

# Respuesta en el desarrollo radicular de *Arabidopsis thaliana* al extracto foliar de *Moringa oleifera*

## Response in root development of *Arabidopsis thaliana* to leaf extract of *Moringa oleifera*



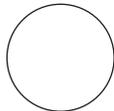
LUZ YINETH ORTIZ-ROJAS<sup>1, 4</sup>  
JEAN CARLOS SUÁREZ-BOTELLO<sup>2</sup>  
GIOVANNI CHAVES-BEDOYA<sup>3</sup>

**Copa del árbol de moringa.**

Foto: G. Chaves-Bedoya

### RESUMEN

La respuesta del crecimiento de las raíces se encuentra mediado por fitorreguladores que participan en todas las etapas de crecimiento y desarrollo de la planta. Un adecuado sistema radicular garantiza el anclaje y absorción de nutrientes para los procesos metabólicos requeridos en sus etapas fenológicas. Las citoquininas (CK) y auxinas (AIA), son fitorreguladores que desempeñan un papel importante en el desarrollo del sistema radicular. Se ha reportado que las hojas de *Moringa oleifera* son particularmente ricas en zeatina, por lo que la aplicación de sus extractos puede tener efecto en el desarrollo radicular. Para entender de manera detallada la respuesta de las raíces al extracto de *Moringa oleifera*, se utilizó un sistema *in vitro* con *Arabidopsis thaliana* usando dos condiciones experimentales: (A) semillas germinadas directamente en medio MS con aplicación del extracto de *Moringa oleifera* a diferentes diluciones y (B) plantas germinadas y crecidas por 8 días en medio MS, sin raíces laterales (RL), transferidas a medios con diferentes diluciones del extracto. Los resultados obtenidos sugieren que (A) la mejor dilución del extracto básico (KOH 0,05 M) de *Moringa oleifera* para la estimulación de la germinación se presentó en las diluciones de 1 mL, 1,5 mL y 2,0 mL, al igual que el tratamiento con *trans* zeatina ribósido (ZR) con una concentración 60  $\mu$ M, (B) el extracto básico de *Moringa oleifera* en una relación 1.5:0.5 (extracto:KOH 0,05 M), fue el mejor tratamiento para el desarrollo de la raíz principal (RP) y raíces laterales (RL). Se necesitan estudios adicionales para determinar la validez de estos resultados en campo.



**Palabras clave adicionales:** arquitectura radicular, citoquininas, raíz primaria, raíces laterales.

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Química, Laboratorio de Investigación PLANTAE, Universidad Francisco de Paula Santander, Cúcuta (Colombia).

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Básicas, Programa de Tecnología en Química, Universidad Francisco de Paula Santander, Cúcuta (Colombia).

<sup>3</sup> Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Laboratorio de Investigación PLANTAE, Universidad Francisco de Paula Santander, Cúcuta (Colombia).

<sup>4</sup> Autor de correspondencia. [luzyinethor@ufps.edu.co](mailto:luzyinethor@ufps.edu.co)

## ABSTRACT

The root growth response is mediated by hormones that participate in all stages of plant growth and development. A good root system guarantees anchoring and absorption of nutrients for the metabolic processes required in the developmental stages. Cytokinins (CK) and auxins (AIA) are hormones that play an important role in the development of the root system. *Moringa oleifera* has cytokinins, so the application of their extracts can have an effect on the development of the root system. In order to understand the root response to the *Moringa oleifera* extract, we used an *in vitro* system with *Arabidopsis thaliana* and two experiment conditions. (A) Seeds germinated directly in MS medium with application of the *Moringa oleifera* extract at different dilutions, which determined how the primary root (PR) growth was affected. (B) Plants were germinated and grown for 8 days in the MS medium, without lateral roots (LR), and transferred to media with different dilutions of the extract. The results showed that (A) the best dilution of *Moringa oleifera* base extract (KOH 0.05 M) for the germination stimulation was seen in the dilutions of 1 mL, 1.5 mL and 2.0 mL, as well as the treatment with trans Zeathine riboside (ZR) with a concentration of 60  $\mu$ M, and (B) the basic extract of *Moringa oleifera* in a ratio of 1.5: 0.5 (extract: KOH 0.05 M) was the best treatment for the development of the primary root (PR) and lateral roots (LR). Further studies are needed to determine the validity of these results in field.

