

Principales reguladores hormonales y sus interacciones en el crecimiento vegetal

Main hormonal regulators and their interactions in plant growth

Johan Steven Alcantara Cortes¹, Acero Godoy Jovanna², Alcántara Cortés Jonathan David³, Sánchez Mora Ruth Melida⁴

Resumen

Una hormona vegetal o fitohormona es un compuesto producido internamente por una planta, que ejerce su función en muy bajas concentraciones y cuyo principal efecto se produce a nivel celular, cambiando los patrones de crecimiento de los vegetales y permitiendo su control. Los reguladores vegetales son compuestos sintetizados químicamente u obtenidos de otros organismos y son, en general, mucho más potentes que los análogos naturales. Es necesario tener en cuenta aspectos críticos como oportunidad de aplicación, dosis, sensibilidad de la variedad, condición de la planta, etc., ya que cada planta requerirá de unas condiciones específicas de crecimiento que pueden afectarse por la concentración de ellos en el medio. Los reguladores vegetales son productos sintéticos que se han convertido en las primeras herramientas capaces de controlar el crecimiento y actividad bioquímica de las plantas por lo que su uso ha aumentado en los últimos años.

Esta revisión busca hacer una recopilación bibliográfica de los primeros acontecimientos de la aplicación de los reguladores de crecimiento vegetal. Se presentan las principales características fisiológicas que pueden desarrollar la aplicación de estos sobre el crecimiento vegetal a nivel celular y su repercusión a nivel fenotípico; además, se describen las principales fitohormonas más conocidas en la aplicación biotecnológica. Entre ellas se encuentran auxinas, giberelinas, citoquininas, ácido abscísico, ácido salicílico, poliaminas, jasmonatos y derivados, brasinoesteroides, etileno y estrigolactonas. Se detallan las principales funciones a nivel del metabolismo vegetal y sus posibles interacciones intra e intercelular.

1. Estudiante de Facultad de Ciencias de la Salud. Programa Bacteriología y Laboratorio Clínico. Semillero de investigación Biotecnología y Genética, Universidad Colegio Mayor de Cundinamarca.

2. Candidata al Doctora en Ciencias Naturales para el Desarrollo (DOCINADE). Universidad Nacional. Costa Rica.

3. Candidato a Magister en Gestión Ambiental y Desarrollo Sostenible. Universidad Distrital. Francisco José de Caldas.

4. Docente. Líder grupo de Investigación Biotecnología y Genética, Universidad Colegio Mayor de Cundinamarca.

Correspondencia: rmsanchezm@unicolmayor.edu.co

ORCID:

<https://orcid.org/0000-0003-1176-2599> - Alcántara Cortes, Johan Steven.

<https://orcid.org/0000-0003-1656-6888> - Acero Godoy, Jovanna

<https://orcid.org/0000-0003-1564-0820> - Alcántara Cortés, Jonathan David

<https://orcid.org/0000-0002-0572-8418> - Sánchez Mora, Ruth Melida

Recibido: 12/02/2019

Aceptado: 26/04/2019

Palabras claves: fitohormonas, cultivo vegetal, crecimiento vegetal, enraizamiento, metabolismo vegetal.

Abstract

A vegetal hormone or phytohormone is a compound produced inside by a plant, that work in low concentrations and whose mainly effect occurs at the cellular level, changing the patterns of grow in vegetal organism and allow their control. The plant grows regulators are synthetic chemical compounds that can be obtained by the organism different to the plants and are more stronger that natural analogues, is necessary have in consideration different aspects like application opportunity, concentration, sensibility, plant condition, its because every plant requires specific conditions of grow that can be affected by phytohormonal concentration in the soil or medium. The vegetal regulators are synthetic products that it has been converted in the mainly tool available to control the growing and biochemical activity of the plant and for that reason their use are increased in the last years.

This review makes a bibliography compilation of the first events in the beginning of vegetal plant regulators application and presents the mainly physiologic characteristics that can be developed by application of vegetal hormones and their action in cellular and phenotypic response, furthermore we explain some of the mechanisms of action of the mainly ten phytohormones more knowledge in the biotechnological application: auxins, gibberellins, cytokinins, abscisic acid, salicylic acid, polyamines, jasmonates and derived compounds, brassinosteroids, ethylene, and strigolactones. We describe their mainly functions to vegetal metabolism and their possible interactions intracellular and extracellular.

Keywords: phytohormones, vegetal crops, vegetal development, root enhancer, vegetal metabolism.

Introducción

La búsqueda de mecanismos capaces de ser utilizados en el mejoramiento de las condiciones de crecimiento vegetal, teniendo como base el uso de fitohormonas, ha permitido controlar de manera específica procesos como la producción de metabolitos secundarios, el tiempo de crecimiento, la

disminución de la concentración de agentes patógenos, la inducción de la maduración de frutos, el cruce de especies vegetales para el mejoramiento de los productos industriales (alimentos), etc., que naturalmente son procesos difíciles de regular en un medio de cultivo convencional (1). Los reguladores de crecimiento vegetal son compuestos sintetizados químicamente u obtenidos de

otros organismos, son similares a las fitohormonas y cumplen un papel importante en la regulación de diferentes procesos bioquímicos a nivel celular en los organismos vegetales.

Desde la biotecnología se han podido fabricar de manera sintética reguladores de crecimiento que pueden imitar el rol de las fitohormonas de manera natural. Existen distintos tipos de reguladores capaces de promover o inhibir el crecimiento vegetal. Algunos autores han sugerido la existencia de compuestos químicos capaces de controlar el crecimiento de manera específica, por lo que los reguladores se han podido clasificar en diez tipos diferentes, de acuerdo a la actividad o capacidad estimulante que cada uno pueda poseer en el crecimiento vegetal, en un órgano o procedimiento único como la fotosíntesis, maduración de frutos entre otros (2).

Como consecuencia, estos reguladores han permitido potencializar el proceso de cultivo en los organismos vegetales, siendo una de las principales fuentes ideales en función de lograr el objetivo que la biotecnología ha encaminado en los últimos años hacia la integración de técnicas que logren eliminar muchas de las problemáticas que se presentan en los cultivos como la presencia de fitopatógenos microbianos, entomopatógenos, cambios ambientales, cambios en el medio de cultivo, entre otros.

La idea de comprender la funcionalidad del metabolismo de los organismos vegetales,

desde el control hormonal vegetal, genera en el campo científico un conocimiento básico acerca de la fisiología vegetal que se requiere para que estos puedan desarrollar de manera controlada diferentes procesos bioquímicos en función de una necesidad o incluso mejorar el tiempo que requieren para su desarrollo, manteniendo un aislamiento del organismo frente a las condiciones bióticas y abióticas que se presentan, llegando a optimizar completamente sus condiciones de crecimiento.

Gracias a la gran variedad que presentan los organismos vegetales, la biotecnología vegetal busca la aplicación de la investigación y la tecnología a las plantas, sus partes, productos y modelos, con el fin de transformar materiales vivos o inertes para el desarrollo de conocimiento, bienes y servicios. El objetivo de esta revisión es realizar una recopilación general de los diferentes reguladores de crecimiento que existen y el impacto que generan en los organismos vegetales a nivel celular y de manera fenotípica.

Clasificación de los reguladores de crecimiento vegetal

Los reguladores de crecimiento pueden ser clasificados según su estructura molecular, su actividad a nivel vegetal, sus efectos inhibitorios o estimulantes, entre otras clasificaciones. En la tabla No 1 se muestra la clasificación de los reguladores de crecimiento más usados en la actualidad para el crecimiento vegetal y su aplicación. Algunas fitohormonas se clasifican en familias,

por ejemplo, las auxinas, en donde encontramos varios compuestos con estructura y actividad similar. Por otra parte, reguladores como el etileno son sustancias específicas y no se conocen otras que cumplan una actividad similar. Ciertas funciones de las fitohormonas pueden ser observadas a nivel fenotípico (3).

Tabla 1. Clasificación de los principales reguladores de crecimiento vegetal.

