

Brasinoesteroides en la agricultura. I*

Brassinosteroids in agriculture. I

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

Las hormonas vegetales, también conocidas como fitohormonas, son sustancias que juegan un papel clave en el desarrollo en las plantas, ya que son capaces de regular de manera predominante los fenómenos fisiológicos de las plantas, como el crecimiento y el desarrollo en respuesta a las señales del medio ambiente como la luz. Los brasinoesteroides son compuestos naturales que se encuentran en pequeñas cantidades en los órganos de las plantas, encontrándose principalmente en polen, hojas, yemas, flores y semillas, caracterizándose como compuestos polihidroxifenólicos. El primero de estos compuestos fue aislado del polen de *Brassica napus* y el esclarecimiento de su estructura se realizó en el año 1979 por científicos norteamericanos. En la actualidad se conocen más de 45 miembros de la familia de los brasinoesteroides, por lo que constituyen una amplia familia de compuestos de potente actividad biológica, demostrándose que influyen en la germinación, en la rizogénesis, en la floración, en la senescencia, en la abscisión y en los procesos de maduración, y es por esto que se consideran como el sexto grupo de fitohormonas. Los recientes descubrimientos de las propiedades fisiológicas de los brasinoesteroides permiten considerarlos como sustancias naturales altamente promisorias y apropiadas para su uso en la protección de las plantas y aumento en la producción agrícola. Teniendo en cuenta lo antes expuesto el objetivo de este trabajo es dar a conocer algunos de los principales efectos fisiológicos

Abstract

Plant hormones, also acquaintances like fitohormonas, they are substances that they play a paper nail in the development in the plants, since they are able to regulate of prevailing way the physiological phenomena of the plants like the growth, and the development in response to the signs of ambient midway like light. The brassinosteroids are natural compounds that they find in small amounts in the organs of the plants, finding oneself in pollen principally, sheets, yolks, flowers and seeds, being characterized like compounds polihidroxifenólicos. The first one belonging to these compounds was isolated of *Brassica napus*'s pollen and the explanation of his structure came true in the year 1979 for North American scientists. As of the present moment 45 members of the family of the brassinosteroids, which is why they constitute an ample family of compounds of powerful biological activity, proving that influence the germination, in the rizogénesis, in flowering, in the senescencia, in the abscission and in the processes of maturation, and the fact that they consider like the sixth group of fitohormonas is for this reason know themselves over. The recent discoveries of the physiological properties of the brassinosteroids allow regarding as natural substances themselves highly promissory and appropriate for his use in the protection of the plants and increase in the agricultural produce. Having in account it once before the objective of this work was exposed you are to deliver to know some of the principal physiological effects of

* Recibido: diciembre de 2015
Aceptado: marzo de 2016

de los brasinoesteroides y sus análogos relacionados con la respuesta defensiva, la morfogénesis y el crecimiento y desarrollo de las plantas.

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

Introducción

Las fitohormonas, también llamadas hormonas vegetales o reguladores del crecimiento vegetal, son sustancias producidas por células vegetales en sitios estratégicos de la planta y son capaces de regular de manera predominante los fenómenos fisiológicos de las plantas (Srivastava, 2002). Las hormonas juegan un papel clave en el desarrollo en las plantas, ya que están íntimamente involucradas en el crecimiento de las plantas y en su desarrollo en respuesta a las señales del medio ambiente como la luz, tomando en cuenta que la interacción entre las hormonas es crucial para la coordinación del desarrollo de la planta (Halliday, 2004).

Las hormonas vegetales son sustancias que se sintetizan y actúan a muy bajas concentraciones, regulando el crecimiento, desarrollo o metabolismo del vegetal. Los cambios en la concentración de la hormona y la sensibilidad de los tejidos provocan una amplia gama de efectos en las plantas, muchos de los cuales involucra interacciones con el ambiente como un tipo de adaptación, considerando que las plantas son organismos inmóviles. Para diferenciarlos de las hormonas vegetales de origen natural, los compuestos que producen efectos fisiológicos pero que son de origen sintético se denominan “reguladores del crecimiento vegetal” (Adam y Marquardt, 1986).

Las plantas poseen la capacidad de sintetizar una gran variedad de esteroides, confiriéndoles una función hormonal similar a la que ocurre en animales. Varios son los esteroides de origen vegetal que han sido identificados, pero solamente una clase de ellos, los llamados brasinoesteroides tienen una amplia distribución en el reino vegetal, ya que se han encontrado en todos los órganos de un gran número de representantes de diferentes familias del reino vegetal marino y terrestre. Además, se consideran como el sexto grupo de fitohormonas, tomando en cuenta que cumplen con las características básicas de hormonas vegetales que son esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Seeta *et al.*, 2002; Salgado *et al.*, 2008).

the brassinosteroids and his analogous related with the defensive answer, the morphogenesis and the growth and development of the plants.

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

Introduction

The fitohormonas, otherwise called plant hormones either the vegetable growth's regulators, are substances produced by vegetable cells to strategic places of the plant and they are capable from regulating of prevailing way the physiological phenomena of the plants (Srivastava, 2002). The hormones play a paper key in the development in the plants, for as they are intimately implicated in the growth of the plants and in his development in response to the signs of the ambient midway like light, considering that the interaction between the hormones is crucial for the coordination of the development of the plant (Halliday, 2004).