**Additional key words:** root architecture, cytokinin, primary root, lateral roots.

Fecha de recepción: 19-12-2016 Aprobado para publicación: 15-04-2017

## INTRODUCCIÓN

El sinergismo de fitorreguladores juega un papel importante en el crecimiento y desarrollo vegetal involucrando la integración de señales ambientales ligado a un programa genético intrínseco determinando la morfofisiología de la planta (Gray, 2004; López-Bucio *et al.*, 2003).

Las plantas para su nutrición dependen de la fotosíntesis que se produce en las hojas. La raíz es un órgano heterotrófico, que también depende de la fotosíntesis, sin embargo, el proceso de la fotosíntesis depende del agua y minerales captados por la raíz. La planta siendo sésil, tiene como estrategia explorar el suelo en búsqueda de captación de nutrientes y agua desarrollando una raíz primaria, la formación de raíces adventicias y la formación de pelos radicales conformando la arquitectura de la raíz (Sato y Miura, 2011).

El número de ramificaciones determina el anclaje de las plantas y, con la densidad de pelos radicales que posean, la eficiencia de absorción de agua y adquisición de nutrientes (Peret *et al.*, 2009). La arquitectura de la raíz puede ser afectada por factores que actúan sobre la modificación de esta, entre ellos se encuentran los nutrientes minerales, como nitrato, fosfato, sulfato y hierro, los que dan origen a señales que modifican la división celular y procesos de diferenciación celular en la raíz (López-Bucio *et al.*, 2003).

La formación de órganos y tejidos ocurre por interacciones entre fitorreguladores del crecimiento. Se ha descrito que las auxinas interactúan con las citoquininas para regular el crecimiento de la raíz primaria, la formación de pelos radicales y de las raíces laterales. De hecho, la combinación de diferentes concentraciones de auxinas y de citoquininas en sistemas de cultivo de tejidos posibilita la regeneración de órganos y es la base para la propagación vegetal *in vitro* (López-Bucio *et al.*, 2003). El crecimiento de la raíz ocurre por la producción de nuevas células en el meristemo radicular, que se localiza en la parte más distal de la raíz protegido por la cofia y es la región donde se lleva a cabo la división celular. Después de dividirse, las células pasan a la zona de elongación donde aumentan de tamaño antes de diferenciarse. Las raíces laterales surgen a partir de las células del periciclo, que es un tejido adyacente al sistema vascular, para formar un nuevo meristemo. Su función es aumentar la superficie de absorción de la raíz y la exploración del suelo (Himanen *et al.*, 2002; Oakenfull *et al.*, 2002). Los factores como la luz, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes pueden impactar la división, elongación y diferenciación celular y de esta forma regular el crecimiento, actuando como señales que operan mediante rutas de transducción específicas o bien a través de su interacción con reguladores del crecimiento (López-Bucio *et al.*, 2003).

*Arabidopsis thaliana* es una crucífera que gracias a su reducido tamaño, pequeño genoma y fácil manipulación genética ha llegado a ser uno de los sistemas más importantes para el estudio de muchos aspectos de la fisiología vegetal (Dolan *et al.*, 1993; Koornneef y Meinke, 2010). Es una planta que en condiciones de laboratorio podemos utilizarla para conocer en detalle la respuesta de la raíz ante el efecto del extracto de *Moringa oleifera* facilitando el análisis. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del extracto de *M. oleifera* en la germinación y desarrollo radicular en *Arabidopsis thaliana*.

## MÉTODOS

### Material biológico y obtención del extracto de *Moringa oleifera*

Se utilizaron hojas de *Moringa oleifera* colectadas en la finca Casa Amarilla, Puerto Villamizar, Norte de Santander. Para la obtención del extracto se utilizó la metodología establecida preliminarmente (Ortiz-Rojas y Flórez, 2008). Se tomaron de 10 g de material liofilizado de hojas de *M. oleifera* en etanol 80% en agitación constante por 24 h en oscuridad, posteriormente el filtrado obtenido se concentró a presión reducida a 40°C hasta un volumen conocido.

