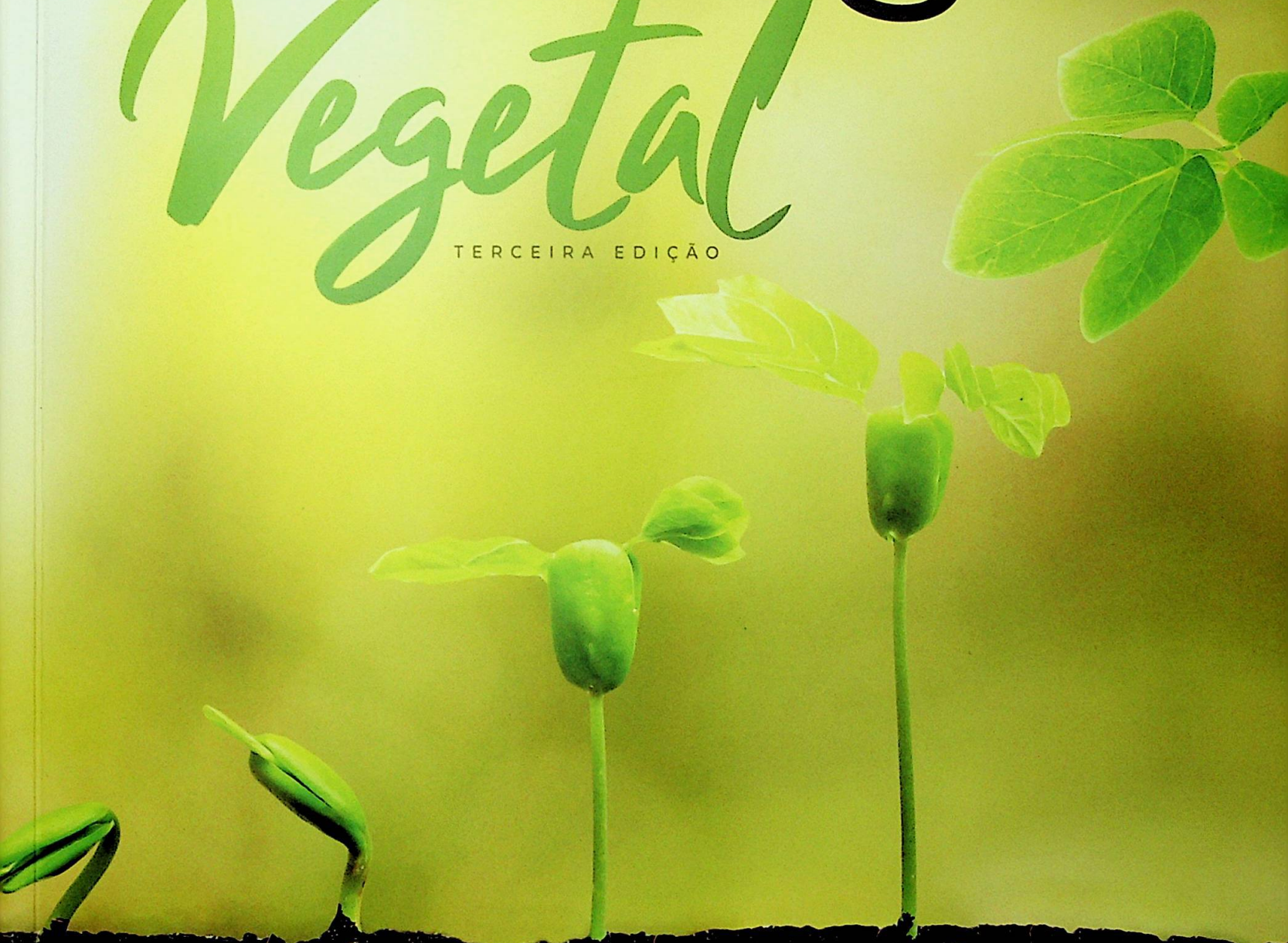


GILBERTO BARBANTE KERBAUY

Fisiologia *Vegetal*

TERCEIRA EDIÇÃO



ATENÇÃO

Devido à pandemia em que o país se encontra e seguindo Diretrizes adotadas pela Universidade de São Paulo, as Bibliotecas da USP estão fechadas por tempo indeterminado, não sendo possível a utilização dos exemplares físicos disponíveis no acervo da Biblioteca do IB/USP.

Para atender demandas específicas e não prejudicar as atividades em sala de aula, este material foi digitalizado com autorização do autor da obra, para uso exclusivamente na disciplina “Forma e Função do Desenvolvimento Vegetal”.

De acordo com a lei de Direitos Autorais (Lei 9.610, de 1998), não é permitida a reprodução deste material.

Serviço de Biblioteca do IB/USP

Julho, 2020



Giberelinas

Miguel Pedro Guerra • Maria Aurineide Rodrigues

Introdução

As giberelinas constituem uma classe de hormônios capaz de modular o desenvolvimento durante todo o ciclo de vida da planta. Apesar da sua importância indiscutível no desenvolvimento das plantas vasculares, esse grupo de substâncias foi descoberto de maneira curiosa, a partir de pesquisas com o fungo *Gibberella fujikuroi* (renomeado *Fusarium fujikuroi*), demonstrando que elas não surgem exclusivamente em plantas. A denominação generalizada “giberelina”, na realidade, se refere a um grupo numeroso de mais de 120 substâncias já identificadas em plantas, fungos e/ou bactérias, que têm em comum a estrutura química básica. Entre essa diversidade de formas distintas de giberelinas, somente um pequeno número delas é bioativo.

A bioatividade das giberelinas depende de sua estrutura química e é definida com base em sua biossíntese, metabolismo e controle de inativação. Resultados de pesquisa obtidas com a indução e seleção de plantas mutantes para a biossíntese e a transdução de sinais de giberelinas resultaram em contribuições expressivas para uma melhor compreensão sobre a importância, o metabolismo e os mecanismos de ação dessa classe de hormônios no crescimento e no desenvolvimento das plantas.

O primeiro efeito detectado das giberelinas nas plantas foi o estímulo do alongamento caulinar, tanto que manipulações genéticas levando a mudanças significativas nas rotas de biossíntese e/ou sinalização de giberelinas proporcionaram a introdução da característica semianã em grãos com elevada produtividade durante a revolução verde. Posteriormente, as giberelinas se revelaram importantes em diversos processos essenciais ligados ao desenvolvimento, como germinação, diferenciação foliar, controle do meristema apical caulinar, transição da fase juvenil para madura, determinação sexual, iniciação e desenvolvimento floral, iniciação e desenvolvimento de frutos, entre outros. O modo pelo qual as giberelinas influenciam cada um desses eventos será abordado neste capítulo.

Diante da influência notável desse hormônio sobre os eventos de desenvolvimento e crescimento das plantas, não surpreende o fato de as giberelinas representarem um foco de grande interesse na pesquisa fundamental, com reflexos potenciais nada desprezíveis na área comercial e agrônoma. Algumas das aplicações das giberelinas nesse campo serão também apresentadas ao final do capítulo.

Histórico e ocorrência

Assim como as auxinas e as citocininas, as giberelinas representam uma das principais classes de hormônios vegetais; no entanto, a sua descoberta não se deu em plantas, mas em fungos.

As pesquisas com giberelinas tiveram início na década de 1920, quando agricultores japoneses relataram a existência de uma doença que ocasionava o crescimento anormal em plantas de arroz (*Oryza sativa*), acarretando prejuízos à produção de sementes. Os sintomas dessa doença, chamada de *bakanae* (“doença da planta-boba”, em japonês), caracterizavam-se pelo desenvolvimento de plantas alongadas, com folhas esguias e coloração amarela-pálida (por causa da inibição da produção de clorofila) e raízes atrofiadas. Nessa época, fitopatologistas japoneses detectaram que esse crescimento anormal era provocado por um fungo infectante *Fusarium fujikuroi*, o qual excretava um composto que causava a doença *bakanae*. Durante a década de 1930, os pesquisadores japoneses isolaram a substância produzida pelo fungo, denominando-a “giberelina”. Em seguida, ainda no Japão, foram obtidos cristais impuros de outros dois componentes com atuação no crescimento vegetal a partir de *F. fujikuroi*, os quais foram denominados giberelina A e giberelina B. No entanto, em virtude da impureza das amostras, esses pesquisadores não tiveram sucesso na determinação da estrutura química da forma ativa da giberelina.

Somente na década de 1950, após o término da Segunda Guerra Mundial, a estrutura química da giberelina na forma ativa foi elucidada, de maneira concomitante, por dois grupos de pesquisa: um na Inglaterra (Imperial Chemical Industries – ICI) e outro nos EUA (Departamento de Agricultura – USDA). Amostras foram trocadas entre esses dois grupos e as duas substâncias foram identificadas como uma giberelina ativa com propriedades químicas e físicas idênticas, sendo aceito por ambos os grupos o nome “ácido giberélico” para designá-la. Nessa mesma época, na Universidade de Tóquio, foram isoladas, a partir da giberelina A, três novas giberelinas: A₁, A₂ e A₃, a última tendo se mostrado equivalente ao ácido giberélico.

As primeiras evidências na literatura de que as giberelinas eram substâncias de ocorrência natural em plantas vasculares só apareceram em meados da década de 1950; ao longo dos anos 1960, quando o número de giberelinas isoladas de fungos e/ou vegetais superiores aumentou rapidamente, verificou-se o quão numeroso era esse grupo de substâncias. Dessa forma, estabeleceu-se um acordo de que todas as giberelinas deveriam ser designadas por números, que seguiriam a ordem de

descoberta e identificação, de maneira independente da origem (p. ex., seguindo a classificação: AG₁, AG₂, AG₃, ..., AG_x).

Ao longo dos últimos 20 anos, com a utilização de técnicas analíticas cada vez mais aprimoradas, um número substancial de giberelinas vem sendo identificado. Hoje, já são conhecidas mais de 120 formas diferentes. Mas, apesar do grande número, poucas giberelinas são tidas como ativas, destacando-se o ácido giberélico (AG₁) como o principal componente bioativo na maioria das plantas. Grande parte das formas já identificadas (cerca de 80%) se dá exclusivamente em plantas vasculares, cerca de 10% são encontradas somente em fungos e outras 10% em ambos os organismos. Algumas poucas formas foram também identificadas em bactérias.

A maioria das plantas apresenta 10 ou mais giberelinas diferentes, cujas variações ocorrem frequentemente nos tipos predominantes dessas substâncias entre as espécies vegetais. Em tecidos infectados pelo fungo, material no qual foram inicialmente identificadas, a sua produção é muito mais elevada quando comparada aos teores médios encontrados nos tecidos vegetais. No entanto, em fungos, as giberelinas são produtos do metabolismo secundário, e sua função no metabolismo desses organismos, se existente, ainda não é conhecida.

Neste capítulo, adotou-se a sigla AG como designativa de giberelinas, em referência ao ácido giberélico em língua portuguesa.

Biossíntese

O entendimento acerca da regulação da homeostase das giberelinas (AG) no crescimento e no desenvolvimento vegetal vem sendo aprofundado nos últimos anos graças aos resultados obtidos com pesquisas tanto das vias de biossíntese quanto da sinalização dessa classe hormonal. Um conhecimento razoável sobre a via biossintética de giberelinas foi inicialmente obtido com estudos utilizando-se o fungo *F. fujikuroi*.

A via biossintética de AG nas plantas, por sua vez, vem sendo elucidada pela combinação de abordagens bioquímicas e genéticas. Os genes que codificam algumas enzimas-chave da biossíntese de giberelinas já foram identificados em várias espécies, auxiliando, dessa forma, na ampliação do conhecimento sobre os fatores que regulam o metabolismo dessa classe hormonal. Esses avanços têm contribuído, por exemplo, para o conhecimento de que a sua biossíntese é regulada por fatores ambientais, como fotoperíodo e temperatura, os quais podem alterar os teores de giberelinas ativas por afetarem passos específicos da sua rota biossintética.

A despeito de as vias de biossíntese de AG serem consideravelmente complexas, serão abordadas a seguir algumas das características mais relevantes desse evento em plantas, incluindo os principais locais de produção, as vias biossintéticas com seus componentes e precursores, bem como algumas substâncias capazes de inibir a sua biossíntese.

Sítios de biossíntese

Nas plantas vasculares, os principais sítios de biossíntese de giberelinas são sementes, frutos em desenvolvimento e tecidos vegetativos em rápido crescimento. Em geral, os tecidos vegetativos têm teores endógenos reduzidos de AG, ao passo que podem,

ocasionalmente, apresentar considerável acúmulo em alguns órgãos reprodutivos, como anteras e sementes em desenvolvimento. A localização das moléculas de RNAm dos genes de biossíntese de AG indica um padrão complexo que varia de acordo com o estágio de desenvolvimento em muitas espécies.

A sua distribuição nas raízes não é uniforme, sendo os tecidos jovens os mais efetivos na sua biossíntese. Assim, por exemplo, em ápices radiculares e raízes laterais de ervilha (*Pisum sativum*), os teores de AG são relativamente mais elevados que nas partes mais maduras. Constatou-se também que a expressão dos genes promotores da biossíntese de giberelinas se dá em maior grau nos ápices radiculares e caulinares em relação aos demais tecidos de plântulas.

As sementes em desenvolvimento são fontes ricas de enzimas biossintéticas de AG, de transcritos correspondentes a essas enzimas e de giberelinas propriamente ditas. Foram essas características, presentes nas sementes imaturas de feijão (*Phaseolus vulgaris*), que possibilitaram a utilização desse material para o isolamento da primeira giberelina em plantas vasculares. Posteriormente, as sementes de abóbora (*Cucurbita maxima*) em desenvolvimento foram introduzidas como importante modelo de estudos para desvendar muitos dos passos hoje conhecidos da biossíntese de giberelinas em plantas vasculares, já que essas sementes também oferecem uma fonte conveniente de purificação de enzimas biossintéticas, assim como de clonagem de seus respectivos genes.

Alguns sinais ambientais, como a luz e a temperatura, podem alterar os sítios de sua biossíntese em sementes, a qual, em geral, ocorre em duas fases principais. A primeira se dá imediatamente após a antese e parece estar relacionada com o crescimento do fruto. A segunda ocorre quando as sementes em maturação estão aumentando de tamanho e resulta em um grande acúmulo de giberelinas no seu interior. No entanto, as concentrações de AG não permanecem elevadas até o fim do desenvolvimento das sementes, e os teores endógenos de giberelinas tendem a declinar no final da sua maturação.

