



TAÍS TOSTES GRAZIANO *m.t. aut.*

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pela candidata Taís Tostes Graziano e aprovada pela comissão julgadora.

*Campinas, 11 de abril de 1990
Sônia M. C. Dietrich*

Variações dos compostos de reserva do sistema subterrâneo de *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott (taioaba) durante a brotação e desenvolvimento da planta.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Doutor em Ciências. re

ei
ap
o

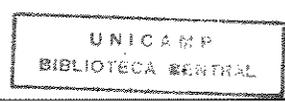
Orientador: Dra. Sonia Machado de Campos Dietrich.

m.t. aut.

CAMPINAS

1990

20/9/1990-703



AO ANDRÉ, DANIEL E TIAGO - meus filhos,

ELEM - irmã amiga,

ELIS - irmão saudoso

DEDICO

Ao XICO

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

A Dra. Sonia Machado de Campos Dietrich pela orientação competente e dedicação dispendidas.

Aos colegas pesquisadores, técnicos e estagiários da Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do Instituto de Botânica de São Paulo pela receptividade, incentivo e espírito de companheirismo que sempre nortearam nosso relacionamento.

A Profa. Dra. Maria Esmeralda Soares Payão Demattê, do Departamento de Horticultura da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias "campus" de Jaboticabal - UNESP, pela amizade e cooperação para que este trabalho fosse concluído.

Ao Prof. Dr. José Carlos Barbosa, do Departamento de Ciências Exatas da F.C.A.V.J. - UNESP, pela orientação na parte estatística da tese.

Aos colegas do Departamento de Horticultura da F.C.A.V.J. - UNESP pelo apoio e incentivo dedicados.

Ao Xico, André, Daniel, Tiago e Diná pelo carinho e paciência dispendidos.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	i
ÍNDICE DE TABELAS.....	vi
I - INTRODUÇÃO.....	1
II - REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
1. Caracterização da família Araceae.....	5
1.1. Aráceas comestíveis economicamente importantes.....	6
1.2. Xanthosoma sagittifolium.....	11
2. Tuberização.....	12
2.1. Diferentes tipos de órgãos de reserva.....	12
2.2. Fatores que interferem na tuberização.....	16
3. Propriedades dos órgãos subterrâneos de reserva.....	24
3.1. órgãos de reprodução vegetativa ou assexuada.....	24
3.2. Acúmulo de reservas.....	28
3.2.1. Proteínas.....	29
3.2.2. Lipídeos.....	34
3.2.3. Carboidratos.....	36
a) Amido.....	43
3.2.3.1. Distribuição e localização nas plantas.....	43
3.2.3.2. Função.....	44

3.2.3.3. Composição.....	45
3.2.3.4. Amilose e amilo- pectina.....	46
3.2.3.5. O grânulo do amido.....	49
3.2.3.6. Biossíntese do amido.....	52
3.2.3.7. Degradação do amido.....	65
III. MATERIAL E MÉTODOS.....	70
1. Material.....	70
1.1. Material vegetal.....	70
1.2. Substâncias químicas.....	72
1.3. Equipamentos.....	72
2. Métodos.....	72
2.1. Obtenção de estacas para o plantio.....	73
2.1.1. Estudo do desenvolvimento e variação dos compostos de reserva.....	73
2.1.2. Estudo da brotação de estacas retiradas de diferentes regiões.....	73
2.2. Tratamento preventivo das estacas.....	75
2.3. Preparo dos canteiros.....	75
2.4. Obtenção de dados.....	77
2.5. Determinação do peso de matéria fresca e seca.....	77
2.6. Análise dos carboidratos.....	78
2.6.1. Extração dos açúcares solúveis.....	78
2.6.2. Extração do amido.....	78

2.6.2.1. Para determinação colorimétrica.....	78
2.6.2.2. Para isolamento e caracterização.....	80
2.6.3. Fracionamento dos açúcares solúveis.....	80
2.6.4. Dosagem dos açúcares solúveis e amido.....	81
2.6.5. Cromatografia dos açúcares solúveis.....	81
2.6.6. Estudo do amido.....	82
2.6.6.1. Teor de amilose.....	83
2.6.6.2. Distribuição do tamanho dos grânulos.....	84
2.6.6.3. Caracterização do amido.....	84
2.7. Estimativa de proteína solúvel.....	84
2.8. Análise dos macro e microelementos.....	85
2.9. Análise estatística dos dados.....	85
IV. RESULTADOS.....	87
1. Estudo do desenvolvimento da planta e variação sazonal dos compostos de reserva dos órgãos subterrâneos de <i>X.</i> <i>sagittifolium</i> (L.) Schott.....	87
1.1. Desenvolvimento das plantas à partir de estacas do cormo.....	87
1.2. Variação sazonal dos compostos de	

