

V. 8, n. 2, p. 24-31, abr – jun , 2012

UFCG - Universidade Federal de Campina Grande, Centro de Saúde e Tecnologia Rural – CSTR. Campus de Patos – PB. 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>

Wallace E. de S. Freitas¹;
Paula L. de O. Fernandes²;
Grazianny A. Leite²;
Jarina I. A. Dantas¹;
Cibele A. Pontes¹;
Cristhyan A. C. de Carvalho²;

*Autor para correspondência

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

¹Mestrando (a) em Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Bolsista Capes/Embrapa. Mossoró – RN. Email: wallacedelky@hotmail.com; jarinaidalia_@hotmail.com; belepontes@yahoo.com.br

² Dotoranda (o) em Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Bolsista Capes/Embrapa. Mossoró – RN. Email: graziannyandrade@yahoo.com.br; cristhyanac@hotmail.com; paula_lidi@yahoo.com.br



AGROPECUÁRIA CIENTÍFICA NO SEMIÁRIDO –

ISSN 1808-6845

Revisão

Ação das Proteínas de Choque Térmico em frutos

RESUMO

Proteínas de choque térmico é o nome genérico dado a um grupo de proteínas altamente conservadas que aumenta rapidamente sua concentração em resposta a exposição das células a estresses ambientais, as mesma pertencem a classe das chaperonas que são definidas como proteínas celulares que mediam o enovelamento correto de outras proteínas e também podem exercer a função de se associarem com macromoléculas, evitando de uma associação com proteínas ainda não corretamente enoveladas. Além disso, mesmo em relação às proteínas induzidas por choque térmico (HSPs) existem diferenças entre os grupos sintetizados durante distintos tratamentos.

Palavras-chave: chaperonas, estresse, conformação de proteínas

Action of Heat Shock Proteins in fruits

ABSTRACT

Heat shock proteins is the generic name given to a group of highly conserved proteins that its concentration increases rapidly in response to exposure of cells to environmental stresses, belong to the same class of chaperones are defined as cellular proteins that mediate the correct folding of and other proteins can also exercise the function of associating with macromolecules, avoiding an association with proteins not yet properly reeled. Furthermore, even for the proteins induced by heat shock (HSPs) are no differences between the groups synthesized during different treatments.

Keywords: chaperones, stress, protein conformation

INTRODUÇÃO

Proteínas de choque térmico é o nome genérico dado a um grupo de proteínas altamente conservadas que aumenta rapidamente sua concentração em resposta a exposição das células a estresses ambientais (Latchman, 1999). Essa resposta ocorre desde bactérias até seres humanos, e foi primeiramente observada em glândulas

salivares de *Drosophila* sp em resposta ao choque de calor (Tissières et al., 1974). Desde então, as HSPs têm sido estudadas intensamente, devido ao provável papel homeostático desempenhado por essas proteínas. Apesar de não se conhecer muito sobre a função precisa das HSPs, uma série de evidências sugere que essas proteínas desempenham um importante papel na proteção a estresses celulares, auxiliando na recuperação da conformação de proteínas (Parsell et al., 1993, Martin et al., 1992, Weich et al., 1992). Em um organismo unicelular, a resposta de estresse confere tolerância a uma variedade de condições, incluindo hipertermia, hiperperoxia, e outras perturbações as quais alteram a síntese de proteínas (Ritossa, 1962, Ostberg et al., 2002). Esse fenômeno de tolerância é também extremamente importante em organismos multicelulares, resultando não somente na tolerância térmica, mas também na resistência a inúmeras condições de estresse físico (Moseley, 2000).

As proteínas chamadas heat shock (HSP) pertencem a classe das chaperonas que são definidas como proteínas celulares que mediam o enovelamento correto de outras proteínas. As chaperonas também podem exercer a função de se associarem com macromoléculas, evitando uma associação com proteínas ainda não corretamente enoveladas. As proteínas heat shock têm esta denominação porque são sintetizadas em grande quantidade quando a célula é submetida a altas temperaturas (> 42 C) e situações de estresse metabólico, quando a maioria das proteínas celulares são desnaturadas. As HSPs são divididas em famílias de acordo com seu tamanho e sua seqüência de aminoácidos. As proteínas small heat shock (smHSPs) pertencem a um grupo estruturalmente divergente dentro da superfamília das chaperonas, com peso molecular variando de 12 a 43kDa (Narberhaus, 2002; Crack et al., 2002; De Jong & Caspers, 1998).

Com base no exposto, o objetivo da presente revisão foi apresentar como as proteínas de choque térmico são originadas, como elas atuam e seus benefícios para o prolongamento da vida útil de frutos.

