



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA  
UNIDAD XOCHIMILCO

---

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PROTOCOLO PARA EL REGISTRO DEL SERVICIO SOCIAL  
POR INVESTIGACIÓN

**Efectos de algunas fitohormonas en el  
crecimiento de la raíz de las plantas de  
*Arabidopsis thaliana* tipo silvestre y del  
mutante *midway1***

QUE PRESENTA EL ALUMNO

**Bryan Daniel Solares Garcia**

2173028765

**ASESORES**

**Dra. Berenice García Ponce de León**

**Instituto de Ecología, UNAM.**

**Inv. Titular A de T. C.**

**Cédula profesional 3286943**

**M en E. A. Ezel Jacome Galindo Pérez**

**Depto. El Hombre y su Ambiente**

**Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco**

**No. Eco. 44096**

Ciudad de México

Fecha 4/06/2025

<b>1. RESUMEN</b> .....	<b>3</b>
<b>2. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
2.1 AUXINA (IAA) .....	4
2.2 CITOQUININAS (CKs) / BENCIL-ADENINA (BA).....	5
2.3 ÁCIDO ABSCÍSICO (ABA) .....	5
<b>3. EL MUTANTE <i>MIDWAY1</i> (<i>MID1</i>)</b> .....	<b>6</b>
<b>4. OBJETIVO GENERAL</b> .....	<b>6</b>
4.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	6
<b>5. METODOLOGÍA</b> .....	<b>7</b>
5.1 ESTERILIZACIÓN DE SEMILLAS.....	7
5.2 PREPARACIÓN DEL MEDIO DE CULTIVO.....	7
5.3 SIEMBRA.....	7
5.4 TRATAMIENTOS CON FITOHORMONAS .....	7
5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	8
<b>6. ACTIVIDADES REALIZADAS</b> .....	<b>8</b>
<b>7. RESULTADOS</b> .....	<b>8</b>
7.1 CONCENTRACIÓN ÓPTIMA DE LAS HORMONAS.....	8
7.2 CRECIMIENTO DE LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS TIPO SILVESTRE Y <i>MID1</i> EN RESPUESTA A LOS TRATAMIENTOS CON HORMONAS.....	10
7.2.1 IAA .....	10
7.2.2 BA.....	11
7.2.3 ABA .....	12
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	<b>13</b>
<b>G. RECOMENDACIONES</b> .....	<b>13</b>
<b>10. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>14</b>

## 1. Resumen

La raíz de *Arabidopsis thaliana*, es un modelo ampliamente utilizado para estudiar el desarrollo en plantas debido a que en el mismo órgano se puede apreciar una zona de proliferación, una zona de elongación y una de diferenciación celular. También se sabe que las fitohormonas tales como las auxinas, las citoquininas y el ácido abscísico regulan directamente esos procesos. Una forma de conocer la participación de genes en el desarrollo de la raíz es el análisis del fenotipo de mutantes en dichos genes. Sin embargo, se desconoce si está implicado en la respuesta a la adición de las fitohormonas antes mencionadas. Esta investigación evaluó el efecto de la auxina, ácido indolacético (IAA), la citoquinina, benciladenina (BA) y el ácido abscísico (ABA), en el crecimiento de la raíz primaria, tanto en las plantas silvestres como en el mutante *mid1*. Se realizaron tratamientos hormonales a diferentes concentraciones buscando una concentración que afectara el crecimiento de la raíz silvestre sin inhibirlo del todo, para luego utilizar esa concentración para comparar el crecimiento de *mid1* con respecto a las raíces de las plantas silvestres. Los datos revelan que ambos genotipos muestran un efecto inhibitorio en el crecimiento de IAA y BA, mientras que en ABA, responde promoviendo el crecimiento. Las respuestas en *mid1* mostraron más resistencia en las raíces del WT a las hormonas IAA y BA, en ABA muestra una mayor sensibilidad induciendo el crecimiento. Los resultados abren nuevos horizontes de investigación para entender mejor los mecanismos moleculares que regulan el desarrollo de la raíz y en los que la proteína MID1 posiblemente participe.

### Palabras clave

*Arabidopsis thaliana*; fitohormonas; crecimiento de la raíz; mutante.

## 2. Introducción

La raíz controla múltiples procesos como adquisición de nutrientes, absorción de agua, síntesis de compuestos específicos, almacenamiento, establecimiento de interacciones con la rizósfera y el anclaje al suelo (Taiz *et al.*, 2017). En las últimas dos décadas, amplios estudios con la planta modelo *Arabidopsis thaliana* han ampliado la comprensión de las múltiples vías de señalización, transcripción y bioquímica de su desarrollo (Garay-Arroyo *et al.*, 2012; Hayashi *et al.*, 2023).

