

V. 8, n. 4, p. 08-21, out – dez , 2012.

UFCG - Universidade Federal de Campina Grande. Centro de Saúde e Tecnologia Rural – CSTR. Campus de Patos – PB. [www.cstr.ufcg.edu.br](http://www.cstr.ufcg.edu.br)

Revista ACSA:

<http://www.cstr.ufcg.edu.br/acsa/>

Revista ACSA – OJS:

<http://150.165.111.246/ojs-patos/index.php/ACSA>

**Grazianny A. Leite<sup>1\*</sup>;**  
**Cristhyan A. C. de Carvalho<sup>1</sup>;**  
**Wallace E. de S. Freitas<sup>2</sup>;**  
**Jarina I. A. Dantas<sup>3</sup>;**  
**Cibele A. Pontes<sup>2</sup>;**  
**Paula L. de O. Fernandes<sup>1</sup>;**

\*Autor para correspondência

Recebido para publicação em 12/02/2012. Aprovado em 18/12/2012.

<sup>1</sup>Doutoranda (o) em Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Bolsista Capes/Embrapa. Mossoró – RN. Email: [graziannyandrade@yahoo.com.br](mailto:graziannyandrade@yahoo.com.br);

[cristhyanac@hotmail.com](mailto:cristhyanac@hotmail.com); [paula\\_lidi@yahoo.com.br](mailto:paula_lidi@yahoo.com.br)

<sup>2</sup>Mestrando (a) em Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Bolsista Capes/Embrapa. Mossoró – RN. Email: [wallaceedelky@hotmail.com](mailto:wallaceedelky@hotmail.com); [jarinaidalia@hotmail.com](mailto:jarinaidalia@hotmail.com);

[belepontes@yahoo.com.br](mailto:belepontes@yahoo.com.br)



**ACSA**  
**AGROPECUÁRIA CIENTÍFICA NO SEMIÁRIDO –**  
**ISSN 1808-6845**  
*Revisão*

## A ação das poliaminas na maturação e senescência de frutos

### RESUMO

O objetivo desta revisão é elucidar de forma sucinta a ação das poliaminas durante a maturação e senescência dos frutos, tendo em vista que as poliaminas estão envolvidas em vários mecanismos fisiológicos sendo eles, crescimento da planta, floração, desenvolvimento e amadurecimento do fruto, senescência e resposta ao estresse. As poliaminas têm sido relacionados com processos de morte celular em muitos organismos e relacionados com fatores de juvenalidade. O envelhecimento e senescência de frutos está correlacionado com a diminuição dos níveis de poliaminas. Vale salientar que a aplicação exógena de poliaminas, muitas vezes atrasa ou impede a progressão da senescência dos frutos.

**Palavras-chave:** etileno, degradação, putrescina

## The role of polyamines in fruit ripening and senescence

### ABSTRACT

The aim of this review is to elucidate briefly the action of polyamines during maturation and senescence of fruits in order that polyamines are involved in various physiological mechanisms which they plant growth, flowering, fruit development and ripening, and senescence response to stress. The polyamines have been associated with cell death processes in many organisms and related factors juvenility. Aging and senescence of fruit is correlated with decreased levels of PA. It is noteworthy that the application of exogenous polyamines often delays or prevents progression of fruit senescence.

**Keywords:** ethylene, degradation, putrescine

### INTRODUÇÃO

As aminas bioativas ou biologicamente ativas são bases orgânicas alifáticas, cíclicas ou heterocíclicas de

baixo peso molecular. Essas substâncias são formadas durante processos metabólicos normais e desempenham várias funções biológicas em organismos vivos, estando, assim, presentes na maioria dos alimentos (frutas, hortaliças, carnes entre outros) em altas ou baixas proporções (BARDÓCZ, 1995; GLÓRIA, 2005).

Essas amins bioativas podem ser classificadas baseando-se no número de grupamentos amina, na estrutura química, na via biossintética ou nas funções fisiológicas que desempenham. De acordo com o número de grupamentos amina, podem ser monoaminas (tiramina, feniletilamina), diaminas (histamina, serotonina, triptamina, putrescina, cadaverina) ou poliaminas (espermina, espermidina e agmatina). De acordo com a estrutura química as amins podem ser alifáticas (putrescina, cadaverina, espermina, espermidina, agmatina) ou aromáticas (tiramina, feniletilamina, histamina, triptamina, serotonina). Também podem ser classificadas em função do grupo químico como indolaminas (serotonina) e imidazolaminas (histamina). De acordo com a via biossintética, as amins podem ser naturais (putrescina, espermidina, espermina e histamina) ou biogênicas. De acordo com as funções fisiológicas, as amins também podem ser classificadas em biogênicas ou poliaminas. As amins biogênicas são psicoativas ou vasoativas enquanto as poliaminas desempenham papel importante no crescimento (GLÓRIA, 2005).

Segundo BARDÓCZ (1995), o termo amins biogênicas é usado para produtos de descarboxilação de aminoácidos formando as amins histamina, serotonina, tiramina, feniletilamina, triptamina, assim como para putrescina e cadaverina.

O termo poliamina é utilizado para designar dois compostos derivados da ornitina após uma descarboxilação inicial, sendo eles espermidina [*N*-(3-aminopropil)-1,4-butano diamina] e espermina [*N,N'*-bis-(3-aminopropil)1,4-butano diamina]. Uma nova molécula, a agmatina, foi identificada também como uma poliamina e é derivada da descarboxilação da arginina. Entretanto, essa molécula possui baixo poder antioxidante e não possui efeito no crescimento (KUMAR et al., 1997; GLÓRIA, 2005; MOINARD et al., 2005; MENDONÇA, 2009).

## POLIAMINAS

### Definição, aspectos químicos e biológicos

As poliaminas são bases orgânicas alifáticas e hidrofílicas de baixo peso molecular, solúveis em água, com valores de pKa em torno de 10, e estão completamente protonadas em pH corporal. Estas foram identificadas pela primeira vez no líquido seminal. As poliaminas ocorrem em concentrações que variam em todos os tipos de células, os níveis mais elevados sendo

encontrados em tecidos com altas taxa de crescimento (MOINARD et al., 2005).

As poliaminas são moléculas essenciais para o crescimento e funções das células normais, interagindo, no meio biológico, com muitas macromoléculas, tanto eletrostaticamente quanto covalentemente. Como consequência dessas variadas formas de interação, as poliaminas desencadeiam uma variedade de efeitos celulares.

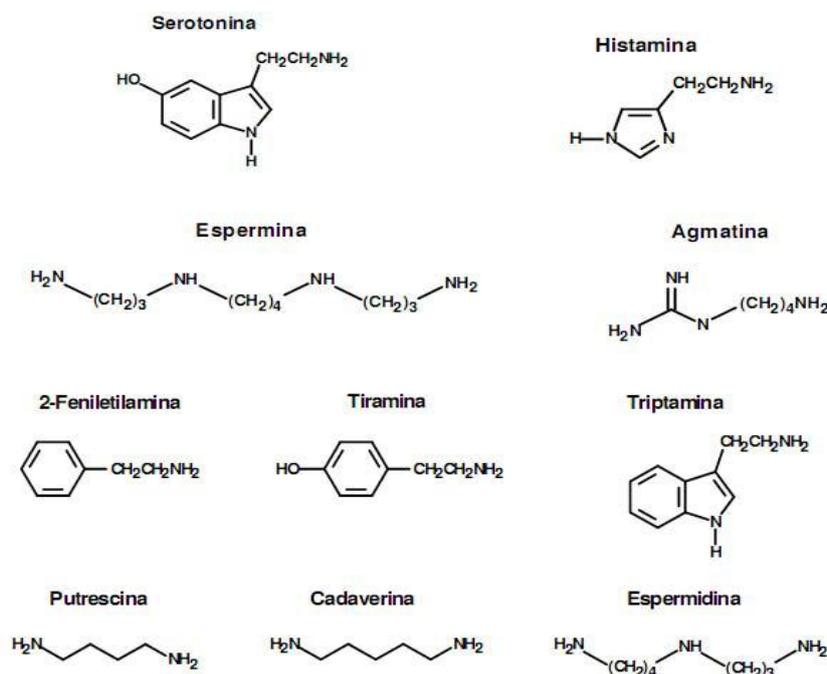
Essas moléculas apresentam importante papel no crescimento e proliferação celular e na síntese de proteínas e ácidos nucleicos. Elas estão também envolvidas na reparação da matriz extracelular, na adesão celular e em certos processos de sinalização. A complexidade do metabolismo das poliaminas e a infinidade de mecanismos compensatórios que são invocados para a manutenção da homeostase sugerem que estas amins são críticas para a sobrevivência celular.

Dentre as poliaminas biológicas, as moléculas de ocorrência mais comum são a putrescina, a espermidina e a espermina. Além dessas, um largo número de poliaminas lineares e algumas ramificadas têm sido detectadas em tecidos de mamíferos ou em plantas e microrganismos, apresentando diversas funções metabólicas e fisiológicas. Isso ocorre porque são consideradas elementos policatiônicos. Na tabela 1 mostrada a seguir são apresentadas algumas poliaminas de importância biológica e sua respectiva fórmula química e na figura 1 é apresentada somente a estrutura química de algumas amins bioativas.

