

7. Crescimento e Desenvolvimento Vegetal

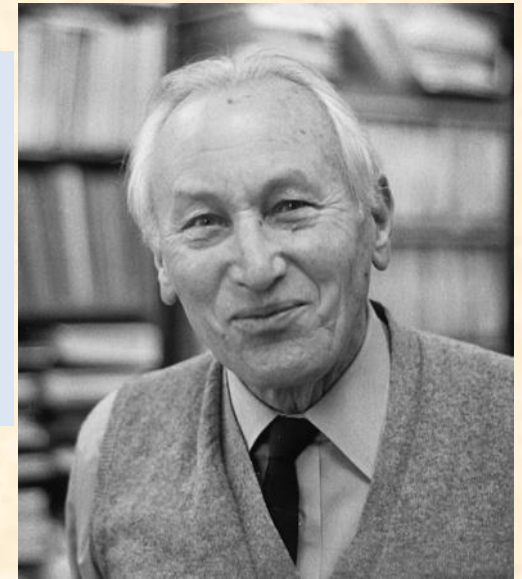
O que são os fitormônios?



Frits Went, 1903-1990

“.... hormônios são caracterizados pela propriedade de servirem como mensageiros químicos, pelos quais a atividade de certos órgãos é coordenada com a dos outros”

-*Frits Went and Kenneth Thimann, 1937*



Kenneth Thimann, 1904-1997

O que são Fitormônios?

Substâncias naturais, produzidas em baixas concentrações e que atuam no local onde foram sintetizadas e à distância, apresentando um amplo espectro de atividades biológicas.

Reguladores de Crescimento:

Substâncias sintéticas com atividades biológicas análogas às dos fitormônios, com atuação em baixas concentrações, nos locais onde foram aplicadas e à distância.

Síntese
(anabolismo)

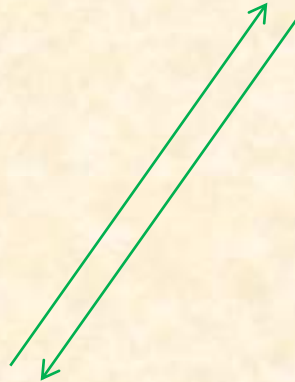
Ligação
(conjugação)

**Equilíbrio Dinâmico da
Concentração
Hormonal**

Compartimentação
(armazenamento)

Compartimentação
(armazenamento)

Degradação
(catabolismo)



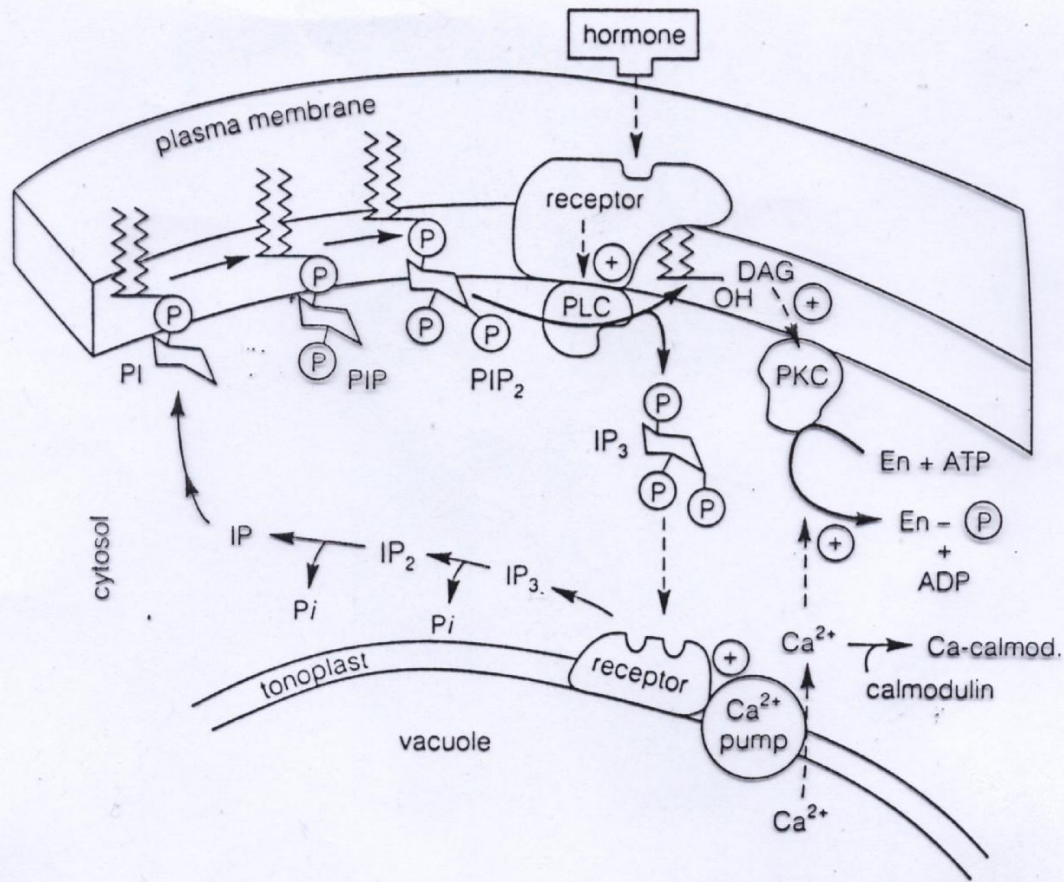
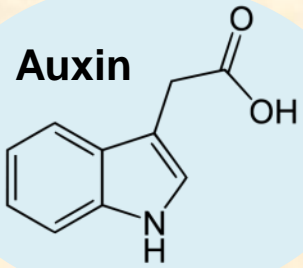


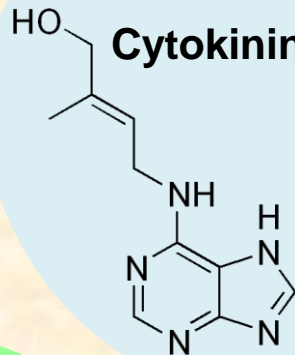
Figure 17-2 Model for initial hormone transduction at the plasma membrane. Binding of a hormone to its receptor causes activation (+) of nearby phospholipase c (PLC). PLC hydrolyzes a membrane lipid, phosphatidylinositol-4,5-bisphosphate (PIP₂) to release inositol-1,4,5-trisphosphate (IP₃) and a diacylglycerol (DAG). IP₃ moves to the tonoplast in plant cells, where it combines with a receptor that activates (+) a Ca²⁺ pump or transporter that moves Ca²⁺ from the vacuole to the cytosol. DAG, which remains membrane-bound, activates protein kinase c (PKC). PKC is also activated by Ca²⁺ released from the vacuole, so various enzymes become phosphorylated by PKC. Calcium also activates other protein kinases and other enzymes, when free or bound with calmodulin. IP₃ loses phosphates by hydrolysis to form IP₂ and IP, which is then converted back to phosphatidylinositol (PI) and other phosphoinositide lipids (PIP and PIP₂) in the plasma membrane. (Modified from various sources.)

Fitormônios – clássicos e novos

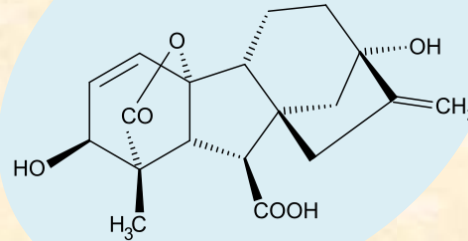
Auxin



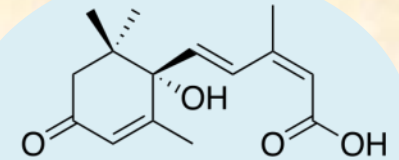
Cytokinins



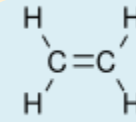
Gibberellins



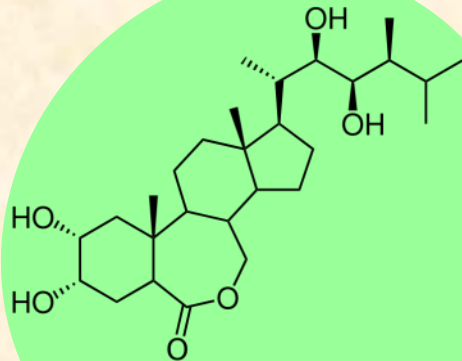
Absciscic Acid



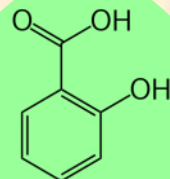
Ethylene



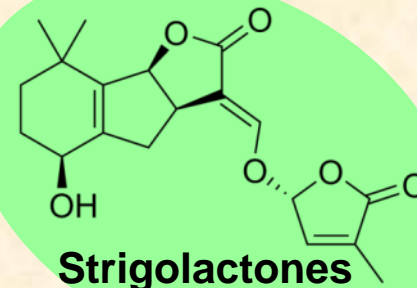
Brassinosteroids



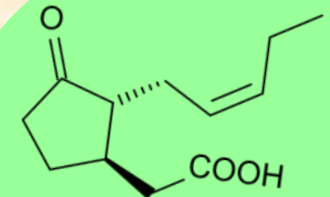
Salicylates



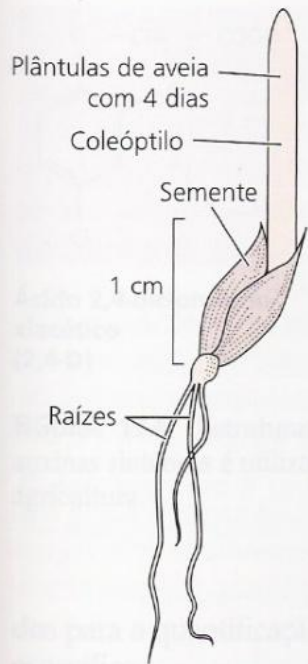
Strigolactones



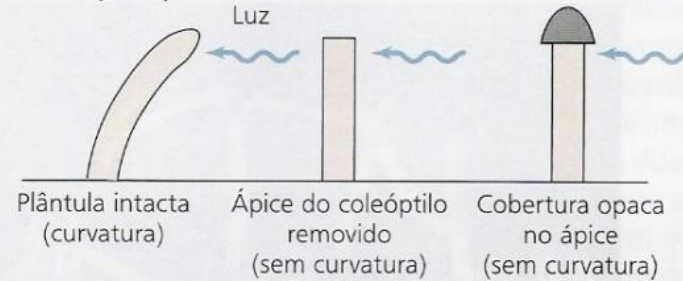
Jasmonates



Auxinas:

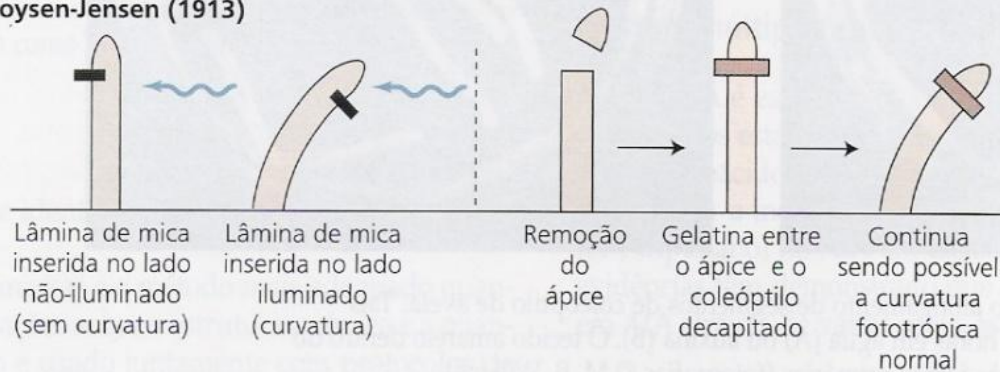


Darwin (1880)



A partir dos experimentos de fototropismo em coleóptilos, Darwin concluiu, em 1880, que um estímulo de crescimento é produzido no ápice do coleóptilo e transmitido para a zona de crescimento.

Boysen-Jensen (1913)



Em 1913, P. Boysen-Jensen descobriu que o estímulo do crescimento passava pela gelatina, mas não através de barreiras impermeáveis à água, como a mica.

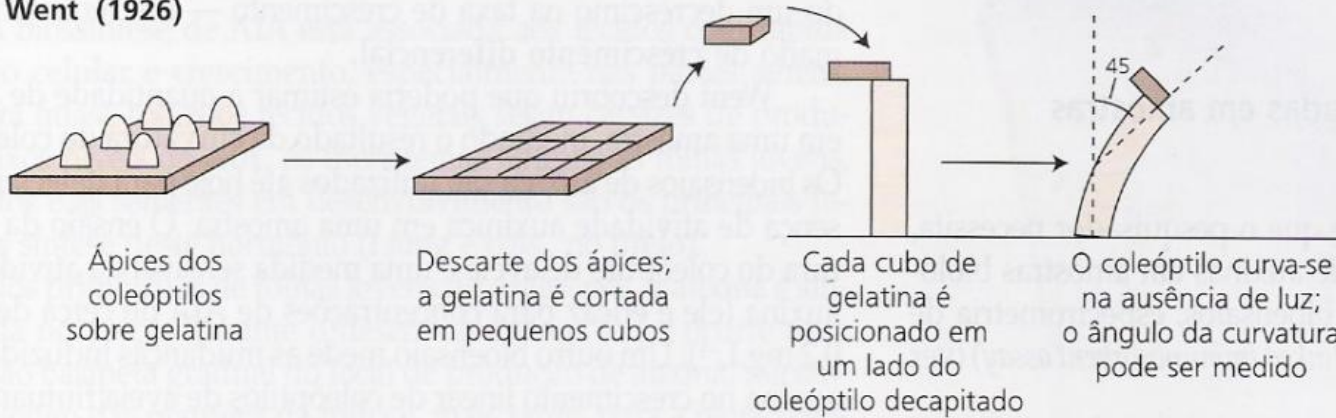
Paál (1919)



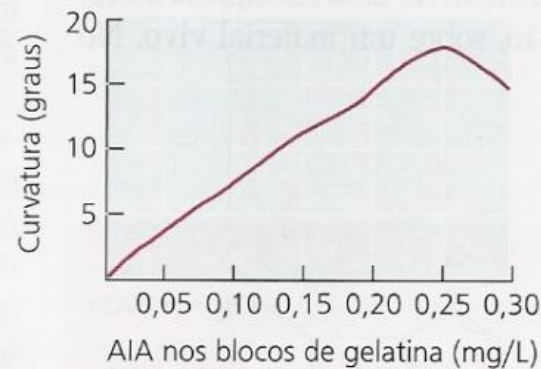
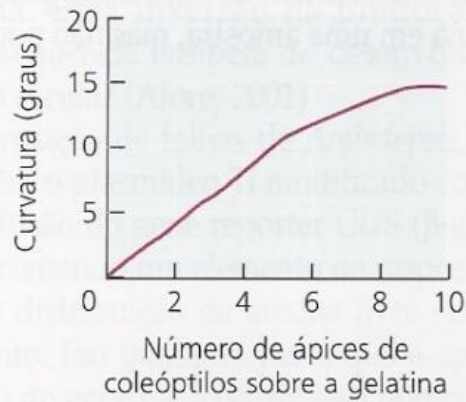
Em 1919, A. Paál forneceu evidências de que o estímulo promotor de crescimento produzido no ápice do coleóptilo era de natureza química.

Auxinas:

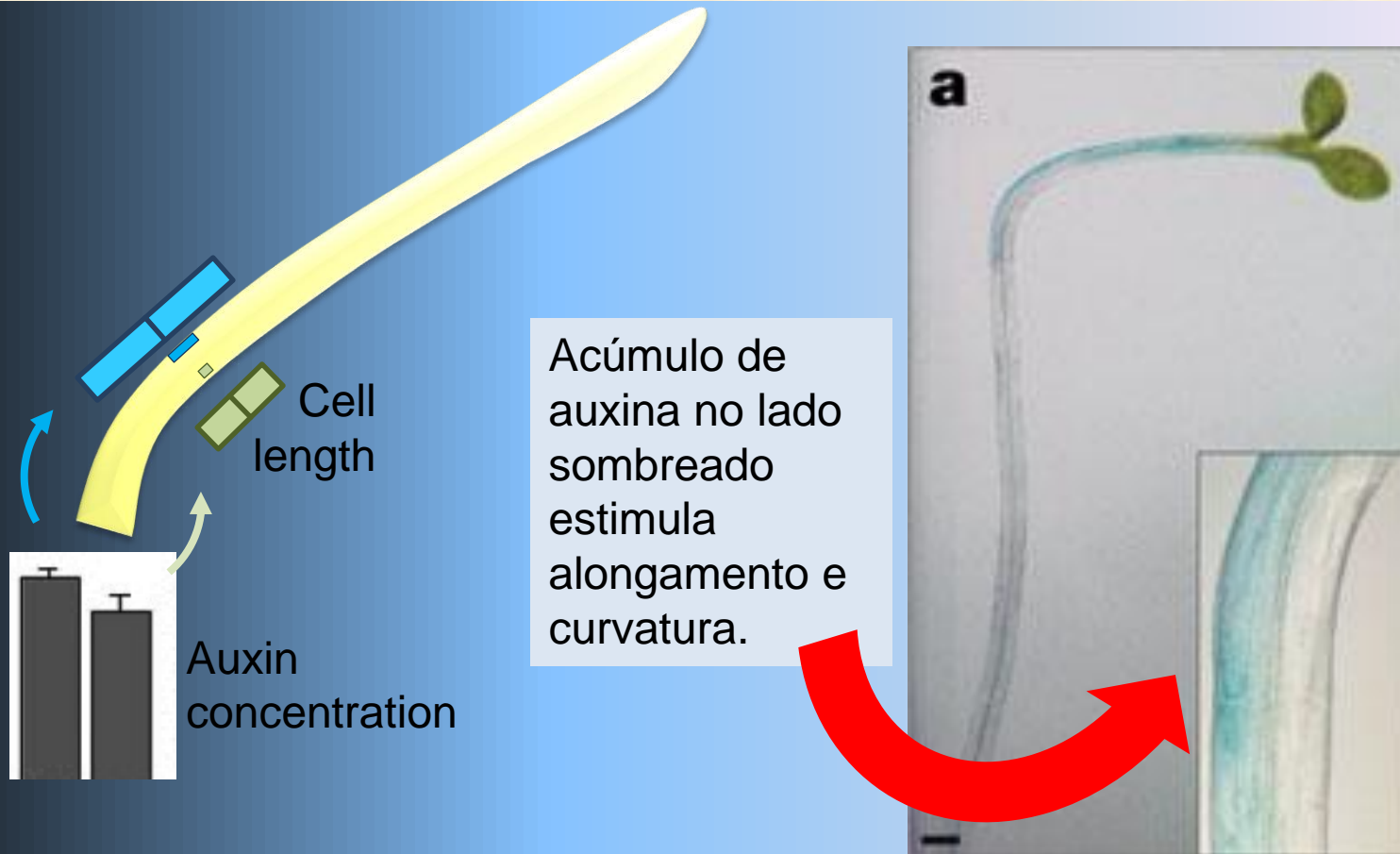
Went (1926)



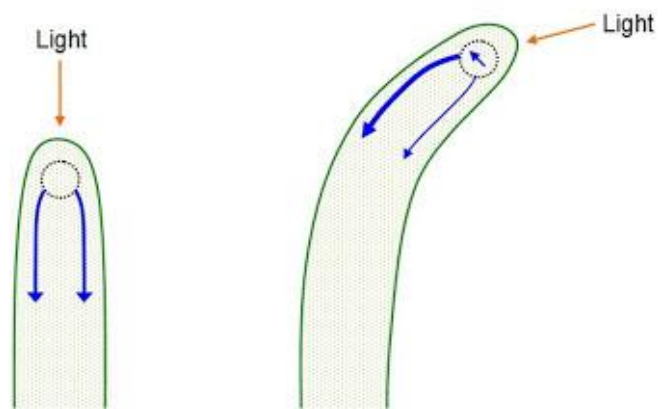
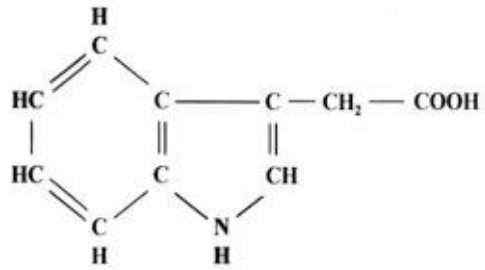
Em 1926, F.W. Went demonstrou que a substância ativa em promover o crescimento pode se difundir em cubos de gelatina. Ele descobriu, ainda, um ensaio de curvatura de coleótilo para análise quantitativa de auxina.



Crescimento celular diferencial é resultado do movimento de auxina para o lado sombreado



AUXINA
Ácido indolacético



Biossíntese de AIA

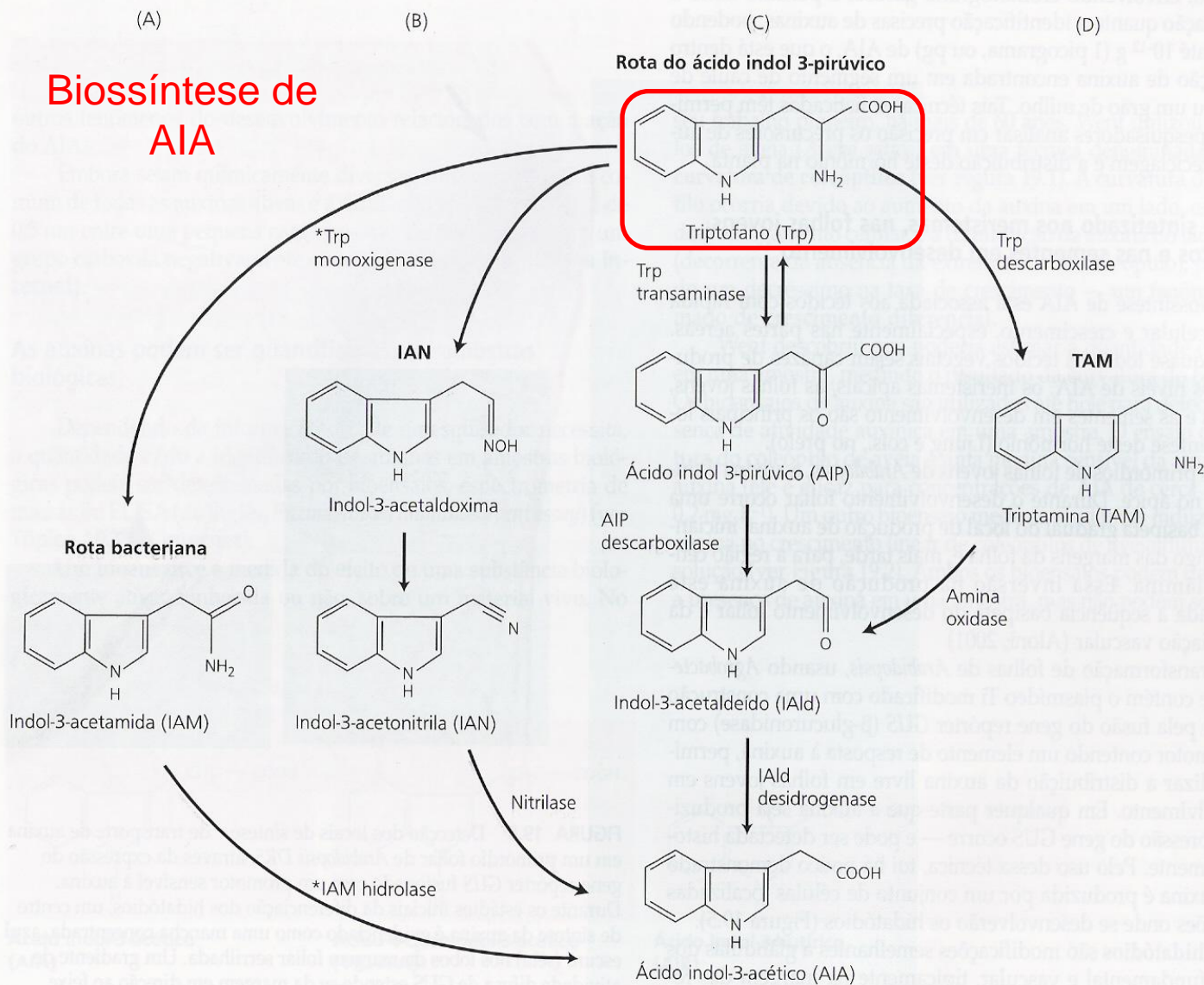


FIGURA 19.6 Rotas de biossíntese de AIA dependentes do triptofano em vegetais e bactérias. As enzimas que estão presentes somente em bactérias estão marcadas com um asterisco (Bartel, 1997).

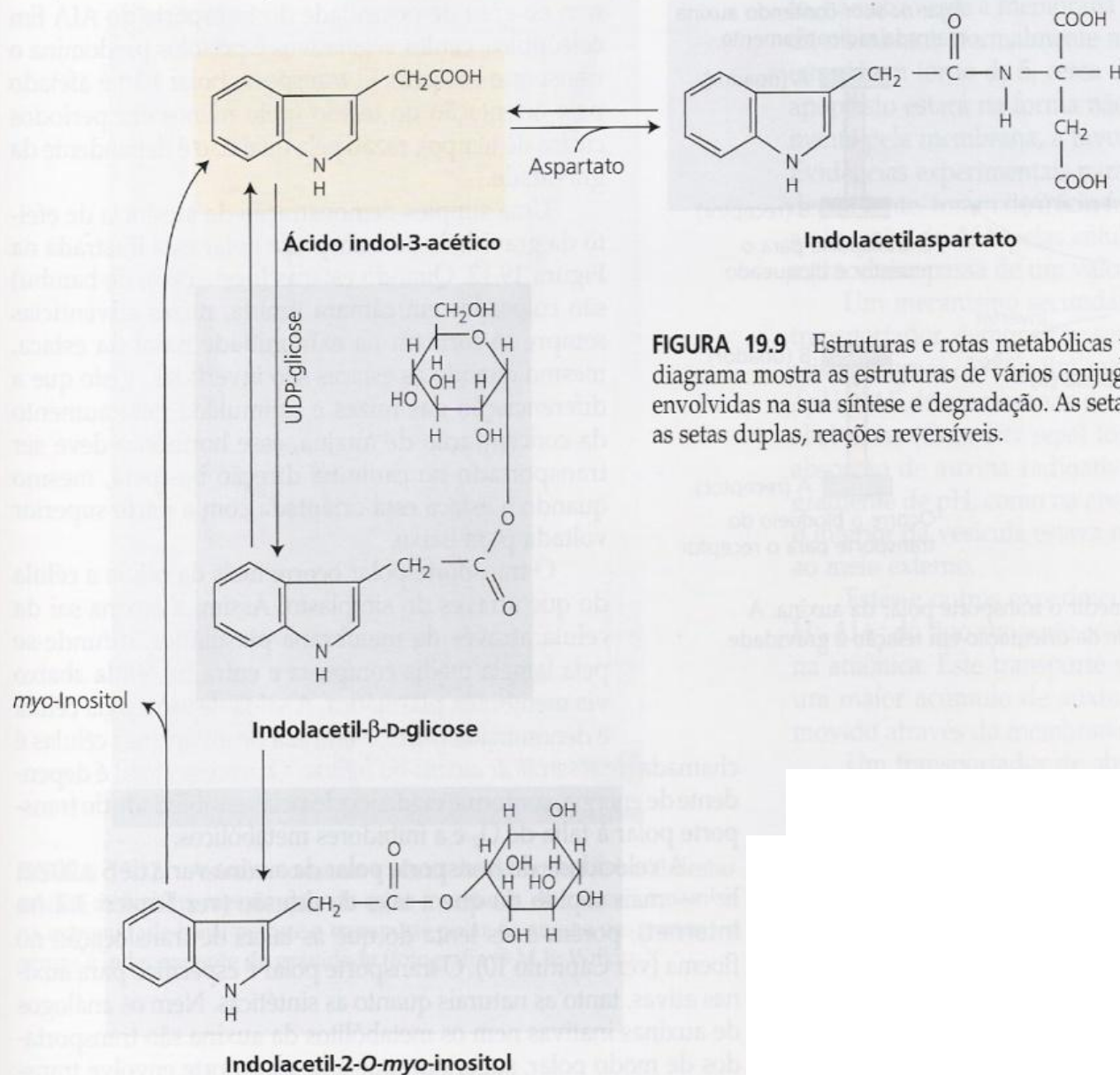
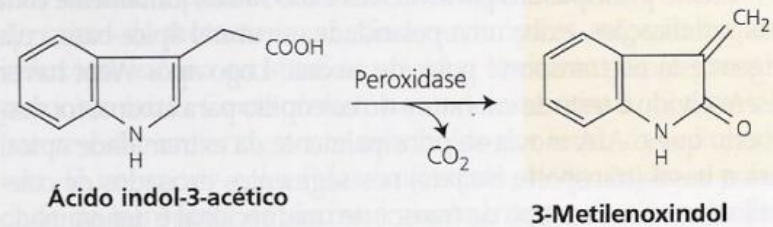


FIGURA 19.9 Estruturas e rotas metabólicas propostas para auxinas conjugadas. O diagrama mostra as estruturas de vários conjugados de AIA e as rotas metabólicas envolvidas na sua síntese e degradação. As setas simples indicam rotas irreversíveis; as setas duplas, reações reversíveis.

(A) Descarboxilação: uma rota secundária



(B) Rotas não-descarboxilativas

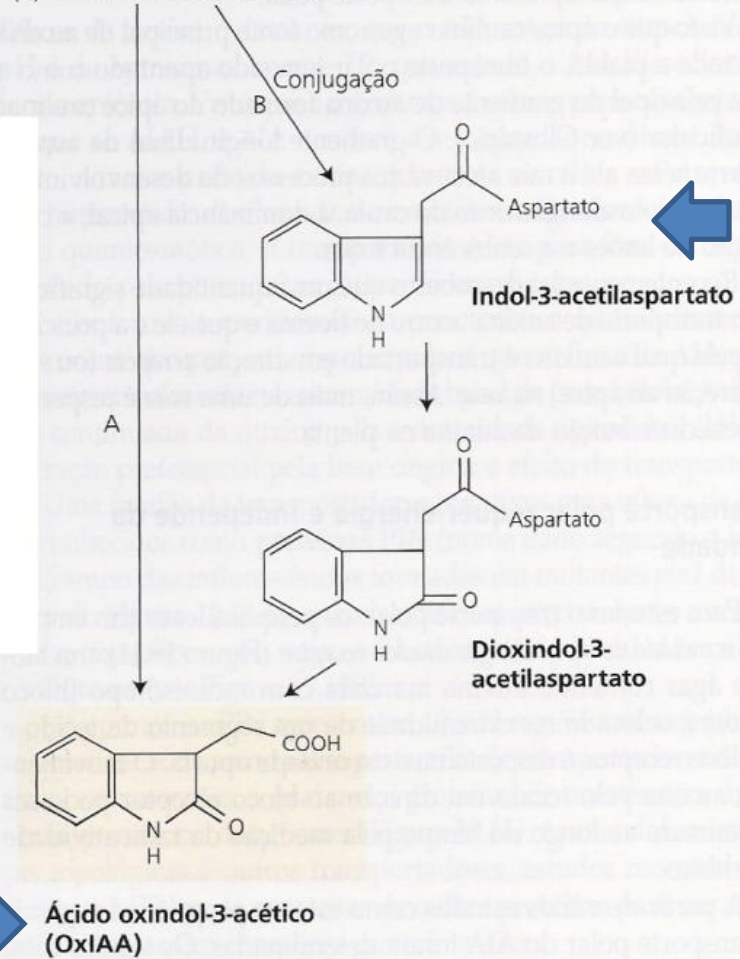


FIGURA 19.10 Biodegradação de AIA. (A) A rota de peroxidase (via de descarboxilação) exerce um papel relativamente secundário. (B) As duas rotas de oxidação que não envolvem descarboxilação do AIA, A e B, são as vias metabólicas mais comuns.

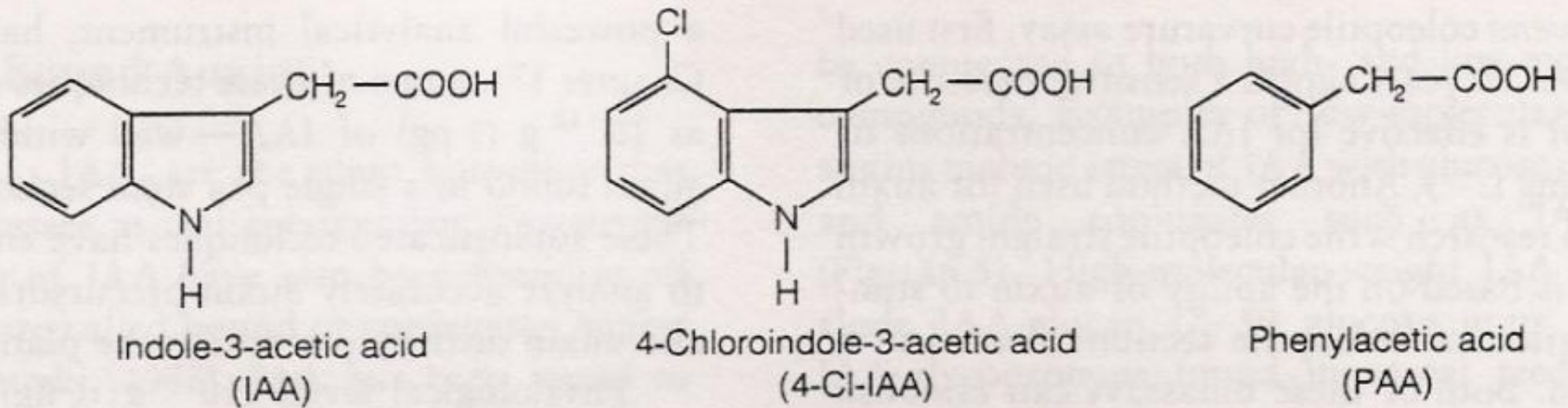
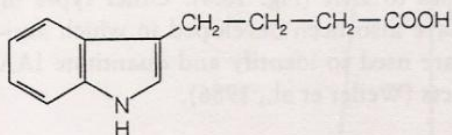
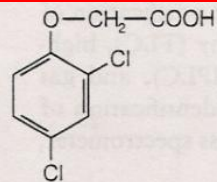


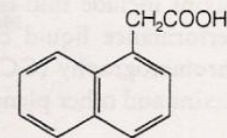
FIGURE 16.2. Structure of some natural auxins. Although indole-3-acetic acid (IAA) occurs in all plants, there are other substances in plants that have auxin activity. Pea plants, for example, contain 4-chloroindole-3-acetic acid. Other compounds that are not indoles, such as phenylacetic acid, also possess auxin activity. It is not clear what roles, if any, these other natural auxins play in plant development.