Durante el desarrollo embrionario, la hipófisis, va a dar lugar a la célula superior que formará el centro quiescente (CQ), mientras que la célula inferior formará las células superiores de la columela. Al germinar la semilla, el nicho de células troncales en meristemo apical de la raíz va a dar lugar a todos los tejidos que la componen: epidermis, cortex, endodermis, periciclo y tejido vascular (Dolan *et al.*, 1993).

La raíz primaria se divide en tres zonas principales de desarrollo. En el meristemo apical las células hijas derivadas del nicho de células troncales tienen una alta tasa de división celular, por lo que a esta zona se le conoce como zona de proliferación (ZP) (Petricka *et al.*, 2012; Motte *et al.*, 2019). Una vez que las células dejan de dividirse, entran al endociclo, causando que se alarguen, formando la zona de elongación (ZE). Por último, las células se diferencian y adquieren sus características específicas. Esta zona se llama zona de diferenciación (ZD) (Svolacchia *et al.*, 2020; Sharma *et al.*, 2021; Jan *et al.*, 2024; Henry *et al.*, 2024).

Cada una de estas zonas se relaciona con una distribución específica de las fitohormonas y una concentración adecuada para cada proceso. Una vez que la hormona se une a su receptor específico comienza una cascada de señalización que termina en la regulación transcripcional de los genes (Svolacchia *et al.*, 2020). Las auxinas, por ejemplo, se acumulan en el meristemo apical principalmente y participan tanto en la proliferación como la elongación celular; mientras que las citoquininas regulan la diferenciación celular y por lo tanto se acumulan mayoritariamente en la ZD (Müller y Sheen 2008; Liu y Lindsey 2014).

Para este trabajo se centró en tres fitohormonas: La auxina ácido indol-3-acético (IAA), la citoquinina benzil-adenina (BA) y el ácido abscísico (ABA) y su papel en el desarrollo de la raíz.

## 2.1 Auxina (IAA)

La auxina fue la primera fitohormona en ser descubierta, desempeñando un papel crucial en el desarrollo de la raíz (Zhang *et al.*, 2024). La auxina promueve la proliferación y la elongación celular, aunque en concentraciones elevadas, la auxina actúa como un inhibidor del crecimiento (Barbez *et al.*, 2017). En la zona de elongación las células aumentan de tamaño hasta tres veces en solo 3 horas, en parte por la cantidad de auxina libre presente (Bao *et al.*, 2024).

La forma que la auxina induce la elongación celular es por medio de un proceso conocido como el crecimiento ácido (Spartz *et al.*, 2014). Este mecanismo hace que las ATPasas de protones H<sup>+</sup>, de la membrana plasmática, acidifique el apoplasto, debilitando la pared celular y activando las expansinas que rompen o aflojan la celulosa, permitiendo un alargamiento de la pared celular conforme se da la entrada de agua a la célula por ósmosis y el turgor generado por la presión del agua (Cosgrove, 2005). Esta activación de las ATPasas H<sup>+</sup> requiere de la señalización de las auxinas (Barbez *et al.*, 2017). Los mutantes en señalización, o transporte de auxinas, como *iaa7/axr2-1*, *tir1-1*, *pin4-3*, *aux1-7* muestran afectaciones en la elongación celular (Li *et al.*, 2017).

## 2.2 Citoquininas (CKs) / Bencil-Adenina (BA)

Las CK son derivados de la adenina, que participan en la diferenciación celular (Ioio *et al.*, 2007). Las CKs son predominantes en la zona de elongación y de diferenciación e inhiben la síntesis y señalización de las auxinas particularmente en la zona de diferenciación (Pacifici *et al.*, 2018; Kurepa y Smalle 2022). Ejemplos de citoquininas son la isopenteniladenina (iP), la trans-zeatina (Tz), y la benciladenina (BA) de uso comercial (Zhang *et al.*, 2024)

Generalmente las CKs se sintetizan en el tejido vascular, distribuyéndose hasta la zona de diferenciación donde inhiben la división celular, esta hormona se considera como antagónica de la auxina. Sin embargo, existe un balance entre estas dos hormonas y dependiendo de sus concentraciones se logra estimular el crecimiento celular. Los genes que responden a las auxinas y las citoquininas son regulados de forma cruzada, por ejemplo, las CKs inducen a un inhibidor de la señalización de auxinas SHY2 (Liu *et al.*, 2014), mientras que la auxina promueve la expresión de los factores ARR tipo A (regulador negativo de la respuesta a citoquininas), que inhiben la acción de las CKs (Kurepa, Shull y Smalle, 2019; Herrera-Rodríguez *et al.*, 2022).

Niveles preponderantes de las CK son necesarios para la transición de la zona meristemática a la zona de diferenciación, pasando por la zona de elongación (Svolacchia y Sabatini, 2023). Se ha demostrado que la reducción de CKs en mutantes diversos, provoca la formación de un sistema radicular más grande, ya que se favorece la proliferación a nivel del meristemo apical (Werner *et al.*, 2010).