**Tabela 1.** Poliaminas biológicas e suas respectivas fórmulas químicas

Nome	Fórmula Química
Diapropano	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2$
Putrescina	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_4\text{NH}_2$
Cadaverina	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_5\text{NH}_2$
Norespermidina	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2$
Espermidina	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_4\text{NH}_2$
Espermina	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_4\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2$
Agmatina	$\text{NH}_2\text{C}(\text{NH})\text{NH}(\text{CH}_2)_4\text{NH}_2$

## A ação das poliaminas na maturação e senescência de frutos



**Figura 1.** Estrutura química de algumas aminas bioativas.

### Ocorrência

De forma geral, as frutas são ricas em putrescina e espermidina, contendo pouca ou quase nenhuma espermina. Maiores teores de espermina são geralmente encontrados em produtos cárneos (BARDÓCZ, 1995). A concentração de aminas nos tecidos vegetais é afetada por diversos fatores, como o grau de maturação, luz e temperatura. A maior concentração ocorre nos primeiros estádios de desenvolvimento dos frutos (tecidos do mesocarpo), declinando em cerca de 30% até o completo amadurecimento do vegetal (MORET et al., 2005).

Entretanto, poucos estudos estão descritos na literatura quanto aos tipos e teores de aminas bioativas em frutas (GLÓRIA, 2005). Os níveis de putrescina e espermidina declinam entre o estágio imaturo e maduro. Segundo Morilla et al. (1996) em experimento com o amadurecimento do tomate, verificaram que as concentrações de putrescina, espermidina e espermina reduziram de 1800, 600 e 500 nmol/g para 75, 60 e 10 nmol/g, respectivamente. Altos níveis de poliaminas ocorrem na fase inicial do desenvolvimento das frutas, devido à intensa divisão celular.

Poucos estudos investigaram todos os tipos de aminas que podem ser encontrados em frutas, a maior parte dos experimentos foram com aminas específicas, como as poliaminas. Porém, além das poliaminas espermidina, espermina e putrescina, outras aminas estão naturalmente presentes em frutas, como feniletilamina, serotonina, triptamina, histamina, agmatina e cadaverina,

muitas das quais tem um papel protetor contra predadores. Algumas são importantes na síntese de metabólitos secundários, como nicotina e outros alcaloides. Triptamina e feniletilamina são precursores de substâncias de crescimento (COUTTS et al., 1986).

### Síntese e metabolismo das Poliaminas

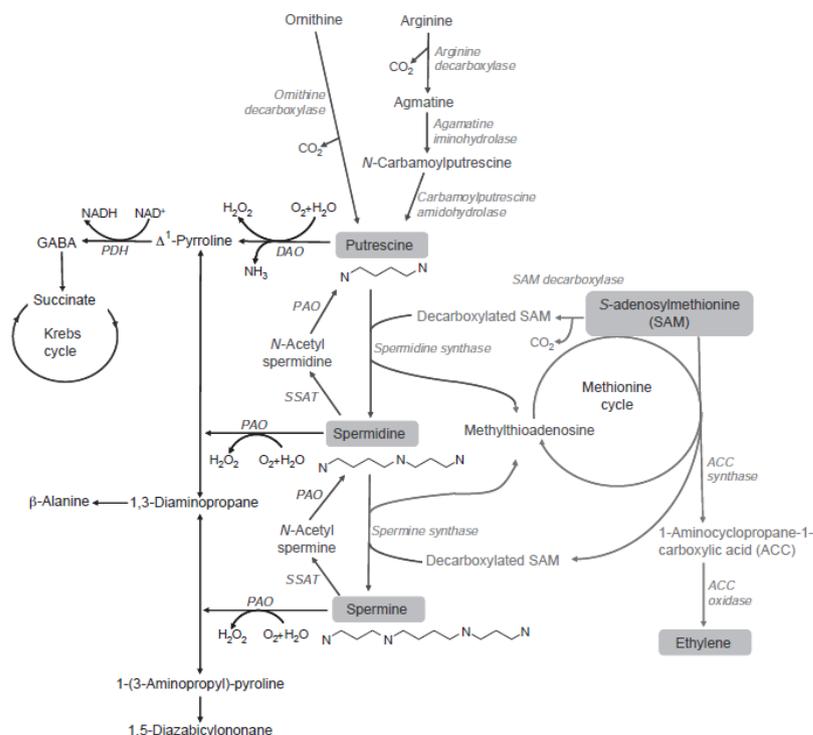
Acreditava-se que as poliaminas eram produzidas somente *in situ*, uma vez que todas as células são capazes de sintetizá-las (SMITH, 1984). Porém, Halász et al. (1994) observaram que, em alguns casos, a capacidade das células e órgãos de sintetizarem poliaminas é insuficiente para satisfazer os requerimentos totais. Os estudos mais recentes sugeriram que as poliaminas provenientes de fontes extracelulares são também de fundamental importância para os processos metabólicos (BARDÓCZ et al., 1993; MEDINA et al., 2003; KALAC; KRAUSOVÁ, 2005). De acordo com Larqué et al. (2007), a principal fonte exógena de poliaminas para os seres-humanos provém da alimentação, especialmente frutas, queijos, carnes, alguns vegetais e no leite materno. Além disso, as secreções pancreáticas e intestinais, produtos estes do catabolismo dos enterócitos e bactérias intestinais, contribuem para a grande quantidade de poliaminas disponíveis no lúmen (parte viva da célula, delimitada pela parede celular). Inicialmente, as poliaminas podem ser sintetizadas por duas vias.

A putrescina é sintetizada em plantas através da descarboxilação da ornitina pela ornitina descarboxilase ou descarboxilação de arginina para agmatina, que é subsequentemente convertido para putrescina. A última

via é principalmente presentes nas bactérias e plantas (MARTIN-TANGUY, 2001). Em plantas, a agmatina é primeiramente convertida em N-carbamoylputrescina por agmatina aminohidrolase, e subsequentemente N-carbamoylputrescina amidohidrolase converte N-carbamoylputrescina em putrescina (MAYER; MICHAEL, 2003). A produção de putrescina dependente da Ornitina, na qual tem sido relatada a ausência em *Arabidopsis* (HANFREY et al., 2001), mas presente em outras plantas, incluindo tabaco, tomate, arroz e maçãs sugerindo uma variação específica entre espécies em vias de produção de poliaminas. Posteriormente, a putrescina é convertida para espermidina por espermidina sintase, e a espermidina é convertida em espermina pela espermina sintase, através da adição seqüencial de resíduos de aminopropil derivados da S-adenosilmetionina descarboxilado (dcSAM) (Mehta et al., 2002). A dcSAM é sintetizada a partir de S-adenosilmetionina (SAM) pela atividade do catalisador SAM descarboxilase. Ambos os níveis de Espermidina e aumento da Espermina na superexpressão da SAM descarboxilase em tomates transgênicos têm demonstrado a disponibilidade de dcSAM como um passo limitante da velocidade para a síntese de espermidina e espermina (MEHTA et al., 2002).

Existe também a possibilidade de uma via alternativa para a formação de espermidina e espermina, ao contrário da via típica discutido anteriormente, tem

sido proposta por Lee e Park (1991) em *Nicotiana tabacum*. Com base nos seus resultados, estes autores consideram a existência de algumas rotas alternativas viáveis que parecem ser ativa em qualquer uma das seguintes condições: 1) na altura em que a planta requer uma maior quantidade destas substâncias, 2) quando presente a uma deficiência dos precursores (arginina e ornitina), 3), quando o fornecimento de SAM é limitado ou 4) quando há atividade SAMdc. Em culturas de células em suspensão de rapé, sob condições em que a S-adenosilmetionina descarboxilase (SAMdc) é inibida por metilglioxal-bis-guanil-hidrazona (MGBG), vias metabólicas alternativas são ativadas ou compensadas por biossíntese de poliaminas, que utilizam como substrato o ácido aspártico. Resultados similares foram obtidos em *Lathyrus sativus* (ADIGA E PRASAD, 1985) em que a coexistência da rota normal através SAMdc em que o doador L-aspártico semialdeído- $\beta$ -grupo atua como propilamino carboxiespermidina para formar o que é subsequentemente a espermidina descarboxilada. Em conclusão, nossos resultados sugerem que o aspartato ou homoserina pode ser utilizado em condições naturais como precursores complementares para a biossíntese de poliaminas, espermidina principalmente a fim de compensar um fluxo possível de SAM para a formação de etileno. Nas figuras 2 e 3 são apresentadas as vias biossintéticas das poliaminas.



