

FACULDADE CATÓLICA SALESIANA DO ESPÍRITO SANTO

NATALY SENNA GERHARDT

**TEORES DE ÁCIDO JASMÔNICO EM *SOLANUM LYCOPERSICUM* L. CV.
ROQUESSO (TOMATE) CULTIVADA EM ASSOCIAÇÃO COM TRÊS LINHAGENS DE
FUNGOS MICORRÍZICOS**

VITÓRIA
2014

NATALY SENNA GERHARDT

**TEORES DE ÁCIDO JASMÔNICO EM *SOLANUM LYCOPERSICUM* L. CV.
ROQUESSO (TOMATE) CULTIVADA EM ASSOCIAÇÃO COM TRÊS LINHAGENS
DE FUNGOS MICORRÍZICOS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Faculdade Católica Salesiana do Espírito Santo, como requisito obrigatório para obtenção do título de Bacharel em Ciências biológicas.

Orientador: Prof.^a Selma Aparecida Hebling

VITÓRIA
2014

NATALY SENNA GERHARDT

**TEORES DE ÁCIDO JASMÔNICO EM *SOLANUM LYCOPERSICUM* L. CV.
ROQUESSO (TOMATE) CULTIVADA EM ASSOCIAÇÃO COM TRÊS LINHAGENS DE
FUNGOS MICORRÍZICOS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Faculdade Católica Salesiana do Espírito Santo, como requisito obrigatório para obtenção do título de Bacharelado em Ciências Biológicas.

Aprovado em _____ de _____ de _____, por:

Prof.^a Dr.^a Selma Aparecida Hebling, Orientadora.

Daniela Mendes L. de Paula, Faculdade Católica Salesiana.

Monique Ellen Farias Barcelos, Universidade Federal do Espírito Santo.

Dedicado aos meus pais e aqueles que acreditaram e auxiliaram nesse projeto.

“Comece fazendo o que é necessário, depois o que é possível, e de repente você estará fazendo o impossível.”

São Francisco de Assis

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, louvo e agradeço a Deus por todas as dificuldades em exercer esse trabalho de conclusão de curso, além de me ajudar na vida profissional, esse projeto me ensinou a confiar mais na providência pela intercessão de Nossa Senhora, minha Mãe querida, Senhora da Providência, que tomou conta de tudo sempre passando na frente. Agradeço ao meu Senhor também por todo auxílio nas adversidades me concedendo a paciência e a esperança em prosseguir com o projeto, pois sem Ele nada poderia ser feito!

Ao meu pai, por me ajudar em meus estudos, me incentivando e se esforçando em custear minha faculdade, à minha mãe, também agradeço pelos incentivos e por todo apoio nos momentos em que pensei em desistir e por me ajudar nas verificações metodológicas, ao meu irmão, por me ajudar na aquisição do material.

Aos que rezaram durante esse período, os irmãos e amigos de fé, a Comunidade Nossa Senhora da Paz, o Grupo de Oração Caminhando com Jesus, e o Ministério Universidades Renovadas, principalmente o Grupo de Oração Universitário “Fica conosco Senhor”, aos Seminaristas que estudam no Salesiano, e os vocacionados do Sacro-Costato e dos Mensageiros da Boa Nova e ao Grupo “Totus Tuus” e ao Pietro Ceci, que mesmo de longe sempre esteve em oração por meus estudos, Grazie Mille!

A intercessão de cada pessoa foi muito importante, elas moveram meu coração me concedendo um novo ânimo a cada dia! Agradeço aos meus santos de devoção, meu querido São Pio de Pietrelcina, São José de Copertino, São João Paulo II, São Francisco de Assis, São Geraldo Majela, e São João Bosco, o qual aprendi a amar nesses quatro anos pela essência Salesiana.

A Selma Hebling por todos os ensinamentos que aprimoraram meu trabalho e pela orientação que recebi, fico grata por aceitar esse desafio, e por me incentivar a prosseguir, agradeço muito a tua ajuda. Ao Danilo Camargo, coordenador do curso de Ciências Biológicas por conceder um grande apoio, ao Professor Saavedra Valentim, por me auxiliar nas minhas decisões, e Paulo Delboni, coordenador do curso de Filosofia por ser a essência de Dom Bosco no Salesiano, sendo um construtor da civilização do Amor por meio da Pastoral Universitária.

Ao Professor Warley Borges da Universidade Federal do Espírito Santo e a Vanessa Dias, por me auxiliarem na extração do ácido jasmônico, a Monique Barcelos, Daniela Mendes e o Professor Helber Costa por enriquecerem meu trabalho, e ao Professor Mauricio Mattar, no qual sou muito grata por me auxiliar na compreensão dos cromatogramas.

Sou grata àqueles que me ajudaram por meio de doações e gestos de caridade, a EMBRAPA pela doação dos fungos micorrízicos, ao INCAPER pela doação das sementes de tomate, a Ioná, Tiago, Vera, Gean, Marcelo, Rudá, Kássia e a Carolina Borges por todo auxílio Ilza pelo cuidado com os tomates juntamente com as moças que trabalham na Casa de vegetação. A Lurdiane Brandão por me ajudar no preparo do substrato e a Tatiane Pedroni por estar comigo na espera de receber o ácido jasmônico em Viçosa, e pela amizade de cada uma. Ao Paulo Erick por prestar assistência nas diversas vezes em que meu computador deu defeito. Agradeço de todo o coração ao João Ricardo pelo gesto caridoso em me deixar utilizar a sala da central de estágio durante a noite que passei no Salesiano e ao Padre Jacy por me permitir estudar na Capela. Agradeço ao Jeisdens Fernandes pelos artigos que auxiliaram nas minhas pesquisas e ao Mateus Paulucio pelos incentivos e por me emprestar vários livros da biblioteca, assim como Vanete e Keyle, ao Renan Costa Lazaro pelo mesmo ato e por todo auxílio, além das distrações nos momentos de estresse.

Aos que me ajudaram na aquisição do ácido jasmônico, a Michela Costa que me indicou o local e ao Sr. Humberto Ramos da Universidade Federal de Viçosa pela gentileza de me doar o ácido jasmônico.

Por fim, agradeço a todos que me deram apoio e por terem aguentado ouvir sobre o “ácido jasmônico” por tantas vezes! Perturbei tantas pessoas com o tal ácido que não é possível listar todos os nomes. Que Deus abençoe a todos!

RESUMO

O ácido jasmônico possui grande importância na defesa das plantas, uma vez que faz a transcrição, principalmente a codificação das enzimas chave das rotas de metabolismo secundário. O aumento da produção de biomassa e de metabólitos secundários pode ser influenciado por vários fatores, entre eles, a associação simbiótica com fungos micorrízicos arbusculares (FMAs). O presente estudo teve como objetivo verificar se a presença dos fungos micorrízicos *Acaulospora colombiana*, *Dentiscutata heterogama* e *Scutellospora calospora* associados ao tomateiro influenciam a produção de ácido jasmônico pelas plantas. Uma vez que o padrão de ácido jasmônico não estava 100% puro não foi possível obter os valores das concentrações de ácido jasmônico das folhas, mas, somente a absorvância relativa a atividade desse ácido. Foi observada a absorvância do padrão do ácido jasmônico em 3,51 minutos, e isso se repetiu em todas as amostras, assim, pode-se dizer que a banda que aparece nesse período expressa a presença do ácido jasmônico. Os tratamentos nos quais os tomateiros foram cultivados com fungos micorrízicos arbusculares obtiveram o nível de absorvância mais alto em comparação com o controle. Com isso, pode-se inferir que os fungos promovem um aumento da concentração do ácido jasmônico nas folhas de tomateiros. Contudo, a influência dos FMAs no metabolismo secundário de plantas ainda é inconsistente e não conclusiva, havendo a necessidade de mais estudos.

Palavras-chave: Tomate. Ácido jasmônico. Nutrição mineral. Micorriza.

ABSTRACT

Jasmonic acid has great importance in the defense of plants, since it makes the transcription, primarily the codification of the key enzymes of secondary metabolism routes. The increased production of biomass and secondary metabolites may be influenced by several factors, among them, the symbiotic association with arbuscular mycorrhizal fungi (FMAs).

The present study aimed to verify the presence of mycorrhizal fungi *Acaulospora calospora*, *Dentiscutata heterogama* and *Scutellospora colombiana* associated with the tomato plants influence jasmônico acid production by plants. Since the default of jasmonic acid was not pure 100% it has not been possible to obtain the values of concentrations of jasmonic acid from the leaves, but only the absorbance on the activity of acid. The absorbance was observed the pattern of jasmonic acid in 3.51 minutes, and this was repeated in all the samples, thus it can be said that the band that appears in this period expressed jasmonic acid activity. The treatments in which the tomato plants were grown with micorrizicos fungi obtained the highest absorbance level compared to the control. With that, one can infer that promote an increase in the concentration of jasmonic acid in the leaves of tomato plants. However, the influence of FMAs in secondary metabolism of plants still is inconsistent and not conclusive, and there is a need for more studies.

Keywords: Tomato. Jasmonic acid. Mineral nutrition. Mycorrhiza

LISTA DE FIGURAS

Figura 01 - Locais dos efeitos hormonais de acordo com o estresse ambiental. I= Intensidade de radiação; G= Posição de acordo com a gravidade; St= Estresse (frio, calor, inundação); IP= Fotoperíodo; T= Temperatura. Hormônios vegetais: AIA=Auxina; CT= Citocinina; GB= Giberelina; ABA= Ácido abscísico; ET= Eileno; AJ= Ácido jasmônico. * = Locais de síntese.....	25
Figura 02 - Fórmula estrutural do ácido jasmônico (AJ) e do metil jasmonato (MJ).....	26
Figura 03 - Via esquemática da biossíntese do ácido jasmônico.....	27
Figura 04 - Produção de ácido jasmônico atrás do ataque de herbivoria.....	33
Figura 05 - Representação esquemática do consumo de nutrientes pelas plantas...34	
Figura 06 - Transporte de nutrientes até a raiz por meio do pelo absorvente, difusão, interceptação radicular ou fluxo de massa.....	41
Figura 07 - Principais fatores que podem influenciar o acúmulo de metabólitos secundários na planta.....	44
Figura 08- Interação do fungo micorrízico arbuscular com a raiz da planta.....	46
Figura 09 -Casa de vegetação da FCSES	54
Figura 10: Cromatograma do padrão de ácido jasmônico.....	57
Figura 11- Curva de UV do padrão do ácido jasmônico.....	58
Figura 12 - Cromatograma de absorbância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro em associação com o fungo micorrízico arbuscular <i>Acaulospora colombiana</i>	59
Figura 13 - Cromatograma de absorbância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro em associação com o fungo micorrízico arbuscular <i>Dentiscutata heterogama</i>	59
Figura 14 - Cromatograma de absorbância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro em associação com o fungo micorrízico arbuscular <i>Scutellospora calospora</i>	60

Figura 15 - Cromatograma do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro do controle.....	60
Figura 16 - Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,54 minutos com o fungo micorrízico arbuscular <i>Acaulospora colombiana</i>	61
Figura 17 - Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,54 minutos com o fungo micorrízico arbuscular <i>Dentiscutata heterogama</i>	61
Figura 18 - Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,60 minutos com o fungo micorrízico arbuscular <i>Scutellospora calospora</i>	62
Figura 19 - Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,60 minutos do controle.....	62

LISTA DE TABELAS

Tabela 01 - Intervalos de temperaturas favoráveis ao desenvolvimento do tomateiro nos diferentes estádios.....	20
Tabela 02 - Níveis adequados dos principais de nutrientes no tomateiro.....	21
Tabela 03 - Quantidade de nutriente acumulado na área total e nos frutos do tomateiro cultivado no campo, e o valor da taxa diária máxima de absorção e alocação.....	36
Tabela 04 - Dinâmica de absorção de N e K, na área total, em função da idade do tomateiro cultivado no campo.	37
Tabela 05 - Absorbância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiros. Padrão do ácido jasmônico: tempo de retenção 3,51 a 3,60 minutos; comprimento de onda (λ) de 250 nm.....	63

LISTA DE SIGLAS

ABA – Ácido abscísico

AIA – Auxina

AJ – Ácido Jasmônico

AOC – Aleno Óxido Ciclase

AOS – Alelo Óxido Sintase

AS- Ácido Salicílico

BR – Brassinosteróide

CLAE – Cromatografia Líquida de Alta eficiência

CLC – Cromatografia Líquida Clássica

CV – Cultivar

CT – Citocinina

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

ET- Etileno

FCSES – Faculdade Católica Salesiana

FMA – Fungo Micorrizico Arbuscular

GB – Giberelina

HPLC – High Performace Liquid Chromatography

INCAPER – Instituto Capixaba de pesquisas e Extensão Rural

MA – Micorriza Arbuscular

MAU – Absorbância

MJ - Metil Jasmonato

OPDA - Ácido 12-oxofitodienoico

PA – Poliamina

UV – Ultra Violeta

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	15
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	17
2.1 TOMATE (<i>SOLANUM LYCOPERSICUM L.</i>).....	17
2.2 PRODUÇÃO DE ÁCIDO JASMÔNICO NO TOMATEIRO.....	23
2.3 INIBIÇÃO DA HERBIVORIA PROMOVIDA PELO ÁCIDO JASMÔNICO.....	30
2.4 NUTRIÇÃO MINERAL DAS PLANTAS.....	33
2.5 AUMENTO DA NUTRIÇÃO POR MICORRIZAS.....	44
2.6 TÉCNICA DE CROMATOGRAFIA DE LÍQUIDA DE ALTA EFICIÊNCIA.....	47
3 METODOLOGIA.....	53
3.1 AQUISIÇÃO DAS SEMENTES E DOS FUNGOS MICORRÍZICOS.....	53
3.2 PREPARAÇÃO DO SUBSTRATO, SEMEADURA E INOCULAÇÃO DAS MICORRIZAS.....	53
3.3 ÉPOCA E LOCAL DE CULTIVO.....	53
3.4 COLETA DAS FOLHAS.....	54
3.5 PADRÃO DO ÁCIDO JASMÔNICO.....	54
3.6 EXTRAÇÃO DO ÁCIDO JASMÔNICO	55
3.7 MÉTODO DE CROMATOGRAFIA LÍQUIDA DE ALTA EFICIÊNCIA (CLAE)	55
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	57
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	65
REFERÊNCIAS.....	67

1 INTRODUÇÃO

A família Solanaceae possui características variadas compreendendo plantas herbáceas, arbustivas ou arbóreas, distribuídas em 102 gêneros, com grande ocorrência na região das Américas (JUDD et al., 2009).

Dentre as espécies contidas nesta família o *Solanum lycopersicum* L. (tomateiro) se divide em sub-grupos ou variedades de acordo com a sua morfologia, entre essas variedades se encontra o tomate do cultivar Roqueso (SOUZA, 2010).

Devido ao baixo custo e a sua importância nutricional o tomate é muito utilizado na alimentação, sendo rico em vitaminas, flavonoides, minerais e carotenoides (MANASSERO, et al., 2010).