## 2.3 Ácido abscísico (ABA)

El ABA regula las respuestas de desarrollo y crecimiento de la planta, desde la latencia de las semillas hasta la transpiración en las hojas (Zhao *et al.*, 2015). El ABA se sintetiza en los cloroplastos o amiloplastos de casi todas las células (Janiak *et al.*, 2016). Se sabe que la adición del ABA tiene un efecto bifásico (al igual que todas las hormonas). En el crecimiento de la raíz bajo condiciones de buen riego, a concentraciones bajas puede estimular su crecimiento, mientras que, a concentraciones altas, inhibe el crecimiento radicular (Li *et al.*, 2017; Ghassemian *et al.*, 2000). Plantas deficientes en ABA presentan un fenotipo de crecimiento retardado en plantas de *Arabidopsis* (Zhang *et al.*, 2009).

Adicionalmente, el ABA actúa como una hormona del estrés. Su papel en sequía ha sido ampliamente estudiado en diversas plantas. Durante el déficit hídrico moderado, la raíz crece más rápidamente, pero en condiciones de estrés hídrico severo inhibe el

crecimiento de la raíz primaria (Zhao *et al.*, 2015). Así mismo, las interacciones que tiene el ABA con otras hormonas, como la auxina, en el crecimiento de la raíz, son relevantes debido a su modulación cruzada en sus vías de señalización (Rock y Sun 2005). Por ejemplo, el mutante *arf2* que participa en la señalización de auxinas, tratado con ABA altera la distribución de auxinas en la raíz primaria (Wang *et al.*, 2011).

### 3. El mutante *midway1 (mid1)*

El estudio de mutantes ha sido esencial para avanzar en el conocimiento del crecimiento de las plantas y además ha ayudado a una mejor comprensión de los mecanismos de acción que genera la adición de una hormona (Bao *et al.*, 2024).

En el laboratorio de la Dra. Berenice García Ponce de León, se trabaja con una planta mutante de *A. thaliana*, llamada *midway1 (mid1)* cuya raíz crece la mitad de lo que crece la raíz de las plantas del tipo silvestre.

Con este trabajo se colaboró en el análisis de plantas tratadas con las fitohormonas IAA, BA o ABA, para establecer si el gen mutado afecta el tamaño de la raíz de la planta mutante de forma diferente a las plantas silvestres cuando son tratadas con las mismas hormonas.

### 4. Objetivo general:

Evaluar el efecto de las fitohormonas IAA, BA y ABA en el crecimiento de la raíz primaria del mutante *midway1* en comparación con las raíces silvestres de *A. thaliana*.

#### 4.1 Objetivos específicos:

- 1) Determinar la concentración óptima de las hormonas IAA, BA y ABA que afecte el crecimiento de la raíz primaria silvestre de *A. thaliana* sin inhibir completamente su crecimiento.
- 2) Comparar el tamaño de la raíz de *mid1* con relación a las raíces del tipo silvestre tratadas con las hormonas a una concentración específica.

## 5. Metodología

### 5.1 Esterilización de semillas

Las semillas de *A. thaliana* del tipo silvestre y de *mid1* se esterilizaron con una solución de hipoclorito de sodio al 60% y Tween 20 al 0.005%. Se agregaron 600µl de la solución de cloro a cada tubo de semillas (50 por tubo), los cuales se mantuvieron en agitación durante 5 minutos. Después de retirar el cloro y de realizar 3 lavados con agua estéril, las semillas se resuspendieron en agarosa líquida estéril a una concentración de 0.2%, posteriormente las semillas se estratificaron a 4 °C durante tres días antes de la siembra (Murashige y Skoog, 1962).

### 5.2 Preparación del medio de cultivo

Se preparó 1L del medio de cultivo Murashige y Skoog (MS) (Murashige y Skoog, 1962) comercial al 0.2x, con 1% de sacarosa. Para lo cual se pesaron 10 g de sacarosa, 0.5 g de MES y 0.88 g de MS. Se disolvieron en agua, mezclándose con un agitador magnético, y se ajustó el pH a 5.6 con una solución de KOH 1M. Posteriormente se aforó a 1L. Adicionalmente, se pesó el agar al 1% en el frasco, y se esteriliza en autoclave a 120 °C, durante 20 minutos.

### 5.3 Siembra

50 semillas de cada genotipo se sembraron primero en cajas Petri (12 por caja) durante tres días a 22 °C con 16 horas de luz y 8 de oscuridad, asegurándose en todo momento que la luz sea homogénea para todas las semillas. Posteriormente, se hicieron los tratamientos hormonales como se indica a continuación (Dolan *et al.*, 1993).

### 5.4 Tratamientos con fitohormonas

Las semillas se colocan sobre tiras de papel filtro 3 mm Whatman para facilitar su transferencia a las cajas con las hormonas. Al tercer día de la siembra, la mitad de las plantas se cambiaron a cajas Petri con los tratamientos hormonales correspondientes y se incubaron por 4 días más a 22 °C (Dolan *et al.*, 1993).