**Figura 2.** Vias biossintéticas das poliaminas.

## A ação das poliaminas na maturação e senescência de frutos

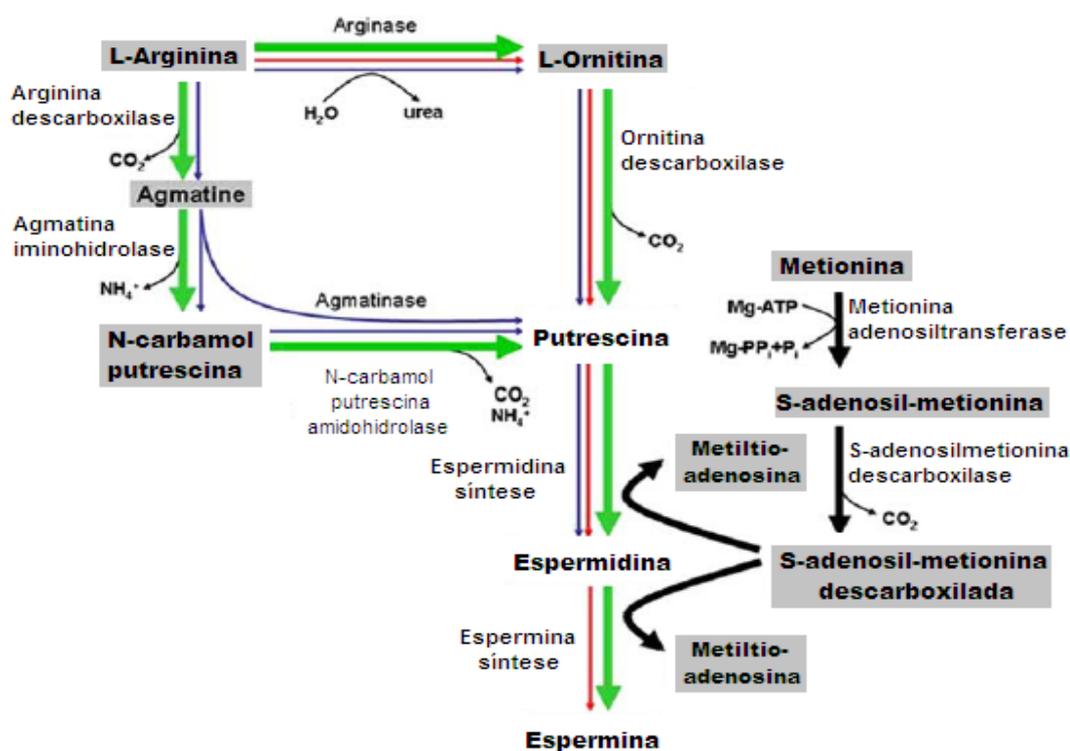


Figura 3. Biossíntese das poliaminas.

### As vias biossintéticas das poliaminas e do etileno

As vias biossintéticas de poliaminas e etileno compartilham um intermediário comum, SAM (Figura 4). Tem-se sugerido que a concorrência da S-adenosilmetionina pode regular os níveis internos de poliaminas e etileno (KUSHAD; DUMBROFF, 1991; MATTOO; WHITE, 1991; ESCRIBANO; MERODIO, 1994; FLUHR; MATTOO, 1996; MEHTA et al., 1999; PANDEY et al., 2000).

O etileno é um hormônio vegetal que inicia o amadurecimento principalmente de frutos climatéricos e promove a senescência em folhas (MATTOO; SUTTLE, 1991; ABELES et al., 1992; MATTOO; HANDA, 2004). O etileno tem múltiplas influências sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas, influencia a maturação e senescência, interagindo com as poliaminas em vários processos bioquímicos e fisiológicos dos vegetais.

O etileno é sintetizado a partir SAM por ação seqüencial de duas enzimas: ACC sintase, 1-aminociclopropano-1-carboxilato e ACC oxidase. Estudos in vitro sugerem que poliaminas inibem a biossíntese do etileno em uma variedade de frutas e tecidos vegetativos, enquanto o etileno suprime a acumulação de poliaminas (APELBAUM et al., 1981; LI et al., 1992; CASSOL; MATTOO, 2003).

A inibição da biossíntese de etileno ocorre pela canalização da SAM na biossíntese das poliaminas (BEN-ARIE et al., 1982; MESMO-CHEN et al., 1982; ROBERTS et al., 1984). Estes estudos levaram a uma

hipótese de que existe uma interação entre estas duas vias biossintéticas aparentemente antagônicas (MEHTA et al., 1997). No entanto, o aumento na produção de etileno em tomate (SAFTNER; BALDI, 1990), graviola (ESCRIBANO; MERODIO, 1994), e melão (MARTINEZ-MADRID et al., 2002) nem sempre é acompanhada por uma diminuição na quantidade de putrescina, surgindo uma interação alternativa entre estas vias.

Estudos demonstraram que frutos de maçã afetados com pingo-de-mel produziram mais etileno, porém continham maiores níveis de putrescina, espermidina, ACC, e ácido 1-malonylamino-ciclopropano-1-carboxílico, um conjugado de ACC (WANG; FAUST, 1992). Curiosamente, uma maior acumulação de poliaminas, espermidina e espermina em frutos de tomate transgênicos expostos à levedura expressando também SAM descarboxilase resultou um aumento na produção de etileno nestes frutos, em comparação com os frutos controles (MEHTA et al., 2002). Estes resultados em conjunto sugerem que as vias das poliaminas e do etileno podem ser simultaneamente ativas nos frutos. Por isso, é necessário mais trabalho para mostrar que a produção de SAM é realmente um fator limitante para regular os níveis de poliaminas e de etileno em processos fisiológicos (MATILLA, 1996; WALDEN et al., 1997; MATILLA, 2000; MATTOO et al., 2003).

Além disso, a metionina (Met) desempenha um papel importantíssimo na produção de poliaminas e na via do etileno. O ciclo da metionina facilita a reciclagem de metiltioadenosina (MTA), um subproduto da poliamina e da biossíntese de etileno (Figura 4) permitindo a

continuidade do fluxo da metionina em poliaminas e etileno (WANG et al, 1982;. YANG; HOFFMAN, 1984;

MIYAZAKI; YANG, 1987; SAUTER et al., 2004; KATHARINA et al., 2007).

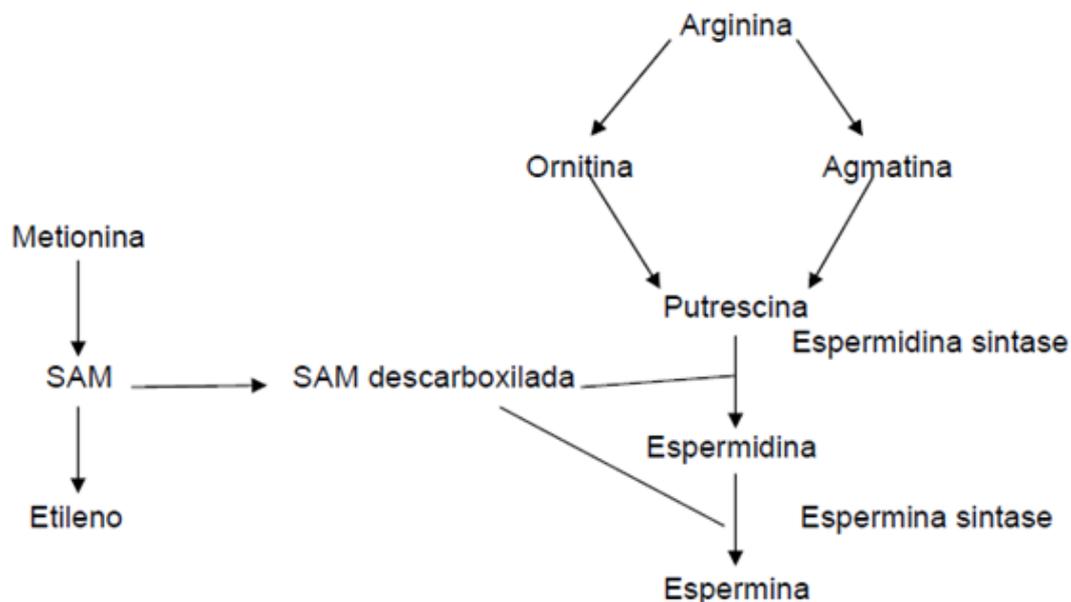


Figura 4. Via de biossíntese comum entre o etileno e as poliaminas.

### Degradação das poliaminas

Em geral, a degradação das poliaminas em plantas é menos estudada que a sua biossíntese, o processo envolve a desaminação via oxidativa pelas aminas oxidases (Figura 5). Até agora duas das enzimas conhecidas envolvidas diretamente no catabolismo das diaminas e poliaminas são a diamina oxidase (DAO) e poliamina oxidase (PAO). Ambas as enzimas têm sido revistos nas seguintes famílias: Leguminosae, Gramineae, Compositae, cucurbitáceas, Euphorbiaceae, Solanaceae e Ponteraceae (FLORES, 1991).

A DAO oxida a putrescina em pirrolina, liberando peróxido de hidrogênio e amônia. A pirrolina pode ser ainda mais catalisada na forma de um ácido conhecido como  $\gamma$ -aminobutírico (GABA) que é subsequentemente convertido para succinato e incorporado no ciclo de Krebs, assim reciclando o carbono e nitrogênio utilizado no processo de formação da putrescina. A PAO catalisa a produção de pirrolina e de 1,5 - diazabicyclononane, a partir de espermidina e espermina, respectivamente, gerando a partir daí o 1,3-diaminopropano (DAP) e peróxido de hidrogênio. O DAP subsequentemente produz  $\beta$ -alanina (BOUCHEREAU et al., 1999; TAVLADORAKI et al., 2006).

