Actividad biológica de los *brasinoesteroides* y sus análogos en las plantas.

Introducción

Los *brasinoeteroides* (Br) son hormonas esteroidales de las plantas, que son esenciales para el normal crecimiento y desarrollo de las plantas; él componente activo de estas sustancias se le denominó brasinólido y fue aislado por primera vez del polen de nabo (*Brassica napus* L.). Hace más de dos décadas que se investiga sobre los Br, que revelan su importancia en un amplio grupo de procesos fisiológicos (Clouse, 2002; Davies, 2005). Como consecuencia, se reconocen en la actualidad por diferentes autores, a los Br como una clase importante de reguladores de crecimiento de las plantas, junto a las hormonas clásicas, como las auxinas, las giberelinas, las citoquininas, el ácido abscísico y el etileno (Clouse, 2002; Symons y Reid, 2004; Li et al., 2005).

Para determinar la actividad de los *brasinoesteroides* se emplearon bioensayos específicos como el de la inclinación de la lámina de arroz (*Oriza sativa* L.) y el del segundo entrenudo del frijol (*Phaseolus vulgaris L.*) (Bajguz y Tretyn, 2003).

Existen evidencias de que estos compuestos, al igual que las giberelinas y las auxinas, están ampliamente distribuidos en el reino vegetal, en las angiospermas como en las gimnospermas. (Fujioka y Sakurai, 1997). Los *brasinoesteroides* se han encontrado principalmente en polen, hojas, yemas, flores y semillas en proporciones y formas diferentes (Seeta et al., 2002).

Teniendo en cuanta lo antes expuesto el objetivo de este trabajo es dar a conocer algunos de los principales efectos fisiológicos de los *brasinoesteroides* y sus análogos relacionados con la respuesta defensiva, la morfogénesis y el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Biosíntesis de los *brasinoesteroides*

Después de sintetizar diferentes Br y de evaluar su actividad biológica a nivel de bioensayos, se hacía necesario conocer sobre la biosíntesis y metabolismo de los mismos y conocer la regulación endógena adecuada que promueve el crecimiento y desarrollo de las plantas (Schneider, 2002).

Las moléculas de los *brasinoesteroides* cuentan con cuatro anillos (A, B, C y D) y una cadena lateral (Figura 1), y se forman a partir de la condensación de bloques de cinco átomos de carbonos denominados isoprenos. Los *brasinoesteroides* con mayor presencia en el reino Plantas son los que poseen 28 átomos de carbono (C_{28}) con diferentes substituyentes en los anillos A y B, así como en la cadena lateral. Se han identificado químicamente más de 50 *brasinoesteroides* de fuentes vegetales y el brasinólido es hasta ahora el que produce la mayor actividad biológica de todos, ya que puede sintetizarse directamente del campesterol o a través de la síntesis general de los esteroles. Los esteroles vegetales, además de su papel como precursores de los *brasinoesteroides*, son componentes integrantes de las membranas celulares, donde regulan su fluidez y permeabilidad (Bishop y Yokota, 2001; Teixeira y Adam, 2002)

Las diferencias en cuanto a la estructura de los Br naturales se debe a la presencia de un oxígeno en el átomo de carbono tres (C_3) y otros adicionales en el

