

El estrés por boro afecta la fotosíntesis y el metabolismo de pigmentos en plantas. Una revisión

Boron stress affects photosynthesis and metabolism of plant pigments. A review



DARWIN MORENO-ECHEVERRY^{1, 4}
IVONNE A. QUIROGA¹
HELBER ENRIQUE BALAGUERA-LÓPEZ²
STANISLAV MAGNITSKIY³

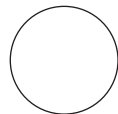
Deficiencia de B en hojas de plátano.

Foto: S. Magnitskiy

RESUMEN

El estrés causado por deficiencia o toxicidad de boro es común en plantas cultivadas. En la actualidad, el papel del boro en la fotosíntesis y sus efectos en el metabolismo de pigmentos es desconocido. La fotosíntesis puede presentar limitación estomática, debido a la disminución en el intercambio gaseoso; y limitación no estomática, que se caracteriza por disminuciones en la actividad de enzimas relacionadas con el ciclo de Calvin y alteraciones en parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a*, debido al desacople generado entre las fases foto y síntesis de la fotosíntesis, propiciando un aumento en los contenidos de especies reactivas de oxígeno que afectan negativamente algunas moléculas, estructuras celulares y la eficiencia fotosintética. Así mismo se presenta una alteración a nivel del metabolismo de pigmentos, tales como la composición de clorofila *a*, *b* y total, así como la concentración de otros pigmentos como carotenoides, los cuales están implicados en la tolerancia de plantas a diferentes condiciones de estrés, variando en su expresión de acuerdo a la especie y al estado fenológico de la misma.

Palabras clave adicionales: fluorescencia de clorofila, ciclo de Calvin, nutrición mineral, carotenoides, especies reactivas de oxígeno.



¹ Facultad de Ciencias Agrarias, Programa de Maestría en Ciencias Agrarias, Grupo de Investigación Horticultura, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

² Facultad de Ciencias Básicas, Programa de Biología, Universidad El Bosque, Bogotá (Colombia) / Grupo de Investigaciones Agrícolas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja (Colombia).

³ Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

⁴ Autor para correspondencia. dmorenoe@unal.edu.co

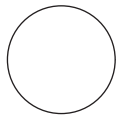
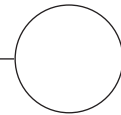
ABSTRACT

Stress due to the deficiency and toxicity of boron is common in crop plants. Currently, the role of boron in photosynthesis and its effects on pigment metabolism are unknown. Photosynthesis can present stomatal limitations due to a decrease in gas exchange and non-stomatal limitations, characterized by decreases in the activity of enzymes of the Calvin cycle and alterations in chlorophyll fluorescence due to the decoupling generated between the photo phase and synthesis phase of photosynthesis, promoting contents that increase reactive oxygen species that negatively affect some molecules, cellular structures, and photosynthetic efficiency. Likewise, an alteration of the pigment metabolism occurs, changing the composition of a, b, and total chlorophylls, as well as the concentration of other pigments, such as carotenoids, involved in the tolerance of plants to various stress conditions, varying their expression according to the species and phenological stage.

Additional keywords: chlorophyll fluorescence, Calvin cycle, mineral nutrition, carotenoids, reactive oxygen species.

Fecha de recepción: 15-12-2015

Aprobado para publicación: 14-05-2016



INTRODUCCIÓN

El boro (B) es un elemento químico metaloide perteneciente al grupo 13 de la tabla periódica (Guidon *et al.*, 2014). Se considera como un micronutriente esencial para las plantas (Broadley *et al.*, 2012). En la solución del suelo, el B se encuentra en forma de ácido bórico ($B(OH)_3$) altamente soluble en condiciones de pH entre 5,5 y 7,5, por lo cual puede ser lixiviado y perderse del suelo en zonas lluviosas (Camacho *et al.*, 2008). En este sentido, la disponibilidad de B en los suelos de muchas regiones del mundo es limitada, por lo que es frecuente que se presenten síntomas de deficiencia en las plantas (Tanaka y Fujiwara, 2008). Sin embargo, en algunos suelos el B se encuentra en niveles tóxicos, principalmente en suelos regados con agua rica en B, en suelos con mal drenaje y en suelos de regiones áridas y semiáridas donde este nutriente es acumulado como depósito natural (Landi *et al.*, 2013a).

El $B(OH)_3$ representa cerca de 10% del total del B en el suelo (Bariya *et al.*, 2014) y es la principal

forma en que las plantas absorben este elemento (Tanaka y Fujiwara, 2008). En la planta, el B libre se encuentra en forma de ácido bórico, mientras que en el citoplasma (pH 7,5) cierta cantidad del B libre está en forma de tetrahidroxiborato ($B(OH)_4^-$) (Broadley *et al.*, 2012). Durante mucho tiempo se consideró que el $B(OH)_3$ era transportado a través de membranas celulares en la planta por un mecanismo de transporte pasivo (difusión simple) (Brown y Shelp, 1997; Miwa y Fujiwara, 2010), debido a su alto coeficiente teórico de permeabilidad ($8 \times 10^{-6} \text{ cm s}^{-1}$) en las células vegetales (Takano *et al.*, 2008), sin embargo, se comprobó a nivel experimental, que la permeabilidad en realidad es más baja ($4,4 \times 10^{-7} \text{ cm s}^{-1}$) (Stangoulis *et al.*, 2001), por lo cual se concluyó que existen otros mecanismos de transporte diferentes a la difusión simple, que funcionan dependiendo de las condiciones de B en el suelo (Tanaka y Fujiwara, 2008). Así, la difusión simple funciona bajo condiciones normales, mientras que bajo condiciones de deficiencia

se pueden presentar el transporte por difusión facilitada a través de canales NIPs y también el transporte activo por transportadores BOR1 (Takano *et al.*, 2002; Takano *et al.*, 2008; Wimmer y Eichert, 2013; Reid *et al.*, 2014).