A associação de aminas oxidases com célula de tecidos de parede primária e secundária durante processos de desenvolvimento específicos tem sido relatada (REA et al., 2004). O peróxido de hidrogênio libertado através destas reações catabólicas tem sido sugerido para controlar processos tais como lignificação, suberificação e

endurecimento da parede celular. Nos vertebrados e levedura, formas acetiladas por espermina e espermidina e podem ser convertidas de volta para putrescina pela atividade da Spd/Spm acetil transferase (SSAT).

A atividade de SSAT ainda não foi demonstrada em tecidos vegetais. No entanto, acetil-poliaminas estão presentes em açúcar de beterraba (CHRIST et al., 1989), nos cloroplastos de *Helianthus tuberosus* (DEL-DUCA et al., 1995) e de vários órgãos de Arabidopsis, sugerindo que a interconversão de poliaminas também pode ocorrer em plantas (TASSONI et al., 2000). Além disso, em levedura e animal pode oxidar de volta espermina para espermidina, através da SSAT (CONA et al., 2006).

Em milho (*Zea mays*) e com a mesma técnica descrita acima Slocum Furey (1991) demonstraram que esta enzima é localizado exclusivamente nas paredes celulares como a DAO, no entanto, a presença citosólica também foi detectada em cevada (LI McCURIE, 1989).

Deve notar-se, finalmente, que em algumas plantas ou tecidos, embora haja evidências de catabolismo potencial, os pesquisadores não conseguiram encontrar atividade amino oxidase. Isto sugere a presença de vias catabólicas alternativas (FLORES; FILNER, 1985, RASTOGI; DAVIES, 1990). Em outros casos, o nível de poliaminas livres pode ser regulada através da formação de conjugados em vez do catabolismo oxidativo (BAGNI; BIONDI, 1987).

Na figura 5 é demonstrado a rota de degradação das poliaminas, resumindo o que foi exposto anteriormente.

## A ação das poliaminas na maturação e senescência de frutos

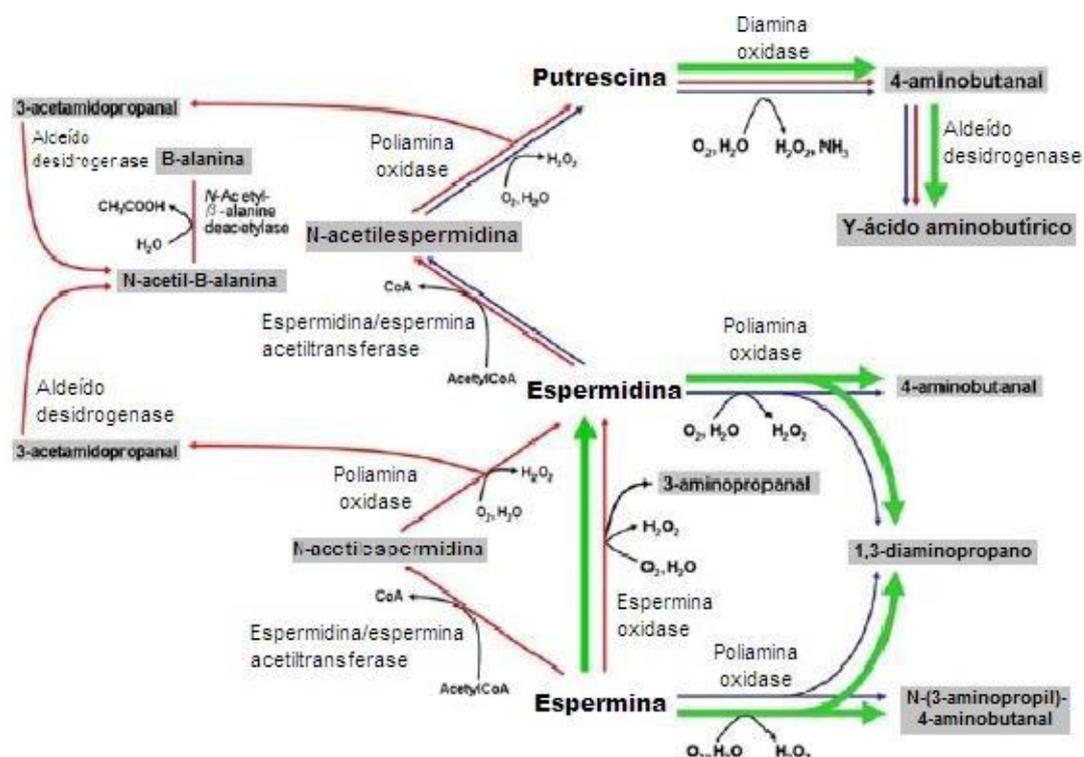


Figura 5. Degradação das poliaminas.

### Função das poliaminas

As poliaminas putrescina, espermidina e espermina estão naturalmente presentes em frutas e hortaliças, onde estão envolvidas em vários mecanismos fisiológicos sendo eles, crescimento da planta, floração, desenvolvimento e amadurecimento do fruto, senescência e resposta ao estresse (SMITH, 1985). A natureza policatiônica das poliaminas permite a sua ligação a constituintes celulares de carácter aniônico, tais como ácidos nucleicos, fosfolípidios e proteínas da membrana, bem como as substâncias pécticas da parede celular (TASSONI et al., 1996). Tem sido demonstrado, a existência de interações, tanto "in vivo" como "in vitro" com o DNA, tRNA e RNA (BAGNI et al, 1982; IGARASHI et al., 1982; FEUERSTEIN; MARTON, 1989). Estas interações parecem ter um efeito de base sobre a síntese destas moléculas, portanto, o seu possível envolvimento são apenas nos processos de divisão celular.

O amadurecimento confere atributos positivos à fruta, dentre eles o desenvolvimento de sabor, aroma, cor e textura desejáveis e o suprimento de carboidratos, ácidos orgânicos, fibras, vitaminas e minerais (VALERO et al., 2002). Foi encontrada uma relação entre a síntese de poliaminas e a inibição da biossíntese de etileno, a qual foi interpretada como resultado da competição pelo mesmo precursor, S-adenosilmetionina (VALERO et al., 2002). O desenvolvimento da fruta termina com o processo de senescência. O etileno tem um papel importante neste processo, estando envolvido na degradação das estruturas celulares, perda intensiva de clorofila e proteínas, aumento

rápido na peroxidação lipídica, ruptura das membranas celulares e perda da estrutura do tecido (VALERO et al., 2002). Com isto, a aplicação exógena de poliaminas para retardar o amadurecimento de frutos é amplamente estudada, já que a vida de prateleira da maioria das frutas não é prolongada.

Sendo assim, Lima et al. (1999), classificaram as poliaminas como reguladores vegetais. Além disso, pode-se dizer que com a adição exógena de poliaminas em frutas, há aumento na firmeza destas, que pode ser atribuído à ligação cruzada destes compostos a grupos carboxílicos de substâncias pécticas na parede celular, resultando na rigidez, detectável logo após o tratamento, retardando dessa forma, a função do etileno (MORET et al., 2005). Como observado na figura 4 mostrado anteriormente pode-se observar que a via de biossíntese entre o etileno e as poliaminas são comuns.

Ambos os processos de senescência e nas respostas particulares ao estresse, criar certos radicais, tais como ânion superóxido ( $O_2^-$ ) ou peróxido de hidrogénio ( $H_2O_2$ ), que pode reagir em conjunto nas membranas celulares e gerar radicais hidroxila ( $OH^\cdot$ ). Estes radicais podem causar peroxidação lipídica, desnaturação de proteínas e mutações em DNA (TUDELA; TADEU, 1993).

O mecanismo provável através da qual as poliaminas exercem a sua ação antisenescente poderia estar relacionada com a união destas à membrana, impedindo assim a peroxidação lipídica e os ataques proteolíticos, inibindo a síntese de etileno, um hormônio envolvido no processo de senescência, através da inibição da ACC sintase

(BESFORD; COL, 1991). As poliaminas são associadas à supressão da peroxidação lipídica e da inibição de passos terminais na biossíntese de etileno, que seria associada aos radicais livres intermediários, agindo como "catadores" de radicais (DUMBROFF, 1991) ou inibidores de lipoxigenases, enzimas envolvidas nestes processos (BORRELL et al., 1997).

Além disso, em plantas sujeitas a diferentes tipos de estresses, tem-se observado uma acumulação de poliaminas, especialmente putrescina. No entanto, o significado fisiológico da atual acumulação parece ser diferente dependendo do tipo de estresse. No estresse chamado ambiental ( $O_3$ , temperatura elevada, etc) as poliaminas podem atuar no processo de senescência como varredores de radicais livres e estabilizadores das membranas celulares. As poliaminas parecem ser envolvida na manutenção da homeostase celular, por regular parte do pH intracelular, ou de formação de um mecanismo para a desintoxicação de  $NH_4^+$  que ocorre quando os tecidos são sujeitos a tensões de sal ou estresses produzidos pela pobre nutrição mineral (FLORES, 1991b, SLOCUM WEISSTEIN, 1990).

