

Brasinoesteroides en la agricultura. II*

Brassinosteroids in agriculture. II

Eduardo Hernández Silva¹ e Ignacio García-Martínez^{1§}

¹Grupo Brioproductos y Medioambiente. Tecnológico de Estudios Superiores de Ecatepec. Av. Tecnológico y Hank González, Ecatepec de Morelos. C. P. 55210. Estado de México, México. Tel: 555000-2735. (darkness_860@hotmail.com). [§]Autor para correspondencia: dr_igm@yahoo.com.mx.

Resumen

Los brasinoesteroides asumen un papel crítico durante varios procesos de crecimiento de las plantas, incluyendo el control, división y elongación celular. En esta segunda parte, se discuten diferentes usos y aplicaciones en la agricultura y desarrollo de las plantas.

Palabras clave: agricultura, brasinoesteroides, reguladores del crecimiento vegetal.

Introducción

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.). 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. Los brasinoesteroides se han encontrado principalmente en polen, hojas, yemas, flores y semillas en proporciones y formas diferentes (Seeta *et al.*, 2002; Bajguz y Piotrowska-Niczyporuk, 2014). Los brasinoesteroides y sus análogos son efectivos en las plantas, pero la respuesta de los cultivos depende del tipo de brasinoesteroides que se utilice, la concentración del

Abstract

The brassinosteroids assume a critical role during several processes of growth of the plants, including the control, division and cell elongation. To this second part, they discuss different uses and applications in agriculture and development of the plants.

Keywords: agriculture, brassinosteroids, vegetable growth's regulators.

Introduction

To determine the activity of brassinosteroids specific bioassays such as the lamina inclination of rice (*Oriza sativa* L.) and the second entrenudo bean (*Phaseolus vulgaris* L.) were used. There is evidence that these compounds, like gibberellins and auxins, are widely distributed in the plant kingdom, in angiosperms and gymnosperms. Brassinosteroids mainly found in pollen, leaves, buds, flowers and seeds in proportions and shapes (Seeta *et al.*, 2002; Bajguz and Piotrowska-Niczyporuk, 2014). Brassinosteroids and their analogues are effective in plants, but crop response depends on the type of brassinosteroid used, its concentration and its interaction with endogenous hormones, why then mentioned some effects of brassinosteroids.

* Recibido: diciembre de 2015
Aceptado: febrero de 2016

mismo y su interacción con las hormonas endógenas, por ello a continuación mencionamos algunos efectos de los brasinoesteroides.

Efectos sobre el crecimiento

Los efectos promotores de los brasinoesteroides sobre la elongación del tejido vegetativo han sido observados en muchas especies, pero solamente en pocas se han estudiado en detalle. En general, los brasinoesteroides se han probado para evaluar su actividad promotora del crecimiento vegetal en más de 20 bioensayos típicos para la actividad de auxinas, giberelinas y citocininas. En ellos se ha demostrado que inducen tanto la elongación como la división celular, lo que resulta en el crecimiento, engrosamiento y curvatura en coleoptilos de avena. En varios sistemas, los brasinoesteroides interactúan en forma sinérgica con las auxinas y se reporta que los brasinoesteroides pueden funcionar como auxinas en un momento y como giberelinas o citocininas en otro (Mandava 1988). La elongación celular, estimulada por la aplicación de brasinoesteroides se ha determinado que se debe a un efecto sinérgico o aditivo a la originada por auxinas y giberelinas (Salgado *et al.*, 2008; Gudesblat y Russinova, 2011).

El tratamiento con las hormonas vegetales reconocidas afecta la elongación inducida por la brasinolina; las giberelinas tienen un efecto aditivo y la zeatina un efecto inhibitorio. Con las auxinas hay un sinergismo, donde la brasinolina permite a éstas inducir elongación cuando solas son inefectivas. La auxina exógena afecta la cinética de la respuesta a la brasinolina; sin embargo, el sinergismo encontrado en pepino puede atribuirse a un incremento en la amplitud de la respuesta a la auxina. Es interesante destacar que, aunque tanto las auxinas como los brasinoesteroides promueven la elongación, sus cinéticas son muy diferentes, ya que generalmente las auxinas muestran un lapso de tiempo muy corto (10 a 15 min) entre la aplicación y el comienzo de la elongación; sin embargo, los brasinoesteroides tienen un lapso de al menos 45 min con velocidades de elongación que continúan por varias horas (Clouse, 1996).

Al comparar los efectos de los brasinoesteroides con los de otras sustancias reguladoras del crecimiento vegetal se destacan características tales como: una actividad a concentraciones extremadamente bajas (0.1-0.001 mg/L), que es un rango 100 veces menor que el de los otros reguladores de crecimiento vegetal, estimulan el enraizamiento, no causan deformaciones, principalmente ejercen su efecto cuando las plantas están bajo condiciones

Effects on growth

Promoting effects of brassinosteroids on the elongation of vegetative tissue have been observed in many species, but only a few have been studied in detail. Overall, brassinosteroids have been tested to evaluate their plant growth promoting activity in more than 20 typical bioassay for the activity of auxin, gibberellins and cytokinins. They have been shown to induce both elongation and cell division, resulting in growth, thickening and curvature oats coleoptiles. In several systems, brassinosteroids interact synergistically with auxin and reported that brassinosteroids can function as auxin at a time and as gibberellins or cytokinins in another (Mandava, 1988). Cell elongation, stimulated by the application of brassinosteroids has been determined to be due to a synergistic or additive effect to that caused by auxins and gibberellins (Salgado *et al.*, 2008; Gudesblat and Russinova, 2011).

Treatment with plant hormones affect recognized induced elongation brasinolina; gibberellins have an additive effect and an inhibitory effect zeatin. With auxin is a synergism, where they induce brasinolina allows elongation when they are alone ineffective. Exogenous auxin affects the kinetics of the response to brasinolina; however, the synergism found in cucumber can be attributed to an increase in the amplitude of the response to auxin. Interestingly, although both auxin and brassinosteroids promote elongation, its kinetics are very different, as they generally show auxin very short period of time (10-15 min) between the application and the beginning of elongation; however, brassinosteroids have a span of at least 45 min elongation speeds continue for several hours (Clouse, 1996).

Comparing the effects of brassinosteroids with other plant growth regulating substances such as stand characteristics: an activity at extremely low concentrations (0.1-0.001 mg/L), a range 100 times less than that of the other regulators plant growth, stimulate rooting, they do not cause deformations, primarily exert their effect when plants are under adverse growing conditions. Toxicological studies show that these compounds are not genotoxic, nor eco-toxic and neither antigenotoxic (Díaz and Fonseca, 1999).

In studies of morphogenesis, the application of them brassinosteroids has also evidenced positive results; He has been observed than the addition of brassinosteroids to the means of cultivation, reactions of elongation and

de crecimiento adversas. Estudios toxicológicos demuestran que estos compuestos no son genotóxicos, ni ecotóxicos y tampoco antigenotóxicos (Díaz y Fonseca 1999).