El B después de ser cargado al xilema, se transporta a otras partes de la planta por la corriente transpiratoria (Blevins y Lukaszewski, 1998; Tanaka y Fujiwara, 2008). Anteriormente se consideraba que el B era inmóvil en el floema (Blevins y Lukaszewski, 1998), sin embargo, estudios recientes han demostrado que algunas plantas que producen altas cantidades de azúcares alcoholes, como sorbitol, manitol y dulcitol pueden movilizar el B a través del floema (Tanaka y Fujiwara, 2008; Lehto *et al.*, 2010), debido a que el ácido bórico forma complejos “B-Poliol” con compuestos biológicos que tienen grupos hidroxilo en configuración *Cis* (*Cis-dioles*), los cuales son móviles en floema (Papadaskis *et al.*, 2004; Camacho *et al.*, 2008; Broadley *et al.*, 2012). Con base en lo anterior, la movilidad del B varía dependiendo de la especie de planta, de tal forma que existen plantas con alta movilidad (tolerantes a la deficiencia) y otras con movilidad restringida (susceptibles) (Brown y Shelp, 1997; Ozturk *et al.*, 2010). Además, la sensibilidad de las plantas a la deficiencia o toxicidad de B, también varía con la edad de la planta, siendo la etapa reproductiva la de mayor sensibilidad (Ahmad *et al.*, 2009); adicionalmente, la capacidad de la planta para desplegar mecanismos para disminuir el efecto del estrés por B varía de acuerdo a la especie (Landi *et al.*, 2013a).

El B ejerce un papel importante a nivel fisiológico y bioquímico sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas (Ahmad *et al.*, 2009). La principal función del B es como componente estructural de la pared celular, debido a la formación de enlaces con moléculas de ramnogalacturonano II (B-RG-II) (Botta *et al.*, 2007; Takano *et al.*, 2008; Kobayashi *et al.*, 2011). Se ha reportado que más del 90% del B en la planta está localizado en las paredes celulares (Ahmad *et al.*, 2009). No obs-

tante, su función es la menos comprendida entre todos los nutrientes y las funciones que se le han atribuido parten de estudios de deficiencia o toxicidad del elemento, en los cuales se genera un “efecto de cascada” (Reid *et al.*, 2004; Broadley *et al.*, 2012) que afecta diferentes procesos como: desarrollo de semillas y frutos (Ahmad *et al.*, 2009; Agustí, 2013); división y elongación celular (Botta *et al.*, 2007; Ozturk *et al.*, 2010); crecimiento del tubo polínico (Blevins y Lukaszewski, 1998); transporte y metabolismo de azúcares (Bogiani *et al.*, 2013); síntesis de fenoles y de algunas hormonas, como ácido indolacético (Ahmad *et al.*, 2009); metabolismo de ARN, respiración (Broadley *et al.*, 2012); fotosíntesis (Han *et al.*, 2008) y en general, en el crecimiento de plantas (Wimmer y Eichert, 2013). Por tanto, el objetivo fue revisar el estado del arte de los efectos del estrés por B en la fotosíntesis y la síntesis de compuestos antioxidantes.

EL BORO EN LA FOTOSÍNTESIS

El papel del B en la fotosíntesis no está aún bien definido y los efectos de la deficiencia o toxicidad asociados a este proceso son considerados complejos de naturaleza secundaria (Goldbach y Wimmer, 2007), es decir, que el B al parecer no participa directamente en el proceso de fotosíntesis. En general, la deficiencia y toxicidad por B disminuyen la fotosíntesis en diversas plantas como: algodón (Bogiani *et al.*, 2013), cucurbitáceas (Landi *et al.*, 2013a), albahaca (Landi *et al.*, 2013b), té (Mukhopadhyay *et al.*, 2013), cítricos (Han *et al.*, 2008; Sheng *et al.*, 2009), kiwi (Sotiropoulos *et al.*, 2002) y palma de coco (Pinho *et al.*, 2010). Por el contrario, en *Dittrichia viscosa* (Asteraceae), la deficiencia de B no tuvo ningún efecto en la fotosíntesis, pero sí disminuyó el crecimiento (Stavrianakou *et al.*, 2006), lo que confirma que los efectos del B en la fotosíntesis no se presentan de manera directa, sino que son el resultado de una serie de alteraciones en otros procesos bioquímicos y fisiológicos (Broadley *et al.*, 2012).

En condiciones de deficiencia, se ha reportado la acumulación de almidón y en toxicidad menor actividad de enzimas fotosintéticas, así como la alteración en la capacidad de transporte de electrones (Landi *et al.*, 2013a). Concordando con Guidi *et al.* (2011), quienes afirman que las plantas con exceso de B presentan menor estabilidad en el fotosistema II (PSII), y por lo tanto, menor intercambio de energía entre sus unidades. Sin embargo, el mecanismo por el cual la deficiencia o toxicidad por B afecta la fotosíntesis no se ha dilucidado completamente (Chen *et al.*, 2009), recientes estudios han reportado que incluye limitaciones estomáticas y no estomáticas (Sheng *et al.*, 2009; Bogiani *et al.*, 2013).

Boro y limitaciones estomáticas de la fotosíntesis

El B afecta el intercambio gaseoso (Pinho *et al.*, 2010), por ejemplo, se ha reportado que la deficiencia o toxicidad por B disminuyen la conductancia estomática (g_s), transpiración (E) y fotosíntesis neta (P_n), especialmente en hojas jóvenes (Bogiani *et al.*, 2013; Landi *et al.*, 2013b; Mukhopadhyay *et al.*, 2013). Al parecer existen diferencias en la magnitud de la disminución de los anteriores parámetros entre la deficiencia y toxicidad. Bajo condiciones de deficiencia de B, se reportó que la g_s se disminuye entre 35%, 45% y 47%; mientras que la P_n se disminuye entre 55%, 34% y 78% en plántulas de té (Mukhopadhyay *et al.*, 2013), palma de coco (Pinho *et al.*, 2010) y naranja (Han *et al.*, 2008; Han *et al.*, 2009), respectivamente. Por su parte, bajo condiciones de toxicidad ($>100 \mu\text{M}$ en la solución de suelo), la P_n se disminuye entre 17% en *Cucurbita pepo* (Landi *et al.*, 2013b), 21% a 27% en mandarina (Papadaskis *et al.*, 2004) y 33% en cebada (Reid *et al.*, 2004). Lo anterior sugiere que la P_n es más sensible a condiciones de deficiencia de B que a condiciones de toxicidad.