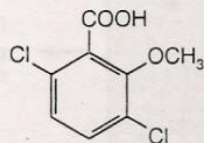
Indole-3-butyric acid (IBA)



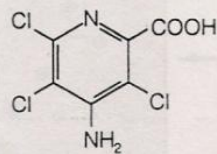
2,4-Dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)



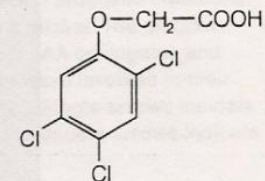
α -Naphthalene acetic acid (α -NAA)



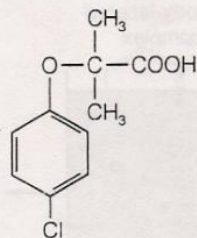
2-Methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid (dicamba)



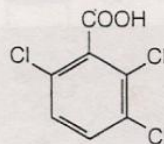
4-Amino-3,5,6-trichloropicolinic acid (tordon or picloram)



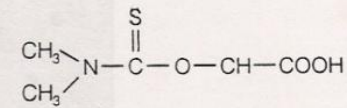
2,4,5-Trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T)



α -(*p*-Chlorophenoxy) isobutyric acid (PCIB, an antiauxin)

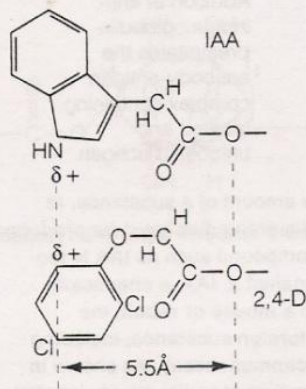


2,3,6-Trichlorobenzoic acid



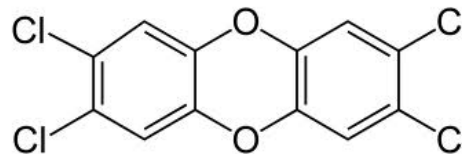
N,N-Dimethylethylthiocarbamate

(a)



(b)

FIGURE 16.3. (a) Structure of some synthetic auxins. Most of these synthetic auxins are used as herbicides in horticulture and agriculture. The most widely used are probably 2,4,5-T and 2,4-D, which are not subject to breakdown by the plant and are very stable. They are very effective at low concentrations on broad-leaved plants. (b) The dissociated forms of IAA and 2,4-D showing the negative charge on the carboxyl and the fractional positive charge on the ring, separated by a distance of 5.5 Å.



2,3,7,8-tetrachlorodibenzo-p-dioxina
TCDD

The Rainbow Herbicides:

Are a group of chemicals used by the United States military in Southeast Asia during the Vietnam War.

The Agents used in southeast Asia, their active ingredients and years used were as follow:

- Agent Pink (60% - 40% n-Butyl: isobutyl ester of 2,4,5-T) used in 1961, 1965
- Agent Green (n-Butyl ester 2,4,5-T) unclear when used but believed to be at the same time as Pink
- Agent Purple (50% n-Butyl ester 2,4-D, 30% n-Butyl ester 2,4,5-T, 20% isobutyl ester 2,4,5-T) used from 1962 – 1965
- Agent Blue (Cacodylic acid and sodium Cacodylate) used from 1962 - 1971 (in powder and water solution)
- Agent White (acid weight basis:21.2% tri-isopropanolamine salts of 2,4-D and 5.7% picloram) used from 1966 – 1971
- Agent Orange (50% n-Butyl ester 2,4-D and 50% n-Butyl ester 2,4,5-T) used from 1965 – 1970
- Agent Orange II (50% butyl ester 2,4-D and 50% isooctyl ester 2,4,5-T) after 1969

In addition to testing and using the herbicides in Vietnam, Laos and Cambodia, the US military also tested the "Rainbow Herbicides" and many other chemical defoliants and herbicides in the US, Canada, Puerto Rico, Korea, India, Okinawa, and Thailand from the mid 1940s to the late 1960s.

“Agente Laranja” é o nome de código para um dos herbicidas e desfolhantes usados pelos militares dos EUA como parte de seu programa de guerra herbicida, a Operação Ranch Hand (rancheiro; vaqueiro), durante a Guerra do Vietnã 1961-1971. Foi dado o seu nome a partir da cor dos barris de 208 litros com listras laranja que foi enviado, e foi de longe o mais utilizado dos chamados "Herbicidas da operação arco-íris". A mistura 50:50 de 2,4,5-T e 2,4-D foi fabricada para o Departamento de Defesa dos EUA, principalmente pela Monsanto e Dow Chemical. O 2,4,5-T usado para produzir o agente laranja, foi descoberto mais tarde, a ser contaminados com 2,3,7,8-Tetraclorodibenzodioxina, um composto de dioxina extremamente tóxico. Vietnã estima que 400 mil pessoas foram mortas ou mutiladas e 500 mil crianças nascidas com defeitos congênitos.

Durante a Guerra do Vietnã, entre 1962 e 1971, o exército dos Estados Unidos pulverizou quase 20 milhões de galões (80 milhões l) de herbicidas e desfolhantes no Vietnã, Laos e partes do leste do Camboja, como parte da Operação Ranch Hand. O objetivo do programa era desfolhar as terras florestadas e rural, privando guerrilheiros de cobertura. Outro objetivo era induzir o projeto de urbanização forçada, destruindo a capacidade dos camponeses para se sustentar no campo, e forçando-os a fugir para as cidades dominadas por norte-americanos, privando as guerrilhas de sua base de apoio rural e Abastecimento.

Os EUA começaram a atingir as culturas alimentares em outubro de 1962, usando principalmente Agente azul. Em 1965, 42 por cento de toda a pulverização de herbicida foi dedicada à produção de alimentos. Taxas de migração rural-urbana aumentou dramaticamente no Vietnã do Sul, como camponeses escaparam da destruição e da fome no campo, fugindo para as cidades norte-dominadas. A população urbana no Vietnã do Sul quase triplicou: de 2,8 milhões de pessoas em 1958, para 8.000.000 em 1971. O rápido fluxo de pessoas levou a uma urbanização acelerada e descontrolada; um número estimado de 1,5 milhões de pessoas viviam em favelas de Saigon. Registros da Força Aérea dos Estados Unidos mostram que pelo menos 6.542 missões de pulverização ocorreram ao longo da Operação Ranch Hand. Por volta de 1971, 12 por cento da área total do Sul Vietnã havia sido pulverizada com produtos químicos desfolhadores, a uma concentração média de 13 vezes a taxa de aplicação recomendada USDA para uso doméstico. No Vietnã do Sul, estim-se que cerca de 10 milhões de hectares de terras agrícolas foram destruídas. Em algumas áreas as concentrações de TCDD no solo e na água é centenas de vezes maior do que os níveis considerados "seguros" pela Agência de Proteção Ambiental dos EUA. No geral, mais de 20% das florestas do Vietnã do Sul foram pulverizadas pelo menos uma vez ao longo de um período de nove anos.

Aplicação do Agente Laranja no Vietnã

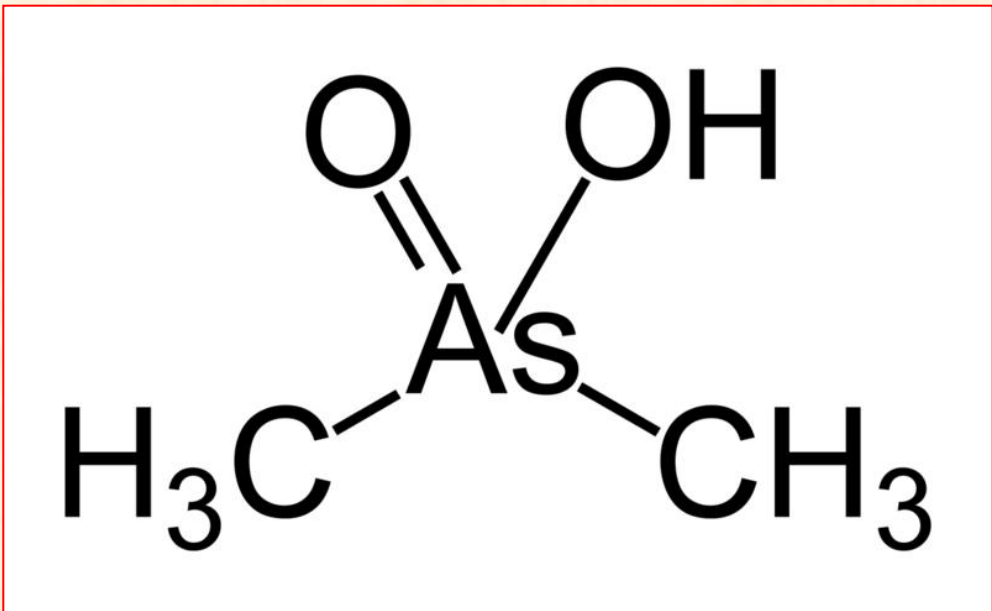


Aplicação do Agente Laranja no Vietnã



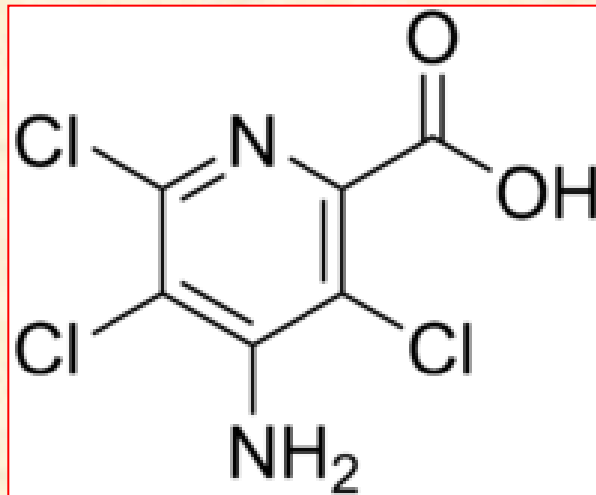
Aplicação do Agente Laranja no Vietnã





Agent Blue; $(\text{CH}_3)_2\text{AsO}\cdot\text{OH}$, obtained by the oxidation of cacodyl, and having the properties of an exceedingly stable acid; is one of the "rainbow herbicides" that is known for its use by the United States during the Vietnam War.

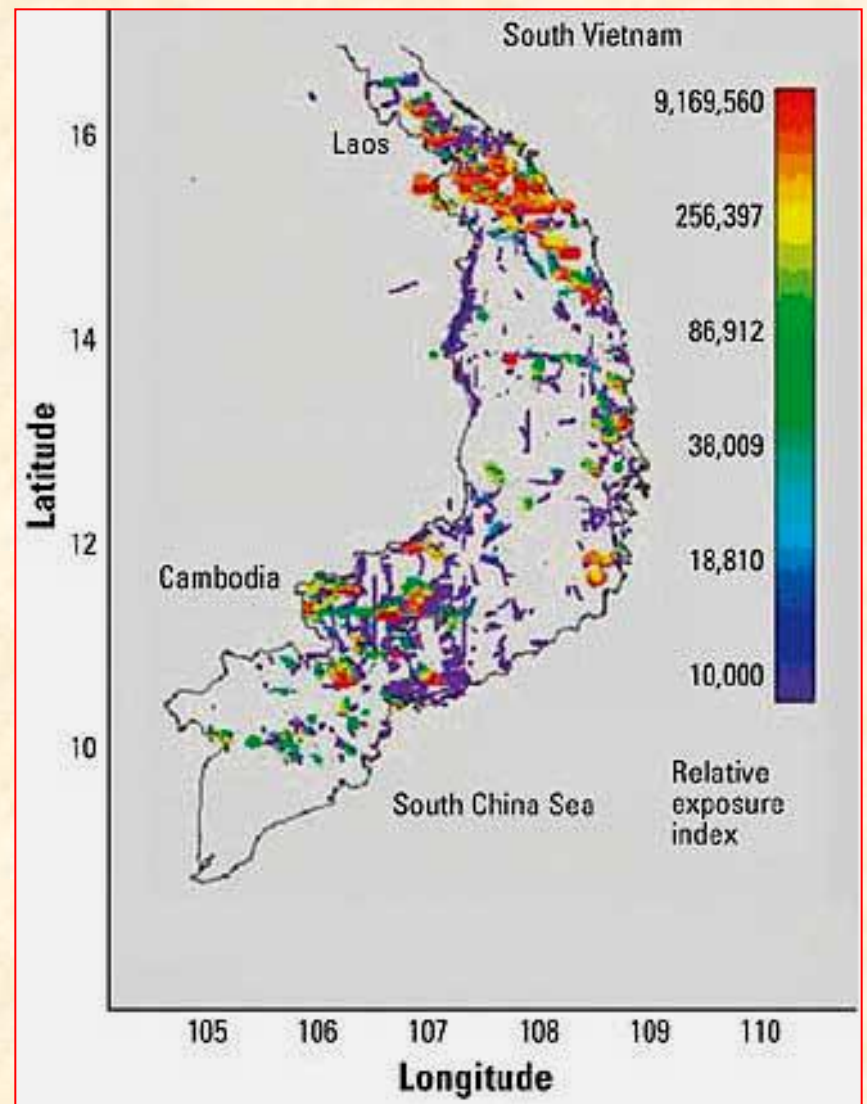
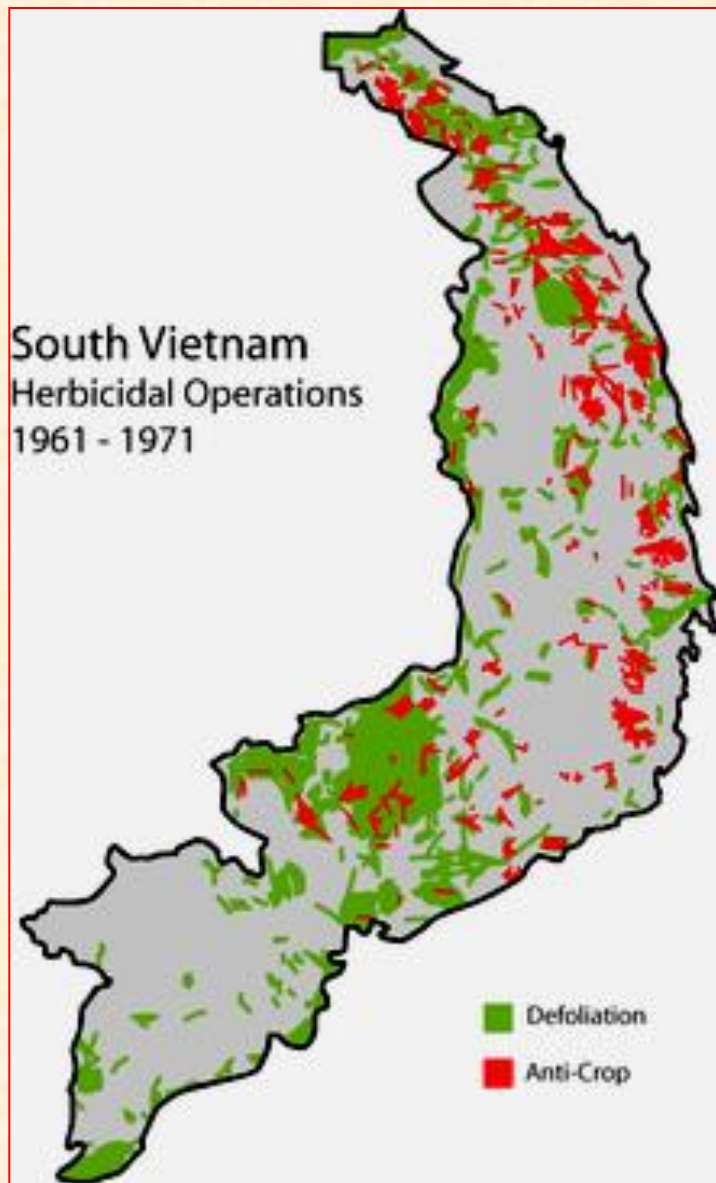
Agent Blue is chemically unrelated to the more infamous Agent Orange and other herbicides used during the war.



Picloram

Agent White: is the code name for a powerful herbicide and defoliant used by the U.S. military in its Herbicidal warfare program during the Vietnam War. The name comes from the white stripe painted on the barrels to identify the contents. It was one of the so-called "rainbow herbicides" that included the more infamous Agent Orange.

Agent White is a 4:1 mixture of 2,4-D and Picloram (also known as Tordon 101). Unlike the more infamous Agent Orange, Agent White did not contain dioxin, which was a contaminant in the defoliants that included 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T). However, it appears the Picloram was contaminated with hexachlorobenzene (HCB) and nitrosamines, both known carcinogens.



Unfinished Business

Agent Orange in Vietnam

From March 3 to 7, 2002, an international conference of predominantly American and Vietnamese scientists gathered in Hanoi under the auspices of the National Institute of Environmental Health Sciences (NIEHS, part of NIH) and its Vietnamese counterpart organization to examine the environmental and public health consequences of the massive use of Agent Orange during the Vietnam War. I was asked to join the American delegation, and at the end of the conference, also served as co-chairman with Vo Quy, a distinguished ecologist from the University of Hanoi, of an additional smaller convocation of appropriate botanists and environmentalists to plan for future cooperative international activities. At the end of all sessions, officials of both countries signed a memorandum of understanding, spelling out conditions under which such cooperative activities might be undertaken. These developments followed establishment of formal diplomatic relations between the two countries in 1995, and the conclusion of a trade treaty within the last year.

This meeting represented one of the first actions taken by the United States to recognize the existence of continuing problems resulting from our aerial distribution of the formulated abscission-inducing and herbicidal mixture of 2,4-D and 2,4,5-T that became known as Agent Orange. The development of such herbicides and defoliantes resulted directly from fundamental investigations on plant hormones, especially auxin, performed mainly by plant physiologists. The defoliation campaign, which lasted from about 1964 to 1970, was undertaken primarily to reveal military activities along the Ho Chi Minh Trail, a network of pathways used to ferry

personnel and materiel from the North to regions of the South in which military activity was occurring. Once these activities were revealed, they were subjected to aerial interdiction. Under the code name Operation Ranch Hand, groups of four cargo planes outfitted with tanks and spraying booms would fly in formation over vast areas of upland forest and later over mangrove communities lining the estuaries below Saigon, releasing a spray of the herbicide that defoliated trees after several days. Some areas received multiple spray treatment, resulting in considerable killing.

By the time the operation was brought to a halt by President Nixon in 1970, it had become the largest chemical warfare operation in history, having covered an area equivalent to two-thirds of the state of Massachusetts. The ecological damage resulting from the operation was vast; in the upland forest regions, many valuable timber trees such as teak were killed, and the area they had occupied was taken over largely by a mixture of scrub bamboo and Imperata grass. Mangrove communities proved remarkably sensitive to the herbicide, a single spray resulting in almost complete killing. In view of the importance of mangroves in the life cycles of fish and shellfish, one of the main protein sources for the Vietnamese people, this damage was serious. Neither mangrove nor upland forest communities have recovered substantially in the quarter century that has elapsed since the end of the war, despite energetic but poorly funded interventions by the Vietnamese.

Public health considerations became apparent after the discovery that Agent Orange was contaminated by dioxins that

arose as byproducts of the synthesis of 2,4,5-T. This herbicide is usually synthesized from 2,4,5-trichlorophenol and halogenated acetic acid under alkaline conditions. When the reaction goes as planned, the phenolic and acetic acid moieties couple to form the desired product; but when two of the phenolic moieties couple in a head-to-tail fashion, they form the unwanted highly toxic side products called dioxins, of which 2,3,7,8-tetrachloro-para-dibenzodioxin (TCDD) is the most toxic. This compound is highly teratogenic and probably carcinogenic to rodents and probably humans in the parts-per-trillion range. Since the aerial spray of Agent Orange drifted over populated areas, it contaminated people, water, and food, producing still largely uncharacterized damage. It is known that soil around former airbases like Da Nang are still grossly contaminated with dangerous levels of dioxins and that various levels of TCDD have been detected in people, fish, plant materials, and soil. Obviously, there is much analytical and remediation work to be done in both the ecological and public health fields, but whether such work will be undertaken depends on the extent to which further activities will be funded by NIEHS.

It would seem appropriate for the American Society of Plant Biologists, as part of its public activities agenda, to lend active support to efforts to promote such investigation and remediation.

Arthur W. Galston

Eaton Professor of Botany Emeritus
Department of Molecular, Cellular and
Development Biology
Yale University
New Haven, CT 06520-8103

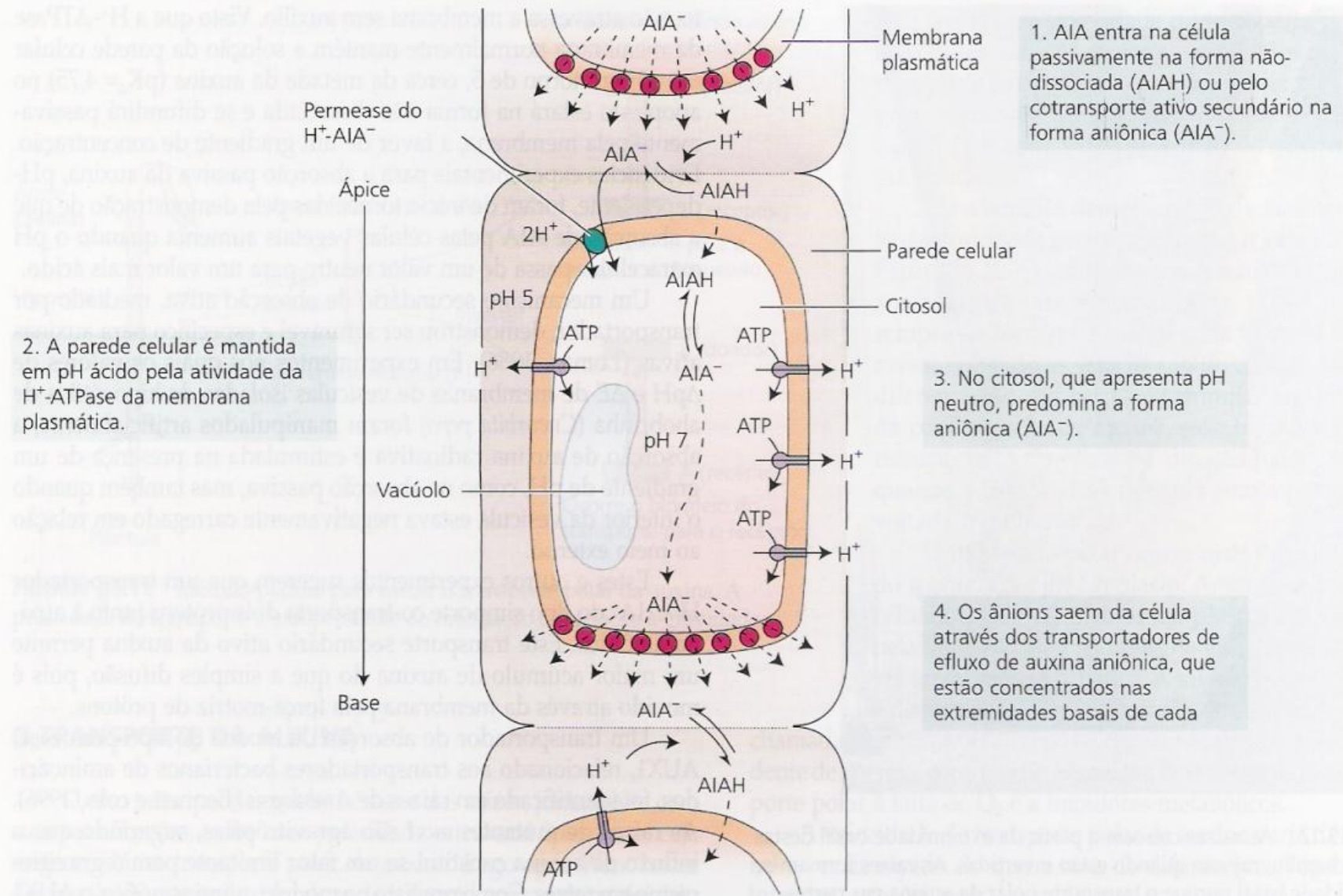
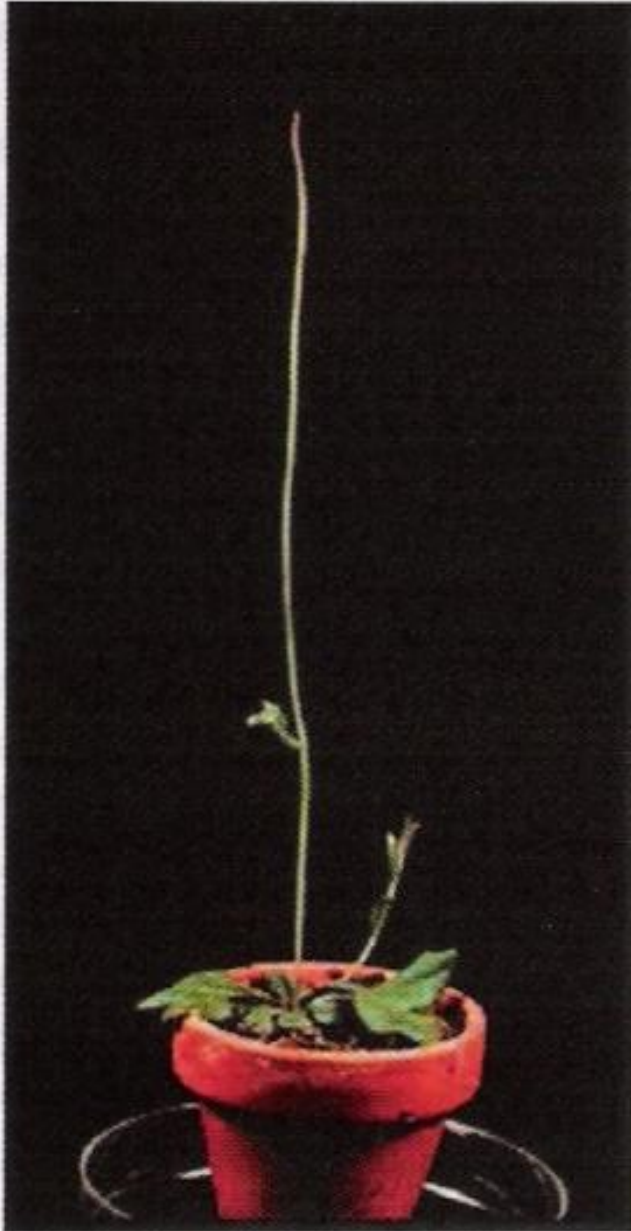


FIGURA 19.13 Modelo quimiosmótico para o transporte polar da auxina. Aqui é ilustrada uma célula de uma coluna de células transportadoras de auxina (Jacobs e Gilbert, 1983).

(A)



(B)

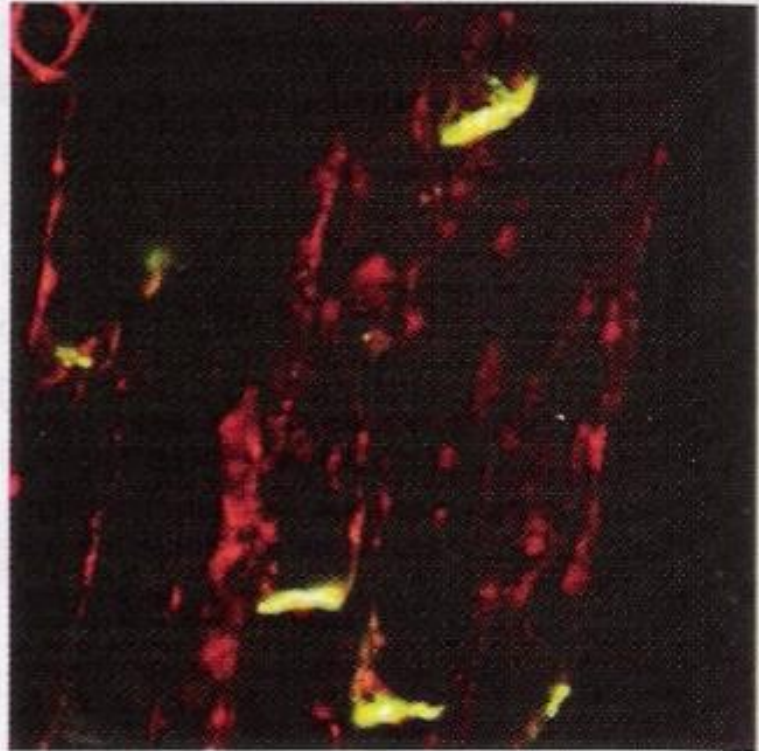


FIGURA 19.14 O mutante *pin1* de *Arabidopsis* (A) e a localização da proteína PIN1 nas extremidades basais das células condutoras por microscopia de imunofluorescência (B) (cedida por L. Gälweiler e K. Palmer).

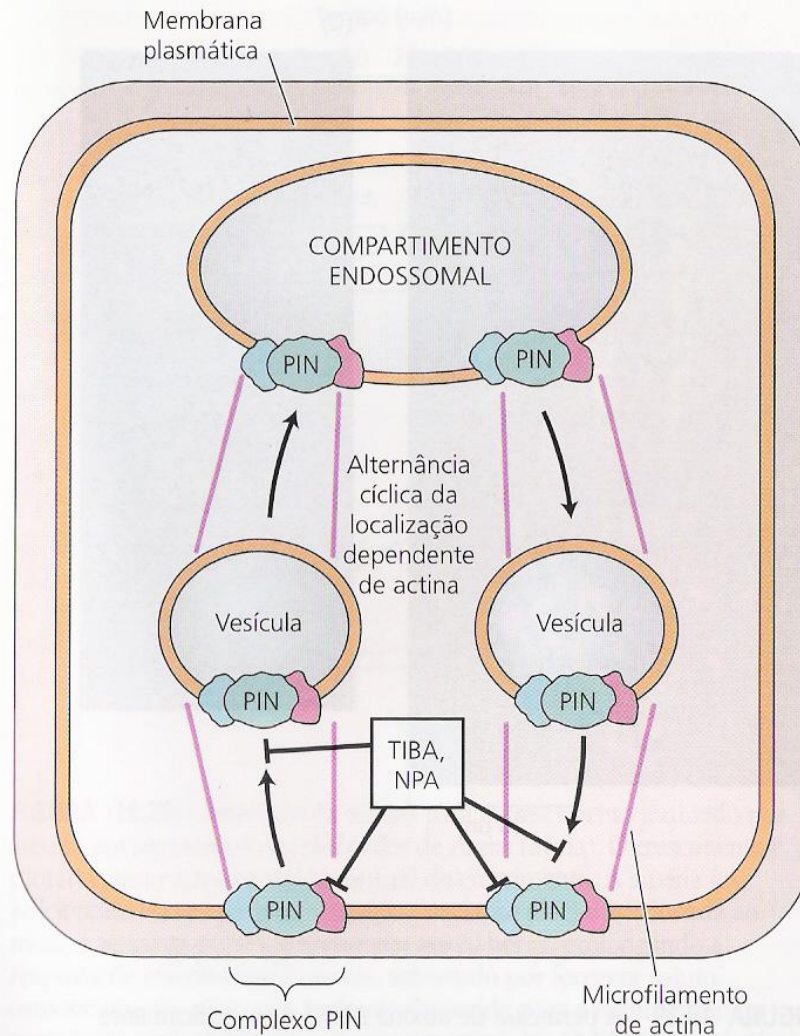
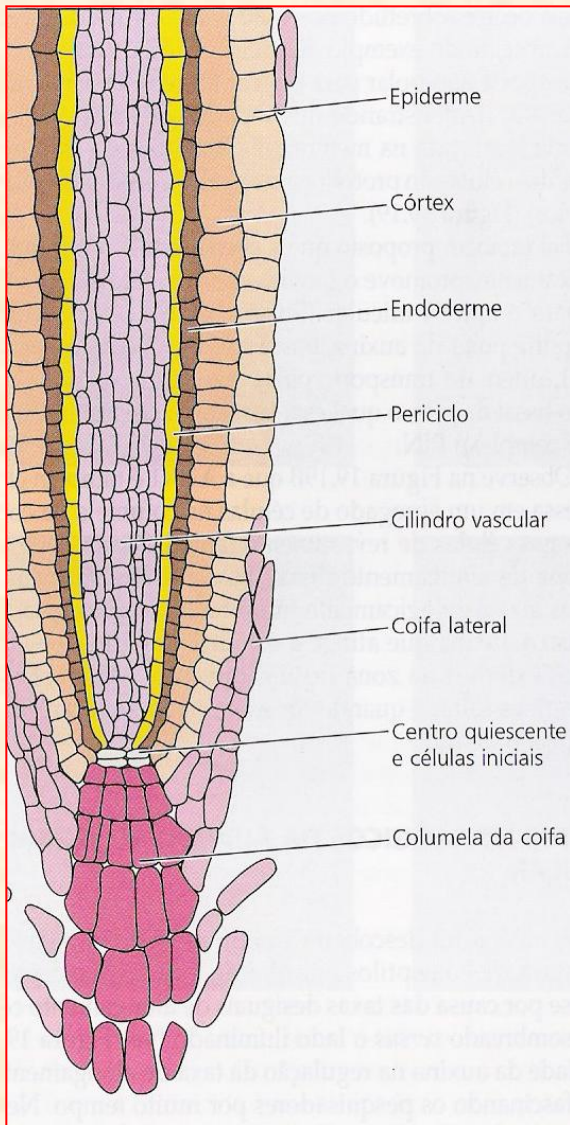
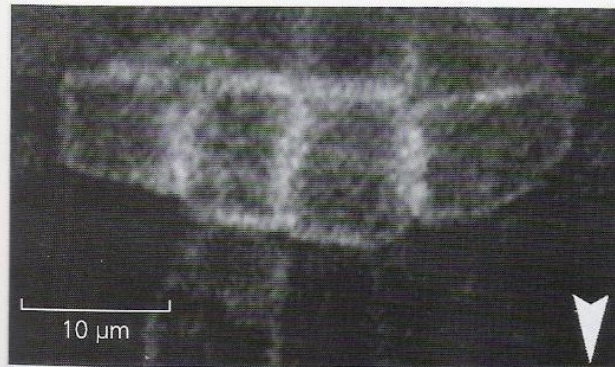


FIGURA 19.18 Alternância cíclica da localização da proteína PIN, dependente da auxina, entre a membrana plasmática e um compartimento endossomal. Os inibidores do transporte da auxina, como TIBA e NPA, interferem na localização das proteínas PIN1 nas regiões basais da membrana plasmática após a lavagem com BFA (ver Figura 19.17), sugerindo que esses inibidores de transporte interferem na localização da PIN1.



(A) Orientação vertical



(B) Orientação horizontal

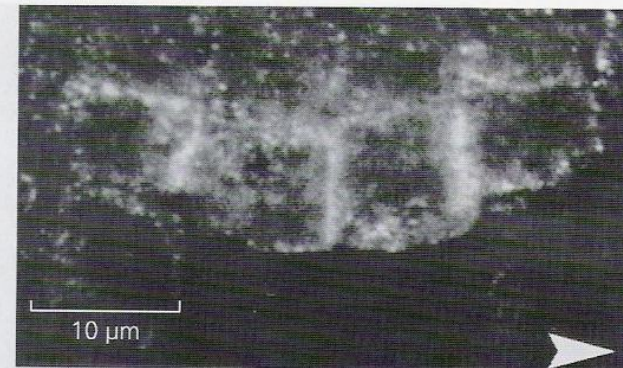


FIGURA 19.34 Alteração da localização do transportador PIN3 de efluxo de auxina durante o gravitropismo de raiz em *Arabidopsis*. (A) Em uma raiz orientada verticalmente, a PIN3 está distribuída de modo uniforme ao redor das células da columela. (B) Dez minutos após ser orientada horizontalmente, a PIN3 apresentou sua localização alterada para a metade inferior das células da columela. A fotografia em (B) foi reorientada de modo que o lado inferior está na direita (a direção da gravidade está indicada por setas) (Friml e cols., 2002, cedidas por Klaus Palme).

