



ANA PAULA RIZZATO

**PERFIL HORMONAL DE DIFERENTES
VARIEDADES DE CANA-DE-AÇÚCAR**

LAVRAS – MG

2015

ANA PAULA RIZZATO

**PERFIL HORMONAL DE DIFERENTES VARIEDADES DE CANA-DE-
AÇÚCAR**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas – Curso Mestrado Profissional, para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora

Dra. Giovana Augusta Torres

LAVRAS – MG

2015

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Rizzato, Ana Paula.

Perfil hormonal de diferentes variedades de cana-de-açúcar /
Ana Paula Rizzato. – Lavras : UFLA, 2015.

58 p. : il.

Dissertação (mestrado profissional)–Universidade Federal de
Lavras, 2015.

Orientador(a): Giovana Augusta Torres.

Bibliografia.

1. Cana-de-açúcar. 2. Hormônio. 3. Maturação. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

ANA PAULA RIZZATO

**PERFIL HORMONAL DE DIFERENTES VARIEDADES DE CANA-DE-
AÇÚCAR**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas – Curso Mestrado Profissional, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 24 de fevereiro de 2015.

Dra. Silvia Balbão Filippi de Oliveira MONSANTO

Dr. José Airton Rodrigues Nunes UFLA

Dra. Giovana Augusta Torres
Orientadora

LAVRAS – MG

2015

A Deus, por me confortar em todos os momentos, sendo eles bons ou ruins.

*A meus pais, Naide e Valdir, que de alguma maneira mandavam suas energias
positivas para eu cumprir mais este objetivo.*

*Aos meus amigos, que me incentivavam a buscar sempre o melhor, mesmo tendo
que me distanciar, pois sabiam da importância deste projeto para mim.*

*À Malu, minha doce e linda cachorrinha, por estar sempre ao meu lado nas
horas de estudo.*

*Em especial, ao meu marido, Nauá W. de Pádua, pelo seu companheirismo, por
me apoiar, incentivar, ajudar, compreender e me amar. Tudo isso fez com que
eu finalizasse este sonho.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade concedida para a realização do mestrado.

À Monsanto do Brasil por ter permitido que eu realizasse um projeto de pesquisa para aplicação na empresa e por conceder esta oportunidade.

Aos professores do Departamento de Genética e Melhoramento de Plantas pelos ensinamentos concedidos e harmoniosa convivência.

À Professora Dra. Giovana Augusta Torres pela orientação, paciência, dedicação, mesmo a distância, seus ensinamentos foram muito relevantes para minha formação e o meu crescimento profissional.

À Dra. Silvia Balbao Filippi de Oliveira, pelo esforço de conseguir que a Monsanto me desse a oportunidade de realizar o mestrado e também por me orientar nas avaliações necessárias.

Ao Dr. Mauro Leite, melhorista da Monsanto, por me ajudar com seus ensinamentos em estatística e me ensinar mais sobre a cana-de-açúcar.

Aos amigos do Mestrado Profissional, especialmente, Viviane C. de Oliveira, Maria Stella Araújo e Maria Luiza Maes, pela amizade, apoio e muitas risadas.

Agradeço também a todos, que de alguma forma, contribuíram para que este projeto fosse realizado.

RESUMO

Os programas de melhoramento de cana-de-açúcar têm sido realizados com o objetivo de se obter variedades resistentes a doenças, com alto acúmulo de sacarose e adaptação a diversos ambientes. Na literatura existem poucos relatos sobre a influência de diferentes tipos e níveis de hormônio com características agronômicas na cultura da cana-de-açúcar. Assim, os objetivos deste trabalho foram comparar o perfil hormonal de três variedades de cana-de-açúcar e relacionar com velocidade de crescimento, maturação e susceptibilidade a doenças. Diferentes formas dentro dos grupos hormonais auxinas, citocininas, ácido abscísico, ácido jasmônico, giberelinas e ácido salicílico foram analisadas. Foi possível verificar relação entre velocidade de crescimento vegetativo e níveis de giberelina GA1 e ácido salicílico. Verificou-se que a auxina IAA-asp pode estar relacionada com susceptibilidade a doenças, enquanto o hormônio do grupo do ácido abscísico, ABAGE, pode estar relacionado com o período de maturação dos colmos de cana-de-açúcar. A partir dessas informações sobre o perfil hormonal da cana-de-açúcar, outras áreas como biologia molecular, cultura de tecidos e até mesmo o melhoramento de plantas poderão utilizá-las para futuros trabalhos como, por exemplo, a descoberta de marcadores químicos e moleculares que possam estar relacionados com caracteres agronômicos da cana-de-açúcar.

Palavras-chave: cana-de-açúcar, hormônios, fenótipos, maturação, susceptibilidade a doenças, velocidade de crescimento.

ABSTRACT

Sugarcane breeding programs have been conducted with the objective of obtaining varieties resistant to disease, with high accumulation of sucrose and adaptation to different environments. In literature, there are few reports concerning the influence of different types and levels of hormone with phenotypic characteristics in the sugarcane culture. Therefore, the objectives of this study were to compare the hormonal profile of three sugarcane varieties and relate them to growth rate, maturity and susceptibility to disease. We analyzed different forms within the auxins, cytokinins, abscisic acid, jasmonic acid, gibberellins and salicylic acid hormone groups. It was possible to verify the relation between vegetative growth rate and GA1gibberellin and salicylic acid levels. We observed that the IAA-asp auxin could be related to disease susceptibility, while ABAGE, of the abscisic acid hormone group, can be related to the maturation period of sugarcane stalks. With this information regarding sugarcane hormonal profile, other fields, such as molecular biology, tissue culture and even plant breeding, can use them for future works, such as for the discovery of chemical and molecular markers, which may be related to sugarcane agronomic traits.

Keywords: sugarcane, hormones, phenotype, maturation, disease susceptibility, growth rate.

LISTA DE ABREVIATURAS

ZeatinaG	t-zeatina-9-Glucosídeo
ZeatinaR	t-zeatinaribosídeo
DHZ	Dihidrozeatina
DHZR	DihidrozeatinaRibosídeo
iP	Isopenteniladenina
iPR	Isopentenil adenosina
IAA	Indol-3-acético-ácido
IAA-Asp	Indol-3-acetil aspartato
IAA-Ile	N-(3-Indoliacetil)-L-Isoleucina
IAA-Me	Indol-3-acético ácido metil Ester
IAA-Val	Indol-3-acetil valina
ABA	Ácido Abscísico
PA	Ácido Faseico
DPA	Ácido dihidrofaseico
ABAGE	Ácido abscísico glicose Ester
OHABA	7-hidroxi ácido abscísico
GA1	Ácido Giberélico 1
GA8	Ácido Giberélico 8
GA20	Ácido Giberélico 20
GA53	Ácido Giberélico 53
JÁ	Ácido Jasmônico
MeJA	Metil Jasmonato
SA	Ácido Salicílico

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1	Aspectos do melhoramento de cana-de-açúcar	14
2.2	Aspectos fisiológicos da cana-de-açúcar	15
2.3	As doenças na cultura da cana-de-açúcar	17
2.4	Hormônios	18
2.4.1	Auxinas	19
2.4.2	Citocininas	22
2.4.3	Ácido abscísico	24
2.4.4	Giberelinas	26
2.4.5	Ácido jasmônico	28
2.4.6	Ácido salicílico	29
3	MATERIAL E MÉTODOS	32
3.1	Material genético	32
3.2	Condução do experimento	33
3.3	Análise do perfil hormonal	34
3.4	Análises estatísticas	36
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	37
5	CONCLUSÕES	48
	REFERÊNCIAS	49

1 INTRODUÇÃO

O rendimento econômico da cana-de-açúcar é dado pela produção de sacarose (o componente mais valioso). A fase fisiológica da cana-de-açúcar que proporciona um retorno econômico devido ao acúmulo de sacarose nos colmos é a maturação. O processamento industrial da cana também pode ser dirigido visando-se à produção de álcool, que é utilizado como combustível e a partir daí, empregado em toda a indústria álcool-química. A cultura da cana-de-açúcar ocupa no Brasil uma área de aproximadamente 5 milhões de hectares, com produção em torno de 340 milhões de toneladas de colmos na safra 2001/2002. Os principais produtos gerados são o açúcar – cerca de 300 milhões de sacas – e o álcool – cerca de 11 bilhões de litros/ano. Dentre as principais regiões produtoras do país se destacam o Centro Sul, com 3,5 milhões de ha cultivados, e o estado de São Paulo é o responsável por 2,5 milhões de ha, nos quais a produtividade média é de 70 t/ha, e a região Nordeste, que cultiva cerca de 1 a 1,5 milhão de ha e possui a produtividade média de 55 t/ha (TOPPA et al., 2010).

As variedades de cana-de-açúcar cultivadas são espécies de híbridos interespecíficos do gênero *Saccharum* L. Este gênero é caracterizado por um alto nível de ploidia e aneuploidia e é composto por oito espécies: *Saccharum officinarum*, *Saccharum barberi*, *Saccharum sinense*, *Saccharum spontaneum*, *Saccharum edule*, *Saccharum miscanthus*, *Saccharum erianthus* e *Saccharum robustum* (BLACKBURN, 1984; D'HONT et al., 1998). As espécies *S. barberi* e *S. sinense* são espécies cultivadas desde a pré-história na Índia e na China. Acredita-se que a espécie *S. barberi* seja um produto de introgressão entre *S. officinarum* e *S. erianthus*, enquanto *S. sinense* seria produto da introgressão entre *S. officinarum* e *S. miscanthus*. *Saccharum robustum* é considerada um passo intermediário no processo evolutivo iniciado com o cruzamento entre *S.*

officinarum e *Saccharum spontaneum*. A espécie *Saccharum edule* é muito parecida com *S. robustum*, exceto pelo formato de sua inflorescência (DANIELS; ROACH, 1987; D'HONT et al., 1996). As variedades comerciais de cana-de-açúcar modernas são híbridos interespecíficos entre *S. officinarum* e *S. spontaneum*, sendo a primeira eficiente no acúmulo de sacarose e a segunda resistente a doenças e estresses abióticos (BLACKBURN, 1984; D'HONT et al., 1998). Acredita-se que as canas comerciais, produzidas pelas empresas de melhoramento, tenham em sua composição 80% de *Saccharum officinarum* e 20% de *Saccharum spontaneum* (BULL; GLASZIOU, 1979; D'HONT et al., 1996).

A cana-de-açúcar é uma gramínea semiperene (COOPERATIVA DOS PRODUTORES DE CANA, AÇÚCAR E ÁLCOOL DO ESTADO DE SÃO PAULO - COPERSUCAR, 1998), que perfilha de maneira abundante na fase inicial do desenvolvimento (RODRIGUES, 1995). Possui capacidade única de acumular grandes quantidades de sacarose em seus colmos, devido à organização diferenciada de seus tecidos (ALEXANDER, 1985). Os entrenós possuem estruturas celulares especializadas para transferência e armazenagem da sacarose. Para isso ocorrer em cada entrenó há uma folha em forma de lâmina anexada pela bainha. A bainha possui um conjunto de células com alta eficiência na captura de carbono (MOORE; BOTHA, 2014). A análise da anatomia das folhas e dos colmos de uma cultivar mais produtiva revelou que o espaço apoplástico no parênquima dos entrenós possui um grande volume, que pode estar relacionado com a capacidade de transportar e armazenar sacarose (TEJERA; RODES; ORTEGA, 2007).

