

# Ácido jasmônico como promotor de resistência em plantas

## Jasmonic acid as a promoter of resistance in plants

Cristiane Deuner\*, Carolina T. Borges, Andréia S. Almeida, Géri E. Meneghello e Lílian V. M. Tunes

Departamento de Fitotecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Campus Universitário S/N, Caixa Postal 354: 96010900. Capão do Leão – RS, Brasil.  
E-mail: \*cdeuner@yahoo.com.br, author for correspondence

Recebido/Received: 2014.09.25  
Aceite/Accepted: 2015.04.17

### RESUMO

Praticamente todos os processos relacionados com o desenvolvimento e o metabolismo das plantas são controlados por um ou mais reguladores do crescimento vegetal. O ácido jasmônico vem sendo considerado como pertencente a uma nova classe de fitohormonas e conhecido como uma molécula sinalizadora por plantas em respostas a ferimentos de herbívoros, situações de estresse, além, de várias outras funções nas plantas. Sendo assim, esta revisão tem por objetivo abordar o histórico e a biossíntese do ácido jasmônico, destacar as principais aplicações deste na agricultura, com ênfase na defesa das plantas contra o ataque de insetos-praga e situações de estresse, bem como apresentar resultados já obtidos com a sua indução ou aplicação.

**Palavras-chave:** defesa das plantas, lipoxigenases, metil jasmonato

### ABSTRACT

Practically all processes related to development and metabolism are controlled by one or more plant growth regulators. Jasmonic acid has been considered as belonging to a new class of phytohormone, known as a signaling molecule in plants in response to injury by herbivores, stress situations, in addition to several other functions in plants. This review presents the main steps in the discover and the steps taken to unravel the roles and biosynthesis pathway of jasmonic acid, its main focus on applications in agriculture, with emphasis on protection of plants against attack by insect pests, and stress situations, and results already achieved with its induction or application.

**Keywords:** methyl jasmonate, lipoxygenase, plant defense

### Introdução

As plantas conseguem mudar a constituição de compostos moleculares como um mecanismo de resposta, e muitas dessas alterações podem estar diretamente relacionadas com defesa e proteção (De Wit, 2007). A cascata de sinalização envolve entre outras moléculas, o ácido salicílico (AS), ácido abscísico (ABA), o ácido jasmônico (AJ) e seu metil ester, metil jasmonato (MeJa) e o etileno (ET), como principais compostos capazes de induzir a expressão de muitos genes relacionados à defesa por meio de rotas diferentes (Pervieux *et al.*, 2004; Cao *et al.*, 2011).

Sabe-se que uma rota metabólica de defesa vegetal muito importante na defesa contra estresses bió-

ticos, é denominada rota octadecanoide, a qual culmina com a produção do ácido jasmônico, um fitohormona relacionado ao estresse vegetal que ativa muitas respostas de defesa (Soares e Machado, 2007). Os níveis deste ácido aumentam rapidamente em resposta ao dano causado por diferentes herbívoros, desencadeando a formação de muitos tipos de defesa vegetal, além dos inibidores de proteases, incluindo terpenos e alcaloides. São reguladores conhecidos de inúmeros processos fisiológicos em plantas, e desempenham papel importante na regulação da expressão de genes de defesa vegetal (Droge, 2002).

Nesse contexto, o objetivo desta revisão bibliográfica é abordar aspectos relacionados à indução da biossíntese do AJ, e sua relação nos processos fisiológicos e na interação inseto-praga.

### Histórico e biossíntese do ácido jasmônico

O ácido jasmônico é uma classe de substâncias do crescimento vegetal, tendo sido isolado pela primeira vez em 1962 do óleo essencial de *Jasminum grandiflorum* L. e de *Rosmarinus officinalis* L. (Demole *et al.*, 1962). Os jasmonatos foram encontrados em mais de 200 espécies de plantas, representando 150 famílias, incluindo samambaias, fungos e musgos, sugerindo estarem distribuídos em todo o reino Plantae (Sembdner e Parthier, 1993). São compostos produzidos nas plantas após injúrias ou tratamentos com elicitores (Athayde Sobrinho *et al.*, 2005), apresentando funções hormonais e de defesa contra insetos e patógenos.

