



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO – USP
ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ”
LSO - DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA DO SOLO
PACES - PROJETANDO AGRICULTURA COMPROMISSADA EM
SUSTENTABILIDADE

ANA LAURA CAMACHOS DE OLIVEIRA
ANA LAURA PEREIRA OLIVEIRA

Hormônios vegetais: Auxina e Citocinina

Piracicaba
2023

ANA LAURA CAMACHOS DE OLIVEIRA
ANA LAURA PEREIRA OLIVEIRA

Hormônios vegetais: Auxina e Citocinina

Revisão bibliográfica apresentada ao Grupo PACES – Projetando Agricultura Compromissada em Sustentabilidade, na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

Coordenadores:
Rodrigo Cintra Bachega
João Gonçalves Ólea Leone

Piracicaba
2023

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	4
2. AUXINA.....	5
3. CITOCININA.....	9
4. BALANÇO ENTRE OS DOIS HORMÔNIOS NAS PLANTAS.....	14
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22

1. INTRODUÇÃO

Os hormônios vegetais, também conhecidos como fitohormônios, são compostos orgânicos sintetizados em partes específicas da planta e transportados para outras partes, que em pequenas quantidades são capazes de gerar respostas fisiológicas e morfológicas, desde a germinação, crescimento e desenvolvimento da planta, até senescência e abscisão de folhas ou flores (VIEIRA *et al.*, 2010).

Os hormônios se trata de mensageiros químicos, que possuem interação com proteínas que funcionam como receptores associados a rotas de transdução de sinal. Podem ser chamados de endócrinos se transportados para sítios de ação em tecidos distantes do seu local de produção ou de parácrinos, quando agem nas mesmas células, ou próximo, ao seu local de biossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Existem 5 grupos principais de hormônios vegetais: as auxinas, as citocininas, o ácido abscísico, as giberelinas e o etileno. Há também outros tipos de substâncias que regem o desenvolvimento vegetal, como os brassinoesteroides, os ácidos salicílicos e jasmônico e a sistemina (EVERT; EICHHORN, 2019).

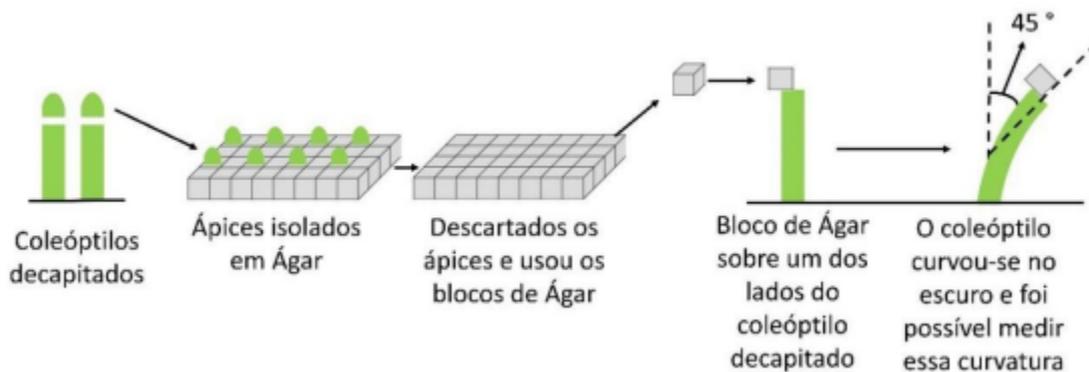
O hormônio precisa estar em quantidades suficientes na planta para surtir efeito e respostas à planta, podendo promover promoção, inibição ou alterações metabólicas no vegetal. O fitohormônio necessita ser reconhecido e capturado por receptores específicos na membrana plasmática de células vegetais para serem processados, ter seus efeitos indicados por mensageiros secundários e, por fim, ocorrer a indução de enzimas específicas que irão inibir ou alterar o metabolismo e fisiologia do vegetal (SALISBURY; ROSS, 2012).

No presente trabalho será abordado com maiores detalhes os hormônios vegetais auxina e citocinina, que são importantes no crescimento e desenvolvimento das plantas. Os dois fitohormônios são responsáveis por interação antagônica no controle da dominância apical, devido a auxina impedir o crescimento de gemas laterais e a citocinina estimular esse crescimento (DAVIES, 2004).

2. AUXINA

A existência de um hormônio que regula o crescimento das plantas foi revelada por meio de um experimento que consistia em cobrir o ápice de plantas com um cilindro que evita a passagem de luz. Verificou-se que essas plantas que foram cobertas não apresentavam curvatura em seu ápice. Isso se deve à presença de auxinas (EVERT; EICHHORN, 2019). Outro experimento foi realizado com plantas cujo ápice foi cortado: algumas delas receberam em seu ápice blocos de ágar contendo AIA. Nessas plantas, foi possível observar curvatura do ápice, indicando a ação das auxinas no movimento da planta em direção à luz (fototropismo) (FURLAN *et al.*, 2022).