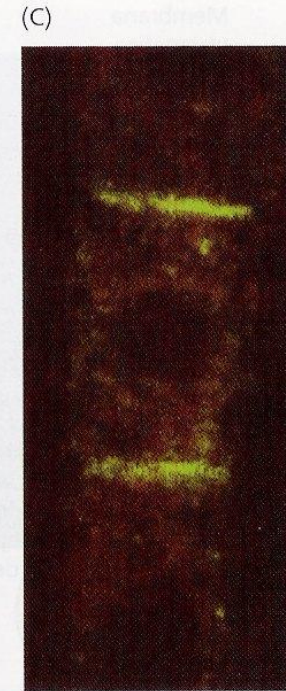
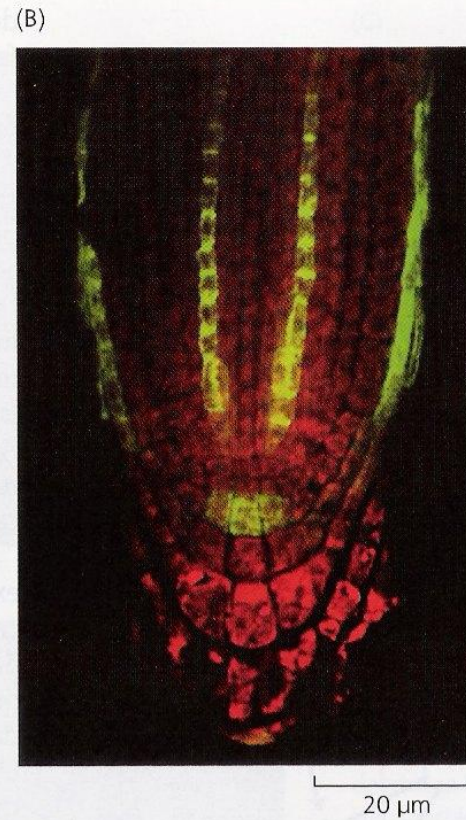
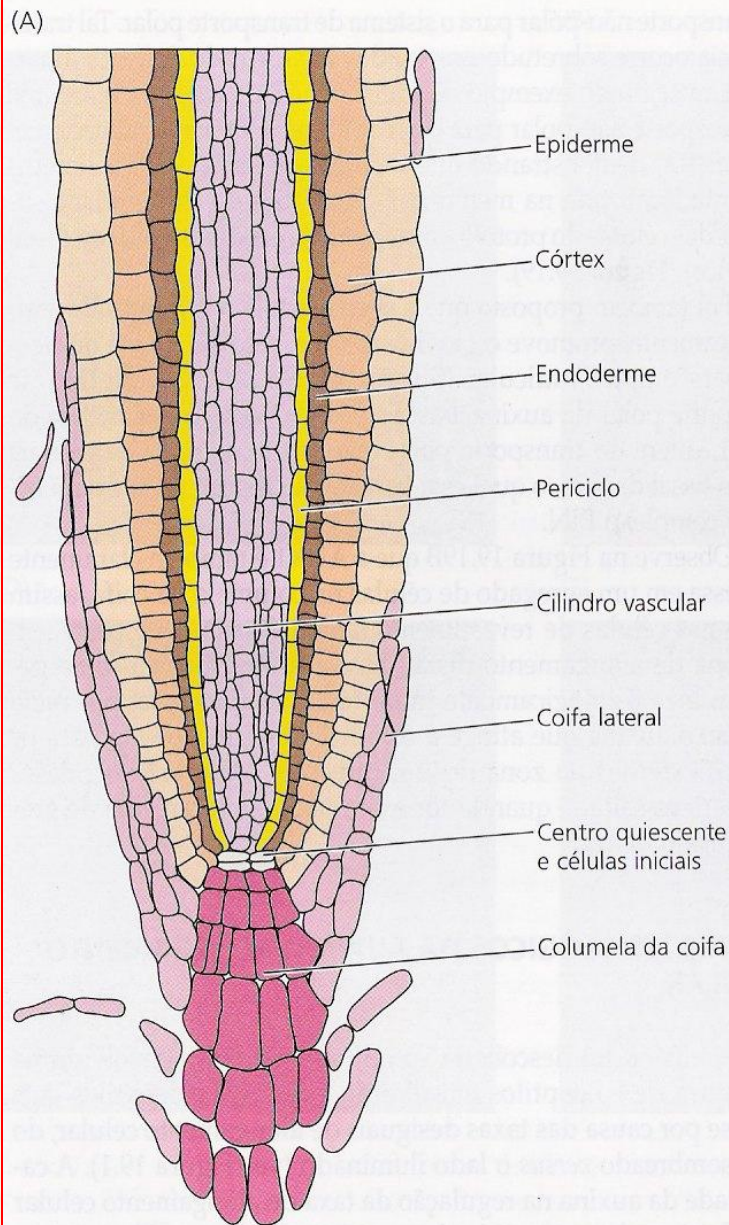
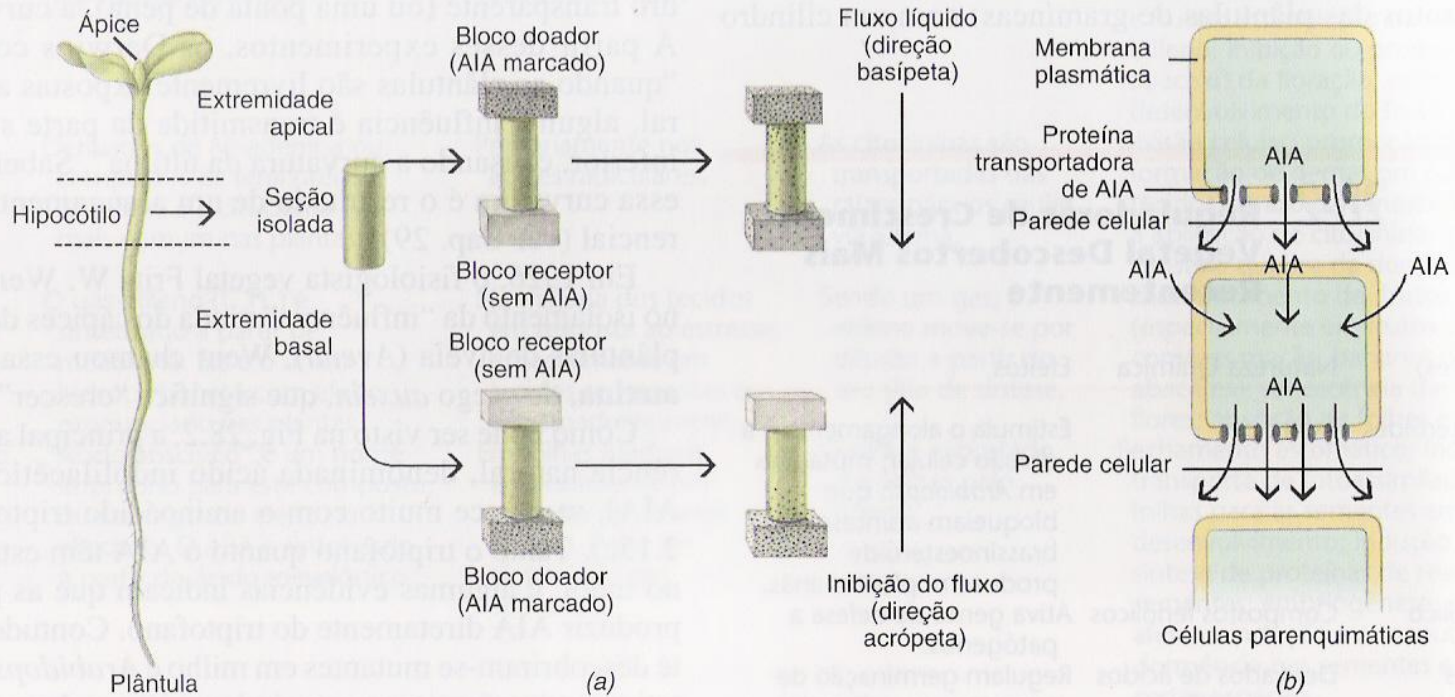


FIGURA 19.19 A permease de auxina AUX1 é especificamente expressa nas células da columela, da cobertura lateral da raiz e dos tecidos do estelo. (A) Diagrama dos tecidos do ápice da raiz de *Arabidopsis*. (B) Imunolocalização da AUX1 nas células do protofloema do estelo, em um grupo de células da columela e nas células da cobertura lateral da raiz. (C) Localização assimétrica de AUX1 em uma fileira de células do protofloema. (Swarup e cols., 2001).

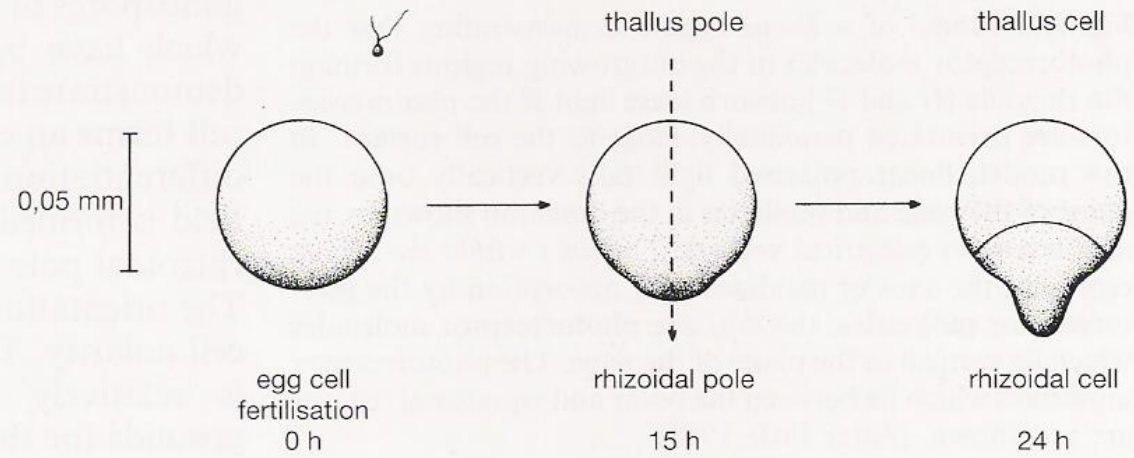


28.3

*Transporte de auxina. (a) Demonstração experimental do transporte polar de auxina nos caules, aqui representado pelo segmento do hipocótilo de uma plântula. Os segmentos de hipocótilo são colocados entre blocos de ágar. O bloco doador contém auxina marcada radioativamente. A taxa de transporte de auxina é medida pelo acúmulo de radioatividade no bloco receptor após um certo período. A taxa é muito mais rápida na direção basípeta do que na acrópeta. (b) Mecanismo do transporte polar de auxina. A auxina move-se dentro das células através da membrana plasmática por toda a superfície da célula, mas é transportada para fora da célula por proteínas transportadoras, as quais estão localizadas apenas na parte basal de cada célula parenquimática.**

*N.T.: Como o pH da parede celular é ácido, a auxina estará em sua forma protonada (sem carga elétrica), o que facilita sua passagem pela membrana plasmática e entrada na célula. Dentro da célula, a auxina torna-se ionizada devido ao pH neutro do citoplasma, precisando portanto de proteínas transportadoras para sua saída.

Fig. 7.5. Formation of polarity in sporelings of wrack (*Fucus serratus*). The fertilised egg initially shows differential cell growth (formation of a swelling at the rhizoidal pole) and thereafter a differential cell division (asymmetrical cell division). (After Bentrup 1971)



Efeitos Fisiológicos:

Hipótese de ativação:

A auxina liga-se a uma proteína de ligação de auxina (ABP1), localizada na superfície celular ou no citosol. O complexo ABP1-AIA interage diretamente com a H⁺-ATPase da membrana plasmática para estimular o bombeamento de prótons (etapa 1). Mensageiros secundários, como o cálcio ou o pH intracelular, podem também estar envolvidos.

Hipótese de síntese:

Mensageiros secundários induzidos por auxina ativam a expressão de genes (etapa 2) que codificam a síntese da H⁺-ATPase da membrana plasmática (etapa 3). A proteína é sintetizada no retículo endoplasmático rugoso (etapa 4) e enviada para a membrana pela via secretora (etapas 5 e 6). O aumento da extrusão de prótons é o resultado do aumento no número de bombas de prótons na membrana.

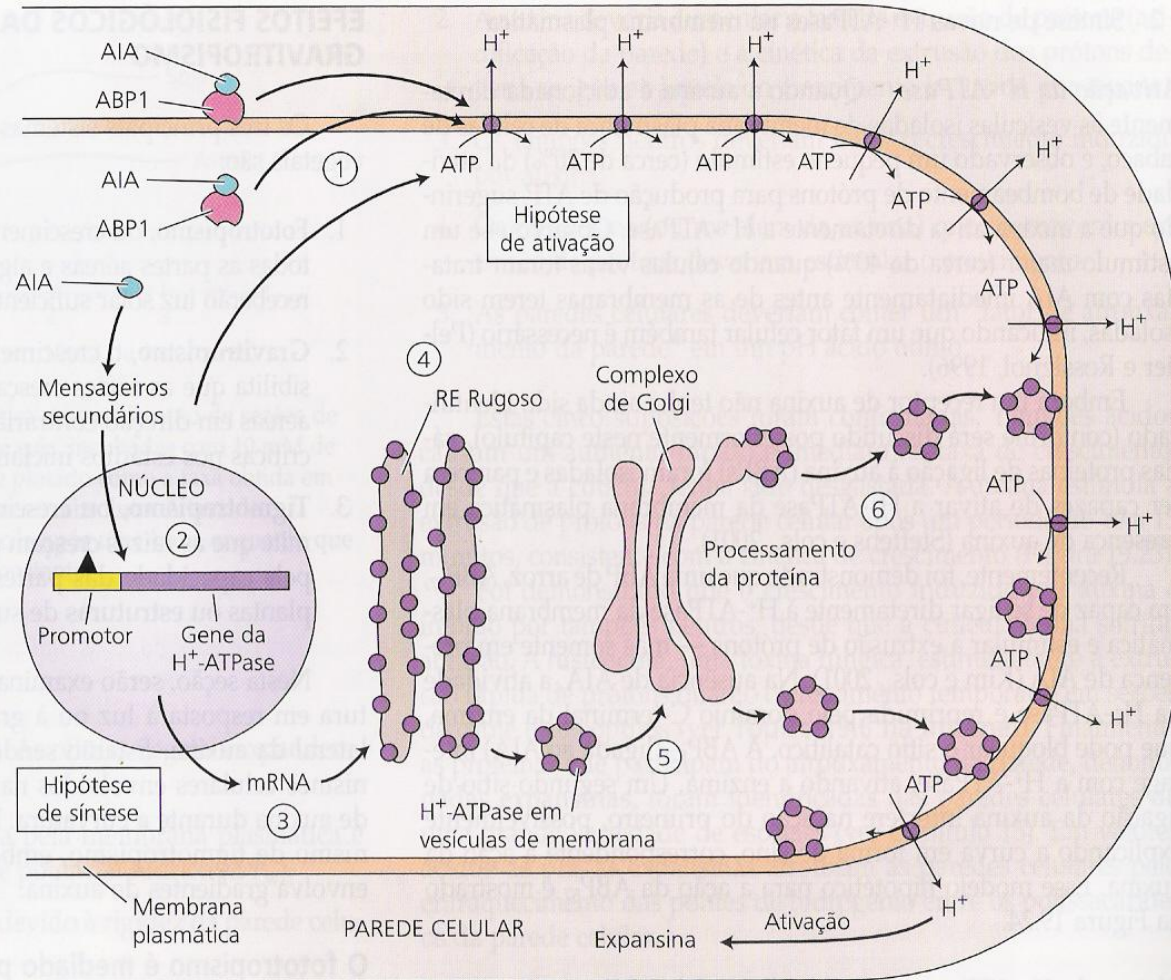
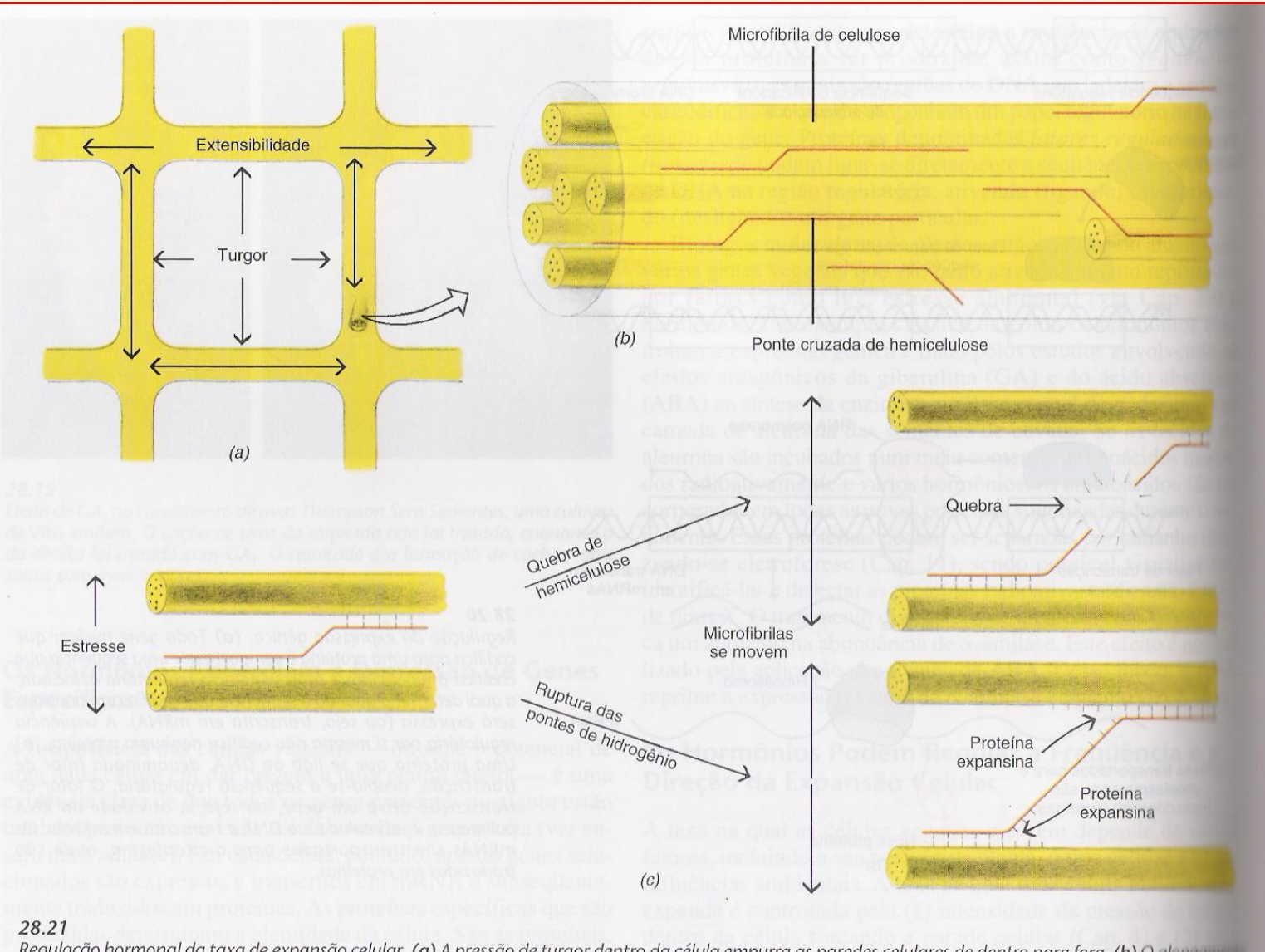


FIGURA 19.25 Modelos atuais de extrusão de H⁺ induzido por AIA. Em muitas plantas, os dois mecanismos podem ocorrer. Independente de como o bombeamento de H⁺ seja aumentado, o afrouxamento da parede induzido pela acidez é mediado pelas expansinas.



28.21

Regulação hormonal da taxa de expansão celular. (a) A pressão de turgor dentro da célula empurra as paredes celulares de dentro para fora. (b) O alongamento da parede celular é necessário para a expansão celular mas é limitado pelas pontes de hemicelulose que cruzam as microfibrilas de celulose. (c) Os hormônios podem causar um aumento na extensibilidade, estimulando uma quebra reversível de pontes cruzadas de hemicelulose ou por meio da ruptura das pontes de hidrogênio entre as microfibrilas e as pontes cruzadas de hemicelulose. A ruptura das pontes de hidrogênio é mediada por uma proteína de parede celular denominada expansina. Essas modificações permitem que as microfibrilas de celulose se separem uma da outra, resultando numa expansão irreversível da parede.

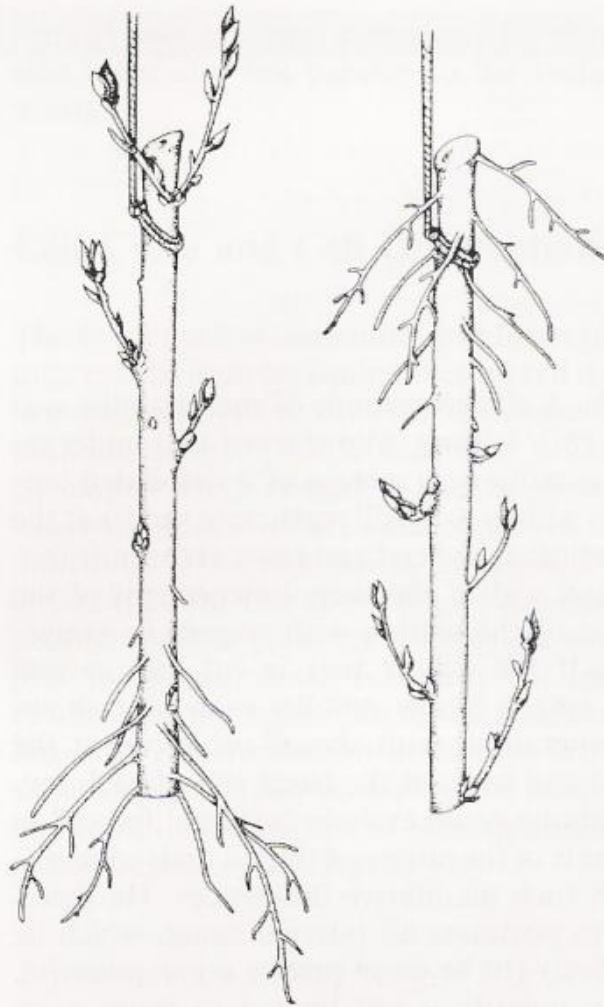


Fig. 7.2 Organ polarity during regeneration of a willow twig (*Salix* sp.) in darkness. *Left* A segment of willow twig in its normal orientation, suspended in moist air. *Right* A similar segment in the reverse position with respect to gravity. The morphological basal end (root pole) regenerates roots, whilst the morphological apical end (shoot pole) regenerates shoots. The *gravitropic orientation* of the regenerated organs is, however, always normal relative to gravity. (After Pfeffer 1904)



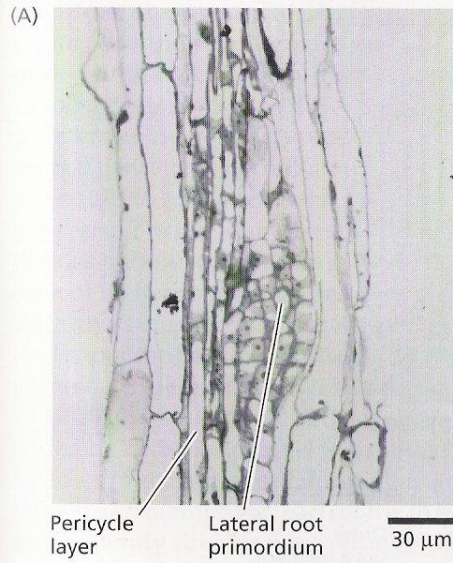
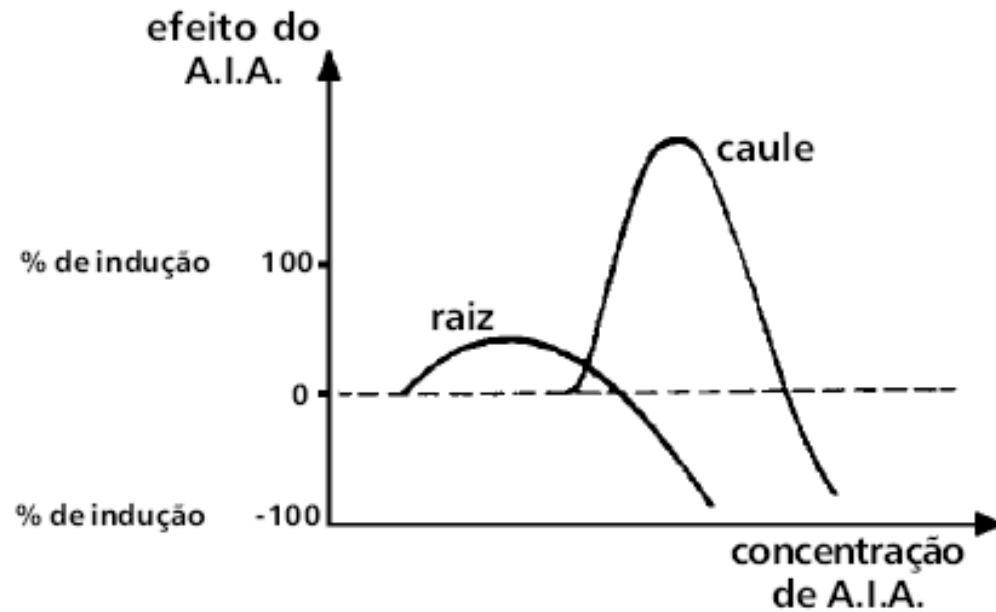


Figure 16.11 Lateral roots originate from the pericycle in the mature region of the root (shown here in *Arabidopsis*). (A) Cell divisions in the pericycle layer lead to the formation of a lateral root primordium. (B) The growing lateral root primordium pushes its way through endodermis, cortex, and epidermis to emerge as a lateral or branch root. (From Dolan et al. 1993.)

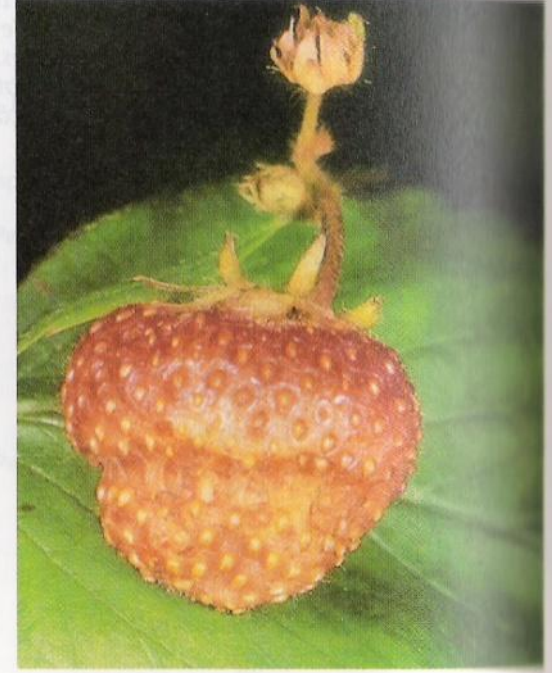




(a)



(b)



(c)

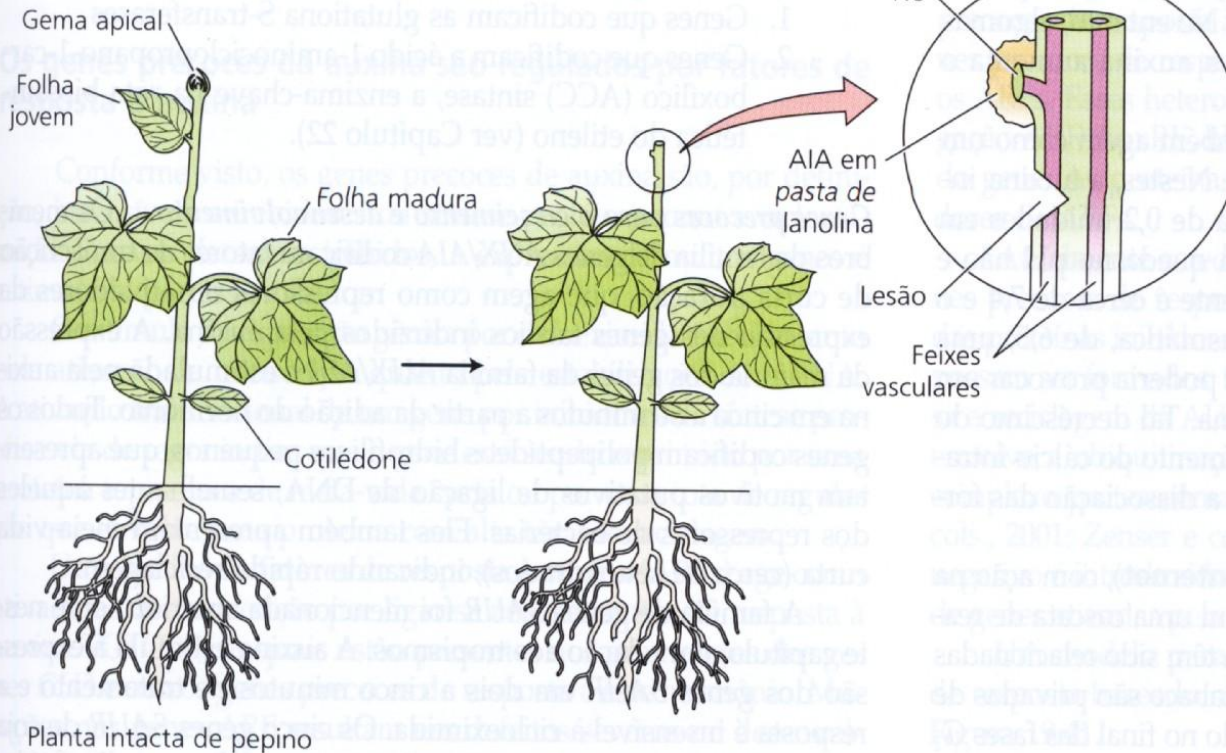
28.7

A auxina, produzida por embriões em desenvolvimento, promove a maturação da parede do ovário e o desenvolvimento de frutos carnosos. (a) Morango normal (*Fragaria ananassa*), (b) morango no qual todas as sementes foram removidas, e (c) morango no qual uma linha horizontal de sementes foi removida. Se uma pasta contendo auxina for aplicada ao (b), o morango poderá crescer normalmente.*

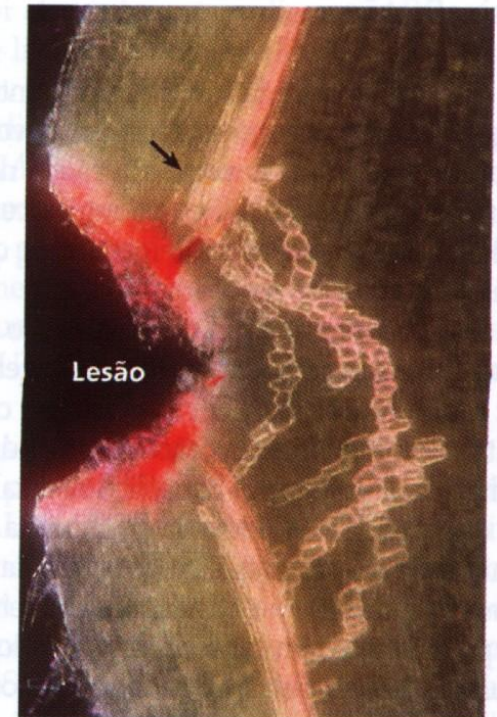
(A)

O caule foi decapitado e as folhas e gemas abaixo do local da lesão foram removidas para diminuir a auxina endógena.

Imediatamente após a lesão, foi aplicado AIA em pasta de lanolina abaixo da lesão.



(B)

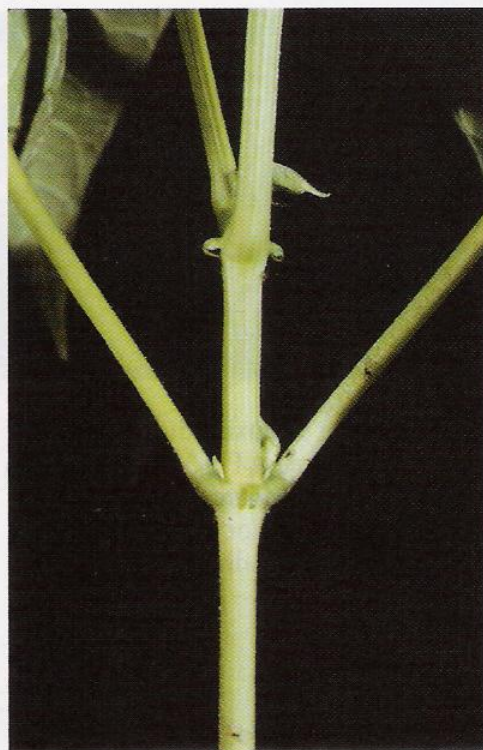


A diferenciação do xilema ocorre em torno da lesão, criando um via para a difusão da auxina.

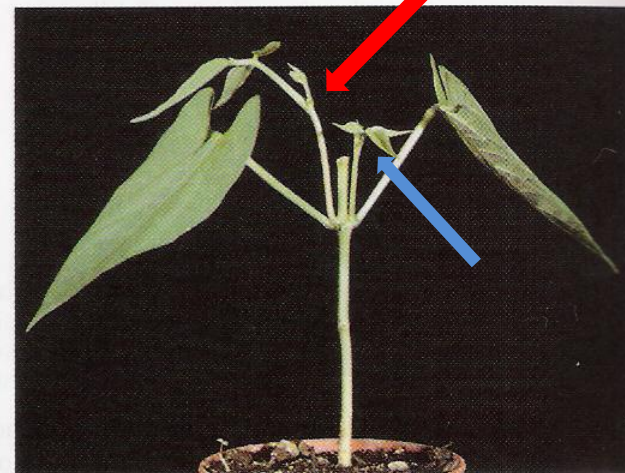
FIGURA 19.40 Regeneração do xilema induzida por AIA adjacente a um tecido danificado do caule de pepino (*Cucumis sativus*). (A) Método para realizar o experimento de regeneração de áreas danificadas. (B) Micrografia de fluorescência apresentando o tecido vascular em regeneração em torno da lesão (B, cedida por R. Aloni).

FIGURA 19.36 A auxina inibe o crescimento das gemas axilares em plantas de feijão (*Phaseolus vulgaris*). (A) As gemas axilares são inibidas em plantas intactas devido à dominância apical. (B) A remoção da gema terminal anula a dominância apical sobre as gemas laterais (setas). (C) Aplicando AIA em pasta de lanolina (contida em uma cápsula de gelatina) a uma superfície cortada previne o crescimento das gemas axilares (fotografias © M. B. Wilkins).