Plant hormones are substances that are synthesized and they perform on very low concentrations, regulating the growth, development or metabolism of the plant. The changes in the concentration of the hormone and the sensibility of the textiles provoke an ample range of effects in the plants, a great deals of whom implicates interactions with the environment like a kind of adaptation, considering that plants are motionless organisms. In order to tell them apart of the plant hormones of natural origin, the compounds that produce physiological effects but that they are of synthetic origin name him the “vegetable growth's regulators” (Adam y Marquardt, 1986).

The plants possess the capability to synthesize one a great variety of steroids, conferring them a hormonal similar show it happens to in animals. Several the steroids are of vegetable origin that they have been identified, but only one of them classrooms, the so-called brassinosteroids have an ample distribution in the plant kingdom, since they have found themselves in all of the organs of a large number of different families' representatives of the marine and terrestrial plant kingdom. Also, they consider like the sixth group of fitohormonas, considering that they do their job with the basic characteristics of plant hormones that are essential for the growth and development of the plants (Seeta *et al.*, 2002; Salgado *et al.*, 2008).

Los brasinoesteroides son compuestos vegetales que tienen la capacidad de estimular el crecimiento de las plantas. Se ha demostrado que influyen en la germinación, rizogénesis, floración, senescencia, abscisión y en los procesos de maduración. Los brasinoesteroides también confieren resistencia a las plantas contra estrés abiótico y biótico, por lo que se les considera como una nueva clase de hormonas vegetales con efectos pleiotrópicos. Los recientes descubrimientos de las propiedades fisiológicas de los brasinoesteroides permiten considerarlos como sustancias naturales apropiadas para su uso hacia la protección de las plantas y aumento en la producción agrícola (Seeta *et al.*, 2002; Salgado *et al.*, 2008), entre otras características.

Reseña histórica sobre las hormonas vegetales

El crecimiento de las plantas es un proceso complejo, pero bien organizado y coordinado. En 1880, Julius Sachs sospechó de la existencia de "mensajeros químicos" que coordinan el crecimiento entre las diferentes partes de las plantas. Sin embargo, el verdadero impulso a esta teoría vino de la publicación del libro *The Power of Movements in Plants* por Charles Darwin, que incorporó algunas de las observaciones hechas por él junto con su hijo Francis Darwin, sobre el comportamiento sistemático referente a la encorvadura hacia la luz (fototropismo) de los coleóptilos de alpiste. El libro sirvió como trampolín para dar paso a una línea de investigación, que condujo a la identificación de las hormonas en plantas. Mientras que el metabolismo proporciona la energía y la formación de estructuras para la vida de las plantas, son las hormonas las que regulan el ritmo de crecimiento de las partes individuales, e integran estas partes para producir la forma que reconocemos como una planta. A raíz de esto, se estableció que el crecimiento y desarrollo de las plantas es regulado sólo por cinco grupos de hormonas: auxinas, giberelinas, citocinas, ácido abscísico y etileno (Seeta *et al.*, 2002).

Las plantas poseen la capacidad de biosintetizar una gran variedad de esteroides, cuya función como hormonas se estudiaron con frecuencia por los siguientes años. Sin embargo, no fue hasta 1979 que se confirmó la presencia de las hormonas esteroides en las plantas. En ese año, científicos estadounidenses publicaron los datos de un nuevo esteroide llamado brasinolide, que se aisló de polen de *Brassica napus* L. (Khrupach *et al.*, 2000).

En realidad, fue a principios de la década de los sesenta, cuando algunos investigadores ya tenían la hipótesis de que la germinación acelerada y el crecimiento de los granos de

The brassinosteroids are fixed vegetable that they have the capacity to stimulate the growth of the plants. It has been proven that they influence the germination, rizogénesis, flowering, senescencia, abscission and in the processes of maturation. The brassinosteroids also confer resistance to the plants against abiotic and biotic stress, which is why pleiotrópicos are regarded as a new plant hormones classroom with effects to to them. The recent discoveries of the physiological properties of the brassinosteroids allow regarding as natural substances adapted for his use toward the protection of the plants and increase in the agricultural produce themselves (Seeta *et al.*, 2002; Salgado *et al.*, 2008), between another characteristics.

Historic review on plant hormones

The growth of the plants is a complex process, but well organized and coordinated. In 1880, Julius Sachs was suspicious of of existence chemical messengers that coordinate the growth between the different parts of the plants. However, the true impulse to this theory came from the book's publication *The Power of Movements in Plants* for Charles Darwin, that you incorporated some of the observations done by him along with his son Francis Darwin, on the systematic behavior relating to the bending toward the light (phototropism) of the coleoptiles of canary grass. The book suited someone's purposes like diving board to clear the way for a line of investigation, that led to the identification of the hormones in plants. While metabolism provides the energy and the formation of structures for the life of the plants, the ones that regulate the growth rate of the individual parts are hormones, and they integrate these parts to produce the way that we recognize like a plant. Because of this, you became established than the growth and development of the plants is regulated only by five groups of hormones: auxins, gibberellins, cytokines, abscisic acid and ethylene (Seeta *et al.*, 2002).

