

Hormônios e reguladores vegetais: conceitos, grupos e usos

João Paulo Tadeu Dias

O crescimento e o desenvolvimento de organismos multicelulares, em especial dos vegetais, requerem a integração de uma variedade de sinais ambientais e endógenos que, juntamente com o material genético intrínseco, determinam a forma de crescimento de uma planta. O eixo central para este processo de crescimento são os hormônios vegetais ou fito-hormônios. Apesar de décadas de estudo, apenas recentemente vários receptores desses hormônios foram identificados e revelaram novos mecanismos para perceber sinais químicos, fornecendo informações mais claras do controle hormonal no crescimento e desenvolvimento (SPARTZ; GRAY, 2008).

Hormônios são mensageiros químicos que são produzidos por uma célula e modulam o processo celular em outra célula por interações com proteínas específicas, que funcionam como receptoras ligadas à rota de transdução e sinalização celular. Como no caso dos animais, muitos hormônios vegetais são sintetizados em um tecido e podem atuar em um local específico de outro tecido, em baixas concentrações (10^{-4} M). Hormônio vegetal, fito-hormônio ou substância de crescimento vegetal são denominações similares e correspondem a substâncias

que influenciam o crescimento e desenvolvimento vegetal em baixas concentrações. As maiores classes (grupos) de hormônios vegetais são auxina, giberelina, citocinina, etileno e ácido abscísico (TAIZ; ZEIGER, 2010). No entanto, novas classes de substâncias reguladoras do crescimento têm despertado interesse, como o brassinosteróides, salicilatos, jasmonatos e poliaminas. Quando essas substâncias são produzidas artificialmente, são denominadas reguladores vegetais, tais como as auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, retardadores do crescimento e estimulante vegetal.

Castro e Vieira (2001) definem os retardadores do crescimento como compostos sintéticos, que retardam a alongação e divisão celular no meristema subapical, citando o exemplo do cloreto (2-cloroetil), trimetilamônio (CCC) e o ácido succínico-2,2-dimetilhidrazida (SADH). Já o estimulante vegetal seria a mistura de reguladores vegetais, ou de um ou mais reguladores com outros compostos de natureza bioquímica diferente (aminoácidos, nutrientes, vitaminas, entre outros), como ocorre com o produto comercial Stimulate®, composto por: 0,009% de cinetina (citocinina), 0,005% de ácido giberélico (giberelina) e 0,005% de ácido indolbutírico (auxina).

Santner *et al.* (2009) relataram que os hormônios das plantas são uma coleção estruturalmente não relacionada de

pequenas moléculas derivadas de várias vias metabólicas essenciais. Tais compostos são reguladores importantes do crescimento da planta e medeiam as respostas aos estresses bióticos e abióticos. Avanços na compreensão da biologia dos hormônios vegetais, incluindo nas áreas de biossíntese, transporte, sinalização, percepção e resposta, além de sua interação em múltiplos níveis, são essenciais.

As classes ou grupos de substâncias reguladoras do crescimento podem ser naturais (endógenos) ou produzidos sinteticamente, como descrito por Castro e Vieira (2001) nos exemplos a seguir:

- a) Grupo das auxinas: o ácido indol-3-acético – IAA (endógeno), além do ácido 2,4-diclorofenoxiacético ou 2,4-D (sintético) e ácido naftalenacético-NAA (sintético);

- b) Grupo das giberelinas: ácido giberélico ou gibberelina – GA (endógeno);

- c) Grupo das citocinina: a zeatina (endógeno), 6-benzilamina ou 6-BA (sintético), 6-benzilaminopurina ou BAP (sintético);

d) Grupo dos retardadores sintéticos: cloreto de cloro colina – CCC e ácido succínico-2,2-dimetilhidrazida ou SADH;

e) Grupo dos inibidores: ácido abscísico – ABA (endógeno) e hidrazida maléica ou MH (sintético);

f) Grupo do etileno: C_2H_4 (endógeno) e ethephon (sintético).