A maior parte dos estudos de biossíntese de giberelinas emprega como estratégia experimental os chamados sistemas de células livres (*cell-free system*) obtidos de partes das sementes, como do endosperma e de cotilédones. Esse tipo de sistema é muito utilizado como uma ferramenta *in vitro* para estudos de reações biológicas no interior das células, com menor interferência dos componentes celulares vizinhos. O emprego dos sistemas de células livres, portanto, reduz os problemas associados ao acesso ao substrato no tecido e, além disso, permite avançar nos estudos das propriedades bioquímicas das enzimas associadas. Esse trabalho árduo envolvido na elucidação dos intermediários biossintéticos é em geral realizado com a utilização de isótopos marcados, os quais são aplicados a organismos intactos ou aos extratos de células livres, e, finalmente, os produtos das reações são identificados pela técnica denominada cromatografia gasosa ligada a espectrometria de massa (CG-MS).

Estrutura química e precursores

Diferentemente dos outros hormônios vegetais, as giberelinas são definidas mais por sua estrutura química que por sua atividade biológica, sendo a característica comum entre as diferentes formas de AG o fato de todas derivarem do anel *ent*-caureno

(Figura 11.1). Os elementos pertencentes a esse grupo de hormônios são classificados como diterpenoides tetracíclicos, constituídos por quatro unidades de isoprenoides, com o arranjo estrutural *ent*-giberelano (Figura 11.1). As giberelinas podem ser divididas em dois grupos em relação à sua estrutura química: AG-C₂₀ (giberelinas que contêm 20 átomos de carbono) e AG-C₁₉ (giberelinas que perderam o C₂₀, ou seja, o carbono na posição 20, e apresentam um anel gama-lactona; Figura 11.1).

Os primeiros passos da sua biossíntese estão associados à formação da unidade biológica isopreno, o isopentenildifosfato (IPP), adicionado ao dimetilalil difosfato (DMAPP) sucessivamente para formar os intermediários geranyl difosfato (C₁₀), o farnesil difosfato (C₁₅) e o geranylgeranyl difosfato (C₂₀) pela via dos terpenoides no interior dos plastídios (Figura 11.2).

Até pouco tempo atrás, acreditava-se que o ácido mevalônico era o único precursor imediato do IPP na biossíntese de todos os terpenoides. Contudo, demonstrou-se recentemente a existência de duas rotas de biossíntese de terpenoides: uma dependente e outra independente do ácido mevalônico. A primeira ocorre no citosol e a segunda nos cloroplastos (Figura 11.2). A rota biossintética de terpenoides que resulta na síntese do precursor IPP nas plantas parece ocorrer, preferencialmente, pela via independente do ácido mevalônico, a qual se dá a partir da reação entre gliceraldeído-3-fosfato e piruvato. No entanto, em alguns casos, como no endosperma de sementes de abóbora, o IPP pode ser formado também no citosol a partir do ácido mevalônico, derivado de acetil-CoA.

Após a formação da molécula geranylgeranyl difosfato (GGDP), a rota metabólica pode ser direcionada para biossíntese das giberelinas, sendo o GGDP utilizado como precursor

comum dos diterpenoides (p. ex., giberelinas e cadeia fitol da clorofila) e dos tetraterpenos, como é o caso dos carotenoides (ver Capítulo 12).

Etapas da via biossintética

Na maioria das espécies vegetais, a via biossintética de giberelinas é dividida em três partes, separadas com base na compartimentação subcelular dos componentes envolvidos, como substratos e enzimas. Em *Arabidopsis* e arroz, as enzimas catalisadoras das primeiras etapas na biossíntese de AG são codificadas por apenas um ou dois genes, sendo que os mutantes defectivos nessas enzimas tipicamente apresentam nanismo grave.

Na primeira etapa, preferencialmente nos plastídios, há o envolvimento da ciclização de GGDP a *ent*-copalil difosfato, convertido em *ent*-caureno, e cujas reações são catalisadas pelas enzimas solúveis sintase do *ent*-copalil difosfato (CPS) e sintase do *ent*-caureno (Figura 11.3). Estudos revelaram que essas duas enzimas agem nos proplastídios dos meristemas apicais caulinares, mas não nos cloroplastos maduros das folhas.

A identificação e as análises dos mutantes *gal-3* em *Arabidopsis thaliana* (com deficiência no gene *GAI*, codificante para CPS) e *ls* em ervilha (com deficiência na atividade de CPS) revelaram que a enzima CPS seria um importante ponto de controle no fluxo de metabólitos na via biossintética de giberelinas. Um exemplo disso é o fato de a expressão de *LS* participar do controle do tamanho caulinar de plantas de ervilha, por meio da regulação dos teores endógenos de giberelinas bioativas.

O segundo estágio da via biossintética ocorre no retículo endoplasmático, onde o *ent*-caureno é oxidado ao precursor AG₁₂-aldeído. Esse processo conta com a participação

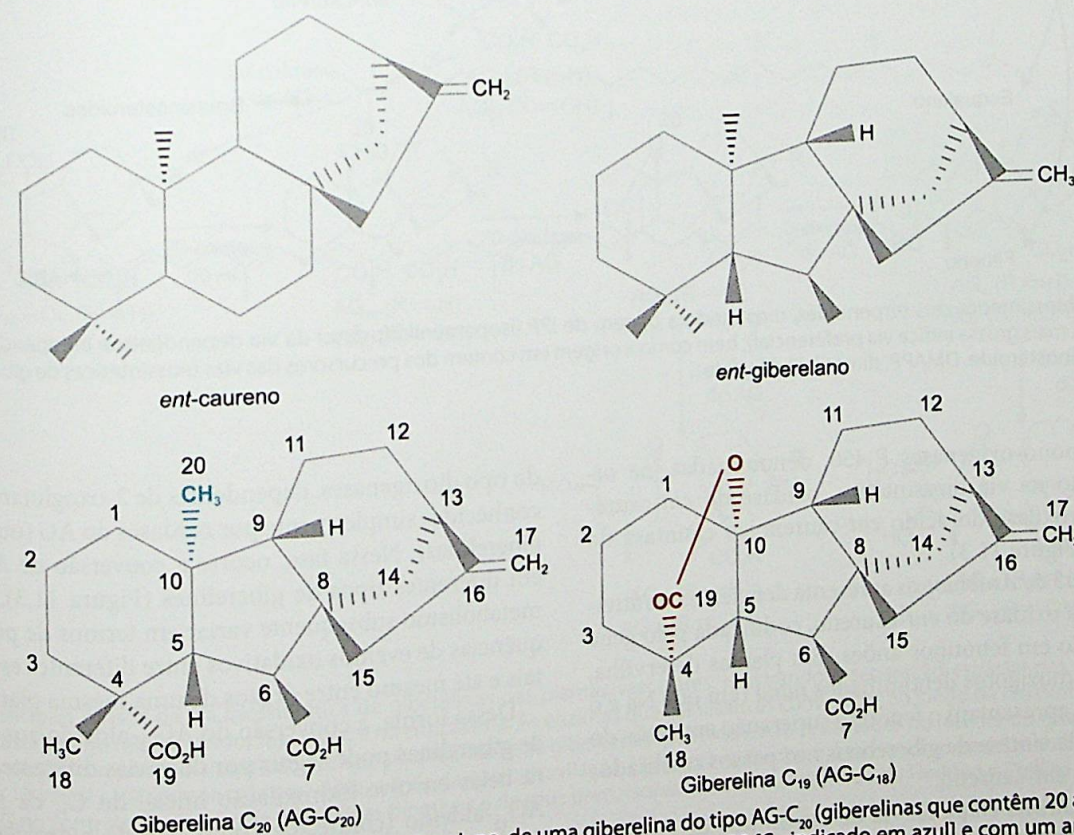


Figura 11.1 Arranjo estrutural do *ent*-caureno, do *ent*-giberelano, de uma giberelina do tipo AG-C₂₀ (giberelinas que contêm 20 átomos de carbono) e de uma giberelina do tipo AG-C₁₉ (giberelinas que perderam o carbono na posição 20 [indicado em azul] e com um anel gama-lactona [apresentado em vermelho]).

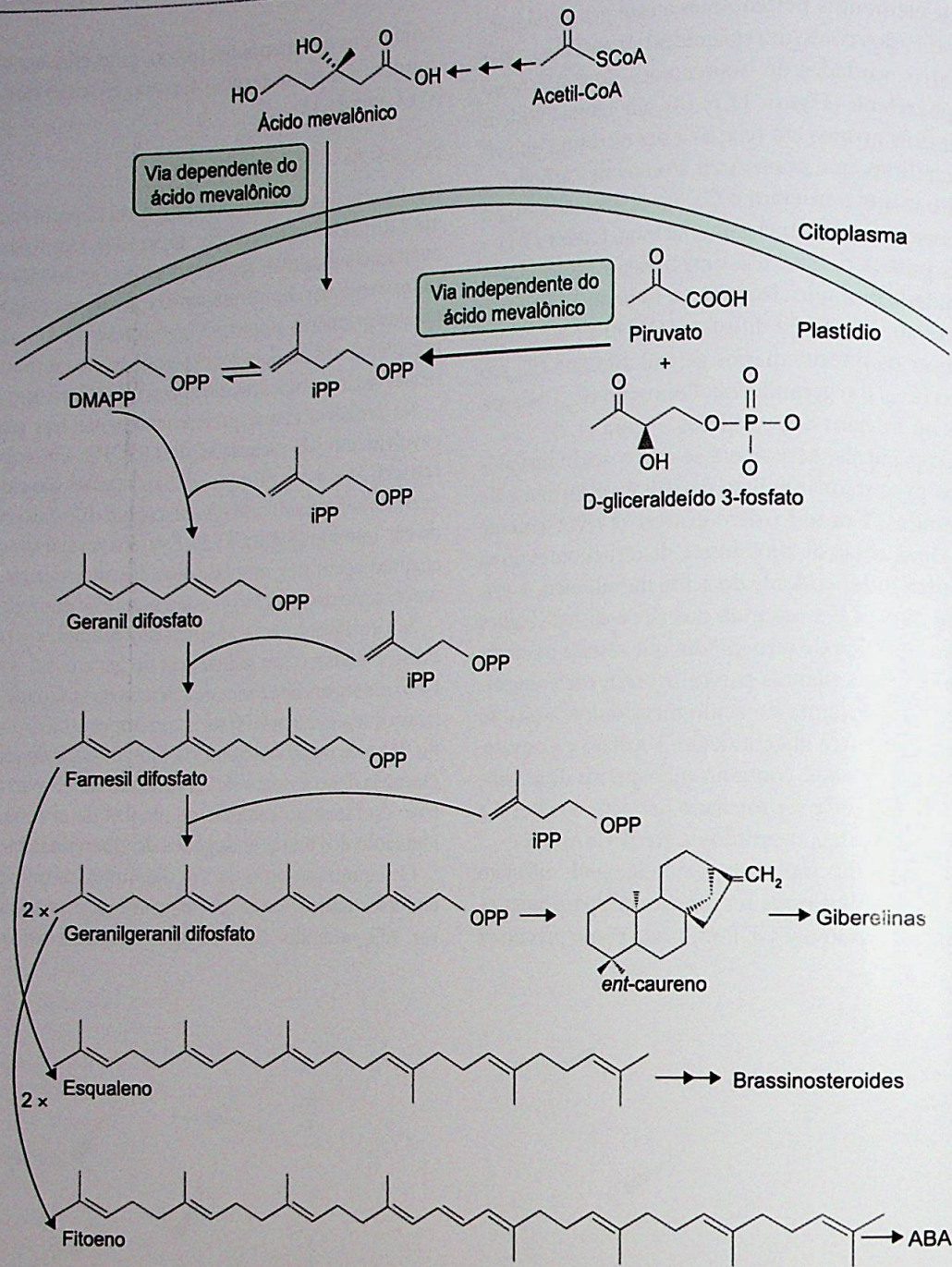


Figura 11.2 Via biossintética dos terpenoides, mostrando a origem de IPP (isopentenildifosfato) da via dependente e independente do ácido mevalônico (seta mais grossa indica via preferencial), bem como a origem em comum dos precursores das vias biossintéticas de giberelinas, ácido abscísico e brassinosteroides. DMAPP: dimetilalil difosfato.

das enzimas mono-oxigenases P-450, denominadas, na ordem de atuação na via biossintética, oxidase do *ent*-caureno, 7-beta-hidroxilase do ácido *ent*-caurenoico e sintase do AG₁₂-aldeído (Figura 11.3).

O mutante *ga3* de *Arabidopsis* apresenta deficiência na atividade da enzima oxidase do *ent*-caureno, codificada pelo gene *GA3*, resultando em fenótipos anões. Em plantas de ervilha, os mutantes homocigotos denominados *nana* (em que *Na* é o alelo selvagem) apresentam o fenótipo superanão em razão do bloqueio total da síntese de giberelinas nos passos catalisados pela oxidase do *ent*-caureno.

A terceira e última etapa da via de biossintese de giberelinas se dá no citosol e é catalisada por enzimas multifuncionais

do tipo dioxigenases, dependentes de 2-oxoglutarato, também conhecidas simplesmente por oxidases do AG (ou oxidases de giberelinas). Nessa fase, ocorre a conversão de AG₁₂-aldeído em diferentes tipos de giberelinas (Figura 11.3), podendo o metabolismo subsequente variar em termos de posições e seqüências de eventos oxidativos entre diferentes espécies vegetais e até mesmo entre órgãos de uma mesma planta.