The plants possess biosintetizar's capability, join a great variety of steroids, they studied whose show like hormones frequently for the following years. However, you did not get over to 1979 than confirmed him the presence of the hormones steroids in the plants. In that year, the North American scientists published the data of a new so-called steroid brassinolide, that the isolated of *Brassica napus* L. pollen (Khrupach *et al.*, 2000).

In reality, you went from at the beginning of the decade the sixty when some investigators already had the hypothesis that the accelerated germination and the growth of the pollen

polen podrían estar asociados con la presencia de promotores del crecimiento. En 1970 se reportó que algunos extractos del polen de *Brassica napus* L. producían un poderoso efecto de elongación (alargamiento) en el tallo de frijol. Esta respuesta fue distinta a la que producen otras hormonas denominadas giberelinas. Las sustancias que promovieron el crecimiento de manera más activa fueron aisladas de *Brassica napus*, y por ello fueron llamadas “brassinos”. Por consiguiente, se atribuyó el estatus de hormona vegetal a los brassinos porque eran compuestos orgánicos específicos, aislados de plantas y que habían inducido crecimiento cuando eran aplicados en cantidades diminutas a otras plantas (Mitchell *et al.*, 1970). A partir del aislamiento e identificación de este brasinólido, se intensificaron las investigaciones encaminadas a estudiar los efectos que este nuevo compuesto y otros relacionados generan en las plantas (Núñez y Mazorra, 2001), para considerar a los brasinoesteroides como el sexto grupo de fitohormonas.

Estructura química de los brasinoesteroides

Las hormonas presentes tanto en animales y plantas poseen diversas estructuras entre las que se encuentran los péptidos de bajo peso molecular y los esteroides. Aunque las hormonas esteroides de ambos grupos de organismos comparten similitudes en su biosíntesis y funciones generales, los mecanismos moleculares de reconocimiento y transducción de su señal hasta el núcleo de la célula son diferentes. Las fitohormonas esteroidales son las únicas hormonas vegetales con una estructura química de este tipo en las plantas, y agrupa hasta el momento a 59 miembros (Coll, 2006).

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

grains would be able to be correlated with promoters presence of the growth. You reported yourself in 1970 that some abstracts of *Brassica napus* L.'s pollen they produced a powerful effect of elongation (lengthening) in the bean stem. This answer was different to the one that another named hormones produce giberelinas to. The substances that promoted the growth of more active way were isolated of *Brassica napus* L., and brassinos were called for it. Consequently, you assumed the status of plant hormone to the brassinos because they were organic specific compounds, isolated of plants and that they had induced growth when they were diligent in minute quantities to another plants (Mitchell *et al.*, 1970). As from isolation and this brasinólido's identification, the investigations intensified led to go into the effects that this new compound and related others generate in the plants (Núñez y Mazorra, 2001), in order to consider to the brassinosteroids like fitohormonas's sixth group.

The brassinosteroids's chemical structure

The present hormones so much various structures they meet between possess the peptides of low molecular weight and the steroids in animals and plants. Although hormones similitudes in his biosynthesis and general shows, his sign's molecular mechanisms of recognition and transduction to the cell's nucleus split steroids of both organisms' groups they are different. The phytohormones steroids are the only plant hormones with a chemical structure of this type in the plants, and it groups until now 59 members (Coll, 2006).

The brassinosteroid's molecules have four rings and a lateral chain (Figure 1), and they form themselves as from the block compaction of five atoms of carbon, named isoprene. The brassinosteroids with principal the ones that possess 28 carbon atoms with different substituents in two rings are presence in plants, that way as in the lateral chain. They have identified 50 brassinosteroids of vegetable sources chemically over, and the brasinólido is until now the one that produces the bigger biological activity of all, since it can be synthesized directly of the campesterol or through the general synthesis of sterols. The vegetable sterols, in addition to his paper like predecessors of the brassinosteroids, music integrating components of the cell membranes, where they regulate his fluidity and permeability (Bishop y Yokota, 2001).

Las diferencias en cuanto a la estructura de los brasinoesteroides naturales se debe a la presencia de un oxígeno en el átomo de carbono tres y otros adicionales en el carbono dos y seis de los anillos A y B, así como en las posiciones de los carbonos 22 y 23 de la cadena lateral (de acuerdo al orden numérico de los carbonos de los esteroides). Los análogos de brasinoesteroides son compuestos que tienen una estructura similar a los brasinoesteroides naturales y tienen una actividad muy parecida a la brasinólida (Bishop y Yokota, 2001; Zullo y Adam, 2002).

De manera general, se puede apreciar que la estructura química de las hormonas esteroides vegetales es similar a la de otro tipo de hormonas, como la de animales mamíferos o insectos. En la Figura 2 se puede ver la estructura química del brasinólido y de la castasterona, que son hormonas esteroides vegetales, en comparación con la testosterona y estradiol, que son hormonas esteroides sexuales de mamíferos, y la hormona esteroide ecdisona, que se encuentra en diversas clases de insectos (Bishop y Koncz, 2002). A diferencia de las otras estructuras, se puede observar un determinado número de carbonos en el brasinólido que tiene restos de oxígeno, que son importantes para llevar a cabo una actividad adecuada de este compuesto como hormona esteroide.