Fitohormona	Variedades Encontradas	Efecto a nivel vegetal	Efecto a nivel celular	Precursor orgánico
Auxinas	AIA AIB 2,4-D Ácido α -naftalenacético (NAA) (sintético)	Formación y elongación de tallos Producción de diferentes raíces adventicias Aumento de la dominancia apical	División y elongación celular. Diferenciación celular. Promoción división celular meristemática. Aumenta contenido osmótico celular. Aumenta permeabilidad celular. Aumento de producción proteica Disminución de la presión de la pared celular	L-Triptofano
Giberelinas	GA1 GA2 GA3	Aumenta el desarrollo de tejidos de manera constante Elongación de raíces, hojas jóvenes, floración. Alargamiento de segmentos nodales Participan en procesos de iniciación floral Vital en fertilidad de plantas masculinas y femeninas Induce germinación de semillas	Estimula elongación celular en respuesta a condiciones de luz y oscuridad. Promociona el crecimiento embrionario. Producida de manera endógena durante los procesos de germinación y desarrollo apical.	ent-Kaureno
Citoquininas	Kinetina Zeatina Benciladenina 4-hidroxifeniletíl alcohol	Induce la iniciación y elongación de raíces. Activa la senescencia de las hojas. Estimulan desarrollo fotomorfogenico vegetal Estimula la generación de brotes axilares a nivel vegetal.	Pueden sustentar e iniciar la proliferación de tejidos vegetales madre. Permite producir una alta proliferación y división celular. Se produce con mayor abundancia en las células de los ápices radiculares.	Adenina
Ácido abscísico	No Presenta	Regula y mantiene la dormancia de las semillas. Estimula la maduración de semillas. Puede inhibir el proceso de germinación vegetal. Regula la transpiración celular (Estomas). Puede inducir la senescencia vegetal y floración vegetal.	Promociona la producción de tejidos zigotos. Tiene un fácil acceso a la membrana celular vegetal Sintetizado en tejidos jóvenes como el endodermo de plantas madre y en algunos tejidos vegetales de las semillas (Testa).	Isopentil Pirofosfato Carotenoides

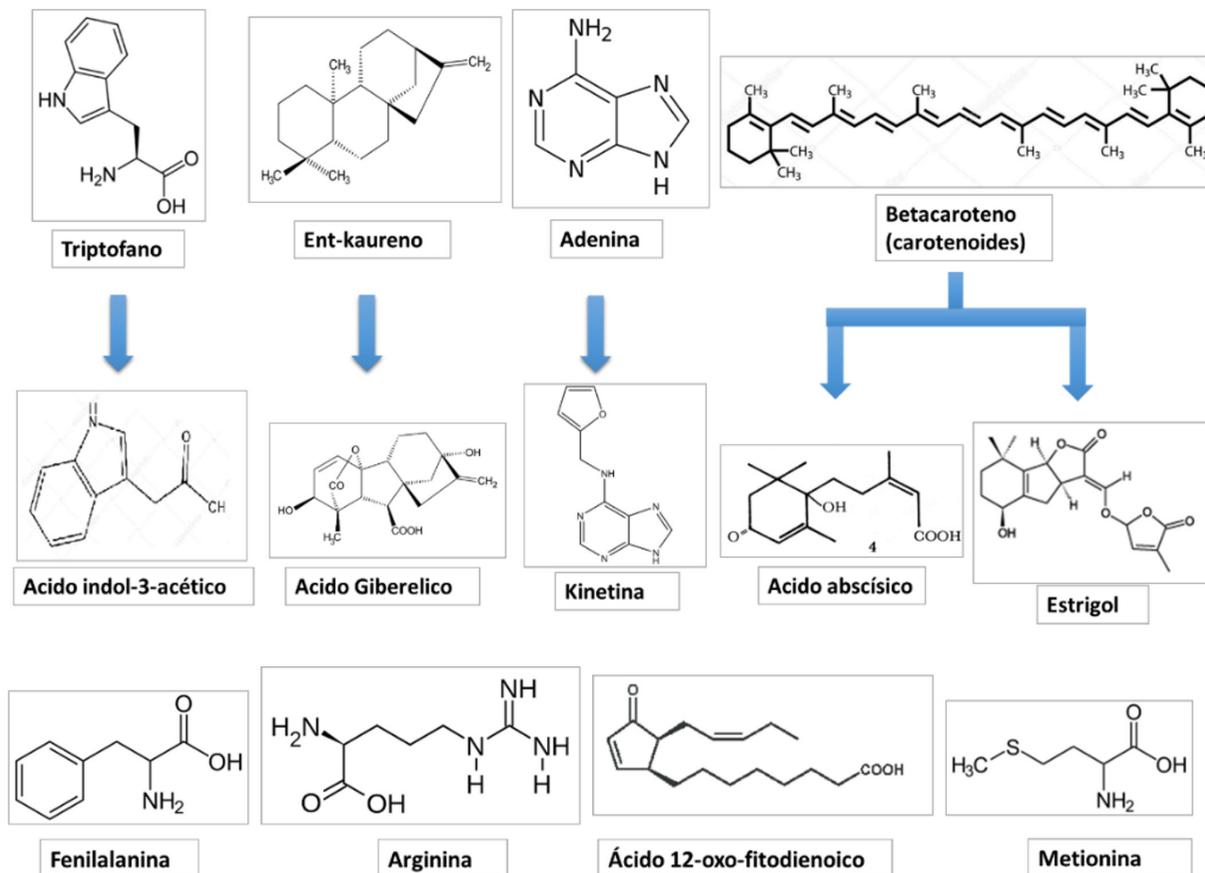
Fitohormona	Varietades Encontradas	Efecto a nivel vegetal	Efecto a nivel celular	Precursor orgánico
Ácido salicílico	No presenta	Potencializa el crecimiento de la floración. Incrementa la longevidad floral. Control y protección de procesos de estrés. Mejora la tolerancia de la germinación a bajas temperaturas Aumenta resistencia en ambientes de alta salinidad o sequía.	Rol inhibitorio en la síntesis de etileno a nivel celular Control de actividad fotosintética Control de la conductividad de los estomas	Fenilalanina
Poliaminas	Cadaverina Putrecina Agmatina Espermidina Espermina	Promueve la elongación y desarrollo de la raíz. Promueve el desarrollo del sistema radicular primario, lateral y adventicio. Disminución del contenido de poliaminas puede causar la disminución de la elongación radicular.	Sintetizadas por medio de las células pertenecientes al sistema radicular. Involucradas en procesos de señalización de la transducción. Asociadas a procesos de proliferación y crecimiento de células vegetales.	Arginina
Ácido Jasmónico y derivados	Ester metálico de ácido jasmónico Ácido jasmónico	Regulación del desarrollo de órganos embrionarios. Regulación de la germinación de semillas. Regula la formación de raíces. Involucrados en la adaptación a procesos de estrés y fototropismos.	Regula el crecimiento y desarrollo celular. Importante función en la inmunidad vegetal. Su síntesis comienza en organelos vegetales como cloroplastos, mitocondrias y vacuolas. Inhibe la formación de callos Involucrados en procesos de regulación de envejecimiento celular.	1) ácido 12-oxo-fitodienoico (OPDA) 2) ácidos grasos poliinsaturados
Brasinoesteroides	Brasinolida 25HB Catasterona Ponasterona	Controla el crecimiento de raíces. Regula la fotomorfogénesis. Diferenciación de estomas y sistema vascular. Promoción del vástago vegetal. Control y adaptación a factores de estrés.	Regulación del metabolismo. Señalización celular. Control de la elongación y división celular. Control de la inmunidad vegetal. Promociona la producción de etileno. Su síntesis comienza en el retículo endoplásmico.	Campesterol
Etileno	No presenta	Regula maduración y senescencia vegetal. Maduración de hojas, inicio de floración y frutos. Desarrollo de órganos sexuales. Puede mejorar las características de maduración de frutos.	Capaz de ser producido por cualquier órgano vegetal. Potencializa la acción de auxinas, ácido abscísico y citoquininas. Puede inhibir la acción del ácido jasmónico y el ácido giberelico Induce la reducción de ácidos nucleicos, la degradación de proteínas, disminución de la membrana celular. Induce la degradación de lípidos, peroxidación y ruptura de pigmentos en las hojas.	Metionina