reserva.....	96
1.2.1. Proteínas solúveis.....	96
1.2.2. Carboidratos.....	98
1.2.2.1. Açúcares solúveis.....	98
1.2.2.2. Açúcares redutores.....	99
1.2.2.3. Fracionamento dos açúcares solúveis.....	104
1.2.2.4. Análise qualitativa dos mono e oligossa- carídeos obtidos pelo fracionamento com etanol.....	111
1.2.2.5. Amido.....	112
a) Teores de amilose.....	114
b) Forma e tamanho dos grânulos do amido.....	118
1.3. Resíduos obtidos após as extrações dos compostos analisados.....	122
1.4. Correlação entre os compostos analisados dentro de cada estrutura.....	124
1.5. Composição mineral das várias partes da planta.....	126
2. Propagação vegetativa de <i>X. sagittifolium</i> (L.) Schott a partir de estacas retiradas das diferentes regiões do sistema subterrâneo.....	128
2.1. Composição das estacas obtidas das	

diferentes regiões do sistema subterrâneo.....	128
2.2. Brotação das estacas.....	129
V. DISCUSSÃO.....	134
1. Desenvolvimento de <i>X. sagittifolium</i> (L.) Schott.....	134
2. Compostos de reserva.....	137
3. Variações dos compostos de reserva durante o desenvolvimento de <i>X. sagittifolium</i> (L.) Schott.....	140
4. Caracterização do amido de <i>X.</i> <i>sagittifolium</i> (L.) Schott.....	147
5. A composição mineral de <i>X. sagittifolium</i> (L.) Schott.....	151
6. Brotação das estacas retiradas das diferentes regiões do sistema subterrâneo.....	152
VI. CONCLUSÕES.....	157
VII. RESUMO.....	160
VIII. SÚMMARY.....	163
IX. LITERATURA CITADA.....	166

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.	Forma das folhas dos cinco gêneros mais importantes entre as aráceas comestíveis. Fonte: COURSEY (1968).....	7
FIGURA 2.	Oligossacarídeos e polissacarídeos resultantes da combinação dos principais monossacarídeos encontrados nas plantas, segundo KANDLER & HOPF, 1980).....	41
FIGURA 3.	Representação esquemática dos componentes do amido: amilose e amilopectina.....	47
FIGURA 4.	Principais reações enzimáticas da formação de amido e sacarose durante a fotossíntese, segundo PREISS (1982).....	55
FIGURA 5.	Via metabólica, proposta por KEELING et al. (1988), para a síntese do amido.....	58
FIGURA 6.	Representação esquemática da síntese do amido em seus constituintes amilose e amilopectina.....	61
FIGURA 7.	Vias de degradação dos componentes do amido.....	69
FIGURA 8.	Representação de uma planta adulta de <i>Xanthosoma sagittifolium</i> , adaptação de PURSEGLOVE (1972).....	71

- FIGURA 9. Representação esquemática da preparação das estacas, com os cortes e a porção do sistema subterrâneo utilizados, para o estudo do desenvolvimento e variação dos compostos de reserva..... 74
- FIGURA 10. Fotografia mostrando os três tipos de estacas, utilizadas no estudo da brotação, obtidas de três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*..... 76
- FIGURA 11. Esquema das etapas utilizadas nas extrações dos compostos de reserva do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*..... 79
- FIGURA 12. Brotação das estacas obtidas de cormos de *X. sagittifolium* plantadas em agosto de 1985, Instituto de Botânica, SP..... 87
- FIGURA 13. Estágios de desenvolvimento da parte aérea das plantas de *X. sagittifolium* do início da brotação, em setembro, até março..... 89
- FIGURA 14. Estágios de desenvolvimento dos órgãos subterrâneos de plantas de *X. sagittifolium* provenientes de estacas de cormos primários..... 90
- FIGURA 15. Representação esquemática do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium* com as denominações utilizadas no estudo bioquímico..... 91

- FIGURA 16. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, do desenvolvimento, em gramas de matéria fresca (A) e gramas de matéria seca (B), do sistema subterrâneo e parte aérea de *X. sagittifolium* formadas à partir de estacas..... 93
- FIGURA 17. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da porcentagem de umidade das diferentes regiões de *X. sagittifolium*..... 95
- FIGURA 18. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação da proteína solúvel contida nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*..... 97
- FIGURA 19. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos açúcares solúveis contidos nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.....100
- FIGURA 20. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos açúcares redutores dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*.....102
- FIGURA 21. Representação gráfica, obtida por

regressão polinomial, da proporção entre açúcares redutores e açúcares solúveis totais, em porcentagem, dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*.....103

FIGURA 22. Variação das frações obtidas por precipitação em etanol dos açúcares solúveis do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*. (A) - mono e oligossacarídeos; (B) - polissacarídeos.....110

