

CONTROLE DA TUBERIZAÇÃO: FATORES DO MEIO E OS HORMÔNIOS VEGETAIS

ARALDI, R.¹; TANAKA, A.A.²; SILVA, I.P.F.¹; JÚNIOR, J.F.S.²; ONO, E.O.³; RODRIGUES, J.D.³

RESUMO – O tubérculo de batata (*Solanum tuberosum* L.) é um exemplo de caule modificado, com nós, entrenós e com um eixo muito curto e espessado, no qual ocorre acúmulo de amido em plastídios especiais, os amiloplastos. Semelhante a outros processos de organogênese, a formação de tubérculos e de outros órgãos de reserva pode ser controlada por fatores ambientais, como fotoperíodo, temperatura e luz e fatores endógenos das plantas como fitocromo e hormônios. O controle da formação de tubérculos engloba todos os aspectos do fotoperiodismo. Em batatas, a giberelina tem um efeito inibitório na tuberização. A atividade da mesma diminui sob condições que promovem a tuberização como dias curtos e aumenta em plantas que são submetidas em condições que inibem a tuberização. As citocininas estão envolvidas na indução de tubérculos através de estímulo das divisões celulares, que constituem uma das primeiras alterações morfológicas do processo de tuberização. Há trabalhos que relacionam também a ação do ácido abscísico, etileno, jasmonatos e poliaminas no controle da tuberização. Estudos relacionados com o controle da tuberização devem ser realizados com mais ênfase buscando o melhor entendimento dos fatores fisiológicos, bioquímicos ou genéticos relacionados com a formação de tubérculos de batata.

PALAVRAS-CHAVE: fitocromo, desenvolvimento, fotoperíodo.

ABSTRACT – Potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber is an example of a modified stem with nodes, internodes and a very short and thickened axis, in which starch is accumulated in special plastids, the amyloplasts. Similarly to other organogenesis processes, the formation of tubers and other storage organs can be controlled by environmental factors such as photoperiod, temperature and light, besides endogenous factors like phytochromes and plant growth regulators. The control of tuber formation covers all photoperiodism aspects. In potatoes, gibberellins have an inhibitory effect on tuberization. Their activity decreases under conditions that promote tuberization such as short days and increases when plants are subjected to conditions that inhibit tuberization. Cytokinins are involved in tuber induction through the stimulation of cell divisions, which constitute one of the first morphological changes in the tuberization process. There are studies that also relate the action of abscisic acid, ethylene, jasmonates and polyamines to tuberization control. Studies on tuberization control should receive more emphasis in order to improve the understanding of physiological, biochemical or genetic factors associated with tuber formation in potatoes.

KEYWORDS: phytochrome, development, photoperiod.

1. INTRODUÇÃO

Várias espécies vegetais apresentam alguns de seus órgãos desempenhando mais de uma função em determinadas fases do ciclo de vida. É o caso de raízes, caules ou folhas que, em dado momento do ciclo de desenvolvimento das plantas, reduzem seu crescimento em extensão e passam a acumular substâncias de reserva, geralmente de natureza glicídica, ocorrendo uma hipertrofia radial do órgão (KERBAUY, 2004).

O tubérculo de batata (*Solanum tuberosum*) é um exemplo de caule modificado, com nós, entrenós e com um eixo muito curto e espessado (FORTES e PEREIRA, 2003), no qual ocorre acúmulo de amido em plastídios especiais, os amiloplastos (CUTTER, 1992; FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 2006).

A indução de tuberização, a iniciação e o desenvolvimento de órgãos espessados, seguidos de dormência e brotação, são etapas do ciclo de vida típico das plantas que possuem órgãos tuberosos (KERBAUY, 2004).

¹ UNESP/Botucatu, Departamento de Agricultura, Caixa Postal 237, CEP. 18603-970, Botucatu/SP.

² Departamento de Irrigação e Drenagem.

³ Instituto de Biociências de Botucatu, Departamento de Botânica. araldi@fca.unesp.br.

Plantas que possuem órgãos de reserva são geralmente herbáceas e perenes, e sua parte aérea senesce ao final do período anual de crescimento, permanecendo apenas o órgão subterrâneo espessado (DIETRICH e FIGUEIREDO-RIBEIRO, 1985). Assim, os órgãos espessados são importantes na propagação vegetativa, pois protegem as gemas das condições desfavoráveis às quais a parte aérea está mais sujeita (FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 1986).

O processo de formação de órgãos de reserva não foi totalmente elucidado até o momento; sabe-se, entretanto, que ocorrem modificações morfológicas e bioquímicas drásticas nas plantas, capazes de iniciar a formação dessas estruturas. Pela importância econômica, *S. tuberosum* tem sido utilizada como material clássico para o estudo do processo de tuberização.

