

Brassinosteróides: caracterização e influência sobre o crescimento e desenvolvimento de plantas

BRASSINOSTEROIDS: CHARACTERIZATION AND INFLUENCE ON PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT

Jaqueline Bezerra da Silva¹ , Jhone Souza Espíndola² , Tatiana Keslei Alvarenga Espíndola³ 

Alguns hormônios vegetais são amplamente conhecidos pela atuação em rotas metabólicas, sendo responsáveis pela promoção ou inibição do crescimento e desenvolvimento das plantas. Os brassinosteróides (BRs), recentemente incluso na classe de hormônios vegetais, são substâncias esteróides que foram inicialmente identificadas em *Brassica napus*, na década de 1960. Apesar de serem produzidos em pequenas quantidades pelas plantas, uma das principais características que facilita o modo de ação deste hormônio é a capacidade de difusão nas células. A fácil mobilidade através das membranas celulares gera resposta rápida no metabolismo das plantas, bem como no estímulo da produção de proteínas e enzimas. Os estudos acerca dos BRs estão elucidando suas diferentes funções no metabolismo vegetal, principalmente em relação à promoção e biossíntese de etileno, crescimento e desenvolvimento do sistema radicular, controle de estresses abióticos, ocasionados pela redução da disponibilidade de água, salinidade e temperatura, controle contra o ataque de insetos e demais fatores bióticos, síntese de ácidos nucléicos e proteínas, regulação na germinação e a interação com outros hormônios vegetais. Diante do exposto, o objetivo desta revisão é apresentar o modo de ação deste hormônio vegetal, os efeitos das interações com outros hormônios e as recentes descobertas das importantes contribuições para o desenvolvimento das plantas.

Palavras-chave Fitormônio esteróide. Hormônio vegetal. Interação hormonal. Rota metabólica.

Some plant hormones are widely known to act on metabolic pathways and are responsible for promoting or inhibiting plants growth and development. Brassinosteroids (BRs), recently categorized as plant hormones, are steroid substances that were initially identified in *Brassica napus* in the 1960s. Although BRs are produced in small quantities by plants, one of the main characteristics that facilitates the mode of action of these hormones is their ability to spread in cells. The easy mobility through the cell membranes generates a rapid response in the metabolism of plants, as well as in the production of proteins and enzymes. The studies on BRs are elucidating their different functions in plant metabolism, especially related to the promotion and biosynthesis of ethylene, growth and development of the root system and control of abiotic stresses, caused by reduced availability of water, salinity and temperature. Furthermore, BRs seems to be involved in control of insect attack and other biotic factors, synthesis of nucleic acids and proteins, regulation in germination, and interaction with other plant hormones. Thus, this review aims to report the mode of action of Brassinosteroids, the effects of their interactions with other hormones and recent findings of important contributions to plant development.

Keywords: Steroid substances. Plant hormone. Hormonal interaction. Metabolic route.

Autor Correspondente:

Jhone Souza Espíndola

E-mail: jhone.souza@gru-pointegrado.br

Declaração de Interesses:

Os autores certificam que não possuem implicação comercial ou associativa que represente conflito de interesses em relação ao manuscrito.

¹ Universidade Estadual de Maringá – UEM, Departamento de Melhoramento Genético

² Centro Universitário Integrado - Campo Mourão

³ Universidade Tecnológica Federal do Paraná – UTFPR

INTRODUÇÃO

Sabe-se que os hormônios vegetais desempenham importância fundamental para o metabolismo das plantas. São considerados sinalizadores que, produzidos em locais específicos, em pequenas quantidades podem influenciar diretamente o comportamento do crescimento e desenvolvimento de plantas. Importante destacar que hormônios vegetais não possuem papel direto na nutrição dos vegetais, mas que de maneira indireta contribuem para que ocorra o ciclo completo desses (TAIZ; MURPHY, 2017).

Os principais hormônios vegetais fazem parte do grupo dos promotores e reguladores de crescimento, como as auxinas (Ax), citocininas (CK), giberilinas (GA), ácido abscísico (ABA) e etileno (ET), com papéis distintos que podem variar desde a promoção do alongamento celular como as auxinas, à sinalização para a síntese de pigmentação, quebra de carboidratos mais complexos em açúcares mais simples como a glicose e sacarose em frutos, no caso do hormônio etileno (KERBAUY, 2012).

Dentre as substâncias do metabolismo secundário das plantas, existem outras classes de hormônios vegetais, que embora apenas recentemente consideradas como hormônios vegetais propriamente ditos, mas que sem dúvida, podem desempenhar importância fundamental para o ciclo das mais diferentes espécies distribuídas ao redor do globo terrestre. Dentre essas substâncias estão os salicilatos (SA), jamonatos (JA) e brassinosteróides (BR) (FAGAN et al., 2015).

Especialmente os brassinosteróides, vêm sendo alvo de várias pesquisas com objetivo de conhecer mais detalhadamente seu papel no crescimento e desenvolvimento de plantas, bem como sua interação com outros hormônios vegetais. Como sugestão de seu nome, os brassinosteróides são substâncias esteroides, observadas primeiramente em plantas da família botânica Brassicaceae, especificamente em extrato de mostarda (*Brassica napus*) na década de 1960 (COLL, 2006).

De acordo com estudos, diferentemente dos hormônios não esteroides, os brassinosteróides podem se difundir mais facilmente nas células, fato que pode garantir respostas mais rápidas no metabolismo das plantas, como o estímulo à produção de algumas proteínas, enzimas e sinergismo com a síntese de outros hormônios vegetais. Vários estudos estão relacionados com os mais diferentes efeitos fisiológicos de brassinosteróides em plantas, como no sinergismo com auxinas no alongamento celular, indução a resistência a fatores bióticos e abióticos, promoção da biossíntese de etileno e efeitos sobre crescimento e desenvolvimento de plantas (FAGAN et al., 2015).

Diante do exposto, o presente estudo de revisão objetiva elencar os principais aspectos de brassinosteróides, bem como suas funções e influências sobre o crescimento e desenvolvimento de plantas.

REVISÃO DE LITERATURA

Metabolismo primário e secundário de plantas

Sabe-se que o metabolismo primário é considerado suprassumo da vida das plantas, que por meio da fotossíntese e respiração, tem-se importância primária na manutenção da vida dos vegetais, que por meio de todas as conversões de carbono, garantem a produção de moléculas mais elaboradas como aminoácidos, proteínas e ácidos nucleicos para uso comum nas células.

No entanto, para a garantia da vida e adaptação sob as diversas condições ambientais, o metabolismo secundário desempenha papel fundamental para a distribuição e sucesso das plantas, sejam presentes em um bioma natural, sejam plantas selecionadas e cultivadas como cultura de interesse comercial.