FIGURA 23. Esquema da cromatografia dos mono e oligossacarídeos presentes em cormos (A), cormilhos (B) e estolões (C) de *X. sagittifolium* onde P representa os padrões utilizados113

FIGURA 24. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos teores de amido dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*.....114

FIGURA 25. Microfotografias dos grânulos de amido de cormos de *X. sagittifolium* (B) comparados com os de batata (A), ambas na mesma escala.....120

FIGURA 26. Distribuição dos grânulos de amido por tamanho, em micrômetros, observadas nos cormos (A), cormilhos (B) e estolões (C) do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.....121

FIGURA 27. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos resíduos obtidos após as extracões, em gramas, do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.....123

FIGURA 28. Brotacão das estacas de cormos, estolões e cormilhos obtidas de sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*, coletados de plantas cultivadas no Instituto de Botânica de São Paulo.....130

FIGURA 29. Desenvolvimento do sistema subterrâneo de plantas de *X. sagittifolium* formados a partir de estacas de cormilhos, estolões e cormos.....133

ÍNDICE DE TABELAS

TABELA 1.	Quantidades de aminoácidos essenciais de <i>Xanthosoma sagittifolium</i> comparadas com as quantidades mínimas ditadas pela FAO. (SPLITTSTOESSER & RODHES, 1973).....	33
TABELA 2.	Análise estatística dos dados médios de proteína solúvel, em mg gps ⁻¹ , entre as regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	98
TABELA 3.	Análise estatística dos dados médios de açúcar solúvel total, em mg gps ⁻¹ , entre as regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	101
TABELA 4.	Análise estatística dos dados médios de açúcares redutores, em mg gps ⁻¹ , obtidos entre as regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	105
TABELA 6.	Análise estatística dos dados de proporção de açúcares redutores em relação aos açúcares solúveis totais, em porcentagem, entre as regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	106
TABELA 7.	Análise estatística dos dados médios de mono e oligossacarídeos, em mg gps ⁻¹ , obtidos nos sobrenadantes através da	

	precipitação em etanol, nas três regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	107
TABELA 7.	Análise estatística dos dados médios de polissacarídeos solúveis, em mg gps^{-1} , obtidos nos precipitados através da precipitação em etanol, nas três regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	108
TABELA 8.	Valores, em porcentagem, obtidos pelo fracionamento dos açúcares solúveis totais, em etanol, nas três regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	109
TABELA 9.	Análise estatística dos conteúdos médios de amido, em mg gps^{-1} , encontrados nas três regiões do sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i>	115
TABELA 10.	Análise estatística da porcentagem média de amilose presente no amido de <i>X. sagittifolium</i> , durante o desenvolvimento das plantas.....	116
TABELA 11.	Análise estatística da variação da porcentagem de amilose, em cada região sistema subterrâneo de <i>X. sagittifolium</i> , durante o desenvolvimento das plantas.....	117

- TABELA 12. Valores de r obtidos pela análise de correlação linear, entre os compostos estudados dentro de cada região do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.....125
- TABELA 13. Comparação da composição mineral quanto aos teores de macro e microelementos entre as diversas regiões de *X. sagittifolium*.....127
- TABELA 14. Composição média das estacas obtidas das diferentes regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.....129
- TABELA 15. Teste de χ^2 para aderência das frequências observadas às esperadas para o número de estacas brotadas das diferentes regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.....132

I. INTRODUÇÃO

Apesar do avanço tecnológico alcançado pela agricultura ao longo dos anos, observa-se que poucas espécies vegetais têm merecido atenção por parte dos pesquisadores de todo mundo. Segundo a FAO, o homem utiliza 3.000 espécies vegetais das quais 150 são cultivadas. Nas regiões tropicais, verifica-se a utilização, em larga escala, de plantas de clima temperado e muito pouca de plantas tropicais, principalmente devido à deficiência de pesquisas dos recursos nativos o que pode, inclusive, provocar o seu desaparecimento em virtude de uma economia puramente extrativa (LABOURIAU, 1971, DIETRICH et al., 1988).

Muitas das espécies tropicais são cultivadas, a nível de subsistência, em fundos de quintais e chácaras ou mesmo aproveitando-se de áreas não ocupadas pela agricultura tradicional. Entre elas encontram-se muitas espécies frutíferas, medicinais, olerícolas, mostrando uma diversidade grande tanto na forma de utilização como das partes das plantas utilizadas.

Mais recentemente, o estudo dos recursos vegetais nativos tem se tornado ponto de interesse por parte de vários órgãos oficiais, nacionais e internacionais, na busca de

fontes alternativas que possam solucionar os problemas enfrentados atualmente devido às altas taxas de crescimento populacional e, conseqüentemente, a fome.