La disminución de la g_s correlaciona positivamente con la reducción de la P_n , sin embargo, el mecanismo por el cual la deficiencia o toxicidad

por B disminuye la g_s no se ha dilucidado completamente, pero puede estar relacionado con la inducción del cierre estomático (Landi *et al.*, 2013a; Landi *et al.*, 2013b). En este sentido, bajo condiciones de deficiencia de B, se ha reportado que los daños inducidos en las membranas de las células guarda de los estomas afectan el funcionamiento de las bombas de protones (ATPasa/ H^+) (Ahmad *et al.*, 2009; Broadley *et al.*, 2012), ocasionando la disminución en la absorción de K^+ y favoreciendo la salida pasiva de K^+ de células guarda de los estomas (Wimmer y Eichert, 2013). Además, Bogiani *et al.* (2013) encontraron que la deficiencia de B disminuye la densidad de estomas y afecta el funcionamiento de los mismos, debido a la acumulación de azúcares en ellos.

Boro y limitaciones no estomáticas de la fotosíntesis

La concentración intercelular de CO_2 (C_i) incrementa bajo condiciones de deficiencia y toxicidad de B, lo que sugiere que la disminución de la P_n también se debe a limitaciones no estomáticas (Han *et al.*, 2008; Sheng *et al.*, 2009; Bogiani *et al.*, 2013), probablemente por alteración en varios procesos como: daño en membranas; alteración en la actividad de enzimas involucradas en la fotosíntesis; acumulación de hexosas y almidón en hojas; daños en la estructura de los cloroplastos, alteración en la eficiencia fotosintética, daño en el aparato fotosintético, entre otros. En este sentido, los daños en las membranas celulares ocasionados por la deficiencia de B afectan a las proteínas que participan en la fotosíntesis (Pinho *et al.*, 2010), adicionalmente, se ha reportado que la deficiencia y toxicidad de B disminuyen significativamente las actividades de las enzimas Rubisco (71%-85% de disminución), NADP-GAPDH ($\sim 90\%$) y FBPasa del estroma ($\sim 73\%$), sin presentarse diferencias entre la deficiencia y la toxicidad (Han *et al.*, 2008; Han *et al.*, 2009).

Además, Chen *et al.* (2014) demostraron con estudios de proteómica, que la deficiencia y

la toxicidad por B afectan negativamente a las proteínas involucradas con las reacciones de luz (OEC23 (Oxygen evolving complex-23 protein of Photosystem II), PSI RC2-1 (photosystem II reaction-center subunit II-1) y subunidad __ de H⁺-ATPasa), así como algunas relacionadas con la fijación de CO₂ (Rubisco activasa y FBP aldolasa) de la fotosíntesis en *Arabidopsis thaliana*. Mishra *et al.* (2009) encontraron que durante los primeros 5 días de estrés por deficiencia de B, la concentración de Rubisco, las actividades de Rubisco activasa y OEC23 no cambiaron significativamente con respecto a plantas con suficiencia de B, a pesar de que la P_n se disminuyó, indicando la importancia de otros factores en la disminución de la fotosíntesis bajo deficiencia de este nutriente.

El mecanismo por el cual el estrés por B afecta a las enzimas que participan en la fotosíntesis es desconocido, sin embargo, puede estar relacionado con la acumulación de hexosas (glucosa y fructosa) y la disminución en la translocación de fotoasimilados en las hojas de las plantas con deficiencia de B (Zhao y Oosterhui, 2002; Bariya *et al.*, 2004; Han *et al.*, 2008), las cuales llevan a la disminución de la expresión de genes que codifican para enzimas de la fotosíntesis (Krapp *et al.*, 1993). En tabaco se demostró que niveles altos de glucosa (4,5 mmol m⁻²) en la hoja inhiben la expresión de algunos genes relacionados con fotosíntesis (Herbers *et al.*, 1996), además se ha reportado que la acumulación de glucosa en hojas de naranja deficientes de B es de 9 mmol m⁻² (Han *et al.*, 2008). La acumulación de glucosa está relacionada con el aumento de la actividad de la enzima invertasa (INV), superando la capacidad de la enzima hexoquinasa (HXK) para fosforilar hexosas, con lo cual se desencadena una retroalimentación negativa del ciclo de Calvin (Sheen, 1994; Rolland *et al.*, 2006). En este sentido, Han *et al.* (2008) y Han *et al.* (2009) encontraron que la actividad de INV en hojas de cítricos se aumenta en mayor proporción en condiciones de exceso de B (3,5 veces) que en deficiencia (2 veces) con respecto al control.

Por otro lado, se ha reportado que bajo deficiencia de B además de la acumulación de hexosas, también se aumenta la acumulación de almidón en los cloroplastos, afectando negativamente la ultra-estructura y función de los mismos (Han *et al.*, 2008; Han *et al.*, 2009; Wimmer y Eichert, 2013). Además, la deficiencia y el exceso de B disminuyen el contenido de clorofilas, la relación Chl *a*/Chl *b*, y el contenido de carotenoides en diferentes especies, con lo cual se disminuye la capacidad fotosintética de la planta (Pinho *et al.*, 2010; Mukhopadhyay *et al.*, 2013; Landi *et al.*, 2013b). La relación de clorofilas se puede ver reducida según Horn *et al.* (2007) por un aumento en el contenido de la clorofila *b* en plantas con toxicidad por B, sugiriendo una pérdida diferencial de los centros de reacción y de las proteínas de la antena captadora de luz.

Adicionalmente, se ha reportado que los daños celulares como consecuencia de la deficiencia o toxicidad por B, como: disminución de la expansión foliar, daños en membranas, clorosis y necrosis, causan reducción significativa de la fotosíntesis (Reid *et al.*, 2004; Pinho *et al.*, 2010). Finalmente, se ha reportado una alteración de la fluorescencia de la clorofila *a* bajo condiciones de estrés por B (Han *et al.*, 2009; Guidi *et al.*, 2011).