Metabolismo secundário pode ser definido como a alocação do potencial energético (moléculas de carbono, ATP e NADPH produzidos e assimilados no metabolismo primário), para a produção de outras substâncias orgânicas, que por demanda, estão ligadas de maneira direta ou indireta com o crescimento e desenvolvimento das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Dentre os diferentes compostos sintetizados pelas plantas em vias de metabolismo secundários estão a produção de taninos, aleloquímicos e fenólicos que estão ligados à defesa vegetal contra herbivoria, infecções por patógenos e/ou competição por recursos e espaço, bem como a produção dos hormônios vegetais, que são observados em todos os grupos vegetais. De maneira geral, podemos apontar quatro rotas para o metabolismo secundário: Vias do ácido chiquímico; ácido malônico; ácido mevalônico e do metileritritol fosfato (MEP), que culminam na produção de compostos nitrogenados, compostos fenólicos e terpenos (Figura 1) (FAGAN et al., 2015).

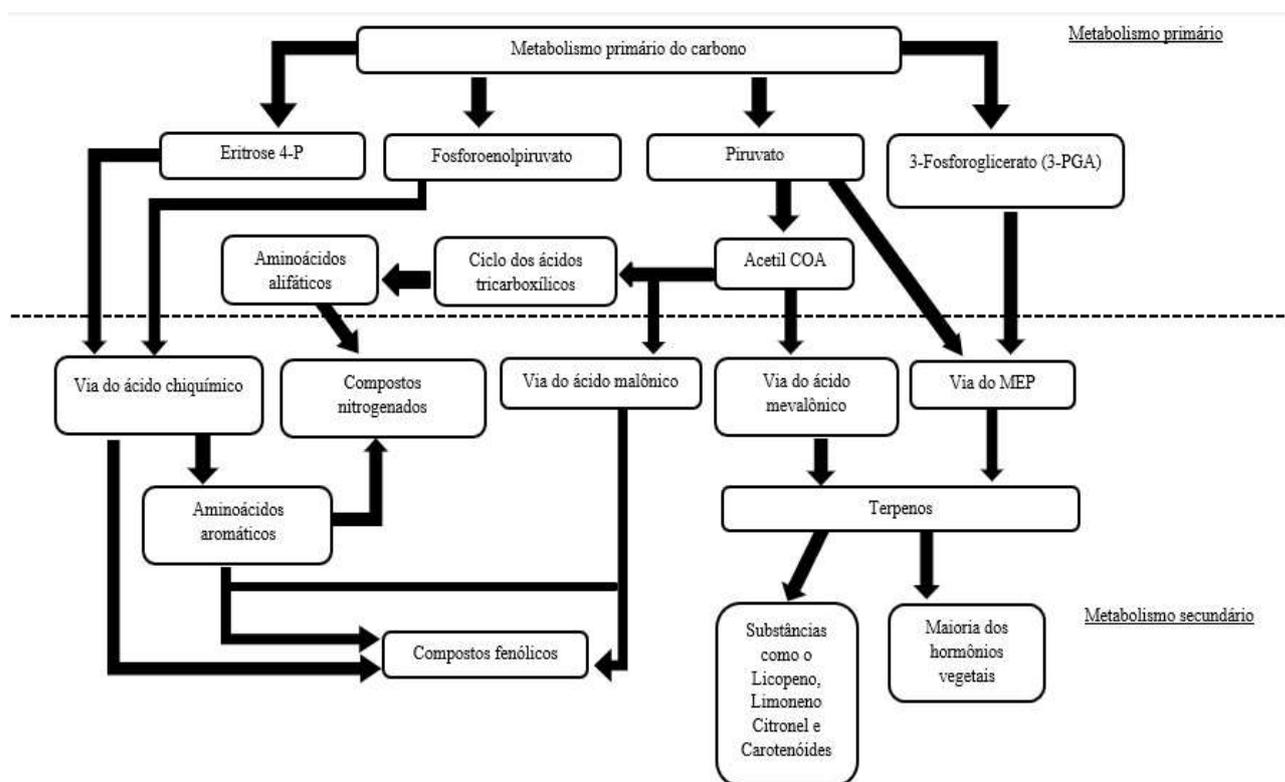


Figura 1 - Esquema simplificado do metabolismo primário e secundário de plantas.

Esses últimos, os terpenos (alcenos naturais), são compostos semelhantes aos polímeros que dão origem aos óleos essenciais, carotenoides e hormônios vegetais ABA, GA, CK e BR. Segundo Castro et al. (1996) os terpenos são formados por unidades compostas por cinco carbonos, estrutura chamada de isopreno ou isopentenil-pirofosfato (IPP). Portanto, a classificação dos compostos terpenos depende diretamente do número de unidades de isoprenos (Figura 2).

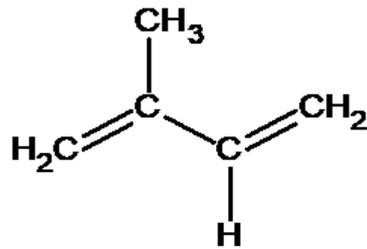


Figura 2 - Estrutura química de um isopreno.

Vale lembrar que a sintetização de certas substâncias derivadas de terpenos ou de outros compostos do metabolismo secundário, bem como a quantidade desses, estão condicionadas as mais diferentes espécies, variedades de plantas e interações com os fatores ligados ao ambiente de crescimento.

Definição de hormônios vegetais

Segundo Fagan et al. (2015), os primeiros estudos sobre a ocorrência de substâncias mensageiras em plantas foram realizados por Sachs entre 1832 e 1897, que defendia a existência de mensageiros químicos com capacidade de influenciar mudanças no crescimento de órgãos vegetativos. Da mesma maneira, um dos primeiros pesquisadores a comprovar a influência dessas substâncias foi Charles Darwin, que em 1880, por meio de um experimento, descobriu a existência de um mensageiro que influenciava o crescimento apical de plântulas, que mais tarde foi denominado auxina e classificado como um hormônio vegetal (FAGAN et al., 2015).

Na literatura existem algumas definições para o melhor entendimento do papel dos hormônios vegetais no metabolismo das plantas. Arteca (1995) explica que por meio de um comitê de estudos, definiu-se hormônios como reguladores produzidos pelas plantas e que em baixas concentrações regulam processos fisiológicos, podendo ainda se mover do local de produção para outras partes das plantas.

Para Kerbauy (2012) os hormônios vegetais são compostos orgânicos envolvidos no controle do desenvolvimento das plantas. Fagan et al. (2015) definem fitôrmônios vegetais ou hormônios vegetais como compostos orgânicos de ocorrência natural, que em baixas concentrações causam profundas influências na fisiologia das plantas.

Da mesma maneira, Taiz e Murphy (2017) definem os hormônios como mensageiros químicos, produzidos em uma célula, que modulam os processos celulares em outra célula, interagindo com proteínas específicas que funcionam como receptores ligados a rotas de transdução de sinal. Os autores explicam que a forma e a função dos organismos multicelulares não poderiam ser mantidas sem uma comunicação eficiente entre células, tecidos e órgãos. Nos vegetais superiores, a regulação e a coordenação do metabolismo, o crescimento e a morfogênese muitas vezes dependem de sinais químicos de uma parte da planta para outra.

