

UNIDADE IX – HORMÔNIOS E REGULADORES DE CRESCIMENTO

• PARTE II – PRINCIPAIS CLASSES DE HORMÔNIOS:

ETILENO (O HORMÔNIO GASOSO)

1. DESCOBERTA
2. OCORRÊNCIA, METABOLISMO E TRANSPORTE
3. PAPEL FISIOLÓGICO
 - 3.1. AMADURECIMENTO DE FRUTOS
 - 3.2. EPINASTIA DE FOLHAS
 - 3.3. EXPANSÃO HORIZONTAL E CRESCIMENTO LATERAL
 - 3.4. CRESCIMENTO EM ALONGAMENTO DE ESPÉCIES SUBMERSAS
 - 3.5. FLORESCIMENTO EM ABACAXÍ
 - 3.6. SENESCÊNCIA DE FOLHAS E DE FLORES
 - 3.7. ABCISÃO
 - 3.8. USO COMERCIAL DO ETILENO
4. MECANISMO DE AÇÃO

HISTÓRICO SOBRE O ETILENO

- Na china milenar já se sabia que os frutos colhidos “de vez” amadureciam mais rapidamente quando armazenados em uma sala onde se queimava incenso.
- No século XIX (1864), quando o gás produzido pelo carvão era utilizado para a iluminação das ruas, foi observado que as árvores que se encontravam próximas aos postes de iluminação perdiam mais folhas que as demais.

• NELJUBOW em 1901 demonstrou que:

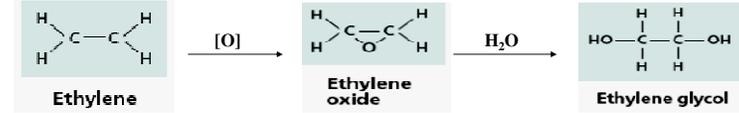
1. O ETILENO era o componente ativo do gás para iluminação;
 2. Este gás induzia mudanças morfológicas em plântulas de ervilha (causava inibição do alongamento, aumento de diâmetro e hábito horizontal do caule);
 3. Este gás inibia a abertura do “gancho plumular” do hipocótilo e o crescimento foliar.
- COUSINS, em 1910, observou que laranjas provocavam o amadurecimento prematuro em bananas. Demonstração de que o etileno era produzido por tecidos vegetais, portanto, um HORMÔNIO. Hoje, sabe-se que as laranjas estavam contaminadas com o fungo *Penicillium* que produz etileno.

- Na 1ª metade do século XX foi observado, em Porto Rico e nas Filipinas, que a fumaça de fogueiras provocava floração em abacaxi e manga.

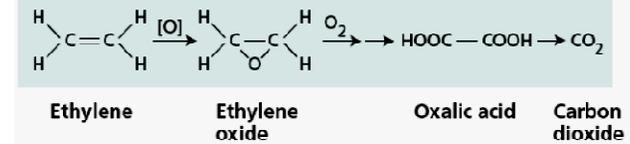
- GANE, em 1934, mostrou que plantas eram capazes de produzir ETILENO e que este composto era o responsável pelo amadurecimento de frutos. Sendo, então, considerado um hormônio vegetal.

- Porém, por 25 anos o etileno não foi reconhecido como um importante fitohormônio, principalmente, porque a maioria dos fisiologistas acreditava que os efeitos induzidos pelo etileno eram devidos a ação das auxinas.
- Contudo, após o uso da cromatografia de gás nas pesquisas com etileno a partir de 1959 (Burg & Thimann), a importância do etileno foi redescoberta.
- O etileno é um produto da combustão incompleta de compostos ricos em carbono (petróleo, carvão, gás natural, gasolina, óleo diesel).

O etileno é a mais simples olefina (alceno) conhecida com massa molecular de 28 daltons. É inflamável e sofre rápida oxidação.



Complete oxidation of ethylene



O transporte fisiológico de etileno ocorre através do xilema (passivo) na forma de seu precursor biossintético o ACC (ácido 1-aminociclopropano carboxílico).

O etileno é amplamente produzido nas angiospermas. Gimnospermas, pteridófitas, musgos, hepáticas, certas cianobactérias, fungos e bactérias também produzem etileno.