Apesar da grande utilização do tomate, cultivá-lo é uma grande dificuldade em virtude do elevado grau de infestação de pragas e geram doenças, exigindo elevada aplicação de agrotóxicos, e esses produtos químicos que degradam o solo (LOOS et al., 2004).

Entre as pragas que atacam as culturas de tomate encontra-se a mosca-branca *Bemisia tabaci* (Genn.) biótipo B que, atualmente, é considerada uma das principais pragas de difícil controle devido uma vez que permanece na face abaxial das folhas (VILLAS BOAS et al., 1997 apud VENDRAMIN; SOUZA; ONGARELLI, 2009).

A planta, ao ser submetida ao estresse causado por pequenos artrópodes desencadeia um sistema de defesa, com o reconhecimento de eliciadores presentes na saliva do inseto, liberando assim o ácido jasmônico ou jasmonato (TAIZ; ZIEGER, 2010).

Os jasmonatos são originados do ácido linolênico e são liberados pelos lipídios na membrana plasmática, a conversão em ácido jasmônico ocorre através da rota octadecanóide, uma rede de transdução de sinais que é ativada a partir da resposta causada ao dano realizado por insetos herbívoros (TAIZ; ZEIGER, 2010).

O ácido jasmônico possui grande importância na defesa das plantas, uma vez que faz a transcrição, principalmente a codificação das enzimas chave das rotas de metabolismo secundário (TAIZ; ZIEGER, 2010).

O aumento da produção de biomassa e de metabólitos secundários pode ser influenciado por vários fatores, entre eles, a associação simbiótica com fungos micorrízicos.

Os fungos micorrízicos são associações simbióticas mutualísticas (MARENCO; LOPES, 2007), tendo um significado literal de “raiz com fungo”. Essa associação ocorre de maneira vantajosa por ser benéfica para ambos, no caso do fungo, o benefício é receber os compostos orgânicos da planta, e em troca gera para a mesma o aumento da capacidade de absorção de água e nutrientes minerais essenciais (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Assim, uma possível forma de aumentar a produção de ácido jasmônico em tomateiros pode ser através da associação simbiótica com fungos micorrízicos arbusculares.

Essa hipótese se justifica pelo fato de que as hifas desses fungos se estendem e se ramificam, explorando melhor o solo (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Além disso, os arbúsculos têm como função ser um sítio de transferência de nutrientes entre o fungo e a planta hospedeira (MARENCO; LOPES, 2007), facilitando o processo de absorção de nutrientes como o fósforo, zinco e cobre (AWOTOYE et al., 2009).

Nesse contexto, estudos comprovam a importância da simbiose micorrízica para o metabolismo primário de algumas plantas, como foi observado por Santos e Campos (2008) que trabalhando com tomates, verificaram que à medida que houve aumento na quantidade de micorrizas, houve um melhor desenvolvimento na biomassa e produtividade dessas plantas.

Frente à carência de informações no que se refere ao efeito da introdução de fungos micorrízicos em plantas visando à produção de ácido jasmônico, esse estudo teve como objetivo verificar se a presença dos fungos micorrízicos arbusculares *Acaulospora colombiana*, *Dentiscutata heterogama* e *Scutellospora calospora* associados ao tomateiro influencia a produção de ácido jasmônico pelas plantas.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 TOMATE (*SOLANUM LYCOPERSICUM L.*)

A família Solanaceae é amplamente distribuída, sendo considerada cosmopolita, porém a maior diversidade ocorre na região neotropical e em habitats diferenciados (SOUZA; LORENZI, 2008), variando entre representantes herbáceos e arbustivos (AMARAL; SILVA, 2010).

De acordo com Judd e colaboradores (2009 p.459), a identificação da família Solanaceae pode ser realizada pela observação das seguintes características:

Pelos diversos, mas frequentemente estrelados ou ramificados, às vezes com acúleos. Folhas alternadas e espiraladas, frequentemente em pares do mesmo lado do caule, simples, às vezes profundamente lobadas ou até compostas pinadas, inteiras a serradas, com venação peninérvia; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais, mas geralmente parecendo laterais. Flores geralmente bissexuais e radiais. Sépalas geralmente 5, conatas, persistentes, às vezes expandindo-se durante o desenvolvimento do fruto. Pétalas geralmente 5, conatas, com frequência formando uma corola em formato de disco, tubulosa, campanulada ou fusiforme claramente plicada (com linhas de dobradura), com a região marginal de lobos da corola; anteras geralmente 2-loculares, com deiscência longitudinal ou poricida, às vezes aderidas entre si; grãos de pólen 3 a 5-colpados ou colporados. Carpelos geralmente 2 (-5), obliquamente orientados em relação ao plano mediano da flor, conatos; ovário súpero inteiro a profundamente lobado, em geral com placentação axial e 2 lóculos, estilete terminal a ginobásico; estigma 2-lobado. Óvulos geralmente numerosos por lóculo, ocasionalmente reduzidos a 1, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero presente ou ausente ou esquizocarpo de núculas; sementes frequentemente achatadas.

Assim, a família Solanaceae possui uma alta quantidade de espécies, compreendendo 102 gêneros e 2510 espécies, sendo que o maior gênero *Solanum* inclui 1400 espécies (JUDD et al., 2009). Em suma, as plantas do gênero *Solanum* são descritas como portadoras de: “caules com floema inteiro; inflorescência geralmente não escorpióide; placentação axial; flores com disco nectarífero” (JUDD et al., 2009, p.461).

Pertencem a esse gênero várias plantas de interesse econômico (SOUZA; LORENZI, 2008), como *Atropa beladonna* que possui alcaloides atropina, hiosciamina e escopolamina, importante na medicina (AMARAL; SILVA, 2010), e na alimentação, sendo os principais a batata (*Solanum tuberosum*) e o tomate (*Solanum lycopersicum*) (JOLY, 2002).

Conforme relata Espinoza (1991) o tomate (*Solanum lycopersicum*) possui uma raiz principal que cresce em média 2,5 cm diários, podendo atingir até 60 cm de profundidade, com ramificações e raízes adventícias que podem chegar a 1,5m de profundidade. Quanto ao caule, até o primeiro período de desenvolvimento, de 36 a 48 dias, se encontra ereto, após essa fase se torna inclinado, em virtude do peso da planta, por conta disso a importância do uso de estacas de madeira para sustentação do mesmo. A superfície do caule é angular, com pelos que exalam a essência do tomateiro. Os cotilédones do tomateiro possuem características fusiformes e as duas folhas após o cotilédone são simples, depois compostas e, finalmente compostas imparipenadas. As flores possuem um pedúnculo curto e inflorescência, os frutos são bagas que variam na morfologia de acordo com a espécie. As sementes apresentam 3 a 5 mm de diâmetro e são revestidas por pelos finos.

O tomate possui a origem na região da América do Sul (METCALFE; CHALK, 1972), mais precisamente na região andina, envolvendo os países Peru, Bolívia e Equador (CENTRO AGRONÔMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ESEMANZA, 1990). Entretanto, conforme destacaram os autores Peralta e Spooner (2007), hipóteses sobre a domesticação do fruto eram atribuídas a dois países, México e Peru, sendo que se considera que a forma primitiva, a variedade cereja, é originária da região do Peru-Ecuador, de onde se expandiu por toda América. Noutra linha, há estudos que consideram o México como o centro da origem por conta da grande quantidade de variedades encontradas na zona mexicana Vera Cruz-Puebla (ESPINOZA, 1991).

A inserção do fruto na dieta humana foi realizada no México, sendo conduzido para a região Europeia por volta do século XVI, por meio dos espanhóis (PERALTA; SPOONER, 2007).

Acredita-se que em 1560, na Itália houve o aprimoramento do fruto na alimentação, o tomate era conhecido como “pomo d’oro” (maçã de ouro), tal nome indicava que os frutos possuíam a coloração amarelada, mostrando assim uma variedade específica. Na Itália nessa época, houve uma produção de tomate em grande escala, tornando esse país o maior produtor de tomates, em relação aos outros países europeus (ESPINOZA, 1991).

No decorrer do século XVIII as especiarias produzidas com o tomate ficaram conhecidas por todo o mundo devido à exportação, e seu consumo se popularizou

rapidamente em virtude do gosto agradável e da riqueza de vitaminas (ESPINOZA, 1991).

Antes de haver a exportação das especiarias Italianas, em meados do século XIX os europeus já realizavam a exportação do fruto para várias regiões do mundo, chegando ao Brasil no final deste século. Posteriormente, em Pernambuco iniciou-se a produção do tomate processado, mas foi em São Paulo que aconteceu um maior progresso dessa iguaria, por conta da alta industrialização na região paulista. Em virtude das condições climáticas expandiu-se para a região nordeste, retornando para Pernambuco. Contudo, atualmente o cultivo do tomate industrializado está centrado na região Centro-Oeste, graças à condição climática favorável (clima seco) e de grandes áreas disponíveis para o cultivo, favorecendo a sua produção (SILVA, 2014).

O tomate se encontra como uma das hortaliças mais consumidas no Brasil, cerca de 3,77 milhões de toneladas são comercializados de maneira *in natura* ou processadas de maneira industrial por ano (SILVA, 2014). O alto consumo ocorre devido aos valores acessíveis a todos os níveis socioeconômicos e por conta da disponibilidade durante o ano, além do fator nutricional, por possuir alto índice de licopeno no epicarpo (TAVARES; RODRIGUEZ, 1994).

Ademais, o tomate possui uma notável importância econômica para diversas regiões do Brasil, sendo que a região Centro Oeste produz uma alta quantidade de tomate processado e na região sudeste a produção maior produção no consumo *in natura*. (DEPARTAMENTO INTERSINDICAL DE ESTATÍSTICAS E ESTUDOS SOCIOECONÔMICOS, 2010).

Segundo o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2014), que realiza levantamentos mensais sobre a produção agrícola, no mês de julho de 2014 foram produzidas no Brasil cerca de 3.987.367 toneladas de tomate e, confrontando com o ano de 2013, obteve-se um crescimento de 7,2% na produção e 8,0% na área, porém, quanto ao rendimento, houve declínio de 0,7%. A maior produção de tomate aconteceu em Goiás que atingiu, aproximadamente, 1.269.042 toneladas, ou seja, aproximadamente 29,7% da produção do país. O Estado de São Paulo obteve a média de 19,3%, sendo o segundo maior produtor, seguido por Minas Gerais com 14,8% da produção, e o estado do Espírito Santo por sua vez, se encontra na sexta posição com 4,1% da produção. Todavia, enquanto há variações positivas na

produção de tomate em algumas regiões do país, estados como Rio Grande do Norte e Mato Grosso do Sul, apresentam taxas negativas por conta do clima da região, o tomateiro é sensível ao clima e os problemas climáticos geram declínio na produção.

A sensibilidade do tomateiro quanto ao clima não interfere, no fato do mesmo ser cosmopolita, pois apesar de possuir tolerância a temperaturas disruptivas, que suscitam mudanças no desenvolvimento do fruto, está adaptado ao clima tropical (SILVA, 1994).

Entretanto à medida que ocorrem os estádios de desenvolvimento, as temperaturas ótimas se modificam (Tabela 1) (GEISENBERG; STEWART, 1986 apud SILVA, 2014).

Tabela 1. Intervalos de temperaturas favoráveis ao desenvolvimento do tomateiro nos diferentes estádios.

Estádio de desenvolvimento	Temperatura (° C)		
	Mínima	Ótima	Máxima
Germinação	11	16 a 29	34
Crescimento vegetativo	18	21 a 24	32
Desenvolvimento da cor vermelha	10	20 a 24	30
Desenvolvimento da cor amarela	10	21 a 32	40

Fonte: Modificado de Geisenberg e Stewart (1986 apud SILVA, 2014).

O cultivo do tomate inclui várias técnicas, em decorrência das dificuldades no plantio devido aos fungos e herbívoros que o atacam durante os estádios de desenvolvimento, sendo os estádios mais susceptíveis o germinativo e a fase de crescimento vegetativo ou crescimento inicial.

O aumento da pluviosidade provoca um alto grau de umidade tornando o ambiente propício para incidência de fungos e bactérias, uma vez que as plantas permanecem úmidas por muito tempo. Além disso, o excesso de água ocasiona uma redução da absorção de nutrientes. Em virtude dessas adversidades, as melhores épocas para o plantio do tomate são aquelas que apresentam temperaturas médias (SILVA, 1994).

Quanto ao fator nutricional, a adubação, além de outros aspectos, tais como luminosidade, umidade do ar e temperatura do ar e do solo são importantes, pois os níveis dos nutrientes concentrados pelo tomateiro dependem destes fatores (PAPADOPOULOS, 1991).

O tomateiro realiza absorção para o crescimento dos frutos entre 40 e 70 dias após o plantio, e a absorção de nutrientes se sucede em uma ordem decrescente: N > K > Ca > S > P > Mg > Fe > Mn > Zn > B > Cu (SILVA, 1994).

Ao analisar a literatura em questão, Silva e colaboradores (2009) citam autores como Silva e outros (2003) e Fontes e colaboradores (2000), que realizaram análises nutricionais com relação ao tomateiro, tais pesquisas concluíram que as folhas, antes do desenvolvimento dos frutos, possuem a maior concentração de nutrientes, visto que no desenvolvimento frutífero há uma mobilização dos nutrientes para a formação dos frutos.

Em suma, as plantas possuem nas folhas um nível adequado dos teores de nutrientes para o seu desenvolvimento, como foi demonstrado por Silva e Giordano (2000), que realizaram análises foliares no tomateiro na quarta folha, a partir do ápice, em virtude da maior expansão da mesma, sendo a mais madura e desenvolvida para análise, utilizada como padrão de análise foliar, assim a pesquisa ocorreu após 40 dias de plantio e obtiveram os resultados descritos na tabela 02, na qual é possível visualizar ainda que, dentre vários nutrientes as folhas possuem um alto teor de nitrogênio quando comparado aos demais.

Tabela 02. Níveis adequados dos principais nutrientes no tomateiro.

Nutriente	Teor (%)
Nitrogênio	4,0 a 6,0
Fósforo	0,25 a 0,75
Potássio	3,0 a 5,0
Cálcio	1,5 a 3,0
Magnésio	0,4 a 0,6
Enxofre	0,4 a 1,2

Fonte: Silva; Giordano, 2000.

Nesse contexto, Lima e colaboradores (2011) realizaram uma pesquisa com o intuito de avaliar a concentração dos teores nutricionais foliares dos tomateiros, cultivados em substratos distintos com a aplicação de ácidos húmicos e fertirrigação. A avaliação foi feita com quatro doses de ácido húmico (0, 20, 40 e 80L ha⁻¹), e quatro substratos: 1- Fibra de coco, 2- Fibra de coco e casca de café carbonizada, seguindo a proporção 1:3, 3- Fibra de coco e casca de café carbonizada na proporção 2:3 e 4- Casca de café carbonizada. As amostras foliares foram coletadas após 64 dias do plantio, retirando a quarta folha, contada a partir do ápice das hastes. Os resultados foram significativos para os teores de P, Ca, Mg aumentando os índices e reduzindo os teores de B e Cu, não havendo significância nos teores de N, K e S. Com relação aos frutos houve um aumento de 40mm de diâmetro.