Boro y fluorescencia de la clorofila *a*

La fluorescencia de la clorofila *a* genera una aproximación del desempeño y del estado del aparato fotosintético a nivel del PSII. Por medio de la cinética de Kautsky, la cual es una curva de inducción de fluorescencia que consiste en dos fases, la rápida (OJIP) la cual relaciona principalmente los eventos primarios del PSII, que incluye la óxido-reducción de los aceptores y donadores de electrones (Q_A, Q_B y PQ); y la fase lenta (PSMT), asociada con interacciones entre procesos de las membranas de los tilacoides y procesos metabólicos en el estroma del cloroplasto, se puede evidenciar alteraciones en la respuesta fotosintética de las plantas (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008; González *et al.*, 2008). En la fase rápida de

la curva se encuentra un pico K el cual es considerado como el resultado de la inhibición en la donación de electrones desde el agua al aceptor secundario de electrones del PSII, debido posiblemente a una inactivación del complejo productor de oxígeno (OEC), resultado de la liberación del ion manganeso desde este complejo; siendo la amplitud del pico K un indicador específico del daño en OEC. Han *et al.* (2009) han reportado un pico K pronunciado para plantas con exceso de B y en menor proporción para plantas con deficiencia de este nutriente, concordando con Mukhopadhyay *et al.* (2013), quienes afirman que la disminución de la fotosíntesis por deficiencia de B puede deberse a limitaciones en la reacción de Hill, limitando la fotólisis del agua y la posterior liberación de oxígeno, lo que altera el flujo de electrones en los aceptores del PSII.

Se ha sugerido que la amplitud de la fase I-P es una medida de la cantidad de aceptores finales reducidos al sitio aceptor del PSI, representando esta fase el último paso y el más lento limitante de la cadena transportadora de electrones fotosintético (Han *et al.*, 2009). Estos investigadores aseguran que la fase I-P que va desde fluorescencia a los 30 milisegundos (F30ms) a fluorescencia máxima (Fm) fue igualmente disminuido tanto por deficiencia como por exceso de B. Por lo tanto, la mayor disminución en la asimilación de CO₂ en hojas con deficiencia de B comparado con exceso, no puede ser atribuido a un aumento en la disminución en los aceptores finales reducidos (Han *et al.*, 2009).

Variaciones en los parámetros relacionados con la fluorescencia de la clorofila *a* se han reportado debido a los diferentes niveles de B en la planta. La eficiencia máxima del PSII (Fv/fm) tiende a disminuir con exceso de B en plantas de *Citrus grandis* y *Ocimum basilicum* (Han *et al.*, 2009; Landi *et al.*, 2013b) y este efecto se ve disminuido en plantas de *Solanum lycopersicum* cuando existen sales presentes en la solución del suelo, las cuales ejercen una función antagonista con el B (Guidi *et al.*, 2011). Sin embargo, Han *et al.* (2009) repor-

tan que este parámetro disminuye aún más en hojas deficientes que con exceso de B, indicando que el PSII es menos inhibido con exceso de este nutriente; concordando con Papadakis *et al.* (2004) quienes afirman que este parámetro no se ve afectado con dosis altas de B. Stavrianakou *et al.* (2006) afirman que con deficiencia no se ve afectado el Fv/fm ni la capacidad fotosintética en plantas de *Dittichia viscosa*. Por lo tanto, bajo condiciones de estrés por B el Fv/fm puede verse afectado dependiendo de la especie, teniendo en cuenta que este índice es un buen indicador del estado inhibitorio del PSII, debido a que refleja la acumulación de centros de reacción del PSII que no están funcionales (Baker, 2008).

Dentro de las vías de disipación de energía se encuentra el quenching no fotoquímico (qNP), el cual aumenta en plantas con altos contenidos de B, indicando que una mayor proporción de energía se está dirigiendo a la vía de la disipación por calor, esto puede estar relacionado con la protección del aparato fotosintético a partir del ciclo de las zeaxantinas, o por el daño mismo que se genera por los diferentes niveles de fotoinhibición (González *et al.*, 2008; Guidi *et al.*, 2011; Landi *et al.*, 2013). Por otro lado, la disminución del quenching fotoquímico (qP) bajo condiciones de exceso de B, está relacionado con la reducción en el rendimiento cuántico fotoquímico del PSII (Φ PSII) debido a una alteración en la proporción de centros de reacción abiertos del PSII (Guidi *et al.*, 2011; Landi *et al.*, 2013a).

Así mismo, la tasa de transporte de electrones (TTE) se ve disminuida tanto en bordes de la hoja de *Solanum lycopersicum*, como en el centro de la misma cuando los niveles de B son altos, debido posiblemente a la incapacidad para disipar calor (Guidi *et al.*, 2011) y su disminución varía de acuerdo a la severidad en que la concentración de B se encuentre en la planta. También se ha reportado que la TTE se disminuye cuando se presenta una deficiencia de B, afectando consecuentemente la tasa fotosintética (Han *et al.*, 2009). En general, cuando se presenta un estrés

por B, se disminuye la apertura u oxidación de los centros de reacción del PSII por la baja reoxidación de la Q_A , y por tanto, no se produce el ATP y NADPH productos de la cadena transportadora de electrones, afectando así el Ciclo de Calvin (Guidi *et al.*, 2011).

Han *et al.* (2009) reportaron que la fotoinhibición se identifica con mayor precisión por un aumento en el flujo de energía disipado por el centro de reacción (DI_0/RC) y una disminución en la probabilidad de que un excitón atrapado mueva un electrón en la cadena de transporte de electrones más allá de Q_A (ET_0/TR_0), que por una disminución en F_v/f_m (TR_0/ABS). Se ha encontrado que TR_0/ABS y ET_0/TR_0 disminuyeron más con exceso de B que con deficiencia, y DI_0/RC incrementa en mayor medida en plantas con exceso de B, indicando una pérdida en la conectividad entre la energía que atrapa la antena pero que no va al centro de reacción, y por lo tanto se disipa (Turán *et al.*, 2014). Adicionalmente, la disminución de TR_0/ABS con exceso de B sugiere que los sitios donadores son relativamente más afectados que los sitios aceptores (Turán *et al.*, 2014).

Adicionalmente se logra evidenciar que cuando se presenta un exceso de B se disminuyen diferentes parámetros como: flujo de transporte de electrones (ET_0/RC), transportadores totales de electrones (S_m), flujo de energía disipada (DI_0/RC), flujo de absorción (ABS/RC) y el flujo de energía atrapado (TR_0/RC). Además, se reducen parámetros como el rendimiento cuántico para el transporte de electrones (ET_0/ABS), el rendimiento cuántico para la disipación de la energía (ϕ_{D_0}), la fracción de complejos liberadores de oxígeno, el índice de desempeño (PI_{ABS}) y el índice de desempeño total ($PI_{ABS-Total}$) (Han *et al.*, 2009; Turán *et al.*, 2014).