En estudios de morfogénesis, la aplicación de los brasinoesteroides también ha mostrado resultados positivos; se ha observado que la adición de brasinoesteroides a los medios de cultivo, inducen respuestas de elongación y división celular, desdiferenciación celular con la formación de callo, o estimulan el desarrollo de brotes, bulbos y raíces. Los brasinoesteroides poseen un gran potencial para aumentar el desarrollo y crecimiento floral; por ejemplo, los bulbos de gladiolos y tulipanes embebidos en una solución de epibrasinólida origina una emergencia temprana de yemas florales y un incremento del número de flores y un elevado aumento del número (68%) y masa (85%) de bulbos y yemas bulbíferas (Salgado *et al.*, 2008).

A nivel molecular, los brasinoesteroides modifican la expresión de genes y el metabolismo de ácidos nucleicos y proteínas. En trabajos de morfogénesis *in vitro*, además de los reguladores de crecimiento tradicionalmente usados (auxinas, citocininas y giberelinas) se incluyen a algunos brasinoesteroides, con resultados positivos fundamentalmente en la fase de adaptación de las plántulas, en el porcentaje de germinación y vigor de las plántulas (Salgado *et al.*, 2008).

Efectos sobre el estrés biótico y abiótico

Además de su impacto en el crecimiento y desarrollo de las plantas, los brasinoesteroides juegan un papel importante en la tolerancia al estrés biótico y abiótico, tales como la resistencia a enfermedades, tolerancia a la sequía, salinidad, calor, frío, pesticidas y metales pesados entre otros (Bajguz y Hayat, 2009; Gomes, 2011; Vriet *et al.*, 2012). Las plantas también responden y se adaptan a varios factores ambientales estresantes entre los que se incluyen la sequía, el frío y la salinidad, para sobrevivir aun bajo condiciones severas. Como consecuencia se inducen varias respuestas fisiológicas y bioquímicas en las plantas; además, ya se han descrito una variedad de genes que responden a los referidos factores estresantes al nivel de la transcripción (González *et al.*, 2005; Sirhindi, 2013).

Ciertos resultados obtenidos en investigaciones anteriores demuestran que los brasinoesteroides no tienen mucho efecto cuando las condiciones de crecimiento son óptimas, pero sí cuando las plantas crecen en condiciones de estrés. Las respuestas de las plantas a diferentes tipos de estrés son asociados con la generación de especies reactivas de

cell division, cell desdiferenciación with the formation of corn induce, or they stimulate the development of sprouts, bulbs and roots. The brassinosteroids they possess a great potential to increase the development and floral growth; For example, the bulbs of gladioluses and tulips soaked up in epibrasinólida's solution, originate a premature emergency of floral yolks and an increment of the number of flowers and a lofty increase of the number (85%) and mass (68%) of bulbs and yolks bulbs (Salgado *et al.*, 2008).

Level molecular, them the expression of genes and the metabolism of nucleic acids and proteins modify brassinosteroids. In works of morphogenesis *in vitro*, in addition to the regulators of growth traditionally used (auxins, cytokinins and gibberellins) they include to some brassinosteroids, with positive results fundamentally in the phase of adaptation of the plantelets, in the percentage of germination and vigor of the plantelets (Salgado *et al.*, 2008).

Effects on the biotic and abiotic stress

In addition of his impact in the growth and development of the plants, them brassinosteroids they play an important role in the tolerance to the biotic and abiotic stress, such like the resistance to diseases, tolerance to drought, salinity, heat, cold, pesticides and metals weighed between other (Bajguz and Hayat, 2009; Gomes, 2011; Vriet *et al.*, 2012). The plants also reply and they adapt several environmental stress-producing factors between the ones that include the drought, the cold and the salinity themselves, stops to survive even bass severe conditions. As a consequence they induce several physiological answers and biochemistries in the plants; In addition, they right now have described a variety of genes that they answer to the referred stress builders at the same level as the transcription (Gonzalez *et al.*, 2005; Sirhindi, 2013).

Some results obtained in previous investigations demonstrate than them brassinosteroids they do not have a lot of effect when the conditions of growth are optimal, but yes when plants grow on conditions of stress. The reactions of the plants to different kinds of stress are correlated with the generation of reactive sorts of oxygen, what suggests that these can work like a common sign at the roads of signposting of the answers to the stress of the plant (Bajguz and Hayat, 2009; Kutschera and Zhi-Yong, 2012; Bajguz and Piotrowska-Niczyporuk, 2014).

oxígeno, lo que sugiere que estos pueden funcionar como una señal común en las vías de señalización de las respuestas al estrés de la planta (Bajguz y Hayat, 2009; Kutschera y Zhi-Yong, 2012; Bajguz y Piotrowska-Niczyporuk, 2014).

Ciertos estudios realizados en cítricos han utilizado los brasinoesteroides como mecanismo para la propagación por embriogénesis somática, ya que se ha considerado que estos biorreguladores son efectivos en los procesos morfogénicos, utilizados generalmente a bajas concentraciones, como sustitutos o complementos de las auxinas y citoquininas (Hernández *et al.*, 2010).

La aplicación de extractos de Brasinoesteroides y sus análogos han demostrado que ayudan a la adaptación, ejemplo de ello es la presencia de una mayor resistencia del tabaco, pepino y tomate a virus y hongos patógenos (*Sphaerotheca fuligenia*, *Botrytis*, etc.). Otro ejemplo es la aplicación de 24-epibrasinoesteroide (24-EBL) que se utiliza para proteger cultivos de papa contra *Phytophthora*. A cultivos de cebada rociados con 24 EBL, reduce considerablemente la incidencia de la enfermedad de la hoja, ocasionada por *Helminthosporium teres* Sacc. La aplicación de brasinoesteroides en plantas de tabaco, genera una resistencia a *Pseudomonas syringae* pv. En el caso de los pepinos, posterior al tratamiento con brasinoesteroides, se incrementó la resistencia a la peronosporosis (Hayat *et al.*, 2011; Kutschera y Zhi-Yong, 2012).

En un estudio para el mejoramiento de la calidad de plántulas *in vitro* de papa, se logró obtener una mejor aclimatización cuando se trasladaron a invernaderos y mayor rendimiento de los minitubérculos. Además, se descubrió que la aplicación *in vitro* a bajas concentraciones del Brasinoesteroide logra mejorar la resistencia al estrés de la aclimatización *in situ* (Kowalski *et al.*, 2003).