Podem ser reconhecidas três etapas no desenvolvimento de tubérculos:

- (a) a indução da tuberização, sem modificações morfológicas;
- (b) a iniciação da tuberização, marcada pela parada do alongamento do estolão e intumescimento radial da região subapical deste, devido ao alongamento celular e divisões celulares;
- (c) o crescimento do tubérculo, caracterizado pelo acúmulo de substâncias de reserva, incluindo a patatina, uma glicoproteína que tem sido utilizada como indicador bioquímico de tuberização nessa espécie (FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 2006).

2. REVISÃO DE LITERATURA

Semelhante a outros processos de organogênese, a formação de tubérculos e de outros órgãos de reserva pode ser controlada por fatores ambientais, como fotoperíodo, temperatura e luz (KERBAUY, 2004).

O controle da formação de tubérculos engloba todos os aspectos do fotoperiodismo. KING e ZEEVAARTN (1973) realizaram experimentos em batata e tabaco e perceberam que a folha é o sítio de maior percepção do fotoperíodo.

Em batatas, sobre ótimas condições, a folha transmite um sinal para iniciar a divisão celular, expandir e mudar a orientação do crescimento celular da região subapical do estolão (EWING e ATRUIK, 1992; XU et al., 1998a). Esse sinal de transdução que detecta as características ambientais nas folhas é mediado pelo fitocromo e pela giberelina (VAN DEN BERG et al., 1995; JACKSON et al., 1996; JACKSON e PRAT, 1996). O desenvolvimento do tubérculo envolve processos morfológicos, bioquímicos e genéticos, sendo esses processos controlados por expressões genéticas específicas (BACHEM et al., 1996; MACLEOD et al., 1999; VERHEES et al., 2002).

Fatores ambientais

Fotoperíodo

GARNER e ALLARD (1923) foram os primeiros a observar que o fotoperíodo controla a formação de tubérculos em batata.

Já nos anos 50, experimentos de enxertia sugeriram que o estímulo induzindo a tuberização seria produzido nas folhas de batata (*Solanum tuberosum* L.) de plantas que cresciam sob condições indutivas de fotoperíodo curto (GREGORY, 1956). Nestes experimentos, a folha de uma planta de batata que cresceu sob condições indutivas de dias curtos foi enxertada em outra planta que cresceu sob condições indutivas de dias longos e, assim, foi capaz de promover a tuberização na planta. Estes resultados foram repetidos com diferentes variedades de batata (CHAPMAN, 1958).

A resposta fotoperiódica varia entre os diferentes genótipos de batata (EWING, 1995). Enquanto variedades comerciais são relativamente insensíveis às condições do comprimento do dia, as espécies de batata silvestre como *Solanum demissum* ou algumas linhagens de *S. tuberosum* ssp. *andigena*, são completamente dependentes do fotoperíodo para a indução do

tubérculo. Portanto, a cultura da batata é um excelente modelo para estudar o controle fotoperiódico na tuberização (AMADOR et al., 2001b). Há alguns tubérculos como os de yacón (*Polymnia sonchifolia*) que também são indiferentes ao fotoperíodo (ITAYA et al., 2002).

Experimentos com fotoperíodo e enxertia intraespecífica em *S. tuberosum* sugeriram que a indução da tuberização estaria relacionada a um estímulo produzido pelas folhas (KERBAUY, 2004).

Há muitas similaridades entre os sinais indutivos da tuberização e do florescimento, estando o comprimento do dia relacionado com ambos (JACKSON et al., 1998). Foram feitos experimentos através de enxertia que mostraram que o florescimento e a tuberização podem ser mediados pelo mesmo sinal transportado pelo floema.

Quando a planta de batata em condições de indução é suplementada com *flash* de luz durante a noite, ocorre atraso na tuberização (EWING e STRUICK, 1992), havendo maior crescimento das porções aéreas e dos estolões dessa espécie, que ficam mais numerosos e ramificados (BATUTIS e EWING, 1982). Os genes CONSTANS e GIGANTEA estão relacionados com a regulação do fotoperíodo para formação do tubérculo (MARTINEZ-GARCIA et al., 2002).

Temperatura

A temperatura é um fator ambiental importante na tuberização. Altas temperaturas inibem a formação do tubérculo, enquanto baixas temperaturas promovem o crescimento do tubérculo. Uma forte resposta do comprimento do dia é observada em elevadas temperaturas, enquanto o controle do comprimento do dia é menos importante em baixas temperaturas (RODRÍGUEZ-FALCÓN, 2006).

Em batata, a temperatura ótima de tuberização é cerca de 17°C, e temperaturas superiores a 30°C são inibitórias desse processo. Mesmo em espécies tropicais, como *Pachyrrhizus tuberosus*, que tuberizam em fotoperíodos curtos (abaixo de 16 horas), regimes alternados de altas temperaturas em fotoperíodo indutivo (30°C/25°C) inibem a formação de raízes tuberosas. Entretanto, temperaturas elevadas são favoráveis à tuberização de algumas espécies que formam seus órgãos tuberosos em dias longos, como cebola, alho e cebolinha (KERBAUY, 2004).