Con lo anterior, se puede concluir que el PSII es menos fotoinhibido con la deficiencia de B (Han *et al.*, 2009), siendo la cantidad de PSII activos por sección transversal (RC/CS_0) el parámetro más afectado bajo esta condición, debido a un

incremento en la fluorescencia mínima (F_0). El incremento de F_0 genera la reducción de la fluorescencia variable (F_v) y esta se considera que es la característica de inhibición de los aceptores de electrones del PSII, indicando un daño fotoquímico asociado a una pérdida crónica de centros funcionales del PSII (Landi *et al.*, 2013a), a causa de la separación del LHC (Light Harvesting Complex) con el complejo básico del fotosistema, generando un daño irreversible del PSII (Turán *et al.*, 2014). En general, Han *et al.* (2009) concluyeron que los parámetros de fluorescencia de la clorofila *a* son menos afectados por deficiencia de B que por exceso, indicando que bajas cantidades de B en plantas inhiben menos los aceptores del PSII.

Boro y metabolismo de pigmentos

El contenido de pigmentos en las plantas varía de acuerdo a diferentes limitantes a nivel nutricional y por diferentes condiciones de estrés abiótico (Chutia y Borah, 2012; Giri *et al.*, 2013). Se ha reportado que tanto un exceso como una deficiencia de boro en plantas de tabaco genera una disminución en el contenido de clorofilas totales, disminuyendo las tasas fotosintéticas de la planta debido a la afectación que se da en las reacciones de Hill (Ghanati *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2011). Así mismo, autores como Prabhu y Muthuchenlian (2011) han observado que el porcentaje de disminución del contenido de pigmentos y la disminución en la relación chl_a/b , es mayor cuando se presenta toxicidad por boro que cuando hay una deficiencia de este micronutriente. Sin embargo, Tewari *et al.* (2009) registraron que para plantas de mora, la concentración de pigmentos se disminuyó bajo condiciones de deficiencia de boro, pero en toxicidad no se observó una disminución significativa en las concentraciones de clorofila *b* y carotenoides, siendo la disminución de carotenoides la implicada en la reducción de la relación carotenoides/clorofilas bajo condiciones de deficiencia de boro. Lo anterior difiere a lo reportado por varios autores, ya que según estudios en plantas de caupí y

pera, el contenido de carotenoides no se ve afectado por deficiencias o excesos de boro (Prabhu y Muthuchenlian, 2011; Wang *et al.*, 2011).

Con respecto a la deficiencia de boro, el contenido de clorofilas se vio disminuido en plantas de coco, posiblemente debido a una alteración en el sistema de síntesis de clorofila y/o a la actividad de la enzima clorofilasa (Pinho *et al.*, 2010). Se conoce que la falta de este elemento en las plantas reduce la capacidad fotosintética como resultado de la disminución en la actividad de las reacciones de Hill, la baja concentración de CO₂ intercelular debido a una disminución en la conductancia estomática, a la menor tasa de transporte de electrones y por supuesto a la reducción de las clorofilas (Zhao y Oosterhuis, 2002). Según Hajiboland y Farhanghi (2010), en plantas de *Brassica rapa* se ha observado que tanto la disminución de la conductancia estomática, como el bajo contenido de clorofilas presentes en las hojas, generan una fotoinhibición importante en plantas deficientes de boro.

En estudios realizados por Hajiboland *et al.* (2011a), en plantas de té bajo condiciones de deficiencia de boro, se observó que el contenido de clorofilas totales disminuyó, pero se presenta un ligero aumento de las clorofilas *b* y los contenidos de carotenoides presentan una tendencia al aumento a medida que las plantas sobreviven con bajas concentraciones de boro. Sin embargo, estos mismos autores en otros estudios han diferenciado la respuesta entre hojas jóvenes y adultas, evidenciando que bajo condiciones de deficiencia de boro en plantas de té, no se afecta la concentración de clorofilas, carotenoides, antocianinas, ni flavonoides en las hojas jóvenes; sin embargo, en hojas adultas se reduce significativamente la relación chl*a/b* y se presenta adicionalmente un aumento en las concentraciones de carotenoides (Hajiboland *et al.*, 2011b). Los carotenoides son pigmentos que juegan un papel fotoprotectivo no solo por la disipación del exceso de energía de las clorofilas en estado triplete, sino también al estar involucrados en el ciclo de

las xantofilas (Casierra-Posada, 2007) y su papel protector al cloroplasto de daños fotooxidativos (Archana *et al.*, 2012). Concordando con lo anterior, en estudios realizados por Hajiboland y Farhanghi (2010) en plantas de nabo, se observó que bajo deficiencia de boro se disminuyó la concentración de carotenoides y clorofilas totales, pero se presentó un aumento en el contenido de antocianinas y compuestos fenólicos libres.

Según lo anterior, autores como Archana *et al.* (2012) reportan que la concentración de carotenoides se disminuye con la deficiencia de boro en diferentes plantas, pero aseguran que la disminución en la relación chl/car en estados tempranos de la deficiencia, puede ser una característica adaptativa para proteger los cloroplastos del daño fotooxidativo, sin embargo en estados tardíos, la relación chl/car se incrementa sugiriendo que los carotenoides se están viendo severamente afectados por la deficiencia de boro (Archana *et al.*, 2012).

Según Archana *et al.* (2012), en plantas de *Catharanthus roseus* la concentración de pigmentos fotosintéticos se disminuye bajo condiciones de deficiencia de boro, debido a los cambios que se inducen en la estructura del cloroplasto que podrían causar la disminución en la concentración de clorofilas *a* y *b*. Sin embargo, estos mismos autores aseguran que la relación chl *a/b* disminuye principalmente en los estados más tempranos de la deficiencia, posiblemente debido a que la clorofila *a* es más afectada que la clorofila *b*, pero en estados tardíos de deficiencia de boro, se revierte esta relación, indicando que la clorofila *b* es más sensible que la *a*, en momentos tardíos de la deficiencia.

Por otro lado, el exceso de boro también altera la composición de pigmentos, debido a la formación de especies reactivas de oxígeno que se producen a través de la clorofila triplete, lo cual puede inducir daños oxidativos, promoviendo la degradación de la clorofila o afectando su biosíntesis (Papadakis *et al.*, 2004). Lo anterior también

lo afirman Han *et al.* (2009), quienes observaron en diferentes estudios que la tasa fotosintética en hojas de cítricos disminuye significativamente cuando las dosis de boro son excesivas, debido a la formación de una gran cantidad de especies reactivas de oxígeno que promueven el daño de las membranas celulares, afectando el metabolismo de la planta.