PROTEÍNAS DE CHOQUE TÉRMICO (HSPs)

FUNÇÕES

A função de uma proteína é determinada pela sua estrutura tridimensional. Quando o calor excessivo é aplicado a proteínas, as cadeias de aminoácidos que são dobradas em espirais, loops e folhas começam a perder as suas formas. Quando o interior dessas proteínas fica exposto, as proteínas podem aderir e formar bolhas. Isto pode torná-los disfuncional. Defeitos de proteína conformacionais são responsáveis por uma série de patologias, que vão desde a doença de Alzheimer e transformação oncogénica em seres humanos ao calor e susceptibilidade seca em plantas. Chaperonas proteger contra desnaturação. Proteínas de choque de calor se ligam a proteínas desnaturadas para evitar a agregação.

Algumas proteínas de choque térmico têm a capacidade de resgatar proteínas já agregados.

SÍNTESE

A resposta celular frente a estresses ambientais, como metais pesados, infecção por patógenos, altas ou baixas temperaturas, anaerobiose, estresse salino, deficiência hídrica, está intimamente relacionada com alterações no padrão de expressão gênica e síntese de proteínas específicas. Entretanto, não obstante o elevado grau de conservação da resposta há especificidade de síntese proteica de acordo com o tipo de estresse; por exemplo, determinadas proteínas sintetizadas durante estresse térmico não são induzidas por estresse oxidativo provocado por ozônio (EcKey-Kaltenback et al., 1997) ou estresse hídrico (Colmenero-Flores et al., 1997). Foi sugerido, portanto, que a indução destas proteínas ocorra através de uma resposta a mudanças específicas não sendo comum para todos os estresses (Vierling, 1991). Um grupo particular de proteínas denominado proteínas de choque térmico (Heat Shock Proteins-HSPs) tem merecido destaque, principalmente por constituírem uma resposta comum nos mais distintos organismos, sendo conservada ao longo de toda a escala evolutiva. Dessa maneira, esta resposta pode ser observada, desde arqueobactérias, eubactérias (Lindquist & Graig 1988), fungos, plantas, animais (Vierling 1991) inclusive seres humanos (Rizzo et al., 1998) onde podem estar relacionadas com a resposta do sistema inume.

Além disso, mesmo em relação às proteínas induzidas por choque térmico (HSPs) existem diferenças entre os grupos sintetizados durante distintos tratamentos. As HSPs de 100 kDa, assim como as proteínas de choque térmico de baixo peso molecular (Low Molecular Weight-LMW HSPs) normalmente não são detectadas na ausência de estresse térmico (Boston ET al., 1996, Waters, et al., 1996), ao passo que alguns componentes do grupo de 60, 70 e 90 kDa (HSPs de alto peso molecular) podem ser expressos de forma constitutiva, e têm sua síntese elevada durante o período de estresse. Por outro lado, Park et al., (1996) verificaram, em plântulas de arroz, que as HSPs 104 e mesmo HSPs de 90 kDa foram induzidas como consequência de estresse salino, hídrico, baixas temperaturas, e aplicação de ácido abscísico exógeno, não sendo detectadas em condições normais.

As vias metabólicas que são essenciais para a aquisição de tolerância a estresse hídrico levam, invariavelmente, à síntese de metabólicos osmoticamente ativos e proteínas específicas que atuam no controle do fluxo de água, na remoção de radicais livres e renaturação de proteínas (Bolnet & Jensen, 1996). Apesar de não ter sido ainda completamente elucidada a base molecular e fisiológica para tolerância a altas temperaturas, numerosas linhas de evidências apontam a síntese de HSPs como um componente importante na aquisição de termo-tolerância e termo-adaptação (Lin et al., 1984; Huss-LaRosa et al., 1987; Sivaramakrishnan et al., 1990). De acordo com

Ação das Proteínas de Choque Térmico em frutos

Parsell & Lindquist (1993), três observações fortalecem esta hipótese: (a) a indução de HSPs tem sido caracterizada como uma resposta extremamente rápida e intensa; (b) a indução de HSPs reflete uma condição de estresse para o organismo e ocorre a temperaturas variadas de acordo com o organismo; e (c) a síntese de HSPs está correlacionada com a indução de tolerância a extremos de temperatura numa ampla variedade de células e organismos. Desta forma, assim como na aquisição de tolerância ao estresse hídrico, a síntese de determinados metabólitos pode conferir capacidade de tolerância a altas temperaturas.

Quando uma planta sofre estresse térmico por elevação de temperatura, entre 5 a 10°C, desencadeia-se a produção de uma série de proteínas denominadas “proteínas de choque térmico”, em inglês heat shock proteins (HSPs). Estas proteínas variam seu tamanho de acordo com a temperatura. Classificam-se de acordo com o peso, 57 a 114kDa, como HSP60, HSP70, HSP90 e HSP100, sendo encontradas no citosol, mitocôndrias e cloroplastos. Apenas as smHSP de 15 a 30kDa estão presentes também no retículo endoplasmático. A função destas proteínas é atuar como chaperonas moleculares, efetuando a manutenção da estrutura espacial de outras proteínas que sofreram com a alteração da temperatura (TAIZ; ZEIGER, 2004). Com as funções proteicas preservadas, a planta pode suportar variações de temperatura sem sofrer danos fisiológicos, portanto a planta adquire a termotolerância ao frio ou calor.