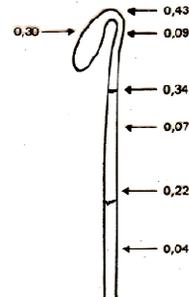


Figura 1. Distribuição da produção de etileno no caule de ervilha estiolada. Etileno como $\mu\text{l/g}$ peso fresco/hora (Burg e Burg, 1968. *Pl. Physiol.* 43:1069).

- A produção de etileno aumenta durante a abscisão foliar, a senescência de flores e o amadurecimento de frutos climatéricos;
- Além disso, escuro, injúria mecânica, doenças e estresses fisiológicos (causados por congelamento, alagamento, alta temperatura e déficit hídrico) induzem a síntese de etileno.

A formação do gancho plumular tem grande importância ecológica, pois protege a gema apical contra danos durante a emergência da planta do solo.

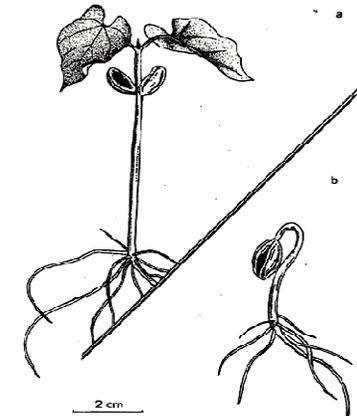
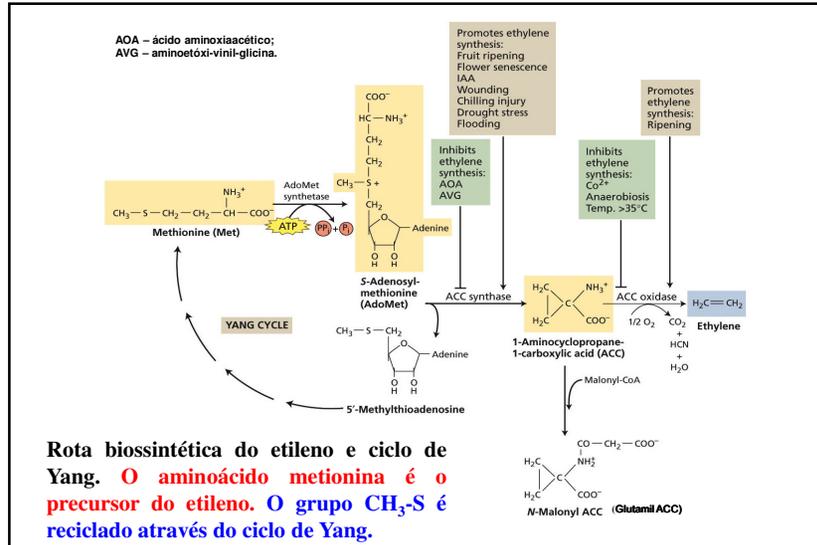


Figura 2. Gancho plumular em feijão. a: luz. b: escuro.



Características da enzima sintase do ACC

- **Catalisa a conversão do S-adenosilmetionina para ACC (ácido 1-aminociclopropano carboxílico) e 5'-metiltioadenosina.**
- **É uma enzima citosólica bastante instável, com teor de 0,0001% das proteínas em frutos de tomate maduro.**
- **Sua síntese é a etapa que limita a biossíntese do etileno em tecidos vegetais.**
- **Sua expressão é regulada por vários fatores internos (presença de auxinas, senescência de flores, amadurecimento de frutos) e externos (injúrias causadas pelo frio, alagamento, fermento e estresse hídrico).**

Características da enzima oxidase do ACC

- **Catalisa a conversão do ACC em etileno (última etapa) e requer Fe²⁺ e ascorbato como cofatores.**
- **Nos frutos em amadurecimento, que tem alta taxa de produção de etileno, a atividade da oxidase do ACC pode ser o fator limitante para a síntese de etileno.**
- **Assim como a sintase do ACC, a oxidase do ACC é codificada por uma família multigênica regulada diferencialmente.**

Inibidores do etileno

- **Inibidores da síntese:**
 - **Bloqueia a conversão de S-adenosilmetionina para ACC:**
 - ✓ Aminoetoxivinil glicina (AVG);
 - ✓ Ácido aminooxiacético (AOA);
 - **Bloqueia a conversão de ACC para etileno:**
 - ✓ Cobalto (Co²⁺);
 - ✓ Anaerobiose.