### Bioensayo y condiciones de crecimiento

Se utilizaron plantas de *Arabidopsis thaliana* L. (ecotipo Col-0). Las semillas de cada línea fueron desinfectadas durante 10 min mediante tratamiento superficial con etanol al 95% (v/v) y por 5 min con solución de cloro 20% V/V por 7 min, posteriormente se lavaron cinco veces con agua destilada y se incubaron en oscuridad a 4°C durante 24 h en la misma solución. Las semillas fueron colocadas en cajas de Petri con el medio de cultivo MS (Murashige y Skoog, 1962) 0,5× suplementado con sacarosa al 2% y agar para plantas (Phytotechnology Laboratorios A111) al 0,7% (p/v).

El pH se ajustó a 5,7 después de la adición del agar. Las cajas con las semillas en germinación se llevaron a incubación de manera vertical para favorecer el crecimiento de las raíces sobre la superficie del medio y medir el crecimiento de la raíz primaria. Las condiciones de crecimiento fueron: temperatura 28°C,

fotoperíodo de 12 h de luz y 12 h de oscuridad (Ortiz-Castro *et al.*, 2009).

### Efecto del extracto de *Moringa oleifera* sobre el crecimiento de raíces

Se utilizaron dos condiciones experimentales: (A) se germinaron diez semillas por tratamiento con medio MS 0.5X con diferentes diluciones del extracto de *Moringa oleifera* con KOH 0,05 M respectivamente: 0:2; 1:1; 1,5:0,5; 2:0 (extracto:KOH) y como patrón la citoquinina *trans* zeatina ribósido (ZR) 60  $\mu$ M, lo cual permitió determinar cómo se afectaba el crecimiento de la raíz primaria, y (B) se germinaron diez semillas con medio MS 0,5X y se dejaron crecer durante 8 d después de la germinación (8 ddg). Estas plantas carecían de raíces laterales, se trasladaron a cajas de Petri con medios MS con diferentes diluciones del extracto de *Moringa oleifera* con KOH 0,05 M respectivamente: 0:2; 0,5:1; 1:1; 1,5:0,5; 2:0 (extracto:KOH). Lo anterior permitió evaluar cómo se afectaba el crecimiento de raíces primarias y raíces laterales previamente formadas, al pasar rápidamente del medio MS a medios suplementados con el extracto.

### Análisis del crecimiento

El crecimiento de la raíz primaria y raíces laterales fue registrado utilizando una regla graduada en mm para analizar el crecimiento de la raíz en las condiciones experimentales B. Se realizó captura de imágenes del inicio germinación en el desarrollo de la raíz principal para las condiciones experimentales A. Igualmente, se realizaron capturas de imágenes para las dos condiciones experimentales en el estudio del sistema radicular de *A. thaliana* utilizando un microscopio OXION EUROMEX con cámara digital CMEX5 y un fotodocumentador UVP.