En diversas investigaciones se reporta que varios de los autores mencionan que el uso de brasinoesteroides en cultivos *in vitro* ha demostrado ser un eficaz complemento del 2,4 D (2 mg/L), en cuanto a la inducción de callos de arroz de las variedades Pokkali y J-104. Además encontraron que estos brasinoesteroides en bajas concentraciones favorecieron la calogénesis en papa (*Solanum tuberosum*), brindando una mayor desagregación en suspensiones celulares y promoviendo el desarrollo de células meristemáticas y estructuras embrionarias. También fue posible observar efectos en callos de café inducidos con concentraciones de 0.01, 0.05 y 0.001 de brasinoesteroides y transferidos

Some studies accomplished in citrus have utilized them brassinosteroids like mechanism for the propagation for embriogénesis somatic, since it has been considered that these biorreguladores are effective in the morphogenetic processes, utilized generally to low concentrations, like substitutes or complements of the auxinas and citoquininas (Hernandez *et al.*, 2010).

The application of abstracts of Brassinosteroids and his analogous they have proven that they help adaptation, example thereby is the presence of a bigger resistance of tobacco, cucumber and tomato to virus and pathogenic mushrooms (*Sphaerotheca fuligenia*, *Botrytis*, etc.). Another example is the application of 24 epibrasinoesteroide (24 EBL) that is utilized to preserve cultivations from potato against *Phytophthora*. To cultivations of barley once 24 EBL were sprinkled with, reduce the incidence of the disease considerably of to the sheet, caused for *Helminthosporium teres* Sacc. The application of brassinosteroids in plants of tobacco, *syringae* generates a resistance to *Pseudomonas syringae* pv. In the case of the cucumbers, posterior to the treatment with brassinosteroids, the resistance to the peronosporosis increased (Hayat *et al.*, 2011; Kutschera and Zhi-Yong, 2012).

In a study for the improvement of the quality of plantelets *in vitro* of potato, it was managed to obtain a better acclimatization when they transferred greenhouses and bigger performance of the mini-tubers. Also, it was discovered than application *in vitro* to low concentrations of the Brasinoesteroide manages to upgrade the resistance to the stress of acclimatization *in situ* (Kowalski *et al.*, 2003).

In several studies reported that several authors mention the use of brassinosteroids in vitro cultures has proven to be an effective addition of 2.4 D (2 mg / L), as for callus induction rice varieties Pokkali and J-104. They also found that these brassinosteroids in low concentrations favored callogenesis potato (*Solanum tuberosum*), providing a further breakdown in cell suspensions and promoting the development of meristematic cells and embryonic structures. It was also possible to observe effects induced callus coffee concentrations of 0.01, 0.05 and 0.001 of brassinosteroids and transferred to an embryogenic culture medium where a marked stimulation of the development thereof was observed (Rodriguez *et al.*, 2003).

Brassinosteroids capacity to counteract the inhibitory effects of salinity on the growth of plants has been reported in various investigations. For example, seeds *Eucalyptus*

a un medio de cultivo embriogénico donde se observó una marcada estimulación sobre el desarrollo de los mismos (Rodríguez *et al.*, 2003).

La capacidad de los brasinoesteroides para contrarrestar los efectos inhibitorios de la salinidad sobre el crecimiento de plantas ha sido reportada en diversas investigaciones. Por ejemplo, se han tratado las semillas de *Eucalyptus camaldulensis* con 24-epibrasinolido, lo cual dio como resultado el aumento en la germinación de las semillas en solución salina. Del mismo modo, los compuestos 24-epibrasinolido y 28-homobrasinolido han servido para contrarrestar el efecto inhibitorio de la germinación y crecimiento de plantas de arroz generado por la salinidad. El tratamiento de las semillas con soluciones muy diluidas de brasinoesteroides mejora considerablemente el crecimiento de las plantas de arroz en medios salinos (Seeta *et al.*, 2002). Con esto se demuestra la capacidad de los brasinoesteroides para conferir resistencia de las plantas contra una amplia variedad de estrés ambiental, con lo que se puede establecer que el papel de los brasinoesteroides en la protección de las plantas contra tensiones o cambios ambientales es un tema de investigación importante y puede contribuir en gran medida a la utilización de los brasinoesteroides en la producción agrícola.

Los enfoques experimentales presentados pueden dar una idea de hasta qué punto los cambios fisiológicos y bioquímicos relacionados con la tolerancia son consecuencia directa del efecto del brasinoesteroide, por ello es necesario ampliar el rango de condiciones definidas para explorar las respuestas al estrés de las plantas por efecto de los brasinoesteroides (Nuñez y Mazorra, 2001).

Otros efectos (germinación y envejecimiento)

Además del crecimiento, desarrollo y resistencia de las plantas, también se ha establecido que los brasinoesteroides pueden promover la germinación de las semillas. Esto se ha corroborado en diversas investigaciones, donde el tratamiento de semillas de *Eucalyptus camaldulensis* con 24 epibrasinolida resultó en una mejora sustancial en el porcentaje de germinación de semillas. Del mismo modo, brasinólida, 24-epibrasinólida y 28-homobrasinólida promovieron la germinación de semillas de cacahuete. La capacidad de los brasinoesteroides para promover la germinación de las semillas también se ha observado en arroz, trigo, tomate y tabaco. Por otro lado, el fenómeno del envejecimiento en las plantas también puede ser regulado por fitohormonas, y por tanto, los brasinoesteroides también

camaldulensis have been treated with 24-epibrasinolido, which resulted in increased seed germination in saline. Similarly, compounds 24-and 28-homobrasinolido epibrasinolido been used to counteract the inhibitory effect of germination and growth of rice plants generated Salinity. The seed treatment with brassinosteroids very dilute solutions significantly improves the growth of the rice plants in saline (Seeta *et al.*, 2002). With this capability is demonstrated brassinosteroids conferring plant resistance against a wide variety of environmental stresses, which can be established that the role of brassinosteroids in protecting plants against stress or environmental change is an issue of significant research and can contribute greatly to the use of brassinosteroids in agricultural production.

The presented experimental approaches can give an idea of how far the physiological and biochemical changes associated with tolerance are a direct consequence of the effect of brassinosteroid, so it is necessary to expand the range of defined conditions to explore the stress responses of plants as a result brassinosteroids (Nuñez and Mazorra, 2001).

Other effects (germination and aging)

Besides the growth, development and plant resistance, it has also been established that brassinosteroids can promote seed germination. This has been corroborated by several investigations, where the treatment of seeds *Eucalyptus camaldulensis* with 24 epibrasinolide resulted in a substantial improvement in the percentage of seed germination. Similarly, brassinólida, 24-and 28-homobrasinólida epibrasinólida promoted the germination of peanut. The ability of brassinosteroids to promote germination of seeds has also been observed in rice, wheat, tomato and snuff. Furthermore, the aging phenomenon in plants can also be regulated by plant hormones, and therefore, brassinosteroids also play a crucial role in the regulation of aging. In this regard, it has been reported that compounds brasinólidos accelerated aging *Xanthium* and *Rumex*. Brassinosteroids capacity to promote independent senescence in cotyledons of cucumber and bean leaves has also been reported (Seeta *et al.*, 2002).

