



ICIDCA. Sobre los Derivados de la Caña de Azúcar

ISSN: 0138-6204

revista@icidca.edu.cu

Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar  
Cuba

Eng Sánchez, Felipe

Jasmonatos: compuestos de alto valor para la agricultura. Parte I. Actividad biológica y ruta biosintética del ácido jasmónico en plantas

ICIDCA. Sobre los Derivados de la Caña de Azúcar, vol. XLII, núm. 1-3, enero-diciembre, 2008, pp. 51-59

Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar  
Ciudad de La Habana, Cuba

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=223120667008>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

# Jasmonatos: compuestos de alto valor para la agricultura. Parte I. Actividad biológica y ruta biosintética del ácido jasmónico en plantas

Felipe Eng Sánchez

Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar (ICIDCA)  
e.mail: felipe.eng@icidca.edu.cu

## **RESUMEN**

*Los reguladores del crecimiento vegetal (RCV) desempeñan un papel muy importante en el crecimiento de las plantas y resultan de gran utilidad en la agricultura de hoy en día por ser compatibles con la agricultura sostenible y el medio ambiente. Un buen ejemplo de RCV es el ácido jasmónico (AJ) y sus derivados, denominados jasmonatos. Se describe algunas de las propiedades estimuladoras del AJ en el crecimiento y fisiología de las plantas y su función como regulador de la respuesta de defensa frente a patógenos, plagas y heridas mecánicas. Se exponen las propiedades físicas y químicas de este RCV y la ruta metabólica de su síntesis en las plantas superiores.*

**Palabras clave:** ácido jasmónico, propiedades estimuladoras, defensa, biosíntesis

## **ABSTRACT**

*Plant growth regulators (PGR) play an important role in plant growth and have great usefulness in agriculture present day. These compounds are compatible with sustainable agriculture and environmental protection. A good example of PGR is jasmónico acid (JA) and its derivatives, the so-called jasmonates. This paper was divided into two parts. In the first one, some of JA stimulant properties in plant growth and physiology and its function as defense-response regulator against pathogens, blights and mechanical wounds, were described. Physical and chemical properties and biosynthetic metabolic pathway of JA was also characterized.*

**Key words:** jasmonic acid, stimulator properties, defense, biosynthesis

## INTRODUCCIÓN

Los reguladores del crecimiento vegetal (RCV) desempeñan un papel muy importante en el crecimiento de las plantas y resultan de gran utilidad en la agricultura de hoy en día (1,2). La producción de RCV por vía microbiana es una de las alternativas compatibles con los principios de la agricultura sostenible, debido a que son menos agresivos para el medio ambiente que los plaguicidas y fertilizantes minerales convencionales (3). La introducción creciente de productos procedentes de la biotecnología en la agricultura permitirá la obtención de mayores rendimientos de las cosechas, desarrollar cultivos más productivos e incrementar la calidad de los mismos (4).

El ácido jasmónico (AJ) y sus derivados, denominados jasmonatos, inicialmente fueron considerados como inhibidores del crecimiento. Sin embargo, a partir de la década de los 80's se encontraron otros efectos no menos importantes como el incremento de los rendimientos agrícolas en fresa, soya, caña de azúcar, papa, tomate (4,5), entre otros cultivos. Sin embargo, la función mejor documentada del AJ es su papel regulador de la respuesta de defensa, que se inicia al producirse una herida en la planta, ya sea mecánica o por la acción de patógenos (6).

Los jasmonatos podrían ser de gran utilidad en la medicina, pues se ha comproba-

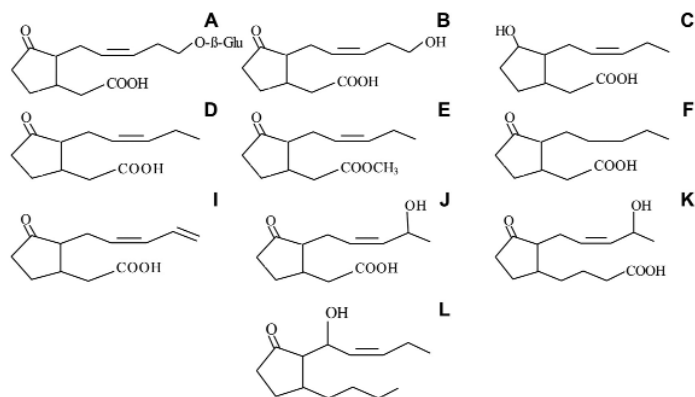
do que son capaces de suprimir el crecimiento de varias líneas de células cancerosas en humanos (7). Además, se ha observado que la adición de metiljasmonato (AJ-Me) estimula la producción de taxanos en el cultivo de células de plantas de *Taxus* spp. Estos metabolitos son drogas de reconocidas propiedades anticancerígenas en humanos (8).