Em linhas gerais, os hormônios vegetais mais comuns são classificados em promotores e inibidores de desenvolvimento. Podemos elencar como principais promotores as auxinas, giberilinas e citocininas, já os inibidores mais comuns são o etileno e ácido abscísico. Classificados como “outros hormônios vegetais”, porém muito importantes para o crescimento, desenvolvimento e defesa vegetal, estão os salicilatos (SA), jamonatos (JA) e brassinosteroides (BR) nessa categoria (FAGAN et al., 2015)

Em relação ao mecanismo de ação de um hormônio vegetal, a atuação ocorre a nível celular, podendo ser transportado para outros órgãos e promover ou inibir a síntese de proteínas, enzimas ou de outras substâncias por meio do controle da atividade de genes que estão ligadas ao metabolismo funcional das plantas. Muitos dos hormônios vegetais, dependendo de suas especificidades, estão ligados aos estímulos necessários para ocorrência do alongamento e divisão de células, abscisão de órgãos, brotação e dormência de gemas vegetativas e reprodutivas, maturação de frutos, germinação de sementes, senescência, dentre outras funções fisiológicas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Na literatura, facilmente encontram-se estudos sobre os efeitos de análogos aos hormônios vegetais que são aplicados de maneira exógena em plantas de diferentes maneiras, como a pulverização foliar, tratamento de sementes ou aplicação localizada, com objetivo de estimular o crescimento e desenvolvimento de plantas. Reguladores vegetais é a nomenclatura dada para essas substâncias, que são extraídas das próprias plantas ou sintetizadas de maneira exógena e utilizadas como promotores de crescimento.

São exemplos de reguladores o uso de auxinas sintéticas como ácido indolbutírico (AIB) e giberilinas (GA_3) para alongação da parte aérea e de raiz, citocininas sintéticas como promotora da divisão celular, etileno (precursores) como promotor de maturação e raleio químico de frutos (RODRIGUES et al., 2015). Todas essas e outras substâncias promotoras e inibidoras do crescimento podem ser aplicadas de maneira exógena, análogas aos hormônios vegetais, com diferentes registros comerciais para as mais diversas culturas de interesse econômico.

De maneira simplificada, a ação de um hormônio não esteroide depende da concentração, do reconhecimento por meio de sítios ativos nas células e transdução realizada por proteínas receptoras, posteriormente amplificando o sinal por meio de mensageiros secundários, que por fim sinalizam a produção de proteínas, responsáveis por mudanças metabólicas e fisiológicas nas plantas.

Essa dinâmica pode ser observada na Figura 3, onde os hormônios não esteroides podem envolver outras moléculas que não são encontradas nos hormônios esteroides, como os brassinosteroides. Primeiro ocorre a ligação do hormônio a um receptor na membrana plasmática que em seguida ativa a enzima fosfolipase C (PLC), que por sua vez quebra o fosfatidil inositol (PI) produzindo o diacilglicerol (DAG) e o inositol trifosfato (IP_3). Já o inositol trifosfato direciona-se para o núcleo onde induz a transcrição de genes que codificam enzimas e proteínas que proporcionam o efeito esperado pelo hormônio (FAGAN et al., 2015).

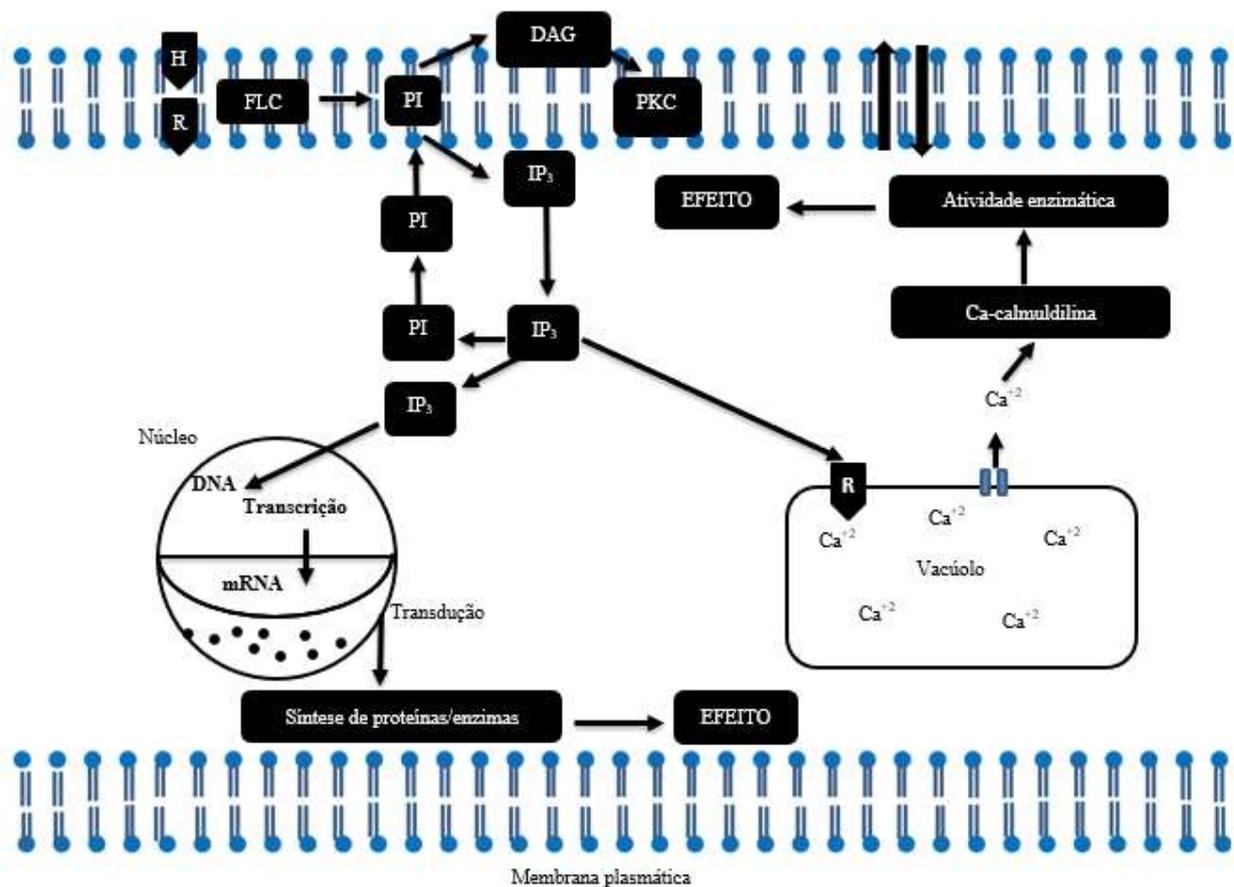


Figura 3 - Vias de sinalização de um hormônio vegetal não esteroide, em que: H (hormônio), R (receptor), FLC (fosfolipase C), DAG (diaciglicerol), IP3 (inositol trifosfato), PI (fosfatidil inositol) e PKC (proteína quinase C).

Por sua vez, as diferentes respostas inferidas por um hormônio vegetal, estão condicionadas a espécie em questão, das condições ambientais (interação do genótipo com o ambiente), da interação com outros hormônios e também da etapa de desenvolvimento ou fase fenológica que se encontra o vegetal (JIANG; ZHANG, 2013; TAI; MURPHY, 2017).