Quimicamente os jasmonatos são derivados de compostos baseados em ciclopentanona. Sua biossíntese (Figura 1) começa com a liberação do ácido linolênico que é convertido em ácido 13-hidroperoxinolênico, uma reação catalisada pela enzima 13-LOX (13-lipoxigenase). A seguir, as enzimas AOS (aleno óxido sintase) e AOC (aleno óxido ciclase) produzem ácido 12-oxo-fitodienóico (Weber, 2002). Após a ação da enzima PR (12-oxo-fitodienóico ácido redutase) e três passos de  $\beta$ -oxidação, o AJ é formado. Finalmente, a enzima JAMT (ácido metil jasmonato transferase) faz a conversão para MeJA – metil jasmonato (Creelman e Mullet, 1997).

### Compostos ativos da Via dos Octadecanoides

A via dos octadecanoides é ativada por estresses bióticos e abióticos, como déficit hídrico, estresse osmótico, e eletricidade, elicitores, como os oligogalactorunídeos e glucanos, além de uma gama de pragas e de patógenos (O'Donnell *et al.*, 2003).

Por muito tempo, o processo de sinalização da agressão da área lesada de uma folha até outras folhas de uma planta permaneceu indefinida. Na década de 90, foi descoberto que um metabólito secundário comum em plantas, o metil jasmonato (MeJA), induzia, por via aérea, a biossíntese de inibidores de proteinases em diferentes plantas (das famílias Fabaceae e Solanaceae), mesmo estando estas fisicamente separadas (Farmer e Ryan, 1990). A via dos octadecanoides é composta por quatro

classes de compostos com estruturas diferentes e, provavelmente, dotados de capacidade de sinalização. São elas: (1) ácidos gordos acíclicos, entre eles o linolênico; (2) ácidos gordos ciclopentanoides com dezoito carbonos, sendo o OPDA o primeiro composto ativo da via, nessa classe; (3) ácidos gordos ciclopentanoides com doze carbonos como epiJA; e (4) aminoácidos conjugados de intermediários da cascata (Wasternack, 2007). Além da conjugação de aminoácidos, ácido jasmônico e outros intermediários podem sofrer outras modificações químicas, como metilação, hidroxilação e esterificação (Wasternack, 2007). Os novos compostos formados possuem atividade em processos fisiológicos regulados por jasmonatos.

Estudos recentes em batata e em *Arabidopsis* indicaram que tanto AJ, OPDA e dinor-OPDA, um derivado de OPDA contendo apenas seis átomos de carbono na cadeia alifática, podem ativar genes expressos normalmente em resposta a injúria mecânica, e apresentam diferentes níveis de ação em diferentes plantas (Weber, 2002).

As plantas produzem duas formas de ácido jasmônico denominados de solúvel e volátil. O solúvel que é usado como defesa direta para herbívoro, ativando genes para produção da fenilalanina amônia-liase que catalisa substâncias especiais, inclusive inibidores de proteína que diminuem benefícios para o herbívoro. E na forma de um sinal volátil pelo metil jasmonato (MeJA) (O'Donnell *et al.*, 2003).

### Processos fisiológicos regulados por Jasmonatos

O nível de AJ em plantas varia em função do tecido, do tipo de célula, da fase de desenvolvimento e da resposta a diversos estímulos ambientais (Weiler *et al.*, 1993). São encontrados por toda a planta, com as maiores concentrações sendo observadas em tecidos em crescimento, como hipocótilo, plúmula, ápice radicular, flores, frutos e folhas jovens (Creelman e Mullet, 1995).

Uma das primeiras funções atribuídas ao AJ e ao MeJA foi a indução de senescência em plantas (He *et al.*, 2002). Porém, existem trabalhos que relatam a relação do AJ e do MeJA com a germinação de sementes, bem como sua formação e resistência a estresses. Conforme Creelman e Mullet (1997), estes compostos inibem a germinação de sementes não

dormentes e estimulam a germinação de sementes dormentes, provavelmente, alterando a sensibilidade das mesmas ao ácido abscísico (ABA). O AJ também regula o controle materno do desenvolvimento de sementes e das anteras e o desenvolvimento de tricomas glandulares (Li *et al.*, 2004), a produção de pelos radiculares em *Arabidopsis* (Zhu *et al.*, 2006) e a produção de metabólitos secundários (Chen *et al.*, 2006).