El éster metílico del AJ es además un ingrediente de las esencias de la flor del jazmín empleadas en perfumería y aromas, por lo que con vistas a satisfacer las demandas de esta industria, así como para la aplicación en la agricultura y más recientemente en la medicina, se desarrollan estudios para la producción biotecnológica del AJ (9-11).

## DESARROLLO

### 1. Ácido jasmónico y jasmonatos

Los jasmonatos más estudiados e importantes son el ácido (?)-jasmónico ((?)-AJ) y el ácido (-)-7-isojasmónico ((-)-7-isoAJ), ampliamente distribuidos en las plantas y en menor medida en algas, bacterias y hongos (12-15). Además, dentro de este grupo se encuentran el ácido tuberónico y su glucósido; el ácido cucúrbico; 9,10-dihidroAJ, 11,12-didehidroAJ y el 11-hidroxiAJ. Las estructuras químicas de estos compuestos se muestran en la figura 1.



**Figura 1.** Estructuras químicas de los jasmonatos más importantes presentes en las plantas y hongos, A: glucósido del ácido tuberónico, B: ácido tuberónico, C: ácido cucúrbico; D: ácido jasmónico; E: metiljasmonato; F: ácido 9,10-dihidrojasmonico; I: ácido 11, 12-didehidrojasmonico; J: ácido 11-hidroxi-jasmonico; K: ácido 3-oxo-2(1-hidroxi-2'-pentenil)-ciclo-pentenil-1-butanoico y L: ácido 3-oxo-2(4-hidroxi-2'-pentenil)-ciclo-pentenil-1-butanoico.

## 2. Actividad biológica de los jasmonatos

La actividad biológica de los RCV está determinada por el efecto fisiológico que provocan en las plantas, ya sea inhibición o estimulación de alguna función. La aplicación exógena de los jasmonatos a las plantas ejerce efectos muy variados (tabla 1).

Los jasmonatos se pueden considerar como fitohormonas, pues se han encontrado en 150 familias y 206 especies de plantas (16) y además se ha podido demostrar que inhiben el crecimiento de ciertas partes de las mismas (17) y promueven la senescencia de las hojas y los tallos (18). Se ha comprobado que el AJ provoca efectos fisiológicos sobre las plantas similares a los del ácido abscísico (19) y a los de las prostaglandinas que se encuentran en los animales (20).

Anderson (21) encontró que concentraciones de AJ de  $2 \times 10^{-6}$ - $3 \times 10^{-5}$  M incrementan el nivel de polipéptidos en callos de soya. Estudios posteriores mostraron que la aplicación de AJ en hojas de soya incrementó la concentración de proteínas de almacenamiento vegetativo de tallas aproximadas

de 28 y 30 kDa (22). La adición de una concentración de  $5 \times 10^{-6}$  M de AJ-Me en plantas de soya permitió el incremento de la concentración de estas proteínas, especialmente en los tejidos de raíces, tallos y plantas que presentaban heridas (23). Weidhase y col. (24) encontraron en hojas de avena tratadas con soluciones de AJ y AJ-Me de  $4.5 \times 10^{-5}$  M durante 4 días, la formación de proteínas que no se presentaban al tratar las hojas de avena con agua destilada. A estos compuestos les denominaron proteínas inducidas por jasmonatos y las mismas intervienen en respuestas contra el ataque de hongos, estrés ambiental, el desarrollo de la plantas, entre otras (1).