Metabolismo de brassinosteróides

De maneira comum em plantas, os esteróis contribuem para a formação e a montagem de membranas e cutículas cerosas na superfície de plantas. Na verdade, a maior parte do colesterol (esteróides) em plantas estão nas superfícies de vários órgãos (p. ex., frutos e folhas). Algumas classes de esteróis, tais como os brassinosteróides, também servem como hormônios, como sugerem pesquisas com análogos dessas substâncias (TAI; MURPHY, 2017).

Diferentemente dos demais fitormônios, os brassinosteróides (BR) são considerados hormônios esteróides, lipossolúveis (solúveis em meio orgânico), polihidroxi-esteróides derivados de terpenos

(triterpenos) que são produzidos em quantidades muito limitadas, mas que por essas propriedades, podem se difundir facilmente através das membranas celulares (COLL, 2006).

Os brassinosteróides, inicialmente denominados brassinas, foram primeiramente descobertos como substâncias de crescimento. Em meados dos anos de 1970 foram elaboradas hipóteses de que o rápido crescimento dos grãos de pólen em brássicas poderia estar relacionado com alguma substância específica de estímulo ao crescimento. Mais tarde, experimentos com extrato de pólen de *Brassica napus* foram objetos de estudo; observou-se então a indução do alongamento de internós de caule de feijão, resposta distinta daquela mediada por giberelinas (KERBAUY, 2012; JIANG e ZHANG, 2013).

No ano de 1979 foi identificado o primeiro hormônio vegetal na categoria de esteroides; foi isolado o brassinolídeo em estruturas de grão de pólen, um hormônio lipídico, que posteriormente foi incluído ao grupo de brassinosteróides (AZCÓN-BIETO; TALÓN, 2000).

Existem cerca de 60 tipos de hormônios esteroides em plantas, destes pelo menos a metade já foram caracterizados. Encontrados nas algas, gimnospermas, mono e dicotiledôneas, seja nos botões florais, grãos de pólen, folhas, sementes, frutos, caules ou gemas (KERBAUY, 2012). Em angiospermas, os brassinosteróides são encontrados em níveis baixos em diversos órgãos (p. ex., flores, folhas, raízes) e em níveis relativamente mais altos no pólen, nas sementes imaturas e nos frutos (TAIZ; MURPHY, 2017).

De maneira geral, os principais esteroides endógenos em plantas são os castasterona, teasterona, 3-de-hidrotasterona, tifasterol e brassinolídeos (FAGAN et al., 2015). Segundo Zullo e Adam (2002), os brassinolídeos são os mais ativos e complexos em relação à interação com o metabolismo das plantas. Para Taiz e Murphy (2017), desses, as duas formas conhecidas de brassinosteróides ativos são o brassinolídeo e seu precursor imediato castasterona, embora uma forma seja predominante, dependendo da espécie vegetal e do tipo de tecido.

Brassinosteróides são diferenciados estruturalmente por serem esteroides com 27, 28 ou 29 carbonos em sua constituição. O brassinolídeo com 28 carbonos apresenta alta atividade biológica (esteroide poli-hidroxilado similar aos hormônios esteroides animais). Portanto, a principal diferença entre as estruturas naturais de brassinosteróides é a presença de três carbonos adicionais distribuídos em diferentes posições nos anéis de carbono (anel A e B), além de uma molécula de oxigênio por meio de reações de redução (Figura 4 e 5) (COLL, 2006).

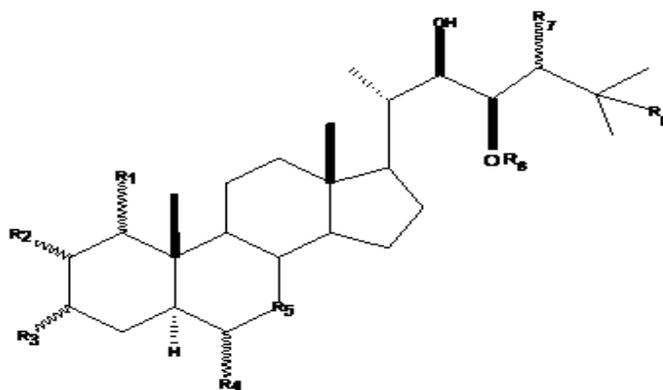


Figura 4 - Estrutura geral de brassinosteróides.

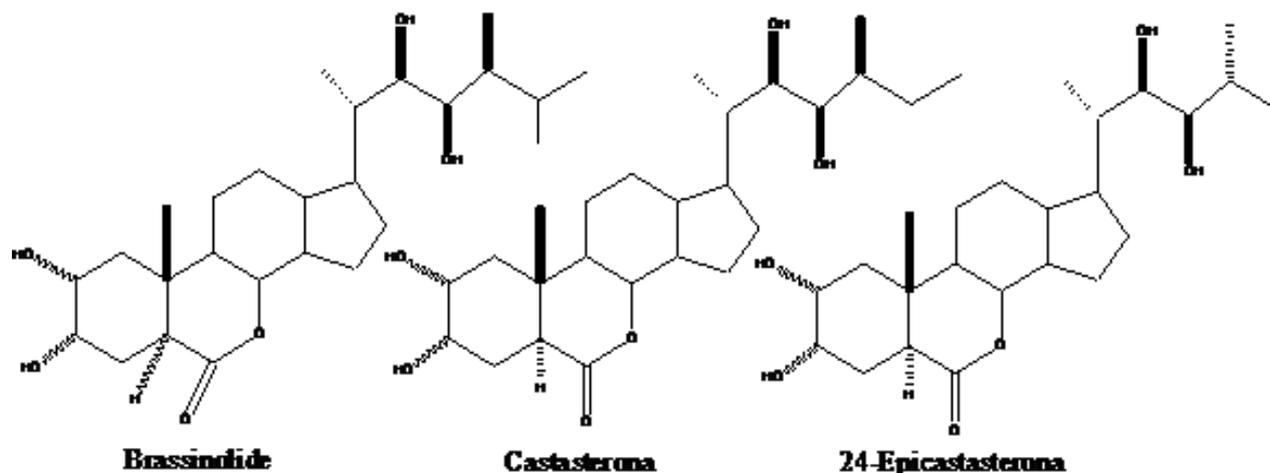


Figura 5 - Estrutura química de diferentes brassinosteróides em plantas

A produção endógena dos brassinosteróides ocorre principalmente em grãos de pólen, folhas, flores e sementes, sendo extremamente móveis nas plantas. Da mesma maneira, os análogos de esteroides são compostos por estrutura semelhantes a dos brassinosteróides naturais e têm uma atividade muito semelhante a dos brassinolideos. No entanto, para que ocorra a ativação ou inativação desses, é necessário uma série de eventos bioquímicos em vias metabólicas (FAGAN et al., 2015).

