

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS À APLICAÇÃO DE REGULADORES
VEGETAIS E NUTRIENTES EM VIDEIRA ‘CRIMSON SEEDLESS’**

AMANDA CRISTINA ESTEVES AMARO

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Câmpus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia (Horticultura)

BOTUCATU - SP

Abril – 2014

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS À APLICAÇÃO DE REGULADORES
VEGETAIS E NUTRIENTES EM VIDEIRA ‘CRIMSON SEEDLESS’**

AMANDA CRISTINA ESTEVES AMARO

Orientador: Prof. Dr. João Domingos Rodrigues

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Câmpus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia (Horticultura)

BOTUCATU - SP

Abril – 2014

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - SERVIÇO TÉCNICO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO- BOTUCATU (SP)

A485r Amaro, Amanda Cristina Esteves, 1985-
Respostas fisiológicas à aplicação de reguladores vegetais e nutrientes em videira 'crimson seedless / Amanda Cristina Esteves Amaro. - Botucatu : [s.n.], 2014
xi, 129 f., il., color .grafs., tabs.

Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônomicas, Botucatu, 2014
Orientador: João Domingos Rodrigues
Inclui bibliografia

1. Videira - Cultivo. 2. Giberelina. 2. Auxina. 3. Molibdênio. 4. Cobalto. 5. Plantas - Reguladores de crescimento. I. Rodrigues, João Domingos. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Campus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu. III. Título.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS

CAMPUS DE BOTUCATU

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: “RESPOSTAS FISIOLÓGICAS À APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS E NUTRIENTES EM VIDEIRA 'CRIMSON SEEDLESS”

ALUNA: AMANDA CRISTINA ESTEVES AMARO

ORIENTADOR: PROF. DR. JOÃO DOMINGOS RODRIGUES

Aprovado pela Comissão Examinadora



PROF. DR. JOÃO DOMINGOS RODRIGUES



PROFª DRª ELIZABETH ORIKA ONO



PROFª DRª GISELA FERREIRA



PROF. DR. OSVALDO FERRARESE FILHO



PROFª DRª STELLA CONSORTE CATO

Data da Realização: 04 de abril de 2014.

Dedico este trabalho aos meus pais, Antonio e Maria Alice e às minhas irmãs, Ariane e Alessandra, que sempre me apoiaram em tudo e estiveram comigo em todos os momentos dando-me a força necessária para continuar e a possibilidade de concluir mais esta etapa na minha vida.

Agradecimentos

Agradeço a Deus, por sempre estar presente em minha vida e guiar todos os meus passos, possibilitando a conquista de mais esta etapa da minha formação profissional e pessoal.

Aos meus pais, Antonio e Maria Alice, e as minhas irmãs Ariane e Alessandra, por todo o apoio, paciência, dedicação, confiança e amor dedicados durante toda a minha vida.

Ao meu avô Antonio e a minha avó Alice, por todo o carinho, incentivo e valiosos aprendizados. E em memória da minha avó Maria, que ficará sempre na lembrança, por todos os ensinamentos e amor dedicado.

Ao meu orientador Prof. Dr. João Domingos Rodrigues e à Prof^a Dr^a Elizabeth Orika Ono, por todo apoio, ensinamentos, amizade e confiança depositada em mim, que proporcionaram meu crescimento profissional e a realização deste trabalho.

À Prof^a Dr^a Martha Maria Mischan, pela orientação na análise estatística do experimento.

Aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Horticultura), em especial à Prof^a Dr^a Rummy Goto; e aos docentes do Departamento de Botânica, em especial às Prof^{as} Dr^{as} Gisela Ferreira e Carmen Silvia F. Boaro, pelos ensinamentos fundamentais para a minha formação.

À Faculdade de Ciências Agrônomicas, pertencente à Universidade Estadual Paulista, Câmpus de Botucatu, por todo apoio que me foi dado.

À Universidade do Estado da Bahia, Câmpus Juazeiro, e seus funcionários, por toda colaboração para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos concedida para a realização desse trabalho.

À Stoller do Brasil e aos seus funcionários por todo o apoio para o desenvolvimento desse trabalho.

À grande amiga e companheira de laboratório e campo Essione Ribeiro Souza, por todas as horas de convívio, companheirismo, ensinamentos e muito trabalho durante toda a execução desse trabalho.

Aos funcionários e amigos da Fazenda Brasil Uvas - Grupo JD Fazendas Labrunier, em especial a Laíse, Shishido, Emanuel, Ângela, Hallysson, Tarcisio, Larissa e Wellington, por toda ajuda para o desenvolvimento desse trabalho.

Aos funcionários e amigos do Departamento de Botânica e do Departamento de Horticultura, por toda ajuda e apoio.

Aos meus amigos de Pós-Graduação em Agronomia (Horticultura) e em Ciências Biológicas (Botânica) que estiveram comigo nesse trajeto, por todos os bons momentos que vivemos.

Às minhas amigas Ana Claudia T. Frederico, Anamaria R. P. Ramos, Aline Regina R. Lima, Giovana C. Degelo e Juliana T. Amaral pela amizade, carinho e momentos maravilhosos.

Muito obrigada!

“Eu quase que nada não sei. Mas desconfio de muita coisa.”

“Vivendo, se aprende; mas o que se aprende, mais, é só a fazer outras maiores perguntas.”

“Mire veja: o mais importante bonito, do mundo, é isto: que as pessoas não estão sempre iguais, ainda não foram terminadas - mas que elas vão sempre mudando.”

(João Guimarães Rosa)

SUMÁRIO

| | |
|---|-----|
| RESUMO | 1 |
| SUMMARY | 3 |
| 1. Introdução | 5 |
| 2. Objetivos | 7 |
| 3. Revisão de Literatura | 8 |
| 3.1. Origem, classificação botânica, características e fenologia da espécie | 8 |
| 3.2. ‘Crimson Seedless’ | 10 |
| 3.3. Importância econômica | 13 |
| 3.4. Hormônios e reguladores vegetais | 14 |
| 3.5. Cobalto (Co) e Molibdênio (Mo) | 23 |
| 3.6. Desenvolvimento da folha | 28 |
| 3.7. Trocas gasosas | 33 |
| 3.8. Carboidratos e relações fonte-dreno | 35 |
| 3.9. Pigmentos fotossintéticos | 38 |
| 3.10. Enzimas antioxidantes | 41 |
| 4. Material e Métodos | 44 |
| 4.1. Experimento 1: Duração da atividade fotossintética das folhas | 45 |
| 4.2. Experimento 2: Efeitos no metabolismo e desenvolvimento das plantas | 48 |
| 4.2.1. Trocas gasosas | 48 |
| 4.2.2. Análises bioquímicas | 48 |
| 4.2.2.1. Análise de Carboidratos | 48 |
| 4.2.2.2. Análise de clorofilas (<i>a</i> e <i>b</i>) e carotenoides | 49 |
| 4.2.2.3. Atividade das enzimas antioxidantes | 50 |
| 4.2.3. Produção de frutos | 52 |
| 4.2.4. Análise estatística | 53 |
| 5. Resultados e Discussão | 54 |
| 5.1. Experimento 1: Duração da atividade fotossintética das folhas | 54 |
| 5.2. Experimento 2: Efeitos no metabolismo e desenvolvimento das plantas | 66 |
| 6. Considerações Finais | 116 |
| 7. Conclusão | 118 |
| 8. Referências Bibliográficas | 119 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1: Cronograma dos experimentos realizados em videira ‘Crimson Seedless’ | 47 |
| Figura 2: Taxa de assimilação de CO ₂ (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas..... | 57 |
| Figura 3: Condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas..... | 58 |
| Figura 4: Eficiência de carboxilação (A/C_i) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas..... | 59 |
| Figura 5: Taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas..... | 63 |
| Figura 6: Eficiência do uso da água (EUA , $\mu\text{molCO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas..... | 64 |
| Figura 7: Taxa de assimilação de CO ₂ (a), taxa de transpiração (b) e condutância estomática (c), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos..... | 69 |
| Figura 8: Eficiência do uso da água (a) e eficiência instantânea de carboxilação (b), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos. | 71 |
| Figura 9: Taxa de assimilação de CO ₂ (a), taxa de transpiração (b) e condutância estomática (c), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos..... | 74 |
| Figura 10: Eficiência do uso da água (a) e eficiência instantânea de carboxilação (b), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos | 76 |
| Figura 11: Taxa de assimilação de CO ₂ (a), taxa de transpiração (b) e condutância estomática (c), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos..... | 78 |
| Figura 12: Eficiência do uso da água (a) e eficiência instantânea de carboxilação (b), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. | 80 |
| Figura 13: Valores médios de clorofila <i>a</i> (a), clorofila <i>b</i> (b) e carotenoides (c) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos..... | 84 |
| Figura 14: Teores médios de clorofilas (<i>a</i> e <i>b</i>) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos | 86 |
| Figura 15: Teores médios de clorofilas (<i>a</i> e <i>b</i>) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos | 90 |

| | |
|---|-----|
| Figura 16: Concentrações médias de açúcares totais (a) e açúcares redutores (b), em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos..... | 93 |
| Figura 17: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos. | 96 |
| Figura 18: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. | 99 |
| Figura 19: Valores médios de peroxidação de lipídios(a) e atividade da enzima superóxido dismutase (b), após a 1ª aplicação dos tratamentos | 102 |
| Figura 20: Atividade das enzimas peroxidase (a) e catalase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos. | 103 |
| Figura 21: Teores médios de peroxidação de lipídios (a) e atividade da enzima superóxido dismutase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos. | 108 |
| Figura 22: Atividade das enzimas peroxidase (a) e catalase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos | 109 |
| Figura 23: Teores médios de peroxidação de lipídios (a) e atividade da enzima superóxido dismutase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. | 111 |
| Figura 24: Atividade das enzimas peroxidase (a) e catalase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos | 112 |

ÍNDICE DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, dos 7 aos 63 dias após, a brotação das folhas (DAB)..... | 55 |
| Tabela 2: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, dos 70 aos 133 dias, após a brotação das folhas (DAB)... | 55 |
| Tabela 3: Taxa de assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos..... | 68 |
| Tabela 4: Eficiência do uso da água (EUA) e eficiência de carboxilação (A/C_i), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos | 70 |
| Tabela 5: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), durante as avaliações de trocas gasosas, em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos | 70 |
| Tabela 6: Taxa de assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos..... | 73 |
| Tabela 7: Eficiência do uso da água (EUA) e eficiência de carboxilação (A/C_i), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos | 75 |
| Tabela 8: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos | 76 |
| Tabela 9: Taxa de assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos..... | 77 |
| Tabela 10: Eficiência do uso da água (EUA) e eficiência de carboxilação (A/C_i), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. | 79 |
| Tabela 11: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. | 80 |
| Tabela 12: Valores médios de clorofilas (a e b) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos. | 83 |
| Tabela 13: Teores médios de clorofilas (a e b) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos. | 85 |

| | |
|--|-----|
| Tabela 14: Teores médios de clorofilas (<i>a</i> e <i>b</i>) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. | 89 |
| Tabela 15: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores, em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos | 92 |
| Tabela 16: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos. | 95 |
| Tabela 17: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos | 98 |
| Tabela 18: Valores médios de peroxidação de lipídios e atividade das enzimas superóxido dismutase, peroxidase e catalase em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos..... | 101 |
| Tabela 19: Teores médios de peroxidação de lipídios e atividade das enzimas superóxido dismutase, peroxidase e catalase em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos..... | 107 |
| Tabela 20: Teores médios de peroxidação de lipídios e atividades das enzimas superóxido dismutase, peroxidase e catalase, em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos..... | 110 |
| Tabela 21: Massa total de cachos por plantas (MTP, kg); massa média de cacho (MC, g); comprimento de cacho (CC, cm); largura do cacho (LC, cm); massa fresca do engaço (MFE, g); massa seca do engaço (MSE, g); diâmetro do ápice do engaço (DAE, mm); diâmetro intermediário do engaço (DIE, mm); diâmetro da base do engaço (DBE, mm) de videira ‘Crimson Seedles’. | 113 |
| Tabela 22: Massa de baga (MB, g); comprimento de baga (CB, mm); diâmetro de baga (DB, mm); volume de baga (VB, mL); teor de sólidos solúveis (SS, °brix); teor de acidez titulável (AT, g de ácido tartárico/100 mL de mosto) e nota de cor (NC) de bagas de videira ‘Crimson Seedless’ | 115 |

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS À APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS E NUTRIENTES EM VIDEIRA ‘CRIMSON SEEDLESS’. Botucatu, 2014. 129p. Tese (Doutorado em Agronomia/Horticultura) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Autora: AMANDA CRISTINA ESTEVES AMARO

Orientador: JOÃO DOMINGOS RODRIGUES

RESUMO

O presente trabalho objetivou avaliar o efeito da aplicação foliar da mistura de auxina (Ax), citocinina (CK) e giberelina (GA), isolada ou combinada com a mistura de nutrientes, cobalto (Co) e molibdênio (Mo), em videira ‘Crimson Seedless’, buscando analisar seus efeitos na duração da atividade fotossintética das folhas e no metabolismo e desenvolvimento da planta, bem como no aumento da produção e qualidade de frutos. Os experimentos foram desenvolvidos no município de Juazeiro – BA, Brasil, em blocos casualizados, com quatro tratamentos e seis blocos. Os tratamentos foram: T1 - Testemunha; T2 - CK+Ax+GA 1,8L ha⁻¹; T3 - CK+Ax+GA 1,8L ha⁻¹ + Co+Mo 1,0L ha⁻¹; e T4 - CK+Ax+GA 1,8L ha⁻¹ + Co+Mo 1,5L ha⁻¹. As aplicações foram realizadas em três fases: primórdio de inflorescência, bagas chumbinho, e alongamento de bagas. No primeiro experimento, avaliou-se a duração da atividade fotossintética das folhas, através de avaliações nas trocas gasosas em folhas marcadas logo após a brotação, até o final do ciclo. No segundo experimento, foram avaliadas as trocas gasosas, atividades de enzimas antioxidantes, teores de carboidratos e clorofilas aos 3, 5, 7, 14 e 21 dias após a 1ª aplicação; aos 1, 3 e 5 dias após a 2ª aplicação e aos 1, 3, 5, 7, 14, 21 e 28 dias após a 3ª aplicação (DAA). Assim, as plantas mantiveram a atividade fotossintética durante todo o ciclo, até o final das avaliações, aos 133 dias após a brotação das folhas. Entretanto, observou-se que a aplicação de reguladores vegetais e nutrientes antecipou o momento em que as folhas atingiram a taxa de assimilação de CO₂ máxima, indicando que esses tratamentos otimizaram o processo fotossintético. Ao mesmo tempo, as taxas de assimilação de CO₂ e eficiência de carboxilação começaram a apresentar maior eficiência após 14 DAA, assim como maiores teores de clorofilas, carotenoides e concentrações de

açúcares, tanto na 1^a, quanto na 3^a aplicação. Além disso, os tratamentos com reguladores vegetais e nutrientes agiram como protetores contra o estresse, pois apresentaram maiores atividades de enzimas antioxidantes, mas com baixo nível de peroxidação de lipídios. Todos os tratamentos com reguladores vegetais aumentaram a largura e massa média de cacho, além de diminuir a acidez, ou seja, melhoram a qualidade dos frutos. Pelos resultados obtidos conclui-se que a mistura dos reguladores vegetais, isolada ou combinada com nutrientes, favoreceu a atividade fotossintética, translocação e acúmulo de reservas, concentração de pigmentos e atividade das enzimas antioxidantes, em videira 'Crimsom Seedless', apresentando pico de efeito positivo aos 14 DAA.

Palavras chaves: giberelina; citocinina; auxina; cobalto; molibdênio; *Vitis vinifera* L.

PHYSIOLOGICAL EFFECTS OF PLANT GROWTH REGULATORS AND NUTRIENTS APPLICATION IN 'CRIMSON SEEDLESS' GRAPEVINE. Botucatu, 2014. 129p. Tese (Doutorado em Agronomia/Horticultura) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Author: AMANDA CRISTINA ESTEVES AMARO

Adviser: JOÃO DOMINGOS RODRIGUES

SUMMARY

The present study aimed to evaluate the effect of foliar application of auxin (Ax), cytokinin (CK) and gibberellin (GA) mixture, isolated or combined with the cobalt (Co) and molybdenum (Mo) mixture, in 'Crimson Seedless' grapevine, analyzing their effects on photosynthetic activity duration, metabolism and development of the plant, as well as increase production and fruit quality. The experiments were conducted in Juazeiro - BA, Brazil, in a randomized block design with four treatments, six blocks, with four plants each. Treatments were: T1 - Control; T2 - CK+Ax+GA 1.8L ha⁻¹, T3 - CK+Ax+GA 1.8L ha⁻¹ + Co+Mo 1.0L ha⁻¹, and T4 - CK+Ax+GA 1.8L h⁻¹ + Co+Mo 1.5L h⁻¹. The treatments applications were carried out in three phases: inflorescence primordial stage, when berries were with 6 to 8 mm in diameter and berries elongation. In the first experiment, the photosynthetic activity duration was assessed by evaluating gas exchanges in leaves that were marked soon after sprouting, until the end of the cycle. In the second experiment, were evaluated gas exchanges, antioxidant enzymes activities, levels of carbohydrates and chlorophyll at 3, 5, 7, 14 and 21 days after the 1st application, at 1, 3 and 5 days after 2nd application and at 1, 3, 5, 7, 14, 21 and 28 days after the 3rd application (DAA). Thus, plants maintained their photosynthetic activity during the whole cycle, until the end of evaluations, for 133 days after sprouting leaves. However, it was observed that the application of plant growth regulators and nutrients anticipating the moment when the leaves reached the maximum absorption rate of CO₂, indicating that these treatments have optimized the photosynthetic process. At the same time, rates of CO₂ assimilation and carboxylation efficiency began to show greater efficiency after 14 DAA, as well as higher levels of chlorophylls, carotenoids and sugar concentrations, as in the 1st far as 3rd application. Moreover, treatments with plant growth regulators and nutrients act as

protective against stress, it showed higher activities of antioxidant enzymes, but with low level of lipid peroxidation. All treatments with growth regulators increased the width and average bunch mass, in addition to reducing the acidity, improving fruit quality. From the results obtained it is concluded that the mixture of plant growth regulators, isolated or combined with nutrients, favored the photosynthetic activity, translocation and accumulation of carbohydrates, pigment concentration and activity of antioxidant enzymes in grapevine 'Crimson Seedless', with a peak effect positive at 14 DAA.

Key words: gibberellin; cytokinin; auxin; cobalt; molybdenum; *Vitis vinifera* L.

1. Introdução

A produção de uva de mesa no Brasil, em 2012, foi de 624.840 toneladas, das quais 52.015,6 toneladas foram destinadas para a exportação. A região do submédio do Vale do São Francisco é a maior produtora de uvas de mesa com 11.500 ha de uvas finas, seguida pelo Paraná (8.960 ha), São Paulo (8.472 ha) e Minas Gerais (162 ha) (IBRAF, 2013). A produção de uvas sem sementes na região do submédio do Vale do Rio São Francisco, na região Nordeste do semiárido brasileiro, tem apresentado rápida expansão devido à grande aceitação internacional e aos manejos desenvolvidos para melhorar a qualidade dos frutos e agregar valor ao produto (LEÃO; PEREIRA, 2001).

A cultivar ‘Crimson Seedless’ é a segunda variedade de uvas sem sementes mais cultivadas no submédio do Vale do São Francisco (LEÃO, 2010). Trata-se de uma uva de mesa vermelha e de maturação tardia, sendo uma das uvas de mesa mais consumidas no mundo (DOKOOZLIAN et al., 2000). Suas bagas são firmes, crocantes, saborosas e com formato oblongo, porém, a coloração inadequada e bagas pequenas podem prejudicar a sua qualidade (DOKOOZLIAN; PEACOCK, 2001). Nessa região, o tamanho de suas bagas é inferior ao exigido pelo mercado de exportação, assim, é necessária a aplicação de reguladores vegetais para promover o crescimento das bagas.

Os hormônios vegetais estão envolvidos na regulação de diversos processos biológicos e, muitas vezes, atuam em conjunto para regularem processos de desenvolvimento e crescimento (YAMAGUCHI, 2008). Em videira, eles possuem grande influência no desenvolvimento das bagas e, por isso, têm sido amplamente utilizados no controle do desenvolvimento e qualidade dos cachos de uva (JACKSON, 2008).

Nas uvas sem sementes, o emprego de giberelinas está vinculado, principalmente, ao aumento do tamanho de bagas e alongamento de cachos, para que atinjam o tamanho exigido pelo mercado consumidor, além de diminuir os traços de sementes (PÉREZ; GOMEZ, 1998). Já as citocininas são importantes no controle de muitos aspectos da videira, inclusive na diferenciação floral, no crescimento do cacho, na fixação e desenvolvimento de bagas, no crescimento do óvulo, na transformação de flores masculinas em hermafroditas e de gavinhas em inflorescências férteis (KANELLIS; ROUBELAKIS-ANGELAKIS, 1993).

Além dos hormônios vegetais, os micronutrientes são elementos essenciais às plantas, pois estão envolvidos diretamente no metabolismo, contudo sua aquisição pode ser afetada por diversos fatores ambientais. O molibdênio (Mo) é um metal essencial que participa como cofator catalítico de algumas enzimas importantes para as plantas, catalisando reações de transferência de elétrons, as quais estão envolvidas na assimilação de nitrogênio (nitrogenase e nitrato redutase), catabolismo das purinas e biossíntese de ureídios (xantina desidrogenase), metabolismo do enxofre (sulfito oxidase) e até mesmo na biossíntese de hormônios vegetais (aldeído oxidase) (HÄNSCH; MENDEL, 2009).

Os elementos benéficos também são muito importantes, uma vez que, apesar de não serem essenciais, estimulam o crescimento e o desenvolvimento, como, por exemplo, o cobalto (Co) (BROADLEY et al., 2012a). Este em baixas concentrações pode trazer efeitos benéficos, colaborando com o processo de absorção de nitrogênio e contribuindo indiretamente para o seu crescimento (PILON-SMITS et al., 2009). Além disso, pode retardar a senescência das folhas, impedindo a degradação da clorofila, através da inibição da síntese de etileno (LAU; YANG, 1976; YU; YANG, 1979).

2. Objetivos

O presente trabalho teve como objetivo avaliar o efeito da aplicação foliar da mistura de reguladores vegetais (auxina, citocinina e giberelina) isolada ou combinada com a mistura de nutrientes (cobalto e molibdênio), em videira ‘Crimson Seedless’, buscando analisar seus efeitos na duração da atividade fotossintética das folhas e no metabolismo e desenvolvimento da planta, bem como no aumento da produção e qualidade de frutos.

3. Revisão de Literatura

3.1. Origem, classificação botânica, características e fenologia da espécie

O gênero *Vitis* faz parte da família *Vitaceae* e possui 108 espécies, sendo 34 norte-americanas, 29 asiáticas, 2 indo-europeias, 28 espécies fósseis, além de 15 espécies de origem duvidosa (SOUSA; MARTINS, 2002). A *Vitis vinifera* L. é a principal espécie do gênero *Vitis*, com mais de 10.000 variedades; é proveniente da Mesopotâmia, encostas do Cáucaso e litoral meridional do mar Cáspio e Mar Negro (GOMES, 2007).

A videira é uma trepadeira lenhosa com gavinhas; possui tronco verde quando jovem, mas torna-se escuro posteriormente, e suas folhas são grandes, palmadas com cinco lobos. Suas flores são pequenas, verde-claras, dispostas em cachos, e as bagas possuem formato variável, podendo ser elipsoides, globosas, esféricas, alongadas ou ovais, com coloração verde, branca, amarela, rosada, vermelha, azulada e preta (GOMES, 2007).

As cultivares comerciais de uva produzem inflorescências com flores hermafroditas, sendo a autogamia a principal forma de reprodução, entretanto as espécies selvagens de *Vitis vinifera* L., provenientes da América e Ásia, são dioicas, com flores femininas e masculinas (CARMONA et al., 2008). Porém, são multiplicadas, preferencialmente, vegetativamente (estaquia ou enxertia), para manter as características varietais (GOMES, 2007).

A indução floral pode ocorrer através de estímulos ambientais, como altas temperaturas e intensidade luminosa, mas também o desenvolvimento e o estado nutricional são importantes. As giberelinas e citocininas possuem papéis opostos

nessa fase, pois as citocininas promovem o desenvolvimento das flores nos primórdios indiferenciados no meristema lateral (*anlagen*), enquanto que as giberelinas, apesar de serem necessárias na iniciação desses primórdios, impedem a diferenciação de inflorescências, favorecendo o desenvolvimento de gavinhas (CARMONA et al., 2008).

O crescimento da baga de uva é tipicamente dividido em uma curva dupla-sigmoide, separada por uma fase *lag*, cada qual com diferentes características. O primeiro ciclo (fase I) inicia-se com inúmeras e rápidas divisões celulares no pericarpo, as quais são correlacionadas com a taxa de crescimento das sementes. Depois das divisões celulares, gradualmente, vai-se iniciando o alongamento celular, terminando o primeiro ciclo sigmoide, sendo que, nessa etapa, a baga ainda está endurecida, verde e com acúmulo de ácido málico. Tal fase tem duração de 6 a 8 semanas (COOMBE; MCCARTHY, 2000; JACKSON, 2008).

A fase *lag* (fase II) é um período transitório, durante o qual ocorre a redução do crescimento, o embrião desenvolve-se, o tegumento da semente endurece, e a baga começa a perder a coloração verde, a qual dura de 1 a 6 semanas, dependendo da cultivar, podendo ser quase imperceptível. No segundo ciclo (fase III), com duração de 5 a 8 semanas, é iniciado o acúmulo de açúcares, amolecimento da baga, coloração e aumento de tamanho, o qual ocorre preferencialmente durante a noite, constituindo o *véraison*, o que indica o início do amadurecimento, além da maturação das sementes. O amadurecimento é caracterizado pelo acúmulo de açúcares, potássio e compostos fenólicos na polpa e tegumento, sendo que os açúcares são os principais constituintes do soluto das bagas e a água pelo volume (COOMBE; MCCARTHY, 2000; JACKSON, 2008).

A *Vitis vinifera* L. é uma cultura fenologicamente distinta, sendo que seus principais estádios de desenvolvimento são: brotação (*débourrement*), floração (*floraison*), mudança de cor e início da maturação (*véraison*) e maturação da uva (colheita). O tempo entre essas fases fenológicas varia muito com a variedade da uva, clima e localização geográfica (JONES; DAVIS, 2000).

A videira possui um ciclo reprodutivo anual, com fase vegetativa, fase reprodutiva e repouso hibernar. Durante o período vegetativo, ocorrem brotações, as quais irão crescer e transformar-se em folhas que irão produzir os fotoassimilados, os quais serão armazenados e, ao final desse período, irá ocorrer o repouso hibernar. A videira precisa de um repouso fisiológico, o qual pode ser causado pelo frio, como ocorre nas regiões originalmente produtoras, ou pela seca. Após esse período, ocorrerá a fase

reprodutiva, na qual há diferenciação das gemas, floração e frutificação (MANICA; POMMER, 2006).

Nas videiras de regiões com clima temperado, o ciclo reprodutivo é completado após duas fases de crescimento, separadas pelo período de dormência. Cada brotação de gemas dá origem a uma haste com folhas alternadas, opostas às inflorescências na parte basal, e a gavinhas nas partes medianas e apicais. Cada folha do ramo possui uma gema axilar, sendo que a primeira gema formada produz um ramo lateral. Na axila desse broto, será formada uma brotação lateral composta, onde ocorrerá o processo de iniciação floral e início do desenvolvimento da inflorescência (CARMONA et al., 2008).

Cada brotação lateral composta possui três brotos latentes. No primeiro broto, são produzidos os primeiros primórdios foliares e os meristemas dos primeiros dois a três brotos laterais, os quais irão diferenciar-se em inflorescências e os demais em gavinhas (CARMONA et al., 2008).

As videiras são cultivadas, ao redor do mundo, em diferentes condições climáticas que oferecem condições ideais para a produção de uvas de alta qualidade. As interações entre clima e solo possuem papel importante nas variações de ontogenia e produção das videiras, sendo que o clima tem efeito direto sobre a fenologia das uvas. Em regiões com climas frios e estações de crescimento curtas, as variedades de maturação precoce adaptam-se facilmente, enquanto que, em climas quentes, variedades com maturação tardia possuem tempo suficiente para atingir a maturação completa. Além disso, o calendário fenológico tem sido relacionado à qualidade das primeiras colheitas, para que resultem em safras de alta qualidade (JONES; DAVIS, 2000).

3.2. ‘Crimson Seedless’

A cultivar Crimson Seedless é uma uva de mesa vermelha, sem sementes (apirênica) e de maturação tardia, a qual foi desenvolvida por David Ramming e Ron Tarailo no *USDA Fruit Genetics and Breeding Research Unit* (Unidade de pesquisa em genética e melhoramento de frutos do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos da América), em Fresno, Califórnia, como resultado de cinco gerações de hibridização (RAMMING; TARAULO; BADR, 1995). Essa uva foi lançada em 1989 e é uma das uvas de mesa mais consumidas no mundo (DOKOOZLIAN et al., 2000). Essa

cultivar foi introduzida no Brasil pelo Instituto Agronômico de Campinas (IAC), na década de 90, com o nome 'Ruiva' (POMMER et al., 1999). Em 1998, foi introduzida no submédio do Vale do São Francisco como uma nova alternativa para a produção de uvas sem sementes, mas sua expansão em área comercial ocorreu apenas em 2009 e 2010 (LEÃO, 2010).

Trata-se de uma cultivar altamente vigorosa, cujas plantas podem tornar-se extremamente vegetativas, quando plantadas em solos profundos e férteis; assim, a adubação nitrogenada e irrigação excessiva devem ser evitadas, para controlar o tamanho da copa (DOKOOZLIAN et al., 2000).

Suas bagas são firmes, crocantes, saborosas e com formato oblongo; entretanto, a coloração inadequada e bagas pequenas podem prejudicar a sua qualidade (DOKOOZLIAN; PEACOCK, 2001). Possui ciclo fenológico de 123 dias, e seus cachos apresentam massa média de 367 g, comprimento de 21 cm e largura de 12 cm, coloração rosada intensa, bagas elípticas com massa média de 4 g, 22,1mm de comprimento e 16,9 mm de diâmetro (LEÃO, 2010). Como o tamanho dessas bagas é inferior ao exigido pelo mercado de exportação, é necessária a aplicação de reguladores vegetais para aumentar o tamanho. Mas a aplicação excessiva de giberelina pode levar à queda das bagas (degrana) e ao engrossamento do engaço (RAMMING; TARAÍLO; BADR, 1995).

A coloração de suas bagas é um dos principais desafios para a comercialização e exportação das uvas dessa variedade, pois altas temperaturas prejudicam o acúmulo de antocianinas, por diminuição da síntese de etileno e de ácido abscísico (ABA), os quais são responsáveis pelas enzimas de síntese das antocianinas. Por ser uma uva de maturação tardia, frequentemente ocorre esse fato, por passar pelas estações mais quentes. As antocianinas são as responsáveis pela coloração vermelha das bagas, e sua concentração aumenta durante o amadurecimento. A coloração pode ser influenciada por diversos fatores, como práticas culturais, localização geográfica, aplicações exógenas de ácido abscísico e etileno, anelamento e infecções viróticas (BRAR et al., 2008).

Para a coloração ótima, a 'Crimson Seedless' requer aplicação de ethephon (etileno), na fase de amolecimento de bagas, entretanto essa aplicação pode reduzir a firmeza das bagas, problema esse que pode ser reduzido se a aplicação for realizada de 3 a 4 semanas antes dessa fase (DOKOOZLIAN et al., 2000). A aplicação de ethephon influencia nas características das bagas e, se aplicado 2 semanas após o início da

coloração, aumenta a largura e a massa, mas não aumenta o comprimento, além de aumentar e uniformizar a coloração das bagas. Esse aumento do tamanho e coloração pode ser consequência da aceleração do amadurecimento provocado pelo aumento da concentração de ácido abscísico (ABA) e etileno (JAYASENA; CAMERON, 2009).

O uso de ABA também pode ser uma opção para melhorar a coloração de uvas ‘Crimson Seedless’, sendo mais eficaz que o ethephon; entretanto, o uso de ABA pode causar maior amolecimento que o ethephon. Para evitar esse problema, sugere-se que o ABA seja aplicado um mês após o *véraison*, quando ainda se pode melhorar a cor, sem causar o amolecimento excessivo (PEPPI; FIDELIBUS; DOKOOZLIAN, 2008). Entretanto, outro estudo mostra sucesso com a aplicação de ABA para melhorar a coloração, sem redução da qualidade da uva. Após o armazenamento sob refrigeração, a aparência dessas uvas foi melhor do que quando tratadas com ethephon ou não tratadas (CANTÍN; FIDELIBUS; CRISOSTO, 2007).

Essa cultivar também pode apresentar excessiva fixação de frutos, limitando o potencial de crescimento das bagas e causando a compactação dos cachos. Por esse fato, recomenda-se a prática do raleio de bagas (DOKOOZLIAN et al., 2000). Outra solução para esse fato é a aplicação de ácido giberélico (GA_3) na fase de 80% a 100% de floração; assim, a frutificação é reduzida e o comprimento e o peso da baga são aumentados, mas sem reduzir a produção total por videira, nem a fecundidade para o próximo ano. Entretanto, altas concentrações de gibberelina podem provocar excessivo desbaste e formação de bagas pequenas que irão permanecer verdes na colheita, assim como o rachamento das bagas e redução na fecundidade no ano seguinte (DOKOOZLIAN et al., 2000; DOKOOZLIAN; PEACOCK, 2001).

Outra prática comum é o anelamento no tronco, quando as bagas estão com 4 a 5mm, pois aumenta o desenvolvimento de bagas, incrementando a massa e a produção em aproximadamente 30% (DOKOOZLIAN et al., 2000). Isso pode ser decorrente do acúmulo de fotoassimilados acima do anelamento, servindo como fonte de energia para o desenvolvimento de cachos; além disso, essa prática colabora para aumentar a concentração de antocianinas na casca das bagas, melhorando sua coloração (BRAR et al., 2008).

É importante que os cachos sejam expostos à luz solar adequadamente durante o amadurecimento para atingirem a coloração ótima; para isso, a remoção de folhas basais próximas aos cachos é recomendada. Essa remoção de folhas

deve ser realizada na fixação de bagas ou depois do amolecimento dessas. A remoção da cobertura de folhas é realizada para melhorar a exposição à luz solar e reduzir a umidade na região dos cachos. Porém, deve-se ter cuidado com a remoção excessiva de folhas, pois isso pode retardar o amadurecimento de frutos e coloração de bagas, assim como provocar queimaduras solares (DOKOOZLIAN et al., 2000).

3.3. Importância econômica

Em 2012, foram produzidas no Brasil 1.453.415 toneladas de uvas, ocupando uma área de 80.599 ha; dessas, 44.487 toneladas foram comercializadas na CEAGESP, sendo que a área e a produção vêm crescendo a cada ano. A região Sul é a maior produtora de uvas com 61.150 ha produzindo 981.705 toneladas, seguida pela região Nordeste (Bahia e Pernambuco) com 9.200 ha produzindo 285.067 toneladas. Já a região Sudeste (São Paulo e Minas Gerais) é responsável por 186.643 toneladas em 10.249 ha (AGRIANUAL, 2013).

A produção de uva de mesa no Brasil, em 2012, foi de 624.840 toneladas, das quais 52.015,6 toneladas foram destinadas para a exportação. A região do submédio do Vale do São Francisco é a maior produtora de uvas de mesa, com 11.500 ha de uvas finas, seguida pelo Paraná (8.960 ha), São Paulo (8.472 ha) e Minas Gerais (162 ha) (IBRAF, 2013).

A região do submédio do Vale do São Francisco, no interior do Nordeste brasileiro, possui um histórico de pobreza e seca, porém, no início dos anos 60, houve incentivo governamental para canalizar as águas do Rio São Francisco para a produção de energia hidroelétrica e projetos de irrigação de terras e, assim, estimular o desenvolvimento socioeconômico dessa região. Os projetos de irrigação foram criados para estimular a formação de fazendas de produção de frutas e hortaliças, em um primeiro momento, para suprir as agroindústrias nacionais e, depois, direcionar os produtos para a exportação. A uva e a manga são as principais fruteiras produzidas nessa região, sendo que são extremamente importantes na geração de empregos (BONANNO; CAVALCANTI, 2012).

Juazeiro e Petrolina são os maiores polos de produção para exportação de uvas de mesa, entretanto, como se trata de uma fruteira de clima temperado, adaptada às condições de cultivo no semiárido tropical, são necessárias constantes

pesquisas e estudos para sanar as dificuldades de cultivo encontradas e, assim, continuar competitiva no mercado econômico internacional (IBRAF, 2013).

O mercado internacional oferece duas “janelas” de mercado para as uvas brasileiras, maio e outubro, e, por isso, os produtores precisam adequar o manejo da produção para atender a essas “janelas”. Devido às condições climáticas dessa região, é possível produzir duas safras em um mesmo ano, o que facilita a competição no mercado internacional. Assim, como não existe um inverno “real”, alguns manejos devem ser adotados para simular o estresse que seria causado pelas baixas temperaturas (*chilling*), como, por exemplo, reduzir a irrigação em 50% três semanas antes da colheita e aplicar ethephon, para induzir a formação de etileno duas semanas antes da colheita, para que a videira comece a perder as suas folhas e entre em estado de dormência (POMMER, 2006).

3.4. Hormônios e reguladores vegetais

A descoberta dos hormônios vegetais e da sua capacidade para regular todos os aspectos do crescimento e desenvolvimento das plantas foi decisivo para a horticultura, pois eles podem ser aplicados para melhorar a produtividade, qualidade e pós-colheita (GREENE, 2010). Os hormônios vegetais são produtos naturais de baixo peso molecular, os quais atuam em concentrações micromolares, para regular praticamente todos os processos fisiológicos durante o ciclo de vida de uma planta (BAJGUZ; PIOTROWSKA, 2009). Já os reguladores vegetais, são substâncias endógenas e ou sintéticas que em altas concentrações modificam quantitativamente e qualitativamente o desenvolvimento vegetal. O desenvolvimento das plantas depende da organização, localização e manutenção dos meristemas, e isso envolve vários mecanismos de regulação, incluindo a sinalização hormonal (BOHN-COURSEAU, 2010).

As auxinas (Ax) foram o primeiro grupo de hormônios vegetais identificados. O termo “auxina” veio do grego “*auxein*”, que significa “aumentar” ou “crescer”; trata-se de um hormônio vegetal que induz várias respostas de crescimento e desenvolvimento nas plantas, desde o embrião até o indivíduo adulto, pois atua na divisão e diferenciação celular, induzindo modificações celulares e moleculares. Além disso, regulam os tropismos, dominância apical, iniciação da raiz, diferenciação do tecido vascular e desenvolvimento de frutos (SRIVASTAVA, 2002a; BAJGUZ; PIOTROWSKA, 2009).

A principal auxina identificada nas plantas é o ácido indol-3-acético (IAA), produzido nos meristemas, primórdios foliares, tecidos vasculares jovens e órgãos reprodutivos (BOHN-COURSEAU, 2010). O ácido indol-3-butírico (IBA), originalmente classificado como uma auxina sintética, também é um composto endógeno da planta, bastante similar ao IAA, exceto pela adição de dois grupos metileno na cadeia lateral (BAJGUZ; PIOTROWSKA, 2009). Os efeitos da aplicação exógena das auxinas variam conforme a dose utilizada, sendo que, em baixas concentrações, promovem o crescimento, enquanto que, em altas concentrações, podem causar fitotoxidez (GROSSMANN et al., 1996).

As citocininas (Ck) são um grupo de hormônios vegetais que atuam em todas as fases do desenvolvimento das plantas, desde a germinação de sementes até a senescência. Elas atuam em nível celular, induzindo a expressão gênica, promovendo a mitose e o desenvolvimento dos cloroplastos e em nível de órgãos, liberando a formação de gemas laterais da dominância apical e inibindo o crescimento da raiz (BAJGUZ; PIOTROWSKA, 2009). Além disso, apresentam importante papel na fotossíntese, retardam a degradação da clorofila e a senescência (SRIVASTAVA, 2002c; CRIADO et al., 2009).

Derivadas da adenina, as citocininas naturais contêm uma cadeia lateral isoprenoide ou uma cadeia lateral aromática na posição N⁶; assim, são chamadas convencionalmente de citocininas isoprenoides ou citocininas aromáticas. Essa variação estrutural altera a sua atividade biológica e estabilidade. Entre as citocininas isoprenoides a *trans*-zeatina é uma das mais importantes, devido à sua alta atividade biológica e ocorrência; já o seu isômero, *cis*-zeatina, possui baixa atividade. A cinetina é a citocinina sintética mais conhecida, a qual possui um anel furfurílico na posição N⁶ da adenina e foi originalmente identificada no DNA do esperma de arenque (peixe) (SRIVASTAVA, 2002c; SAKAKIBARA, 2005; BAJGUZ; PIOTROWSKA, 2009).

O principal local de síntese de citocininas é as pontas das raízes, nas células da coifa; depois de produzidas, são transportadas para a parte aérea através dos tecidos vasculares, pela corrente de transpiração principalmente, para os locais de maior perda de água (ALONI et al., 2005). Entretanto, elas também podem ser sintetizadas em tecidos meristemáticos ou jovens, como sementes em desenvolvimento e frutos jovens, ou seja, em áreas em que a divisão celular é alta (SRIVASTAVA, 2002c).

As giberelinas (GA) foram identificadas pela primeira vez em 1938 por pesquisadores japoneses em um fungo em plantas de arroz, *Gibberella fujikuroi*, o qual provocava o crescimento desordenado das plantas e as levava ao acamamento ou até mesmo à sua morte; esse composto foi chamado de giberelina A. Depois, em 1955, a giberelina A foi isolada e purificada em três componentes, os quais foram chamados de giberelina A₁, A₂ e A₃ (SRIVASTAVA, 2002b).