La activación de genes en las plantas por el ataque de patógenos o por heridas mecánicas provoca la síntesis de sustancias de defensa como el inhibidor de proteasas o la polifenol oxidasa (25); fitoalexinas como la nicotina y compuestos orgánicos volátiles de las interacciones planta-planta y planta-insecto, los cuales son emitidos por las hojas después del tratamiento con AJ o AJ-

**Tabla 1.** Efectos de la adición exógena de jasmonatos en diferentes procesos fisiológicos de las plantas

Procesos fisiológicos	Estimulador (E), Inhibidor (I)	Referencias
Crecimiento de las plantas	I	28,29
Crecimiento longitudinal de semillas	I	6,30
Crecimiento de hongos micorrízicos	I/E	31,32
División celular	I/E	33,34
Germinación de semillas	I/E	1,35
Germinación del polen	I/E	1,17
Formación de yemas de flores	I/E	1,6,30
Maduración de frutas (vía etileno)	E	36,37
Senescencia de las hojas	E	1,20
Formación de tubérculo	E	1,28,38
Enrollamiento de tijeras	E	1
Abertura del pulvinilo	I	39
Disrupción de los microtúbulos	E	40
Biosíntesis de carotenoides	I	29,41
Degradación de clorofila	E	24,41
Biosíntesis del etileno	E	36,42
Síntesis de proteínas	E	22,23,30,43
Biosíntesis de antocianinas en <i>Vitis vinifera</i>	E	30,44
Biosíntesis de metabolitos secundarios	E	30
Crecimiento de <i>Penicillium digitatum</i> en frutas almacenadas, Crecimiento de <i>Aspergillus flavus</i> en maíz	I,I	45,46
Biosíntesis de taxanos (ant itumorales)	E	8

Me (6,17). Farmer y Ryan (26) informaron que la acumulación del inhibidor de proteasas por la aplicación exógena de AJ-Me en plantas de tomate; de forma similar la alfalfa y el tabaco responden positivamente a la exposición del AJ-Me para acumular sus respectivos inhibidores de la tripsina en las hojas. Yamagishi y col. (27) señalaron que la adición de AJ a tubérculos de papa estimula igualmente la formación del inhibidor de proteasas.

La aplicación de AJ en plantas de arroz inhibe la germinación de esporas de *Pyricularia oryzae*, hongo que provoca la enfermedad conocida como tizón del arroz (29). De igual modo, se ha demostrado que la adición de AJ-Me permite la inducción de resistencia frente a hongos patógenos como *Phytophthora infectans* en plantas de papa y tomate (25) y *Phytilium ultimum* en semilleros de abeto (47).

La aplicación exógena de AJ y del AJ-Me demostró que en las plantas tratadas, se estimuló la resistencia directa contra los insectos herbívoros en una amplia variedad de cultivos (48, 49). Esta resistencia directa de las plantas se manifestó por la reducción de la fecundidad, crecimiento y supervivencia de los insectos (50).

Se ha comprobado además que la adición exógena de estas fitohormonas induce la producción de néctares florales con propiedades insecticidas, por ejemplo en algodón y *Macaranga tanarius* (51, 52).

Se conoce que los jasmonatos inducen la formación de tubérculos en plantas de ñame y papa (28). Se sugiere que la sustancia inductora de tubérculos en hojas de papa es el 12- $\beta$ -D-glucósido del ácido tuberónico (figura 1B; 53). Pelayo y Mingo (54) informaron que el AJ y el AJ-Me son efectivos para inducir tubérculos en papa, pero que se necesita una mayor concentración que en el caso del derivado glucósido del ácido tuberónico (figura 1A). Los estudios de la actividad inductora de tubérculos revelan que el AJ puede regular la diferenciación de los tejidos incrementando el número de brotes y la eliminación de virus debido posiblemente al desarrollo de los meristemos (55).

### 3. Estructura química

La estructura química de los jasmonatos está caracterizada por la presencia de un anillo ciclopentano variablemente sustituido en las posiciones C-3, C-6 y C-7 (figura 2). Debido a la presencia de dos carbonos ópticamente activos en las posiciones C-3 y C-7 existen diastereoisómeros y formas enantiómeras. Los isómeros 3S,7R y 3R,7S tienen conformación cis con respecto a la cadena lateral según el plano del anillo ciclopentano, mientras que los 3S,7S y el 3R,7R tienen conformación trans. Los isómeros cis se isomerizan fácilmente a la forma trans, presumiblemente a través de un intermediario enol, este tipo de reacción se estimula bajo condiciones ácidas o básicas (28). Los jas-