O primeiro agente sinalizador do hormônio do crescimento estudado em plantas é a *auxina*. Etimologicamente, o nome auxina deriva do grego “auxein” e significa aumentar ou crescer. O mecanismo fisiológico da auxina está relacionado ao crescimento diferencial (fototropismo), expansão celular e alongamento celular. Trabalhos iniciais de descoberta, caracterização e efeitos da auxina foram feitos:

- De trabalhos com fototropismo de coleóptilo de grama *Phalaris canariensis*, Darwin, em 1880, concluiu que o estímulo do crescimento foi produzido no topo do coleóptilo e foi transmitido a zona de crescimento;
- Em 1913, Boysen-Jensen descobriu que o estímulo ao crescimento passa através da gelatina, mas não através de barreiras impermeáveis à água, com a mica;

- Em 1919, Páal provou que o estímulo ao crescimento foi produzido por uma substância química natural;
- Went, em 1926, mostrou que o crescimento ativo promovido pela substância pode difundir por dentro do bloco de gelatina. Ele também desenvolveu ensaios para análise quantitativa de auxina.

Em 1930, foi determinado que a principal auxina natural é o ácido indol-3-acético (*indole-3-acetic acid*, IAA, sendo a sigla do hormônio e/ou regulador do crescimento vegetal sempre padronizada internacionalmente com sua grafia em inglês). O IAA é uma auxina (*auxin*, AX), que também pode ser sintetizado em meristemas e tecidos jovens se dividindo, ou seja, em crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2010).

As auxinas podem ter diversos usos, como no aumento do tamanho do fruto do abacaxizeiro (100 mg L⁻¹, seis semanas após surgimento da inflorescência), atraso na maturação dos frutos do abacaxizeiro (200 mg L⁻¹ NAA), enraizamento de estacas com dois pares de folhas reduzidas em 50% e de madeira verde de goiabeira (IBA ou NAA em 2.000 mg L⁻¹), enraizamento de estacas de mangueira (aplicação via talco de IBA a 10.000 mg L⁻¹ ou NAA em 5.000 mg L⁻¹) e maturação precoce de bananas (imersão de frutos em 2,4-D na concentração de 1.000 mg L⁻¹), entre outros usos.

De maneira geral, veremos o processo de descoberta de outros hormônios, assim como suas principais funções. A giberelina (*gibberellin* ou *gibberellic acid*, GA) inicialmente foi encontrada por japoneses que estudavam uma doença no arroz, chamada de *bakanae*, por produtores rurais locais (HORI, 1903), os quais descreveram que a doença provocava hastes alongadas, finas, pálidas e frágeis na planta. Em 1898, Hori já havia associado a doença a um fungo patogênico vegetal. Kurosawa (1926) verificou a habilidade de filtrados do fungo *Fusarium heterosporum* em provocar sintomas semelhantes. No entanto, Yabuta e Sumiki (1938) relataram que, até 1930, a classificação do fungo responsável não estava ainda definida, quando, a partir daí, o seu estado imperfeito, produtor de esporos, foi denominado *Fusarium moniliforme* e seu estado perfeito, não produtor de esporos, denominado *Gibberella fujikuroi*. Após a tentativa de cristalizar o material filtrado, alcançou-se a produção de uma substância monocristalina denominada giberelina.

O hormônio giberelina relaciona-se ao crescimento de diversos órgãos vegetais, especialmente entrenós. Dayan *et al.* (2012) revelaram que a presença de folhas é essencial para o acúmulo de GAs bioativas e seus precursores imediatos, agindo no alongamento do caule, na proliferação cambial e diferenciação das fibras de xilema, sendo de fundamental importância na regulação do crescimento secundário. Também, uma extensa rede de

hormônios vegetais sinaliza compostos intermediários em muitos níveis, e regulam o crescimento em alongamento na parte aérea das plantas, sendo necessário, além da giberelina, a auxina (STAMM; KUMAR, 2010).