Ademais, conforme destacaram Leite e colaboradores (2011), os estudos dos efeitos da adubação nitrogenada e potássica, sobre a incidência de ataques da traça do tomateiro, demonstraram uma maior porcentagem de ataque em plantas cultivadas com baixos teores de nitrogênio e potássio e menor ataque em plantas com teores desses elementos.

Assim, pode-se afirmar que ao haver uma desordem nutricional, além das consequências morfológicas causadas nos frutos, as plantas ficam propícias a doenças, pois a resistência contra patógenos diminui (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

Além disso, quando não possui nutrição adequada o tomateiro se encontra suscetível a diversas doenças relativas a insetos transmissores, sendo o principal a mosca branca (*Bemisia argentifolii*) (TAIZ; ZEIGER, 2010).

A mosca branca pertence à ordem Hemiptera, possui em média 0,8mm de comprimento, com quatro asas brancas membranosas. Essa mosca é uma praga encontrada no início do cultivo do tomate, por conta da transmissão de vírus ao tomateiro pelo ato de sugar a seiva, além de injetar toxinas na planta, gerando problemas fisiológicos como o amadurecimento dos frutos de forma irregular, problemas esses que levam a prejuízos na produtividade (MUIGAI et al., 2002). Quanto à oviposição, ocorre na parte abaxial das folhas mais jovens, em virtude da cutícula ser pouco espessa nessa região, além da proximidade com o floema, o que promove um melhor acesso para alimentação, visto que essa mosca se alimenta da seiva transportada pelo mesmo, ademais, esse local promove uma proteção aos

ovos contra as adversidades causadas por chuva e vento (VILLAS BOAS et al., 1997 apud VENDRAMIN; SOUZA; ONGARELLI, 2009).

Além disso, segundo Vendramim, Souza e Ongarelli (2009), a fêmea da mosca branca possui estímulos táteis e visuais para a deposição dos ovos e os coloca próximo aos tricomas não globulares para ocorrer à fixação, os autores dessa pesquisa presumem que isso ocorre graças às características do tricoma, visto que os tricomas glandulares não realizam a fixação promovendo a morte desses insetos.

Frente a esse problema, ocorre um elevado investimento na produção de tomate, o qual visa à proteção do mesmo contra patógenos, em virtude da alta suscetibilidade (LOOS et al., 2004).

Por outro lado, a aplicação de inseticidas na agricultura promove a contaminação do solo e da água, ocasionando prejuízos para o meio ambiente e para a alimentação humana, além de ser uma ameaça à saúde em virtude da toxicidade química. Entretanto, um fato ocorre, pois os insetos com o tempo desenvolvem uma adaptação causando imunidade ao veneno, com isso empresas fabricantes de inseticidas desenvolvem um produto mais forte, o que gera maior deterioração do ambiente, principalmente do solo. Todavia, estudiosos pesquisam um manejo mais apropriado, visando às questões ambientais, sendo possível o uso de substâncias bioquímicas, ferormônios e hormônios para o controle de insetos (ODUM, 2013).

Algumas famílias possuem uma proteção natural contra o ataque de insetos, como é o caso da família Solenaceae, da qual faz parte o tomateiro que possui uma rota metabólica sistêmica que leva a produção de ácido jasmônico, sendo a principal função desse hormônio a inibição da ação de insetos (TAIZ; ZEIGER, 2010).

2.2 PRODUÇÃO DE ÁCIDO JASMÔNICO NO TOMATEIRO.

Os fitormônios, conhecidos como hormônios vegetais, são responsáveis pela regulação do desenvolvimento das plantas e do crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2010), pois, sem esses hormônios não seria possível a comunicação entre as células, tecidos e órgãos (LARCHER, 2006). Os hormônios vegetais possuem a função de mensageiros químicos, uma vez que podem enviar sinais.

O conceito de hormônio é proveniente de três elementos básicos, sendo eles a síntese hormonal em alguma área específica, transporte do hormônio para outra

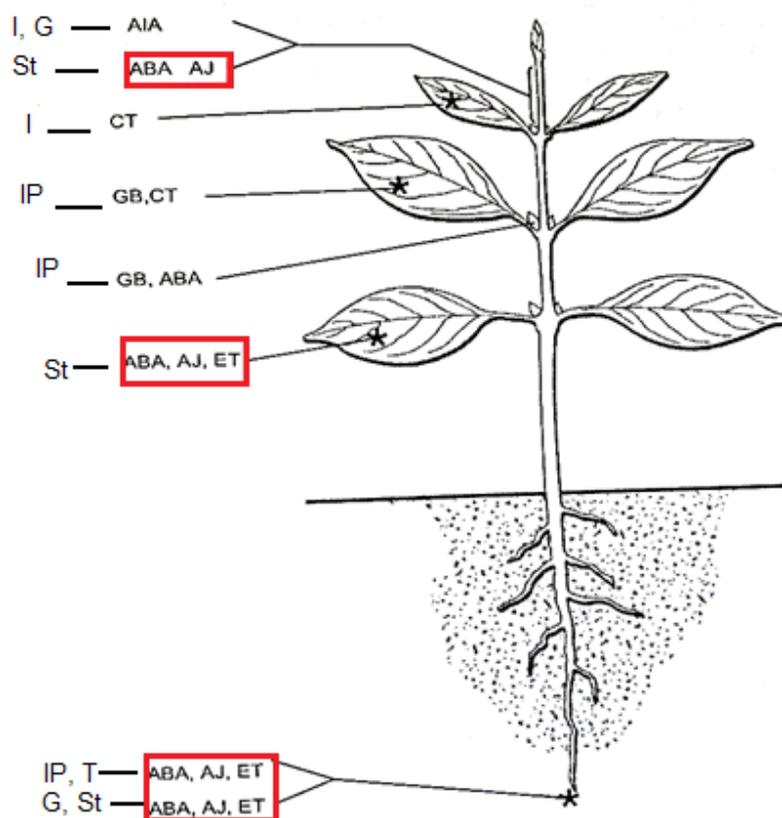
área e finalmente a resposta química do hormônio no local transportado (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). As plantas são reguladas por cinco hormônios clássicos: Auxina (AIA), ácido abscísico (ABA), citocininas (CT), etileno (ET) e giberelinas (GB), além disso, possuem outros hormônios como as poliaminas (PAs), ácido salicílico (AS), os brassinosteróides (BRS) e o ácido jasmônico (AJ) (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007).

Esses hormônios possuem variadas funções na planta, todavia, algumas são consideradas primordiais, tais como a auxina, que estimula o desenvolvimento do fruto, o ácido abscísico, que gera o fechamento estomático; as citocininas, que provocam a divisão celular; o etileno, que atua na senescência das folhas e das flores; as giberelinas, que induzem a germinação de sementes (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007), as poliaminas atuam na divisão e no alongamento celular, o ácido salicílico na inibição da germinação, brassinosteróides no alongamento do caule (KERBAUY, 2008) e, finalmente, o ácido jasmônico, que está relacionado com o crescimento vegetal e a indução da resistência sistêmica de plantas (CREELMAN; MULLET, 1997).

Quanto à produção de todos os fitormônios, acontece nos tecidos específicos da planta (Figura 1) e então, os mesmos são transportados para outro tecido gerando a resposta fisiológica a partir de proteínas específicas conhecidas como receptores (TAIZ; ZEIGER, 2010), contudo, há hormônios que agem no mesmo local em que foram produzidos, ou seja, não são transportados (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007).

Além das funções básicas dos hormônios, já mencionadas, eles também estão envolvidos em determinadas ações, dependendo do estágio de desenvolvimento e das atividades dos vegetais envolvendo o estímulo ambiental, como por exemplo, a intensidade da radiação, fotoperíodo, temperatura, estresse (frio, calor, inundação). Influenciados por esses fatores ambientais os efeitos dos hormônios podem ocorrer em várias partes da planta (LARCHER, 2006).

Figura 1: Locais dos efeitos hormonais de acordo com o estresse ambiental. I= Intensidade de radiação; G= Posição de acordo com a gravidade; St= Estresse (frio, calor, inundação); IP= Fotoperíodo; T= Temperatura. Hormônios vegetais: AIA=Auxina; CT= Citocinina; GB= Giberelina; ABA= Ácido abscísico; ET= Etileno; AJ= Ácido jasmônico. * = Locais de síntese.



Fonte: Modificado de Larcher, 2006.

Segundo Larcher (2006) as influências externas provocam efeitos no crescimento e no desenvolvimento das plantas intermediado pelos fitormônios. A radiação e a temperatura do ambiente possuem suma importância nesses processos, sendo que a radiação afeta o desenvolvimento de várias maneiras, por meio da fotoestimulação da biossíntese e do fototropismo, além de gerar diferenciação do cloroplasto. Já a temperatura influi indiretamente no crescimento e desenvolvimento, com efeitos quantitativos sobre o metabolismo basal, além do efeito direto que ocorre por processos regulatórios como termoindução, termoperiodismo e termomorfismo.

Na germinação a temperatura possui efeito sobre a velocidade do processo germinativo, havendo sincronização da produção de hormônios que regulam esses processos de acordo com as estações do ano (LARCHER, 2006).

A identificação dos jasmonatos aconteceu no ano de 1962 no Jasmin (*Jasminium grandiflorum*), quando se extraíam componentes para indústria de perfumes (HAMBERG; GARDNER, 1992).

A concentração dos jasmonatos é suficiente para as respostas fisiológicas necessárias, sendo análoga a concentração de ácido abscísico (KERBUAY, 2008). Segundo Dhandhukia e Thakkar (2008) a baixa concentração dos jasmonatos na planta pode ser observada, sendo que são necessários 800 kg de flores de jasmim para se obter 1kg de jasmonato, sendo que 0,25% dessa quantidade correspondem ao ácido jasmônico.

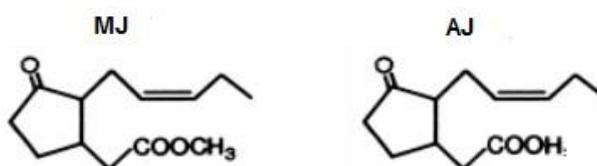
Os jasmonatos são produzidos nas plantas principalmente nas raízes (FRAGOSO et al., 2014), nas folhas e no meristema apical (LARCHER, 2006), mas, também pode ser encontrado nas pétalas (HAMBERG; GARDNER, 1992).

Em suma, a baixa concentração do jasmonato aliada a sua alta seletividade resultam em uma grande dificuldade na extração, e por conta disso, um alto valor comercial. Assim, várias metodologias para extração do ácido jasmônico foram aprimoradas com o tempo, visto que o mesmo possui grande importância para a agricultura e possivelmente para medicina (VIEIRA et al., 2010). Recentemente Bosco e colaboradores (2014) utilizaram uma metodologia mais simplificada e mais rápida, por meio do método de cromatografia líquida e espectrometria de massas para identificação e quantificação.

A baixa concentração de ácido jasmônico observada nas plantas pode ser explicada pela presença de um sítio de ligação de alta seletividade neste ácido (GAO et al., 2010).

A estrutura do ácido jasmônico (AJ) composta por um anel ciclo pentano (Figura 2), assim como o seu metil éster, o metil jasmonato (MJ) (VIEIRA et al., 2010).

Figura 2: Fórmula estrutural do ácido jasmônico (AJ) e do metil jasmonato (MJ).

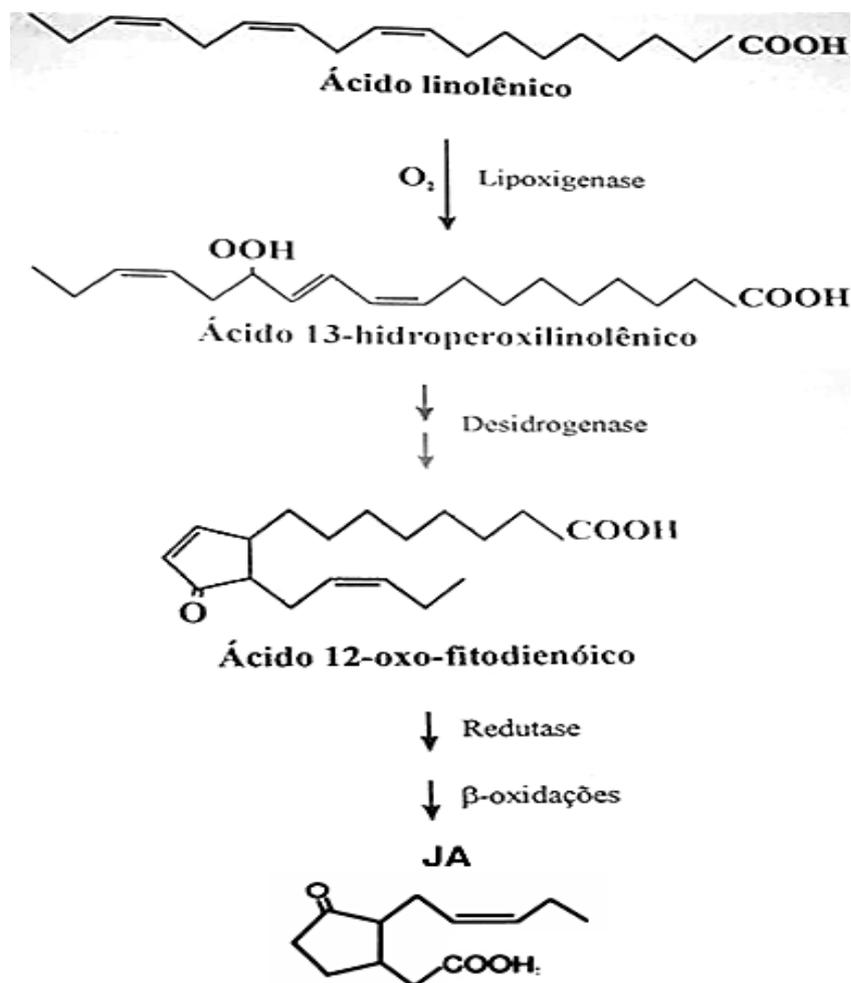


Fonte: Vieira et al., 2010

De acordo com Kerbauy (2008) os processos da biossíntese do ácido jasmônico em plantas podem ser descritos como se segue:

A via biossintética do ácido jasmônico (Figura 3) depende da ação sequencial de várias enzimas. A lipoxigenase promove a oxigenação do ácido linolênico até a formação do ácido 13-hidroperoxilinolênico. O ácido 12-oxo-fitodienólico é formado a partir da ciclização do anel ciclopentanona e reações de β -oxidações que encurtam a cadeia lateral, com a produção final do ácido jasmônico.

Figura 3: Via esquemática da biossíntese do ácido jasmônico



Fonte: Kerbauy (2008)

Os efeitos fisiológicos proporcionados pelo ácido jasmônico são diversificados na planta, sendo a função principal o processo inibitório contra organismos patógenos e herbívoros (VIEIRA et al., 2010).