Nos programas de melhoramento, características agrônômicas importantes como o crescimento vegetativo, teor de sacarose e resistência a doenças têm sido aprimoradas em cana-de-açúcar. Os cruzamentos realizados no melhoramento desta cultura visam ao uso de variedades com tolerância aos

estresses abióticos, com maior resistência a doenças, com alto acúmulo de sacarose nos colmos, visando obter variedades mais produtivas e importantes para a economia (MOORE; BOTHA, 2014). A determinação destes caracteres agrônômicos é dada pela variação genética explorada nos cruzamentos, pela influência do ambiente e também pela ação dos hormônios vegetais (DAVIES, 2010).

Os hormônios vegetais estão presentes em baixas concentrações e têm relevante papel em diversos processos fisiológicos e na determinação de fenótipos das plantas. Eles regulam todo o desenvolvimento das plantas a partir da fertilização que leva à formação do indivíduo, influenciando processos como divisão e diferenciação celular, embriogênese, desenvolvimento de brotos e raízes, florescimento, formação de gametas, desenvolvimento da semente, germinação, percepção e resposta aos sinais do ambiente (DAVIES, 2010).

As auxinas estão envolvidas em praticamente todos os aspectos do crescimento e desenvolvimento da planta, sendo considerada a principal controladora do formato da planta (MOORE; BOTHA, 2014). O ácido jasmônico e o ácido salicílico participam do sistema de proteção das plantas contra o ataque de insetos e infecção de patógenos como fungos e bactérias. O ácido abscísico pode estar relacionado com o período de maturação da cana-de-açúcar, em que ocorre o acúmulo de sacarose, pois sua função é controlar a abertura e o fechamento dos estômatos em condições de estresse (MOORE; BOTHA, 2014). As giberelinas estão relacionadas com o crescimento do caule da cana-de-açúcar (MOORE, 1980; MOORE; BUREN, 1978). As citocininas são hormônios com a função de realizar o alongamento das células e também a expansão das folhas e cotilédones. Esses hormônios podem ainda interagir de forma complexa como resposta fisiológica a diferentes condições ambientais, como por exemplo, ao ataque de patógenos e/ou insetos (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Visando entender que as variedades diferentes de cana-de-açúcar podem apresentar concentrações hormonais diferentes e que podem ter alguma relação com os caracteres agrônômicos, os objetivos deste trabalho foram verificar se existe diferença entre as concentrações de hormônios vegetais em três diferentes variedades não parentais de cana-de-açúcar e relacionar caracteres como velocidade de crescimento, maturação e susceptibilidade a doenças com os hormônios analisados.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Aspectos do melhoramento de cana-de-açúcar

As variedades de cana-de-açúcar cultivadas são espécies de híbridos interespecíficos do gênero *Saccharum*. Este gênero é caracterizado por um alto nível de ploidia e aneuploidia e é composto por oito espécies: *S. officinarum*, *S. barberi*, *S. sinense*, *S. spontaneum*, *S. edule*, *S. miscanthus*, *S. erianthus* e *S. robustum* (BLACKBURN, 1984; D'HONT et al., 1998).

A espécie *S. officinarum* é originária do Pacífico Sul, provavelmente da Nova Guiné e é chamada de cana “nobre” devido ao alto teor de sacarose em seus colmos. As demais espécies têm seu centro de origem distribuído pela África, Índia e China (BLACKBURN, 1984). Já a espécie *S. spontaneum* é pequena, altamente polimórfica, resistente a doenças, tem alta quantidade de fibra, tolerante à seca e é bem vigorosa (D'HONT et al., 1996; SCREENIVASAN; AHLIOVALIA; HEINZ, 1987).

S. barberie e *S. sinense* são espécies selvagens de cana-de-açúcar cultivadas desde a pré-história na Índia e na China. Acredita-se que a espécie *S. barberi* seja um produto de introgressão entre *S. officinarum* x *S. Erianthus*, enquanto *S. sinense* seria produto da introgressão entre *S. officinarum* e *S. Miscanthus*. *S. robustum* também é selvagem e acredita-se ter sido um passo intermediário no processo evolutivo do cruzamento entre *S. officinarum* e *S. spontaneum*. A espécie *S. edule* é muito parecida com a *S. robustum* exceto pelo formato de sua inflorescência. Estas espécies e todos os cruzamentos realizados entre elas geraram as variedades modernas (DANIELS; ROACH, 1987; D'HONT et al., 1996). As cultivares de cana-de-açúcar que são utilizadas atualmente são híbridos interespecíficos de 6ª a 10ª geração, que têm em sua composição aproximadamente 80% de *S. officinarum* e o restante de *S.*

spontaneum. No melhoramento trabalha-se com estes híbridos interespecíficos com o intuito de ter plantas resistentes a doenças, vigorosas, adaptáveis a diferentes ambientes, com tolerância ao estresse hídrico e o alto acúmulo de sacarose (BULL; GLASZIOU, 1979, D'HONT et al., 1996).

2.2 Aspectos fisiológicos da cana-de-açúcar

A cana-de-açúcar é uma gramínea semiperene (COPERSUCAR, 1998), que perfilha de maneira abundante na fase inicial do desenvolvimento. Quando se estabelece como cultura, o auto-sombreamento induz à inibição do perfilhamento e aceleração do colmo principal. O crescimento em altura continua até a ocorrência de alguma limitação no suprimento de água, baixas temperaturas ou ainda devido ao florescimento (RODRIGUES, 1995). É uma monocotiledônea que possui capacidade única de acumular grandes quantidades de sacarose em seus colmos.

As características dos cultivares influenciam a eficiência fotossintética da cana, além das variações climáticas que prevalecem durante o desenvolvimento da cultura. A fotossíntese é correlacionada negativamente com a largura das folhas e positivamente com a sua espessura. A posição e a idade das folhas influenciam a capacidade fotossintética (MOORE; BOTHA, 2014).

A cultura de cana-de-açúcar possui uma capacidade especializada de sintetizar e transportar altos teores de sacaroses. Esta habilidade está intimamente ligada às características anatômicas dos colmos e folhas. Desde os primeiros relatos do cultivo de cana-de-açúcar, o colmo é reconhecido como o tecido de armazenamento (ALEXANDER, 1985). Os entrenós possuem estruturas celulares especializados para transferência e armazenagem da sacarose. Para isso ocorrer em cada entrenó há uma folha em forma de lâmina anexada pela bainha. A bainha possui um conjunto de células com alta eficiência

na captura de carbono (MOORE; BOTHA, 2014). A análise da anatomia das folhas e dos colmos de uma cultivar mais produtiva revelou que o espaço apoplástico no parênquima dos entrenós possui um grande volume, que pode estar relacionado com a capacidade de transportar e armazenar sacarose (TEJERA et al., 2007).

O ciclo de uma planta de cana-de-açúcar está dividido em: germinação, desenvolvimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo. Na germinação é estabelecido o plano básico do corpo da planta, ou seja, os meristemas da parte aérea e da raiz a partir da gema. O desenvolvimento vegetativo começa com a germinação das gemas até o estabelecimento dos meristemas vegetativos. Esse crescimento vegetativo pode continuar por meses até a planta sofrer uma transição para o desenvolvimento reprodutivo, resultando na produção de um novo zigoto para iniciar o ciclo novamente. Em algum momento, ocorrerá a senescência, ou seja, a planta adulta morre (BONNETT; SALTER; BERDING, 2005).

Na agricultura, a cana-de-açúcar é propagada vegetativamente e a germinação se refere ao início do crescimento das gemas. O plantio pode ser feito com gemas individuais ou com o colmo inteiro. Elas germinam rapidamente em solos mais quentes (35°C) e um pouco mais lentamente em solos frios (18°C). Como sua origem é em locais de clima úmido, é importante contar com a irrigação na fase inicial do desenvolvimento (BULL, 2000; HAM; MCGUIRE; KINGSTON, 2000; WILLCOX; GARSIDE; BRAUNACK, 2000).

Durante as fases iniciais de germinação, na região onde se encontram os nós, se inicia a emissão de raízes que não estão ligadas ao broto. Estas raízes são importantes para manter a umidade dos colmos até a primeira raiz da gema surgir. Em seguida, surgem os brotos em cada gema. Enquanto os brotos e as raízes se desenvolvem, novas gemas se desenvolvem abaixo do solo para dar origem a brotos secundários e terciários (BULL, 2000).

Após brotos e raízes se estabelecerem, inicia-se a fase de crescimento, ou seja, o alongamento do colmo. Este crescimento acontece até o momento de alguns entrenós estarem prontos para serem carregados de sacarose. O acúmulo de sacarose ocorre na maturação dos colmos da cana-de-açúcar. A planta diminui seu crescimento e este processo ocorre nas épocas de pouca chuva e baixa temperatura. Enquanto a folha verde está ligada ao entrenó, a parede celular das células do colmo se alongam e a sacarose é acumulada nas células do parênquima. O ciclo do entrenó finaliza quando a folha se desprende. Após alguns dias do corte surgem novas plantas a partir das soqueiras. Elas crescem muito mais rápido do que a planta original, pois o sistema de raízes formado inicialmente já se encontra no solo. Estas plantas podem ser cortadas após um ano, ou dependendo do ciclo da variedade plantada (BULL, 2000).

2.3 As doenças na cultura da cana-de-açúcar

As doenças mais importantes são mitigadas com o uso de variedades resistentes. Porém, o fato de o controle estar embutido nas características agrônômicas da planta faz com que alguns produtores rurais desconheçam o valor da variedade. Entretanto, como a maioria das resistências a doenças nessa cultura é de caráter quantitativo e não qualitativo; ou seja, a resistência não é absoluta, mas gradual, muitas variedades em cultivo podem apresentar certo nível de suscetibilidade, dependendo da condição ambiental em que elas se encontram, a algumas doenças (EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA, 1994).

Nos programas de melhoramento, características importantes como a resistência a doenças têm sido aprimoradas em cana-de-açúcar. As doenças estão diretamente relacionadas à produtividade. O prévio conhecimento da reação às doenças dos genitores envolvidos em cruzamentos é condição essencial para que

se possa executar o programa de melhoramento. A caracterização da reação dos genitores visa promover uma prospecção de genes de resistência para depois tentar transmiti-los à progênie por meio de cruzamentos dirigidos (FERNANDES, 2006).

Os cruzamentos realizados possuem objetivos de ter variedades mais resistentes a doenças e com isso maior produtividade (MOORE; BOTHA, 2014). As doenças como ferrugem alaranjada (*Puccinia kuehni*), ferrugem marrom (*Puccinia melanocephala*) e carvão (*Ustilago scitaminea*) são causadas por fungos. Os fungos causadores da ferrugem atacam as folhas e o do carvão, o meristema apical (CRUZ; JERONIMO; PERDONÁ, 2014). A escaldadura (*Xanthomonas albilineans*) é uma bactéria que afeta o sistema vascular das plantas e as folhas apresentam os sintomas. O vírus do mosaico é o causador de manchas amareladas nas folhas e é transmitido através de pulgões contaminados pelo vírus (CROFT; MAGAREY; WHITTLE, 2000). Como mencionado, a maioria das doenças atacam as folhas, as quais estão diretamente relacionadas com o acúmulo de sacarose nos colmos, diminuindo assim a produtividade (MOORE; BOTHA, 2014).