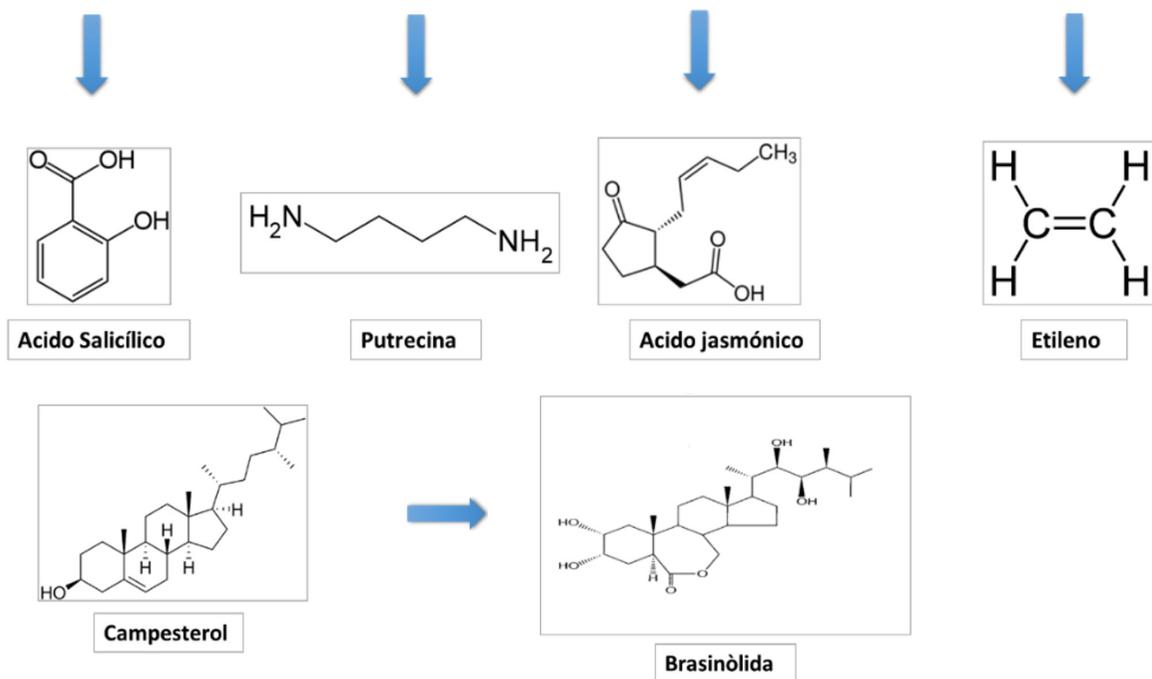
Fitohormona	Varietades Encontradas	Efecto a nivel vegetal	Efecto a nivel celular	Precursor orgánico
Estrigolactonas	GR24 (sintético) Estrigol	Involucrado en respuestas adaptativas cuando se presenta deficiencia de fósforo y nitrógeno en el medio. Potencializa el desarrollo de raíces. Puede aumentar el desarrollo radicular cuando se combina con ciertas auxinas.	Controla el transporte de otras fitohormonas Pueden inhibir la acción de las citoquininas. Control en el metabolismo de sustancias en el sistema radicular. Controla la regulación homeostática vegetal.	Carotenoides

Fuente. Elaboración propia.

Cada uno de estos reguladores requiere para su síntesis de manera natural diferentes precursores que generalmente son obtenidos del medio en el que la plantas se desarrollan. En ocasiones dichos precursores se obtienen como parte del metabolismo secundario que otros microorganismos presentes en la rizosfera realizan para sobrevivir. En la Figura 1 se muestran diversos precursores existentes para cada una de las principales fitohormonas (1,3).

Figura 1. Fitohormonas vegetales más comunes en la naturaleza. Se muestran las diferentes estructuras químicas de los precursores necesarios para la producción de cada fitohormona.





Fuente. Elaboración propia.

Funciones de los principales reguladores de crecimiento vegetal

Las plantas dentro de su desarrollo requieren de reguladores hormonales, capaces de controlar toda la actividad metabólica en función de garantizar la homeostasis intracelular y extracelular. Cada fitohormona de acuerdo con su estructura química realiza diferentes interacciones para poder cumplir con sus funciones. Las principales fitohormonas utilizadas en el crecimiento vegetal son las auxinas, giberelinas, citoquininas, entre otras.

Auxinas

Son un tipo de fitohormonas especializadas en diferentes procesos a nivel vegetal. Los principales puntos de acción se encuentran

a nivel celular, donde tienen la capacidad de dirigir e intervenir en los procesos de división, elongación y diferenciación celular (4). Esta suele encontrarse muy bien distribuida en la mayoría de las células y tejidos vegetales, por lo que puede interferir en procesos de diferenciación unicelular, pluricelular o incluso tener acción en los diferentes tejidos vegetales. Dadas las funciones que posee esta hormona es considerada como un tipo de morfógeno capaz de inducir la diferenciación celular de órganos como raíces, tallos y hojas, y así mismo, dar origen a ellos (5,6).

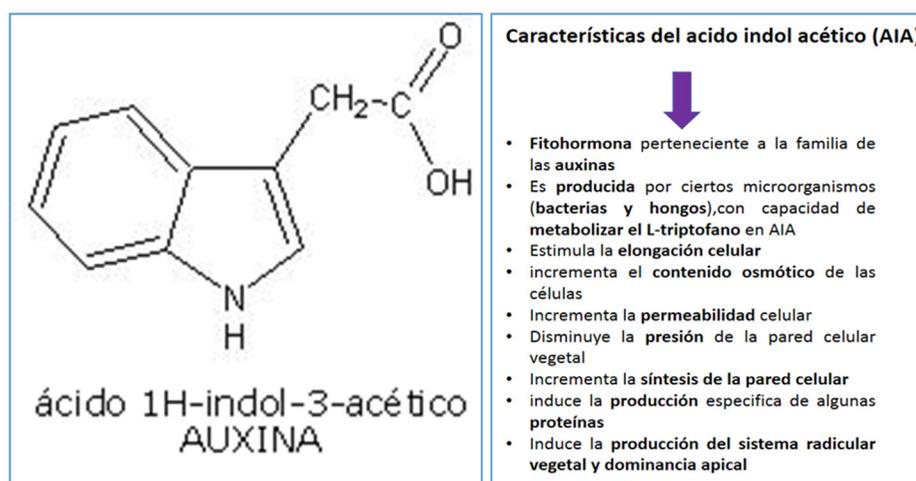
Dentro de las características más relevantes de las auxinas se encuentran su capacidad para inducir la formación y elongación de tallos a nivel vegetal, promover la división celular en cultivos de callos (conjunto de

células no diferenciadas producidas por el exceso de auxina en el ambiente vegetal) en presencia de citoquininas y tener la capacidad de inducir la producción de diferentes raíces adventicias sobre los tejidos de hojas y tallos recién cortados (5).

Dentro de las auxinas más conocidas a nivel vegetal se encuentra el ácido 3-indol-acéti-

co (AIA) que es la principal auxina producida de manera natural, aunque también se conocen otro tipo de auxinas que son producidas de manera sintética como el ácido indol-butírico (IBA), el ácido 2,4-dicloro-fenoxiacético (2,4-D) y el ácido α -naftalenoacético (NAA). Ver Figura 2.

Figura 2. Características generales del ácido indol acético en la aplicación vegetal. Se muestra la estructura del ácido indol acético y las diferentes características como uno de los principales reguladores de crecimiento vegetal.



Fuente. Elaboración propia.

Giberelinas

Las giberelinas, también conocidas como ácidos giberélicos, tuvieron su primera aparición en años cercanos a la década de 1930, cuando algunos científicos analizaron por primera vez algunas fitopatologías relacionadas con el arroz. Dentro de esta investigación se pudo observar la asociación de un hongo que anteriormente era conocido como *Gibberella fujikuroi* como agente etiológico de la enfermedad “bakanae” en

las plántulas de arroz (7,8). Esta enfermedad usualmente era producida por la sobreexpresión de la fitohormona giberelina A que era sintetizada por este hongo y que ocasionaba un incremento en el crecimiento apical de la planta, con una morfología delgada en el desarrollado del vástago vegetal (7). Con el paso del tiempo, algunos científicos lograron aislar y caracterizar diferentes tipos de giberelinas a partir de la filtración y purificación de los metabolitos que eran capaces de producir estos hongos, logrando

diferenciar 3 tipos de giberelinas en la década de 1950 (GA1, GA2, GA3) (7,9).