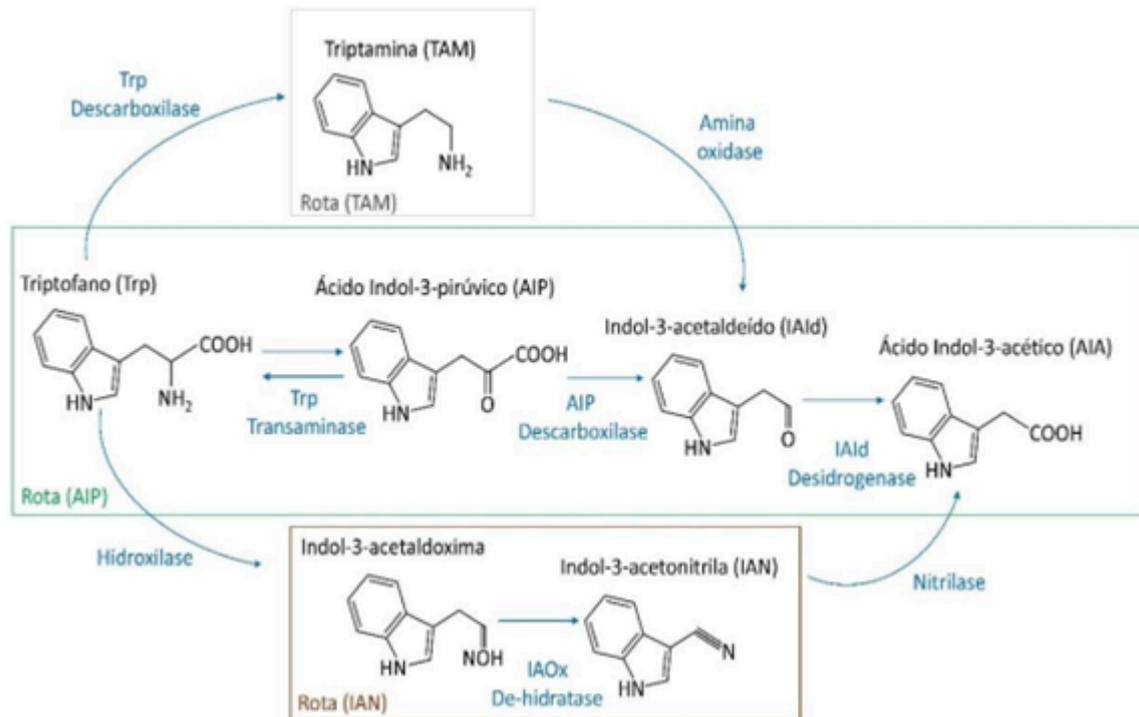
Figura 1 - Experimento que comprova ação das auxinas no fototropismo



Fonte: Furlan *et al.* (2022).

A principal forma de auxina nas plantas é o ácido indol-3-acético (AIA) que pode ser sintetizado a partir do aminoácido triptofano (EVERT; EICHHORN, 2019). Existem três rotas de síntese de AIA nas plantas, sendo as três dependentes do triptofano. Em uma mesma planta, podem ser utilizadas uma ou mais de uma das rotas (FURLAN *et al.*, 2022).

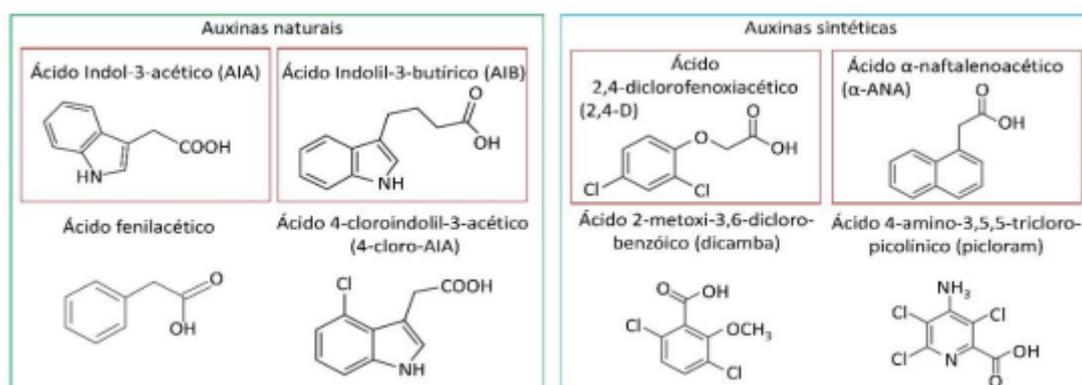
Figura 2 - Rotas de biossíntese do AIA



Fonte: Furlan *et al.* (2022).

As auxinas podem ser produzidas em meristemas apicais, folhas jovens, frutos e sementes, sendo os meristemas do ápice do caule o principal local de síntese desse hormônio (EVERT; EICHHORN, 2019). Existem também auxinas sintéticas, produzidas em laboratório e que não são sintetizadas pelas plantas, podendo ser usadas como herbicidas ou como promotoras de enraizamento (FURLAN *et al.*, 2022).

Figura 3 - Estrutura de diferentes moléculas de auxinas

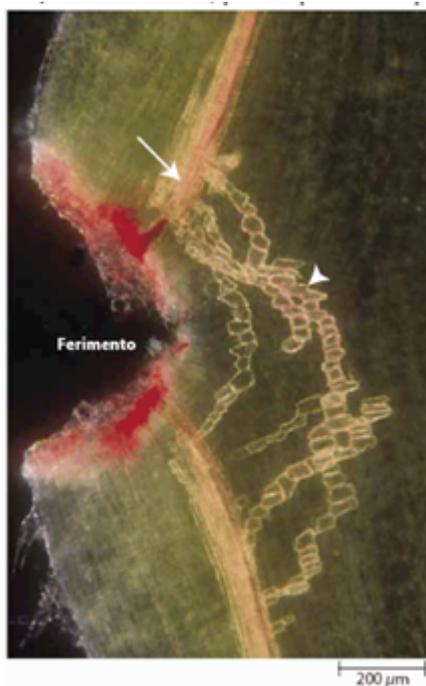


Fonte: Furlan *et al.* (2022).