Esse grupo de hormônios participa de diversas respostas bioquímicas e morfológicas, sendo que estão envolvidas no alongamento do caule, pecíolos e pedicelos, germinação de sementes, alongamento de fibras xilemáticas, diferenciação do floema, expansão foliar e desenvolvimento de flores, frutos e sementes, além de influenciar nas respostas do comprimento do dia; em nível celular, atuam na divisão e no alongamento celular. Existem mais de 137 giberelinas identificadas, porém as mais ativas são a GA₁, GA₃, GA₄, GA₇, GA₉ e GA₂₀, as demais são intermediárias na síntese de giberelinas ou formas de inativação; a numeração é de acordo com a sua descoberta. As giberelinas diferem de acordo com o número e posição dos grupos –OH, –COOH e –CH₃ e o número e posição de ligações duplas (BETHKE; JONES, 1998; SRIVASTAVA, 2002b; BIEMELT; TSCHIERSCHE; SONNEWALD, 2004).

As giberelinas são sintetizadas em um processo de três etapas com regulação por *feedback*: a primeira ocorre nos plastídeos dos tecidos meristemáticos a partir da conversão do geranylgeranyl pirofosfato (GGPP), o qual é um precursor comum dos diterpenos, em *ent*-caureno. Depois, no exterior do retículo endoplasmático, é convertido em GA₁₂-aldeído, um composto de 20 carbonos, o qual, na terceira etapa, é convertido em diferentes giberelinas ativas e inativas de 19 ou 20 carbonos. Essa fase da síntese ocorre no citosol, entretanto as giberelinas a serem formadas dependem da espécie, do estágio de desenvolvimento e do tecido no qual está sendo sintetizada (BETHKE; JONES, 1998; BIEMELT; TSCHIERSCHE; SONNEWALD, 2004). Os principais locais de síntese de giberelinas são as partes jovens das plantas, como os ápices de caules, folhas jovens, frutos e sementes em desenvolvimento e raízes jovens (SRIVASTAVA, 2002b).

Os hormônios vegetais estão envolvidos na regulação de diversos processos biológicos e, muitas vezes, atuam em conjunto para regular processos de desenvolvimento e crescimento (YAMAGUCHI, 2008). Assim, a citocinina e a auxina têm sido reconhecidas como moléculas de sinalização cruciais no controle do crescimento e desenvolvimento da planta; a maioria das interações entre elas ocorrem em nível de

transcrição (MOUBAYIDIN; DI MAMBRO; SABATINI, 2009; DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012).

No meristema apical caulinar, diversos hormônios vegetais atuam, independentemente e combinados para regular sua função meristemática, incluindo as auxinas, citocininas e giberelinas. Baixos níveis de giberelina e altos de citocinina mantêm a população de células nesse meristema; além disso, a auxina participa da sinalização para manter os níveis de citocinina (DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012).

A auxina e a citocinina regulam a organogênese, sendo que a auxina participa da iniciação do órgão, enquanto que a citocinina modula a distribuição da auxina. Os locais de iniciação e crescimento de órgãos possuem altas concentrações de auxina, porém seu transporte é determinado pelas proteínas da família PINFORMED (*PIN*). Muitos fatores que regulam a posição do órgão ou filotaxia no meristema apical caulinar são regulados pelos genes *PIN*, sendo que a citocinina regula o transporte da auxina através da regulação transcricional desses genes, tanto no caule quanto nas raízes (DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012).

A giberelina também possui papel nos meristemas na diferenciação de órgãos. As proteínas “KNOTTED1-like homeobox” (*KNOX*) são reguladoras chave no estabelecimento da identidade do meristema e na morfologia das folhas. A expressão ectópica das proteínas *KNOX* resultam em nanismo e redução dos níveis endógenos de giberelina, pois a ausência da expressão de *KNOX* no meristema apical caulinar permite a síntese de giberelina nesse tecido. As proteínas *KNOX* também ativam a biossíntese de citocinina através da regulação positiva dos genes *IPT*, indicando que essas proteínas colaboram para controlar o balanço entre citocinina e giberelina no meristema apical caulinar (YAMAGUCHI, 2008).

As auxinas possuem importante papel, modulando a biossíntese de giberelina, durante o crescimento de diferentes órgãos e tecidos. As giberelinas atuam em conjunto com as auxinas para regular o alongamento do caule (YAMAGUCHI, 2008). Em ervilhas, o IAA é essencial na manutenção dos níveis de GA_1 no alongamento dos entrenós, sendo que a remoção do ápice caulinar (local de síntese de auxina) reduz os níveis de GA_1 . Isso ocorre, pois a remoção do ápice reduz o nível de transcrição do gene que codifica uma GA 3-oxidase (*PsGA3ox1*), a qual é responsável pela conversão do GA_{20} para GA_1 , além de aumentar os níveis de transcrição do gene que codifica uma GA 2-oxidase (*PsGA2ox1*), a qual converte o GA_{20} em GA_{29} , que é inativa. Esse processo pode

ser revertido com a posterior aplicação de IAA exógeno, pois este provoca uma supra-regulação (“*up-regulation*”) do *PsGA3ox1* e uma infra-regulação (“*down-regulation*”) do *PsGA2ox1* (O'NEILL; ROSS, 2002).

A formação dos ramos laterais começa com a iniciação do meristema axilar das folhas para formar as gemas laterais, as quais irão desenvolver e formar os ramos. A auxina é essencial para esse processo, pois os genes envolvidos na síntese, transporte e sinalização da auxina são exigidos para a ativação do meristema axilar (DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012).

A regulação hormonal do crescimento das gemas laterais envolve a ação antagônica da auxina e citocinina. A auxina sintetizada no ápice caulinar move-se basipetamente através do seu transporte polar e, indiretamente, inibe o desenvolvimento das gemas axilares, um processo conhecido como dominância apical. Por outro lado, a citocinina move-se acropetamente através do xilema até as gemas axilares e promove o seu desenvolvimento (DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012). Para assegurar o desenvolvimento dos ramos, é fundamental que exista um equilíbrio entre a indeterminação do meristema apical caulinar e o crescimento determinado dos órgãos laterais (KEPINSKI, 2006).

A auxina e a citocinina interagem antagonicamente, controlando a ramificação da parte aérea, pois a auxina inibe a expressão de genes que regulam a síntese de citocininas e aumentam a expressão de genes envolvidos na sua degradação. Por outro lado, elevadas concentrações de citocinina induzem a síntese de auxina em raízes jovens em desenvolvimento e tecidos caulinares, ou seja, a manutenção dos níveis endógenos de auxina e citocinina são mantidos por *feedback* homeostático entre elas (DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012).

Em contraste com o meristema apical caulinar, no meristema apical radicial, a auxina e a citocinina atuam antagonicamente para estabelecer e manter a população de células. O meristema apical radicial é formado por um pequeno grupo de células, os quais raramente entram em divisão, conhecido como centro quiescente, o qual é circundado por células do caule que se dividem rapidamente e originam vários tipos de tecidos de raiz. A interferência entre auxina e citocinina regula o transporte de auxina e a sinalização nessa região, sendo que altas concentrações de auxina ativam a expressão de genes *PIN*, aumentando a concentração de auxina no ápice radicial. Entretanto, altas concentrações de citocinina ativam os genes que reprimem a sinalização da auxina no ápice radicial, logo abaixo do centro quiescente (DURBAK; YAO; MCSTEEN, 2012).

Para a manutenção dos meristemas e, portanto, para permitir o crescimento contínuo de raízes, a taxa de diferenciação de células deve ser igual à taxa de geração de novas células; assim, a citocinina e auxina têm papel crucial no controle desse equilíbrio, pois a auxina induz a divisão celular no meristema, enquanto a citocinina controla a mudança de célula meristemática para célula diferenciada, suprimindo a sinalização e transporte da auxina (MOUBAYIDIN; DI MAMBRO; SABATINI, 2009).

As auxinas participam, também, do desenvolvimento vascular, pois induz a diferenciação dos elementos traqueais do xilema, juntamente com as citocininas, podendo substituir primórdios foliares, induzir ligações vasculares em caules, além de induzir a formação de novos componentes vasculares a partir de células parenquimáticas (BERLETH; MATTSSON; HARDTKE, 2000; WERNER; SCHMÜLLING, 2009). Um processo controlado positivamente pela citocinina no meristema da raiz é a diferenciação vascular, revelando que a citocinina já é exigida durante a embriogênese para as divisões celulares do procâmbio e para a correta diferenciação de células vasculares recém-formadas (WERNER; SCHMÜLLING, 2009).

A maturação das folhas também é influenciada pela citocinina, pois promove as divisões celulares mitóticas, formação das serrilhas marginais das folhas, além de inibir a senescência e atrasar sua diferenciação (EFRONI et al., 2013). O ácido abscísico (ABA) e as citocininas são os dois principais reguladores hormonais da senescência, pois níveis elevados de citocininas podem retardar a senescência, enquanto que uma alta concentração de ABA tem efeito oposto; as citocininas contribuem com a regulação fonte-dreno durante esse processo (YANG et al., 2003; WERNER; SCHMÜLLING, 2009).

Desta forma, Criado et al. (2009) verificaram que o fornecimento de 6-benzilaminopurina (BAP), uma citocinina, em plantas de trigo, aumentou a concentração de proteínas, clorofila, da enzima ribulose 1,5-difosfato carboxilase (Rubisco), açúcares e amido nas folhas mais velhas e diminuiu a concentração de proteínas e clorofila nas folhas mais jovens, o que indica que a citocinina influenciou na remobilização de reservas, mantendo as folhas mais velhas como órgãos dreno e privando as folhas mais jovens de nitrogênio, além de inibir a exportação de aminoácidos e açúcares para o floema. O aumento da concentração total de proteínas após o fornecimento de BAP ocorreu devido à inibição da degradação de proteínas, estimulando a síntese dessas, devido à reorientação dos aminoácidos não exportados para sua síntese. O fornecimento exógeno

de cinetina em plantas de trigo também aumentou a concentração de clorofila nas folhas (YANG et al., 2003).

O fornecimento de BAP aumentou, também, o tamanho dos cloroplastos através do inchamento do estroma, devido à maior produção de grãos de amido. Além disso, plantas tratadas com BAP aumentaram a atividade da enzima nitrato redutase, indicando que a citocinina também interfere na capacidade de assimilação de nitrogênio pelas plantas. Entretanto, apesar de sua maior capacidade de assimilação de nitrogênio, as folhas jovens são privadas dele com a redução da concentração de proteínas (CRIADO et al., 2009).

Existe uma estreita relação entre nitrato (NO_3^-) e a síntese de citocininas, pois são importantes para permitir que as plantas se adaptem às mudanças na disponibilidade de nitrogênio, que é essencial para o crescimento e desenvolvimento das plantas. O NO_3^- induz o acúmulo de citocininas nas raízes e parte aérea; elas têm sido propostas como um sinal à longa distância para comunicar a disponibilidade de nitrogênio. Existe, também, correlação significativa entre NO_3^- e conteúdo de auxina nas folhas, ocorrendo aumento no fluxo de auxinas do caule para as raízes em resposta à redução do fornecimento de NO_3^- , assim como das células para os tecidos (KROUK et al., 2011). Mais recentemente, verificou-se, também, que as citocininas regulam o transporte de nitrogênio entre órgãos vegetativos e reprodutivos (WERNER; SCHMÜLLING, 2009).

Além da influência do NO_3^- , análises genéticas e transcriptômicas revelaram funções das citocininas na sinalização de fosfato e enxofre; a citocinina reprime a expressão de genes que regulam a absorção de ferro a partir do solo, controlando sua absorção através de uma via dependente de crescimento da raiz, para adaptar-se à absorção de nutrientes pela demanda da planta (WERNER; SCHMÜLLING, 2009).

O modo de ação das citocininas envolve a inibição da exportação para o floema de aminoácidos e açúcares. A esse respeito, constatou-se que a invertase e os transportadores de hexoses são induzidos pelas citocininas, e sugere-se que o estímulo para a quebra de sacarose no apoplasto deve ser induzido pelo transporte de citocinina a partir dessas áreas (EHNESS; ROITSCH, 1997).

O estresse hídrico interfere na quantidade de citocinina (zeatina) transportada das raízes para o caule, funcionando como um sinal regulatório, pois o decréscimo da quantidade de citocininas regula diversos processos fisiológicos da parte aérea. Nessas plantas, a concentração de zeatina nas folhas foi correlacionada com a

atividade de sorbitol desidrogenase (SDH) e ADP-glicose-pirofosforilase (ADPGppase), indicando que zeatina está envolvida na degradação de sorbitol e síntese de amido; já a concentração de giberelinas endógenas influenciou no metabolismo de amido através do aumento da atividade de ADPGppase. A ação conjunta desses hormônios vegetais resulta no aumento dos teores de sorbitol e sacarose, além de reduzir o conteúdo de amido nas folhas dessas plantas (LI; LI, 2007).

Assim como as citocininas, as giberelinas exercem papel importante na mediação dos efeitos dos estímulos ambientais no desenvolvimento vegetal. Durante diversos processos regulados pela luz como, por exemplo, a germinação de sementes, estiolamento, regulação do fotoperíodo, do alongamento do caule e florescimento ocorrem mudanças na concentração de giberelina indicando que esta participa ativamente desses processos (YAMAGUCHI, 2008).

O fotoperíodo e a temperatura podem alterar os níveis de giberelinas ativas por afetar a transcrição dos genes que codificam enzimas específicas da rota da giberelina. As giberelinas têm papel fundamental na transição do crescimento vegetativo para o florescimento, podendo substituir a exigência de dias longos. A interação entre fotoperíodo e giberelina no desenvolvimento reprodutivo é bastante complexa, e existem múltiplas rotas independentes, as quais são diferentes para cada espécie e ativam diferentes genes e proteínas. Várias etapas no metabolismo das giberelinas são influenciadas pela duração do dia, sendo que dias longos podem aumentar a expressão do gene de biossíntese de GA em diversas espécies (YAMAGUCHI, 2008).

Em muitos casos, as giberelinas são produzidas no seu sítio de ação, como, por exemplo, o que ocorre em cereais, em cujo embrião, após a embebição de grãos, as giberelinas são sintetizadas para, depois, serem transportadas para a camada de aleurona, na qual irá ativar os genes de expressão da α -amilase para hidrolisar o amido do endosperma. Durante o desenvolvimento de flores, também ocorre produção de giberelina nas anteras, para colaborar no desenvolvimento dos órgãos florais. Se essas flores forem emasculadas ocorrerá redução do crescimento da corola, entretanto, caso seja aplicada giberelina esse problema será resolvido (YAMAGUCHI, 2008).

Os hormônios vegetais são essenciais para cada etapa do desenvolvimento dos frutos, e sua aplicação exógena em diferentes estádios do desenvolvimento tem recebido grande importância na qualidade e desenvolvimento desses (SRIVASTAVA; HANDA, 2005). A auxina regula a biossíntese de giberelina em frutos

em desenvolvimento, como, por exemplo, em ervilha. O crescimento desses frutos é dependente da presença de sementes; no caso da ausência destas, o tratamento com giberelina ou auxina provoca o crescimento desses frutos (YAMAGUCHI, 2008). O alongamento celular depende da atuação das auxinas e giberelinas; ambas atuam em processos distintos, mas, juntas, contribuem para a realização de todo o processo; assim, a auxina estimula o crescimento pela expansão celular, e a giberelina atua tanto na expansão quanto na divisão celular (VAROQUAUX et al., 2000; ROSS; O'NEILL, 2001).

Em videira, os hormônios vegetais possuem grande influência no desenvolvimento das bagas e, por isso, têm sido amplamente utilizados no controle de desenvolvimento e qualidade dos cachos de uva (JACKSON, 2008). Nas uvas sem sementes, o emprego de giberelinas está vinculado, principalmente, ao aumento do tamanho de bagas e alongamento dos cachos, para que atinjam o tamanho exigido pelo mercado consumidor, além de diminuir os traços de sementes (PÉREZ; GOMEZ, 1998).

Entretanto, deve-se ter cuidado com a dosagem, pois a aplicação em excesso pode causar a queda das bagas (degrana), o que pode estar relacionado com o espessamento e endurecimento dos pedicelos, devido ao aumento da lignificação. A aplicação de GA₃, pós-florescimento, aumenta a atividade das peroxidases no pedicelo dos cachos, acompanhando o aumento das dosagens, o que provoca um espessamento do pedicelo, uma vez que as peroxidases participam da rota de síntese da lignina, provocando o seu acúmulo, além da produção exacerbada de células xilemáticas (PÉREZ; GOMEZ, 1998).

A aplicação de GA₃ em cachos de ‘Thompson Seedless’ aumentou a massa e diâmetro das bagas, massa e comprimento de cachos, além do aumento da concentração de sólidos solúveis (°Brix) e redução da acidez, aumentando a qualidade da uva (RETAMALES et al., 1994; LU; LAMIKANRA; LEONG, 1995; DOKOOZLIAN; PEACOCK, 2001; HAN; LEE, 2004; WILLIAMS; AYARS, 2005; ZHENMING et al., 2008; ZOFFOLI; LATORRE; NARANJO, 2009; ABU-ZAHRA, 2010).

A aplicação de paclobutrazol, um inibidor da síntese de giberelina, mostra que a fixação e crescimento de frutos é reduzido, quando aplicado em ovários de tomates ‘Micro-Tom’, porém, quando ocorre a aplicação de GA₃, esse processo é revertido, comprovando que a giberelina é essencial ao desenvolvimento de frutos. Os mesmos autores verificaram que, após a polinização, a concentração de giberelina no ovário

aumenta, devido à indução de sua síntese e não da inativação catabólica (SERRANI et al., 2007).

Durante a fase I do desenvolvimento das bagas de uva, as concentrações de auxina, citocinina e giberelina aumentam, estimulando a divisão e alongamento celular até o *véraison*. Entretanto, quando a concentração de ácido abscísico começa a aumentar, as concentrações de auxina e giberelina tendem a diminuir; além disso, a redução da auxina também está correlacionada à redução da acidez e o acúmulo de açúcares (JACKSON, 2008).

As citocininas são importantes no controle de muitos aspectos da videira, inclusive na diferenciação floral, no crescimento do cacho, na fixação e desenvolvimento de bagas, no crescimento do óvulo, na transformação de flores masculinas em hermafroditas e de gavinhas em inflorescências férteis (KANELLIS; ROUBELAKIS-ANGELAKIS, 1993).

A aplicação de CPPU (forchlorfenuron) ou thidiazuron, citocininas não purínicas aumenta a massa dos cachos e o tamanho das bagas de diversas uvas sem sementes, além de aumentar a sua fixação e deixá-las mais firmes, porém retarda a sua maturação, reduzindo a concentração de sólidos solúveis (REYNOLDS et al., 1992; HAN; LEE, 2004; ZABADAL; BUKOVAC, 2006; PEPPI; FIDELIBUS, 2008). A aplicação de altas concentrações de CPPU, ou sua aplicação tardia, pode reduzir o escurecimento do engaço, durante a pós-colheita de uvas sem sementes (ZABADAL; BUKOVAC, 2006; RABAN *et al.*, 2013). A aplicação de auxinas não purínicas também tem sido correlacionada ao atraso do amadurecimento dos cachos por várias semanas, quando aplicadas em frutos imaturos (JACKSON, 2008).

A aplicação de citocinina (CPPU) e giberelina (GA₃) combinadas age sinergisticamente, aumentando o tamanho e massa das bagas de uvas sem sementes, além do diâmetro do engaço (REYNOLDS et al., 1992; RETAMALES et al., 1994; HAN; LEE, 2004; ZOFFOLI; LATORRE; NARANJO, 2009; RABAN et al., 2013).

3.5. Cobalto (Co) e Molibdênio (Mo)

Os elementos essenciais são definidos como aqueles que não podem faltar às plantas para completar seu ciclo de vida, pois estão envolvidos diretamente no seu metabolismo. Assim, baseados na quantidade em que eles são requisitados, são

divididos em macro e micronutrientes. Os micronutrientes são necessários em quantidades muito menores que os macronutrientes. Os essenciais para as plantas são o boro, cloro, cobre, ferro, manganês, molibdênio, níquel e zinco (FAGERIA; BALIGAR; CLARK, 2002).

A maioria dos metais essenciais são íons com potencial de redução, o que é a base para a ocorrência deles como co-fatores catalíticos ativos em muitas metaloenzimas; outros executam papel estrutural na estabilização de proteínas. Entretanto, quando presentes em elevadas quantidades, as mesmas propriedades redox, que os tornam essenciais, fazem com que sejam formadas espécies reativas de oxigênio (EROs), o que pode ter consequências danosas para as células (HÄNSCH; MENDEL, 2009).

Um dos micronutrientes considerado essencial é o molibdênio (Mo), o qual é um elemento de transição presente em pequenas quantidades na litosfera e solos. Ele é móvel pelo xilema e floema no transporte por longas distâncias na planta, mais comumente sob a forma de MoO_4^{2-} . As funções do molibdênio na planta estão relacionadas às mudanças de valência (+4, +5 e +6) como um componente de enzimas, catalisando reações de transferência de elétrons (BROADLEY et al., 2012b).

Esse elemento faz parte de algumas enzimas essenciais para as plantas, as quais estão envolvidas na assimilação de nitrogênio (nitrato redutase e nitrogenase), catabolismo das purinas e biossíntese de ureídios (xantina desidrogenase), metabolismo do enxofre (sulfito oxidase) e biossíntese de hormônios vegetais (aldeído oxidase); problemas no metabolismo desse micronutriente poderiam trazer consequências letais para as plantas (HÄNSCH; MENDEL, 2009).

O co-fator de molibdênio é formado por um molibdênio ligado covalentemente a dois átomos de enxofre na molécula tricíclica pterina; essa ligação é necessária para que ele obtenha função biológica. Além disso, o molibdênio é ligado a outro átomo de enxofre ligando um resíduo de cisteína, na nitrato redutase e sulfito oxidase ou a um terminal enxofre na xantina desidrogenase e aldeído oxidase (HÄNSCH; MENDEL, 2009; BROADLEY et al., 2012b). O metabolismo do molibdênio está intimamente ligado ao metabolismo do ferro (Fe) e cobre (Cu); as enzimas que participam da primeira etapa do metabolismo do molibdênio como co-fator possuem um grupo Fe-S, assim como o cobre é essencial na formação intermediária do co-fator Mo (HÄNSCH; MENDEL, 2009).

A nitrogenase é necessária para a fixação biológica de nitrogênio, etapa essencial para o ciclo do nitrogênio na biosfera. Essa enzima reduz o nitrogênio atmosférico em amônia, com a entrada de alta energia na forma de ATP. Existem quatro tipos de nitrogenases; cada uma possui um metal diferente como sítio ativo, e a mais abundante é a nitrogenase Fe-Mo dependente (ZHANG; RUMP; GLADYSHEV, 2011).

Já a nitrato redutase catalisa o primeiro passo da assimilação do nitrato, redução de nitrato para nitrito. Trata-se de uma enzima homodimérica, a qual possui três grupos prostéticos de transferência de elétrons por subunidade que são uma flavina (FAD⁺), uma heme e um co-fator Mo. Durante a redução de nitrato para nitrito, os elétrons são transferidos do molibdênio para o nitrato. Assim, a deficiência de molibdênio pode causar deficiência de nitrogênio, o que poderá levar ao encurtamento dos entrenós e clorose nas folhas jovens (BROADLEY et al., 2012b).

Entretanto, quando o nitrito é produzido em grandes quantidades, apresenta toxicidade para a planta. Geralmente, esse fenômeno não ocorre, pois normalmente a atividade da nitrito redutase é muito maior que a da nitrato redutase. No entanto, quando ocorre esse fato, a nitrato redutase catalisa a redução do nitrito, formando óxido nítrico, utilizando NAD(P)H como doadores de elétrons. O óxido nítrico tem influência em diversos processos fisiológicos das plantas como, por exemplo, a germinação e o crescimento da planta (ROSALES et al., 2011; MENDEL; KRUSE, 2012).

Além disso, o óxido nítrico está envolvido no fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, na redução da transpiração, em resposta ao ácido abscísico (ABA) e, possivelmente, em resposta a outros estímulos como luz e exposição a fitopatógenos. O ABA induz a formação de óxido nítrico nas células-guarda através da nitrato redutase, porém existem evidências de que esse fenômeno não é restrito a essas células (NEILL et al., 2008). Outro papel do óxido nítrico é na tolerância ao estresse oxidativo, uma vez que ele reduz a peroxidação lipídica e aumenta a atividade de enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase, peroxidase e catalase (CHENG; HSU; HUEI KAO, 2002; HUNG; CHANG; KAO, 2002; KOPYRA; GWÓZDŹ, 2003).

Outra enzima é a sulfito oxidase que protege a planta quanto aos danos tóxicos de enxofre, possuindo co-fator Mo como um centro redox. Ela catalisa a oxidação de sulfito para sulfato dentro dos peroxissomas, produzindo peróxido de hidrogênio, o qual, posteriormente, é removido pela catalase (BROADLEY et al., 2012b). Assim, plantas que possuem deficiência de molibdênio são mais susceptíveis a altas

concentrações de sulfito. Em condições normais, a sulfito oxidase faz parte do ciclo sulfato/sulfito, o qual é essencial para o ajuste fino da distribuição do enxofre na célula (MENDEL; KRUSE, 2012).

Já a xantina desidrogenase é uma enzima chave na degradação das purinas. Ela catalisa a oxidação de hipoxantina à xantina e, de xantina a ácido úrico, é uma metaloflavoproteína homodimérica, sendo que cada subunidade possui um co-fator Mo junto com uma molécula de FAD⁺ ou duas de Fe-S; assim, a deficiência de molibdênio pode levar ao acúmulo de ácidos orgânicos e aminoácidos (BROADLEY et al., 2012b).

A aldeído oxidase é uma molibdo-flavoenzima derivada de uma duplicação de genes da xantina desidrogenase; assim, ambas apresentam elevado grau de similaridade de sequência e utilizam os mesmos grupos prostéticos (FAD⁺, Fe-S e co-fator Mo). Ela catalisa o último passo da formação de ABA, convertendo aldeído-ABA em ABA, o qual é essencial para diversos processos do desenvolvimento, além de estar envolvido nas respostas a estresses bióticos e abióticos. Assim, essa enzima é essencial para vários processos fisiológicos, como, por exemplo, a senescência. A aldeído oxidase também está envolvida na biossíntese da auxina, pois catalisa a oxidação do indol-3-acetaldeído (IAAld) para ácido indol-3-acético (IAA), durante o desenvolvimento inicial das plantas (SEO et al., 1998; BROADLEY et al., 2012b; MENDEL; KRUSE, 2012).

Elementos que estimulam o crescimento, mas não são essenciais, ou são essenciais somente para algumas espécies, ou sob condições específicas, são chamados elementos benéficos (BROADLEY et al., 2012a). O cobalto (Co) é um elemento essencial para animais e procariotos, entretanto sua função nas plantas superiores não é muito bem estabelecida, mas é geralmente descrito como benéfico (BAKKAUS et al., 2005; PILON-SMITS et al., 2009). Nas plantas superiores o cobalto se liga fortemente às raízes e é absorvido do solo de forma passiva (PILON-SMITS et al., 2009).

Assim como outros metais pesados, o cobalto, quando absorvido em altas concentrações, causa efeitos tóxicos para as plantas, como, por exemplo, provoca a translocação anormal de nutrientes, diminui a taxa fotossintética, causa distúrbios na integridade do cloroplasto e reprime enzimas ferro-porfirínicas (CHATTERJEE; CHATTERJEE, 2003). Entretanto, em baixas concentrações, pode trazer efeitos benéficos, principalmente para plantas leguminosas, pois o cobalto é um componente da cobalamina (vitamina B₁₂ e seus derivados), necessária no processo de fixação de nitrogênio das bactérias do gênero *Rhizobium*. Assim, colabora com o processo de absorção de nitrogênio

dessas plantas, contribuindo indiretamente para o seu crescimento (PILON-SMITS et al., 2009).

Na cobalamina, o cobalto é quelado por quatro átomos de nitrogênio no centro da estrutura parecida com a porfirina, a corrina, e possui papel similar ao do ferro na hemoglobina (BROADLEY et al., 2012a). Outra função ainda pouco estudada é que esse elemento estimula o acúmulo de isoquinolina, um alcaloide, em plantas medicinais, o qual pode participar da indução à resistência ao estresse biótico (herbivoria e patógenos) (PALIT; SHARMA; TALUKDER, 1994; PILON-SMITS et al., 2009).

Além disso, o cobalto inibe a síntese de etileno, pois impede a conversão do ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) em etileno, realizada pela ACC oxidase, a última etapa na biossíntese do etileno, provocando o acúmulo de ACC. Como exatamente ocorre essa inibição ainda não se sabe, entretanto sabe-se que o cobalto forma um composto estável com o grupo sulfidril dessa enzima, inibindo a sua ação (LAU; YANG, 1976; YU; YANG, 1979).

Assim, o cobalto pode retardar a senescência das folhas, impedindo a degradação da clorofila, além de diminuir a produção de radicais livres (EROs), pois o etileno é um hormônio que pode ser sintetizado em condições de estresse, aumentando o estresse oxidativo ((LAU; YANG, 1976; YU; YANG, 1979; WI; JI; PARK, 2012). A auxina (ácido indol-3-acético, IAA) promove o alongamento de epicótilos e a abertura do gancho plumular, além de regular a produção de etileno, induzindo a síntese de ACC sintase, a qual irá converter SAM em ACC. Já a citocinina provoca a expansão foliar e atua sinergisticamente com a auxina, estimulando a produção de etileno. Quando é fornecido cobalto às plantas tratadas com esses hormônios vegetais, essas respostas são aumentadas, assim como em plantas que não receberam os hormônios, pois o etileno inibe esses processos (GROVER; PURVES, 1976; YU; YANG, 1979).

Além disso, a adição de cobalto à solução de armazenamento de flores cortadas melhora o balanço hídrico, pois aumenta a captação de água pela flor, inibindo o bloqueio vascular, e diminui a perda de água por transpiração, pois diminui parcialmente a abertura estomática e, assim, diminui a perda de massa fresca (REDDY, 1988).

Outro importante papel do cobalto nas plantas é a indução da formação de raízes laterais, a qual foi observada em plantas de pepino e tomate (GAD;

ATTA-ALY, 2006; XU et al., 2011). As raízes laterais são muito importantes na absorção de água e nutrientes, além de ajudar na fixação no solo e aumentar a síntese de citocinina. O tratamento com CoCl_2 em plantas de arroz também promoveu o aumento da formação de raízes laterais, pois, além de inibir a síntese de etileno, o qual é um forte inibidor do crescimento de raízes, o cobalto induz a síntese da enzima heme oxidase, que imita o efeito da auxina na formação das raízes. Ademais, essa enzima atua na proteção contra o estresse oxidativo (HSU; CHAO; KAO, 2013).

3.6. Desenvolvimento da folha

O desenvolvimento foliar em plantas lenhosas perenes, como a videira, segue uma sequência bem definida de emergência, desdobramento, rápida expansão da lâmina foliar e, posteriormente, a senescência e abscisão (KRIEDEMANN; KLIEWER; HARRIS, 1970).

A planta de videira é extremamente exigente quanto aos níveis de carboidratos para eficiência e qualidade na formação de seus frutos. Já nas primeiras duas a três semanas após a brotação, o movimento dos assimilados é essencialmente em direção ao ápice dos ramos, que, nesse estágio, dependem de carboidratos e compostos nitrogenados armazenados em outras partes da planta. A taxa fotossintética máxima ocorre aproximadamente 30 a 40 dias após a sua brotação, quando elas estão completamente expandidas e, depois se mantém estável durante algum tempo antes de diminuir (KRIEDEMANN; KLIEWER; HARRIS, 1970; JACKSON, 2008).

Um estudo sobre a influência da idade da folha em videira classificou-as da seguinte maneira: folhas em expansão (5 a 10 dias após a brotação - DAB), recém-expandidas (15 a 20 DAB), folhas maduras (35 a 40 DAB), folhas maduras velhas (65 a 70 DAB) e folhas amarelas senescentes (100 a 120 DAB). Nesse estudo, o conteúdo de clorofila e carotenoides, proteínas, atividade da Rubisco e transporte de elétrons aumentou com o desenvolvimento da folha, atingindo seu maior valor nas folhas maduras, depois tendendo a reduzir (BERTAMINI; NEDUNCHEZHIAN, 2002; 2003).

A videira, geralmente, é plantada em alta densidade e com várias ramificações, o que resulta em fechamento do dossel; assim, as folhas começam a sobrepor-se, gerando autossombreamento. Essas folhas podem responder a esse sombreamento de duas maneiras em condições de sombra extrema: pode induzir a rápida

senescência foliar, ou adaptar suas taxas fotossintéticas e ajustar-se a essa nova condição até a senescência da planta (BERTAMINI; NEDUNCHEZHIAN, 2002).

Em plantas anuais, os sintomas de senescência foliar são, geralmente, aumentados devido à forte força de dreno exercido pelos frutos e sementes, sendo impulsionada após a floração. Em plantas perenes, a senescência foliar de plantas com folhas caducas provocada pelo outono é consequência da redução da duração do dia e das temperaturas. Assim como outros eventos de senescência nas plantas, essa é uma fase final do seu desenvolvimento e leva à morte das folhas (GUIBOILEAU et al., 2010).

As folhas são os órgãos responsáveis pelo processo fotossintético e, durante o seu desenvolvimento, é necessário grande entrada de nutrientes e energia da planta, mas a compensação desse investimento ocorre quando essa folha é convertida em dreno, tornando-se fonte de nutrientes, após ter atingido sua competência fotossintética (vida fotossintética útil) e a contribuição com fotoassimilados diminuir, pois a redução das taxas fotossintéticas pode ser considerada um sinal indutor da senescência foliar (LIM; WOO; NAM, 2003).

Assim, a senescência foliar é um processo importante, pois, apesar de reduzir a fixação de carbono, promove reciclagem de nutrientes acumulados durante o crescimento e maturação da folha. A transferência de nutrientes da fonte para os drenos é o resultado dessa fase de desenvolvimento e graças à remobilização de nutrientes das folhas, os troncos irão armazenar nitrogênio, sais minerais e açúcares que os ajudarão a brotar na primavera. Esse processo pode ser entendido como reciclagem que contribui para melhor gestão de nutrientes levando à economia de recursos, eficiente para a produção de novos órgãos (GUIBOILEAU et al., 2010; ZHU; SONG; ORT, 2012).

A senescência foliar é influenciada por fatores endógenos e ambientais. Dentre os fatores ambientais, estão o fotoperíodo, deficiências nutricionais, salinidade, excesso de calor ou frio, estresse por luminosidade, estresse hídrico e ozônio. Porém, mesmo que a planta esteja em condições adequadas de cultivo e livre de estresse, os fatores endógenos irão controlar e induzir esse processo, como os hormônios vegetais, idade da folha, idade reprodutiva e indeterminação do meristema (SARWAT et al., 2013).

Trata-se de um processo altamente regulado e que pode ser conduzido através da morte celular programada, processo de degeneração ativo e regulamentado que parece basicamente regido pela idade de desenvolvimento e tem sido evolutivamente selecionado. Durante a senescência foliar, as células passam por mudanças

na estrutura, metabolismo e expressão gênica. A primeira e mais importante mudança é a degradação do cloroplasto, pois ele contém até 70% das proteínas das folhas, a maioria das enzimas envolvidas na fotossíntese, incluindo a ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), na assimilação de nitrogênio, na biossíntese de aminoácidos, além da clorofila, fazendo com que as folhas se tornem amareladas (QUIRINO et al., 2000; LIM; WOO; NAM, 2003; SARWAT et al., 2013).

Outras organelas, como os peroxissomos, também sofrem mudanças durante o processo de senescência. As mitocôndrias e núcleos permanecem intactos até os estádios finais de senescência foliar. As alterações metabólicas incluem a perda de atividades fotossintéticas e hidrólise de macromoléculas que se acumularam durante a fase de crescimento, seguidas pela remobilização dessas moléculas para as partes em crescimento das plantas, como folhas jovens, sementes e frutos em desenvolvimento, além dos tecidos de reserva, onde serão armazenados para o próximo período de crescimento (QUIRINO et al., 2000; LIM; WOO; NAM, 2003).

As folhas determinam, em grande parte, a produção, a qualidade e adaptação das plantas ao ambiente; assim, a regulação metabólica e fisiológica da senescência das folhas é de grande interesse agrônomico. Um importante fato a ser determinado é o início da senescência foliar e sua duração, além de estudos para retardar esse processo, os quais podem colaborar com a melhoria da produtividade, por manter a atividade fotossintética por mais tempo (QUIRINO et al., 2000; LIM; WOO; NAM, 2003).

Os hormônios vegetais têm importante papel no controle da senescência das folhas; a citocinina e o etileno são os que possuem os papéis mais bem definidos, retardando e induzindo a senescência foliar, respectivamente (GUIBOILEAU et al., 2010). Durante o desenvolvimento das folhas, os hormônios que retardam a senescência, como a auxina, giberelina e citocinina, vão diminuindo sua ação. Ao mesmo tempo, a atividade dos hormônios que aceleram a senescência, como o etileno, jasmonatos e ácido abscísico, vão aumentando, entretanto trata-se de um processo gradual (SCHIPPERS et al., 2007).

A citocinina é o hormônio com papel mais acentuado em retardar a senescência das folhas, entretanto o exato mecanismo que previne esse evento ainda não está claro, mas sabe-se que, em grande parte, deve-se ao impedimento da degradação da clorofila. A infra-regulação (“*down-regulation*”) de genes relacionados à biossíntese de citocinina, como a adenosina fosfato isopentenil-transferase (*IPT*) e a citocinina sintase,

assim como a supra-regulação (“*up-regulation*”) de genes como da citocinina oxidase, ocorre durante a senescência foliar, evidenciando a estreita relação desse hormônio com a sinalização gênica da senescência (SARWAT et al., 2013). Redução nos níveis endógenos de citocinina pode sinalizar o início da senescência foliar e aplicações exógenas desse hormônio podem atrasar esse processo, pois, além da relação com a sinalização gênica da senescência, esse hormônio também participa da regulação da auxina e açúcares, além de da manutenção da fotossíntese (SCHIPPERS et al., 2007).

Além disso, a aplicação exógena de citocininas aumenta a concentração de proteínas, clorofila, da enzima ribulose 1,5-difosfato carboxilase (Rubisco), açúcares e amido nas folhas mais velhas, atrasando o processo de senescência foliar. Esse aumento da concentração total de proteínas ocorre devido à inibição da degradação de proteínas, estimulando a síntese destas, devido à reorientação dos aminoácidos não exportados para a sua síntese (CRIADO et al., 2009).

A atividade da invertase extracelular possui correlação com a citocinina, sendo que, quando a atividade dessa enzima diminui, ocorre adiamento na senescência foliar, o que sugere o papel dessa enzima nesse processo. Isso porque a atividade da invertase aumenta durante o particionamento dos carboidratos, que funciona como um sinal para a senescência foliar (SARWAT et al., 2013).

As giberelinas retardam a senescência foliar, mantendo os níveis de clorofila e a síntese de RNA em folhas de *Taraxacum officinale*; já em *Rumex* e alface, foi demonstrada que a giberelina pode inibir a senescência de discos foliares por vários dias, retardando a degradação de clorofila e proteína, sendo que, quando aplicado exogenamente, prolonga esse efeito (SCHIPPERS et al., 2007).

Durante a abscisão foliar, as auxinas reduzem a sensibilidade das plantas ao etileno; logo, os níveis endógenos de auxina diminuem com o aumento da idade. Entretanto, as respostas da auxina em relação à idade das folhas não estão somente ligadas à redução dos níveis de auxina, mas também à redução da sensibilidade à auxina (SCHIPPERS et al., 2007). Além disso, a aplicação exógena de auxina reprime a regulação dos genes associados à senescência (SARWAT et al., 2013).

O etileno é considerado o hormônio vegetal responsável por acelerar a senescência foliar. O mecanismo genético por trás desse processo está começando a ser entendido com estudos dos genes que regulam as enzimas da rota de

biossíntese de etileno, como a ACC sintase, ACC oxidase e nitrilase, os quais têm sido evidenciados como supra-regulados durante a senescência foliar (SARWAT et al., 2013).

Como, por exemplo, em plantas mutantes de *Arabidopsis* insensíveis ao etileno e plantas de tabaco transgênicas, nas quais a síntese de etileno é bloqueada, ocorre atraso da senescência foliar, mas, uma vez que essa é iniciada não diferem das plantas controle. Isto sugere que apesar do etileno apresentar importante papel na senescência das folhas, existe, também, um fator dependente da idade, o qual é independente do etileno (NAM, 1997). Assim, a ação do etileno aumenta conforme aumenta a idade das folhas e pode estimular ou inibir a transcrição de genes relacionados com a idade no controle da indução da senescência (SCHIPPERS et al., 2007).

Durante o estágio vegetativo das plantas, os níveis endógenos de ácido abscísico (ABA), geralmente, são baixos, porém, com a redução dos níveis de citocinina e giberelina, antes do início da degradação da clorofila, observa-se aumento dos seus níveis endógenos. Assim que a degradação de clorofila se inicia, é observada a elevação ainda maior da concentração de ABA devido ao aumento da sinalização da sua biossíntese durante a senescência foliar (SCHIPPERS et al., 2007). A aplicação exógena de ABA provoca a abscisão e senescência foliar, pois ocorre a indução de vários genes associados à senescência (SARWAT et al., 2013).

A senescência foliar possui três fases de desenvolvimento distintas em relação à sinalização hormonal. A primeira fase corresponde ao início do desenvolvimento e trata-se de uma fase sem senescência. A segunda corresponde à fase reversível, em que os fatores de senescência e longevidade competem, levando a uma sucessão e alternância de sintomas de senescência subletais e recuperações, permitindo que as folhas se adaptem às variações das condições ambientais. E a terceira fase é hormônio independente, no qual a senescência é inevitável e ocorre mesmo sem a participação de hormônios como o etileno (GUIBOILEAU et al., 2010).

Além dos hormônios, a razão entre carbono e nitrogênio (C/N) na folha também sinaliza e modula a senescência foliar, sendo que a glicose, quando combinada com baixos níveis de nitrogênio, induz a senescência, mostrando a importância desse balanço. A quantidade de luz também influencia, pois, enquanto a alta luminosidade resulta em senescência prematura, baixa luminosidade atrasa esse processo. A limitação de nitrogênio é outro fator que desencadeia o acúmulo de açúcares nas folhas e induz sintomas de senescência foliar (GUIBOILEAU et al., 2010).