As giberelinas podem ter diversos usos, como no atraso da maturação dos frutos da bananeira (imersão de frutos em 100 mg L⁻¹ por 10 min.), florescimento e frutificação de videira (aumento do tamanho de frutos em *Thompson Seedless* de 20 a 40 mg L⁻¹ de ácido giberélico no estágio de fixação de fruto), promoção de emergência da batata (1 a 50 mg L⁻¹ de ácido giberélico por imersão dos tubérculos durante 10 min. acelera a brotação), frutos sem semente de pepino (indução de flores masculinas em linhagens ginóicas com 1 g L⁻¹ de ácido giberélico), conservação de flores de corte (10 a 100 mg L⁻¹ de ácido giberélico em roseiras *Better Times* cortadas aumentaram o comprimento da haste e massa fresca) e raleamento dos cachos de videira (uvas de mesa *Thompson Seedless*, pulverizada com GA na fase de 30% a 80% de florescimento para se obter cachos menos compactos e bagas maiores).

Dentre as citocininas (*cytokinin*, CK), descobriu-se, em 1955, que a cinetina era um potente promotor da divisão celular. Alguns anos mais tarde, Skoog e Miller (1957) se interessaram em explorar seus efeitos fisiológicos em cultura de tecidos vegetais, revelando interação entre os fatores de crescimento e alongamento celular.

A citocinina pode ter usos variados, como na quebra de dormência de alface, aumento na germinação (sementes imersas em cinetina a 100 mg L^{-1} por 3 min.), processo de conservação de alface (pulverização com benziladenina de 5 a 10 mg L^{-1} em pré-colheita no campo manteve a alface fresca e verde por três a cinco dias extras, após embalada), entre outros.

O etileno (*ethylene*, ET) foi um hormônio vegetal encontrado por Zimmerman e Wilcoxon (1935), relacionado à iniciação do crescimento em raízes, bem como outras respostas, em geral, inibidoras do crescimento vegetal.

O etileno pode ter diversos usos, a exemplo da maturação precoce de bananas por uma semana (destanização de frutos verdes de ethephon 500 mg L^{-1} por 10 min.), destanização de três a cinco dias em frutos de caqui (imersão de frutos de caqui *Fuyu* em ethephon 100 ou 500 mg L^{-1} por 2 min.), da maturação de uva (ethephon 250 mg L^{-1} em bagas que começaram a amolecer e/ou colorir), da formação de flores em cucurbitáceas (aplicação de 200 ou 400 mg L^{-1} de ethephon aumentou o número de frutos em pepino), da emergência e perfilhamento de cana-de-açúcar (ethephon 3 L ha^{-1} em cana-soca de 4º corte cultivar NA 56-79, após o aparecimento das primeiras brotações), do fluxo de látex e produção de borracha em seringueira (ethephon a 10% em óleo de palmeira pincelado numa faixa da casca de 3,75 cm a 6,25 cm,

localizada abaixo do corte de fluxo) e da maturação de frutos de mamoeiro (frutos maduros fisiologicamente imensos em 400 ou 600 mg L⁻¹ de ethephon por alguns minutos), entre outros.

Hubbard *et al.* (2010) relatam que o hormônio ácido abscísico (*abscisic acid*, ABA) regula e/ou controla muitos processos-chave no vegetal, incluindo a germinação de sementes, desenvolvimento e, especialmente, tolerância a estresses abióticos, por exemplo, controlando a abertura e fechamento estomático durante deficiência hídrica.

Só em 1979 que os hormônios esteroides, os brassinosteroides (*brassinosteroids*, BS), foram confirmados em plantas (GROVE *et al.*, 1979). Trabalhos posteriores (KHRIPACH; ZHABINSKII; GROOT, 2000) ajudaram a entender e esclarecer as principais funções do brassinolídeo, tais como estímulo à alongação e fusão celular (promoção do crescimento), efeito na atividade de enzima (diminuição do período vegetativo), ativação de proteínas e síntese de ácido nucleico (aumento do tamanho e qualidade de frutos), efeito na composição de aminoácidos das proteínas (efeito no teor de nutrientes e qualidade de frutos), efeito na composição e propriedades de membranas celulares (aumento de resistência a fatores ambientais desfavoráveis), manutenção da capacidade fotossintética e translocação de produtos (aumento no rendimento das culturas).