Existem dois tipos de transporte de auxina na planta: o transporte polar e o não polar. O transporte polar é definido como o fluxo de auxina que ocorre do ápice

do caule para a base do caule e do ápice da raiz para a base da raiz. Esse transporte ocorre de maneira rápida, promovendo a diferenciação do tecido vascular na planta. As nervuras laterais se formam nas folhas devido à ação da auxina, que faz com que essas nervuras sejam geradas no ápice das folhas, se desenvolvendo em direção à base - mesmo sentido que o transporte polar das auxinas na planta. Assim sendo, uma das funções das auxinas é a formação do sistema vascular (EVERT; EICHHORN, 2019).

Figura 4 - Regeneração do xilema de planta com ferimento a partir da aplicação de auxina



Fonte: Evert; Eichhorn (2014).

A divisão celular também é função das auxinas, bem como o alongamento das células. Assim, as células crescem em número e quantidade. O alongamento celular ocorre por meio da mobilização e ativação de H^+ ATPases da membrana das células, fazendo com que haja crescimento ácido: a parede celular se afrouxa, por meio de proteínas expansivas, que têm sua ação dependente de pH, fazendo com que haja interferência nas ligações de pontes de hidrogênio das celulosas e hemicelulosas na célula. Com isso, há afrouxamento e consequente entrada de água na célula, o que faz com que seu tamanho aumente (FURLAN *et al.*, 2022).

A formação das folhas e sua disposição na planta também é dependente das auxinas: caso o fluxo desse hormônio seja interrompido, pode não haver formação de folhas na planta (EVERT; EICHHORN, 2019).

Em suma, as funções das auxinas em plantas abrangem a divisão e alongamento celular, dominância apical, desenvolvimento do sistema radicular, formação do sistema vascular, fototropismo e geotropismo entre outros (MELO, 2002).

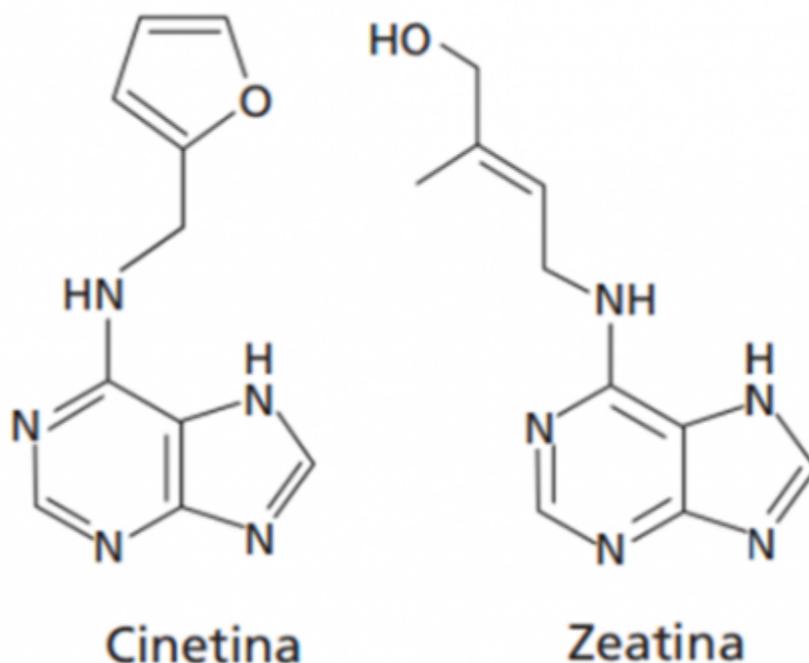
3. CITOCININA

Além da auxina, outro hormônio de grande importância para o metabolismo vegetal é a citocinina. Este é responsável pela divisão e diferenciação celular, na quebra da dominância apical, no retardamento da senescência foliar, entre outras funções (TAIZ; ZEIGER, 2013).

O grupo de hormônios das citocininas são derivados da base nitrogenada púrica adenina e sua descoberta pode ser associada aos estudos de Folke Skoog e outros pesquisadores na década de 50, baseado na cultura do fumo, *Nicotiana tabacum*. No estudo foi adicionado auxina, porém o crescimento do calo não teve efeito, porém com a adição de DNA autoclavado ou água de coco, o crescimento voltou a normalidade, ou seja, a divisão celular foi restabelecida (MELO, 2002).

Após a conclusão da participação das citocinas, os pesquisadores isolaram as substâncias e concluíram que a adenina favorecia a divisão celular, colaborando para o crescimento. Dentre as substâncias identificadas que influenciaram estão as cinetinas (6-furfurilamino purina), classificada como a principal produzida de forma sintética e as zeatinas (6-4-hidroxi-3-metilbut-trans-2-enilamino), principais citocininas naturais (MELO, 2002).

Figura 5 - Estrutura química das Citocininas



Fonte: Taiz *et al.* (2017).

A biossíntese das citocininas ocorre por modificações bioquímicas da adenina, que por sua vez acontecem nos meristemas radiculares, isto é, no ápice da raiz, e em sementes em desenvolvimento. Além disso, este fitohormônio pode ser encontrado como substâncias livres ou associadas a açúcares, fósforo e RNA transportador. As citocininas translocam para o caule através do xilema (MELO, 2002).