Inibidores do etileno

- Inibidores da ação:

- ❖ Íons prata (Ag^+), na forma de nitrato e tiosulfato de prata;
- ❖ CO_2 a 5-10%;
- ❖ 1-Metilciclopropeno, MCP (**irreversível**);
- ❖ Transcicloocteno (**reversível**).

- Adsorvente de etileno:

- Permanganato de potássio (usado na conservação de frutos e flores).

Inibidores da ação do etileno

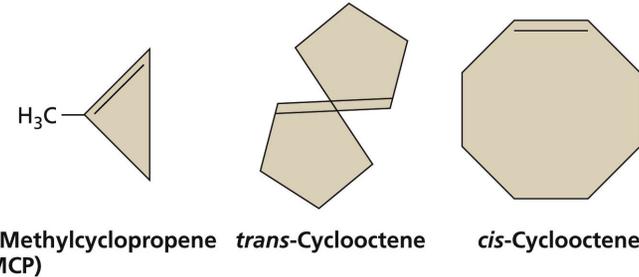


Figura 22.3 Inibidores que bloqueiam a ligação do etileno ao seu receptor. Somente a forma *trans* do cicloocteno é ativa.

Efeitos fisiológicos do etileno

Indução do amadurecimento de frutos climatéricos

O termo amadurecimento de frutos refere-se às mudanças fisiológicas no fruto que o tornam pronto para o consumo.

Estas mudanças incluem:

- amolecimento do fruto devido à quebra enzimática das paredes celulares;
- hidrólise do amido;
- acúmulo de açúcares solúveis;
- desaparecimento de ácidos orgânicos e de compostos fenólicos, incluindo os taninos.

Para as sementes cuja dispersão depende da ingestão por animais, amadurecimento e comestibilidade são sinônimos.

Amadurecimento de frutos climatéricos

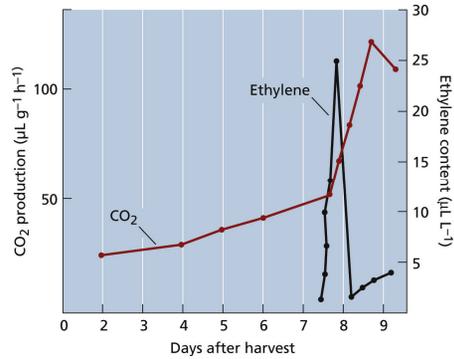


Figura 22.4 Produção de etileno e respiração. O amadurecimento na banana é caracterizado por um aumento climatérico na taxa de respiração, conforme evidenciado pelo aumento na produção de CO₂. O aumento climatérico na produção de etileno precede o aumento na produção de CO₂, sugerindo que o etileno é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

FRUTOS CLIMATÉRICOS E NÃO-CLIMATÉRICOS

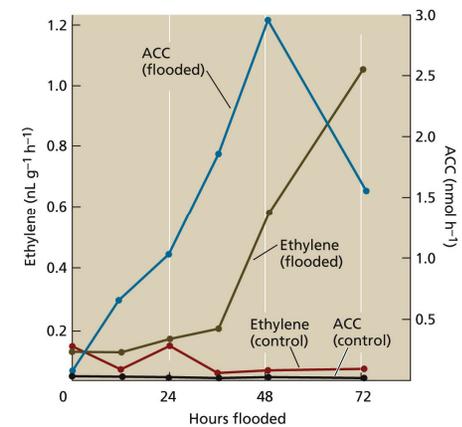
Climatéricos		Não climatéricos
Maçã	Azeitona	Feijão-de-corda
Abacate	Pêssego	Pimenta-doce
Banana	Pera	Cereja
Melão	Caqui	Uva
Figo	Ameixa	Morango
Manga	Tomate	Melancia
		Cítricos

Indução da epinastia (curvatura do pecíolo para baixo) de folhas de tomateiro provocada pelo etileno.



A epinastia da folha ocorre quando o ACC das raízes é transportado para a parte aérea em resposta ao alagamento do solo (anaerobiose).

Variação no teor de ACC na seiva do xilema de plantas de tomateiro e a produção do etileno em pecíolos, após o alagamento do solo.