Johann Buchner, em 1828, isolou uma substância chamada salicina, nome derivado da palavra latina *Salix*, que designa o Salgueiro, sendo dado o nome ao ingrediente ativo por Raffaele Piria, em 1838. A primeira produção comercial do salicilato, na sua versão sintética, teve início na Alemanha em 1874. Posteriormente, a aspirina, nome comercial para ácido acetilsalicílico, foi introduzida pela Bayer Company em 1898, e, rapidamente, tornou-se uma das drogas (medicamentos) mais conhecidas no mundo (RASKIN, 1992). O ácido salicílico (*salicylic acid*, SA) tem sido um hormônio envolvido com o sistema de resistência sistêmica do vegetal a patógenos.

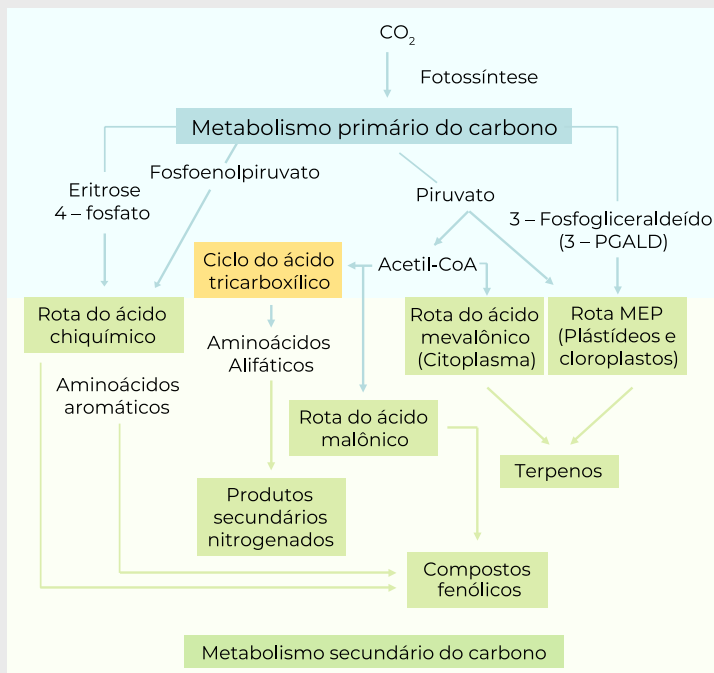
Os jasmonatos (*jasmonate* ou *jasmonic acid*, JA) envolvem vários processos regulatórios, sobretudo percepção, sinalização e resposta a estresses bióticos, principalmente herbivoria e estresses abióticos (fatores ambientais). O metil jasmonato (*methyl jasmonate*, MeJA) é um dos principais e mais discutidos na literatura científica. Glauser *et al.* (2008) identificaram, após indução por ferida, que os níveis de JA aumentaram dentro de dois a cinco minutos de ferimento. Notavelmente, essas mudanças ocorreram em toda a planta e não foram restritas a folhas feridas. A velocidade do estímulo, que leva ao acúmulo de JA nas folhas distal a uma ferida, é de pelo menos 3 cm min⁻¹. Tais informações dão novos conhecimentos sobre a acumulação espacial e temporal de jasmonatos e têm

implicações na compreensão da sinalização de feridas de longa distância nas plantas.

Dentre uma nova classe de substâncias reguladoras de plantas estão os brassinosteroides, ácido salicílico, jasmonatos e as poliaminas. Estes últimos, as poliaminas (*polyamine*, PA), constituem pequenas moléculas encontradas em todos os organismos e que desempenham diversas funções biológicas. A espermina, espermidina e a putrescina são generalizadas em organismos vivos, se acumulam em alta concentração de células ativamente proliferantes, sendo envolvidas em vários processos celulares fundamentais, incluindo transcrição e modificação de RNA, síntese protéica e modulação de atividades enzimáticas, entre outros. Assim, atuam em diferentes rotas de crescimento e respostas a estresses abióticos (TAKAHASHI; KAKEHI, 2010). As poliaminas participam de vários processos de crescimento e desenvolvimento de plantas, incluindo amadurecimento de frutos (GUO *et al.*, 2018).