Esta fitohormona puede ser producida por diversos microorganismos (*Pseudomonas* spp, *Bacillus* spp, *Lactobacillus* spp, *Penicillium* spp, *Trichoderma* spp, entre otros) cuando ocurren ciertas interacciones simbióticas o parasitarias (bacterias y hongos) y también, por plantas de manera endógena en los tejidos jóvenes (10–12). Además, están involucradas a nivel vegetal en el desarrollo de tejidos cuyo crecimiento es constante, como lo pueden ser la elongación de raíces, hojas jóvenes, floración, entre otros procesos vegetales. El ácido giberélico (GA3), por su parte, juega un rol importante en el alargamiento de los segmentos nodales ya que permite estimular la elongación celular en respuesta a las condiciones de luz y oscuridad. Adicionalmente, tiene una gran relevancia en los procesos de iniciación de la floración, por lo cual es sumamente vital para la fertilidad de las plantas masculinas y femeninas (7,13).

Cuando se presenta una baja cantidad de giberelinas se puede observar una esterilidad y un bajo desarrollo de los aparatos reproductores vegetales. Cabe resaltar que esta sustancia tiene la capacidad de inducir la germinación de las semillas y tiene alta capacidad estimulante en el crecimiento embrionario, luego de que se da el rompimiento de la dormancia en las semillas, por lo que es sumamente importante en el desarrollo temprano de los embriones vegetales (7,13).

Finalmente, algunos estudios sugieren que una de las principales etapas en donde más es producido el ácido giberélico se da de manera endógena durante el proceso de germinación y desarrollo apical en las plantas, debido a la alta necesidad que requieren los organismos vegetales durante la embriogénesis para mantener su desarrollo constante (14).

Citoquininas

Las citoquininas son un tipo de fitohormonas específicas derivadas de la adenina que tuvieron su primera aparición entre los años de 1940 y 1950, cuando Caplin y Steward, (1948) empezaron a estudiar el efecto que podía tener el extracto de levadura y el jugo de tomate sobre el crecimiento vegetal. Durante este estudio se pudo observar que estas sustancias tenían la capacidad de iniciar y sustentar la proliferación de tejidos madre cuando eran aplicadas sobre organismos vegetales en pequeñas cantidades (15). Con el paso del tiempo fueron estudiándose otros tipos de sustancias que podían tener un efecto similar, encontrando en el agua de coco una de las primeras citoquininas que fue aislada y reconocida por primera vez como la zeatina (proveniente del endospermo inmaduro del maíz) (16,17).

Las citoquininas tienen la capacidad de estimular e inducir una alta proliferación y división celular, suelen inducir la iniciación y elongación de las raíces al igual que pueden activar la senescencia de las hojas, permitiendo estimular el desarrollo fotomorfogé-

nico vegetal y jugar un rol importante en el aumento y generación de la producción de brotes a nivel vegetal (18). Se sabe que estas fitohormonas suelen producirse de manera abundante en la punta de la raíz y suelen transportarse principalmente por el xilema vegetal hacia las partes aéreas de la planta (hojas) (19).

Su efecto en el sistema vegetal casi siempre suele acompañarse de la presencia de auxinas debido a su alta complementariedad en la estimulación del crecimiento y desarrollo vegetal, por lo que una concentración similar de la relación auxinas-citoquininas puede inducir la proliferación de células no diferenciadas (meristemos o callos vegetales), mientras que una mayor concentración de auxinas podría generar un incremento en la producción de raíces, una concentración mayor de citoquininas puede inducir una mayor producción de brotes vegetales (yemas), lo cual puede sugerir que una concentración ideal de ambas fitohormonas en un medio de cultivo estable o en un sustrato adecuado podrían mejorar y acelerar el crecimiento vegetal (16,19,20).

Ácido Abscísico

El ácido abscísico, también conocido como ABA, es una de las fitohormonas que tiene la capacidad de inhibir y controlar algunos procesos vegetales que normalmente ocurren de manera natural. Puede ser generado de manera indirecta por las plantas a partir de la producción de ciertos carotenoides. También es sintetizado de manera directa

por algunos organismos de tipo fúngicos fitopatógenos a partir del farnesil pirofosfato (21). Como regulador de crecimiento vegetal posee la capacidad de regular y mantener la dormancia de las semillas potencializando este efecto y tiene un rol importante en la maduración de semillas y en la producción de cigotos (22).

Esta fitohormona normalmente es considerada como inhibidor del crecimiento debido a que puede detener el proceso de germinación vegetal. También presenta una importante función en la maduración del embrión vegetal y está implicada en procesos de regulación génica y promoción de la senescencia (21,23). Cabe resaltar que esta sustancia puede inducir la floración vegetal; no obstante, altos niveles de este metabolito pueden inducir un mal desarrollo en la planta y, como efecto secundario, puede reducirse la transpiración vegetal por medio de la regulación de los estomas estableciendo desequilibrio osmótico, lo que lleva a un nivel de turgencia impar a nivel celular (22,23). Se comporta en la naturaleza como ácido débil por lo que tiene un fácil acceso a la membrana celular vegetal y es sintetizado principalmente en los tejidos jóvenes como el endodermo de las plantas madre y algunos tejidos de las semillas vegetales como la testa, para regular la maduración (21,24).

Ácido salicílico

Es una fitohormona que permite mejorar y potencializar el crecimiento de la floración vegetal. Tiene la capacidad de incrementar

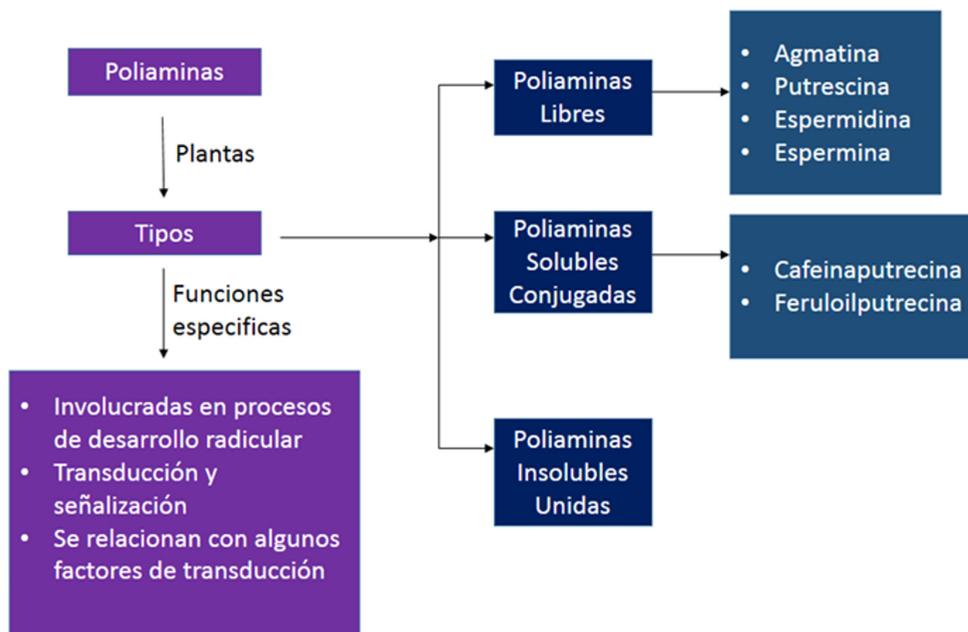
la longevidad floral y puede tomar un papel inhibitorio en la biosíntesis de etileno. Como ácido orgánico puede inducir la activación enzimática de sustancias como la amilasa y la nitrato reductasa (25). Naturalmente, puede tener un efecto sinérgico cuando es combinada con algunas fitohormonas como las auxinas y las giberelinas. En algunos estudios se ha comprobado su rol en el control y protección de procesos de estrés ya que puede inducir una mejor tolerancia a la germinación en ambientes con bajas temperaturas, así como mejorar la capacidad de resistencia hacia ambientes con alta salinidad o sequía (26). Por último, se debe mencionar su importancia en

el control de la actividad fotosintética y la conductividad de los estomas en presencia de un estrés biótico como la sequía (27).