2.4 Hormônios

O termo “hormônio de planta” refere-se a um grupo de substâncias orgânicas que ocorrem naturalmente nas plantas e que influencia processos fisiológicos em baixas concentrações. Os hormônios, diretamente ou indiretamente, regulam praticamente todos os processos das plantas, desde a formação dos gametas até a fertilização, divisão e diferenciação celular, embriogênese, desenvolvimento de brotos e raízes, florescimento, desenvolvimento da semente, germinação, percepção e resposta aos sinais do ambiente (DAVIES, 2010).

São descritos cinco diferentes tipos de hormônios, chamados de auxinas, giberelinas, citocininas, ácido abscísico e etileno. Segundo Moore e Botha (2014) hoje são reconhecidos outros hormônios de plantas que devem ser adicionados a essa lista como: os brassinosteróides, jasmonatos, ácido salicílico, os peptídeos hormonais e strigolactonas.

A influência dos hormônios depende de três fatores (DAVIES, 2010): primeiro, a quantidade que está presente no tecido, ou seja, o efeito de biossíntese, degradação, conjugação e translocação do hormônio; segundo a localização do hormônio, que seria o resultado da sua biossíntese, translocação e movimento; e em terceiro, a capacidade de resposta dos tecidos, que é influenciada principalmente pela presença de receptores e pela regulação da via de transdução de sinais.

É importante também reconhecer que a resposta de uma planta é uma combinação de sinais internos e externos (MOORE; BOTHA, 2014). Alguns estudos mostram que o efeito de um hormônio é dependente do nível de atividade de outros hormônios na planta, podendo ocorrer uma interação complexa entre eles (ROSS; WESTON; DAVIDSON, 2011). Estas interações ocorrem em resposta a estresses abióticos, ação de patógenos, insetos, regulando hormônios como ácido salicílico e ácido jasmônico, juntamente com a ação de hormônios como giberelinas, citocininas, auxinas e ácido abscísico (TAIZ; ZEIGER, 2009).

2.4.1 Auxinas

A auxina ou IAA (ácido-3-indol-acético) é um hormônio vegetal multifuncional. Ela está envolvida em praticamente todos os aspectos do crescimento e desenvolvimento da planta, sendo considerada a principal controladora do formato da planta (MOORE; BOTHA, 2014).

A auxina foi descoberta em 1880 por Charles Darwin que realizou uma série de experimentos observando o movimento de plantas de aveia ao cortar a ponta dos coleótilos ou cobrindo-os com tinta ou uma capa de cor opaca, impedindo assim que as plantas se voltassem para a luz. Ele chamou as auxinas, inicialmente, de “hormônio do crescimento” baseado na capacidade que as auxinas tinham de estimular o crescimento das plantas em resposta à luz (fototropismo) e à gravidade (gravitropismo). Cinquenta anos mais tarde Fritz identificou o IAA, chamando-o de regulador de crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A biossíntese da auxina ocorre em meristemas apicais e em tecidos jovens em divisão. Contudo, aplicação de inibidores do transporte de auxina bloqueia o acúmulo de IAA no meristema apical, sugerindo que a auxina apical é transportada para outras regiões, provavelmente para folhas jovens e para primórdios foliares em desenvolvimento (LJUNG; BHALERAO; ANDDBERG, 2001). Meristema apical de raiz são também locais para síntese de auxina (LJUNG; HULL; CELENZA, 2005).

Para a biossíntese do IAA existem dois tipos de caminhos: dependentes de triptofano e as independentes de triptofano. As rotas dependentes de triptofano são quatro, sendo três vegetais e uma bacteriana. As rotas vegetais são: rota da triptamina (TAN), rota do ácido-indol-3-pirúvico (AIP), rota do ácido-indol-3-acetonitrila (IAN). A rota bacteriana é a rota indol-3-acetamina (IAM). A rota predominante para as gramíneas é a rota IAN. As rotas independentes de triptofano são bem pouco compreendidas, mas sabe-se que é mais predominante em plantas com desenvolvimento de caule e raiz diferente da rota dependente de triptofano que é mais predominante em fases de crescimento e quando ocorre alguma injúria (ferimentos) na planta (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Trabalhos mostram que auxinas exógenas como o 2,4-ácido diclorofenoxiacético (2,4-D), que pode ser utilizado como um herbicida seletivo,

quando aplicadas em dicotiledôneas e gramíneas, foi observado ser mais letal para dicotiledôneas que para gramíneas. Esta seletividade pode ser devido à translocação restrita, à degradação rápida, à diferença da anatomia vascular ou à percepção alterada das auxinas (MCSTEEN, 2010).

Sabe-se que o transporte das auxinas durante a embriogênese pode desempenhar alguns papéis importantes dentre eles: estabelecer o número de cotilédones, padronização da vasculatura da folha, ou seja, paralela para gramíneas ou reticuladas em dicotiledôneas e o estabelecimento de raízes laterais ou adventícias como em gramíneas, em vez de raiz primária como em dicotiledôneas (MCSTEEN, 2010).

Apesar da diversidade morfológica entre monocotiledôneas e dicotiledôneas existe uma forte conservação evolutiva quando se fala em mecanismos moleculares, ou seja, os mecanismos responsáveis por controlar a biossíntese de auxinas, homeostase, transporte e a transdução de sinal (BAUMANN; SALTIEL, 2001; MUDAY; MURPHY, 2002; SIMPSON; WHITEHEAD; JAMES, 2001).

Existem também as auxinas conjugadas com aminoácidos (formas inativas) como, por exemplo, IAA-val (Indol-3-acetil valina), IAA-Ile (N-(3-Indolacetil)-L-Isoleucina), IAA-Me (Indol-3-acético ácido metil Ester) e IAA-Asp (indol-3-acetil aspartato). Elas são responsáveis em manter a homeostase das auxinas (KORASICK; ENDERS; STRADER, 2013). Estudos com IAA-Asp em *Arabidopsis thaliana*, mostrou que bactérias e fungos, patogênicos e simbioses, sequestram o hormônio IAA, acumulando-o na forma conjugada IAA-asp para promover o desenvolvimento de doenças, pela regulação da transcrição de genes de virulência (GONZÁLES-LAMOTHE et al., 2012; LUDWIG-MÜLLER, 2015). Outro trabalho com *Arabidopsis thaliana* mostrou que talvez as auxinas conjugadas com aminoácidos estejam relacionadas à diminuição do alongamento das raízes (LECLERE et al., 2002).

2.4.2 Citocininas

Desde 1913 as citocininas vêm sendo estudadas. Neste período não se sabia ao certo quais suas funções principais, porém Haberlandt (1913) identificou em batatas um sinal no sistema vascular que era necessário para induzir a divisão celular durante a cicatrização de feridas nas plantas. Nas décadas de 40 e 50 vários grupos independentes trabalhavam em busca do fator que causava a divisão celular. Um dos trabalhos que se destacaram na época foi de Van-Overbeek, Conklin e Blakeslee (1941), no qual foi identificada uma substância na água de coco que causava a divisão celular. Pesquisa com DNA de esperma de arenque autoclavado apresentava um forte efeito na promoção da divisão celular. A substância isolada nesta pesquisa foi a cinetina. Esta substância não ocorre naturalmente nas plantas. A zeatina foi a primeira citocinina natural de plantas identificada. Ela foi isolada do endosperma maduro de milho (LETHAM; MILLER, 1965). Em 1974 (LETHAM, 1974) identificou que a substância que continha na água de coco e causava a divisão celular era a zeatina. Como consequência dessas descobertas muitas citocininas, que ocorrem naturalmente e possuem estruturas semelhantes à cinetina, foram identificadas em diversas plantas. Foram identificadas desde citocininas livres até as conjugadas com um glicosídeo, nucleotídeo ou até mesmo um ribosídeo (MOORE; BOTHA, 2014).

As citocininas estão ligadas a diversos fatores no desenvolvimento da planta principalmente quando se fala de diferenciação celular. Elas participam de alguns processos nas plantas como a senescência foliar, mobilização de nutrientes, a dominância apical, formação dos meristemas apicais e caulinares, desenvolvimento floral, quebra de dormência de gemas e germinação de sementes. Quando regulada pela luz, as citocininas produzem a diferenciação dos cloroplastos, o desenvolvimento do metabolismo autotrófico e a expansão de

folhas e cotilédones (TAIZ; ZEIGER, 2009). Em gramíneas as citocininas promovem o perfilhamento; modificam a dominância apical promovendo a formação de gemas laterais e ramificações; agem sobre a expansão das folhas e dos cotilédones, no desenvolvimento do cloroplasto e modulam a atividade estomática (HÁ; VANKOVA; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2012). Ela controla também a divisão de tecidos maduros (TAIZ; ZEIGER, 2009).

As citocininas são divididas em ativas e inativas e possuem a função de garantir a homeostase da biossíntese. Os substratos ativos são a iP (Isopenteniladenina), zeatina e a dihidrozeatina (DHZ). Um trabalho realizado com tabaco mostrou que no início da fase vegetativa as formas ativas de citocininas são encontradas em abundância quando comparadas com a fase final do crescimento vegetativo (DEWITTE et al., 1999). As formas inativas, ou seja, o substrato conjugado com açúcares são: zeatinaG, zeatinaR, DHZR (dihidrozeatinaribosídeo) e iPR (isopenteniladenosina) (TAIZ; ZEIGER, 2009). Estudos com arroz perene e anual mostram que a concentração de zeatinaR em colmos não é significativa (ZHAO et al., 2012). Em meristema apical de tabaco as formas inativas citadas acima foram encontradas em baixa concentração no período de transição entre a fase vegetativa e reprodutiva (DEWITTE et al., 1999).

Como outros hormônios vegetais, as citocininas estão envolvidas no controle de uma variedade de processos de desenvolvimento (DAVIES, 2004; SPÍCHAL, 2012; TAIZ; ZEIGER, 2009; WERNER; SCHMÜLLING, 2009). No entanto, em cana-de-açúcar sabe-se pouco sobre o papel das citocininas no desenvolvimento vegetativo. As citocininas são abundantes em todos os órgãos que se dividem ativamente como folhas em desenvolvimento, estruturas reprodutivas e sementes germinando (DAVIES, 2004). Trabalhos realizados com solanáceas em que citocininas foram aplicadas exogenamente foram observados comportamentos, como aumento no número de folhas, referentes a

este hormônio. Verificou-se que as citocininas são essenciais para indução e a manutenção de células em proliferação de muitas espécies de plantas (BHOJWANI; RAZDAN, 1983).

2.4.3 Ácido abscísico

O ácido abscísico (ABA) é um hormônio sintetizado em quase todas as células das plantas que possuem cloroplasto e amiloplasto. Sua síntese é normalmente mantida em baixos níveis nas células vegetais que não estão passando por estresse. Porém, pode ser regulada de forma positiva em resposta a estímulos ambientais ou durante fases específicas do desenvolvimento. Pode também estar relacionado com a abscisão foliar ou com a senescência. Pode também ser um antagonista com auxina, citocininas, giberelinas, etileno e brassinosteróides podendo influenciar alguns aspectos no desenvolvimento da planta (MOORE; BOTHA, 2014). O ABA está envolvido com numerosos outros processos durante o ciclo da planta. Ele está relacionado com a regulação do crescimento, a abertura estomática, a maturação e a dormência de sementes (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Folhas maduras e bem hidratadas de cana podem conter vestígios de ABA, porém plantas submetidas à seca acumulam quantidades relativamente grandes de ABA nas folhas (MOST, 1971). Durante um estresse hídrico gradual, a síntese de ABA é regulada positivamente nas folhas imediatamente antes delas murcharem (MOORE; BOTHA, 2014). As diferentes partes da planta são capazes de regular a síntese de ABA dependendo do ambiente onde ela se encontra, podendo alterar o desenvolvimento e o crescimento.