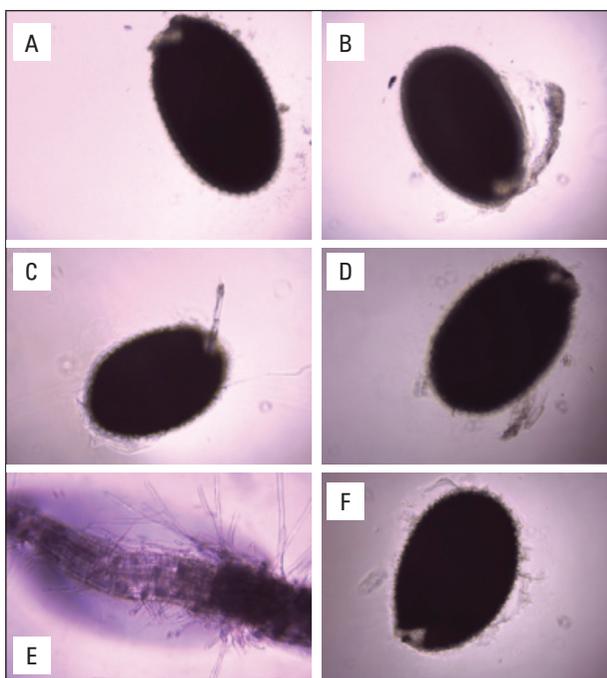
### Análisis de datos

El diseño estadístico utilizado fue completamente al azar. Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) entre tratamientos y muestreos y se aplicó la prueba de comparación de Tukey al 5% de probabilidad, utilizando el programa SAS (Statistical Analysis System). Cada bioensayo constó de cinco tratamientos con cinco repeticiones por dilución del extracto. Las variables en estudio fueron la germinación de la semilla, longitud de la raíz principal, y número de raíces laterales.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cuando las semillas se colocaron a germinar en medio MS con 0,5 mL de la dilución del extracto de *Moringa oleifera*, se observó que a los 6 d aún no se presentaba germinación con respecto al control (Fig. 1F). Por el contrario, se observó una estimulación de la germinación en presencia del extracto en diluciones de 1 mL, 1,5 mL y 2,0 mL, al igual que el tratamiento con *trans* zeatina ribósido (ZR) a una concentración 60  $\mu$ M (Fig. 1E).

Los bioensayos de germinación de semillas en medios MS con el extracto *M. oleifera* presentaron formación de raíz, al igual que el patrón con citoquinina (Fig. 1), confirmando la presencia de citoquininas en estudios cromatográficos de extractos de hoja de *M. oleifera* (Anjorin *et al.*, 2010). Las CK son fitoreguladores



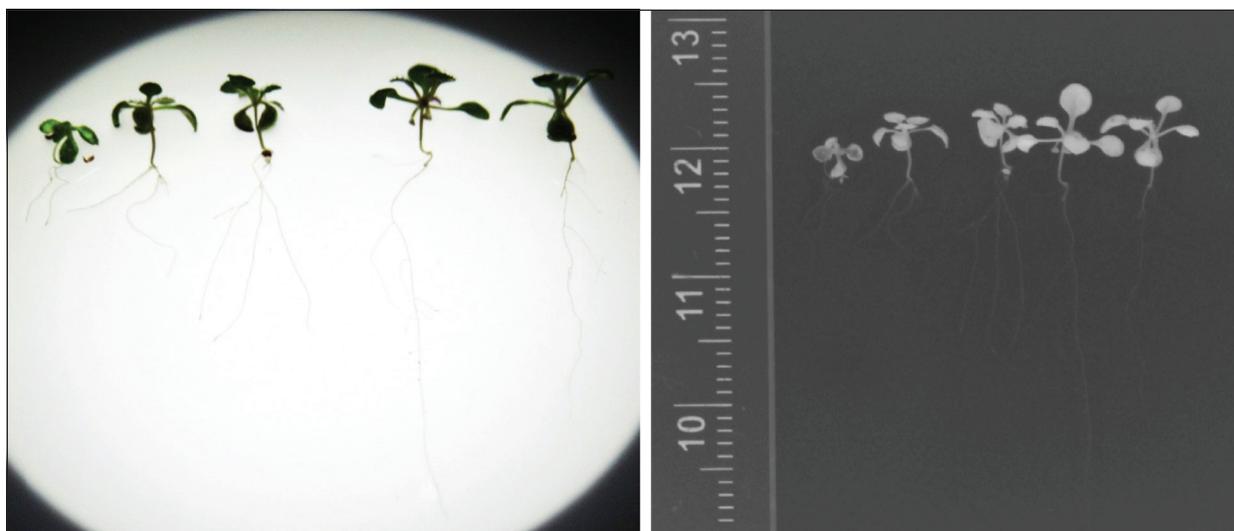
**Figura 1.** Efecto del extracto de *Moringa oleifera* en la germinación de plantas de *A. thaliana* en medio MS. Las semillas se colocaron a germinar con diferentes diluciones del extracto de moringa y observadas a los 6 días después de la siembra. A) 0,5 mL de extracto + 1,5 mL KOH 0,05 M; B) 1 mL de extracto + 1 mL de KOH 0,05 M; C) 1,5 mL de extracto + 0,5 mL de KOH 0,05 M; D) 2 mL de extracto; E) *trans* zeatina ribósido (ZR) 60  $\mu$ M; F) 2 mL KOH 0,05 M. Las imágenes mostradas son representativas de 16 semillas analizadas para cada tratamiento.