Dessa forma, a conversão do AG₁₂-aldeído aos vários tipos de giberelinas pode seguir por duas vias diferentes. A primeira delas envolve hidroxilação inicial do C₁₃ da molécula de AG₁₂-aldeído (conhecida como "via da hidroxilação 13 inicial"), a qual origina, por exemplo, AG₂₀ e AG₁. Na segunda via, o AG₁₂-aldeído é inicialmente convertido em AG₁₂ sem

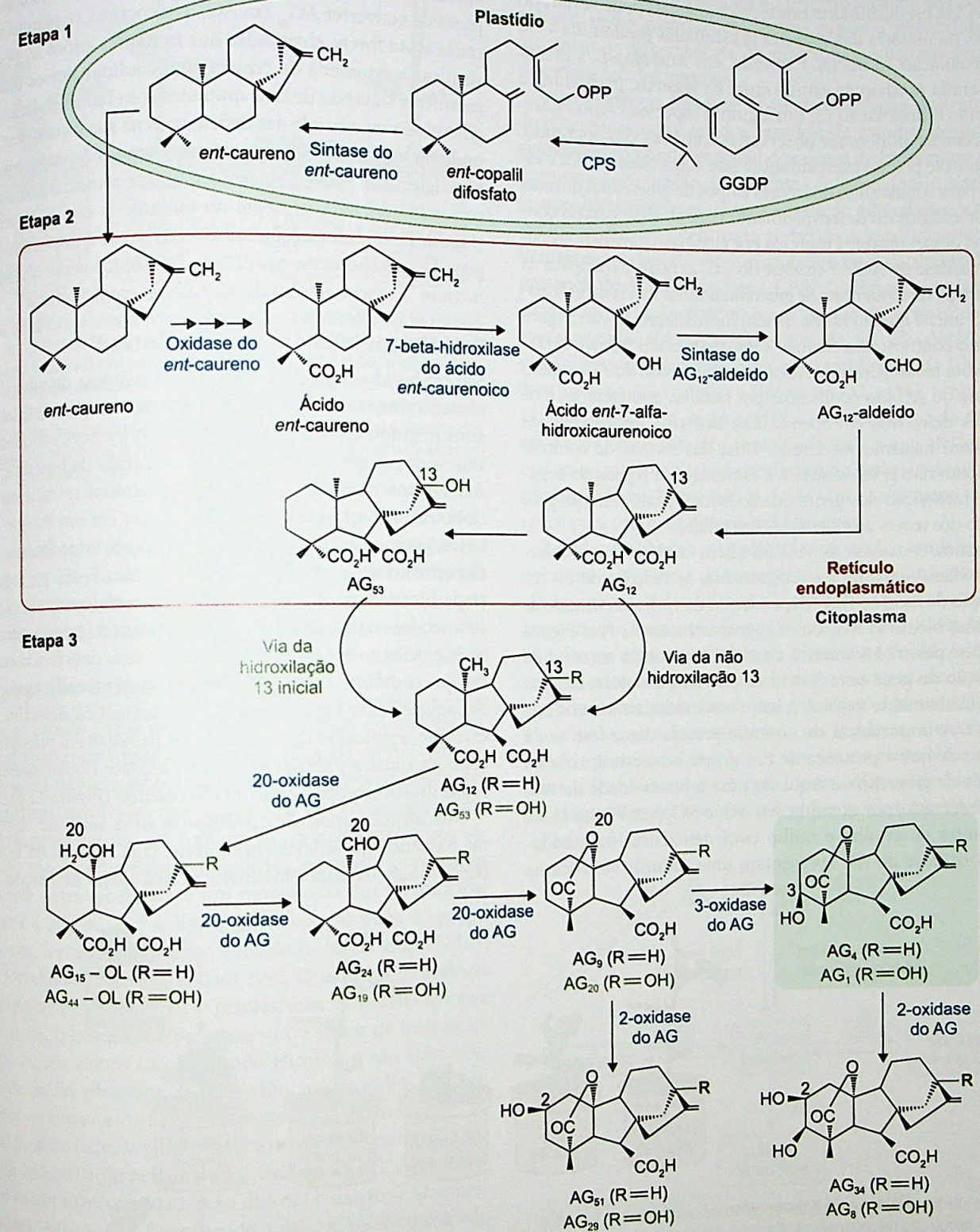


Figura 11.3 Principais passos da via biossintética de giberelinas nas plantas vasculares, mostrando a separação espacial das três etapas que ocorrem nos plastídios, no retículo endoplasmático e no citoplasma. As enzimas que catalisam as conversões ao longo da biossintese de AG estão indicadas em azul (CPS simboliza a sintase do *ent*-copalil difosfato) e as giberelinas bioativas estão ressaltadas no interior do quadro verde. A via da hidroxilação 13 inicial está apresentada em verde, e a via da não hidroxilação 13 em preto. Também é mostrado o papel metabólico da enzima 2-oxidase do AG no controle dos teores de giberelinas bioativas e de seus precursores imediatos. Adaptada de Hedden e Phillips (2000).

ocorrer a hidroxilação da molécula no C₁₃ ("via da não hidroxilação 13"), originando, subsequentemente, AG₉ e AG₁, entre outras giberelinas menos frequentes nas plantas (ver Figura 11.3). A via predominante nos tecidos vegetais pode variar; no entanto, na maioria das espécies já estudadas predomina a via da hidroxilação 13 inicial. Contudo, em *Arabidopsis*, a planta considerada modelo de estudo entre os vegetais, predomina a via da não hidroxilação 13. Em algumas espécies, como *Phaseolus coccineus*, podem ser observadas ambas as vias operando.

O controle preciso exercido sobre essa etapa biossintética é essencial para o ajuste fino dos teores e tipos de giberelinas durante todos os estágios do desenvolvimento vegetal. Uma parcela considerável desse controle é exercida por enzimas-chave denominadas 20-oxidase do AG e 3-oxidase do AG, as quais participam da última etapa da biossíntese de giberelinas tanto na via da hidroxilação 13 inicial quanto na via da não hidroxilação 13 (ver Figura 11.3). Ao contrário das enzimas catalisadoras das primeiras etapas na rota biossintética de AG, tanto 20-oxidase do AG quanto 3-oxidase do AG são codificadas por famílias multigênicas, e os mutantes defectivos em apenas uma isoforma dessas enzimas apresentam nanismo moderado. Uma das formas de controle nesse ponto da via biossintética é exercida pela regulação negativa da transcrição dos genes que codificam essas enzimas pelo aumento dos teores de giberelinas nas células.

A enzima 3-oxidase do AG (também conhecida por 3-beta-hidroxilase) catalisa, especificamente, as reações de 3b-hidroxilação de AG₂₀ ou AG₉, (dependendo da via), sintetizando as giberelinas bioativas AG₁ ou AG₄, respectivamente (ver Figura 11.3). Esse passo biossintético crucial é controlado no nível de transcrição do gene para 3-oxidase do AG por fatores ligados ao desenvolvimento vegetal, à luz e aos mecanismos sensíveis à auxina. A importância do controle preciso dessa fase se dá pelo fato de que a presença de um grupo 3-beta-hidroxila na molécula de giberelina é requisito para a bioatividade de AG, como observado, por exemplo, em AG₁ e AG₄ (ver Figura 11.3).

Mutantes de ervilha e milho com deficiência na atividade da 3-oxidase do AG apresentam uma redução drástica na

altura das plantas, resultando em plantas anãs. Em plantas de ervilha, o gene responsável pela expressão da 3-oxidase do AG é chamado de *Le*, e os mutantes de *le*. Os mutantes *le*, por apresentarem a atividade dessa enzima defectiva, não são capazes de converter AG₂₀ em AG₁. No entanto, se plantas superanãs *nana* forem enxertadas nos mutantes anões *le*, pode-se verificar a retomada de crescimento caulinar desses últimos, mesmo se tratando de dois mutantes com teores reduzidos de giberelinas em virtude das deficiências na sua biossíntese. Isso pode ser explicado pelo fato de que enzimas 3-oxidase do AG não defectivas provenientes do mutante *nana* possibilitam a conversão do AG₂₀ presente no mutante *le* em AG₁ bioativa (Figura 11.4). Informações adicionais sobre a importância do gene *Le* nos contextos histórico e fisiológico serão abordadas no item "Crescimento caulinar e alongamento celular".

Substâncias inibitórias da biossíntese

São conhecidos vários inibidores da biossíntese de giberelinas, os quais atuam em diferentes estágios da rota biossintética. Alguns inibidores, como o AMO-1618 e o cycocel, bloqueiam a síntese de *ent*-caureno logo na primeira etapa da biossíntese de AG. Em contrapartida, os inibidores ancimidol, tetraciclase, paclobutrazol e uniconazol bloqueiam a rota em um estágio posterior, associado à oxidação do *ent*-caureno, impedindo o funcionamento adequado das mono-oxigenases P-450 na segunda etapa biossintética de AG. O aspecto morfológico de plantas submetidas ao tratamento com tais substâncias frequentemente se assemelha ao observado em mutantes com deficiência em genes que codificam enzimas biossintéticas de giberelinas ou, ainda, aqueles com a própria atividade enzimática defectiva. Por exemplo, a aplicação da substância LAB150978 em plântulas de abóbora causa a inibição da enzima oxidase do *ent*-caureno e reduz drasticamente o crescimento caulinar (Figura 11.5).

Nos últimos anos, desenvolveu-se uma série de compostos baseados no acilciclo-hexadione, cuja ação se dá nos estágios finais da rota biossintética, nos quais as reações são

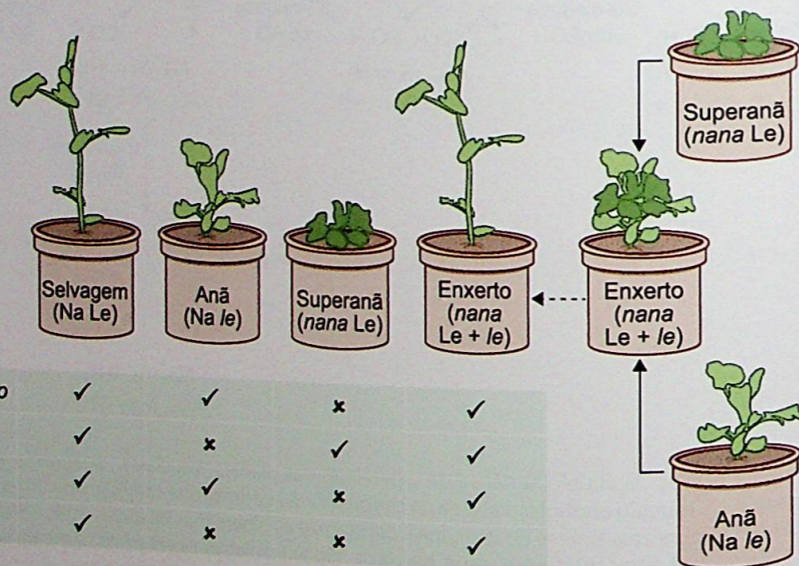


Figura 11.4 Experimento utilizando mutantes de ervilha com deficiências em passos específicos da via biossintética de giberelinas: mutante *nana* (deficiente nos passos catalisados pela oxidase do *ent*-caureno) e mutante *le* (deficiente na atividade da 3-oxidase do AG). Verifique que os mutantes anões *le* retomaram o crescimento caulinar após a enxertia de plantas superanãs *nana*, que apresentam enzima 3-oxidase do AG com atividade normal. Essa enzima seria responsável pela conversão de AG₂₀ (não ativo) em AG₁ (bioativo).

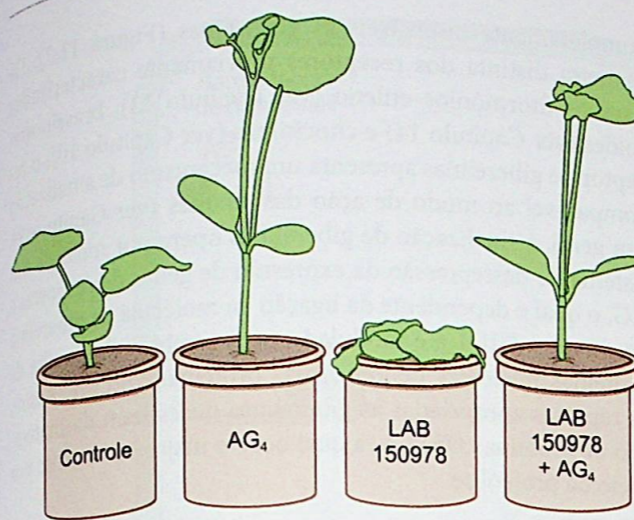


Figura 11.5 Experimento com a aplicação do inibidor de biossíntese de AG LAB150978 de maneira isolada ou combinada ao AG₄ (uma giberelina bioativa) em plântulas de abóbora. LAB150978 causa a inibição da enzima oxidase do *ent*-caureno e reduz drasticamente o crescimento caulinar, podendo seu efeito ser parcialmente revertido pela aplicação de uma giberelina bioativa. Notar que nessa fase da vida das plântulas de abóbora, a aplicação de AG₄ de maneira isolada promoveu um acentuado crescimento caulinar em relação ao controle.

catabolizadas por dioxigenases dependentes de 2-oxoglutarato. BX-112, ou seu ácido livre pró-hexadione, e LAB198999 são os compostos mais usados e, em baixas concentrações, agem como inibidores competitivos do 2-oxoglutarato.

Conjugação e degradação

Junto às formas livres de giberelinas bioativas ou inativas, as plantas apresentam muitas formas conjugadas de AG. No entanto, ainda não se conhece a identidade de genes codificadores das enzimas envolvidas na formação de AG conjugadas. Uma das principais formas de conjugação, principalmente em sementes, são as giberelinas glicosiladas, formadas por ligação covalente entre giberelina e um monossacarídeo. O principal açúcar é a glicose, que se liga à giberelina por meio do grupo carboxila, formando giberelina glicosilada, ou via grupo hidroxila, formando giberelina glicosil éster. Quando as giberelinas são exogenamente aplicadas às plantas, uma parte delas se torna glicosilada, o que pode representar outra forma de inativação. Contudo, em alguns casos, quando glicosídeos são aplicados, são detectadas giberelinas livres. Assim, os glicosídeos também podem ser uma forma de armazenamento de giberelinas.

Ao final do ciclo, as giberelinas bioativas são desativadas por 2-beta-hidroxilação pela enzima 2-oxidase do AG, a qual catalisa o catabolismo e a inativação dos AG bioativos e seus precursores. Assim, AG₁ é convertido a AG₈, e AG₄ é convertido a AG₃₄ (ver Figura 11.3). A reação catalisada por 2-oxidase do AG representa o modo de inativação de AG mais bem caracterizado até o momento, cujos respectivos genes encontram-se sob regulação transcricional tanto pela elevação da sinalização de giberelinas quanto por tratamento com AG.

Um resumo explicativo dos processos que contribuem para o estado de equilíbrio nos níveis de giberelinas bioativas é apresentado na Figura 11.6.

Transporte

Pesquisas recentes propõem que as giberelinas sejam produzidas em locais próximos, ou no próprio local de sua ação. No entanto, outro grupo de evidências sugere a possibilidade de mecanismos de transporte de giberelinas existirem dentro de diferentes tecidos vegetais.