### **Poliaminas na maturação e senescência de frutos**

As poliaminas têm participado de vários processos de crescimento e desenvolvimento, tais como embriogênese, crescimento radicular, iniciação floral, desenvolvimento e crescimento do tubo polínico, desenvolvimento dos frutos, incluindo o amadurecimento, a senescência, além das respostas ao estresse biótico e abiótico (SLOCUM; FLORES, 1991; COHEN, 1998; CASSOL; MATTOO, 2003; KAUR-SAWHNEY et al, 2003).

A maturação e senescência de frutos são dois processos que estão intimamente associados com a vida de prateleira de produtos frescos e a produção de alimentos processados. Em experimentos *in vitro* e farmacológicos com PAS levaram à sugestão de que elas são importantes reguladoras do crescimento de plantas com a capacidade de inibir a maturação e senescência em um número de tecidos de plantas (GALSTON; KAUR-SAWHNEY, 1995; CASSOL; MATTOO, 2003). Além de desempenhar um papel significativo na regulação às respostas de estresse bióticos e abióticos que limitam a qualidade e vida útil pós-colheita de frutos.

O processo de maturação dos frutos aumenta a aceitabilidade do consumidor, tornando a fruta atraente e palatável através do aumento na qualidade das características organolépticas, como sabor, textura, cor e aroma. O amadurecimento do fruto é um processo geneticamente programado e é acompanhado por uma grande mudança na expressão gênica passando por processos metabólicos desejáveis (GIOVANNONI, 2004; SRIVASTAVA; HANDA, 2005). No início da maturação, os frutos são classificados em frutos climatéricos ou não climatéricos. Frutos climatéricos apresentam aumento na respiração durante o amadurecimento, enquanto que na

taxa de respiração dos frutos não climatéricos diminui à medida que os frutos amadurecem. O etileno é necessário para a maturação de frutos climatéricos com a inibição da ACC sintase ou da ACC oxidase por progressão inversa prejudica geneticamente o processo de amadurecimento (OELLER et al, 1991; PICTON et al., 1993).

Frutos não climatéricos como berinjela, citros, uva e morango parecem não precisar de etileno para completar o processo de amadurecimento (VALERO et al., 2002a). Uma mutação de tomate não climatérico, de longa vida de prateleira, mostraram um aumento na putrescina durante a maturação, enquanto que no morango e pimenta os níveis de PA diminuíram durante o amadurecimento. Em frutos climatéricos como o tomate (cv. Indalo) e pêssego, os níveis de poliaminas diminuíram durante o processo de maturação dos frutos, enquanto que, a quantidade de putrescina aumentou durante a maturação em meloeiro. Isso mostra uma variação nas tendências de desenvolvimento dos níveis de PA entre sistemas diferentes de frutos.

Frutos com a vida de prateleira lenta e rápida de maturação e vice-versa, têm sido utilizados para compreender a interação entre poliaminas e etileno durante o armazenamento pós-colheita. De modo geral em tomates, as PAS diminuíram e apresentaram crescimento lento (Liberty) e rápido amadurecimento nas variedades (Pik Red e Rutgers). Enquanto que persistiu o declínio de PA nas variedades de vida curta, nas de vida longa ocorreu aumento durante o amadurecimento na variedade Liberty, (SAFTNER; BALDI, 1990). Esta variedade também continha três a seis vezes mais PAS do que de Rutgers e Red Pik e produziu apenas 16 anos e 38% de etileno produzido pela Red Pik e Rutgers, respectivamente. A aplicação de metilciclopropeno-(1-MCP), um inibidor da percepção de etileno, atrasa o amadurecimento em frutos de tomate, e reduz os níveis de putrescina livres que aumentam quando esses frutos começaram a amadurecer, mostrando o desempenho das PAS durante a maturação do fruto (TASSONI et al., 2006b). Tendências semelhantes foram observadas em outras cultivares de tomate de lento e rápido amadurecimento (MARTINEZ-MADRID et al., 1996). Cultivares de pereiras japonesas com vida útil mais longa apresentaram níveis mais elevados de PAS e demonstrou uma correlação negativa entre os níveis e a taxa de produção de etileno (MORA et al., 2005). Em nectarinas, a aplicação exógena de putrescina e espermidina reduziu a produção de etileno, retardou a perda de firmeza, manteve a acidez titulável, e impediu o aumento na matéria seca e concentração de sólidos solúveis totais (TORRIGIANI et al., 2004). O tratamento com putrescina também reduziu a expressão da ACC oxidase e da SAM descarboxilase no nível de transcrição sugerindo que a PA aplicada afeta a maturação, alterando a biossíntese de etileno. Com base nos efeitos de 1-MCP em tomates e os níveis livres de venda e de expressão de suas enzimas biossintéticas, (TASSONI et al., 2006b) chegaram a uma conclusão semelhante.

As poliaminas têm sido relacionados com processos de morte celular em muitos organismos e relacionados com fatores de juvenilidade (THOMAS; THOMAS, 2001; SERAFINI-FRACASSINI et al., 2002). Em muitos sistemas vegetais, o envelhecimento e senescência de folhas e frutos está correlacionado com a diminuição dos níveis de PA. Aplicação exógena de PAs, muitas vezes atrasa ou impede a progressão da senescência (KAUR-SAWHNEY et al., 1982; SOOD; NAGAR, 2003) de tomates tratados com UV ( $3,7 \times 10^3 \text{ J/m}^2$ ) mostrando que parte do amadurecimento e senescência foi atribuído à manutenção de um elevado nível de putrecina (Maharaj et al., 1999). Este retardamento da senescência por PAs pode ser devido à inibição de enzimas tais como peroxidase e celulase (SOOD; NAGAR, 2003). A Spd inibiu a abscisão de frutos em videira, aumentou o teor de açúcar solúvel, mas reduziu os níveis de aminoácidos. Esses estudos indicam vínculo direto ou indireto de PAs com regulação de açúcares e/ou aminoácidos via abscisão (AZIZ, 2003). Cortar flores de cravo, tratados com 10 mM de Spd, exibem um atraso na senescência. As pétalas tratadas com espermidina solúvel, apresentam uma estabilização e uma degradação reduzida de DNA (TASSONI et al., 2006a). Foi também mostrado que a espermina retarda a senescência de flores de cravo cortadas, através da redução da produção de etileno (LEE et al., 1997) como mostrado anteriormente por outros sistemas (APELBAUM et al., 1981). No ovário de flores senescentes de *Hibiscus*, há uma diminuição nos níveis de PA-conjugadas ligadas a pequenas moléculas (SEO et al., 2007).

### **Poliaminas e qualidade pós-colheita**

Fazem alguns anos que são realizados estudos avançados para verificar o efeito das poliaminas no amadurecimento e senescência de frutos e hortaliças, com o intuito de entender detalhadamente como e onde as poliaminas agem para impedir, ou melhor, atrasar o efeito do etileno.

Frutos de romã tratada com putrecina ou espermidina por infiltração sob pressão ou imersão, e posteriormente armazenado a 2°C durante 60 dias apresentaram maiores níveis de ácido ascórbico, fenólicos totais, e antocianinas totais em arilo do que as amostras não tratadas (MIRDEHGHAN et al., 2007b).

Com tratamentos de imersão em água quente e refrigeração em ameixa, a produção de etileno diminuiu enquanto aumenta os níveis de PA durante o posterior armazenamento a 0°C (ABU-KPAWOH et al., 2002). A aplicação de putrecina em quatro variedades diferentes de ameixa estende a vida de prateleira e atrasa o amadurecimento em armazenamento a 20°C. Além disso, a putrecina aumenta a vida de prateleira, melhora a qualidades dos atributos dos frutos, como sólidos solúveis, teor de acidez titulável e a firmeza do fruto, resultado em

uma diminuição ou um atraso na produção de etileno (PEREZ-VICENTE et al., 2002; SERRANO et al., 2003).

A perda da firmeza de frutos de pêssego durante o armazenamento pós-colheita está associada com uma diminuição nos níveis de PA e um aumento na biossíntese de etileno (Liu et al., 2006b). Aplicação exógena, em pêssegos crescidos no campo, de PAs e aminoetoxivinilglicina (AVG), um inibidor da biossíntese do etileno, inibe a emissão de etileno, retarda o amolecimento da polpa, e a degradação da acidez titulável (BREGOLI et al., 2002; TORRIGIANI et al., 2004). Uma vez que estes compostos afetam a produção de etileno e a expressão de genes envolvidos na biossíntese do etileno (TORRIGIANI et al., 2004).

Em limões, o tratamento pós-colheita com putrecina aumentou a firmeza dos frutos e a resistência da casca a rupturas (MARTÍNEZ-ROMERO et al., 1999). A adição de poliaminas em folhas de aveia inibiu a perda de clorofila e estabilizou as membranas (KUMAR et al., 1997). A aplicação exógena de poliaminas em bananas imaturas mostrou ser efetiva quanto ao retardo na degradação da clorofila, isto é, ocorreu retenção da cor verde (LIMA et al., 2003).