Zhang *et al.* (2012) estudaram a influência do metil jasmonato sobre os níveis de transcrição de genes, atividade de enzimas e metabólitos relacionados ao catabolismo da arginina e injúrias por frio em tomate-cereja. O índice de injúrias por frio nos frutos tratados foi inferior em comparação aos não tratados. Os resultados indicam que o MeJA está envolvido no catabolismo da arginina e ajuda a melhorar a tolerância de frutos de tomate-cereja às injúrias causadas pelo frio.

Nafie *et al.* (2011), estudando a ação do ácido jasmônico sobre mecanismos de resistência a estresse do melão sob a produção de metabólitos secundários, observaram que a aplicação de jasmonato resultou em plântulas de melão com maior resistência a condições de estresse através da produção de moléculas bioativas específicas.

Noriega *et al.* (2012) estudaram a influência do ácido jasmônico aplicado exogenamente sobre o estresse oxidativo exercido pelo cádmio (Cd) em plantas de soja. Os autores verificaram que dependendo da sua concentração, o AJ pode melhorar respostas antioxidantes das plantas contra o Cd, através da diminuição de níveis de ácido tiobarbitúrico e aumento do conteúdo de glutathione e redução da formação de  $H_2O_2$  e  $O_2^-$ . Também observaram aumento nas atividades de enzimas antioxidantes clássicas, tais como a catalase e superóxido dismutase. Este comportamento não foi observado em plantas tratadas somente com Cd.

### **Sistema de defesa das plantas: interação com os insetos**

As plantas são recursos básicos para organismos em muitas teias alimentares. Como consequência, a maioria destas é consumida por inúmeros herbívoros e, quando estes as atacam, a seleção natural favorece a evolução dos mecanismos de defesa (Agrawal e Karban, 2000). Segundo Korth

e Thompson (2006), o JA e MeJA são reguladores hormonais que atuam em diversas fases do desenvolvimento das plantas, reconhecidos como ativadores da sua defesa.

Conforme Crawley (1983), as plantas protegem-se de herbívoros utilizando basicamente três mecanismos de defesa: (1) tornando sua superfície inacessível através do desenvolvimento de dureza, espinhos ou tricomas; (2) atraindo os inimigos naturais de seus herbívoros; e (3) impregnando seus tecidos com substâncias químicas que detêm herbívoros ou que são tóxicas e/ou redutoras de digestibilidade. Abordando somente esse último aspecto, um grande número de substâncias do metabolismo secundário como alcaloides, terpenos e flavonoides, podem estar relacionados à defesa de plantas contra herbívoros.

As lesões provocadas pelo ataque de herbívoros ativam os mecanismos de defesa em toda a planta, tanto nos tecidos diretamente danificados (resposta local) como nas áreas não danificadas (resposta sistêmica) e inclusive em outras plantas (Farmer e Ryan, 1992). Enquanto que a reparação do tecido lesado é uma função relacionada às respostas locais, as defesas contra o herbívoro são locais e sistêmicas, com mudanças metabólicas e indução da expressão de genes (Léon *et al.*, 2001).

A resposta sistêmica das plantas contra a ação de herbívoros envolve a ação de duas moléculas sinalizadoras: o oligopeptídeo sistemina e o AJ. Todavia, apesar das evidências de que a sistemina é um sinal primário transmissível à longa distância, a sua existência e função estão bem documentadas somente em Solanaceae (Léon *et al.*, 2001). A sistemina é liberada pela célula lesada e, rapidamente, se difunde por toda a folha e, pelo floema, atinge as demais folhas das plantas, atuando sobre receptores que ativam a via dos octadecanoides, iniciando a síntese de AJ que induzirá a produção de proteínas inibidoras de proteínases (Ryan e Pearce, 1998).