Mode of action

Different hypotheses have been advanced to explain the effect of brassinosteroids on cell expansion. It was found that the effect of brassinosteroids is genetically determined

juegan un papel crucial en la regulación del envejecimiento. Al respecto, se ha reportado que los compuestos brasinólidos aceleraron el envejecimiento en *Xanthium* y *Rumex*. La capacidad de los brasinoesteroides para promover la senescencia en cotiledones independientes de pepino y hojas de frijol también ha sido reportada (Seeta *et al.*, 2002).

Modo de acción

Diferentes hipótesis se han desarrollado para explicar el efecto de los brasinoesteroides sobre la expansión celular. Se encontró que el efecto de los brasinoesteroides es determinado genéticamente y que probablemente están involucrados en todos los pasos de la regulación del crecimiento celular. Asimismo, el modo de acción está dado principalmente por un efecto sobre la biosíntesis de enzimas como una consecuencia sobre la expresión del genoma y un efecto sobre la pared y la membrana celular. Se ha demostrado que estos compuestos son capaces de influir sobre las propiedades eléctricas de la membrana, su permeabilidad, la estructura, estabilidad y actividad de las enzimas de la membrana (Salgado *et al.*, 2008).

Apesar de los numerosos estudios que se han realizado sobre el efecto de los brasinoesteroides en las diversas especies vegetales aún no existe una base exacta sobre su mecanismo de acción. No obstante, se entiende que, como en todas las uniones ligando-receptor, las interacciones débiles no covalentes juegan un papel determinante en la formación del complejo hormona-receptor.

Ciertos estudios han demostrado que una posible proteína receptora denominada BRI1, presenta ciertos dominios ricos en el aminoácido Leucina (LRR), los cuales pueden funcionar en cuanto al reconocimiento de las señales extracelulares que ocurren en la superficie de la célula. Otros estudios han revelado que efectivamente la proteína BRI1 es el receptor de los brasinoesteroides en las plantas, y a la vez se demostró la importancia que tiene el dominio extracelular de BRI1 en cuanto al reconocimiento de la brasinólida. En este mismo estudio se detalla que posteriormente se encontró que los brasinoesteroides se pueden unir directa o indirectamente a la proteína BRI1, para lograr la transducción de la señal de manera que la unión ocurre a través de una región específica dentro del dominio extracelular del receptor BRI1. Se encontró además cierta relación entre el dominio extracelular de LRR y el receptor BRI1, el cual le confiere cierta resistencia a las enfermedades, lo que ayudó a dilucidar la existencia de ciertas interacciones entre las rutas de

and are probably involved in all steps in the regulation of cell growth. Furthermore, the mode of action is mainly to an effect on the biosynthesis of enzymes as a result of genome expression and an effect on the wall and cell membrane. It has been shown that these compounds are able to influence the electrical properties of the membrane permeability, the structure, stability and activity of enzymes of the membrane (Salgado *et al.*, 2008). Although numerous studies have been conducted on the effect of brassinosteroids in various plant species there is still no exact basis on its mechanism of action. However, it is understood that, as in all joints ligand-receptor, weak non-covalent interactions play a decisive role in the formation of the hormone-receptor complex.

Studies have shown that a possible receptor protein called BRI1, presents certain rich domains in the amino acid leucine (LRR), which can function in the recognition of extracellular signals that occur on the cell surface. Other studies have shown that the protein is indeed BRI1 receiver brassinosteroids in plants, and at the same time the importance of the extracellular domain of BRI1 regarding recognition of brassinolide demonstrated. In this same study is detailed later found that brassinosteroids can be attached directly or indirectly to the BRI1 protein, to achieve signal transduction so that the binding occurs through a specific region within the extracellular domain of the receptor BRI1. Certain relationship between the extracellular domain and BRI1 LRR receptor, which confers some resistance to disease was also found, which helped to clarify the existence of certain interactions between signaling pathways steroids confer this resistance diseases, so it is said that brassinosteroids increase resistance to attack by pathogens. The presence of a cytoplasmic domain that has kinase activity and is indispensable for the transmission of the signal into the cell was also found, this domain is the one with the potential sites of phosphorylation by serine and threonine, which suggests that these sites may work for the activation of the kinase through homodimerization of the receptor BRI1 (Mazorra and Nuñez, 2008).

Generally the activation mechanism BRI1 receptor complex is unknown, but there are two hypothesis which first suggested the BRI1-induced heterodimerization BAK1 brassinosteroids, and other states that BRI1 monomers interact to form homodimers and not it is initially requires BAK1 for the receiver to recognize ligand.

The study of mutant plants has only it identified a gene signaling brassinosteroids, assumed encoding similar to the steroid receptors in animal protein, cloning of the gene

señalización de los esteroides que confieren esta resistencia a enfermedades, por lo que se dice que los brasinoesteroides aumentan la resistencia a ataques por patógenos. También se descubrió la presencia de un dominio citoplasmático que posee actividad quinasa y que es indispensable para la transmisión de la señal hacia el interior celular, este dominio es el que posee los sitios potenciales de la fosforilación con serina y treonina, lo que permite pensar que estos sitios pueden funcionar para la activación de la quinasa a través de la homodimerización del receptor BRI1 (Mazorra y Nuñez, 2008).

En general se desconoce el mecanismo de activación del complejo receptor BRI1, sin embargo existen dos hipótesis de las cuales la primera sugiere la heterodimerización BRI1-BAK1 inducida por los brasinoesteroides, y la otra plantea que los monómeros de BRI1 interactúan para formar homodímeros y que no se requiere inicialmente de BAK1 para que el receptor reconozca al ligando.

Con el estudio de plantas mutantes se ha identificado solamente un gen de señalización para brasinoesteroides, que se supone codifica una proteína similar a los receptores esteroidales en animales, la clonación de este gen codificante para la proteína BRI1 y su posterior elucidación de la estructura mostró que tiene similitud a moléculas conocidas como receptores, pero no aquellas que fueron conocidas previamente en participar en eventos de señalización de esteroides. El BRI1 es miembro de una familia de receptores transmembranales tipo cinasa que tiene similitud estructural con una variedad de proteínas y están involucradas en la interacción proteína-proteína. El BRI1 parece ser el principal receptor de brasinoesteroides en *Arabidopsis* (Salgado *et al.*, 2008).