O grupo das citocininas têm como uns dos principais potenciais a indução da divisão celular, juntamente com as auxinas, e da diferenciação celular, promovendo as brotações laterais. O hormônio em questão causa a redução na altura das plantas, o que ocasiona no aumento do número de ramificações laterais, conseqüentemente alteração no número de vagens por planta, podendo elevar a quantidade de produção de grãos (DAVIES, 2004)

Ainda relacionado à divisão celular, as citocininas regulam componentes específicos no ciclo celular, controlando a divisão celular. Além disso, este hormônio está relacionado com a quebra de dormência apical, responsável por estimular o crescimento da gema axilar, através do estímulo da diferenciação celular e estabelecimento de drenos (FERRI, 1982).

A citocinina possui função na proliferação de células do meristema apical da parte aérea. Com a diminuição desta função, através da diminuição dos seus níveis endógenos pela superexpressão da citocinina oxidase, atrasa o desenvolvimento da parte aérea devido a diminuição do tamanho do meristema apical do caule. Um exemplo é a planta de tabaco, que quando está superexpressando genes da citocinina oxidase apresenta o crescimento inibido, como nota-se na figura abaixo (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Figura 6 - Plantas de tabaco superexpressando genes para citocinina oxidase



Fonte: Taiz; Zeiger (2013).

Em contrapartida, no meristema apical da raiz, a superexpressão da citocinina oxidase em plantas de tabaco aumenta o crescimento da raiz, devido ao aumento do tamanho do meristema apical da raiz. Em plantas de fumo deficientes em citocinina, as raízes são maiores que a de tabaco selvagem, como apresentado na figura abaixo (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Figura 7 - Citocina suprime o crescimento de raízes



Fonte: Taiz; Zeiger (2013).

O retardamento da senescência foliar também tem influência da citocinina, uma vez que ela é responsável por acelerar a síntese de RNAs e proteínas. Ademais, está envolvida na formação de nódulos fixadores de nitrogênio em

leguminosas, consequência da indução da divisão das células corticais e da ativação dos genes de indução (TAIZ; ZEIGER, 2013).

As citocininas também são responsáveis por promover a retenção de substâncias dentro das células, como por exemplo os aminoácidos. Dessa forma, contribui com o retardo no envelhecimento. Esta função pode ser benéfica para floriculturas e transporte de hortaliças, sendo uma maneira de aumentar o tempo de prateleira (COLLI, 2023).

Outro exemplo de atuação das citocininas está relacionado com o transporte de solutos na planta, em especial de carboidratos. O estabelecimento de drenos na planta ocorre pela ativação de enzimas do metabolismo de carboidratos, ocorrendo maior transporte de açúcares para o tecido em desenvolvimento (FRESCHI, 2021).

Devido ao transporte de solutos, o enchimento de frutos está estreitamente ligado ao hormônio também. Estudos apontam que frutos com maior concentração de citocininas apresentam maior força dreno, que favorece o acúmulo de carboidratos na fase final de maturação (FRESCHI, 2021).

Em alguns casos, bactérias e fungos podem se associar às plantas, os microrganismos secretam citocininas ou podem induzir induzem as células vegetais a sintetizarem hormônios vegetais. Esta infecção induz o tecido a se dividir e formar estruturas especiais, como as micorrizas arbusculares, que o organismo pode realizar associação mutualística com a planta. A proliferação do meristema apical da parte aérea ou o crescimento das gemas laterais é conhecida como “vassoura-de-bruxa” (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Figura 8 - Vassoura-de-bruxa em Abeto (*Abies sp.*)

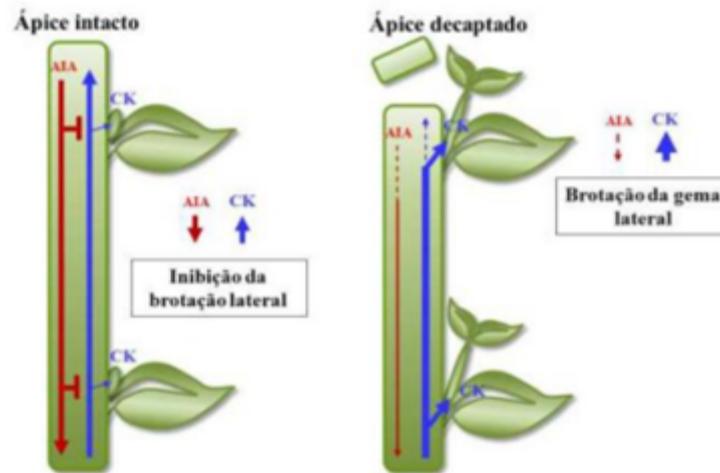


Fonte: Taiz; Zeiger (2013).

4. BALANÇO ENTRE OS DOIS HORMÔNIOS NAS PLANTAS

Os dois hormônios citados, auxina e citocinina, possuem importante interação e está relacionada com a dominância apical. Se trata de uma relação antagônica, visto que a auxina impede o crescimento de gemas laterais e a citocinina estimula o crescimento (KLUGE; PERES, 2005).