De acordo com Lurie (1998), as células expostas a temperaturas elevadas por período curto são capazes de desenvolver tolerância térmica transitória, através da produção de proteínas chamadas de proteínas de choque térmico (Heat Shock Proteins - HSP). Aparentemente esse é o mecanismo de tolerância utilizado para reduzir os danos nos tratamentos em duas fases, nos quais um estresse térmico moderado induz a tolerância a um estresse mais severo aplicado na segunda fase.

As HSP não são induzidas apenas em condições de estresse. Há componentes desta classe de proteínas que são expressos constitutivamente (HSC 70), ou seja, em células não submetidas a condições de estresse. As formas induzíveis, quando surgem, se somam às constitutivas (MEYER E DA SILVA, 1999).

CLASSIFICAÇÃO

Hsp 70

As hsp70 (Figura 1) são proteínas menores, que se ligam em seqüências hidrofóbicas expostas e mantêm a cadeia peptídica desenovelada até que ela possa assumir a conformação tridimensional correta. Essa chaperona tem duas tarefas importantes: ajudar o enovelamento e impedir que várias proteínas malformadas, com seqüências hidrofóbicas expostas, formem agregados, que além de inúteis podem ser muito nocivos. Ela ajuda proteínas que estejam sendo sintetizadas em ribossomos livres no citoplasma ou proteínas que foram transferidas através do para o retículo endoplasmático. Nesse caso, entra em ação outro conjunto de chaperonas do grupo hsp70, que mora dentro do retículo; a mais conhecida delas é a BIP, que é considerada marcadora do retículo endoplasmático.

Nem sempre esse tipo de chaperona age em cadeias proteicas que estão sendo sintetizadas. Um bom exemplo é a transferência de proteínas que são feitas no citossol, lá fi cam prontas, mas devem funcionar na mitocôndria. Para entrar na mitocôndria, ela precisa ser desenovelada transportada e depois reenovelada dentro da mitocôndria. Certamente, as chaperonas ajudam a direcionar a cadeia para dentro da mitocôndria, o que equivale a tentar guardar um novelo de lã dentro de um armário fechado, passando-o pelo buraco da fechadura: quanto mais longa a proteína, mais complicado fi ca passar toda a sua extensão para dentro (CORRÊA, 2004).

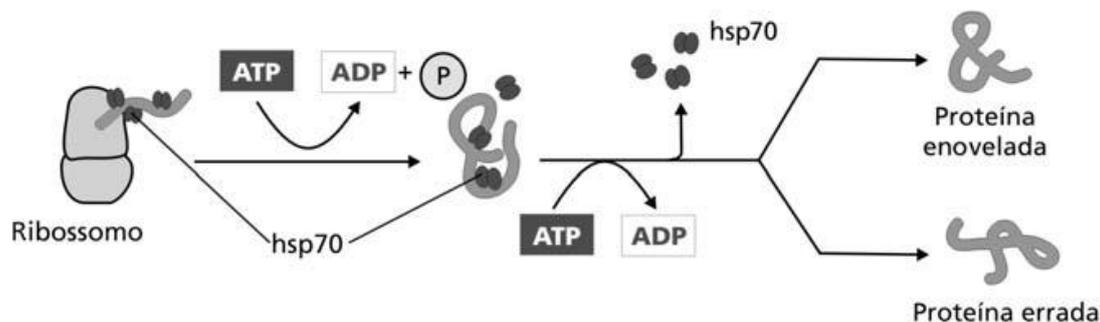


Figura 1: O modo de ação da chaperona hsp70: ela impede que a cadeia protéica enovele erradamente.

Hsp 60

As chaperonas do grupo hsp60 agem sempre sobre uma proteína já pronta que tenha um erro na

configuração terciária. O erro aparece sempre como uma seqüência de aminoácidos hidrofóbicos que ficam expostos e são reconhecidos pelas chaperonas (aliás, todas as chaperona reconhecem e se ligam a seqüências

hidrofóbicas de aminoácidos). Uma vez detectado o erro, as hsp60 se ligam à proteína, aprisionando-a dentro de uma reenclausura da própria chaperona, formando um ambiente separado do citossol, propício para que a energia do ATP, que a chaperona hidrolisou, consiga modificar o enovelamento da proteína. As chaperonas do grupo das hsp60 parecem um barrilzinho (Figura 2) (CORRÊA, 2004).