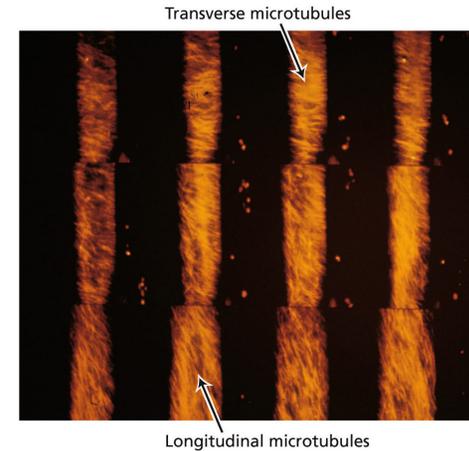


Indução da resposta tríplice em plantas estioladas de ervilha.



As plantas tratadas apresentaram inibição do alongamento, expansão radial e crescimento horizontal do epicótilo. As plantas controle estão à esquerda e as tratadas com etileno (10 ppm) à direita. Tem importância ecológica para o estabelecimento da plântula.

Reorientação dos microtúbulos, de transversal para vertical, em células epidérmicas de caule de ervilha



Promoção do crescimento do caule e de pecíolos de espécies submersas.

Embora o etileno seja associado com a inibição do crescimento do caule e a promoção da expansão horizontal, ele promove o crescimento do caule e de pecíolos em várias espécies resistentes ao alagamento (como arroz irrigado, *Ranunculus scleratus*, *Nymphoides peltata* e *Callitriche platycarpa*).

Nestas espécies, as partes submersas são induzidas a um rápido alongamento dos entrenós ou dos pecíolos, permitindo que as folhas fiquem acima do nível da água.

No caso do arroz irrigado, o etileno aumenta a sensibilidade das células do meristema intercalar à ação de GA endógena (indução do crescimento dos entrenós).

Indução do florescimento

Embora o etileno iniba o florescimento na maioria das espécies, ele induz em bromeliácea (abacaxi) e anacardiácea (manga), sendo utilizado comercialmente no cultivo do abacaxi para a sincronização da floração e estabelecimento do fruto.

O etileno pode mudar o sexo de flores em espécies que apresentam flores unissexuais (promoção de flores femininas em pepino, por exemplo).

O processo de determinação do sexo está associado principalmente às giberelinas.

A senescência é um processo geneticamente programado que afeta todos os órgãos da planta

Algumas evidências sugerem que o etileno e as citocininas estão envolvidas no controle da senescência de folhas:

- aplicação de etileno ou ACC acelera a senescência de folhas, enquanto que o tratamento com citocininas retarda;
- aumento na produção de etileno é associado à perda de clorofila. E níveis elevados de citocininas estão associados ao acúmulo de clorofila;
- inibidores da síntese (AVG, AOA e Co^{2+}) e da ação (Ag^+ e CO_2) do etileno retardam a senescência de folhas, flores e frutos;
- plantas transgênicas com super-expressão de citocininas são mais abundantes em clorofila e têm sua senescência retardada.

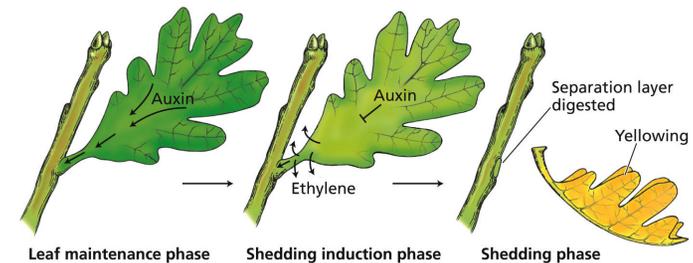
O etileno aumenta a taxa de senescência de flores



Inibição da senescência pela aplicação de Tiosulfato de prata.

Efeito do etileno na abscisão em bétula

Efeito do etileno na abscisão em 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 desse gene estava sob o controle transcricional de seu próprio promotor. Uma das características dessas árvores mutantes é que elas não perdem as folhas quando fumigadas por três dias com etileno a 50 ppm (de Vahala e col., 2003).



Fase de manutenção da folha – O nível alto de auxina na folha reduz a sensibilidade da zona de abscisão ao etileno e evita a queda da folha.