Uma das alterações que ocorre durante a senescência foliar é um rápido declínio na fotossíntese, fato que propicia a redução da atividade fotossintética e pode atuar como um sinal de indução da senescência, embora essa teoria ainda não tenha sido comprovada. Devido aos açúcares serem produtos primários da fotossíntese, as concentrações de açúcares podem ser parte do sistema de sinalização, pois níveis elevados de açúcares reprimem a expressão de genes associados à fotossíntese, através de um sistema *feedback* negativo do produto final (QUIRINO et al., 2000).

3.7. Trocas gasosas

A fotossíntese é um processo fisiológico essencial à sobrevivência das plantas, e aumentar a eficiência fotossintética tem sido um recurso muito utilizado para melhorar a produção de plantas cultivadas, pois, do ponto de vista fisiológico, a prática agrícola objetiva maximizar a eficiência fotossintética das culturas e canalizar seus produtos em produtividade e qualidade (LAWSON; KRAMER; RAINES, 2012; ZHU; SONG; ORT, 2012). A produtividade é influenciada por características morfológicas e fisiológicas dos órgãos fotossintetizantes, conhecidos como fonte, e dos órgãos consumidores dos produtos fotossintetizados, conhecidos como dreno. Toda a produção da biomassa depende da atividade fotossintética da fonte, mas a assimilação de CO₂ é apenas um dos fatores que influenciam no desenvolvimento vegetal (FOYER; GALTIER, 1996).

Durante o processo fotossintético, o CO₂ é convertido em ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA) e gliceraldeído-3-fosfato (3-PGALD), levando à produção de terpenos, ácidos graxos e, principalmente, à biossíntese de açúcares, que representa mais de 80% dos fotoassimilados (MELIS, 2013). Os fotoassimilados constituem mais de 90% da massa seca da planta, sendo que parte desses assimilados é utilizada durante o crescimento, convertendo-se em biomassa, e a outra é oxidada na respiração, servindo como fonte de energia para o crescimento e funcionamento dos processos biológicos (LALONDE et al., 2003; POPOV et al., 2003).

A capacidade de difusão do CO₂ através do mesófilo (g_m), juntamente com a condutância estomática (g_s) e a capacidade bioquímica (propriedades cinéticas e regulação das enzimas), são os fatores que mais limitam a fotossíntese (FLEXAS et al., 2012).

Para alta produtividade, é necessária alta condutância estomática, para permitir elevada fixação de CO_2 por unidade de área produzida (Blum, 2009). Para maximizar o ganho de carbono, os estômatos respondem aos fatores ambientais, com o objetivo de atender às demandas da fotossíntese pelo CO_2 . Entretanto, essas repostas são mais lentas que a fotossíntese, o que pode causar um desbalanço entre a condutância estomática e a assimilação de carbono. Assim, a taxa de assimilação fotossintética pode ser limitada pela baixa condutância estomática, restringindo a assimilação de CO_2 , podendo essa limitação estomática representar até 20% em plantas C3 (LAWSON; KRAMER; RAINES, 2012).

Os poros estomáticos também permitem a perda de vapor de água para a atmosfera pela transpiração, enquanto ocorre a entrada de CO_2 . Assim, um rígido controle sobre a abertura estomática é essencial, para que não ocorra perda excessiva de água pela planta, ou que ela fique privada de CO_2 , pois a eficiência do uso da água é um dos fatores determinantes na produção das plantas. Esse fino controle é atingido através de uma refinada sensibilidade das células-guarda para os sinais ambientais e endógenos, incluindo luz, temperatura, umidade, CO_2 , concentração interna de CO_2 na câmara subestomática, solutos celulares, íons específicos, pH e ABA, além da quantidade de água na planta. Assim, a melhor captação de água do solo e não somente a redução da perda de água por transpiração também é um fator importante (BLUM, 2009).

A permeabilidade da planta também é fundamental, pois ela pode perder água pela cutícula, sem poder controlar esse processo, ou seja, ela perderá água sem o benefício de absorver CO_2 . Entretanto, as plantas diminuem esse problema pela deposição de cera nas folhas (BLUM, 2009).

A fotossíntese é limitada pela velocidade de difusão de CO_2 através dos estômatos e pela capacidade de converter energia luminosa em química e transformar o CO_2 em açúcares. A capacidade de difusão do CO_2 através do mesófilo (g_m) possui várias barreiras físicas como paredes celulares, membranas lipídicas, citoplasma, estroma e o ar, sendo que essas barreiras variam em cada folha em natureza e tamanho (FLEXAS et al., 2012).

Além disso, as plantas possuem a habilidade de modificar seu hábito de crescimento em resposta às variações das condições ambientais, principalmente a luz; isso fica claro quando comparada a anatomia e morfologia das folhas de plantas de sol e de sombra. Mas essa aclimatação pode demorar dias a semanas e tem como objetivo

maximizar a capacidade fotossintética, por isso deve ser realizada no menor tempo possível. Também podem ocorrer modificações na regulação do transporte de elétrons, na ativação das enzimas do ciclo de Calvin (LAWSON; KRAMER; RAINES, 2012).

Para maximizar o aproveitamento da luz, as plantas podem movimentar seus cloroplastos para locais onde a intensidade de luz é apropriada, permitindo maior eficiência da fotossíntese, eles também podem afastar-se de locais onde a incidência de luz é muito forte, evitando, assim, danos por radiação em excesso (WADA, 2013). O potencial de produção pode ser influenciado pela radiação solar total incidente, eficiência da planta em interceptar a radiação fotossinteticamente ativa (PAR), eficiência em converter essa radiação em matéria seca e translocar esses fotoassimilados (COVSHOFF; HIBBERD, 2012).

A distribuição dos fotoassimilados na planta também é um fator muito importante, pois os carboidratos são utilizados durante o metabolismo para o crescimento, diferenciação de órgãos, produção e amadurecimento de frutos, dentre outros processos metabólicos. Assim, para a produção de frutos de qualidade com níveis adequados de açúcar, é necessário um balanço entre o que é produzido fotossinteticamente pelas folhas (fonte) e o que é consumido ou armazenado (drenos) (HOWELL, 2001).

3.8. Carboidratos e relações fonte-dreno

O particionamento de carboidratos na planta implica a fixação inicial, conversão metabólica e transporte a longa distância dos compostos de carbono através da planta. Um componente importante na partição de carboidratos é a translocação de açúcares ou açúcares-álcoois a partir das folhas fotossinteticamente ativas (fontes) para os tecidos não fotossintéticos (drenos). Nas fontes, tende a ocorrer o acúmulo de açúcares e açúcares-álcoois, os quais são osmoticamente ativos e difundem-se em direção ao sistema vascular para serem transportados para o floema, tanto por mecanismos ativos, quanto passivos. O mecanismo de carregamento utilizado pelo floema pode aumentar ou restringir a fixação e o fluxo de carbono, em resposta às condições ambientais, podendo limitar a força dos drenos e a produção de carboidratos nas fontes (SLEWINSKI; BRAUN, 2010).

Os carboidratos translocados a longas distâncias no floema são os açúcares não redutores, pois são menos reativos do que seus equivalentes redutores. Nos açúcares não redutores, o grupo cetona ou aldeído é reduzido a um álcool ou combinado

com um grupo semelhante em outro açúcar (VAN BEL; HESS, 2008; DINANT; LEMOINE, 2010). A sacarose é o açúcar predominantemente translocado através do floema, entretanto, também são transportados carboidratos móveis que contêm a sacarose ligada a um número variável de moléculas de galactose, como a rafinose, estaquiase e verbascose, além dos açúcares-álcoois, como o sorbitol e o manitol (LALONDE et al., 2003; VAN BEL; HESS, 2008).

Algumas vezes, são encontradas no floema algumas hexoses, porém, até então, isso era considerado um erro experimental pela contaminação da seiva no momento do corte do floema ou da hidrólise da sacarose. Entretanto, essa teoria foi contestada, pois, atualmente, sabe-se que algumas famílias (Ranunculaceae e Papaveraceae) translocam quase que exclusivamente hexoses; os autores sugerem que esse fato também possa ocorrer com outras espécies (VAN BEL; HESS, 2008).

O carregamento e transporte do floema ocorrem nas células companheiras e elementos crivados, e, uma vez que os carboidratos entram no floema, o movimento em direção aos tecidos drenos é estabelecido por um gradiente de concentração e pressão hidrostática, denominado fluxo de massa. O acúmulo de carboidratos no floema dos tecidos fonte provoca redução no potencial osmótico. Portanto, a água irá transportar esses açúcares pelo floema, aumentando a pressão de turgescência interna na fonte (DINANT; LEMOINE, 2010; SLEWINSKI; BRAUN, 2010).

O consumo de carboidratos nos tecidos dreno, para atender à demanda metabólica e ao armazenamento, resulta na redução de carboidratos no floema e, assim, a liberação deste na região na qual esses carboidratos são utilizados. A utilização dos açúcares nos tecidos drenos aumenta o potencial osmótico do floema, resultando no fluxo de saída de água e redução da pressão de turgescência interna. Essa diferença de pressão fornece a força motriz para o carregamento de açúcares e movimento nos elementos crivados (SLEWINSKI; BRAUN, 2010).

O amido é a principal forma de armazenamento de carboidratos nas plantas vasculares. Trata-se de um poliglucano insolúvel produzido pela amido sintase, utilizando ADP-glicose e açúcar, sendo sintetizado das células, fotossintéticas ou não. Os cloroplastos maduros das células fotossinteticamente ativas produzem amido durante o período luminoso, utilizando os carbonos fixados e energia (ATP), pois parte do carbono fixado durante a fotossíntese é retido na forma de amido durante o dia, que depois é remobilizado durante a noite (período escuro) para atender à demanda metabólica,

exportando carboidratos para o resto da planta. Porém, o armazenamento a longos prazos ocorre nos amiloplastos dos órgãos de reserva, como raízes, tubérculos, sementes, etc. e depende da entrada dos precursores de carbono e energia provenientes do citosol (BAHAJI et al., 2013).

As células são reguladas pela partição de fotoassimilados, os quais são direcionados para o aumento de biomassa, propagação de células e sua sobrevivência (MELIS, 2013). As alterações nas relações entre fonte e dreno podem afetar a produtividade das plantas, pois pode ocorrer a redução do número e tamanho de órgãos dreno, devido à redução da produção de fotoassimilados nos órgãos fonte e, conseqüentemente, diminuir sua translocação (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

O balanço hormonal pode influenciar na regulação das relações fonte-dreno e no metabolismo. O etileno, na maioria das vezes, é um inibidor de crescimento, e, por isso, diminui a força dos drenos, diminuindo a atividade das invertases. Já as auxinas influenciam na partição de carboidratos, pois estimulam a mobilização dos carboidratos das folhas e ápice caulinar, além de estimular a translocação de assimilados para os órgãos dreno (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013). Como foi dito anteriormente (no item 3.4 Reguladores vegetais), as auxinas participam, também, do desenvolvimento vascular, pois induz a diferenciação dos elementos traqueais do xilema, juntamente com as citocininas, podendo substituir primórdios foliares, induzir ligações vasculares em caules, além de induzir a formação de novos componentes vasculares a partir de células parenquimáticas, influenciando, assim, na translocação de fotoassimilados (BERLETH; MATTSSON; HARDTKE, 2000; WERNER; SCHMÜLLING, 2009). As auxinas também regulam a atividade das invertases, assim como as giberelinas (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

A aplicação exógena de giberelina tem efeitos positivos no crescimento e produção das plantas, induzindo a atividade das fontes e drenos, pois aumenta a força da fonte, aumentando a eficiência fotossintética, devido à sua influência sobre a área foliar, carregamento do floema e algumas enzimas como, por exemplo, a Rubisco, frutose-1,6-bifosfatase e sacarose fosfato sintase. Além disso, aumenta a força dos drenos, pois promove a divisão celular, crescimento e importação de carboidratos, pois aumenta a atividade das invertases que atuam no descarregamento do floema. Assim, a

giberelina está envolvida na sinalização do ajuste metabólico e na manutenção das relações fonte-dreno (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

A citocinina também possui efeitos nas relações fonte-dreno, pois aumenta a força dos drenos, devido ao fato de estimular o crescimento e aumentar a capacidade de utilização da sacarose, regulando as enzimas sucrolíticas, além de aumentar a atividade fotossintética da fonte, pois atrasa a senescência das folhas e aumenta a área foliar (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

3.9. Pigmentos fotossintéticos

A diversidade das plantas manifesta-se, pelo menos em parte, pelas variadas composições de pigmentos que ocorrem entre as espécies e entre os diferentes estádios do ciclo de vida. A composição dos pigmentos é regulada por estímulos genéticos e ambientais e resulta do equilíbrio entre a síntese e a degradação desses. Os pigmentos podem variar de acordo com os processos fisiológicos, como, por exemplo, aquisição de energia, fotoproteção, reciclagem de nutrientes, desenvolvimento floral e amadurecimento de frutos, mas todos os relacionados com a fotossíntese se localizam nos cloroplastos (BARRY, 2009).

A clorofila é uma das moléculas mais abundantes na Terra; trata-se de um tetrapirrol, que contém magnésio (Mg), uma cadeia fitol e um quinto anel. É um componente essencial para a fotossíntese, pois absorve a energia da luz e a direciona para os fotossistemas; absorve luz principalmente nas regiões do vermelho e azul do espectro luminoso (HÖRTENSTEINER; KRÄUTLER, 2011).

A biossíntese de clorofilas, nas plantas, ocorre nos cloroplastos e possui 17 etapas. O processo pode ser dividido em fases, as quais são altamente reguladas, pois muitos dos intermediários da síntese de clorofila são maléficos para os componentes celulares. As seis primeiras etapas formam, a partir do precursor glutamato, o ácido δ -aminolevulínico (ALA) e, em seguida, o primeiro tetrapirrol cíclico (uroporfirinogênio III); depois, as etapas 7 a 9 transformam o uroporfirinogênio III em protoporfirina IX e, na etapa 10, ocorre a inserção do Mg^{2+} . Durante as etapas 11 a 14, ocorre a formação do quinto anel isocíclico, presente em todas as clorofilas e, em seguida, irá ocorrer a redução do grupo periférico vinil em etil (etapa 15) e a redução do anel macrocíclico, formando uma clorina, definindo o estado oxidativo das clorofilas (etapa 16). Por último, a adição de

um álcool poli-isopreno (fítol) ao anel tetrapirrólico, completando a estrutura da clorofila *a* (etapa 17) (BEALE, 1999; TANAKA; TANAKA, 2007).

As enzimas de cada etapa são controladas individualmente; a maioria dos genes necessários durante a biossíntese de clorofila são induzidos pela luz e possuem controle circadiano diurno, o que resulta em variação da atividade enzimática (ECKHARDT; GRIMM; HÖRTENSTEINER, 2004).

Outras clorofilas são derivadas da clorofila *a* ou de seus precursores, como, por exemplo, as clorofilas *c* e *d*, as quais são utilizadas como pigmentos acessórios na captação de luz, em algas e cianobactérias. Nas plantas superiores, 15 a 25% da clorofila total é composta pela clorofila *b*. Apesar de esta não ser essencial para a fotossíntese, contribui para o processo, absorvendo luz de comprimento de onda entre 425-475nm e transferindo sua energia para a clorofila *a*, a qual absorve pouco nesses comprimentos. A clorofila *b* possui como precursor direto a clorofila *a*, pela introdução de um átomo de oxigênio no grupo 3-metil, ligado ao carbono 3 do anel, através da ação da mono-oxigenase e da oxidação do grupo hidroximetil. Entretanto, a clorofila *b* também pode ser transformada em clorofila *a*; isso pode ocorrer durante a adaptação das plantas às condições luminosas do ambiente ou durante a degradação da clorofila, pois as enzimas de degradação são específicas para a clorofila *a* nas plantas superiores (BEALE, 1999; TANAKA; TANAKA, 2007).

A degradação da clorofila ocorre, principalmente, durante a senescência foliar, amadurecimento de frutos ou em resposta a estresses bióticos e abióticos. Durante a via de degradação das clorofilas, ocorre a remoção da cauda fitol, pela atividade da clorofilase, seguida pela remoção do magnésio, pela enzima magnésio dequelatase e, depois, a oxigenase irá abrir a estrutura da porfirina, formando um tetrapirrol de cadeia aberta, o qual irá ser transformado em produtos hidrossolúveis e incolores, os quais serão transportados para o vacúolo; as proteínas restantes serão recicladas e transformadas em novas proteínas (TAKAMIYA; TSUCHIYA; OHTA, 2000; ECKHARDT; GRIMM; HÖRTENSTEINER, 2004).

No entanto, por causa das suas propriedades de absorção de luz, quando o aparato fotossintético é super excitado como, por exemplo, em situações com elevadas condições de luz, a energia absorvida pode ser transferida para o oxigênio e formar as espécies reativas de oxigênio (EROs). Da mesma maneira, a inibição da biossíntese ou degradação da clorofila podem levar à produção de EROs. Devido a esse

fato, o metabolismo da clorofila é altamente regulado durante o desenvolvimento da planta (HÖRTENSTEINER; KRÄUTLER, 2011).

Assim, as clorofilas não ocorrem como moléculas livres, mas sim unidas aos carotenoides, nos fotossistemas (PSI e PSII), dispostos nas bicamadas lipídicas das membranas dos tilacoides, diminuindo sua interação com o oxigênio, pois os carotenoides possuem função antioxidante e, assim, previnem os danos fotooxidativos (HAVAUX, 1998; REINBOTHE et al., 2010).

Os carotenoides são um grupo de pigmentos amarelos, laranja ou vermelhos, os quais podem ser encontrados em plantas, algas, fungos e bactérias. Pertencem à família dos terpenoides, unidades 2-metil-1,3-butadieno, também conhecidos como isopreno. Eles podem ser divididos em hidrocarbonetos, os carotenos e seus derivados oxigenados, as xantofilas (DOMONKOS et al., 2013).

Além da função antioxidativa de proteção dos fotossistemas e captação de luz, carotenoides são precursores do ácido abscísico (ABA) e estrigolactonas; contribuem para a coloração de flores e frutos que atraem os animais para a polinização e dispersão de sementes (CAZZONELLI; POGSON, 2010). Os carotenoides também estão envolvidos no sistema de defesa das plantas, pois, além da sua função antioxidante, seus produtos como, por exemplo, a β -ionona, estão envolvidos na interação inseto-planta (HANNOUFA; HOSSAIN, 2012).

A biossíntese dos carotenoides é regulada de acordo com o desenvolvimento da planta, de acordo com o necessário, durante a germinação, fotomorfogênese, fotossíntese, desenvolvimento de frutos e flores, assim como estímulos ambientais. O estresse biótico ou abiótico pode alterar a disponibilidade dos precursores de carotenoides, assim como a luz e o ritmo circadiano podem alterar a expressão de genes envolvidos na sua biossíntese (CAZZONELLI; POGSON, 2010).

Os carotenoides são derivados da rota do metileritritol fosfato (2-C-metil-D-eritritol 4-fosfato - MEP) nos plastídeos, principalmente nos cloroplastos, tendo como substratos iniciais o gliceraldeído-3-fosfato e o piruvato, originando o 1-deoxi-D-xilulose-5-fostafato (DXP), através da enzima 1-deoxi-D-xilulose-5-fostafato sintase (DXS). Depois, através da enzima 1-deoxi-D-xilulose 5-fosfato redutoisomerase (DXR) e uma série de reações que resultam na formação de isopentenil difosfato (IPP) e dimetilalil difosfato (DMAPP), os precursores de muitos isoprenoides, incluindo o primeiro composto carotenoide, o geranylgeranyl difosfato (GGPP). A condensação de dois GGPP, através da

enzima fitoeno sintase (PSY), forma o fitoeno, o primeiro carotenoide (CAZZONELLI; POGSON, 2010; HANNOUFA; HOSSAIN, 2012).

A razão entre a quantidade de clorofilas e carotenoides é um importante fator para manter a integridade dos fotossistemas. Assim, existe um equilíbrio entre a biossíntese e a degradação de carotenoides, para mantê-los em níveis fisiológicos adequados nos tecidos fotossintéticos. Para tanto, existem as famílias de enzimas para quebra (clivagem) dos carotenoides, as dioxigenase de clivagem (CCD) e as 9-cis-epoxycarotenoide dioxigenases (NCED) (HANNOUFA; HOSSAIN, 2012).

3.10. Enzimas antioxidantes

Durante o estado normal dos organismos, o oxigênio molecular é relativamente não reativo, no entanto, durante a atividade metabólica normal, como, por exemplo, no transporte de elétrons nos cloroplastos, nas mitocôndrias e na membrana plasmática e/ou como consequência da perturbação do ambiente (temperaturas extremas, seca, salinidade, radiação ultravioleta, ozônio, doenças, herbicidas, poluentes, etc.) podem ser formadas as espécies reativas do oxigênio (EROs), também conhecidas como “*reactive oxygen species*” (ROS). As EROs são formadas pelos radicais livres, como os radicais superóxido ($\overset{\circ}{\text{O}}_2^-$) e os radicais hidroxila (OH^\cdot), e por outros, que, embora não possuam elétrons desemparelhados, são muito reativos devido à sua instabilidade como o oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Quando essas EROs são produzidas em excesso, superando a ação do sistema antioxidativo, ocorre o estresse oxidativo (SCANDALIOS, 2005; GILL; TUTEJA, 2010; WRZACZEK; BROSCHE; KANGASJÄRVI, 2013).

Todos os componentes celulares são suscetíveis à ação das EROs, porém, a membrana é um dos locais mais atingidos em decorrência da peroxidação lipídica. A peroxidação lipídica é o processo pelo qual as EROs, produzidas em excesso, atacam os ácidos graxos poli-insaturados dos fosfolípidos das membranas celulares, desintegrando-as e permitindo a entrada dessas espécies nas estruturas intracelulares, além de alterarem a funcionalidade das membranas. Isso tudo leva à perda da seletividade na troca iônica e extravasamento iônico, além da liberação do conteúdo de organelas, como as enzimas hidrolíticas dos lisossomos e formação de produtos citotóxicos, culminando com a morte celular (BLOKHINA; VIROLAINEN; FAGERSTEDT, 2003).

No entanto, as EROs também possuem função sinalizadora nas células para os genes de proteção celular e participam do sistema de defesa contra infecções através de efeito tóxico direto ao patógeno, formação de precursores de polímeros de lignina e da resistência sistêmica adquirida (SAR) (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003; WRZACZEK; BROSCHE; KANGASJÄRVI, 2013).

Para minimizar os efeitos deletérios das EROs e modular sua quantidade, os organismos aeróbicos desenvolveram um sistema defensivo antioxidante, também conhecido como “*scavengers*”, enzimático e um não enzimático. As defesas não enzimáticas incluem as vitaminas C e E, glutathiona (GSH), β -caroteno, compostos fenólicos, tocoferóis e poliaminas. Já o sistema defensivo enzimático, envolve as superóxidos dismutases (SOD), catalases (CAT), peroxidases (POD), glutathiona peroxidase (GPX), ascorbato peroxidase (APX), glutathiona redutase (GR) e glutathiona S-transferase (GSTs) (BLOKHINA; VIROLAINEN; FAGERSTEDT, 2003; SCANDALIOS, 2005). Ao lado de outros mecanismos fisiológicos, a eficiência do sistema antioxidante aumenta a capacidade de tolerância da planta, devido à redução dos efeitos causados pelas EROs.

A enzima superóxido dismutase (SOD) atua na primeira linha de defesa contra as EROs, dismutando o superóxido (O_2^\bullet) a peróxido de hidrogênio (H_2O_2). A SOD pode ser encontrada em três classes diferenciadas, de acordo com o metal presente em seu sítio ativo: associada ao Cu (II) e Zn (II), as Cu/ZnSOD, localizadas no citosol e cloroplastos, associada ao Fe (III), as FeSOD, localizadas nos cloroplastos e associada ao Mn (III) as MnSOD, localizadas na matriz (SCANDALIOS, 2005; GILL; TUTEJA, 2010).

Os níveis intracelulares de H_2O_2 são regulados por uma grande variedade de enzimas, mas as mais importantes são as peroxidases e as catalases, as quais estão localizadas em quase todas as partes das plantas (BLOKHINA; VIROLAINEN; FAGERSTEDT, 2003).

A catalase é comumente encontrada nos peroxissomos e glioxissomas. Ela possui a capacidade de degradar rapidamente o peróxido de hidrogênio em H_2O e O_2 e, por isso, é muito importante no sistema antioxidativo. Elas são separadas em três classes: as catalases da classe I, as quais são responsáveis por remover o H_2O_2 produzido durante a fotorrespiração; as catalases da classe II, as quais participam do processo de lignificação e estão localizadas nos tecidos vasculares e as catalases da classe III as quais estão presentes nas sementes e plantas jovens e também participam da

degradação do H_2O_2 , mas aquele produzido durante a degradação de ácidos no glioxissoma (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003).

As peroxidases desempenham importante papel na biossíntese da parede celular, podendo ajudar na defesa ao ataque de patógenos, aumentando as barreiras mecânicas, tornando a penetração do patógeno mais lenta, mas também estão envolvidas nas respostas ao estresse. São encontradas em diversas isoformas, que usam diferentes redutores e estão localizadas em diversos compartimentos celulares (CAMPA, 1991).

As peroxidases, além da sua função principal na eliminação do H_2O_2 , também podem catalisar a formação de $O_2^{\circ-}$ e H_2O_2 através da complexa reação na qual o NADH é oxidado, usando traços de H_2O_2 , produzido primeiramente pela partição não enzimática da NADH. Em seguida, o radical NAD formado reduz O_2 a $O_2^{\circ-}$, alguns dos quais catalisam em H_2O_2 e O_2 (BLOKHINA; VIROLAINEN; FAGERSTEDT, 2003).

4. Material e Métodos

O presente estudo foi dividido em dois experimentos. O primeiro avaliou a influência dos tratamentos na duração da atividade fotossintética das folhas e o segundo, os efeitos desses tratamentos no metabolismo e desenvolvimento das plantas. Para a melhor compreensão dos estádios fenológicos, aplicação dos tratamentos e avaliações, desses experimentos, foi confeccionado um organograma (Figura 1).

Os experimentos foram conduzidos em um parreiral comercial na fazenda Brasil Uvas, localizada a 09°19'697"S e 40°11'416"W, no município de Juazeiro – BA. Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é classificado como BswH, que corresponde a uma região semiárida muito quente, a qual, em 2012, apresentou índice pluviométrico anual de 243,3mm, 72% de umidade relativa, temperatura média de 25,6°C, com média das mínimas de 18,7°C e média das máximas de 33,6°C.

Foi utilizada a cultivar de uva (*Vitis vinifera* L.) sem sementes Crimson Seedless enxertada sobre o portaenxerto 'IAC 313', plantadas em 2008. As plantas estavam espaçadas em 3,0m entre plantas e 3,5m entre linhas, sustentadas pelo sistema de condução tipo Y. A poda foi realizada no dia 27/06/2012.

Os experimentos foram instalados em delineamento experimental de blocos ao acaso com quatro tratamentos, seis blocos com quatro plantas, sendo duas plantas úteis. A aplicação dos tratamentos foi direcionada aos cachos com auxílio de pulverizador costal, utilizando a mistura de reguladores vegetais (citocinina (CK) + auxina (Ax) + giberelina (GA)), isolada ou combinada com a mistura de nutrientes (cobalto (Co) + molibdênio (Mo)). Os tratamentos estudados foram: T1- Testemunha; T2- CK+Ax+GA

(1,8L ha⁻¹); T3- CK+Ax+GA (1,8L ha⁻¹) + Co+Mo (1,0L ha⁻¹); T4- CK+Ax+GA (1,8L ha⁻¹) + Co+Mo (1,5L ha⁻¹).

Para a mistura de reguladores vegetais, foi utilizado o produto comercial Stimulate[®], fabricado pela Stoller do Brasil, composto pela mistura de 0,009% de citocinina (N6-furfuriladenina, cinetina (Kt)), 0,005% de auxina (ácido 4-indol-3-ilbutírico (IBA)) e 0,005% de giberelina (ácido giberélico (GA₃)). A mistura de nutrientes (cobalto e molibdênio) utilizada foi o produto comercial Hold[®], fabricado pela Stoller do Brasil, composto por 2% de cobalto (Co) e 3% de molibdênio (Mo).

As aplicações dos tratamentos foram realizadas em três fases, sendo a primeira no dia 16/07/2012, quando a planta estava na fase de primórdio de inflorescência (19 dias após a poda); a segunda no dia 15/08/2012, na fase de chumbinho (bagas com 6 a 8mm de diâmetro, 49 dias após a poda); e a terceira em 22/08/2012, 7 dias após a 2ª aplicação (56 dias após a poda). Vale ressaltar que o pH da calda foi acidificado para 4,5, com auxílio de ácido fosfórico, para o qual foi utilizado o produto comercial P-51[®], produzido pela Stoller do Brasil, composto por 1% de nitrogênio e 51% de fósforo (P₂O₅). Como espalhante adesivo, foi utilizado o produto Natur'l Óleo[®] a 0,25%, também fabricado pela Stoller do Brasil, composto por 93% de óleo vegetal.

4.1. Experimento 1: Duração da atividade fotossintética das folhas

Para avaliar a duração da atividade fotossintética das folhas, foram realizadas avaliações de trocas gasosas em folhas que foram marcadas logo após a brotação (12/07/2012), sendo a primeira avaliação realizada aos 7 dias após a brotação, quando foi possível colocá-la dentro da câmara do equipamento de medida da fotossíntese. As avaliações foram realizadas a cada 7 dias, sempre que o dia estava ensolarado e nas mesmas folhas marcadas, com o intuito de acompanhar a evolução das trocas gasosas e a duração da capacidade fotossintética da folha, até aos 133 DAB (dias após a brotação).

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas utilizando-se equipamento de sistema aberto de fotossíntese com analisador de CO₂ e vapor d'água por radiação infravermelha (*Infra Red Gas Analyser* – IRGA, modelo LI-6400, da Li-Cor).

A diferença entre os valores da concentração de CO₂ e vapor d'água (presente na câmara sem a amostra) e os da amostra possibilita o cálculo dessas

medidas, obtendo-se, assim, a concentração de CO₂ e vapor d'água liberados (transpiração) e assimilados (assimilação de CO₂) pelos estômatos das folhas.

As avaliações de trocas gasosas realizadas foram: taxa de assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol vapor d'água m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e concentração interna de CO₂ na folha (C_i , $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}\text{ar}$). Essas variáveis foram calculadas pelo programa de análise de dados do equipamento medidor de fotossíntese, que utiliza a equação geral de trocas gasosas de Von Caemmerer e Farquhar (1981).

A eficiência do uso da água (EUA , $\mu\text{mol CO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) foi determinada pela relação entre a taxa de assimilação de CO₂ e a taxa de transpiração (A/E); já a eficiência instantânea de carboxilação da enzima ribulose 1, 5-difosfato carboxilase (Rubisco) foi calculada pela relação da taxa de assimilação de CO₂ e concentração interna de CO₂ na folha (A/C_i), ambas conforme descrito por Zhang et al. (2001).

A concentração de CO₂ de referência utilizada durante as avaliações foi a presente no ambiente. Para homogeneizar as repetições, a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) foi gerada por um diodo emissor de luz acoplado à câmara de fotossíntese, padronizando a luminosidade em cada período de avaliação, para que todas as plantas estivessem sob as mesmas condições de luz; para tanto, foram utilizados $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

4.2. Experimento 2: Efeitos no metabolismo e desenvolvimento das plantas

Para avaliar os efeitos dos tratamentos no metabolismo e desenvolvimento das plantas, para cada aplicação, foram determinadas as medidas de trocas gasosas e coletadas folhas para a determinação do teor de carboidratos (açúcares totais e redutores), pigmentos (clorofilas *a*, *b* e carotenoides), peroxidação de lipídios e enzimas antioxidantes (superóxido dismutase, peroxidase e catalase).

As determinações de trocas gasosas e coletas das folhas para as análises bioquímicas foram realizadas aos 3, 5, 7, 14 e 21 dias após a 1ª aplicação; aos 1, 3 e 5 dias após a 2ª aplicação; e aos 1, 3, 5, 7, 14, 21 e 28 dias após a 3ª aplicação.

4.2.1. Trocas gasosas

Para as avaliações das trocas gasosas, foi utilizada a mesma metodologia descrita no experimento 1; entretanto, as avaliações foram realizadas no período das 9h às 11h em dia ensolarado, em folhas totalmente expandidas, imediatamente superiores ao cacho, sem sinais de senescência e sadias.

4.2.2. Análises bioquímicas

Para as análises bioquímicas, foram selecionadas as folhas mais expostas à luz solar, totalmente expandidas, opostas ao cacho, sem sinais de senescência e sadias, as quais foram coletadas das 9h às 10h e colocadas em sacos plásticos, embrulhadas em papel alumínio, para, em seguida, serem congeladas em nitrogênio líquido, para paralisar todas as reações metabólicas imediatamente. Essas amostras foram armazenadas em freezer a -20°C, para posterior análise.

4.2.2.1. Análise de carboidratos

A extração de açúcares solúveis foi realizada de acordo com metodologia adaptada de Garcia et al. (2006). Foram colocadas 100mg de folhas frescas congeladas em almofariz, no qual foram trituradas em nitrogênio líquido. O material vegetal foi colocado em microtubos com capacidade de 2mL, aos quais foram adicionados

1mL de etanol 80% e, em seguida, esses foram incubados em banho-maria a 80°C por 15 minutos. Posteriormente, as amostras foram centrifugadas a 12000 x g por 15 minutos em temperatura ambiente. Ao término da centrifugação, retirou-se o sobrenadante, reservando-o. Esse procedimento foi realizado três vezes para a retirada completa de todos os açúcares solúveis, unindo os sobrenadantes das três extrações ao final. Depois, o volume foi completado com água deionizada para 4mL. O extrato obtido foi armazenado, separado em microtubos e armazenado a -20°C até a determinação.

Para a quantificação dos açúcares solúveis totais, foram utilizadas as metodologias de Morris (1948) e Yemm e Willis (1954). Para tanto, foram adicionados 50µL do extrato alcoólico+ 950µL de água deionizada (volume final 1000µL) em tubos de ensaio, mantidos em banho de gelo, aos quais foram acrescentados 2000µL de solução de antrona gelada. Em seguida, esses tubos foram colocados em banho-maria a 100°C por 3 minutos. Após resfriamento, foi realizada a leitura de absorbância em espectrofotômetro a 620nm. Foi utilizada solução de glicose para a confecção da curva padrão. Os açúcares solúveis totais foram expressos em miligramas por grama de massa fresca.

A quantificação de açúcares redutores foi realizada, segundo a metodologia de Miller (1959). Foram adicionados 500µL do extrato alcoólico + 250µL de água deionizada (volume final 750µL) em tubos de ensaio, mantidos em banho de gelo, aos quais foram acrescentados 500µL de solução de ácido dinitrosalicílico (DNS) gelado. Em seguida, esses tubos foram colocados em banho-maria à 100°C por 5 minutos. Após resfriamento, foram acrescentados 5000µL de água deionizada e realizada a leitura de absorbância em espectrofotômetro a 540nm. Foi utilizada solução de glicose para a confecção da curva padrão. Os açúcares redutores foram expressos em miligramas por grama de massa fresca.

4.2.2.2. Análise de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides

A quantificação de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides foi determinada segundo metodologia descrita por Sims e Gamon (2002). Num almofariz, foi colocada 0,020 a 0,050 g de folhas frescas congeladas, as quais foram trituradas em nitrogênio líquido. Esse material foi homogeneizado em 3mL de solução de acetona/tampão Tris-HCl (80:20, v/v, pH 7,8, 0,2M). A suspensão resultante foi transferida para tubos falcon

(capacidade de 15mL) e mantida em freezer a -20°C por 1 hora. Em seguida, as amostras foram centrifugadas a $10000 \times g$ durante 5 minutos a 4°C .

Para as leituras de absorbância no espectrofotômetro, foram utilizados $1000\mu\text{L}$ do sobrenadante + $1000\mu\text{L}$ de solução de acetona/tampão Tris-HCl utilizando-se 663nm, 647nm, 537nm e 470nm. A concentração de clorofilas *a* e *b* e carotenoides foi calculada segundo as equações e expressos em μg de pigmento por g de matéria fresca:

- Clorofila *a* = $0,01373.(A_{663}) - 0,000897.(A_{537}) - 0,003046.(A_{647})$
- Clorofila *b* = $0,02405.(A_{647}) - 0,004305.(A_{537}) - 0,005507.(A_{663})$
- Antocianina = $0,08173.(A_{537}) - 0,00697.(A_{647}) - 0,002228.(A_{663})$
- Carotenoides = $(A_{470} - (17,7.(Cl_a - Cl_b) - 9,479 \times (\text{antocianina}))/119,26$

4.2.2.3. Atividade das enzimas antioxidantes

A extração enzimática foi realizada segundo metodologia proposta por Kar e Mishra (1976). Foram utilizadas 300mg de folhas frescas congeladas, as quais foram colocadas em almofariz e trituradas em nitrogênio líquido. Em seguida, homogeneizou-se o material vegetal em 4mL de tampão fosfato de potássio (0,1M, pH 6,8) gelado. A solução extraída foi centrifugada a $10000 \times g$ por 10 minutos a 4°C . O extrato obtido foi separado em microtubos e armazenado a -20°C para posterior determinação.

A atividade da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi determinada de acordo com metodologia proposta por Beauchamp e Fridovich (1971). O sistema de reação foi preparado ao abrigo da luz e foi composto por $50\mu\text{L}$ de extrato enzimático e $2950\mu\text{L}$ de solução tampão fosfato de potássio (50 mmol L^{-1} , pH 7,8) + metionina (13 mmol L^{-1}) + cloreto de azul de *p*-nitrotetrazólio (NBT, $75 \mu\text{mol L}^{-1}$) + riboflavina ($2 \mu\text{mol L}^{-1}$) + EDTA (100 nmol L^{-1}), totalizando um volume final de $3000\mu\text{L}$. A reação foi conduzida à temperatura ambiente sob iluminação por 5 minutos. A inibição na redução fotoquímica do NBT foi avaliada em espectrofotômetro a 560nm.

Na presença de luz, o NBT é convertido em formazan por ação dos radicais superóxido (O_2^*), que são o substrato da SOD. Desta forma, quanto maior a absorbância, maior a concentração de formazan, o que refere maior concentração de radicais O_2^* , indicando menor atividade da SOD em eliminá-los. Uma unidade de SOD (U) é definida

como a quantidade de enzima necessária para inibir, em 50%, a fotorredução do NBT e a atividade específica da enzima foi expressa em $U\ mg^{-1}$ de proteína.

A atividade da peroxidase (PODs, EC 1.11.1.7) foi determinada de acordo com metodologia proposta por Teisseire e Guy (2000). O sistema de reação foi composto por $30\mu L$ de extrato enzimático, $500\mu L$ de tampão fosfato de potássio ($50\ mmol\ L^{-1}$, pH 6,5), $250\mu L$ de pirogalol (1,2,3-benzenotriol $20\ mmol\ L^{-1}$) e $220\mu L$ de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) $5\ mmol\ L^{-1}$, totalizando um volume final de $1000\mu L$. A reação foi conduzida à temperatura ambiente por 5 minutos. A formação de purpurogalina foi medida em espectrofotômetro a 430nm. Para calcular a atividade específica da enzima, foi utilizado o seu coeficiente de extinção molar ($2,5\ mmol\ L^{-1}\ cm^{-1}$), e a atividade foi expressa em μmol de purpurogalina $min^{-1}\ mg^{-1}$ de proteína.

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6) foi determinada de acordo com metodologia proposta por Peixoto et al. (1999). O sistema de reação foi composto por $100\mu L$ de extrato enzimático e $1900\mu L$ de solução tampão fosfato de potássio ($50\ mmol\ L^{-1}$, pH 7,0) suplementado com peróxido de hidrogênio (H_2O_2 , $12,5\ mmol\ L^{-1}$), totalizando um volume final de $2000\mu L$. A reação foi conduzida à temperatura ambiente por 80 segundos. As leituras de absorvância foram realizadas em espectrofotômetro a 240nm aos 0 e 80 segundos, a fim de verificar quanto ocorreu decréscimo na absorvância. Para calcular a atividade específica da enzima, foi utilizado o coeficiente de extinção molar do H_2O_2 ($39,4\ mmol\ L^{-1}\ cm^{-1}$), e a atividade foi expressa em $nmol$ de H_2O_2 consumido $min^{-1}\ mg^{-1}$ proteína.

A quantificação das proteínas totais no extrato foi determinada de acordo com metodologia proposta por Bradford (1976). O sistema de reação foi composto por $100\mu L$ de extrato enzimático e $5000\mu L$ reativo de Bradford. A reação foi conduzida à temperatura ambiente por 15 minutos, e a leitura de absorvância foi realizada em espectrofotômetro a 595nm. Foi utilizada solução de caseína para confecção da curva padrão.

A peroxidação de lipídios (TBAR) foi determinada de acordo com técnica descrita por Heath e Packer (1968) apud Rama Devi e Prasad (1998). Foram utilizadas 200 a 400mg de folhas frescas congeladas, as quais foram colocadas em almofariz e trituradas em nitrogênio líquido. Em seguida, homogeneizou-se o material vegetal em 5 mL de solução contendo ácido tiobarbitúrico (TBA) 0,25% e ácido tricloroacético (TCA) 10%. A solução extraída foi incubada em banho-maria a $90^\circ C$ por 60

minutos. Após o resfriamento, a solução foi centrifugada a 10000 x g por 15 minutos, à temperatura ambiente (25°C). Em seguida, o sobrenadante coletado de cada amostra foi submetido a leituras de absorvância em espectrofotômetro a 560 e 600nm. Para os cálculos, utilizou-se o coeficiente de extinção molar do malondialdeído (155 mmol L⁻¹ cm¹).

4.2.3. Produção de frutos

A colheita dos frutos foi parcelada em 4 vezes, de acordo com a coloração das bagas, sendo a primeira realizada aos 110 dias após a poda, e a última, realizada aos 131 dias após a poda. Todos os frutos foram pesados em balança analítica. O critério adotado para a colheita dos cachos das parcelas foi a partir da constatação de que o teor de sólidos solúveis atingiu, no mínimo, 16° Brix e acidez titulável de 0,6.

Para as análises biométricas e bioquímicas, foram coletados 2 cachos de comprimentos semelhantes e representativos da parcela útil por repetição em cada tratamento, dos quais foram retiradas todas as bagas, coletando-se, em seguida, uma amostra aleatória de 100 bagas.

Foram avaliadas a massa total de cacho/planta, massa média do cacho (g), massa fresca e seca do engaço (g) em balança de analítica. Para determinação da massa seca, os engaços foram levados à estufa de circulação forçada de ar a 65°C, até atingirem massa constante.