Un día antes de la transferencia de las plantas a las cajas con las hormonas, se prepararon estas con las concentraciones de cada hormona correspondientes:

- IAA a 0 nM, 1 nM, 5 nM y 10 nM.
- BA a concentraciones de 0 nM, 50 nM y 100 nM.
- ABA a concentraciones de 0 nM, 50 nM y 100 nM.

## 5.5 Análisis estadístico

Los datos representan el promedio  $\pm$  error estándar (n=24), las diferencias significativas se representan con letras con una  $p < 0.05$  con una prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey (Cruz-Núñez, 2021).

## 6. Actividades realizadas

- Preparación de semillas que incluye la esterilización, preparación de medio de cultivo, sembrado en cultivos in vitro.
- Tratamientos con las diferentes hormonas IAA, BA y ABA, buscando una concentración con un efecto diferencial entre *mid1* y las plantas del tipo silvestre.
- A los 7 días, se escanearon las placas para medir el largo de la raíz de cada planta con el programa Fiji <https://imagej.net/software/fiji/downloads>.
- Realización de las gráficas y análisis estadístico.

## 7. Resultados

### 7.1 Concentración óptima de las hormonas

Los tratamientos con hormonas en las plantas silvestres revelaron cambios en el tamaño de la raíz dependientes de la concentración utilizada.

IAA mostró una disminución progresiva en el largo de la raíz desde 0 a 5 nM (Fig. 1). En la concentración de 10 nM se observa una disminución severa, a tal punto de detenerse por completo el crecimiento radicular. Por lo que consideramos como óptima la concentración de 5 nM para experimentos subsiguientes.

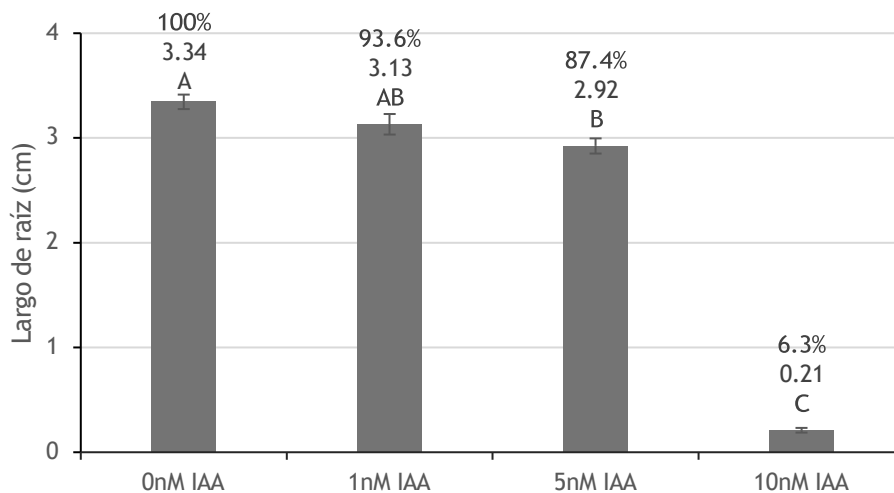


Figura 1. Crecimiento de la raíz en plantas silvestres de *A. thaliana* con diferentes concentraciones de IAA. Plantas medidas a los 7 dps. Arriba de cada columna se muestra, el % de crecimiento con respecto el control sin la hormona, el tamaño de la raíz, y las diferencias estadísticas utilizando la prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey con una  $p < 0.05$  ( $n=24$ ).

La adición de la hormona BA también muestra una disminución del largo de la raíz en comparación con el control (Fig. 2). Sin embargo, en la concentración de 100 nM no se observan cambios significativos en su crecimiento con respecto a 50 nM por lo que consideramos la concentración de 50 nM como la óptima para futuros experimentos.