O ácido faseico (PA) normalmente é inativado por uma oxidação do ABA. O hormônio DPA (ácido dihidroxifaseico) não apresenta atividade. Ele também é uma forma conjugada do ABA que sofre uma oxidação formando o

DPA. Sabe-se que a biossíntese de ABA é sensível a condições de estresse. Com isso o catabolismo de ABA em resposta às condições ambientais se faz necessário. PA e DPA aumentam quando o ABA produzido também é aumentado. Eles continuam aumentando mesmo quando os níveis de ABA atingem o platô (NAMBARA; MARION-POLL, 2005). Em plantas como *Phaseolus vulgaris*, *Xanthium strumarium* e *Arabidopsis thaliana* foi observado que após as plantas serem reidratadas, depois de passarem por condições de estresse hídrico, o nível de ABA diminuiu e houve um aumento concomitante do PA e DPA (HARRISON; WALTON, 1975; KUSHIRO et al., 2004; ZEEVAART, 1980).

O OHABA (7-hidroxi ácido abscísico) é uma forma intermediária instável que é rapidamente convertido em PA e DPA. Já o ABAGE (Ácido abscísico glicose Ester) é o hormônio ABA conjugado. Essa conjugação ocorre com uma glicose. Este tipo de metabólito acumula-se no vacúolo no decorrer do envelhecimento (BRAY; ZEEVAART, 1985; MARIN et al., 1996). Quando se analisa este hormônio em condições de estresse verifica-se que ele não se correlaciona com as mudanças nos níveis de ABA ativo, em contraste com as formas PA e DPA. Sugere-se que a conjugação do ABA é regulada pelos tecidos e condições em que as plantas se encontram (ZEEVAART, 1999). Outro conceito relacionado ao ABAGE é a ativação do mesmo em resposta a estímulos ambientais sendo este uma via importante para a rápida ativação e sinalização do ABA nas células vegetais. Este conceito é apoiado em um estudo feito com mutantes *Arabidopsis thaliana* deficientes para β -glucosidases que apresentaram níveis menores de ABA nas folhas e maior sensibilidade ao estresse abiótico (LEE; PIAO; KIM, 2006). O estresse abiótico tem um papel influenciador no acúmulo de ABA é conhecido também por influenciar na interação planta-patógeno (ADIE et al., 2007). Sabe-se que o ABA possui um papel influenciador

quanto à resistência a doenças, estando ele em níveis altos ou baixos dependendo da espécie estudada (MAUCH-MANI; MAUCH, 2005).

2.4.4 Giberelinas

De acordo com Moore e Botha (2014) e Taiz e Zeiger (2009) para o grupo das giberelinas têm-se formas ativas, inativas e precursores. A GA1 (ácido giberélico 1) é considerado a forma bioativa das giberelinas. O precursor e o pré-precursor para a GA1 são a GA20 (ácido giberélico 20) e a GA53 (ácido giberélico 53) respectivamente. A forma inativa, ou seja, que sofreu hidroxidação, é a GA8 (ácido giberélico 8). Estes hormônios estão normalmente relacionados com o crescimento do caule. As formas diferenciadas de hormônios servem para garantir a homeostase, ou seja, o balanço relativo entre síntese e inativação hormonal. Este processo acontece para prevenir o alongamento excessivo do caule. Parte da resposta da planta à GA bioativa é diminuir a biossíntese de GA estimulando o catabolismo.

Trabalhos realizados com mutantes de *Arabidopsis*, milho e trigo, com fenótipos anões, sugerem que as plantas anãs possuem um acúmulo de giberelinas ativas GA1, porém apresentam redução na resposta a estas giberelinas e isso, fez com que houvesse uma elevada biossíntese de giberelinas precursoras (GA53 e GA20) e um acúmulo de GA8 a forma inativa das giberelinas (HADDEN; KAMIYA, 1997; ROSS; MURFET; REID, 1997). Este dado sugere que plantas com crescimento mais lento, apesar de apresentarem elevada biossíntese de precursores e alta giberelina ativa GA1, podem apresentar maior quantidade de giberelinas inativas GA8. Outro trabalho realizado com ervilhas colocadas no escuro após receberem duas horas de luz mostrou uma redução nítida da giberelina ativa GA1, aumento da biossíntese de GA53 e GA20 e aumento considerável na giberelina inativa GA8, diminuindo assim, a

taxa de crescimento das plantas (ALI-ALI et al., 1999; GIL; GARCÍA-MARTÍNEZ, 1998).

O efeito mais acentuado das giberelinas é em relação à regulação do crescimento da parte aérea. O mecanismo por trás do crescimento do caule, que é induzido pelas giberelinas, não é totalmente compreendido, mas é em grande parte resultado da rápida divisão e do alongamento celular, como visto em arroz (MOORE; BOTHA, 2014).

As auxinas e as giberelinas estão relacionadas com o alongamento celular, mas os efeitos desses dois hormônios são mediados por diferentes mecanismos. As auxinas estimulam a expansão celular pela rápida secreção de íons H^+ agindo como um intermediário entre a auxina e a parede celular causando um afrouxamento das proteínas chamadas expansinas. Já as giberelinas agem no alongamento celular relaxando a parede celular através da ação de hidrolases, aumentando assim a extensibilidade da parede. A indução das giberelinas para o alongamento e crescimento da parede celular é uma fase bem mais demorada do que a indução por auxina. Isto sugere que, para ocorrer o alongamento celular, a giberelina é dependente da ação da auxina (YANG; DAVIES; REID, 1996). Esta afirmação é reforçada pelo fato de que as giberelinas nunca foram detectadas na completa ausência de auxinas. De fato, as auxinas promovem fortemente a síntese de giberelinas (ROSS; WESTON; DAVIDSON, 2011).

Um tópico extensamente pesquisado é com relação ao uso de giberelinas no campo como um regulador de desenvolvimento dos colmos em cana-de-açúcar. Estudos mostram que quando se aplica GA_3 exógena tem-se notável aumento do comprimento dos entrenós na cana-de-açúcar (MOORE, 1980; MOORE; BUREN, 1978). O efeito da GA_3 no alongamento e peso do colmo é dependente do meio ambiente, genótipo, quantidade e frequência de aplicação de giberelinas (MOORE, 1980).

2.4.5 Ácido jasmônico

O ácido jasmônico possui o papel biológico de dar proteção para as plantas e a regulação do crescimento e desenvolvimento das mesmas (HOWE, 2010). Ele controla o sistema de defesa da planta induzindo um inibidor de proteínases e de metabólicos secundários que impedem a alimentação dos insetos. Em excesso, ele inibe muito o crescimento da planta. Uma característica que pode ser observada em plantas de *Arabidopsis thaliana* mostrando que o ácido jasmônico está em ação é o acúmulo de antocianinas em raízes ou brotos atrofiados (HOWE, 2010). Outra característica é a expressão de genes relacionados à fotossíntese e à perda de clorofila da planta. Aplicação de ácido jasmônico nas folhas acelera a clorose e abscisão foliar (CREELMAN; MULLET, 1997; WASTERNACK; HAUSE, 2002).

Níveis endógenos de ácido jasmônico (JA) podem variar em ordem de magnitude dependendo do tecido da planta e também do impacto que pode ter sofrido do ambiente (WASTERNACK; HAUSE, 2002). Tecidos jovens em fase reprodutiva contêm, geralmente, níveis elevados de ácido jasmônico do que tecidos vegetativos mais velhos. Os tecidos reprodutivos jovens, como por exemplo, flores e frutos, acumulam muito ácido jasmônico. Ferimento nos tecidos vegetais, estresse abiótico ou biótico elevam drasticamente o nível de ácido jasmônico de maneira transitória (HOWE, 2010).

Pensamentos atuais sobre o ácido jasmônico e o ácido salicílico é que o ácido salicílico induz resistência contra patógenos biotróficos (que se alimentam de células vivas) e alguns insetos que se alimentam de floema. Já o JA induz resistência contra patógenos necrotróficos (que se alimentam de células mortas) e contra alguns insetos que se alimentam de floema e de insetos mastigadores (THALER; HUMPHREY; WHITEMAN, 2012). Alguns estudos mostram que o ácido jasmônico pode proteger efetivamente plântulas de trigo de danos

causados por estresse salino, por aumentar a atividade de enzimas antioxidantes e de compostos antioxidantes para extinguir espécies que são reativas ao oxigênio (QIU et al., 2014). Em sorgo e tomate existem evidências que o ácido jasmônico induz maiores níveis de componentes que dão resistência às plantas contra injúrias causadas por pragas ou insetos sugerindo um pré-tratamento com ácido jasmônico e ácido salicílico para proporcionar à planta maior oportunidade de defesa contra herbívoros (HUSSAIN; WAR; SHARMA, 2014).

2.4.6 Ácido salicílico

Trata-se de um composto fenólico, em que a síntese ocorre nos plastídios e seu transporte no floema. O maior papel do ácido salicílico como hormônio vegetal é basal e sistêmico dando às plantas resistência a doenças (MOORE; BOTHA, 2014).

Segundo alguns estudos, a ativação da biossíntese do hormônio ácido salicílico (SA) ocorre quando patógenos biotróficos e alguns insetos que se alimentam do floema atacam as plantas. Em milho a infestação pelo fungo *Fusarium* leva à ativação do ácido salicílico (DE LA TORRE-HERNANDEZ; RIVAS-SAN VICENTE; GREAVES-FERNANDEZ, 2010). A infestação de plantas de sorgo susceptível à espécie de pulgão *Schizaphis graminum* resultou em uma alta regulação à resposta para ácido salicílico e uma indução fraca a genes que regulam a síntese de ácido jasmônico (ZHU-SALZMAN; SALZMAN; AHN, 2004). Outro estudo com pulgão amarelo, *Sipha flava*, em cana-de-açúcar, o qual injeta uma toxina que leva à clorose foliar, mostra uma alta ativação e sinalização do ácido salicílico.

O ácido salicílico é acumulado nas células vegetais quando não ocorre estresse biótico e/ou abiótico. Durante este processo de acúmulo, os genes envolvidos com a síntese desse hormônio são expressos em níveis baixos.

Condições adversas tornam os genes ativos com alta expressão, onde ácido salicílico será produzido e o acumulado é consumido, devido à mobilidade deste hormônio aos locais afetados. Quando as condições voltam ao normal, novamente o ácido salicílico passa a ser acumulado (DEMPSEY; VLOT; WILDMURT, 2001).

Existem algumas sugestões das ações do ácido salicílico nas plantas, como por exemplo, a influência na germinação das sementes, crescimento da célula, respiração, fechamento dos estômatos, senescência, nodulação em leguminosas, produtividade de frutos (MOORE; BOTHA, 2014). Existem evidências de que os processos citados acima são influenciados pelo ácido salicílico e também, mantém a homeostase celular através da regulação da atividade de enzimas antioxidantes (VICENTE; PLASENCIA, 2011).