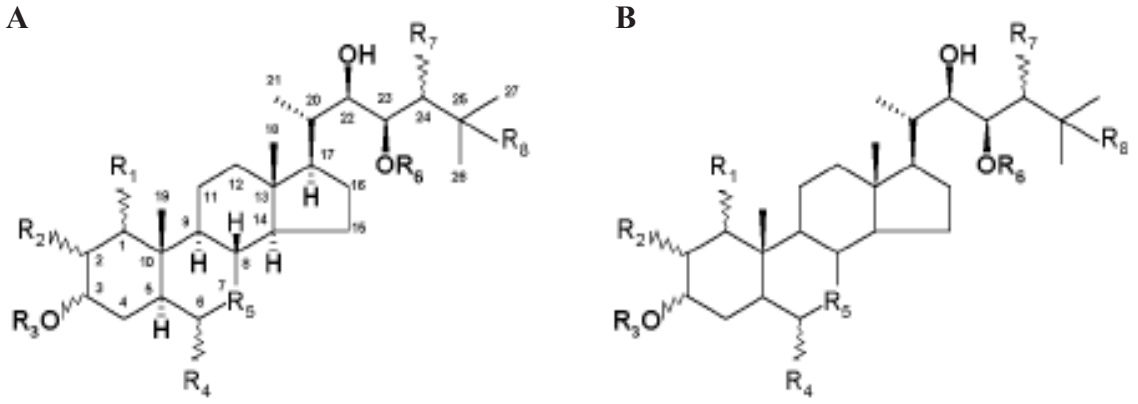

FIGURA 5. FÓRMULA GENERAL DE LOS BRASINOESTEROIDES NATURALES (MODIFICADA DE TEIXEIRA Y ADAM, 2002)
A.- FÓRMULA ESTRUCTURAL GENERAL. B.- FÓRMULA ESTRUCTURAL GENERAL SIMPLIFICADA

carbono dos (C_2) y seis (C_6) de los anillos A y B, así como en las posiciones de los carbonos 22 (C_{22}) y 23 (C_{23}) de la cadena lateral (de acuerdo al orden numérico de los carbonos de los esteroides, Figura 5 A y B) (Bishop y Yokota, 2001). Los análogos de Br son compuestos que tienen una estructura similar a los Br naturales y tienen una actividad muy parecida a la brasinólida (Texeira y Adam, 2002; Núñez et al., 2005).

Yokota et al. (1990), fueron los primeros que demostraron la conversión de la castasterona a brasinólida, utilizando marcaje isotópico con ^3H en cultivos celulares transformados de *Catharanthus roseus* (G. Don.), productora de altos niveles de Br. Posteriormente estos resultados se confirmaron en posturas de *Catharanthus roseus* (G. Don.), *Nicotiana tabacum* (L.) y *Oriza sativa* (L.) (Suzuki et al., 1995), así como en *Arabidopsis thaliana* (L.), en este caso la biosíntesis de los Br ocurre a partir de los esteroles precursores (Fujioka et al., 1998).

Regulación y expresión génica de los brasinoesteroides

La regulación de la expresión génica de los Br es un aspecto fundamental en su mecanismo de acción. Las primeras investigaciones sobre los genes que regulan los Br se realizaron en la década del 90. Estos resultados se evidenciaron en epicotilos de plantas de soya (*Giycine max* (L) Merrill.), donde la aplicación de la 24-epibrasinólida (24-EBL) incrementó los niveles de ARNm del gen bru1, el cual codifica para una enzima xiloglucano-endotransglicosilasa (XET), este gen lo regulan los Br durante las etapas tempranas del alargamiento celular (Zurek y Clouse, 1994). Posteriormente se comprobó que la proteína BRU1 es una XET funcional (Oh et al., 1998).

El primer mutante insensible a la brasinólida, se denominó bri1, que tenía la capacidad de alargar las raíces de plantas mutantes de *Arabidopsis* en presencia de concentraciones inhibitorias de Br; a diferencia de los mutantes biosintéticos, bri1 no restablece el fenotipo silvestre por la aplicación exógena de Br (Clouse y col., 1996). La caracterización de este mutante permitió el clonaje del gen bri1 y posteriormente se corroboró que la proteína BRI1 es el receptor de los Br en las plantas (Li y Chory, 1999; Friedrichsen et al., 2000; Friedrichsen y Chory, 2001). Este receptor presenta dominio citoplasmático con actividad quinasa, indispensable para trasmitir la señal hacia el interior de las células (Li y Chory, 1997).