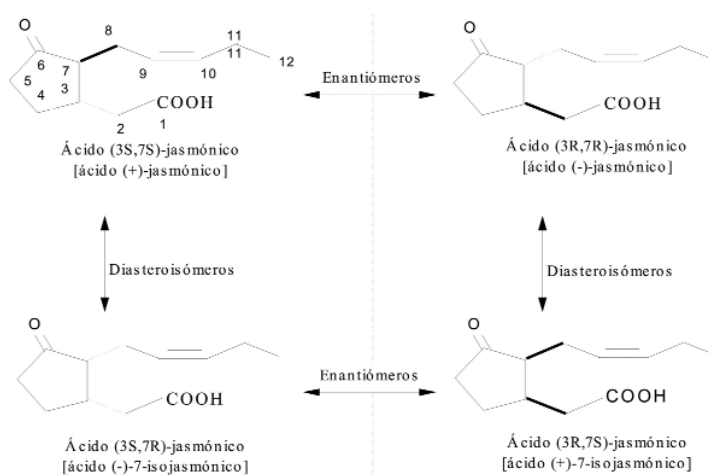
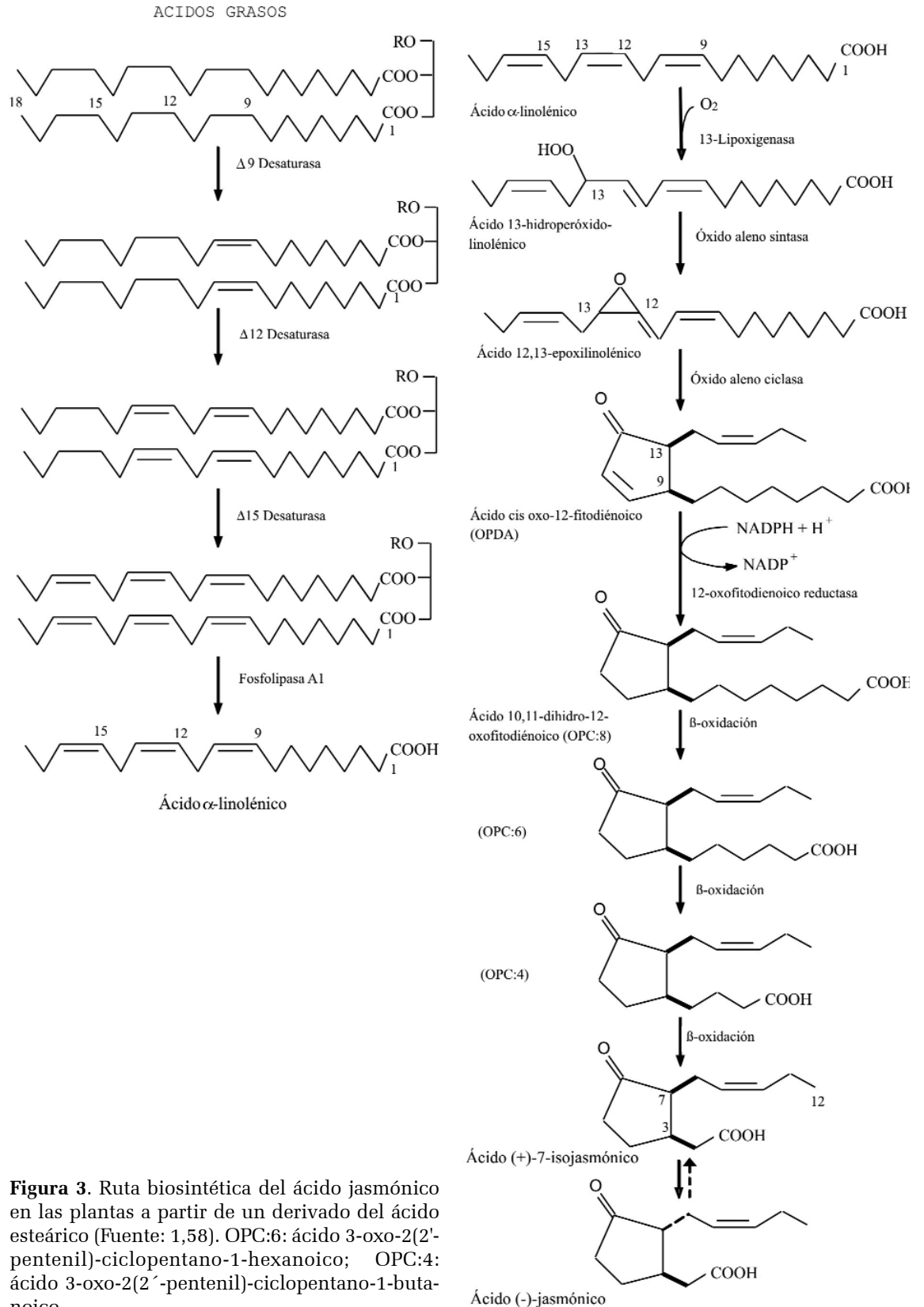