O ácido salicílico é um hormônio que vai além da reação de defesa na imunidade da planta e na resposta ao estresse abiótico. Na coordenação com outros hormônios como citocininas, etileno, auxinas, giberelinas, ácido jasmônico e ácido abscísico, o ácido salicílico tem um papel importante na regulação do crescimento e desenvolvimento, embora o mecanismo bioquímico que mede a maioria dessas respostas esteja desconhecido (VICENTE; PLASENCIA, 2011).

Podem ocorrer também interações complexas do ácido salicílico com outros hormônios, como por exemplo: as giberelinas podem afetar a resistência a doenças modulando o equilíbrio do ácido jasmônico e ácido salicílico (MOORE; BOTHA, 2014).

Na germinação de sementes doses altas de ácido salicílico foram aplicadas em *Arabidopsis*, cevada e milho inibindo a germinação de sementes (GUAN; SCANDALIOS, 1995; RAJJOU et al., 2006; XIE et al., 2007). Isso ocorre devido à alta produção de peróxido de hidrogênio e à inativação de enzimas que degradam este produto. Porém, em condições de estresse a presença

do ácido salicílico fez com que ocorresse um aumento na germinação das sementes (ALONSO-RAMIREZ et al., 2009). Estudos mostram que sementes germinadas em condições de estresse acumulam uma substância antioxidante chamada catecol, que ajuda na germinação reduzindo o dano oxidativo (LEE; KIM; PARK, 2010).

O efeito do ácido salicílico no crescimento vegetativo depende da espécie da planta, do estágio de desenvolvimento e das concentrações deste hormônio testado. O efeito da aplicação de ácido salicílico estimulando o crescimento foi mostrado em soja (GUTIÉRREZ-CORONADO; TREJO-LÓPEZ; LARQUÉ-SAAVEDRA, 1998), trigo (SHAKIROVA et al., 2003), milho (GUNES et al., 2007) e camomila (KOVÁCIK et al., 2009). Aumento no crescimento e em algumas características específicas para cada cultura foi observado com dosagens diferenciadas. Tem-se sugerido que o aumento do crescimento estimulado pelo ácido salicílico esteja relacionado com mudanças no status hormonal (SHAKIROVA et al., 2003), ou com a melhoria da fotossíntese, da transpiração e condutância estomatal (STEVENS; SERANATNA; SIVASITHAMPARAM, 2006).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material genético

Foram avaliadas três variedades de cana-de-açúcar não aparentadas entre si, sendo duas variedades comerciais (CanaVialis–Monsanto) chamadas de G1 e G3 e uma variedade em fase pré-comercial chamada de G2. Algumas características agronômicas de interesse para o melhoramento estão apresentadas na tabela 1. Essa descrição foi obtida a partir de 1659 avaliações em 20 locais diferentes para a variedade G1, 225 avaliações em 15 locais para a variedade G2 e 660 avaliações em 20 locais para a variedade G3. Estas avaliações foram feitas durante três anos na última fase do programa de melhoramento da Monsanto. A velocidade de crescimento foi determinada pela altura das plantas, a maturação pelo BRIX – porcentagem de sólidos solúveis (precoce quando ocorre no início da safra entre os meses de março a maio, e tardia quando ocorre no fim da safra, ou seja, de julho a setembro), e susceptibilidade às doenças ferrugem marrom e alaranjada, escaudadura, mosaico e carvão pelo número de plantas que apresentaram a doença (resistente: 0; tolerante: 1-2; intermediária: 3-4; sensível: > 5).

Tabela 1 Características agronômicas de três variedades de cana-de-açúcar. Descrições obtidas de 1659 avaliações em 20 locais para G1, 225 avaliações em 15 locais para G2 e 660 avaliações em 20 locais para G3, por três anos

CARACTERÍSTICAS	VARIEDADES		
	G1	G2	G3
Velocidade de crescimento	Alta	Alta	Média
Maturação	Precoce	Tardia	Tardia
Carvão	Resistente	Susceptível	Intermediária
Escaldadura	Resistente	Tolerante	Resistente
Mosaico	Intermediária	Tolerante	Tolerante
Ferrugem Marrom	Resistente	Tolerante	Resistente
Ferrugem Alaranjada	Tolerante	Resistente	Resistente

3.2 Condução do experimento

O experimento foi conduzido na fazenda da Monsanto, em Santa Cruz das Palmeiras (21°49'03.4"S 47°16'07.7"O), no estado de São Paulo, no período de janeiro a julho de 2013. O solo local é o latossolo vermelho, a cidade fica a 635 metros ao nível do mar e o clima local é tropical de altitude.

Na área do experimento, dois meses antes do plantio, foi realizada uma análise inicial para verificar se havia restos de material vegetal e as destruições necessárias a se fazer. Foi feita destruição química e física dos restos vegetais, calagem para correção do pH, aragem, descompactação e nivelamento.

Para o plantio foram feitos sulcos de 5 metros com espaçamento entre linhas de 1,4 metros. Adubação de N-P-K (Nitrogênio – Fósforo - Potássio) na proporção de 500 Kg/hectare foi aplicada mecanicamente. Antes do plantio os sulcos foram irrigados com aproximadamente 20 mm de água. O espaçamento entre as covas dentro do sulco foi de 0,5 metro.

As plantas foram obtidas a partir de toletes oriundos de cana-de-açúcar com oito meses de idade, e plantados em vasos. Após 30 dias em estufa de

rustificação, as plantas foram transferidas para o campo. Dez plantas de cada genótipo foram plantadas em uma linha de cinco metros em janeiro de 2013.

A cada sete dias, o campo era irrigado de forma homogênea com 20mm de água, por aspersão na direção dos sulcos. Noventa dias após o plantio foi feita a operação quebra lombos e foram tomadas todas as precauções para que não ocorresse o enterramento de plantas menores (perfilhos). A cada 90 dias após o plantio, a área era adubada (Nitrogênio – Fósforo - Potássio) manualmente e foi realizada a remoção de eventuais plantas daninhas.

As amostras foram coletadas em julho de 2013, ou seja, após seis meses do plantio. Em cada linha foram coletados aleatoriamente os colmos principais de quatro plantas diferentes (um colmo por planta) para análise do perfil hormonal, totalizando 12 amostras.

3.3 Análise do perfil hormonal

As doze amostras foram coletadas e lavadas quatro vezes com etanol 70%. Após eliminação das folhas foi isolada uma amostra de aproximadamente 2,5 cm a partir da região apical, onde se encontra o meristema dos ponteiros. As amostras foram transferidas para tubos de 50ml e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenada a -80°C , visando à inativação de enzimas e preservação do material para posterior análise bioquímica.

O material coletado foi enviado para o Laboratório de Análises de Perfil Hormonal, Monsanto, em Chesterfield, Missouri, Estados Unidos para as análises dos perfis hormonais. O material foi exportado pela empresa World Courier em caixa de gelo, contendo 30 Kg de gelo seco. O material chegou ao destino final em 48 horas e foi armazenado em ultra freezer -80°C .

As análises de perfil hormonal foram feitas usando UPLC (Cromatografia Líquida de Ultra Desempenho) em conjunto com espectrometria

de massa. Os meristemas congelados foram macerados em cadinho. Cerca de 50 mg do tecido fresco macerado passou pela extração das moléculas de interesse em solventes orgânicos. Os extratos (duas repetições técnicas) obtidos foram analisados no equipamento ACQUITY UPLC[®] para os hormônios descritos na tabela 2.

Tabela 2 Hormônios analisados em três variedades de cana-de-açúcar por meio de UPLC (Cromatografia Líquida de Ultra Desempenho) e espectrometria de massa

Grupos Hormonais	
Grupos	Hormônios
Citocininas	t-zeatina(zeatina)
	t-zeatina-9-Glucosídeo(ZeatinaG)
	t-zeatinaribosídeo (ZeatinaR)
	Dihidrozeatina (DHZ)
	DihidrozeatinaRibosídeo (DHZR)
	Isopenteniladenina (iP) Isopenteniladenosina (iPR)
Auxinas	Indol-3-acético-ácido (IAA)
	Indol-3-acetil aspartato (IAA-asp)
	N-(3-Indoliacetil)-L-Isoleucina(IAA-Ile)
	Indol-3-acético ácido metil ester (IAA-Me)
	Indol-3-acetil valina (IAA-val)
Ácido abscísico	Ácidoabscísico (ABA)
	Ácido faseico (PA)
	Ácido dihidroxifaseico (DPA)
	Ácido abscísico glicose ester (ABAGE)
	7-hidroxi ácido abscísico (OHABA)
Giberelinas	GA1, GA8, GA20 e GA53
Jasmonato	Ácido jasmonico (JA)
	Metil jasmonato (MeJA)
Ácido salicílico	Ácido salicílico (SA)

3.4 Análises estatísticas

Os dados foram analisados de acordo com o seguinte delineamento: one-way, ou seja, análise de variância de simples entrada (STEEL; TORRIE; DICKEY, 1997):

$$Y_{ij} = \mu + t_i + e_{ij}, \text{ em que:}$$

Y_{ij} : observação do i -ésimo tratamento na j -ésima repetição;

μ : média;

t_i : efeito do i -ésimo tratamento;

e_{ij} : erro experimental do i -ésimo tratamento na j -ésima repetição.

Adotou-se o procedimento estatístico da análise de variância. Previamente, foram feitos os seguintes testes para verificar o atendimento das pressuposições da análise de variância: Teste Shapiro-Wilk para normalidade dos resíduos e Teste de Bartlett para homogeneidade das variâncias. Sempre que necessário os dados foram transformados. A comparação das médias foi feita pelo Teste de Tukey. Para os dados que não atenderam aos pressupostos para a análise de variância foram feitos o teste de Kruskal Wallis e o Teste de Dunn. Todos os testes citados acima foram feitos com 95% de confiança. Todas as análises foram feitas no software R (R CORE TEAM, 2014).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dentre os 24 hormônios avaliados, somente as citocininas, zeatina e iP não apresentaram expressão para o tecido analisado. Em gramíneas as citocininas promovem o perfilhamento, modificando a dominância apical e promovendo a formação de gemas laterais e ramificações (HÁ; VANKOVA; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2012). De acordo com Taiz e Zeiger (2009) as citocininas estão ligadas a diversos fatores no desenvolvimento da planta principalmente quando se fala de diferenciação celular. Ela controla também a divisão de tecidos maduros. Em um trabalho realizado com meristema apical de tabaco em diferentes fases de crescimento da planta foi observado que os valores das concentrações dos hormônios iP, zeatina e DHZ foram altos no início da fase vegetativa diminuindo gradativamente até chegar a desaparecer no final desta fase (DEWITTE et al., 1999). Talvez seja este o motivo pelo qual iP e zeatina não foram detectados em cana-de-açúcar, pois os meristemas analisados estavam com seis meses e, segundo Moore e Botha (2014) a fase vegetativa da cana-de-açúcar pode durar até oito meses, dependendo do ciclo da planta.

Para o hormônio DHZ houve detecção de valor médio aproximado de 0,5 miligramas de DHZ por grama de tecido fresco para as variedades em estudo, não apresentando diferença entre elas.

Outras citocininas como zeatinaG, zeatinaR, DHZR e iPR foram detectadas em cana-de-açúcar, porém não houve diferença significativa entre as variedades (Tabela 3). Um estudo realizado com dois tipos diferentes de variedades para arroz, perene e anual, mostrou que em tecidos do colmo e da base do colmo, os valores da concentração de zeatinaR não apresentaram resultados significativos (ZHAO et al., 2012).