Além desses, outros efeitos foram estudados por diversos autores, entre eles, pesquisas realizadas por Parthier e colaboradores (1991) que comprovaram a

influência dos jasmonatos em processos fisiológicos nos vegetais como a senescência das folhas; estudos de Facchini e colaboradores (1996) constataram que o ácido jasmônico atua na biossíntese de metabólitos secundários; Staswick (1992) descreve que a aplicação exógena do ácido jasmônico na planta gera, além da senescência, a abscisão do pecíolo e atua na formação de raízes e gavinhas e na síntese de etileno e β -caroteno.

Outro aspecto importante abordado por Sembdner e Parthier (1993) é a participação do ácido jasmônico no amadurecimento de frutos do tomate e da maçã, fato comprovado por Peña-Cortés e colaboradores (2005) que relataram a influência de jasmonatos sobre a produção de etileno, aumentando assim o desenvolvimento dos frutos.

Além disso, Miersh (1989), citado por Linares e colaboradores (2010), relata que a concentração do ácido jasmônico pode aumentar pela fermentação causada pelo fungo *Botryosphaeria rhodina*. Esse autor avaliou a atividade fotorreguladora do ácido jasmônico cuja produção foi induzida por esse fungo nas sementes das espécies de *Capsicum frutescens* (pimenta malagueta) e *Physalis angulata* (camapú), ambas da família Solanaceae. Os tratamentos aconteceram por meio de pulverização foliar com o ácido jasmônico nas concentrações de 25,0 e 50,0 mg L⁻¹, além do fermentado de 50 mg L⁻¹ de jasmonato. Em *Capsicum frutescens*, as sementes apresentaram as atividades fitoreguladoras positivas, pois foi provocado o aumento da quantidade de botões florais e da biomassa e quantidade dos frutos. Entretanto, em *Physalis angulata*, não houve significância com relação à variação da quantidade dessas estruturas, não havendo influência do ácido jasmônico. Assim, o autor concluiu que a utilização do fermentado contendo o fungo auxilia na produção do ácido jasmônico, sendo uma utilização de suma importância por ser de baixo custo.

Com experimentos semelhantes, Hernandes (2010) avaliou as atividades biológicas dos jasmonatos e do extrato *Botryosphaeria rhodina*, por meio da cultura in vitro, com a finalidade de avaliar atividades antifúngicas, antibacteriana e anticâncer, visto que os jasmonatos inibem as células cancerígenas que possuem alta resistência aos medicamentos (FINGRUT; FLESCHER, 2002 apud HERNANDES, 2010), com essa pesquisa foi possível constatar que o fungo *Botryosphaeria rhodina* produz e

aumenta o ácido jasmônico, mas os objetivos das atividades não foram alcançados, por não obter nenhuma atividade esperada.

Noutra linha, estudos de Lopes (2009) retratam que os jasmonatos possuem efeitos quanto ao aumento de tricomas glandulares e de flavonoides, segundo essa pesquisa, a pulverização de jasmonatos em plantas de soja age positivamente, pois, leva a indução da produção de flavonoides e tricomas, sendo que esses últimos dobraram nas folhas após 21 dias.

Mais recentemente, Zhang e Huang (2013) analisaram o estresse do tomateiro no período seco e observaram os efeitos endógenos dos hormônios ácido abscísico, poliaminas e ácido jasmônico, tais efeitos demonstraram estar na resistência ao estresse hídrico, uma vez que a concentração desses hormônios aumenta significativamente nas folhas e nas raízes de plantas submetidas a um déficit hídrico.

Ademais, o ácido jasmônico possui grande importância contra organismos patógenos. Guimaraes e colaboradores (2009) pesquisaram os efeitos de silicato de potássio e ácido jasmônico em meios com diferentes concentrações, relacionando-os com o parasitismo na cana de açúcar proporcionado por *Meloidogyne incognita*. A aplicação do jasmonato e do silicato de potássio foram feitas pelo método de pulverização foliar e, 15 dias após esses tratamentos, foram depositados os ovos dos parasitas. Os autores relataram que esse método de aplicação de silicato de potássio e jasmonato foram eficazes em reduzir a quantidade de organismos patogênicos na raiz. Porém, é válido ressaltar que a aplicação do jasmonato, após 21 dias do tratamento, resultou em uma alta atividade enzimática, ou seja, além de afetar diretamente o patógeno, o aumento das enzimas pode ser reconhecido como uma atividade de defesa da planta. Em tese, segundo Monteiro (2005) a aplicação de ácido jasmônico aumenta a resistência fisiológica e a relação com o ambiente, modulando o processo de lignificação em *Eucalyptus europhylla*.

No tomateiro, o ácido jasmônico atua em um processo sistêmico, por toda a planta (DEGENHARDT et al., 2010), sendo uma resposta induzida por organismos que provocam injúrias, possuindo uma importância na defesa. Entretanto, no tomateiro e em outras espécies da família Solanaceae, o nível da enzima ácido 12-oxofitodienoico (OPDA) é maior, o que indica o processo sistêmico que induz o acúmulo do ácido jasmônico (Peña-Cortés, 2005).

2.3 INIBIÇÃO DA HERBIVORIA PROMOVIDA PELO ACIDO JASMONICO

Uns dos estresses mais prejudiciais à planta são por ataques patogênicos e danos causados por herbívoros (TAIZ; ZEIGER, 2010), e em virtude disso, as plantas se desenvolveram mecanismos por meio de evolução a esses fatores, obtendo uma defesa vegetal (LARCHER, 2006).

Assim, a estrutura primária dessas plantas recebeu adaptações, sendo elas cutina, ceras e suberina, que são cobertas por camadas de material lipídico, que reduz perda e água e bloqueia a entrada de patógenos (fungos e bactérias) (TAIZ, ZEIGER, 2010).

Por outro lado, os vegetais também produzem metabólitos secundários, que são produtos secundários, que não possuem função direta no crescimento e no desenvolvimento, esses metabólitos são restritos a algum grupo ou espécie vegetal, enquanto os metabólitos primários se encontram em todo reino vegetal (RAVEN; EVERT; EICHHORN, al., 2007).

Estudos sobre os metabólitos secundários foram iniciados no século XIX por meio de químicos orgânicos, com o interesse direcionado para o uso dessas substâncias em medicamentos, pesquisas demonstram a importância ecológica desse metabolismo na proteção de plantas como proteção contra a herbivoria e infecção por patógenos, na competição entre plantas e na simbiose de plantas com micro-organismos (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007; TAIZ; ZEIGER, 2010).

Com relação as injúrias proporcionadas por artrópodes herbívoros, deve-se levar em conta o tipo de aparelho bucal. A morfologia bucal desses artrópodes é diferenciada e adaptada para o modo de alimentação, e determinam a maneira da injúria provocada na planta, podendo ser de característica mastigadora e sugadora. Quanto aos mastigadores, geram nas plantas lesões mais intensas, nessa categoria, as lagartas e os besouros são os principais agentes, por outro lado, os sugadores se dividem em dois grupos, os sugadores de substância celular, que promovem danos nas células vegetais, onde se enquadra os ácaros, e os sugadores de seiva, na maioria dos casos esses sugadores são vetores de vírus e com isso podem causar danos maiores depois de um período, visto que de início promovem poucos danos na epiderme da planta. Entre os sugadores de seiva, a mosca-branca (*Bemissia*

argentifolli) possui maior destaque, sendo considerada uma praga, entre os tomateiros (TAIZ; ZEIGER, 2010).

As perdas geradas por pragas têm sido numerosas, segundo Zalom (2003), aproximadamente 78% dos tomates que não possuem inseticidas são afetados por pragas. Por apresentar o clima tropical, o Brasil apresenta problemas com pragas uma vez que as temperaturas elevadas favorecem o aparecimento das mesmas, por auxiliarem a fase de maturação (MALUF; CAMPOS; CARDOSO, 2001).

Apesar da utilização de inseticidas que concedem a defesa das plantas submetidas à herbivoria, as próprias plantas produzem uma resposta de defesa ao dano gerado pelos insetos. As plantas reconhecem os eliciadores, que são componentes da saliva, constituídos por ácidos graxos amidas (ALBORN et al., 1997). Assim, ao ocorrer o reconhecimento desses eliciadores uma rede de transdução de sinais é ativada, a principal rota envolvida na defesa dos artrópodes herbívoros é a octadecanóide que leva a produção de ácido jasmônico por meio do ácido linolênico, (SADASIVAM; THAYUMANAYAN, 2003) esses jasmonatos possuem características amargas e fazem com que os insetos cessem a alimentação da planta (SILVA, 1989 apud COSTA; BORÉM, 2003).

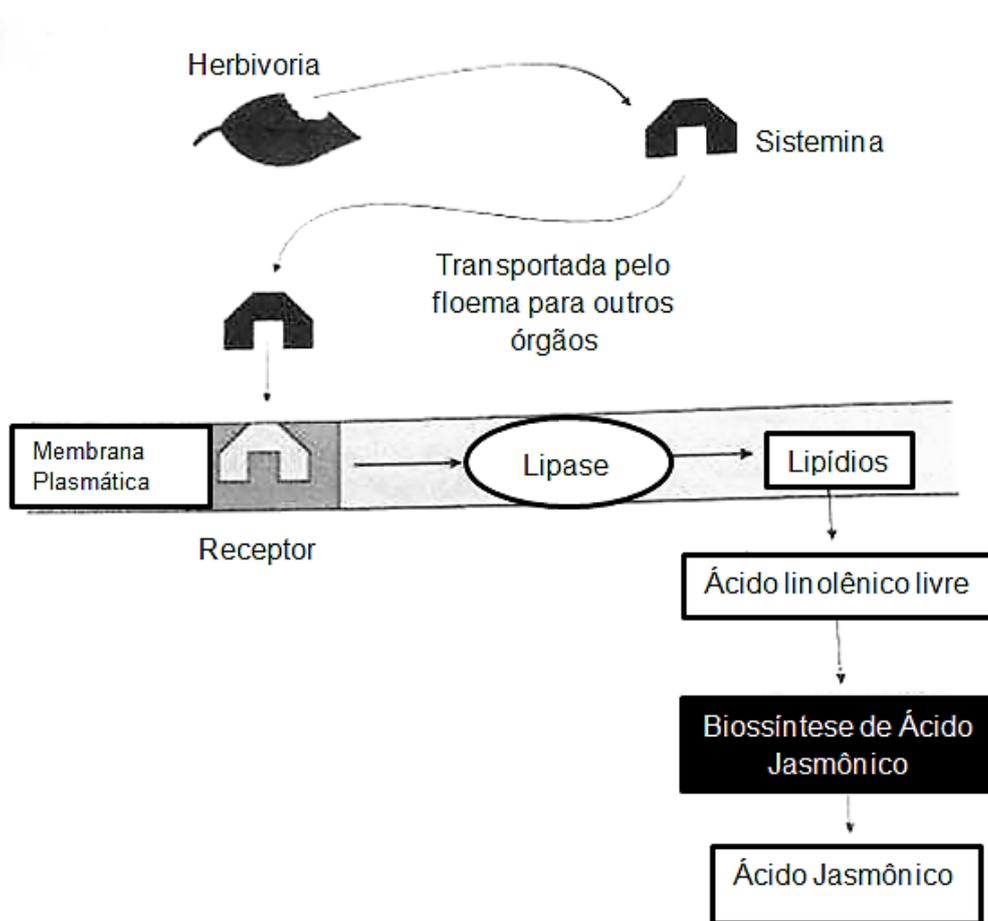
Entretanto, outra via de suma importância também produz o ácido jasmônico na família Solanacea, onde se encontra o tomateiro, graças aos processos evolutivos desencadeiam a rota de sinalização sistêmica (RAVEN; EVERT; EICHHORN, al., 2007). Em virtude da coevolução com os insetos na produção de inseticidas naturais por conta das injúrias provocadas pelo mesmo, durante a polinização (RIDLEY, 2008). Essa via é considerada mais eficaz na defesa das plantas, por aumentar as concentrações de ácido jasmônico em todas as partes da planta (DEGENHARDT, 2010), pois o ferimento proporcionado por insetos gera um rápido acúmulo de inibidores proteases, que são transportados para os outros órgãos da planta, e assim, na membrana plasmática, onde ocorre a ligação em um receptor que ativa a lipase, promovem a formação do ácido jasmônico em alta concentração (KERBAUY, 2008).

Ademais, segundo as pesquisas de Baldwin e colaboradores (1996) o processo sistêmico é desencadeado por toda a planta em média 180 minutos após o ataque de herbívoros ou patógenos, ou seja, a vantagem desse sistema é desencadear uma rápida defesa na planta.

De acordo com Pearce e colaboradores (1991), esse processo sistêmico, desencadeado pela sistemina, um peptídeo com 18 aminoácidos, possui a função de sinalizador de longa distância que promove a ativação de defesas químicas contra os herbívoros, no qual aumenta a síntese de inibidores de proteinases em toda a planta, mesmo nas áreas que não foram danificadas (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Para induzir esse sinal sistêmico é desencadeada, segundo Taiz e Zeiger (2010) uma sequência de eventos, que potencializa o acúmulo de ácido jasmônico por meio do aumento de enzimas, aprimorando a defesa da planta (Figura 4):

- 1- As folhas lesadas de tomateiro sintetizam pró-sistemina, uma proteína precursora grande (200 aminoácidos).
- 2- A pró-sistemina é processada proteoliticamente e produz o polipeptídeo pequeno (18 aminoácidos) chamado de sistemina.
- 3- A sistemina é liberada no apoplasto pelas células danificadas.
- 4- No tecido adjacente intacto (parênquima floemático), a sistemina liga-se ao seu receptor, uma proteína com regiões repetidas ricas em leucina, com atividade de quinase, na membrana plasmática.
- 5- O receptor ativado da sistemina torna-se fosforilado e ativa a fosfolipase A₂ (PLA₂).
- 6- A PLA₂ ativada gera o sinal que inicia a biossíntese de ácido jasmônico (AJ).
- 7- O AJ é, então, transportado pelo floema sistemicamente para toda a planta por um mecanismo ainda desconhecido.
- 8- Nos tecidos-alvo, o AJ é liberado e, por fim, ativa a expressão de genes que codificam os inibidores de proteases.

Figura 4: Produção de ácido jasmônico atrás do ataque de herbivoria.



Fonte: Kerbauy, 2005.

No entanto, Redman e colaboradores (2001) evidenciaram que os custos energéticos gerados no tomateiro pela defesa induzida por ácido jasmônico é alto. Essa alta concentração dos jasmonatos ocasiona na planta o aumento da biomassa dos frutos, entretanto as plantas apresentaram uma redução na quantidade de sementes, sendo negativo para a reprodução.