De maneira geral, Dias (2014) reporta que vários compostos, como os principais hormônios vegetais, são derivados do metabolismo secundário das plantas e, especialmente, das rotas do ácido chiquímico, rota do ácido malônico, rota do ácido mevalônico, rota do metileritritol fosfato (MEP) ou produtos secundários nitrogenados, conforme Figura 1.

Figura 1: Esquema simplificado da rota de metabolismo secundário e sua relação com o metabolismo primário.



Fonte: Adaptado de Taiz e Zeiger (2010).

Geralmente, as substâncias, íons ou moléculas aplicadas à superfície das folhas em soluções aquosas (normalmente caldas de pulverização) podem atravessar a cutícula externa ou penetrar nos estômatos até atingirem o simplasto foliar. Uma linha de pensamento (mas não a única), mais aceita pelos cientistas, é que as substâncias,

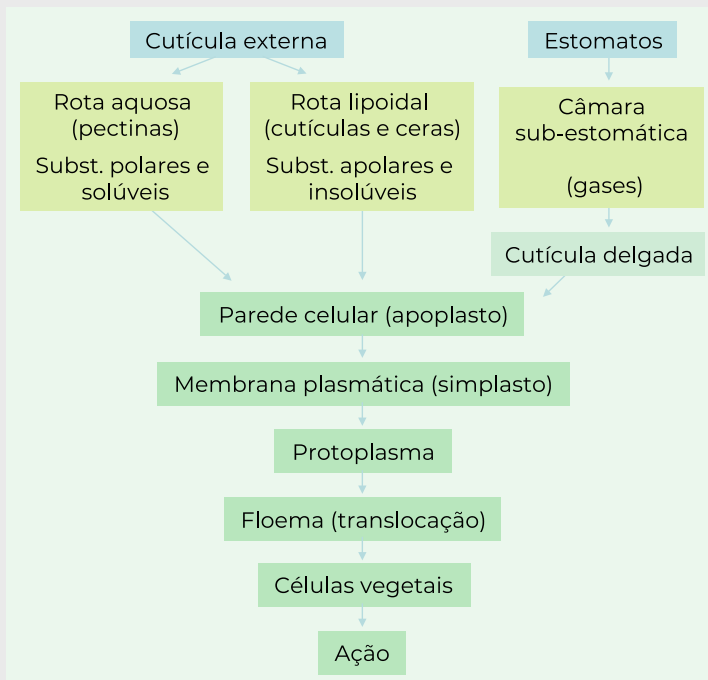
produtos ou compostos, como os reguladores vegetais em solução aquosa e aplicados via foliar, penetram pelos espaços intercelulares da cutícula externa, sendo conhecida como a rota da pectina devido à absorção de água contendo as substâncias polares pela pectina. Esse processo gera, conseqüentemente, aumento de volume e afloramento da mesma pectina, provocando um afastamento das placas de cutina e entrada das substâncias. As substâncias não polares podem difundir-se nas ceras e na cutina, seguindo a rota lipoidal e se translocar por difusão facilitada. Posteriormente, a substância chega à parede celular do vegetal e atinge os vasos condutores do xilema ou, em última instância, vai para a membrana plasmática vegetal (simplasto) e, conseqüentemente, protoplasma e floema, sendo por este último translocado (RODRIGUES, 2009). A translocação, via vasos condutores do floema, segue o fluxo de fotoassimilados, regulados pelo equilíbrio fonte e dreno, chegando às diferentes células vegetais onde a substância tem ação (Figura 2).