A inibição da tuberização de batata por altas temperaturas parece depender de alterações nos níveis de giberelinas e inibidores endógenos (MENZEL, 1980; 1984). Estes hormônios têm sido relatados por promover a tuberização sob condições não-indutivas, de dias longos, em outras espécies (BIRAN et al., 1972; DEUTCH, 1974).

O efeito do fotoperíodo e da temperatura na indução da tuberização depende da irradiância sob a qual a planta está crescendo. Respostas inibitórias em *S. tuberosum* estimulados por fotoperíodos longos e temperaturas altas são exacerbadas sob níveis baixos de irradiância (KERBAUY, 2004).

Nitrogênio (N)

Outro fator ambiental que afeta a indução da tuberização é a quantidade de N disponível para a planta. Se, por um lado, níveis altos de N presentes no solo reduzem a tuberização, temperaturas baixas podem inibir a absorção de N promovendo a tuberização. Em solução hidropônica, mesmo sob fotoperíodo curto, a tuberização de *S. tuberosum* pode ser evitada pelo suprimento contínuo de amônia, ou promovida se o suprimento de N for interrompido (KERBAUY, 2004).

Evidências têm sido apresentadas (KRAUSS, 1978a) de que o fornecimento de N também afeta o conteúdo de ácido abscísico (ABA) nas plantas de batata. A interrupção no suprimento de N acrescentou o conteúdo de ABA. Esta relação inversa entre N e ABA também tem sido demonstrada em outras espécies, por exemplo, girassol (GOLDBACH et al., 1975). De acordo com OKAZAWA e CHAPMAN (1962) a tuberização das plantas de batata somente ocorrem se a razão entre os hormônios promotores e inibidores na planta for alta. Neste contexto o ABA é considerado um hormônio promotor.

A nutrição de N também pode afetar os níveis de outros hormônios. Uma correlação positiva, por exemplo, entre o fornecimento de N e o conteúdo de citocinina tem sido mostrada no exsudado de raiz em girassol (EL-SALAMA e WAREING, 1979) e em plantas de batata (SATTELMACHER e MARSCHNER, 1978).

Com respeito à influência do N e giberelinas (GA) os resultados são contraditórios (LUKE e ECK, 1978). A tuberização das plantas de batata ocorreu quando as condições climáticas e o fornecimento de N foram favoráveis. Sob essas condições a razão ABA/GA nos brotos foi relativamente alta (HAMMES, 1975), isto é, a razão de hormônios inibidores e promotores foram a favor da tuberização.

O mecanismo pelo qual o fornecimento de N e temperatura no controle dos níveis hormonais e também da tuberização não é muito compreendida.

Fatores endógenos

Fitocromo

Com o uso crescente de técnicas de DNA recombinante e produção de plantas transgênicas, foi possível demonstrar, em *S. tuberosum* spp. *andigena*, que níveis reduzidos de fitocromo B (PHYB) ou sua ausência induzem a tuberização da batata, tanto em dias curtos como em dias longos, enquanto, em plantas selvagens, somente dias curtos, com oito horas de luz e 16 horas de escuro, promovem o processo (JACKSON et al, 1996). A resposta fotoperiódica destas plantas evidencia que o PHYB exerce um controle negativo na tuberização, por inibir a indução do tubérculo sob condições não-favoráveis e que nas plantas selvagens, o PHYB encontra-se em concentração baixa somente em dias curtos.

Além da batata, *Begônia*, algumas espécies de *Dahlia*, *Helianthus tuberosus*, *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus coccinius*, *Gladiolus* sp. e *Oxalis* sp. são plantas que tem a formação de tubérculos estimulada por dias curtos. Entretanto, existem espécies do gênero *Allium*, como cebola, cebolinha e alho, que tuberizam em fotoperíodos longos. Embora a natureza precisa do sinal, ainda não seja conhecida, há fortes evidências de que o PHYB esteja envolvido na produção de um inibidor na tuberização transmissível através de enxertia (KERBAUY, 2004).

O fitocromo A foi recentemente descrito como sendo o fator controlador do ritmo circadiano, impedindo a formação de tubérculos de batatas transgênicas em condições não-indutoras. Assim, a ação conjunta dos fitocromos A e B está envolvida na repressão da indução da tuberização (KERBAUY, 2004).

Giberelinas (GA)

Dentre os hormônios vegetais, a giberelina (GA) têm sido indicada como controladora da tuberização, uma vez que em condições ambientais que promovem esse processo causam decréscimo da atividade da GA em caules. Altas temperaturas estimulam a produção de GA em gemas caulinares mais do que em folhas, o que poderia estar relacionado à inibição de tuberização causada por temperaturas altas. A retirada das gemas diminui o efeito inibitório da temperatura alta na tuberização (KERBAUY, 2004).