Importancia de los brasinoesteroides en la agricultura

Actualmente, las ciencias agronómicas disponen de alternativas que hacen a los productos químicos menos indispensables; así mismo, el uso de bioproductos para la nutrición de las plantas ha ido en ascenso en la medida que estos demuestran que son capaces de minimizar el uso de los químicos, todo lo cual resulta de gran valor en la actualidad, ya que se van trazando pautas para modificar la llamada agricultura moderna por aquella que propugna la sostenibilidad de los sistemas agrícolas, desde el punto de vista productivo, ecológico, económico y social. El uso de brasinoesteroides promueve el crecimiento de las plantas, la germinación, la fijación de nitrógeno, la senescencia, abscisión y tolerancia al estrés, entre otros.

coding for the BRI1 protein and further elucidation of the structure showed that has similarity to known as receptor molecules, but not those that were previously known to participate in steroid signaling events. The BRI1 is a member of a family of transmembrane receptor kinase type having structural similarity to a variety of proteins and are involved in protein-protein interaction. The BRI1 seems to be the main recipient of brassinosteroids in *Arabidopsis* (Salgado *et al.*, 2008).

Importance of brassinosteroids in agriculture

Currently, the agricultural sciences have alternatives that make less essential chemicals; likewise, the use of bioproducts for plant nutrition has been increasing to the extent that they demonstrate that they are able to minimize the use of chemicals, all of which are of great value today, and to be drawing guidelines to modify the so-called modern agriculture that advocated sustainable agricultural systems, from the point of production, ecological, economic and social terms. The use of brassinosteroids promotes plant growth, germination, nitrogen fixation, senescence, abscission and stress tolerance and others.

At present more than 40 kinds of compounds, structurally and functionally related to brassinosteroids which have applications in agriculture are known; the most important features are its ability to increase yield, crop quality, increase resistance to pesticides and reduce the water, salt, heat and nourishing to stimulate the synthesis of polypeptides stress. For example, the salt stress is one of the environmental factors that limit the productivity of crops. Salinity, besides inducing degradation of agricultural land, reduces the ability of plants to absorb water, causing a rapid reduction in the growth rate and decreased yield and quality of crops (Terry *et al.*, 2001; Pérez *et al.*, 2002; Zullo and Adam, 2002; Nuñez *et al.*, 2006; Serna *et al.*, 2012; Nuñez *et al.*, 2014).

Experiments to investigate the potential of brassinosteroids use in agriculture began in the 70's in the United States and the beginning of the 80s of last century, along with other countries like Japan and the countries of the former Soviet Union (USSR), confirming its usefulness as agricultural chemicals. Since then, numerous reports have appeared worldwide and many discoveries have been patented for use of potential practices. In Belarus and Russia epibrassinolide production it has officially registered since 1992 and recommended for the treatment of various

En la actualidad se conocen más de 40 tipos de compuestos, estructural y funcionalmente relacionados con los brasinoesteroides que tienen aplicaciones en la agricultura; las funciones más relevantes son su capacidad de aumentar el rendimiento, la calidad de las cosechas, incrementar la resistencia a pesticidas y disminuir el estrés hídrico, salino, térmico y nutritivo al estimular la síntesis de polipéptidos. Por ejemplo, el estrés salino es uno de los factores ambientales que más limita la productividad de los cultivos. La salinidad, además de inducir la degradación del suelo agrícola, reduce la capacidad de las plantas de absorber agua, causando una rápida reducción de la velocidad de crecimiento y disminución del rendimiento y la calidad de las cosechas (Terry *et al.*, 2001; Pérez *et al.*, 2002; Zullo y Adam, 2002; Nuñez *et al.*, 2006; Serna *et al.*, 2012; Nuñez *et al.*, 2014).

Los experimentos para investigar el uso potencial de brasinoesteroides en la agricultura comenzaron en los años 70's en los Estados Unidos de América y al inicio de los años 80's, del siglo pasado, además de otros países como Japón y los países de la ex Unión Soviética (URSS), confirmando su utilidad como químicos agrícolas. Desde entonces, numerosos reportes de todo el mundo han aparecido y se han patentado muchos descubrimientos para el uso de prácticas potenciales. En Bielorusia y en Rusia la producción de epibrasinólida se ha registrado oficialmente desde 1992 y recomendado para el tratamiento de diferentes cultivos agrícolas importantes tales como jitomate, papa, pepino, pimiento y cebada (Khripach *et al.*, 2000).

Incluso, los efectos económicos potenciales de estos compuestos sobre los campos de cultivo son inmensos. Debido a su origen natural y a las bajas concentraciones aplicadas tienen una gran importancia ecológica. Se sabe que en Estados Unidos de América, Rusia, China y Japón se aplicaron en cosechas de cereales, leguminosas, papa, hortalizas y se obtuvieron rendimientos significativos (Pérez *et al.*, 2002).

El cultivo del arroz ha sido beneficiado por el uso de estos compuestos, principalmente en Japón y China, ya que con la aplicación de brasinoesteroides por aspersión foliar o por riego, se ha obtenido un aumento en la producción del cultivo de 10 a 15%. Actualmente, se consiguió una aceleración en la maduración de las plantas de arroz tratadas con brasinoesteroides, se observó un efecto pronunciado para plantas cultivadas en condiciones de frío y en condiciones salinas. El tratamiento de las plántulas de arroz con una solución de 5 ppm de brasinólida, provocó un incremento de 22% en peso fresco y 31.5% en peso seco de semillas por

important agricultural crops such as tomatoes, potatoes, cucumbers, peppers and barley (Khripach *et al.*, 2000). Even the potential of these compounds on the fields economic effects are immense. Because of its natural and applied to low concentrations they have great ecological importance. It is known that in the United States, Russia, China and Japan were applied to crops of cereals, legumes, potatoes, vegetables and significant yields were obtained (Pérez *et al.*, 2002).

Rice cultivation has benefited from the use of these compounds, especially in Japan and China, since the application of brassinosteroids by foliar spray or irrigation, has obtained an increase in crop production 10-15%. Currently, an acceleration achieved in ripening rice plants treated with brassinosteroids, a pronounced for cultivated plants in cold and salt conditions effect was observed. Treatment of rice seedlings with a solution of 5 ppm brassinólida, caused a 22% increase in fresh weight and 31.5% by dry weight of seeds per plant, also increasing the growth rate, the size of the root and stem (Khripach *et al.*, 2000; Zullo and Adam, 2002). In Mexico has also been carried out to study the effect of brassinosteroids on some types of crops, which have been developed multiple research for use in agriculture, being an alternative to increase the potential of these crops, and that represents a profit for the producer (Vargas and Irizar, 2005).

For example, an investigation whose objective was to determine crossbreeds' answer took effect androestérides and fertile of corn in front of brasinoesteroides' application (CIDEF 4). They evaluated at the Experimental Field Valley of Mexico, in the cycle spring - summer 2004, two fitohormona's dose (30 and 60 g ha⁻¹) with his respective witness in 10 genotypes For performance variable was no significant applying CIDEF-4 genotype in the overall analysis, regardless of the type of cross difference. While the effect a separating types of crosses, analysis showed that applying CIDEF-4 trilinear hybrids fertile highly significant differences, where the dose of 30 g ha⁻¹ had yielded 8 083 t ha⁻¹ compared with the control, the value was 3 858 t ha⁻¹. Whereas in the male-sterile hybrid trilinear no significant differences for the variables evaluated were presented. However, in the single cross hybrids fertile and male sterile version brassinosteroid forward male and female flowering (Torres *et al.*, 2007).