Hsp 90

Na família HSP90 uma proteína muito estudada é a HSP é a de 90 kDa que atua como um estabilizador da conformação de receptores de glicocorticóides, ligando-se a estes na ausência do hormônio para evitar que o receptor dobre-se para a sua conformação ativa (Bourne et al., 1994). As proteínas de choque térmico com 90kDa (Hsp90) são chaperonas moleculares abundantes e altamente conservadas que são essenciais para a viabilidade celular em eucariotos. As Hsp90 tem papel chave no dobramento, ativação de proteínas cliente, possivelmente envolvido em sinal de transdução tal como receptores de esteróides e uma variedade de proteínas quinases e no controle do ciclo celular (TOFT 1998; PEARL & PRODRUMOU 2000).

Hsp 100

O Hsp100 é um chaperona em forma de anel constituído por ATPases AAA+ (ATPases associated with various cellular activities). A actividade de desagregação de proteínas do Hsp100 está potencialmente relacionada com o desenrolamento que ocorre durante a translocação do polipéptido através do seu canal central (WEIBEZAHN et al., 2004)

As chaperonas Hsp100 são similares à sequência ClpA de *Escherichia coli*, as quais tem clara função

reguladora da protease ATP-dependente de Caseinolítica protease (Clp). As proteínas Hsp100/Clp são uma família com uma grande variedade de funções, tais como aumentam a tolerância a elevadas temperaturas, promover proteólise de substratos celulares específicos e regulam a transcrição. Alguns dados sugerem uma capacidade comum de desenovelar grandes estruturas proteicas e agregados, unificando as funções moleculares desta família (SCHIMMER et al., 1996).

PROTEÍNAS DE CHOQUE TÉRMICO EM FRUTOS

Edagi (2009) avaliando a eficiência de tratamentos térmicos no aumento do potencial de frigoconservação de nêspersas 'Fukuhara' e os efeitos desses tratamentos na qualidade e nas propriedades físico-químicas e bioquímicas desses frutos verificou que o aquecimento intermitente e o aquecimento a 37°C durante três horas diminuem o escurecimento interno de polpa; os tratamentos térmicos não são eficientes no controle do enrijecimento de polpa em nêspersas 'Fukuhara'; no entanto esses tratamentos podem aumentar o potencial de armazenamento de nêspersas sem alteração nas características físico-químicas das frutas.

Esses tipos de tratamentos estimulam os mecanismos de defesa, antes de os frutos serem submetidos ao frio, o que estabelece uma resistência cruzada, com as respostas decorrentes da exposição a temperaturas moderadas ou altas permanecendo atuantes durante a exposição a temperaturas mais baixas (Wang et al., 2003; Kluge et al., 2006). Os principais mecanismos de defesa envolvidos no estabelecimento de maior resistência de frutos tratados termicamente, incluem o estímulo à biossíntese de poliaminas (Mirdehghan et al., 2007) e o estímulo ao aumento da expressão de enzimas antioxidativas (Yahia et al., 2007) e de proteínas de choque térmico (Wang et al., 2004).

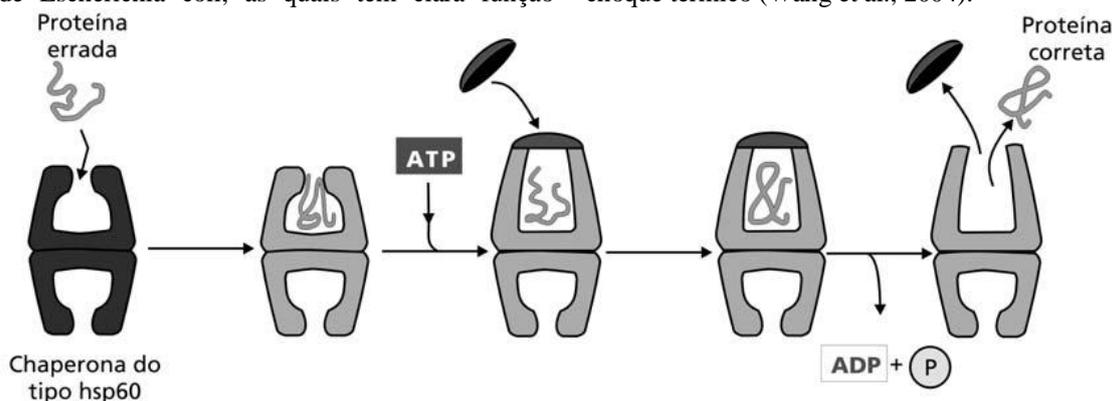


Figura 2: Modo de ação das chaperonas do grupo das hsp60.