Después del aislamiento y la caracterización del gen receptor bri1 (Li y Chory, 1997), el cual codifica para una proteína quinasa receptora con repeticiones ricas en leucina (LRR-RLK, siglas en Inglés), se han identificado nuevos componentes de gran importancia en las rutas de señalización a los Br, tales como, la proteína BAK1, también una LRR-RLK, que interactúa con el receptor BRI1 (Nam y Li, 2002; Li et al., 2002); la proteína BIN2, que es una quinasa, que está relacionada con la regulación negativa de las señales de los Br (Pérez-Pérez et al., 2002) y los genes homólogos bes1 y bzr1 (Yi et al., 2002; Wan et al., 2002), los cuales codifican para las proteínas del núcleo BES1 y BZR1, que se relacionan con la señalización por los Br (Yin et al., 2005; He et al., 2005).

Por el contrario, cuando el receptor BRI1 percibe al brasinólido, éste inactiva a la proteína BIN2 y el complejo

BES1/BZR1 se acumula en el núcleo, activando la expresión de diferentes genes, incluyendo a los que se involucran en la modificación de la pared celular y el crecimiento. La proteína BAK1 interactúa con el receptor BRI1; pero no se sabe cuál es su función durante la percepción del brasinólido (He et al., 2005; Yin et al., 2005; Wang et al., 2006). Sin embargo, todavía se deben estudiar los mecanismos de acción de estos componentes de la transducción de señales e identificar los factores de la transcripción y las secuencias específicas en los promotores de los genes regulados directamente por los Br (Li y Jin, 2007).

Efectos fisiológicos de los brasinoesteroides y sus análogos

La aplicación de los Br induce un amplio rango de respuestas, incluyendo un incremento en la expansión celular de las hojas, aumento de la elongación del tallo, crecimiento del tubo polínico, desenrollamiento de las hojas en pastos, reorientación de las microfibrillas de celulosa, induce la formación de tejido conductor, influyen en la fotomorfogénesis, en la división celular, indistintamente pueden estimular o inhibir la rizogénesis, participan en la inducción de la biosíntesis de etileno, en la polarización de la membrana y son sustancias que influyen positivamente contra el estrés biótico y abiótico (Hu et al., 2000; Nemhauser y Chory, 2004; Singh y Shono, 2005; Reyes et al., 2008).

Según lo informado por Kulaeva (1991), el pretratamiento con brasinólida (BrL) preservó la ultraestructura del núcleo y el cloroplasto en segmentos de hoja de cebada que se expusieron a 500 mM de NaCl. Posteriormente, Sasse y Hudson (1995), demostraron que la 24-epibrasinólida (EBrL) fue capaz de estimular la germinación de semillas de Eucalyptus camaldulensis. Vardhini y Rao (1997), plantearon que la BrL, EBrL y la 28-homobrasinólida (HBrL) fueron capaces de revertir los efectos inhibitorios del crecimiento en posturas de maní que se sometieron a la salinidad.

Anuradha y Rao (2001), informaron una recuperación en el crecimiento y un incremento de los niveles de proteínas solubles y ARN en semillas de arroz var. 'IR-64' que se trataron durante 24 horas con 150 mM de y 3 μM de EBrL. Anuradha y Rao (2003), demostraron que la imbibición de las semillas a la concentración de 3 μM con BrL, EBrL y HBrL recuperó el crecimiento, el contenido de clorofila y la actividad de la nitrato reductasa ante estrés salino en las plántulas de arroz.

La micropropagación de plantas tropicales, como la yuca (*Manihot esculenta Crantz*), el ñame (*Dioscorea alata L.*) y la piña (*Ananas comosus L.* (Merr.)), mejoraron con la aplicación de la 28-homocastasterona o la 3β-acetil-28-homotestoterona (Bieberach et al., 2000). El tratamiento de ápices del rizoma de la manzana (*Mallus prunifolia* (Willd.) Borkh) con 5α-fluoro-28-homocastasterona aumentó su tasa de multiplicación en un 112 % (Schaefer et al., 2002).