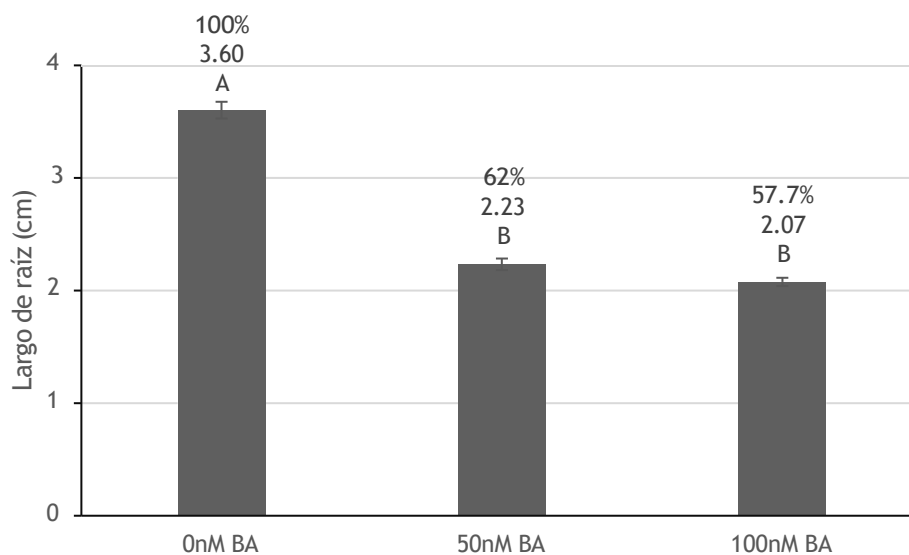


Figura 2. Crecimiento de la raíz en plantas silvestres de *A. thaliana* con diferentes concentraciones de BA. Plantas medidas a los 7 dps. Arriba de cada columna se muestra, el %

de crecimiento con respecto el control sin la hormona, el tamaño de la raíz, y las diferencias estadísticas utilizando la prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey con una  $p < 0.05$  ( $n=24$ ).

A diferencia de las otras dos hormonas (IAA y BA), el tamaño de las raíces se incrementa al adicionar el ABA a las mismas concentraciones que el BA 50 y 100 nM), siendo a 100 nM el mayor crecimiento (Fig. 3). Además, se observa una diferencia entre 50nM y 100 nM de  $p=0.013$ , indicando un efecto dosis dependiente.

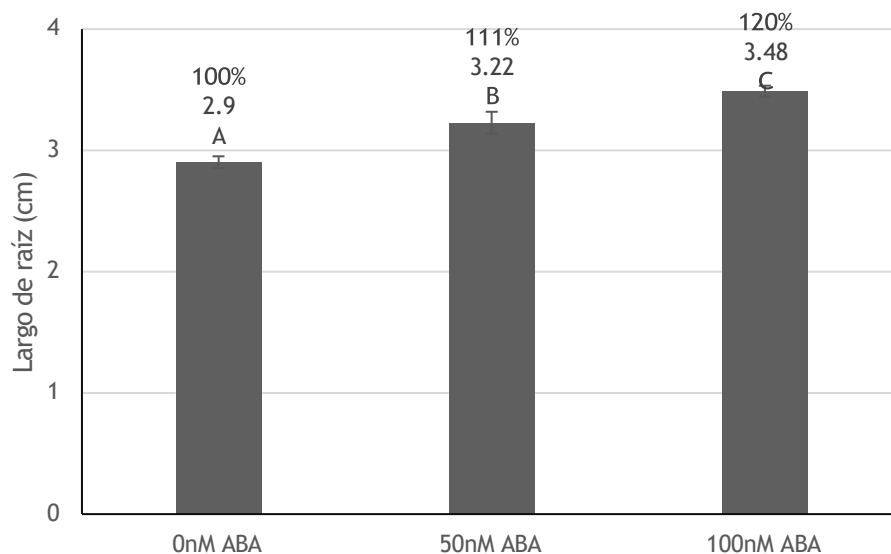


Figura 3. Crecimiento de la raíz en plantas silvestres de *A. thaliana* con diferentes concentraciones de ABA. Plantas medidas a los 7 dps. Arriba de cada columna se muestra, el % de crecimiento con respecto el control sin la hormona, el tamaño de la raíz, y las diferencias estadísticas utilizando la prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey con una  $p < 0.05$  ( $n=24$ ).

## 7.2 Crecimiento de las raíces de las plantas tipo silvestre y *mid1* en respuesta a los tratamientos con hormonas

Para comparar al mutante *mid1* con las plantas silvestres, se optó por utilizar aquellas concentraciones bajas en las que se observó un cambio en el tamaño de la raíz. Siendo así 5nM para IAA y 50 nM para BA y ABA.

### 7.2.1 IAA

Con el tratamiento de IAA a 5 nM (Fig. 4), las raíces de WT mostraron una disminución del 12.6 % con respecto a su control (0 nM), mientras que *mid1*, tuvo una reducción del 10.6% con respecto a su propio control (0 nM). Este resultado sugiere que el mutante

responde a la hormona, pero es parcialmente resistente al efecto inhibitorio del IAA en el crecimiento de la raíz primaria.