Ritenour (2001) Caracterizou através do calor a expressão da proteína de choquetermico em Maças em condições de campo e laboratório, é constatado que as proteínas de choque térmico são pouco detectáveis em casaca de maçã de 'Fuji', 'Jonagold', 'Critério', 'Gala' e 'Delicious' maçãs [(*Malus sylvestris* (L.) Mill var.

domestica (Borkh.) Mansf.]; foi visto que, principalmente em plantas que crescem à sombra, o acúmulo dessas proteínas é bem menor quando comparados a maçãs expostas à luz solar direta. Também foi verificado que em Maças Galá onde sua maturação é considerada mais precoce as proteínas de choque foram desaparecendo

Ação das Proteínas de Choque Térmico em frutos

primeiro do que nas Maça 'Fuji' onde a acumulação das smHSP foi mais duradoura. Indicando assim que a maturidade pode desempenhar um papel importante na regulação e acumulação de smHSP. No laboratório foi feito tratamento termico em Maças 'Fuji', de de 40°C/4 h de calor,foi detectado a acumulação das proteínas após duas horas de calor e que durou por 48 horas quando os frutos foram submetidos ao armazenamento a 22°C; os frutos também foram submetidos ao tratamento de 45°C por 2, 4 e 6 horas de calor e a acumulação das smHSP foi detectada imediatamente após cada tratamento de calor submetido, sendo que este acumulo foi maior no tratamento após 4 horas de calor e esta acumulação perdurou por mais 48 horas a temperatura de armazenamento de 22°C. Desta forma foi visto que as maçãs podem responder rapidamente a alta tensão de temperatura, mesmo em estádios avançados de maturidade, por smHSPs síntese, o que provavelmente desempenham um papel importante na proteção de celulares processos bioquímicos durante esses períodos de estresse.

Sapitnitskaya (2006) submetendo os frutos aos tratamentos de calor e condicionamento pós-colheita, afim de ativar diferentes respostas moleculares e reduzir lesões em grapefrui refrigeradas, sob a combinação dos tratamentos de água quente (um enxaguamento a 62°C durante 20 s) e condicionamento (pré-armazenamento a 16°C por 7 d), verificou que o tratamento com água quente e de condicionamento, tiveram pouco efeito sobre a expressão do gene por si, mas sim tinha um o efeito do priming, o que permitiu a fruta ativar a sua respostas de defesa após a exposição subsequente ao refrigeração. Hibridizações blot de RNA de gel revelou o padrões de expressão de oito genes, incluindo HSP19-I, HSP19-II, dehydrin, proteína de stress universal (USP), EIN2, 1,3, 4-bD-glucanase, e superóxido dismutase (SOD), foram especificamente regulada pelo tratamento térmico, e quatro genes, incluindo o ácido gordo desaturase2 (FAD2) e da proteína de transferência de lípidos (LTP), foram especificamente regulado pelo tratamento de condicionamento. Além disso, quatro mais genes foram identificados, incluindo um factor de iniciação da tradução (SUI1), um chaperonina, e álcool desidrogenase (ADH), que eram vulgarmente regulamentada pelo calor e tratamentos de condicionamento. De acordo com estes dados, é sugerido que o armazenamento de pré-tratamentos térmicos e de condicionamento pode melhorar fruta refrigeração tolerância ativando molecular diferente mecanismos. O tratamento com água quente ativa principalmente a expressão de vários genes relacionados com o stress, enquanto o tratamento condicionado ativa principalmente o de enzimas de modificação de lípidos de membrana.

Sharira (2005) avaliando tomates transgênicos expressando constitutivamente HSP21 para estudar o papel da proteína sob condições de stress e durante a maturação dos frutos. Embora não encontramos qualquer efeito para o transgene no fotossistema II (PSII)

termotolerância, nossos resultados mostram que a proteína protege PSII desde a temperatura dependente do stress oxidativo. Além disso, foi encontrado evidência do papel da proteína em vermelhidão fruta e na conversão de cloroplastos para cromoplastos. Quando as plantas foram crescidas sob temperatura normal, os frutos transgênicos acumularam carotenóides mais cedo do que os controles. Além disso, quando os frutos verdes foram armazenados durante 2 semanas a 28°C e depois transferidos para a temperatura ambiente, a acumulação natural de carotenóides foi bloqueado. Foi visto em estudos anteriores, foi visto que o tratamento de pré-aquecimento induz a produção HSP21, permitido mudança de cor de fruta à temperatura ambiente, após um tratamento a frio. Neste trabalho o autor mostrar que frutos verdes transgênicos HSP21, que expressam as proteínas naturalmete não requerem tratamento de calor para manter a capacidade de acumular carotenóides após armazenamento refrigerado.

Este estudo demonstra que uma sHSP desempenha um papel importanate no desenvolvimento da planta, em condições normais de crescimento, em além do seu efeito protector em condições de stress. Além disso, observou-se evidências do papel da proteína em desenvolvimento do fruto, especificamente na acumulação de carotenóides durante o amadurecimento.