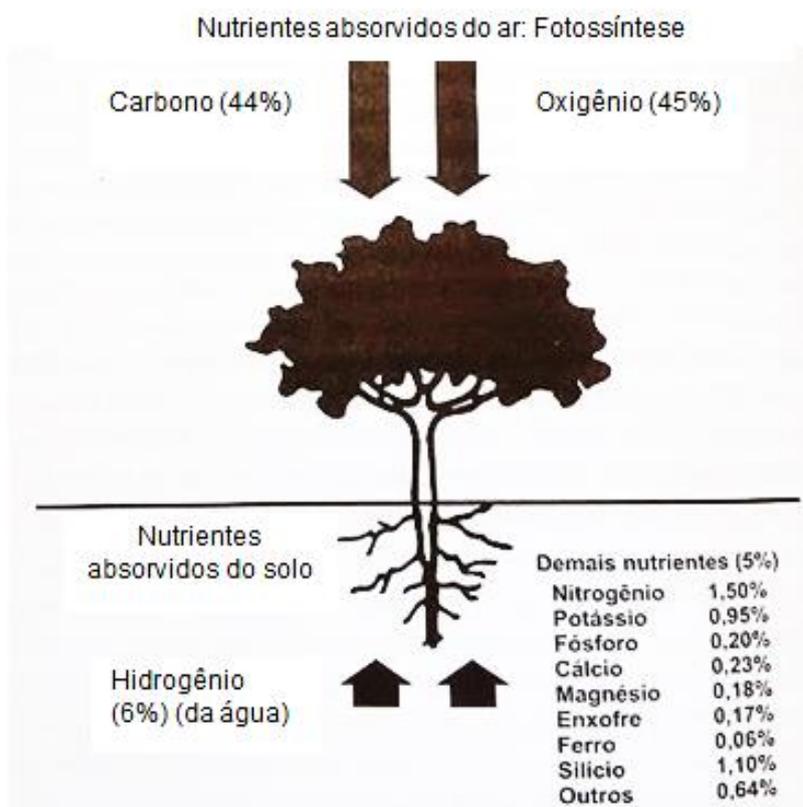
2.4 NUTRIÇÃO MINERAL DAS PLANTAS

A nutrição mineral é um fator essencial para o crescimento e desenvolvimento das plantas (PALLARDY, 2005), e são estudados desde o século XVII, tendo como o pioneiro o belga J.B van Helmont, que realizou pesquisas sobre a fonte dos minerais que compõem as plantas (GABRIEL; FOGEL, 1995 apud EPSTEIN; BLOOM, 2006). O avanço das pesquisas sobre nutrição mineral aconteceu no ano de 1840 através do químico orgânico Justus von Liebig, que difundiu a “teoria dos fertilizantes

naturais”, onde concluindo que o solo é uma fonte de nutrientes e constituintes solúveis. Essa teoria teve como base os estudos teóricos de Saussure, Sprengel, Boussingault (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

Conforme observaram Castro; Kluge e Peres (2005), os nutrientes que compõem a planta são provenientes do ar, da água e do solo, sendo que cerca de 90% dos componentes são obtidos através da água e do ar (fotossíntese). Esses nutrientes são hidrogênio, carbono e oxigênio, e o restante, que compõem os 10% é absorvido do solo por meio das raízes, representa os nutrientes minerais (Figura 5).

Figura 5: Representação esquemática do consumo de nutrientes pelas plantas



Fonte: CASTRO; KLUGE; PERES (2005).

O solo é um substrato complexo com característica heterogênea, em virtude da presença de fases sólidas, líquidas e gasosas (TAIZ; ZEIGER, 2010). É descrito como a fonte mais importante de nutrientes, além de servir como suporte físico para as plantas (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Com isso, a formação do mesmo é por meio da decomposição e formação de húmus do material vegetal descartado pelas plantas, além de organismos mortos (LARCHER, 2006), possuindo assim

cinco componentes principais, sendo eles: matéria mineral, água contendo solutos, gases, organismos vivos e matéria orgânica, sendo que a quantidade desses componentes pode variar de acordo com as condições ambientais (EPSTEIN; BLOOM, 2006). A classificação do solo é de acordo com as partículas, sendo elas orgânicas e inorgânicas, partículas orgânicas são originadas de decomposição microbiana de plantas, animais e micro-organismos mortos e as inorgânicas de solo são de caracterizadas de acordo com os íons minerais e são denominados de acordo com o tamanho (TAIZ, ZEIGER, 2010) que podem ser partículas constituídas por argila, silte, areia grossa, areia fina. A argila possui grande importância, em virtude da alta quantidade de nutrientes que absorve, todavia, os solos ricos em argila, são encharcados, e no decorrer do tempo se tornam solos secos. Além disso, pode ser constituído por areias, e restos de rochas meteorizadas resistentes ao intemperismo, formando substratos porosos (RIZZINI, 1997).

O solo é um ambiente diversificado, onde há competições nutricionais entre as raízes das plantas e os micro-organismos, entretanto, podem ocorrer relações simbióticas entre raízes e esses micro-organismos, gerando benefício para ambos na captação de nutrientes (TAIZ; ZEIGER, 2010).

A absorção da água pelas raízes pode ser influenciada por diversos fatores relacionados ao solo, sendo eles: quantidade de água disponível, percentual de concentração salina da solução, temperatura, aeração e o tipo de eficiência do sistema radicular, em relação à exploração do solo. Todavia, temperaturas elevadas prejudicam a absorção em virtude da redução de água no ambiente causado pela evaporação, assim com o excesso de água gera deficiência nas plantas, pois ocorre falta de oxigênio e acúmulo de carbono, graças ao armazenamento de água nos poros que deveriam conter ar (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005).

Os nutrientes encontrados no solo, conhecidos como minerais possuem a classificação em grupos, sendo elementos benéficos que auxiliam no desenvolvimento (silício, sódio e selênio), e essenciais. Para ser considerado essencial o elemento deve ser necessário para o desenvolvimento da planta e quando há ausência do mesmo a planta se torna incapaz de completar o ciclo de vida, por conta disso o elemento essencial se torna insubstituível, havendo exceção para o nitrogênio que pode substituir o potássio, o manganês que substitui o magnésio (MARENCO; LOPES, 2007).

Os elementos essenciais minerais são 14, e são classificados de acordo com a quantidade em que são requeridos pelos vegetais, podendo ser macro-nutrientes e micro-nutrientes, os macro-nutrientes são: nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio, enxofre; e os micro-nutrientes: ferro, zinco, cobre manganês, boro, cloro, molibdênio, níquel (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005).

No tomateiro esses nutrientes seguem uma ordem decrescente de concentração na parte aérea, sendo ela: N, K, Ca, S, P, Mg, Cu, Mn, Fe, e Zn, com os valores ótimos: 360; 206; 202; 49;32; 29 kg.ha-1; 3.415; 2.173; 1.967 e 500 g.ha-1 (FAYAD et al., 2002). No entanto, esses teores podem variar conforme a fase de desenvolvimento da cultura (HAAG et al., 1978), ou local de cultivo. Fayad e colaboradores (2002) constataram que em ambiente protegido os valores máximos de nutrientes variam e a ordem de concentração é alterada para: K, N, Ca, S, Mg, P, Mn, Fe; Cu e Zn. Assim, segundo Papadopoulos (1991) pode-se afirmar que as taxas de absorção no tomateiro, são dependentes de fatores abióticos e bióticos. Conforme afirmam Fayad e outros (2002) no tomateiro cultivado no campo o potássio se encontra como o nutriente mais absorvido, e o Manganês é encontrado em menor quantidade no tomateiro (Tabela 3), entretanto, a absorção de todos os nutrientes minerais é crescente durante o ciclo de vida da planta, havendo maior acúmulo no início da frutificação (Tabela 4).

Tabela 3. Quantidade de nutriente acumulado na área total e nos frutos do tomateiro cultivado no campo, e o valor da taxa diária máxima de absorção e alocação.

Nutriente	Acúmulo máximo na planta ¹		Acúmulo máximo no fruto ¹		Taxa máxima de absorção da planta ²		Taxa máxima de alocação no fruto ²	
	Sta Clara	EF-50	Sta Clara	EF-50	Sta Clara	EF-50	Sta Clara	EF-50
N	10.288	9.582	5.656	6.709	198,52	142,69	101,00	80,00
P	1.622	1.377	869	959	32,11	11,60	34,44	20,00
K	17.994	11.995	10.001	9.645	310,00	187,37	309,00	197,00
Ca	10.124	8.845	494	386	151,00	74,00	13,70	8,42
Mg	1.463	1.829	307	372	23,00	15,00	10,12	8,49
S	2.437	2.238	494	512	58,99	27,55	10,64	6,50
Zn	25	30	5	7	0,39	0,50	0,12	0,09
Cu	171	74	4	3	4,44	0,82	0,17	0,05
Fe	98,36	96	22,59	61	0,78	1,87	1,13	3,95
Mn	108,66	147	3,74	4	1,78	1,90	0,10	0,11

Fonte: Fayad e colaboradores, 2002.

Tabela 4. Dinâmica de absorção de N e K, na área total, em função da idade do tomateiro cultivado no campo.

Idade da planta (dias após o transplântio)	Nutriente	
	N	K
	%	
12	4,1	2,0
24	9,0	5,5
36	16,6	13,3
48	22,9	23,9
60	21,4	26,3
72	13,9	17,1
84	7,0	7,7
96	3,1	2,9
108	1,3	1,0
120	0,5	0,3

Fonte: Fayad e colaboradores, 2002.

A absorção realizada pelo tomateiro no início do plantio até os primeiros 15 dias é lenta, porém, passando esse tempo há um aumento da absorção, que dobra a cada quinze dias, antes da produção do fruto. As folhas são os locais de maior concentração de nutrientes, durante, aproximadamente 60 dias, após esses dias, por volta de 105 dias, os frutos recebem a maior quantidade de nutriente (HAAG et al., 1978).

Muitas pesquisas buscam aprimorar a nutrição mineral no tomateiro, nesse sentido, Luz e colaboradores (2009) realizaram a aplicação de silicato de potássio nas folhas e obtiveram como resultado a maior produtividade do fruto.

Segundo Pallardy (2005), Castro, Kluge e Peres (2005) e Epstein e Bloom (2006) os nutrientes minerais exercem muitas funções na planta, sendo específicas, particulares e de suma importância para o vegetal (Quadro 1).

Quadro 1: Funções dos nutrientes nas plantas

Nutriente	Função na planta
Nitrogênio	Componente estrutural de proteínas, sendo elas, purinas, pirimidinas e coenzimas.
Fósforo	Responsável pela regulação de ciclos metabólicos.
Potássio	Regulação osmótica, além de ser responsável pela abertura e fechamento de estômatos, sendo relacionado com o acúmulo ou perda do mesmo.
Cálcio	Absorvido em grandes quantidades, encontrado nas membranas celulares, no qual impede a difusão de componentes e regula a seletividade da absorção.
Magnésio	Formar ligações iônicas e covalentes, a clorofila é um exemplo dessa ligação.
Cloro	Essencial na fotólise da água e na liberação do oxigênio.
Cobre	A enzima citocromo oxidase, contém cobre e realiza o processo de catalisação da transferência de elétrons do oxigênio a mitocôndria.
Zinco	Atua como ativador ou regulador enzimático
Manganês	Responsável por metalproteínas, responsáveis pelo complexo de fotólise da água e da formação de oxigênio nos cloroplastos.
Molibdênio	A essencialidade desse elemento ocorre em virtude da participação do sistema redox, no qual acontece a modificação de oxidado para reduzido.
Níquel	Composição da enzima uréase, no processo de catalisação e decomposição hidrolítica da ureia

FONTE: Castro, Kluge, Peres (2005); Epstein, Bloom (2006); Pallardy (2005).

A essencialidade do ferro e do boro são observadas por meio das carências desses nutrientes, visto que gera vários sintomas que podem ocasionar a morte da planta (PALLARDY, 2005).

Os elementos benéficos, ou seja, aqueles que não possuem grau de essencialidade, para os vegetais foram destacados por Castro, Kluge e Peres (2005), possuindo as seguintes funções:

Silício: Aumenta em algumas plantas a tolerância ao estresse.

Sódio: Pode substituir parcialmente o potássio.

Selênio: Incorporação de aminoácidos análogos.

Diante do exposto, pode-se afirmar que a nutrição mineral possui grande importância no desenvolvimento das plantas, e ao haver deficiência ou excesso desses minerais, podem ocorrer diversos desarranjos no metabolismo, gerando diversas anomalias (PALLARDY, 2005).

Nesse contexto, segundo Epstein e Bloom (2006) as anomalias causadas por deficiências nutricionais podem ser visualizadas morfológicamente, mas descobrir qual elemento se encontra reduzido é um processo mais complexo, em virtude de similaridades das reações de deficiência entre dois elementos, por conta disso, somente especialistas em nutrição de plantas realizam o reconhecimento com maior precisão. Entretanto, é possível analisar os elementos individuais, verificando os sintomas causados pelas deficiências.

Com a redução dos teores de boro, as gemas apicais ficam sujeitas a frequentes danos, ocasionando até mesmo a morte, além disso, as plantas possuem o “caule quebradiço” e manchado, as folhas ficam distorcidas e por consequência secundária da deficiência em boro, as raízes ficam sujeitas a infecções bacteriológicas ou por meio de fungos (PALLARDY, 2005). Quanto ao cálcio, os sintomas por sua deficiência aparecem cedo, sendo drásticos na região meristemática e foliar, atuando nas regiões mais jovens e afetando também a região das raízes que ficam sujeitas a infecções por bactérias e fungos (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

No tomateiro, a insuficiência de cloro provoca, nas folhas jovens, um brilho e uma coloração azul-esverdeada e, com o decorrer do tempo as pontas dessas folhas ficam murchas, podendo se recuperar no período noturno, mas ao haver incidência

solar, essas folhas podem sofrer clorose e necrose (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005). A deficiência de cobre, por sua vez, ao ser deficiente na planta, causa folhas cloróticas e com as margens enroladas para cima, além disso, os ramos mais jovens secam, podendo ocorrer mortalidade ainda no estágio de plântula (MARENCO; LOPES, 2007). A deficiência de ferro provoca na planta uma clorose geral das folhas jovens (EPSTEIN; BLOOM, 2006). Com a baixa concentração de potássio as folhas possuem uma coloração intensa e manchas de tecido morto (PALLARDY, 2005). Quanto à deficiência de magnésio, os sintomas aparecem nas folhas maduras, havendo uma clorose marginal com manchas irregulares (MARENCO; LOPES, 2007). Os sintomas referentes à deficiência de manganês se mostram de formas variadas, casos frequentes, por exemplo, mostram clorose entre as nervuras (EPSTEIN; BLOOM, 2006). A insuficiência de molibdênio foi identificada no tomateiro através de uma clorose entre as nervuras e o enrolamento (EPSTEIN; BLOOM, 2006). Os sintomas visualizados pela deficiência de níquel abrangem clorose marginal das folhas, seguido de senescência prematura e redução da quantidade de sementes produzidas (PALLARDY, 2005). Sintomas da deficiência de fósforo geralmente promovem uma folhagem escura que adquire no decorrer do tempo, uma coloração em tons avermelhados, além do crescimento reduzido (EPSTEIN; BLOOM 2006). Com o declínio dos teores de enxofre a planta apresenta clorose nas folhas jovens (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005). A deficiência de zinco gera a dificuldade no crescimento foliar que promove a forma de roseta (MARENCO; LOPES, 2007). Por fim, a deficiência em nitrogênio, considerado o pior efeito, leva a um processo de clorose por toda a folha, e o crescimento se torna lento, sendo as partes maduras as mais afetadas na planta, em virtude da translocação do nitrogênio para as partes mais jovens (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

Práticas para tratar as deficiências nutricionais são adotadas por profissionais da área agrícola, através da reciclagem de elementos nutricionais, ou seja, as plantas captam os nutrientes do solo, e assim os humanos e animais se alimentam da planta, e as fezes geradas pelos mesmos, são depositadas no solo, não havendo perda nutricional. Outra prática adotada é o melhoramento por meio de fertilizantes, onde a maioria possui sais de macro-nutrientes de forma inorgânica (TAIZ; ZEIGER, 2010).