O comprimento médio e largura de cacho (cm) foram determinados com auxílio de régua graduada; já o diâmetro do ápice, intermediário e basal do engaço foram medidos com auxílio de paquímetro digital, logo abaixo da primeira ramificação secundária, no meio e na base do engaço. Para a avaliação da cor dos cachos, empregaram-se notas de 1 – 4, em que a nota maior corresponde à maior coloração obtida.

Foram determinadas, também, em 100 bagas, a massa da matéria fresca de baga (gramas), diâmetro e comprimento (em milímetros) e volume médio de bagas (aferido em proveta, através mensuração do volume de água deslocado após a introdução das bagas).

Para determinar os teores de sólidos solúveis (SS, em °Brix), foi utilizado refratômetro manual, e a determinação da acidez titulável (AT, em g ácido

tartárico/100g de polpa) foi através de método titulométrico, com solução de NaOH a 0,1 N, de acordo com metodologia descrita por Carvalho et al. (1990).

4.2.4. Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância (teste F), sendo que as médias foram comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade e análise de regressão. Para a verificação da homogeneidade das variâncias dos tratamentos, foi utilizado o teste de Levene, com ajuda do programa estatístico SAS 9.2.

5. Resultados e Discussão

5.1. Experimento 1: Duração da atividade fotossintética das folhas

As Tabelas 1 e 2 apresentam as variações da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura e umidade relativa do ar registradas durante as avaliações de trocas gasosas dos 7 aos 133 dias após a brotação das folhas (DAB). Assim, observou-se que a DFFFA variou de 1417 a 1937 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mostrando que os dias estavam ensolarados em todas as avaliações realizadas. Já a temperatura do ar variou entre 28,99 a 33,72 °C, e a umidade relativa de 26,04% a 44,73%, evidenciando que as temperaturas se encontravam elevadas, e a umidade relativa, baixa durante todas as avaliações, o que é característico dessa região.

O desenvolvimento foliar em plantas lenhosas perenes, como a videira, segue uma sequência bem definida de emergência, desdobramento, expansão da lâmina foliar e, posteriormente, senescência e abscisão (KRIEDEMANN; KLIEWER; HARRIS, 1970). Entretanto, nas condições do submédio do Vale do São Francisco, as videiras caracterizam-se por apresentar folhas sempre verdes, mantendo sua capacidade fotossintética durante todo o ciclo, o que fica demonstrado neste experimento, uma vez que as plantas continuaram a apresentar assimilação de CO₂ (Figura 2), mesmo que em menores proporções, até o final das avaliações aos 133 DAB. As avaliações de trocas gasosas foram encerradas, devido ao fato do manejo da fazenda, no qual as videiras seriam preparadas para o próximo ciclo, aplicando-se ethephon para a promoção da abscisão das folhas e a indução do período de dormência.

Tabela 1: Temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, dos 7 aos 63 dias após a brotação das folhas (DAB). Juazeiro-BA, 2012.

| | Dias após a brotação das folhas (DAB) | | | | | | | | | |
|--|---------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--|
| | 7 | 14 | 21 | 28 | 35 | 42 | 49 | 56 | 63 | |
| Temperatura do ar (°C) | 33,35 | 28,99 | 29,30 | 31,67 | 27,19 | 29,03 | 31,85 | 30,27 | 32,26 | |
| U midade relativa do ar (%) | 36,09 | 43,33 | 40,37 | 42,26 | 44,73 | 40,32 | 31,70 | 33,34 | 26,04 | |
| DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | 1747 | 1539 | 1610 | 1909 | 1560 | 1839 | 1648 | 1702 | 1479 | |

Tabela 2: Temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, dos 70 aos 133 dias após a brotação das folhas (DAB). Juazeiro-BA, 2012.

| | Dias após a brotação das folhas (DAB) | | | | | | | | | | |
|--|---------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--|
| | 70 | 77 | 84 | 91 | 98 | 105 | 112 | 119 | 126 | 133 | |
| Temperatura do ar (°C) | 30,65 | 31,91 | 33,00 | 33,64 | 30,95 | 33,72 | 33,55 | 31,48 | 33,33 | 31,30 | |
| Umidade relativa do ar (%) | 38,99 | 33,24 | 30,64 | 32,64 | 36,57 | 29,40 | 36,15 | 44,09 | 36,29 | 38,40 | |
| DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | 1425 | 1429 | 1937 | 1595 | 1417 | 1886 | 1822 | 1763 | 1765 | 1651 | |

As folhas já apresentavam taxa de assimilação líquida de CO_2 aos 7 DAB, mesmo com a área foliar reduzida, independentemente do tratamento, evidenciando a eficiência fotossintética dessa cultura, mesmo em folhas jovens (Figura 2). Entretanto, observa-se que a aplicação de reguladores vegetais e nutrientes antecipou o momento em que as folhas atingiram a taxa de assimilação de CO_2 máxima, pois as folhas das testemunhas (T1) demoraram 44 DAB para atingirem $12,45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de taxa de assimilação de CO_2 , isto é, aproximadamente cinco semanas após a brotação das folhas. Mas as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada a nutrientes a $1,5 \text{L ha}^{-1}$ (T4), apresentaram máxima assimilação de CO_2 aos 38 e 33 DAB, respectivamente, ou seja, 6 e 1 dias após a 2ª aplicação dos tratamentos, além de terem apresentado maiores valores para essa taxa $14,20$ e $13,11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, indicando que esses tratamentos otimizaram o processo fotossintético.

Esses resultados estão de acordo com os apresentados por Kriedemann, Kliwer e Harris (1970) e Jackson (2008), os quais afirmaram que, já nas primeiras duas a três semanas após a brotação das folhas de videira, o movimento dos assimilados é essencialmente em direção ao ápice dos ramos e, ainda, dependem de carboidratos e compostos nitrogenados, armazenados em outras partes da planta, pois não atingiram, ainda, sua capacidade fotossintética. Mas a taxa fotossintética máxima ocorre aproximadamente 30 a 40 dias após a sua brotação, quando as folhas estão completamente expandidas e, depois, mantém-se estável durante algum tempo antes de reduzir.

Bertamini e Nedunchezian (2002; 2003) também estudaram a influência da idade da folha em videira e classificaram as folhas da seguinte maneira: folhas em expansão (5 a 10 dias após a brotação - DAB), recém-expandidas (15 a 20 DAB), folhas maduras (35 a 40 DAB), folhas maduras velhas (65 a 70 DAB) e folhas amarelas senescentes (100 a 120 DAB). Os mesmos autores verificaram que o conteúdo de clorofila, carotenoides, proteínas, atividade da enzima Rubisco e transporte de elétrons aumentou com o desenvolvimento da folha, atingindo seu maior valor nas folhas maduras, depois tendendo a reduzir.

Com relação à condutância estomática (Figura 3), nenhum tratamento se destacou, evidenciando que as alterações na taxa de assimilação de CO₂ não foram resultantes da maior abertura estomática e, sim, da maior eficiência de carboxilação. Assim, observou-se que as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a 1,5L ha⁻¹(T4), também apresentaram eficiência de carboxilação máxima (Figura 4) aos 39 e 34 DAB, respectivamente, antes que as testemunhas, aos 41 DAB, o que explica as maiores taxas de assimilação de CO₂.

A aplicação exógena de citocininas aumenta a atividade da enzima ribulose 1,5-difosfato carboxilase (Rubisco), otimizando a eficiência de carboxilação, como fica demonstrado neste experimento (CRIADO et al., 2009). Também a giberelina pode influenciar nas trocas gasosas, pois aumenta a área foliar. Deste modo, ambas possuem efeitos positivos no crescimento e produção das plantas, pois incrementam a força da fonte, aumentando a eficiência fotossintética, comprovando os resultados obtidos neste estudo (CRIADO et al., 2009; ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

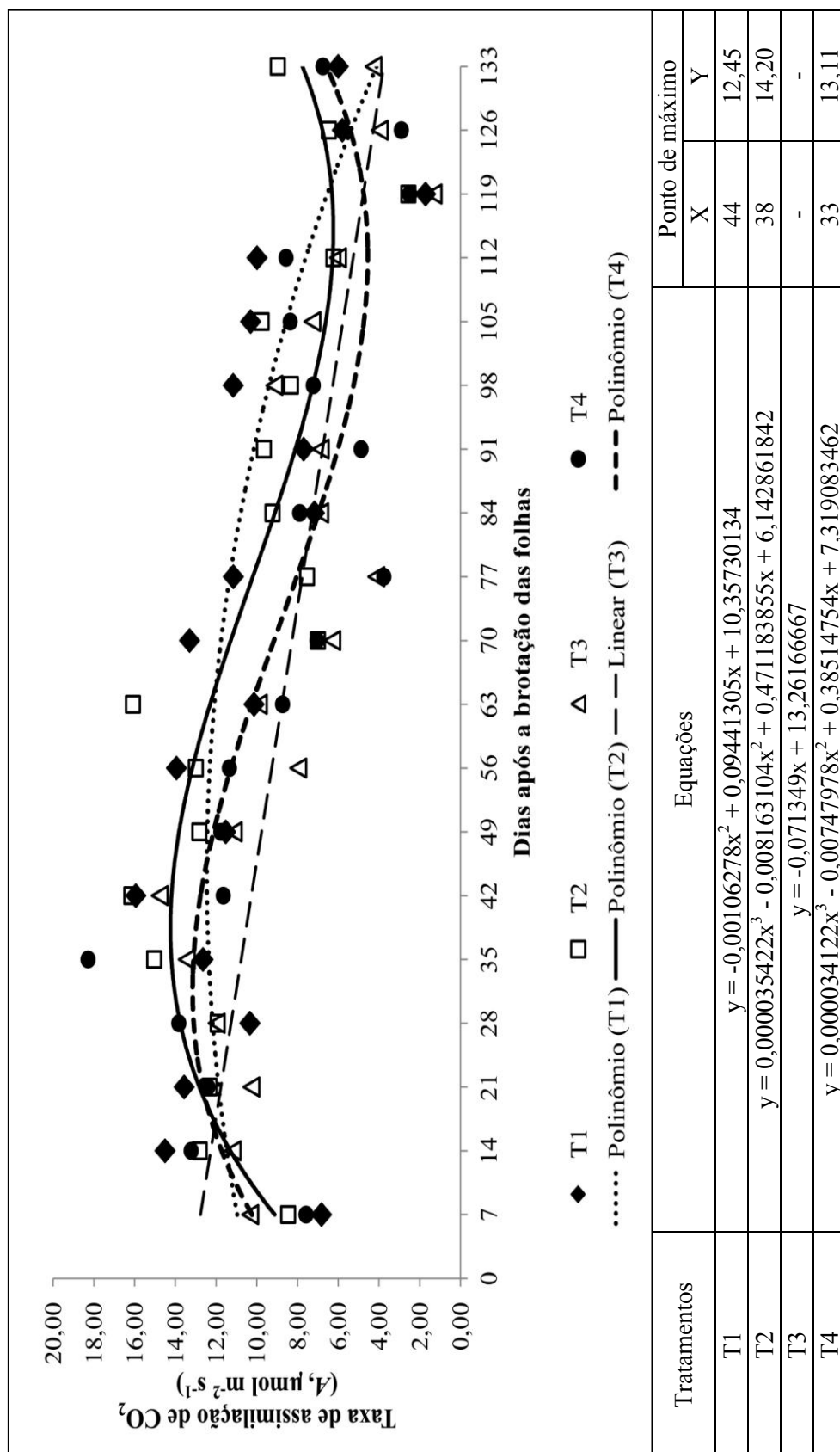


Figura 2: Taxa de assimilação de CO₂ (A, μmol m⁻² s⁻¹) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas e tratadas com: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK+Ax+GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK+Ax+GA (1,8L ha⁻¹) + Co+Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

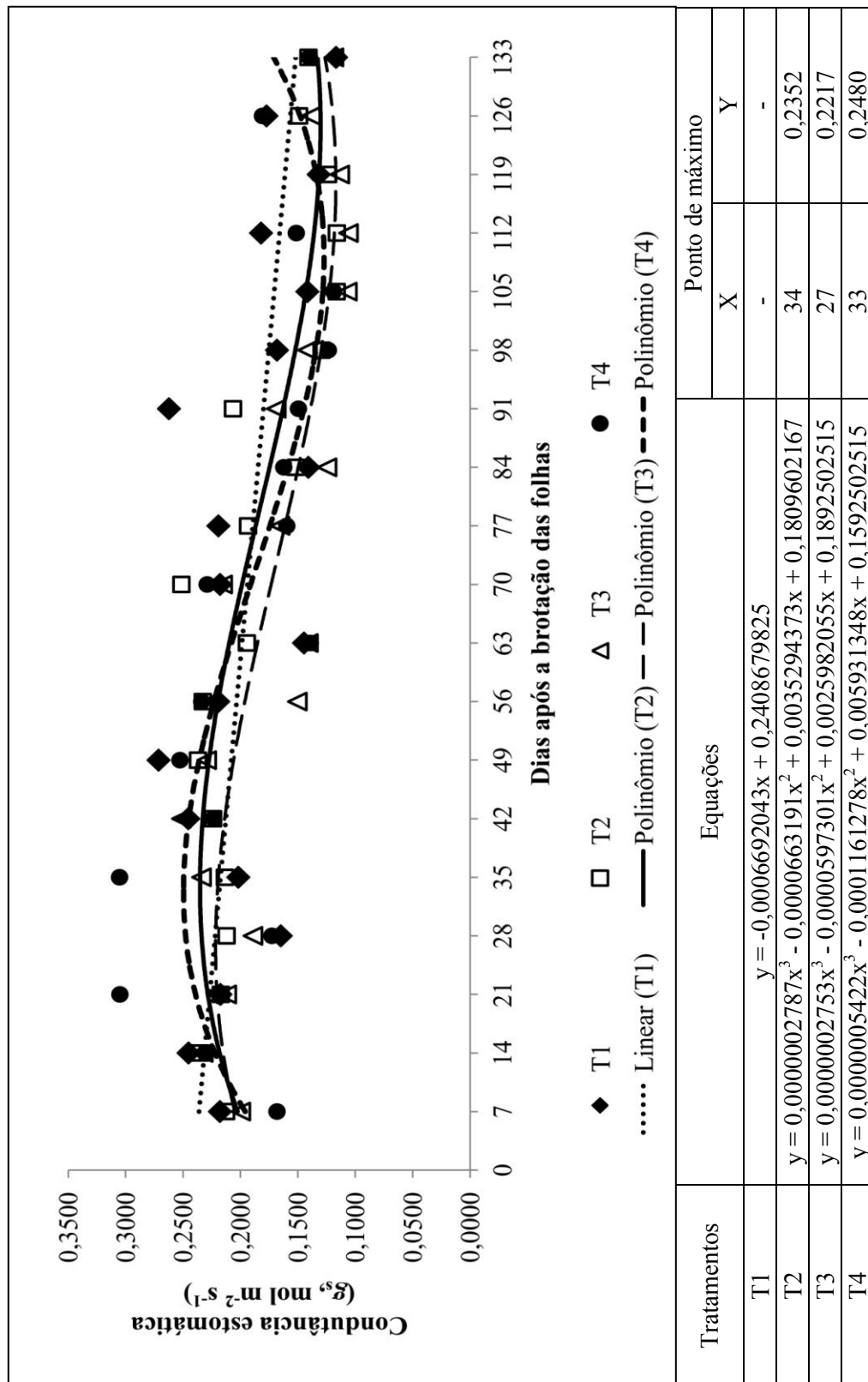


Figura 3: Condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em folhas de videira 'Crimson Seedless', com o desenvolvimento das folhas e tratadas com: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Gibberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$); T3 - CK+Ax+GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$); T4 - CK+Ax+GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co+Mo ($1,5\text{L ha}^{-1}$). Juazeiro-BA, 2012.

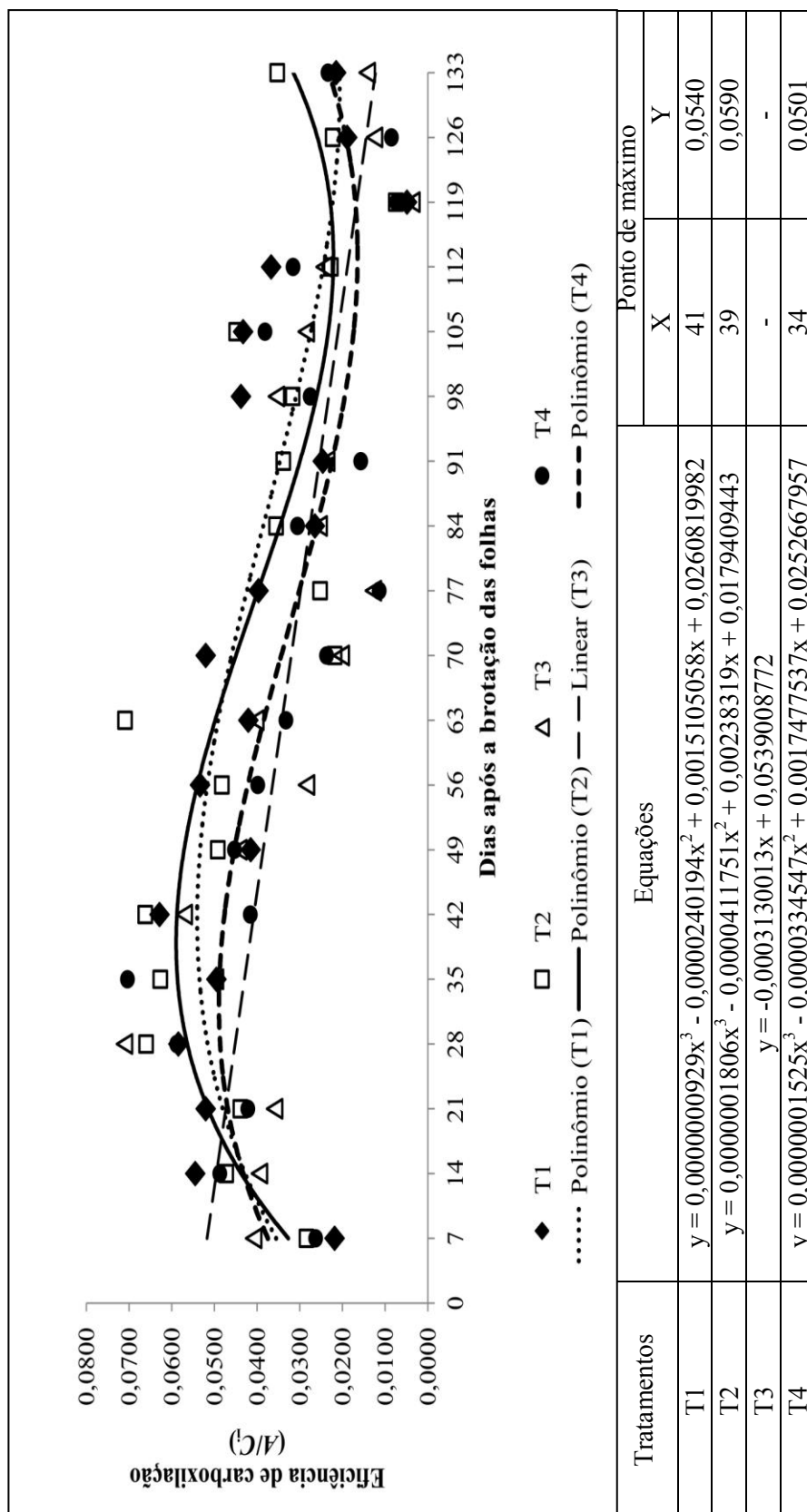


Figura 4: Eficiência de carboxilação (A/C) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas e tratadas com: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK+Ax+GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK+Ax+GA (1,8L ha⁻¹) + Co+Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

O cobalto induz a formação de raízes laterais através da indução da síntese da enzima heme oxidase, a qual imita o efeito da auxina na formação de raízes. As raízes laterais são muito importantes na absorção de água e nutrientes, além de ajudar na fixação no solo e aumentar a síntese de citocinina, o que pode aumentar ainda mais a atividade da enzima Rubisco, bem como manter os estômatos abertos por mais tempo devido à maior disponibilidade de água (GAD; ATTA-ALY, 2006; XU et al., 2011; HSU, CHAO; KAO, 2013).

Os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4), provocaram aumento na taxa de assimilação de CO₂ (Figura 2) a partir dos 21 DAB, ou seja, 17 dias após a 1ª aplicação dos tratamentos, o que pode ser verificado pela maior inclinação das curvas. Além disso, observa-se que as plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) apresentaram maiores taxas de assimilação de CO₂ e eficiência de carboxilação (Figura 4) que os demais tratamentos até aproximadamente 63 DAB, 22 dias após a 3ª aplicação dos tratamentos, quando começaram a diminuir. Já o tratamento com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4) apresentou maiores taxas de assimilação que as testemunhas somente até 42 DAB, 1 dia após a 3ª aplicação dos tratamentos, porém, sem aumentar a eficiência de carboxilação, o que confirma a classificação das folhas proposta por Bertamini e Nedunchezian (2002; 2003).

Esses resultados sugerem que os tratamentos com reguladores vegetais continuam a apresentar efeitos positivos nas trocas gasosas até aproximadamente 22 dias após a aplicação dos tratamentos. Depois, esses efeitos tendem a reduzir, sugerindo a necessidade de novas aplicações, caso os benefícios tenham de ser mantidos, como ocorreu na 2ª e 3ª aplicação dos tratamentos.

A aplicação de citocinina aumenta a quantidade de clorofila nas folhas, além de aumentar o tamanho dos cloroplastos, através do inchamento do estroma, devido à maior produção de grãos de amido (YANG et al., 2003; CRIADO et al., 2009). Esse hormônio diminui a degradação da clorofila, além de atuar na manutenção da fotossíntese. Outro hormônio que colabora na manutenção dos níveis de clorofila é a giberelina, a qual também retarda a degradação de clorofila e proteínas (SCHIPPERS et al., 2007).

Além disso, a aplicação de citocinina aumenta a atividade da enzima nitrato redutase, indicando que a citocinina também interfere na capacidade de assimilação de nitrogênio pelas plantas, assim como no transporte deste entre órgãos

vegetativos e reprodutivos (YANG et al., 2003; CRIADO et al., 2009; WERNER; SCHMÜLLING, 2009). O molibdênio é co-fator da enzima nitrato redutase, enzima essencial na assimilação de nitrato; assim, a aplicação de molibdênio também pode melhorar a captação de nitrogênio (BROADLEY et al., 2012b).

A clorofila é um componente essencial para a fotossíntese, pois absorve a energia da luz e a direciona para os fotossistemas, sendo que a absorção de luz ocorre, principalmente, nas regiões vermelho e azul do espectro luminoso; logo, o aumento na concentração desse pigmento pode aumentar a eficiência fotossintética das plantas (HÖRTENSTEINER; KRÄUTLER, 2011).

Outro nutriente importante é o cobalto, pois ele diminui a síntese de etileno, pois inibe a conversão de ACC em etileno realizada pela ACC oxidase, a última etapa na biossíntese do etileno, provocando o acúmulo de ACC (LAU; YANG, 1976; YU; YANG, 1979). Como o etileno, na maioria das vezes, é um inibidor de crescimento e, por isso, atenua a força dos drenos e a atividade das invertases, a redução da sua síntese, provocada pelo cobalto, pode aumentar a força dos drenos e, conseqüentemente, as taxas de assimilação de CO₂.

Já as auxinas influenciam na partição de carboidratos, pois estimulam a mobilização de carboidratos das folhas e ápice caulinar, além de estimular a translocação de assimilados para os órgãos dreno, pois participam do desenvolvimento vascular, induzindo a diferenciação dos elementos traqueais do xilema, juntamente com as citocininas, promovendo as ligações vasculares em caules, além de levar à formação de novos componentes vasculares a partir de células parenquimáticas, o que influencia a translocação de fotoassimilados (BERLETH; MATTSSON; HARDTKE, 2000; WERNER; SCHMÜLLING, 2009). As auxinas também regulam a atividade das invertases, assim como as giberelinas (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

O molibdênio é co-fator da enzima aldeído oxidase, a qual está envolvida na biossíntese da auxina, pois catalisa a oxidação do indol-3-acetaldeído (IAAld) para ácido indol-3-acético (IAA), durante o desenvolvimento inicial (SEO et al., 1998; BROADLEY et al., 2012b; MENDEL; KRUSE, 2012; WI; JI; PARK, 2012) Assim sendo a aplicação desse micronutriente pode aumentar ainda mais os níveis de auxina na planta.

A taxa de transpiração (Figura 5) e eficiência do uso da água (Figura 6) foram similares entre as plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) e as testemunhas, mostrando que esse tratamento pouco influenciou nessas variáveis, com

eficiência do uso da água máxima aos 36 DAB. Entretanto, os tratamentos com reguladores vegetais combinados com nutrientes (T3 e T4) diminuíram a eficiência do uso da água até os 77 DAB; depois, ficaram semelhantes aos demais tratamentos.

A colheita dos frutos foi realizada parceladamente em 4 vezes, de acordo com a coloração e °brix das bagas, sendo a primeira aos 95 DAB, e a última, aos 116 DAB. Essa colheita teve influência direta na taxa de assimilação de CO₂, uma vez que, quando os frutos começaram a ser colhidos, houve redução acentuada na taxa de assimilação de CO₂. Em plantas anuais, os sintomas de senescência foliar são, geralmente, aumentados devido à intensa força de dreno, exercidos pelos frutos e sementes, sendo impulsionada após a floração (GUIBOILEAU et al., 2010).

Porém, nas plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada a nutrientes a 1,5L ha⁻¹(T4), houve aumento na taxa de assimilação após a última colheita, dos 119 aos 133 DAB, indicando eficiência nas trocas gasosas, o que contribui para o acúmulo de reservas para a recuperação da planta e para o próximo período produtivo. As folhas determinam, em grande parte, a produção, a qualidade e a adaptação das plantas ao ambiente; assim, a regulação metabólica e fisiológica da senescência das folhas é de grande interesse agrônomo. Um importante fato a ser determinado é o início da senescência foliar e sua duração, além de estudos para retardar esse processo, os quais podem colaborar com a melhoria da produtividade, por manter a atividade fotossintética por um período mais longo (QUIRINO et al., 2000; LIM; WOO; NAM, 2003).

Os hormônios vegetais têm importante papel no controle da senescência das folhas, sendo que a citocinina e o etileno são aqueles que os que possuem os papéis mais bem definidos, retardando e induzindo a senescência foliar, respectivamente (GUIBOILEAU et al., 2010). Durante o desenvolvimento das folhas, os hormônios que retardam a senescência, como a auxina, giberelina e citocinina, vão diminuindo sua ação; ao mesmo tempo, a atividade dos hormônios que aceleram a senescência, como o etileno, jasmonatos e ácido abscísico, vão aumentando; entretanto, trata-se de um processo gradual (SCHIPPERS et al., 2007).

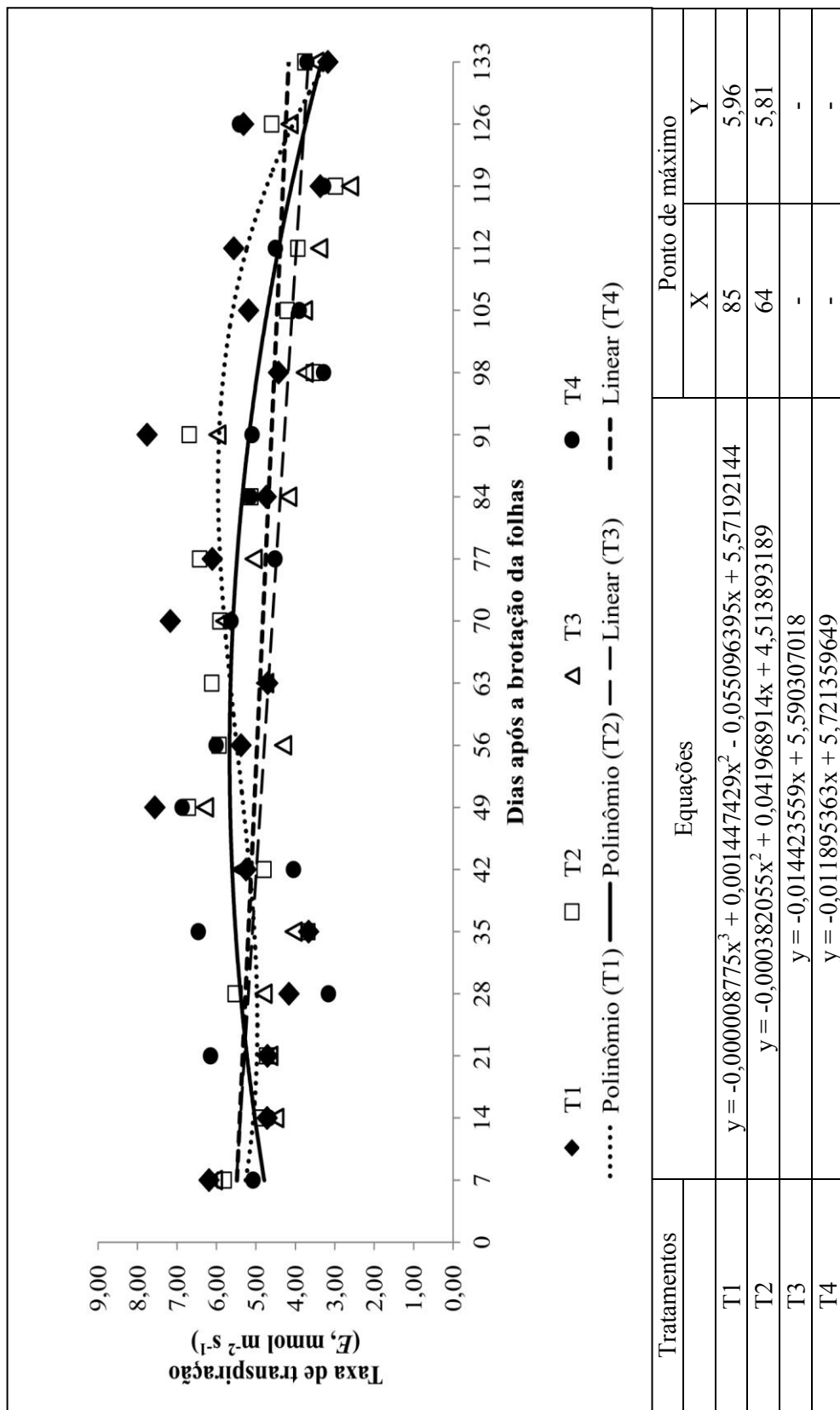


Figura 5: Taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas e tratadas com T1 - Testemunha; T2 - Cítoquina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8 \text{L ha}^{-1}$); T3 - CK+Ax+GA ($1,8 \text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0 \text{L ha}^{-1}$); T4 - CK+Ax+GA ($1,8 \text{L ha}^{-1}$) + Co+Mo ($1,5 \text{L ha}^{-1}$). Juazeiro-BA, 2012.

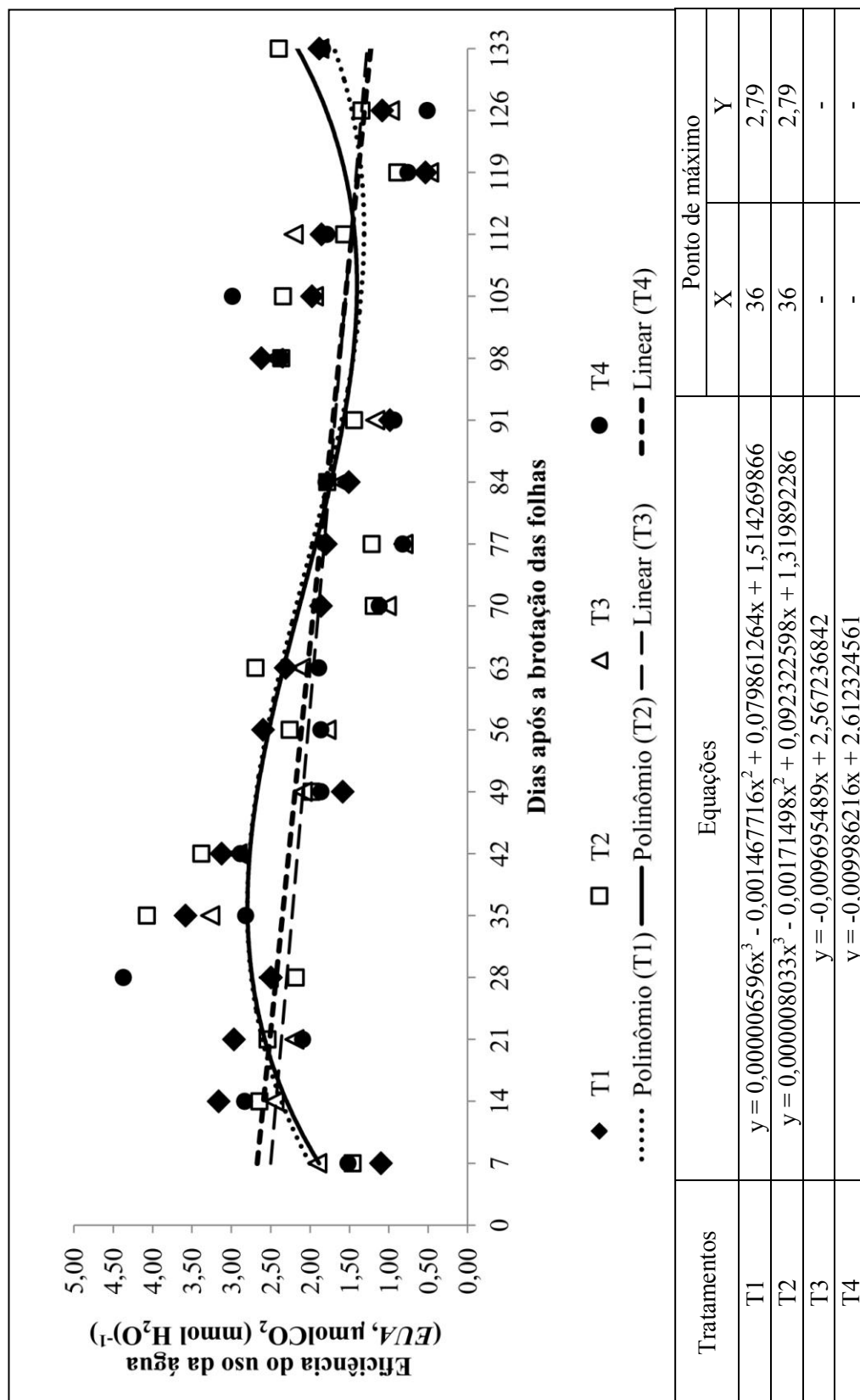


Figura 6: Eficiência do uso da água (EUA , μmolCO_2 ($\text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$)) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, com o desenvolvimento das folhas e tratadas com: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$); T3 - CK+Ax+GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$); T4 - CK+Ax+GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co+Mo ($1,5\text{L ha}^{-1}$). Juazeiro-BA, 2012.

A citocinina é o hormônio com papel mais acentuado em retardar a senescência das folhas, pois inibe a degradação da clorofila, como foi dito anteriormente; aplicações exógenas desse hormônio podem atrasar esse processo, pois, além da relação com a sinalização gênica da senescência, esse hormônio também participa da regulação da auxina e açúcares, bem como da manutenção da fotossíntese (SCHIPPERS et al., 2007; SARWAT et al., 2013). Além disso, a atividade da invertase extracelular possui correlação com a citocinina. Quando a atividade dessa enzima reduz, ocorre adiamento na senescência foliar, o que sugere o papel dessa enzima nesse processo. Isso porque a atividade da invertase aumenta durante o particionamento dos carboidratos, que funciona como um sinal para a senescência foliar (SARWAT et al., 2013).

As giberelinas também colaboram para retardar a senescência foliar, mantendo os níveis de clorofila e a síntese de RNA nas folhas, o que retarda a degradação de clorofila e proteína; quando aplicado exogenamente, prolonga esse efeito (SCHIPPERS et al., 2007).

Já o etileno é considerado o hormônio vegetal responsável por acelerar a senescência foliar. O mecanismo genético envolvido nesse processo está começando a ser entendido com estudos dos genes que regulam as enzimas da rota de biossíntese de etileno, como a ACC sintase, ACC oxidase e nitrilase, os quais têm sido evidenciados como supra-regulados durante a senescência foliar (SARWAT et al., 2013). Entretanto, o cobalto pode interferir nesse processo, como explicado anteriormente, diminuindo a síntese desse hormônio.

Em relação ao tratamento com a mistura de reguladores vegetais combinada com os nutrientes a 1,0L ha⁻¹(T3), verificou-se que este apresentou as menores taxas de assimilação de CO₂ durante todo o período, apresentando comportamento linear. Isso indica que essas taxas foram diminuindo ao longo do tempo, com menor condutância estomática e transpiração. Esse fenômeno também foi observado por Reddy (1988), o qual também verificou que plantas tratadas com cobalto apresentaram redução da abertura estomática e, conseqüentemente, da transpiração.

Além disso, o molibdênio é co-fator da enzima nitrato redutase, como foi dito anteriormente, e esta possui outra função, além da conversão de nitrato em nitrito: a conversão de nitrito em óxido nítrico, utilizando NAD(P)H como doadores de elétrons. O óxido nítrico está envolvido no fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, na redução da transpiração, em resposta ao ácido abscísico (ABA). O

ABA induz a formação de óxido nítrico nas células guarda através da nitrato redutase, porém existem evidências de que esse fenômeno não é restrito a essas células (NEILL et al., 2008).

O molibdênio também pode reduzir a abertura estomática, pois aumenta a síntese de ácido abscísico (ABA), uma vez que é co-fator da enzima aldeído oxidase, a qual catalisa o último passo da formação de ácido abscísico (ABA), convertendo o aldeído-ABA em ácido abscísico. Assim, a presença desse micronutriente pode ter aumentado os níveis de ABA, diminuindo a abertura estomática (BROADLEY et al., 2012b). Possivelmente, esse efeito seja observado em dosagens mais baixas de cobalto e molibdênio e, por isso, não foi observado no tratamento com $1,5L\ ha^{-1}$ de nutrientes (T4).

Em resumo, observou-se que, nas condições do submédio do Vale do São Francisco (semiárido), as videiras caracterizam-se por apresentar folhas sempre verdes, mantendo sua capacidade fotossintética durante todo o ciclo, o que fica demonstrado neste experimento, uma vez que as plantas continuaram a apresentar assimilação de CO_2 , mesmo que em menores proporções, até o final do ciclo. As folhas já apresentavam taxa de assimilação líquida de CO_2 aos 7 DAB, mesmo com a área foliar reduzida, independentemente do tratamento, evidenciando a eficiência fotossintética dessa cultura. Além disso, a aplicação de reguladores vegetais e nutrientes antecipou o momento em que as folhas atingiram a taxa de assimilação de CO_2 máxima, indicando que esses tratamentos otimizaram o processo fotossintético.

5.2. Experimento 2: Efeitos no metabolismo e desenvolvimento das plantas

O teste de Levene mostrou homogeneidade das variâncias dos tratamentos para todas as variáveis analisadas. As Tabelas 5, 8 e 11 apresentam as variações da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura e umidade relativa do ar, registradas durante as avaliações de trocas gasosas.

Com relação às trocas gasosas após a 1ª aplicação dos tratamentos (Tabelas 3 e 4; Figuras 7 e 8), observou-se que as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a $1,5L\ ha^{-1}$ (T4) foram semelhantes à testemunha (T1) até os 7 DAA. Foi observado um efeito positivo desses tratamentos a partir dos 14 DAA, aumentando a taxa de assimilação de CO_2 (Figura 7a) e a

eficiência de carboxilação (Figura 8b) em relação à testemunha, devido às maiores condutâncias estomáticas (Figura 7c), o que gerou maiores taxas de transpiração (Figura 7b), mas sem afetar a eficiência do uso da água (Figura 8a).

Observou-se também que a mistura de reguladores vegetais com nutrientes na dosagem de $1,0\text{L ha}^{-1}$ (T3) apresentou as menores taxas de trocas gasosas, aos 7 DAA, cerca de 20% menores que as testemunhas, provavelmente, devido à redução da condutância estomática (Figura 7c), a qual, mesmo sem diferir estatisticamente dos demais tratamentos, foi suficiente para reduzir as trocas gasosas. O cobalto pode diminuir a abertura estomática das plantas, desde que seja em baixas concentrações, contribuindo para um melhor balanço hídrico, pois reduz a transpiração (REDDY, 1988).

Além disso, o molibdênio é co-fator da enzima nitrato redutase e esta possui outra função, além da conversão de nitrato em nitrito: a conversão de nitrito em óxido nítrico, utilizando NAD(P)H como doador de elétrons. O óxido nítrico está envolvido no fechamento dos estômatos e, conseqüentemente, na redução da transpiração, em resposta ao ácido abscísico (ABA). O ABA induz a formação de óxido nítrico nas células guarda através da nitrato redutase, porém existem evidências de que esse fenômeno não é restrito a essas células (NEILL et al., 2008).

O molibdênio também pode diminuir a abertura estomática, pois aumenta a síntese de ABA, uma vez que é co-fator da enzima aldeído oxidase, a qual catalisa o último passo da formação de ABA, convertendo o aldeído-ABA em ABA (BROADLEY et al., 2012b). Possivelmente, esse efeito na condutância estomática seja observado em dosagens mais baixas de cobalto e molibdênio e, por isso, não foi observado no tratamento com $1,5\text{L ha}^{-1}$ de nutrientes (T4), como foi visto anteriormente no experimento 1.

Aos 14 DAA, o tratamento T3 aumentou muito pouco as trocas gasosas, mantendo-se abaixo das testemunhas, apresentando taxa de assimilação líquida de CO_2 (Figura 7a), eficiência de carboxilação (Figura 8b) e eficiência do uso da água inferiores em relação à testemunha (Figura 8a). Porém, continuou aumentando as taxas até os 21 DAA, quando foi semelhante aos demais tratamentos com reguladores vegetais.