Uma evidência forte em favor da existência do transporte de giberelinas entre tecidos resultou de estudos do perfil de expressão temporal e espacial dos genes de biossíntese de AG durante a germinação de sementes de *Arabidopsis*. Verificou-se que diferentes fases da biossíntese de giberelinas ocorriam em locais distintos dentro do embrião. A localização dos participantes iniciais da via biossintética de AG, deduzida pela presença do RNAm do gene *CPS1* (codifica a enzima CPS – ver Figura 11.3), predominava no tecido provascular. Em contrapartida, alguns participantes da via biossintética tardia, incluindo giberelinas bioativas e moléculas de RNAm da 3-oxidase do AG (catalisa a síntese de AG₁ e AG₄ – ver Figura 11.3), acumulavam-se no córtex e na endoderme da raiz. Esses dados representaram fortes indícios de que efetivamente ocorra transporte intercelular dentro do embrião de um intermediário da via biossintética de AG (provavelmente *ent*-caureno) para produzir giberelinas bioativas.

Estudos realizados com plântulas de ervilha também corroboraram a existência de transporte de giberelinas entre os tecidos vegetais. Foi verificada a sua presença preferencialmente em entrenós imaturos, gemas e folhas jovens. Com base no fato de que a primeira etapa da biossíntese de AG (ver Figura 11.3) não acontece em cloroplastos maduros, deduz-se que a produção de giberelinas não seja observada nas células do mesofilo foliar. Adicionalmente, esse tecido apresenta capacidade de permitir as reações da sua última etapa biossintética. Essas diferenças sugerem que intermediários da biossíntese de AG possam ser transportados dos tecidos meristemáticos

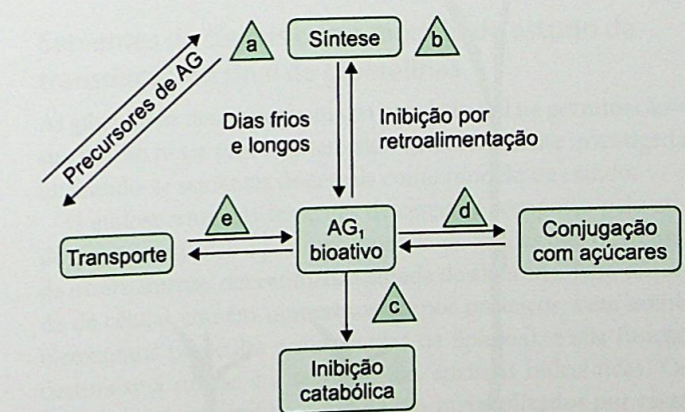


Figura 11.6 Processos associados ao estado de equilíbrio de giberelinas bioativas. A síntese de giberelinas (formas livres), como o AG₁, é promovida por fatores ambientais, como o frio e os dias longos (a). De forma inversa, as giberelinas podem inibir sua própria biossíntese via inibição por retroalimentação (b). A redução nos níveis de giberelinas bioativas pode ocorrer pelo catabolismo (c) ou por conjugação com açúcares (d). Contudo, giberelinas bioativas podem ser geradas pela liberação da forma conjugada. Finalmente, o transporte de giberelinas também pode afetar o estado de equilíbrio de uma giberelina bioativa. Adaptada de Taiz e Zeiger (1998).

caulinares apicais para as folhas, onde poderiam ser convertidos em giberelinas ativas. Há sugestões de que o transporte de giberelinas a partir de folhas jovens não envolva tecidos vasculares, mas sim o córtex e a medula.

Mecanismos e modo de ação

Além da importância da concentração endógena, uma questão essencial para a devida compreensão do papel de qualquer hormônio vegetal diz respeito ao modo de ação dessas substâncias, intimamente ligado ao local de percepção desse sinal nas células. Em uma via de sinalização hormonal convencional, a ligação do hormônio ao seu receptor desencadeia uma cascata de substâncias intermediárias e mensageiros secundários que leva a determinada resposta celular (ver adiante). Apesar de estudos recentes apresentarem um número crescente de possíveis fatores que afetam as respostas às giberelinas, neste capítulo serão apresentados e abordados apenas alguns dos principais participantes envolvidos nessa sinalização.

Percepção do sinal

A identificação do receptor de giberelinas em arroz, chamado *GID1* (do inglês, *GA INSENSITIVE DWARF1*), por Ueguchi-Tanaka *et al.* (2005) propiciou um avanço substancial no entendimento da cascata de sinalização desse hormônio. Essa descoberta gerou informações robustas sobre os eventos moleculares relacionados à percepção e à transdução do sinal das giberelinas, principalmente em pesquisas realizadas com arroz e *Arabidopsis*.

O gene *GID1* codifica uma proteína homóloga às lipases sensíveis a hormônios nos animais, e os mutantes *gid1* são



Figura 11.7 Aspecto morfológico dos mutantes *gid1* em plântulas de arroz com intensa inibição do crescimento caulinar. Mutantes *gid1* apresentam deficiência quanto à percepção do sinal de AG pelo receptor *GID1*; dessa forma, eles se apresentam completamente insensíveis à aplicação de giberelina bioativa exógena. Adaptada de Ueguchi-Tanaka *et al.* (2007).

completamente insensíveis às giberelinas (Figura 11.7). De maneira distinta dos receptores previamente caracterizados para os fitormônios etileno (ver Capítulo 13), brassinosteroides (ver Capítulo 14) e citocininas (ver Capítulo 10), o receptor de giberelinas apresenta um mecanismo de sinalização comparável ao modo de ação das auxinas (ver Capítulo 9). Em geral, a sinalização de giberelinas opera por meio de um sistema de desrepressão da expressão de genes de respostas a AG, o qual é dependente da ligação da molécula de giberelina ao receptor *GID1* e é modulado por membros da família de proteínas nucleares denominadas proteínas DELLA. Assim, as repostas apropriadas às giberelinas necessitam da inativação de proteínas DELLA, a qual ocorre majoritariamente por meio da proteólise.

Proteínas DELLA e o mecanismo repressor de respostas às giberelinas

As proteínas DELLA são reguladores de transcrição nuclear, atuando como repressores da sinalização de giberelinas. O mecanismo molecular pelo qual essas proteínas reprimem as respostas de AG ocorre por meio da sua interação com uma ampla gama de classes proteicas, e a natureza regulatória de tal associação depende do tipo de proteína com a qual cada DELLA interage. No entanto, acredita-se que a inativação e a degradação de proteínas DELLA sejam eventos-chave para desencadear a maioria das respostas às giberelinas.

As proteínas DELLA, bem como seu papel na sinalização de AG, são altamente conservadas nas plantas. Um único gene para a proteína DELLA foi identificado nos genomas de arroz e cevada, denominado, respectivamente, *Slender Rice1* (*SLR1*) e *Slender1* (*SLN1*), o qual age na repressão de todas as respostas às giberelinas nessas duas espécies. De maneira surpreendente, cinco genes para proteína DELLA – *GA-insensitive* (*GAI*), *Repressor of ga1-3* (*RGA*), *RGA-like1* (*RGL1*), *RGA-like2* (*RGL2*) e *RGA-like3* (*RGL3*) – foram identificados no genoma de *Arabidopsis*, sendo os genes *RGA* e *GAI* os mais efetivos na repressão durante o crescimento vegetativo (p. ex., alongamento caulinar) e na indução floral. Em geral, o gene *RGL2* atua durante a germinação, enquanto *RGA*, *RGL1* e *RGL2* atuam, conjuntamente, no desenvolvimento floral.

De acordo com o modelo geral de sinalização de giberelinas atualmente proposto, a ligação de AG ao receptor *GID1* leva à sua interação com a proteína DELLA. Essa interação, por sua vez, estimula a ligação da proteína DELLA a um complexo proteico denominado *SCF^{GID2}*. Após essa última ligação, a proteína DELLA é destinada à ubiquitinação (processo que marca as proteínas para degradação), com a sua consequente degradação pelo proteossomo 26S. À medida que a degradação das proteínas DELLA ocorre, as proteínas às quais elas estavam ligadas são liberadas da repressão e, portanto, podem cumprir seus papéis sinalizadores nas respostas às giberelinas (Figura 11.8).

A perda de função de proteínas DELLA leva respostas alteradas às giberelinas em muitas espécies vegetais. Assim, por exemplo, plantas mutantes *gai-1* de *Arabidopsis*, com a proteína DELLA defectiva, apresentam um fenótipo semelhante ao de mutantes deficientes na biossíntese de giberelinas (plantas

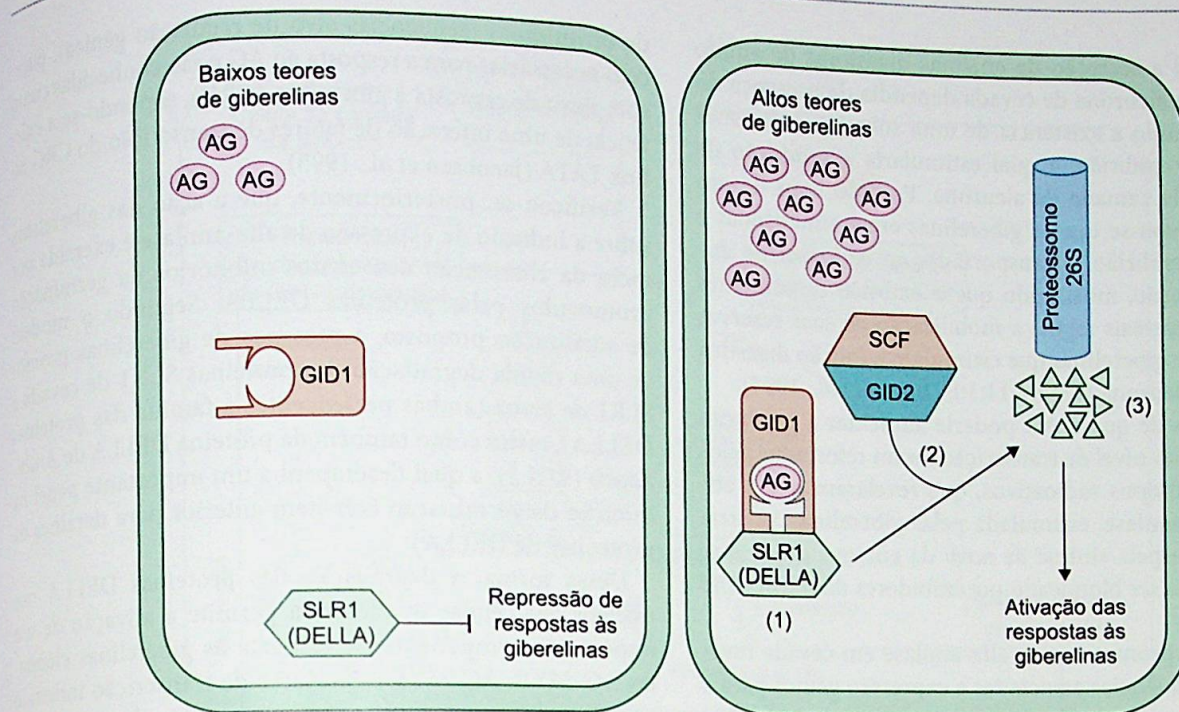


Figura 11.8 Componentes-chave na percepção do sinal de giberelinas em arroz. O esquema mostra à esquerda uma condição celular em que os teores endógenos de AG são reduzidos e os genes de respostas às giberelinas estão reprimidos por ação da proteína *SLR1* (*DELLA*). À direita, verifica-se a condição em que os teores endógenos de giberelinas se encontram elevados, permitindo a interação de AG com o receptor *GID1* (1), o que leva à ligação de *SLR1* ao complexo *SCF^{GID2}* para a ubiquitinação (2). Em seguida, a proteína *SLR1* é degradada pelo proteossomo 26S (3), liberando, portanto, as respostas às giberelinas da repressão.

anãs, folhas com coloração verde-escura e floração tardia); no entanto, esses mutantes mostraram-se insensíveis à aplicação de AG (Figura 11.9). A mutação *gai-1* está presente no domínio de regulação da proteína DELLA, ou seja, trata-se de uma modificação que anula a sensibilidade da proteína ao AG, impedindo, dessa forma, a ocorrência da desrepressão das respostas às giberelinas. De fato, as proteínas DELLA modulam respostas integradas nos programas de desenvolvimento por meio de sua interação com diversos fatores de transcrição participantes das vias sinalizadoras dada pela luz e outras classes hormonais.

Além disso, vale ressaltar a existência de alguns mecanismos alternativos para a sinalização de AG, nos quais o sinal dado pelas giberelinas é transduzido sem a destruição de DELLA. Assim, as vias de transdução do sinal de AG também contam com uma série de intermediários e mensageiros

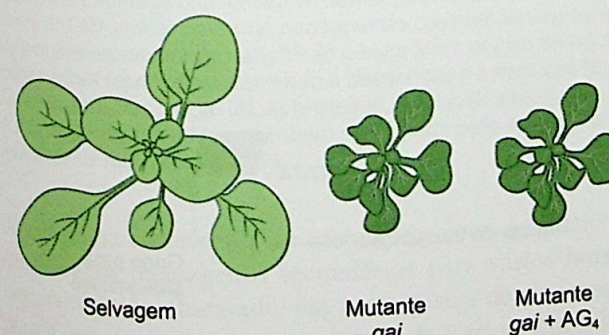


Figura 11.9 Plantas mutantes *gai-1* de *Arabidopsis*, com a proteína DELLA defectiva, apresentam um fenótipo semelhante aos mutantes deficientes na biossíntese de AG; no entanto, essas plantas não apresentam a retomada do crescimento quando tratadas com AG exógeno, indicando que são insensíveis às giberelinas.

secundários, como o Ca^{2+} citosólico, fosforilases, proteínas G, cinases, fosfatases, entre outros. Essas substâncias participam de respostas temporárias e específicas, tanto de origem genômica (passando por regulação da transcrição gênica) quanto não genômica. Essas etapas da transdução do sinal de giberelinas serão apresentadas a seguir, utilizando-se como exemplo o modelo mais bem estudado até hoje sobre esse assunto: a camada de aleurona e a mobilização de reservas do endosperma de sementes de cereais induzidas à germinação.

Sementes de cereais como modelo de estudo da transdução do sinal de giberelinas

As giberelinas desempenham um papel crucial na germinação e sua função nesse processo tem sido extensivamente investigada utilizando-se sementes de cereais como modelo de estudo.