É importante salientar que o método de tratamento, a cultivar utilizada, e a fase de maturação pode influenciar o efeito das PAs em alterar a qualidade pós-colheita. A aplicação de putrecina a vácuo ou imersão em uma solução, diminuiu a produção de etileno em frutos de kiwi e retardou o amolecimento da polpa em contraste com a infiltração de pressão (PETKOU et al., 2004).

O tratamento com PAs exógena foi utilizado para aumentar a firmeza da polpa de diversas frutas, incluindo maçãs "Golden Delicious" e "McIntosh" (KRAMER et al., 1991), fatias de morango (PONAPPA et al., 1993), ameixas (PEREZ-VICENTE et al., 2002), pêssegos e nectarinas (BREGOLI et al., 2006). No entanto, diferentes efeitos de Put, Spd e Spm têm sido relatados. Por exemplo, na infiltração a vácuo, de Spd e Spm aumentou significativamente a firmeza de fatias morango, enquanto que a put era ineficaz (PONAPPA et al., 1993). Alguns dos efeitos de PAs na firmeza dos frutos podem ser devido a modificação de genes envolvidos na biossíntese de etileno, na percepção do etileno, na alteração da parede celular associado às enzimas, ou na conjugação das PAs.

A aplicação da putrecina no período de pré-armazenamento, provavelmente suprime a biossíntese do etileno através da redução da atividade da enzima ACC oxidase (ACO) e um atraso no amolecimento da polpa de frutos de ameixa por modulação da parede celular com enzimas envolvidas na fruta como amaciadores de pectina, tais como esterase, exopolylgalacturonase e endopolylgalacturonase (KHAN; SINGH, 2007). Além disso, ameixas tratadas com cálcio e termicamente armazenadas a temperaturas mais baixas também mostrou aumento na firmeza dos frutos, que pode ser devido ao efeito da putrecina e da espermidina conjugada (VALERO et al., 2002b).

O papel da PA em retardar o amolecimento em pêssego e maçã pode ser atribuído aos seus efeitos sobre a estabilização das paredes das células e das membranas (BONGHI et al, 1998; LIU et al., 2006). Níveis mais elevados de putrescina e espermidina na parede celular contribuiu para a firmeza e diminuição em danos mecânicos nas ameixas (PEREZ-VICENTE et al., 2002). Além de alterar a ligação de outros íons tais como cálcio, as PAs unem as pectinas associadas à parede celular, influenciando modificações da parede celular (Messiaen et al., 1997). Além disso, a interação entre os íons, como o cálcio e PA também podem influenciar a atividade de pectina esterase (LEITING; WICKER, 1997).

Além das poliaminas espermidina, espermina e putrescina, outras aminas estão naturalmente presentes em frutas, como feniletilamina, serotonina, triptamina, histamina, agmatina e cadaverina, muitas das quais tem um papel protetor contra predadores. Algumas são importantes na síntese de metabólitos secundários, como nicotina e outros alcaloides. Triptamina e feniletilamina são precursores de substâncias de crescimento (COUTTS et al., 1986).

## CONCLUSÃO

Observando tudo o que foi descrito nesta revisão podemos considerar a importância do estudo do efeito das poliaminas nos frutos, visto que a mesma interfere no processo de degradação da parede celular, devido alterar as ligações de outros íons tais como cálcio com as pectinas associadas à parede celular, influenciando modificações na parede celular e a atividade de pectina esterase.

## REFERÊNCIAS

- ABELES, G. B.; MORGAN, P. W.; SALTVEIT, M. E. 1992. Ethylene in Plant Biology, **Academic Press**, San Diego, CA.
- ABU-KPAWOH, J. C.; XI, Y. F.; ZHANG, Y. Z.; JIN, Y. F. 2002. Polyamine accumulation following hot-water dips influences chilling injury and decay in "Friar" plum fruit. **Journal Food Science**, 67: 2649–2653.
- APELBAUM, A.; BURGOON, A. C.; ANDERSON, J. D.; LIEBERMAN, M.; BEN-ARIE, R.; MATTOO, A. K. 1981. Polyamines inhibit biosynthesis of ethylene in higher plant tissue and protoplasts. **Plant Physiology**, 68: 453–456.
- AZIZ, A. Spermidine and related-metabolic inhibitors modulate sugar and amino acid levels in *Vitis vinifera* L: possible relationship with initial fruitlet abscission. **J. Exp. Bot.**, 54: 355–363, 2003.
- BARDÓCZ, S.; GRANT, G.; BROWN, D. S.; RALPH, A.; PUSZTAI, A. Polyamines in food - implications for growth and health. **Journal Nutr. Biochem.**, v. 4:, p. 66-70, 1993.
- BARDÓCZ, S. Polyamines in food and their consequences for food quality and human health. **Trends Food Science Technology**, v. 6, p. 341-346, 1995.
- BEN-ARIE, R.; LURIE, S.; MATTOO, A. K. Temperature-dependent inhibitory effects of calcium and spermine on ethylene biosynthesis in apple discs correlate with changes in microsomal membrane microviscosity. **Plant Science. Lett.**, 24: 239–247, 1982
- BESFORD, R. T.; Richardson, C. M.; CAMPOS, J. L.; TIBURCIO, A. F. 1993. Effect of polyamines on stabilization of molecular complexes in thylakoid membranes of osmotically stressed oat leaves. **Plant**, 189: 201–206.
- BONGHI, C.; FERRARESE, L.; RUPERTI, B.; TONUTTI, P.; RAMINA, A. 1998. Endo- $\beta$ -1,4-glucanases are involved in peach fruit growth and ripening, and regulated by ethylene. **Physiol. Plant.**, 102: 346–352.
- BORRELL, A.; CARBONELL, L.; FARRAS, R.; PUIGPARELLADA, P.; TIBURCIO, A. F. Polyamines inhibit lipid peroxidation in senescing oat leaves. **Physiol. Plant.**, 99: 385–390, 1997.
- BOUCHEREAU, A.; AZIZ, A.; LARHER, F.; MARTIN-TANGUY, J. Polyamines and environmental challenges: recent development. **Plant Science**, 140: 103–125, 1999.
- BREGOLI, A. M.; SCARAMAGLI, S.; COSTA, G.; SABATINI, E.; ZIOSI, V.; BIONDI, S.; TORRIGIANI, P. Peach (*Prunus persica*) fruit ripening: aminoethoxyvinylglycine (AVG) and exogenous polyamines affect ethylene emission and flesh firmness. **Physiol. Plantae**, 114: 472–481, 2002.
- BREGOLI, A. M.; ZIOSI, V.; BIONDI, S.; CLAUDIO, B.; COSTA, G.; TORRIGIANI, P. A comparison between intact fruit and fruit explants to study the effect of polyamines and aminoethoxyvinylglycine (AVG) on fruit ripening in peach and nectarine (*Prunus persica* L. Batch). **Postharvest Biologic Technology**, 42: 31–40, 2006.
- CASSOL, T., MATTOO, A. K. Do polyamines and ethylene interact to regulate plant growth, development and senescence? In: *Molecular Insights in Plant Biology* (eds, P. Nath, A.K. Mattoo, S.R. Ranade, and J.H. Weil), **Science Publishers, Inc.**, Enfield, NH, p. 121–132, 2003.