A biossíntese de BR é dada por meio do precursor campestenol, que durante a rota bioquímica sofre várias reações de hidroxilação e oxidação para a sintetização de brassinolideos. Os brassinosteróides são sintetizados a partir do precursor imediato campesterol, um estero vegetal, que é estruturalmente similar ao colesterol. Os membros da família enzimática citocromo P450-monoxigenase (CYP), que são associados ao RE, catalisam a maioria das reações na rota biosintética de brassinosteróides (Figura 6) (TAIZ; MURPHY, 2017).

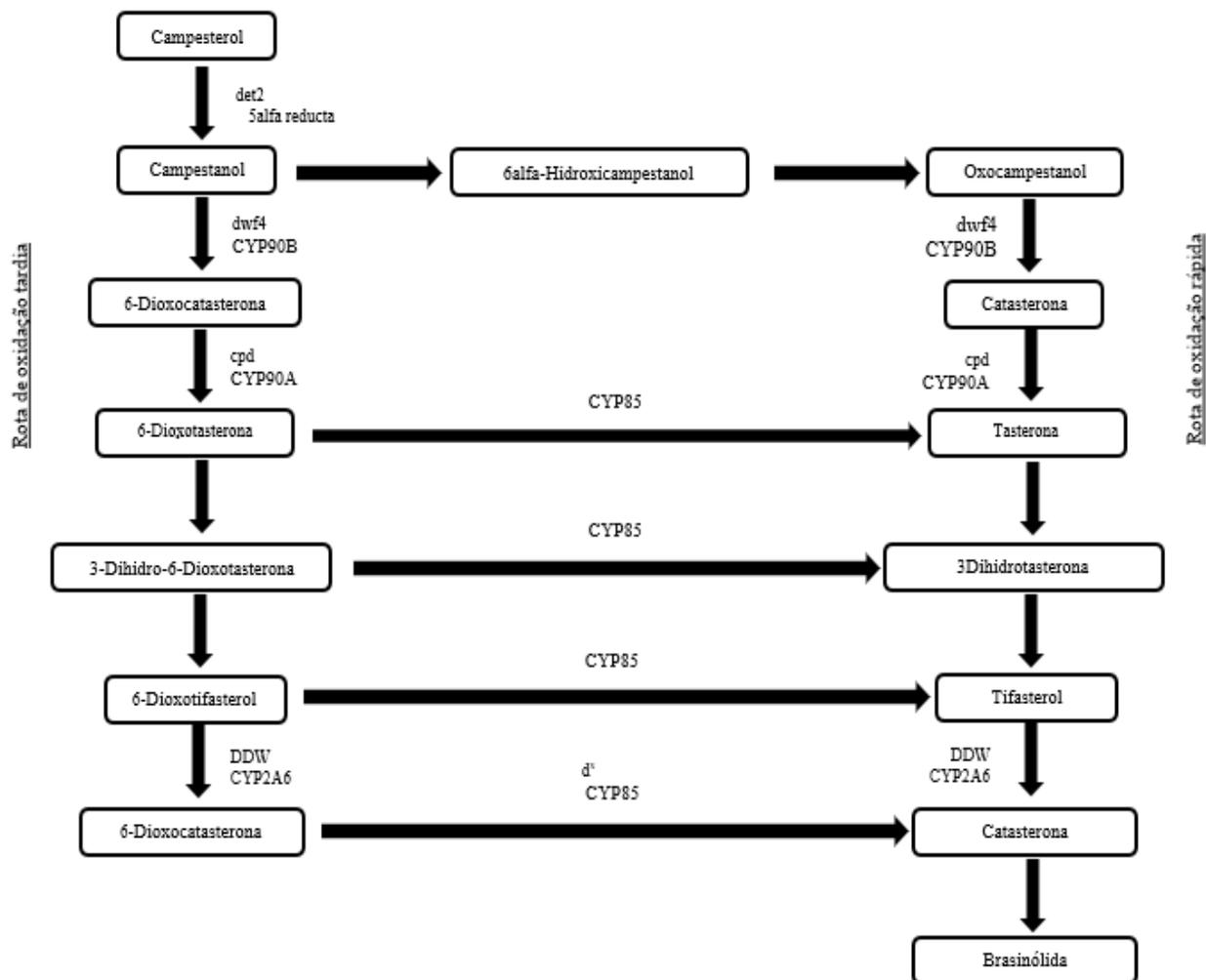


Figura 6 - Rota de biossíntese de brassinosteróides.

Modo de ação de brassinosteróides

Segundo Fagan et al. (2015), um hormônio esteroide liga-se a receptores específicos no interior das células, localizados no citoplasma. Posteriormente, o complexo do hormônio receptor adentra o núcleo, posteriormente ligando-se a uma parte do DNA da célula, processo chamado de ativação gênica direta (Figura 7). Em resposta a essa ativação, o mRNA é sintetizado no núcleo e entra no citoplasma promovendo a síntese enzimática e proteica.