Figura 2. Isómeros ópticos del ácido jasmónico



**Figura 3.** Ruta biosintética del ácido jasmónico en las plantas a partir de un derivado del ácido esteárico (Fuente: 1,58). OPC:6: ácido 3-oxo-2(2'-pentenil)-ciclopentano-1-hexanoico; OPC:4: ácido 3-oxo-2(2'-pentenil)-ciclopentano-1-butanico.

monatos con mayor actividad biológica son el (+)-7-isoAJ y su metil éster, aunque éstos son también rápidamente isomerizados (56). Los enlaces más importantes que rigen su alta actividad se encuentran en el enlace C-3 y C-7 del anillo del ciclopentano, y además en el grupo cetónico e hidroxilo en el carbono C-6. Algunos conjugados de aminoácidos son activos como los jasmonatos no conjugados (28).

La fórmula empírica y nombre químico del AJ son:  $C_{12}H_{18}O_3$  y ácido cis-2-pent-2'-enil-3-oxo-ciclopentenilacético, respectivamente. Es un aceite amarillo viscoso, soluble en acetato de etilo, cloroformo, etanol, metanol, acetona y éter; y poco soluble en agua. Su punto de ebullición es de 125 °C/0,13 Pa (5).

#### 4. Ruta metabólica

La síntesis de AJ en las plantas ocurre en dos fases: en la primera a partir de fosfolípidos de membrana como el diacilglicerol, se sintetiza el ácido  $\alpha$ -linolénico (precursor de la síntesis). En la segunda fase, este ácido graso es transformado a AJ por la acción de un sistema multienzimático (figura 3; 57). Para la síntesis del ácido  $\alpha$ -linolénico intervienen las  $\Delta 9$ ,  $\Delta 12$  y  $\Delta 15$  desaturasas, enzimas del tipo acil-lípido que introducen dobles enlaces conjugados en los diacilgliceroles.

Así por ejemplo, la  $\Delta 9$  desaturasa introduce un doble enlace entre el carbono 9 y el carbono 10, mientras que la  $\Delta 12$  y  $\Delta 15$  desaturasas los introducen entre el carbono 12 y 13 y el carbono 15 y 16, respectivamente. La liberación del ácido  $\alpha$ -linolénico de los fosfolípidos se realiza con la participación de una fosfolipasa del tipo A2 de forma similar a las rutas metabólicas descritas en mamíferos (1).

En el caso del ácido  $\alpha$ -linolénico, la 13-lipoxigenasa cataliza la incorporación de oxígeno en las posiciones C-9 y C-13. Sin embargo, la formación del AJ ocurre únicamente en la posición C-13, produciendo un hidroperóxido denominado ácido 13-hidroperoxilínolénico (58). Este hidroperóxido es transformado rápidamente a un derivado óxido aleno denominado ácido 12,13-epoxilínolénico por la acción de la óxido aleno sintasa. El ácido 12,13-epoxilínolénico es un intermediario inestable que sufre una ciclización por la óxido aleno ciclasa para

dar al ácido 12-oxo-fitodienoico (OPDA). La 12-oxofitodienoico reductasa satura el doble enlace del OPDA produciendo el ácido 10,11-dihidro-12-oxofitodienoico (OPC:8). Finalmente, 6 átomos de carbono del ácido OPC:8 unidos al extremo carboxílico son eliminados por la ruta de  $\beta$ -oxidación en 3 etapas sucesivas para dar el OPC:6; OPC:4 y finalmente el (+)-7-isoAJ. El ácido (+)-7-isoAJ formado se isomeriza rápidamente a (-)-AJ, resultando un equilibrio molar de alrededor de 9:1 ((-)-AJ:(+)-7-isoAJ). En los frutos de *Vicia faba* se ha encontrado una relación molar AJ:(+)-7-isoAJ de 2:1 (43). Las tres primeras reacciones de la Fase II ocurren en los cloroplastos, la reducción del OPDA a OPC:8 en el citoplasma y la  $\beta$ -oxidación en los glisomas y peroxisomas (1,13,59).