(A)



(B)

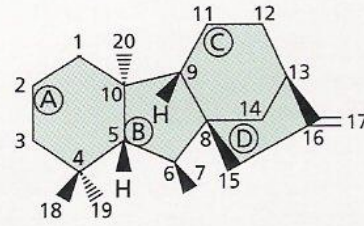


(C)

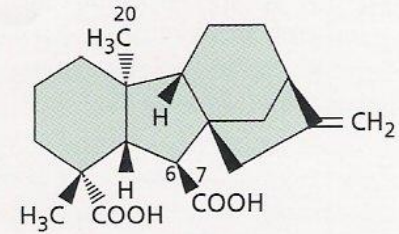


Giberelinas

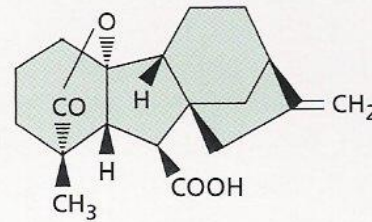
REPRESENTATIVE GIBBERELLIN STRUCTURES



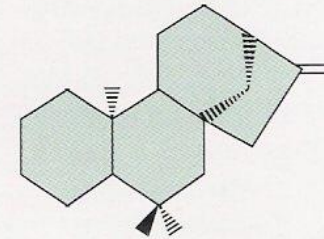
(A) *ent*-Gibberellane structure



(B) GA_{12} (a C_{20} -gibberellin)

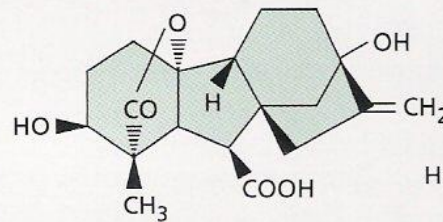


(C) GA_9 (a C_{19} -gibberellin)

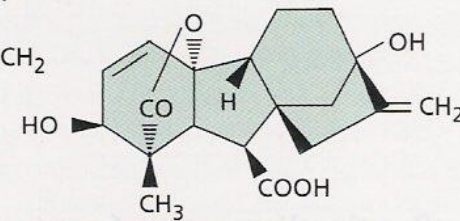


(D) *ent*-Kaurene

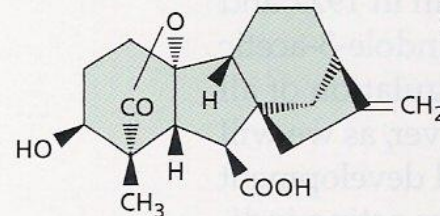
ACTIVE GIBBERELLINS



(E) Gibberellin A_1 (GA_1)

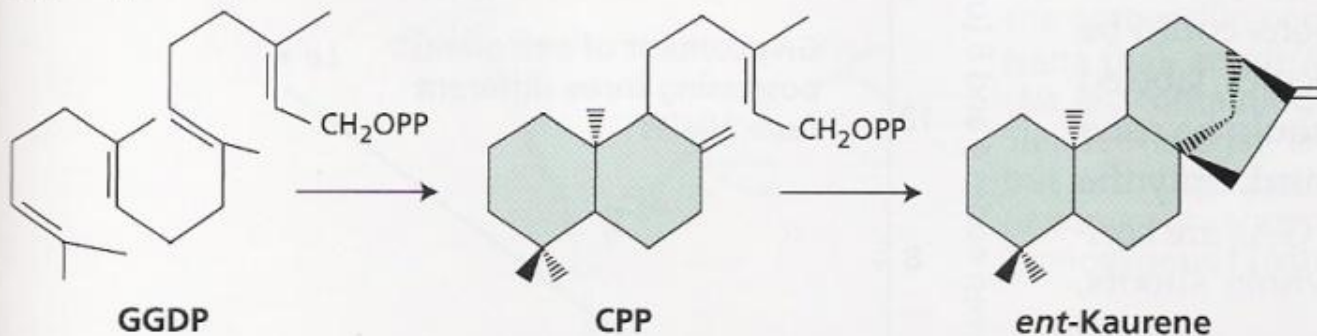


(F) Gibberellic acid (GA_3)



(G) Gibberellin A_4 (GA_4)

(A) Stage 1: Cyclization reactions

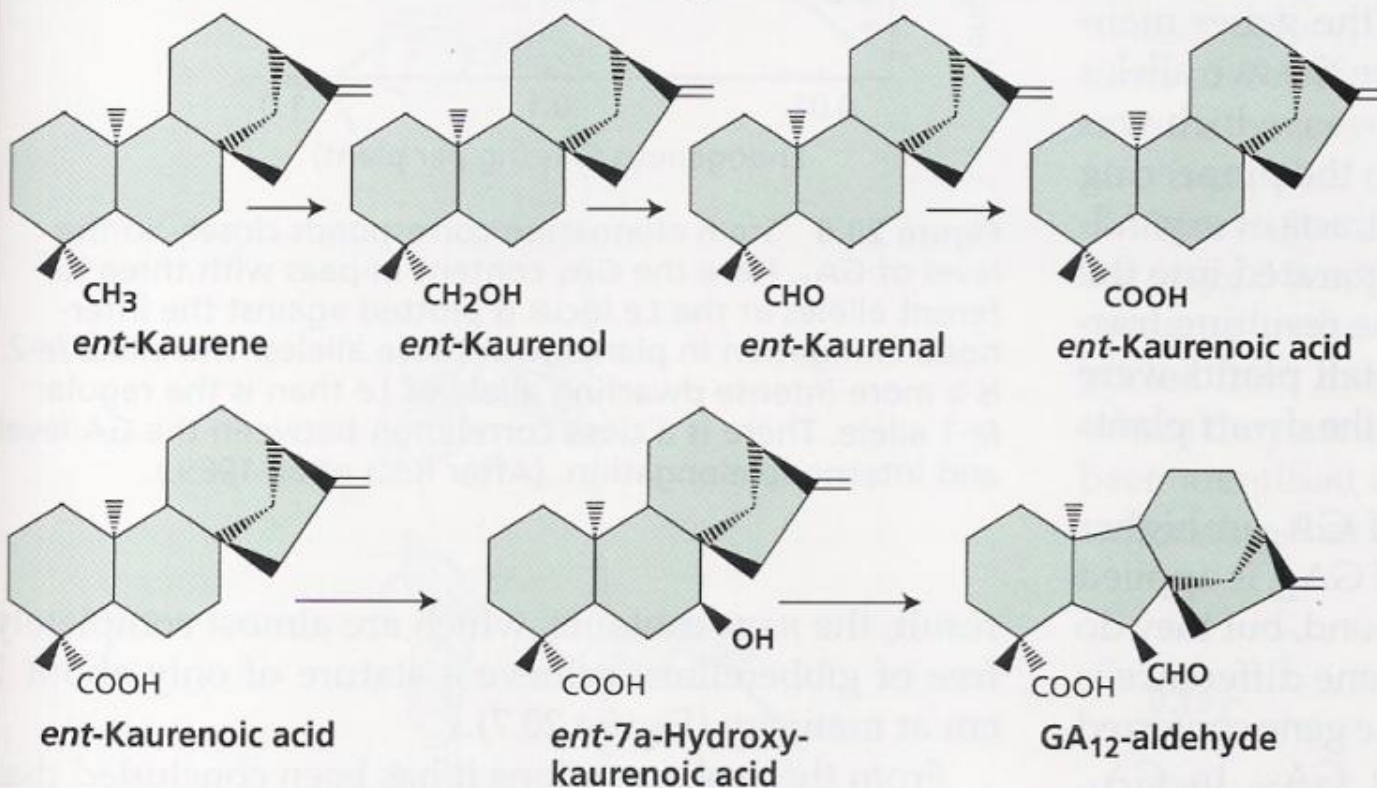


Location: Proplastids

Enzymes: Cyclases

Inhibitors:
Quaternary ammonium and phosphonium compounds; AMO-1618, Cycocel, Phosphon D

(B) Stage 2: Oxidations to form GA₁₂-aldehyde

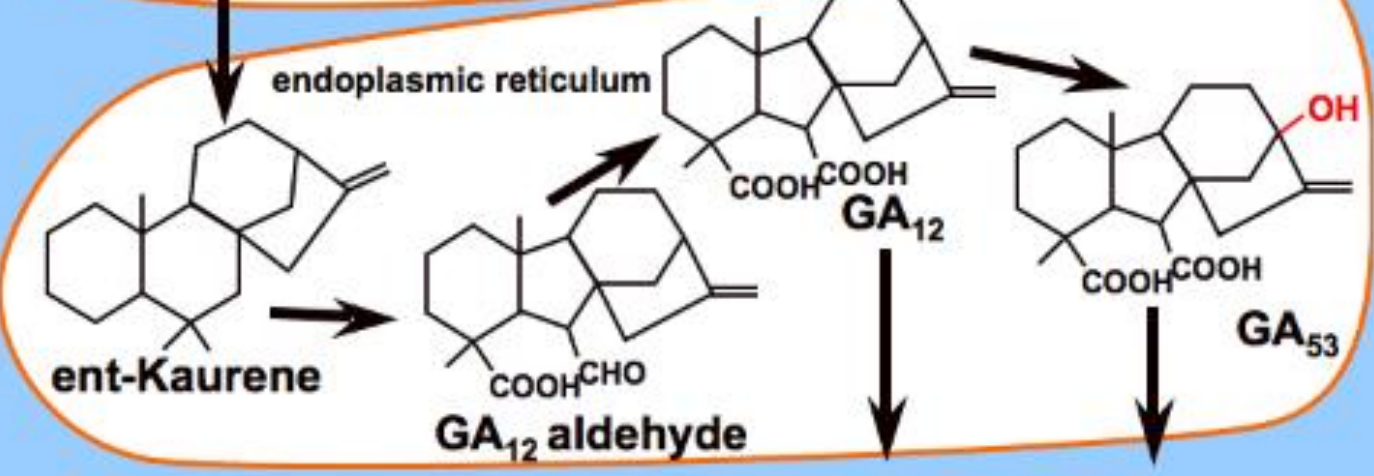
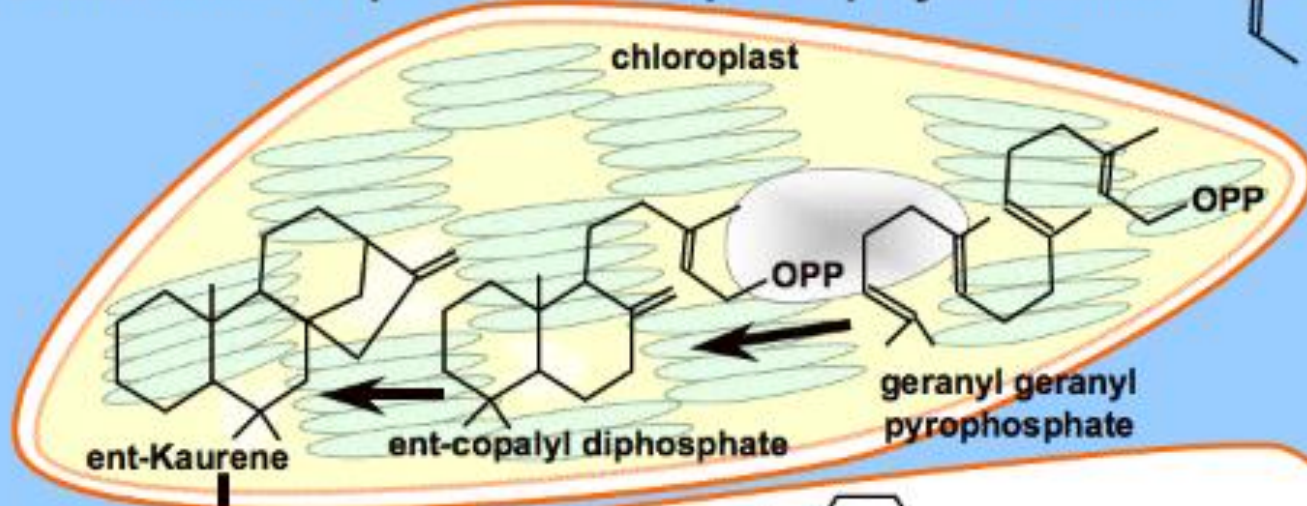


Location:
Endoplasmic reticulum

Enzymes: P 450 monooxygenases

Inhibitors:
N-heterocyclics:
Paclobutrazol
Tetcyclacis
Uniconazole

Gibberellins are products of isoprene polymerization



(C) Stage 3: Formation of all other GAs from GA₁₂-aldehyde

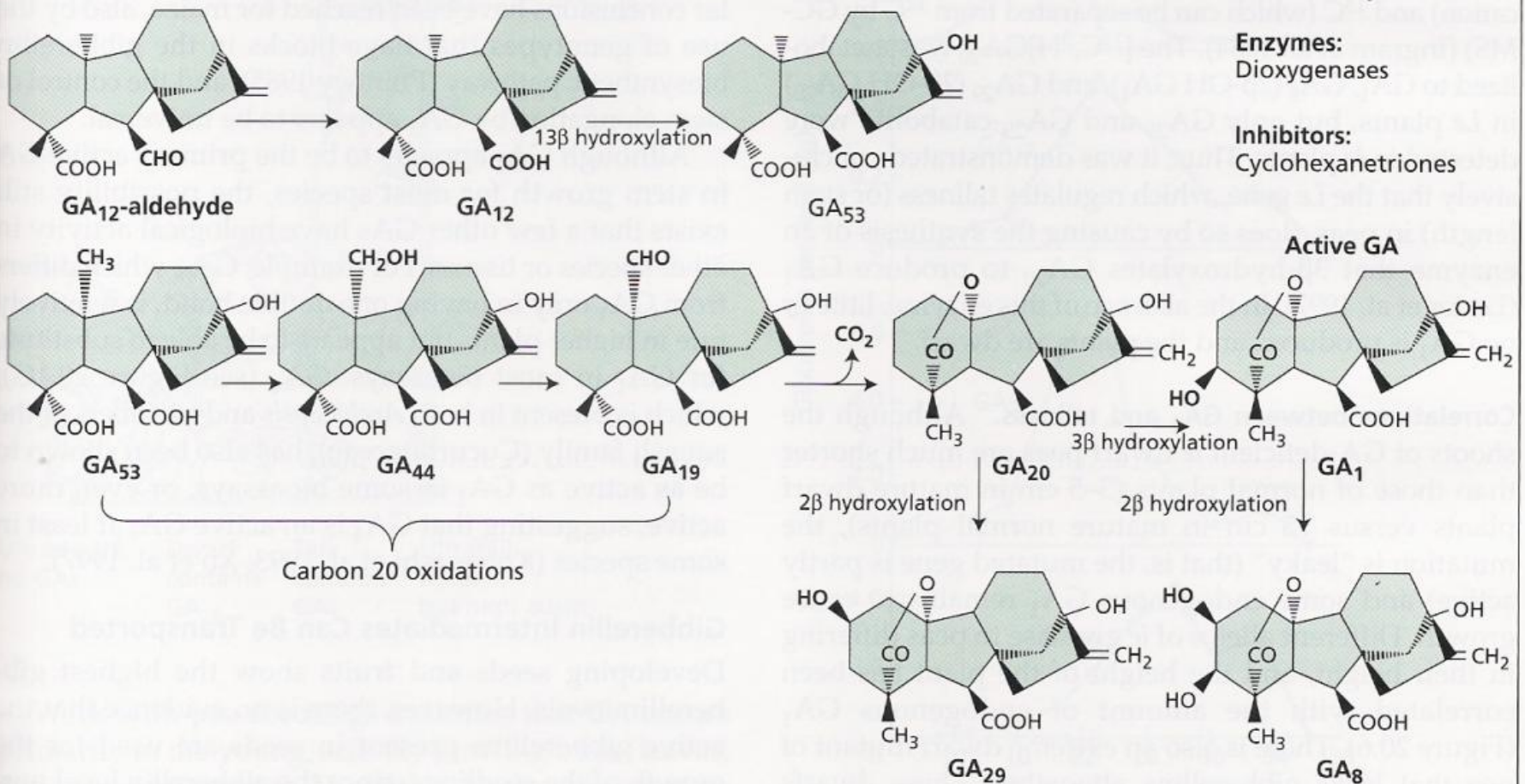
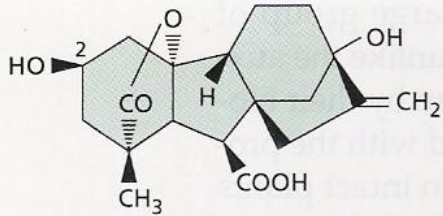


Figure 20.5 The three stages of the gibberellin biosynthetic pathway. (A) In stage 1, geranylgeranyl pyrophosphate (GGPP) is converted to *ent*-kaurene via *ent*-copalyl pyrophosphate (CPP). (B) In stage 2, *ent*-kaurene is converted to GA₁₂-aldehyde. (C) In stage 3, GA₁₂-aldehyde is converted to the first gibberellin, GA₁₂, and other GAs. Shown here is the early-13 hydroxylation pathway from GA₁₂ to GA₅₃. This

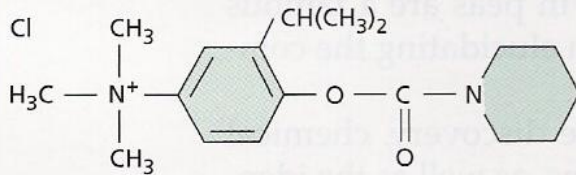
process is followed by a series of oxidations at carbon 20 leading to the production of GA₂₀. Finally, GA₂₀ is oxidized to the active gibberellin, GA₁, by a 3β-hydroxylation reaction. Hydroxylation of carbon 2 converts GA₂₀ and GA₁ to the inactive forms GA₂₉ and GA₈, respectively. (After Kende and Zeevaart 1997.)

INACTIVE GIBBERELLIN

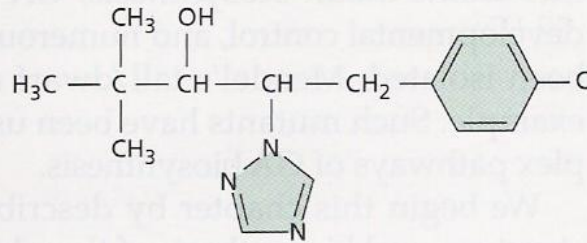


(H) GA₂₉ (inactive by hydroxylation at C2)

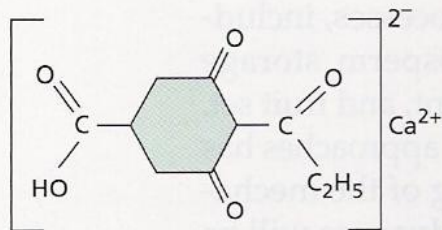
INHIBITORS OF GIBBERELLIN SYNTHESIS



(I) AMO-1618



(J) Paclobutrazol (Bonzi)



(K) BX-112 (prohexadione-calcium)

Figure 20.1 Structures of some important gibberellins, their precursors and derivatives, and inhibitors of gibberellin biosynthesis.

**Bakanae disease or rice
(*Gibberella fujikuroi* var. *fujikuroi*)**



Fumonisin is produced by *Fusarium* species of the *Gibberella fujikuroi* complex (section *Liseola*).

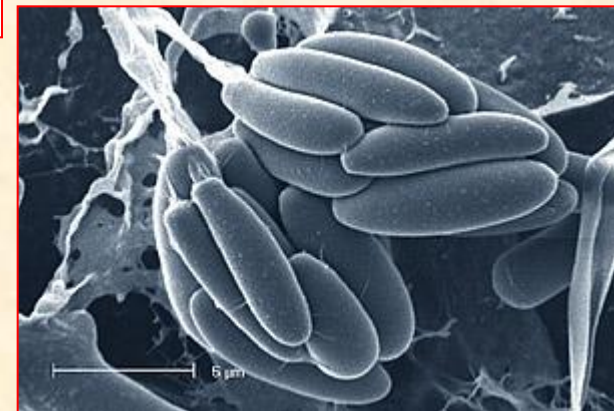
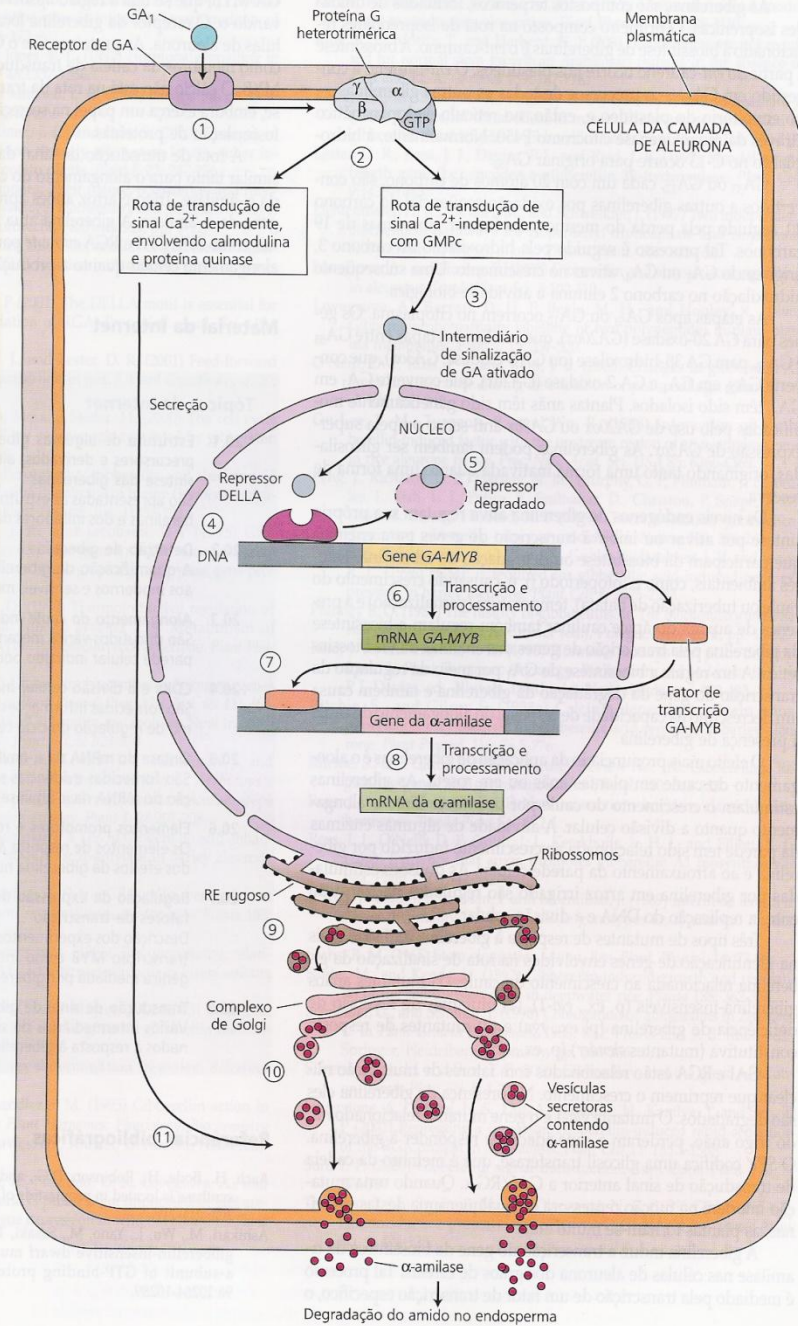




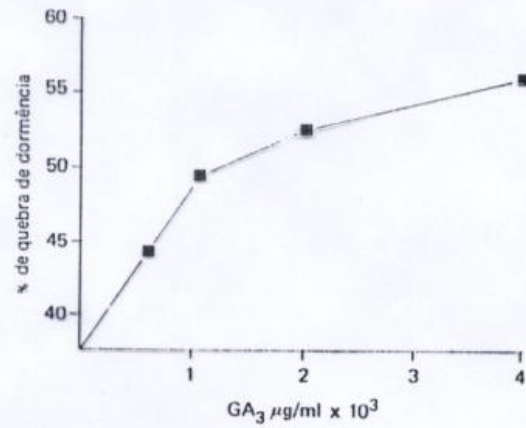
Figure 1. Bakanae infection in the field showing (a) elongation and (b) stunting of rice plants.

Ação das giberelinas na síntese da α -amilase

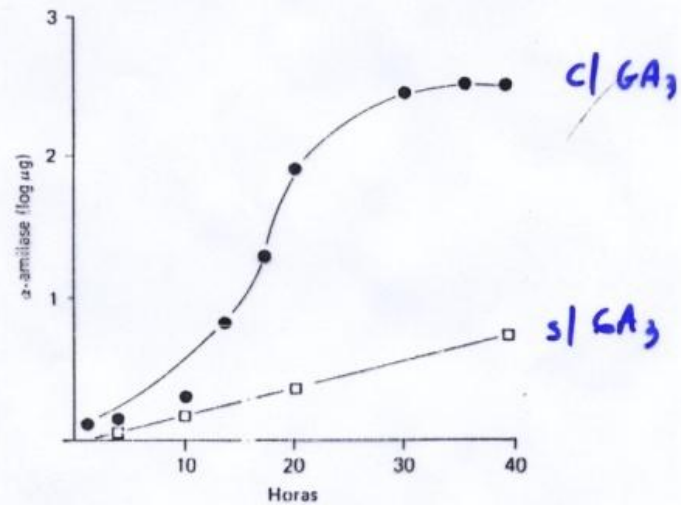
1. Inicialmente, o GA_1 liga-se ao receptor da superfície celular.
2. O complexo do receptor de GA da superfície celular interage com a proteína G heterotrímica, iniciando duas rotas separadas de transdução de sinal.
3. Uma rota cálcio-independente, envolvendo GMPc, resulta na ativação de um intermediário de sinalização.
4. O intermediário de sinalização ativado liga-se a proteínas repressoras DELLA no núcleo.
5. Os repressores DELLA são degradados quando ligados ao sinal GA.
6. A inativação dos repressores DELLA permite a expressão do gene *MYB*, bem como de outros genes, para dar continuidade à transcrição, ao processamento e à tradução.
7. A proteína MYB recém-sintetizada entra no núcleo e liga-se ao promotor do gene da α -amilase e de outras enzimas hidrolíticas.
8. A transcrição do gene da α -amilase e de outros genes de enzimas hidrolíticas é ativada.
9. A α -amilase e outras hidrolases são sintetizadas no RE rugoso.
10. As proteínas são secretadas pelo Golgi.
11. A via secretora requer o estímulo de GA pela rota de transdução de sinal dependente do cálcio-calmodulina.



A - QUEBRA DE DORMÊNCIA



B - MOBILIZAÇÃO DE RESERVAS



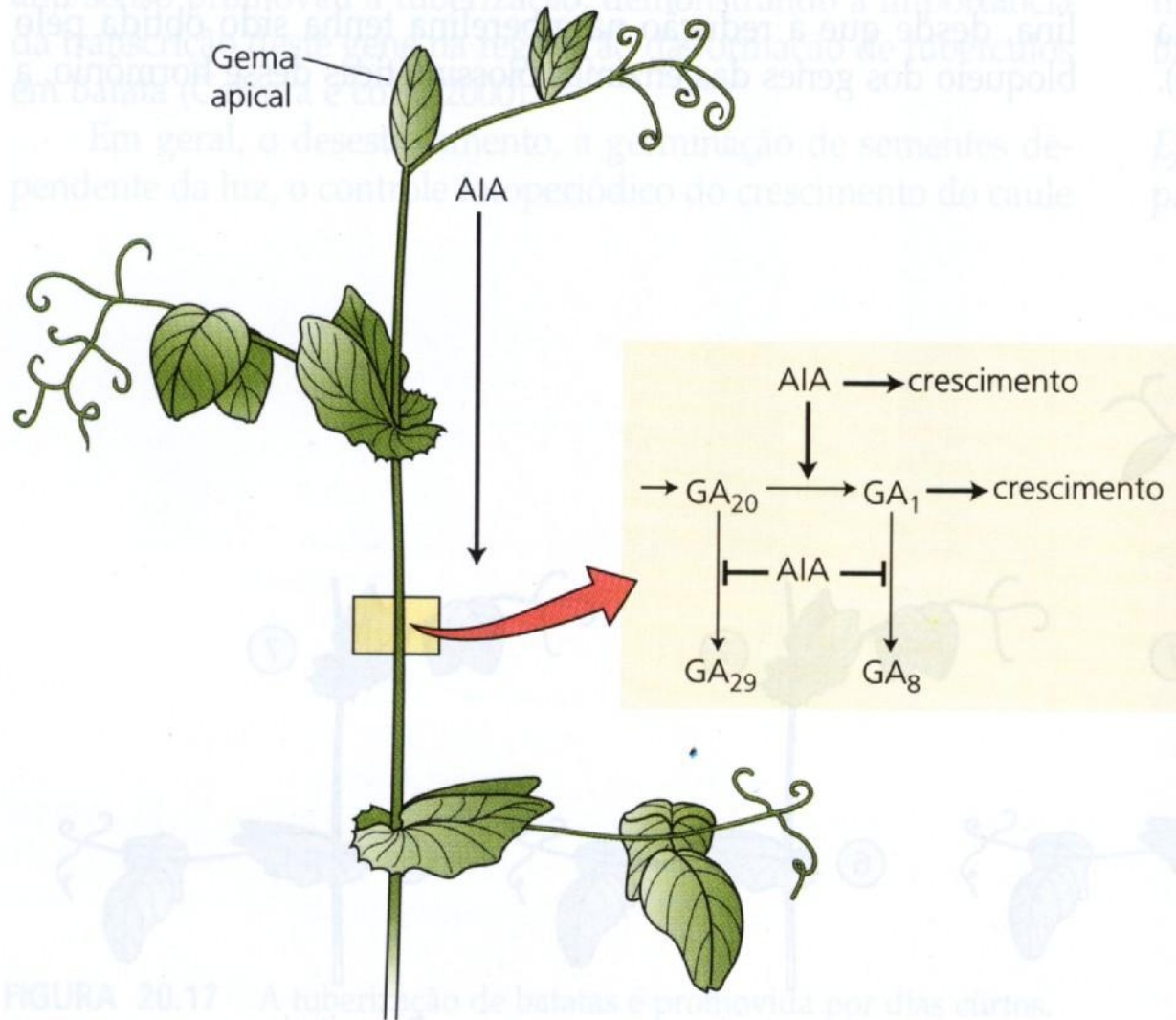


FIGURA 20.20 O AIA (da gema apical) promove e é necessário para a biossíntese do GA₁ nos entrenós inferiores. O AIA também inibe a degradação da GA₁ (Ross e O'Neil, 2001).

Citocininas

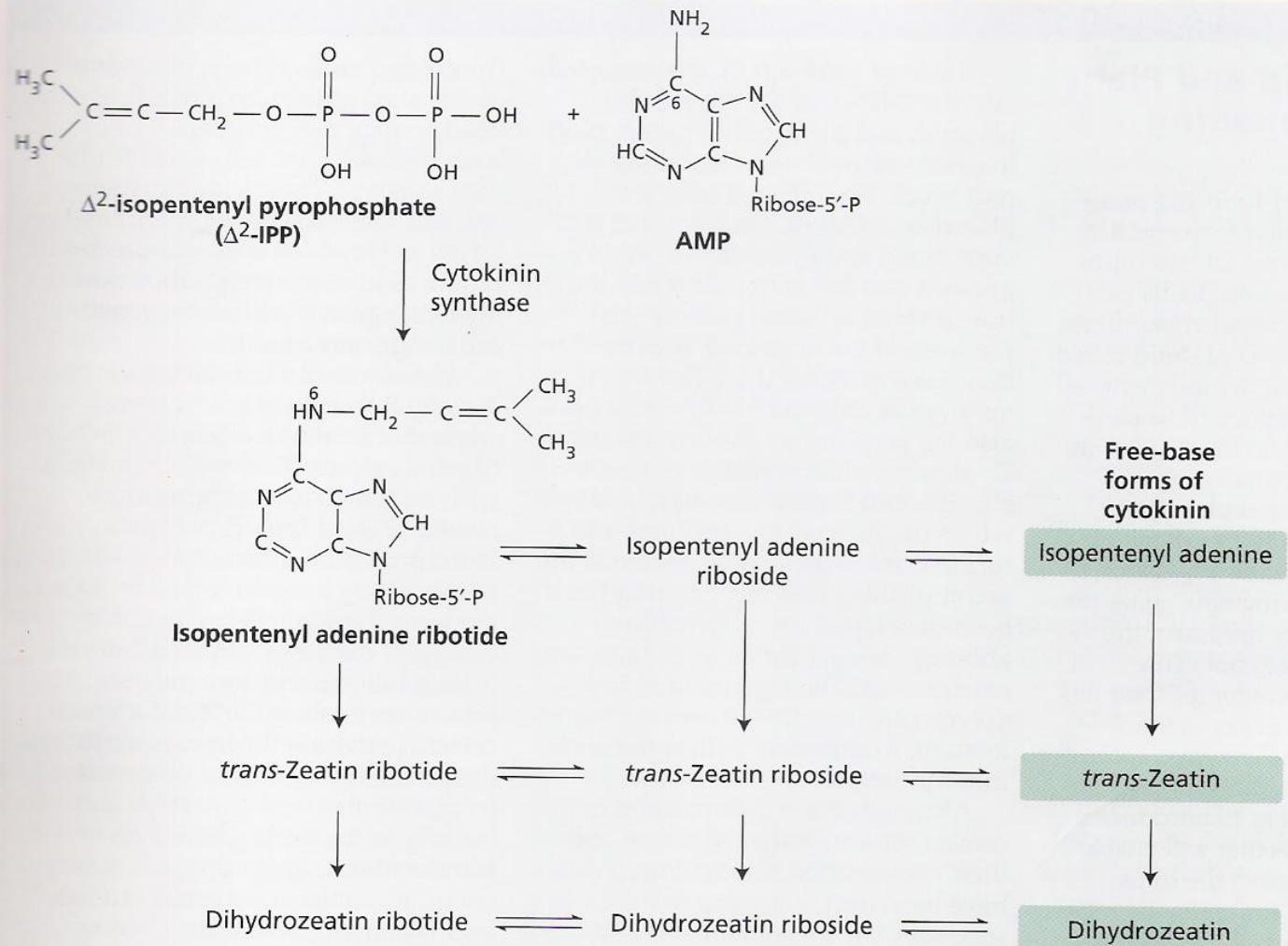


Figure 21.8 Scheme for the biosynthesis of some cytokinins. The first unique enzyme in cytokinin biosynthesis, cytokinin synthase, catalyzes the transfer of an isopentenyl group from isopentenyl pyrophosphate to the 6 nitrogen of adenosine monophosphate (AMP). The product, isopentenyl adenine ribotide, can be readily converted to the cytokinins *trans*-zeatin ribotide and dihydrozeatin ribotide. These, in turn, can be converted to the free-base forms, which are the naturally occurring cytokinins. (After Kaminec 1992.)

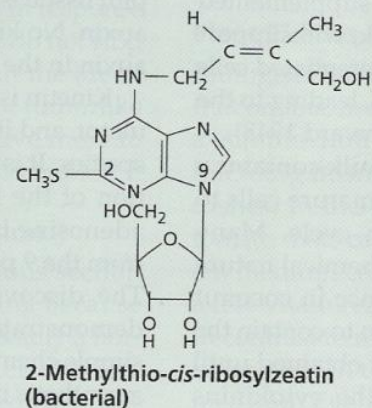
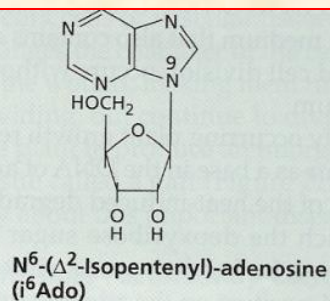
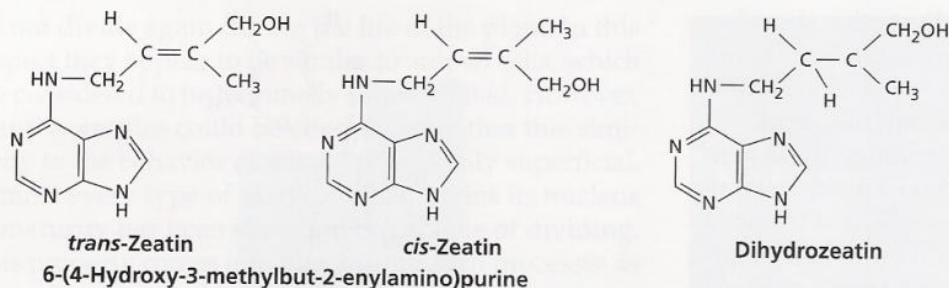
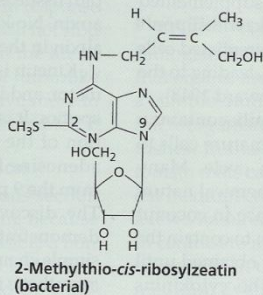
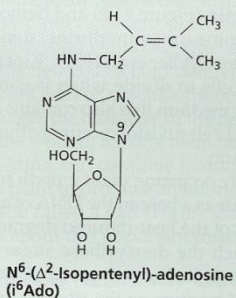
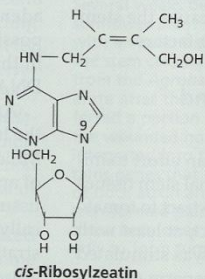
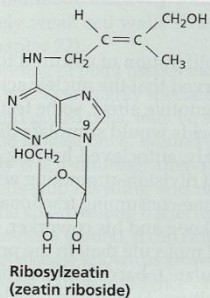
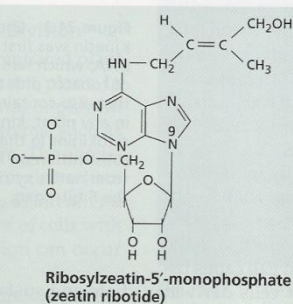
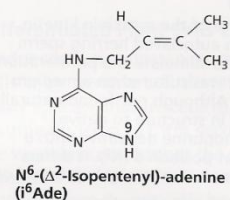
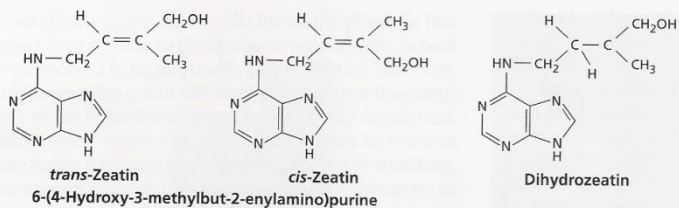


Figure 21.3 Structures of some naturally occurring cytokinins. Most plants have *trans*-zeatin as the principal free cytokinin, but dihydrozeatin and isopentenyl adenine (i⁶Ade) are also native plant cytokinins. Free cytokinins also include the ribosides and ribotides of zeatin, dihydrozeatin, and isopentenyladenosine, although these may be active as cytokinins by conversion to the respective bases. Free cytokinins from bacteria include 2-methylthio-*cis*-ribosylzeatin, as well as *cis*- or *trans*-zeatin, and their ribosides and ribotides.