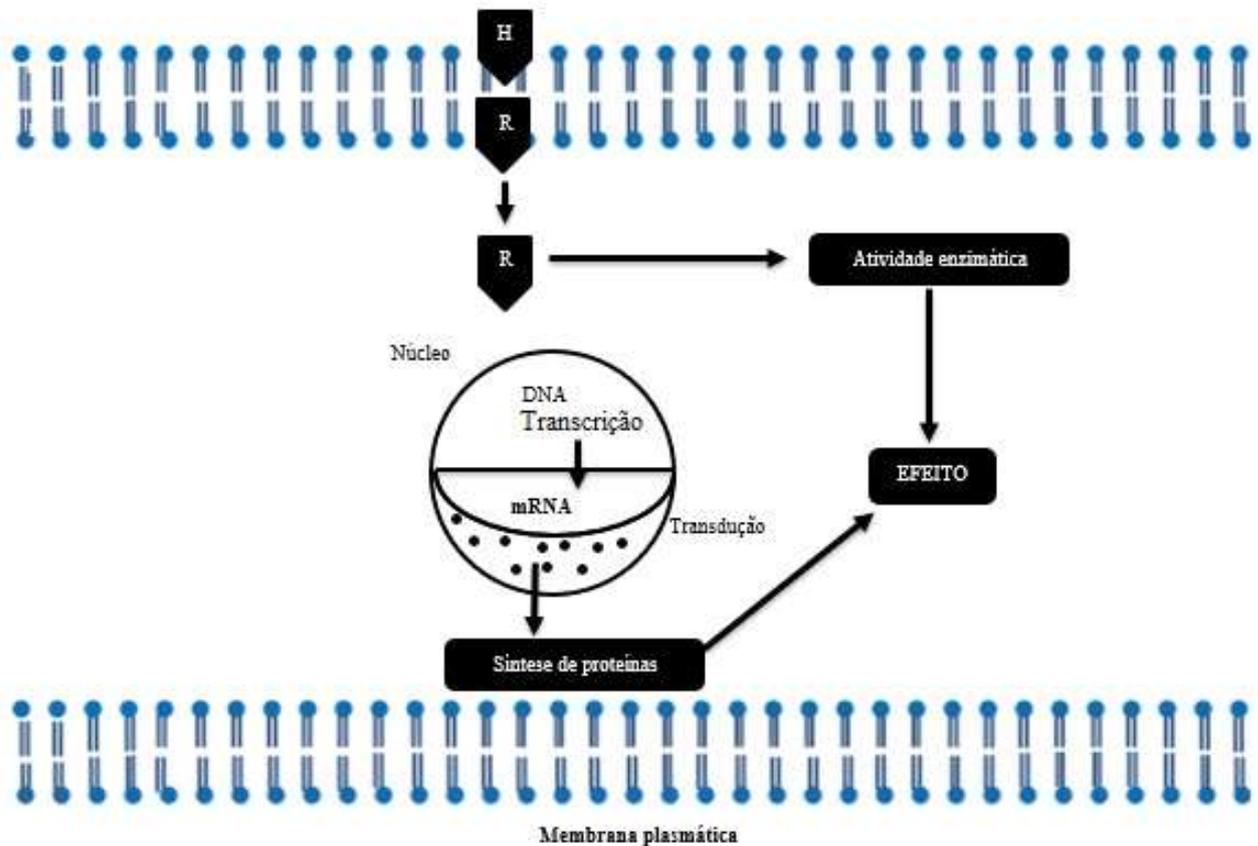


Figura 7 - Ação de um hormônio vegetal esteroide em plantas

Os brassinosteróides podem permear a membrana plasmática e fazer ligações com receptores (BR11), que a partir disso induz a duas diferentes rotas. Uma das rotas é responsável pela ativação de enzimas ligadas a resposta fisiológica no metabolismo. Já a outra via é determinante para a transcrição de genes que codificam o mRNA no núcleo, e quando trazido no retículo endoplasmático fornece a produção de enzimas e proteínas que tem caráter de ação fisiológica (COLL, 2006).

Em relação às respostas fisiológicas desses, somente a partir do final da década de 1970 houve estudos sobre os efeitos desses hormônios esteroides. Por meio da utilização de mutantes de *Arabidopsis* deficientes e insensíveis aos BRs foi possível demonstrar claramente que esses compostos são essenciais para alguns aspectos de crescimento e desenvolvimento das plantas. Esses mutantes manifestaram alterações fenotípicas importantes como esterilidade dos gametas masculinos, nanismo intenso, redução da dominância apical e alongação do hipocótilo (AZCÓN-BIETO; TALÓN, 2000).

Sabe-se que brassinosteróides agem de maneira sinérgica com auxinas no alongamento celular. Segundo pesquisas, o aumento da atividade de auxinas induzidas por brassinosteróides estão relacionadas com o aumento da sensibilidade de receptores auxínicos, aumento dos níveis de auxinas ativas devido a sua maior síntese, diminuição dos níveis de ABA e alteração no balanço de Ax/CK nos tecidos, no entanto, pouco ou nenhum efeito tem sido observado em condições de escuridão completa, sugerindo uma relação entre a ação dos BRs e a presença de luz (FAGAN et al., 2015).

Além do estímulo ao aumento da sensibilidade dos tecidos à auxina, o alongamento de células também está relacionado de maneira direta com a síntese da enzima xiloglucano endotransglicosilase (XET), que por sua vez, age no aumento da extensibilidade da parede celular em conjunto com outras enzimas como as expansinas, que são relacionadas ao afrouxamento das paredes celulares (TAIZ e MURPHY, 2017).

O alongamento celular não é o único efeito fisiológico observado em plantas, como o caso do afrouxamento das paredes celulares do hipocótilo observado em *Brassicaceae*. Os brassinosteróides também são estudados na promoção e biossíntese de etileno, crescimento e desenvolvimento de raízes, controle de insetos, síntese de ácidos nucleicos e proteínas, regulação na germinação, indução de resistência a fatores bióticos e abióticos, ativação de bombas de prótons, dentre outros efeitos.

Pesquisas com brassinosteróides e efeitos fisiológicos em plantas

BRs e estresse abiótico

Por meio de diversas pesquisas acerca dos efeitos hormonais em plantas, a atuação de brassinosteróides está se mostrando cada vez mais ampla. Os estresses abióticos ocasionados pela redução da disponibilidade de água, salinidade e temperatura, desencadeiam efeito em cascata nas vias metabólicas das plantas. Sabe-se que o ácido abscísico (ABA) é o principal hormônio vegetal regulador de estresse hídrico. Por sua vez, os BRs foram recentemente avaliados quanto a resposta à escassez de água, atuando de maneira dependente e independente da síntese de ABA (BANERJEE; ROYCHOUDHURY, 2018; PLANAS-RIVEROLA et al., 2019).

Li et al. (2012) analisaram a regulação do gene codificante de Quinases de Sinalização de Brassinosteróides (BSK5) em mutantes de *Arabidopsis thaliana* e observaram a atuação de ABA no fechamento estomático, resultando em maior tolerância ao estresse hídrico. De maneira similar, a interação de fitohormônios responsivos ao estresse abiótico, tais como ABA, ET, AS, AX, GB e poliaminas, foram alvos de diversos estudos (AHAMMED et al., 2015; RAO; DIXON, 2017).

O estresse ocasionado pela concentração de salinidade no solo acomete o crescimento e o desenvolvimento das plantas (VÁZQUEZ et al., 2019). O estresse osmótico em arroz (*Oryza sativa*), previamente estudado por diversos pesquisadores, provoca redução do crescimento das plantas e inativação de processos metabólicos. Um estudo conduzido através de aplicação foliar de 24-epibrassinolide (EBL) em mudas de arroz sob estresse osmótico foi responsável pela reversão de elevada porcentagem dos danos ocasionados por NaCl (GUERRERO et al., 2014).

Baixas temperaturas podem acarretar danos irreversíveis a produtividade de diversas culturas, através do congelamento do material celular e consequente perda de água (ZAYNAB et al., 2017). Uma avaliação de conteúdo proteômico, conduzida por Khan et al. (2019), demonstrou três proteínas diferencialmente expressas em plantas de tomateiro sob baixas temperaturas e tratadas com EBL e peróxido de hidrogênio (H₂O₂). A combinação de EBL e H₂O₂ elevou a quantidade de enzimas antioxidantes e de prolina, reduzindo a perda de água celular.

BRs e estresse biótico

As plantas desencadeiam dois tipos de respostas na presença do patógeno, sendo a imunidade induzida através da percepção de padrões moleculares associados ao patógeno (PAMPs) e a imunidade desencadeada por efetor (PTI) (DODDS et al., 2010; PADDER et al., 2019). Respostas satisfatórias de resistência ao ataque patogênico foram obtidas em arroz e tabaco quando submetidos a aplicação de brassinosteróides. O trabalho evidenciou a atuação de Brassinosteroid Insensitive 1-Associated Kinase (BAK1), regulado por padrões moleculares, na inibição do ataque ao hospedeiro (WANG et al., 2011).