Dados de experimentos indicam uma maior complexidade no padrão de ação das GAs no início da tuberização. Assim, plantas transgênicas de *S. tuberosum*, que tiveram o gene do PHYB silenciado, produziram tubérculos sob condições de dias longos, manifestaram fenotipicamente características de plantas enriquecidas com GA (AKTSENOVA et al., 2005). Foi também demonstrado que várias GAs, às vezes, exercem diferentes efeitos na tuberização.

Além de inibirem a tuberização de batata, fotoperíodos longos, temperaturas altas e baixa irradiância produzem efeitos sobre a morfologia do caule, os quais coincidem com os efeitos conhecidos da GA. Quando vistas em conjunto, características relacionadas com a senescência, tais como folhas mais largas e finas, botões florais abortados, supressão de crescimento do caule, inibição do crescimento de ramos axilares, diminuição dos níveis de

clorofila e antocianinas, sugerem que a redução dos níveis de GA pode ser a causa das respostas adaptativas do crescimento de tubérculos em plantas de batata (KERBAUY, 2004).

Várias linhagens de batatas evidenciam implicações das GAs como componentes de um sinal inibitório da tuberização (KUMAR e WAREING, 1974). GAs são relatadas como tendo um efeito inibitório na indução da tuberização e sua atividade decresce quando as folhas são expostas às condições de dias curtos (EWING, 1995).

Em batatas, as GAs têm um efeito inibitório na tuberização (KIM et al., 2005). A atividade da GA diminui sob condições que promovem a tuberização como dias curtos (KUMAR e WAREING, 1974) e aumenta em plantas que são submetidas em condições que inibem a tuberização (MENZEL, 1983). Muitos resultados sobre a forte correlação entre a diminuição no nível da atividade da GA e iniciação da tuberização tem sido relatados (HUSSEY e STACEY, 1984; JEON et al., 1992; JACKSON e PRAT, 1996).

Aplicações de giberelina são efetivas na inibição da tuberização, mimetizando os efeitos de condições ambientais não-indutivas. Os níveis de patatina, indicador bioquímico da tuberização, diminuem em estacas tratadas com GA₃ e tratamentos com cloreto de 2-cloroetil-trimetilamônia (CCC) - chlormequat, ancymidol e paclobutrazol que bloqueiam a síntese de giberelinas, estimulam a formação de tubérculos (JACKSON e PRAT, 1996).

SEKHON e SINGH (1985) obtiveram aumento de produção de tubérculos de batata com a aplicação de chlormequat na dose de 600 mL ha⁻¹, cinco semanas após o plantio. SHADEQUE e PANDITA (1982) aumentaram a produção com aplicações de chlormequat na dose de 500 mg L⁻¹ aos 50 dias após o plantio (DAP). TAVARES e LUCCHESI (1999) conseguiram incremento de 12,33% da produção com a mesma dosagem de chlormequat aos 45 DAP. GUINAZU et al. (1988) relacionaram o efeito de chlormequat com a inibição da síntese de giberelinas ativas e o estímulo de formas de GAs conjugadas nas raízes.

PHOR1 - Proteína de Sinalização da Giberelina

Sob condições favoráveis de dias curtos, as folhas produzem um sinal indutivo móvel que é transportado para os estolões para induzir a formação de tubérculos (AMADOR et al., 2001b).

Foi isolado o gene PHOR1 (photoperiod responsive 1) de folhas de *S. tuberosum* para examinar o processo de sinalização da GA (AMADOR et al., 2001a). A inibição do gene PHOR1 produz fenótipos semi-anãos similares às plantas deficientes em GA, com tuberização mais precoce que o controle. A curva de resposta às doses de GA exógena mostra que esta é reduzida nessas plantas.

Foi avaliada a região subapical usando a fusão da proteína PHOR1 com GFP (*Green Fluorescent Protein*) mostrando que a GA induz uma rápida translocação da proteína do citoplasma para o núcleo celular, essa migração pode ser bloqueada por tratamentos com inibidores da biossíntese de giberelina. Esses resultados são consistentes com a função da PHOR1 na transdução do sinal de GA e sugere função positiva dessa proteína na cascata de sinalização da giberelina, em contraste com o GAI e SPY que agem com resposta repressora à GA (AMADOR et al., 2001b).

Citocinina (CK)

O suporte para a função da citocinina na tuberização da batata vem de muitas linhas de pesquisa: acréscimos da CK durante a iniciação da tuberização e crescimento (OKAZAWA, 1970); altos níveis de CK endógena no broto após a indução por fotoperíodo e temperatura e a promoção da tuberização em plantas de dias longos (PDL) por citocinina exógena (MAUK e LANGILLE, 1978).