Tabela 3 Resumo da análise de variância dos dados de avaliação de três variedades de cana-de-açúcar quanto ao teor de diferentes hormônios

Hormônio	Quadrado Médio Variedades	p-valor
Citocininas		
Zeatina G	0,0101 ^{NS}	0,326
Zeatina R	4,615 ^{NS}	0,0773
DHZ	0,001258 ^{NS}	0,832
DHZR	0,0004750 ^{NS}	0,567
iPR	0,03468 ^{NS}	0,741
Auxinas		
IAA-asp	94332 [*]	0,0187
IAAMe	0,0006983 ^{NS}	0,0807
Ácido abscísico		
ABA	220,3 ^{NS}	0,273
PA	808,0 ^{NS}	0,139
ABAGE	7,416 [*]	0,0214
OHABA	1,1994 ^{***}	0,000587
Giberelinas		
GA1	4,611 ^{***}	0,00691
GA20	0,15386 [*]	0,0321
GA53	164,87 ^{***}	7,51e-06
Jasmonato		
JA	48304 ^{NS}	0,645
MeJA	1,2697 ^{NS}	0,263
Ácido salicílico		
SA	0,7260 [*]	0,0137

NS = Não significativo

(*) = p-valor 0.01 a 0.05

(***) = p-valor 0 a 0.001

Dentre os 22 hormônios detectados na amostra, os dados de cinco hormônios (GA8, DPA, IAA, IAA-Ile e IAA-val) não atenderam aos pressupostos da análise de variância (homogeneidade de variância e normalidade

dos resíduos) e foram analisados pelo teste de Kruskal-Wallis e pelo teste de Dunn (tabela 4, figura 1).

Tabela 4 Teste de Kruskal-Wallis para comparação de três variedades de cana-de-açúcar com relação à concentração de diferentes hormônios

Hormônio	Quadrado Médio Variedades	p-valor
Auxinas		
IAA	7.0385*	0.03
IAA-val	1.6307 ^{NS}	0.44
IAA-Ile	5.1172 ^{NS}	0.08
Ácido abscísico		
DPA	9.8462*	0.01
Giberelinas		
GA8	9.4642*	0.01

NS = Não significativo

(*) = p-valor 0.01 a 0.05

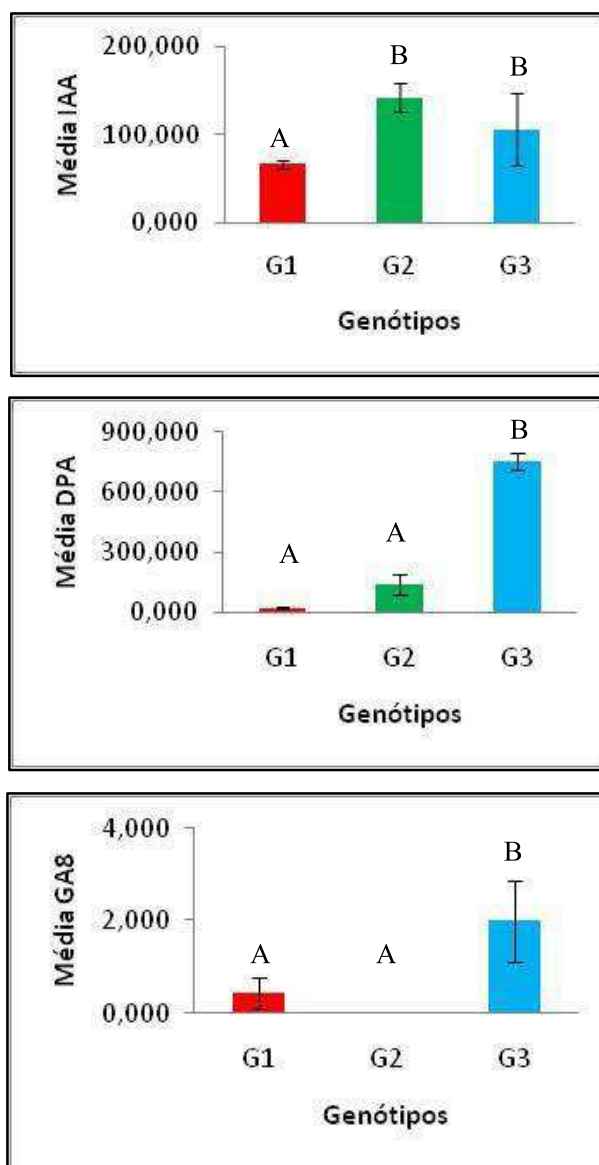


Figura 1 Gráficos mostrando os valores obtidos das médias (mg/g de tecido fresco) e o desvio padrão para o Dunn para as três variedades em estudo que apresentaram significância nos resultados

As variedades não diferiram para nenhum dos hormônios do grupo do ácido jasmônico (Tabela 3). Trabalhos sugerem que níveis endógenos de ácido jasmônico podem variar em ordem de magnitude dependendo do tecido da planta e também do impacto que pode ter sofrido no ambiente (WASTERNACK; HAUSE, 2002). Em sorgo e tomate existem evidências de que o ácido jasmônico induz maiores níveis de componentes que dão resistência às plantas contra pragas ou insetos, como por exemplo, o do ácido salicílico (HUSSAIN; WAR; SHARMA, 2014). Ferimento nos tecidos vegetais, estresse abiótico ou biótico elevam de maneira transitória a quantidade de ácido jasmônico (HOWE, 2010).

Do ponto de vista de grupos de hormônios, com exceção do ácido salicílico, que tem apenas um representante, o resultado foi homogêneo também para as giberelinas, onde as variedades diferiram para todos os hormônios. Por outro lado, para auxinas e ácido abscísico houve significância diferenciada entre os hormônios (Tabela 3, 4 e Figura 1, 2).

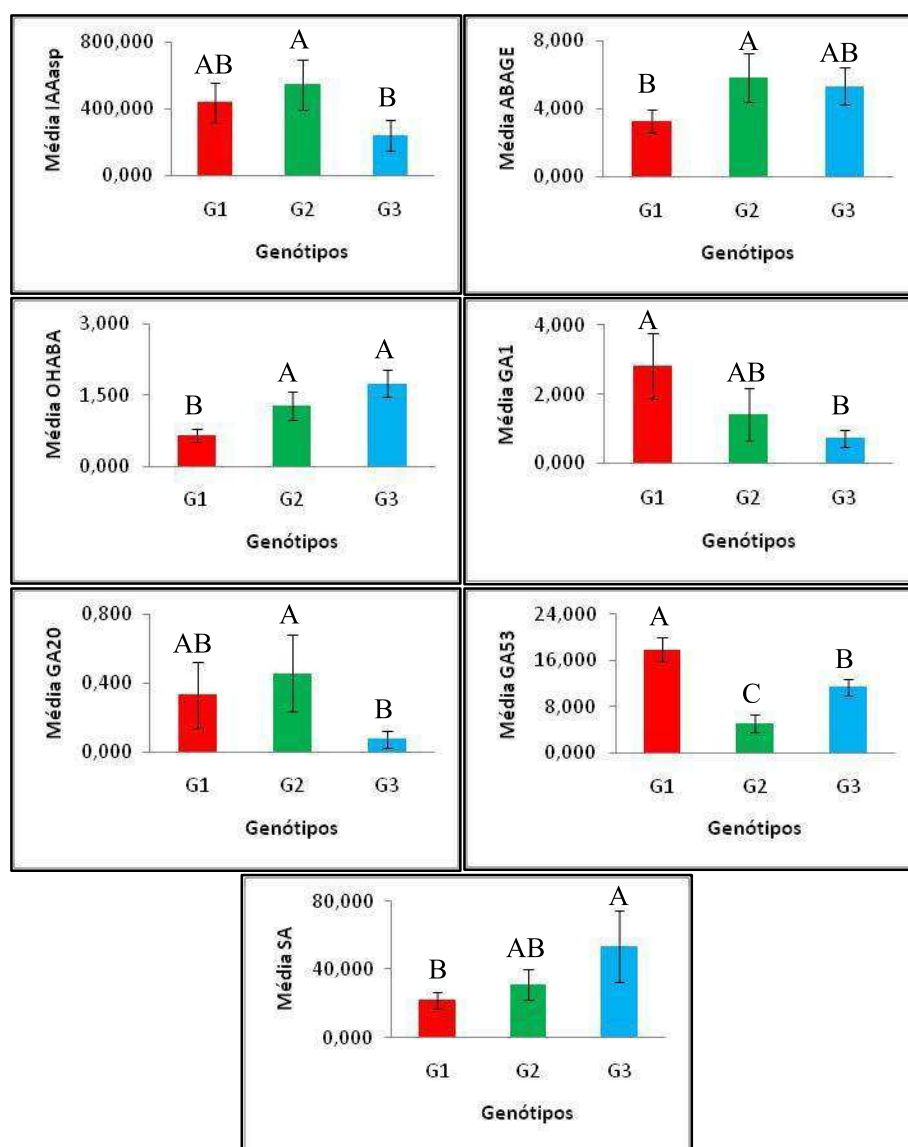


Figura 2 Gráficos com as médias (mg/g de tecido fresco) e o desvio padrão para os hormônios que apresentaram significância no Teste de Tukey para as três variedades em estudo

As giberelinas estão envolvidas com o crescimento do caule e, portanto, com a velocidade de crescimento. As formas diferenciadas de hormônios (ativos, inativos, precursores e pré-precursores) servem para garantir a homeostase, ou seja, o balanço relativo entre síntese e inativação hormonal. Este processo acontece para prevenir o alongamento excessivo do caule. Parte da resposta da planta à GA bioativa é diminuir a biossíntese de GA estimulando o catabolismo (MOORE; BOTHA, 2010; TAIZ; ZEIGER, 2009).

Analisando os resultados para as giberelinas (Tabela 4 e Figuras 1 e 2) pode-se dizer que a variedade G3 é a que mais se diferencia das demais. Ela apresentou menor concentração de GA1 (ativa) e baixa GA20 (precursor da GA1) quando comparada com G2 e G3. Já para o pré-precursor GA53 e para giberelina inativa GA8 ela apresentou maior concentração. Talvez este resultado indique que esta variedade pode apresentar alguma alteração na produção de precursores GA20, tendo dificuldades em obter este precursor a partir da GA53 e apresentando velocidade de crescimento média (Tabela 1). Já as variedades G1 e G2, ambas com velocidade de crescimento alta, tiveram resultados maiores que G3 e apresentaram um padrão similar para GA1 bioativa e para o precursor da GA1 que é a GA20.

Trabalhos realizados com mutantes de *Arabidopsis*, milho e trigo, com fenótipos anões, sugerem que as plantas anãs possuem um acúmulo de giberelinas ativas GA1, porém apresentam redução na resposta a estas giberelinas (GA1) e isso fez com que houvesse uma elevada biossíntese de giberelinas precursoras (GA53 e GA20) e um acúmulo de GA8, a forma inativa das giberelinas (HADDEN; KAMIYA, 1997; ROSS; MURFET; REID, 1997). Este dado sugere que plantas com crescimento mais lento, apesar de apresentarem elevada biossíntese de precursores e alta giberelina ativa GA1, podem apresentar maior quantidade de giberelinas inativas GA8. Outro trabalho realizado com ervilhas colocadas no escuro após receberem duas horas de luz

mostrou uma redução nítida da giberelina ativa GA1, aumento da biossíntese de GA53 e GA20 e aumento considerável na giberelina inativa GA8, diminuindo assim, a taxa de crescimento das plantas (ALI-ALI et al., 1999; GIL; GARCÍA-MARTÍNEZ, 1998).