Según autores como Prabhu y Muthuchelian (2011), bajo condiciones de toxicidad por boro, se incrementa la proporción chl *a/b*, lo que puede estar involucrado con el cambio en la composición de pigmentos del aparato fotosintético, el cual presentaría una menor cantidad de proteínas clorofílicas cosechadoras de la luz; lo cual ha sido reportado como un mecanismo adaptativo de defensa ante diferentes condiciones adversas para las plantas (Asada, 2006). Sin embargo, en otras especies como la pera y algunas brassicáceas, la relación chl *a/b* se disminuye a medida que se aumenta las concentraciones de boro en los tejidos (Wang *et al.*, 2011; Archana, 2013).

Diferentes investigaciones han revelado que la toxicidad por boro reduce el contenido de clorofilas *a*, *b*, totales y carotenoides, en plantas de pera, mostaza, *Artemisia annua* y diferentes brassicas (Aftab *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2011; Archana, 2013; Varshney *et al.*, 2015). Por otro lado, se observa que los cítricos bajo exceso de boro reducen únicamente la clorofila *b*, sin presentar diferencias significativas en los contenidos de clorofila *a* (Martínez-Cuenca *et al.*, 2015), e incluso en plantas de algodón, no se ve afectado el contenido total de pigmentos cuando estas se

encuentran bajo altas concentraciones de boro en el suelo (Ahmed *et al.*, 2014).

Otros autores investigaron la respuesta de plantas de maíz después de 24 d de siembra sometidas a diferentes dosis elevadas de boro, presentando incrementos en los contenidos de carotenoides y una disminución en los contenidos de clorofila total, principalmente la clorofila *a*. Así mismo se observó un incremento en los contenidos de xantofilas, el cual se ha reportado como un pigmento involucrado en la protección contra el daño oxidativo generado por la toxicidad de boro en plantas juveniles de maíz (Ogunwole *et al.*, 2015).

CONCLUSIONES

Tanto la deficiencia como el exceso de boro afectan el proceso de la fotosíntesis, ya sea debido a limitaciones de tipo estomático o no estomático. La respuesta a esta condición de estrés genera múltiples mecanismos los cuales varían de acuerdo a la especie y al estado fenológico de la misma, alterando el metabolismo de los diferentes pigmentos en las plantas. Así mismo, la fluorescencia de la clorofila *a* se ha reportado como un indicador esencial y de gran importancia para determinar la magnitud de diferentes tipos de estrés. Para las diferentes dosis de boro se ha identificado que el PSII es alterado tanto en los eventos primarios como en los eventos posteriores asociados principalmente con interacciones entre procesos de las membranas de los tilacoides y los procesos metabólicos en el estroma del cloroplasto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aftab, T., A. Khan, M. Idrees, M. Naeem y M. Ram. 2010. Boron induced oxidative stress, antioxidant defence response and changes in Artemisinin content in *Artemisia annua* L. J. Agron. Crop Sci. 196: 423-430. Doi: 10.1111/j.1439-037X.2010.00427.x

Agustí, M., A. Martínez, M. Mariano y V. Almelá. 2003. Cuajado y desarrollo de los frutos cítricos. Instituto Agroforestal Mediterráneo, Universidad Politécnica de Valencia, Valencia, España.

- Ahmed, N., M. Abid, A. Rashid, R. Abou-Shanab y F. Ahmad. 2014. Influence of boron nutrition on membrane leakage, chlorophyll content and gas exchange characteristics in Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) J. Plant Nutr. 37, 2302-2315. Doi: 10.1080/01904167.2014.912325
- Ahmad, W., A. Niaz, S. Kanwal y K. Rasheed. 2009. Role of boron in plant growth: a review. J. Agric. Res. 47(3), 329-338.
- Archana, G., K. Singh y N. Pandey. 2012. Susceptibility of periwinkle (*Catharanthus roseus* L. var. nirmal) to boron deficiency. Res. Environ. Life Sci. 5(1), 43-46.
- Archana, N. 2013. Antioxidant responses and water status in *Brassica* seedlings subjected to boron stress. Acta Physiol Plant. 35, 697-706. Doi: 10.007/s11738-012-1110-z
- Asada, K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplast and their functions. Plant Physiol. 141: 391-396. Doi: 10.1104/pp.106.082040
- Baker, N. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annu. Rev. Plant Biol. 59, 89-113. Doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759
- Bariya, H., S. Bagtharia y A. Patel. 2014. Boron: A promising nutrient for increasing growth and yield of plants. En: Hawkesford, M.J., S. Kopriva y L.J. de Kok (eds.). Nutrient use efficiency in plants. Plant Ecophysiol. 10. Doi: 10.1007/978-3-319-10635-9_6
- Blevins, D. y K. Lukaszewski. 1998. Boron in plant structure and function. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49, 481-500. Doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.481
- Bogiani, J., A. Estevens y C. Rosolem. 2013. Carbohydrate production and transport in cotton cultivars grown under boron deficiency. Sci. Agric. 70(6), 442-448.
- Botta, A., M. Marcon, C. Marín, N. Sierra, M. Carrion y R. Piñol. 2007. Mejora en cuajado y calibre tras la aplicación de Boro con aminoácidos en diferentes cultivos. Actas Hort. 48, 592-595.
- Broadley, M., P. Brown, I. Cakmak, Z. Rengel y F. Zhao. 2012. Function of nutrients: Micronutrients. pp. 191-248. En: Marschner, P. (ed.). Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. Elsevier, London.
- Brown, P. y B. Shelp. 1997. Boron mobility in plants. Plant Soil 193, 85-101. Doi: 10.1023/A:1004211925160
- Camacho, J., J. Rexach y A. Gonzales-Fonte. 2008. Boron in plants: Deficiency and toxicity. J. Integ. Plant Biol. 50(10), 1247-1255. Doi: 10.1111/j.1744-7909.2008.00742.x
- Casierra-Posada, F. 2007. Photoinhibition: Physiological response of plant to high-irradiance stress. A review. Rev. Colomb. Cienc. Hort. 1(1), 114-123. Doi: 10.17584/rcch.2007v1i1.1150
- Chen, M., S. Mishra, S. Heackathorn, J. Frantz y C. Krause. 2014. Proteomic analysis of Arabidopsis thaliana leaves in response to acute boron deficiency and toxicity reveals effects on photosynthesis, carbohydrate metabolism, and protein synthesis. J. Plant Physiol. 171, 235-242. Doi: 10.1016/j.jplph.2013.07.008
- Chutia, J. y S. Prasad. 2012. Water stress effects on leaf growth and chlorophyll content but not the grain yield in traditional rice (*Oryza sativa* Linn.) genotypes of Assam, India II. Protein and Proline status in Seedlings under PEG induced water stress. Amer. J. Plant Sci. 3, 971-980. Doi: 10.4236/ajps.2012.37115
- Ghanati, F., A. Morita y H. Yokota. 2002. Induction and suberin and increase of lignin content by excess boron in tobacco cells. Soil Sci. Plant Nutr. 48, 357-364.
- Giri, S., D. Shrivastava, K. Deshmukh y P. Dubey. 2013. Effect of air pollution on chlorophyll content of leaves. Curr. Agric. Res. J. 1(2), 93-98. Doi: 10.12944/CARJ.1.2.04
- Goldbach, H. y M. Wimmer. 2007. Boron in plants and animals: Is there a role beyond cell-wall structure? J. Plant Nutr. Soil Sci. 170(1), 39-48. Doi: 10.1002/jpln.200625161
- González, S., H. Perales y M. Salcedo. 2008. La fluorescencia de la clorofila *a* como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. REB 27(4), 119-129.
- Guidi, L., E. Degl'Innocenti, G. Carmassi, D. Massa y A. Pardossi. 2011. Effects of boron on leaf chlorophyll fluorescence of greenhouse tomato grown with saline water. Environ. Exp. Bot. 73, 57-63. Doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.09.017.
- Guidon, L., X. Dong, L. Liu., L. Wu., S. Peng y C. Jiang. 2014. Boron deficiency is correlated with changes in cell wall structure that lead to growth defects in the leaves of navel orange plants. Sci. Hort. 176, 54-62. Doi: 10.1016/j.scienta.2014.06.036
- Hajiboland, R. y F. Farhanghi. 2010. Remobilization of boron, photosynthesis, phenolic metabolism and anti-oxidant defense capacity in boron-deficient turnip (*Brassica rapa* L.) plants. Soil Sci. Plant Nutr. 56, 427-437. Doi: 10.1111/j.1747-0765.2010.00478.x