As CKs estariam envolvidas na indução de tubérculos através de estímulo das divisões celulares, que constituem uma das primeiras alterações morfológicas do processo de tuberização. Contudo, a parada de divisões celulares no meristema apical e posterior alongamento, divisão e deposição de amido nas células do meristema subapical do estolão não têm sido relacionados ao efeito desse hormônio (KERBAUY, 2004).

O mecanismo de ação das CK em tuberização é ambíguo. Acreditava-se que as CKs estimulavam a tuberização em batata (EWING, 1995). A maioria dos exemplos foram observados em experimentos *in vitro* quando a adição de cinetina no meio de cultura acentuou a formação da tuberização por crescimento dos estolões no escuro. Entretanto, experimentos *in vivo* e *in vitro* com tipos selvagens e plantas transgênicas de batata deram resultados ambíguos (AKSENOVA, 2005).

A resposta dos estolões aos altos níveis de CKs dependem da interação com outros hormônios, principalmente os níveis de GAs (VREUGDENHIL e STUIK, 1989). Também tem sido mostrado que as CKs exógenas não tem algum papel no alongamento dos estolões e formação da tuberização *in vitro*, pressupondo que as CKs não são um fator limitante para a formação da tuberização (XU et al., 1998).

O cultivo *in vitro* de diferentes cultivares e linhagens transgênicas de *S. tuberosum* indicou que o ácido indol-3-acético (IAA) e cinetina agem de forma diferenciada, o primeiro aumentando o tamanho dos tubérculos e o segundo afetando seu número. O grau de intensidade de resposta a esses hormônios é dependente dos níveis de sacarose do meio de cultura e do genótipo do cultivar em estudo (KERBAUY, 2004).

A necessidade de hormônios vegetais de crescimento para promover a tuberização *in vitro* em *Ullucus tuberosus* também foi demonstrada recentemente. Contudo, em *Dioscorea delicata* cultivada *in vitro*, o metabolismo de carboidratos foi significativamente afetado pelos níveis de CKs e de sacarose do meio, sem ocorrer o processo de tuberização (CHU e FIGUEIREDO-RIBEIRO, 2002).

Ácido Jasmônico e seus derivados

Alguns compostos podem atuar como sinalizadores da tuberização, destacando-se o glicosídeo de ácido tuberônico (TGA) e o ácido jasmônico (JA) e seus derivados (KERBAUY, 2004).

O ácido jasmônico está envolvido em vários eventos morfogênicos, tais como, tuberização, formação de raízes tuberosas e de bulbos (KODA, 1997) e no desenvolvimento da dormência (JÁSIK e KLERK, 2006), senescência, processo de desenvolvimento, determinação estrutural da planta (KODA, 1997) e respostas a estresses abióticos (WASTERACK e HOUSE, 2002). Em *in vitro*, o JA estimulou a tuberização (RAVNIKAR et al., 1992; PRUSKI et al., 2002). Até a presença endógena foi confirmada em raízes, estolões e periderme de tubérculos recém formados (ABDALA, 1996), entretanto, alguns estudos mostraram que o JA não está diretamente envolvido na tuberização (HELDER et al., 1993).

O JA exerce efeito, principalmente, antagonista das GAs na orientação dos microtúbulos no processo de tuberização de batata (JACKSON, 1999). SARKAR et al. (2006) verificaram que os jasmonatos estimularam significativamente o crescimento de raízes, brotos estoloníferos e reduziu o teor de açúcares. Porém, na indução da tuberização não teve efeito.

Ácido octadecanóico e derivados do ácido α -linoléico, entre eles o metiljasmonato e o ácido jasmônico, estão envolvidos no transporte de informações provenientes das folhas para os órgãos-alvo, atuando nos mecanismos de defesa contra herbívoros e patógenos além, de afetar a tuberização de *S. tuberosum* através do estímulo à expansão radial, à formação de tecido de sustentação periférica e à inibição do alongamento (KERBAUY, 2004).

Etileno e Poliaminas

Não há evidências de que o etileno esteja envolvido na iniciação da tuberização (MENZEL, 1985). A formação do órgão de armazenamento em dália (*Dahlia pinnata*) sob dias longos, após a aplicação de etileno (BIRAN et al., 1972) causou decréscimo na síntese de GA endógena (DIMALLA e STADEN, 1977) ou um aumento da oferta de assimilados para os tubérculos, associado com a redução no crescimento dos brotos, após tratamento.

Há trabalhos que mostram a ação do etileno na tuberização. CATCHPOLE e HILLMAN (1969) constataram parada no acúmulo de amido nos estolões de batata tratadas com etileno e BIRAN et al. (1972) verificaram decréscimo na produção de etileno em dália, durante a iniciação da tuberização.