Hernández et al. (1999), evidenciaron la acción positiva sobre el crecimiento de las plantas de papa cultivadas *in vitro* del compuesto Biobras-6 (1 mg.L^{-1}), ya que éste aceleró la altura de las plantas y la emisión de raíces, lo cual demuestra además la acción rápida cuando se emplean in vitro.

Plana et al. (2002), informaron que la combinación del Biobras 6 (10^{-4} mg.L^{-1}) y BAP (0,25 mg.L^{-1}) en el medio de cultivo benefició notablemente la formación de callos en todos los explantes de tomate que estudiaron y se favoreció el proceso de regeneración indirecta.

Mazorra y Núñez (2003), realizaron un estudio con semillas de tomate tratadas con solución de 0,01 mg.L^{-1} de Biobras-6 presentaron, después de 72 horas de suspensión del riego, un estado hídrico foliar ligeramente más favorable, lo que repercutió en una menor reducción de la altura y el diámetro del tallo. En condiciones de estrés de altas temperaturas, tanto el brasinoesteroide natural 24-Epibrasinólida como el análogo sintético MH-5 estimularon la actividad de las tres enzimas antioxidantes catalasa, superóxido dismutasa y peroxidasa, por lo que los autores sugieren que estos análogos de brasinoesteroides pudieran proteger a las plantas de tomate ante el estrés hídrico y de altas temperaturas.

Núñez et al. (2005), estudiaron la adición del Biobras-6 y el MH-5 a concentraciones de 0,001 y 0,01 mg.L^{-1} al medio de cultivo basal MS que contenía 0,1 mg.L^{-1} de 6-BAP, mientras que en el segundo experimento, se adicionaron los productos a ambas concentraciones, pero la concentración de citoquinina se redujo a la mitad. En ambos casos como control se empleó el medio MS suplementado con 0,1 mg.L^{-1} de 6-BAP. Los resultados mostraron que el Biobras-6 y el MH-5 estimularon la

formación de callos y brotes de lechuga de la variedad 'Brasil 221' a partir de cotiledones solamente.

Jeyakumar et al. (2003), aplicaron un brasinólido en diferentes concentraciones de forma foliar a las plantas del clon de banano 'Robusta', que incrementó la altura de las plantas (209,6 cm) por aplicación de 0,2 ppm del brasinólido a los cuatro y seis meses después de la plantación y el control obtuvo 205,3 cm, así mismo se incrementó el área foliar (21,65 m^2/plantas) y su índice (6,68) significativamente con respecto al tratamiento control, que obtuvo 20,40 m^2/plantas y 6,29, respectivamente. También se evidenció que el tratamiento en el que se aplicó el brasinólido a los 4 y 6 meses después que se sembraron las plantas mejoraron la fotosíntesis neta, ya que alcanzaron valores de 21 mmol $CO_2.m_{-2}.s^{-1}$ mientras que el tratamiento control fue de 19,4 mmol $CO_2.m_{-2}.s^{-1}$. Así mismo, el contenido relativo de agua con un 82,4 % fue superior a los 80,2 % que obtuvieron las plantas del tratamiento control. En cuanto al rendimiento y calidad de los frutos, las plantas del tratamiento antes citado supera a las plantas del tratamiento control en el peso del racimo (incluyendo el raquis) con 21,7 y 20,2 kg, número de manos con 9,53 y 9,42, número de dedos con 115,7 y 112,3; así como en los sólidos solubles totales con 21,5 y 21°Brix, respectivamente.

En general, en los últimos años se ha generado bastante información sobre la ruta de biosíntesis de los *brasinoesteroides* y sobre su modo de percepción. Los resultados preliminares de su efecto en la inducción de la división celular probablemente nos conduzcan a nuevas áreas del conocimiento. Se está avanzando en el conocimiento de cuáles son los componentes intermediarios para llevar la señal desde la membrana hasta la célula, pero aún quedan muchas incógnitas por responder. Teniendo en cuenta los avances que se han alcanzado en el estudio de los Br y sus análogos a nivel internacional, es muy probable que en un breve espacio de tiempo se definan con claridad sus mecanismos y modo de acción en las plantas.