- Hajiboland, R., S. Bastani y S. Bahrami. 2011a. Effect of light intensity on photosynthesis and antioxidant defense in boron deficient tea plants. *Acta Biol. Szegediensis* 55(2), 265-272.
- Hajiboland, R., S. Bastani y S. Bahramid. 2011b. Photosynthesis, nitrogen metabolism and antioxidant defense system in B-deficient tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) plants. *J. Sci.* 22(4), 311-320.
- Han, S., L. Chen, H. Jiang, B. Smith, L. Yang y Y. Xie. 2008. Boron deficiency decreases growth and photosynthesis, and increases starch and hexoses in leaves of citrus seedlings. *J. Plant Physiol.* 165, 1331-1341. Doi: 10.1016/j.jplph.2007.11.002
- Han, S., N. Tang., H. Jiang., L. Yang, Y. Li y L. Chen. 2009. CO₂ assimilation, photosystem II photochemistry, carbohydrate metabolism and antioxidant system of citrus leaves in response to boron stress. *Plant Sci.* 176, 143-153. Doi: 10.1016/j.plantsci.2008.10.004.
- Herbers, K., P. Meuwly, W. Frommer, J. Métraux y U. Sonnewald. 1996. Systemic acquired resistance mediated by the ectopic expression of invertase: possible hexose sensing in the secretory pathway. *Plant Cell.* 8, 793-803. Doi: 10.1105/tpc.8.5.793
- Horn, R., G. Grundmann y H. Paulsen. 2007. Consecutive binding of chlorophylls a and b during the assembly in vitro of light-harvesting chlorophyll-a/b protein (LHCIIb). *J. Mol. Biol.* 366, 1045-1054. Doi: 10.1016/j.jmb.2006.11.069.
- Kobayashi, M., N. Kouzu, A. Inami, K. Toyooka, Y. Konishi, K. Matsuoka y T. Matoh. 2011. Characterization of Arabidopsis CTP:3-Deoxy-D-manno-2-Octulosonate Cytidyltransferase (CMP-KDO synthetase), the enzyme that activates KDO during rhamnogalacturonan II biosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 52(10), 1832-1843. Doi:10.1093/pcp/pcr120
- Krapp, A., B. Hofmann, C. Schafêr y M. Sititt. 1993. Regulation of the expression of *rbcS* and other photosynthetic genes by carbohydrates: a mechanism for the 'sink regulation' of photosynthesis? *Plant J.* 3(6), 817-828. Doi: 10.1111/j.1365-313X.1993.00817.x
- Landi, M., D. Remorini, A. Pardossi y L. Guidi. 2013a. Boron excess affects photosynthesis and antioxidant apparatus of greenhouse *Cucurbita pepo* and *Cucumis sativus*. *J. Plant Res.* 126, 775-786. Doi: 10.1007/s10265-013-0575-1.
- Landi, M., A. Pardossi, D. Remorini y L. Guidi. 2013b. Antioxidant and photosynthetic response of a purple-leaved and a green-leaved cultivar of sweet basil (*Ocimum basilicum*) to boron excess. *Environ. Exp. Bot.* 85, 64-75. Doi: 0.1016/j.envexpbot.2012.08.008
- Lehto, T., T. Ruuhola y B. Dell. 2010. Boron in forest trees and forest ecosystems. *Forest Ecol. Manag.* 260, 2053-2069. Doi: 10.1016/j.foreco.2010.09.028.
- Martínez-Cuenca, M., B. Martínez-Alcántara, A. Quiñones, M. Ruíz, D. Iglesias, E. Primo-Millo, y A. Forner-Giner. 2015. Physiological and molecular responses to excess boron in *Citrus macrophylla* W. *Plos ONE.* 10(7), 1-18. Doi: 10.1371/journal.pone.0134372
- Maxwell, K. y G. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Experimental Botany.* 51(345), 659-668. Doi: 10.1093/jexbot/51.345.659
- Mishra, S., J. Frantz, F. Yu y J. Gray. 2009. Effects of boron deficiency on geranium grown under different nonphotoinhibitory light levels. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 134(2), 183-193. Doi: 10.1007/s11104-011-0888-6
- Miwa, K. y T. Fujiwara. 2010. Boron transport in plants: coordinated regulation of transporters. *Ann. Bot.* 105, 1103-1108. Doi:10.1093/aob/mcq044.
- Mukhopadhyay, M., P. Ghosh y T. Mondal. 2013. Effect of boron deficiency on photosynthesis and antioxidant responses of Young tea plantlets. *Rus. J. Plant Physiol.* 60(5), 633-639. Doi: 10.1134/S1021443713030096
- Ogunwole, A., O. Otusanya, F. Oloyede y T. Olabamiji, T. 2015. Comparative effects of boron toxicity and deficiency on the growth, chlorophyll, protein and some cations accumulation in *Zea mays* seedlings. *Int. J. Innov. Sci.. Res.*17(2), 316-335.
- Ozturk, M., S. Sakcali, S. Gucl y H. Tombuloglu. 2010. Boron and plants. pp. 275-310. En: Ashraf, M. (ed.). *Plant adaptation and phytoremediation.* Springer Books, New York, NY. Doi: 1007/978-90-481-9370-7_13
- Papadakis, I., K. Dimassi, A. Bosabalidis, I. Therios, A. Patakas y A. Giannakoula. 2004. Effects of B excess on some physiological and anatomical parameters of Navelina orange plants grafted on two rootstocks. *Environ. Exp. Bot.* 51, 247-257. Doi:10.1016/j.plantsci.2003.10.027.
- Pinho, L., E. Campostrini, P. Monnerat, A. Torres, A. Assis, C. Marciano y Y. Bastos. 2010. Boron deficiency affects gas exchange and photochemical efficiency (JPI test parameters) in green dwarf Coconut. *J. Plant Nutr.* 33, 439-451. Doi: 10.1080/01904160903470471.