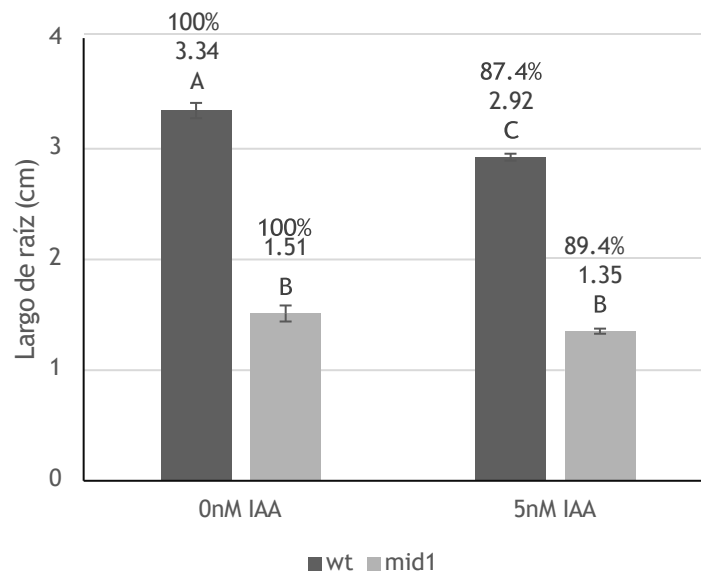


Figura 4. Crecimiento de la raíz en plantas silvestres y en el mutante *mid1* de *A. thaliana* a una concentración de 0nM y 5nM de IAA. Plantas medidas a los 7 dps. Arriba de cada columna se muestra, el % de crecimiento con respecto a su mismo genotipo sin la hormona, el tamaño de la raíz, y las diferencias estadísticas utilizando la prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey con una  $p < 0.05$  ( $n=24$ ).

### 7.2.2 BA

Con el tratamiento de BA a 50 nM (Fig. 5), las raíces del WT mostraron una disminución de 38 % con respecto a su control (0 nM), en tanto que *mid1* mostró una reducción de 24.3 % con respecto a su control (0 nM). La respuesta atenuada indica que *mid1* también es parcialmente resistente a la adición de BA.

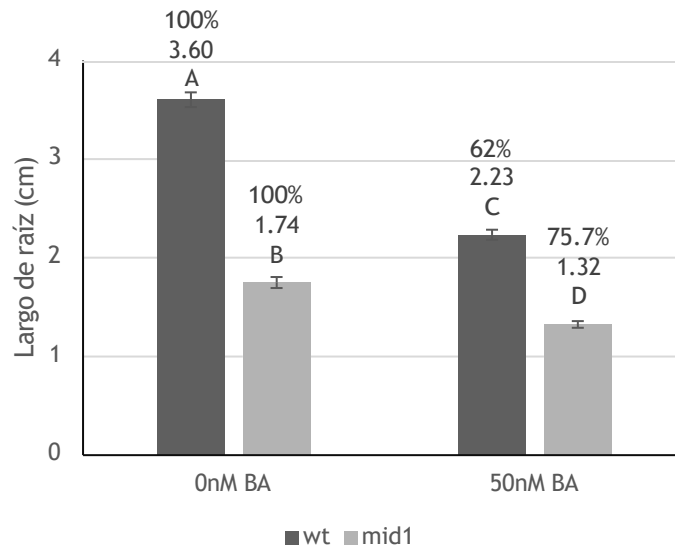


Figura 5. Crecimiento de la raíz en plantas silvestres y en el mutante *mid1* de *A. thaliana* a una concentración de 0nM y 50nM de BA. Plantas medidas a los 7 dps. Arriba de cada columna se muestra, el % de crecimiento con respecto a su mismo genotipo sin la hormona, el tamaño de la raíz, y las diferencias estadísticas utilizando la prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey con una  $p < 0.05$  ( $n=24$ ).

### 7.2.3 ABA

Contrario a lo antes mencionado, el tratamiento con 50 nM de ABA incrementó la longitud de las raíces WT y del mutante *mid1* (Fig 6). El WT muestra un crecimiento del 11% con respecto a su control (0 nM), mientras que *mid1* muestra un mayor crecimiento del 25% con respecto a su control (0 nM). Aunque ambos muestran la misma tendencia, *mid1* responde mejor a una baja concentración de ABA que el WT.

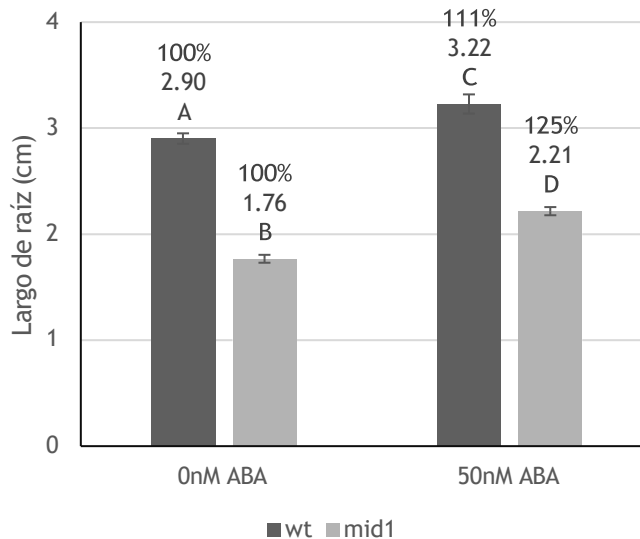


Figura 6. Crecimiento de la raíz en plantas silvestres y en el mutante *mid1* de *A. thaliana* a una concentración de 0nM y 50nM de ABA. Plantas medidas a los dps. Arriba de cada columna se muestra, el % de crecimiento con respecto a su mismo genotipo sin la hormona, el tamaño de la raíz, y las diferencias estadísticas utilizando la prueba de ANOVA de una vía seguida de una prueba de Tukey con una  $p < 0.05$  ( $n=24$ ).