Fase de indução da queda – A diminuição da auxina na folha aumenta a produção de etileno e a sensibilidade a esse hormônio na zona de abscisão, a qual desencadeia a fase de queda.

Fase de queda – Síntese de enzimas que hidrolisam os polissacarídeos da parede celular, resultando na separação das células e na abscisão foliar.

Visão esquemática dos papéis da auxina e do etileno durante a abscisão foliar. Na fase de indução da queda, o nível de auxina diminui e o de etileno aumenta. Tais mudanças no balanço hormonal aumentam a sensibilidade das células-alvo ao etileno (Morgan, 1984).

Formação da camada de abscisão

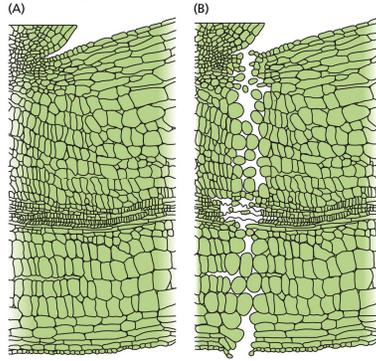
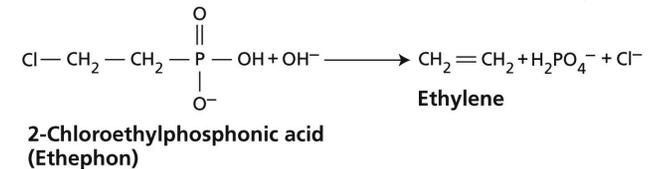


Figura 22.9 – Durante a formação da camada de abscisão, em *Impatiens*, duas ou três fileiras de células na zona de abscisão (A) sofrem degradação da parede celular, devido a um aumento das enzimas que hidrolisam a parede (B). Os protoplastos resultantes arredondam-se e aumentam de volume, separando os elementos dos vasos e facilitando a separação da folha do caule (Sexton e col., 1984).

USO COMERCIAL DE ETILENO

Tendo em vista que é um gás, sua aplicação no campo se torna impossível, esta limitação pode ser superada com o uso de:

1. Auxinas e ACC (ácido 1-aminociclopropano carboxílico) estimulam a biossíntese de etileno e são usados em alguns casos;
2. Utilização de compostos que liberam etileno. O composto mais utilizado é o ácido 2-cloroetilfosfônico (etefon ou etrel). Ele libera etileno lentamente em ambiente alcalino;



- **Tem aplicação no:**
 - Amadurecimento de frutos (maçã e tomate);
 - Desverdecimento de frutos cítricos;
 - Sincronização do florescimento e frutificação de abacaxi;
 - Desbaste de frutos;
 - Promove a formação de flores femininas em pepino, para aumentar a produção e evitar a autofecundação.
- 3. Prata (Ag^+) – Inibidor da ação é usado para aumentar a longevidade de flores;
- 4. MCP – Inibidor irreversível da ação – Promissor no uso em pós-colheita;

5. Plantas geneticamente modificadas: Exemplos:

- ✓ Expressão de uma versão antissenso da sintase do ACC – Inibe o amadurecimento em tomate;
- ✓ Expressão de uma versão antissenso da oxidase do ACC – Retarda a senescência de flores (Petúnia).

Obs: Na prática, usa-se o carbeto (carbureto) de cálcio na produção de acetileno, que em altas concentrações atua de forma semelhante ao etileno.



Modo de ação

A despeito da diversidade dos efeitos do etileno no desenvolvimento vegetal, o passo inicial da ação do etileno é igual para todos os casos: **Todos eles envolvem a ligação com o receptor, seguido da ativação de uma ou mais vias de transdução de sinal que leva à resposta celular.**

Um dos efeitos primários do etileno é alterar a expressão gênica de vários mRNA, dentre eles: **celulase, β -1,3-glucanase, peroxidase e enzimas relacionadas com o amadurecimento de frutos.**

Modelo de sinalização de etileno em *Arabidopsis*

O receptor do etileno está relacionado ao sistema de sinalização de dois componentes da histidina de bactérias.

CTR1 (resposta *tríplice 1* constitutiva)
– **Regulador negativo da resposta do etileno.**