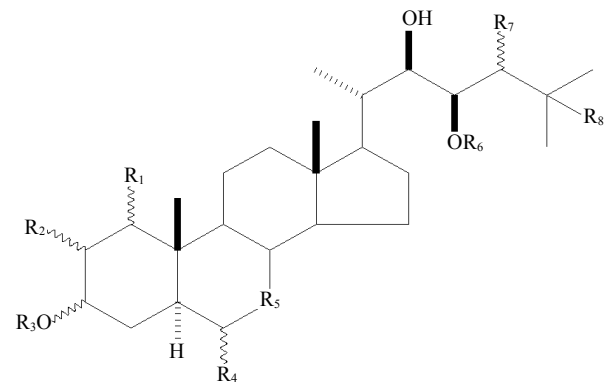


Figura 1. Estructura química de los brasinoesteroides naturales (modificado de Bishop y Yokota, 2001.)

Figure 1. The natural brassinosteroid's chemical structure (modified of Bishop y Yokota, 2001).

The differences in the structure of natural brassinosteroids is due to the presence of an oxygen atom and three additional carbon into two and six of the carbon rings A and B and in the carbon positions 22 and 23 of the side chain (according to the numerical order of the carbons of the steroid analogs brassinosteroids are compounds having a similar structure to natural brassinosteroids and have an activity very similar to brassinolide (Bishop y Yokota, 2001; Zullo y Adam, 2002).

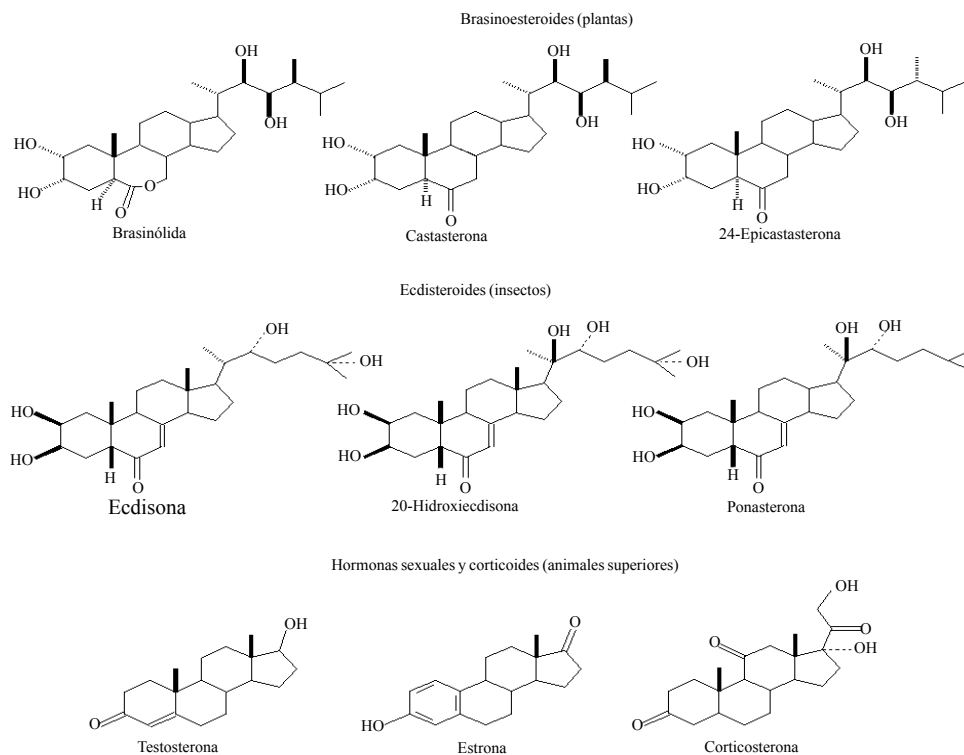


Figura 2. Estructuras de hormonas esteroides (modificada de Coll, 2006).

Figure 2. Structures of steroid hormones (modified of Coll, 2006).

Tras la identificación de la brasinólida, decenas de compuestos con características estructuralmente semejantes han sido aislados y caracterizados, como la dolicólida y la epibrasinólida (Figura 3), que han mostrado diferentes grados de actividad estimuladora de la elongación y división celular. Estos compuestos, además de la brasinólida, que es el representante más activo, conforman la familia de los brasinoesteroides que en general son considerados por muchos especialistas como la sexta clase de hormonas vegetales (Salgado *et al.*, 2008).

Todos los brasinoesteroides naturales hasta ahora conocidos son derivados polihidroxilados del 5-colestano, y pueden presentar desde veintisiete hasta veintinueve átomos de carbono. Las agrupaciones funcionales que se suponen sean las responsables de la actividad biológica de estos compuestos, están concentradas en tres fragmentos fundamentales del esqueleto colestánico; estos son los anillos A y B (parte cíclica) y la cadena lateral (Figura 1). Con la maduración los brasinoesteroides conjugados pueden hidrolizarse para liberar brasinoesteroides libres.