## 8. Conclusiones

Este trabajo permitió explorar como las plantas silvestres de *A. thaliana* y el mutante *mid1* responden a las hormonas IAA, BA y ABA. Los resultados muestran que las raíces de ambos genotipos responden inhibiendo su crecimiento con IAA y BA, o promoviéndolo con ABA a las concentraciones utilizadas. Sin embargo, las repuestas de *mid1* a los tratamientos con hormonas mostraron que es más resistente que las raíces WT a las hormonas que inhiben el crecimiento, mientras que es más sensible al tratamiento con ABA que induce el crecimiento. Es decir, que la proteína MID1 puede actuar como un mediador de la respuesta a las hormonas.

## G. Recomendaciones

Para poder profundizar en lo que está sucediendo a nivel celular y la participación de MID1 en esta, se podrían repetir los experimentos y en este caso medir cada una de las zonas de proliferación, elongación y diferenciación para conocer a qué nivel podría estar actuando MID1.

## 10. Bibliografía

- Bao, A., Jiao, T., Hu, T., Cui, K., Yue, W., Liu, Y., Zeng, H., Zhang, J., Han S y Wu, M. (2024). Cloning of the Arabidopsis SMAP2 promoter and analysis of its expression activity. *Scientific Reports*, 14(1), 11451.
- Barbez, E., Dünser, K., Gaidora, A., Lendl, T., y Busch, W. (2017). Auxin steers root cell expansion via apoplastic pH regulation in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(24), E4884-E4893.
- Cosgrove, D. J. (2005). Growth of the plant cell wall. *Nature reviews molecular cell biology*, 6(11), 850-861. DOI: 10.1038/nrm1746
- Cruz-Núñez C.G. (2021). Determinación del gen responsable del fenotipo del mutante médium.size root (mer) y caracterización de un alelo mutante en *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dolan, L., Janmaat, K., Willemsen, V., Linstead, P., Poethig, S., Roberts, K., y Scheres, B. (1993). Cellular organisation root. *Development*, 119(1), 71-84.
- Garay-Arroyo, A., De La Paz Sánchez, M., García-Ponce, B., Azpeitia, E., y Álvarez-Buylla, E. R. (2012). Hormone symphony during root growth and development. *Developmental dynamics*, 241(12), 1867-1885.
- Ghassemian M, Nambara E, Cutler S, Kawaide H, Kamiya Y, y McCourt P. (2000). Regulation of abscisic acid signaling by the ethylene response pathway in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 12: 1117-1126.
- Hayashi, M., Mähönen, A. P., Sakakibara, H., Torii, K. U., y Umeda, M. (2023). Plant stem cells: the source of plant vitality and persistent growth. *Plant and Cell Physiology*, 64(3), 271-273.
- Henry, A. R., Miller, N. D., y Spalding, E. P. (2024). QTL for the Kinematic Traits That Define the Arabidopsis Root Elongation Zone and Their Relationship to Gravitropism. *Plants*, 13(9), 1189.
- Herrera-Rodríguez, M. B., Camacho-Cristóbal, J. J., Barrero-Rodríguez, R., Rexach, J., Navarro-Gochicoa, M. T., y González-Fontes, A. (2022). Crosstalk of cytokinin with ethylene and auxin for cell elongation inhibition and boron transport in *Arabidopsis* primary root under boron deficiency. *Plants*, 11(18), 2344.
- Ioio, RD., Linhares, F. S., Scacchi, E., Casamitjana-Martinez, E., Heidstra, R., Costantino, P., y Sabatini, S. (2007). Cytokinins determine Arabidopsis root-