Outra classe de substâncias relacionadas com o desenvolvimento de tubérculos de batata são as poliaminas, que aumentam o número de tubérculos e reduzem seu tamanho, afetando a distribuição dos carboidratos neles armazenados (KERBAUY, 2004).

3. CONCLUSÃO

Estudos relacionados com o controle da tuberização devem ser realizados para clarear as inúmeras indagações que o assunto causa, seja relacionado com os fatores fisiológicos, bioquímicos ou genéticos, buscando sempre o melhor entendimento do complexo que envolve a formação e o desenvolvimento de tubérculos de batata.

REFERÊNCIAS

- ABDALA, G; CASTRO, G; GUINAZUR, T.R; MIERSCH, O. Occurrence of jasmonic acid in organs of *Solanum tuberosum* L. and its effect on tuberization. **Plant Growth Regul.**, v.19, p.139–143, 1996.
- AKSENOVA, N.P., et. al. Photoperiodic and hormonal control of tuberization in potato plants transformed with the PHYB gene from *Arabidopsis*. **Russian Journal of Plant Physiology**, v.52, n.5, p.623-628, 2005.
- AMADOR, V.; MONTE, E.; MARTÍNEZ-GARCIA, J.; PRAT, S. Gibberellins signal nuclear import of PHOR1, a photoperiod-responsive protein with homology to *Drosophila armadillo*. **Cell**. v.106, p.343-354, 2001a.
- AMADOR, V.; BOU, J.; MARTÍNEZ-GARCIA, J.; MONTE, E.; RODRÍGUEZ-FALCON, M.; RUSSO, E.; PRAT, S. Regulation of potato tuberization by daylength and gibberellins. **Int. J. Dev. Biol.** v.45, p.37-38, 2001b.
- BACHEM, C.W.B.; VANDER H.R.S.; BRUIJN, S.M.; VREUGDENHIL, D.; ZABEAU, M.; VISSER, R.G.F. Analysis of gene expression during potato tuber development. **Plant J.** v.9, p.745-753, 1996.
- BATUTIS, E.J.; EWING, E.E. Far-reversal of red light effect during long-night induction of potato (*Solanum tuberosum* L.). **Plant Physiol.** v.69, p.672-674, 1982.
- Biran, I.I.; Gur, A.H., Halevy, A.H. The relationship between exogenous levels of ethylene and tuberization in dahlias. **Physiologia Plantarum**. v.27, p.226-230, 1972.
- Catchpole, A.H.; Hillman, J. Effect of ethylene on tuber initiation in *Solanum tuberosum* L. **Nature**. v.223, p.1387, 1969.
- CHAPMAN, H.W. Tuberization in the potato plant. **Physiol Plant**. v.11, p.215–224, 1958.
- CHU, E.P.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Carbohydrates changes in shoot cultures of *Dioscorea* species as influenced by photoperiod and exogenous concentrations of sucrose and cytokinins. **Plant, Cell, Organ and tissue Culture**. v.70, p.241-249, 2002.
- CUTTER, E.G. Structure and development of the potato plant. In: HARRIS, P.M. (ed.) The potato Crop. Chapman e Hall, London, p.65-161. 1992.
- DAVIES, P.J. The plant hormones: their nature, occurrence and functions. In: DAVIES P.J. (ed) Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, p.1–12, 1995.
- Deutch, B. Bulb formation in *Achimenes longiflora*. **Physiologia Plantarum**. v.30, p.113-118, 1974.
- DIETRICH, S.M.C.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Organos subterráneos y propagación vegetativa en plantas de los cerrados brasileros. **Medio Ambiente**. v.7, p.45-52, 1985.
- Dimalla, G.G.; Van Staden, J. Effect of ethylene on the endogenous cytokinin and gibberellin levels in tuberizing potatoes. **Plant Physiology**. v.60, p.218-221, 1977.
- EL-SALAMA, D.A.; WAREING, P.F. Effects of mineral nutrition on endogenous cytokinins in plants of sunflower. **J. exp. Bot.** v.30, p.971-981, 1979.