Biosíntesis de los brasinoesteroides

La ruta biosintética se puede dividir en dos grandes secciones: de oxidación temprana y ruta de oxidación tardía (Figura 4). La primera sección, que abarca la formación de esteroides, en la que el escualeno se convierte en campesterol, abarca una serie de 13 reacciones bioquímicas; y en la segunda sección el campesterol se convierte en brasinólida en 11 reacciones adicionales. Dentro de la ruta biosintética deben producirse ciertos cambios importantes con el fin de obtener moléculas bioactivas, entre estos cambios se incluyen: la formación del grupo oxo en la posición C-6, adición de los grupos hidroxilo en las posiciones C-22 y C-23, formación del sistema diol en los carbonos 2 y 3 del anillo A y la oxidación Baeyer-Villiger en el anillo B.

La ruta biosintética que abarca la transformación de campesterol en brasinólida posee dos puntos de bifurcación que dan lugar a cuatro ramas dentro de la ruta bioquímica de formación, el primer punto de ramificación es el campesterol, el cual puede seguir por la ruta de oxidación temprana o por la ruta de oxidación tardía del carbono 22. El segundo punto de ramificación es el campestanol; éste puede seguir la ruta de oxidación temprana o la ruta de oxidación tardía del carbono 6, cualquiera que sea la ruta que se siga, estas vuelven a unirse con la formación de la castasterona, la misma que requiere de una reacción más para dar lugar a la brasinólida. En cuanto

In general, it can be seen that the chemical structure of steroid plant hormones is similar to that of other hormones, such as mammals or insects. Figure 2 is the chemical structure of brassinolide and castasterone, which are steroid plant hormones compared to testosterone and estradiol, which are sex steroid hormones in mammals, and steroid hormone ecdysone, found in various insect classes (Bishop y Koncz, 2002). Unlike other structures, one can observe a certain number of carbons in the brassinolide that has traces of oxygen, which are important to carry out an appropriate activity of this compound as a steroid hormone.

After identification of brassinolide, tens of compounds structurally similar characteristics have been isolated and characterized, as dolicólida and epibrassinolide (Figure 3), which have shown different degrees of elongation stimulating activity and cell division. These compounds, in addition to brassinolide, which is the most active representative, form the family of brassinosteroids which generally are considered by many experts as the sixth class of plant hormones (Salgado *et al.*, 2008).

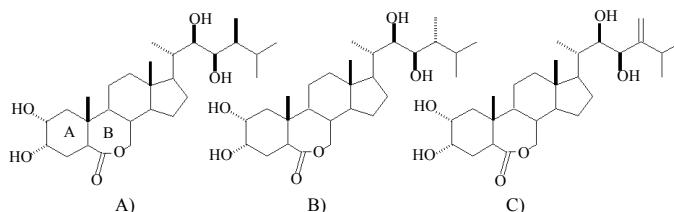


Figura 3. Primeros brasinoesteroides naturales caracterizados. A) brasinólida; B) dolicólida; y C) epibrasinólida (modificado de Salgado *et al.*, 2008).

Figure 3. First natural brassinosteroids characterized. A) brassinolide; B) dolicólida; and C) epibrassinolide (modified of Salgado *et al.*, 2008).

All natural brassinosteroids even now known are by-products the 5 colestano's polihidroxilados, and they can present from twenty seven to twenty nine carbon atoms. Functional groups that are supposed to be responsible for the biological activity of these compounds, are concentrated in three main fragments colestánico skeleton; these are the A and B rings (cyclic part) and the side chain (Figure 1). With the maturing conjugates brassinosteroids can hydrolyzed to release free brassinosteroids.

Biosynthesis of brassinosteroids

The biosynthetic pathway can be divided into two major sections: early oxidation and oxidation route later (Figure 4). The first section, covering the formation of sterols, wherein

a la localización intracelular de los brasinoesteroides, se ha indicado que los plastidios son organelos importantes para estos compuestos. El estroma puede ser el sitio de síntesis mientras que los gránulos de almidón se asumen como sitios de almacenaje de estos potentes reguladores del crecimiento.

La regulación de la abertura de estomas es un proceso complejo que depende de muchos factores, entre ellos, luz, concentraciones ambientales de CO₂, temperatura, humedad relativa, concentración citosólica de calcio, hormonas y enzimas marcadoras de rutas metabólicas relacionadas, que también ejercen muy importantes influencias y desempeños (González *et al.*, 2005; Salgado *et al.*, 2008). Algunas propuestas para la biosíntesis de brasinoesteroides ya se han reportado, y se han establecido posibles vías en 2 α , 3 α -dioles. El campesterol es el precursor inicial para la biosíntesis de brasinólida, debido a la similitud de su esqueleto carbonado, junto con otros esteroides tales como α -sitosterol, brasicastrol y 22-dehydrocolesterol (Wada y Marumo, 1981; Salgado *et al.*, 2008).

the squalene becomes campesterol, includes a series of 13 biochemical reactions; and in the second section it becomes campesterol brassinolide in 11 additional reactions. In the biosynthetic pathway certain important changes must in order to obtain bioactive molecules, among these changes include the formation of oxo group at position C-6, addition of hydroxyl groups at positions C-22 and C-23, system diol formation at carbons 2 and 3 of the A ring and the Baeyer-Villiger oxidation at ring B.