O endosperma das sementes de cereais é composto pelo endosperma amiláceo e por uma camada de células que o circunda externamente, denominada camada de aleurona. Essa camada de células contém numerosos corpos proteicos, bem como oleossomos (vesículas armazenadas de lipídios), e sua função destina-se à síntese e à secreção das enzimas hidrolíticas. Os compostos de reserva da semente são metabolizados por essas enzimas hidrolíticas durante o processo de germinação, originando açúcares, aminoácidos e outros produtos que são transportados ao embrião. Entre as enzimas produzidas, destacam-se alfa e betamilase, as quais atuam sobre a degradação do amido; a primeira produz oligossacarídeos, que são, então, degradados pela segunda, resultando no dissacarídeo maltose, que é, finalmente, convertido em glicose pela enzima maltase.

Na década de 1960, foi possível confirmar a observação original do ilustre botânico alemão G. Haberlandt, feita em 1890,

segundo a qual a secreção de enzimas digestoras de amido pela camada de aleurona de cevada dependia da presença do embrião, sugerindo a existência de uma substância difusível produzida pelo embrião, a qual estimularia a produção de alfa-amilase pela camada de aleurona. Passado mais de um século, comprovou-se que as giberelinas eram sintetizadas e liberadas pelo embrião e transportadas ao endosperma durante a germinação, mostrando que o embrião de sementes embebidas dos cereais regula a mobilização de suas reservas pela secreção de giberelinas que estimulam a função digestiva na camada de aleurona (Figura 11.10; Lenton *et al.*, 1994).

As evidências de que o AG poderia aumentar a produção de alfa-amilase no nível de transcrição foram reforçadas pelos estudos com isótopos radioativos, que revelaram que a atividade da alfa-amilase, estimulada pelas giberelinas, ocorria prioritariamente pela síntese *de novo* da enzima, e que esse estímulo poderia ser bloqueado por inibidores da transcrição e da tradução.

Estudos com promotores de alfa-amilase em cevada revelaram que as sequências associadas à expressão gênica para a alfa-amilase em resposta às giberelinas estão entre 200 e 300 pares de bases antes do início da região codificadora (Figura 11.11). Uma sequência específica (TAACAAA), chamada de sequência de resposta à giberelina, consegue induzir a capacidade de resposta ao AG. Contudo, a alteração de uma sequência específica pode resultar na perda da expressão induzida pelo AG₃. Determinadas sequências, conhecidas como Box

de pirimidinas (sequências-alvo de regulação gênica), parecem necessárias para a resposta ao AG e são conhecidas como complexo de resposta à giberelina (CRG), supondo-se a existência de uma interação de fatores de transcrição do CRG no Box TATA (Jacobsen *et al.*, 1995).

Verificou-se, posteriormente, que a ação das giberelinas sobre a indução da expressão da alfa-amilase é exercida por meio da eliminação dos efeitos inibitórios da germinação promovidos pelas proteínas DELLA. Segundo o modelo de sinalização proposto, a presença de giberelinas promove uma rápida degradação das proteínas SLN1 de cevada e SLR1 de arroz (ambas pertencentes à família das proteínas DELLA), assim como também da proteína DELLA de *Arabidopsis* (RGL2), a qual desempenha um importante papel na inibição da germinação (ver item anterior para detalhes da proteólise de DELLA).

Dessa forma, a degradação das proteínas DELLA nos núcleos das células de aleurona permite a ativação de um importante componente de resposta às giberelinas chamado AG-MYB. AG-MYB é um fator de transcrição induzido por giberelinas que desencadeia a expressão de alfa-amilase e outras hidrolases e proteases, possibilitando a mobilização de nutrientes armazenados no endosperma. O intervalo de 1 h entre a degradação de proteínas DELLA e a indução de AG-MYB sugere que esse fator de transcrição poderia não ser um alvo direto das proteínas DELLA; no entanto, esse passo da transdução do sinal de giberelinas ainda não é bem entendido (Figura 11.12).

A ativação da resposta primária do gene *AG-MYB* envolve passos intermediários relacionados com a ligação da molécula

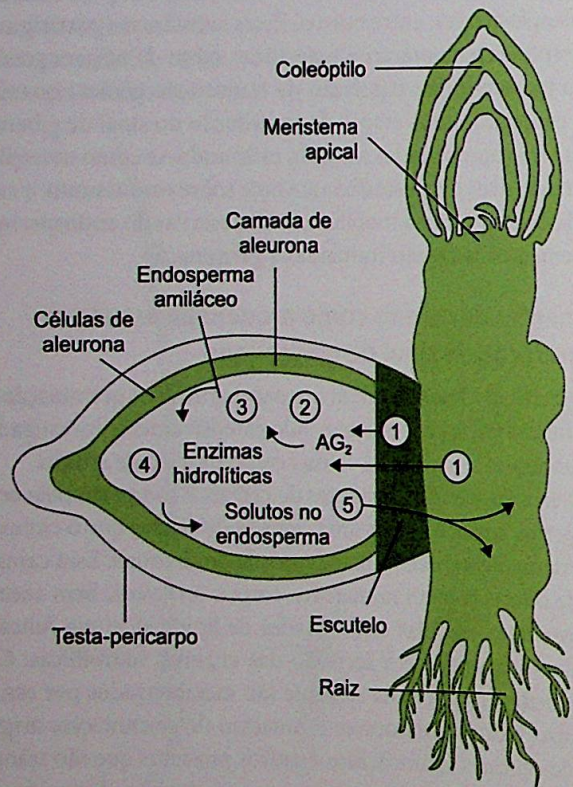


Figura 11.10 Representação esquemática da semente da cevada na germinação e na estrutura funcional de seus principais tecidos. (1) Giberelinas são sintetizadas pelo coleóptilo e pelo escutelo do embrião e difundidas ao endosperma amiláceo e à camada de aleurona (2), a qual é induzida a produzir e secretar alfa-amilase e outras hidrolases no endosperma amiláceo (3), que é então desdobrado em pequenas moléculas (4). (5) Os solutos do endosperma são absorvidos pelo escutelo e transportados ao embrião em germinação.

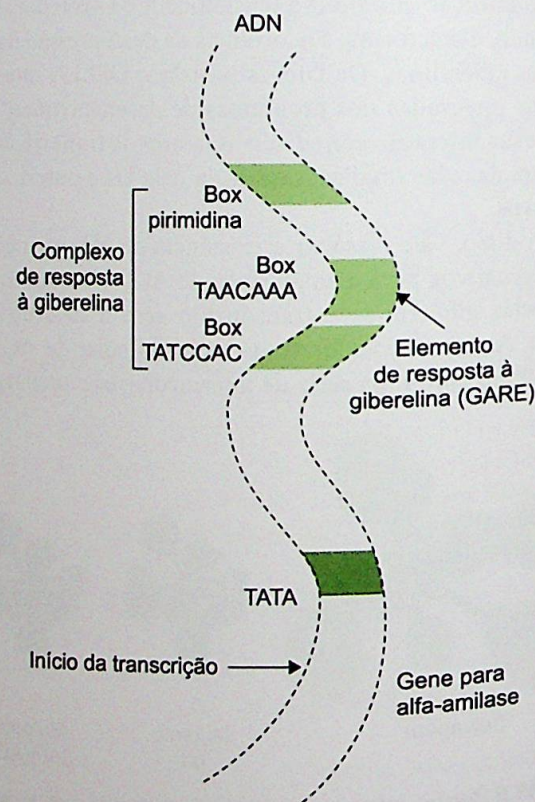


Figura 11.11 Representação da região promotora do gene para a alfa-amilase mostrando o complexo de resposta ao AG, o Box TATA (tiamina-adenina) e o sítio de início de transcrição. Adaptada de Jacobsen *et al.* (1995).

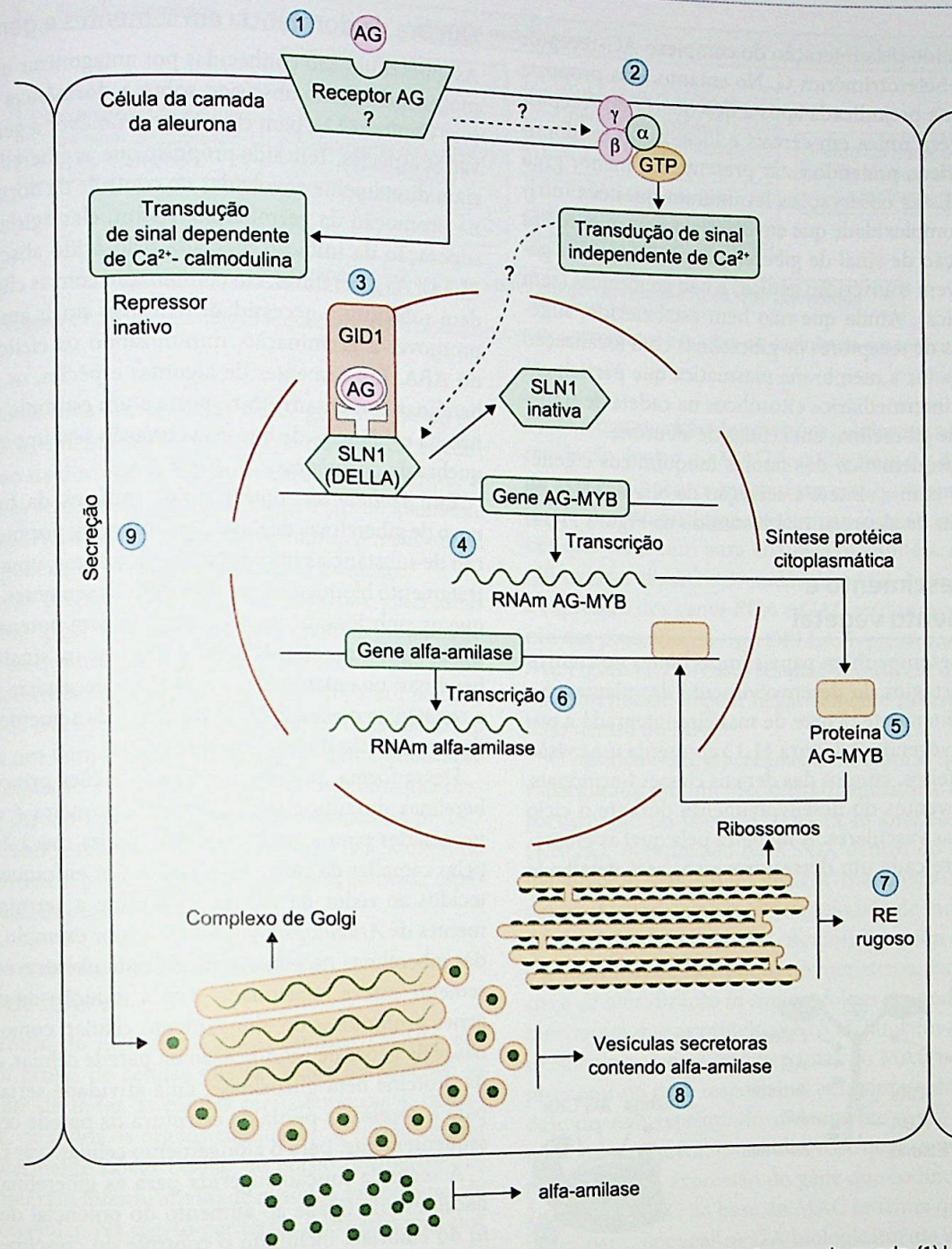


Figura 11.12 Modelo proposto para a síntese de alfa-amilase induzida pela giberelina na camada de aleurona da cevada. (1) Ligação do AG derivado do embrião a um suposto receptor de membrana, desencadeando duas cadeias de transdução de sinais. (2) O complexo AG-receptor hipotético interage com uma proteína heteromérica G, dando início a duas cadeias de transdução de sinais, uma dependente e outra independentemente de Ca²⁺, ambas podendo participar do controle da expressão gênica exercido pelo AG. A ligação de AG ao receptor GID1 leva à inativação de Ca²⁺, ambas podendo participar do controle da expressão gênica exercido pelo AG. A ligação de AG ao receptor GID1 leva à inativação de Ca²⁺, ambas podendo participar do controle da expressão gênica exercido pelo AG. Essa inativação permite a expressão do gene *AG-MYB* (4), bem como de outros genes reprimidos, ocorrendo a transcrição e a tradução (5). No núcleo, a proteína *AG-MYB* liga-se ao promotor do gene para alfa-amilase, ativando a sua transcrição (6). As proteínas, depois de sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso (7), são secretadas via aparelho de Golgi (8). A rota de secreção pode ser também estimulada pelo AG por meio de uma rota de transdução de sinais dependente de cálcio-calmodulina (9). Adaptada de Taiz e Zeiger (1998).

de giberelina ao receptor de membrana. Íons de cálcio são considerados mensageiros secundários para vários hormônios, tendo sido observado, em protoplastos de aleurona de cevada, um aumento na concentração de Ca²⁺ no citosol em resposta às giberelinas. Esse aumento ocorreu entre 1 e 4 h após o tratamento com o AG e precedeu a síntese de alfa-amilase. Assim, sugere-se que giberelinas estimulem a secreção de alfa-amilase e outras hidrolases por uma rota dependente de

cálcio, enquanto o estímulo dado pelas giberelinas para a expressão do gene da alfa-amilase surja por uma rota independente de cálcio (ver Figura 11.12).

Análises da transdução do sinal das giberelinas em células de aleurona revelaram que as proteínas heterotriméricas G podem estar associadas aos eventos iniciais de sua sinalização. Assim, um modelo de sua ação foi proposto, com base na ligação do AG a um receptor localizado na face interna da

membrana, seguido pela interação do complexo AG-receptor a uma proteína heterotrimérica G. No entanto, essa proposta foi de certa forma prejudicada após a descoberta do receptor *GID1*, de natureza única em cereais e localização predominantemente nuclear, podendo estar presente em menor grau no citoplasma. Essas observações levantaram questões intrigantes sobre a complexidade que envolveria o cruzamento das vias de transdução de sinal de giberelinas para respostas genômicas (envolvem transcrição gênica) e não genômicas (sem transcrição gênica). Ainda que não bem estabelecido, sugere-se a existência de receptores de giberelinas com localização citosólica ou ligados à membrana plasmática que participem na ativação dos intermediários citosólicos na cadeia de transdução do sinal de giberelinas em células de aleurona.

Um modelo esquemático dos fatores bioquímicos e genéticos envolvidos com a síntese e secreção da alfa-amilase no modelo de células de aleurona está resumido na Figura 11.12.