- CHRIST, M.; HARR, J.; FELIX, H. 1989. Transport of polyamines in sugar beet seedlings. **Z. Naturforsch.**, 44c: 59–63.
- COHEN, S. S. 1998. A Guide to the Polyamines, **Oxford University Press**, New York, pp. 1–595.
- CONA, A.; REA, G.; ANGELINI, R.; FEDERICO, R.; TAVLADORAKI, P. 2006. Functions of amine oxidases in plant development and defence. **Trends Plant Science**, 11: 80–88.
- COUTTS, R. T.; BAKER, G. B.; PASUTTO, G. M. Foodstuffs as sources of psychoactive amines and their precursors: content, significance and identification. **Adv. Drug Res.**, v. 15, p. 169–232, 1986.
- ESCRIBANO, M. I.; MERODIO, C. Relevance of polyamine levels in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) fruit ripening, **Physiology Plantae**, 73: 201–205, 1994.
- FLORES, H. E.; GALSTON, A. W. Polyamines and plant stress: activation of putrescine biosynthesis by osmotic shock. **Science**, Washington, v. 217, p. 1259–1261, 1982.
- FLUHR, R.; MATTOO, A. K. Ethylene-biosynthesis and perception. *Crit. Rev. Plant Science*, 15: 479–523, 1996.
- GALSTON, A. W.; KAUR-SAWHNEY, R. Polyamines as endogenous growth regulators. In: *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry, and Molecular Biology* (ed., P.J. Davies), **Kluwer Academic Publishers**, Norwell, MA, pp. 158–178, 1995.
- GIOVANNONI, J. Genetic regulation of fruit development and ripening. **Plant Cell**, 16: S170–S180, 2004.
- GLÓRIA, M. B. A. Bioactive amines. In: HUI, H., SHERKAT, F. (Eds). **Handbook of food science, technology and engineering**. London: CRC Press.; 2005, 3632 p.
- HALÁSZ A.; BARÁTH A.; SIMON-SARKADI L.; HOLZAPFEL W. Biogenic amines and their production by microorganisms in food. **Trends Food Sci Technol**, v. 5, p. 42–49, 1994.
- HANFREY, C.; SOMMER, S.; MAYER, M. J.; BURTIN, D.; MICHAEL, A. J. Arabidopsis polyamine biosynthesis: absence of ornithine decarboxylase and the mechanism of arginine decarboxylase activity. **Plant J.**, 27: 551–560, 2001.
- IGARASHI, K.; KASHIWAGI, K. Polyamine modulon in *Escherichia coli*: genes involved in the stimulation of cell growth by polyamines. **J. Biochem.** (Tokyo), 139: 11–16, 2006.
- KALAC, P.; KRAUSOVÁ, P. A. A review of dietary polyamines: formation, implications for growth and health and occurrence in foods. **Food Chemistry**, v. 90, p. 219–230, 2005.
- KATHARINA, B.; GUILLAUME, R.; MARKUS, W.; RUDIGER, H.; MARGRET, S. 2007. The role of methionine recycling for ethylene synthesis in *Arabidopsis*. **Plant J.**, 49: 238–249.
- KAUR-SAWHNEY, R.; SHIH, L. M.; CEGIELSKA, T.; GALSTON, A. W. Inhibition of protease activity by polyamines—relevance for control of leaf senescence. **FEBS Lett.**, 145: 345–349, 1982.
- KAUR-SAWHNEY, R.; TIBURCIO, A. F.; ALTABELLA, T.; GALSTON, A. W. Polyamines in plants: an overview. **J. Cell Mol. Biol.**, 2: 1–12, 2003.
- KHAN, A. S.; SINGH, Z. 1-MCP regulates ethylene biosynthesis and fruit softening during ripening of “Tegan Blue” plum. **Postharvest Biol. Technol.**, 43: 298–306, 2007.
- KRAMER, G. F.; NORMAN, H. A.; KRIZEK, D. T.; MIRECKI, R. M. Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber. **Phytochemistry**, 30: 2101–2108, 1991.
- KUMAR, A.; ALTABELLA, T.; TAYLOR M. A.; TIBURCIO A. F. Recent advances in polyamine research. **Trends in plant science**, v. 2, p. 1360–1385, 1997.
- KUSHAD, M. M.; DUMBROFF, E. B. Metabolic and physiological relationship between the polyamine and ethylene biosynthetic pathways. In: **Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants** (eds, R.D. Slocum and H.E. Flores), CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 77–92, 1991.
- LEE, M. M.; LEE, S. H.; PARK, K. Y. Effects of spermine on ethylene biosynthesis in cut carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) flowers during senescence. **J. Plant Physiol.**, 151: 68–73, 1997.
- LI, N.; PARSONS, B.; LIU, D.; MATTOO, A. K. Accumulation of wound-inducible ACC synthase transcript in tomato fruit is inhibited by salicylic acid and polyamines. **Plant Mol. Biol.**, 18: 477–487, 1992.
- LIMA A. S., GLÓRIA M. B. A. Aminoácidos bioativos em alimentos. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, v.33, p.70–79, 1999.
- LIU, J. H.; HONDA, C.; MORIGUCHI, T. Involvement of polyamine in floral and fruit development. **Jpn. Agric. Res. Q.**, 40: 51–58, 2006.

- LIU, J. H.; NADA, K.; PANG, X.; HONDA, C.; KITASHIBA, H.; MORIGUCHI, T. Role of polyamines in peach fruit development and storage. **Tree Physiol.**, 26: 791–798, 2006.
- LÖSER C. Polyamines in human and animal milk. **British Journal Nutrition**, v.84, p.55-58, 2000.
- MAHARAJ, R., ARUL, J.; NADEAU, P. Effect of photochemical treatment in the preservation of fresh tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Capello) by delaying senescence. **Postharvest Biol. Technol.**, 15: 13–23, 1999.
- MARTINEZ-MADRID, M. C.; FLORES, F.; ROMOJARO, F. Behaviour of abscisic acid and polyamines in antisense ACC oxidase melon (*Cucumis melo*) during ripening. **Funct. Plant Biol.**, 29: 865–872, 2002.
- MARTINEZ-MADRID, M. C.; SERRANO, M.; RIQUELME, F.; ROMOJARO, F. Polyamines, abscisic acid and ethylene production in tomato fruit. **Phytochemistry**, 43: 323–326, 1996.
- MARTINEZ-ROMERO, D.; VALERO, D.; SERRANO, M.; BURLO, F.; CARBONELL, A.; BURGOS, L.; RIQUELME, F. Exogenous polyamines and gibberellic acid effects on peach (*Prunus persica* L.) storability improvement. **J. Food Science**, 65: 288–294, 2000.
- MARTIN-TANGUY, J. Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). **Plant Growth Regul.**, 34: 135–148, 2001.
- MARTON L. J.; PEGG A. E. Polyamines as targets for therapeutic intervention. **Annu Rev Pharmacol Toxicol**, v.35, p.55–91, 1995.
- MATILLA, A. J. Polyamines and seed germination. **Seed Science Res.**, 6: 81–93, 1996.
- MATILLA, A. J. Ethylene in seed formation and germination. **Seed Science Res.**, 10: 111–126, 2000.
- MATTOO, A. K.; CASSOL, T.; MEHTA, R. A.; GOYAL, R.; NEELAM, S.; CHUNG, H.; KUMAR, V.; HANDA, A. Lessons one can learn from studying transgenic tomatoes that accumulate higher polyamines in a ripening-specific manner, pp. 359–364. **NATO Science Series, Series I: Life and Behaviour Sciences**, 2003.
- MATTOO, A.K. and Handa, A. K. Ethylene signaling in plant cell death. In: Plant Cell Death Processes (ed., L. Nooden), **Academic Press**, New York, pp. 125–142, 2004.
- MATTOO, A. K.; SUTTLE, J. C. The Plant Hormone Ethylene, **CRC Press, Boca Raton, FL**. 1991.
- MATTOO, A. K.; WHITE, W. B. Regulation of ethylene biosynthesis. In: *The Plant Hormone Ethylene* (eds, A.K. Mattoo and J.C. Suttle), **CRC Press, Inc., Boca Raton, FL**, p. 21–42, 1991.
- MAYER, M. J.; MICHAEL, A. J. Polyamine homeostasis in transgenic plants overexpressing ornithine decarboxylase includes ornithine limitation. **J. Biochem.** (Tokyo), 134: 765–772, 2003.
- MEDINA, M. A.; URDIALES, C. R.; RORÍGUEZ-CASO, C.; RAMIREZ, F. J.; SANCHÉZJIMÉNEZ, F. Biogenic amines and polyamines: similar biochemistry for different physiological missions and biochemical applications. **Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology**, v. 38. p. 23-59, 2003.
- MEHTA, R. A.; CASSOL, T.; LI, N.; ALI, N.; HANDA, A. K.; MATTOO, A. K. Engineered polyamine accumulation in tomato enhances phytonutrient content, juice quality, and vine life. **Nat. Biotechnol.**, 20: 613–618, 2002.
- MEHTA, R. A.; HANDA, A.; MATTOO, A. K. Interactions of ethylene and polyamines in regulating fruit ripening. In: **Biology and Biotechnology of the Plant Hormone Ethylene** (eds, A.K. Kanellis et al.), Kluwer Academic Publishers, the Netherlands, p. 321–326, 1997.
- MEHTA, R. A.; ZHOU, D.; TUCKER, M.; HANDA, A.; SOLOMOS, T.; MATTOO, A. K. Ethylene in higher plants: biosynthesis interactions with polyamines and high-temperature-mediated differential inductions of *NR* versus *TAE1* ethylene receptor. In: **Biology and Biotechnology of the Plant Hormone Ethylene II** (eds, A. K. KANELLIS, C. CHANG, H. KLEE, A. B. BLEECKER, J. C. PECH; D. GRIERSON), Kluwer, Dordrecht, p. 387–393, 1999.
- MESSIAEN, J.; CAMBIER, P.; VAN CUTSEM, P. Polyamines and pectins. I. Ion exchange and selectivity. **Plant Physiol.**, 113: 387–395, 1997.
- MIYAZAKI, J. H.; YANG, S. F. The methionine salvage pathway in relation to ethylene and polyamine biosynthesis. **Physiol. Plant.**, 69: 366–370, 1987.
- MIRDEHGHAN, S. H.; RAHEMI, M.; SERRANO, M.; GUILLÉN, F.; MARTÍNEZ-ROMERO, D.; VALERO, D. The application of polyamines by pressure or Immersion as a tool to maintain functional properties in stored pomegranate arils. **Agric Food Chem.**, 55: 755–760, 2007b.