que desempeñan un papel esencial en la regulación de la citocinesis, el crecimiento y el desarrollo en las plantas. Tanto la CK como la AIA pueden producirse en raíces y brotes (Aloni *et al.*, 2005; Miyawaki *et al.*, 2004; Nordstrom *et al.*, 2004; Tanaka *et al.*, 2006). El estudio molecular y fisiológico de plantas han evidenciado los mecanismos de fitoreguladores que configuran el crecimiento, la diferenciación y la arquitectura de los sistemas radiculares. En la señalización de sus interacciones de la raíz principal, juegan un papel importante las citoquininas (CK) junto con la auxina (ácido indol-3-acético, AIA) y sus interacciones (Coenen y Lomax, 1997; Nordstrom *et al.*, 2004; Woodward y Bartel, 2005). En estudios de aplicación de extractos de hojas de *M. oleifera* en semillas de trigo, observaron una mayor emergencia de estas reduciendo el tiempo de germinación (Ali *et al.*, 2011). El tratamiento de semillas de maíz con extractos de moringa incrementa la capacidad de crecimiento de las plantas de maíz (Basra *et al.*, 2011), al igual que en este estudio se presentó una estimulación de la germinación con tres diluciones de extractos de *M. oleifera* (Fig. 1E).

Las citoquininas (CK) juegan un papel importante con las auxinas en el crecimiento de la raíz primaria y raíces laterales. Este sinergismo de auxinas/citoquininas se ha evidenciado en regeneración de órganos en cultivo de tejidos (López-Bucio *et al.*, 2003). La presencia de CK en el extracto de *M. oleifera*, evidencia su participación al colocar las plantas germinadas y crecidas por 8 d en medio MS, sin raíces laterales, transferidas a medios con diferentes diluciones del extracto (Fig. 2).

En esta condición experimental, las respuestas del crecimiento de raíces de *A. thaliana* ante el extracto de *M. oleifera* demuestra el efecto del extracto en las cuatro diluciones trabajadas, presentando desarrollo de la raíz principal (RP) y raíces laterales (RL) con respecto al control. Las plantas de 8 ddg germinadas y crecidas en MS 0.5x transferidas a medios MS con una relación de dilución de extracto aumentó progresivamente la raíz primaria desde la dilución 0,5 hasta 1,5 y, presentándose una disminución en la mayor dilución correspondiente a 2,0 (Fig. 3A). La mayor longitud de la raíz principal se evidenció en la dilución 1,5:0,5 (extracto:KOH).

En cuanto al número de raíces laterales, se presentó una correlación directa al aumentar la cantidad de extracto. Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas entre el control y las diluciones de 0,5 y



**Figura 2.** Efecto del extracto de hoja de *Moringa oleifera* en la raíz de *A. thaliana* con raíces laterales, transferidas del medio MS a medios suplementados con extracto de hoja de *M. oleifera*. Las plantas de 8 d después de germinadas y crecidas en MS 0,5X se transfirieron a medios MS con diferentes diluciones de extracto de *M. oleifera* en KOH 0,05 M y se dejaron crecer por 5 d más. A) Control MS; B) 0,5:1; C) 1:1; D) 1,5:0,5; E) 2:0.

1,0 (Tab. 1B). El mayor número de RL, se mostró en la dilución con 2,0 mL del extracto de *M. oleifera* de (Tab. 1B), pero esta presentó una disminución de la longitud de la RP con respecto a la dilución anterior de 1,5 (Tab. 1A). Se revela en el estudio de la relación de RP y RL, que el mejor tratamiento en el desarrollo de la arquitectura de la raíz es la dilución del extracto de hojas de *M. oleifera* en KOH 0,05 M en una relación 1,5:0,5 (extracto:KOH 0,05 M).