Efeitos no crescimento e desenvolvimento vegetal

As giberelinas desempenham papéis importantes no controle de todos os estágios do desenvolvimento das plantas, e a sua ação frequentemente ocorre de maneira integrada a outros hormônios vegetais. A Figura 11.13 apresenta uma visão geral dos seus efeitos, com os das demais classes hormonais, nos principais eventos do desenvolvimento durante o ciclo de vida de plantas vasculares. A maneira pela qual as giberelinas atuam sobre cada um desses processos será detalhada a seguir.

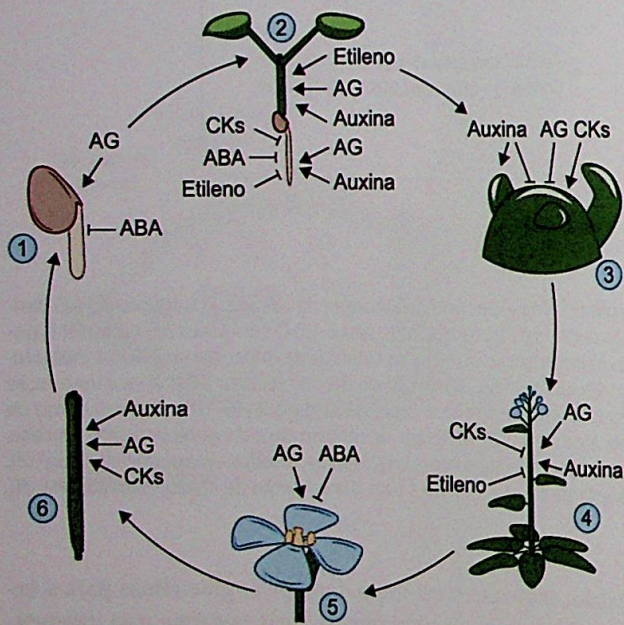


Figura 11.13 As giberelinas interagem positiva e negativamente com outros hormônios vegetais ao longo de todo o ciclo de vida da planta. Alguns dos efeitos desses hormônios estão indicados tomando como exemplo o ciclo de vida de *Arabidopsis thaliana*: (1) germinação; (2) crescimento dos órgãos vegetativos da plântula; (3) manutenção da atividade do meristema apical caulinar; (4) alongamento do eixo caulinar; (5) indução floral; e (6) desenvolvimento do fruto. Cks: citocininas; AG: giberelinas. Adaptada de Weiss e Ori (2007).

Quebra de dormência em sementes e germinação

As giberelinas são conhecidas por antagonizar os efeitos promotores do ácido abscísico sobre a dormência de sementes (ver Capítulo 12), bem como por promover a germinação em várias espécies. Tem sido proposto que as giberelinas não estariam diretamente envolvidas no controle da dormência, e sim na promoção da germinação. Assim, elas agiriam depois da superação da inibição mediada pelo ácido abscísico (Figura 11.14). As giberelinas, em combinação com as citocininas, podem substituir a necessidade de vários sinais ambientais para promover a germinação, minimizando os efeitos inibitórios do ABA. Em sementes de algumas espécies, os níveis de giberelinas aumentam em resposta a um estímulo externo, mas não há evidências de que essa elevação seja importante para a quebra da dormência.

Em *Arabidopsis*, obtiveram-se indícios da biossíntese de novo de giberelinas durante a germinação, por meio da aplicação de substâncias inibidoras de sua síntese, uma vez que esse tratamento bloqueou a germinação das sementes. Verificou-se que os embriões de algumas espécies têm potencial para germinar sem a necessidade de biossíntese ou sinalização de giberelinas; no entanto, AG se mostrou necessário para superar a resistência mecânica das estruturas da semente que circundam o embrião durante a germinação.

Dessa forma, propõem-se duas funções principais das giberelinas durante a germinação. A primeira é que elas são necessárias para a superação da barreira mecânica conferida pelas camadas da casca da semente, por enfraquecimento dos tecidos ao redor da radícula. Durante a germinação de sementes de *Arabidopsis*, verificou-se, por exemplo, que o papel das giberelinas na penetração da radícula através da testa da semente esteve relacionado com a indução da expressão de genes promotores do alongamento celular, como as expansinas, e de genes de modificação da parede celular, como o caso da proteína beta-glicosidase, cuja atividade seria importante para a necessária perda da estrutura da parede celular e, conseqüentemente, para o alongamento celular (ver Capítulo 8).

A segunda função sugerida para as giberelinas na germinação estaria ligada ao aumento do potencial de crescimento do embrião, incluindo o controle do crescimento do eixo embrionário e de tecidos em desenvolvimento (caulinares e radiculares). Esse efeito parece ser exercido por meio da diminuição da expressão de genes responsivos ao ácido abscísico, bem como pela indução de outros relacionados com o etileno e a auxina e, portanto, envolvidos no crescimento da plântula. Esses dados sugerem que AG possa promover a extrusão da radícula por meio de interações com outros hormônios. Deve-se ressaltar ainda o efeito do AG na indução das enzimas que degradam o amido no endosperma das sementes, como descrito anteriormente neste capítulo.

O modo de ação central pelo qual as giberelinas promovem a germinação, também discutido anteriormente, dá-se por meio do antagonismo exercido por essa classe hormonal sobre os efeitos inibitórios das proteínas DELLA na germinação. O efeito inibitório das proteínas DELLA na germinação. O mutante *gai* de *Arabidopsis* (deficiente para uma proteína DELLA) caracteriza-se por uma sensibilidade diminuída ao AG em relação à liberação da dormência e germinação. Nesses mutantes,

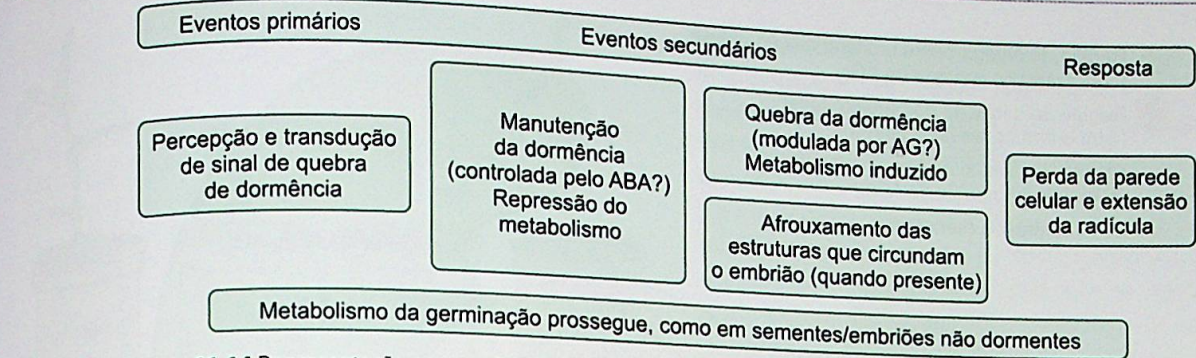


Figura 11.14 Representação esquemática dos principais eventos associados à quebra de dormência em sementes.

não foi verificada uma taxa significativa de germinação no escuro; somente a combinação de luz com frio ou dessecação causou a liberação da dormência e a germinação das sementes. A germinação das sementes de algumas espécies, principalmente não domesticadas, depende da luz ou de baixas temperaturas, cujos efeitos podem ser substituídos pelo AG exógeno.

Um exemplo prático do efeito promotor das giberelinas exógenas sobre a germinação foi obtido com o tratamento de sementes da lavanda (*Lavandula angustifolia* Miller) com AG₃. Essas sementes foram embebidas por 18 h em solução de 200 mg/l de AG e apresentaram um índice de germinação de 89,9% em um tempo médio de 10,5 dias, em comparação à taxa de germinação de 22,6% para o controle com água destilada. Nesse caso, o tempo médio de germinação foi de 18,7 dias. Assim, esses resultados mostraram que o AG₃ aumentou significativamente a porcentagem de germinação nessa espécie, além de acelerar tal processo.

Controle do meristema apical caulinar e iniciação de folhas

Na região central do meristema apical caulinar (MAC), encontra-se um grupo de células que se divide lentamente, as quais são fonte de todas as células meristemáticas e, conseqüentemente, de todos os órgãos caulinares. A região central fornece regularmente novas células ao corpo do meristema, no qual se observam intensa atividade mitótica e baixo grau de diferenciação celular. Na região periférica do meristema, por sua vez, encontram-se células que participarão da iniciação de novos órgãos, como primórdios foliares.

As giberelinas participam no controle das populações de células dentro do MAC, auxiliando na sinalização que definirá respostas que variarão entre a permanência do caráter meristemático das células e a especificação de um destino de diferenciação. Nesses processos, elas atuam em conjunto, porém de maneira antagonista em relação às citocininas. Mostrou-se a existência de interações recíprocas entre esses dois hormônios, em que as citocininas inibem a produção de giberelinas, ao passo que AG inibem as respostas de citocininas. No interior do MAC, o balanço entre esses dois hormônios caracteriza-se por baixos teores de giberelinas associados a concentrações elevadas de citocininas, e é tido como pré-requisito para a função normal do meristema apical caulinar.

A manutenção desse balanço favorável às citocininas no MAC garante a predominância dos seus efeitos estimulatórios

sobre a manutenção das divisões celulares e a inibição da diferenciação dentro do MAC (ver Capítulo 9). Análises do perfil de expressão gênica mostraram que o tratamento de plântulas de *Arabidopsis* com citocininas inibia a expressão dos genes que codificam para enzimas biossintéticas de giberelinas (20-oxidase do AG e 3-oxidase do AG), bem como promovia a expressão dos genes *RGA* e *GAI* (responsáveis pela transcrição das proteínas do tipo DELLA, repressoras de respostas ao AG; Figura 11.15). Esses resultados indicam que as citocininas também podem regular negativamente as respostas às giberelinas dentro do MAC.

O balanço entre giberelinas e citocininas no MAC também é assegurado por um mecanismo regulatório que conta com a participação do fator de transcrição *knotted1-like homeobox* (KNOX). A expressão de KNOX dentro do MAC auxilia na manutenção das características meristemáticas das células dentro do meristema caulinar, pelo fato de induzir a expressão de genes de biossíntese de citocininas, assim como promover o acúmulo desse hormônio no meristema. Estudos bioquímicos e de hibridização *in situ* em folhas de *Arabidopsis* e tabaco mostraram que as proteínas KNOX também controlam negativamente os teores de giberelinas no MAC por ligarem-se ao promotor do gene responsável pela síntese da enzima 20-oxidase do AG, reprimindo diretamente a sua transcrição. De modo complementar, tanto KNOX quanto as citocininas são induzidos pela expressão do gene que codifica para a enzima 2-oxidase do AG na base do MAC (enzima que desativa AG), talvez para bloquear os GA biologicamente ativos, permitindo, assim, que seus teores permaneçam reduzidos no interior do MAC (Figura 11.15).

Enquanto a atividade e a manutenção do MAC necessitam de teores relativamente elevados de citocininas e baixos de giberelinas, nos estágios subsequentes de alongamento e maturação celular verifica-se um sinergismo oposto, ou seja, teores relativamente baixos de citocininas e elevados de AG. Dessa forma, verifica-se um acúmulo de giberelinas na região coincidente com a iniciação do primórdio foliar, o qual promove a determinação das células aí presentes para a diferenciação foliar (Figura 11.15). O mecanismo que proporciona a elevação de giberelinas em uma porção definida da periferia do MAC ainda não é muito bem esclarecido. No entanto, sabe-se da presença da 20-oxidase do AG nos primórdios foliares, indicando-se tratar de importantes sítios de biossíntese de AG.

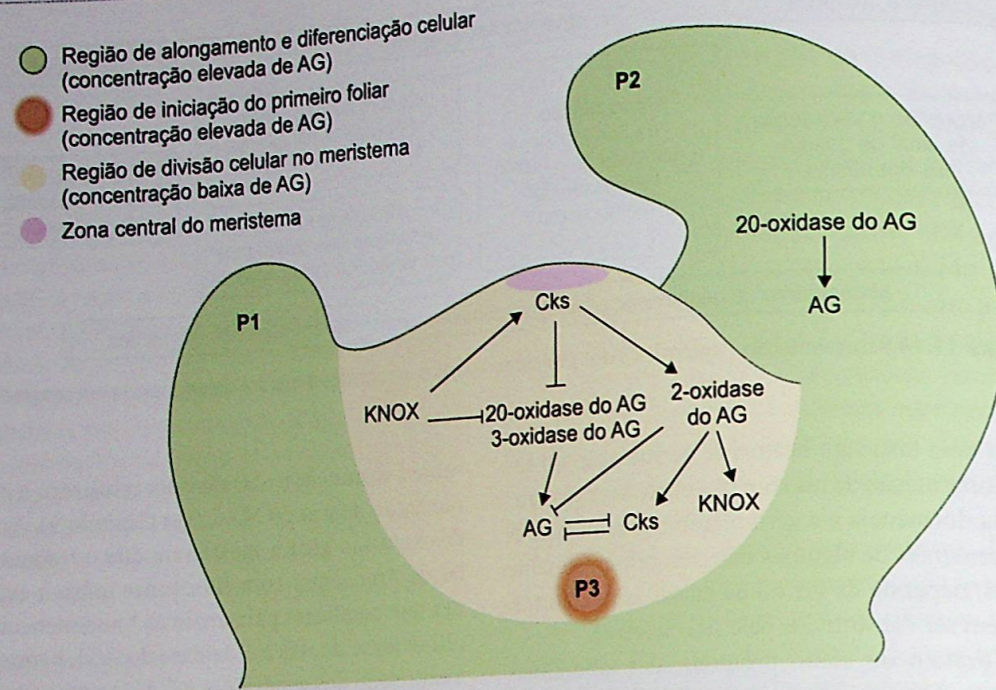


Figura 11.15 Interações entre giberelinas (AG) e citocininas (Cks) na regulação da função do meristema apical caulinar (MAC). As setas e as barras apontam regulação positiva e regulação negativa, respectivamente. P1, P2 e P3 indicam os primórdios foliares na ordem de formação. A proteína KNOX atua junto às Cks e ao AG dentro do MAC de maneira a estabelecer um balanço entre citocininas e giberelinas favorável às citocininas. Na região dos primórdios foliares, verifica-se a predominância de giberelinas. O controle dos teores endógenos dos hormônios é exercido, principalmente, pela regulação biossintética.