#### CONCLUSIONES

- La adición exógena de jasmonatos puede estimular o inhibir diferentes procesos fisiológicos en las plantas de acuerdo con las concentraciones aplicadas en los tratamientos.
- Se necesitan de estudios a *posteriori* en potencia para determinar las concentraciones óptimas para el aprovechamiento de los mismos en la agricultura.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Wasternack, C.; Hause, B. Jasmonates and Octadecanoids: Signals in Plant Stress Responses and Development. *Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology* (72): p.165-221, 2002.
2. Vivanco, J.M. y otros. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia*. p.68-75, febrero, 2005.
3. Ahmad, F. Sustainable Agriculture System in Malaysia. Regional Workshop on Integrated Plant Nutrition System (IPNS), Development in Rural Poverty Alleviation, United Nations Complex, Bangkok, Thailand, September 2001. p.18-20.
4. Michelena, G. y otros. La biotecnología como alternativa para la diversificación

- azucarera. En: Memorias del Congreso Internacional Redbio 2004, Boca Chica, República Dominicana, Junio 2004. p.21-25.
5. López, R. Comunicación personal, INIFAT, Ciudad de la Habana, Cuba, 1994.
  6. Wasternack, C. Oxylipins: Biosynthesis, Signal Transduction and Action. En: Plant Hormone Signaling. Oxford: Blackwell, 2006. p.185-222.
  7. Fleisher, E. Jasmonates in Cancer Therapy. *Cancer Letters* (245): p.1-10, 2007.
  8. Tabata, H. Production of Paclitaxel and the Related Taxanes by Cell Suspension Cultures of Taxus Species. *Current Drug Target* (7): p.453-461, 2006.
  9. Eng, F. y otros. Culture Conditions for Jasmonic Acid and Biomass Production by *Botryodiplodia theobromae* in Submerged Fermentation. *Process Biochemistry* (33): p.715-720, 1998.
  10. Farbood, M. y otros. Bioprocess for the High-yield Production of Food Flavor-acceptable Jasmonic Acid and Methyl Jasmonate. United States Patent 6333180, International Flavors & Fragrances Inc. (New York, NY), IC:C12P 017/02, 2001-01-31.
  11. Dhanhukia, P.C.; Thakkaar, V.S. Standardization of Growth and Fermentation Criteria of *Lasiodiplodia theobromae* for Production of Jasmonic Acid. *African J of Biotechnology* (6): p.707-712, 2006.
  12. Vick, B.A.; Zimmerman, D.C. Metabolism of Fatty Acid Hydroperoxides by *Chlorella pyrenoidosa*. *Plant Physiol* 90: p. 125-132, 1989.
  13. Schaeffer, F. Enzymes of the Biosynthesis of Octadecanoid-derived Signaling Molecules. *J of the Experimental Botany* (52): p.11-23, 2001.
  14. Abdala, G. y otros. Detection of Jasmonic Acid in Cultures of *Escherichia coli* and *Saccharomyces cerevisiae*. *Nat Product Letters* (14): p.55-63, 1999.
  15. Forchetti, G. y otros. Endophytic Bacteria in Sunflower (*Helianthus annuus* L.): Isolation, Characterization, and Production of Jasmonates and Abscisic Acid in Culture Medium. *Appl. Microbiol. Biotechnol* (76): p.1145-1152, 2007.
  16. Salisbury, F.B. y Ross, C.W. *Plant Physiology*. En Wasdworth Publishing Company, Fourth Edition, California, USA, 1992. p. 320-345.
  17. Browse, J. Jasmonate: An Oxylinin Signal with Many Roles in Plants. *Vitamins and Hormones* (72): p.431-456, 2005.
  18. Porat, R. y otros. Enhancement of Petunia and Dendrobium Flower Senescence by Jasmonic Acid Methyl Ester is Via the Promotion of Ethylene Production. *Plant Growth Regulation* (13): p.297-301, 1993.
  19. Ueda, J. y otros. Quantitative Changes of ABA and Methyljasmonate Correlated with Vernol Leaf Abscission of *Ficus superba* var japon. *Biochem Physiol Pflazen* (187): p.203-210, 1991.
  20. León, J.; Sánchez-Serrano, J.J. Molecular Biology of Jasmonic Acid Biosynthesis in Plants. *Plant Physiol Biochem* (37): p.373-380, 1999.
  21. Anderson, J.M. Jasmonic Acid-dependent Increase in the Level of Specific Polypeptides in Soybean Suspension Culture and Seedlings. *J. Plant of Growth Regul* (7): p.203-211, 1988.
  22. Anderson, J.M.; Spilatro, S.R.; Klauer, S.F.; Francechi, V.R. Jasmonic Acid-dependent Increase in the Level of Vegetative Storage Proteins in Soybean. *Plant Sci* (62): p.45-52, 1989.
  23. Mason, H.S.; Mullet, J.E. Expression of Two Soybean Vegetative Storage Protein Genes During Development and in a Response to Water Deficit, Wounding, and Jasmonic Acid. *Plant Cell* (2): p.569-79, 1990.
  24. Weidhase, R.A. y otros. Methyl Jasmonate-induced Changes in the Polypeptide Pattern of Senescing Barley Leaf Segments. *Plant Sci* (51): p.171-186, 1987.
  25. Cohen, Y. y otros. Local and System Protection against *Phytophthora infestans* Induced in Potato and Tomato Plants by Jasmonic Methyl Ester. *Phytopathology* (83): p.1054-1062, 1993.
  26. Farmer, E.E. y Ryan, C.A. Interplant Communication: Airborne Methyljasmonate Induces Synthesis of Proteinase Inhibitors in Plant Leaves. *Proc Natl Acad Sci (USA)* (87): p.7713-7716, 1990.
  27. Yamagishi, K. y otros. Jasmonic Acid-inducible Gene Expression of a Kunit-Type Proteinase Inhibitor in Potato Tuber Disks.