Normalmente, as soluções ou caldas só penetrarão nos estômatos com o auxílio de aditivos (adjuvantes e surfactantes) que possibilitem a redução da tensão superficial da água e aumentem a adesão à cutícula. Penetrando através dos estômatos e chegando à câmara subestomática, a solução atravessa a cutícula interna delgada e atinge a parede celular a partir desse ponto, seguindo a

mesma rota referida para os que atravessaram a cutícula externa (RODRIGUES, 2009).

A camada de cera da cutícula é a barreira primária à absorção foliar de quaisquer substâncias. No entanto, Abraham (2009), trabalhando com o herbicida glifosato (de ação fisiológica), revelou que o volume das gotas e a concentração na solução (calda) de aplicação determinam a disponibilidade da substância.

Figura 2: Esquema simplificado da rota de absorção foliar dos reguladores e retardantes vegetais.



Fonte: Adaptado de Rodrigues (2009).

Rademacher (2010) afirmou que os reguladores vegetais se tornaram parte integrante da agricultura, horticultura e viticultura moderna, sobretudo por fazerem parte de novos produtos para a quebra de dormência e agentes de desbaste, que parecem ser mais urgentes para uso em árvores frutíferas.

No período contemporâneo, diversos reguladores vegetais, especialmente as auxinas sintéticas, são utilizados comercialmente como o ácido indol-3-butírico (*indole-3-butyric acid*, IBA, figura 3) e o ácido naftalenoacético (*naftalen acetic acid*, NAA) para promoção do enraizamento em certas estacas caulinares de plantas que tem dificuldade de enraizar, especialmente se essa dificuldade for relacionada a desequilíbrios hormonais. As citocininas são reguladoras da divisão celular e da diferenciação de certos tecidos vegetais. O etileno promove o amadurecimento de alguns frutos, quebra de dormência de gemas e sementes. As giberelinas participam da divisão celular, frutificação, germinação de sementes e crescimento da parte aérea, sobretudo do caule e alongamento de entrenós das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2010). Além disso, diversos efeitos estão relacionados à aplicação e uso exógeno de giberelina, que mostrou afetar positivamente a produção de frutos, como no caso de laranja (*Citrus sinensis* Osbeck L.), melhorando o número e quantidade (quilos) de laranjas, assim como aumento da fixação de frutos pela planta (SALEEM *et al.*, 2008). Vale lembrar que misturas de produtos comerciais contendo reguladores e inibidores do crescimento vegetal estão cada vez mais sendo utilizadas para controle do crescimento e desenvolvimento das plantas, principalmente as plantas cultivadas. Também, Dias (2011) revelou o efeito das diversas substâncias reguladoras do crescimento, como 6-benzilaminopurina (BAP, do grupo das citocininas),

Promalin® (bioestimulante comercial formado por dois reguladores vegetais, um do grupo químico das citocininas e outro das giberelinas), para crescimento da parte aérea, e ácido indol-3-butírico (IBA, do grupo das auxinas), para enraizamento de estacas.

Figura 3: Formulação em pó de auxina sintética comercial, ácido indol-3-butírico (IBA).



Fonte: João Paulo Tadeu Dias (2014).

Considerações finais

Hormônios vegetais, tais como auxinas, giberelinas, citocininas, etilenos, ácido abscísico, brassinosteroides,

salicilatos, jasmonatos e poliaminas, além de seus análogos sintéticos, bem como retardadores e estimulantes do crescimento vegetal, têm propiciado conhecimento do crescimento e desenvolvimento das plantas, assim como a possibilidade de buscar novas utilidades, aplicações e auferir maiores ganhos no cultivo das diferentes espécies agrícolas.

Referências

ABRAHAM, W. Formulações de glyphosate e adjuvantes. *In*: VELLINI, E. D. *et al.* **Glyphosate**. Botucatu: FEPAF, 2009. p. 179-190.

CASTRO, P. R. E.; VIEIRA, E. L. **Aplicações de reguladores vegetais na agricultura tropical**. Guaíba: Agropecuária, 2001. 131 p.