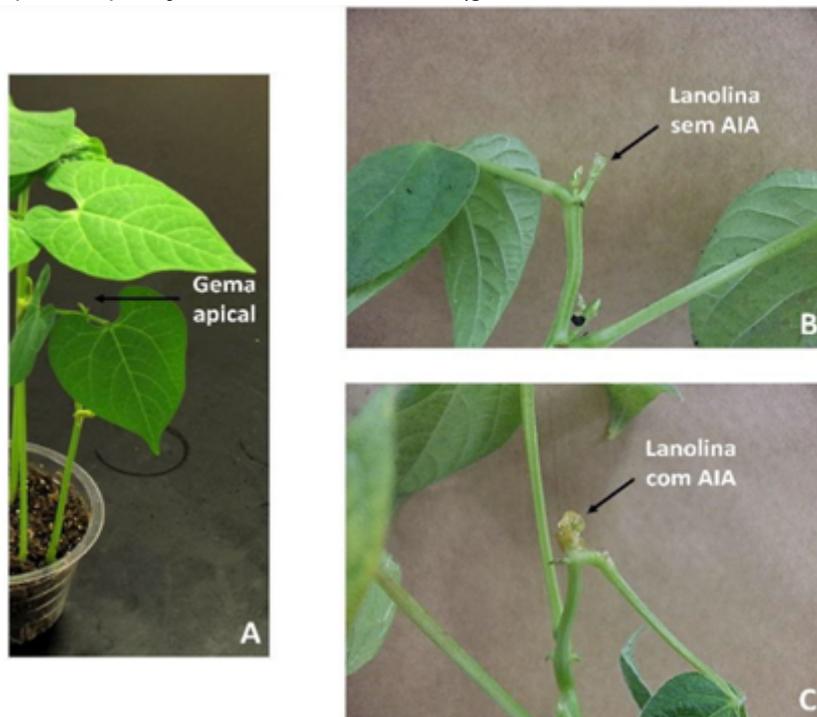
Figura 9 - Interação entre auxina e citocinina na regulação do desenvolvimento das gemas laterais



Fonte: Mason *et al.* (2014).

Ao retirar o meristema apical das plantas, a auxina tem sua concentração diminuída na planta, uma vez que o ápice dos caules é seu principal local de produção. Dessa forma, há possibilidade de as gemas laterais se desenvolverem mais, pois a concentração ótima de auxina para o desenvolvimento de gemas laterais é menor do que a concentração para desenvolvimento apical. Assim, ocorre a quebra da dominância apical na planta, fazendo com que ela se ramifique mais (FURLAN *et al.*, 2022).

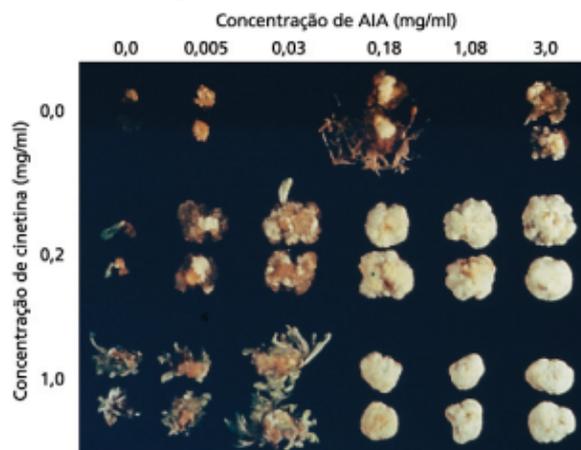
Figura 10 - Desenvolvimento de gemas laterais em feijão (A: planta sem cortar o ápice do caule; B: planta com corte do ápice e aplicação de lanolina sem AIA (gemas laterais desenvolvidas); C: planta com corte do ápice e aplicação de lanolina com AIA (gemas laterais não desenvolvidas).



Fonte: Furlan *et al.* (2022).

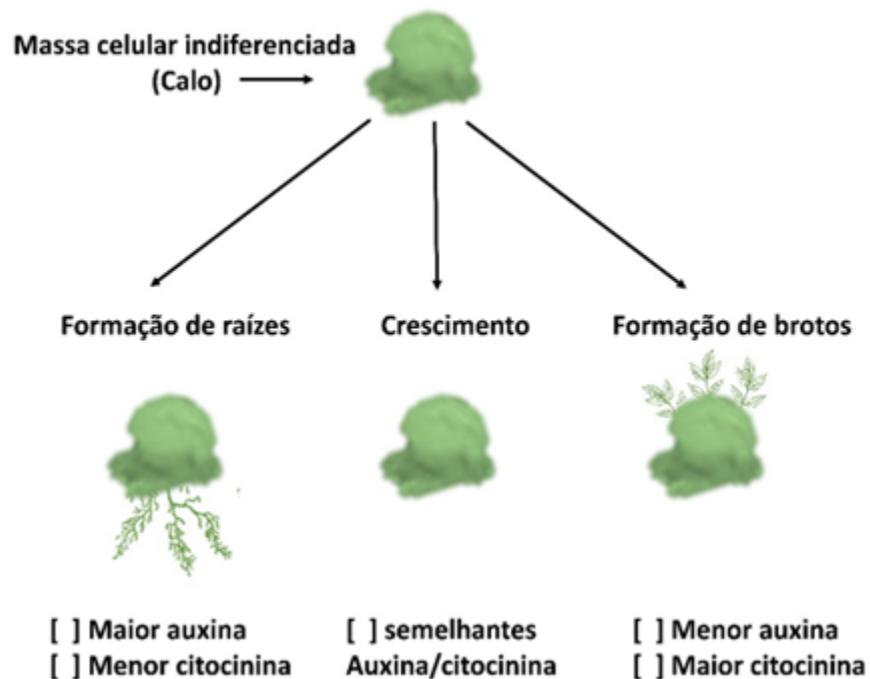
A razão entre a auxina e citocinina influencia na diferenciação de calos, em raízes e na parte aérea. Em altas razões, ocorre o estímulo do crescimento de raízes, enquanto a baixa promove a formação da parte aérea, em casos de razão intermediária, o tecido tem crescimento de calo indiferenciado (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Figura 11 - Regulação de crescimento e formação de órgãos em calos de tabaco, em diferentes concentrações de auxina e de cinetina



Fonte: Taiz; Zeiger (2013).