Con el Biobras -16, en el cultivo de la Vriesea sp., estimuló la formación de raíces y el número de hojas de las plantas, lo cual presupone un efecto sinérgico o aditivo con las auxinas en dicho proceso (Capote et al., 2009). Por otra parte, González-Olmedo et al. (2005) en plántulas de banano del clon 'FHIA-18' provenientes del cultivo in vitro y expuestas a estrés térmico por altas y bajas temperaturas, la aplicación del análogo de brasinoesteroides MH-5 a la concentración de 0,22 μmol.L^{-1} aumentó significativamente el número de hojas, la altura, y la masa fresca de las plantas.

Según González-Olmedo et al. (2005), los cambios que se inducen en el crecimiento y desarrollo de las plantas por la aplicación de los *brasinoesteroides* son el resultado de una cascada de eventos bioquímicos, los cuales pueden ser iniciados directamente sobre el genoma o a través de rutas que no impliquen la acción directa de los genes.

Conclusiones

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

Humberto Izquierdo Oviedo
Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas

Referencias

Anuradha, S. y Rao, S. S.
2001 Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of seed germination and seedling growth of rice (Oryza sativa L.). Plant Growth Regul. 33: 151-153.

Anuradha, S. y Rao, S. S.
2003 Application of brassinosteroids to rice seeds (Oryza sativa L.) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increase nitrate reductase activity. Plant Growth Regul. 40: 29-32.

Bajguz, A, y Tretyn, A.
2003 The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. Phytochemistry 62: 1027–1046.

Bieberach, C. Y.; León, B.; Centurión, O. T.; Ramírez, J. A.; Gros, E.y Galagovsky, L.
2000 Estudios preliminares sobre el efecto de dos brasinoesteroides sintéticos sobre el crecimiento in vitro de yuca, ñame y piña. Anales de la Asociación Química Argentina 88: 1-7.

Bishop, G. J. y Yokota, T.

2001. Plants steroid hormones, brassinosteroids: Current highlights of molecular aspects on their synthesis/ metabolism, transport, perception and response. Plant Cell Physiol. 42 (2): 114–120.

Capote, I; Escalona, M; Daquinta, M; Pina, D; Gonzáles, J; Aragón, C.
2009 Efecto del análogo de brasinoesteroide (MH-5) en la aclimatización de los brotes de Vriesea, propagadas en sistemas de inmersión temporal. Ciencia y Tecnología 2 (1): 21-25.

Clouse. S. D.
2002 Arabidopsis mutant reveal multiple role for steroids in plant development. Plan Cell 14: 1995-2000.

Clouse, S. D.; Langford, M. y McMorris, T. C.
1996 A brassinosteroids-insensitive mutant in Arabidopsis thaliana exhibits multiple defects in growth and development. Plant Physiol. 111: 671-678.

Davies, P. J.
2005 Plant Hormones. Springer, Berlin. P. 10-163.

Friedrichsen, D. M.; Joazeiro, C. A.; Li, J.; Hunter, T. y Chory, J.
2000 Brassinosteroid insensitive-1 is a ubiquitously expressed leucine-rich repeat receptor serine/ threonine kinase. Plant Physiol. 123: 1247-1256.

Friedrichsen, D. M. y Chory, J.
2001 Steroid signalling in plants: from the cell surface to the nucleus. BioEssays 23: 1028-1036.

Fujioka, S. y Sakurai, A.
1997 Biosynthesis and metabolismo of brassinosteroids. Physiol. Plant. 100: 710-715.

Fujioka, S.; Noguchi, T.; Yokota, T.; Takatsuto, S. y Yoshida, S.
1998 Brassinosteroids in Arabidopsis thaliana. Phytochem. 48: 595-599.