Figure 21.3 Structures of some naturally occurring cytokinins. Most plants have *trans*-zeatin as the principal free cytokinin, but dihydrozeatin and isopentenyl adenine (i⁶Ade) are also native plant cytokinins. Free cytokinins also include the ribosides and ribotides of zeatin, dihydrozeatin, and isopentenyladenosine, although these may be active as cytokinins by conversion to the respective bases. Free cytokinins from bacteria include 2-methylthio-*cis*-ribosylzeatin, as well as *cis*- or *trans*-zeatin, and their ribosides and ribotides.

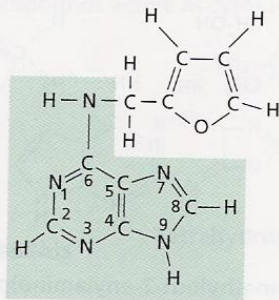
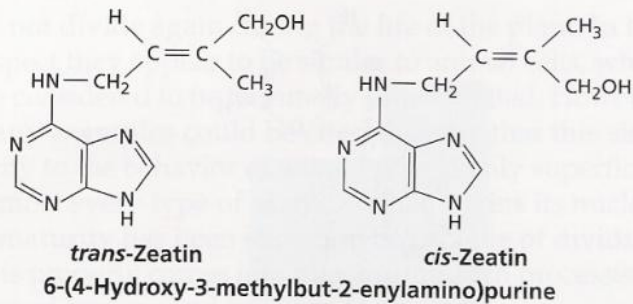
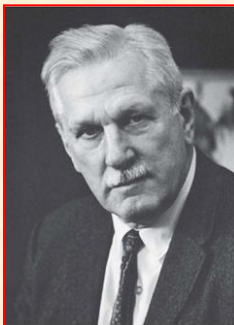


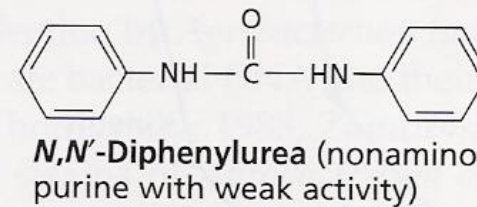
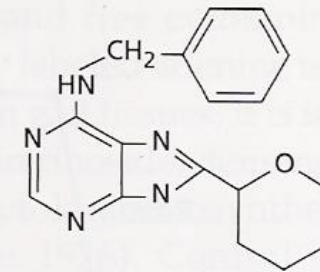
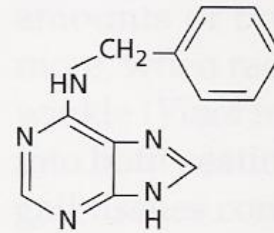
Figure 21.2 Chemical structure of the cytokinin kinetin. Kinetin was first isolated from autoclaved herring sperm DNA, which had been shown to stimulate the proliferation of tobacco pith tissue when it was cultured on a medium that also contained an auxin. Although not found naturally in any plant, kinetin is similar in structure to native cytokinins in that it is an aminopurine derivative with a substitution on the nitrogen at position 6 (N⁶). It differs from native cytokinins in the nature of the group found on the 6 nitrogen.

Folke Skoog



July, 1908 - February, 2001

(A) Synthetic compounds active as cytokinins



(B) Cytokinin antagonist (note modified purine ring)

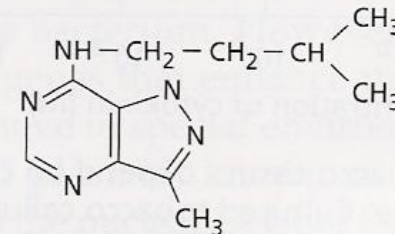
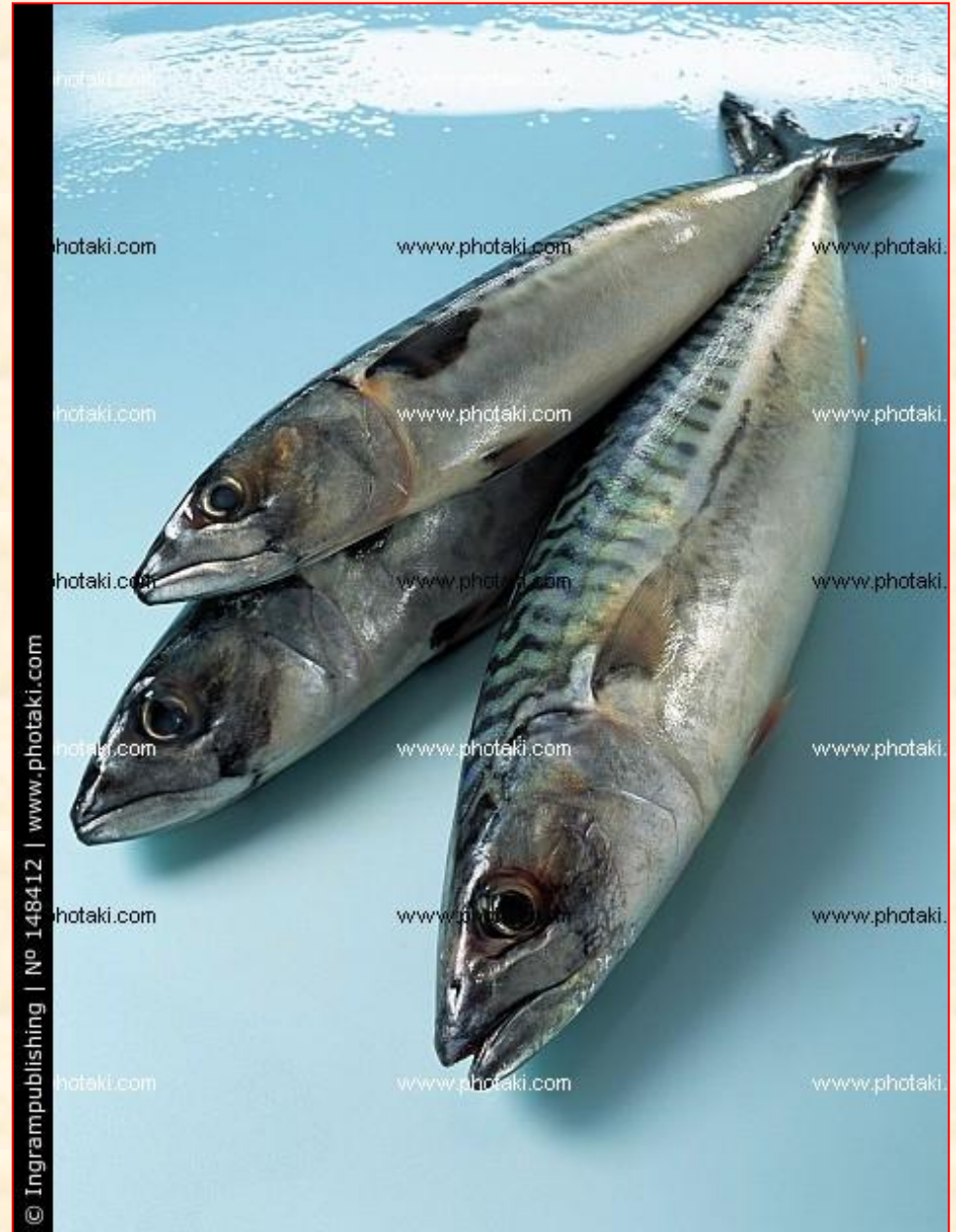
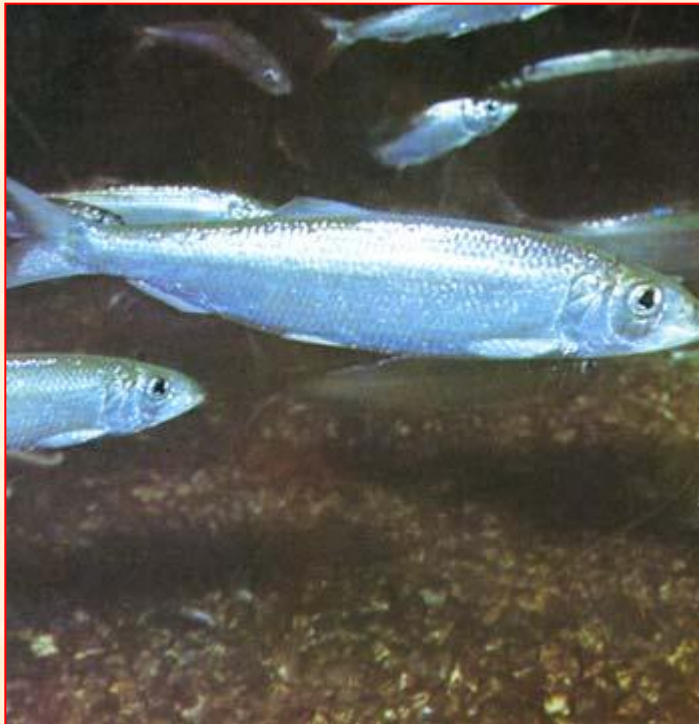
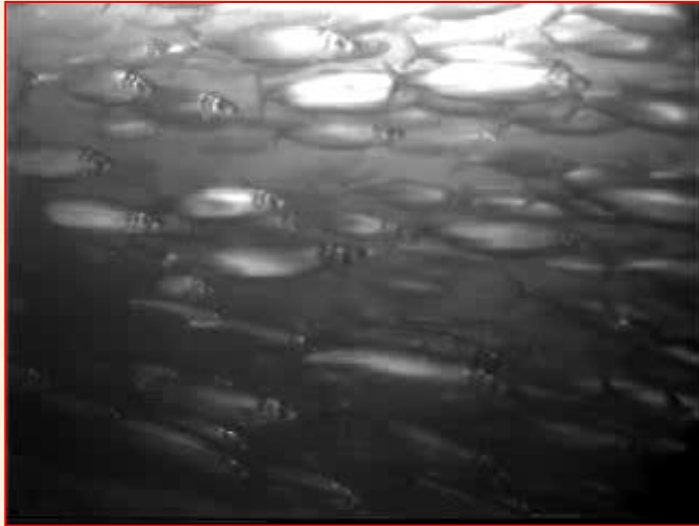


Figure 21.4 Structures of some synthetic cytokinins and a cytokinin antagonist. (A) In addition to kinetin, several synthetic compounds are active as cytokinins, such as benzylaminopurine. However, some diphenylurea compounds, which are not aminopurine derivatives, are weak synthetic cytokinins. (B) Modification of the purine ring results in compounds that are cytokinin antagonists. They block the action of cytokinin, possibly by competing with cytokinin for binding to its receptor.

Arenque



© Ingrampublishing | Nº 148412 | www.photaki.com

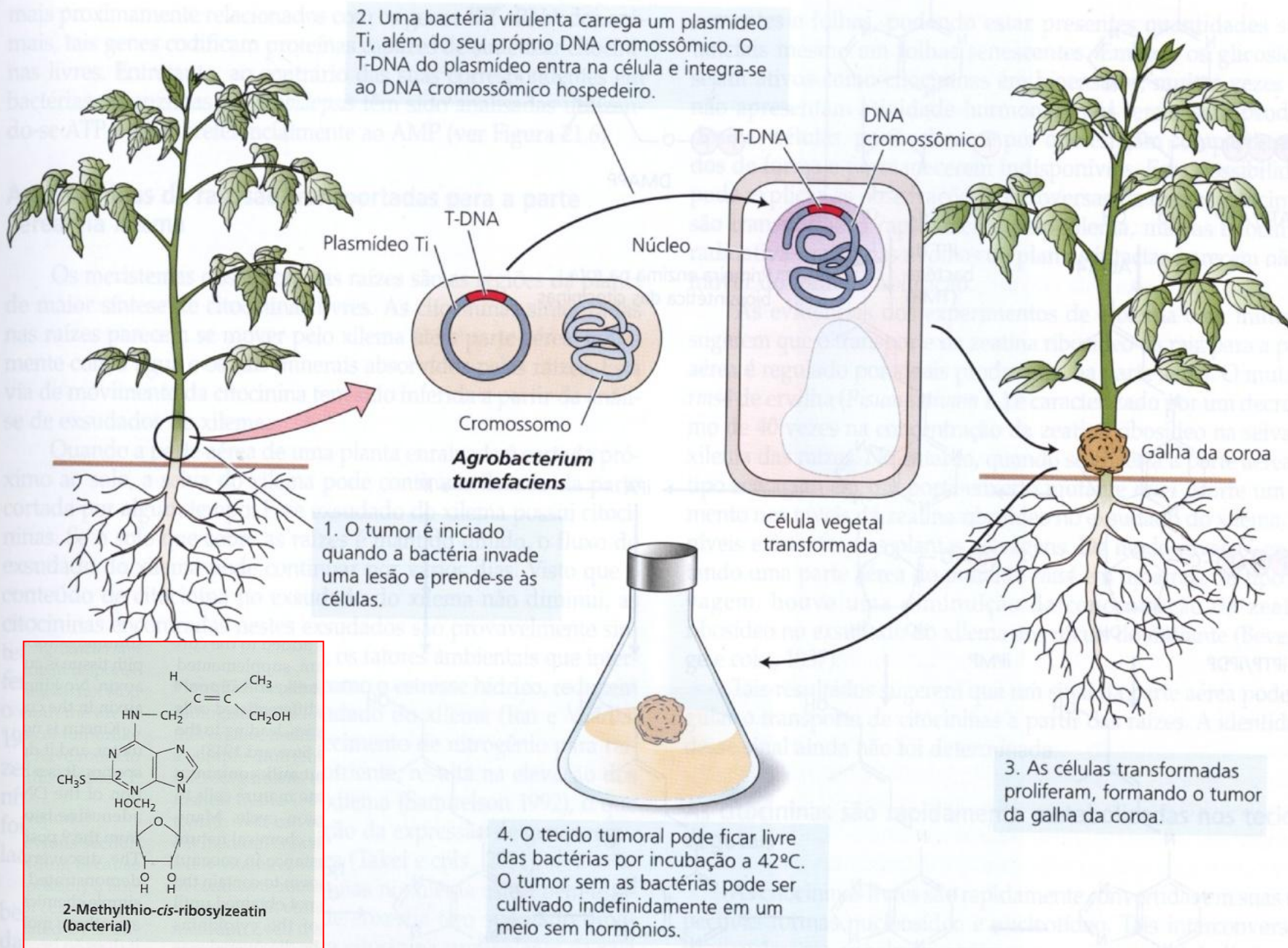


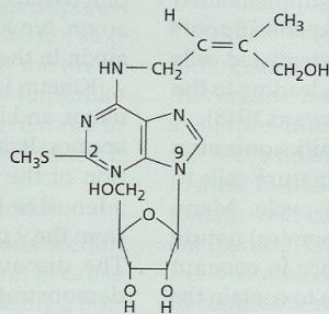
FIGURA 21.4 Indução de tumor pela *Agrobacterium tumefaciens* (Chilton, 1983).



FIGURA 21.1 Formação de tumor no caule de um tomateiro infectado com a bactéria da galha da coroa, *Agrobacterium tumefaciens*. Dois meses antes da fotografia ser obtida, o caule foi lesionado e inoculado com uma cepa virulenta da bactéria da galha da coroa (Aloni e cols., 1998, cedida por R. Aloni).



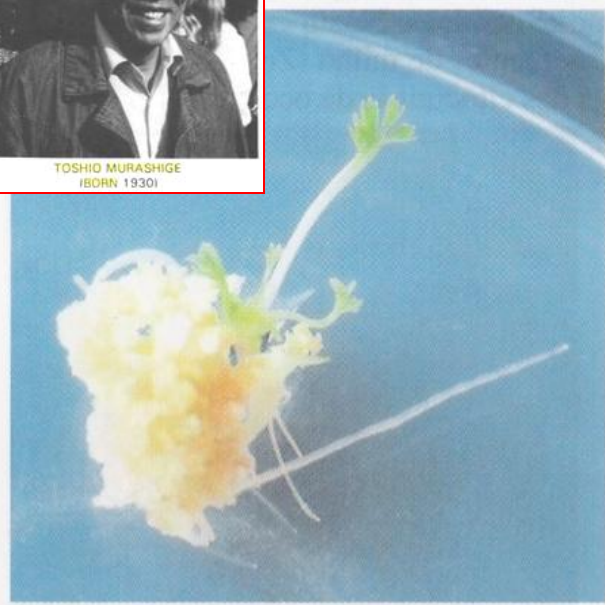
28.27
Galhas da coroa crescendo em um caule de *Nicotiana glauca*.



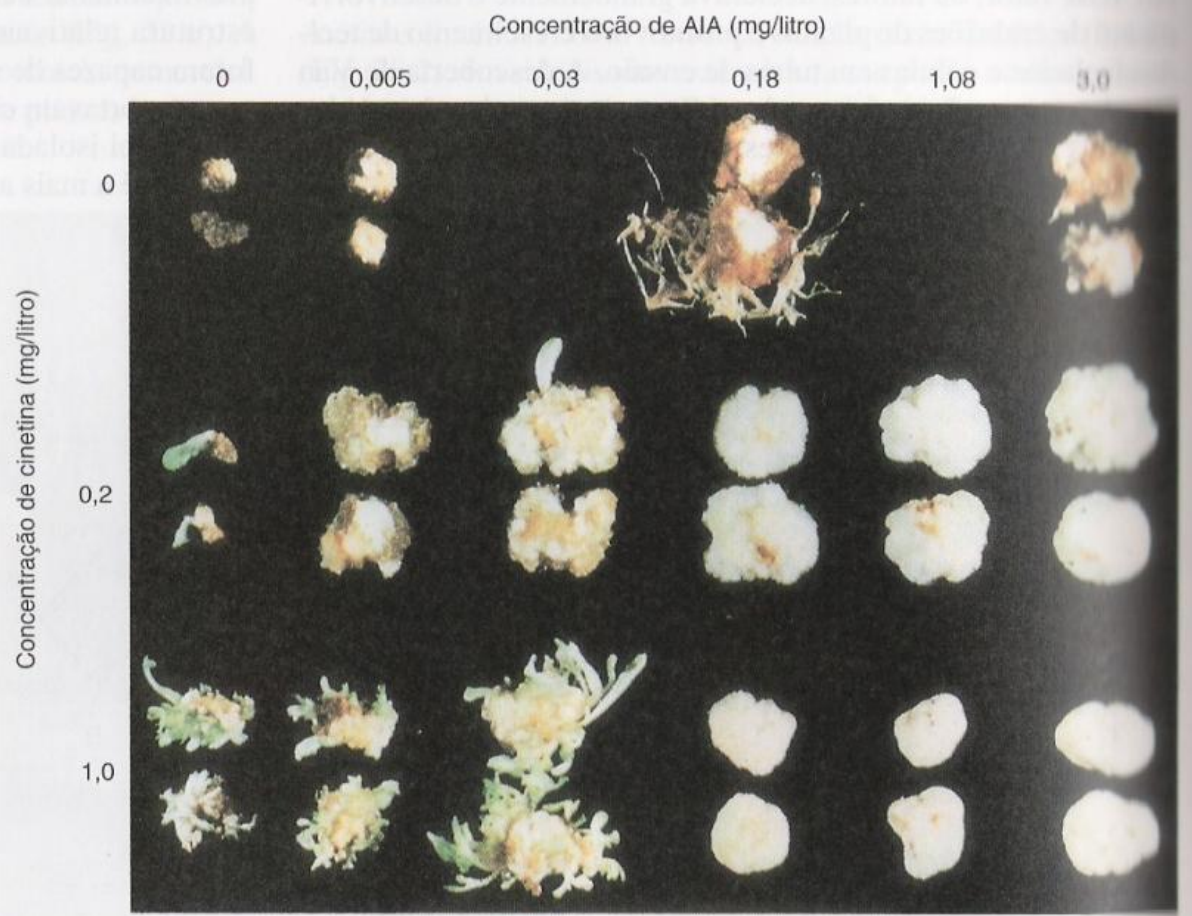
2-Methylthio-*cis*-ribosylzeatin
(bacterial)



TOSHIO MURASHIGE
(BORN 1930)



(a)



(b)

28.9

Desenvolvimento do calo. (a) Gemas caulinares e raízes crescendo a partir de tecido indiferenciado — um calo — de cenoura (Daucus carota) após o tratamento com uma auxina e uma citocinina. Dependendo da proporção relativa de auxina e citocinina, calos de vários tipos de plantas irão continuar crescendo como um tecido indiferenciado, irão produzir raízes ou irão produzir gemas e caules. (b) Efeito do aumento da concentração de AIA e diferentes níveis de cinetina no crescimento e na formação de órgãos em calos de fumo (Nicotiana tabacum) incubados em meio contendo nutrientes e água. Note que tanto sem a adição de AIA quanto de cinetina pouco crescimento ocorre (topo, à esquerda). Altos níveis de AIA sozinho (linha do topo) promovem formação de raízes, enquanto eles reprimem a formação de gemas caulinares quando utilizados sozinhos ou em combinação com cinetina. Os níveis altos de cinetina (linha de baixo) foram mais efetivos que os níveis baixos (linha do meio) na promoção do desenvolvimento das gemas, mas ambos os níveis de cinetina foram altos demais para a produção de raízes.



Plantas que expressam o gene *ipt* permanecem verdes e fotossintetizantes

Planta-controle de idade semelhante: senescência avançada, sem fotossíntese

FIGURA 21.18 A senescência foliar é retardada em uma planta transgênica de tabaco contendo o gene *ipt*, para a biossíntese da citocinina. O gene *ipt* é expresso em resposta aos sinais que induzem a senescência (Gan e Amasino, 1995, cedida por R. Amasino).

Kin 0 mg/L

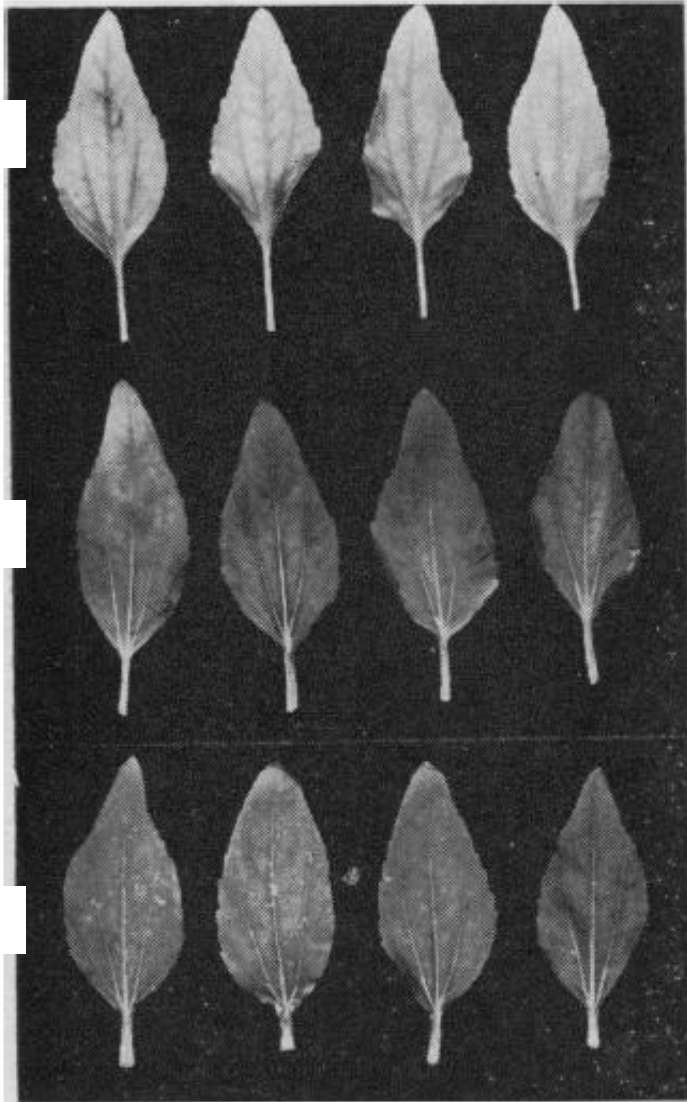


Fig. 1. Condition of detached *Xanthium* leaves after 10 days' culture on (from top to bottom) water, 1 mg of kinetin per liter, and 5 mg of kinetin per liter.

Kin 1 mg/L

Kin 5 mg/L

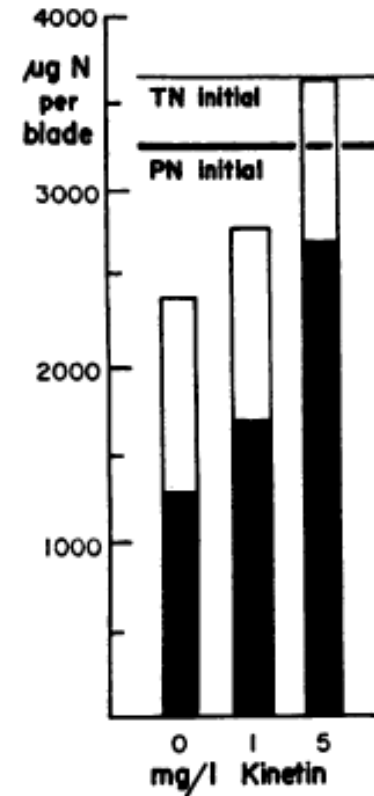
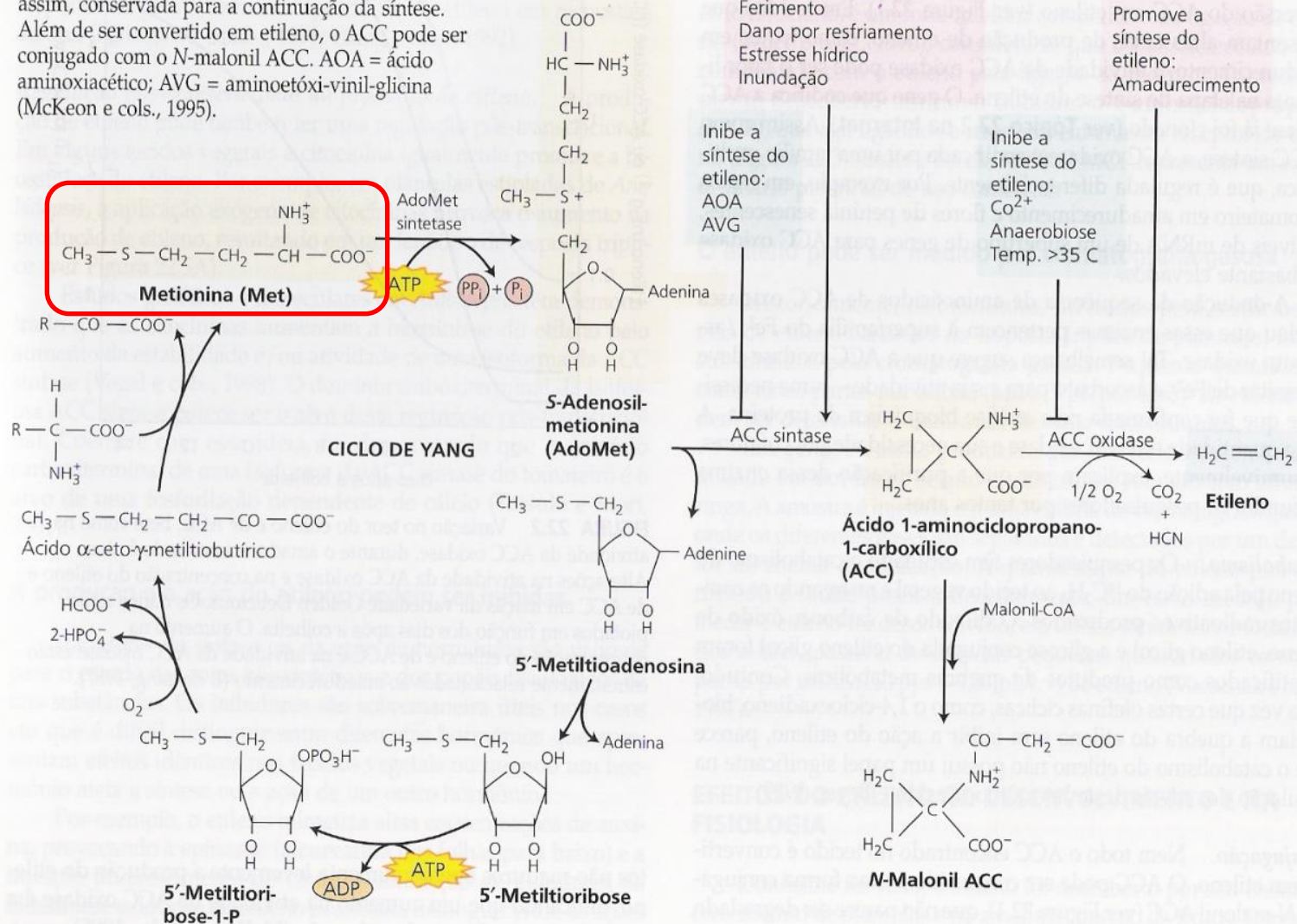


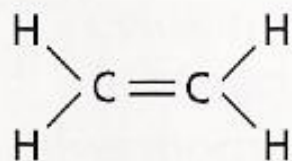
Fig. 2. Protein nitrogen (PN) and total nitrogen (TN) in detached *Xanthium* leaves (blades) after 12 days' culture on water and kinetin solutions. The total columns represent total nitrogen; the solid parts of columns represent protein nitrogen; and the horizontal lines show levels at the start of the experiment.

Etileno

FIGURA 22.1 A rota biossintética do etileno e o ciclo de Yang. O aminoácido metionina é o precursor do etileno. A etapa limitante da rota é a conversão do AdoMet em ACC, a qual é catalisada pela enzima ACC sintase. A última etapa da rota, a conversão do ACC em etileno, necessita do oxigênio e é catalisada pela enzima ACC oxidase. O grupo $\text{CH}_3\text{-S}$ da metionina é reciclado pela via do ciclo de Yang e, assim, conservada para a continuação da síntese. Além de ser convertido em etileno, o ACC pode ser conjugado com o *N*-malonil ACC. AOA = ácido aminoacético; AVG = aminoetóxi-vinil-glicina (McKeon e cols., 1995).

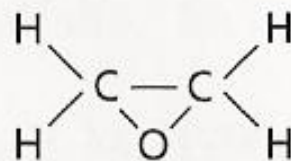


(A)



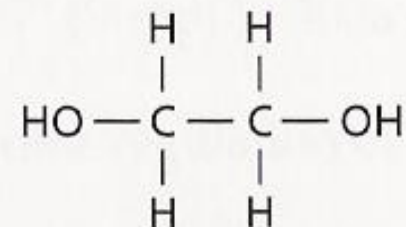
Ethylene

(B)



**Ethylene
oxide**

(C)



**Ethylene
glycol**

(D) Complete oxidation of ethylene

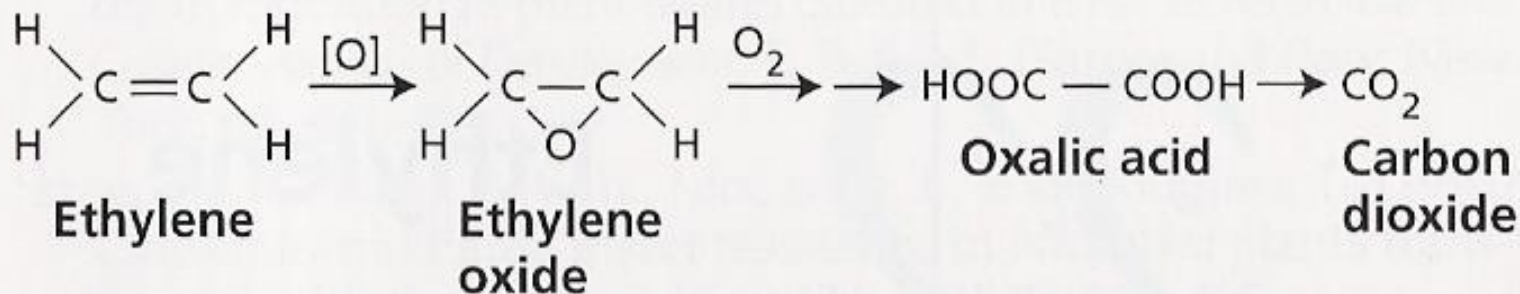
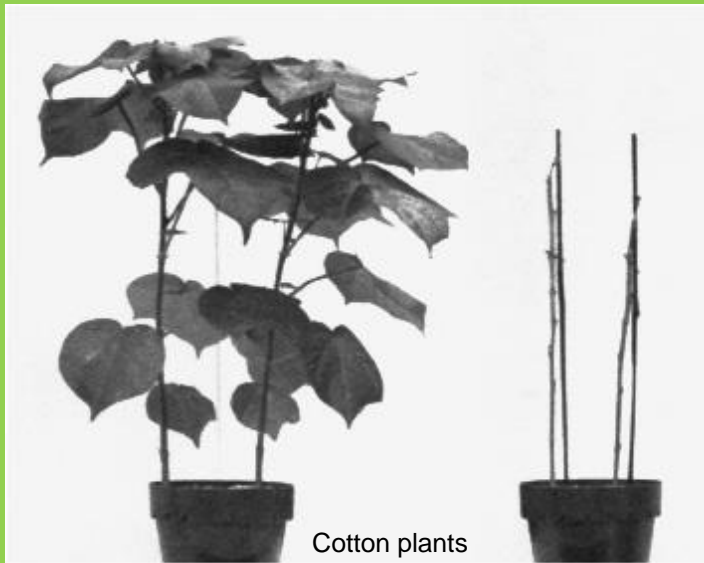


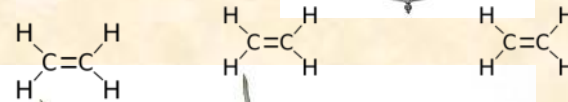
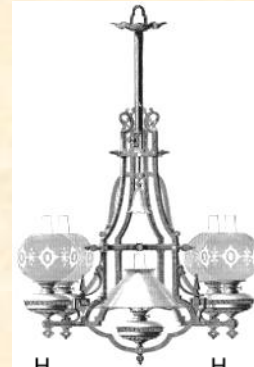
Figure 22.1 Ethylene (A) can be oxidized to ethylene oxide (B), which can be hydrolyzed to ethylene glycol (C). (D) Alternatively, ethylene can be oxidized completely to CO₂.

Etileno promove a senescência das folhas e pétalas

Air (control) 7 days ethylene



Ethylene promotes leaf and petal senescence.



No gás de iluminação das casas, as plantas foram prejudicadas pelo etileno produzido pela queima de gás. *Aspidistra* é etileno-resistente e assim tornou-se uma planta popular de interior das casas.