Poliaminas

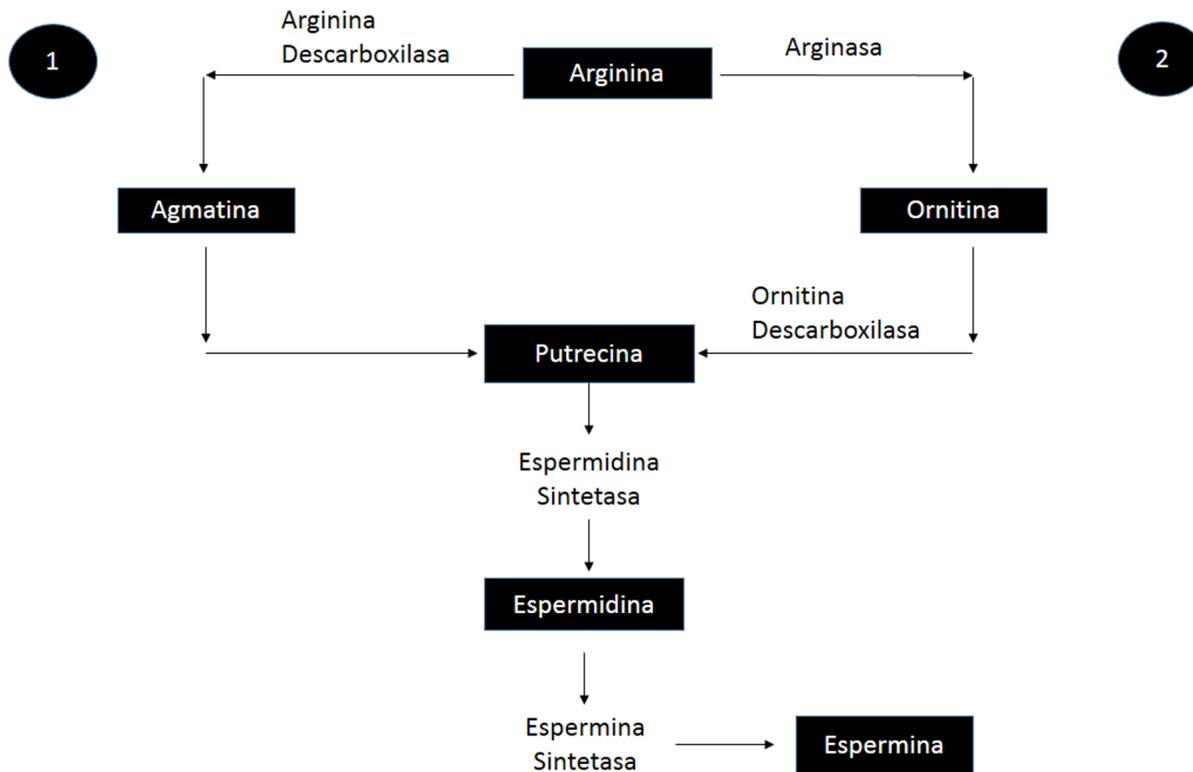
Las poliaminas son un tipo de fitohormonas de carácter policatiónico involucradas en la elongación y desarrollo de la raíz. Generalmente son sustancias de bajo peso molecular y son sintetizadas principalmente en el sistema radicular vegetal (28). Algunas plantas pueden producir los 3 diferentes tipos de poliaminas que existen (Ver Figura 3), aunque esto puede variar según la especie vegetal.

Figura 3. *Tipos existentes de Poliaminas.* Se muestra la clasificación y generalidades de la poliaminas en la aplicación vegetal.



Fuente. Elaboración propia.

Figura 4. Rutas metabólicas involucradas en la formación de Poliaminas. 1) Ruta metabólica Arginina Sintetasa. 2) Ruta metabólica ornitina descarboxilasa.



Fuente. Elaboración propia.

Cada una de estas poliaminas generalmente deriva del aminoácido arginina y es sintetizadas por medio de dos rutas metabólicas: arginina dextrcarboxilasa y ornitina dextrcarboxilasa (ver Figura 4). (28,29).

Como fitohormonas son importantes en el desarrollo del sistema radicular primario, lateral y adventicio por lo que se les atribuye una actividad específica en la formación estructural de la raíz. Además, tienen la capacidad de controlar y regular los factores dependientes del desarrollo radicular (crecimiento de ejes radiculares, aparición de raíces laterales y dirección y elongación del

sistema radicular) (28,30). Generalmente están involucradas en procesos de señalización de la transducción por lo que pueden tener un efecto estimulador del crecimiento en raíces y también se asocian a procesos de proliferación y crecimiento de células vegetales. Existen dos tipos de interacción de estas hormonas, uno de tipo endógeno (limita desarrollo vegetal) y otro de tipo exógeno (estimula el desarrollo vegetal); en consecuencia, su efecto puede variar según las interacciones ambientales (28,31).

Se asocia la síntesis de poliaminas exclusivamente al sistema radicular vegetal, debido a

que el cese del crecimiento de la raíz también involucra la inhibición de la síntesis de poliaminas, lo cual sugiere una dependencia en el desarrollo de la raíz vegetal, por lo que la reducción de poliaminas en el medio vegetal podría llegar a inducir la reducción de la elongación radicular (28,32). Estudios realizados anteriormente sugieren que la disminución de los niveles de poliaminas se relaciona con el envejecimiento y la senescencia vegetal mientras que la acumulación de diferentes poliaminas libres como lo pueden ser la espermidina y espermina se asocia con el crecimiento del tejido y la organogénesis (28,33). Finalmente, si alguno de los procesos metabólicos mencionados en la Figura 4 son inhibidos a nivel enzimático, podría generarse un efecto adverso sobre el crecimiento de la raíz (28).

Ácido jasmónico y derivados

Comúnmente encontrados en el reino vegetal, estos compuestos pueden hallarse actualmente en más de 206 especies de plantas, al igual que pueden ser producidos por algas, mohos, hortalizas, pteridofitos, gimnospermas y algunos organismos del reino fungi (mayor diversidad) (34). Su actividad metabólica se encuentra a nivel fisiológico en diferentes procesos a nivel vegetal, por lo que se cree que tiene una gran función reguladora en aspectos como el crecimiento, desarrollo celular, desarrollo de órganos embrionarios, germinación de semillas, desarrollo de raíz, formación de tubérculos, formación de órganos embriogénicos, fototropismos y adaptación a factores de es-

trés, como también cumple una importante función en la actividad inmunitaria en las plantas (35). Se sabe que el ácido jasmónico (JA) puede actuar tanto de manera inhibitoria como estimulante, siendo una de las pocas fitohormonas con mayor actividad a nivel celular. En cuanto a su característica molecular más importante es bien sabido que son ciclopentanos derivados de la oxidación de ácidos grasos poliinsaturados que se forman a partir de la ruta metabólica de la lipoxigenasa. Cabe destacar, además, que su síntesis comienza en organelos celulares como cloroplastos, mitocondrias y vacuolas. Su inhibición a nivel molecular se da por la liberación de ácido α -linoleico desde la membrana del cloroplasto por medio de la actividad enzimática de la fosfolipasa y su síntesis se da en 3 organelos específicos (cloroplastos, citosol y peroxisomas respectivamente) (36). Por otra parte, el JA puede tener diferentes funciones tanto a nivel transcripcional (activación de genes, producción de ARNi y producción de proteínas específicas) como traduccional (inhibe síntesis de proteínas “normales” y preserva apropiadamente la síntesis de ARNi) (37).

Dentro de la actividad biológica de los jasmonatos se ha demostrado que pueden inhibir la germinación y el crecimiento de raíz cuando se encuentran en concentraciones menores a 10^{-3} M. Así mismo, inhiben la germinación del polen y la formación de callo *in vitro*. En algunos experimentos con *Arabidopsis thaliana* se ha comprobado que puede tener un efecto inhibitorio en el crecimiento de hipocótilos. Otros estudios

han mostrado un efecto estimulante en el desarrollo de raíz para algunas especies de papa; además, pueden suprimir la actividad transcripcional de los cloroplastos, la producción de clorofila y la recepción de la intensidad de luz (34,38).

Pueden encontrarse a nivel vegetal mayormente en órganos jóvenes de hojas, flores y frutos y en menor concentración de raíces, hojas viejas y hojas maduras. Por su parte, el JA tiene una de sus principales funciones en la regulación de la síntesis de proteínas, y por lo tanto, se puede decir que es capaz de regular y controlar la formación de la pared celular(39).