The biosynthetic pathway comprising transforming campesterol brassinolide has two branch points leading to four branches within the biochemical pathway of formation, the first branch point is campesterol, which can follow the route early oxidation or late on route oxidation of carbon 22. the second branch point is the campestanol; it can follow the route of early oxidation or route oxidation of carbon late June, whatever the route to be followed, these are reunited with the formation of the castasterona, it requires more of a

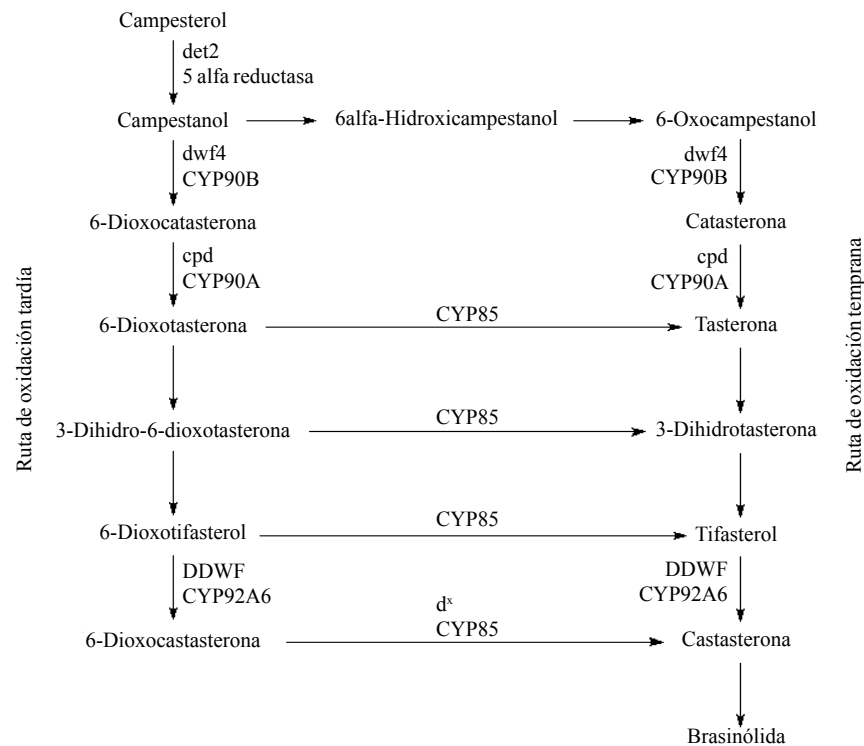


Figura 4. Ruta de la biosíntesis de brasinoesteroides (modificado de Bishop y Koncz, 2002).

Figure 4. Map of the biosynthesis of brassinosteroids (modified of Bishop y Koncz, 2002).

Distribución en las plantas

Muchos esteroides de plantas, han sido identificados, pero sólo los brasinoesteroides tienen una amplia distribución en todo el reino vegetal y poseen una actividad única

reaction to result brassinolide. Concerning the intracellular localization of brassinosteroids, it indicated that plastids are organelles important for these compounds. The stroma can be the site of synthesis while the starch granules are assumed to storage sites these potent growth regulators.

promotora del crecimiento (Li y Chori, 1999). Los brasinoesteroides se han encontrado principalmente en polen, hojas, yemas, flores y semillas, en proporciones y formas diferentes, caracterizándose como compuestos polihidroxiesterpoides. Algunas de las plantas y sus partes en las que se presentan los brasinoesteroides se presentan en el Cuadro 1 (Seeta *et al.*, 2002).

The regulation of stomatal opening is a complex process that depends on many factors, including light, ambient concentrations of CO₂, temperature, relative humidity, cytosolic calcium concentration, hormones and enzymes marker of metabolic pathways involved, which also exert very important influences and performances (González *et al.*, 2005; Salgado *et al.*, 2008). Some proposals

Cuadro 1. Distribución de brasinoesteroides en el reino vegetal. Seeta *et al.* (2002).
Table 1. Distribution of brassinosteroids in the plant kingdom. Seeta *et al.* (2002).

Sección de la planta	Especie vegetal
Polen	<i>Helianthus annuus</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Brassica napus</i> , <i>Robinia pseudo-acacia</i> , <i>Vicia faba</i> , <i>Fagopyrum esculentum</i> , <i>Citrus unshiu</i> , <i>Citrus sinensis</i> , <i>Cupresus arizonica</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Cryptimeria japonica</i>
Semilla	<i>Gypsophili perfoliata</i> , <i>Beta vulgaris</i> , <i>Pharbitis purpurea</i> , <i>Brassica campestris</i> , <i>Raphanus sativus</i> , <i>Cassia tora</i> , <i>Lablab purpureus</i> , <i>Orinthopus sativus</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Vicia faba</i> , <i>Cannabinus sativa</i> , <i>Apium graveolens</i>
Tallo	<i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Ornithopus sativus</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i>
Hoja	<i>Castanea crenata</i> , <i>Distylium recemosus</i> , <i>Thea Sinensis</i>
Otros	
Células cultivadas	<i>Catharanthus roseus</i>
Panícula	<i>Rheum rhabarum</i>
Región cambial	<i>Cryptomeria japonica</i>
Hiel	<i>Castanea crenata</i>
Estróbilo	<i>Equisetum arvense</i>
Talo	<i>Hydrodictyon reticulatum</i>