Uma evidência para o papel do AJ na resistência ao inseto-praga vem da análise do cis-jasmona (cJ), produto final da biossíntese do ácido jasmônico, que é ativo na interação planta-inseto (Birkett *et al.*, 2000). Esse composto também tem efeitos na indução de metabólitos secundários responsáveis pela defesa de plantas de trigo contra pragas (Moraes *et al.*, 2008). Conforme Janegitz (2012) a aplicação foliar de cis-jasmona na cultura da soja induz siste-

micamente compostos de defesa nas raízes, principalmente em genótipos resistentes.

Em estudos realizados sobre a indução de compostos de defesa pela aplicação de cisjasmona e danos por *Meloidogyne javanica* em genótipos de soja resistente e suscetível a nematoides de galha, observou-se que o aumento da atividade da fenilalanina amônia-liase (PAL) após aplicação foliar com cJ, pode estar relacionado com o aumento da síntese dos isoflavonoides após aplicação. Estes resultados indicam que cJ induziu a atividade da PAL, e esta enzima desencadeou a síntese de compostos relacionados com a defesa de plantas de soja (Janegitz, 2012). Em outro estudo, foi observado que a atividade da PAL também foi induzida por MeJA em soja, de modo que a síntese de daidzeína, genisteína e isoflavonas totais aumentaram (Ma e Zhao, 2011).

Em sementes de aveia tratadas com MeJA, Soriano *et al.* (2004) observaram um aumento do flavonóide responsável pela resistência a nematoides. Em trabalhos conduzidos em soja, a cultivar resistente ao nematoide *M. incognita*, FT-Cometa, apresentou maior concentração de daidzeína que a cultivar suscetível Pickett 71. Através desses resultados, os autores observaram que a concentração de daidzeína e genisteína e a produção de coumestrol também foram maiores em plantas resistentes, tratadas com cJ, sugerindo que esses compostos podem ser responsáveis pela defesa das plantas também aos nematoides (Carpentieri-Pípolo *et al.*, 2005).

A aplicação foliar de ácido jasmônico em plantas de tomate induziu efeitos sistêmicos, reduzindo o desenvolvimento dos nematoides de galha (Cooper *et al.*, 2005). Em raízes de aveia, a aplicação do MeJA no solo diminuiu em 50% a constatação de nematoides, quando comparado com plantas não tratadas (Soriano *et al.*, 2004).

Por outro lado, mutações que reduzem a produção de AJ, normalmente, aumentam a suscetibilidade das plantas a herbívoros. O mutante de tomate *def1*, deficiente na síntese de OPDA, não acumula inibidores de proteinases em resposta à injúria mecânica e é mais suscetível ao inseto *Manduca sexta* do que as plantas selvagens (Howe *et al.*, 1996). O mutante de *Arabidopsis fad3-2fad7-2fad8*, deficiente em AJ, é rapidamente atacado por larvas de *Bradyzia impatiens*, recuperando sua capacidade de defesa quando tratado com MeJA (McConn *et al.*, 1997).

De acordo com Arimura *et al.* (2005) as estratégias de defesa das plantas contra os herbívoros podem ser classificadas em diretas ou indiretas. A defesa direta exerce um impacto negativo sobre o herbívoro que ataca a planta. Este tipo de defesa pode evitar a alimentação do herbívoro via barreiras físicas, químicas ou via proteínas especializadas (inibidores de proteases) (Arimura *et al.*, 2005). Já a defesa indireta da planta atua atraindo os inimigos naturais do herbívoro que ataca a mesma (Agrawal *et al.*, 2002). Por exemplo, alguns atributos da planta podem atrair os inimigos naturais dos herbívoros ou facilitar a sua ação, tais como a presença de néctar, a emissão de voláteis pelas plantas e nectários extra-florais (Heil *et al.*, 2000).

Ambas as estratégias (diretas e indiretas) podem ser expressas constitutivamente ou de forma induzida (Agrawal e Karban, 2000; Arimura *et al.*, 2005). A defesa constitutiva de plantas é formada por compostos ou substâncias produzidas pela planta, independentemente de ter sofrido algum dano, os quais podem afetar a biologia, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos herbívoros (Arimura *et al.*, 2005). Estes compostos podem ser utilizados, inclusive, como inseticidas.