- EWING, E.E.; STRUIK, P.C. Tuber formation in potato: induction, initiation and growth. **Hot. Rev.** v.14, p 89-197, 1992.
- EWING, E.E. The role of hormones in potato (*Solanum tuberosum*, L.) tuberization. In *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology* (Davies, P. J., ed.) Dordrecht: Kluwer Academic, p.698-724, 1995.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C.; CHU, E.P.; CARVALHO, M.A.M.; VIEIRA, C.C.J.; GRAZIANO, T.T. Reserve carbohydrate in underground organs of native Brazilian plants. **Revista Brasileira de Botânica.** v.9, p.159-166, 1986.
- FIGUEIREDO – RIBEIRO, R.C.L.; CHU, E.P.; ALMEIDA, V.P. Tuberização. In: KERBAUY, G.B. (Ed.). *Fisiologia Vegetal*. Ed. Guanabara Koogan SA. p.409-420, 2006.
- FORTES G.R.L.; PEREIRA J.E.S. Classificação e descrição botânica. PEREIRA A.S.; DANIELS, J. (Ed.). In: *O cultivo de batata na região sul do Brasil*. Brasília: Embrapa informações tecnológicas, p.69-79, 2003.
- GARNER W.W.; ALLARD A. Effect of length of day on plant growth. **Journal Agriculture Research.** v.18, p.553-606, 1923.
- GOLDBACH, E.; GOLDBACH, H.; WAGNER, H.; MICHAEL, G. Influence on N deficiency on the abscisic acid content of sunflower plants. **Physiologia PL.** v.34, p.138-140, 1975.
- GREGORY, L.E. Some factors for tuberization in the potato. **Ann Bot.** v.41, p.281-288, 1956.
- GUINAZU, M.; ABDALA, G.; TIZIO, R. Effect of free and conjugated gibberellins on roots of potato cuttings treated with (CCC) [(2-chloroethyl) trimethylammonium chloride] in relation to tuber formation. **Journal of Plant Physiology,** v.132, n.6, p.725-730, 1988.
- HAMMES, P.S.; NEL, P.C. Control mechanisms in the tuberization process. **Potato Res.** v.18, p.262-272, 1975.
- HELDER, H; MIERSCH, O; VREUGDENHIL, D; SEMBDNER, G. Occurrence of hydroxylated jasmonic acids in leaflets of *Solanum demissum* plants grown under long- and short-day conditions. **Physiol Plant,** v.88, p.647-653, 1993.
- HUSSEY, G.; STACEY, N.J. Factors affecting the formation of in vitro tubers of potato (*Solanum tuberosum* L.). **Ann Bot .** v.48, p.787-796, 1984.
- ITAYA, N.M.; CARVALHO, M.A.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Fructosyltransferase and hydrolase activities in rhizophores and tuberous root upon growth of *Polymnia sonchifolia* (Asteraceae). **Physiologia Plantarum.** v.116, p.451-459, 2002.
- JACKSON, S.D. Multiple signalling pathways control tuber induction in potato. **Plant Physiol.,** v.119, p.1-8, 1999.
- JACKSON, S.D.; HEYER, A.; DIETZE, J.; PRAT, S. Phytochrome B mediates the photoperiodic control of tuber formation in potato. **Plant J.** v.9, p.159-166, 1996.
- JACKSON, S.D.; PRAT, S. Control of tuberization in potato by gibberellins and phytochrome B. **Physiol Plant.** v.98, p.407-411, 1996.
- JACKSON, S.D.; JAMES, P.; PRAT, S.; THOMAS, B. Phytochrome B affects the levels of a graft-transmissible signal involved in tuberization. **Plant Physiology.** v.117, p.29-32, 1998.
- JÁSIK, J.; DE KLERK G.J. Effect of methyl jasmonate on morphology and dormancy development in lily bulbets regenerated in vitro. **J Plant Growth Regul.,** v.25, p.45-51, 2006.
- JEON, J.H.; JOUNG, H.; PARK, S.W.; KIM, H.S.; BYUN, S.M. Regulation of in vitro tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) by plant growth regulators. **Korean J Plant Tissue Cult.** v.19, p.67-73, 1992.
- KERBAUY, G. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan, RJ, 2004, 452p.
- KIM, H.S.; PARK, S.W.; JEON, J.H.; JOUNG, H. Effect of gibberellin on the shape of potato (*Solanum tuberosum*) microtubers. **J Korean Soc Hortic Sci.** v.46, p.295-299, 2005.
- KINNG, R.W.; ZEEVAART J.A.D. Floral stimulus movement in *Perilla* and flower inhibition caused by non-induced leaves. **Plant physiol.,** v.51, p.727-738, 1973.
- KODA, Y. Possible involvement of jasmonates in various morphogenic events. **Physiol Plant.** v.100, p.639-646, 1997.
- KRAUSS, A. Tuberization and abscisic acid content in *Solanum tuberosum* as affected by nitrogen nutrition. **Potato Res.** v.21, p.183-193, 1978.
- KUMAR, D.; WAREING, P.F. Studies on tuberization of *Solanum andigena*. **New Phytol.** v.73, p.833-840, 1974.