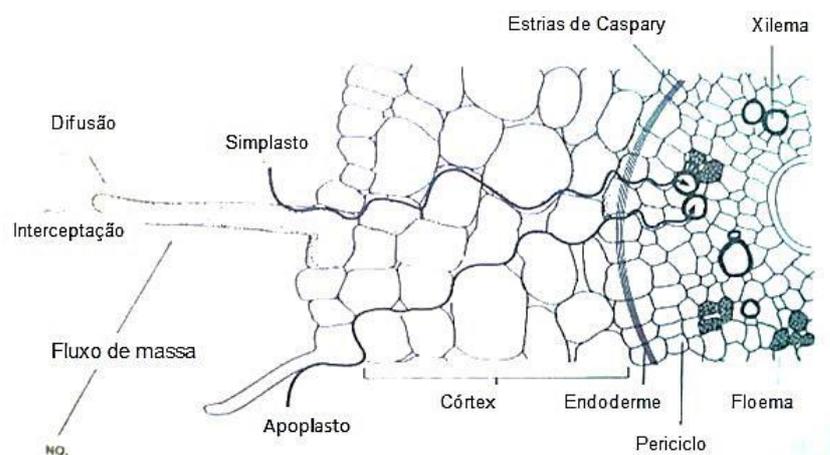
Os nutrientes também podem ser aplicados nas folhas, por adubação foliar, no qual folhas são submetidas à aspersão nutricional, essa adubação reduz o tempo entre aplicação e absorção, provocando um rápido crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2010).

Emrich e colaboradores (2010) realizaram pesquisas com a aplicação de silicato de potássio em tomateiros, e observaram que a aplicação das doses estimula um aumento das concentrações de clorofilas a e b, havendo, portanto, um melhoramento na planta, que demonstrando que a eficiência da aplicação.

A absorção foliar ocorre nos tricomas e pelos, pois a presença dos mesmos gera o aumento da superfície de contato na parte abaxial da folha, onde o revestimento se encontra mais delgado, com isso ocorre a maior absorção das soluções aplicadas na superfície foliar, sendo que a maior absorção acontece nas regiões da nervura e nas margens foliares (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005).

Quanto à nutrição radicular, acontece por difusão, fluxo de massa e interceptação radicular (Figura 6); na difusão, os íons ou as moléculas ao entrarem em contato com a raiz realizam um movimento do meio mais concentrado para o menos concentrado. O fluxo de massa atua do meio maior ao menor, com a proximidade da raiz. Por fim, a interceptação radicular que ocorre durante o crescimento da raiz (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005).

Figura 6: Transporte de nutrientes até a raiz por meio do pelo absorvente, difusão, interceptação radicular ou fluxo de massa.



Fonte: Castro; Kluge; Peres (2005).

A anatomia radicular varia de acordo com os grupos de plantas, espécies de dicotiledôneas herbáceas, como o tomateiro, apresentam raízes pivotantes que podem penetrar no solo em áreas mais profundas, que por meio da atividade cambial secundária podem engrossar, além disso, desse eixo principal é desenvolvido raízes laterais, no qual forma um sistema de raízes ramificado de forma extensa, esse desenvolvimento depende da atividade do meristema apical da raiz e da produção de meristemas de raízes laterais (TAIZ; ZEIGER, 2010).

As raízes possuem uma forma cilíndrica e filamentosa, sendo de importância para absorção da água e de solutos do solo, pois isso facilita a penetração da raiz, os pelos radiculares são células epidêmicas modificadas que auxiliam também na absorção de água e na captura de íons, cada pelo radicular possui em média 1,5 mm de comprimento (MARENCO; LOPES, 2007).

Quanto à organização interna da raiz Marenco e Lopes (2007, pg 194) descrevem:

A raiz é constituída de vários tipos de tecidos, dentre os quais citam-se a epiderme e o parênquima cortical que inclui o córtex e os tecidos condutores xilema e floema. O xilema e o floema formam um tecido vascular contínuo desde as raízes até as folhas. Entre eles, encontram-se o câmbio vascular, que pode gerar xilema e floema secundários, levando o engrossamento da raiz. Longitudinalmente na raiz, podem-se observar as seguintes partes: a coifa, relativamente impermeável à água; a região meristemática, que apresenta baixa taxa de absorção de água; e as zonas de alongamento e de maturação. Nesta última, ocorrem os pelos absorventes, que absorvem mais rapidamente a água. Nas partes mais velhas da raiz, ocorre deposição de suberina e como resultado, a absorção de água é lenta. A penetração de água ocorre mais rapidamente nas regiões da raiz onde a resistência ao movimento hídrico é menor.

As raízes possuem pelos radiculares próximos do ápice que são importantes na absorção de água e de solutos, pois aumentam a superfície radicular e o contato solo-raiz. Com isso, ambientes com déficit de nutrientes estimulam a extensão desses pelos (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

Nas raízes, as diferentes áreas atuam absorvendo íons distintos (MARENCO; LOPES, 2007). Segundo as observações de Bar-Yosef e Nye e Tinker, descritas por Taiz e Zeiger (2010) há contrariedades com relação à área da raiz que absorve os nutrientes, existem hipóteses de que seja ao longo de toda superfície da raiz, e outras que descrevem que ocorre nas regiões apicais, tais hipóteses, foram testadas pelos autores que verificaram a possibilidade de acontecer das duas formas, variando de acordo com a espécie ou nutriente.

Em suma, a raiz é o principal órgão de absorção de água e sais minerais (MARENCO; LOPES, 2007), e a absorção radicular de nutrientes é favorecida pela disponibilidade hídrica e nutrientes no solo, os quais favorecem o crescimento radicular (CASTRO; KLUGE; PERES, 2005), o micro-ambiente que circunda a raiz, conhecido como rizosfera é pobre ou seco, e o crescimento é lento, sendo rico, esse crescimento tende a aumentar (TAIZ; ZEIGER, 2010).

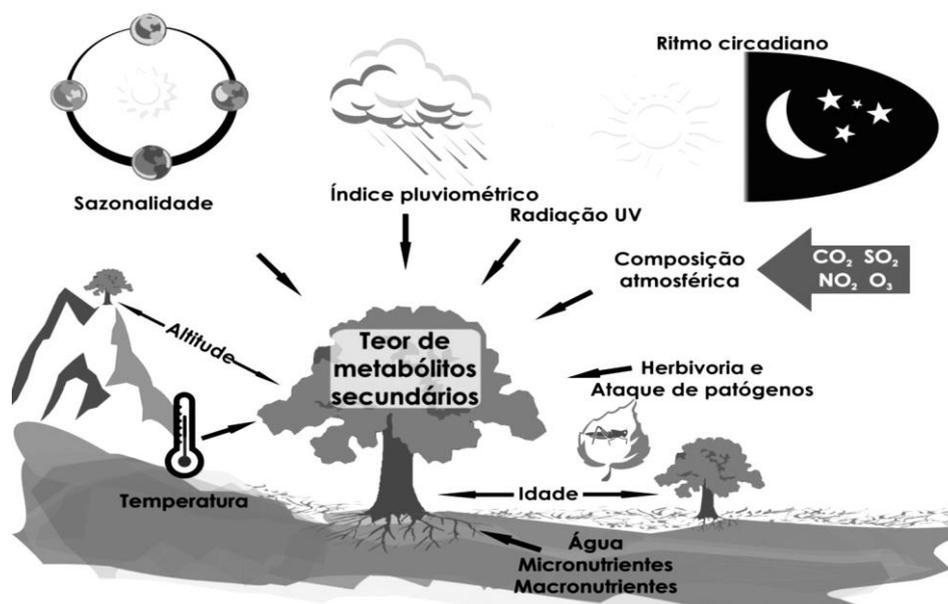
Contudo, soluções nutritivas aumentam o crescimento radicular, pesquisas de Dotta, Teixeira e Oliveira (2008) abordam o desenvolvimento do tomateiro com a inserção de micro-nutrientes e aminoácidos nas folhas e raízes, evidenciando o melhoramento no enraizamento.

Noutra linha, Hott e colaboradores (2014) constataram que a irrigação adequada auxilia na produção do tomateiro quanto o aumento da biomassa no início da fase vegetativa. Esses autores testaram solos com tensões de água diferentes e vegetativas obtiveram uma maior biomassa em pressões de -15 kPa e -25 kPa.

Outra forma de aumentar a biomassa de vegetais é o uso de fungos micorrízicos. Pesquisas de Santos e Campos (2008) demonstram o aumento da produtividade e da biomassa do tomateiro por meio de fungos arbusculares.

Apesar da influência no metabolismo primário, os fungos micorrízicos ao promover a nutrição mineral podem influenciar no aumento do metabolismo secundário, visto que o aumento de nutrientes interfere na biomassa e influência na produção de metabólitos secundários, uma vez que a síntese e a concentração do desses metabólitos na planta podem ser alterados de acordo com os fatores ambientais (GERSHENZON, 1984 apud GOBBO; LOPES, 2007) (Figura 7).

Figura 7: Principais fatores que podem influenciar o acúmulo de metabólitos secundários na planta.



Fonte: GOBBO; LOPES (2007).

2.5 AUMENTO DA NUTRIÇÃO MINERAL POR ASSOCIAÇÃO COM MICORRIZAS

As plantas podem realizar uma simbiose através da associação entre raízes e fungos na região da rizosfera, essa forma de associação existe em aproximadamente 90% das plantas terrestres, sendo a maior parte em dicotiledôneas, além disso, todas as gimnospermas podem realizar essa associação com os fungos e com isso, cerca de 6.000 espécies de fungos atuam como micorrizas (BRESINSKY et al., 2012).

Assim, essa associação possui o significado literal de “raiz com fungo” (MARENCO; LOPES, 2007) e é benéfica para ambos, no caso do fungo a vantagem é receber os compostos orgânicos provenientes da planta (RAVEN et al., 2007). Nas plantas, esses fungos aumentam a capacidade de absorção de nutrientes minerais do solo, otimizando o desenvolvimento, incrementando a produção primária, sendo de suma importância em solos carentes de nutrientes (RICKLEFS, 2013). Além disso, as micorrizas também proporcionam a função de proteção da planta a agentes patológicos (GIANINAZZI-PERSON, 1996 apud CAVALCANTE; GOTO; MAIA, 2009).

Segundo Epstein e Bloom (2006), “os fungos micorrízicos são compostos de filamentos finos, tubulares, chamados hifas”. As hifas por sua vez, são filamentos

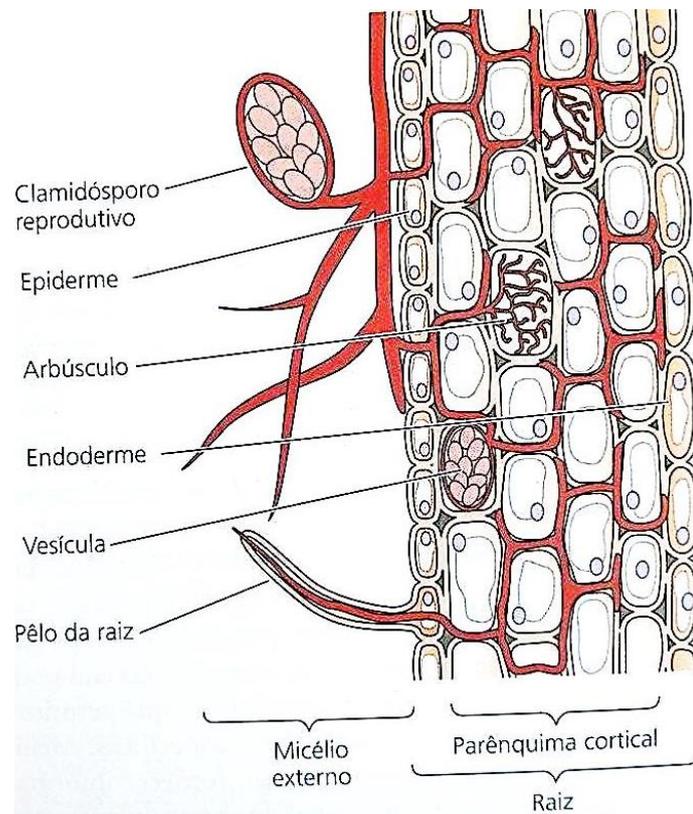
que podem ser curtos ou longos, com o revestimento membranoso que se prolonga para o interior das células do indivíduo parasitado, ocasionando a simbiose entre os dois indivíduos (SILVEIRA, 1995), essas hifas agem de forma peculiar podendo reduzir ou cessar totalmente a produção dos pelos radiculares após a infecção nas raízes novas ou tenras (MARENCO; LOPES, 2007). Além disso, as hifas são responsáveis pelo crescimento dos fungos por meio de vesículas que depositam o material do corpo apical na parede da extremidade do fungo (PUTZKE, PUTZKE, 2002), com isso, a extensão das hifas para o solo circundante ocorre por vários centímetros, além de possuir um rápido crescimento, podendo atingir até 1 km de extensão, sendo isso de suma importância para as micorrizas, por conta dos filamentos que geram a capacidade da planta no processo de aquisição nutricional (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007).

A micorriza possui a característica de raiz, ou seja, o tecido absorvente normal da planta foi substituído pelo micélio simbiótico do fungo, o que acarreta uma maior penetração no solo, aumentando assim a área para assimilar os nutrientes (SILVEIRA, 1995).

Entretanto, a associação com plantas superiores ocorre de forma temporária, pois as raízes digerem e absorvem o fungo (SILVEIRA, 1995).

De acordo com a forma de interação entre fungo-raiz, as micorrizas possuem dois grupos principais que podem ser descritos como endomicorrizas, que penetram nas células da raiz, e ectomicorrizas que circundam as células da raiz (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Nos dois grupos, as hifas interagem de formas diferentes, nas endomicorrizas, penetram nas células do córtex da raiz e crescem nos espaços intercelulares, com isso, formam dentro da célula, vesículas, uma estrutura mais globular, ou arbúsculos, sendo mais ramificado (Figura 8). Enquanto as ectomicorrizas possuem diversas hifas de característica morfológica filamentosa, que a partir do enrolamento se tornam semelhantes às raízes, sendo chamada de rizomorfa, com alta riqueza nutricional (SILVEIRA, 1995).