El JA actúa en el control y regulación de la germinación de la semilla. Además, tiene la capacidad de inhibir o retrasar la germinación, lo que puede tener un gran impacto a nivel biotecnológico cuando se desea preservar una especie vegetal de manera *in vitro*. Este compuesto puede inducir una fuerte dormancia cuando se aplica a concentraciones menores de 10^{-3} M y puede llegar a inhibir completamente la germinación cuando se encuentra a una concentración mayor (34).

Esta fitohormona también tiene una gran utilidad en la regulación del envejecimiento celular como en algunos segmentos de hojas, ya que actúa en la promoción de la actividad proteolítica y en la actividad enzimática de la peroxidasa y puede verse involucrada en procesos de control de la respiración celular. Tiene como caracterís-

tica principal la capacidad de promover la reducción de la actividad fotosintética y puede llegar a ocasionar daños estructurales a los cloroplastos como parte de la regulación del envejecimiento. También puede estimular la producción de etileno (40).

La actividad de los jasmonatos puede interferir en la regulación de órganos reproductivos masculinos y femeninos en plantas. Adicionalmente, pueden tener cierto tipo de sinergia o antagonismo con otro tipo de fitohormonas para potencializar o inhibir el desarrollo de procesos metabólicos como el desarrollo del pétalo o la formación del androceo vegetal y, en cuanto a su efecto en el sistema radicular, pueden inhibir o promover la elongación del rizoides vegetativo (34,41).

En cuanto a la regulación de factores de estrés, pueden mediar las reacciones químicas asociadas con la resistencia y aumentar su actividad cuando existe la presencia de agentes entomológicos o fitopatógenos que afecten el desarrollo celular, por medio de la promoción y activación de la actividad enzimática y la reparación celular en caso de daños ocasionados por factores extrínsecos (42).

Por último, dentro de la función inmunológica vegetal, los jasmonatos cumplen cuatro funciones (34):

- 1) Activación de péptidos que forman mecanismos de barrera a la infección en la pared celular.

- 2) Activación de enzimas involucradas en la síntesis de fitolaxinas y componentes fenólicos caracterizados por poseer efectos proactivos.
- 3) Pueden inducir la síntesis de inhibidores de la proteasa que protegen a las plantas de agentes entomológicos y fitopatógenos.
- 4) Pueden inducir la producción de péptidos sulfurosos con potente actividad fungicida.

Brasinoesteroides

Los brasinoesteroides son un tipo de polihidroxiesteroides de lactona con estructura base de brasinólida que comenzaron a ser investigados a principios de la década de 1970, cuando se dio su descubrimiento en extractos de polen pertenecientes a la especie vegetal *Brassica napus L* (43). Su estructura base comparte grandes similitudes con las hormonas esteroides animales y dentro del reino vegetal se han encontrado en una gran cantidad de especies. Dentro de la fisiología vegetal cumple diferentes funciones debido a que se encuentran involucrados en la regulación del metabolismo y señalización celular vegetal, por lo que tienen diferentes efectos en la regulación y desarrollo del crecimiento de las plantas. Entre estas, principalmente se encuentran el control de la elongación y división celular, el crecimiento de la raíz, la regulación de la fotomorfogénesis, la diferenciación de estomas y sistema vascular, la germinación de semillas, la elongación de vástago vegetal y otro tipo de funciones relacionadas con

el control de la inmunidad y reproducción. Pueden a su vez disminuir en gran medida los cambios de estrés provocados por factores bióticos y abióticos dentro del medio (44).

En la actualidad se han encontrado más de 70 tipos diferentes de análogos naturales con similitud a la brasinólida, que dentro de la regulación vegetal tienen un papel sumamente importante en el control de procesos como la producción de etileno, resistencia a estrés ambiental, respuesta gravitrópica de la raíz, entre otras funcionalidades (44).

Los brasinoesteroides se han encontrado en diferentes organismos que presentan cierto tipo de características vegetales como algas y plantas ancestrales, por lo que se cree que es una de las hormonas más antiguas dentro del reino vegetal y mayormente pueden encontrarse en altas concentraciones en diferentes tipos de órganos vegetales como en el polen, semillas inmaduras, raíces y flores (1-100 ng/g), presentándose en brotes y hojas vegetales, pero en una menor concentración (45). Su síntesis comienza en el retículo endoplasmático y su precursor se conoce como campesterol, sumado al hecho de que puede ser sintetizado por las plantas por medio de ruta metabólica de oxidación tardía y una de oxidación temprana (43,46,47).

Se sabe que la aplicación exógena de diferentes tipos de brasinoesteroides puede emplearse en el mejoramiento de la germinación de semillas e inducir la promoción del

crecimiento de hipocotileos, cotiledones, láminas de las hojas, elongación de raíz lateral y diferenciación del meristemo apical (todo ello depende de la concentración del metabolito dentro de la especie vegetal) (44,47).

Etileno

Esta fitohormona se encuentra involucrada en varios procesos metabólicos a nivel vegetal, puede ser sintetizada de manera natural por diferentes especies de plantas y generalmente se produce en cualquier órgano vegetal (48). En cuanto a su aplicación, algunos estudios han demostrado su utilidad para regular diferentes procesos relacionados con la maduración y senescencia vegetal cumpliendo un papel importante en la maduración de órganos como las hojas, el inicio de la floración, y aparición de frutos y de más órganos vegetales (adicionalmente se produce la regulación de la senescencia en cada uno de estos órganos específicos) (49). Como regulador vegetal esta sustancia se ha visto relacionada en procesos sinérgicos y antagónicos al combinarse con otras fitohormonas, ya que puede inducir y mejorar la aplicación de las auxinas, ácido abscísico y citoquininas en procesos de maduración y desarrollo foliar, mientras que otras hormonas como el ácido giberélico y el JA pueden verse inhibidos por la aplicación de dicho regulador de crecimiento (27,40,49).

Dentro de la aplicación endógena se puede ver que su actividad metabólica induce la reducción de ácidos nucleicos, la degrada-

ción de proteínas, disminución de la membrana celular, degradación de lípidos, peroxidación y ruptura de pigmentos en las hojas cuando se ve involucrado en procesos de senescencia, así mismo puede inducir el desarrollo y maduración de órganos sexuales en los procesos iniciales de la floración (50).

El aminoácido más importante para su producción dentro del ámbito vegetal es la metionina, dados los procesos que requiere para ser sintetizado a nivel celular; por lo que será de vital importancia para mantener los procesos relacionados con el equilibrio, maduración y envejecimiento celular de organismos vegetales (51). Por último, cabe resaltar que, como sustancia orgánica vegetal, es sumamente importante cuando se habla de la maduración y senescencia del fruto, ya que se encarga de controlar el color, la textura y el aroma característicos de los frutos durante todo el ciclo de vida que requieren las semillas para su posterior extensión, debido a que es esencial en la señalización y activación de diferentes enzimas y genes que permitirán que dichos procesos puedan generarse dentro de las plantas (49–52).

Estrigolactonas

Las estrigolactonas son un tipo de biomoléculas con estructura de lactonas terpenoides derivadas de carotenoides que tiene la capacidad de incrementar el desarrollo de raíces primarias y adventicias, pero que puede tener cierto tipo de funciones inhibitorias

como la de reprimir la formación de raíces laterales (53). Estas sustancias son primordiales en las respuestas adaptativas cuando se presenta deficiencia de fósforo y nitrógeno en el medio en el cual se desarrolla el organismo vegetal, por lo que suelen mejorar en gran medida el desarrollo de raíces (54). Pueden promover la simbiosis con micorrizas arbusculares gracias a la inducción de la ramificación hifal mediante el ajuste a las estructuras de las yemaciones para mejorar el desarrollo del sistema radicular (55).

Estas sustancias también pueden tener el rol de controlar el transporte de otras fitohormonas que cumplen con el papel de inducir la formación de raíces, como ocurre con el caso de las auxinas. Del mismo modo, tienen la capacidad de inhibir la acción de las citoquininas, debido a que su acción en el medio de transporte fitohormonal permite el control del metabolismo en el desarrollo radicular. Esto genera un tipo de antagonismo con las citoquininas al tener un efecto inhibitorio en la extensión de brotes axilares en las yemaciones como consecuencia del control que ejercen sobre las auxinas (fitohormona que regula el crecimiento del sistema radicular). Igualmente, mejoran la resistencia cuando las plantas son sometidas a factores de estrés abióticos aumentando generalmente su concentración para mitigar este tipo de estrés (56).