- LUKE, N. C.; ECK, P. Endogenous gibberellin-like activity in cranberry at different stages of development as influenced by nitrogen and daminozide. **J. Am. Soc. hort. Sci.** v.103, p.250-252, 1978.
- MACLEOD, M.R.; DAVIES, H.V.; JARVIS, S.B.; TAYLOR, M.A. Characterisation of genes isolated from a potato swelling stolon cDNA library. **Pot Res.** v.42, p.31-42, 1999.
- MARTINEZ-GARCIA, J.F.; VIRGOS-SOLER, A.; PRAT, S. Control of photoperiod-regulated tuberization in potato by the Arabidopsis flowering-time gene CONSTANS. **Proc Natl Acad Sci USA.** v.99, p.15211-15216, 2002.
- Mauk, C.S.; Langille, A.R. Physiology of tuberization in *Solanum tuberosum* L. Cis-zeatin riboside in the potato plant: its identification and changes in endogenous levels as influenced by temperature and photoperiod. **Plant Physiology.** v.62, p.438-442, 1978.
- MENZEL, C.M. Tuberization in potato at high temperatures: responses to gibberellin and growth inhibitors. **Ann Bot.** v.46, p.259-265, 1980.
- MENZEL, B.M. Tuberization in potato (*Solanum tuberosum* cultivar Sebago) at high temperatures : gibberellin content and transport from buds. **Ann Bot.** v.52, p.697-702, 1983.
- Menzel, C.M. Potato as a potential crop for the lowland tropics. **Tropical Agriculture.** v.61, p.162-166, 1984.
- MENZEL, C.M. Tuberization in potato at high temperatures: responses to exogenous gibberellin, cytokinin and ethylene. **Potato Research.** v.28, p.263-266, 1985.
- OKAZAWA, Y.; CHAPMAN, H.W. Regulation of tuber formation in the potato plant. **Physiologia PI.** v.15, p.413-419, 1962.
- Okazawa, Y. Physiological significance of endogenous cytokinins occurring in potato tubers during their developmental period. **Proceedings of the Crop Science Society of Japan.** v.39, p.171-176, 1970.
- PRUSKI, K.; ASTATKIE, T.; NOWAK, J. Jasmonate effects on in vitro tuberization and tuber bulking in two potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) under different media and photoperiod conditions. **In Vitro Cell Develop Biol Plant,** v.38, p.203-209, 2002.
- RAVNIR, M.; VILHAR, B.; GOGALA, N. Stimulatory effects of jasmonic acid on potato node and protoplast culture. **J Plant Growth Regul.,** v.11, p.29-33, 1992.
- RODRÍGUEZ-FALCON, M.; BOU, J.; PRAT, S. Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response. **Annu Rev Plant Biol.** v.57, p.151-180, 2006.
- SARKAR, D.; PANDEY, S.K.; SHARMA, S. Cytokinins antagonize the jasmonates action on the regulation of potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber formation in vitro. **Plant Cell Tissue Organ Cult.** v.87, p.285-295, 2006.
- SARKAR, D. The signal transduction pathways controlling in planta tuberization in potato: an emerging synthesis. **Plant Cell Rep.** v.27, p.1-8, 2008.
- SATTELMACHER, H.; MARSCHNER, H. Relation between nitrogen nutrition, cytokinin activity and tuberization in *Solanum tuberosum*. **Physiologia PI.** v.44, p.65-68, 1978.
- SEKHON, H.S.; SINGH, M. Effect of growth regulators and nitrogen on the growth, number and size of seed tubers and yield of potatoes. **Journal of Agricultural Science,** v.104, n.1, p.99-106, 1985.
- SHADEQUE, A.; PANDITA, M.L. Effect of cycocel (CCC) as foliar spray on growth and quality of potato (*Solanum tuberosum* L.). **Journal of Research, Assam Agricultural University,** v.3, n.1, p.34-39, 1982. / Resumo em CAB Abstracts on CD-ROM, 1984-86.
- TAVARES, S.; LUCCHES, A.A. Reguladores Vegetais na Batata cv. Monaliza, após a Tuberização. **Scientia Agrícola.** v.56, n.4, 1999.
- VAN DEN BERG, J.H.; SIMKO, P.J.; DAVIES, E.E.; HALINSKA, A. Morphology and (^{sup} 14°C)gibberellin A-12 metabolism in wild-type and dwarf *Solanum tuberosum* ssp. andigena grown under long and short photoperiods. **J Plant Physiol.** v.146, p.467-473, 1995.
- VERHEES, J.; VAN DER KROL, A.R.; VREUGDENHIL, D.; VAN DER PLAS, L.H.W. Characterization of gene expression during potato tuber development in individuals and populations using the luciferase reporter system. **Plant Mol Biol.** v.50, p.653-665, 2002.
- VREUGDENHIL D.; STRUIK, P.C. An integrated view of the hormonal regulation of tuber formation in potato (*Solanum tuberosum*). **Physiol Plant.,**v.75, p.525-531, 1989.
- XU, X.; VAN LAMMEREN, A.A.M.; VERMEER, E.; VREUGDENHIL, D. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. **Plant Physiol.** v.117, p.575-584, 1998.

This document was created with Win2PDF available at <http://www.win2pdf.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.
This page will not be added after purchasing Win2PDF.