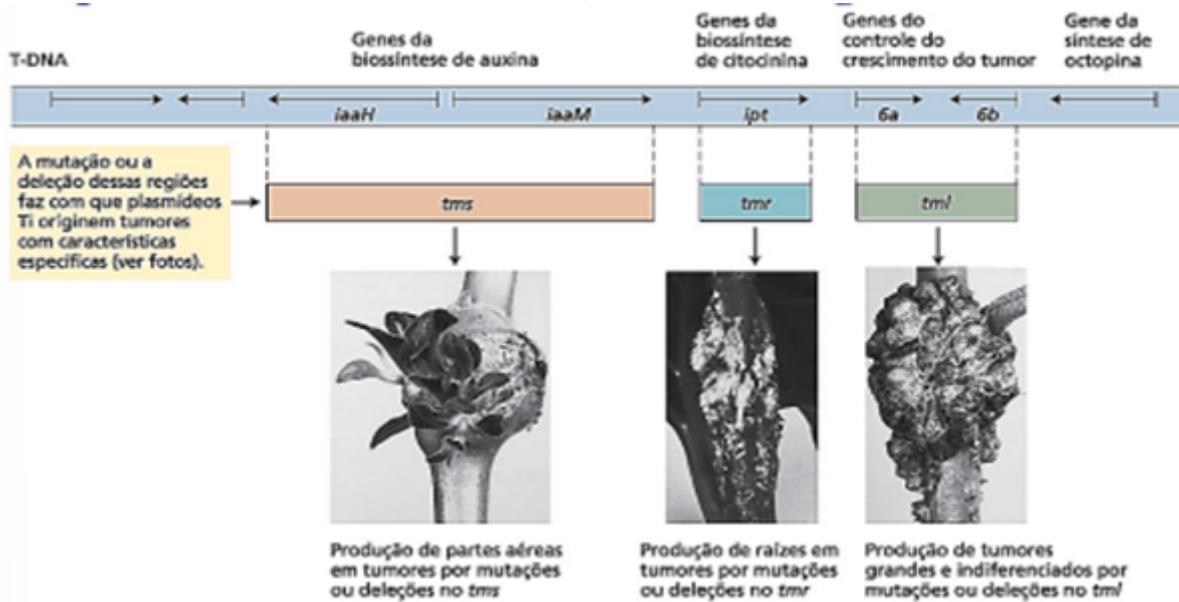
Figura 12 - Diferenciação do calo a partir de auxina e citocinina



Fonte: Furlan *et al.* (2022).

Este efeito da razão dos hormônios na morfogênese pode ser observado também nos tumores galha da coroa advindos da mutação do T-DNA do plasmídeo da bactéria *Agrobacterium tumefaciens*. A mutação do gene *ipt* do plasmídeo Ti bloqueia a biossíntese de zeatina nas células infectadas. Já a alta relação nas células do tumor causa a proliferação das raízes, e não dos calos indiferenciados. Contudo, a mutação em qualquer dos genes para a biossíntese da auxina ocasiona na diminuição da razão auxina:citocinina, o que estimula a proliferação da parte aérea (TAIZ; ZEIGER, 2013).

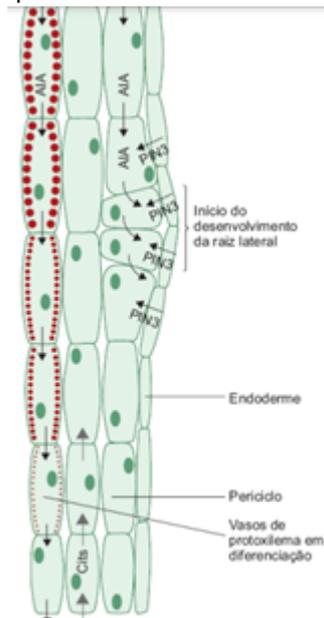
Figura 13 - T-DNA do plasmídeo Ti de *Agrobacterium* e mutação no T-DNA na morfologia dos tumores da galha da coroa



Fonte: Taiz; Zeiger (2013).

O enraizamento também tem efeito das citocininas e auxinas: quanto mais citocininas na planta, mais será inibida a formação de raízes laterais; isso ocorre na coifa, local onde há acúmulo de citocininas. Acima dessa região, a concentração de citocinina diminui, fazendo com que haja formação do primórdio foliar (KERBAUY, 2004).

Figura 14 - Transporte de AIA e citocinina: na maior concentração de AIA, há formação de raízes laterais, enquanto a citocinina inibe esse processo



Fonte: Kerbauy (2004).