Crescimento caulinar e alongamento celular

Entre os muitos efeitos das giberelinas no desenvolvimento vegetal, um dos mais proeminentes é certamente sobre o crescimento caulinar (Figura 11.16). Essa classe de hormônios tem a capacidade única entre os demais hormônios vegetais em estimular o crescimento em plantas intactas, especialmente plantas de hábito nanizante ou plantas bianuais em estágio

de roseta (com entrenós bastante curtos). A maioria das dicotiledôneas e algumas monocotiledôneas e coníferas crescem mais rápido quando tratadas com determinadas giberelinas. Em *Pinaceae*, por exemplo, algumas espécies respondem pouco ao AG_3 , mas crescem em resposta a uma mistura de AG_4 e AG_7 . Por sua vez, espécies com crescimento em roseta podem alcançar até 2 metros de altura e florescer em resposta à aplicação de AG_3 , enquanto as plantas não tratadas permanecem no estágio de roseta. Espécies de cucurbitáceas alongam-se com maior rapidez em resposta à aplicação de giberelinas que não apresentam o grupo hidroxila no carbono 13 (formadas pela via biossintética da não hidroxilação 13).

A "diferença de tamanho do caule" em plantas de ervilha foi uma das sete características estudadas por Gregor Mendel em seus experimentos clássicos de hibridação vegetal, ao demonstrar que os indivíduos altos eram dominantes em relação aos anões. A simbologia adotada para os alelos dessa característica foi *Le* e *le*, baseando-se na palavra "altura" (do inglês, *length*). Verificou-se, posteriormente, que o tratamento das plantas anãs com diferentes giberelinas causava respostas de crescimento caulinar distintas. Por exemplo, quando plantas anãs foram tratadas com AG_{20} (uma forma inativa de AG), não foi observada mudança no tamanho caulinar; no entanto, quando os mutantes foram tratados com AG_1 (principal forma de AG ativa em ervilha), o crescimento em altura foi retomado (Figura 11.17). Posteriormente, descobriu-se que o par de alelos *Le* correspondia ao gene que codificava uma enzima-chave da biossintese de giberelinas.

A enzima codificada pelo gene *Le* em ervilhas é a 3-oxidase do AG (ou 3-beta hidroxilase do AG), cuja atividade é responsável pela conversão de AG_{20} na forma bioativa AG_1 . Dessa



Figura 11.16 Exemplo de planta de tomateiro com a mutação *gib-2/gib*, a qual ocasiona a perda de função da enzima sintase do AG_{12} -aldeído, proporcionando deficiência na via biossintética de giberelinas. Dessa forma, as plantas *gib-2/gib*, quando comparadas aos indivíduos sem tal mutação (simbolizada por *+/+*), apresentam tamanho reduzido. Imagem cedida pelo Dr. Lázaro E. P. Peres (ESALQ-USP).

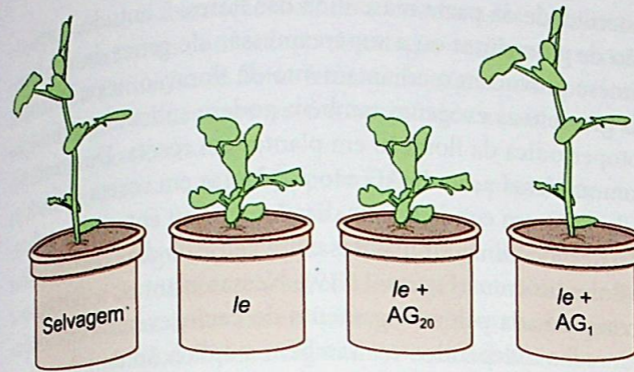


Figura 11.17 Experimento com plantas mutantes de ervilha deficientes no alelo *Le*, responsável pela transcrição da 3-oxidase do AG. O tratamento das plantas anãs com AG_{20} (uma forma inativa de AG) não permitiu aumento no tamanho caulinar; no entanto, o tratamento com AG_1 (principal forma de AG ativa em ervilha) provocou a retomada do crescimento das plantas em altura. Esse experimento ilustra o passo em que a 3-oxidase do AG atua na via biossintética de giberelinas, ou seja, na conversão de AG_{20} na forma bioativa AG_1 .

forma, as plantas de ervilha anãs inicialmente descritas por Mendel (homozigotas *le*) foram relacionadas com a deficiência desse passo biossintético de giberelinas, o qual acarretou teores endógenos de AG_{20} altamente elevados e concentrações de AG_1 muito inferiores nos caules das plantas mutantes em relação aos de plantas altas. A aplicação de giberelinas permite também que plantas mutantes de milho anão com deficiência na biossintese de AG cresçam tanto quanto as variedades normais. Estudos revelaram que somente o AG_1 controla o alongamento do colmo de milho e que todos os mutantes anões não produzem a enzima 3-oxidase do AG, a qual catalisa a conversão de AG_{20} em AG_1 . Assim como observado em milho e ervilha, o AG_1 é a principal giberelina associada ao alongamento caulinar de várias outras espécies, como nabo, tomate, arroz e trigo.

Há fortes evidências experimentais de que as giberelinas, com as auxinas, promovam a expansão/alongamento celular por exercerem efeitos sobre a parede celular. A relação entre esses dois hormônios quanto a esse fenômeno ainda é controversa. No entanto, a hipótese mais aceita atualmente sugere que as giberelinas sejam promotoras do alongamento celular preferencialmente em células jovens, e as auxinas, por sua vez, sejam as principais promotoras da expansão celular em regiões em maturação (ver Capítulo 9). Verificou-se, por exemplo, que em entrenós de aveia o alongamento decorre mais do crescimento das células jovens derivadas do meristema intercalar e menos como resultado da divisão celular. O alongamento em resposta ao AG_3 foi 15 vezes superior ao crescimento observado nos tratamentos sem AG_3 . Esse incremento na plasticidade da parede celular mediado pelas giberelinas foi também observado em segmentos de hipocótilo de alfaca e em hipocótilos intactos de pepino.

Uma explicação para esses eventos refere-se ao fato de que uma das pré-condições para o alongamento celular se relaciona com as microfibrilas de celulose, as quais devem orientar-se perpendicularmente à direção do crescimento. A indução do alongamento celular pelas giberelinas pode estar limitada às células meristemáticas e jovens porque suas microfibrilas

estão orientadas transversalmente. Sob a influência do AG, essa orientação transversal é mantida por uma distância considerável, ampliando assim a zona de alongamento do órgão. Por sua vez, auxinas promovem a reorientação da deposição das microfibrilas de celulose, da posição oblíqua/longitudinal para a posição transversal, levando ao alongamento das células que pararam de crescer. Isso poderia explicar por que a ação do AG ocorre preferencialmente em regiões jovens, nas quais promove o alongamento, enquanto as auxinas podem promover a expansão de células mais velhas (ver Capítulo 9).

No entanto, estudos recentes revelaram que as atividades de giberelinas e auxinas se sobrepõem na regulação da expansão celular e diferenciação tecidual. Verificou-se que auxinas afetam a sinalização de AG, assim como a sua biossintese. Segundo esses dados, as auxinas regulam positivamente a expressão de genes biossintéticos de giberelinas, e o AIA (uma importante auxina) promove a produção de AG_1 via aumento da transcrição da 3-oxidase do AG e diminuição da transcrição de 2-oxidase do AG (ver Capítulo 9). Além disso, a auxina promove a degradação de DELLA, resultando na desrepressão das respostas às giberelinas.

Crescimento por divisão celular

Plantas de arroz submetidas a inundação frequente têm sido empregadas como modelo de estudos para o estímulo da divisão celular mediado pelas giberelinas. Em condições de inundação, essas plantas aumentam rapidamente a taxa de crescimento, a qual ocorre principalmente no meristema intercalar de entrenós mais jovens. Em tecidos encharcados, há um aumento na síntese de etileno, resultando em uma diminuição nos níveis de ABA, que, por sua vez, age como antagonista às giberelinas. Em decorrência disso, o tecido torna-se mais responsivo ao AG endógeno.

Sauter e Kende (1992) estudaram o efeito do AG sobre o ciclo celular em núcleos de células do meristema intercalar, os quais tiveram seu DNA quantificado pela técnica de citometria de fluxo. A quantidade de DNA em um núcleo haploide foi estabelecida como 1C; núcleos na fase G1 e G2 do ciclo celular apresentaram quantidades de DNA de 2C e 4C, respectivamente, e núcleos na fase S apresentaram valores intermediários de DNA. Logo após a aplicação de AG exógeno, 83% dos núcleos encontravam-se na fase G1 do ciclo celular, enquanto 10 e 7% dos núcleos estavam nas fases S e G2, respectivamente (Figura 11.18). Nas primeiras 4 h após o tratamento com AG, observaram-se uma redução na proporção de núcleos nas fases G2 e S1 e um aumento na proporção de núcleos em G1.

Com base nos resultados obtidos e considerando a cinética de crescimento e a dinâmica do ciclo celular, os autores propuseram que o efeito primário de giberelinas se relaciona com a indução do alongamento celular no meristema intercalar, processo seguido por ciclos de divisões celulares que ocorrem, inicialmente, a partir das células que tiveram seu DNA duplicado e que, em consequência, estão na fase G2 do ciclo celular. Depois de 7 h do tratamento com AG, observa-se um aumento no número de células que estão na fase G2, aspecto que indica um estímulo geral para a divisão

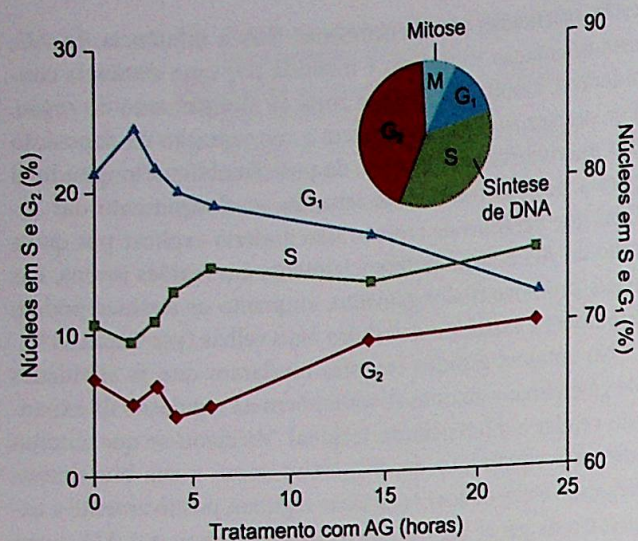


Figura 11.18 Alterações no ciclo celular de núcleos do meristema intercalar de entrenós de arroz em resposta ao tratamento com AG. Observe as fases e escalas do ciclo celular na parte superior. Adaptada de Sauter e Kende (1992).

celular. O fato de haver uma diminuição no número de células em G₂ depois de 4 h do tratamento com AG sugere que esse hormônio regula o ciclo celular na transição entre a mitose e a fase G₂.

A transição entre as diferentes fases do ciclo celular é regulada por proteínas cinases dependentes de ciclinas (CDK). As medidas dos níveis de transcrição de dois genes que codificam para CDK em arroz inundado revelaram um aumento nos níveis de expressão de um desses genes em resposta ao AG exógeno. Esse aumento correspondeu à expressão de dois genes associados à divisão celular, aumentando os níveis de uma proteína-cinase específica do ciclo celular (Cdc2), bem como de ciclinas M necessárias para a entrada em mitose (ver Capítulo 9).

Mudança de fase juvenil para madura, indução da floral e determinação do sexo

A incapacidade das plantas em florescer antes de atingirem determinado estágio é associada à juvenildade. Plantas juvenis e adultas vegetativas e reprodutivas podem apresentar aspectos morfológicos diferenciados, como a forma das folhas. Dependendo da espécie, a aplicação de giberelinas pode regular a juvenildade em ambos os sentidos. Assim, em *Hedera helix* o AG₃ pode causar a reversão de maturidade para juvenildade, enquanto, em algumas coníferas, o inverso pode ocorrer como resultado do tratamento com AG₄ + AG₇. A aplicação de AG exógeno com essa finalidade vem sendo testada em programas de melhoramento genético de várias espécies de *Eucalyptus*. As giberelinas podem substituir os efeitos mediados pelo fotoperíodo e pelas baixas temperaturas na indução floral de algumas plantas, sugerindo ser esse hormônio um dos componentes para o estímulo dessa indução (ver Capítulo 18).

A participação das giberelinas é decisiva no processo de floração, tanto que plantas de *Arabidopsis* deficientes em AG apresentam atraso no tempo de floração e tendência à

esterilidade da parte masculina das flores. Contudo, a aplicação de giberelinas ou a superexpressão de genes da sua biossíntese provocam o adiantamento da floração nessas plantas. As giberelinas exógenas também podem substituir a indução fotoperiódica da floração em plantas em roseta. Um exemplo comum dessa ação de AG são as plantas em roseta induzidas à floração em condições de dias longos; no entanto, a aplicação de giberelinas em plantas cultivadas sob dias curtos induz o florescimento (Figura 11.19). Nessas plantas, a floração é acompanhada pelo alongamento do caule, eventos estes considerados independentes. Também a aplicação de giberelinas pode promover a floração em algumas plantas de dia curto em condições não indutivas, bem como pode substituir parcial ou totalmente os efeitos desencadeados pelas baixas temperaturas em plantas com necessidade de frio para a floração (ver Capítulo 18).

O comprimento do dia exerce efeitos no metabolismo das giberelinas, como é o caso do espinafre (*Spinacia oleracea*), planta de dias longos. Em dias curtos, os seus teores são baixos e a planta se mantém na forma de roseta. Em condições de dias longos, observa-se um aumento nos seus teores da via da hidroxilação 13 inicial. O aumento de cinco vezes nos níveis de uma dessas giberelinas (especialmente a forma bioativa AG₁) causa o alongamento do caule que antecede a floração (ver Capítulo 18).