A defesa induzida é um fenômeno encontrado em muitas plantas e se caracteriza pela redução da preferência ou do desempenho de herbívoros em plantas previamente atacadas quando comparadas a plantas sadias (que não foram atacadas) (Agrawal e Karban, 2000). Segundo Arimura *et al.* (2005) a indução da produção de inibidores de proteases através da aplicação de ácido jasmônico, em plantas de trigo, levou à redução da abundância de insetos herbívoros atacando essas plantas.

A resistência induzida também tem sido estudada para insetos desfolhadores de espécies florestais nos países temperados. Alguns terpenoides podem ser sintetizados em maior quantidade em coníferas dos gêneros *Pinus*, *Abies*, *Pseudotsuga*, *Larix* e *Picea* após ataque de insetos xilófagos (Couto *et al.*, 2007). O tratamento de espécies florestais com metil jasmonato induz a formação de outros resiníferos traumáticos, acúmulo de mono e diterpenos e indução de enzimas para a síntese de terpenos (Couto *et al.*, 2007). Porém, para muitas espécies florestais, a existência induzida ainda não foi detalhadamente descrita, dessa forma, o processo de defesa em espécies silvestres pode ser distinto das domesticadas.

Em dados obtidos em experimentos para a avaliação da preferência do inseto psilídeo, por mudas de eucalipto tratadas com diferentes concentrações de MeJa, observou-se que no tratamento com 5µM de MeJa o número de adultos presentes nas plantas foi próximo ao número detectado no tratamento testemunha (Couto *et al.*, 2007). Segundo Taiz e Zeiger (2004), concentrações baixas de MeJa estimulam mais lentamente a produção de alguns inibidores, como os de protease em plantas de tomate, ou então, a baixa concentração utilizada estimula menor quantidade de compostos de resistência não sendo suficiente para repelir o inseto.

A planta de tabaco *Nicotiana attenuata* Torr. ex S. Watson produz uma enorme quantidade de nicotina em resposta ao ataque herbívoro (Hoballah *et al.*, 2005). A nicotina é produzida e distribuída por toda a planta para a proteção (Baldwin *et al.*, 2002). Quando atacada por um inseto tolerante à nicotina, a planta reconhece o ataque pela rápida propagação de ácido jasmônico a partir do local do dano da herbivoria (Schittko *et al.*, 2000). O tratamento com ácido jasmônico aumenta as defesas diretas, incluindo a produção de toxinas (nicotina, fenólicos e flavonoides), proteínas antidigestivas (inibidoras de proteinase) e enzimas antinutritivas (polifenol oxidase) e, em adição, a planta emite uma extensa gama de voláteis como defesa indireta (Baldwin *et al.*, 2002).

### **Considerações sobre o uso do ácido jasmônico e seus derivados**

É consenso que o sistema mais adequado para o controle de pragas se baseia no manejo integrado com a utilização de forma harmoniosa de diferentes técnicas em consonância com princípios ecológicos, econômicos e sociais com o objetivo de manter esses organismos abaixo do nível de dano econômico. Tal sistema, normalmente, resulta em um controle mais efetivo, já que, além dos efeitos aditivos obtidos com a associação dos diferentes métodos, há a possibilidade de ocorrência de efeitos sinérgicos. Dentre os diversos métodos que podem ser incluídos em um sistema de manejo integrado de insetos-praga (MIP), pode ser destacado o controle biológico e a utilização da resistência de plantas (AJ e MeJa).

Um ponto de importância no melhoramento genético que deve ser aprofundado em organismos mo-

dificados (mutantes) é o estudo da genética fisiológica da expressão de genes. Por exemplo, sobre expressão de um gene codificante para a enzima aleno óxido sintase – AOS – em plantas mutantes de batata (*Solanum tuberosum* L.), tem permitido incrementar as concentrações endógenas do fitohormona ácido jasmônico em níveis que vão de seis até doze vezes os níveis observados em plantas de batata silvestre (Peña-Cortés, 2000). O AJ é um hormônio de crescimento, de desenvolvimento e de resposta a diferentes condições de estresse da planta. Estudos dessa natureza devem ser incrementados, para a expressividade de toxinas e de outras manifestações de um caráter genético, comparando as plantas mutantes e não mutantes.