- meristem size by controlling cell differentiation. *Current biology* 17(8), 678-682.  
DOI: 10.1016/j.cub.2007.02.047
- Jan, M., Muhammad, S., Jin, W., Zhong, W., Zhang, S., Lin, Y., Zhou, Y., Liu, J., Liu, H., Munir, R., Yue, Q., Afzal, M, y Wang, G. (2024). Modulating root system architecture: cross-talk between auxin and phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1343928.
- Kurepa, J., Shull, T. E., y Smalle, J. A. (2019). Antagonistic activity of auxin and cytokinin in shoot and root organs. *Plant Direct*, 3(2), e00121.
- Kurepa, J., y Smalle, J. A. (2022). Auxin/cytokinin antagonistic control of the shoot/root growth ratio and its relevance for adaptation to drought and nutrient deficiency stresses. *International journal of molecular sciences*, 23(4), 1933.
- Li, X., Chen, L., Forde, B. G., y Davies, W. J. (2017). The biphasic root growth response to abscisic acid in *Arabidopsis* involves interaction with ethylene and auxin signalling pathways. *Frontiers in plant science*, 8, 1493.
- Liu, J., Rowe, J., y Lindsey, K. (2014). Hormonal crosstalk for root development: a combined experimental and modeling perspective. *Frontiers in plant science*, 5, 116.
- Motte, H., Vanneste, S., y Beeckman, T. (2019). Molecular and environmental regulation of root development. *Annual Review of plant biology*, 70(1), 465-488.
- Müller, B., y Sheen, J. (2008). Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis. *Nature*, 453(7198), 1094-1097.
- Murashige, T. y Skoog, F. (1962), A Revised Medium for Rapid Growth and Bio Assays with Tobacco Tissue Cultures. *Physiologia Plantarum*, 15: 473- 497.  
<https://doi.uam.elogim.com/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>.
- Pacifici E. Di Mambro R. Dello Iorio R. Costantino P. y Sabatini S. (2018). Acidic cell elongation drives cell differentiation in the *Arabidopsis* root. *The EMBO Journal* 37: e99134. DOI: 10.15252/emboj.201899134
- Petricka, J. J., Winter, C. M., y Benfey, P. N. (2012). Control of *Arabidopsis* root development. *Annual review of plant biology*, 63(1), 563-590.
- Rock, C. D., y Sun, X. (2005). Crosstalk between ABA and auxin signaling pathways in roots of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta*, 222, 98-106.
- Sharma, M., Singh, D., Saksena, H. B., Sharma, M., Tiwari, A., Awasthi, P., Botta, H.K., Shukla, N. B. y Laxmi, A. (2021). Understanding the intricate web of phytohormone

- signalling in modulating root system architecture. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(11), 5508.
- Spartz AK, Ren H, Park MY, Grandt KN, Lee SH, Murphy AS, Sussman MR, Overvoorde PJ y Gray WM (2014). SAUR inhibition of PP2C-D phosphatases activates plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPases to promote cell expansion in Arabidopsis. *The Plant Cell* 26, 2129-2142. DOI: 10.1105/tpc.114.126037
- Svolacchia, N., Salvi, E., y Sabatini, S. (2020). Arabidopsis primary root growth: let it grow, can't hold it back anymore!. *Current opinion in plant biology*, 57, 133-141.
- Svolacchia, N., y Sabatini, S. (2023). Cytokinins. *Current Biology*, 33(1), R10-R13.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. (2017). Plant and Cell Architecture In: *Plant Physiology and Development*. Sinauer Associates. (6) 1-49 pp.
- Werner, T., Nehnevajova, E., Köllmer, I., Novák, O., Strnad, M., Krämer, U., y Schmülling, T. (2010). Root-specific reduction of cytokinin causes enhanced root growth, drought tolerance, and leaf mineral enrichment in Arabidopsis and tobacco. *The Plant Cell*, 22(12), 3905-3920.
- Zhang, Q., Gong, M., Xu, X., Li, H., y Deng, W. (2022). Roles of auxin in the growth, development, and stress tolerance of horticultural plants. *Cells*, 11(17), 2761.
- Zhang, S., Cai, Z., y Wang, X. (2009). The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(11), 4543-4548.
- Zhang, Y., Duan, X., Wang, Z., Lv, Y., Qi, W., Li, L., Lou, L, y Xuan, W. (2024). CEPs suppress auxin signaling but promote cytokinin signaling to inhibit root growth in Arabidopsis. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 711, 149934.
- Zhao, F. Y., Cai, F. X., Gao, H. J., Zhang, S. Y., Wang, K., Liu, T., y Wang, X. (2015). ABA plays essential roles in regulating root growth by interacting with auxin and MAPK signaling pathways and cell-cycle machinery in rice seedlings. *Plant growth regulation*, 75, 535-547.
- Zluhan-Martínez, E., López-Ruíz, B. A., García-Gómez, M. L., García-Ponce, B., de la Paz Sánchez, M., Álvarez-Buylla, E. R., y Garay-Arroyo, A. (2021). Integrative roles of phytohormones on cell proliferation, elongation and differentiation in the Arabidopsis thaliana primary root. *Frontiers in Plant Science*, 12, 659155.

**Visto bueno de los asesores**



---

Dra. Berenice García Ponce de León  
Asesora externa  
Inv. Titular A de T. C.  
Instituto de Ecología, UNAM  
(cédula profesional 3286943)



---

M. en E. A. Ezel Jacome Galindo Pérez  
Asesor interno  
Dpto. El Hombre y su Ambiente,  
Universidad Autónoma Metropolitana-  
Xochimilco (No. Eco. 44093)