González-Olmedo, J. L.; Nuñez, M; Robaina, C; Jiménez, M y Pérez, J.
2005 Efecto del Biobras-16 en algunos indicadores agronómicos del tabaco variedad 'Sancti Spíritus-96'. Centro Agrícola 32 (1): 18-22.

He, J. X.; Gendron, J. M.; Sun, Y.; Gampala, S. S.; Grendon, N.; Sun, C. Q. Y Wang, Z. Y.
2005 BZR1 is a transcriptional repressor with dual roles in brassinosteroid homeostasis and growth responses. Science 307: 1634- 1638.

Hernández, M. M.; Moré, O. y Núñez, M.
1999 Empleo de análogos de brasinoesteroides en el cultivo in vitro de la papa (Solanum tuberosum L.). Cultivos Tropicales 20 (4): 41-44.

Hu, Y. X.; Bao, F. y Li, J.
2000 Promotive effect of brassinosteroids on cell division involves a distinct CycD3-induction pathway in Arabidopsis. Plant J. 24: 693-701.

Jeyakaumar, P.; Kumar, N.; Kavino, M.
2003 Physiological response of banana cv. 'Robusta' (AAA) to foliar applied plant growth regulators on productivity. Madras Agric. J. 90 (10-12): 702 – 706.

Kulaeva, O.; Burkhanova, E. A.; Fedina, A. B.; Khokhlova, V. A.; Bokebayeva, Ga, H. Y Adam, G.
1991 Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions. En: Brassinosteroids: chemistry, bioactivity and applications.American Chemical Society Symposium Series 474. American Chemical Society, Washington, p. 141-155.

Li, J. y Chory, J.
1997 A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction. Cell 90: 929-938.

Li, J. y Chory, J.
1999 Brassinosteroids actions in plant. J. Exp. Bot. 50: 332-340.

Li, J. y Jin, H.
2007 Regulation of brassinosteroid signalling. Trends Plant Sci. 12: 37-41.

Li, J.; Wen, J.; Lease, K. A.; Doke, J. T.; Tax, F. E. y Walker, J. C.
2002 BAK1, an Arabidopsis LRR receptor like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling. Cell 110: 213-222.

Mazorra, L. M. y Núñez, M.
2003 Influencia de análogos de brasinoesteroides en la respuesta de plantas de tomate a diferentes estrés ambientales. Cultivos Tropicales 24 (1): 35-40.

Nam, K. H. y Li, J.
2002 BRI1/BAK1, a receptor kinase pair mediating brassinosteroid signaling. Cell 110: 203-212.

Nemhauser, J. L., y Chory, J.
2004 Bring it on: new insights into the mechanism of brassinosteroid action. Journal of Experimental Botany 55 (395): 265-270.

Núñez, M.; Siquiera, W. J.; Hernándeza, M. M.; Zullo, M. A. T.; Robaina, C. y Coll, F.
2005 Efecto del Biobras-6 y el MH-5 en la inducción de callos y brotes de lechuga (Lactuca sativa L.). Cultivos Tropicales 25 (4): 5-9.

Oh, M.; Romanow, W. G.; Smith, R. C.; Zamski, E.; Sasse, J. y Clouse, S. D.
1998 Soybean BRU1 encodes e functional xyloglucan endotransglycosylase that is highly expressed in inner epicotyl tissue during brassinosteroid-promoted elongation. Plant Cell Physiol. 39: 124-130.

Pérez-Pérez, J. M.; Ponce, M. R. y Micol, J. L.
2002 The UCU1 Arabidopsis gene encodes a SHAGGY/GSK3-like kinase required for cell expansion along the proximodistal axis. Dev. Biol. 242: 161-173.

Plana, Dagmara, Marta Alvarez, Marilyn Florido, Regla. M. Lara y Miriam Núñez.
2002 Efecto del Biobras-6 en la morfogénesis in vitro del tomate. Cultivos Tropicales 23 (1): 21- 25.