- Plant Molecular Biology (21): p.539-541, 1993.
28. Koda, Y. The Role of Jasmonic Acid and Related Compounds in the Regulation of Plant Development. *Int Rev of Cytology* (135): p.155-199, 1992.
  29. Hamberg, M.; Gardner, H.W. Oxylin Pathway to Jasmonates: Biochemistry and Biological Significance. *Biochemica et Biophysica Acta* (1165): p.1-18, 1992.
  30. Creelman, R.A.; Mullet, J.E. Biosynthesis and Action of Jasmonates in Plants. *Annu Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol* (48): p.355-381, 1997.
  31. Gogola N. Regulations of Micorrhizal Infection by Hormonal Factored Produced by Hosts and Fungi. *Experientia* (47): p.331-340, 1991.
  32. Hause, B. y otros. Induction of Jasmonate Biosynthesis in Arbuscular Mycorrhizal Barley Roots. *Plant Physiology* (130): p.1213-1220, 2002.
  33. Ravnkar, M. y otros. Stimulatory Effects of Jasmonic Acid on Potato Stem Node and Protoplast Culture. *Plant Growth Regul* (11): p.29-33, 1992.
  34. Bing-Zhong, H.; Ji-lin, W. Laticifer Differentiation in *Hevea brasiliensis*: Induction by Exogenous Jasmonic Acid and Linolenic Acid. *Annals of Botany* (85): p.37-43, 2000.
  35. Berestetzky, V. y otros. Jasmonic Acid in Seed Dormancy of *Acer tataricum*. *Biochem Physiol Pflanzen* (187): p.227-226, 1991.
  36. Saniewski, M. y otros. The Effect of Methyl Jasmonate on Ethylene and 1-Amino-cyclopropane-1-carboxylic Acid Production Apple Fruits. *Biol Plant.* (29): p.199-203, 1987.
  37. Sanz, L.C. y otros. Effect of Methyl Jasmonate and Ethylene Biosynthesis and Stomatal Closure in Olive Leaves. *Phytochemistry* (33): p.285-289, 1993.
  38. Martínez-García, J.F y otros. Control of Photoperiod-regulated Tuberisation on Potato by the Arabidopsis Flowering-time Gene *CONSTANS*. *Proc Natl Acad Sci* (99): p.15211-15216, 2002.
  39. Tsuruni, S.; Asahi, V. Identification of Jasmonic Acid in *Mimosa pudica* and Its Inhibitory Effect on Auxin- and Light-Induced Opening of the Pulvinule. *Physiol Plant* (64): p.207-211, 1985.
  40. Abe, M. y otros. Cell Cycle Dependent Disruption of Microtubules by Methyl Jasmonate in Tobacco BY-2-cell. *Protoplasma* (156): p.1-8, 1990.
  41. Pérez, A.G. y otros. Methyl Jasmonate Vapors Promotes  $\beta$ -carotenes Synthesis and Chlorophyll Degradation in Golden Delicious Apple Peel. (1993). *J of Growth Regul* (12): p.163-167, 1993.
  42. Saniewski, M. y otros. The Effect of Methyl Jasmonate on Ethylene Production and Ethylene-forming Enzyme Activity in Tomato. *J Plant Physiol.* (129): p.175-180, 1987.
  43. Sembdner G.; Pathier, B. The Biochemistry and the Physiological and Molecular Actions of Jasmonates. *Annu Rev. Plant Physiol Plant Mol Biol.* 44:569-589, 1993.
  44. Zhang, W. y otros. Integration of Jasmonic Acid and Light Irradiation for Enhancement of Anthocyanin Biosynthesis in *Vitis vinifera* Suspension Culture. *Plant Science* (162): p.459-468, 2002.
  45. Droby, S. y otros. Suppressing Green Mold Decay in Grapefruit with Postharvest Jasmonate Application. *J Amer Soc Hort Sci* (124): p.184-188, 1999.
  46. Hawkins, L.K. y otros. Effect of Exogenous Jasmonic Acid Application on *Aspergillus flavus* Kernel Infection and Aflatoxin Production in Two Maize Hybrids (*Zea mays* L.). En: *Proceedings of the 2006 Multicrop Aflatoxin/Fumonisin Elimination & Fungal Genomics Workshop*, Ft. Worth, Texas, October 2006. p 98-99.
  47. Kozłowski, G. y otros. Methyl Jasmonate Protects Norway Spruce [*Picea abies* (L) Karst.] Seedlings against *Phytophthora ultimum* Trow. *Phys Mol Plant Path* (55): p.53-58, 1999.
  48. Thaler, J.S. y otros. The Role of Jasmonic Acid in Plant Susceptibility to Diverse Pathogens with a Range of Life Styles. *Plant Physiol* (135): p.530-538, 2004.
  49. Halim, V.A. y otros. The Role of Salicylic Acid and Jasmonic Acid in Pathogen Defense. *Plant Biol* (19): p.203-208, 2006.
  50. Stout, M.J. y otros. Potential for the Use of Elicitors of Plant Resistance in Arthropod Management Programs. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* (51): p.222-235, 2002.