In another study the effect of brassinosteroid growth regulator was studied in dry matter accumulation and grain yield of acoyote (*Phaseolus coccineus* L.) variety white

planta, incrementando también la velocidad de crecimiento, el tamaño de la raíz y tallo (Khrupach *et al.*, 2000; Zullo y Adam, 2002). En México también se ha llevado a cabo el estudio del efecto de brasinoesteroides en algunos tipos de cultivos, con lo que se han desarrollado múltiples investigaciones para su aplicación en la agricultura, siendo una alternativa para incrementar el potencial de estos cultivos, y que represente una ganancia para el productor (Vargas e Irizar, 2005).

Por ejemplo, se llevó a cabo una investigación cuyo objetivo fue determinar la respuesta de híbridos androestériles y fértiles de maíz ante la aplicación de brasinoesteroide (CIDEF-4). Se evaluaron en el Campo Experimental Valle de México, en el ciclo primavera - verano 2004, dos dosis (30 y 60 g ha⁻¹) de fitohormona con su respectivo testigo en 10 genotipos. Para la variable de rendimiento no hubo diferencia significativa al aplicar CIDEF-4 en los genotipos en el análisis general, sin considerar el tipo de cruza. Mientras que al efectuar un análisis separando tipos de cruza, se observó que al aplicar CIDEF-4 en híbridos trilineales fértiles se tuvieron diferencias altamente significativas, donde la dosis de 30 g ha⁻¹ rindió 8.083 t ha⁻¹ respecto al testigo, cuyo valor fue 3.858 t ha⁻¹. En cambio en los híbridos trilineales androestériles no se presentaron diferencias significativas para las variables evaluadas. Sin embargo, en los híbridos de cruce simple en versión fértil y androestéril el brasinoesteroide adelantó la floración masculina y femenina (Torres *et al.*, 2007).

En otra investigación se estudió el efecto del regulador de crecimiento brasinoesteroide en la acumulación de materia seca y en el rendimiento de grano de acoyote (*Phaseolus coccineus* L.) variedad Blanco Tlaxcala (Vargas e Irizar, 2005). El brasinoesteroide incrementó la biomasa total y por órganos en la mayoría de las densidades en estudio, en comparación con los tratamientos sin regulador, en densidades de 105 y 120 mil plantas por hectárea, este incremento fue mayor en raíz, tallo y hojas. Bajo las condiciones del experimento se obtuvo un mayor rendimiento con la densidad de población de 90 mil plantas por hectárea aplicando brasinoesteroide en una dosis de 40 mg ha⁻¹, habiéndose incrementado hasta un 68% con respecto a la producción en la misma densidad sin brasinoesteroide.

En cuanto a la maduración de los frutos, los brasinoesteroides estimulan la maduración del fruto. En cultivo de uva (*Vitis vinifera*), el periodo de maduración se asoció con un aumento en los niveles de catasterone. Además, la aplicación exógena de brasinoesteroides, mejorado la tasa de maduración de la baya; los brasinoesteroides también están implicados en la

Tlaxcala (Vargas and Irizar, 2005). The brassinosteroid increased total biomass and organs in most studied densities compared to treatments without regulator, at densities of 105 and 120 thousand plants per hectare, this increase was greater in roots, stems and leaves. Under the experimental conditions higher performance with population density of 90 000 plants per hectare applying brassinosteroid at a dose of 40 mg was obtained ha⁻¹, with an increase to 68% from production in the same density without brassinosteroid.

As to the ripening of fruits, brassinosteroids stimulate fruit ripening. In cultivation of grape (*Vitis vinifera*), the maturation period was associated with increased levels of catasterone. In addition, the exogenous application of brassinosteroids, improved the rate of maturation of the berry; brassinosteroids are also involved in fruit ripening tomato. Applying tomato pericarp discs, increased lycopene content and carbohydrates and decreasing the levels of chlorophyll and ascorbic acid (Vriet *et al.*, 2012).

Brassinosteroids analogs employed in agriculture

After the discovery of natural brassinosteroids have been synthesized brassinosteroid analogues from various substrates, compounds possessing similar to natural brassinosteroids biological effect, but with advantages in the application, as an effect longer field (Kowalski *et al.*, 2003; Salgado *et al.*, 2008).

Due to the low concentration of brassinosteroids in plants have been conducted studies aimed at the synthesis of analogs brassinosteroids not present in nature, they have produced qualitatively similar to the effects of natural compounds. These analogues are generally characterized by reproducing only certain structural groups present in natural brassinosteroids, and is known to have a marked effect on the biological activity (Yokota, 1997; Nuñez *et al.*, 2014). Brassinolide, because of its extremely high biological activity, it is the most important member among brassinosteroids. Its synthesis has been achieved by starting the reaction sequence with pregnenolone, hyodeoxycholic acid and a sterol mixture containing crinoesterol especially stigmasterol.

The homobrasinólida another brasinoesteroide has been synthesized from stigmasterol, is derived from soybean oil, which is relatively inexpensive and available in sufficient

maduración de frutos de tomate. La aplicación en discos pericarpio de tomate, incremento los contenidos de licopeno y de carbohidratos y disminuyendo los niveles de clorofila y ácido ascórbico (Vriet *et al.*, 2012).

Análogos de brasinoesteroides empleados en la agricultura

Después del descubrimiento de los brasinoesteroides naturales han sido sintetizados análogos de brasinoesteroides a partir de distintos sustratos, compuestos que poseen un efecto biológico similar al de los brasinoesteroides naturales, pero con ventajas en la aplicación, tal como un efecto más prolongado en campo (Kowalski *et al.*, 2003; Salgado *et al.*, 2008).

Debido a la baja concentración de brasinoesteroides en plantas se han realizado estudios encaminados a la síntesis de análogos de brasinoesteroides no presentes en la naturaleza, que han producido efectos cualitativamente similares al de los compuestos naturales. Estos análogos en general se caracterizan por reproducir sólo determinadas agrupaciones estructurales presentes en los brasinoesteroides naturales, ya que se conoce que tienen una marcada incidencia en la actividad biológica (Yokota, 1997; Núñez *et al.*, 2014).

La brasinólida, debido a su actividad biológica extremadamente alta, es el integrante más importante entre los brasinoesteroides. Su síntesis se ha logrado iniciando la secuencia de reacción con pregnenolona, ácido hioideoxicólico y de una mezcla de esteroides que contienen crinoesterol y especialmente de estigmasterol.