Tabela 3: Taxa de assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*) e taxa de transpiração (*E*), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Dias após a 1ª aplicação | | | | |
|--|--------|----------|----------------------|----------|
| Tratamentos | 3 | 7 | 14 | 21 |
| Taxa de assimilação de CO ₂ (<i>A</i> , μmol m ⁻² s ⁻¹) | | | | |
| T1 | 8,77 | 12,65 a | 12,49 | 13,24 b |
| T2 | 7,01 | 12,31 a | 15,12 | 15,53 ab |
| T3 | 7,62 | 9,40 b | 11,99 | 15,69 ab |
| T4 | 8,00 | 12,55 a | 15,83 | 16,05 a |
| Condutância estomática (<i>g_s</i> , mol m ⁻² s ⁻¹) | | | | |
| T1 | 0,1944 | 0,2203 | 0,1984 | 0,3048 |
| T2 | 0,2087 | 0,2218 | 0,2346 | 0,2888 |
| T3 | 0,2133 | 0,1754 | 0,1954 | 0,2844 |
| T4 | 0,2075 | 0,2229 | 0,2422 | 0,2802 |
| Taxa de transpiração (<i>E</i> , mmol m ⁻² s ⁻¹) | | | | |
| T1 | 6,90 | 4,56 | 4,41 b | 6,89 |
| T2 | 7,16 | 4,69 | 5,38 ab | 7,28 |
| T3 | 7,43 | 4,01 | 4,78 ab | 6,63 |
| T4 | 7,23 | 4,64 | 5,85 a | 6,83 |
| Fatores | | <i>A</i> | <i>g_s</i> | <i>E</i> |
| Tratamento | | 4,68 ** | 1,52 ns | 1,40 ns |
| Coleta (DAA) | | 67,32 ** | 23,47 ** | 39,81 ** |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 2,98 ** | 1,13 ns | 0,71 ns |
| C.V. (%) | | 12,79 | 14,11 | 14,26 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

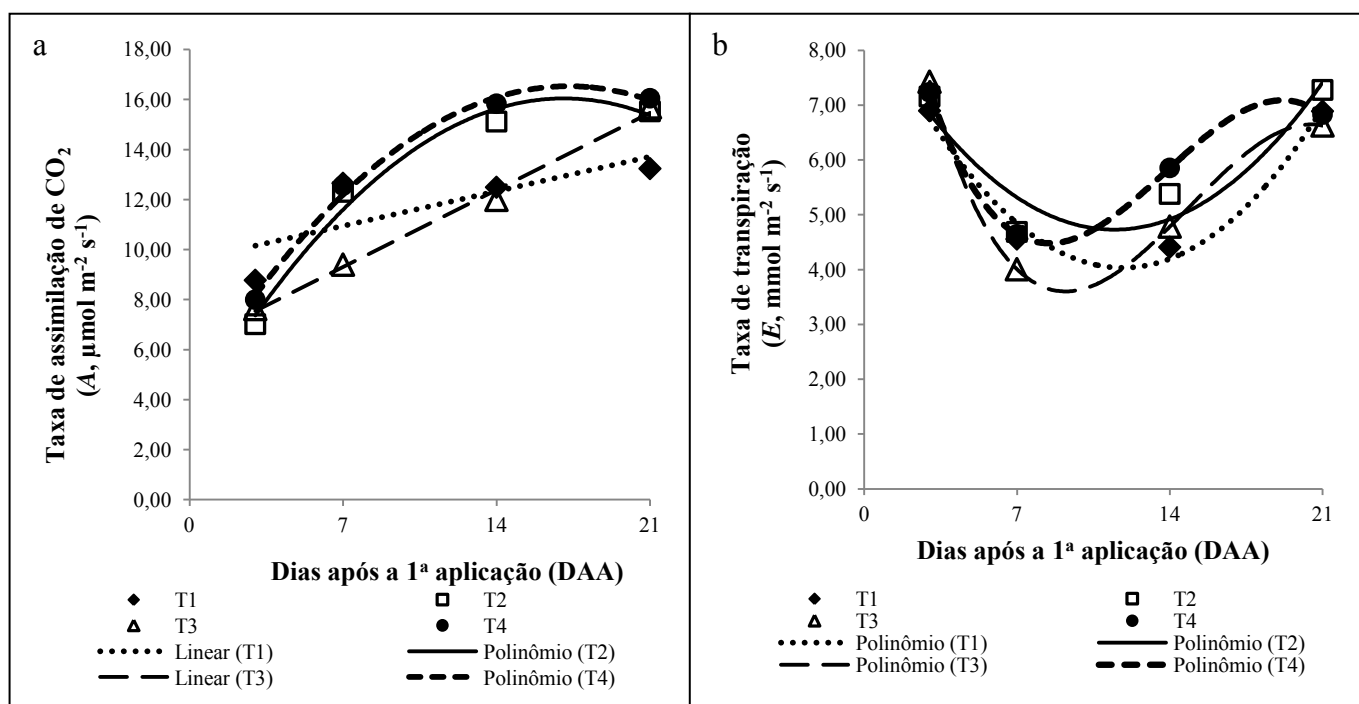


Figura 7: Taxa de assimilação de CO_2 (a), taxa de transpiração (b) e condutância estomática (c), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos:

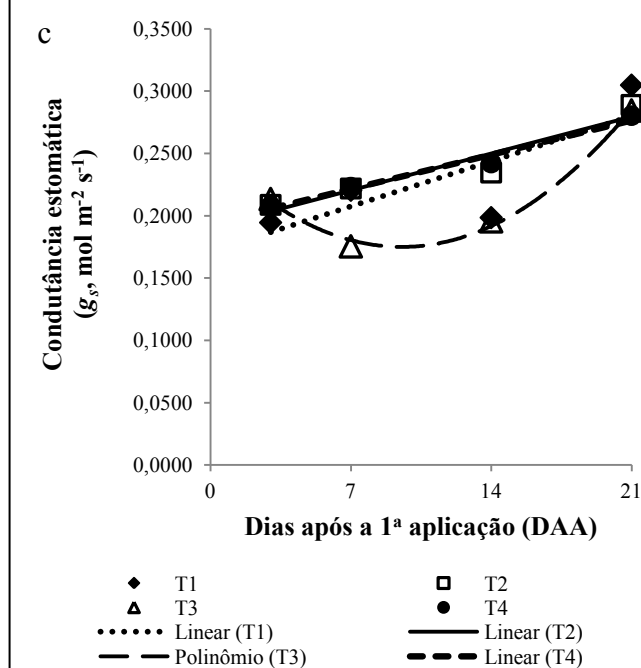
T1 - Testemunha;

T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$);

T3 - CK+Ax+GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$);

T4 - CK+Ax+GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co+Mo ($1,5\text{L ha}^{-1}$).

Juazeiro-BA, 2012.



| Trat. | Equações | | |
|-------|--|--|--|
| | Taxa de assimilação de CO_2 (a) | Taxa de transpiração (b) | Condutância estomática (c) |
| T1 | $y = 0,19760596x + 9,563807947$ | $y = 0,03477761x^2 - 0,823495953x + 8,90859412$ | $y = 0,0051747351x + 0,1712779801$ |
| T2 | $y = -0,043841634x^2 + 1,496822888x + 3,268851427$ | $y = 0,029532736x^2 - 0,676975658x + 8,607788193$ | $y = 0,0042238742x + 0,1909501656$ |
| T3 | $y = 0,440231788x + 6,221142384$ | $y = -0,00426942x^3 + 0,19023384x^2 - 2,41942956x + 13,08395833$ | $y = 0,0008399757x^2 - 0,0160131225x + 0,2513143467$ |
| T4 | $y = -0,040919588x^2 + 1,415214556x + 4,294239647$ | $y = -0,00428423x^3 + 0,17748879x^2 - 2,08455853x + 12,00445076$ | $y = 0,0039156623x + 0,1941425497$ |

Tabela 4: Eficiência do uso da água (*EUA*) e eficiência de carboxilação (*A/C_i*), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Dias após a 1ª aplicação | | | | |
|--|------------|-----------|------------------------|----------|
| Tratamentos | 3 | 7 | 14 | 21 |
| Eficiência do uso da água (<i>EUA</i> , μmolCO_2 (mmol H ₂ O) ⁻¹) | | | | |
| T1 | 1,27 | 2,96 | 2,84 | 2,02 |
| T2 | 1,03 | 2,67 | 2,83 | 2,22 |
| T3 | 1,04 | 2,37 | 2,50 | 2,40 |
| T4 | 1,13 | 2,70 | 2,74 | 2,42 |
| Eficiência de carboxilação (<i>A/C_i</i>) | | | | |
| T1 | 0,0308 | 0,0470 a | 0,0476 | 0,0462 b |
| T2 | 0,0236 | 0,0447 ab | 0,0589 | 0,0584 a |
| T3 | 0,0254 | 0,0336 b | 0,0456 | 0,0587 a |
| T4 | 0,0274 | 0,0459 a | 0,0625 | 0,0615 a |
| Fatores | <i>EUA</i> | | <i>A/C_i</i> | |
| Tratamento | 1,07 ns | | 4,58 ** | |
| Coleta (DAA) | 76,05 ** | | 57,90 ** | |
| Tratamento X Coleta (DAA) | 1,13 ns | | 2,88 ** | |
| C.V. (%) | 15,63 | | 15,66 | |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

Tabela 5: Temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), durante as avaliações de trocas gasosas, em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos. Juazeiro-BA, 2012.

| Dias após a 1ª aplicação | | | | |
|--|---------|---------|---------|---------|
| | 3 | 7 | 14 | 21 |
| Temperatura (°C) | 35,05 | 29,02 | 30,26 | 31,17 |
| Umidade relativa do ar (%) | 31,63 | 40,39 | 38,95 | 38,63 |
| DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | 1829,94 | 1670,07 | 1727,33 | 1548,84 |

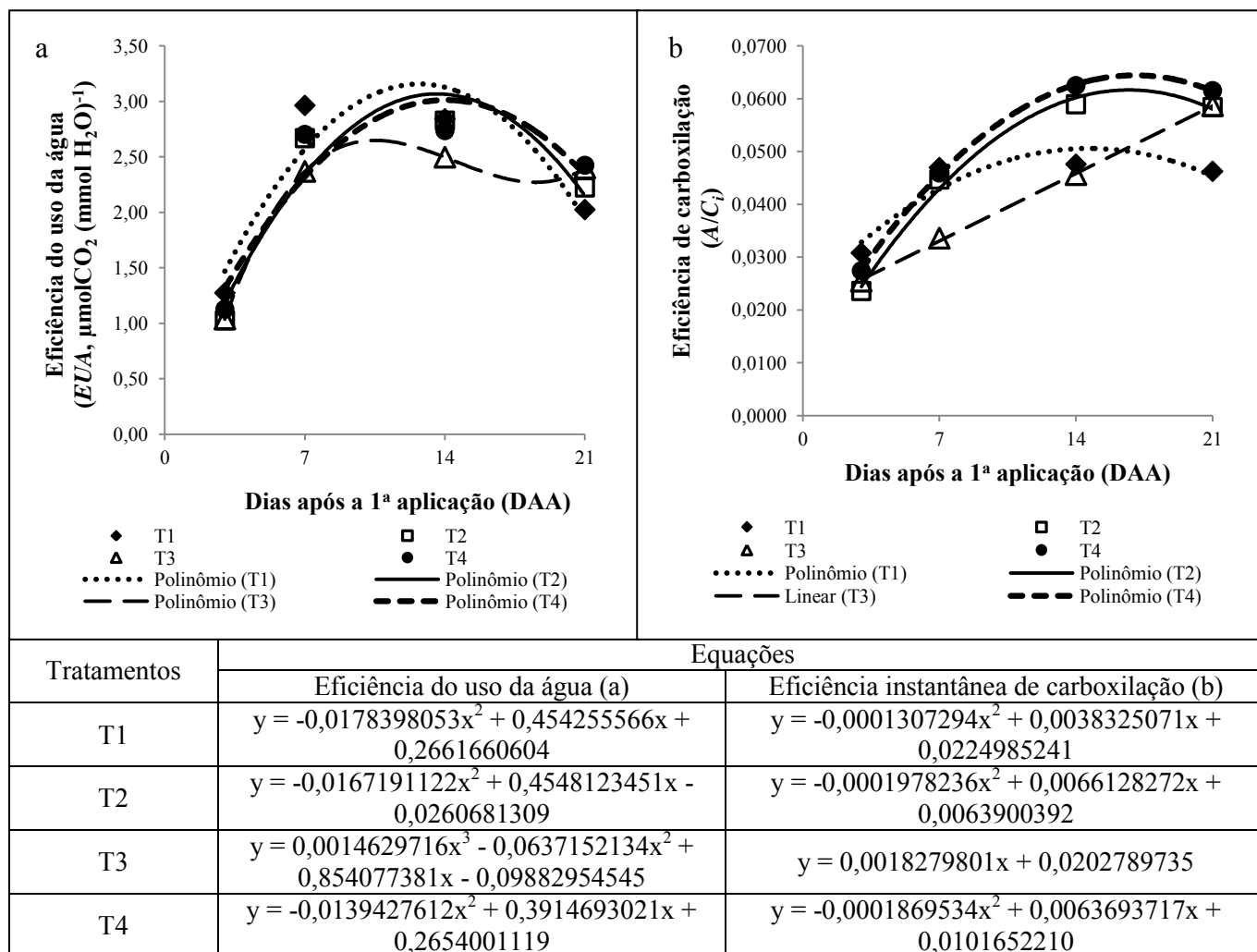


Figura 8: Eficiência do uso da água (a) e eficiência instantânea de carboxilação (b), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Aos 21 DAA, todos os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram maiores taxas de assimilação líquida de CO₂ (Figura 7a) em relação à testemunha, sendo as maiores taxas observadas nas plantas tratadas com 1,5L ha⁻¹ de nutrientes (T4). No entanto, não influenciaram nas condutâncias estomáticas (Figura 7c) nem nas taxas de transpiração

(Figura 7b); por conseguinte, o aumento na assimilação foi devido à maior eficiência de carboxilação (Figura 8b).

Nas avaliações após a 2ª aplicação dos tratamentos, observou-se que plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), foram muito semelhantes à testemunha com relação às trocas gasosas (Tabelas 6 e 7; Figuras 9 e 10), comprovando o ocorrido na 1ª aplicação, na qual os tratamentos com reguladores vegetais apresentaram efeitos positivos para essas variáveis a partir de 14 DAA.

Observou-se, também, que, nas avaliações após a 3ª aplicação dos tratamentos, novamente aos 14 DAA, os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4), aumentaram a taxa de assimilação de CO₂ (Tabela 9 e Figura 11a), condutância estomática (Tabela 9 e Figura 11c) e taxa de transpiração (Tabela 9 e Figura 11b), em relação às testemunhas (T1), porém sem diferirem estatisticamente. Já as eficiências do uso da água (Tabela 10 e Figura 12a) e de carboxilação (Tabela 10 e Figura 12b) aumentaram apenas no tratamento com nutrientes 1,5L ha⁻¹ (T4).

Aos 21 DAA, todos os tratamentos com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) apresentaram maiores taxas de assimilação de CO₂, eficiência do uso da água e eficiência de carboxilação (Tabelas 9 e 10; Figuras 11 e 12). No entanto, não influenciaram nas condutâncias estomáticas (Figura 11c) nem nas taxas de transpiração (Figura 11b); por isso, o aumento na assimilação foi devido à maior eficiência de carboxilação (Figura 12b), assim como ocorreu na 1ª aplicação dos tratamentos.

A aplicação exógena de citocininas aumenta a atividade da enzima ribulose 1,5-difosfato carboxilase (Rubisco), promovendo maior eficiência de carboxilação. Já a giberelina pode influenciar nas trocas gasosas, aumentando a área foliar. Deste modo, ambas possuem efeitos positivos no crescimento e produção das plantas, pois incrementam a força da fonte, aumentando a eficiência fotossintética, o que comprova os resultados obtidos neste estudo (CRIADO et al., 2009; ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

Tabela 6: Taxa de assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*) e taxa de transpiração (*E*), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 2ª aplicação | | |
|--|--------------------------|----------------------|----------|
| | 1 | 3 | 5 |
| Taxa de assimilação de CO ₂ (<i>A</i> , μmol m ⁻² s ⁻¹) | | | |
| T1 | 11,23 | 17,93 | 16,74 |
| T2 | 10,56 | 18,86 | 15,65 |
| T3 | 13,55 | 18,05 | 16,96 |
| T4 | 12,26 | 16,30 | 16,57 |
| Condutância estomática (<i>g_s</i> , mol m ⁻² s ⁻¹) | | | |
| T1 | 0,2119 | 0,2579 | 0,2312 |
| T2 | 0,1822 | 0,2618 | 0,2656 |
| T3 | 0,2367 | 0,2021 | 0,2823 |
| T4 | 0,2180 | 0,2306 | 0,2007 |
| Taxa de transpiração (<i>E</i> , mmol m ⁻² s ⁻¹) | | | |
| T1 | 5,05 | 5,22 | 4,21 |
| T2 | 4,84 | 5,44 | 4,58 |
| T3 | 5,70 | 5,21 | 5,08 |
| T4 | 5,35 | 5,09 | 3,71 |
| Fatores | <i>A</i> | <i>g_s</i> | <i>E</i> |
| Tratamento | 0,59 ns | 0,18 ns | 0,73 ns |
| Coleta (DAA) | 23,38 ** | 2,56 ns | 3,31 * |
| Tratamento X Coleta (DAA) | 0,76 ns | 1,46 ns | 0,44 ns |
| C.V. (%) | 15,93 | 21,54 | 19,66 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

Tabela 7: Eficiência do uso da água (*EUA*) e eficiência de carboxilação (*A/C_i*), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012

| Tratamentos | Dias após a 2ª aplicação | | |
|--|--------------------------|------------|------------------------|
| | 1 | 3 | 5 |
| Eficiência do uso da água (<i>EUA</i> , μmolCO_2 (mmol H ₂ O) ⁻¹) | | | |
| T1 | 2,24 | 3,63 | 4,14 |
| T2 | 2,17 | 3,44 | 3,49 |
| T3 | 2,40 | 3,61 | 3,49 |
| T4 | 2,30 | 3,37 | 4,11 |
| Eficiência de carboxilação (<i>A/C_i</i>) | | | |
| T1 | 0,0588 | 0,0761 | 0,0687 |
| T2 | 0,0547 | 0,0784 | 0,0609 |
| T3 | 0,0743 | 0,0861 | 0,0656 |
| T4 | 0,0664 | 0,0683 | 0,0625 |
| Fatores | | <i>EUA</i> | <i>A/C_i</i> |
| Tratamento | | 0,43 ns | 1,11 ns |
| Coleta (DAA) | | 20,83 ** | 3,85 * |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 0,48 ns | 0,72 ns |
| C.V. (%) | | 22,46 | 21,63 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

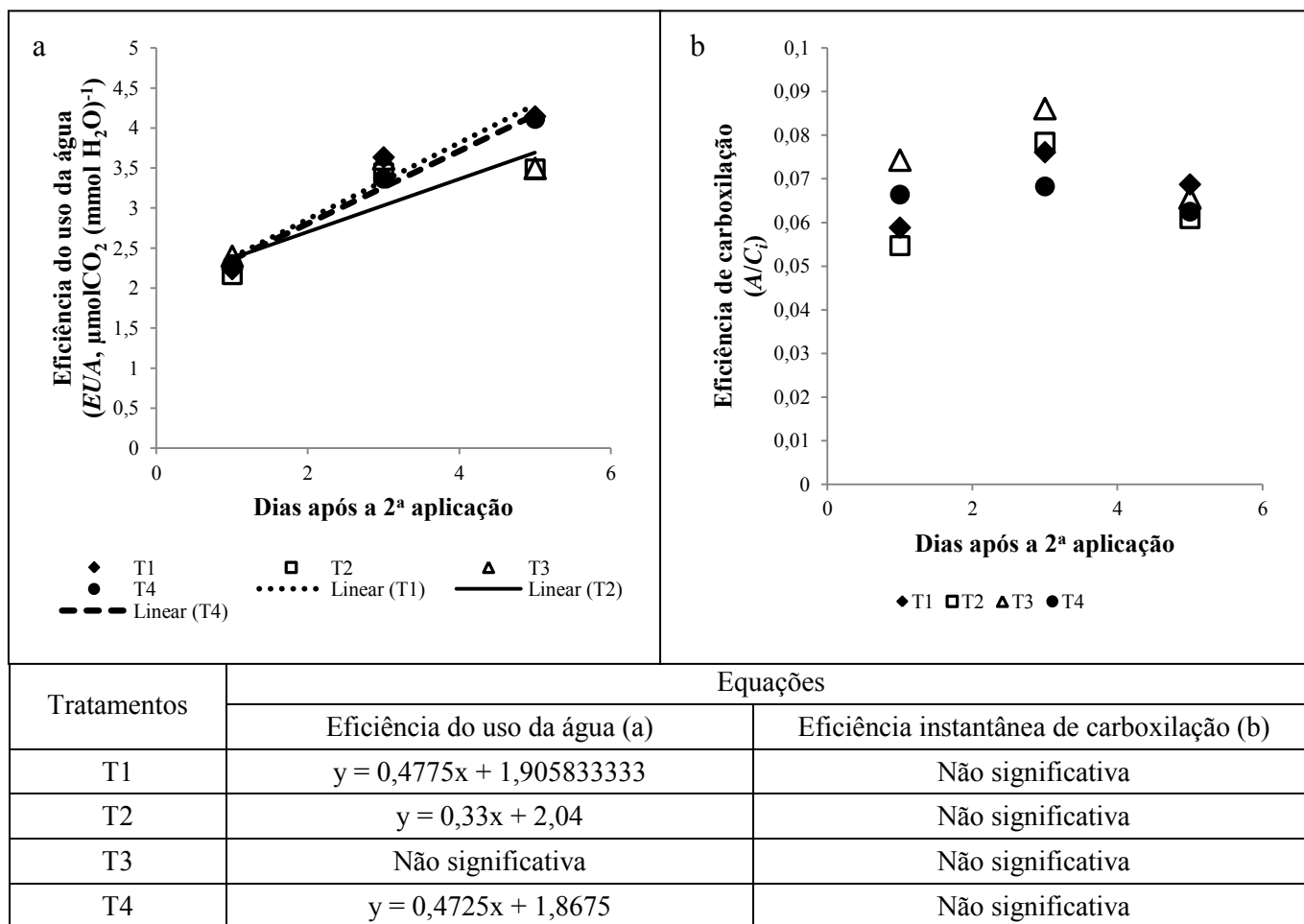


Figura 10: Eficiência do uso da água (a) e eficiência instantânea de carboxilação (b), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Tabela 8: Temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos. Juazeiro-BA, 2012.

| | Dias após a 1ª aplicação | | |
|---|--------------------------|--------|---------|
| | 1 | 3 | 5 |
| Temperatura (°C) | 31,42 | 29,14 | 27,30 |
| Umidade relativa do ar (%) | 42,36 | 40,30 | 44,34 |
| DFFFA (μmol m ⁻² s ⁻¹) | 1830,3 | 1651,5 | 1582,43 |

Tabela 9: Taxa de assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*) e taxa de transpiração (*E*), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3^a aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 3 ^a aplicação | | | |
|--|--------------------------------------|----------|----------------------|----------|
| | 5 | 14 | 21 | 28 |
| Taxa de assimilação de CO ₂ (<i>A</i> , μmol m ⁻² s ⁻¹) | | | | |
| T1 | 11,21 | 13,32 | 11,56 b | 14,86 a |
| T2 | 12,56 | 13,79 | 15,69 a | 12,75 ab |
| T3 | 13,93 | 12,93 | 14,94 ab | 8,97 b |
| T4 | 11,16 | 14,44 | 16,72 a | 12,34 ab |
| Condutância estomática (<i>g_s</i> , mol m ⁻² s ⁻¹) | | | | |
| T1 | 0,1647 | 0,2884 | 0,2823 | 0,2306 |
| T2 | 0,2069 | 0,3358 | 0,2494 | 0,1824 |
| T3 | 0,2358 | 0,2641 | 0,3086 | 0,1545 |
| T4 | 0,2083 | 0,3074 | 0,2792 | 0,2331 |
| Taxa de transpiração (<i>E</i> , mmol m ⁻² s ⁻¹) | | | | |
| T1 | 3,68 | 7,84 | 6,92 | 7,04 |
| T2 | 4,47 | 8,70 | 6,45 | 6,11 |
| T3 | 4,89 | 7,12 | 7,16 | 5,21 |
| T4 | 4,48 | 8,02 | 7,21 | 7,44 |
| Fatores | | <i>A</i> | <i>g_s</i> | <i>E</i> |
| Tratamento | | 0,66 ns | 0,19 ns | 0,58 ns |
| Coleta (DAA) | | 3,16 * | 8,50 ** | 15,71 ** |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 2,10 * | 0,98 ns | 0,87 ns |
| C.V. (%) | | 20,75 | 28,51 | 23,43 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

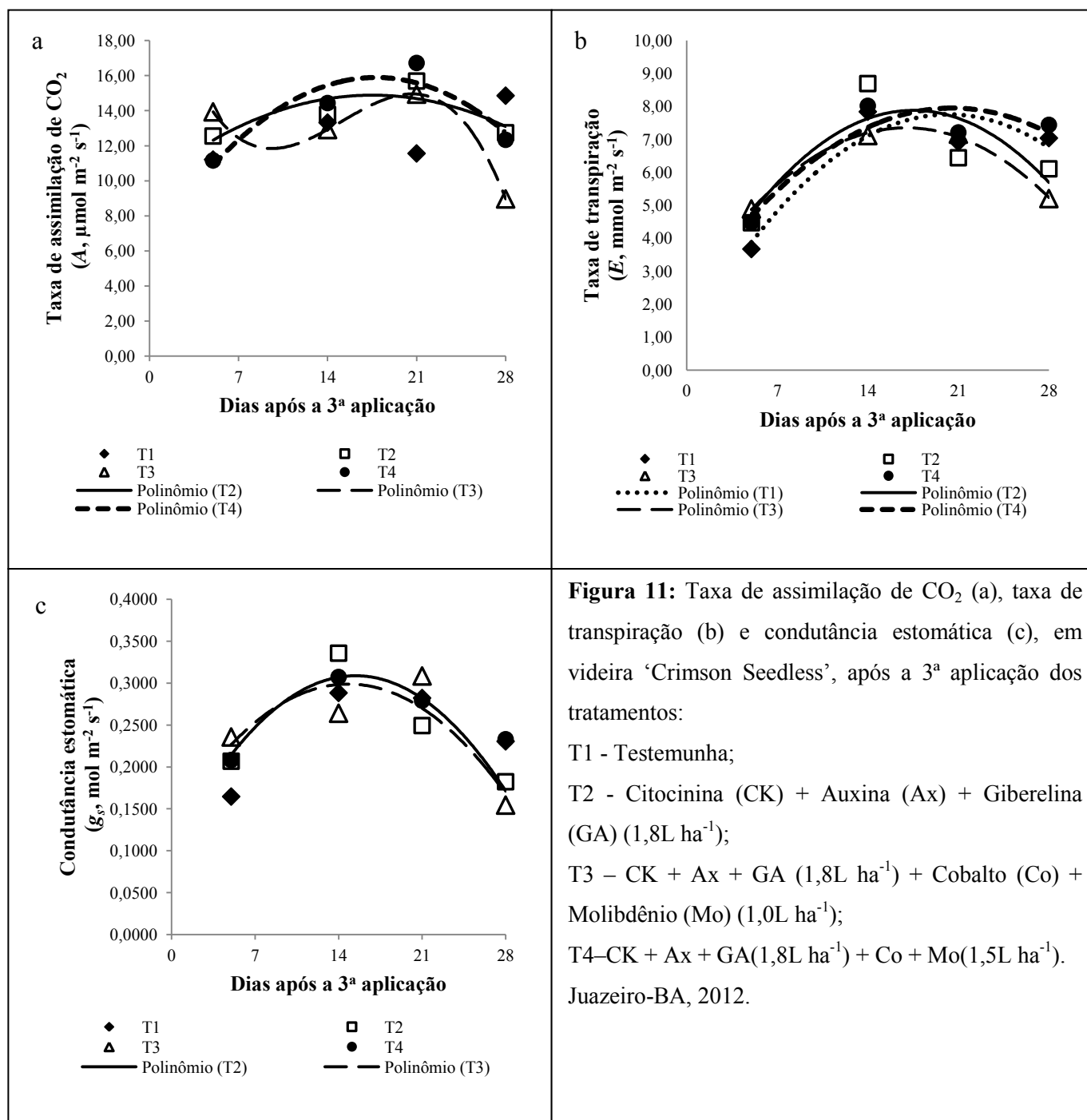


Figura 11: Taxa de assimilação de CO₂ (a), taxa de transpiração (b) e condutância estomática (c), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3^a aplicação dos tratamentos:

T1 - Testemunha;

T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹);

T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹);

T4–CK + Ax + GA(1,8L ha⁻¹) + Co + Mo(1,5L ha⁻¹).

Juazeiro-BA, 2012.

| Trat. | Equações | | |
|-------|--|---|--|
| | Taxa de assimilação de CO ₂ (a) | Taxa de transpiração (b) | Condutância estomática (c) |
| T1 | Não significativa | $y = -0,0167246793x^2 + 0,6772222414x + 0,9050682762$ | Não significativa |
| T2 | $y = -0,016331309x^2 + 0,572620481x + 9,864845177$ | $y = -0,019932588x^2 + 0,698507199x + 1,763508245$ | $y = -0,0008691545x^2 + 0,026797821x + 0,1022739079$ |
| T3 | $y = -0,00464004x^3 + 0,21063873x^2 - 2,76355137x + 23,06429348$ | $y = -0,017343271x^2 + 0,588253695x + 2,363029541$ | $y = -0,000751928x^2 + 0,0222594821x + 0,1341673615$ |
| T4 | $y = -0,030426334x^2 + 1,084224743x + 6,234799205$ | $y = -0,013665831x^2 + 0,561242725x + 2,189071420$ | Não significativa |

Tabela 10: Eficiência do uso da água (*EUA*) e eficiência de carboxilação (*A/C_i*), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 3ª aplicação | | | |
|--|--------------------------|------------|-----------|------------------------|
| | 5 | 14 | 21 | 28 |
| Eficiência do uso da água (<i>EUA</i> , μmolCO_2 (mmol H ₂ O) ⁻¹) | | | | |
| T1 | 3,03 | 1,81 | 1,72 b | 2,10 |
| T2 | 2,87 | 1,75 | 2,44 a | 2,25 |
| T3 | 2,90 | 1,90 | 2,11 ab | 1,79 |
| T4 | 2,49 | 1,97 | 2,32 ab | 1,66 |
| Eficiência de carboxilação (<i>A/C_i</i>) | | | | |
| T1 | 0,0442 | 0,0493 | 0,0396 b | 0,0589 |
| T2 | 0,0479 | 0,0494 | 0,0607 a | 0,0540 |
| T3 | 0,0530 | 0,0471 | 0,0534 ab | 0,0332 |
| T4 | 0,0409 | 0,0552 | 0,0635 a | 0,0453 |
| Fatores | | <i>EUA</i> | | <i>A/C_i</i> |
| Tratamento | | 0,50 ns | | 0,78 ns |
| Coleta (DAA) | | 10,88 ** | | 1,06 ns |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 0,98 ns | | 1,87 ns |
| C.V. (%) | | 24 | | 26,68 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

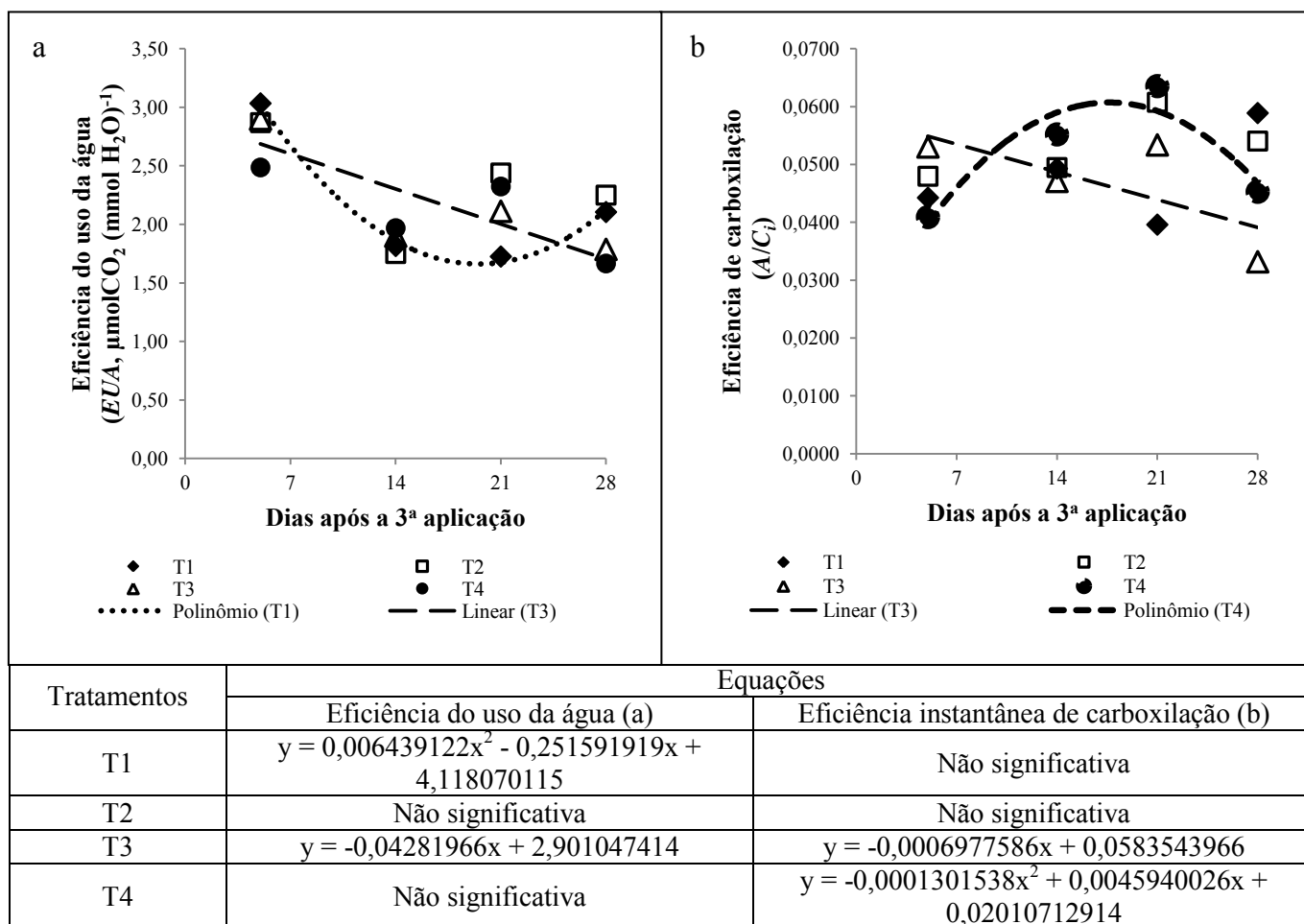


Figura 12: Eficiência do uso da água (a) e eficiência instantânea de carboxilação (b), em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$); T3 - CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$); T4 - CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co + Mo ($1,5\text{L ha}^{-1}$). Juazeiro-BA, 2012.

Tabela 11: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), durante as avaliações de trocas gasosas em videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos. Juazeiro-BA, 2012.

| | Dias após a 3ª aplicação | | | |
|--|--------------------------|---------|---------|---------|
| | 5 | 14 | 21 | 28 |
| Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) | 29,04 | 31,87 | 30,31 | 32,41 |
| Umidade relativa do ar (%) | 40,61 | 31,59 | 33,28 | 25,43 |
| DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | 1751,91 | 1667,53 | 1644,99 | 1477,23 |

Os estômatos respondem aos fatores ambientais, atendendo à demanda de CO₂. Entretanto, essas repostas são mais lentas que o processo da fotossíntese, o que pode causar desbalanço entre a condutância estomática e a assimilação de carbono (LAWSON; KRAMER; RAINES, 2012).

Entretanto, os efeitos positivos dos tratamentos sobre as trocas gasosas foram ainda maiores quando os reguladores vegetais foram associados à mistura de cobalto e molibdênio na dosagem 1,5L ha⁻¹ (T4). Assim, o cobalto induz a formação de raízes laterais através da indução da síntese da enzima heme oxidase, a qual imita o efeito da auxina na formação de raízes. As raízes laterais são muito importantes na absorção de água e nutrientes, além de ajudar na fixação no solo e aumentar a síntese de citocinina, o que pode aumentar ainda mais a atividade da enzima Rubisco, assim como manter os estômatos abertos por mais tempo devido à maior disponibilidade de água (GAD; ATTA-ALY, 2006; XU et al., 2011; HSU, CHAO e KAO, 2013).

A fotossíntese é um processo fisiológico essencial à sobrevivência das plantas e ao aumento da eficiência fotossintética. Isso tem sido um recurso muito utilizado para melhorar a produção de plantas de interesse econômico, pois, do ponto de vista fisiológico, a prática agrícola objetiva maximizar a eficiência fotossintética das culturas e canalizar seus produtos em produtividade e qualidade da produção final (LAWSON; KRAMER; RAINES, 2012; ZHU; SONG; ORT, 2012).

Quando analisado o teor de clorofila nas folhas após a 1ª aplicação dos tratamentos, verifica-se que, aos 3 DAA, o teor de clorofila *a* (Tabela 12; Figura 13a) nas plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram maiores valores que as testemunhas (T1), enquanto que, para clorofila *b* (Tabela 12; Figura 13b), isso não ocorreu para as plantas tratadas com 1,5L ha⁻¹ (T4). Aos 5 DAA, todos os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), também apresentaram mais clorofilas *a* e *b* que a testemunha (T1), tendo o tratamento T4 apresentado o maior valor, apesar de não terem sido apresentadas diferenças estatísticas para clorofila *a*. Além disso, observou-se queda nos teores de clorofila entre 3 e 7 DAA.

Aos 14 DAA, observa-se que os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram maior teor de clorofilas *a* e *b* (Tabela 12; Figura 13 a e b), o que está de acordo com os

dados obtidos para trocas gasosas, uma vez que foi aos 14 DAA que esses tratamentos passaram a assimilar mais CO₂ que as testemunhas. Além disso, observa-se que o teor de clorofila das plantas testemunha não variou nas coletas, evidenciando que todos os tratamentos com reguladores vegetais influenciaram, de alguma forma, no conteúdo de clorofilas nas folhas.

A clorofila é um componente essencial para a fotossíntese, pois absorve a energia da luz e a direciona para os fotossistemas; a absorção de luz ocorre, principalmente, nas regiões do vermelho e azul do espectro luminoso; assim, o aumento na concentração desse pigmento pode aumentar a eficiência fotossintética das plantas (HÖRTENSTEINER; KRÄUTLER, 2011).

A clorofila *a* é a responsável pela maior parte da absorção de luz; entretanto, nas plantas superiores 15 a 25% da clorofila total, é composta pela clorofila *b*. Apesar de esta não ser essencial para a fotossíntese, contribui para o processo, absorvendo luz de comprimento de onda entre 425-475nm e transferindo sua energia para a clorofila *a*, a qual absorve pouco nesses comprimentos (BEALE, 1999; TANAKA; TANAKA, 2007).

A aplicação de citocinina aumenta a concentração de proteínas e clorofila nas folhas, além de aumentar o tamanho dos cloroplastos, através do inchamento do estroma, devido à maior produção de grãos de amido (YANG et al., 2003; CRIADO et al., 2009). Esse hormônio diminui a degradação da clorofila, além de atuar na manutenção da fotossíntese. Outro hormônio que colabora na manutenção dos níveis de clorofila é a giberelina, a qual também retarda a degradação de clorofila e proteínas (SCHIPPERS et al., 2007). Além disso, a aplicação de citocinina aumenta a atividade da enzima nitrato redutase, indicando que a citocinina também interfere na capacidade de assimilação de nitrogênio pelas plantas, assim como no transporte deste, entre órgãos vegetativos e reprodutivos (YANG et al., 2003; CRIADO et al., 2009; WERNER; SCHMÜLLING, 2009).