Os patógenos podem ser classificados de acordo com o seu processo de infecção, tais como biotróficos, necrotróficos e hemibiotróficos. As pesquisas com BR no desencadeamento de respostas de imunidade têm sido avaliadas nos três tipos de classificações patogênicas (YU et al., 2018). O efeito de brassinosteróide ao combate de patógenos biotróficos foi alvo nos estudos conduzidos por Nakashita et al. (2013). Os pesquisadores observaram controle efetivo de agentes patogênicos. Diferentes dosagens de brassinolide foram avaliadas quanto a resposta a bactéria *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* e ao fungo *Oidium* sp., ambos patógenos etiológicos do tabaco.

A aplicação de BR pode auxiliar ou inibir o processo de infecção ocasionado por patógenos necrotróficos e hemibiotróficos (YU et al., 2018). A aplicação de epibrassinolideo em cevada reduziu 86% das perdas ocasionadas pelo patógeno *Fusarium culmorum*, demonstrando efetividade na inibição do processo infeccioso (ALI et al., 2013). No entanto, a aplicação de BR, no controle do patógeno hemibiotrófico *Meloidogyne graminicola*, auxiliou o desenvolvimento do patógeno em arroz (NAHAR et al., 2013).

Para o controle de insetos, os BR apresentam ação similar aos equidisteroides (hormônios de insetos) e assim competem com esses hormônios pelo sítio de ação, tornando-se uma molécula natural para controle desses (FAGAN et al; 2015). Outros estudos relataram a ação de defesa PTI e BIL1/BZR1, promovidos pela ligação de BR ao receptor, ao combate de tripes (MIYAJI et al., 2014).

BRs no crescimento e desenvolvimento do sistema radicular

O uso de análogos aos brassinosteróides na agricultura, com o objetivo de promover o crescimento e o desenvolvimento do sistema radicular foi alvo de estudo por Kim et al. (2000). Através de cromatografia gasosa e espectrometria de massas (MS), os pesquisadores fizeram o primeiro relato da atuação de brassinolídeos (BL) e interação com ácido indol-3-acético (AIA) no gravitropismo de raízes primárias de milho (*Zea mays*).

Posteriormente a comprovação da resposta gravitropica de raízes de milho ao BR, vários estudos foram conduzidos a fim de elucidar a atuação deste fitohormônio no crescimento e desenvolvimento radicular. Lee et al. (2015) estudaram as vias de sinalização mediadas por BZR1/BES1, promovidos pela ligação de BR ao receptor, e concluíram que os BR atuam no crescimento do meristema radicular e no desenvolvimento de raízes laterais.

O efeito de BL no alongamento das raízes sob diferentes concentrações de aplicação também foi alvo de estudo por Mussig et al. (2003). Os pesquisadores observaram relações inversas em que altas concentrações de BL atuam no menor alongamento radicular, enquanto baixas concentrações influenciam positivamente o alongamento. Estudos relacionados a transdução de sinal, homeostase, atuação no meristema radicular, alongação celular, formação de raízes laterais, controle de nodulação e

formação de micorrizas também foram realizados e auxiliam na compreensão dos mecanismos ativados por hormônios brassinosteróides no sistema radicular (WEI; LI, 2016).

Interação de brassinosteróides e outros hormônios vegetais

Sabe-se que o ET é fundamental no processo de amadurecimento dos frutos climatéricos. No entanto, em frutos não climatéricos o amadurecimento é influenciado pela interação de BR e ET, evidenciado por Ayub et al. 2018. Os pesquisadores analisaram a interação destes fitohormônios em morango (*Fragaria x ananassa* L.), em diferentes estádios de maturação, através da aplicação exógena de Ethephon e 24-epibrassinolídeo. Como resultado, observaram vias metabólicas condicionadas por ET, e desencadeando o amadurecimento dos frutos, juntamente com BR atuando em vias antioxidantes e proteção contra o estresse oxidativo. Em raízes, a aplicação de BR atua positivamente na produção de ACC-sintase e, conseqüentemente, de etileno (FAGAN et al., 2015).

Efeitos antagônicos entre BRs e outros hormônios vegetais também são analisados acerca do sistema radicular. Apesar de os brassinosteróides e auxinas apresentarem efeitos similares, nas raízes essas substâncias podem agir de maneira distinta: enquanto o AIA estimula, o BR apresenta um efeito inibitório sobre o crescimento desses órgãos (KERBAUY, 2012). Outro estudo antagônico foi conduzido através da identificação da funcionalidade de isoformas de peptídeos hormonais RALF (Rapid Alkalinization Factor). O estudo conduzido em *Arabidopsis* permitiu analisar o efeito adverso entre aplicação exógena de BL e superexpressão da isoforma AtRALF23 (SRIVASTAVA et al., 2009).

COMENTÁRIOS

Diante dos diversos estudos aqui apresentados, fica clara a importância dos brassinosteroides como substâncias que podem promover o crescimento vegetal e promover resiliência ou resistência em diferentes condições de estresses em plantas. As interações com outros hormônios, em especial a promoção e biossíntese de etileno, além de efeitos semelhantes às auxinas que devem ser amplamente estudadas e discutidas em futuras pesquisas, objetivando, dentre outros, o conhecimento das similaridades e distinções em relação ao metabolismo e aos efeitos fisiológicos em plantas.

REFERÊNCIAS

- AHAMMED, G.J.; XIA, X.J.; LI, X.; SHI, K.; YU, J.Q.; AND ZHOU, Y.H. Role of brassinosteroid in plant adaptation to abiotic stresses and its interplay with other hormones. **Current Protein Peptide Science**, Netherlands x, v.16, n.5, p.462–473, 2015.
- ALI, S.S.; KUMAR, G.B.S.; KHAN, M.; DOOHAN, F.M. Brassinosteroid enhances resistance to *Fusarium* diseases of barley. **Phytopathology**, Eagan, v.103, n.12, p.1260-126, 2013.
- ARTECA, R.N. **Plant growth substances: principles and applications**. New York: Chapman e Hall, 1996. 332p.

AYUB, R.A.; REIS, L.; LOPES, P.Z.; BOSETTO, L. Ethylene and brassinosteroid effect on strawberry ripening after field spray. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v.40, n.3, p. e-544, 2018.

AZCÓN-BIETO, J.; M. TALÓN. **Fundamentos de fisiologia vegetal**. Madrid: McGraw-Hill, 2000. 517p.

BANERJEE, A.; ROYCHOUDHURY, A. Interactions of brassinosteroids with major phytohormones: antagonistic effects. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.37, n.4, p. 1025-1032, 2018.

BISHOP, G.J.; KONCZ, C. Brassinosteroids and plant steroid hormone signaling. **The Plant Cell**, Los Angeles, v.14, n.1, p.97-110, 2002.

CASTRO, H.F.; PEREIRA, E.B.; ANDERSON, W.A. Production of terpene ester by lipase in non-conventional media. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, São Paulo v.7, n.4 p.1-6, 1996.

CLOUSE, S.D. The molecular intersection of brassinosteroids-regulated growth and flowering in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.105, n.21, p.7345-7346, 2008.

COLL, D.M. Novedades acerca del mecanismo de reconocimiento y transducción de la señal brassinosteroides. **Revista CENIC Ciências Biológicas**, Havana, v.37, n.2, p.67-72, 2006.