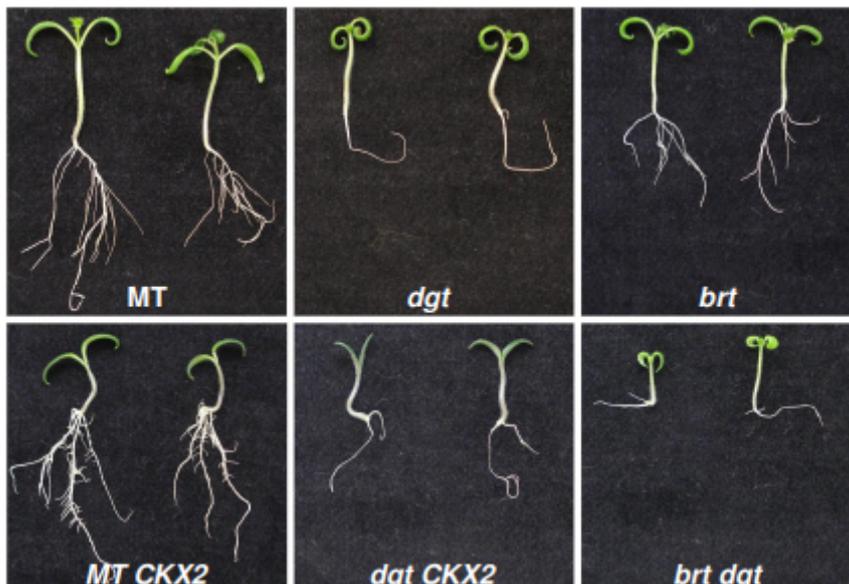
Na imagem acima, é possível verificar que o desenvolvimento de raízes laterais se dá em locais com menos citocinina e mais auxinas, evidenciando a importância desses hormônios no enraizamento (KERBAUY, 2004).

Em estudo realizado por Nunes (2009) na cultura do tomateiro, teve como intuito observar o desenvolvimento vegetal a partir do balanço auxina-citocinina, com plantas e níveis diferentes de cada hormônio, sendo: mutantes, duplo mutantes e plantas transgênicas de tomate como modelo.

No experimento, para a citocinina, foram utilizadas plantas com mutação *brt*, que confere pouca sensibilidade à citocinina, e plantas transgênicas superexpressando o gene *CKX2* de *Arabidopsis*, que produz plantas com nível endógeno do hormônio menor. Já para a auxina, foi usado o mutante *dgt*, pouco sensível a este hormônio. Além disso, foram utilizados duplos mutantes *brt dgt* e *dgt CKX2*. Os genótipos utilizados estavam no Micro-Tom (MT) (NUNES, 2009).

No desenvolvimento vegetativo, foi observado o fenótipo das raízes de plântulas e o fenótipo de plantas adultas. As plântulas foram germinadas e crescidas *in vitro*, apresentando sistema radicular bem desenvolvido e ramificado. Os duplos mutantes apresentam menor sensibilidade à auxina e à citocinina, já *dgt CKX2* apresentam menor sensibilidade à auxina e menores níveis endógenos de citocinina, e o balanço dos dois hormônios nos duplos mutantes deveria ser equivalente a MT. Porém, o fenótipo das raízes de MT e dos duplos mutantes são variados, com isso, pode-se concluir que o desenvolvimento não foi controlado pelo balanço dos dois hormônios, mas sim pelos níveis absolutos de cada um (NUNES, 2009).

Figura 15 - Fenótipo das raízes de plântulas

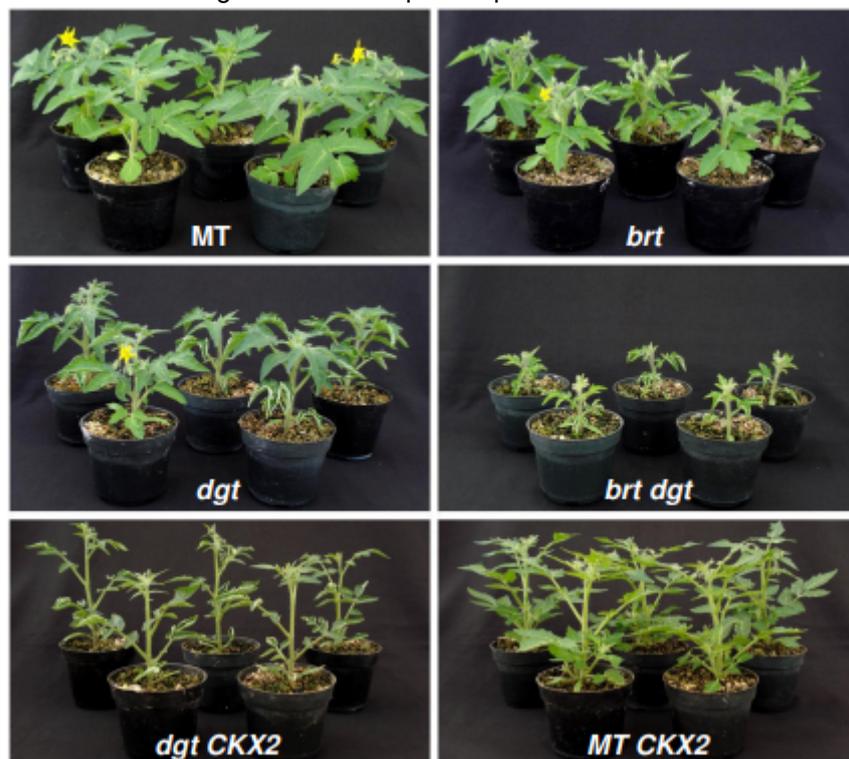


Fonte: Nunes (2009).

Já as plantas foram cultivadas em casas de vegetação. Após 40 dias de semeadura, os tratamentos MT e mutantes simples estavam iniciando o período de antese, com os primeiros botões florais abertos, o duplo mutante *brt dgt* e as plantas transgênicas estavam no início da formação de botões florais (NUNES, 2009).