Cuando se refiere al crecimiento y diferenciación de la arquitectura radicular, se debe mencionar la señalización de fitorreguladores como son citoquininas (CK) y auxinas (AIA) (Bangerth *et al.*, 2000; Nordstrom *et al.*, 2004; Woodward y Bartel, 2005). Las células de

una plántula tanto en raíz como en el brote son capaces de sintetizar CK. Los resultados obtenidos sugieren la posible participación de compuestos como CK que regulan positivamente el desarrollo y promueven el crecimiento de la raíz (Howell *et al.*, 2003; Rahayu *et al.*, 2005). Los extractos de hoja de moringa, son ricos en zeatina, una citoquinina que actúa junto con otros compuestos y minerales como un excelente potenciador de crecimiento.

Los resultados de este estudio contribuyen al conocimiento de los efectos benéficos de los extractos de hoja de moringa. Preliminarmente se describió su efecto positivo en cultivos de frijón y rábano. La aplicación en campo podría permitir la formación de

**Tabla 1.** Prueba de comparación de Tukey al 5% de probabilidad. A) Longitud de la raíz principal (RP) y B) número de raíces laterales (RL) de plantas de *A. thaliana* crecidas en diluciones del extracto de *M. oleifera* en KOH 0,05 M. Tratamiento 1, control negativo; tratamiento 2, 0,5 mL de extracto; tratamiento 3, 1 mL de extracto; tratamiento 4, 1,5 mL de extracto; tratamiento 5, 2 mL de extracto.

Tukey agrupamiento	Media	N	Trat.	Tukey agrupamiento	Media	N	Trat.		
A	A	27.8400	5	4	B	A	5.6000	5	5
	B	18.68000	5	5		B	3.8000	5	4
	C	15.0200	5	3		D	2.6000	5	3
	D	10.8400	5	2		D	1.8000	5	2
	E	4.9800	5	1		D	1.0000	5	1

Promedios con letras distintas indican diferencia significativa según la prueba de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

sistemas radiculares más robustos en el crecimiento y desarrollo de cultivos, mejorando la captación de agua y elementos esenciales, optimizando los recursos disponibles en el suelo, incrementando la producción y disminuyendo los costos de producción del cultivo.

## CONCLUSIONES

El extracto de *Moringa oleifera* estimula la formación de la raíz principal y raíces laterales en *Arabidopsis thaliana*.