Sun et al., (2010) verificando a tolerância de bagas de uvas (*Vitis vinifera* cv. Jingxiu) ao armazenamento refrigeradas através da acumulação de proteínas de choque térmico por pré-tratamento por calor; através dos pré-tratados de 10 h em ar quente a 38 ° C (pré-tratamento de calor) e a 25 ° C (controle) e, em seguida, transferida para -2 ° C durante 0, 3, 6,12, 24, 48 e 72 h, respectivamente. Observou que em comparação com o controle (sem pré-tratamento de calor), permeabilidade da membrana e malondialdeído (MDA) foram reduzidas e as atividades da superóxido peroxidase, dismutase (SOD) e catalase aumentou nas bagas sob stress de frio; já o Pré-tratamento de calor pode ter protegido a ultra-estrutura das células do pericarpo contra injúria pelo frio subsequente. Em as bagas do tratamento controle, a ultraestrutura das células do pericarpo foram significativamente danificadas sob estresse por frio, com lamelas e estroma desordenados no cloroplasto ou plastos, tornando a membrana nuclear, e as paredes celulares mais flexíveis, a lamela média desorganizado ou ausente e uma membrana menos identificáveis nuclear. Após 72 h de estresse por frio, as organelas celulares já não podia ser identificadas. Estes resultados ofereceram evidências citológica que as bagas submetidas a uma tensão de calor suave pode adquirir tolerância ao subsequentes baixas temperaturas. O pré-tratamento térmico também induziu expressão de transcritos Hsp70. A utilização de pré-tratamentos de calor como uma técnica para a melhoria da qualidade pós-colheita dos frutos e hortaliças, têm se demonstrado, geralmente eficaz no controle de níveis microbianos ou decadência em citros (Porat et al., 2000a), bem como a redução da injúria pelo

frio em frutos de tomate (McDonald et al., 2000) e qualidade de armazenamento manutenção de strawberry (Vicente et al., 2002), pêssegos (Zhou et al., 2002) e peras (Abreu et al., 2003) durante o armazenamento refrigerado. Em Além disso, um número crescente de estudos têm mostrado a existência da cruz- adaptação em plantas: exposição de plantas a um estresse moderado não só induz a resistência a esse tipo de estresse severo, mas também pode melhorar a tolerância a estresses outros (Wang et al., 2003). Esta protecção cruzada tem sido demonstrado eficiente para os diferentes tipos de stress, como por exemplo, o pré-tratamento de calor em mangas refrigeradas pode induzir a resistência (Pesis et al., 1997), também em grapefruit (Porat et al., 2000b) e abacates (Woolf et al., 1995). Além disso, o stress térmico pode afetar a capacidade dos sistemas biológicos para sintetizar proteínas, resultando em maior ou menor síntese das proteínas presente e da síntese de uma newset de proteínas especiais chamado de "proteínas de choque térmico" (HSPs) (Brodl, 1989)

CONCLUSÃO

Diante do conteúdo exposto, conclui-se que as proteínas de choque térmico têm extrema importância no desenvolvimento da planta, em condições normais de crescimento, além do seu efeito protetor em condições de stress. Como também, há evidências do papel dessas proteínas no desenvolvimento de frutos, e também na vida útil pós-colheita dos frutos.