Estas fitohormonas se caracterizan por su gran potencial enraizante cuando están con las auxinas aumentando el desarrollo de los cabellos radiculares, ramificaciones y nu-

mero de raíces adventicias generadas. También pueden ser empleadas de manera exógena para mejorar la resistencia a la sequía y salinidad del medio (57). Su rol en el control del flujo de fitohormonas ha permitido desarrollar desde el interés biotecnológico, una gran herramienta de control del desarrollo del sistema radicular y una mayor resistencia frente a los procesos de estrés y de regulación homeostática (55–57).

Conclusiones

El aprovechamiento de los diferentes reguladores de crecimiento vegetal genera un impacto positivo en el campo biotecnológico, debido a la gran utilidad que las plantas brindan constantemente en el saber médico (58), industrial, alimenticio, ambiental y social. Al momento de ser aplicados como un mecanismo de control de cada uno de los procesos bioquímicos que ocurren en las plantas, proveen una alta utilidad debido a la variedad de procesos en los que están involucrados: recientemente se ha descubierto que los reguladores vegetales son útiles para controlar la producción de metabolitos secundarios de importancia médica que las plantas pueden producir de manera natural (59). Así mismo, pueden ser empleados en el proceso de producción masiva de alimentos de manera más acelerada y en condiciones de esterilidad adecuadas y aptas para el consumo humano, siendo la aplicación de estos reguladores tan variada, que su impacto en diferentes campos puede mejorar el proceso de investigación en organismos vegetales.

Finalmente, genera una discusión el hecho de que en la actualidad se realicen pocas investigaciones relacionadas con la utilización de fitohormonas en las industrias en que podrían tener utilidad. Aunque su potencial sigue siendo bastante limitado debido a su poca utilización, se hace necesario profundizar de manera específica sobre su integración en las áreas de investigación que cuentan con pocos campos especializados y enfocados en estas temáticas.

Referencias

- Vega-Celedón P, Canchignia Martínez H, González M, Seeger M. Biosynthesis of indole-3-acetic acid and plant growth promoting by bacteria. *Cultiv Trop*. 2016;37(especial):33–9.
- Hussain A, Ahmed Qarshi I, Nazir H, Ullah I. Recent Advances in Plant in vitro Culture. Vol. 1, In-tech. 2012. 221 p.
- Bisht TS, Rawat L, Chakraborty B, Yadav V. A Recent Advances in Use of Plant Growth Regulators (PGRs) in Fruit Crops - A Review. *Int J Curr Microbiol Appl Sci*. 2018;7(05):1307–36.
- Garay-Arroyo A, de la Paz Sánchez M, García-Ponce B, Álvarez-Buylla ER, Gutiérrez C. La Homeostasis de las Auxinas y su Importancia en el Desarrollo de Arabidopsis Thaliana. *REB Rev Educ bioquímica [Internet]*. 2014;33(1):13–22. Available from: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1665-19952014000100003&lng=es&nrm=iso&tlng=es
- George EF, Hall MA, Klerk GJ De. Plant Growth Regulators I: Introduction; Auxins, their Analogues and Inhibitors. In: *Plant Propagation by Tissue Culture 3rd Edition*. 2008. p. 1–501.
- Lozano kretschmar GA. Propagación in vitro de café (*Coffea arabica*) -variedad Lempira- a partir de meristemas Propagación in vitro de café (*Coffea arabica*) -variedad Lempira- a partir de meristemas. Escuela Agrícola panamericana; 2014.
- Gupta R, Chakrabarty SK. Gibberellic acid in plant: Still a mystery unresolved. *Plant Signal Behav*. 2013;8(9).
- Salazar-Cerezo S, Martínez-Montiel N, García-Sánchez J, Pérez-y-Terrón R, Martínez-Contreras RD. Gibberellin biosynthesis and metabolism: A convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiol Res [Internet]*. 2018;208(January):85–98. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.010>
- Vega-Celedón P, Canchignia Martínez H, González M, Seeger M. Biosynthesis of indole-3-acetic acid and plant growth promoting by bacteria. *Cultiv Trop*. 2016;37(especial):33–9.
- Hussain A, Ahmed Qarshi I, Nazir H, Ullah I. Recent Advances in Plant in vitro Culture. Vol. 1, In-tech. 2012. 221 p.
- Bisht TS, Rawat L, Chakraborty B, Yadav V. A Recent Advances in Use of Plant Growth Regulators (PGRs) in Fruit Crops - A Review. *Int J Curr Microbiol Appl Sci*. 2018;7(05):1307–36.
- Garay-Arroyo A, de la Paz Sánchez M, García-Ponce B, Álvarez-Buylla ER, Gutiérrez C. La Homeostasis de las Auxinas y su Importancia en el Desarrollo de Arabidopsis Thaliana. *REB Rev Educ bioquímica [Internet]*. 2014;33(1):13–22. Available from: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1665-19952014000100003&lng=es&nrm=iso&tlng=es
- George EF, Hall MA, Klerk GJ De. Plant Growth Regulators I: Introduction; Auxins, their Analogues and Inhibitors. In: *Plant Propagation by Tissue Culture 3rd Edition*. 2008. p. 1–501.
- Lozano kretschmar GA. Propagación in vitro de café (*Coffea arabica*) -variedad Lempira- a partir de meristemas Propagación in vitro de café (*Coffea arabica*) -variedad Lempira- a partir de meristemas.

- Escuela Agrícola panamericana; 2014.
15. Gupta R, Chakrabarty SK. Gibberellic acid in plant: Still a mystery unresolved. *Plant Signal Behav.* 2013;8(9).
 16. Salazar-Cerezo S, Martínez-Montiel N, García-Sánchez J, Pérez-y-Terrón R, Martínez-Contreras RD. Gibberellin biosynthesis and metabolism: A convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiol Res [Internet].* 2018;208(January):85–98. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.010>
 17. Tian H, Xu Y, Liu S, Jin D, Zhang J, Duan L, et al. Synthesis of gibberellic acid derivatives and their effects on plant growth. *Molecules.* 2017;22(5):2–11.
 18. Yong JWH, Ge L, Ng YF, Tan SN. The Chemical Composition and Biological Properties of Coconut (*Cocos nucifera* L.) Water. *Molecules [Internet].* 2009;14(12):5144–64. Available from: <http://www.mdpi.com/1420-3049/14/12/5144/>
 19. Bottini R, Cassán F, Piccoli P. Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. *Appl Microbiol Biotechnol.* 2004;65(5):497–503.
 20. Ferraro MG. Revisión del Aloe vera (*Barbadensis* Miller) en la dermatología actual. *Argent Dermatol.* 2014;(90):218–23.
 21. Colebrook EH, Thomas SG, Phillips AL, Hedden P. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J Exp Biol [Internet].* 2014;217(1):67–75. Available from: <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.089938>
 22. Pita villamil JM, Perez Garcia F. Germinación de semillas. In: Ministerio de agricultura pesca y alimentación. 2013. p. 1–20.
 23. Kieber JJ. Cytokinins. *Arab B.* 2002;1:0–25.
 24. Boase MR, Wright S, McLeay PL. Coconut milk enhancement of axillary shoot growth in vitro of kiwifruit. *New Zeal J Crop Hortic Sci.* 1993;21(2):171–6.
 25. Werner T, Motyka V, Strnad M, Schmulling T. Regulation of plant growth by cytokinin. *Proc Natl Acad Sci [Internet].* 2001;98(18):10487–92. Available from: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.171304098>
 26. Murai N. Review: Plant Growth Hormone Cytokinins Control the Crop Seed Yield. *Am J Plant Sci [Internet].* 2014;05(14):2178–87. Available from: <http://www.scirp.org/journal/doi.aspx?DOI=10.4236/ajps.2014.514231>
 27. George EF, Hall MA, Klerk G-J De. Plant Growth Regulators II : Cytokinins , their Analogues and Antagonists, Plant propagation by tissue culture. In: *Plant Propagation by Tissue Culture 3rd Edition.* 2008. p. 205–26.
 28. Arkhipova TN, Vysotskaya LB, Martinenko EV, Ivanov II, Kudoyarova GR. Participation of cytokinins in plant response to competitors. *Russ J Plant Physiol.* 2015;62(4).
 29. Finkelstein R. Abscisic Acid Synthesis and Response. *Arab B.* 2013;1(November 2013):1–36.
 30. Fujii H. Abscisic Acid Implication in Plant Growth and Stress Response. 2014;37–54.
 31. Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, Yano R, Seo M. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Sci Res.* 2010;20(May 2014):55–67.
 32. Cowan AK. Abscisic acid biosynthesis in vascular plants is a constitutive process. *South African J Bot [Internet].* 2001;67(4):497–505. Available from: [http://dx.doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31182-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31182-0)
 33. El-yazied AA. Effect of Foliar Application of Salicylic Acid and Chelated Zinc on Growth and Productivity of Sweet Pepper (*Capsicum annum* L.) under Autumn Planting. *Res J Agric Biol Sci.* 2011;7(March):423–33.
 34. Rangel G, Castro E, Beltran E, Cruz H, García E. El ácido salicílico y su participación en la resistencia a patógenos en plantas. *Biológicas.* 2010;12(2):90–5.