Com o avanço do melhoramento genético, genes que codificam metabólicos de defesa podem ser transferidos para espécies cultivadas ou mesmo ativados nessas, para aumentar os níveis dos compostos de defesa. É a partir do conhecimento de como funcionam esses mecanismos nas plantas que será possível traçar objetivos mais audaciosos, e chegar até a essência do mesmo, ou seja, compreender as suas causas e melhores respostas ao seu uso, principalmente em grandes culturas agrícolas, com alto valor econômico.

### **Considerações finais**

A indução ou a aplicação de ácido jasmônico proporciona resistência nas plantas contra o ataque de insetos-pragas e situações de estresse, resultando em melhor desenvolvimento e produção dessas culturas. A atividade deste hormônio é específica, variando em função do tecido, do tipo de célula e da fase de desenvolvimento. A aplicação deste causa mudanças na maioria das células das plantas antes de atingir um equilíbrio no tecido entre o ácido jasmônico exógeno e o endógeno, preparando-as para defesa.

### **Referências bibliográficas**

- Agrawal, A.A. e Karban, R. (2000) - Specificity of constitutive and induced resistance: pigment glands influence mites and caterpillars on cotton plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, vol. 96, n. 1, p. 39-49.
- Agrawal, A.A.; Janssen, A.; Bruin, J.; Posthumus, M.A. e Sabelis, M.W. (2002) - An ecological cost of plant