La homobrasinólida, otro brasinoesteroide que se ha sintetizado a partir del estigmasterol, es obtenido de aceite de soya, el cual es un producto comercial relativamente barato y disponible en cantidades suficientes (Khrupach *et al.*, 1999). La epibrasinólida, que es sintetizada a partir de ergosterol, es considerada el brasinosteroide con mayor potencial en las aplicaciones prácticas debido a que presenta una combinación de características importantes, tales como una actividad biológicamente potente, ya que su actividad es comparable con la brasinólida (Salgado *et al.*, 2008). El Biobras-16 (BB-16) y el Biobras 6 (BB-6) han mostrado efectos muy positivos en el rendimiento y la calidad de muchos cultivos tropicales de gran importancia económica. Por otra parte, el MH5 es un producto novedoso que se utiliza en los procesos de cultivo *in vitro* (Kowalski *et al.*, 2003; Salgado *et al.*, 2008; Núñez *et al.*, 2014).

quantities (Khrupach *et al.*, 1999) commercial product. The epibrassinolide, which is synthesized from ergosterol, is considered the brasinosteroide with the greatest potential in practical applications because it has a combination of major, such as a biologically potent activity characteristics, as its activity is comparable to brassinolide (Salgado *et al.*, 2008). The biobras-16 (BB-16) and biobras 6 (BB-6) have been very positive effects on yield and quality of many tropical crops of great economic importance. Moreover, the MH5 is a new product that is used in the process of *in vitro* crop (Kowalski *et al.*, 2003; Salgado *et al.*, 2008; Núñez *et al.*, 2014).

Cuadro 2. Brasinoesteroides y análogos más comunes para uso agrícola (Salgado *et al.*, 2008).

Table 2. Brassinosteroids and common analogs for agricultural use (Salgado *et al.*, 2008).

Brasinoesteroide	[mg/L]	Efecto
Biobras-16 (Cetona esteroideal polihidroxilada)	0.1	Un incremento de 10-25% en el rendimiento de arroz, ajo, cebolla, papa, maíz, jitomate, soya y vid
Epin (24-epibrasinólida)	25	Un incremento de 35% en el rendimiento de cebada
EBR (24-epibrasinólida)	0.1	Organogénesis <i>in vitro</i> (brotes) en <i>Capsicum annuum</i> L. cvs Júpiter y Pimiento Perfection
Epibrasinólida	0.25	Resistencia a enfermedades (>33%)
Brasinólida	0.5 - 1	Mayor rendimiento en arroz (10%)
Biobras-16	0.4	Incremento en el rendimiento de semillas (68%)
CIDEF-4 (80% de compuesto esteroideal)	0.3	Mayor rendimiento en híbridos fértiles de maíz (2.5 veces más)

All these effects are of great interest for agriculture; for that reason, more than a decade has been developing various analogs, including analogs of brassinosteroids espiroestánicos, in order to reduce production costs and make products more stable field-level biological activity. One of these analogs espiroestánicos is called MH5, which has the characteristic of having three OH groups on the A and B rings of the steroidal nucleus and demonstrated

Todos estos efectos son de gran interés para la agricultura; por tal motivo, hace más de una década se han venido desarrollando diversos análogos, incluyendo los análogos espiroestánicos de brasinoesteroides, con el propósito de reducir los costos de producción y lograr productos con una actividad biológica más estable a nivel de campo. Uno de estos análogos espiroestánicos es el denominado MH5, el cual tiene la característica de poseer tres grupos OH en los anillos A y B del núcleo esteroide y se ha demostrado que su adición a los medios de cultivo es efectiva en diferentes procesos biotecnológicos, así como en el incremento de las actividades de algunas enzimas antioxidantes en plántulas de tomate ante condiciones de estrés térmico. Por otra parte, el tratamiento de plántulas de arroz a concentraciones bajas de BB-16, otro análogo espiroestánico de brasinoesteroides, es capaz de incrementar la actividad de algunas enzimas antioxidantes cuando crecieron en medio suplementado con NaCl 75 mM (Nuñez *et al.*, 2006).

Varios de estos compuestos se han aplicado en plantas cultivadas en suelos contaminados con metales, en suelos salinos y en condiciones de altas temperaturas, encontrando que éstos dan resistencia, disminuyendo los efectos del estrés (Salgado *et al.*, 2008). En algunas leguminosas como la soya, la aplicación de los análogos por aspersión foliar, sobre los tallos o por riego, ha resultado en incrementos en la biomasa de las hojas, vainas y el total de peso seco en 18, 40 y 10% respectivamente.

Con estos antecedentes se establece que la característica más importante de los brasinoesteroides es su capacidad para incrementar no solo la producción, sino también la calidad de las cosechas (Salgado *et al.*, 2008). Dada la importancia que actualmente tiene el contar con productos ecológicamente inocuos, capaces de proteger a las plantas ante determinados tipos de estrés, se hace necesario continuar profundizando en las potencialidades de los brasinoesteroides y sus análogos (Nuñez *et al.*, 2014).

Conclusión

Los brasinoesteroides y sus análogos son efectivos en respuestas fisiológicas de las plantas, así como en los procesos de morfogénesis, aunque la respuesta de las especies vegetales depende del tipo de brasinoesteroide que se utilice, la concentración y su interacción con los diversos

that their addition to the culture media is effective in various biotechnological processes and on increasing the activities of some antioxidant enzymes in tomato seedlings under conditions of thermal stress. Moreover, treatment of rice seedlings at low concentrations of BB-16, another espiroestánico brassinosteroid analogue is able to increase the activity of some antioxidant enzymes when grown in medium supplemented with NaCl 75 mM (Nuñez *et al.*, 2006).

Several of these compounds have been applied to plants grown in soil contaminated with metals, in saline soils and high temperature conditions, finding that they give resistance, reducing the effects of stress (Salgado *et al.*, 2008). In some legumes such as soybeans, application of analogues by foliar spraying on the stalks or pouring, it has resulted in increased biomass of leaves, pods and total dry weight at 18, 40 and 10% respectively.

Against this background it is established that the most important feature of brassinosteroids is its ability to increase not only production, but also the quality of the crops (Salgado *et al.*, 2008). Given the current importance of counting on environmentally sound, able to protect the plants to certain types of stress products, it is necessary to continue to deepen the potential of brassinosteroids and their analogues (Nuñez *et al.*, 2014).

Conclusion

Brassinosteroids and their analogs are effective at physiological responses of plants and processes in morphogenesis, but the response of the plant species dependent brassinosteroid used, the concentration and its interaction with various chemical and environmental factors. The use of these compounds has grown significantly in various fields, including agriculture, due to their properties against different types of stress and stimulating effect on growth, development and fruiting, so you make important for research and development of techniques that can be implemented in various production processes.

End of the English version



factores químicos y ambientales. La utilización de éste tipo de compuestos, ha crecido de manera importante en diversos campos, como en la agricultura, debido a sus propiedades contra los distintos tipos de estrés y su efecto de estimulación al crecimiento, desarrollo y fructificación, por lo que los hacen importantes para la investigación y desarrollo de técnicas que puedan implementarse en los diversos procesos de producción.