Los brasinoesteroides están presentes en las plantas a muy bajas concentraciones (niveles de nanogramo). Los niveles endógenos de los brasinoesteroides varían entre los tejidos de las plantas. Los tejidos jóvenes o en crecimiento contienen niveles de brasinoesteroides más altos que los tejidos maduros. El polen y las semillas son las fuentes más ricas con un rango de 1- 100 ng/g de peso seco, mientras que los brotes y las hojas tienen cantidades más bajas, es decir, 0.01-0.1 ng/g de peso seco (Seeta *et al.*, 2002).

Efectos fisiológicos de los brasinoesteroides

Las plantas, al igual que el resto de los organismos pluricelulares, han desarrollado a lo largo de su evolución, diferentes mecanismos para reconocer y responder a las señales externas del ambiente, las cuales incluyen factores abióticos y bióticos, así como señales del ambiente interno del organismo, como es el caso específico de las hormonas. La aplicación de los brasinoesteroides induce un amplio

for the biosynthesis of brassinosteroids have already been reported, and possible paths have been established in 2 α , 3 α -diol. Campesterol is the initial precursor for biosynthesis of brassinolide, due to the similarity of their carbon backbone along with other sterols such as α -sitosterol, and 22-dehydrocolesterol basicastrol (Wada y Marumo, 1981; Salgado *et al.*, 2008).

Distribution in plants

Many plant steroids have been identified, but only brassinosteroids are widely distributed throughout the plant kingdom, and possess a unique growth-promoting activity (Li y Chori, 1999). Brassinosteroids mainly found in pollen, leaves, buds, flowers and seeds, in proportions and different ways, characterizing polihidroxiesterpoides compounds. Some of the plants and their parts that brassinosteroids are presented are presented in Table 1 (Seeta *et al.*, 2002).

rango de respuestas, incluyendo un incremento en la expansión celular de las hojas, aumento de la elongación del tallo, crecimiento del tubo polínico, des enrollamiento de las hojas en pastos, reorientación de las microfibrillas de celulosa, induce la formación de tejido conductor, influyen en la fotomorfogénesis, en la división celular, indistintamente pueden estimular o inhibir la rizogénesis, participan en la inducción de la biosíntesis de etileno, en la polarización de la membrana y son sustancias que influyen positivamente contra el estrés biótico y abiótico (Coll, 2006).

A partir del aislamiento e identificación de la brasinólida del polen de *Brassica napus* se intensificaron las investigaciones encaminadas a estudiar los efectos que este nuevo compuesto y otros relacionados generan en las plantas. Así, ya en 1983, se informó que el tratamiento de plantas de lechuga con 22, 23, 24-triepi-brasinólida incrementó el rendimiento del cultivo cuando era cultivado en un suelo no fertilizado óptimamente. Posteriormente, al evaluar los usos prácticos de la brasinólida se consideró que una acción importante de este compuesto era acelerar la resistencia al estrés, como es el caso de bajas temperaturas, de infección por hongos, daños por herbicidas y la salinidad en el suelo (Nuñez y Mazorra, 2001).

La respuesta de las plantas a los brasinoesteroides incluye efectos sobre los sistemas de señalización para la defensa contra insectos y hongos, en la elongación celular y del tallo, la división celular, el desarrollo vascular y reproductivo, la polarización de las membranas y el bombeo de protones, las relaciones fuente/sitio de consumo y la modulación de estrés. También se ha reportado su influencia en el gravitropismo y en el retraso de la abscisión de hojas y frutos (Clouse, 1996; Izquierdo, 2011).

Debido a los efectos sustanciales de los brasinoesteroides sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas, el potencial económico de los brasinoesteroides en la agricultura fue reconocido en la década de los ochentas. La síntesis de análogos de brasinoesteroides confirmando la relación estructura-actividad proporciona un método para la preparación de grandes cantidades de brasinoesteroides activos para su empleo y evaluación a nivel invernadero y campo. Numerosas pruebas de un brasinoesteroide sintético, 24 epibrasinólida, en China, Japón y Rusia mostró que a pesar de ser un compuesto exógeno, tiene la capacidad de incrementar el rendimiento en una variedad de especies de plantas, los resultados son variable en función del modo de aplicación, la etapa de crecimiento y las condiciones ambientales (Divi y Krishna, 2009; Izquierdo, 2011).

Brassinosteroids are present in plants at very low concentrations (nanogram levels). Endogenous levels of brassinosteroids vary between plant tissues. Young or growing tissues contain levels higher than mature tissues brassinosteroids. Pollen and seeds are the richest sources with a range of 1- 100 ng/g dry weight, while the shoots and leaves have lower quantities, ie 0.01-0.1 ng/g dry weight (Seeta *et al.*, 2002).