DODDS, P.N.; RATHJEN, J. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. **Nature Reviews Genetics**, Londres, v.11 n.8, p.11:539-548, 2010.

FAGAN, E.B.; ONO, E.O.; RODRIGUES, J.D.; CHALFUN JUNIOR, A.; DOURADO NETO, D. **Fisiologia Vegetal: Reguladores Vegetais**. São Paulo: Andrei, 2015. 300p.

GUERRERO, Y.R.; GONZÁLEZ, L.M.; DELL'AMICO, J.; NÚÑEZ, M.; PIETERS, A.J. Reversion of deleterious effects of salt stress by activation of ROS detoxifying enzymes via foliar application of 24-epibrassinolide in rice seedlings. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, Campinas, v.27, n.1, p.31-40, 2014.

JIANG, J.; ZHANG, C.; WANG, X. Ligand perception, activation, and early signaling of plant steroid receptor brassinosteroid insensitive 1. **Journal of Integrative Plant Biology**, Pequim, v.55, n.12, p.1198-1211, 2013.

KERBAUY, G.B. **Fisiologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan Ltda, 2012.

KHAN, T.A.; YUSUF, M.; AHMAD, A.; BASHIR, Z.; SAEED, T.; FARIDUDDIN, Q.; HAYAT, S.; MOCK, H.P.; WU, T. Proteomic and physiological assessment of stress sensitive and tolerant variety of tomato treated with brassinosteroid and hydrogen peroxide under low-temperature stress. **Food Chemistry**, Barking, v.289, n.1, p.500-511, 2019.

KIM, S.K.; CHANG, S.C.; LEE, E.J.; CHUNG, W.S.; KIM, Y.S.; HWANG, S.; LEE, J.S. Involvement of Brassinosteroids in the Gravitropic Response of Primary Root of Maize. **Plant Physiology**, Lancaster, v.123, n.3, p.997-1004, 2000.

LEE, H.S.; KIM, Y.; PHAM, G.; KIM, J.W.; SONG, J.H.; LEE, Y.; HWANG, Y.S.; ROUX, S.J.; KIM, S.H. Brassinazole resistant 1 (BZR1)-dependent brassinosteroid signalling pathway leads to ectopic activation of quiescent cell division and suppresses columella stem cell differentiation. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v.66, n.15, p.4835-4849, 2015.

LI, Z.; XU, Z.; HE, G.; YANG, G.; CHEN, M.; LI, L.; MA, Y. A mutation in *Arabidopsis* BSK5 encoding a brassinosteroid-signaling kinase protein affects responses to salinity and abscisic acid. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, New York, v.426, n.4, p.522-527, 2012.

MIYAJI, T.; YAMAGAMI, A.; KUME, N.; SAKUTA, M.; OSADA, H.; ASAMI, T.; ARIMOTO, Y.; NAKANO, T. Brassinosteroid-related transcription factor BIL1/BZR1 increases plant resistance to insect feeding. **Bioscience Biotechnology and Biochemistry**, Tóquio v.78, n.6, p. 960–968, 2014.

MUSSIG, C.; SHIN, G.; ALTMANN, T. Brassinosteroids promote root growth in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Lancaster v.133, n.3, p.1261-1271, 2003.

NAHAR, K.; KYNDT, T.; HAUSE, B.; HÖFTE, M.; GHEYSEN, G. Brassinosteroid suppress rice defense against root-knot nematodes through antagonism with the jasmonate pathway. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Eagan, v.26, n.1, p.106-115, 2013.

NAKASHITA, H.; YASUDA, M.; NITTA, T.; ASAMI, T.; FUJIOKA, S.; ARAI, Y.; SEKIMATA, K.; TAKATSUTO, S.; YAMAGUCHI, I.; YOSHIDA, S. Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistant in tobacco and rice. **The Plant Journal**, Oxford, v.33, n.5, p.887-898, 2003.

PADDER, B.A.; BHAT, N.N.; SHAH, M.D.; SHIKARI, A.B.; AWALE, H.E.; KELLY, J.D. Temporal expression of candidate genes at the *Co-1* locus and their interaction with other defense related genes in common bean. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, X, v.108, n.1, p.101424, 2019.

PLANAS-RIVEROLA, A.; GUPTA, A.; BETEGÓN-PUTZE, I.; BOSCH, N.; IBAÑES, M.; CAÑO-DELGADO, A.I. Brassinosteroid signaling in plant development and adaptation to stress. **The Company of Biologists**, Cambridge, v.146, n.5, p.1-11, 2019.

RAO, X.; DIXON, R.A. Brassinosteroid mediated cell wall remodeling in grasses under abiotic Stress. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v.8, n.1, p.806, 2017.

RODRIGUEZ, J.D.; RODRIGUEZ, L.F.O.; WEBER, R. Biorreguladores em hortaliças e frutas. **Campo & Negócio**, x, v. n. p.37-43, 2015.

SRIVASTAVA, R.; LIU, J.; GUO, H.; YIN, Y.; HOWELL, S.H. Regulation and processing of a plant peptide hormone, *AtRALF23*, in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, Oxford, v.59, n.6, p.930-939, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artemed, 2013. 954p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888p.

VÁZQUEZ, M.N.; GUERRERO, Y.R.; LA NOVAL, W.T.; GONZÁLEZ, L.M.; ZULLO, M.A.T. Advances on exogenous applications of brassinosteroids and their analogs to enhance plant tolerance to salinity: A review. **Australian Journal of Crop Science**, Lismore, v.13, n.1, p.115-121, 2019.

WANG, Z.Y. Brassinosteroid modulate plant immunity at multiple levels. **Proceedings of the National Academy of Science**, Washington, v.109, n.1, p.7-8, 2012.

WEI, Z.; LI, J. Brassinosteroid regulate root growth, development, and symbiosis. **Molecular Plant**, Shanghai, v.9, n.1, p.86-100, 2016.

XIA, X.J.; HUANG, L.F.; ZHOU, Y.H.; MAO, W.H.; SHI, K.; WU, J.X.; ASAMI, T.; CHEN, Z.X.; YU, J.Q. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of Rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus*. **Planta**, Bonn, v.230, n.6, p.1185-1196, 2009.

YU, M.H.; ZHAO, Z.Z.; HE, J.X. Brassinosteroid signaling in plant-microbe interactions. **International Journal of Molecular Sciences**, Basileia, v.19, n.12, p.2-15, 2018.

ZAYNAB, M.; KANWAL, S.; FURQAN, M.; ISLAM, W.; NOMAN, A.; ALI, G.M.; REHMAN, N.; ZAFAR, S.; SUGHRA, K.; JAHANZAB, M. Proteomic approach to address low seed germination in *Cyclobalanopsis gilva*. **Biotechnology Letters**, X, v.39, n.10, p.1441-1451, 2017.

ZULLO, M.A.T.; ADAM, G. Brassinosteroid phytohormones-structure, bioactivity and applications. **Brazilian Journal Plant Physiology**. Londrina, v.14, n.3, p.143-181, 2002.

Recebido: 16 de julho de 2020
Aceito: 30 de setembro de 2021



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.