- MOINARD C.; CYNOBER L.; BANDT J. P. de. Polyamines: metabolism and implications in human diseases. **Clin Nutr.**, v.24, p.184–197, 2005.
- MORA, O. F.; TANABE, K.; ITAI, A.; TAMURA, F.; ITAMURA, H. Relationship between endogenous free polyamine content and ethylene evolution during fruit growth and ripening of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). **J. Jpn. Soc. Hort. Sci.**, 74: 221–227, 2005.
- MORET, S.; SMELA, D.; POPULIN, T.; CONTE, L. S. A survey on free biogenic amine content of fresh and preserved vegetables. **Food Chemistry**, v. 89, p. 355–361, 2005.
- MORILLA, A.; GARCÍA, J. M.; ALBI, M. A. Free polyamine contents and the decarboxylase activities during development and ripening. **J. Agric. Food Chem.**, 44: 2608–2611, 1996.
- NISHIMURA K.; SHIINA R.; KASHIWAGI K.; IGARASHI K. Decrease on polyamines with aging aht their ingestion from food and drink. **Journal Biochemical**, v.139, p.81–90, 2006.
- OELLER, P. W.; WONG, L. M.; TAYLOR, L. P.; PIKE, D. A.; THEOLOGIS, A. Reversible inhibition of tomato fruit senescence by antisense 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase. **Science**, 254: 427–439, 1991.
- PANDEY, S.; RANADE, S. A.; NAGAR, P. K.; KUMAR, N. Role of polyamines and ethylene as modulators of plant senescence. **J. Biosci.**, 25: 291–299, 2000.
- PEREZ-VICENTE, A.; MARTÍNEZ-ROMERO, D.; CARBONELL, A.; SERRANO, M.; RIQUELME, F.; GUILLEN, F.; VALERO, D. Role of polyamines in extending shelf life and the reduction of mechanical damage during plum (*Prunus salicina* Lindl.) storage. **Postharvest Biol. Technol.**, 25: 25–32, 2002.
- PETKOU, I. T.; PRITSA, T. S.; SFAKIOTAKIS, E. M. Effects of polyamines on ethylene production, respiration and ripening of kiwifruit. **J. Hort. Sci. Biotechnol.**, 79: 977–980, 2004.
- PICTON, S.; BARTON, S. L.; BOUZAYEN, M.; HAMILTON, A. J.; GRIERSON, D. Altered fruit ripening and leaf senescence in tomatoes expressing an antisense ethylene-forming enzyme transgene. **Plant J.**, 3: 469–481, 1993.
- PONAPPA, T.; SCHEERENS, J. C.; MILLER, A. R. Vacuum infiltration of polyamines increases firmness of strawberries slices under various storage conditions. **J. Food Science**, 58: 361–364, 1993.
- RASTOGI, R.; DAVIES, P. J. Polyamine metabolism in ripening tomato fruit. II. Polyamine metabolism and synthesis in relation to enhanced putrescine content and storage life of alc tomato fruit. **Plant Physiol.**, 95:41–45, 1991.
- REA, G., Pinto, M. C. de; TAVAZZA, R.; BIONDI, S.; GOBBI, V.; FERRANTE, P.; GARA, L. de; FEDERICO, R.; ANGELINI, R.; TAVLADORAKI, P. Ectopic expression of maize polyamine oxidase and pea copper amine oxidase in the cell wall of tobacco plants. **Plant Physiol.**, 134: 1414–1426, 2004.
- ROBERTS, D. R.; WALKER, M. A.; THOMPSON, J. E.; DUMBROFF, E. B. The effects of inhibitors of polyamine and ethylene biosynthesis on senescence, ethylene production and polyamine levels in cut carnation flowers (*Dianthus caryophyllus*). **Plant Cell Physiol.**, 25: 315–322, 1984.
- SAFTNER, R. A.; BALDI, B. G. Polyamine levels and tomato fruit development: possible interaction with ethylene. **Plant Physiol.**, 92: 547–550, 1990.
- SAUTER, M.; CORNELL, K. A.; BESZTERI, S.; RZEWUSKI, G. Functional analysis of methylthioribose kinase genes in plants. **Plant Physiol.**, 136: 4061–4071, 2004.
- SEO, S. G.; SHIM, I. S.; USUI, K.; FUJIHARA, S. Analysis of polyamines, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and their conjugated forms in floral organs of *Hibiscus syriacus* L. **J. Jpn. Soc. Hort. Science**, 76: 149–156, 2007.
- SERAFINI-FRACASSINI, D.; DEL DUCA, S.; MONTI, F.; POLI, F.; SACCHETTI, G.; BREGOLI, A. M.; BIONDI, S.; DELLA MEA, M. Transglutaminase activity during senescence and programmed cell death in the corolla of tobacco (*Nicotiana tabacum*) flowers. **Cell Death Differ.**, 9: 309–321, 2002.
- SERRANO, M.; MARTÍNEZ-ROMERO, D.; GUILLEN, F.; VALERO, D. Effects of exogenous putrescine on improving shelf life of four plum cultivars. **Postharvest Biol. Technol.**, 30: 259–271, 2003.
- SHALABY A .R. Significance of biogenic amines to food safety and human health. **Food Res Int**, v. 29, p. 675–690, 1996.
- SLOCUM, R. D.; FLORES, H. E. Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants, **CRC Press, Boca Raton, FL**, 1991.
- SLOCUM, R. D.; FUREY, M. J. Electron-microscopic cytochemical-localization of diamine and polyamine

- oxidases in pea and maize tissues. **Planta**, 183: 443–450, 1991.
- SMITH, T. A. Putrescine and inorganic ions. **Rec. Adv. Phytochem.** v. 18, p. 6–54, 1984.
- SMITH, T. A.; NEGREL, J.; BIRD, C. R. The cinnamic acids amides of the di- and polyamines. In: *Advances in Polyamine Research* (eds, U. Bacharach, A. Kaye, and R. Chayen), **Raven Press**, New York, pp. 347–370. 1993.
- SOOD, S.; NAGAR, P. K. The effect of polyamines on leaf senescence in two diverse rose species. **Plant Growth Regul.**, 39: 155–160, 2003.
- SRIVASTAVA, A.; CHUNG, S. H.; FATIMA, T.; DATSENKA, T.; HANDA, A. K.; MATTOO, A. K. Polyamines as anabolic growth regulators revealed by transcriptome analysis and metabolite profiles of tomato fruits engineered to accumulate spermidine and spermine. **Plant Biotechnol.**, 24: 57–70, 2007.
- SRIVASTAVA, A.; HANDA, A. K. Hormonal regulation of fruit development: a molecular perspective. **J. Plant Growth Regul.**, 24: 67–82, 2005.
- TASSONI, A.; ACCETTULLI, P.; BAGNI, N. Exogenous spermidine delays senescence of *Dianthus caryophyllus* flowers. **Plant Biosyst.**, 140: 107–114, 2006a.
- TASSONI, A.; VAN-BUUREN, M.; FRANCESCHETTI, M.; FORNALE, S.; BAGNI, N. Polyamine content and metabolism in *Arabidopsis thaliana* and effect of spermidine on plant development. **Plant Physiol. Biochem.**, 38: 383–393, 2000.
- TASSONI, A.; WATKINS, C. B.; DAVIES, P. J. Inhibition of the ethylene response by 1-MCP in tomato suggests that polyamines are not involved in delaying ripening, but may moderate the rate of ripening or over-ripening. **J. Exp. Bot.**, 57: 3313–3325, 2006b.
- THOMAS, T.; THOMAS, T. J. Polyamines in cell growth and cell death: molecular mechanisms and therapeutic applications. **Cell. Mol. Life Sci.**, 58: 244–258, 2001.
- TORRIGIANI, P.; BREGOLI, A. M.; ZIOSI, V.; SCARAMAGLI, S.; CIRIACI, T.; RASORI, A.; BIONDI, S.; COSTA, G. Pre-harvest polyamine and aminoethoxyvinylglycine (AVG) applications modulate fruit ripening in Stark Red Gold nectarines (*Prunus persica* L. Batsch). **Postharvest Biol. Technol.**, 33: 293–308, 2004.
- VALERO, D.; MARTÍNEZ-ROMERO, D.; SERRANO, M. The role of polyamines in the improvement of shelf life of fruit. **Trends Food Sci. Technol.**, v. 13, p. 228–234, 2002a.
- VALERO, D.; PEREZ-VICENTE, A.; MARTINEZ-ROMERO, D.; CASTILLO, S.; GUILLEN, F.; SERRANO, M. Plum storability improved after calcium and heat postharvest treatments: role of polyamines. **J. Food Sci.**, 67: 2571–2575, 2002b.
- WALDEN, R.; CORDEIRO, A.; TIBURCIO, A. F. Polyamines: small molecules triggering pathways in plant growth and development. **Plant Physiol.**, 113: 1009–1013, 1997.
- WALLACE, H. M.; NIIRANEN, K. Polyamine analogues—an update. **Amino Acids**, 33: 261–265, 2007.
- WANG, S. Y.; ADAMS, D. O.; LIEBERMAN, M. Recycling of 5\_-methylthioadenosine-ribose carbon atoms into methionine in tomato tissue in relation to ethylene production. **Plant Physiol.**, 70: 117–121, 1982.
- WANG, S. Y.; FAUST, M. Ascorbic acid oxidase activity in apple buds: relation to thidiazuron-induced lateral budbreak. **Hort Science**, 27: 1102–1105, 1992.
- YANG, S. F.; HOFFMAN, N. E. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. **Annu. Rev. Plant Physiol.**, 35: 155–189, 1984.