Pavlů, J., Novák, J., Koukalová, V., Luklová, M., Brzobohatý, B., & Černý, M. (2018). Cytokinin at the crossroads of abiotic stress signalling pathways. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(8), 1–36. <https://doi.org/10.3390/ijms19082450>

59. Pinheiro, C., & Chaves, M. M. (2011). Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, *62*(3), 869–882. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq340>
60. Planas-Riverola, A., Gupta, A., Betegoñ-Putze, I., Bosch, N., Ibanes, M., & Cano-Delgado, A. I. (2019). Brassinosteroid signaling in plant development and adaptation to stress. *Development (Cambridge)*, *146*(5), 1–11. <https://doi.org/10.1242/dev.151894>
61. Quiroga, G., Erice, G., Aroca, R., Zamarreño, Á. M., García-Mina, J. M., & Ruiz-Lozano, J. M. (2020). Radial water transport in arbuscular mycorrhizal maize plants under drought stress conditions is affected by indole-acetic acid (IAA) application. *Journal of Plant Physiology*, *246–247*(December 2019), 153115. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153115>
62. Ramachandran, P., Wang, G., Augstein, F., De Vries, J., & Carlsbecker, A. (2018). Continuous root xylem formation and vascular acclimation to water deficit involves endodermal ABA signalling via miR165. *Development (Cambridge)*, *145*(3), 1–7. <https://doi.org/10.1242/dev.159202>
63. Rasheed, A., Hassan, M. U., Aamer, M., Batool, M., Fang, S., WU, Z., & LI, H. (2020). A Critical Review on the Improvement of Drought Stress Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.). *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, *48*(4), 1756–1788. <https://doi.org/10.15835/nbha48412128>
64. Raza, A., Charagh, S., Zahid, Z., Mubarik, M. S., Javed, R., Siddiqui, M. H., & Hasanuzzaman, M. (2021). Jasmonic acid: a key frontier in conferring abiotic stress tolerance in plants. *Plant Cell Reports*, *40*(8), 1513–1541. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02614-z>
65. Razi, K., & Muneer, S. (2021). Drought stress-induced physiological mechanisms, signaling pathways and molecular response of chloroplasts in common vegetable crops. *Critical Reviews in Biotechnology*, *41*(5), 669–691. <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1874280>
66. Rojas, O. (2020). Agricultural extreme drought assessment at global level using the FAO-Agricultural Stress Index System (ASIS). *Weather and Climate Extremes*, *27*(May 2018), 100184. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2018.09.001>
67. Ruan, J., Zhou, Y., Zhou, M., Yan, J., Khurshid, M., Weng, W., Cheng, J., & Zhang, K. (2019). Jasmonic acid signaling pathway in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*(10). <https://doi.org/10.3390/ijms20102479>
68. Ruyter-Spira, C., Al-Babili, S., van der Krol, S., & Bouwmeester, H. (2013). The biology of strigolactones. *Trends in Plant Science*, *18*(2), 72–83. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.10.003>
69. Ruyter-Spira, C., Kohlen, W., Charnikhova, T., van Zeijl, A., van Bezouwen, L., de Ruijter, N., Cardoso, C., Lopez-Raez, J. A., Matusova, R., Bours, R., Verstappen, F., & Bouwmeester, H. (2011). Physiological effects of the

- synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in arabidopsis: Another belowground role for strigolactones? *Plant Physiology*, 155(2), 721–734. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166645>
70. Salazar-Cerezo, S., Martínez-Montiel, N., García-Sánchez, J., Pérez-y-Terrón, R., & Martínez-Contreras, R. D. (2018). Gibberellin biosynthesis and metabolism: A convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiological Research*, 208(January), 85–98. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.010>
 71. Salehin, M., Li, B., Tang, M., Katz, E., Song, L., Ecker, J. R., Kliebenstein, D. J., & Estelle, M. (2019). Auxin-sensitive Aux/IAA proteins mediate drought tolerance in Arabidopsis by regulating glucosinolate levels. *Nature Communications*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12002-1>
 72. Salih, S., Tunçtürk, R. (2020). Low Doses of Gibberellic Acid can Enhance Germination of Wheat Seed under Advances in Crop Science and Technology. *Advances in Crop Science and Technology*, 8(January), 0–5.
 73. Schweiger, A., Zimmermann, T., Poll, C., Marhan, S., Leyrer, V., & Berauer, B. (2022). The need to decipher plant drought stress along the soil-plant-atmosphere continuum. *Authorea Preprints*, 1–13. <https://doi.org/10.1111/oik.10136>
 74. Shu, S., Tang, Y., Yuan, Y., Sun, J., Zhong, M., & Guo, S. (2016). The role of 24-epibrassinolide in the regulation of photosynthetic characteristics and nitrogen metabolism of tomato seedlings under a combined low temperature and weak light stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 107, 344–353. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.06.021>
 75. Siddiqi, K. S., & Husen, A. (2019). Plant response to jasmonates: current developments and their role in changing environment. *Bulletin of the National Research Centre*, 43(1). <https://doi.org/10.1186/s42269-019-0195-6>
 76. Signorelli, S., Tarkowski, Ł. P., Van den Ende, W., & Bassham, D. C. (2019). Linking Autophagy to Abiotic and Biotic Stress Responses. *Trends in Plant Science*, 24(5), 413–430. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.02.001>
 77. Stephenie, S., Chang, Y. P., Gnanasekaran, A., Esa, N. M., & Gnanaraj, C. (2020). An insight on superoxide dismutase (SOD) from plants for mammalian health enhancement. *Journal of Functional Foods*, 68(March), 103917. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2020.103917>
 78. Tanaka, Y., Sano, T., Tamaoki, M., Nakajima, N., Kondo, N., & Hasezawa, S. (2005). Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 138(4), 2337–2343. <https://doi.org/10.1104/pp.105.063503>
 79. Ullah, A., Manghwar, H., Shaban, M., Khan, A. H., Akbar, A., Ali, U., Ali, E., & Fahad, S. (2018). Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: a