Physiological effects of brassinosteroids

Plants, like other multicellular organisms have developed along its evolution, different mechanisms to recognize and respond to external signals from the environment, which include abiotic and biotic factors and signs of internal environment body, such as the specific case of hormones. Applying brassinosteroids induce a wide range of responses, including an increase in cell leaf expansion, increased stem elongation, pollen tube growth, of leafroll pasture, reorientation of cellulose microfibrils, induces conducting tissue, influencing photomorphogenesis, cell division, either they can stimulate or inhibit rooting, involved in the induction of ethylene biosynthesis in membrane polarization and are substances which positively influence against stress biotic and abiotic (Coll, 2006).

From the isolation and identification of pollen brassinolide *Brassica napus* research to study the effects that this new compound and related plants generate intensified. As early as 1983, it was reported that treatment of lettuce plants with 22, 23, 24-triepi-brasinólida increased crop yield when it was grown in soil fertilized not optimally. Later, in assessing the practical uses of brassinolide is considered an important action of this compound was accelerating resistance to stress, such as low temperatures, fungal infection, herbicide injury and soil salinity (Nuñez and Mazorra, 2001).

The plant response to brassinosteroids include effects on signaling systems for defense against insects and fungi in cell elongation and stem cell division, vascular and reproductive development, the polarization of the membranes and pumping protons, the source/consumption site and modulating stress relationships. Also it reported their influence on gravitropism and delaying abscission of leaves and fruits (Clouse, 1996; Izquierdo, 2011).

Because of the substantial effects of brassinosteroids on growth and development of plants, the economic potential of brassinosteroids in agriculture was recognized

Conclusiones

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

Literatura citada

- Adam, G. and Marquardt, V. 1986. Brassinosteroids. *Phytochemistry*. 25(8):1787-1799.
- Bajguz, A. and Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 47:1-8.
- Bishop, G. J. and Koncz, C. 2002. Brassinosteroids and plant steroid hormone signaling. *The Plant Cell*. 14:97-110.
- Bishop, G. J. and Yokota, T. 2001. Plants steroid hormones, brassinosteroids: current highlights of molecular aspects on their synthesis/ metabolism, transport, perception and response. *Plant Cell Physiol.* 42(2):114-120.
- Clouse, S. D. 1996. Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development. *The Plant J.* 10:1-8.
- Coll, D. M. 2006. Novedades acerca del mecanismo de reconocimiento y transducción de la señal brasinoesteroide. *Revista CENIC Ciencias Biológicas*. 2(37):67-72.
- Divi, U. K. and Krishna, P. 2009. Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance. *New Biotechnology*, 26(3-4):131-136.
- 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.
- Halliday, K. J. 2004. Plant hormones: the interplay of brassinosteroids and auxin. *Current Biol.* 14:1008-1010.
- Izquierdo, O. H. 2011. Actividad biológica de los brasinoesteroides y sus análogos en las plantas. *Temas de Ciencia y Tecnología*. 15(43):45-50.
- Khrpach, V.; Zhabinskii, V. and De Groot, A. 2000. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI Century. *Netherlands. Ann. Bot.* 86:441-447.
- in the early eighties. The synthesis of brassinosteroid analogues confirming the structure-activity relationship provides a method for preparing large amounts of active brassinosteroids for use and evaluation greenhouse and field level. Extensive testing of a synthetic brassinosteroid, 24 epibrassinolide in China, Japan and Russia showed that despite being an exogenous compound has the ability to increase performance in a variety of plant species, the results are variable depending on the mode application, growth stage and environmental conditions (Divi and Krishna, 2009; Izquierdo, 2011).

Conclusions

Overall, in recent years it has generated enough information about the route of biosynthesis of brassinosteroids and their mode of perception. Preliminary results from its effect in inducing cell division we are likely to lead to new areas of knowledge. Progress is being made in the knowledge of what components intermediaries to carry the signal from the membrane to the cell, but there are still many questions to be answered. Given the progress that has been made in the study of brassinosteroids and their analogues internationally, it is very likely that in a short space of time clearly defined mechanisms and mode of action in plants.

End of the English version



- Li, J. and Chory, J. 1999. Brassinosteroid actions in plants. *J. Exp. Bot.* 332(50):275-282.
- Mitchell, J. W.; Mandava, N.; Worley, J. F.; Plimmer, J. R. and Smith, M. V. 1970. Brassins-a new family of plant hormones from rape pollen. *Nature*. 225:1065-1066.
- Núñez, M. y Mazorra, L. M. 2001. Los brasinoesteroides y la respuesta de las plantas al estrés. *Cultivos Tropicales*. 3(22):19-26.
- 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. and Anuradha, S. 2002. Brassinosteroids-a new class of phytohormones. *India. Current Sci.* 10(82):1239-1245.
- Srivastava, L. M. 2002. Crecimiento y desarrollo de las Plantas: hormonas y ambiente natural. Academic Press, Amsterdam, Netherlands. 140 pp.
- Wada, K. and Marumo, S. 1981. Synthesis and plant growth-promoting activity of brassinolide analogs. *Agric. Biol. Chem.* 45:2579-2586.
- Zullo, M. A. T. and Adam, G. 2002. Brassinosteroid phytohormones-structure, bioactivity and applications. *Brazilian J. Plant Physiol.* 14(3):143-181.