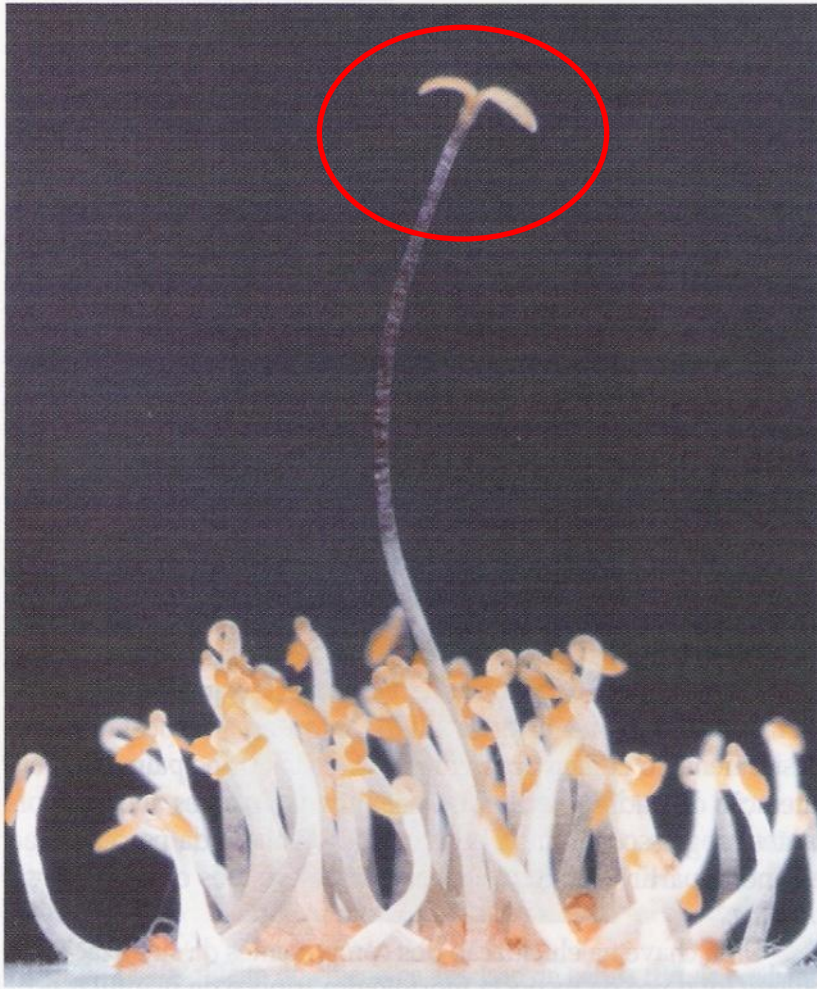


FIGURA 22.12 Triagem para o mutante *etr1* de *Arabidopsis*. As plântulas foram crescidas por três dias no escuro com etileno. Observe que exceto uma plântula, todas estão exibindo a resposta tríplice: aumento na curvatura do gancho plumular, inibição e expansão radial do hipocótilo, além de crescimento horizontal. O mutante *etr1* é completamente insensível ao hormônio e cresce como uma plântula não-tratada (fotografia de K. Stepnitz do MSU/DOE Plant Research Laboratory).

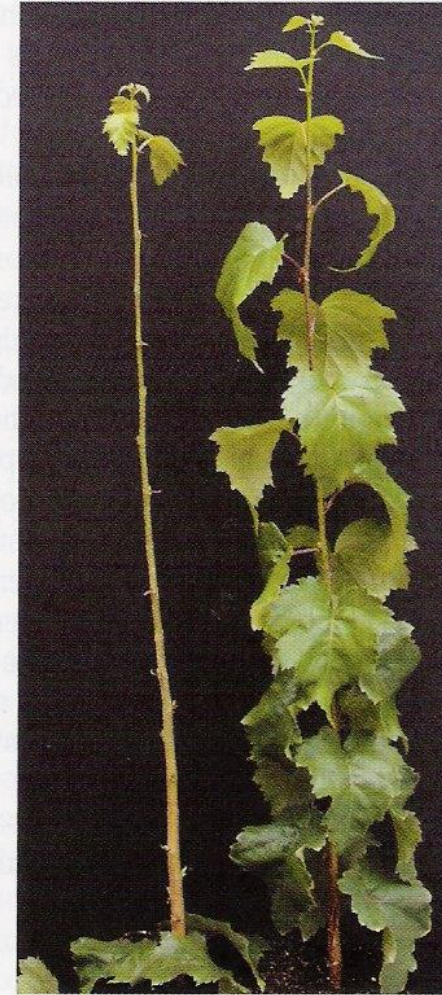
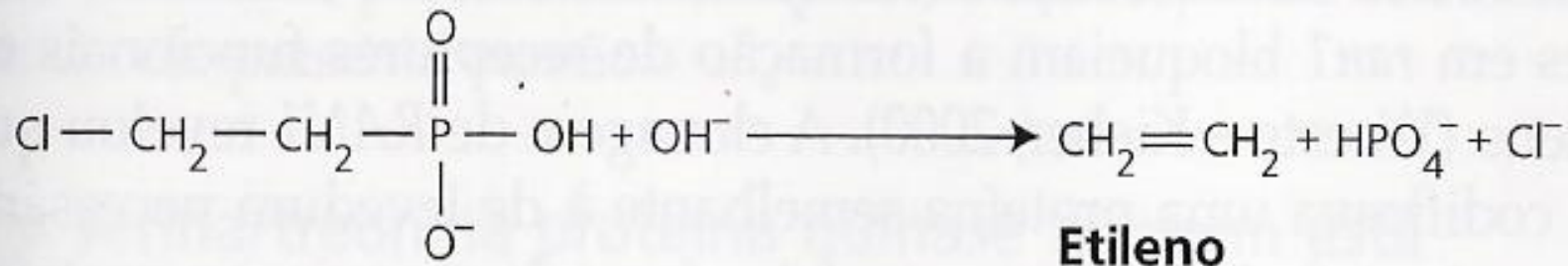


FIGURA 22.10 Efeito do etileno na abscisão de bétula (*Betula pendula*). A planta à esquerda é o tipo selvagem. A planta à direita foi transformada com a versão mutante do receptor de etileno de *Arabidopsis*, *ETR1-1*. A expressão deste gene estava sob controle transcricional de seu próprio promotor. Uma das características dessa árvore mutante é que elas não perdem as folhas quando fumegadas por três dias com 50 ppm de etileno.



**Ácido 2-cloroetilfosfônico
(etefon)**

Etileno

Atualmente, o 1-metilciclopropano (MCP) está sendo desenvolvido para uso em várias aplicações de pós-colheita.



Metil-ciclopropano

1-MCP treated group



The control group

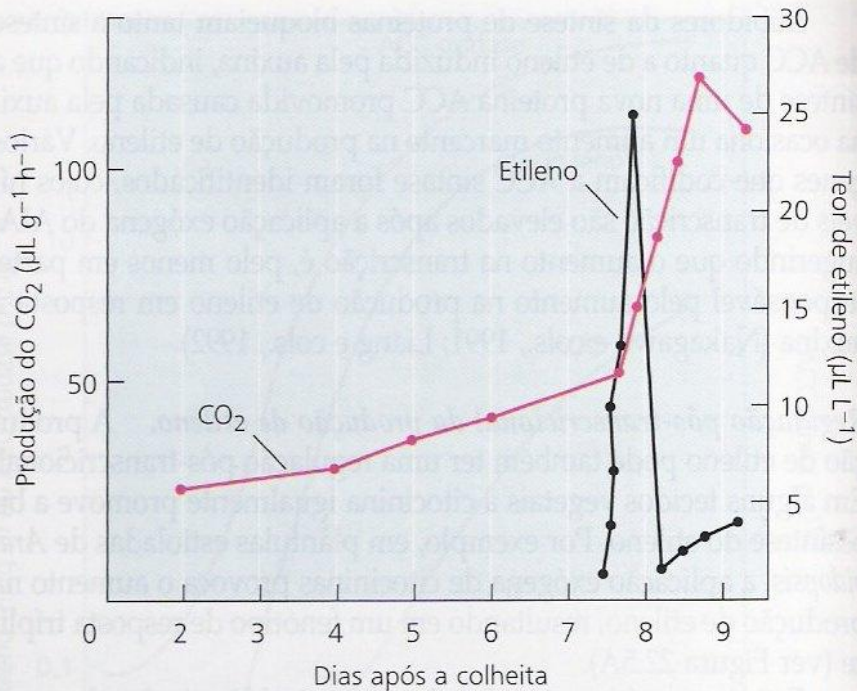


FIGURA 22.4 Produção de etileno e respiração. O amadurecimento em banana é caracterizado por um aumento climatérico na taxa de respiração, conforme evidenciado pelo aumento na produção de CO₂. O aumento climatérico na produção de etileno precede o aumento na produção de CO₂, sugerindo que o etileno é o hormônio que desencadeia o processo de amadurecimento (Burg e Burg, 1965).

TABELA 22.1
Frutos climatéricos e não-climatéricos

Climatéricos	Não-climatéricos
Maçã	Pimenta doce
Abacate	Cereja
Banana	Citros
Melão	Abacaxi
Querimólia	Feijão de corda
Figo	Morango
Manga	Melancia
Azeitona	Uva
Pêssego	
Pêra	
Caqui	
Ameixa	
Tomate	



Alta Tecnologia em geradores de gás,
para climatizadores de frutas

Rua Padre Gonçalves do Vale, 117 - SP - SP
Fone: (11)2753-7336 - Fax: (11)2754-0949
E-mail: banasil@sti.com.br

GERADOR DE GÁS ETILENO PARA CLIMATIZAÇÃO DE FRUTAS (C₂H₄)

 DOSADOR

 AQUECEDOR

 FORÇA

LIG / DES 

Tensão de alimentação 220Vef
Patenteado e cadastrado no IBAMA
(Secretaria do Meio Ambiente)
Conf. Lei Federal 6.938 de 31.01.80
Lei 7.803 de 18.07.89
Portaria Normativas do IBAMA
n.302/88 e 96/96



Concentrado Etil®



Formulado pela Banasil®, trata - se de um líquido transparente com um odor adocicado.

Age em conjunto com o gerador de gás etileno, transformando o líquido no Gás Etileno através de um processo catalítico.

Registrado na Policia Federal e Ibama, seguindo os padrões da legislação Brasileira e Internacional.

O Concentrado Etil é indicado para acelerar o processo de maturação de frutas. Tudo isso de uma forma natural, pois o etileno é um hormônio produzido pelas plantas.

Indicações de uso: abacate, abacaxi, ameixa, banana, caqui, citrus, maçã, mamão, manga, melão, pêra, tomate e outros.

Disponível em caixas contendo 12 garrafas de 1 Litro cada

Vantagens

- Maior rendimento e diminuição de perdas
- Custo baixo
- Melhoria de qualidade
- Não tóxico



Cartucho de Tinta HP
75 Tricolor - CB337WB
R\$ 75,90

Equipamentos

[Acessórios](#)[Produtos](#)

Parcele suas
compras em
até **18x**



Gerador de gás etileno

De: R\$ 1.050,00

Por: R\$ 990,00

18x de R\$ 71,92 [mais informações](#)



(indisponível)

Avise-me quando chegar:

[cadastrar e-mail](#)

Gerador de gás etileno, converte o concentrado etil em 92% de etileno puro. Tudo através de uma reação catalítica.

Etileno reduz a longevidade de flores de corte e frutas



Níveis de etileno podem ser gerenciados visando manter o frescor de frutas comercialmente e em casa.

Estratégias para limitar os efeitos do etileno:

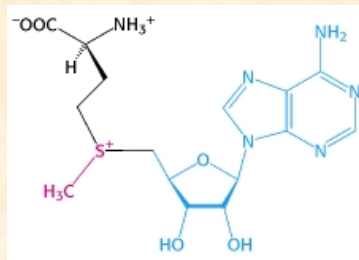
Limitar a produção - CO_2 alto ou baixo O_2

Remoção da atmosfera - Reação com KMnO_4 , absorção por zeolita

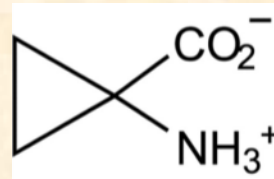
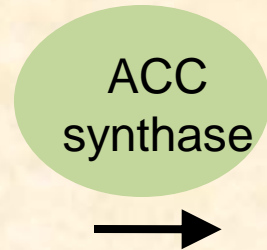
Interferir na ligação ao receptor de etileno - tiosulfato de sódio (STS), diazocyclopentadiene (DACP), outros



Molecular genetic approaches can limit ethylene synthesis

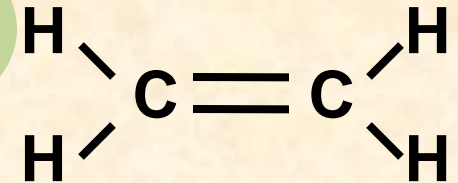
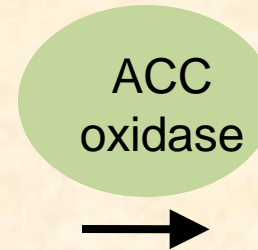


S-adenosyl methionine

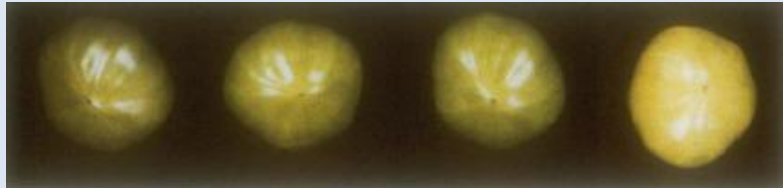


ACC

(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid)



Ethylene



Antisense ACC synthase

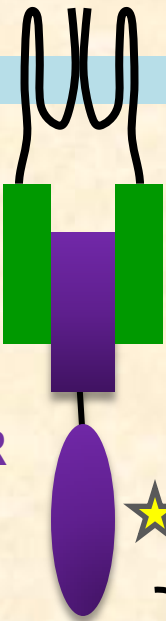


Control

Introduction of antisense constructs to interfere with expression of biosynthesis enzymes is an effective way to control ethylene production.

Ethylene perception mutants interfere with ripening

Air or Ethylene



interfere with ripening

Several mutations that affect ethylene perception and signaling interfere with fruit ripening.

Wild type

Green-ripe

Never-ripe2

Never-ripe



FIGURE 19.7. Hypothetical model for the ethylene-induced synthesis of cellulase during avocado fruit ripening. Hydrolysis of the cell wall, a basic step in fruit ripening, depends on increased activity of cellulase. The higher cellulase activity is due to ethylene-dependent accumulation of the mRNA coding for the cellulase. This model describes the sequence of events that includes binding of ethylene, signal transduction, transcription of the cellulase gene and production of mRNA, and synthesis of the cellulase protein, which is then secreted into the cell wall. (From Christoffersen, 1987.)

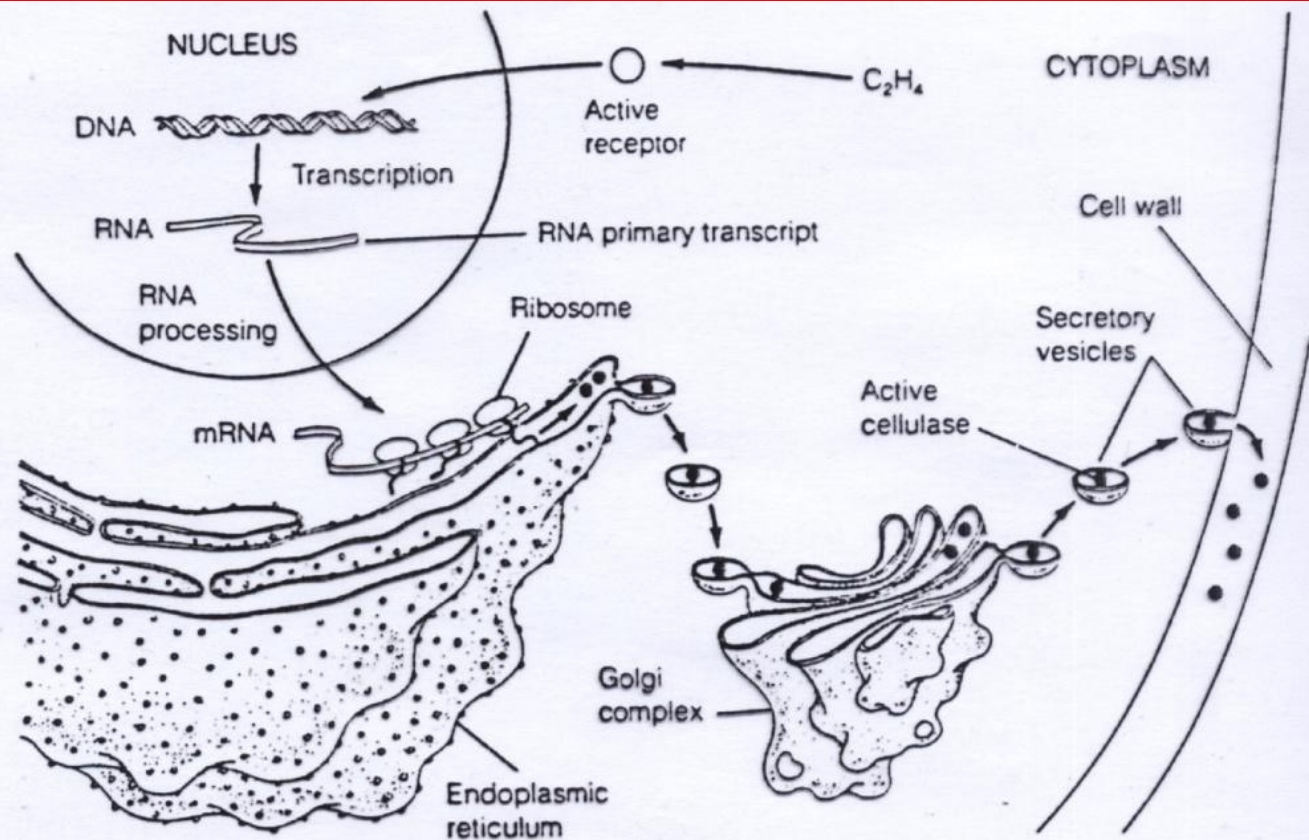


FIGURE 19.8. The ethylene-releasing compound ethephon. When taken up by plant tissue, ethephon is converted to ethylene. Under the trade name of Ethrel, ethephon has many commercial applications, mainly in synchronizing fruit ripening or flowering.

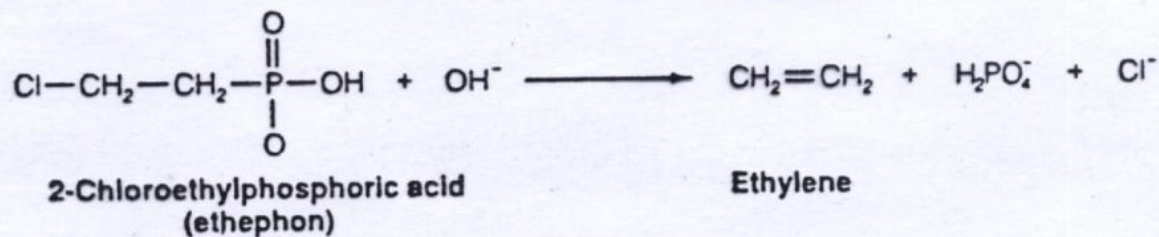
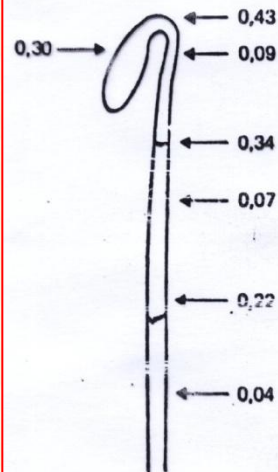
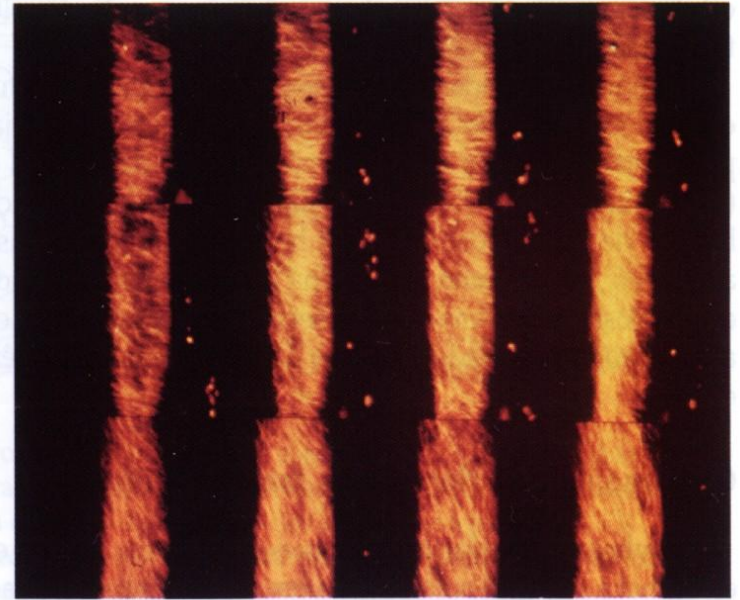
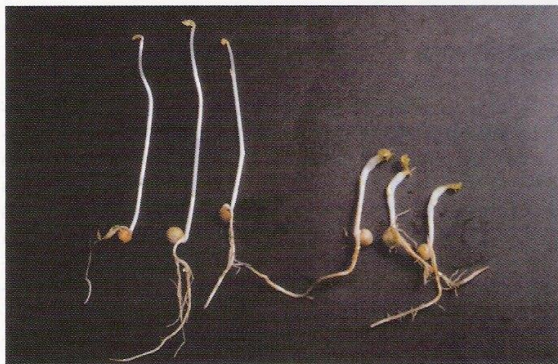


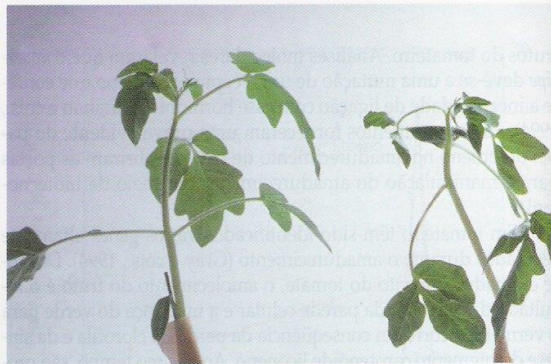
FIGURA 22.8 Reorientação dos microtúbulos, de transversal para vertical, em células epidérmicas do caule de ervilha, em resposta ao ferimento. Uma célula viva da epiderme foi microinjetada com rodamina conjugada a tubulina, que foi incorporada aos microtúbulos da planta. Uma série de tempos de aproximadamente seis minutos de intervalo mostra os microtúbulos corticais sendo reorientados de uma rede transversal para oblíqua/longitudinal. A reorientação parece envolver o surgimento de um novo conjunto “discordante” de microtúbulos em uma nova direção, concomitantemente com o desaparecimento de microtúbulos do alinhamento anterior (Yuan e cols., 1994, fotografia cedida por C. Lloyd).



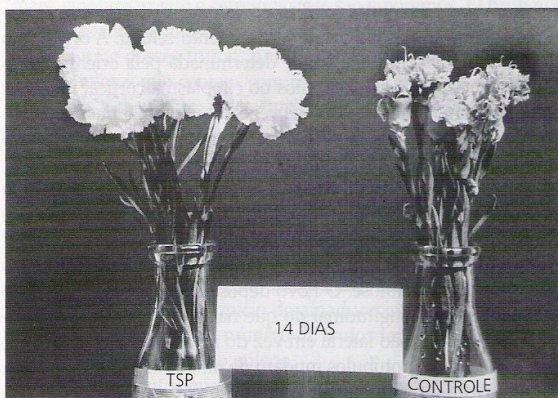
(A)



(B)



(C)



(D)

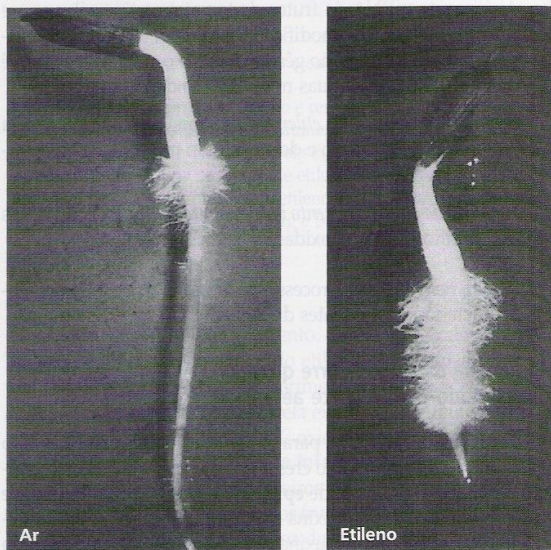
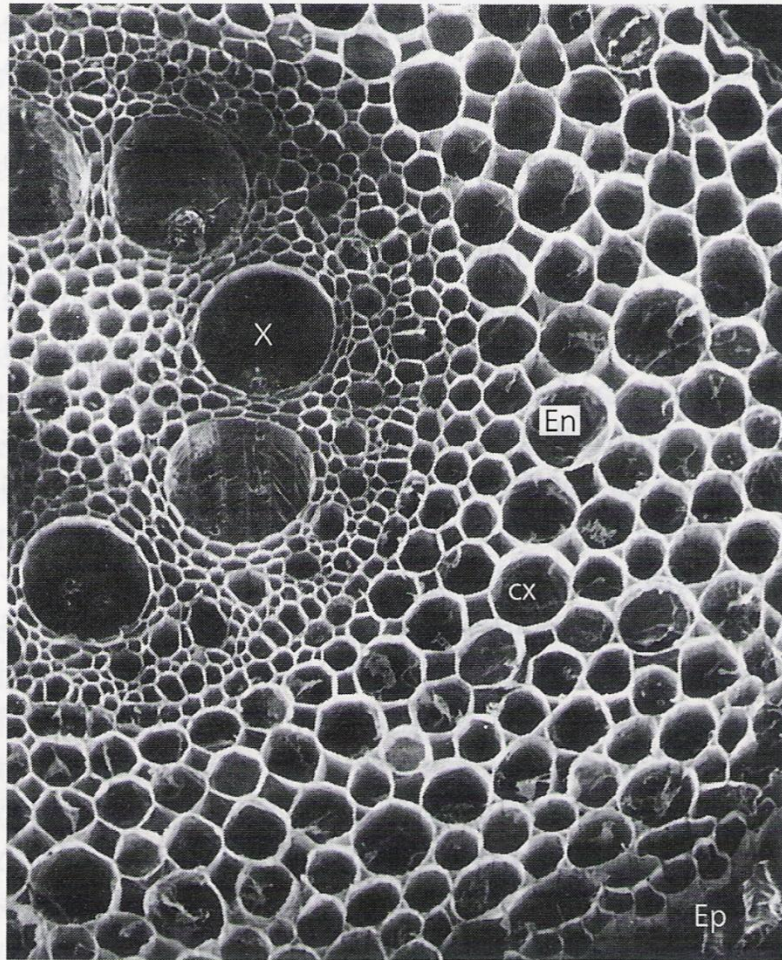


FIGURA 22.5 Alguns efeitos fisiológicos do etileno sobre tecidos vegetais em diferentes estádios de desenvolvimento. (A) Resposta triplíce de plântulas estioladas de ervilha. Plântulas de ervilha, com seis dias, foram tratadas com 10 ppm (partes por milhão) de etileno (direita) ou mantidas sem tratamento (esquerda). As plântulas tratadas apresentaram uma expansão radial, inibição do alongamento do epicótilo e um crescimento horizontal do epicótilo (diagravitropismo). (B) A epinastia, ou curvatura para baixo, de folhas de tomateiro (direita) é provocada pelo tratamento com etileno. A epinastia ocorre quando as células do lado superior do pecíolo crescem mais rápido que as células do lado inferior. (C) Inibição da senescência de flores pela inibição da ação do etileno. As flores de cravo foram mantidas em água deionizada por 14 dias com (esquerda) ou sem (direita) tiosulfato de prata (TSP), um potente inibidor da ação do etileno. O bloqueio do etileno resulta em uma marcante inibição da senescência floral. (D) O etileno promove a formação de pêlos radiculares (ver Glossário) em plântulas de alfaca. Plântulas de dois dias foram tratadas com ar (esquerda) ou 10 ppm de etileno (direita), por 24 horas, antes da foto ter sido obtida. Observe a profusão dos pêlos radiculares nas plântulas tratadas com etileno (A e B cedidas por S. Gepstein; C de Reid, 1995, cedida por M. Reid; D de Abeles e cols., 1992, cedida por F. Abeles).

(A)



(A)

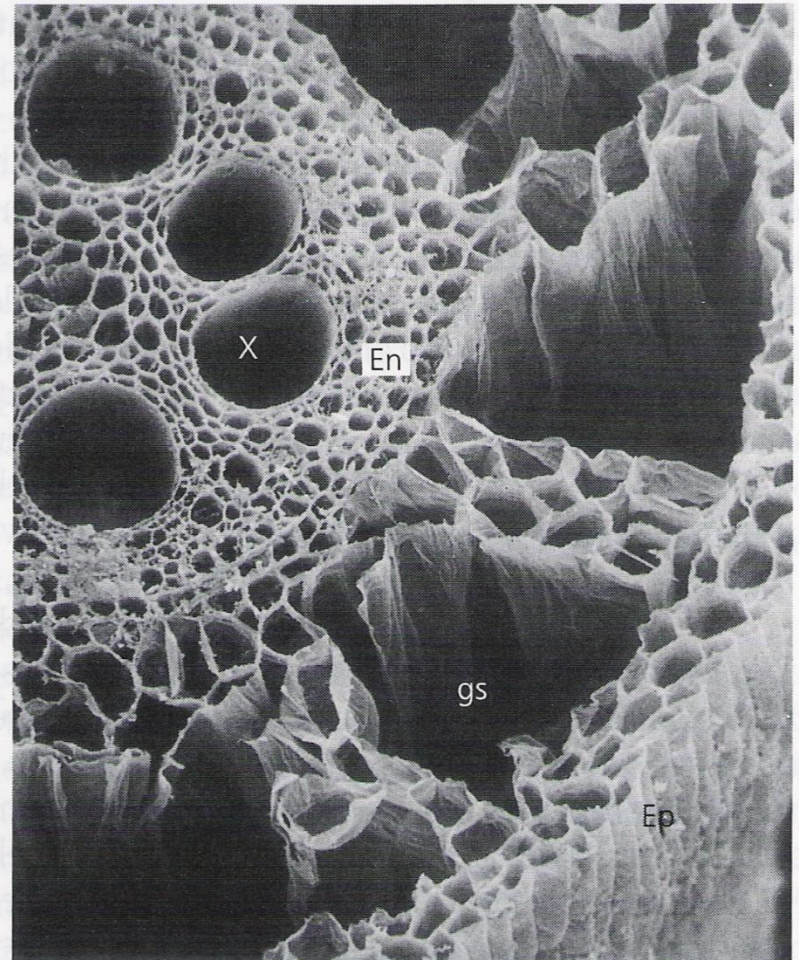


FIGURA 25.18 Electromicrografias (150x), de varredura, de seções transversais de raízes de milho, mostrando alterações estruturais com o suprimento de oxigênio. (A) Raiz-controle, suprida de ar, com células corticais intactas. (B) Raiz deficiente de oxigênio, crescendo em uma solução nutritiva sem aeração. Observe os espaços proeminentes (gs; do inglês, *gas-filled spaces*) no córtex (cx), formados pela degeneração de células. O estelo (todas as células internas à endoderme, En) e a epiderme (Ep) permanecem intactos. X, xilema (cedidas por J. L. Basq e M. C. Drew).



Costela-de-Adão



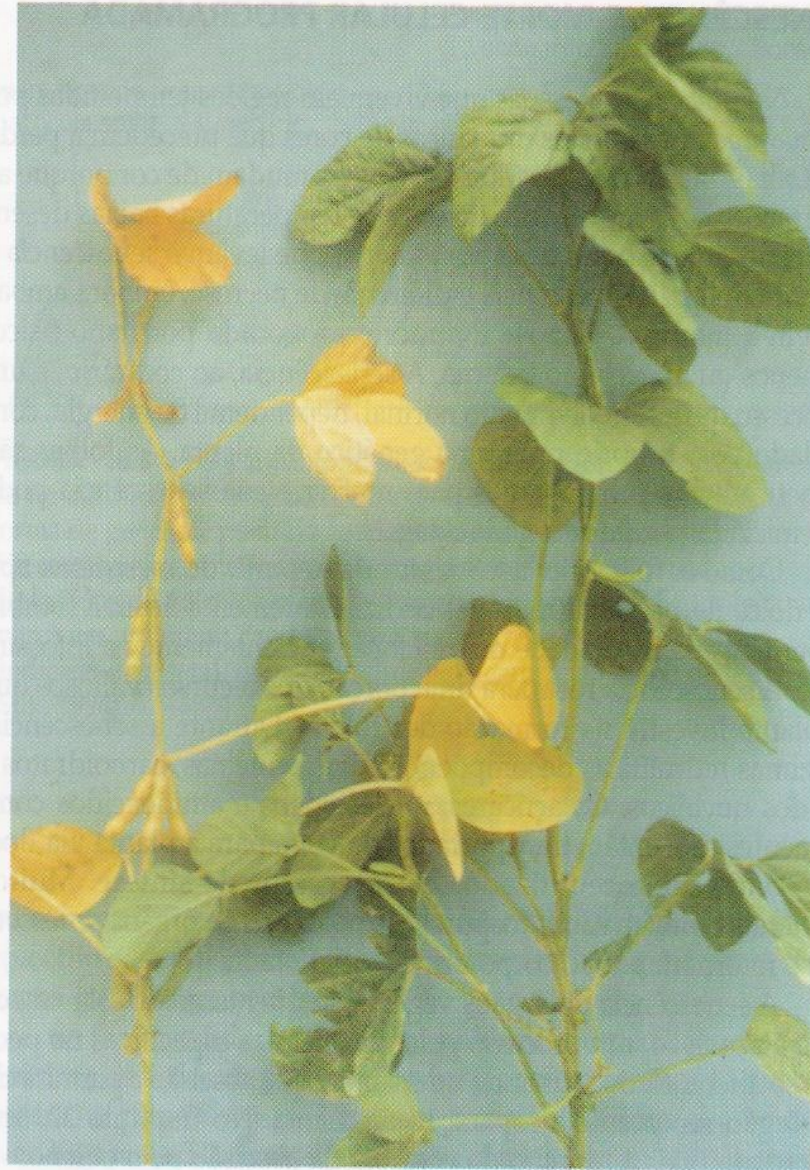


FIGURA 16.36 Senescência monocárpica na soja (*Glycine max*). A planta à esquerda sofreu senescência, após florescer e produzir frutos (legumes). A planta à direita permaneceu verde e vegetativa porque suas flores foram removidas continuamente (cedida por L. Noodén).

UNA REVOLUCION EN CONSERVACION DE FRESCURA

PARA FRUTAS Y VERDURAS

“AISAICA” 愛菜果
SACO SIEMPRE FRESCO
(PATENTE SOLICITADA)



¡ NUEVO PRODUCTO !

El SACO SIEMPRE FRESCO “AISAICA” conserva las frutas y verduras en estado fresco por largo tiempo por absorber y hacer pasar el gas de etileno hormona promotora de envejecimiento. Desarrollado por el Ministerio de Agricultura, Silvicultura y Pesca, este es el primero saco para conservación de frescura de larga duración el el mundo.