DAYAN, J. *et al.* Leaf-induced gibberellin signaling is essential for internode elongation, cambial activity, and fiber differentiation in tobacco stems. **The Plant Cell**, Waterbury, v. 24, p. 66-79, 2012.

DIAS, J. P. T. **Etil-trinexapac em diferentes concentrações e épocas de aplicações no crescimento de figueira (*Ficus carica* L.)**. Botucatu, 2014. 87 f. Tese (Doutorado em Agronomia/Horticultura) – Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista. 2014.

DIAS, J. P. T. **Propagação de amoreira-preta (*Rubus* spp.) via brotação de estacas radiciais e enraizamento com a utilização de reguladores vegetais**. Botucatu, 2011. 70 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Horticultura) – Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista. 2011.

GLAUSER G. *et al.* Spatial and temporal dynamics of jasmonate synthesis and accumulation in *Arabidopsis* in response to wounding, **Journal of Biological Chemistry**, 2008, v. 283, p. 16400-16407. 2008.

GROVE, M. D. *et al.* Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. **Nature**, v. 281, p. 216±217. 1979.

HORI S. **Bakanae disease of rice: lectures on plant disease.** Tokyo: Seibido, 1903. 114 p.

GUO, J. *et al.* Polyamines Regulate Strawberry Fruit Ripening by Abscisic Acid, Auxin, and Ethylene. **Plant Physiology**, 2018, Mar 9. pii: pp.00245.2018. DOI: 10.1104/pp.18.00245.

HUBBARD, K. E. *et al.* Early abscisic acid signal transduction mechanisms: newly discovered components and newly emerging questions, **Genes and Development**, v. 24, p. 1695-1708. 2010.

KHRIPACH, V.; ZHABINSKII, V.; GROOT; A. Twenty Years of Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones Warrant Better Crops for the XXI Century, **Annals of Botany**, v. 86, l. 3, 1 September 2000, Pages 441-447, <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1227>.

KUROSAWA, E. Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants. **Transactions of the Natural History Society of Formosa**, Taihoku, v. 16, p. 213, 1926.

RADEMACHER, W. Dealing with plant bioregulators: an industrial view. **Acta Horticulture**, Leaven, n. 884, p. 717-724, 2010.

RASKIN, I. Salicylate, A New Plant Hormone. **Plant Physiol.**, v. 99, p. 799-803. 1992.

RODRIGUES, J. D. Absorção e transporte de solutos nas plantas. *In*: VELLINI, E. D. *et al.* **Glyphosate**. Botucatu: FEPAF, 2009. p. 31-112.

SALEEM, B. A. *et al.* Growth regulators application affects vegetative and reproductive behavior of 'Blood red' sweet orange. **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 40, n. 5, p. 2115-2125, 2008.

SANTNER, A.; CALDERON-VILLALOBOS, L. I. A.; ESTELLE, M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. **Nature Chemical Biology**, Cambridge, v. 5, n. 5, p. 301-307, 2009.

SKOOG, F.; MILLER, C. O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue culture in vitro. **Symposium of the Society of Experimental Biology**, v. 11, p. 118-131. 1957.

SPARTZ, A. K.; GRAY, W. M. Plant hormone receptors: new perceptions. **Genes & Development**, v. 22, p. 2139-2148, 2008.

STAMM, P.; KUMAR, P. The phytohormone signal network regulating elongation growth during shade avoidance. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 61, n. 11, p. 2889-2903, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. Fifth ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010.

TAKAHASHI, T.; KAKEHI, J. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. **Annals of Botany**, v. 105, p. 1– 6, 2010.

YABUTA, T. E SUMIKI, Y. Biochemical studies on “*Bakanae*” fungus. Crystals with plant growth promoting activity. **Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan**, Tokyo, v.14, p. 1526, 1938.

ZIMMERMAN, P.W.; WILCOXON, F. Several chemical growth substances that cause initiation of roots and other responses in plants. **Contrib. Boyce Thompson Inst.** v. 7, p. 209–229. 1935.