REFERÊNCIAS

- Abreu, M., BeiraodaCosta, S., Goncalves, E.M., BeiraodaCosta, M.L., MoldaoMartins, M., 2003. Use of mild heat pretreatments for quality retention of freshcut 'Rocha' pear. **Postharvest Biol. Technol.** 30, 153–160.
- Adhern, Mathews, VanHold. Edição Bioquímica Terceira. **Nova York: Addison Wesley Longman, Inc.**, 2000.
- Antigenetics, LLC. 20 de outubro de 2000. http://www.antigenetics.com/tech/f_why.html
Define a importância das proteínas de choque térmico
- .BOSTON. R. S., VIITANEN, V.P. & VIERLING. E. Molecular chaperones and proteins foldins in plants. **Plant Molecular Biology**, v.32, p. 191-222, 1996.
- BOLNET, H. J. & JENSEN S. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. **Trends in Biotechnology**, vol.14, p89-97, 1996.
- Bourne, H. R. & Roberts, J. M. (1994) Receptores Farmacológicos e Farmacodinâmicos. In: KATZUNG, B.G. **Farmacologia Básica e Clínica**. Rio de Janeiro: Guanabara, p. 27-28.
- Zhang et al., (2005) investigaram a expressão de genes sHSP em relação ao choque de calor e aclimatização ao frio e a tolerância dos frutos de ameixa a refrigeração. O tratamento de choque térmico, por imersão da fruta em água a 55 °C quente durante 2 min e aclimatização ao frio por condicionamento a fruta em 8 °C durante 5 d, e em seguida o armazenamento a 2 °C, o autor constatou que o tratamento com choque térmico reduziu efetivamente conteúdo de malondialdeído (MDA) e aliviou o dano causado pelo frio, também foi verificou a acumulação de PsCII sHSP1 transcrições de mRNA nos frutos durante o posterior armazenamento a 2 °C foi notavelmente reforçada por choque térmico e tratamentos de aclimatização ao frio. Estes dados sugerem então que o choque térmico e os tratamentos de aclimatização ao frio induz a expressão de PsCII sHSP1, que podem assim estar envolvido com tolerância dos fruto causada por estes tratamentos.
- Brodl, M.R., 1989. Regulation of the synthesis of normal cellular proteins during heat shock. **Physiol. Plant** 75, 439–443.
- CORRÊA, L. Controle de qualidade da síntese protéica. **Biologia Celular I**. p. 77, São Paulo, 2004
- CRACK, J. A.; MANSOUR, M.; SUN, Y.; MACRAE, T. H. Functional analysis of a small heat shock/a-crystallin protein from *Artemia franciscana*. **Eur. J. Biochem.**, v. 269, p. 933-942, 2002.
- DE JONG, W. W.; CASPERS, G. J. Genealogy of acrycrystallinC small heat shock protein superfamily. **Int. J. Biol. Macromol.**, v. 22, p. 151-162, 1998.
- ECKEY-KALTENBACK, H.; KIERFER, E.; GROSSKOPF, E.; ERNST, D. & SANDERMANN, H. Differential transcript induction of parsley pathogenesis-related proteins and of small heat shock protein by ozone and heat stress. **Plant Molecular Biology**, vol 33, p343-350, 1997.
- EDAGI, F. K.; Ivan Sestari; Fabiana Fumi Sasaki; Susana Maria Cabral; Juliano Meneghini; Ricardo Alfredo Kluge. Aumento do potencial de armazenamento refrigerado de nêspers 'Fukuhara' com o uso de tratamento térmico. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.44, n.10, p.1270-1276, out. 2009
- HEUSS-LAROSA, K.; MAYER, R. R.; CHERRY, J. H. Synthesis of only two Heat Shock Proteins is required for thermoadaptation in cultures cowpea cells. **Plant Physiol**, v.85, p.4-7, 1987.
- Landry. Choque térmico e chaperones moleculares. 01 de setembro de 1998. Tulane University. 15 de outubro de

Ação das Proteínas de Choque Térmico em frutos

2000. <http://www.tulane.edu/~bioquímica/med/hsp.htm> Define proteínas de choque térmico. Inclui funções e imagens de diferentes tipos de HSPs
- Latchman, D. S. (1999) Stress Proteins. Berlin: Springer. 442 pp.
- Liang, P. e TH MacRae. Chaperones iMolecular And The Cytoskeletoni. Journal of Cell Science. Volume 110 (13) (1997): 1431-1140. 5 de outubro de 2000. <http://www.biologists.com/JCS/110/13/jcs8125.html>. Livro sobre os diferentes tipos de HSPs, incluindo detalhes estruturais e funcionais. Também discute recente descoberta em proteínas de choque térmico.
- Lindquist, S. & Craig, E. A. The Heat Shock Proteins. Annu. Rev. Genetics, v.22, p.631-677, 1988.
- LIN, C-Y.; ROBERTS, J. K. & KEY, J. L. Acquisition os thermotolerance in soybean seedling, synthesis and accumulation of heat shock proteins and their cellular localization. **Plant Physiol**, v.74, p.152-160, 1984
- LURIE, S. Postharvest heat treatments of horticultural crops. **Horticultural Reviews**, v. 22, p. 91-121, 1998.
- Martin, J., Horwich, A. & Hartl, F. U. (1992) Prevention of protein denaturation under heat stress by the chaperone in hsp 60. **Science** 258: 995-58.
- McDonald, R.E., McCollum, T.G., Baldwin, E.A., 2000. Temperature of water heat treatments influences tomato fruit quality following low temperature storage. **Postharvest Biol. Technol.** 16, 147-155.
- Mosely, P. (2000) Stress proteins and the immune response. **Immunopharmacology** 48: 299-302
- NARBERHAUS, F. A-crystallin-type heat shock proteins: socializing minichaperones in the context of a multichaperone network. **Microb. Mol. Biol. Rev.**, v. 66, p. 64-96, 2002.
- Ostberg, J. R., Kaplan, K. C. & Repasky, E. A. (2002) Induction of stress proteins in a panel of mouse tissues by fever-range whole body hyperthermia. **Int. J. Hyperthermia** 18: 552-562.
- PARK, S-Y.; SHIVAJI, R.; KRANS, J.V. & LUTHE, D. S. Heat-shock response in heat-tolerance and nontolerant variants os agrostis palustris Huds. **Plant Physiol**, v. 111, p.515-524, 1996.
- PARSELL, D. A. & LINDQUIST, S. The funtion of Heat-shock Proteins in stress tolerance: Degradation and reactivation of damaged proteins. **Ann. Rev. Genetics**, v.27, p.437-496, 1993.
- PEARL, Laurence H.; PRODROMOU, Chrisostomos. Structure and in vivo function of hsp90. **Cur. Opin. Struct. Biol.**, v. 10, pp. 46-51, 2000.
- Pesis, E., Faure, M., Arie, R.M., 1997. Induction of chilling tolerance in mango by temperature conditioning, heat, low O2 and ethanol vapours. **Acta Hort.** 455, 629-634.
- Porat, R., Daus, A., Cohen, B., Fallik, E., Droby, S., 2000a. Reduction in postharvest decay in organic citrus fruit by a short hot water brushing treatment. **Postharvest Biol. Technol.** 18, 151-157.
- RITENOUR, M. A.;1 Sunita Kochhar, and Larry E. Schrader. Characterization of Heat Shock Protein Expression in Apple Peel under Field and Laboratory Conditions. **J. AMER. SOC. HORT. SCI.** 126(5):564-570. 2001.
- Ritossa, F. (1962) A new puffing pattern induced by heat shock and DNP in Drosophila. **Experientia** 18: 571-573.
- RIZZO, M.; ALEVY, Y.G.; SUNDARESAN, S.; LYNCH, J.; TRULOCK, E.P. COOPER, J.D.; PATTERSON. G.A. & MOHANALUMAR, T. Increased expression of HDJ-2 (heat shock protein 40) and heat shock portein 70 in biopsy specimens of transplanted human lungs. **Jounal Heart Lung Transplant** , 17:3, p341-349.
- SAPITNITSKAYA, M.; MAUL, P.; MCCOLLUM, G. T.; GUY, C. L. Postharvest heat and conditioning treatments activate different molecular responses and reduce chilling injuries in grapefruit. **Journal of Experimental Botany**, Vol. 57, No. 12, pp. 2943-2953, 2006
- SCHIMMER, Eric C.; LINDQUIST, Susan; VIERLING, Elizabeth. An Arabidopsis Heat Shock Protein Complements a Thermotolerance Defect in Yeast. **Plant Cell**, v. 6, pp.1899-1909, 1994.
- SIVARAMAKRISHNAN, S.; PATELL, V. Z. & SOMAN, P. Heat Shock Proteins of Sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) and Pearl Millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.) Cultivars with Differing Heat Tolerance at Seedling Establishment Stage. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.41, p.249-245, 1990. TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3ed. Porto Alegre: Artmed, 2004, 719 p.
- SUN, J.; CHEN, J.; KUANG, J.; CHEN, W.; LU, W. Expression of sHSP genes as affected by heat shock and cold acclimation in relation to chilling tolerance in plum fruit. **Postharvest Biology and Technology** 55 (2010) 91-96
- TISSÉRES, A., Mitchell, H. K. & Tracy, U. M. (1974) Protein synthesis in salivary glands Of Drosophila