El “Aisaika Pack” ha pasado las leyes y reglamentos sobre higiene de alimentos y aditivos de Japón (Directiva 370 de 1969 del Ministerio de Salud y Bienestar Social)

PROBENSE SACO SIEMPRE FRESCO
REUTILIZABLE

NISSHO CORPORATION

3-9-3, Honjo-Nishi, Oyodo-ku, Osaka, Japón
Tel.: 06-372-2331 Fax: 06-371-7238

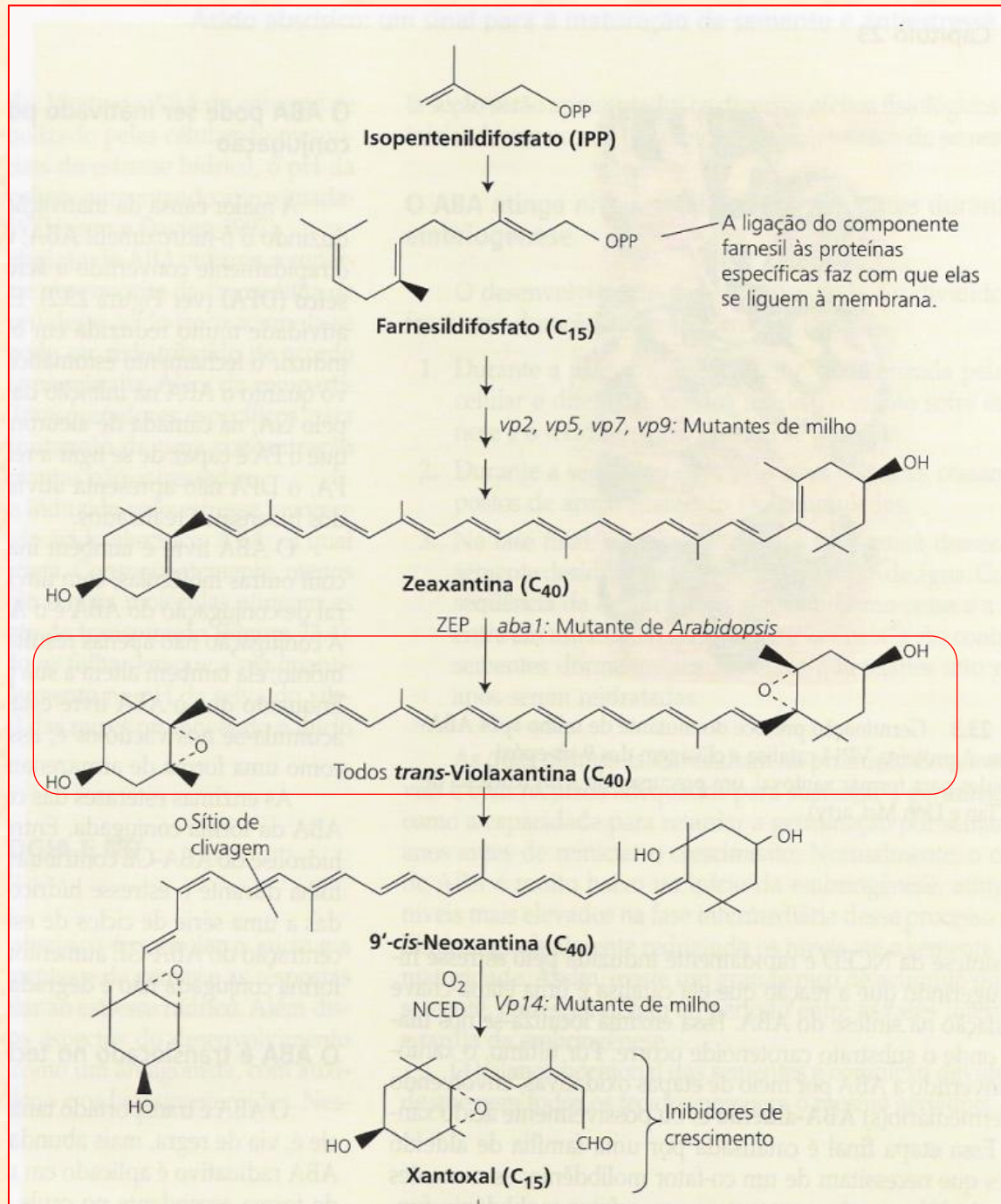
Fabricado en Japón

Uso



Ácido Abscísico (ABA)

Via indireta



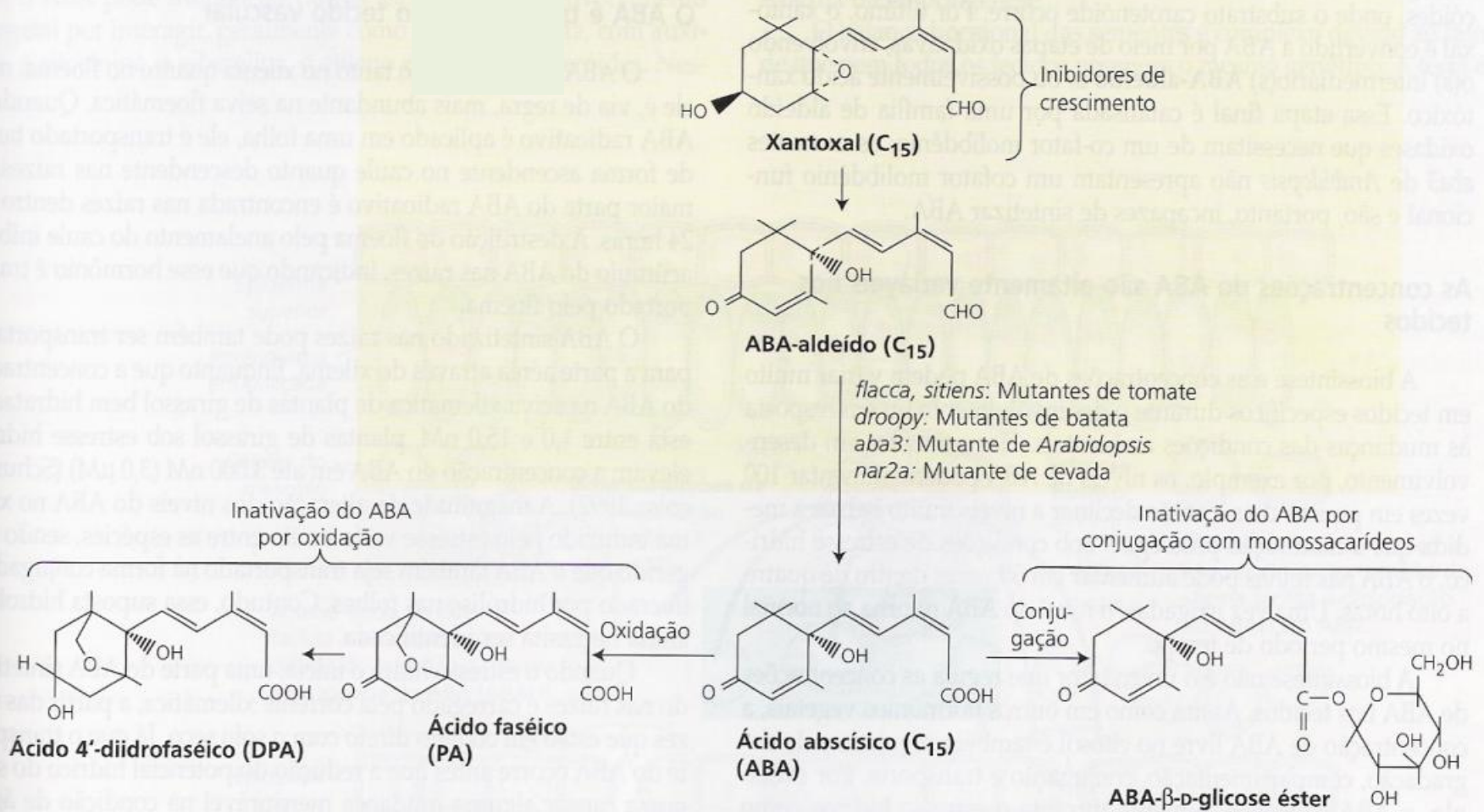
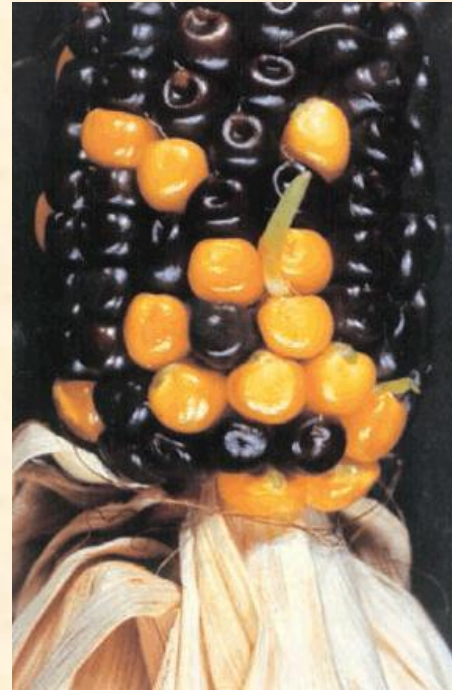
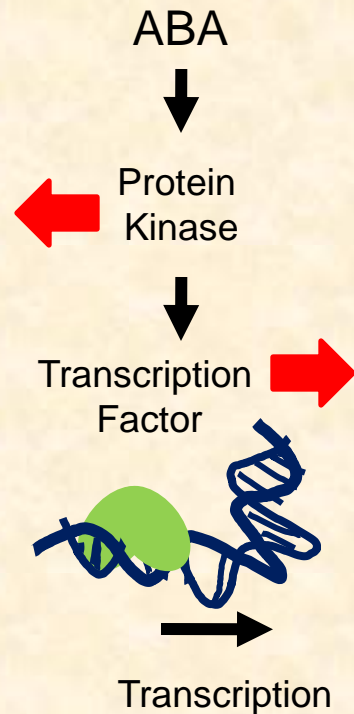


FIGURA 23.2 Biossíntese e metabolismo do ABA. Nas plantas superiores, o ABA é sintetizado pela via dos terpenóides (ver Capítulo 13). Alguns mutantes ABA-deficientes, que tem sido úteis na elucidação da rota, estão indicados nas etapas onde são bloqueados. As vias para o catabolismo do ABA incluem conjugação para formar ABA-β-D-glicosil éster ou oxidação para formar ácido faséico e então o ácido diidrofáséico. ZEP = Zeaxantina epoxidase; NCED= 9-*cis*-epóxi-carotenóides dioxigenase.

ABA synthesis and signaling is required for seed dormancy



A perda da função de sinalização do ABA (proteína cinase ou função de factor de transcrição) interfere com a dormência induzida por ABA e provoca a germinação precoce.

Nakashima, K., et al. (2009) Three Arabidopsis SnRK2 protein kinases, SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 and SRK2I/SnRK2.3, involved in ABA signaling are essential for the control of seed development and Dormancy. *Plant Cell Physiol.* 50: [1345-1363](#). Copyright (c) 2009 by the the Japanese Society of Plant Physiologists with permission from Oxford University Press. McCarty, D.R., Carson, C.B., Stinard, P.S., and Robertson, D.S. (1989) Molecular analysis of viviparous-1: An abscisic acid-insensitive mutant of maize. *Plant Cell* 1: [523-532](#).

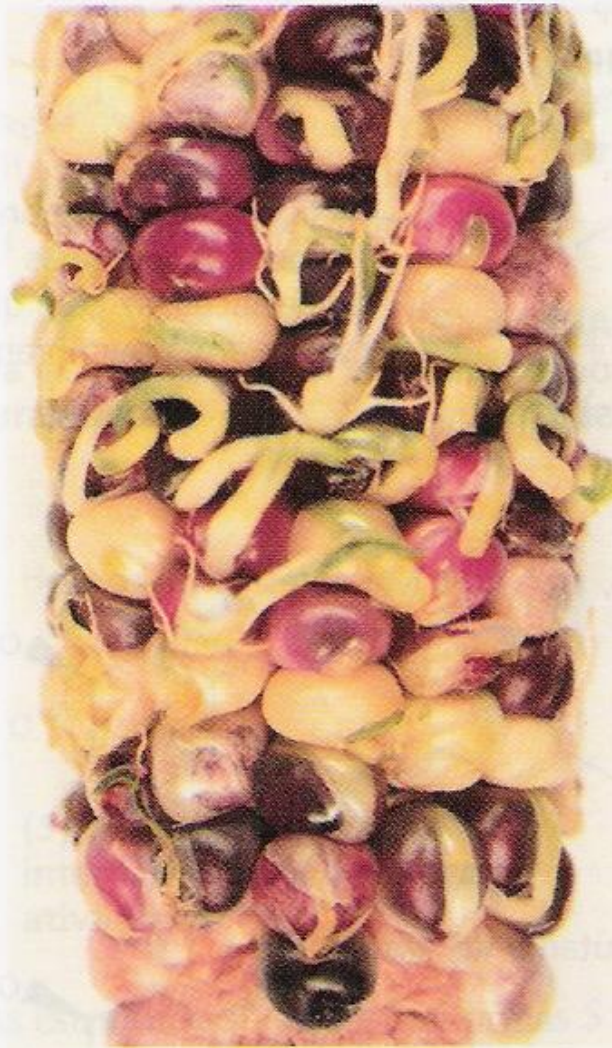
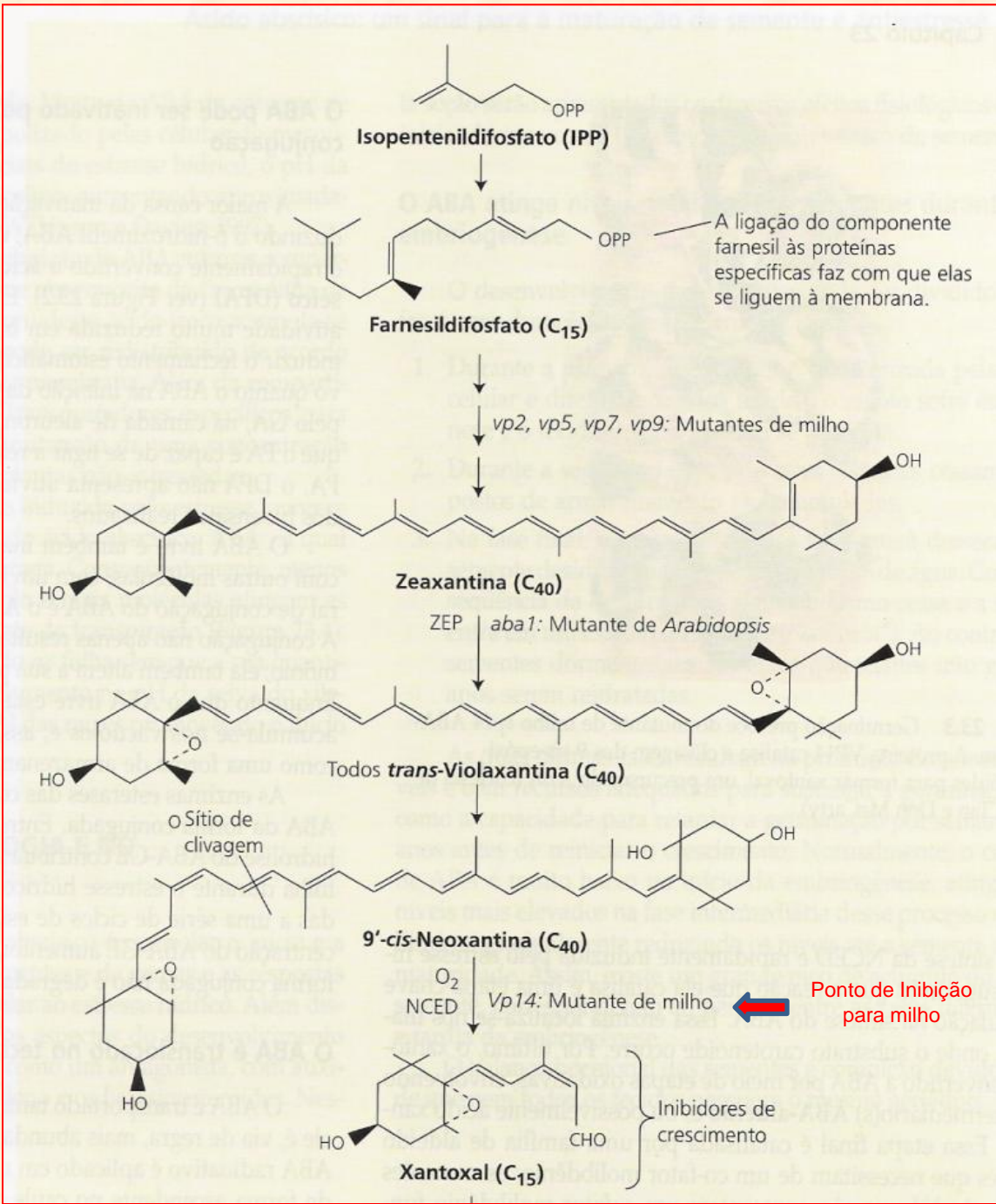
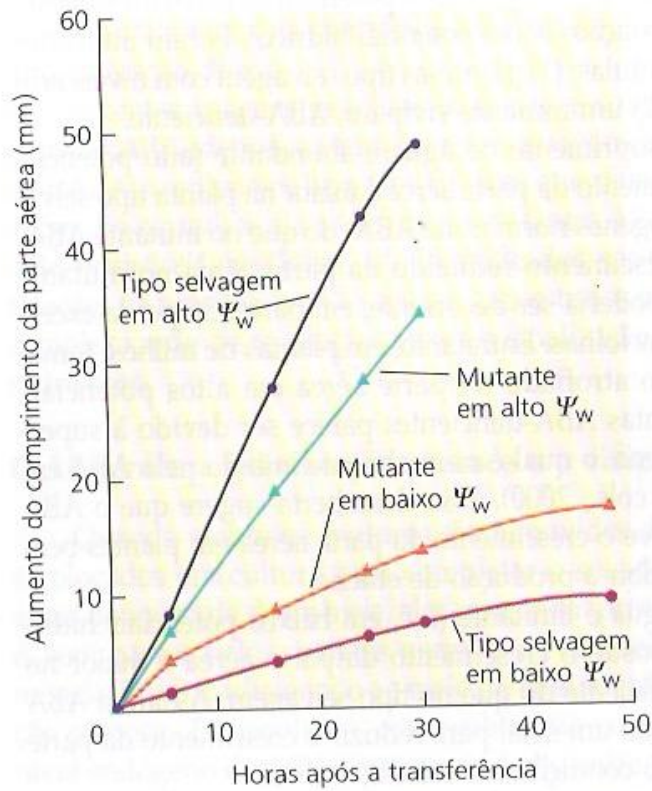


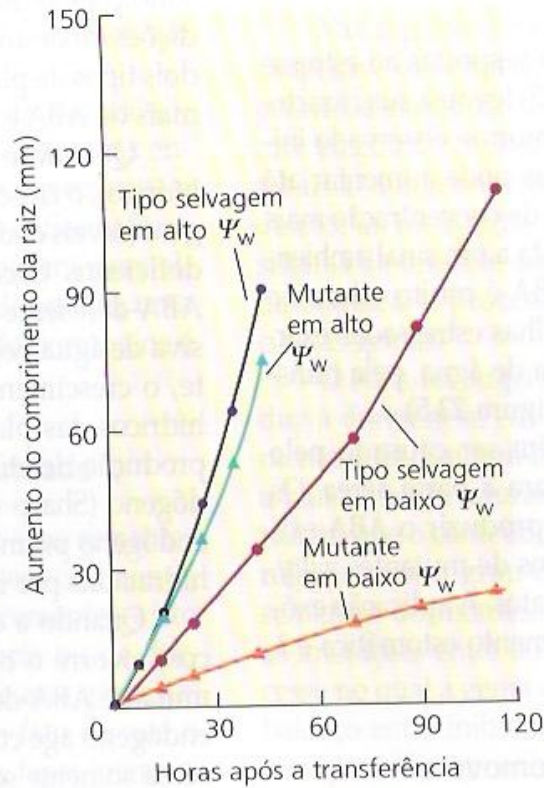
FIGURA 23.3 Germinação precoce do mutante de milho *vp14* ABA-deficiente. A proteína VP14 catalisa a clivagem dos 9-*cis*-epóxi-carotenóides para formar xantoxal, um precursor do ABA (cortesia de Bao Cai Tan e Don McCarty).



(A) Parte aérea



(B) Raiz



(C) Razão raiz: parte aérea

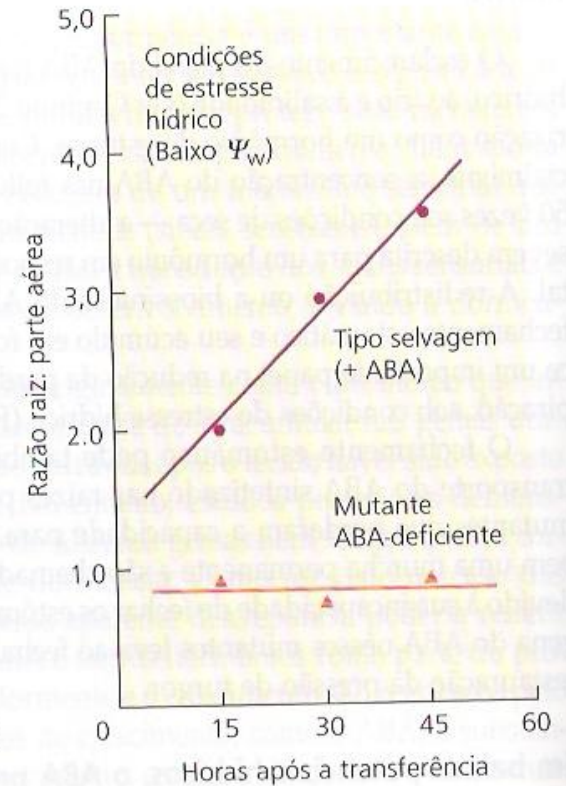
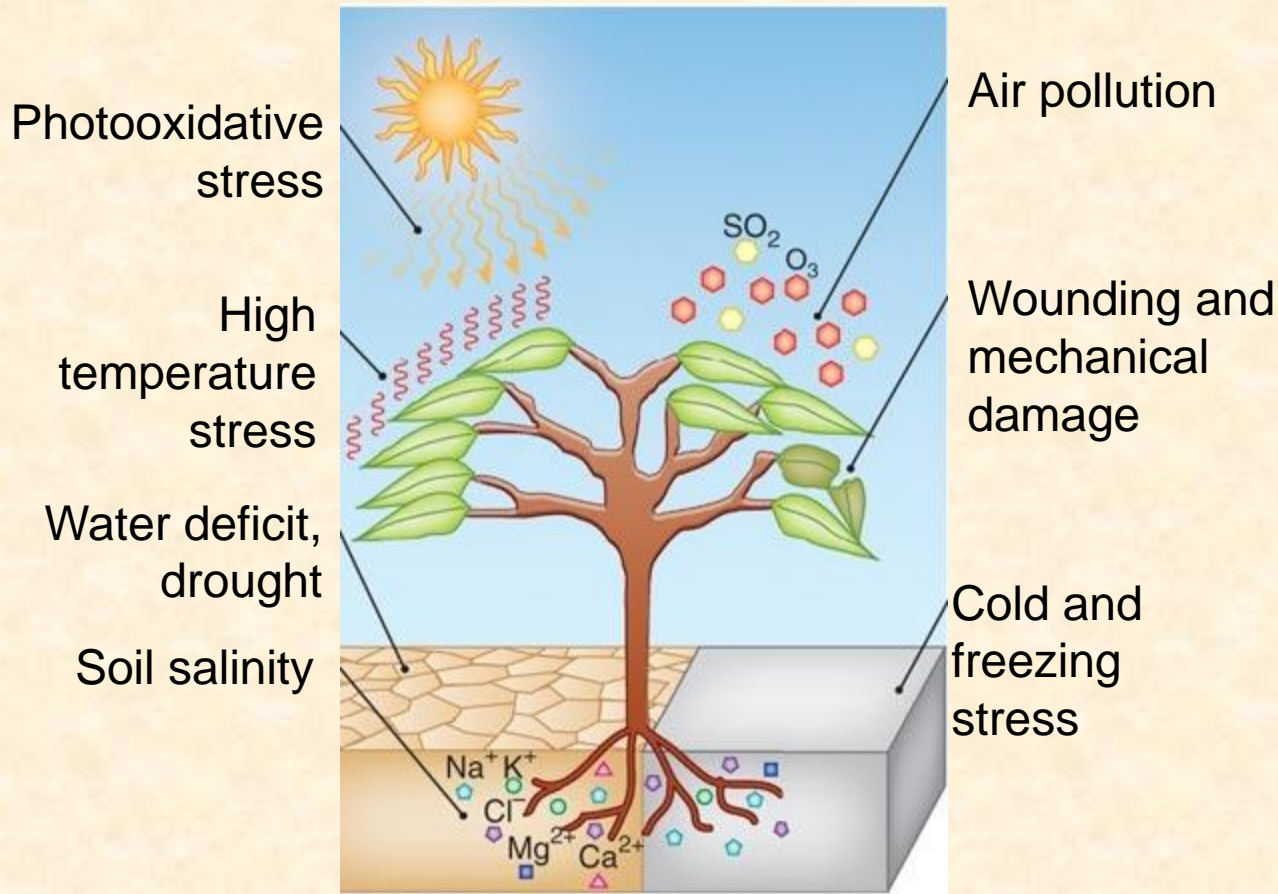


FIGURA 23.6 Comparação do crescimento das partes aéreas (A) e das raízes (B) de plantas normais de milho em comparação com mutantes ABA-deficientes (vivíparos) crescidas em vermiculita e mantidas em alto potencial hídrico ($-0,03$ MPa) ou em baixo potencial hídrico ($-0,3$ MPa em A e $-1,6$ MPa em B). O estresse hídrico (baixo potencial hídrico) diminui o crescimento tanto das raízes quanto das partes aéreas comparado com os controles. (C) Observe que sob estresse hídrico (baixo Ψ_w), a taxa de crescimento da raiz, comparada com a da parte aérea, é muito maior quando o ABA está presente (i. é, no tipo selvagem) do que quando ele está ausente (no mutante) (Saab e cols., 1990).

Respostas Hormonais aos Estresses Abióticos

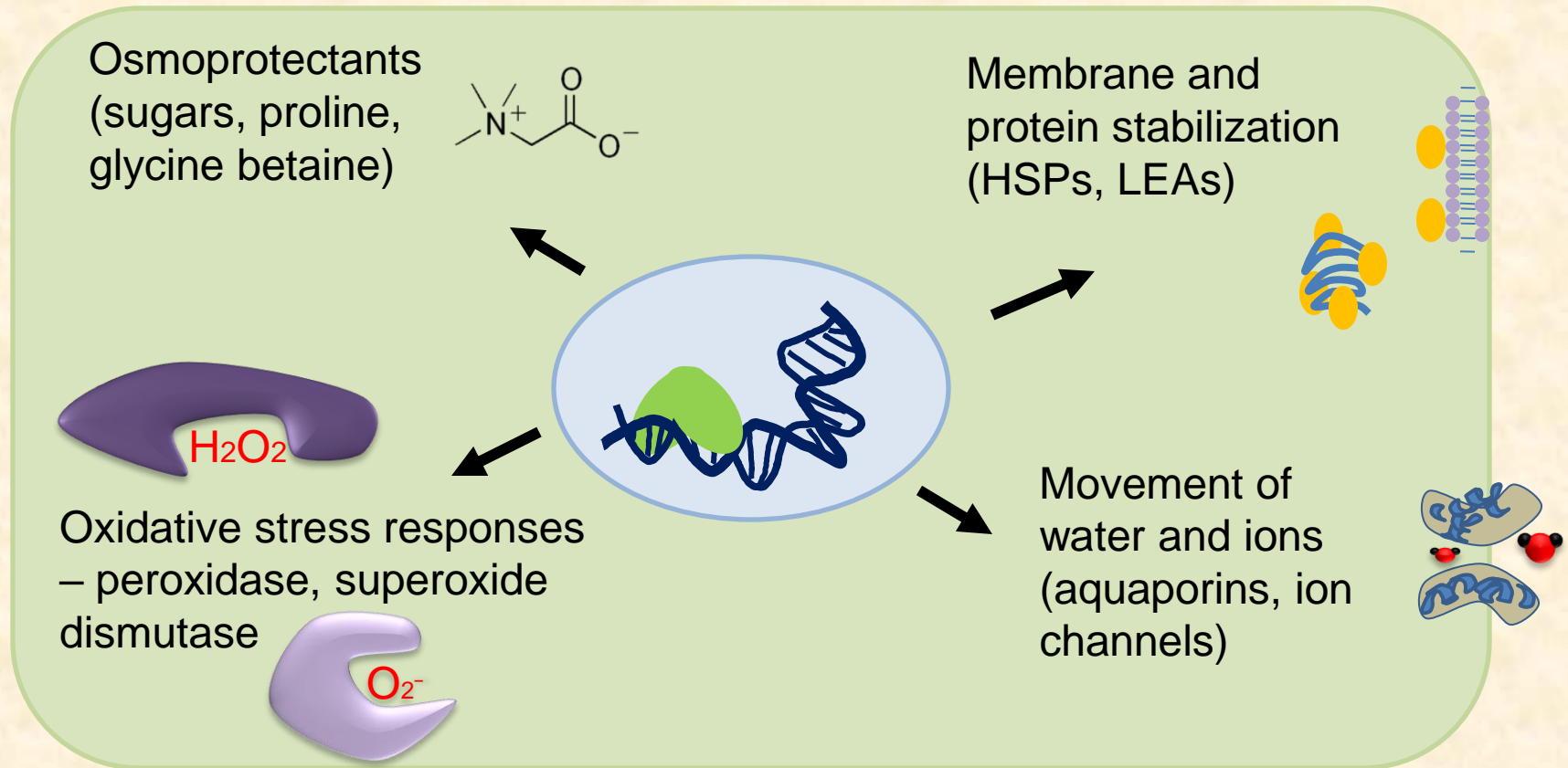


Plants' lives are very stressful.....

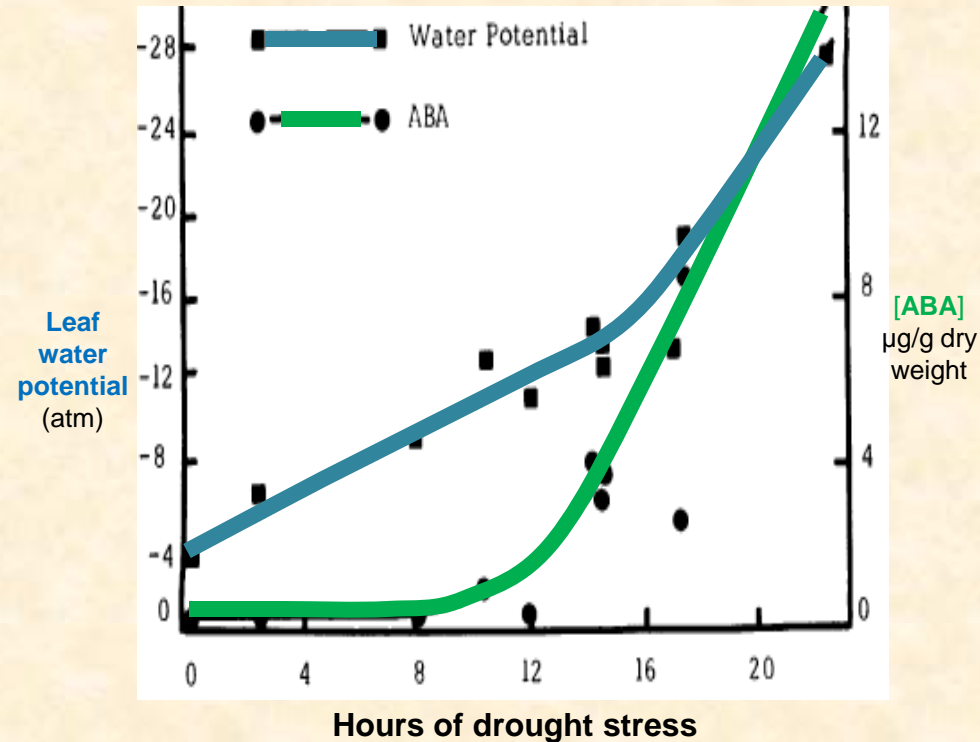
ABA and ethylene help plants respond to stress.

ABA induz genes de resposta aos estresses

ABA \Rightarrow Hormônio dos Estresses

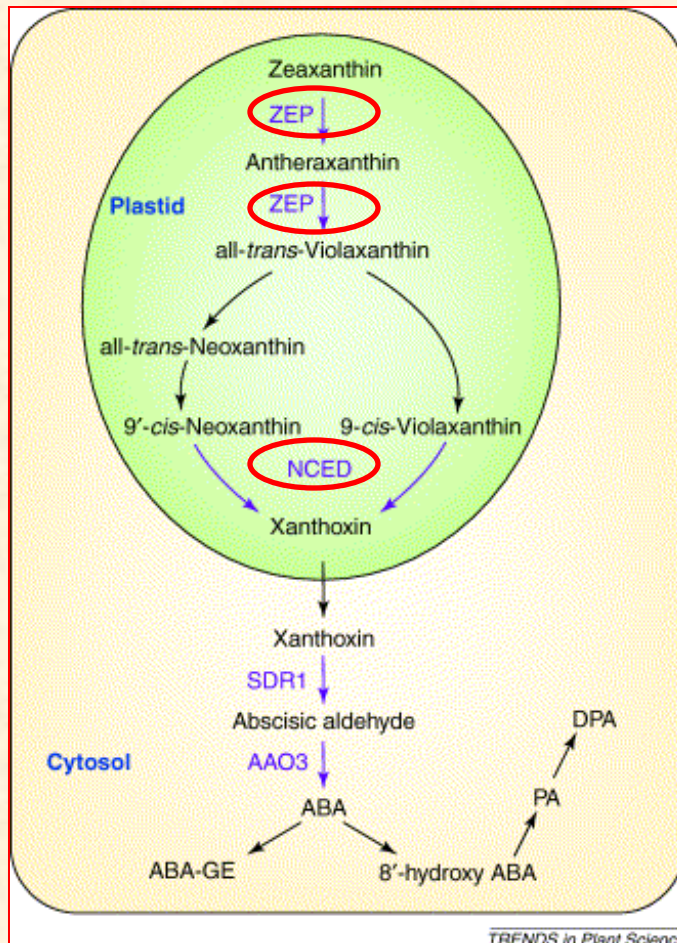


ABA synthesis is strongly induced in response to stress



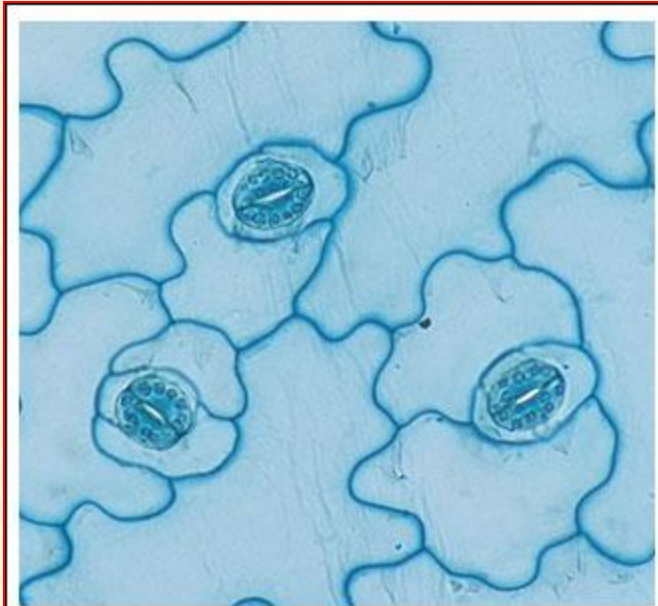
ABA levels rise during drought stress due in part to increased biosynthesis

ABA biosynthesis is strongly regulated



ABA levels are tightly controlled. Critical steps in ABA biosynthesis (circled in red) are encoded by multiple tightly regulated genes to ensure rapid and precise control.