Em plantas monoicas (produtoras de flores masculinas e femininas ou hermafroditas), as giberelinas têm efeito sobre a determinação do sexo, evento geneticamente regulado, mas também influenciado por outros fatores, notadamente ambientais. Em milho, por exemplo, dias curtos e noites frias promovem um aumento de cerca de 100 vezes nos níveis de AG no pendão, aumentando a proporção de flores femininas. Esse efeito é também observado como resultado da aplicação de giberelinas. Em milho, foram isolados mutantes com padrões alterados de determinação de sexo. Mutações em genes que afetam a biossíntese de AG resultaram na supressão do desenvolvimento de estames nas flores da espiga. Em algumas dicotiledôneas, como *Cucumis sativus*, *Spinacia oleracea* e *Cannabis sativa*, o AG exógeno exerce efeitos contrários,

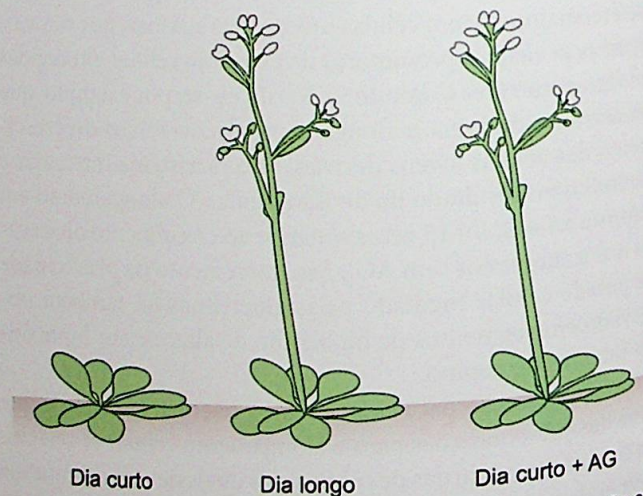


Figura 11.19 Algumas plantas em roseta são induzidas à floração em condições de dias longos; no entanto, a aplicação de giberelinas em plantas cultivadas sob dias curtos pode induzir o florescimento.

observando-se a formação de flores estaminadas. Nessas espécies, tratamentos com etileno no estágio de flores bissexuais induzem a formação de flores femininas, sugerindo uma interação das giberelinas com outros hormônios na regulação da determinação do sexo.

Demonstrou-se que o AG₃ pulverizado em plantas de abacateiro na fase de floração altera a fenologia e a morfologia da inflorescência. Aplicações feitas antes da formação dos eixos secundários da inflorescência reduziram a intensidade de floração. Aplicações feitas em estágios posteriores resultaram no desenvolvimento de brotos vegetativos com hábito indeterminado do ápice de inflorescências. Assim, o uso do AG₃ em níveis e estágios adequados pode permitir regularizar a produtividade do abacateiro afetada pela alternância de produção.

Estabelecimento e desenvolvimento de frutos

O estabelecimento do fruto, ou seja, o momento de decisão se o ovário se desenvolverá em fruto (*fruit set*) depende de sinais positivos de crescimento dados a partir da polinização, da fertilização e do desenvolvimento do embrião. Apesar de se tratar de um evento crucial para a obtenção de produtos agrícolas e a sobrevivência das espécies vegetais, ainda muito pouco é conhecido sobre os seus mecanismos regulatórios (ver Capítulo 19).

Sabe-se que as atividades das giberelinas e das auxinas representam os estímulos principais na indução do estabelecimento do fruto. Os teores endógenos de ambos os hormônios aumentam nos ovários após a fertilização, e o emprego de tratamentos exógenos ou por transformação genética que proporcionam o aumento endógeno desses hormônios leva, em muitas espécies, ao desenvolvimento de frutos partenocárpicos (frutos formados sem polinização e, portanto, sem sementes). Além disso, os teores desses hormônios são elevados nos ovários de muitos mutantes em que o fruto se estabelece mesmo na ausência da polinização.

Diferentemente das auxinas, que parecem ter um papel fundamental na organização inicial do gineceu, as giberelinas são necessárias em uma etapa posterior, durante o crescimento do

fruto. Análises de mutantes de síntese ou percepção de giberelinas evidenciam a participação destas no crescimento de frutos. Plantas mutantes *gai-3* de *Arabidopsis* não formam frutos após a polinização em virtude da deficiência grave na síntese de giberelinas causada pela mutação do gene *GAI*, codificante para a enzima CPS. Em contrapartida, o desenvolvimento do fruto ocorre em outros mutantes que apresentam teores ligeiramente mais elevados de giberelinas bioativas; no entanto, o alongamento celular é anormal.

O desenvolvimento inicial dos frutos é afetado em mutantes *gai*, insensíveis às giberelinas. *GAI*, como assinalado anteriormente, é uma das proteínas DELLA de *Arabidopsis* envolvida na falta de crescimento na ausência desse hormônio. Isso se deve ao fato de os mutantes *gai* terem uma sensibilidade reduzida às giberelinas, causando um desequilíbrio nas respostas, ainda que na presença de teores elevados de giberelinas. Não por outra razão, as plantas *gai* apresentam um fenótipo similar aos mutantes com deficiência para a síntese desse hormônio.

Um efeito sinérgico entre giberelinas, auxina e citocininas foi observado sobre o crescimento de frutos partenocárpicos de *Arabidopsis*, visto que o tamanho equivalente aos frutos com sementes (ovários fertilizados) era obtido apenas em tratamentos com giberelina e citocinina ou giberelina e auxina. Esses resultados sugerem um conjunto complexo de interações hormonais que ocorre durante o desenvolvimento normal do fruto (ver Capítulo 19). Vale salientar, contudo, que, ao observar o crescimento de frutos partenocárpicos tratados, isoladamente, com um desses reguladores de crescimento, apenas as giberelinas conseguiram promover um crescimento mais próximo ao de frutos polinizados (Figura 11.20).

Com respeito à queda acentuada de frutos novos após a polinização, esse evento deletério em plantas cultivadas pode ser minimizado por meio da aplicação de auxinas, que estimulam a fixação e o crescimento dos frutos novos (ver Capítulo 9). Contudo, nem todas as espécies respondem favoravelmente às auxinas, mas a aplicações de giberelina. Em macieira (*Malus domestica*), por exemplo, a aplicação conjunta de uma

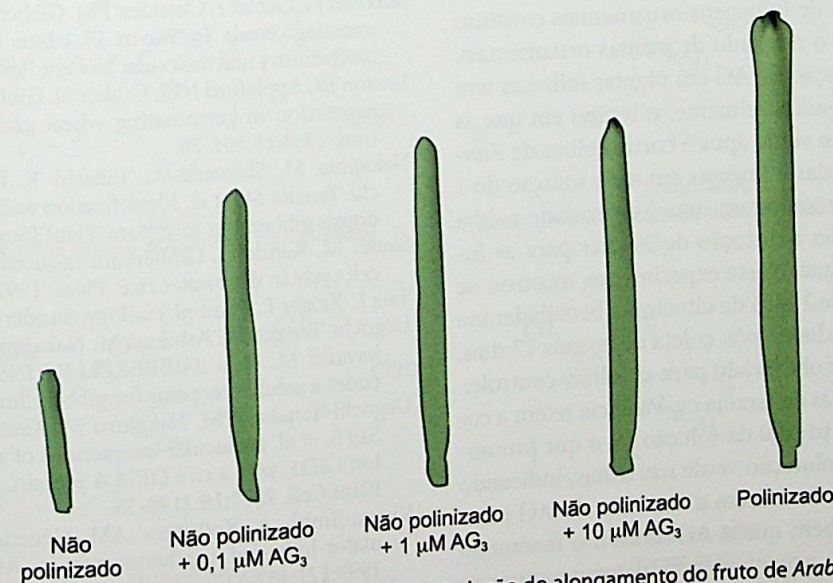


Figura 11.20 Efeito da aplicação de diferentes concentrações de AG₃ na indução do alongamento do fruto de *Arabidopsis* na ausência de fertilização. Os frutos resultantes desses tratamentos são partenocárpicos. Adaptada de Vivian-Smith e Koltunow (1999).

giberelina e uma citocinina promoveu também maior crescimento longitudinal dos frutos, melhorando a forma destes e o seu valor comercial.

Outro exemplo interessante ocorre com *Vitis vinifera*, cv. Itália, na qual a pulverização dos cachos em pós-floração com 10 ou 20 mg/l de AG₃ permite o alongamento da ráquis e o raleio de frutos, possibilitando a obtenção de cachos mais saudáveis e com bagas mais uniformes (Guerra *et al.*, 1981). Além disso, observou-se que esse tratamento induz a apirenia parcial ou total (frutos com poucas sementes ou nenhuma), atributo este desejável em uvas de mesa.

Superação da dormência em embriões somáticos e gemas

Na cultura de tecidos vegetais, a rota embriogênica somática frequentemente gera embriões somáticos que apresentam baixa taxa de germinação, para os quais o emprego de AG₃ no meio de cultura pode promover taxas adequadas de conversão em plântulas. Esse é o caso da frutífera goiabeira-serrana (*Acca sellowiana*), mirtácea nativa dos campos de altitude do sul do Brasil e que se encontra em processo de domesticação. Embriões somáticos com baixa taxa de germinação foram inoculados em meio de cultura contendo 2 µM de AG₃ e mostraram 100% de germinação em comparação a valores de 50% de germinação observados para embriões somáticos cultivados na ausência do AG₃ (Guerra *et al.*, 1997). Os efeitos das giberelinas na superação da dormência de gemas de espécies com exigência de frio também têm sido relatados. Plantas de azaleia (*Rhododendron pulchrum* e *R. scabrum*), pulverizadas apenas com água, demoraram 60 dias para quebrar essa dormência. O incremento médio mensal do comprimento das gemas florais foi de 0,91 cm em resposta ao AG₃, em comparação com o incremento médio de 0,32 cm para o controle. Assim, essa giberelina foi efetiva em aumentar a taxa de crescimento das gemas florais e antecipar a floração, induzindo a antese 10 dias antes das plantas não tratadas.

Aplicações comerciais

A duração em pós-coleta de folhagens ornamentais constitui atributo importante para o mercado de plantas ornamentais. Em muitos casos, a aplicação de AG em plantas folhosas tem permitido aumentar, consideravelmente, o tempo em que as folhas mantêm a coloração verde após o corte. Folhas de *Zantedeschia aethiopica* cortadas e imersas em uma solução de 1 mM de AG₃ por 24 h apresentaram uma longevidade média de 39 dias em comparação à duração de 29 dias para as folhas imersas apenas em água. Nesse experimento, mostrou-se também que a aplicação de 1 mM de citocinina benziladenina resultou em uma vida média de pós-coleta de apenas 17 dias, tempo este inferior àquele observado para as folhas-controle.

O AG₃ aplicado em frutas de laranja cv. Valência retém a coloração verde da casca. O pH 3,0 da solução foi o que promoveu a maior retenção da coloração verde nas frutas, indicando assim que pH mais ácidos favorecem a absorção do AG pelas plantas. Observou-se também que o AG atrasou o fenômeno do reverdecimento, o qual ocorre quando as temperaturas se tornam mais elevadas (Casagrande Jr. *et al.*, 1999). Assim, em

termos comerciais e industriais, a aplicação do AG₃ permite o processamento da fruta em um período mais longo, já que o tempo de coleta pode ser expandido. Além disso, na indústria citrícola, muitas desordens podem ser corrigidas com a aplicação de giberelinas, como manchas e ferrugem, porque estas induzem uma textura mais compacta do albedo, além de poderem corrigir parcialmente o enrugamento do exocarpo. Para a limeira ácida Tahiti, principal variedade que substitui os limões-verdadeiros no Brasil, a manutenção da cor verde é atributo importante para o mercado e consumo. Contudo, a degradação da clorofila e a síntese de carotenoides evoluem durante a comercialização e culminam no desverdecimento da fruta. A aplicação de AG em pós-coleta nas concentrações de 10 a 160 mg/l, associada à aplicação de cera, foi eficiente para manter a cor verde da casca dos frutos armazenados por 45 dias a 25°C.

Aplicações de produtos comerciais à base de giberelinas podem estender o período de produção, possibilitando aos produtores programar a coleta e obter melhores preços. Assim, estudos dos efeitos do AG₃ sobre a maturação dos frutos das tangerineiras Poncã (*Citrus reticulata*) e Montenegrina (*Citrus deliciosa*) evidenciaram que aplicações de 20 a 60 mg/l de AG₃ no início da mudança de cor dos frutos permitiram mantê-los verdes por um período maior, sem alterar as características físico-químicas do suco. Na videira, a aplicação do AG, com o anelamento dos ramos, promoveu aumento no peso, no comprimento e na largura das bagas do cultivar da uva de mesa Maria.

Referências bibliográficas

- Casagrande Jr. JG, Fachinello JC, Faria JLC. O pH da calda de aplicação e a absorção de ácido giberélico por frutas de laranja cv. 'Valência'. *Sci Agri*. 1999;56:933-8.
- Guerra MP, Barcellos FM, Koller OC. Influência do ácido giberélico, aplicado em floração e pós-floração sobre as características do cacho da videira Itália (*Vitis vinifera* L.). In: Anais do 6. Congresso Brasileiro de Fruticultura; 1981; Recife. Recife: SBF; 1981. v. 4. p. 1279-86.
- Guerra MP, Pescador R, Dal Vesco LL, Nodari RO, Ducroquet JP. In vitro morphogenesis in Feijoa sellowiana: somatic embryogenesis and plant regeneration. *Acta Horticulturae*. 1997;452:27-36.
- Hedden P, Phillips AL. Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. *Trends in Plant Science*. 2000;5(12):523-30.
- Jacobsen JV, Gubler F, Chandler PM. Gibberellin and abscisic acid in germinating cereals. In: Davies PJ, editor. *Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology*. Boston: Kluwer; 1995. p. 246-71.
- Lenton JR, Appleford NEJ, Croker SJ. Gibberellin and α-amylase gene expression in germinating wheat grains. *Plant Growth Regulation*. 1994;15:261-70.
- Nakajima M, Shimada A, Takashi Y, Kim YC, Park SH, Ueguchi-Tanaka M, et al. Identification and characterization of Arabidopsis gibberellin receptors. *Plant Journal*. 2006;46:880-9.
- Sauter M, Kende H. Gibberellin-induced growth and regulation of cell cycle in deepwater rice. *Plant*. 1992;188:362-8.
- Taiz L, Zeiger E. *Plant physiology*. Sunderland: Sinauer; 1998.
- Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, Itoh H, Katoh E, Kobayashi M, et al. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*. 2005;437:693-8.
- Ueguchi-Tanaka M, Nakajima M, Katoh E, Ohmiya H, Asano K, Saji S, et al. Molecular interactions of a soluble gibberellin receptor, GID1, with a rice DELLA protein, SLR1, and gibberellin. *The Plant Cell*. 2007;19:2140-55.
- Vivian-Smith A, Koltunow AM. Genetic analysis of growth-regulator-induced parthenocarpy in Arabidopsis. *Plant Physiol*. 1999;121:437-51.
- Weiss D, Ori N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones. *Plant Physiology*. 2007;144:1240-6.