La aplicación de extractos de plantas como *M. oleifera*, pueden estimular el crecimiento y desarrollo de cultivos, abre nuevas perspectivas para su aplicación en la agricultura.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Fondo de Investigaciones Universitarias (FINU) de la Universidad Francisco de Paula Santander (UFPS), por la financiación del proyecto FINU 018-2016. Así mismo agradecen a Brenda Tovar del Programa de Tecnología en Química de la UFPS por su colaboración en el montaje de los bioensayos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ali, Z., S.M.A. Basra, H. Munir, A. Mahmood y S. Yousaf 2011. Mitigation of drought stress in maize by natural and synthetic growth promoters. *J. Agric. Soc. Sci.* 7, 56-62.
- Aloni, R., M. Langhans, E. Aloni, E. Dreieicher y C.I. Ullrich 2005. Root-synthesized cytokinin in *Arabidopsis* is distributed in the shoot by the transpiration stream. *J. Exp. Bot.* 56, 1535-1544. Doi: 10.1093/jxb/eri148
- Anjorin, T.S., P. Ikokoh y S. Okolo 2010. Mineral composition of *Moringa oleifera* leaves, pods and seeds from two regions in Abuja, Nigeria. *Int. J. Agric. Biol.* 12, 431-434.
- Bangerth, F., C. Li y J. Gruber 2000. Mutual interaction of auxin and cytokinins in regulating correlative dominance. *Plant Growth Regul.* 32, 205-217. Doi: 10.1023/A:1010742721004
- Basra, S.M.A., M.N. Iftikhar y I. Afzal 2011. Potential of moringa (*Moringa oleifera*) leaf extract as priming agent for hybrid maize seeds. *Int. J. Agric. Biol.* 13, 1006-1010.
- Coenen, C. y T.L. Lomax 1997. Auxin-cytokinin interactions in higher plants: old problems and new tools. *Trends Plant Sci.* 2, 351-356. Doi: 10.1016/S1360-1385(97)84623-7
- Dolan, L., K. Janmaat, V. Willemsen, P. Linstead, S. Poethig, K. Roberts y B. Scheres 1993. Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root. *Development* 119, 71-84.
- Gray, W.M. 2004. Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biol.* 2, E311. Doi: 10.1371/journal.pbio.0020311
- Himanen, K., E. Boucheron, S. Vanneste, J. de Almeida Engler, D. Inze y T. Beeckman 2002. Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation. *Plant Cell* 14, 2339-2351. Doi: 10.1105/tpc.004960
- Howell, S.H., S. Lall y P. Che 2003. Cytokinins and shoot development. *Trends Plant Sci.* 8, 453-459. Doi: 10.1016/S1360-1385(03)00191-2
- Miyawaki, K., M. Matsumoto-Kitano y T. Kakimoto. 2004. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyl-transferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant J.* 37, 128-138. Doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01945.x
- Koornneef, M. y D. Meinke 2010. The development of *Arabidopsis* as a model plant. *Plant J.* 61, 909-921. Doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.04086.x
- López-Bucio, J., A. Cruz-Ramírez y L. Herrera-Estrella 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6, 280-287. Doi: 10.1016/S1369-5266(03)00035-9
- Murashige, T. y F. Skoog 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15, 473-497. Doi: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- Nordstrom, A., P. Tarkowski, D. Tarkowska, R. Norbaek, C. Astot, K. Dolezal y G. Sandberg 2004. Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 8039-8044. Doi: 10.1073/pnas.0402504101
- Oakenfull, E.A., C. Riou-Khamlichi y J.A. Murray. 2002. Plant D-type cyclins and the control of G1 progression. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol Sci.* 357, 749-760. Doi: 10.1098/rstb.2002.1085
- Ortiz-Castro, R., M. Martínez-Trujillo, J. López-Bucio, C. Cervantes y Y. Carreón-Abud 2009. Restauración del crecimiento radical por nutrimentos inorgánicos en *Arabidopsis thaliana* L. expuesta a cromo. *Terra Latinoam.* 27, 97-103.
- Ortiz-Rojas, L.Y. y V.J. Flórez 2008. Comparación cuantitativa de ácido abscísico y citoquininas en la tuberización de *Solanum tuberosum* L. y *Solanum phureja* Juz. et Buk. *Agron. Colomb.* 26, 32-39.

- Peret, B., B. De Rybel, I. Casimiro, E. Benkova, R. Swarup, L. Laplaze, T. Beeckman y M.J. Bennett 2009. *Arabidopsis* lateral root development: an emerging story. *Trends Plant Sci.* 14, 399-408. Doi: 10.1016/j.tplants.2009.05.002
- Rahayu, Y.S., P. Walch-Liu, G. Neumann, V. Römheld, N. Von Wirén y F. Bangerth 2005. Root-derived cytokinins as long-distance signals for NO<sub>3</sub> induced stimulation of leaf growth. *J Exp. Bot.* 56, 1143-1152. Doi: 10.1093/jxb/eri107
- Sato, A. y K. Miura 2011. Root architecture remodeling induced by phosphate starvation. *Plant Signal Behav.* 6, 1122-1126. Doi: 10.4161/psb.6.8.15752
- Tanaka, M., K. Takei, M. Kojima, H. Sakakibara y H. Mori 2006. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant J.* 45, 1028-1036. Doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02656.x
- Woodward, A.W. y B. Bartel. 2005. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann. Bot.* 95, 703-735. Doi: 10.1093/aob/mci083