Reyes, Y.; Mazorra, L. M. y Núñez, M.
2008 Aspectos fisiológicos y bioquímicos de la tolerancia del arroz al estrés salino y su relación con los brasinoesteroides. Cultivos Tropicales 29 (4): 67-75.

Sasse, J. M. y Hudson, I.
1995 Effect of 24-epibrassinolide on germination of seeds of Eucalyptus camaldulensis in saline conditions. Proc. Plant Growth Regul. Soc. Amer. 22: 136-141.

Schaefer, S.; Medeiro, S. A.; Ramirez, J. A.; Galagovsky, L. R.y Pereira-Netto, A. B.
2002 Brassinosteroid-driven enhancement of the in vitro multiplication rate for the marubakaido apple rootstock (Malus prunifolia (Willd.) Borkh). Plant Cell Reports 20: 1093-1097.

Schneider, B.
2002 Pathways and enzymes of brassinosteroid biosynthesis en: Esser, K.; Lüttge, U.; Beyschlag, W. y Hellwig, F.(eds). Progress in Botany, Vol 63, pp. 286-306. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany.

Seeta, S.; Vidya, B.; Sujatha, E. y Anuradha, S.
2002 Brassinosteroids–A new class of phytohormones. Current Science 82 (10): 1239-1245.

Singh, I. y Shono, M.
2005 Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, on thermotolerance of tomato. Plant Growth Regul. 47: 111-119.

Suzuki, H.; Fujioka, S.; Takatsuto, S.; Yokota, T.; Murofushi, N. y Sakurai, A.
1995 Biosynthesis of brassinosteroids in seedlings of Catharanthus roseus, Nicotiana tabacum and Oryza sativa. Biosci. Biotech. Biochem. 51: 168-172.

Symons, G. M. y Reid, J. B.
2004 Brassinosteroids do not undergo long-distance transport in pea. Implications for the regulation of endogenous brassinosteroid levels. Plant Physiology 135: 2196–2206.

Teixeira, M. A. y Adam, G.
2002 Brassinosteroid phytohormones - structure, bioactivity and applications. Braz. J. Plant Physiol. 14 (3):143-181.

Wang, Z. Y.; Nakano, T.; Gendron, J.; He, J.; Chen, M.; Vafeados, D.; Yang, Y.; Fujioka, S.; Yoshida, S.; Asami, T. y Chory, J.
2002 Nuclear-localized BZR1 mediates brassinosteroid-induce growth and feedback suppression of brassinosteroid biosynthesis. Dev. Cell 2: 505-513.

Wang, Z. Y.; Wang, Q.; Chong, K.; Wang, F.; Wang, L.; Bai, M. y Jia, C.
2006 The brassinosteroid signal transduction pathway. Cell Res. 16: 427-434.

Vardhini, S. V. y Rao, S. S.
1997 Effect of brassinosteroids on salinity induced growth inhibition of groundnut seedlings. Indian J. Plant Physiol. Plant 2 (2): 156-161.

Yin, Y.; Wu, D. y Chory, J.
2002 Plant receptor kinases: systemin receptor identified. Proc. Natl. Acad. Sci. 99: 9090- 9092.

Yin, Y.; Vafeados, D.; Tao, Y.; Yoshida, S.; Asami, T. y Chory, J.
2005 A new class of transcription factors mediates brassinosteroid-regulated gene expression in Arabidiopsis. Cell 120: 249-259.

Yokota, T.; Ogino, Y.; Takahashi, N.; Saimoto, H.; Fujioka, S. y Sakurai, A.
1990 Brassinolide is biosynthesized from castasterone in Catharanthus roseus crown gall cell. Agric. Biol. Chem. 54: 1107-1108.

Zurek, D. M. y Clouse, S. D.
1994 Molecular cloning and characterization of a Braasinosteroid regulated gene from elongating soybean (Glycine max L.) epicotyls. Plant Physiol. 104: 161-170.