Literatura citada

- Bajguz, A. and Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 47:1-8.
- Bajguz, A. and Piotrowska-Niczyporuk, A. 2014. Brassinosteroids Implicated in growth and stress responses. *In: Phytohormones: a window to metabolism, signaling and biotechnological applications.* Lam-Son, P. T. and Sikander, P. (Eds.). Springer, New York, USA. 163-190 pp.
- Clouse, S. D. 1996. Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development. *The Plant J.* 10:1-8.
- Díaz, S. y Fonseca, G. 1999. Evaluación genotóxica del brasinoesteroide DI-31 (Biobras-16) mediante el ensayo de micronúcleos en médula ósea de ratón. *Invest. Biomed.* 18(1): 27-28.
- Gomes, M. M. A. 2011. Physiological effects related to brassinosteroid application in plants. *In: brassinosteroids: a class of plant hormone,* Hayat, S. and Ahmad, A. (Eds.). Springer, Dordrecht, The Netherlands. 193-242 pp.
- González, J. L.; Córdova, A.; Aragón, C. E.; Pina, D.; Rivas, M. y Rodríguez, R. 2005. Efecto de un análogo de brasinoesteroides sobre plántulas de FHIA-18 expuestas a un estrés térmico. *InfoMusa.* 1(14):18-20.
- Gudesblat, G. E. and Russinova, E. 2011. Plants grow on brassinosteroids. *Curr. Op. Plant Biol.* 14(5): 530-537.
- Hayat, S.; Irfan, M. and Ahmad, A. 2011. Brassinosteroids: under biotic stress. *In: brassinosteroids: a class of plant hormone.* Hayat, S. and Ahmad, A. (Eds.). Springer, Dordrecht, The Netherlands. 345-360.
- Hernández, R.; Diosdado, E.; Cabrera, J. y Coll F. 2010. Efecto de los biorreguladores del crecimiento en la embriogénesis somática de mandarina Cleopatra (*Citrus Reshni Hort. Ex Tan.*). *Cultivos Tropicales.* 31(3):32-38.
- Khripach, V.; Zhabinskii, V. y De Groot, A. 2000. Twenty Years of Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones Warrant Better Crops for the XXI Century. *Netherlands. Annals of Botany* 86:441-447.
- Khripach, V.A.; Zhabinskii, V.N. y De Groot, A. E. 1999. Brassinosteroids: a new class of plant hormones. Academic Press, San Diego, USA. 456 p.
- Kowalski, B.; Jiménez, F.; Jomarrón, I.; Agramonte, J. y Coll, F. 2003. Efecto de tres análogos de brasinoesteroides sobre caracteres morfológicos y fisiológicos de vitroplantas de papa c.v. *Desiree*, *in vitro* y en casas de cultivo. *Biotecnol. Veg.* 3(2):115-117.
- Kutschera, U. and Zhi-Yong, W. 2012. Brassinosteroid action in flowering plants: a Darwinian perspective. *J. Exp. Bot.* 63(10): 3511-3522.
- Mandava, N. B. 1988. Plant growth-promoting brassinosteroids. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:23-52.
- Mazorra, L. y Nuñez, M. 2008. Estado actual sobre el conocimiento de la biosíntesis y los mecanismos moleculares de acción de los brasinoesteroides en las plantas. *Cultivos Tropicales* 9:91-105.
- Núñez, M. y Mazorra, L. M. 2001. Los brasinoesteroides y la respuesta de las plantas al estrés. *Cultivos Tropicales.* 3(22):19-26.
- Núñez, M.; Mazorra, L.M.; Martínez, L.; González, M. C. y Robaina, C. 2006. Influencia de la 24-epibrasinólida y un análogo espiroestánico de brasinoesteroides en el crecimiento de plántulas de dos variedades de arroz (*Oryza sativa* L.) en medio salino. *Cultivos Tropicales.* 1(27):75-82.
- Núñez, V.M.; Reyes, G. Y.; Rosabal A. L.; Martínez, G. L. 2014. Análogos espiroestánicos de brasinoesteroides y sus potencialidades de uso en la agricultura. *Cultivos Tropicales.* 35(2):34-42.
- Pérez, G.; Restrepo, R.; Serrano, M.; Martínez, G.; Coll, F. y León, O. 2002. Efectos ecotoxicológicos de un brasinoesteroide en bioindicadores de aguas dulces. *Acta Farm. Bonaerense.* 21(1):13-20.
- Rodríguez, L.; Rodríguez, J. y Prede, M. 2003. Efecto de brasinoesteroides sintéticos en la inducción de callos de arroz. *Biotecnol. Veg.* 3:9-12.
- Salgado, R.; Cortés, M. A. y Del Río, R. E. 2008. Uso de brasinoesteroides y sus análogos en la agricultura. *México. Biológicas.* 10: 18-27.
- Seeta, S.; Vidya, B.; Sujatha, E. Anuradha, S. 2002. Brassinosteroids-A new class of phytohormones. *India. Current Sci.* 10(82):1239-1245.
- Serna, M.; Hernández, F.; Coll, F. and Amoros, A. 2012. Brassinosteroid analogues effect on yield and quality parameters of field-grown lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Scientia Hort.* 143:29-37.
- Sirhindi, G. 2013. Brassinosteroids: biosynthesis and role in growth, development, and thermotolerance responses. *In: molecular stress physiology of plants.* Rout, G. R. and Das, A. B. (Eds.). Springer India. 309-329.
- Terry, E.; Nuñez, M.; Pino, M. y Medina, N. 2001. Efectividad de la combinación biofertilizantes-análogo de brasinoesteroides en la nutrición del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill). *Cultivos tropicales* 2(22):59-65.
- Torres, R. B. L.; Espinosa, C. A.; Mendoza, R. M.; Rodríguez, J. L.; Irizar, G. M. B. y Castellanos, R. J. S. 2007. Efecto de brasinoesteroides en híbridos de maíz androestériles y fértiles. *Agron. Mesoam.* 18(2):155-162.
- Vargas, P. e Irizar, M. B. 2005. Efecto del brasinoesteroide y densidad de población en la acumulación de biomasa y rendimiento de ayocote (*Phaseolus coccineus* L.). *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* 11(2):269-272.
- Vriet, C.; Russinova, E. and Reuzeau, C. 2012. Boosting crop yields with plant steroids. *The Plant Cell.* 24(3):842-857.
- Yokota, T. 1997. The structure, biosynthesis and function of brassinosteroids. *Trends Plant Sci.* 2(4):137-143.
- Zullo, M. A. T. and Adam, G. 2002. Brassinosteroid phytohormones-structure, bioactivity and applications. *Brazilian J. Plant Physiol.* 14(3):143-181.