35. Nazar R, Umar S, Khan NA, Sareer O. Salicylic acid supplementation improves photosynthesis and growth in mustard through changes in proline accumulation and ethylene formation under drought stress. *South African J Bot* [Internet]. 2015;98:84–94. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2015.02.005>
36. Couée I, Hummel I, Sulmon C, Gouesbet G, El Amrani A. Involvement of polyamines in root development. *Plant Cell Tissue Organ Cult*. 2004;76(January):1–10.
37. Rivera A, Conde P, Cañal MJ, Fernández H. Biotechnology and Apogamy in *Dryopteris affinis* spp. *affinis* : The Influence of Tissue Gibberellic Acid , and Polyamines. 2018;139–52.
38. Kaur-sawhney R, Tiburcio AF, Altabella T, Gals-ton AW. Polyamines in plants : An overview. *J Cell Mol Biol* [Internet]. 2003;2(January 2003):1–12. Available from: <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.460.7929&rep=rep1&type=pdf>
39. Lima, Giuseppina Pace Pereira., Campos, René Arnoux da Silva., Willadino, Lilia Gomes., Camara, Terezinha J.R. and Vianello F. Polyamines , Gelling Agents in Tissue Culture , Micropropagation of Medicinal Plants and Bioreactors. In: *Recent Advances in Plant In Vitro Culture* [Internet]. 2012. p. 18. Available from: <http://dx.doi.org/10.5772/51028>
40. Habibi N, Suthar RK, Purohit SD. Role of pgrs and inhibitors in induction and control of Somatic embryogenesis in *Themeda quadrivalvis*. *Indian J Exp Biol*. 2009;47(3):198–203.
41. Fazilati M, Forghani AH. The role of polyamine to increasing growth of plant : As a key factor in health crisis. 2015;3(2):89–94.
42. Babenko L., Kosakivska I., SKaterna T. Jasmonic Acid: Role in Biotechnology and the Regulation of Plants Biochemical Process. *Biorechnologia Acta*. 2015;8(July):36–51.
43. Loake GJ, Ayyar P, Howat S. Jasmonates. Vol. 1, *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. 2016. 430–436 p.
44. Schuman MC, Meldau S, Gaquerel E, Diezel C, McGale E, Greenfield S, et al. The Active Jasmonate JA-Ile Regulates a Specific Subset of Plant Jasmonate-Mediated Resistance to Herbivores in Nature. *Front Plant Sci* [Internet]. 2018;9(June). Available from: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2018.00787/full>
45. Koo AJ. Metabolism of the plant hormone jasmonate: a sentinel for tissue damage and master regulator of stress response. *Phytochem Rev*. 2018;17(1):51–80.
46. Yan Y, Borrego E, V. M. Jasmonate Biosynthesis, Perception and Function in Plant Development and Stress Responses. In: *Lipid Metabolism* [Internet]. 2013. p. 393–442. Available from: <http://www.intechopen.com/books/lipid-metabolism/jasmonate-biosynthesis-perception-and-function-in-plant-development-and-stress-responses>
47. Huang H, Liu B, Liu L, Song S. Jasmonate action in plant growth and development. *J Exp Bot*. 2017;68(6):1349–59.
48. Kim J, Chang C, Tucker ML. To grow old: regulatory role of ethylene and jasmonic acid in senescence. *Front Plant Sci* [Internet]. 2015;6(January):1–7. Available from: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2015.00020/abstract>
49. Kazan K, Manners JM. Jasmonate Signaling: Toward an Integrated View. *Plant Physiol* [Internet]. 2008;146(4):1459–68. Available from: <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.107.115717>
50. Ahmad P, Rasool S, Gul A, Sheikh SA, Akram NA, Ashraf M, et al. Jasmonates: Multifunctional Roles in Stress Tolerance. *Front Plant Sci* [Internet]. 2016;7(June). Available from: <http://journal.frontiersin.org/Article/10.3389/fpls.2016.00813/abstract>

51. Tang J, Han Z, Chai J. Q & A : what are brassinosteroids and how do they act in plants ? BMC Biol [Internet]. 2016;14:1–5. Available from: <http://dx.doi.org/10.1186/s12915-016-0340-8>
52. Sirhindi G. Brassinosteroids: Biosynthesis and Role in Growth, Development, and Thermotolerance Responses. In: *Molecular Stress Physiology of Plants*. Punjab, India; 2015. p. 309–29.
53. Hernández E, Martínez I. Brasinosteroides en la agricultura . I. Rev Mex Ciencias Agric. 2016;7(2):441–50.
54. Saini S, Sharma I, Pati PK. Versatile roles of brassinosteroid in plants in the context of its homeostasis, signaling and crosstalks. Front Plant Sci [Internet]. 2015;6(November):1–17. Available from: <http://journal.frontiersin.org/Article/10.3389/fpls.2015.00950/abstract>
55. Kanwar MK, Bajguz A, Zhou J, Bhardwaj R. Analysis of Brassinosteroids in Plants. J Plant Growth Regul. 2017;36(4):1002–30.
56. Dubois M, Broeck L Van Den, Inzé D. The Pivotal Role of Ethylene in Plant Growth. Trends Plant Sci [Internet]. 2018;23(4):311–23. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2018.01.003>
57. Iqbal N, Khan NA, Ferrante A, Trivellini A. Ethylene Role in Plant Growth , Development and Senescence : Interaction with Other Phytohormones. Front Plant Sci. 2017;8(475):1–19.
58. Khan NA. Ethylene action in plants. Ethyl Action Plants. 2006;(January):1–206.
59. Pech J-C, Purgatto E, Bouzayen M, Latché A. Ethylene and fruit ripening. In: *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!* 2010. p. 1–802.
60. Schaller GE. Ethylene and the regulation of plant development. BMC Biol. 2012;10:9–11.
61. Sun H, Tao J, Gu P, Xu G, Zhang Y, Sun H, et al. The role of strigolactones in root development. Plant Signal Behav. 2016;11(1).
62. Mishra S, Upadhyay S, Shukla RK. The role of strigolactones and their potential cross-talk under hostile ecological conditions in plants. Front Physiol. 2017;7(JAN):1–7.
63. Koltai H, Kapulnik Y. Strigolactones as mediators of plant growth responses to environmental conditions. Plant Signal Behav. 2011;6(1):37–41.
64. Brewer PB, Koltai H, Beveridge CA. Diverse Roles of Strigolactones in Plant Development. Mol Plant [Internet]. 2013;6(1):18–28. Available from: <http://dx.doi.org/10.1093/mp/sss130>
65. Smith SM. Q&A: What are strigolactones and why are they important to plants and soil microbes? BMC Biol. 2014;12:1–7.
66. Gutiérrez D, Sánchez Mora R. Alternative Treatments of Traditional Medicine for Chlamydia trachomatis, Causal Agent of an Asymptomatic Infection. Nova, 2018; 16(30), 65-74. Available from: http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1794-24702018000200065
67. Jamwal K, Bhattacharya S, Puri S. Plant growth regulator mediated consequences of secondary metabolites in medicinal plants. J Appl Res Med Aromat Plants [Internet]. 2018;9(March):26–38. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.jar-map.2017.12.003>