Depois do carbono, o nitrogênio é o elemento necessário em maiores quantidades na planta, pois cerca de 1-5% da matéria seca total da planta consiste em nitrogênio, o qual é componente integrante das proteínas, ácidos nucleicos, clorofila, co-enzimas, fitormônios e metabólitos secundários. A deficiência de nitrogênio leva a uma coordenada repressão de genes envolvidos na síntese de clorofila, fotossíntese e síntese de proteínas (HAWKESFORD et al., 2012)

Tabela 12: Valores médios de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 1ª aplicação | | | | |
|---|--------------------------|-----------------------|-----------------------|--------------|----------|
| | 3 | 5 | 7 | 14 | 21 |
| Clorofila <i>a</i> (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | |
| T1 | 936,02 b | 894,29 | 941,19 | 807,51 b | 892,8 |
| T2 | 1175,77 ab | 1011,83 | 870,11 | 1278,60 a | 910,2 |
| T3 | 1242,62 a | 981,49 | 908,63 | 1212,39 a | 783,2 |
| T4 | 1025,53 ab | 1023,89 | 792 | 1058,96 a | 694,4 |
| Clorofila <i>b</i> (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | |
| T1 | 416,81 b | 320,58 b | 397,93 | 318,63 b | 424,44 |
| T2 | 552,13 a | 412,61 ab | 357,66 | 623,69 a | 467,76 |
| T3 | 509,76 ab | 395,97 ab | 376,09 | 652,14 a | 389,78 |
| T4 | 395,60 b | 542,16 a | 304,57 | 504,05 a | 321,72 |
| Carotenoides (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | |
| T1 | 336,72 b | 329,58 | 120,39 b | 115,87 | 139,72 b |
| T2 | 435,62 a | 334,7 | 342,77 a | 113,67 | 385,87 a |
| T3 | 419,1 a | 329,38 | 111,26 b | 155,66 | 390,44 a |
| T4 | 97,41 c | 362,07 | 118,12 b | 110,89 | 299,63 a |
| Fatores | | Clorofila <i>a</i> | Clorofila <i>b</i> | Carotenóides | |
| Tratamento | | 7,28 ** | 7,10 ** | 38,35 ** | |
| Coleta (DAA) | | 15,01 ** | 9,78 ** | 81,42** | |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 3,18 ** | 4,55 ** | 18,19 ** | |
| C.V. (%) | | 16,04 | 23,09 | 20,9 | |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

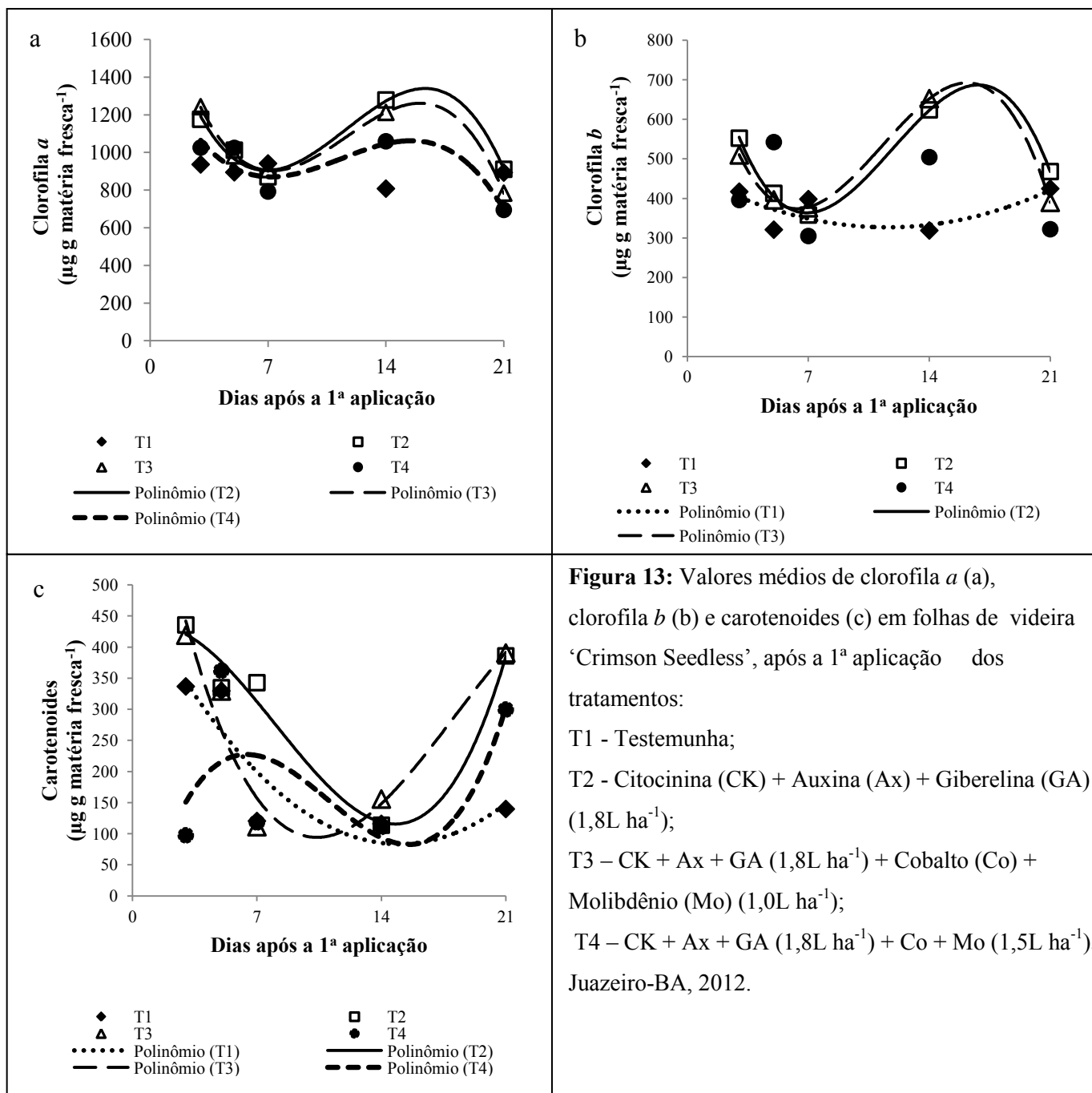


Figura 13: Valores médios de clorofila *a* (a), clorofila *b* (b) e carotenoides (c) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos:
 T1 - Testemunha;
 T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$);
 T3 – CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$);
 T4 – CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co + Mo ($1,5\text{L ha}^{-1}$).
 Juazeiro-BA, 2012.

| Trat. | Equações | | |
|-------|---|--|--|
| | Clorofila <i>a</i> (a) | Clorofila <i>b</i> (b) | Carotenoides (c) |
| T1 | Não significativa | $y = 1,0531581x^2 - 24,3306791x + 467,3300299$ | $y = 1,8094612x^2 - 54,3448759x + 491,3420126$ |
| T2 | $y = -1,044665x^3 + 36,418464x^2 - 353,768408x + 1954,389642$ | $y = -0,663440x^3 + 23,640290x^2 - 231,863647x + 1055,8015$ | $y = 0,2639631x^3 - 6,3911192x^2 + 16,0004624x + 422,9337521$ |
| T3 | $y = -1,06610x^3 + 37,237347x^2 - 372,196960x + 2050,707980$ | $y = -0,6694976x^3 + 22,6474704x^2 - 206,7952431x + 945,2066108$ | $y = -0,2095121x^3 + 11,3773973x^2 - 168,3657175x + 850,2625862$ |
| T4 | $y = -0,669039x^3 + 22,740619x^2 - 222,996445x + 1546,870410$ | Não significativa | $y = 0,3835929x^3 - 12,6283666x^2 + 114,7404237x - 90,2804032$ |

Tabela 13: Teores médios de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 2ª aplicação | | |
|---|--------------------------|--------------------|--------------------|
| | 1 | 3 | 5 |
| Clorofila <i>a</i> (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | |
| T1 | 812,57 | 760,56 | 810,42 |
| T2 | 917,43 | 792,3 | 822,7 |
| T3 | 817,24 | 854,5 | 851,65 |
| T4 | 740,72 | 780,68 | 795,16 |
| Clorofila <i>b</i> (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | |
| T1 | 415,93 | 353,87 | 388,93 |
| T2 | 449,48 | 377,16 | 320,54 |
| T3 | 391,96 | 453,31 | 389,8 |
| T4 | 348,39 | 345,56 | 360,4 |
| Carotenoides (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | |
| T1 | 222,79 b | 318,63 a | 385,07 a |
| T2 | 451,57 a | 149,21 b | 334,59 a |
| T3 | 353,83 ab | 200,23 ab | 404,59 a |
| T4 | 380,33 b | 199,20 ab | 367,87 a |
| Fatores | | Clorofila <i>a</i> | Clorofila <i>b</i> |
| Tratamento | | 1,87 ns | 2,41 ns |
| Coleta (DAA) | | 0,38 ns | 1,76 ns |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 0,92 ns | 2,27* |
| C.V. (%) | | 13,52 | 17,63 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

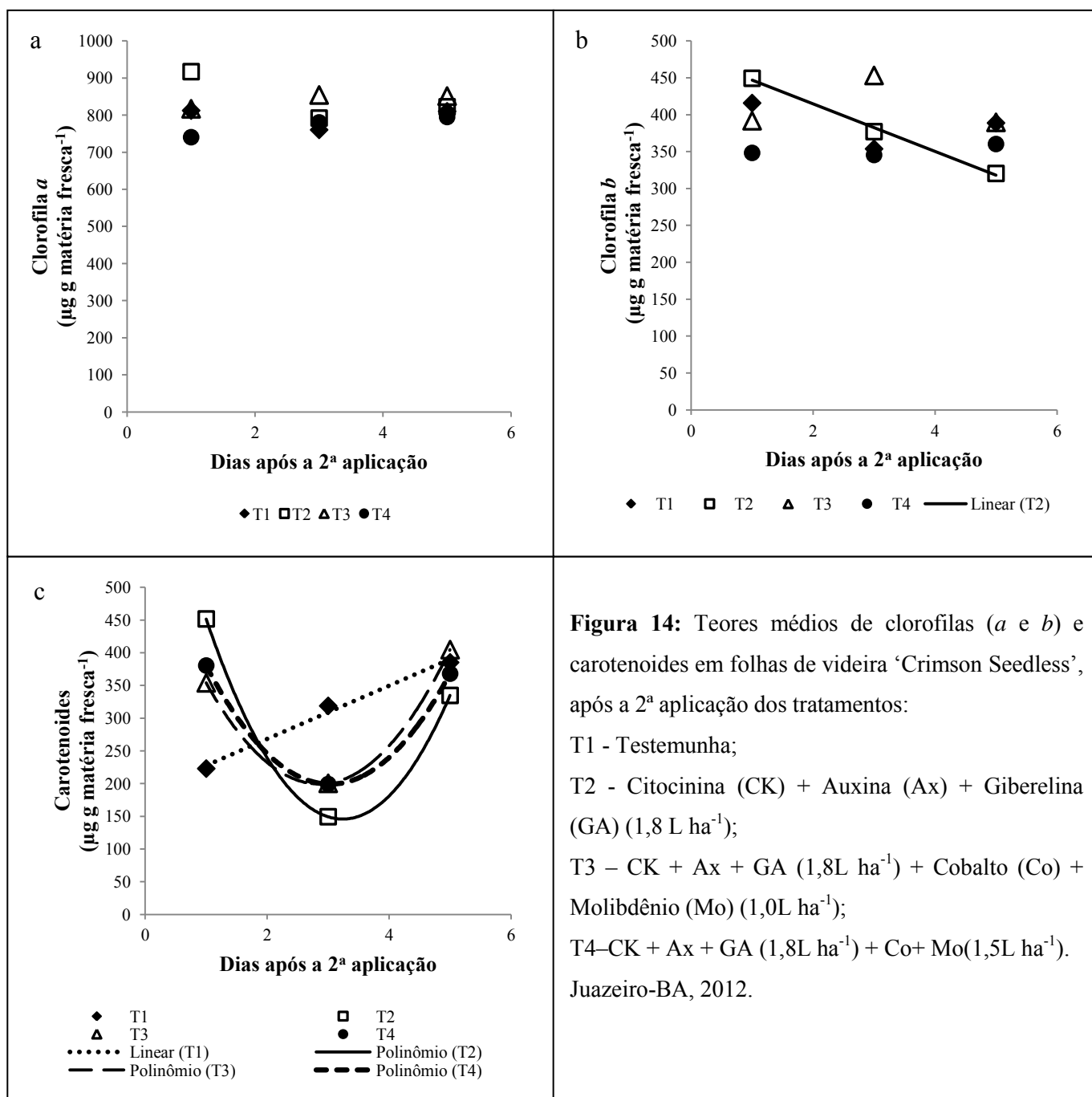


Figura 14: Teores médios de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos:

T1 - Testemunha;

T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8 \text{ L ha}^{-1}$);

T3 – CK + Ax + GA ($1,8 \text{ L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0 \text{ L ha}^{-1}$);

T4–CK + Ax + GA ($1,8 \text{ L ha}^{-1}$) + Co+ Mo($1,5 \text{ L ha}^{-1}$).

Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Equações | | |
|-------------|------------------------|-------------------------------|--|
| | Clorofila <i>a</i> (a) | Clorofila <i>b</i> (b) | Carotenoides (c) |
| T1 | Não significativa | Não significativa | $y = 40,57x + 187,1227778$ |
| T2 | Não significativa | $y = -32,2375x + 479,1069444$ | $y = 60,9685417x^2 - 395,0566667x + 785,6614583$ |
| T3 | Não significativa | Não significativa | $y = 44,7447917x^2 - 255,7783333x + 564,8635417$ |
| T4 | Não significativa | Não significativa | $y = 43,7252083x^2 - 265,4666667x + 602,0714583$ |

O molibdênio é co-fator da enzima nitrato redutase, enzima essencial na assimilação de nitrato. Durante a redução de nitrato, os elétrons são transferidos do molibdênio para o nitrato. Assim, a aplicação de molibdênio também pode melhorar a captação de nitrogênio (BROADLEY et al., 2012b). Já o cobalto impede a degradação da clorofila através da inibição da síntese de etileno, pois inibe a conversão de ACC em etileno, realizada pela ACC oxidase, a última etapa na biossíntese do etileno, provocando o acúmulo de ACC. Além disso, a redução dos níveis de etileno poderá aumentar os efeitos das citocininas (LAU; YANG, 1976; YU; YANG, 1979). Devido a esses fatos, as plantas tratadas com a mistura de cobalto e molibdênio apresentaram maiores concentrações de clorofilas.

Com relação aos pigmentos na 2ª aplicação dos tratamentos, observou-se que plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), foram muito semelhantes à testemunha (Tabela 13; Figura 14), não sendo observadas diferenças estatísticas para clorofilas *a* e *b*. Isso está de acordo com o ocorrido na 1ª aplicação, na qual os tratamentos com reguladores vegetais apresentaram efeitos positivos aos 14 DAA, assim como nas trocas gasosas.

De uma maneira geral, não foram observadas diferenças entre os tratamentos para as concentrações de clorofilas, após a 3ª aplicação dos tratamentos (Tabela 14; Figuras 15 a e b). Entretanto, as maiores concentrações de clorofilas *a* e *b* (Tabela 14) foram observadas nas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4) a 1 DAA. Esse resultado permaneceu aos 5 DAA, entretanto sem diferir do tratamento com a mistura de reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,0L ha⁻¹ (T3).

Aos 14 DAA, o tratamento com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,0L ha⁻¹ (T3) apresentou maior concentração de clorofilas *a* e *b*, apesar de não diferir estatisticamente da testemunha (T1) e do tratamento somente com reguladores vegetais (T2). Esses resultados permaneceram aos 21 DAA, entretanto as plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) passaram a apresentar menores concentrações de clorofila.

Quanto ao teor de carotenoides após a 1ª aplicação dos tratamentos (Tabela 12; Figura 13c), verifica-se que plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a 1,0L ha⁻¹ (T3) apresentaram maiores concentrações aos 3 DAA, mas, aos 7 DAA, somente as plantas tratadas com reguladores

vegetais (T2) apresentaram maiores resultados que a testemunha (T1). Além disso, observou-se que houve queda nos teores de carotenóides entre 3 e 14 DAA, assim como ocorreu para as clorofilas. Aos 21 DAA, todos os tratamentos com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) apresentaram maiores concentrações de carotenóides.

Após a 2^a aplicação dos tratamentos, observou-se que as concentrações de carotenoides (Tabela 13; Figura 14c) foram maiores nas plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apesar do tratamento com 1,5L ha⁻¹ (T4), não diferir estatisticamente da testemunha. Entretanto, aos 3 DAA, houve redução nas concentrações, e estes passaram a ser menores que a testemunha.

De uma maneira geral, não foram observadas diferenças entre os tratamentos para as concentrações de carotenóides, após a 3^a aplicação dos tratamentos (Tabela 14; Figuras 15c), assim como ocorreu para as clorofilas. Entretanto, verifica-se que as maiores concentrações foram encontradas nas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes (T3 e T4) a 1 e 3 DAA.

Devido às propriedades de absorção de luz, quando o aparato fotossintético é super excitado como, por exemplo, em situações com elevadas condições de luz, a energia absorvida pode ser transferida para o oxigênio e formar as espécies reativas de oxigênio (EROs). Da mesma maneira, a inibição da biossíntese ou degradação da clorofila podem levar à produção de EROs. Devido a esse fato, o metabolismo da clorofila é altamente regulado durante o desenvolvimento da planta (HÖRTENSTEINER; KRÄUTLER, 2011).

Assim, as clorofilas não ocorrem como moléculas livres, mas sim unidas aos carotenoides, nos fotossistemas (PSI e PSII), dispostos nas bicamadas lipídicas das membranas dos tilacoides, diminuindo sua interação com o oxigênio, pois os carotenoides possuem função antioxidante e, assim, previnem os danos fotooxidativos, por isso é importante o aumento na concentração dos carotenoides (HAVAUX, 1998; REINBOTHE et al., 2010).

Tabela 14: Teores médios de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 3ª aplicação | | | | | | |
|---|--------------------------|------------|--------------------|---------|--------------|-----------|--------|
| | 1 | 3 | 5 | 7 | 14 | 21 | 28 |
| Clorofila <i>a</i> (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | | | |
| T1 | 651,99 b | 804,66 b | 1154,77 | 1104,66 | 1297,47 a | 922,95 ab | 810,68 |
| T2 | 626,52 b | 815,21 b | 1276,33 | 1234,87 | 1181,99 ab | 862,50 ab | 894,77 |
| T3 | 617,90 b | 1000,10 ab | 1171,32 | 1145,1 | 1239,42 a | 997,35 a | 953,12 |
| T4 | 871,04 a | 1045,16 a | 1135,3 | 1173,54 | 988,14 b | 818,22 b | 805,51 |
| Clorofila <i>b</i> (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | | | |
| T1 | 329,55 b | 370,95 | 569,53 | 544,6 | 595,31 ab | 461,05 ab | 388,22 |
| T2 | 290,55 b | 382,45 | 656,34 | 572,19 | 676,98 a | 390,04 b | 462,00 |
| T3 | 400,50 b | 497,61 | 556,94 | 532,25 | 625,92 a | 493,93 a | 466,68 |
| T4 | 1180,50 a | 489,69 | 540,89 | 509,28 | 463,26 b | 378,28 b | 390,44 |
| Carotenoides (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | | | |
| T1 | 314,55 b | 417,82 ab | 473,93 | 530,1 | 564,55 | 486,00 ab | 409,97 |
| T2 | 316,07 b | 376,40 b | 558,21 | 529,28 | 540,9 | 461,84 ab | 477,93 |
| T3 | 338,14 b | 464,57 a | 532,75 | 519,11 | 569,54 | 524,81 a | 473,81 |
| T4 | 600,00 a | 478,64 a | 491,71 | 515,95 | 504,5 | 437,95 b | 386,1 |
| Fatores | Clorofila <i>a</i> | | Clorofila <i>b</i> | | Carotenoides | | |
| Tratamento | 1,34 ns | | 8,52 ** | | 2,80 * | | |
| Coleta (DAA) | 53,11 ** | | 14,94 ** | | 19,22 ** | | |
| Tratamento X Coleta (DAA) | 3,75** | | 21,39 ** | | 6,55 ** | | |
| C.V. (%) | 13,08 | | 18,44 | | 13,15 | | |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

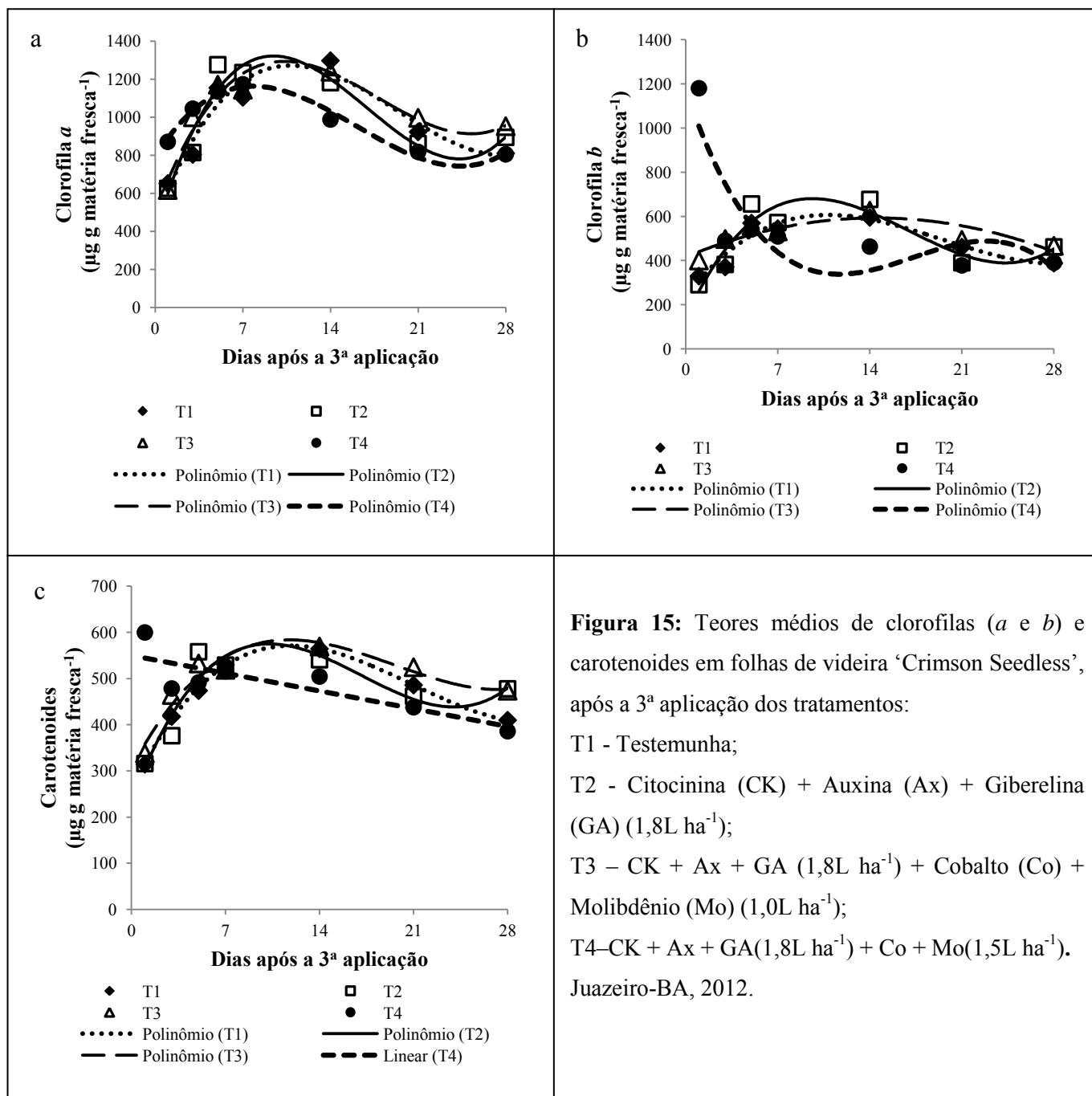


Figura 15: Teores médios de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos:

T1 - Testemunha;

T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$);

T3 – CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$);

T4–CK + Ax + GA($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co + Mo($1,5\text{L ha}^{-1}$).

Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Equações | | |
|-------------|---|--|---|
| | Clorofila <i>a</i> (a) | Clorofila <i>b</i> (b) | Carotenoides (c) |
| T1 | $y = 0,1922086x^3 - 11,1457931x^2 + 173,7730888x + 453,0525369$ | $y = 0,0860949x^3 - 5,0237825x^2 + 78,5748997x + 235,1934686$ | $y = 0,0570280x^3 - 3,5662161x^2 + 60,503859x + 259,9285297$ |
| T2 | $y = 0,3295806x^3 - 16,6905059x^2 + 227,1929735x + 386,8734972$ | $y = 0,1836694x^3 - 9,3570132x^2 + 129,1702148x + 140,0641786$ | $y = 0,1050539x^3 - 5,3974865x^2 + 77,5343995x + 234,1727372$ |
| T3 | $y = 0,2279223x^3 - 12,1546765x^2 + 177,8962088x + 501,5263047$ | $y = -0,8387950x^2 + 24,3306571x + 416,300424$ | $y = 0,0572404x^3 - 3,3533115x^2 + 55,1044123x + 306,3024817$ |
| T4 | $y = 0,1856727x^3 - 8,9638108x^2 + 106,1886503x + 791,6536022$ | $y = -0,215026x^3 + 11,131733x^2 - 171,930110x + 1169,980336$ | $y = -5,4809913x + 549,6919019$ |

Quanto à concentração de açúcares redutores, observa-se que os tratamentos com reguladores vegetais combinados com nutrientes (T3 e T4), apresentaram as maiores concentrações até os 7 DAA, após a 1ª aplicação dos tratamentos, apesar de, aos 3 DAA, não diferirem estatisticamente dos demais (Tabela 15; Figura 16b). Entretanto, aos 14 DAA, somente o tratamento na dosagem de 1,5L ha⁻¹ de nutrientes (T4) permaneceu apresentando maiores concentrações de açúcares redutores, apesar de não diferir estatisticamente dos demais aos 21 DAA. No entanto, não houve diferenças para açúcares totais (Tabela 15; Figura 16a); assim, essa maior concentração de açúcares redutores indica menor translocação de açúcares das fontes para os drenos.

Nas fontes, tende a ocorrer o acúmulo de açúcares e açúcares-álcoois, os quais são osmoticamente ativos e difundem-se em direção ao sistema vascular para serem transportados para o floema, tanto por mecanismos ativos quanto passivos. O mecanismo de carregamento utilizado pelo floema pode aumentar ou restringir a fixação e o fluxo de carbono, em resposta às condições ambientais, podendo limitar a força dos drenos e a produção de carboidratos nas fontes (SLEWINSKI; BRAUN, 2010).

Os carboidratos translocados a longas distâncias no floema são os açúcares não redutores, pois são menos reativos do que seus equivalentes redutores. Nos açúcares não redutores o grupo cetona ou aldeído é reduzido a um álcool ou combinado com um grupo semelhante em outro açúcar (VAN BEL; HESS, 2008; DINANT; LEMOINE, 2010). A sacarose é o açúcar predominantemente translocado através do floema, entretanto também são transportados carboidratos móveis que contêm a sacarose ligada a um número variável de moléculas de galactose, como a rafinose, estaquiiose e verbascose, além dos açúcares-álcoois, como o sorbitol e o manitol (LALONDE et al., 2003; VAN BEL; HESS, 2008).

Assim, o aumento na concentração de açúcares redutores nas folhas das plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais com nutrientes (T3 e T4) está de acordo com os dados obtidos para as trocas gasosas, uma vez que a maior concentração de açúcares redutores estava limitando as taxas fotossintéticas através de um *feedback* negativo, devido ao acúmulo de açúcares, sendo que, aos 14 DAA, quando as concentrações de açúcares reduziram as taxas de assimilação de CO₂ aumentaram.

Tabela 15: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores, em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 1ª aplicação | | | | |
|---|--------------------------|--------------|----------|----------------|--------|
| | 3 | 5 | 7 | 14 | 21 |
| Açúcares Totais (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | |
| T1 | 417,95 | 378,64 a | 393,85 | 411,54 | 285,83 |
| T2 | 398,89 | 340,72 ab | 447,64 | 341,75 | 339,17 |
| T3 | 419,47 | 315,87 b | 356,44 | 350,73 | 419,58 |
| T4 | 455,95 | 345,16 ab | 460,45 | 394,75 | 416,38 |
| Açúcares Redutores (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | |
| T1 | 25,78 | 24,93 ab | 23,48 b | 25,95 b | 24,14 |
| T2 | 24,51 | 24,96 b | 23,60 b | 32,24 ab | 30,36 |
| T3 | 33,31 | 29,15 a | 32,08 a | 23,03 b | 25,22 |
| T4 | 30,47 | 29,80 a | 27,46 ab | 38,91a | 33,11 |
| Fatores | | Açúcar total | | Açúcar redutor | |
| Tratamento | | 2,01 ns | | 10,94 ** | |
| Coleta (DAA) | | 4,40 * | | 2,17 ns | |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 1,72 ns | | 4,05 ** | |
| C.V. (%) | | 20,13 | | 18,29 | |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

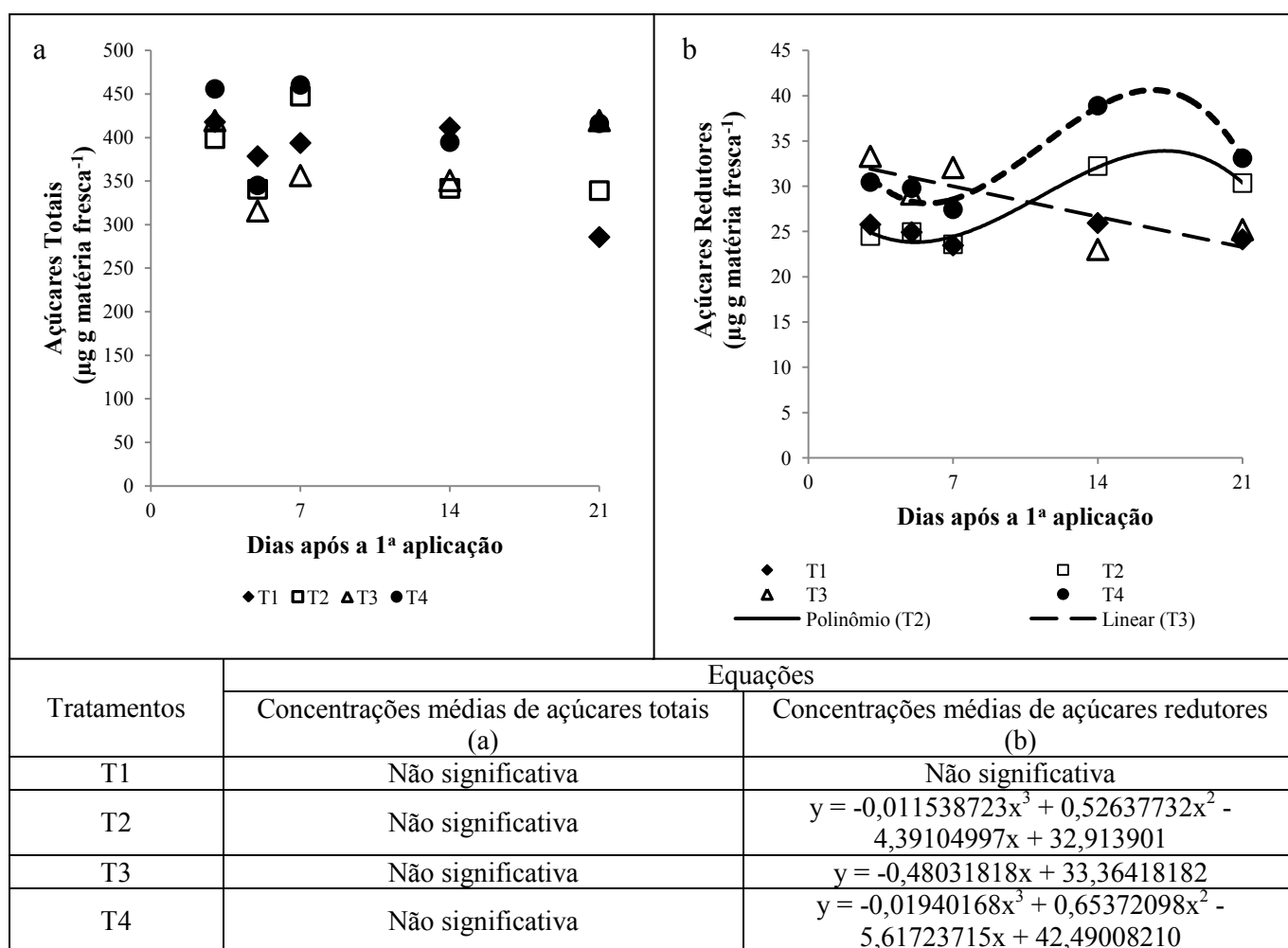


Figura 16: Concentrações médias de açúcares totais (a) e açúcares redutores (b), em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Verifica-se também que a translocação foi mais eficiente nas plantas tratadas com a menor dosagem de nutrientes (T3), uma vez que o tratamento com a maior dosagem (T4) continuou a apresentar concentrações maiores de açúcares redutores. Devido aos açúcares serem produtos primários da fotossíntese, as suas concentrações de podem ser parte do sistema de sinalização, pois seus níveis elevados reprimem a expressão de genes associados à fotossíntese, através de um sistema *feedback* negativo do produto final (QUIRINO et al., 2000).

As plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) apresentaram tendência de aumento na concentração de açúcares a partir dos 14 DAA, entretanto não diferiu estatisticamente dos demais tratamentos. Além disso, observa-se que a testemunha (T1) não difere ao longo das coletas, evidenciando que todos os tratamentos com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) influenciaram, de alguma forma, na concentração de açúcares redutores nas folhas.

O balanço hormonal pode influenciar na regulação das relações fonte-dreno e no metabolismo. As auxinas influenciam na partição de carboidratos, pois estimulam a mobilização de carboidratos das folhas e ápice caulinar, além de estimular a translocação de assimilados para os órgãos dreno (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013). Elas participam, também, do desenvolvimento vascular, pois induzem a diferenciação dos elementos traqueais do xilema, juntamente com as citocininas, podendo substituir primórdios foliares, induzir ligações vasculares em caules, além de induzir a formação de novos componentes vasculares a partir de células parenquimáticas, influenciando, por conseguinte, na translocação de fotoassimilados (BERLETH; MATTSSON; HARDTKE, 2000; WERNER; SCHMÜLLING, 2009).

A enzima aldeído oxidase está envolvida na biossíntese da auxina, pois catalisa a oxidação do indol-3-acetaldeído (IAAd) para ácido indol-3-acético (IAA), durante o desenvolvimento inicial. O molibdênio é co-fator dessa enzima; logo, a aplicação desse micronutriente pode aumentar ainda mais as concentrações de auxina na planta (SEO et al., 1998; BROADLEY et al., 2012b; MENDEL; KRUSE, 2012; WI; JI; PARK, 2012). A citocinina também possui efeitos nas relações fonte-dreno, pois aumenta a força dos drenos, devido ao fato de estimular o crescimento e aumentar a capacidade de utilização da sacarose, regulando as enzimas sucrolíticas, além de aumentar a atividade fotossintética da fonte e a área foliar (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

Com relação à 2ª aplicação dos tratamentos, verifica-se que as plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) apresentaram a maior concentração de açúcares totais a 1 DAA, apesar de não diferir estatisticamente das testemunhas, entretanto apresentaram menor concentração de açúcares redutores (Tabela 16; Figura 17). Já as plantas tratadas com reguladores combinados com nutrientes (T3 e T4) apresentaram menor concentração de açúcares totais e redutores até os 3 DAA; esta, provavelmente, foi resposta residual da aplicação anterior, uma vez que o tratamento T2 apresentou tendência de aumento na concentração de açúcares, e T3, tendência à redução. Essa menor

concentração de açúcares redutores indica maior translocação de fotoassimilados para os drenos.

Tabela 16: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 2ª aplicação | | |
|---|--------------------------|--------------|----------------|
| | 1 | 3 | 5 |
| Açúcares Totais (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | |
| T1 | 518,24 a | 611,29 a | 483,55 ab |
| T2 | 551,14 a | 449,79 b | 372,26 bc |
| T3 | 416,40 b | 594,82 a | 336,69 c |
| T4 | 473,50 ab | 556,14 ab | 578,12 a |
| Açúcares Redutores (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | |
| T1 | 46,91 a | 40,56 a | 29,16 |
| T2 | 39,45 ab | 46,78 a | 32,64 |
| T3 | 35,13 bc | 39,30 ab | 36,91 |
| T4 | 27,85 c | 31,03 b | 38,45 |
| Fatores | | Açúcar total | Açúcar redutor |
| Tratamento | | 8,06 ** | 6,10 ** |
| Coleta (DAA) | | 14,05 ** | 5,21 ** |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 7,89 ** | 9,02 ** |
| C.V. (%) | | 14,58 | 14,95 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

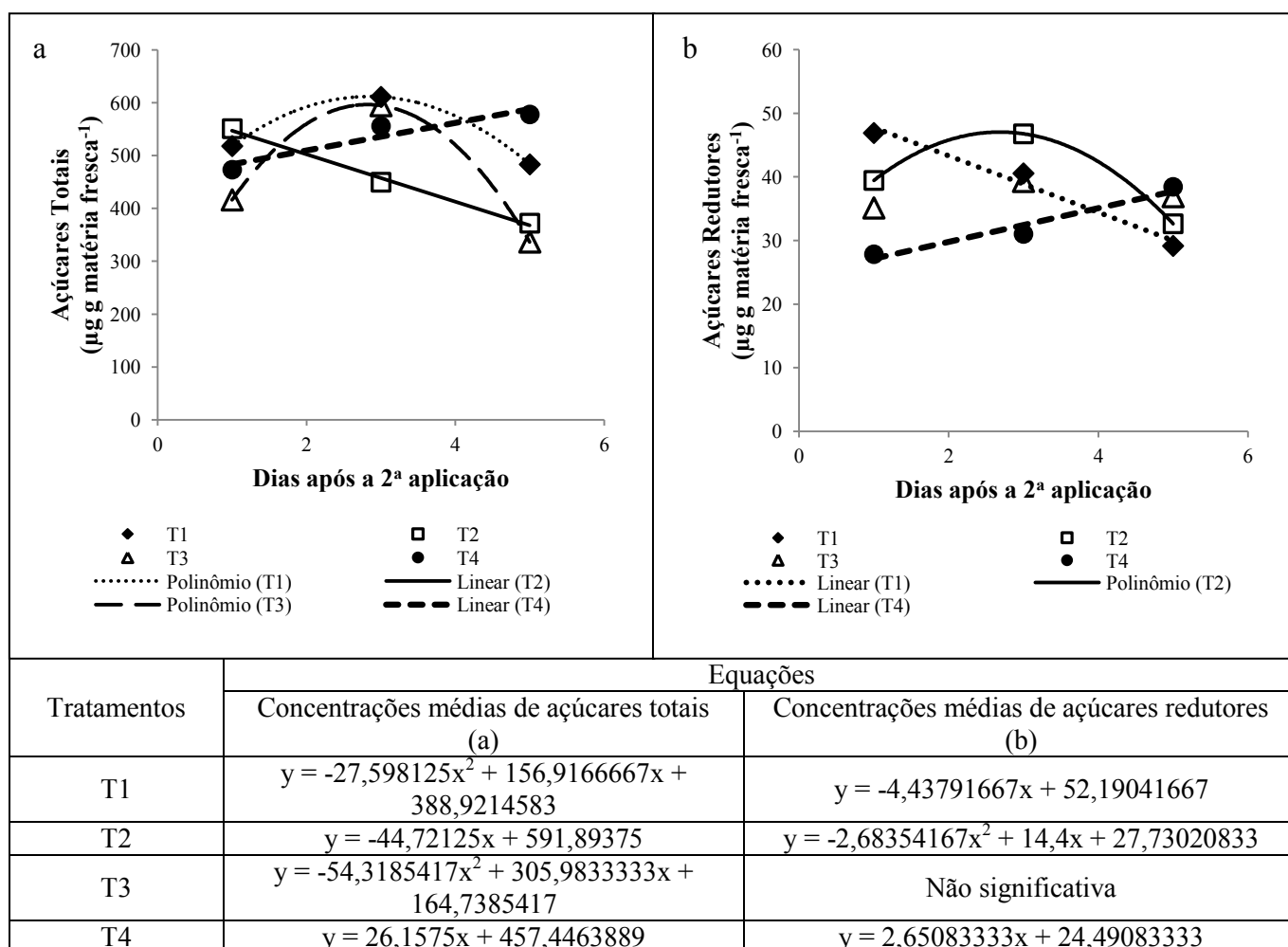


Figura 17: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

A aplicação de cobalto favorece a translocação dos fotoassimilados, uma vez que diminui a síntese de etileno. O etileno, na maioria das vezes, é um inibidor de crescimento e, por isso, diminui a força dos drenos, diminuindo a atividade das invertases (LAU; YANG, 1976; YU; YANG, 1979; ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

Aos 3 DAA, após a 3ª aplicação dos tratamentos, observou-se que os tratamentos com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) apresentaram menores concentrações de açúcares totais e redutores (Tabela 17; Figura 18) que as testemunhas,

apesar de não diferirem estatisticamente para açúcares totais. Essa resposta, possivelmente, evidencia uma resposta residual da 2ª aplicação dos tratamentos.

Já aos 21 e 28 DAA, as maiores concentrações de açúcares totais e redutores passaram a ser apresentadas pelas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4), assim como ocorreu na 1ª aplicação dos tratamentos. Além disso, observou-se que, a partir dos 21 DAA, foram encontradas as maiores concentrações de açúcares ao longo das coletas, evidenciando acúmulo de reservas no decorrer do tempo.

De uma maneira geral, observou-se que os tratamentos com reguladores vegetais combinados com nutrientes (T3 e T4) apresentam tendência a acumular fotoassimilados até os 14 DAA, após a 1ª aplicação dos tratamentos. Depois, nas demais aplicações, apresentaram maior tendência à translocação, possivelmente devido à resposta mais tardia dos tratamentos com reguladores vegetais e nutrientes.

Os fotoassimilados constituem mais de 90% da massa seca da planta, sendo que parte deles é utilizada durante o crescimento, convertendo-se em biomassa, e a outra é oxidada na respiração, servindo como fonte de energia para o crescimento e funcionamento dos processos biológicos (LALONDE et al., 2003; POPOV et al., 2003). As células são reguladas pela partição de fotoassimilados, os quais são direcionados para o aumento de biomassa, propagação de células e sua sobrevivência (MELIS, 2013). As alterações nas relações entre fonte e dreno podem afetar a produtividade das plantas, pois pode ocorrer a redução do número e tamanho de órgãos dreno, devido à redução da produção de fotoassimilados nos órgãos fonte e, conseqüentemente, reduzir sua translocação (ALBACETE; MARTÍNEZ-ANDÚJAR; PÉREZ-ALFOCEA, 2013).

A planta de videira é extremamente exigente quanto aos níveis de carboidratos para eficiência e qualidade na formação de seus frutos. Já nas primeiras duas a três semanas após a brotação, o movimento dos assimilados é essencialmente em direção ao ápice dos ramos, que, nesse estágio, dependem de carboidratos e compostos nitrogenados armazenados em outras partes da planta (KRIEDEMANN; KLIOWER; HARRIS, 1970; JACKSON, 2008).