- defence: attractiveness of bitter cucumber plants to natural enemies of herbivores. *Ecology Letters*, vol. 5, n. 3, p. 377–385.
- Arimura, G.; Kost, C. e Boland, W. (2005) - Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*, vol. 1734, n. 2, p. 91–111.
- Athayde Sobrinho, C.; Ferreira, P.T. De e Cavalcanti, L.S. (2005) - Indutores abióticos. In: Cavalcanti, L.S.; Di Piero, R.M.; Cia, P.; Pascholati, S.F.; Vilela de Resende, M. L. e Romeiro, R.S. (Ed.) - *Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos*. Piracicaba: FEALQ, vol. 13, p. 51-80.
- Baldwin, I.T.; Halitschke, R.; Kessler, A. e Schittko, U. (2002) - Merging molecular and ecological approaches in plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 4, n. 4, p. 351-358.
- Birkett, M.A.; Campbell, C.A.; Chamberlain, K.; Guerrieri, E.; Hick, A.J.; Martin, J.L.; Matthes, M.; Napier, J.A.; Pettersson, J.; Pickett, J.A.; Poppy, G.M.; Pow, E.M.; Pye, B.J.; Smart, L.E.; Wadhams, G.H.; Wadhams, L.J. e Woodcock, C.M. (2000) - New roles for *cis*-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Plant Biology*, vol. 97, n.16, p. 9329-9334.
- Cao, F.Y.; Yoshioka, K. e Desveaux, D. (2011) - The roles of ABA in plant-pathogen interaction. *Journal of Plant Resources*, vol. 124, n. 4, p. 489-499.
- Carpentieri-Pípolo, V.; Mandarino, J.M.G.; Carrão-Panizzi, M.C.; Souza, A. e Kikuchi, A. (2005) - Association of isoflavonoids with the incompatible response of soybean roots to *Meloidogyne incognita* race 3. *Nematropica*, vol. 35, n. 2, p.103-110.
- Chen, H.; Jones, A.D. e Howe, G.A. (2006) - Constitutive activation of jasmonate signaling pathway enhances the production of secondary metabolites in tomato. *FEBS Letters*, vol. 580, n. 11, p. 2540-2546.
- Cooper, W.R.; Jia, L. e Goggin, L. (2005) - Effects of jasmonate-induced defenses on root-knot nematode infection of resistant and susceptible tomato cultivars. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 31, n. 9, p. 1953-1967.
- Couto, E.B.; Wilcken, C.F.; Sarro, F.B. e Velini, E.D. (2007) - Avaliação de Metil Jasmonato na indução da resistência de plantas de *Eucalyptus* spp. ao psilídeo-de-concha *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera: Psyllidae). *Boletín de Sanidad Vegetal*, vol. 33, n. 4, p. 563-573.
- Crawley, M.J. (1983) - *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Berkeley: University of California Press, 437 p.
- Creelman, R.A. e Mullet, J.E. (1995) - Jasmonic acid distribution and action in plants: Regulation during development and response to biotic and abiotic stress. *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 92, n. 10, p. 4114–4119.
- Creelman, R.A. e Mullet, J.E. (1997) - Biosynthesis and actions of jasmonates in plants. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 48, n. 1, p. 355-381.
- Demole, E.; Ledener, E. e Mercier, D. (1962) - Isolement et détermination de la structure du jasmonate de méthyle, constituant odorant caractéristique de l'essence de jasmin. *Helvetica Chimica Acta*, vol. 45, n. 2, p. 675-685.
- De Wit, P.J. (2007) - How plants recognize pathogens and defend themselves. *Cellular and Molecular Life Science*, vol. 64, n. 21, p. 2726-2732.
- Droge, W. (2002) - Free radicals in the physiological control of cell function. *Physiological Reviews*, vol. 82, v. 1, p. 47- 95.
- Farmer, E.E. e Ryan, C.A. (1990) - Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 87, n. 19, p. 7713-7716.
- Farmer, E.E. e Ryan, C.A. (1992) - Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound – inducible proteinase inhibitor. *Plant Cell*, vol. 4, n. 2, p. 129-134.
- He, Y.; Fukushige, H.; Hildebrand, D.F. e Gan, S. (2002) - Evidence supporting a role of jasmonic acid in Arabidopsis leaf senescence. *Plant Physiology*, vol. 128, n. 3, p. 876-884.
- Heil, M.; Fiala, B.; Baumann, B. e Linsenmair, K. E. (2000) - Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology*, vol. 14, n. 6, p. 749-757.
- Hoballah, M.E.; Stuurman, J.; Turlings, T.C.J.; Guerin, P.M.; Connétable, S. e Kuhlemeier, C. (2005) - The composition and timing of lower odour emission by wild *Petunia axillaries* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta*. *Planta*, vol. 222, n. 1, p. 141-150.
- Howe, G.A.; Lightner, J.; browse, j. e Ryan, C.A. (1996) - An octadecanoid pathway mutant (JL5) of tomato is compromised in signaling for defense against insect attack. *Plant Cell*, vol. 8, n. 11, p. 2067-2977.
- Janegitz, T. (2012) - *Efeitos de cis-jasmone na indução de compostos fenólicos em genótipos de soja, inoculados ou não com Meloidogyne javanica*. Tese de Mestrado em Produção Vegetal, Universidade Estadual do Maringá, 70p.