O ácido abscísico (ABA) é um hormônio sintetizado em quase todas as células das plantas que possuem cloroplasto e amiloplasto. Sua síntese é normalmente mantida em baixos níveis nas células vegetais que não estão passando por estresse, sendo ativado em situação de estresse abiótico (ZEEVAART, 1999). Pode também estar relacionado com a abscisão foliar ou com a senescência (MOORE, 2014).

A maturação da cana-de-açúcar (acúmulo de sacarose nos colmos) ocorre nos períodos de seca e está relacionada com a quantidade de ABA presente nas folhas (PAPINI-TERZI et al., 2009). Analisando o resultado do grupo dos hormônios ácido abscísico, verifica-se que para três hormônios houve significância (ABAGE, OHABA e DPA). As variedades G2 e G3 que são as mais tardias (Tabela 1) foram as que apresentaram padrão semelhante, com as maiores concentrações absolutas, se distanciando de G1 que é mais precoce quando se analisa o hormônio ABAGE (Tabela 4 e Figuras 1 e 2). Nas variedades tardias, a maturação ocorre no período de julho a setembro, sendo o pico da maturação em agosto, justamente no período de inverno, onde não há chuva e a temperatura é mais fria (estresse abiótico). Já a variedade G1 é precoce, com maturação no período de março a maio, período de fim de verão e início de outono, onde chuvas ocorrem e o frio não é tão intenso e apresentou a menor concentração desse tipo de hormônio. Considerando os resultados acima e as informações sobre o período de maturação das variedades em estudo sugere-se que os hormônios ABAGE podem estar relacionados com o processo de maturação em cana-de-açúcar. Os hormônios OHABA E DPA são hormônios inativos que garantem o equilíbrio da biossíntese de ABA.

A auxina ou IAA é um hormônio vegetal multifuncional. Ela está envolvida em praticamente todos os aspectos do crescimento e desenvolvimento da planta. Ela é considerada a principal controladora do formato da planta (MOORE; BOTHA, 2014). Na Figura 1 observa-se que G1 se diferencia de G2 e G3 para a auxina IAA, sendo G1 a variedade com menor média, enquanto que G2 e G3 apresentaram concentrações que não se diferenciaram.

Para as auxinas conjugadas com aminoácidos analisadas não houve diferença para IAA-val, IAA-Ile e IAA-Me. Em estudos da via das auxinas e de suas diferentes formas em plantas foi relatado que a via de biossíntese das auxinas conjugadas com aminoácidos é extremamente complexa e que o papel funcional é garantir a homeostase da produção das auxinas (KORASICK; ENDERS; STRADER, 2013). Um trabalho feito com *Arabidopsis thaliana* com auxinas conjugadas com aminoácidos foi relatado que elas podem estar relacionadas à inibição do alongamento das raízes (LECLERE et al., 2002).

A auxina conjugada IAA-asp apresentou significância para os resultados deste estudo. A variedade G2 apresentou maior concentração dessa auxina conjugada, apesar de não ter diferido de G1, que por sua vez também não diferiu de G3 (Figura 2). A variedade G2 é a que possui maior susceptibilidade às doenças de forma global quando comparada com G3 e G1 e que essas duas diferem quanto às doenças individualmente (tabela 1). Isso indica que essa auxina pode estar relacionada com a susceptibilidade a doenças e com a dinâmica diferenciada dependendo da doença em questão. Em um estudo feito com *Arabidopsis thaliana* para investigar a função desta auxina foi observado que fungos e bactérias, simbiontes ou patógenos, participam da conversão do IAA livre em IAA-asp nas plantas (GONZÁLEZ-LAMOTHE et al., 2012; LUDWIG-MÜLLER, 2015). Esta auxina é acumulada na planta e ativa alguns genes de virulência deixando as plantas mais sensíveis a doenças. Neste estudo, plantas *in vitro* foram infiltradas com IAA livre e com IAA-asp utilizando

vácuo. Após esta etapa foram inoculados fungos e bactérias. A susceptibilidade das plantas tratadas com IAA-asp foi identificada devido à sensibilidade demonstrada à resposta aos patógenos inoculados (GONZÁLES-LAMOTHE et al., 2012).

O ácido salicílico é um composto fenólico e é considerado o maior regulador de defesa das plantas contra doenças (MUTKA et al., 2013). Seu papel nas plantas como hormônio é basal e sistêmico dando a elas resistência contra patógenos. Sabe-se também que, em excesso, o ácido salicílico pode inibir o desenvolvimento das plantas, devido à produção de peróxido de hidrogênio (produto oxidativo) e à inativação das enzimas que degradam este produto (MOORE; BOTHA, 2014), porém em excesso e em condições de estresse permitiu a germinação de sementes (ALONSO-RAMIREZ et al., 2009). Estudos mostram que sementes germinadas em condições de estresse acumulam uma substância chamada catecol, ativando enzimas que degradam as substâncias oxidativas (LEE; KIM; PARK, 2010). Além disso, o ácido salicílico mantém o equilíbrio celular fazendo a regulação da atividade de enzimas antioxidantes (VICENTE; PLASENCIA, 2011). Nesse estudo, G3 apresentou maior concentração para este hormônio quando comparado com G1, não diferindo de G2 (Figura 2). Considerando esta observação e os estudos relacionando o salicílico com o desenvolvimento das plantas (Tabela 1), ele pode estar relacionado com a velocidade de crescimento, pois G3 apresentou velocidade de crescimento menor quando comparado com G1 e G2. O ácido salicílico inibe o crescimento das plantas devido à alta produção de peróxido de hidrogênio e a inativação de enzimas que degradam este produto. Em *Arabidopsis*, quando aplicado em doses altas, foi observada a inibição da germinação das sementes (GUAN; SCANDALIOS, 1995; RAJJOU et al., 2006; XIE et al., 2007).

Este estudo, de caráter básico, mostrou que variedades de cana-de-açúcar apresentam perfil hormonal diferenciado nos meristemas apicais e que

essa variação pode estar relacionada a características de interesse para o melhoramento. Esta informação traz subsídios para futuros estudos com hormônios de cana-de-açúcar em áreas como biologia molecular, na tentativa de descobrir novos marcadores bioquímicos e moleculares, para aplicação na cultura de tecidos e até mesmo, no melhoramento genético.

5 CONCLUSÕES

As três variedades apresentaram perfil hormonal diferenciado possivelmente relacionado a diferenças no crescimento, susceptibilidade a doenças e na maturação. O hormônio GA1 e SA podem estar relacionados à velocidade de crescimento e o hormônio ABAGE à maturação da cana-de-açúcar. O hormônio IAA-asp pode ter alguma relação com a susceptibilidade a doenças em cana-de-açúcar.

REFERÊNCIAS

ADIE, B. A. T. et al. ABA is an essential signal for plant resistance to pathogens affecting JA biosynthesis and the activation of defenses in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, Rockville, v. 19, n. 5, p. 1665-1681, May 2007.

AIT-ALI, T. et al. Regulation of Gibberellin 20-Oxidase and Gibberellin 3 β -hydroxylase transcript accumulation during de-Etiolation of Pea seedlings. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 121, n. 3, p. 783-791, Nov. 1999.

ALEXANDER, A. G. **The energy cane alternative**. New York: Elsevier, 1985. 530 p.

ALONSO-RAMIREZ, A. et al. Evidence for a role of gibberellins in salicylic acid-modulated early plant responses to abiotic stress in *Arabidopsis* seeds. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 150, n. 3, p. 1335-1344, July 2009.

BAUMMAN, C. A.; SALTIEL, A. R. Spatial compartmentalization of signal transduction in insulin action. **Bioessays**, Cambridge, v. 23, n. 3, p. 215-222, Nov. 2001.

BHOJWANI, S. S.; RAZDAN, M. K. **Plant tissue culture: theory and practice**. New York: Elsevier, 1983. 510 p.

BLACKBURN, F. **Sugar-cane**. London: Longman, 1984. 414 p. (Tropical Agriculture Series).

BONNETT, G. D.; SALTER, B.; BERDING, N. Environmental stimuli promoting sucker initiation in sugarcane. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 92, n. 2/3, p. 219-230, June 2005.

BRAY, E. A.; ZEEVAART, J. A. D. The compartmentation of abscisic acid and β -D-glucopyranosylabscisate in mesophyll cells. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 79, p. 719-722, 1985.

BULL, T. The sugarcane plant. In: _____. **Manual of cane growing**. Queensland: Bureau of Sugar Experimental Stations, 2000. p. 71-83.

BULL, T. A.; GLASZIOU, K. T. **Sugarcane in “Australian field crops”**. Sidney: Angus and Robertson, 1979. 113 p.

COOPERATIVA DOS PRODUTORES DE CANA, AÇÚCAR E ÁLCOOL DO ESTADO DE SÃO PAULO. **Recomendação de adubação para a cultura da cana-de-açúcar**. Piracicaba: Centro de Tecnologia Copersucar, 1988. 7 p.

CREELMAN, R. A.; MULLET, J. E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 48, p. 351-388, 1997.

CROFT, B.; MAGAREY, R.; WHITTLE, P. Disease management. In: _____. **Manual of cane growing**. Queensland: Bureau of Sugar Experimental Stations, 2000. p. 263-289.

CRUZ, J. C. S.; JERONIMO, E. M.; PERDONÁ, M. J. Informações sobre a ferrugem alaranjada da cana-de-açúcar. **Pesquisa & Tecnologia**, Espírito Santo do Pinhal, v. 11, n. 1, jan./jun. 2014. Disponível em: <<http://www.aptaregional.sp.gov.br/acesse-os-artigos-pesquisa-e-tecnologia/2014/janeiro-junho/1490-informacoes-sobre-a-ferrugem-alaranjada-da-cana-de-acucar/file.html>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

D'HONT, A. et al. Characterization of the double genome structure of modern sugarcane cultivars (*Saccharum spp.*) by molecular cytogenetics. **Molecular and General Genetics**, New York, v. 250, n. 4, p. 405-413, Mar. 1996.

D'HONT, A. et al. Determination of basic chromosome numbers in the genus *Saccharum* by physical mapping of ribosomal RNA genes. **Genome**, Ottawa, v. 41, n. 2, p. 221-225, 1998.

DANIELS, J.; ROACH, B. T. Taxonomy and evolution. In: _____. **Sugarcane improvement through breeding**. Amsterdam: Elsevier, 1987. v. 1, p. 7-84.

DAVIES, P. J. The plant hormones: their nature, occurrence and functions. In: _____ . **Plant hormones: biosynthesis, signal transduction**. Dordrecht: Kluwer Academic, 2010. p. 1-15.

DAVIES, P. J. (Ed.). **Plant hormones**. Dordrecht: Kluwer Academic, 2004. 802 p.

DE LA TORRE-HERNANDEZ, M. E.; RIVAS-SAN VICENTE, M.; GREAVES-FERNANDEZ, N. Fumonisin B1 induces nuclease activation and salicylic acid accumulation through long-chain sphingoid base build-up in germinating maize. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 74, n. 5/6, p. 337-345, Sept. 2010.