ABA regulates stomatal aperture by changing the volume of guard cells



© Image by John Addis

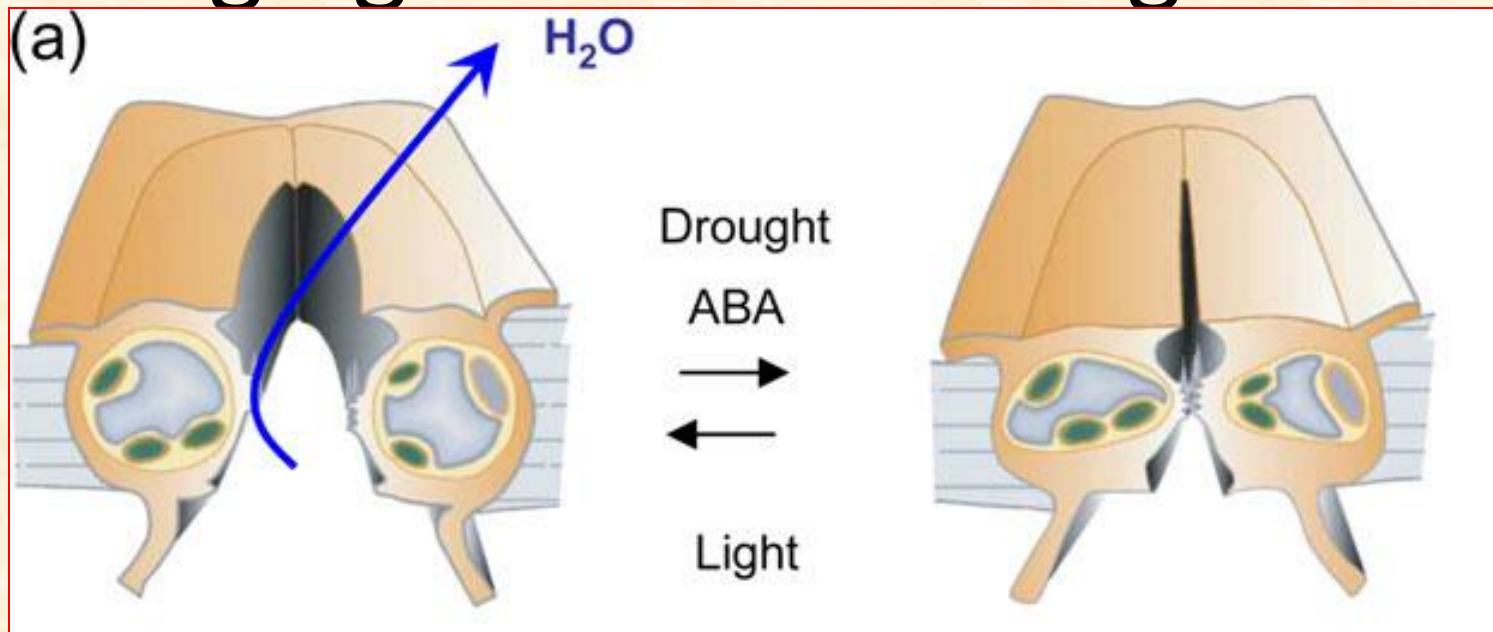
Pairs of guard cells surround the openings of plant pores called stomata.



Image by Yizhou Wang, University of Glasgow

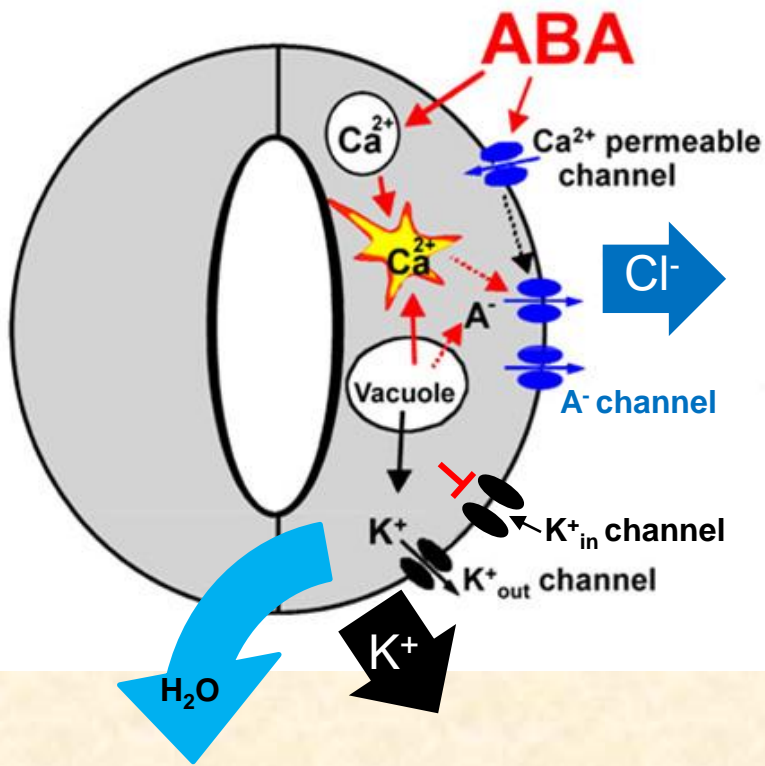
Guard cells control the opening and closing of stomata to regulate gas exchange: a fine balance is required to allow CO₂ in for photosynthesis and prevent excessive water loss.

ABA controls stomatal aperture by changing the volume of guard cells



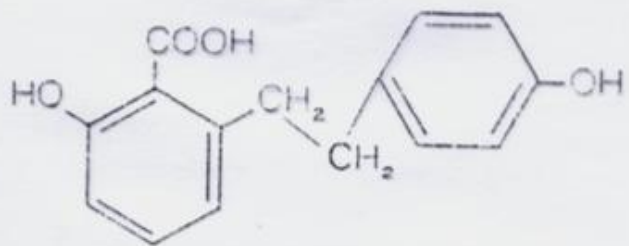
When stomata are open, plants lose water through transpiration. ABA induced by drought causes the guard cells to close and prevents their reopening, conserving water.

ABA-induced stomatal closure is extremely rapid and involves changes in ion channel activities

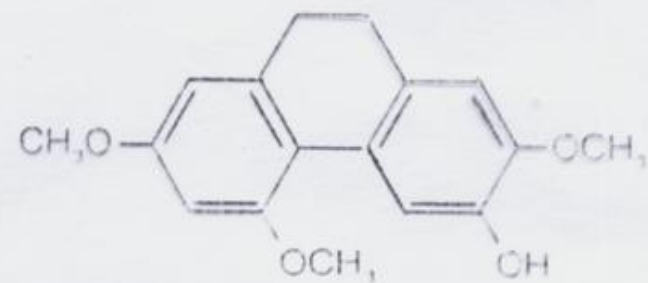


ABA triggers an increase in cytosolic calcium (Ca²⁺), which activates anion channels (A⁻) allowing Cl⁻ to leave the cell. ABA activates channels that move potassium out of the cell (K⁺_{out}) and inhibits channels that move potassium into the cell (K⁺_{in}). The net result is a large movement of ions out of the cell.

As ions leave the cell, so does water (by osmosis), causing the cells to lose volume and close over the pore.

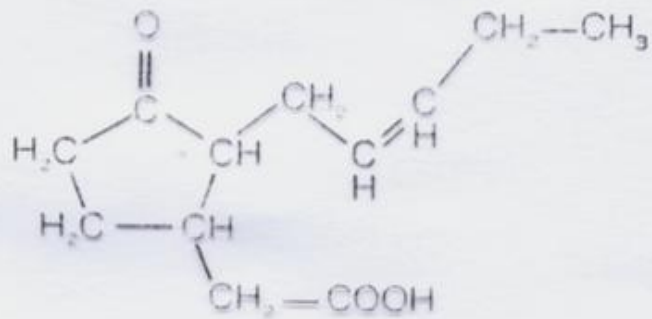


lunularic acid



batasin I

Inibidores de Crescimento



jasmonic acid

JA-induced changes in gene expression

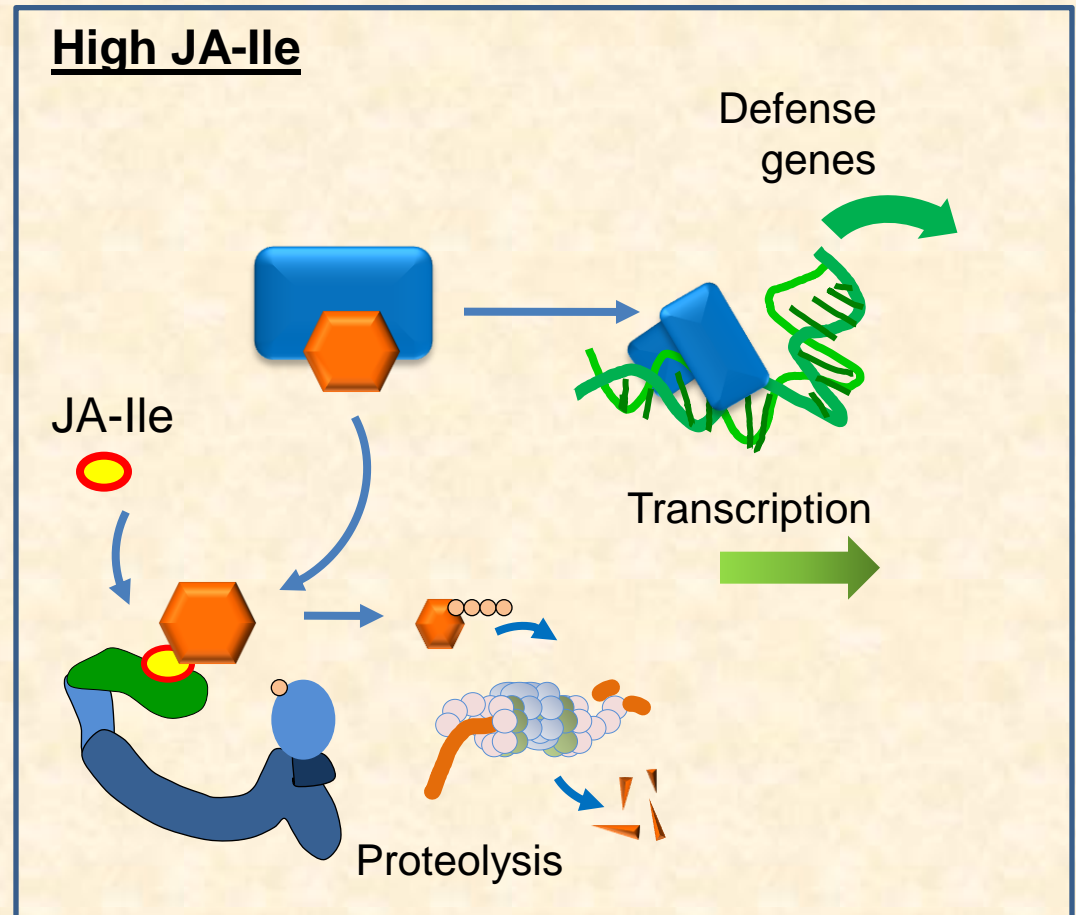
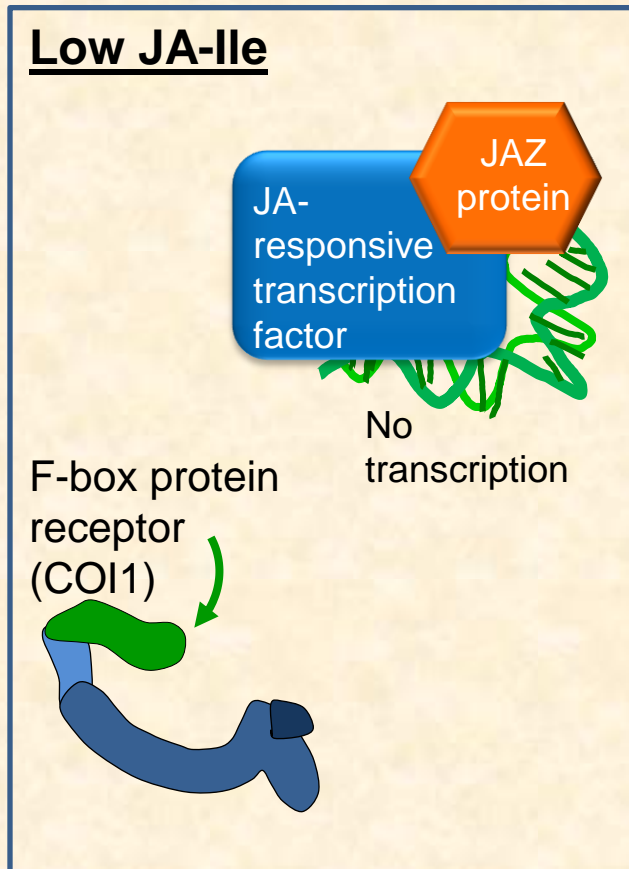
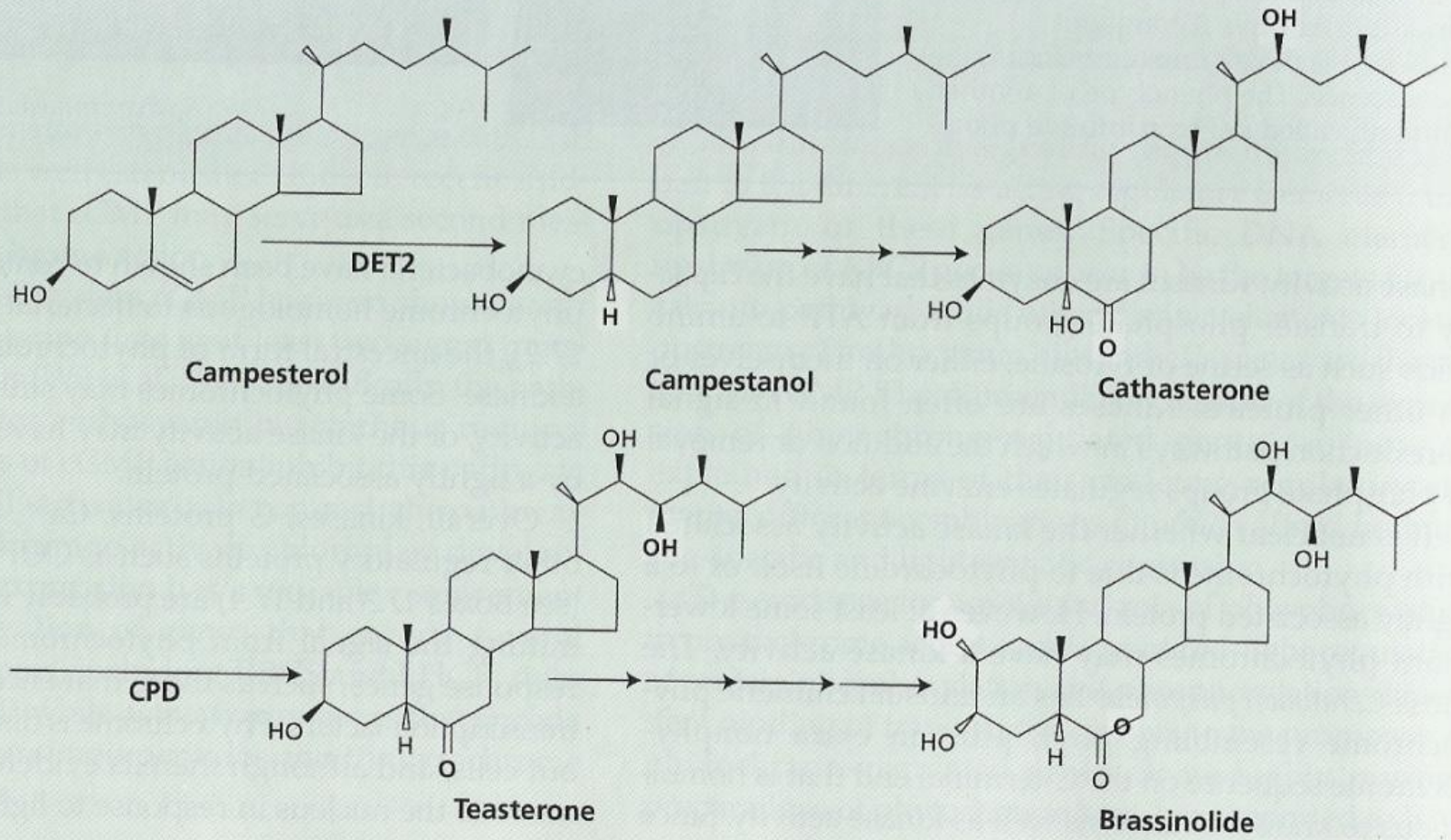


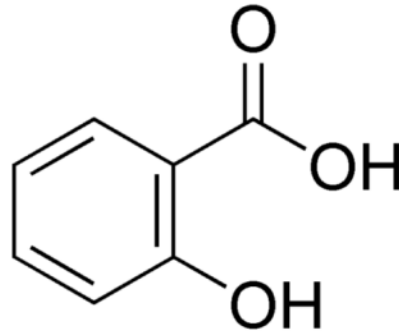
Figure 2 Brassinosteroid biosynthetic pathway. The reactions catalyzed by the DET2 and CPD enzymes are indicated.



Ácido Salicílico

Um Analgésico para Animais - Um hormônio Vegetal

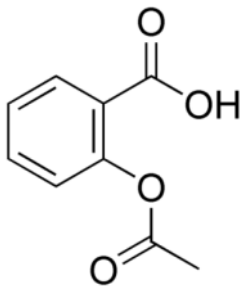
- Response to biotrophic pathogens
- Induced defense response
- Systemic acquired resistance



Salicylic Acid



Salicylic acid is named for the willow *Salix* whose analgesic properties were known long before the chemical was isolated.

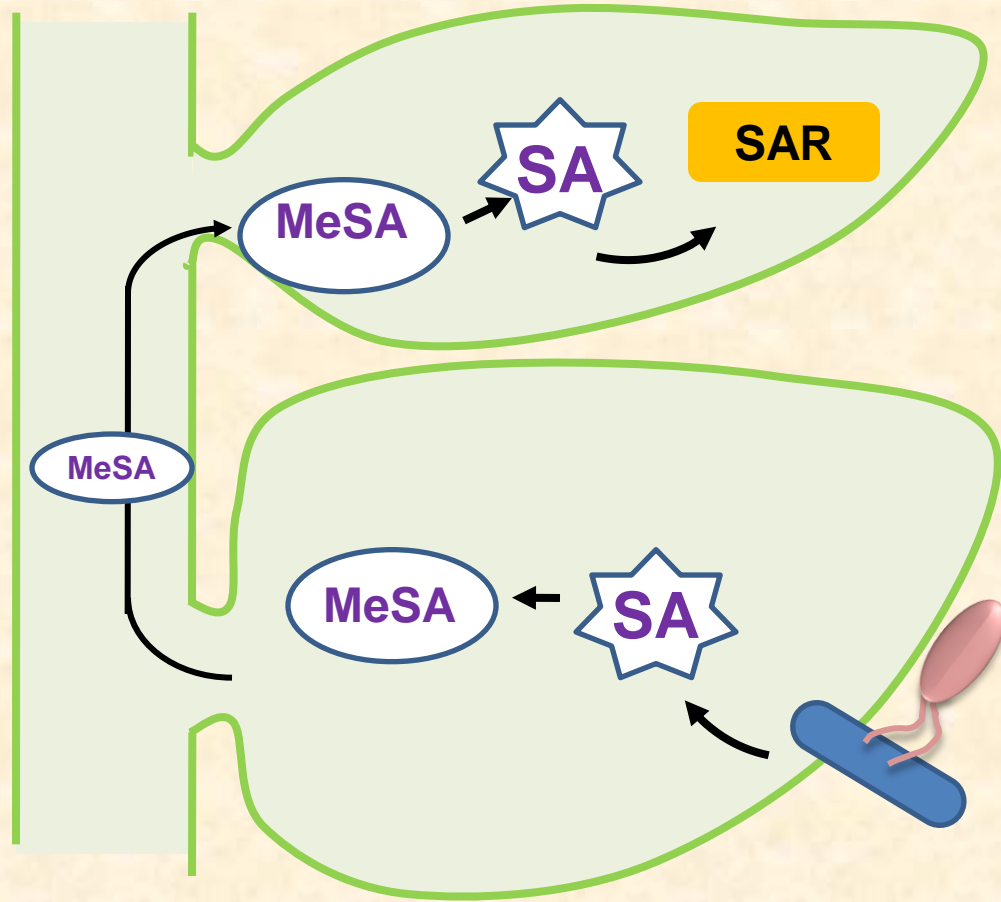


Acetylsalicylic Acid - aspirin

Salicylates contribute to systemic acquired resistance

SA is necessary in systemic tissue for SAR, but the nature of the mobile signal(s) is still up in the air

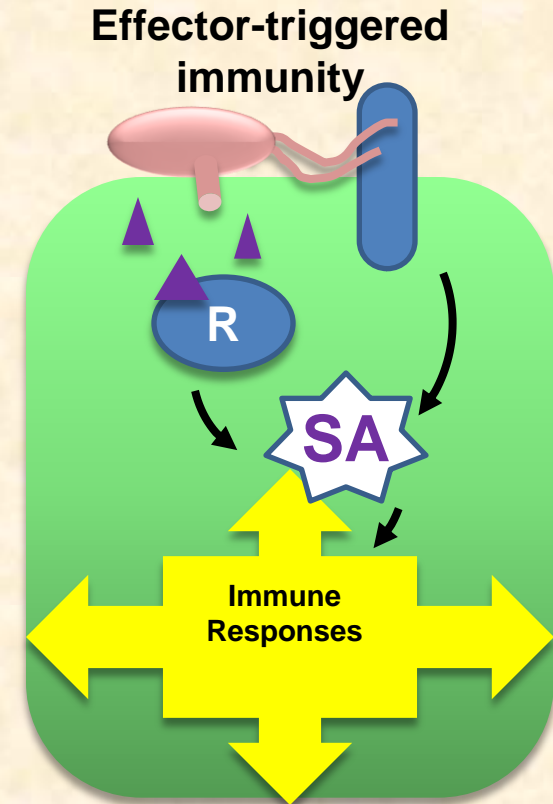
It is likely that multiple signals contribute to SAR



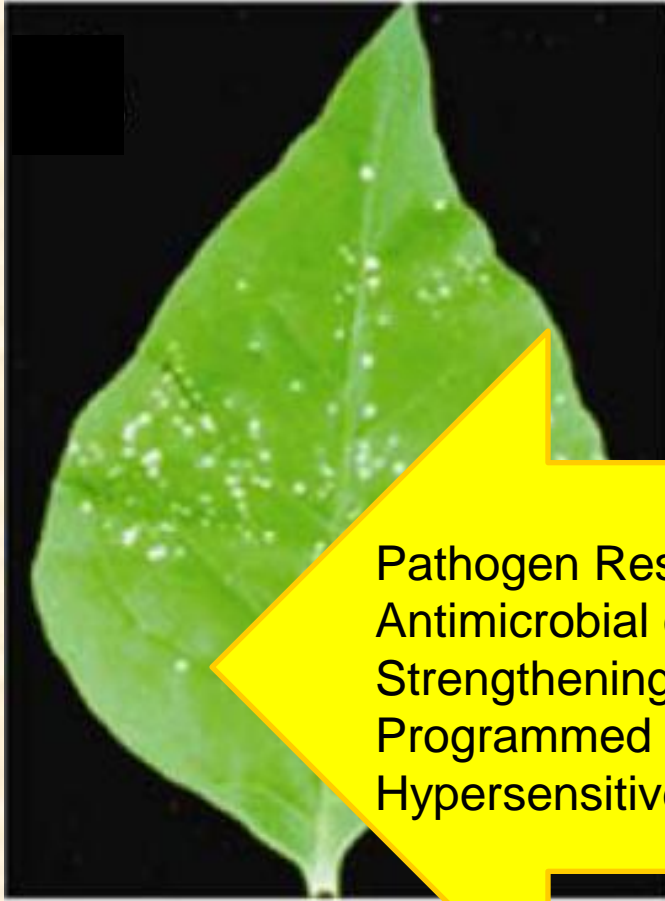
Some pathogens elicit a stronger defense response

Many plants express resistance genes that recognize the effects of bacterial proteins effector proteins.

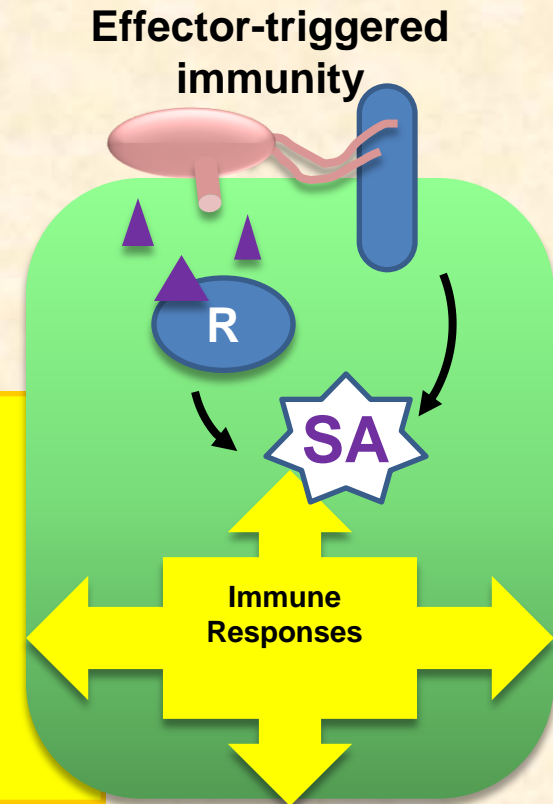
The interaction of an R protein with an effector protein promotes a stronger immune response, including the hypersensitive response.



The hypersensitive response involves cell death

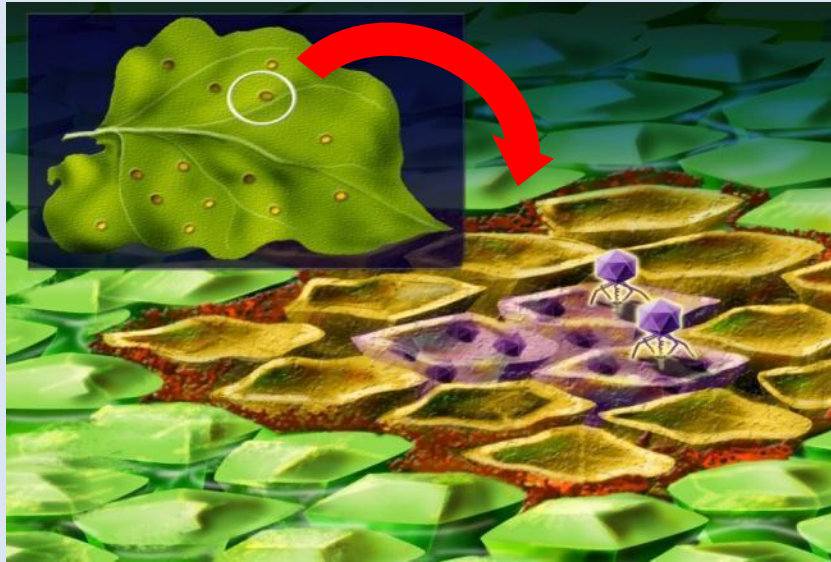


Pathogen Response (PR) genes
Antimicrobial compounds
Strengthening of plant cell walls
Programmed cell death
Hypersensitive response (HR)

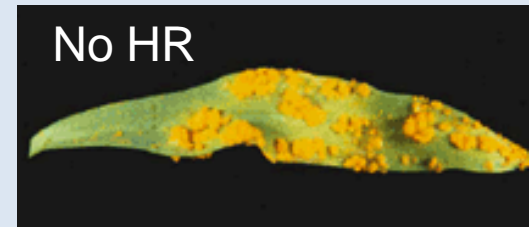


From Cawly, J., Cole, A.B., Király, L., Qiu, W., and Schoelz, J.E. (2005) The plant gene *CCD1* selectively blocks cell death during the hypersensitive response to cauliflower mosaic virus infection. *MPMI* 18: [212-219](#); Redrawn from Pieterse, C.M.J, Leon-Reyes, A., Van der Ent, S., and Saskia C M Van Wees, S.C.M. (2009) *Nat. Chem. Biol.* 5: [308–316](#).

The hypersensitive response seals the pathogen in a tomb of dead cells

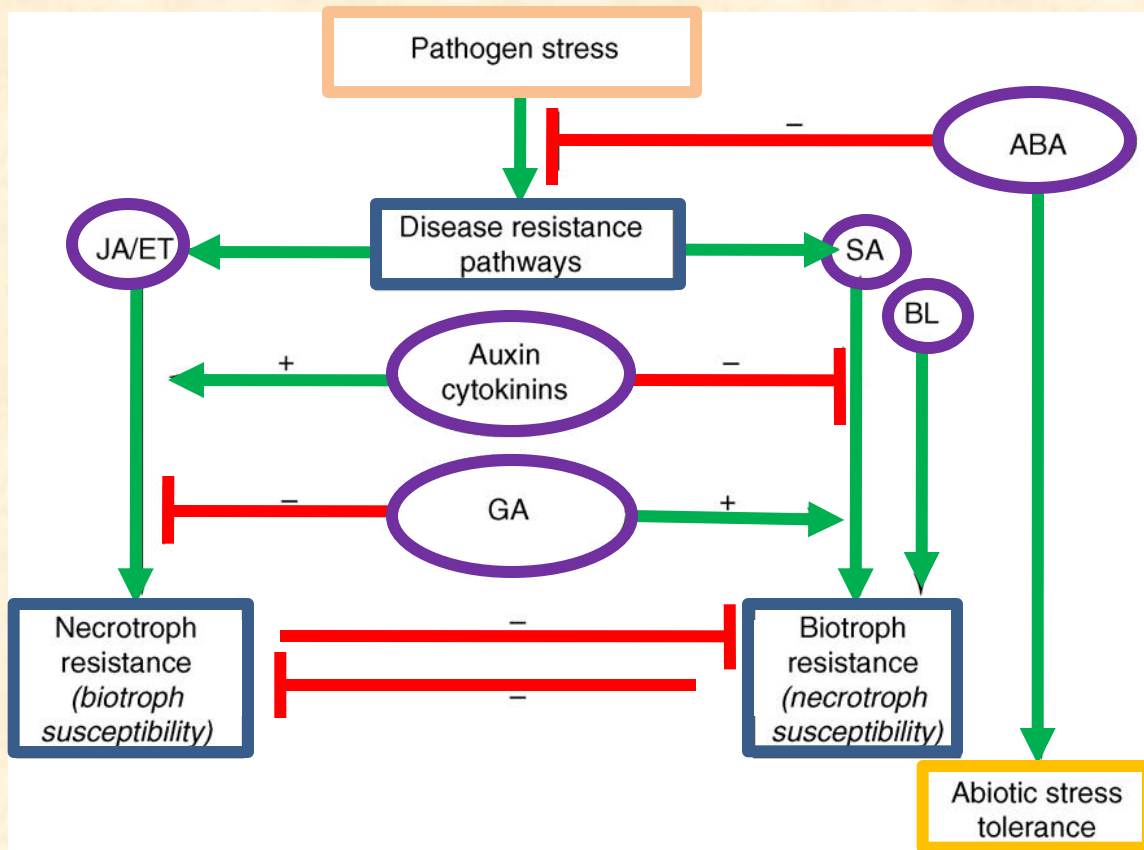


The HR kills the infected cells and cells surrounding them and prevents the pathogen from spreading.



Without a hypersensitive response, the pathogen can multiply.

Other hormones affect defense response signaling



Current Opinion in Plant Biology

As part of their immune responses, plants modulate synthesis and response to other hormones. Some pathogens exploit the connections between growth hormones and pathogen-response hormones to their own advantage, by producing “phytohormones” or interfering with hormone signaling.

Summary – stress responses

Hormonal signaling is critical for plant defenses against abiotic and biotic stresses.

ABA and ethylene are produced in stressed plants and critical for activating their defense pathways.

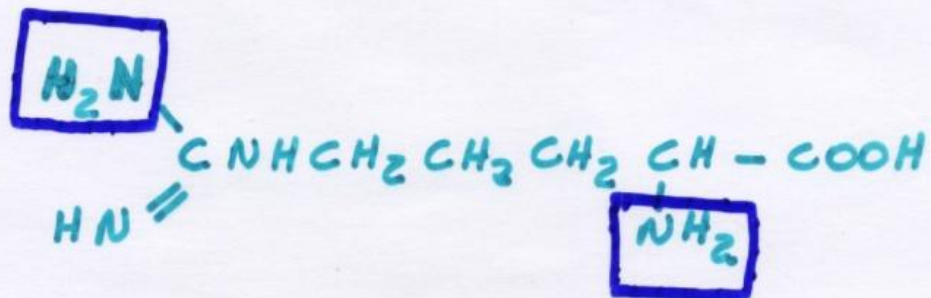
JA and SA contribute to local and systemic defenses against pathogens.

Understanding plant hormonal responses to stress is needed to improving agricultural yields. Abiotic and biotic stresses are major causes of crop losses and reduced yields and which must be minimized.

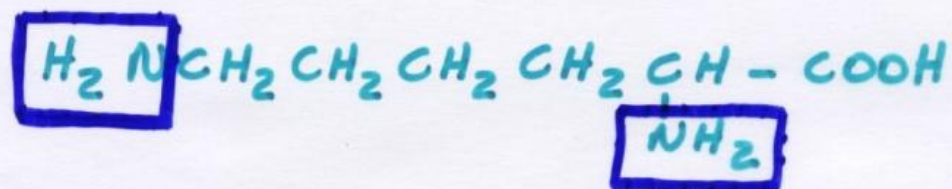


POLIAMINAS

1. ARGININA =



2. LISINA =



3. PUTRESCINA =



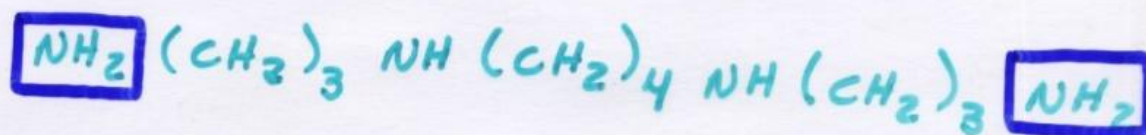
4. CADAVERINA =



5. ESPERMIDINA =



6. ESPERMINA =



Hormônios Vegetais

	Auxina	Giberelina	Citocinina	Etileno	Ácido Abscísico
local de produção	gema apical, folhas jovens e embrião	gema apical, folhas jovens, embrião e raízes	raízes	vários tecidos	caule, folhas velhas e coifa
transporte	difusão e transporte ativo de célula em célula do parênquima	provavelmente através do xilema e floema	através do xilema	difusão	através do floema
exemplo	AIA (ácido indol-acético)	ácido giberélico	cinetina, zeatina	gás etileno (C ₂ H ₄)	ABA
crescimento da planta	+ (alongamento celular)	+ (divisão e alongamento celular)	+ (divisão celular)		-
dominância apical	+		-		
abscisão (queda) de folhas, flores e frutos	-			+	
tropismo	+				

(+) Estimula (-) Inibe

Hormônios Vegetais

	Auxina	Giberelina	Citocinina	Etileno	Ácido Abscísico
floração		+		+	
formação dos frutos	+	+			
amadurecimento dos frutos				+	
germinação das sementes		+			-
senescência (envelhecimento) das folhas			-	+	
fechamento dos estômatos					+
aplicação prática	frutos partenocárpicos (sem sementes), evitar queda de folhas, flores e frutos em plantas comercializadas, formação de galhos através da poda das plantas, enraizamento de estacas para reprodução vegetativa.	Frutos partenocárpicos, floração simultânea das plantas, quebra da dormência das sementes para germinação simultânea.	Prolonga a aparência jovem das folhas.	amadurecimento mais rápido de frutos verdes	estimula a dormência das sementes

+ estimula
- inibe