- Korth, K.L. e Thompson, G.A. (2006) - Chemical signals in plants: jasmonates and the role of insect-derived elicitors in responses to herbivores. *In: Tuzun, S.; Bent, E. (Ed) - Multigenic and induced systemic resistance in plants*. New York, Springer, p. 259-278.
- Léon, J.; Rojo, E. e Sanches-Serrano, J.J. (2001) - Wound signalling in plants. *Journal Experimental Botany*, vol. 52, n. 354, p.1-9.
- Li, L.; Zhao, Y.; McCaig, B. C.; Wingerd, B. A.; Wang, J.; Whalon, M. E.; Pichersky, E. e Howe, G. A. (2004) - The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. *The Plant Cell*, vol. 16, n. 1, p.126-143.
- Ma, J. e Zhao, Y. (2011) - Effect of exogenous methyl jasmonate on pathway of isoflavone synthesis in soybean. *Journal of Northeast Agricultural University*, vol. 42, n. 5, p. 14-18.
- McConn, M.; Creelman, R.A.; Bell, E.; Mullet, J.E. e Browse, J. (1997) - Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 94, n.10, p. 5473-5477.
- Moraes, M.C.B.; Birkett, M.A.; Gordonweek, S.R.; Smart, L.E.; Martin, J.L.; Pye, B.J.; Bromilow, R. e Pickett, J.A. (2008) - *cis*-Jasmone induces accumulation of defence compounds in wheat, *Triticum aestivum*. *Phytochemistry*, vol. 69, n. 1, p. 9-17.
- Nafie, E.; Hathout, T. e Mokadem, A.S.A. (2011) - Jasmonic acid elicits oxidative defense and detoxification systems in *Cucumis melo* L. cells. *Brazilian Journal Plant Physiology*, vol. 23, n. 2, p. 161-174.
- Noriega, G.; Santa Cruz, D.; Batlle, A.; Tomaro, M. e Balestrasse, K. (2012) - Heme Oxygenase is Involved in the Protection Exerted by Jasmonic Acid Against Cadmium Stress in Soybean Roots. *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 31, n. 1, p. 79-89.
- O'Donnell, P. J.; Schmelz, E.; Block, A.; Miersch, O.; Wasternack, C.; Jones, J. B. e Klee H.J. (2003) - Multiple hormones act sequentially to mediate a susceptible tomato pathogen defense response. *Plant Physiology*, vol. 133, n. 3, p. 1181-1189.
- Peña Cortés, H. (2000) - Ácido jasmónico. *In: Barrue-to Cid, L.P. (Ed.) - Introdução aos hormônios vegetais*. Brasília, Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, p.131-157.
- Pervieux, I.; Bourassa, M.; Laurans, F.; Hamelin, R. e Séguin, A. (2004) - A spruce defensin showing strong antifungal activity and increased transcript accumulation after wounding and jasmonate treatments. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, vol. 64, n. 6, p. 331-341.
- Ryan, C.A. e Pearce, G. (1998) - Systemin: A polypeptide signal for plant defensive genes. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, vol.14, n. 1, p. 1-17.
- Schittko, U.; Preston, C.A. e Baldwin, I.T. (2000) - Eating the evidence? *Manduca sexta* can not disrupt specific jasmonate induction in *Nicotiana attenuata* by rapid consumption. *Planta*, vol. 210, n. 2, p. 343-346.
- Sembdner, G. e Parthier, B. (1993) - The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 44, p. 569-589.
- Soares, A.M. dos S. e Machado, O.L.T. (2007) - Defesa de plantas: Sinalização química e espécies reativas de oxigênio. *Revista Trópica – Ciências Agrárias e Biológicas*, vol. 1, n. 1, p. 9-19.
- Soriano, I.R.; Riley, I.T.; Potter, M.J. e Bowers, W.S. (2004) - Phytoecdysteroids: A novel defense against plant-parasitic nematodes. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 30, n. 10, p.1885-1899.
- Taiz, L. e Zeiger, E. (2004) - *Fisiologia Vegetal*. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed, 719 p.
- Wasternack, C. (2007) - Jasmonates: an Update on Biosynthesis, Signal Transduction and Action in Plant Stress Response, Growth and Development. *Annals of Botany*, vol. 100, n. 4, p. 681-697.
- Weber, H. (2002) - Fatty acid-derived signals in plants. *Trends in Plant Science*, vol. 7, n. 5, p. 217- 224.
- Weiler, E.W.; Kutchan, T.M.; Gorga, T.; Brodschelm, W.; Niesel, U. e Bublitz, F. (1993) - Evidence for the involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendril coiling response of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry*, vol. 32, n. 3, p. 591-600.
- Zhang, X.; Sheng, J.; Li, F.; Menga, D. e Shen, L. (2012) - Methyl jasmonate alters arginine catabolism and improves postharvest chilling tolerance in cherry tomato fruit. *Postharvest Biology and Technology*, vol. 64, n. 1, p. 160-16.
- ; 2004) - Isolation and functional assessment of a tomato proteinase inhibitor II gene. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 42, n. 5, p. 437-444.
- Zhu, C.; Gan, L.; Shen, Z. e Xia, K. (2006) - Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, vol. 57, n. 6, p. 1299-1308.