Tabela 17: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 3ª aplicação | | | | | | |
|---|--------------------------|--------------|--------|--------|----------------|-----------|----------|
| | 1 | 3 | 5 | 7 | 14 | 21 | 28 |
| Açúcares Totais (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | | | |
| T1 | 353,00 | 574,80 | 317,50 | 365,80 | 396,50 a | 501,30 ab | 508,50 b |
| T2 | 299,50 | 446,50 | 232,90 | 347,50 | 285,40 c | 428,60 b | 545,50 b |
| T3 | 356,00 | 441,60 | 338,60 | 385,60 | 344,10 ab | 478,70 ab | 494,50 b |
| T4 | 361,30 | 466,20 | 293,40 | 396,50 | 335,50 bc | 600,04 a | 836,00 a |
| Açúcares Redutores (µg g matéria fresca ⁻¹) | | | | | | | |
| T1 | 32,73 | 43,17 a | 26,74 | 29,24 | 33,20 | 47,29 | 52,23 b |
| T2 | 25,53 | 31,31 b | 24,62 | 27,67 | 26,68 | 39,75 | 39,42 c |
| T3 | 29,34 | 27,74 b | 28,38 | 26,73 | 28,48 | 42,8 | 35,38 c |
| T4 | 24,90 | 30,46 b | 24,63 | 31,00 | 28,82 | 53,30 | 64,69 a |
| Fatores | | Açúcar total | | | Açúcar redutor | | |
| Tratamento | | 12,12 ** | | | 13,45 ** | | |
| Coleta (DAA) | | 46,15 ** | | | 45,50 ** | | |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 4,52 ** | | | 4,51 ** | | |
| C.V. (%) | | 18,8 | | | 19,04 | | |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

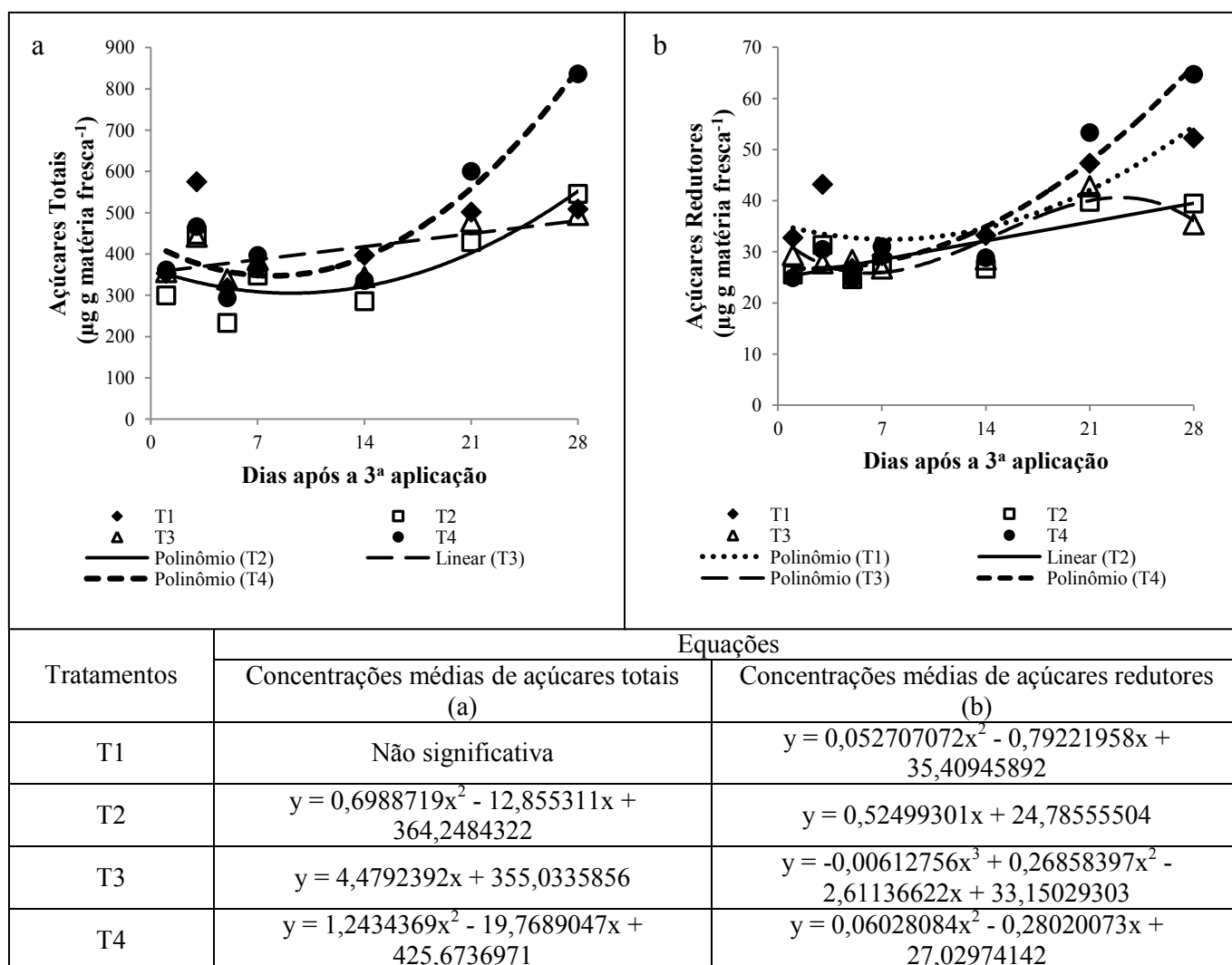


Figura 18: Concentrações médias de açúcares totais e açúcares redutores em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Apesar da não diferença estatística entre os tratamentos aos 3 DAA após a 1ª aplicação dos tratamentos para a atividade das enzimas antioxidantes (Tabela 18; Figuras 19b e 20 a e b), todos os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram maior atividade da superóxido dismutase (SOD) e peroxidase (POD) que a testemunha (T1). Para a catalase

(CAT), também ocorreu esse fenômeno, entretanto não houve diferença estatística entre os tratamentos. As maiores atividades da SOD e CAT foram encontradas nas plantas tratadas com reguladores combinados com nutrientes a $1,0L\ ha^{-1}$ (T3), seguidas pelas plantas tratadas com os reguladores vegetais sozinhos (T2), as quais também apresentaram uma das maiores atividades da POD.

Observa-se que os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a $1,0L\ ha^{-1}$ (T3), agiram como protetores contra o estresse aos 3 DAA, pois apresentaram as maiores atividades de enzimas antioxidantes, mas com baixo nível de peroxidação de lipídios (Tabela 18; Figura 19a). O fato dos pigmentos fotossintéticos terem aumentado nesses tratamentos indica que não houve degradação deles, assim como aumento no teor de carotenoides, reforçando que não está ocorrendo estresse oxidativo, e que esses tratamentos estão conferindo proteção a essas plantas.

Como aos 3 DAA, a atividade enzimática estava oferecendo atividade protetora contra o estresse nos tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), aos 5 DAA, a atividade enzimática já se encontrava reduzida. Entretanto, as plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a $1,0L\ ha^{-1}$ (T3) apresentaram maior peroxidação de lipídios, o que provocou maior atividade da POD e CAT que o tratamento com a $1,5L\ ha^{-1}$ (T4). Esse estresse oxidativo apresentado pelo tratamento T3, possivelmente, contribuiu para a redução das trocas gasosas, uma vez que esse tratamento apresentou baixa taxa de assimilação de CO_2 nessa avaliação.

Apesar da não diferença estatística entre os tratamentos, a atividade da SOD foi maior nas testemunhas, assim como a POD e a CAT, aos 5 DAA. Esse aumento na atividade enzimática das plantas da testemunha indica que a planta passou recentemente por algum tipo de estresse, o qual provavelmente já foi superado, já que a peroxidação de lipídios foi menor em comparação aos demais tratamentos.

Aos 7 DAA, a maior peroxidação lipídica foi encontrada nas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutriente $1,5L\ ha^{-1}$ (T4), provavelmente, porque, nessas plantas, a atividade da SOD, POD e CAT estavam dentre as mais baixas, indicando que esses tratamentos não estavam conseguindo combater o estresse oxidativo nesse momento.

Tabela 18: Valores médios de peroxidação de lipídios e atividade das enzimas superóxido dismutase, peroxidase e catalase em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após 1ª aplicação | | | | |
|---|------------------------|-------------|-------------|-------------|------------|
| | 3 | 5 | 7 | 14 | 21 |
| Peroxidação de lipídios (MDA, nmol g massa fresca ⁻¹) | | | | | |
| T1 | 24,78 b | 37,68 b | 41,27 b | 37,13 | 63,09 a |
| T2 | 20,28 b | 42,80 b | 47,56 ab | 33,98 | 33,74 c |
| T3 | 24,38 b | 60,38 a | 48,12 ab | 37,19 | 46,34 b |
| T4 | 31,35 a | 45,63 b | 56,67 a | 41,05 | 39,20 bc |
| Superóxido Dismutase (SOD, U mg ⁻¹ de proteína) | | | | | |
| T1 | 6671,19 b | 74867,40 a | 84856,13 ab | 29861,97 b | 27047,51 b |
| T2 | 23232,21 ab | 37124,35 b | 48970,34 ab | 127544,52 a | 93383,67 a |
| T3 | 30312,69 a | 59432,67 ab | 131066,00 a | 58293,99 b | 16591,69 b |
| T4 | 15967,40 ab | 59087,02 ab | 32905,38 b | 57104,61 b | 35968,74 b |
| Peroxidase (POD, µmol de purpurogalina min ⁻¹ mg ⁻¹ de proteína) | | | | | |
| T1 | 40,38 b | 453,76 a | 177,21 | 76,87 b | 96,78 b |
| T2 | 97,68 a | 212,93 b | 247,00 | 322,07 a | 304,44 a |
| T3 | 66,70 ab | 224,14 b | 283,57 | 220,63 ab | 72,64 b |
| T4 | 86,98 a | 122,23 c | 161,66 | 181,89 ab | 226,82 ab |
| Catalase (CAT, nmol de H ₂ O ₂ consumido min ⁻¹ mg ⁻¹ proteína) | | | | | |
| T1 | 1,67 | 7,15 | 7,04 b | 3,55 | 5,11 ab |
| T2 | 2,60 | 6,89 | 7,23 b | 8,14 | 12,38 a |
| T3 | 2,69 | 11,68 | 17,82 a | 9,27 | 1,74 b |
| T4 | 2,48 | 6,69 | 6,42 b | 5,01 | 13,67 a |
| Fatores | | TBARS | SOD | POD | CAT |
| Tratamentos | | 7,19** | 4,24 ** | 6,00** | 4,52 ** |
| Coleta (DAA) | | 43,99** | 11,32 ** | 17,11 ** | 11,64 ** |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | 7,92** | 6,39 ** | 9,13 ** | 5,91 ** |
| C.V. (%) | | 17,48 | 61,37 | 43,92 | 57,76 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

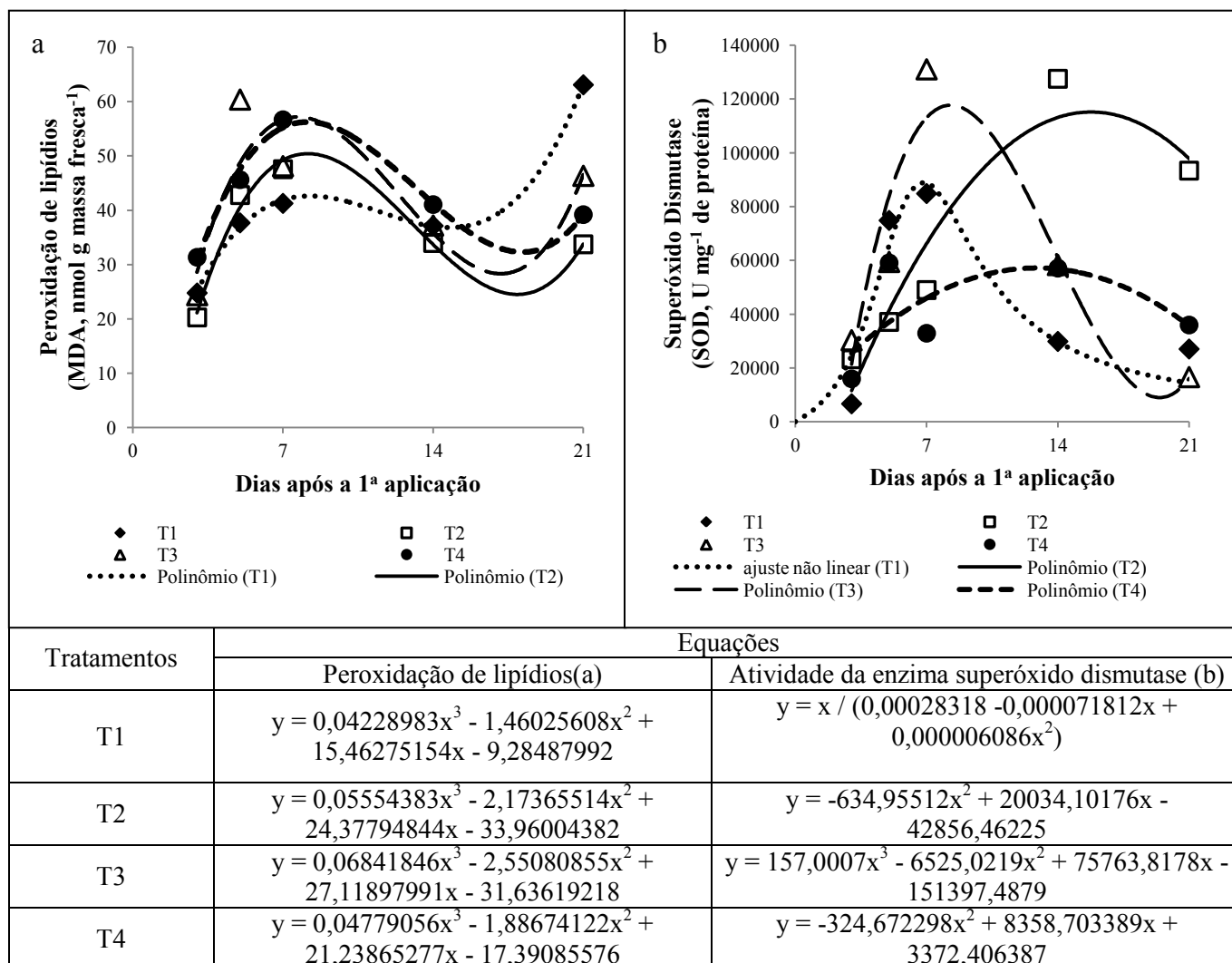


Figura 19: Valores médios de peroxidação de lipídios(a) e atividade da enzima superóxido dismutase (b), após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Apesar de as plantas tratadas somente com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes a 1,0L ha⁻¹ (T3) terem apresentado maior peroxidação lipídica que a testemunha (T1), apresentaram também maior atividade enzimática, indicando que as plantas estavam combatendo o estresse.

Aos 14 DAA, as plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) apresentaram a maior atividade da SOD e POD, apesar de terem apresentado a menor peroxidação lipídica, indicando que o aumento na atividade enzimática está causando

efeito protetor, o que pode ser comprovado pelo aumento das trocas gasosas dessas plantas. As plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes (T3 e T4) também apresentaram esse efeito, porém não diferiram estatisticamente da testemunha. O efeito protetor do aumento da atividade enzimática nos tratamentos com reguladores vegetais, nas coletas anteriores, fica ainda mais claro nessa avaliação, uma vez que, aos 21 DAA, a peroxidação lipídica foi mais elevada na testemunha (T1).

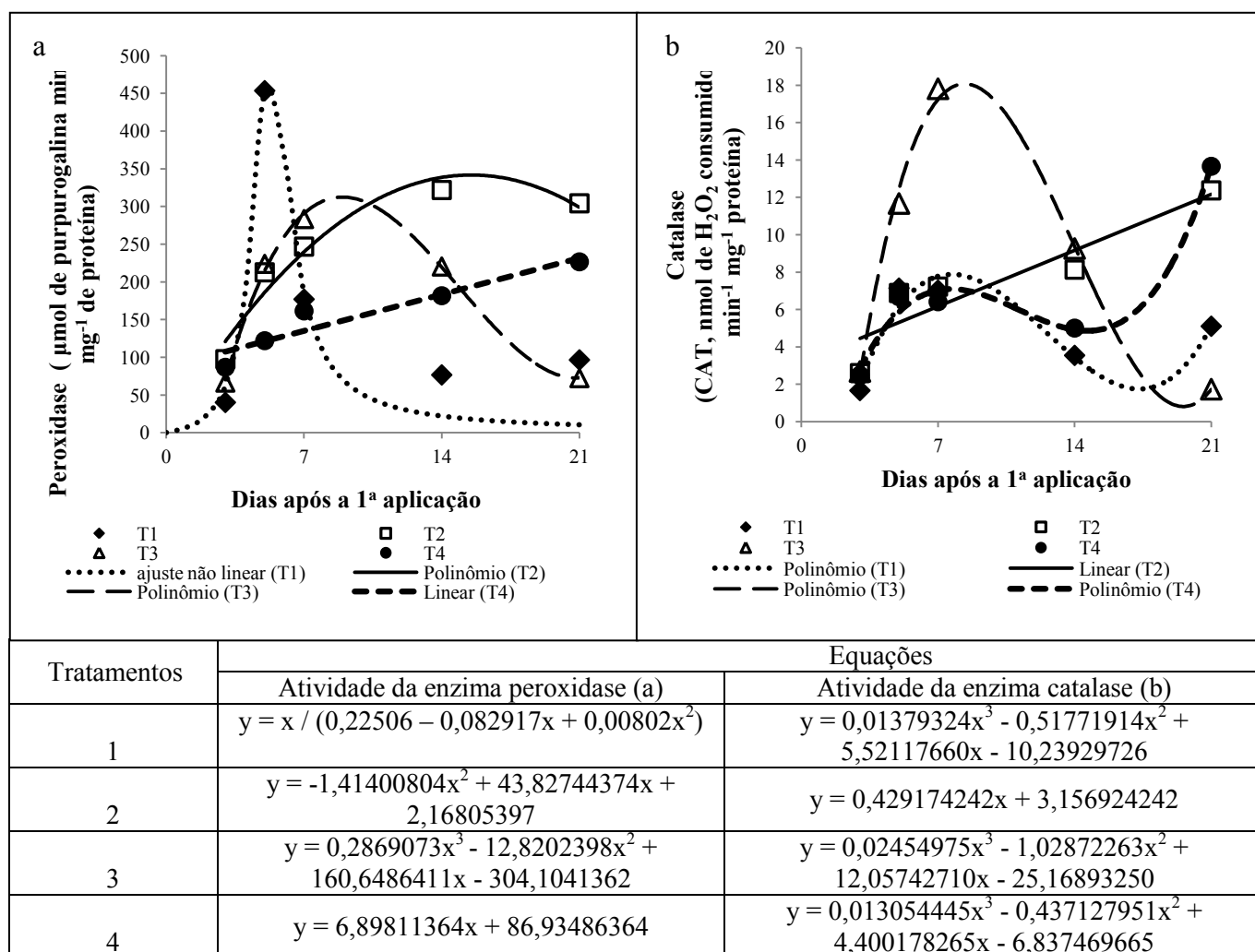


Figura 20: Atividade das enzimas peroxidase (a) e catalase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 1ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) ($1,8\text{L ha}^{-1}$); T3 - CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) ($1,0\text{L ha}^{-1}$); T4 - CK + Ax + GA ($1,8\text{L ha}^{-1}$) + Co + Mo ($1,5\text{L ha}^{-1}$). Juazeiro-BA, 2012.

O tratamento com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2), apresentou a menor peroxidação lipídica, além da maior atividade da SOD, POD e CAT, aos 21 DAA. A segunda menor peroxidação lipídica foi encontrada nas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4). Essas plantas também apresentaram a segunda maior atividade da SOD, POD e CAT. Todos esses resultados estão de acordo com as trocas gasosas, uma vez que as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram as maiores taxas, indicando que essas plantas estão mais saudáveis que a testemunha.

De uma maneira geral, verificou-se que as maiores atividades das enzimas antioxidantes foram encontradas aos 7 DAA, porém as plantas tratadas com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) mantiveram a atividade enzimática alta, enquanto que a testemunha reduziu e manteve estável.

O balanço hormonal é muito importante no combate ao estresse das plantas. A citocinina tem um importante papel nesse contexto, pois possui respostas associadas à sinalização gênica no metabolismo e biossíntese de substâncias que combatem o estresse (GUPTA; RASHOTTE, 2014). A interação da citocinina com as EROs é muito importante nesse processo e uma das formas com que esse hormônio contribui é formando um complexo com o cobre e, assim, adquirindo uma função parecida com a da superóxido dismutase, removendo os radicais superóxido (INOUE; HIROBE, 1986).

Outra forma da citocinina combater as EROs é aumentar a atividade das enzimas antioxidantes, como foi observado por Zavaleta-Macera et al. (2007), os quais verificaram que a aplicação exógena de citocinina (BAP) além de impedir a degradação de clorofila em folhas senescentes de trigo, aumentou a atividade das enzimas catalase e ascorbato peroxidase. Os autores sugerem que a citocinina protege a células contra danos oxidativos, impedindo a peroxidação lipídica, protegendo o aparato fotossintético e atrasando a senescência das folhas. Petit-Paly et al.(1999) também verificaram que a citocinina controla os níveis da catalase em plantas estressadas.

Outro hormônio envolvido no combate ao estresse é a giberelina, pois sua aplicação exógena atrasa a senescência em diversas espécies diminuindo a peroxidação lipídica, através do combate as EROs (YU et al., 2009)

O molibdênio é co-fator da enzima nitrato redutase, a qual catalisa o primeiro passo da assimilação do nitrato, a redução de nitrato para nitrito. Entretanto,

além dessa função, a nitrato redutase pode catalisar a redução do nitrito em óxido nítrico, quando o nitrito está em concentrações muito elevadas na planta. O óxido nítrico tem influência em diversos processos fisiológicos, entre eles aumentar a tolerância ao estresse oxidativo, uma vez que diminui a peroxidação lipídica e aumenta a atividade de enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase, peroxidase e catalase (CHENG; HSU; HUEI KAO, 2002; HUNG; CHANG; KAO, 2002; KOPYRA; GWÓZDŹ, 2003). No entanto, a síntese de óxido nítrico pode ser acompanhada pela formação de radicais superóxido e peróxido de hidrogênio, o que explica o aumento da peroxidação lipídica, em alguns momentos, nos tratamentos que continham molibdênio (NEILL et al., 2008).

A enzima sulfito oxidase, a qual também possui molibdênio como co-fator, protege a planta quanto aos danos tóxicos do enxofre. Ela catalisa a oxidação de sulfito para sulfato dentro dos peroxissomas, produzindo peróxido de hidrogênio, colaborando, também, para o aumento da peroxidação de lipídios (BROADLEY et al., 2012b). Porém, o aumento da peroxidação lipídica não foi prejudicial para as plantas, pois foi acompanhada pelo aumento da atividade do sistema antioxidativo, protegendo as plantas dos danos causados pelas EROs.

O cobalto também contribuiu para diminuir os efeitos deletérios do estresse oxidativo, pois diminui a produção de radicais livres (EROs), uma vez que inibe a síntese de etileno, o qual pode ser sintetizado em condições de estresse, aumentando o estresse oxidativo (WI; JI; PARK, 2012).

Quanto à 2ª aplicação dos tratamentos, observa-se que não houve diferença estatística entre os tratamentos, quanto à peroxidação lipídica a 1 e 3 DAA (Tabela 19; Figura 21a). Entretanto, com relação à atividade de enzimas antioxidantes (Tabela 19. Figuras 21b e 22 a e b), as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram maior atividade da enzima SOD, sendo a maior atividade encontrada no tratamento com 1,0L ha⁻¹ de nutrientes (T3), assim como a maior atividade da POD, apesar de esta não ter apresentado diferença estatística entre os demais tratamentos e a segunda maior atividade da CAT.

Aos 5 DAA, todos os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram menor peroxidação lipídica que a testemunha, sendo a menor encontrada nas plantas tratadas

somente com reguladores vegetais (T2), indicando que os reguladores vegetais funcionaram como protetores contra o estresse oxidativo.

Não houve diferença estatística entre os tratamentos para peroxidação lipídica e atividade enzimática, exceto para a SOD, de 1 a 5 DAA, após a 3ª aplicação dos tratamentos (Tabela 20; Figuras 23 e 24). A maior atividade da SOD foi encontrada nas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,0L ha⁻¹ (T3) ao 1 DAA. Já aos 3 DAA, o tratamento com 1,5L ha⁻¹ (T4) foi o que apresentou a maior atividade. As plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) apresentaram maior atividade da SOD, aos 5 DAA.

Aos 7 DAA, não houve diferença estatística entre os tratamentos para peroxidação lipídica. Porém, a atividade enzimática foi maior em todos os tratamentos com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), sendo que as maiores atividades da SOD e CAT foram encontradas nas plantas tratadas com reguladores vegetais, combinados com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4) e a segunda maior nas plantas tratadas com 1,0L ha⁻¹ de nutrientes (T3).

Todos os tratamentos com reguladores vegetais apresentaram menor peroxidação lipídica que a testemunha, aos 14 DAA, apesar da não diferença estatística, sendo a menor nas plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,0L ha⁻¹ (T3). Nessa avaliação, não houve diferença estatística entre os tratamentos para a atividade da SOD e CAT, mas as maiores atividades foram encontradas nas testemunhas, além da maior atividade da POD, concordando com a maior peroxidação lipídica. Dentre os tratamentos com reguladores vegetais, as maiores atividades da SOD e POD foram encontradas nas plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2).

As plantas tratadas com reguladores vegetais combinados com nutrientes a 1,5L ha⁻¹ (T4) apresentaram menor peroxidação lipídica, aos 21 DAA, e o tratamento somente com reguladores vegetais (T2) a segunda menor; entretanto, ambos apresentaram atividade de SOD e POD maiores que as testemunhas, sendo que, dentre eles, as plantas tratadas com nutrientes foram superiores.

Aos 28 DAA, não houve diferença estatística entre os tratamentos para peroxidação lipídica, porém todos os tratamentos com reguladores vegetais foram inferiores à testemunha quanto à peroxidação lipídica, provavelmente, porque a testemunha apresentou as menores atividades de SOD e POD, confirmando o efeito protetor contra o estresse oxidativo desses tratamentos.

Tabela 19: Teores médios de peroxidação de lipídios e atividade das enzimas superóxido dismutase, peroxidase e catalase em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1-Testemunha; T2-Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4–CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co+Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 2ª aplicação | | |
|---|--------------------------|-------------|-------------|
| | 1 | 3 | 5 |
| Peroxidação de Lipídios (MDA, nmol g massa fresca ⁻¹) | | | |
| T1 | 41,83 | 52,31 | 85,45 a |
| T2 | 46,59 | 57,41 | 55,78 b |
| T3 | 34,37 | 62,07 | 69,17 ab |
| T4 | 44,01 | 70,05 | 60,59 ab |
| Superóxido Dismutase (SOD, U mg ⁻¹ de proteína) | | | |
| T1 | 16890,11 c | 14047,46 b | 88265,99 a |
| T2 | 43120,11 ab | 27031,32 ab | 56387,30 ab |
| T3 | 64499,69 a | 50561,54 a | 42211,40 ab |
| T4 | 37780,91 bc | 24213,77 b | 29956,36 b |
| Peroxidase (POD, µmol de purpurogalina min ⁻¹ mg ⁻¹ de proteína) | | | |
| T1 | 150,24 | 67,73 b | 233,72 |
| T2 | 128,61 | 131,41 b | 244,1 |
| T3 | 209,31 | 274,69 a | 170,98 |
| T4 | 112,81 | 93,45 b | 145,07 |
| Catalase (CAT, nmol de H ₂ O ₂ consumido min ⁻¹ mg ⁻¹ proteína) | | | |
| T1 | 5,14 b | 1,89 | 7,44 a |
| T2 | 12,09 a | 2,79 | 7,68 a |
| T3 | 7,83 ab | 2,82 | 2,99 b |
| T4 | 3,33 b | 3,41 | 3,46 ab |
| Fatores | TBARS | SOD | POD |
| Tratamentos | 1,01 ns | 3,69 * | 4,90** |
| Coleta (DAA) | 27,64 ** | 9,81 ** | 3,43* |
| Tratamento X Coleta (DAA) | 4,36 ** | 7,78 ** | 3,34** |
| C.V. (%) | 22,11 | 47,9 | 49,47 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

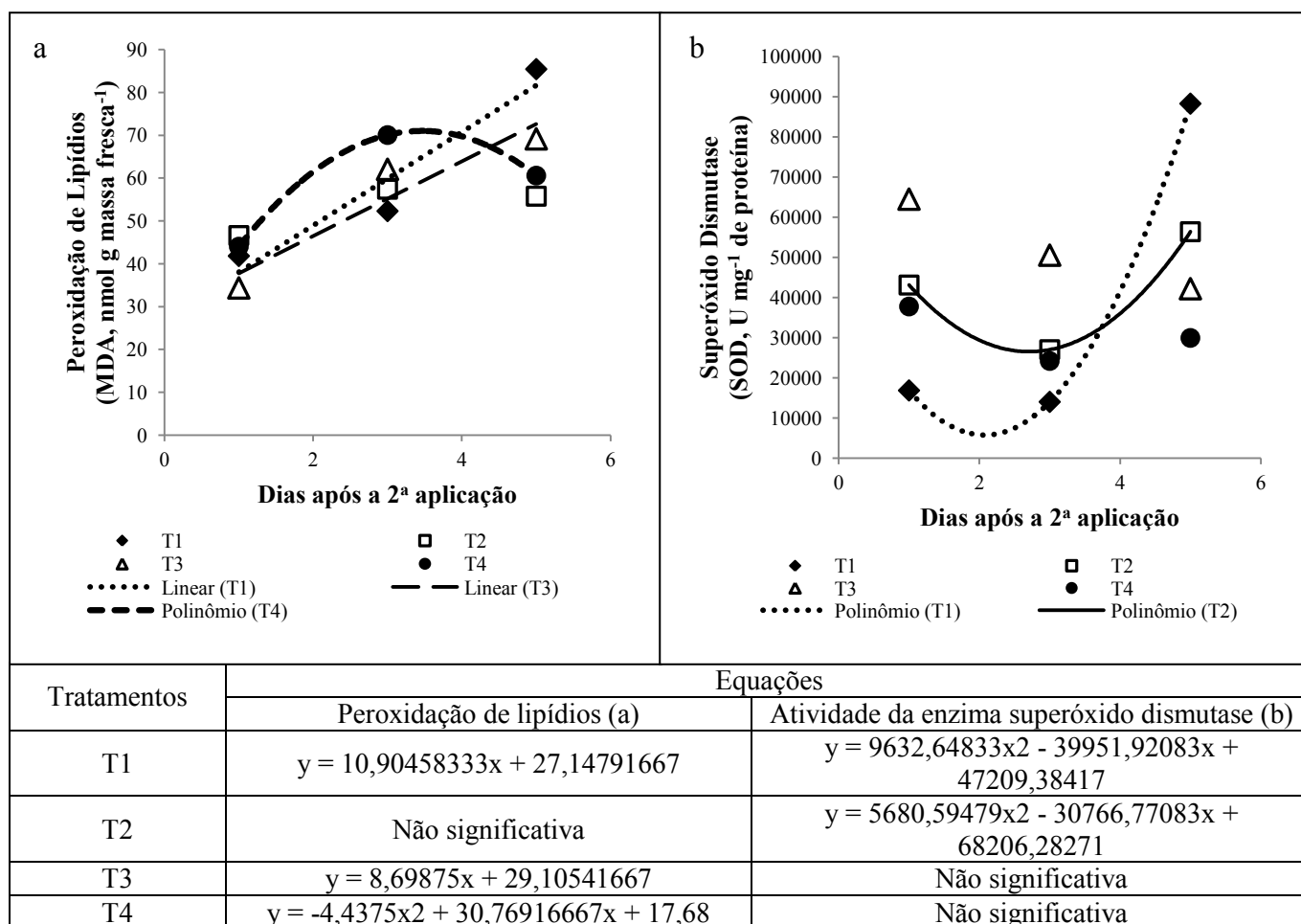


Figura 21: Teores médios de peroxidação de lipídios (a) e atividade da enzima superóxido dismutase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Os hormônios vegetais são essenciais para cada etapa do desenvolvimento dos frutos, e sua aplicação exógena em diferentes estádios do desenvolvimento tem recebido grande importância na qualidade e desenvolvimento desses (SRIVASTAVA; HANDA, 2005). A auxina regula a biossíntese de giberelina em frutos em desenvolvimento, mas o crescimento é dependente da presença de sementes; no caso da ausência destas, o tratamento com giberelina ou auxina auxilia nesse processo (YAMAGUCHI, 2008). O alongamento celular depende da atuação das auxinas e giberelinas no qual, ambas, atuam em procedimentos distintos, mas juntas, contribuem

para a realização de todo o processo; assim, a auxina estimula o crescimento pela expansão celular, e a giberelina atua tanto na expansão quanto na divisão celular em videira (VAROQUAUX et al., 2000; ROSS; O'NEILL, 2001).

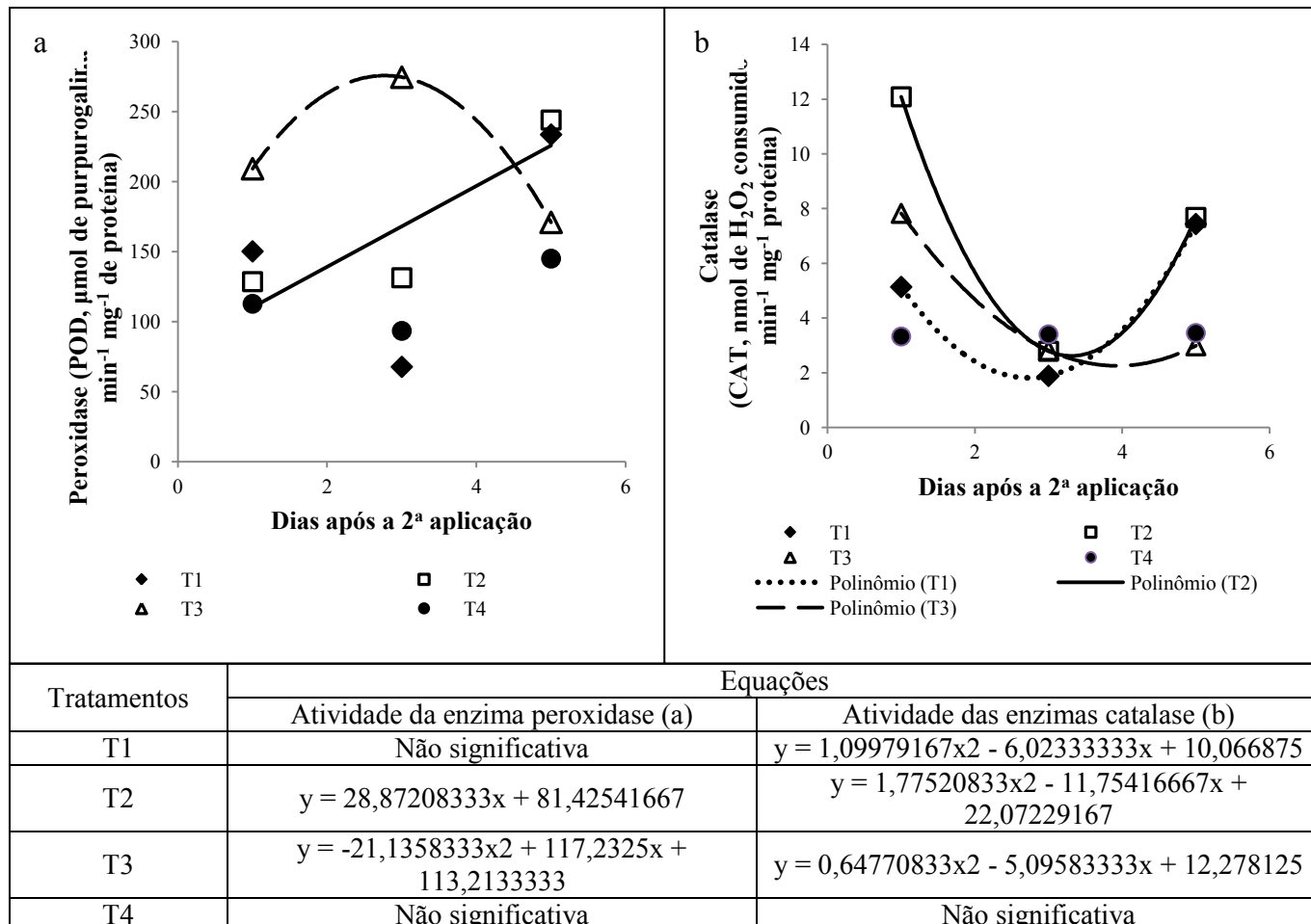


Figura 22: Atividade das enzimas peroxidase (a) e catalase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 2ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Tabela 20: Teores médios de peroxidação de lipídios e atividades das enzimas superóxido dismutase, peroxidase e catalase, em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | Dias após a 3ª aplicação | | | | | | |
|---|--------------------------|------------|-------------|--------------|----------|-------------|------------|
| | 1 | 3 | 5 | 7 | 14 | 21 | 28 |
| Peroxidação de lipídios (MDA, nmol g massa fresca ⁻¹) | | | | | | | |
| T1 | 46,10 ab | 53,00 | 82,87 | 63,84 | 69,93 a | 59,97 ab | 66,30 |
| T2 | 50,84 a | 53,97 | 76,82 | 57,13 | 45,93 bc | 56,48 ab | 57,52 |
| T3 | 51,84 a | 44,09 | 78,07 | 59,80 | 41,66 c | 61,06 a | 62,22 |
| T4 | 38,61 b | 51,68 | 82,99 | 62,98 | 58,43 ab | 43,95 b | 63,35 |
| Superóxido dismutase (SOD, U mg ⁻¹ de proteína) | | | | | | | |
| T1 | 29636,89 ab | 11005,44 b | 36516,43 b | 23515,72 b | 49364,28 | 12118,48 b | 6892,35 b |
| T2 | 22598,21 ab | 30187,42 b | 84928,59 a | 80060,14 b | 41720,6 | 21129,71 ab | 15636,78 b |
| T3 | 40494,19 a | 28472,52 b | 42924,55 ab | 126694,90 ab | 22300,48 | 30743,90 a | 41502,90 a |
| T4 | 16336,16 b | 55108,08 a | 35157,22 b | 255343,00 a | 32160,39 | 18656,42 ab | 6659,35 b |
| Peroxidase (POD, μmol de purpurogalina min ⁻¹ mg ⁻¹ de proteína) | | | | | | | |
| T1 | 167,94 | 72,22 | 116,42 | 78,72 b | 182,51 | 59,01 | 15,73 b |
| T2 | 129,59 | 124,26 | 93,84 | 161,58 ab | 140,55 | 80,17 | 45,53 b |
| T3 | 152,20 | 124,13 | 163,74 | 369,80 a | 78,09 | 82,40 | 91,37 a |
| T4 | 66,97 | 132,01 | 80,47 | 151,41 ab | 58,67 | 67,99 | 30,47 b |
| Catalase (CAT, nmol de H ₂ O ₂ consumido min ⁻¹ mg ⁻¹ proteína) | | | | | | | |
| T1 | 2,16 | 1,82 | 8,15 | 2,03 b | 8,43 a | 5,66 ab | 4,58 |
| T2 | 3,59 | 3,00 | 6,38 | 7,09 ab | 3,38 b | 1,74 b | 1,97 |
| T3 | 2,16 | 2,63 | 6,21 | 17,31 ab | 4,29 ab | 9,63 a | 5,50 |
| T4 | 3,60 | 2,69 | 2,56 | 20,43 a | 4,50 ab | 1,86 b | 0,88 |
| Fatores | | | | TBARS | SOD | POD | CAT |
| Tratamentos | | | | 4,36 ** | 5,26 ** | 5,28 ** | 2,47 ns |
| Coleta (DAA) | | | | 32,22 ** | 17,63 ** | 7,40 ** | 9,08 ** |
| Tratamento X Coleta (DAA) | | | | 2,80 ** | 5,49 ** | 2,73 ** | 3,58 ** |
| C.V. (%) | | | | 16,1 | 96,5 | 73,53 | 99,27 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

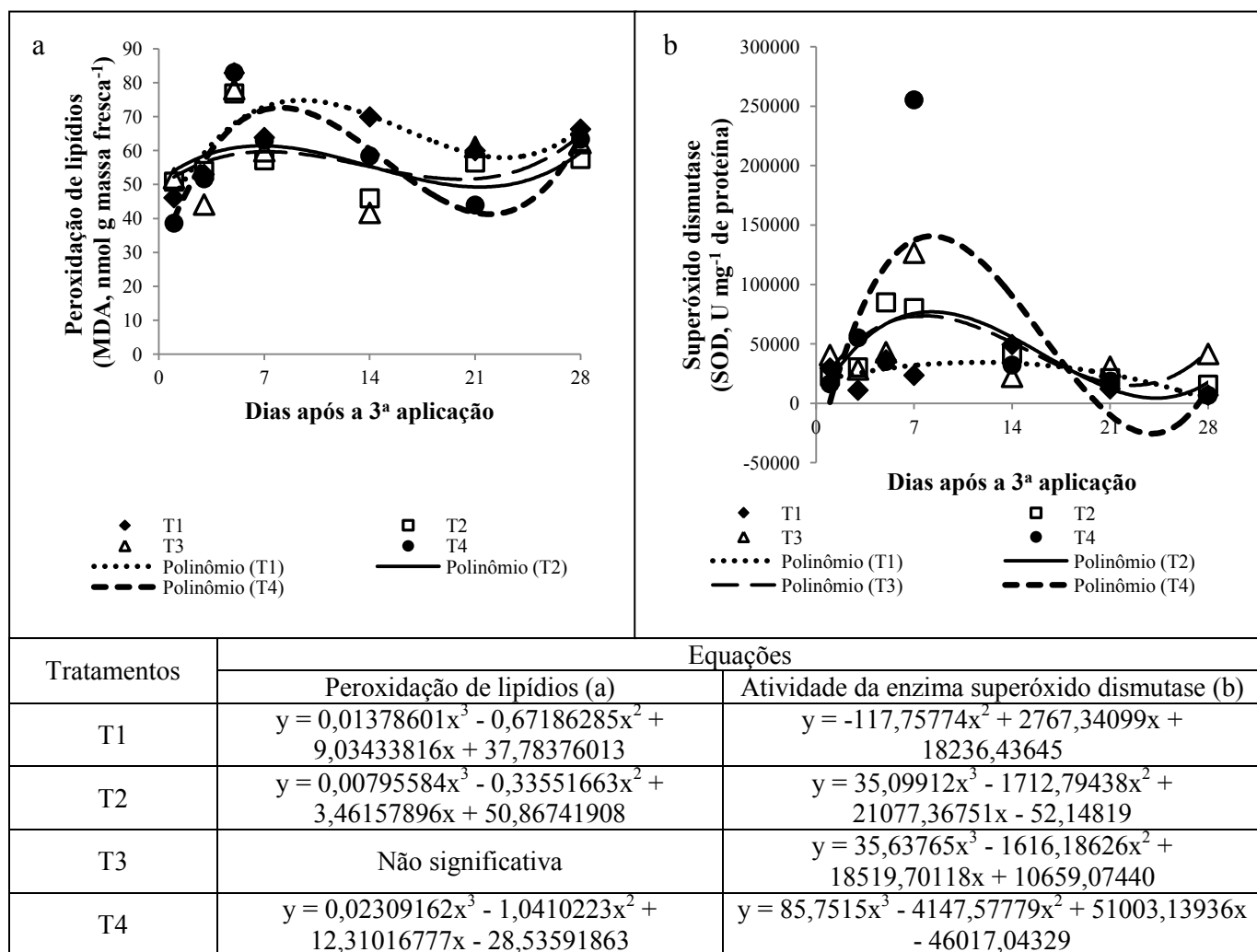


Figura 23: Teores médios de peroxidação de lipídios (a) e atividade da enzima superóxido dismutase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

Em videira, os hormônios vegetais possuem grande influência no desenvolvimento das bagas e, por isso, têm sido amplamente utilizados no controle de desenvolvimento e qualidade dos cachos de uva (JACKSON, 2008). Nas uvas sem sementes, o emprego de giberelinas está relacionado, principalmente, ao aumento do tamanho de bagas e alongamento dos cachos, para que atinjam o tamanho exigido pelo mercado consumidor, além de diminuir os traços de sementes (PÉREZ; GOMEZ, 1998).