DEMPSEY, D. M. A.; VLOT, A. C.; WILDMURT, M. C. Salicylic acid biosynthesis and metabolism. **Arabidopsis Book**, Bethesda, v. 9, Dec. 2001. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3268552/>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

DEWITTE, W. et al. Dynamics of cytokinins in apical shoot meristems of a day-neutral tobacco during floral transition and flower formation. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 119, n. 1, p. 111-122, 1999.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Doenças da cana-de-açúcar e seus controles**. São Carlos, 1994. 18 p.

FERNANDES, C. D. Principais doenças em culturas expressivas das regiões Sudeste e Sul e seu manejo. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 31, p. S53-S54, 2006. Suplemento.

GIL, J.; GARCIA-MARTÍNEZ, J. Gibberellin control of shoot growth in dark-grown pea seedlings and during de-etiolation. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON PLANT GROWTH SUBSTANCES, 16., 1998, Chiba. **Abstract...** Chiba: Rothamsted Research Association, 1998. p. 107.

GONZÁLES-LAMOTHE, R. et al. The conjugated auxin indole-3-acetic acid-aspartic acid promotes plant disease development. **Plant Cell**, Rockville, v. 24, n. 2, p. 762-777, 2012.

GUAN, L.; SCANDALIOS, J. G. Developmentally related responses of maize catalase genes to salicylic acid. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 92, n. 13, p. 5930-5934, June 1995.

GUNES, A. et al. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 164, n. 6, p. 728-736, June 2003.

GUTIÉRREZ-CORONADO, M. A.; TREJO-LÓPEZ, C.; LARQUÉ-SAAVEDRA, A. Effects of salicylic acid on the growth of roots and shoots in soybean. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 36, p. 563-565, 1998.

HA, S.; VANKOVA, R.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 17, n. 3, p. 172-179, Mar. 2012.

HABERLANDT, G. Zur physiologie der zellteilung. **Sitzungsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin Physisch Mathematisch**, Berlin, v. Cl, p. 318-345, 1913.

HADDEN, P.; KAMIYA, Y. Gibberellin biosynthesis: its regulation by endogenous and environmental signals. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 48, p. 431-460, 1997.

HAM, G.; MCGUIRE, O.; KINGSTON, G. Irrigation of sugarcane. In: _____. **Manual of cane growing**. Queensland: Bureau of sugar experiment stations, 2000. p. 369-377.

HARRISON, M. A.; WALTON, D. C. Abscisic acid metabolism in water-stressed bean leaves. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 56, p. 250-254, 1975.

HOWE, G. A. The role of hormones in defense against insects and disease. In: DAVIES, P. (Ed.). **Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action**. Dordrecht: Kluwer Academic, 2010. p. 646-670.

HUSSAIN, B.; WAR, A. R.; SHARMA, H. C. Jasmonic and salicylic acid-induced resistance in sorghum against the stem borer *Chiloptellus*. **Phytoparasitica**, Bet Dagan, v. 42, n. 1, p. 99-108, 2014.

KORASICK, D. A.; ENDERS, T. A.; STRADER, L. C. Auxin biosynthesis and storage forms. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 64, n. 9, p. 2541-2555, 2013.

KOVÁČIK, J. et al. Salicylic acid-induced changes to growth and phenolic metabolism in *Matricaria inodora* plants. **Plant Cell Reports**, Berlin, v. 28, n. 1, p. 135-143, Jan. 2009.

KUSHIRO, T. et al. Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism. **EMBO Journal**, Oxford, v. 23, n. 7, p. 1647-1656, Apr. 2004.

LECLERE, S. et al. Characterization of a family of IAA-amino acid conjugate hydrolases from *Arabidopsis*. **The Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v. 277, n. 23, p. 20446-20452, 2002.

LEE, K. H.; PIAO, H. L.; KIM, H. Y. Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid. **Cell**, Cambridge, v. 126, n. 6, p. 1109-1120, Sept. 2006.

LEE, S.; KIM, S. G.; PARK, C. M. Salicylic acid promotes seed germination under high salinity by modulating antioxidant activity in *Arabidopsis*. **New Phytologist**, Cambridge, v. 188, n. 2, p. 626-637, 2010.

LETHAM, D. S. Regulators of cell division in plant tissues XX: the cytokinins of coconut milk. **Physiology Plant**, Minneapolis, v. 32, p. 66-70, 1974.

LETHAM, D. S.; MILLER, C. O. Identity of kinetin like factors from *Zeamays*. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 6, p. 355-359, 1965.

LJUNG, K.; BHALERAO, R. P.; ANDDBERG, G. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. **Plant Journal**, Oxford, v. 29, n. 4, p. 465-474, Nov. 2001.

LJUNG, K.; HULL, A. K.; CELENZA, J. Sites under regulation of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* roots. **The Plant Cell**, Rockville, v. 17, n. 4, p. 1090-1104, Apr. 2005.

LUDWIG-MÜLLER, J. Bacteria and fungi controlling plant growth by manipulating auxin: balance between development and defense. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 172, n. 1, p. 4-12, Jan. 2015.

MARIN, E. et al. Molecular identification of zeaxanthineoxidase of *Nicotianaplumbaginifolia*, a gene involved in abscisic acid biosynthesis and corresponding to the ABA locus of *Arabidopsis thaliana*. **EMBO Journal**, Oxford, v. 15, n. 10, p. 2331-2342, May 1996.

MAUCH-MANI, B.; MAUCH, F. The role of abscisic acid in plant-pathogen interactions. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 8, n. 4, p. 409-414, 2005.

MCSTEEN, P. Auxin and monocot development. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology**, Cold Spring Harbor, v. 2, n. 3, p. 1-17, Mar. 2010.

MOORE, P. H. Additive and non additive effects of serial applications of gibberellic acid on sugarcane internode growth. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 49, p. 271-276, 1980.

MOORE, P. H.; BOTHA, F. C. **Sugarcane: physiology, biochemistry and functional biology**. Iowa: J. Wiley, 2014. 765 p.

MOORE, P. H.; BUREN, L. L. Gibberellin studies with sugarcane: I., cultivar differences in growth responses to gibberellic acid. **Crop Science**, Madison, v. 18, p. 443-446, 1978.

MOST, B. H. Abscisic-acid in immature apical tissue of sugarcane and in leaves of plants subjected to drought. **Planta**, Heidelberg, v. 101, p. 67-75, 1971.

MUDAY, G. K.; MURPHY, A. S. An emerging model of auxin transport regulation. **The Plant Cell**, Rockville, v. 14, n. 2, p. 293-299, Feb. 2002.

MUTKA, A. M. et al. Auxin promotes susceptibility to *Pseudomonas syringae* via a mechanism independent of suppression of salicylic acid-mediated defenses. **The Plant Journal**, Oxford, v. 74, n. 5, p. 746-754, June 2013.

NAMBARA, E.; MARION-POLL, A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 56, p. 165-185, 2005.

PAPINI-TERZI, F. S. et al. Sugarcane genes associated with sucrose content. **BMC Genomics**, London, v. 10, p. 120, Mar. 2009.

QIU, Z. B. et al. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, New York, v. 104, p. 202-208, June 2014.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2014. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

RAJJOU, F. et al. Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanism. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 141, n. 3, p. 910-923, July 2006.

RODRIGUES, J. **Fisiologia da cana de açúcar**. Botucatu: UNESP, 1995. 99 p.

ROSS, J. J.; MURFET, I. C.; REID, J. B. The pea gene NA encodes ent-kaurenoic acid oxidase. **Physiology Plant**, Minneapolis, v. 100, n. 1, p. 550-560, Jan. 1997.

ROSS, J. J.; WESTON, D. E.; DAVIDSON, S. E. Plant hormone interactions: how complex are they? **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 141, n. 1, p. 299-309, Jan. 2011.

SCREENIVASAN, T. V.; AHLIOVALIA, B. S.; HEINZ, D. J. Cytogenetics. In: _____. **Sugarcane improvement through breeding**. Amsterdam: Elsevier, 1987. p. 211-253.

SHAKIROVA, F. M. et al. Chances in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. **Plant Science**, Shannon, v. 164, n. 3, p. 261-270, Feb. 2003.

SIMPSON, F.; WHITEHEAD, J. P.; JAMES, D. E. GLUT4: at the cross roads between membrane traffic king and signal transduction. **Traffic**, Cambridge, v. 2, n. 1, p. 2-11, Jan. 2001.

SPÍČHAL, L. Cytokinins-recent news and views of evolution allold molecules. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 39, n. 4, p. 267-284, Feb. 2012.

STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H.; DICKEY, D. A. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 3rd ed. New York: Mc-Graw Hill, 1997. 672 p.

STEVENS, J.; SERANATNA, T.; SIVASITHAMPARAM, K. Salicylic acid induced salinity tolerance in tomato (*Lycopersiconesculentum* cv. Roma): associated chances in gas exchange, water relations and membrane stabilization. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 49, n. 4, p. 77-83, June 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 719 p.

TEJERA, N. A.; RODES, R.; ORTEGA, E. Comparative analysis of physiological characteristics and yield components in sugarcane cultivars. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 102, n. 1, p. 64-72, Apr. 2007.

THALER, J. S.; HUMPHREY, O. T.; WHITEMAN, N. K. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. **Trends in Plant Science**, New York, v. 17, n. 5, p. 260-270, 2012.

TOPPA, E. V. B. et al. Aspectos da fisiologia de produção da cana-de-açúcar (*Saccharum Officinarum* L.). **Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia**, Guarapuava, v. 3, n. 3, p. 215-221, 2010.

VAN-OVERBEEK, J.; CONKLIN, M. E.; BLAKESLEE, A. F. Factors in coconut milk essential for growth and development of *Datura* embryos. **Science**, New York, v. 94, p. 350, 1941.

VICENTE, M. R. S.; PLASENCIA, J. Salicylic acid beyond defense: its role in plant growth and development. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, n. 10, p. 3321-3338, 2011.

WASTERNAK, C.; HAUSE, B. Jasmonates and octadecanoids: signals in plant stress responses and environments. **Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology**, Irvine, v. 72, p. 165-221, 2002.

WERNER, T.; SCHMÜLLING, T. Cytokinin action in plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, Oxford, v. 12, n. 5, p. 527-538, Oct. 2009.

WILLCOX, T.; GARSIDE, A.; BRAUNACK, M. The sugarcane cropping system. In: _____. **Manual of cane growing**. Bureau of Sugar Experiment Stations, 2000. p. 127-139.

XIE, Z. et al. Salicylic acid inhibits gibberellins-induced alpha-amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic-acid inducible WRKY gene. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 64, n. 3, p. 293-303, June 2007.

YANG, T.; DAVIES, P. J.; REID, J. B. Genetic dissection of the relative roles of auxin and gibberellin in the regulation of stem elongation in intact light-grown peas. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 110, n. 3, p. 1029-1034, Mar. 1996.

ZEEVAART, J. A. D. Abscisic acid metabolism and its regulation. In: _____. **Biochemistry and molecular biology of plant hormones**. Amsterdam: PJJ, 1999. p. 189-207.

ZEEVAART, J. A. D. Changes in the levels of abscisic acid and its metabolites in excised leafblades of *Xanthium strumarium* during and after water stress. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 66, p. 672-678, 1980.

ZHAO, X. et al. Comparative metabolite profiling and hormone analysis of perennial and annual rice. **Journal of Plant Biology**, New York, v. 55, n. 1, p. 73-80, Feb. 2012.

ZHU-SALZMAN, K.; SALZMAN, R. A.; AHN, J. E. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 134, p. 420-431, Jan. 2004.