- coping strategy. En *Environmental Science and Pollution Research* (Vol. 25, Número 33, pp. 33103–33118). <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3364-5>
80. Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Akiyama, K., Arite, T., Takeda-Kamiya, N., Magome, H., Kamiya, Y., Shirasu, K., Yoneyama, K., Kyojuka, J., & Yamaguchi, S. (2008). Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, *455*(7210), 195–200. <https://doi.org/10.1038/nature07272>
 81. Verma, S., Negi, N. P., Pareek, S., Mudgal, G., & Kumar, D. (2022). Auxin response factors in plant adaptation to drought and salinity stress. *Physiologia Plantarum*, *174*(3). <https://doi.org/10.1111/ppl.13714>
 82. Vojta, P., Kokáš, F., Husičková, A., Grúz, J., Bergougnoux, V., Marchetti, C. F., Jiskrová, E., Ježilová, E., Mik, V., Ikeda, Y., & Galuszka, P. (2016). Whole transcriptome analysis of transgenic barley with altered cytokinin homeostasis and increased tolerance to drought stress. *New Biotechnology*, *33*(5), 676–691. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2016.01.010>
 83. Wang, N. N., Xu, S. W., Sun, Y. L., Liu, D., Zhou, L., Li, Y., & Li, X. B. (2019). The cotton WRKY transcription factor (GhWRKY33) reduces transgenic Arabidopsis resistance to drought stress. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37035-2>
 84. Wang, W. ni, Min, Z., Wu, J. ren, Liu, B. chen, Xu, X. lei, Fang, Y. lin, & Ju, Y. lun. (2021). Physiological and transcriptomic analysis of Cabernet Sauvignon (*Vitis vinifera* L.) reveals the alleviating effect of exogenous strigolactones on the response of grapevine to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *167*(May), 400–409. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.08.010>
 85. Waterland, N. L., Campbell, C. A., Finer, J. J., & Jones, M. L. (2010). Abscisic acid application enhances drought stress tolerance in bedding plants. *HortScience*, *45*(3), 409–413. <https://doi.org/10.21273/hortsci.45.3.409>
 86. Wu, M., Zhang, W. H., Ma, C., & Zhou, J. Y. (2013). Changes in morphological, physiological, and biochemical responses to different levels of drought stress in chinese cork oak (*Quercus variabilis* Bl.) seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology*, *60*(5), 681–692. <https://doi.org/10.1134/S1021443713030151>
 87. Xie, Z., Chu, Y., Zhang, W., Lang, D., & Zhang, X. (2019). *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. *Environmental and Experimental Botany*, *158*(November 2018), 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.021>
 88. Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z., & Chen, S. (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, *7*(3). <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>
 89. Zaefyzadeh, M., Quliyev, R. A., Babayeva, S. M., & Abbasov, M. A. (2009). The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the

- superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turkish Journal of Biology*, 33(1), 1–7. <https://doi.org/10.3906/biy-0801-12>
90. Zamani, H., Arvin, M. J., Jahromi, A. A., Abdossi, V., & Torkashvand, A. M. (2020). The effect of sodium silicate and methyl jasmonate on pigments and antioxidant activity of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under salinity stress. *Tarim Bilimleri Dergisi*, 26(4), 479–487. <https://doi.org/10.15832/ankutbd.561603>
91. Zhang, X., Xiao, Y., Wan, H., Deng, Z., Pan, G., & Xia, J. (2017). Using stable hydrogen and oxygen isotopes to study water movement in soil-plant-atmosphere continuum at Poyang Lake wetland, China. *Wetlands Ecology and Management*, 25(2), 221–234. <https://doi.org/10.1007/s11273-016-9511-1>
92. Zhang, Y., Li, Y., Hassan, M. J., Li, Z., & Peng, Y. (2020). Indole-3-acetic acid improves drought tolerance of white clover via activating auxin, abscisic acid and jasmonic acid related genes and inhibiting senescence genes. *BMC Plant Biol* 20, 150. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02354-y>