Figura 8: Interação do fungo micorrízico arbuscular com a raiz da planta.



Fonte: Mauseth, (1988) citado por Gurevitch, Scheiner, Fox, (2009).

Diferente das micorrizas arbusculares, que são frequentemente encontradas em angiospermas, as ectomicorrizas usualmente são mais corriqueiras em espécies que possuem característica lenhosa, sendo descritas nas árvores das famílias Pinacea, Fagacea, Betulacea e Salicacea (MARENCO; LOPES, 2009) com a marginal do micélio sendo muito espessa, isso ocorre também dentro dos espaços intercelulares das células epidérmicas ou em células corticais, essas células são circundadas por hifas, formando assim a rede de Marting (TAIZ; ZIEGER, 2010).

As endomicorrizas são conhecidas por micorrizas arbusculares (MA) e são encontradas em mais de dois terços das plantas em geral, o contato com a planta se dá pela formação de estruturas ramificadas que de início cresce entre as células da planta hospedeira e após a penetração forma um arbúsculo intracelular (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Os arbúsculos promovem invaginações nas células corticais por meio da membrana plasmática, com isso facilita a transferência de metabólitos e nutrientes minerais, em virtude do aumento da superfície (MARENCO; LOPES, 2009).

Além disso, os fungos secretam enzimas e ácidos no solo proporcionando uma maior eficiência na captação de fósforo (RICKLEFS, 2013), essas enzimas são secretadas no solo por meio das hifas externas que ao absorver o fósforo o transferem para a planta (GUREVITCH; SCHEINER; GORDON, 2009).

De acordo com Bresinsky e outros (2012) a incidência de micorriza arbuscular auxilia no crescimento da biomassa e o aumento da resistência contra outros fungos e nematódeos patogênicos. Isso ocorre graças à liberação de carboidratos concedidos pela planta, onde a mesma promove a força do dreno na região radicular, fazendo com que ocorra o aumento no rendimento líquido da fotossíntese, intensificando o crescimento das plantas com micorrizas.

A importância da interação com fungos micorrízicos foi comprovada por Alvorada; Díaz e Angues (2014) que após a fertilização por meio de fertirrigação, o fungo micorrízico arbuscular *Rhizophagus intraradices* aumentou o conteúdo da clorofila, além de aumentar também a altura e o diâmetro da planta, aprimorando a qualidade do fruto.

2.6 TÉCNICA DE CROMATOGRAFIA LÍQUIDA DE ALTA EFICIÊNCIA

A cromatografia é um processo de separação de componentes, atuando de forma versátil através de duas fases imiscíveis, que se deslocam com relação a outra, que permanece estacionária. Essa separação cromatográfica ocorre através da migração de componentes diferenciados, na mistura no sistema bifásico (OLIVEIRA et al., 2010).

A fase em movimento é conhecida como fase móvel e a fase fixa é denominada fase estacionária. Existe uma grande variedade de combinações entre as fases estacionárias e as fases móveis, permitindo diversas composições de sistemas cromatográficos, dessa forma, método também permite a identificação de substâncias separadas, mediante o emprego de substâncias padrões (OLIVEIRA et al., 2010).

A cromatografia surgiu no ano de 1906, tendo como pioneiro o botânico Mikhael Tsweet, a partir das análises dos pigmentos vegetais (OLIVEIRA et al., 2010). Com essa pesquisa, Tsweet notou que o extrato de vegetal bruto ao passar na coluna de

óxido de alumínio gerou a divisão em frações coloridas, ou seja, o processo de absorção promoveu a separação dos componentes vegetais (COLLINS; BRAGA; BONATO, 2010). Com isso, surge o nome do processo, através das expressões gregas, chrom (cor) graphe (escrever), entretanto, o processo de cromatografia não depende da cor, a coloração apenas facilita a identificação dos componentes separados (COLLINS; BRAGA; BONATO, 2010).

Apesar dessa experiência, a cromatografia foi “redescoberta” em meados de 1930, onde foi aperfeiçoada pelos químicos Kuhn e Lederer, ao introduzirem o método químico através de corantes poliênicos, aprimorando a cromatografia de coluna (OLIVEIRA et al., 2010).

Em 1938, Ismailov e Shraiber efetuaram a primeira cromatografia em camada delgada, para análise de produtos farmacêuticos (COLLINS; BRAGA; BONATO, 2010).

Estudos sobre o método de partição (cromatografia líquido-líquido) foi realizado por Martin e Synge, aplicando assim o conceito de cromatografia, sobre a separação de compostos, além disso, esse trabalho contribuiu para o surgimento das técnicas de cromatografia gasosa e cromatografia líquida de alta eficiência. Ainda mais, ainda nessa década, Adams e Holmes, desenvolveram técnicas de cromatografia por troca iônica (OLIVEIRA et al., 2010).

O método de cromatografia gás-sólido foi desenvolvida em 1941 por Hesse e colaboradores que realizaram a separação de dois ácidos graxos, no vapor de 100°C (COLLINS; BRAGA; BONATO, 2010). Em 1952, Martin e James relataram a cromatografia gás-líquido juntamente com o uso de um detector com condutividade térmica (OLIVEIRA et al., 2010).

Com o passar do tempo, as técnicas de cromatografia foram sendo aprimoradas, na década de 1960, estudiosos promoveram a rapidez no processo, através do bombeamento e da detecção de cromatografia líquida de alta eficiência, com a operação da fase móvel líquida sob pressão e com os métodos sensíveis de detecção (COLLINS; BRAGA; BONATO, 2010).

Posteriormente, Scott, Ishii e Novotny e colaboradores desenvolveram a introdução de diâmetros menores na coluna, viabilizando o uso da cromatografia líquida de alta eficiência para análises em micro escala, podendo ser orgânica e inorgânica

(OLIVEIRA et al., 2010), assim o uso dessa técnica se tornou primordial, e para aprimorá-la ocorreu vários avanços tecnológicos.

A cromatografia líquida de alta eficiência (CLAE), empregado no inglês como *High Performance Liquid Chromatography* (HPLC) é uma técnica versátil que utiliza instrumentos automatizados. Essa cromatografia líquida consiste em colunas preenchidas por materiais preparados e uma fase móvel, eluída sob altas pressões. Com isso, ela promove separações e análises quantitativas de uma grande variedade de compostos presentes em diversas amostras, com grande rapidez, alta resolução, eficiência e detecção. Essa técnica obteve um avanço gradual, e nas últimas décadas aconteceu o desenvolvimento de detectores espectrofotométricos no comprimento de onda variável, e com isso tornou-se possível a identificação de compostos em baixas concentrações encontradas em amostras mais complexas (SKOOG et al., 2011).

O método de cromatografia líquida possui muitas vantagens (Quadro 2), além de ser a técnica mais adequada para extração de fitohormônios, mas como toda técnica possui algumas limitações (Quadro 3), o que não impede o aproveitamento adequado de suas vantagens e, por conta disso, a cromatografia líquida de alta eficiência tem sido cada vez mais empregada (COLLINS; BRAGA; BONATO, 2010).

Quadro 2: Vantagens da CLAE

<p>Tempo reduzido de análise</p>	<p>Conseguem-se separações realizadas em poucos minutos até horas, devido à alta eficiência da coluna e à vazão rápida da fase móvel através da coluna. Uma mesma análise através da coluna. Uma mesma análise através de Cromatografia Líquida Clássica (CLC) pode levar até dias ou ser impossível.</p>
<p>Alta resolução</p>	<p>É possível analisar misturas complexas, como urina humana, nas quais se podem detectar centenas de compostos diferentes.</p>
<p>Boa análise qualitativa</p>	<p>O uso da CLAE para fins qualitativos não é desprezível; além da comparação de tempos de retenção, a confirmação pode ser feita através de uso de detectores por arranjos de diodos, para obtenção dos espectros de absorvância, ou de espectrofotômetro de massas, para obtenção de espectros de massas; podem-se ainda realizar análises em escala semipreparativas e utilizar técnicas de caracterização estrutural para identificar os componentes eluídos em frações coletadas na saída da coluna.</p>
<p>Resultados quantitativos</p>	<p>Análises quantitativas são de fácil execução e grande precisão, sendo comuns à maioria dos métodos da CLAE desvios relativos inferiores a 0,5%.</p>
<p>Boa detectabilidade</p>	<p>É possível utilizar detectores que permitem medidas de 10^{-10}g de amostras; são obtidas análises ao nível de 10^{10}g (nanogramas) e 10^{12}g (pictogramas).</p>
<p>Versatilidade</p>	<p>É a mais importante das vantagens; a CLAE pode ser aplicada tanto para compostos orgânicos como inorgânicos; as amostras podem ser líquidas ou sólidas, iônicas ou covalentes, de baixa ou alta massa molar; os gases são as únicas amostras não determinadas pela CLAE.</p>
<p>Mecanização</p>	<p>Existem sistemas comercializados que, automaticamente, injetam a amostra, realizam a separação, imprimem os tempos de retenção e integram as áreas dos picos; esses sistemas podem regenerar suas condições iniciais de operação para, em seguida, injetar nova amostra; essa mecanização é conseguida com o emprego de microcomputadores acoplados ao sistema cromatográfico, o que possibilita:</p> <ol style="list-style-type: none"> a) Identificar as espécies pela comparação dos tempos de retenção determinados com os tempos de retenção de padrões armazenados na memória; b) Calcular as concentrações das espécies por meio das áreas dos picos, o que consegue com a aplicação de técnicas de calibração; c) Avaliar o desempenho cromatográfico da coluna para verificar quando esta precisa ser recuperada ou substituída.

Fonte: Collins; Braga; Bonato (2010).

Quadro 3: Desvantagens da CLAE

<p>Alto custo da instrumentação</p>	<p>A aquisição da instrumentação representa um alto investimento; os preços dos sistemas mais simples situam-se na faixa de US\$ 15.000 a US\$ 20.000, e os sistemas mais sofisticados, mecanizados, e com vários detectores atingem mais de US\$ 70.000.</p>
<p>Alto custo de operação</p>	<p>Os custos das fases móveis de alto grau de pureza, das fases estacionárias ou colunas recheadas e a reposição periódica de componentes do sistema cromatográfico constituem-se em despesas contínuas e, de forma alguma desprezíveis.</p>
<p>Falta de um bom detector universal</p>	<p>Os detectores universais de CLAE, por índice de refração, e espectrofotômetro de massas possuem limite de detecção elevado e alto custo, respectivamente, enquanto os detectores por absorvância ou emissão de luz só podem ser empregados com compostos que apresentam propriedades adequadas.</p>
<p>Necessidade de experiência no seu manuseio</p>	<p>Para se obter o máximo de aproveitamento do sistema CLAE, é necessário que o operador seja muito experiente; isso constitui um fator muito negativo, porque, para um operador atingir este nível de vivência, necessita de alguns meses de experiência.</p>

Fonte: Collins; Braga; Bonato (2010).

A cromatografia líquida de alta eficiência, ainda recebe vários avanços graduais que promovem o aperfeiçoamento dessa técnica, sendo cada vez mais utilizada no laboratório na separação de compostos complexos e variados (OLIVEIRA et al., 2010).

3 METODOLOGIA

3.1 AQUISIÇÃO DAS SEMENTES E DOS FUNGOS MICORRÍZICOS

As sementes de tomateiro, variedade Roqueso foram doadas pelo INCAPER (Instituto Capixaba de pesquisas e Extensão Rural), através do Programa de Agroecologia.

Os fungos micorrízicos arbusculares, das espécies *Acaulospora colombiana*, *Dentiscutata heterogama* e *Scutellospora calospora*, foram adquiridos por doação da EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária).

3.2 PREPARAÇÃO DO SUBSTRATO, SEMEADURA E INOCULAÇÃO DAS MICORRIZAS

O substrato foi preparado com uma mistura de areia de rio lavada, terra de barranco e esterco bovino curtido, na proporção de 3:2:1, respectivamente. Essa mistura foi distribuída em 24 sacos de polietileno preto de 0,24 cm x 0,40 cm com perfurações laterais, com capacidade para 6L. Entre eles, 6 sacos foram utilizados como controle, sem a inserção de micorrizas arbusculares. Em cada saco, referente aos tratamentos com micorrizas, foi colocado 1 grama do inóculo no interior de uma perfuração feita no substrato, com 1 cm de profundidade. Sendo utilizado um total de 6 sacos para cada espécie, de micorriza.

Foram semeadas três sementes em casa saco e após a germinação foi mantida apenas uma plântula em cada saco.

No início do cultivo as plantas foram regadas semanalmente e após 15 dias a rega ocorreu a cada três dias, através de aspersores.

3.3 ÉPOCA E LOCAL DE CULTIVO

O cultivo das plantas foi conduzido entre os meses de junho a novembro de 2014, em casa de vegetação (Figura 9) pertencente à Faculdade Católica Salesiana do Espírito Santo (FCSES), localizada no Município de Vitória – Espírito Santo, que se encontra nas coordenadas geográficas 20°19'02.2" S e 40°19'13.3" WO.

A casa de vegetação se encontra coberta por filme agrícola difusor de luz de 0,150 micras com tratamento anti – UV no teto, com tela antiafídeos 50 mesh com tratamento anti-UV nas laterais, na frente e atrás (SESMA et al., 2009).

Figura 9: Casa de vegetação da FCSES



Fonte: Arquivo próprio.

3.4 COLETA DAS FOLHAS

Foram coletadas as quartas folhas abaixo do ápice caulinar das seis plantas que compunham cada tratamento, 60 dias após o plantio, visto que, a dinâmica de absorção de nutrientes ocorre em maior concentração nesse período (HAAG, et., al. 1978). Após a coleta as folhas foram congeladas a -20°C .

3.5 PADRÃO DO ÁCIDO JASMÔNICO

A identificação do ácido jasmônico foi realizada através dos cromatogramas e dos espectros de UV, através dos sinais de absorbância obtidos nessa cromatografia. Utilizou-se o padrão de 200 ng do mesmo, doado pelo Doutor Humberto Ramos, do laboratório de Biologia molecular de plantas, na Universidade Federal de Viçosa.

O Padrão foi solubilizado com 1 mL de acetato de etila, e inserido no HPLC (*loop* de $20\mu\text{L}$) com o auxílio de uma seringa, sendo a análise monitorada a 310 nm.

3.6 EXTRAÇÃO DO ÁCIDO JASMÔNICO

Para as análises do ácido jasmônico foram utilizadas 5g das folhas de cada tratamento com os fungos e do controle.

As folhas foram trituradas com 40 ml de ácido clorídrico 6 mol/L, e assim essa solução foi submetida a partição líquido-líquido com 40 ml acetato de etila por três vezes. Para remover a água dessa partição foi utilizado o sulfato de sódio de anidro P.A. Em seguida, realizou-se a filtração do sulfato e transferiu-se o mesmo para um balão de 100 ml.

Após esse processo, foi colocado no evaporador rotativo, com a temperatura de 40° C e a pressão reduzida, até a completa evaporação do solvente. O extrato obtido foi solubilizado em 2 mL de acetato de etila e injetado 50 µL no HPLC. Aguardou-se cerca de 4 minutos para o tempo da corrida e assim emitir os resultados cromatográficos.