Em todos os genótipos mutados e transgênicos ocorreu redução no perímetro e na área foliar. No caso da redução da área foliar de *brt* e *MT CKX2*, a diminuição da sensibilidade à citocinina e dos níveis endógenos nas plantas pode ser levado como a explicação. No tratamento *dgt*, a menor sensibilidade à auxina causou a redução na área foliar, uma vez que esse hormônio está relacionado também à divisão, expansão e diferenciação celular. A menor área foliar nos mutantes e nos transgênicos pode ser explicada principalmente pela diminuição das taxas de divisão e expansão celular, logo, os níveis estão relacionados aos níveis absolutos de auxina e citocinina (NUNES, 2009).

Figura 16 - Fenótipo das plantas adultas



Fonte: Nunes (2009).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em suma, pode-se observar que o balanço entre auxinas e citocininas nas plantas é muito importante para a manutenção de processos necessários para o desenvolvimento vegetal.

Desde o estabelecimento da plântula e o enraizamento é necessário manter concentrações adequadas desses hormônios, evitando, assim, que haja problemas na formação das raízes das plantas. Em relação ao crescimento e alongamento celular, é importante ressaltar a importância das auxinas, evidenciando sua função no crescimento das culturas. A citocinina, por sua vez, tem papel no desenvolvimento das gemas laterais, manifestando seus efeitos a partir da quebra da dominância apical.

A diferenciação de células de calo pode também ser definida pela razão entre auxinas e citocininas, determinando a formação de células de raízes ou de novas brotações a partir do tecido do calo.

Conclui-se, portanto, que o crescimento das culturas é dependente das auxinas e citocininas para ocorrer de forma correta, sendo as funções de cada um desses hormônios indispensáveis para o desenvolvimento, crescimento e estruturação da planta. Isso pode afetar aspectos relacionados à produtividade da planta, como o porte e a sua estrutura.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BERTOLIN, D. C. et al. **Aumento da produtividade de soja com a aplicação de bioestimulantes**. *Bragantia*, Campinas, v. 69, n. 2, p. 339-347, 2010.

BERTOLIN, D. C. et al. **Aumento da produtividade de soja com a aplicação de bioestimulantes**. *Bragantia*, Campinas, v.69, n.2, p.339-347, 2010. Disponível em: < <https://www.scielo.br/j/brag/a/Pq3LJZyT43zwynhCKy7WrXb/?format=pdf&lang=pt> >. Acesso em: 15/10/2023.

CASTRO, P. R.; KLUGE, R. A.; PERES, E. P. **Manual de fisiologia vegetal: Teoria e prática**. Piracicaba: Agronômica Ceres, 2005. p. 650.

COLLI, M. **Hormônios vegetais: como os 9 grupos regulam o crescimento das plantas e a tolerância a estresses?** 2023. Disponível em: <https://agroadvance.com.br/blog-hormonios-vegetais-9-grupos/>. Acesso em: 15 out. 2023.

DAVIES, P. J. **Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action**. 3. ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. 750 p.

EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. **Biologia Vegetal**. 7ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 830 p.

FERRI, M. G. **Fisiologia vegetal**. 2. ed. São Paulo: E.P.U., 1985. p. 400.

FRESCHI, J. **Entenda a importância da auxina e da citocinina para a planta** Stoller, 2019. Disponível em: < <https://www.stoller.com.br/a-importancia-da-auxina-e-da-citocinina-para-a-nutricao-da-planta-e-o-enchimento-de-frutos/> >. Acesso em: 15/10/2023.

FURLAN, Cláudia *et al.* **Botânica no Inverno**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2022.

KERBAUY, Gilberto Barbante. **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Rio de Janeiro-Rj: Guanabara Koogan, 2019. 578 p.

MARTINS, I. A. **Lactofen e citocinina na produtividade de grãos em soja**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras, 2019. Disponível em: < http://repositorio.ufla.br/bitstream/1/33896/2/DISSERTA%C3%87%C3%83O_Lactofen%20e%20citocininana%20produtividade%20de%20gr%C3%A3os%20em%20soja.pdf >, acesso em: 15/10/2023.

MASON, M.G.; ROSS, J.J.; BABST, B.A.; WIENCLAW, B.N.; BEVERIDGE, C.A. **Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance.** Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, Washington, v. 111, n. 16, p. 6092- 6097, 2014.

MELO, N. F de. **Hormônios e Reguladores de crescimento vegetal.** Petrolina: Embrapa, 2002. 18 p.

NUNES, L. E. P.. **Controle do desenvolvimento vegetal pela interação auxina-citocinina. Uma nova abordagem baseada no estudo de mutantes de tomateiro (Solanum lycopersicum cv Micro-Tom).** 2009. 141 f. Tese (Doutorado) - Curso de Engenharia Agrônômica, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009. Disponível em: https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/64/64133/tde-15102009-112355/publico/Tese_LilianPino_Nunes.pdf. Acesso em: 16 out. 2003.

SALISBURY, F. B.; ROSS, W. **Fisiologia de plantas.** 4. ed. São Paulo: Cengage Learning, 776 p. 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal.** 3ª. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013.

VIEIRA, E. L.; SOUZA, G. S.; SANTOS, A. R.; SILVA, J.S. **Manual de fisiologia vegetal.** São Luis: Edufma, 2010. p. 230.