melanogaster: relation to chromosome puffs. **Journal of Molecular Biology** 84: 389-39.

TOFT, David O. Recent Advances in the study of hsp90 structure and mechanism of action. **TEM**, v. 9, n.6, pp. 238-243, 1998.

Vicente, A.R., Martinez, G.A., Civello, P.M., Chaves, A.R., 2002. Quality of heattreated strawberry fruit during refrigerated storage. **Postharvest Biol. Technol.** 25, 59–71.

Vierling, R. A. & Nguyen H. T. Heat Shock Protein Synthesis and Accumulation in Diploid Wheat. **Crop Science**, v.30. n.6, p.1337-1342, 1990.

Wang, W.X., Vinocur, B., Shoseyov, O., Altman, A., 2004. Role of heat shock Proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. **Trends Plant Sci.** 9, 245–251.

WATERS, E. R., LEE, G.J. & VIERLING, E. Evolution, structure and function of the small heat shock proteins in plants. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 47, p. 325-338, 1996.

WEIBEZAHN, J.; TESSARZ, P.; C. Schlieker, R. Zahn, Z. Maglica, S. Lee, H. Zentgraf, E. U. Weber-Ban, D. A. Dougan, F. T. Tsai, A. Mogk, B. Bukau, Cell 119 (2004) 653-665.

Weich, H., Buchner, J. Zimmermann, R. & Jakob, U. (1992) HSP 90 chaperones protein folding in vitro. **Nature** 358: 169-170.

Wolf, A.B., Watkins, C.B., Bowen, J.H., LayLee, M., 1995. Reducing external chilling injury in stored 'Hass' avocados with dry heat treatments. **J. Am. Soc. Hortic. Sci.** 120, 1050–1056.

ZHANG , J.; HUANG, W.; PAN, Q.; LIU, Y.. Improvement of chilling tolerance and accumulation of heat shock proteins in grape berries (*Vitis vinifera* cv. Jingxiu) by heat pretreatment. **Postharvest Biology and Technology** 38 (2005) 80–90

Zhou, T., Xu, S., Sun, D.W., Wang, Zh., 2002. Effects of heat treatment on postharvest quality of peaches. **J. Food Eng.** 54, 17–22.