- Prabhu, M. y K. Muthuchelian. 2011. Effect of boron and high irradiance stresses on chlorophyll, protein and starch content in leaves of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp. P152). *J. Biosciences Res.* 2(2), 55-61.
- Reid, R., J. Hayes, A. Post, J. Stangoulis y R. Graham. 2004. A critical analysis of the causes of boron toxicity in plants. *Plant Cell Environ.* 25, 1405-1414. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01243.x
- Rolland, F., E. Baena-Gonzalez y J. Sheen. 2006. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annual Rev. Plant Biol.* 57, 675-709. Doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441.
- Sheen, J. 1994. Feedback control of gene expression. *Photosynth. Res.* 39, 427-438. Doi: 10.1007/BF00014596
- Sheng, O., S. Song, S. Peng y X. Deng. 2009. The effects of low boron on growth, gas exchange, boron concentration and distribution of 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two rootstocks. *Sci. Hortic.* 121, 278-283. Doi:10.1016/j.scienta.2009.02.009.
- Sotiropoulos, T., I. Therios, K. Dimmasi, A. Bosabalidis y G. Kofidis. 2002. Nutritional status, growth, CO₂ assimilation, and leaf anatomical responses in two kiwifruit species under boron toxicity. *J. Plant Nutr.* 25(6), 1249-1261. Doi:10.1081/PLN-120004386.
- Stangoulis, J., R. Reid, P. Brown y R. Graham. 2001. Kinetic analysis of boron transport in *Chara*. *Planta* 213, 142-146. Doi: 10.1007/s004250000484
- Stavrianakou, S., G. Liakopoulos y G. Karabourniotis. 2006. Boron deficiency effects on growth, photosynthesis and relative concentrations of phenolics of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae). *Environ. Exp.Bot.* 56, 293-300. Doi:10.1016/j.envexpbot.2005.03.007.
- Takano, J., K. Noguchi, M. Yasumori, M. Kobayashi, Z. Gajdos, K. Miwa, H. Hayashi, T. Yoneyama y T. Fujiwara. 2002. Arabidopsis boron transporter for xylem loading. *Nature* 420(21), 337-340. Doi: 10.1016/j.tplants.2008.05.007
- Takano, J., K. Miwa y T. Fujiwara. 2008. Boron transport mechanisms: collaboration of channels and transporters. *Trends Plant Sci.* 13(8), 451-457. Doi:10.1016/j.tplants.2008.05.007.
- Tanaka, M y T. Fujiwara. 2008. Physiological roles and transport mechanisms of boron: perspectives from plants. *Pflugers Arch.* 456, 671-677. Doi: 10.1007/s00424-007-0370-8
- Tewari, R., P. Kumar y P. Sharma, P. 2009. Morphology and oxidative physiology of boron-deficient mulberry plants. *Tree Physiol.* 30: 68-77. Doi: 10.1007/jpln.200700222.
- Turán, M., C. Kayihan, F. Eyidogan, Y. Ekmekci, M. Yucel y H. Oktem. 2014. Evaluation of photosynthetic performance of wheat cultivars exposed to boron toxicity by the JIP fluorescence test. *Photosynthetica* 52(4), 555-563. Doi: 10.1007/s.11099-014-0065-2.
- Varshney, P., Q. Fariduddin y Y. Mohammad. 2015. Boron induced modulation in growth, photosynthesis and antioxidant system in two varieties of *Brassica juncea*. *Int. J. Adv. Res.* 3(10), 819-832.
- Wang, J., S. Tao, K. Qi, J. Wu, H. Wu y S. Zhang. 2011. Change in photosynthetic properties and antioxidant system of pear leaves to boron toxicity. *Afr. J. Biotechnol.* 10(85), 19693-19700. Doi: 10.5897/AJB11.2608
- Wimmer, M. y T. Eichert. 2013. Review: Mechanisms for boron deficiency-mediated changes in plant water relations. *Plant Sci.* 203-204, 25-32. Doi: 10.1016/j.plantsci.2012.12.012.
- Zhao, D. y D. Oosterhuis. 2002. Cotton carbon exchange, nonstructural carbohydrates, and boron distribution in tissues during development of boron deficiency. *Field Crops Res.* 78, 75-87. Doi: 10.1016/S0378-4290(02)00095-3