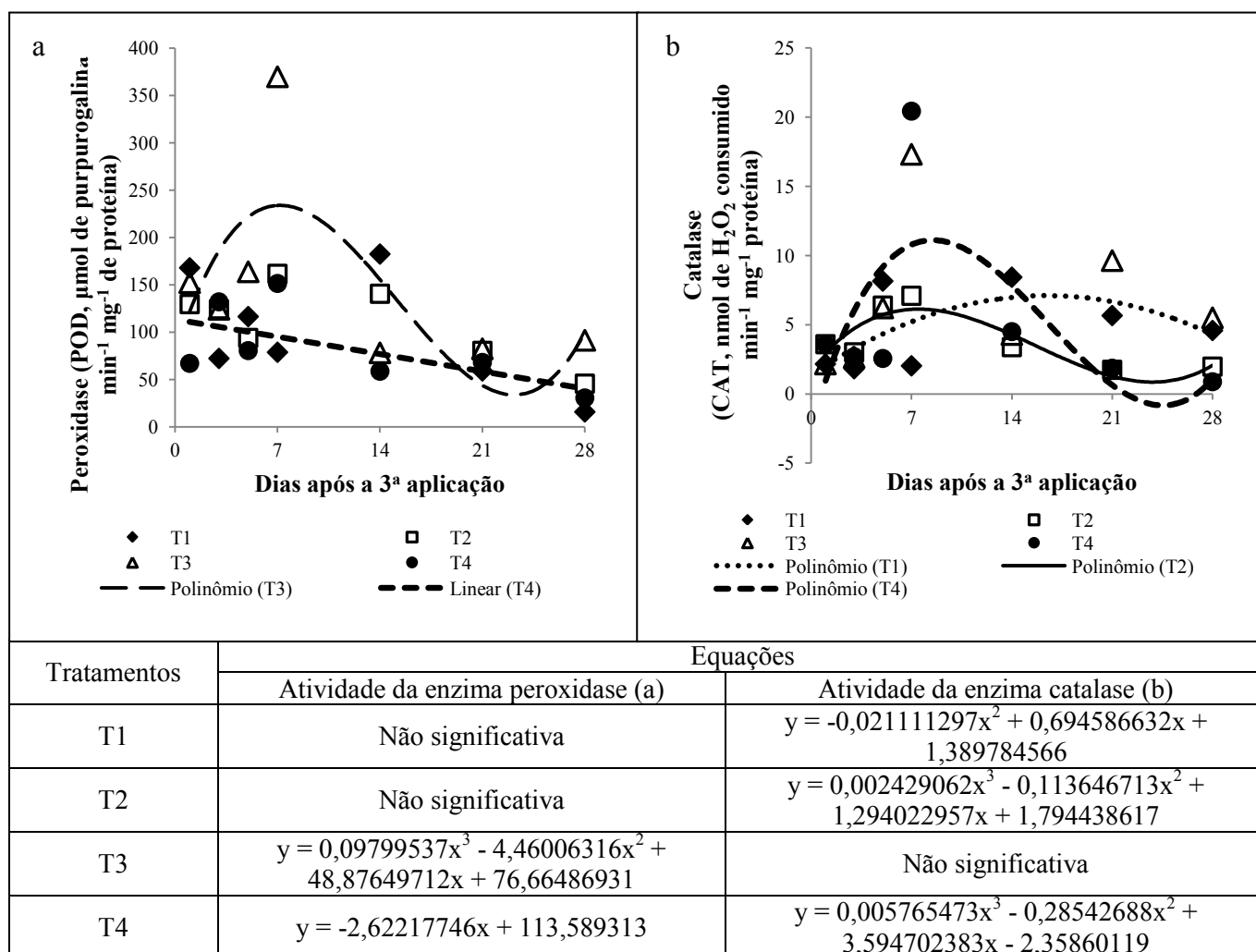


Figura 24: Atividade das enzimas peroxidase (a) e catalase (b) em folhas de videira ‘Crimson Seedless’, após a 3ª aplicação dos tratamentos: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 - CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

As citocininas são importantes no controle de muitos aspectos da videira, inclusive no crescimento do cacho, na fixação e desenvolvimento de bagas (KANELLIS; ROUBELAKIS-ANGELAKIS, 1993). A aplicação de CPPU (forchlorfenuron) ou thidiazuron, citocininas não purínicas incrementa a massa dos cachos e o tamanho das bagas de diversas uvas sem sementes, além de aumentar a sua fixação e deixá-las mais firmes (REYNOLDS et al., 1992; HAN; LEE, 2004; ZABADAL; BUKOVAC, 2006; PEPPI; FIDELIBUS, 2008).

A aplicação de citocinina (CPPU) e giberelina (GA₃) combinadas agem sinergisticamente, aumentando o tamanho e massa das bagas de uvas sem sementes, além do diâmetro do engaço (REYNOLDS et al., 1992; RETAMALES et al., 1994; HAN; LEE, 2004; ZOFFOLI; LATORRE; NARANJO, 2009; RABAN et al., 2013).

Neste experimento, esse fato é comprovado, uma vez que as plantas tratadas somente com reguladores vegetais (T2) apresentaram a maior massa total de cacho por plantas, comprimento, largura e massa média de cacho, apesar dessa última característica não diferir estatisticamente das plantas com aplicação de nutrientes (T3 e T4) (Tabela 21). Os cachos da videira ‘Crimson Seedless’ normalmente apresentam massa média de 367g, comprimento de 21cm e largura de 12cm, bagas elípticas com massa média de 4g, 22,1mm de comprimento e 16,9mm de diâmetro (LEÃO, 2010). Nesse experimento, os tratamentos com reguladores aumentaram a massa e largura dos cachos, características importantes de qualidade.

Tabela 21: Massa total de cachos por plantas (MTP, kg); massa média de cacho (MC, g); comprimento de cacho (CC, cm); largura do cacho (LC, cm); massa fresca do engaço (MFE, g); massa seca do engaço (MSE, g); diâmetro do ápice do engaço (DAE, mm); diâmetro intermediário do engaço (DIE, mm); diâmetro da base do engaço (DBE, mm) de videira ‘Crimson Seedles’ tratadas, com: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | MTP (kg) | MC (g) | CC (cm) | LC (cm) | MFE (g) | MSE (g) | DAE (mm) | DIE (mm) | DBE (mm) |
|-------------|-------------|-----------|------------|------------|------------|------------|-------------|-------------|-------------|
| T1 | 25,43b | 364,48b | 17,64b | 11,37 b | 8,96 | 2,91 | 4,96 | 3,06 | 2,42 |
| T2 | 36,82a | 556,75a | 20,94a | 14,44 a | 13,00 | 4,50 | 4,75 | 3,48 | 2,58 |
| T3 | 29,42b | 526,46a | 19,91b | 13,57 ab | 11,67 | 3,86 | 5,14 | 3,63 | 2,79 |
| T4 | 28,41b | 505,62ab | 20,23b | 13,60 ab | 10,75 | 3,61 | 4,96 | 3,60 | 2,78 |
| Fatores | 12,91** | 5,26* | 7,05** | 3,61* | 2,44ns | 2,22ns | 0,21ns | 1,67ns | 0,98ns |
| C.V.(%) | 8,97 | 15,21 | 5,46 | 10,42 | 23,98 | 28,96 | 13,99 | 11,78 | 13,61 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

Entretanto, não foram encontradas diferenças significativas para nota de cor, massa e comprimento de baga entre os tratamentos, como seria o esperado, mas as plantas tratadas com os reguladores vegetais apresentaram os menores diâmetros e volume de bagas (Tabela 22). Como a uva ‘Crimson Seedless’ se caracteriza por possuir bagas de formato oblongo, os menores diâmetros favorecem essa característica.

Na Tabela 22, observa-se que as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram menor acidez, indicando melhor qualidade das bagas. Entretanto, todas as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada com nutrientes (T3 e T4), apresentaram maior largura dos cachos, representando melhor formação do ombro, além de maior massa, o que indica qualidade superior desses cachos.

A aplicação de giberelina (GA_3) em cachos de ‘Thompson Seedless’ aumentou a massa e diâmetro das bagas, massa e comprimento de cachos, além do aumento da concentração de sólidos solúveis ($^{\circ}$ Brix) e redução da acidez, incrementando a qualidade da uva (RETAMALES et al., 1994; LU; LAMIKANRA; LEONG, 1995; DOKOOZLIAN; PEACOCK, 2001; HAN; LEE, 2004; WILLIAMS; AYARS, 2005; ZHENMING et al., 2008; ZOFFOLI; LATORRE; NARANJO, 2009; ABU-ZAHRA, 2010).

A aplicação em excesso de giberelinas pode causar a queda das bagas (degrana), o que pode estar relacionado ao espessamento e endurecimento dos pedicelos, devido ao aumento da lignificação, o que resulta também em engaos mais grossos. A aplicação de GA_3 , pós-florescimento, aumenta a atividade das peroxidases no pedicelo dos cachos, acompanhando o aumento das dosagens, o que provoca espessamento do pedicelo, uma vez que as peroxidases participam da rota de síntese da lignina. Isso provoca o seu acúmulo, além da produção exacerbada de células xilemáticas (PÉREZ; GOMEZ, 1998). Entretanto, nesse experimento, não houve diferença entre os tratamentos para diâmetro e massa do engajo (fresca e seca) (Tabela 21), favorecendo o uso dos reguladores vegetais nas concentrações utilizadas nesse experimento.

Assim sendo, observou-se que as taxas de assimilação de CO_2 e eficiência de carboxilação começaram a apresentar maior eficiência após 14 DAA, assim como maiores teores de clorofilas, carotenoides e concentrações de açúcares, tanto na 1^a, quanto na 3^a aplicação. Além disso, os tratamentos com reguladores vegetais e nutrientes

agiram como protetores contra o estresse, pois apresentaram maiores atividades de enzimas antioxidantes, mas com baixo nível de peroxidação de lipídios. Os resultados foram mais expressivos nas plantas tratadas a mistura de reguladores, isolada (T2) ou combinada com nutrientes na dosagem de 1,5L ha⁻¹ (T4). Entretanto, as plantas do T2 apresentaram maior massa e comprimento total de cacho por planta. Mas todos os tratamentos com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) aumentaram a largura e massa média de cacho, além de diminuir a acidez, ou seja, melhoram a qualidade dos frutos.

Tabela 22: Massa de baga (MB, g); comprimento de baga (CB, mm); diâmetro de baga (DB, mm); volume de baga (VB, mL); teor de sólidos solúveis (SS, °brix); teor de acidez titulável (AT, g de ácido tartárico/100 mL de mosto) e nota de cor (NC) de bagas de videira ‘Crimson Seedless’ tratadas com: T1 - Testemunha; T2 - Citocinina (CK) + Auxina (Ax) + Giberelina (GA) (1,8L ha⁻¹); T3 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Cobalto (Co) + Molibdênio (Mo) (1,0L ha⁻¹); T4 – CK + Ax + GA (1,8L ha⁻¹) + Co + Mo (1,5L ha⁻¹). Juazeiro-BA, 2012.

| Tratamentos | MB (g) | CB (mm) | DB (mm) | VB (mL) | °Brix | Acidez | NC |
|-------------|-----------|------------|------------|------------|---------|--------|---------|
| T1 | 5,05 | 27,35 | 18,65a | 5,20a | 16,69 | 0,67a | 3,75 |
| T2 | 4,71 | 25,22 | 17,72b | 4,35b | 17,65 | 0,56b | 3,87 |
| T3 | 4,67 | 26,22 | 17,60b | 4,32b | 16,63 | 0,57ab | 4,00 |
| T4 | 4,94 | 26,40 | 17,75b | 4,60ab | 16,26 | 0,60ab | 3,94 |
| Fatores | 0,65 ns | 1,36 ns | 6,35 ** | 4,28 * | 0,80 ns | 4,61 * | 0,56 ns |
| C.V.(%) | 9,19 | 4,41 | 2,14 | 8,52 | 13,04 | 7,49 | 7,36 |

Médias seguidas de mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade, sendo as letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha. ** significativo a 1% de probabilidade ($\alpha < 0,01$); * significativo a 5% de probabilidade ($\alpha < 0,05$); ns não significativo ($\alpha \geq 0,05$).

6. Considerações Finais

Nas condições do submédio do Vale do São Francisco, as videiras caracterizam-se por apresentar folhas sempre verdes, mantendo sua capacidade fotossintética durante todo o ciclo, o que fica demonstrado neste experimento, uma vez que as plantas continuaram a apresentar assimilação de CO₂, mesmo que em menores proporções, até o final das avaliações aos 133 DAB. As folhas já apresentavam taxa de assimilação líquida de CO₂ aos 7 DAB, mesmo com a área foliar reduzida, independentemente do tratamento, evidenciando a eficiência fotossintética dessa cultura.

Entretanto, observou-se que a aplicação de reguladores vegetais e nutrientes antecipou o momento em que as folhas atingiram a taxa de assimilação de CO₂ máxima, pois enquanto as folhas das testemunhas (T1) demoraram 44 DAB, as plantas tratadas com a mistura de reguladores vegetais, isolada (T2) ou combinada a nutrientes a 1,5L ha⁻¹(T4), apresentaram máxima assimilação de CO₂ aos 38 e 33 DAB, respectivamente, indicando que esses tratamentos otimizaram o processo fotossintético.

Além disso, os resultados apresentados por esse trabalho sugerem que os tratamentos com reguladores vegetais e nutrientes começam a apresentar efeitos positivos na fisiologia da videira a partir de 14 DAA e mantêm-se até 21 DAA. Depois, esses efeitos tendem a reduzir, sugerindo a necessidade de novas aplicações, para que os benefícios sejam mantidos.

Os resultados apresentados mostraram fino controle das respostas fisiológicas em relação à aplicação de reguladores vegetais e nutrientes, pois as taxas de assimilação de CO₂ e eficiência de carboxilação começaram a apresentar maior eficiência após 14 DAA, com maiores respostas aos 21 DAA, entretanto, sem influenciar na

condutância estomática. Ao mesmo tempo, aos 14 DAA, foram encontrados os maiores teores de clorofilas e carotenoides, assim como aumento nas concentrações de açúcares e início da translocação deles das fontes para os drenos. Além disso, os tratamentos com reguladores vegetais e nutrientes agiram como protetores contra o estresse, pois apresentaram maiores atividades de enzimas antioxidantes, mas com baixo nível de peroxidação de lipídios.

Os resultados para as respostas fisiológicas foram mais expressivos nas plantas tratadas com a mistura de reguladores (T2), isolada ou combinada com nutrientes na dosagem de $1,5L\ ha^{-1}$ de nutrientes (T4). Entretanto, somente as plantas tratadas com a mistura isolada de reguladores vegetais (T2) apresentaram maior massa e comprimento total de cacho por planta. Mas todos os tratamentos com reguladores vegetais (T2, T3 e T4) aumentaram a largura e massa média de cacho, além de diminuir a acidez, ou seja, melhoram a qualidade dos frutos.

7. Conclusão

Pelos resultados obtidos e nas condições deste experimento, pôde-se concluir que a mistura dos reguladores vegetais, isolada ou combinada com nutrientes, favoreceu a atividade fotossintética, translocação e acúmulo de reservas, concentração de pigmentos e atividade das enzimas antioxidantes, reduzindo o estresse oxidativo, em videira ‘Crimson Seedless’, apresentando pico de efeito positivo aos 14 dias após a 1ª e 3ª aplicação.

8. Referências Bibliográficas

ABU-ZAHRA, T. R. Berry size of Thompson seedless as influenced by the application of gibberellic acid and cane girdling. **Pakistan Journal of Botany**, v. 42, n. 3, p. 1755-1760, 2010.

ALBACETE, A. A.; MARTÍNEZ-ANDÚJAR, C.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Hormonal and metabolic regulation of source–sink relations under salinity and drought: From plant survival to crop yield stability. **Biotechnology Advances**, (in press), 2013.

ALONI, R. et al. Root-synthesized cytokinin in Arabidopsis is distributed in the shoot by the transpiration stream. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 416, p. 1535-1544, 2005.

BAHAJI, A. et al. Starch biosynthesis, its regulation and biotechnological approaches to improve crop yields. **Biotechnology Advances**, (in press), 2013.

BAJGUZ, A.; PIOTROWSKA, A. Conjugates of auxin and cytokinin. **Phytochemistry**, v. 70, n. 8, p. 957-969, 2009.

BAKKAUS, E. et al. Concentration and distribution of cobalt in higher plants: The use of micro-PIXE spectroscopy. **Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms**, v. 231, n. 1–4, p. 350-356, 2005.

BARRY, C. S. The stay-green revolution: Recent progress in deciphering the mechanisms of chlorophyll degradation in higher plants. **Plant Science**, v. 176, n. 3, p. 325-333, 2009.

BEALE, S. Enzymes of chlorophyll biosynthesis. **Photosynthesis Research**, v. 60, n. 1, p. 43-73, 1999.

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, n. 1, p. 276-287, 1971.

BERLETH, T.; MATTSSON, J.; HARDTKE, C. S. Vascular continuity and auxin signals. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 9, p. 387-393, 2000.

BERTAMINI, M.; NEDUNCHEZHIAN, N. Leaf age effects on chlorophyll, Rubisco, photosynthetic electron transport activities and thylakoid membrane protein in field grown grapevine leaves. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, n. 7, p. 799-803, 2002.

BERTAMINI, M.; NEDUNCHEZHIAN, N. Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). **Plant Science**, v. 164, n. 4, p. 635-644, 2003.

BETHKE, P. C.; JONES, R. L. Gibberellin signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 1, n. 5, p. 440-446, 1998.

BIEMELT, S.; TSCHIERSCH, H.; SONNEWALD, U. Impact of altered gibberellin metabolism on biomass accumulation, lignin biosynthesis, and photosynthesis in transgenic tobacco plants. **Plant Physiology**, v. 135, n. 1, p. 254-265, 2004.

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxygen Deprivation Stress: a Review. **Annals of Botany**, v. 91, n. 2, p. 179-194, 2003.

BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, v. 112, n. 2-3, p. 119-123, 2009.

BOHN-COURSEAU, I. Auxin: A major regulator of organogenesis. **Comptes Rendus Biologies**, v. 333, n. 4, p. 290-296, 2010.

BONANNO, A.; CAVALCANTI, J. S. Globalization, Food Quality and Labor: The Case of Grape Production in North-Eastern Brazil. **International Journal of Sociology of Agriculture and Food**, v. 19, n. 1, p. 37-55, 2012.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

BROADLEY, M. et al. Beneficial Elements. In: MARSCHNER, P. (Ed.). **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3.ed. San Diego: Academic Press, 2012a. cap.8, p.249-269.

BROADLEY, M. et al. Function of Nutrients: Micronutrients. In: MARSCHNER, P. (Ed.). **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3.ed. San Diego: Academic Press, 2012b. cap.7, p.191-248.

CAMPA, A. Biological roles of plant peroxidases: known and potential function. **Peroxidases in chemistry and biology**, v. 2, p. 25-50, 1991.

CANTÍN, C. M.; FIDELIBUS, M. W.; CRISOSTO, C. H. Application of abscisic acid (ABA) at veraison advanced red color development and maintained postharvest quality of 'Crimson Seedless' grapes. **Postharvest Biology and Technology**, v. 46, n. 3, p. 237-241, 2007.

CARMONA, M. J. et al. A molecular genetic perspective of reproductive development in grapevine. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 10, p. 2579-2596, July 1, 2008.

CARVALHO, C. et al. **Análises químicas de alimentos**. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, 1990.

CAZZONELLI, C. I.; POGSON, B. J. Source to sink: regulation of carotenoid biosynthesis in plants. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 5, p. 266-274, 2010.

CHATTERJEE, J.; CHATTERJEE, C. Management of phytotoxicity of cobalt in tomato by chemical measures. **Plant Science**, v. 164, n. 5, p. 793-801, 2003.

CHENG, F.-Y.; HSU, S.-Y.; HUEI KAO, C. Nitric oxide counteracts the senescence of detached rice leaves induced by dehydration and polyethylene glycol but not by sorbitol. **Plant Growth Regulation**, v. 38, n. 3, p. 265-272, 2002.

COOMBE, B. G.; MCCARTHY, M. Dynamics of grape berry growth and physiology of ripening. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 6, n. 2, p. 131-135, 2000.

COVSHOFF, S.; HIBBERD, J. M. Integrating C4 photosynthesis into C3 crops to increase yield potential. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 23, n. 2, p. 209-214, 2012.

CRIADO, M. V. et al. Cytokinin-induced changes of nitrogen remobilization and chloroplast ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum*). **Journal of Plant Physiology**, v. 166, n. 16, p. 1775-1785, 2009.

DINANT, S.; LEMOINE, R. The phloem pathway: New issues and old debates. **Comptes Rendus Biologies**, v. 333, n. 4, p. 307-319, 2010.

DOKOOZLIAN, N. et al. Cultural practices for Crimson Seedless table grapes. **University of California: Cooperative Extension, Tulare County, Pub. TB**, 2000. Disponível em: <<http://cetulare.ucanr.edu/files/73923.pdf>>. Acesso em: 4 nov. 2013.

DOKOOZLIAN, N.; PEACOCK, W. Gibberellic acid applied at bloom reduces fruit set and improves size of 'Crimson Seedless' table grapes. **Hortscience**, v. 36, n. 4, p. 706-709, 2001.

DOMONKOS, I. et al. Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis. **Progress in Lipid Research**, v. 52, n. 4, p. 539-561, 2013.

DURBAK, A.; YAO, H.; MCSTEEN, P. Hormone signaling in plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, n. 1, p. 92-96, 2012.

ECKHARDT, U.; GRIMM, B.; HÖRTENSTEINER, S. Recent advances in chlorophyll biosynthesis and breakdown in higher plants. **Plant Molecular Biology**, v. 56, n. 1, p. 1-14, 2004.

EFRONI, I. et al. Regulation of Leaf Maturation by Chromatin-Mediated Modulation of Cytokinin Responses. **Developmental Cell**, v. 24, n. 4, p. 438-445, 2013.

EHNESS, R.; ROITSCH, T. Co-ordinated induction of mRNAs for extracellular invertase and a glucose transporter in *Chenopodium rubrum* by cytokinins. **The Plant Journal: for cell and molecular biology**, v. 11, n. 3, p. 539-48, 1997.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C.; CLARK, R. B. Micronutrients in Crop Production. In: DONALD, L. S. (Ed.). **Advances in Agronomy**: Academic Press, v. 77, 2002. p.185-268.

FLEXAS, J. et al. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. **Plant Science**, v. 193–194, p. 70-84, 2012.

FOYER, C. H.; GALTIER, N. Source-sink interaction and communication in leaves. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A. A. (Ed.). **Photoassimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationships**. New York: Marcel Dekker INC, 1996. cap. 13, p.331-340.

GAD, N.; ATTA-ALY, M. Effect of cobalt on the formation, growth and development of adventitious roots in tomato and cucumber cuttings. **Journal of Applied Sciences Research**, v. 2, n. 7, p. 423-429, 2006.

GARCIA, I. S. et al. Changes in soluble carbohydrates during storage of *Caesalpinia echinata* LAM. (Brazilwood) seeds, an endangered leguminous tree from the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 739-45, 2006.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 12, p. 909-930, 2010.

GOMES, R. P. A videira. In: _____. **Fruticultura brasileira**. São Paulo: Nobel, 2007, p.428-441.

GREENE, D. W. The development and use of plant bioregulators in tree fruit production. **Acta Horticulturae**, v. 884, p. 31-40, 2010.

GROSSMANN, K. et al. Induction of abscisic acid is a common effect of auxin herbicides in susceptible plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 149, n. 3–4, p. 475-478, 1996.

GROVER, S.; PURVES, W. K. Cobalt and Plant Development: Interactions with Ethylene in Hypocotyl Growth. **Plant Physiology**, v. 57, n. 6, p. 886-889, 1976.

GUIBOILEAU, A. et al. Senescence and death of plant organs: Nutrient recycling and developmental regulation. **Comptes Rendus Biologies**, v. 333, n. 4, p. 382-391, 2010.

GUPTA, S.; RASHOTTE, A. M. Expression patterns and regulation of SICRF3 and SICRF5 in response to cytokinin and abiotic stresses in tomato (*Solanum lycopersicum*). **Journal of Plant Physiology**, v. 171, n. 3–4, p. 349-358, 2014.

HAN, D. H.; LEE, C. H. The Effects of GA₃, CPPU and ABA Applications on the Quality of Kyoho (*Vitis vinifera* L. x *V. labrusca* L.) Grape. **Acta Horticulturae**, v. 653, p. 193-200, 2004.

HANNOUFA, A.; HOSSAIN, Z. Regulation of carotenoid accumulation in plants. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 1, n. 3, p. 198-202, 2012.

HÄNSCH, R.; MENDEL, R. R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 3, p. 259-266, 2009.

HAVAUX, M. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. **Trends in Plant Science**, v. 3, n. 4, p. 147-151, 1998.

HAWKESFORD, M. et al. Functions of Macronutrients. In: MARSCHNER, P. (Ed.). **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3.ed. San Diego: Academic Press, 2012. cap.6, p.135-189.

HÖRTENSTEINER, S.; KRÄUTLER, B. Chlorophyll breakdown in higher plants. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics**, v. 1807, n. 8, p. 977-988, 2011.

HOWELL, G. S. Sustainable grape productivity and the growth-yield relationship: A review. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 52, n. 3, p. 165-174, 2001.

HSU, Y. Y.; CHAO, Y.-Y.; KAO, C. H. Cobalt chloride-induced lateral root formation in rice: The role of heme oxygenase. **Journal of Plant Physiology**, v. 170, n. 12, p. 1075-1081, 2013.

HUNG, K. T.; CHANG, C. J.; KAO, C. H. Paraquat toxicity is reduced by nitric oxide in rice leaves. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, n. 2, p. 159-166, 2002.

INOUE, H.; HIROBE, M. Superoxide dismutase mimetic activity of cytokinin-copper(II) complexes. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 137, n. 1, p. 372-377, 1986.

INSTITUTO BRASILEIRO DE FRUTAS (IBRAF). **Panorama da Cadeia Produtiva das frutas em 2012 e projeções para 2013**. Brasília: IBRAF, 2013. Disponível em: <www.todafruta.com.br/noticia_anexo_arquivo.php?id=39>. Acesso em: 10 dez. 2013.

JACKSON, R. S. Grapevine Structure and Function. In: JACKSON, R. S. (Ed.). **Wine Science**. 3.ed. San Diego: Academic Press, 2008. cap.3, p.50-107.

JAYASENA, V.; CAMERON, I. The effect of ethephon and clone on physical characteristics and sensory quality of Crimson Seedless table grapes after 1 month storage. **International Journal of Food Science & Technology**, v. 44, n. 2, p. 409-414, 2009.

JONES, G. V.; DAVIS, R. E. Climate influences on grapevine phenology, grape composition, and wine production and quality for Bordeaux, France. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 51, n. 3, p. 249-261, 2000.

KANELLIS, A. K.; ROUBELAKIS - ANGELAKIS, K. A. Grape. In: SEYMOUR, G.; TAYLOR, J., *et al* (Ed.). **Biochemistry of Fruit Ripening**: Springer Netherlands, 1993. cap. 6, p.189-234.

KAR, M.; MISHRA, D. Catalase, Peroxidase, and Polyphenoloxidase Activities during Rice Leaf Senescence. **Plant Physiology**, v. 57, n. 2, p. 315-319, 1976.

KEPINSKI, S. Integrating hormone signaling and patterning mechanisms in plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 9, n. 1, p. 28-34, 2006.

KOPYRA, M.; GWÓZDŹ, E. A. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 41, n. 11-12, p. 1011-1017, 2003.

KRIEDEMANN, P.; KLIEWER, W.; HARRIS, J. Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. **Vitis**, v. 9, n. 2, p. 97-104, 1970.

KROUK, G. et al. A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 4, p. 178-182, 2011.

LALONDE, S. et al. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 1, p. 37-56, 2003.

LAU, O.-L.; YANG, S. F. Inhibition of Ethylene Production by Cobaltous Ion. **Plant Physiology**, v. 58, n. 1, p. 114-117, 1976.

LAWSON, T.; KRAMER, D. M.; RAINES, C. A. Improving yield by exploiting mechanisms underlying natural variation of photosynthesis. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 23, n. 2, p. 215-220, 2012.

LEÃO, P. C. D. S. **Cultivo da videira**. 2.ed. Petrolina: EMBRAPA Semiárido, 2010. Disponível em: http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Uva/CultivodaVideira_2ed/. Acesso em: 11 nov. 2013.

LEÃO, P. C. D. S.; PEREIRA, F. M. Avaliação de seis variedades de uvas sem sementes no Submédio São Francisco. **Pesq. agropec. bras., Brasília**, v. 36, n. 4, p. 607-613, 2001.

LI, T.H.; LI, S.H. Leaf Responses of Micropropagated Apple Plants to Water Stress: Changes in Endogenous Hormones and Their Influence on Carbohydrate Metabolism. **Agricultural Sciences in China**, v. 6, n. 1, p. 58-67, 2007.

LIM, P. O.; WOO, H. R.; NAM, H. G. Molecular genetics of leaf senescence in Arabidopsis. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 6, p. 272-278, 2003.

LU, J.; LAMIKANRA, O.; LEONG, S. Effects of Gibberellic Acid on Muscadine Grape Production. FLORIDA STATE HORTICULTURAL SOCIETY, Florida. PROCEEDINGS... Florida: Florida State Horticultural Society. 1995. p.360-361. Disponível em: <[http://fshs.org/proceedings-o/1995-vol-108/360-361%20\(LU\).pdf](http://fshs.org/proceedings-o/1995-vol-108/360-361%20(LU).pdf)>. Acesso em: 11 nov. 2013.

MANICA, I.; POMMER, C. V. **Uva: do plantio a produção, pós-colheita e mercado**. Porto Alegre: Cinco Continentes, 2006. 185 p.

MELIS, A. Carbon partitioning in photosynthesis. **Current Opinion in Chemical Biology**, v. 17, n. 3, p. 453-456, 2013.

MENDEL, R. R.; KRUSE, T. Cell biology of molybdenum in plants and humans. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research**, v. 1823, n. 9, p. 1568-1579, 2012.

MILLER, G. L. Use of Dinitrosalicylic Acid Reagent for Determination of Reducing Sugar. **Analytical Chemistry**, v. 31, n. 3, p. 426-428, 1959.

MORRIS, D. L. Quantitative Determination of Carbohydrates With Dreywood's Anthrone Reagent. **Science**, v. 107, n. 2775, p. 254-255, 1948.

MOUBAYIDIN, L.; DI MAMBRO, R.; SABATINI, S. Cytokinin–auxin crosstalk. **Trends in Plant Science**, v. 14, n. 10, p. 557-562, 2009.

NAM, H. G. The molecular genetic analysis of leaf senescence. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 8, n. 2, p. 200-207, 1997.

NEILL, S. et al. Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 2, p. 165-176, 2008.

O'NEILL, D. P.; ROSS, J. J. Auxin Regulation of the Gibberellin Pathway in Pea. **Plant Physiology**, v. 130, n. 4, p. 1974-1982, 2002.

PALIT, S.; SHARMA, A.; TALUKDER, G. Effects of cobalt on plants. **The Botanical Review**, v. 60, n. 2, p. 149-181, 1994.

PEIXOTO, P. H. P. et al. Aluminum effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 11, n. 3, p. 137-143, 1999.

PEPPI, M. C.; FIDELIBUS, M. W. Effects of forchlorfenuron and abscisic acid on the quality of 'Flame Seedless' grapes. **HortScience**, v. 43, n. 1, p. 173-176, 2008.

PEPPI, M. C.; FIDELIBUS, M. W.; DOKOOZLIAN, N. K. Timing and Concentration of Abscisic Acid Applications Affect the Quality of 'Crimson Seedless' Grapes. **International Journal of Fruit Science**, v. 7, n. 4, p. 71-83, 2008.

PÉREZ, F. J.; GOMEZ, M. Gibberellic acid stimulation of isoperoxidase from pedicel of grape. **Phytochemistry**, v. 48, n. 3, p. 411-414, 1998.

PETIT-PALY, G. et al. Cytokinin Modulates Catalase Activity and Coumarin Accumulation in in vitro Cultures of Tobacco. **Journal of Plant Physiology**, v. 155, n. 1, p. 9-15, 1999.

PILON-SMITS, E. A. H. et al. Physiological functions of beneficial elements. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 3, p. 267-274, 2009.

POMMER, C. V. et al. INTRODUÇÃO DOS CULTIVARES DE UVA DE MESA "FANTASIA" E "RUIVA" NO BRASIL. **Scientia Agricola**, v. 56, n. 1, 1999.

POMMER, C. V. Double cropping of table grapes in Brazil. **Chronica Horticulturae, Leuven**, v. 46, n. 2, p. 22-25, 2006.

QUIRINO, B. F. et al. Molecular aspects of leaf senescence. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 7, p. 278-282, 2000.

RABAN, E. et al. Rachis browning in four table grape cultivars as affected by growth regulators or packaging. **Postharvest Biology and Technology**, v. 84, n. 0, p. 88-95, 2013.

RAMA DEVI, S.; PRASAD, M. N. V. Copper toxicity in *Ceratophyllum demersum* L. (Coontail), a free floating macrophyte: Response of antioxidant enzymes and antioxidants. **Plant Science**, v. 138, n. 2, p. 157-165, 1998.

RAMMING, D. W.; TARAIOLO, R.; BADR, S. A. 'Crimson Seedless': a new late-maturing, red seedless grape. **Hortscience**, v. 30, n. 7, p. 1473-1474, 1995.

REDDY, T. V. Mode of action of cobalt extending the vase life of cut roses. **Scientia Horticulturae**, v. 36, n. 3-4, p. 303-313, 1988.

REINBOTHE, C. et al. Chlorophyll biosynthesis: spotlight on protochlorophyllide reduction. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 11, p. 614-624, 2010.

RESENDE, M. L. V.; SALGADO, S. M.; CHAVES, Z. M. Espécies ativas de oxigênio na resposta de defesa de plantas a patógenos. **Fitopatologia Brasileira**, v. 28, n. 2, p. 123-130, 2003.

RETAMALES, J. et al. Effects of CPPU and GA3 on fruit quality of Sultanina table grape. **Plant Bioregulators in Horticulture** 394, p. 149-158, 1994.

REYNOLDS, A. G. et al. Phenylureas CPPU and Thidiazuron Affect Yield Components, Fruit Composition, and Storage Potential of Four Seedless Grape Selections. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 117, n. 1, p. 85-89, 1992.

ROSALES, E. P. et al. Nitric oxide inhibits nitrate reductase activity in wheat leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, n. 2, p. 124-130, 2011.

ROSS, J.; O'NEILL, D. New interactions between classical plant hormones. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 1, p. 2-4, 2001.

SAKAKIBARA, H. Cytokinin Biosynthesis and Regulation. In: GERALD, L. (Ed.). **Vitamins & Hormones**: Academic Press, v. 72, p.271-287, 2005.

SARWAT, M. et al. Phytohormones and microRNAs as sensors and regulators of leaf senescence: Assigning macro roles to small molecules. **Biotechnology Advances**, v. 31, n. 8, p.1153-1171, 2013.

SCANDALIOS, J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 38, n. 7, p. 995-1014, 2005.

SCHIPPERS, J. H. M. et al. Developmental and Hormonal Control of Leaf Senescence. In: **Annual Plant Reviews: Senescence Processes in Plants**. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2007. v.26, p.145-170.

SEO, M. et al. Higher activity of an aldehyde oxidase in the auxin-overproducing superroot1 mutant of *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiol**, v. 116, n. 2, p. 687-93, 1998.

SERRANI, J. C. et al. Gibberellin Regulation of Fruit Set and Growth in Tomato. **Plant Physiology**, v. 145, n. 1, p. 246-257, 2007.

SIMS, D. A.; GAMON, J. A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. **Remote Sensing of Environment**, v. 81, n. 2, p. 337-354, 2002.

SINGH BRAR, H. et al. Girdling and grapevine leafroll associated viruses affect berry weight, colour development and accumulation of anthocyanins in 'Crimson Seedless' grapes during maturation and ripening. **Plant Science**, v. 175, n. 6, p. 885-897, 2008.

SLEWINSKI, T. L.; BRAUN, D. M. Current perspectives on the regulation of whole-plant carbohydrate partitioning. **Plant Science**, v. 178, n. 4, p. 341-349, 2010.

SOUSA, J. S. I.; MARTINS, F. P. **Viticultura brasileira: principais variedades e suas características**. Piracicaba: FEALQ, 2002, 368p.

SRIVASTAVA, A.; HANDA, A. Hormonal Regulation of Tomato Fruit Development: A Molecular Perspective. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 24, n. 2, p. 67-82, 2005.

SRIVASTAVA, L. M. Auxins. In: SRIVASTAVA, L. M. (Ed.). **Plant Growth and Development**. San Diego: Academic Press, 2002a. cap.6, p.155-169.

SRIVASTAVA, L. Gibberellins. In: SRIVASTAVA, L. M. (Ed.). **Plant Growth and Development**. San Diego: Academic Press, 2002b. cap. 7, p.171-190.

SRIVASTAVA, L. Cytokinins. In: SRIVASTAVA, L. M. (Ed.). **Plant Growth and Development**. San Diego: Academic Press, 2002c. cap.8, p.191-204.

TAKAMIYA, K.-I.; TSUCHIYA, T.; OHTA, H. Degradation pathway(s) of chlorophyll: what has gene cloning revealed? **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 10, p. 426-431, 2000.

TANAKA, R.; TANAKA, A. Tetrapyrrole biosynthesis in higher plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 58, p. 321-46, 2007.

TEISSEIRE, H.; GUY, V. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed (*Lemna minor*). **Plant Science**, v. 153, n. 1, p. 65-72, 2000.

UVA. **Agriannual 2013**: Anuário da Agricultura Brasileira. São Paulo, p. 471-480, 2013.

VAN BEL, A. J. E.; HESS, P. H. Hexoses as phloem transport sugars: the end of a dogma? **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 2, p. 261-272, 2008.

VAROQUAUX, F. et al. Less is better: new approaches for seedless fruit production. **Trends Biotechnol**, v. 18, n. 6, p. 233-42, 2000.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, v. 153, n. 4, p. 376-387, 1981.

WADA, M. Chloroplast movement. **Plant Science**, v. 210, p. 177-182, 2013.

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

WI, S. J.; JI, N. R.; PARK, K. Y. Synergistic biosynthesis of biphasic ethylene and reactive oxygen species in response to hemibiotrophic *Phytophthora parasitica* in tobacco plants. **Plant Physiol**, v. 159, n. 1, p. 251-65, 2012.

WILLIAMS, L. E.; AYARS, J. E. Water use of Thompson Seedless grapevines as affected by the application of gibberellic acid (GA₃) and trunk girdling – practices to increase berry size. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 129, n. 1–2, p. 85-94, 2005.

WRZACZEK, M.; BROSCHÉ, M.; KANGASJÄRVI, J. ROS signaling loops — production, perception, regulation. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, n. 5, p. 575-582, 2013.

XU, S. et al. Heme oxygenase is involved in cobalt chloride-induced lateral root development in tomato. **Biometals**, v. 24, n. 2, p. 181-91, 2011.

YAMAGUCHI, S. Gibberellin metabolism and its regulation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 225-251, 2008.

YANG, J. C. et al. Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 10, p. 1621-1631, 2003.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**, v. 57, n. 3, p. 508-514, Jul 1954.

YU, Y. B.; YANG, S. F. Auxin-induced Ethylene Production and Its Inhibition by Aminoethoxyvinylglycine and Cobalt Ion. **Plant Physiology**, v. 64, n. 6, p. 1074-7, 1979.

YU, K. et al. Senescence of aerial parts is impeded by exogenous gibberellic acid in herbaceous perennial Paris polyphylla. **Journal of Plant Physiology**, v. 166, n. 8, p. 819-830, 2009.

ZABADAL, T. J.; BUKOVAC, M. J. Effect of CPPU on Fruit Development of Selected Seedless and Seeded Grape Cultivars. **HortScience**, v. 41, n. 1, p. 154-157, 2006.

ZAVALETA-MANCERA, H. A. et al. Cytokinin promotes catalase and ascorbate peroxidase activities and preserves the chloroplast integrity during dark-senescence. **Journal of Plant Physiology**, v. 164, n. 12, p. 1572-1582, 2007.

ZHANG, S. et al. Temperature-Dependent Gas Exchange and Stomatal/Non-Stomatal Limitation to CO₂ Assimilation of Quercus Liaotungensis under Midday High Irradiance. **Photosynthetica**, v. 39, n. 3, p. 383-388, 2001.

ZHANG, Y.; RUMP, S.; GLADYSHEV, V. N. Comparative genomics and evolution of molybdenum utilization. **Coordination Chemistry Reviews**, v. 255, n. 9–10, p. 1206-1217, 2011.

ZHENMING, N. et al. Effects of leaf-applied potassium, gibberellin and source–sink ratio on potassium absorption and distribution in grape fruits. **Scientia Horticulturae**, v. 115, n. 2, p. 164-167, 2008.

ZHU, X.-G.; SONG, Q.; ORT, D. R. Elements of a dynamic systems model of canopy photosynthesis. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, n. 3, p. 237-244, 2012.

ZOFFOLI, J. P.; LATORRE, B. A.; NARANJO, P. Preharvest applications of growth regulators and their effect on postharvest quality of table grapes during cold storage. **Postharvest Biology and Technology**, v. 51, n. 2, p. 183-192, 2009.