51. Rodríguez-Saona, C. y otros. Exogenous Methyl Jasmonate Induces Volatile Emission in Cotton Plants. *J of Chem Ecol* (27): p.679-695, 2001.
52. Heil, M. y otros. Extrafloral Nectarie Production of the Ant-associated Plant, *Maracanga tanarius*, is an Induced, Indirect, Defense Elicited by Jasmonic Acid. *Proc Natl Acad Sci* (98): p.1083-1088, 2001.
53. Koda, Y. y otros. Involvement of Jasmonic Acid and Related Compounds in the Tuberization of Jerusalem Artichoke Plants (*Helianthus tuberosus* L.). *Jpn J of Crop Sci* (63): p.333-338, 1994.
54. Pelayo, A.M.; Mingo, A.M. Jasmonic Acid Induces Tuberization of Potato Stolons Cultured in vitro. *Plant Phyiol* (97): p.1253-1255,1991.
55. Ravnkar, M.; Gogala, N. Regulation of Potato Meristem Development by Jasmonic Acid in vitro. *J Plant Growth Regul* (9): p.233-236, 1990.
56. Miersch, O. y otros. Occurrence of (+)-7-isojasmonic Acid in *Vicia faba* L. and Its Biological Activity. *J Plant Growth Regul* (5): p.91-100, 1986.
57. Vick, B.A.; Zimmerman, D.C. Biosynthesis of Jasmonic Acid by Several Plant Species. *Plant Physiol* (75): p.458-461, 1984.
58. Siedow, J.N. Plant Lipoxygenase: Structure and Function. *Annu Rev of Plant Physiology* (42): p.154-188, 1991.
59. Agrawal, G. y otros. Rice Octadecanoid Pathway. *Biochemical & Biophysical Research Communications* (317): p.1-15, 2004.