O método de extração ocorreu da mesma forma para as demais análises.

3.7 MÉTODO DE CROMATOGRAFIA LÍQUIDA DE ALTA EFICIÊNCIA (CLAE)

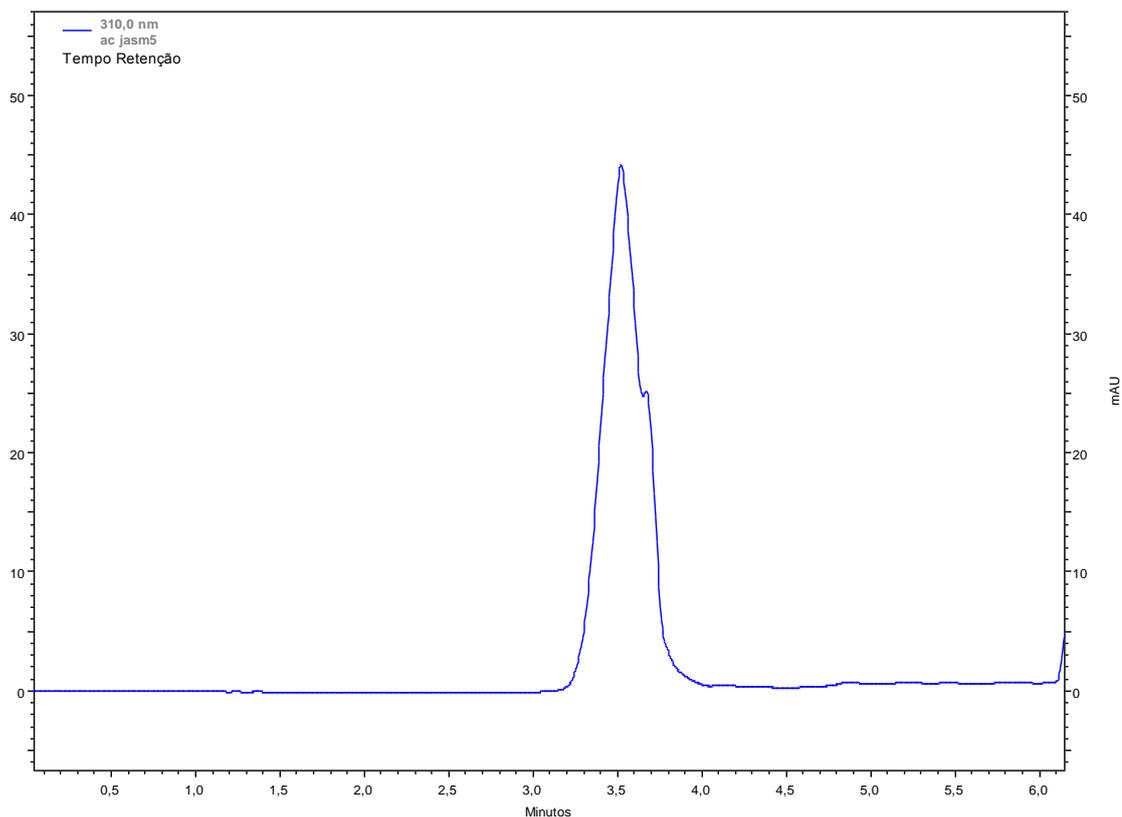
Foi utilizado o equipamento HPLC (*High Performance Liquid Chromatography*) *Agilent Technologies 1200 Infinity Series*, acoplado a um detector de arranjo de diodo, em sistema analítico de fase normal, com uma coluna de 5 µm de marca Zorbax Rx-Sil (4.6 x 250 mm), com fluxo previamente estabelecido de 0.750 mL/min, com fase móvel formada pela mistura dos reagentes acetato de etila e hexano na proporção 6:4. Os comprimentos de onda para obtenção dos cromatogramas foram de 310 nm, e para os espectros de Ultra Violeta (UV) foi utilizado o índice de retenção em 3,51 minutos, segundo o tempo de retenção do padrão do ácido jasmônico.

Fez-se análise considerando o comprimento de onda em função do padrão para os tempos de retenção das amostras provenientes de todos os tratamentos.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

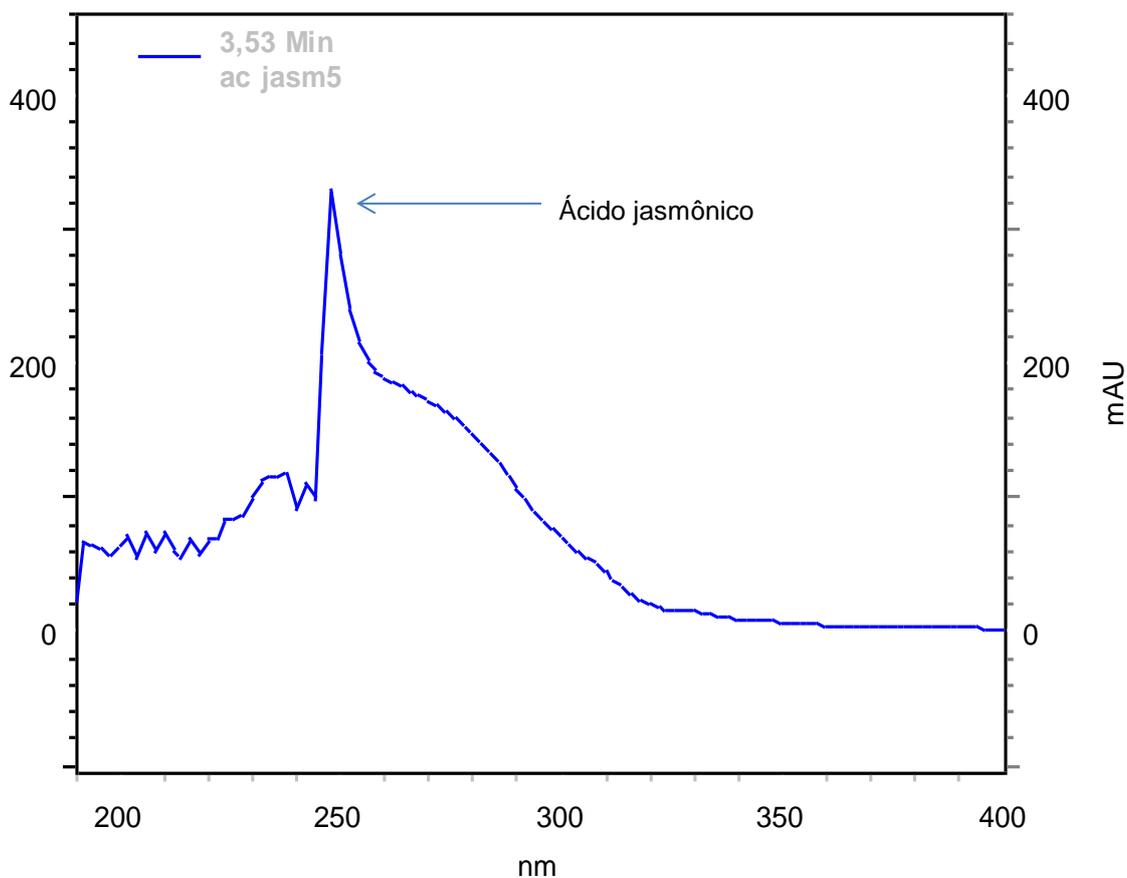
O cromatograma do padrão de ácido jasmônico (Figura 10) detectou sua absorvância máxima em 3,51 minutos. Com a utilização do detector do espectrofotômetro visível foi possível identificar essa absorvância máxima do sinal de ácido jasmônico ($\pm 338\text{mAU}$) no comprimento de onda de 250 nm (Figura 11). Com isso, foi possível verificar que o padrão não estava 100% puro e devido a isso, não foi possível obter os valores das concentrações de ácido jasmônico das folhas, mas, somente a absorvância relativa a atividade desse ácido, não sendo possível promover a validação do método.

Figura 10: Cromatograma do padrão de ácido jasmônico.



Fonte: Arquivo próprio.

Figura 11: Curva de UV do padrão do ácido jasmônico



Diante desse comportamento, foi possível verificar que dentre os vários picos produzidos pela injeção dos extratos provenientes das folhas de cada tratamento no HPLC nos cromatogramas, o ácido jasmônico correspondia ao pico do tempo de retenção entre 3,51 minutos e 3,60 minutos (Figuras 12 a 15), então, a partir do detector do espectrofotômetro visível registraram-se as absorbâncias máximas dos sinais de ácido jasmônico no comprimento da onda de 250 nm para os diferentes tratamentos (Figuras 16 a 19).

Figura 12: Cromatograma de absorvância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro em associação com o fungo micorrízico arbuscular *Acaulospora colombiana*.

Fonte: Arquivo próprio.

Figura 13: Cromatograma de absorvância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro em associação com o fungo micorrízico arbuscular *Dentiscutata heterogama*.

Fonte: Arquivo próprio.

Figura 14: Cromatograma de absorvância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro em associação com o fungo micorrízico arbuscular *Scutellospora calospora*

Fonte: Arquivo próprio.

Figura 15: Cromatograma do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiro do controle

Fonte: Arquivo próprio.

Figura 16: Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,54 minutos com o fungo micorrízico arbuscular *Acaulospora colombiana*

Fonte: Arquivo próprio.

Figura 17: Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,54 minutos com o fungo micorrízico arbuscular *Dentiscutata heterogama*

Fonte: Arquivo próprio.

Figura 18: Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,60 minutos com o fungo micorrízico arbuscular *Scutellospora calospora*.

Fonte: Arquivo próprio

Figura 19: Espectro de UV do sinal com índice de retenção em 3,60 minutos do controle.

Fonte: Arquivo próprio

Quando os picos de absorvância proveniente dos diferentes tratamentos são comparados é possível observar que em termos numéricos existe uma diferença entre eles, sendo que os tratamentos com FMAs proporcionam valores de absorvância maiores do que no controle (Tabela 5). Porém não foi possível realizar uma análise estatística para comprovar se essa diferença é significativa, pois não havia uma quantidade de plantas suficiente para fazer mais de uma réplica.

Tabela 5: Absorvância do ácido jasmônico extraído das folhas de tomateiros. Padrão do ácido jasmônico: tempo de retenção 3,51 a 3,60 minutos; comprimento de onda (λ) de 250 nm.

TRATAMENTOS	Tempo de retenção (min)	Absorvância (mAU)
Controle	3.60	~420
Tratamento com <i>Acaulospora colombiana</i>	3.54	~800
Tratamento com <i>Dentiscutata heterogama</i>	3.54	~550
Tratamento com <i>Scutellospora calospora</i>	3.60	~640

Fonte: Elaboração própria.

Segundo Collins, Braga e Bonato (2010), a absorvância (A) é igual concentração (c) pela Lei de Ber-Lambert:

Sendo ε a absorvidade do soluto e b é o caminho óptico.

Assim, de acordo com essa Lei, pode-se inferir que os fungos promovem um aumento da concentração do ácido jasmônico nas folhas de tomateiros, que se apresentou mais expressivo em *Acaulospora colombiana*.

Hererra-Medina e colaboradores (2008) analisaram os resultados de vários experimentos recentes que envolvem a quantificação do ácido jasmônico endógeno em plantas infectadas com fungos micorrízicos arbusculares, nas quais os teores desse composto aumentou devido a associações com o fungo, dentre elas estão: *Hordeum vulgare* (HAUSE et al, 2002), *Cucumis sativus* (VEIERHEILIG; PICHÉ, 2002). *Glycine max* (MEIXNER et al, 2005) e *Medicago truncatula* (STUMPE et al, 2005).

Estudos de *H. vulgare* e *M. truncatula* mostraram uma correlação temporal entre os aumentos no nível de ácido jasmônico e a expressão de genes codificadores de enzimas da biossíntese de ácido jasmônico e genes responsivos aos jasmonatos em raízes micorrízicas (HAUSE et al, 2002; ISAYENKOV et al, 2005).

Outras pesquisas, tais como a de Regvar , Gogala e Zalar (1996) com o inóculo micorrízico *Glomus intraradices* e a planta *Allium sativum* demonstraram que a aplicação exógena de ácido jasmônico em baixa concentração estimulou o desenvolvimento dos FMAs. Ao contrário, aplicações exógenas do ácido jasmônico em alta concentração nas folhas de *Carica papaya*, *Tropeolum maxius* e *C. sativus* resultaram numa clara redução na colonização das raízes pelos inoculo micorrízico arbuscular *Glomus mosseae* (LUDWIG-MULLER, et al 2002).

Por outro lado, estudos de Isayenkov e colaboradores (2005) com raízes de *M. truncatula*, por meio do método de abordagem reversa, demonstrou que ocorre a supressão parcial do gene codificador das enzimas aleno óxido ciclase (AOC) e aleno óxido sintase (AOS), envolvidas na síntese de ácido jasmônico, demonstrando assim que, tanto a taxa de micorrização quanto a formação de arbúsculos foram negativamente afetadas pela redução dos níveis de ácido jasmônico, indicando um papel essencial do ácido jasmônico na colonização de raízes pelos fungos micorrízicos arbusculares.

Kiriachek e colaboradores (2009) fizeram uma revisão da literatura sobre a regulação do desenvolvimento de micorrizas arbusculares e concluíram que: “[...] mais esforços são necessários para desenvolverem modelos biológicos mais adequados, como a obtenção e caracterização de mutantes vegetais defectivos em vários estádios dos desenvolvimentos das MAs”. Esses autores também destacam, que é necessário desvendar a genética dos fungos micorrízicos arbusculares (FMAs), pois “a utilização de genótipos mutantes fúngicos e vegetais no estudo da regulação de MAs seria fundamental para entender os mecanismos que governam o crescimento fúngico e diferenciação do FMAs, bem como a eficiência da simbiose”.

Frente aos resultados obtidos no presente estudo, é possível pressupor que o hormônio vegetal ácido jasmônico possa ter relações sinérgicas com os fungos micorrízicos arbusculares.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao final desse trabalho surgiram mais dúvidas do que respostas, uma vez que a pouca literatura disponível sobre o assunto ainda não é conclusiva.

Observa-se uma tendência de que trabalhos que envolvam a questão dos genes que participam do processo de biossíntese do ácido jasmônico possam apontar um caminho de investigação mais concreto, porém, até o momento, muitos dos resultados obtidos pelos pesquisadores são conflitantes ou, no mínimo, indicam uma grande variação entre espécies de FMAs e plantas utilizadas.

Com isso, nota-se que existem muitas lacunas de conhecimento a serem preenchidas e mais estudos são necessários para elucidar as relações entre os FMAs e o ácido jasmônico.

Finalmente, vale a pena ressaltar o aparecimento de um pico aos 6 minutos, que ocorreu em todos os tratamentos com os FMAs de forma bem expressiva e muito mais intensa do que no controle. Embora não tenha sido realizada a identificação do composto responsável por esse pico, sua presença merece mais investigações com relação a sua natureza e função.