Entre as partes de uma planta, os sistemas subterrâneos espessados considerados partes vegetativas especializadas, como os bulbos, cormos, tubérculos, raízes tuberosas e pseudobulbos, têm, segundo HARTMANN & KESTER (1982), a função principal de acumular em seus tecidos reservas que garantam a sobrevivência das plantas. Normalmente, as plantas possuidoras de órgãos subterrâneos espessados são adaptadas para resistirem às condições adversas que ocorrem durante o ano. Os ciclos principais para os quais se adaptam são o quente-frio das zonas temperadas e o quente-seco das regiões tropicais e subtropicais. Outra função é a reprodução vegetativa, que se aplica em muitos casos.

Dentre as substâncias que são acumuladas em órgãos subterrâneos, além das proteínas, gorduras, fibras, taninos, etc., destacam-se os carboidratos. Estes podem ocorrer tanto na forma solúvel, facilmente extraível, como na forma de polissacarídeos de reserva (amido, frutanos, inulina), ou então polissacarídeos estruturais como as hemiceluloses.

Plantas tropicais como mandioca, batata-doce, cará e aráceas comestíveis representam uma das maiores fontes de energia na dieta da população nos trópicos úmidos, principalmente em nações em desenvolvimento como as da Ásia, África, América Latina e do Pacífico. O potencial dessas "raízes" em produzir grande quantidade de energia por hectare

é bem reconhecido (GAILLARD, 1984).

Dentre estas plantas, as aráceas comestíveis têm um papel fundamental, apesar de pouco conhecidas, do ponto de vista econômico. São conhecidas, principalmente, como um grupo de espécies de mata e que se prestam, com muita propriedade, como plantas ornamentais (PLOWMAN, 1969).

No Pacífico, segundo GAILLARD (1984), as aráceas comestíveis têm sido utilizadas como alimento por vários países. Entretanto, nos últimos anos, tem havido um declínio tanto no cultivo como na utilização das mesmas, resultante de três causas principais: as vantagens apresentadas pelos alimentos armazenáveis, como os cereais, por exemplo; pela mentalidade de que os alimentos introduzidos são sempre melhores que os locais e, finalmente, pela política econômica que canaliza a maior parte dos recursos para os produtos de exportação, limitando os recursos para a produção de culturas de subsistência, como é o caso das aráceas comestíveis.

Diante de tais problemas e da importância que as aráceas têm, não só como plantas ornamentais, mas também na alimentação da população de vários países, principalmente nos menos desenvolvidos, é que o presente trabalho se propõe a estudar uma das espécies da família Araceae, *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott, tida como planta de um gênero estritamente americano (BARRAU, 1957; PLOWMAN, 1969; MORTON, 1972).

Os objetivos são, com base no estudo do desenvolvimento da planta a partir de segmentos dos órgãos subterrâneos, extrair e determinar os compostos de reserva neles contidos e

sua variação durante o ciclo anual das plantas, assim como a influência de alguns fatores como tamanho de estaca, posição, conteúdo e qualidade de compostos de reserva na propagação vegetativa da espécie.

II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1. Caracterização da família Araceae.

A família Araceae contém cerca de 110 gêneros e 2.000 se desenvolvem em regiões temperadas. São plantas herbáceas perenes, terrestres ou epífitas, raramente arborescentes ou aquáticas. Apresentam caules na forma de tubérculos ou rizomas, ou ainda aéreos, frequentemente com órgãos de sustentação (PLOWMAN, 1969; JOLY, 1977).

Segundo COURSEY (1968), o caule subterrâneo destas plantas é do tipo cormo, sendo que, morfologicamente, o cormo primário representa o caule principal e os cormos secundários ou cormilhos as ramificações laterais. Muitas vezes, segundo o autor, eles são referidos, incorretamente, como rizomas e tubérculos, respectivamente. O tamanho dos dois tipos de órgãos varia muito entre espécies e variedades; os cormilhos são, usualmente, os mais apreciados para a alimentação.

As folhas, de disposição alterna, nascem enroladas sobre o ponto vegetativo, frequentemente protegido por uma grande estípula persistente ou caduca, em geral com pecíolos longos e grande bainha invaginante. São normalmente folhas

inteiras ou partidas, com nervação reticulada ou aberta. As flores são pequenas, sésseis, de sexo separado ou hermafroditas, numa espiga floral chamada espádice, sempre protegida por uma grande bráctea, a espata, podendo esta ser colorida e brilhante. Os frutos são do tipo baga, formando uma infrutescência. As sementes apresentam tamanhos e formas variadas, com ou sem endosperma. Comumente apresentam, nos tecidos da planta, latex viscoso ou acre e ráfides de oxalato de cálcio (FLOWMAN, 1969; MAYO, informação pessoal).

1.1. Aráceas comestíveis economicamente importantes

Com poucas exceções, as aráceas de interesse econômico são pouco conhecidas. São plantas cultivadas devido ao valor de seus órgãos subterrâneos de reserva comestíveis ou, unicamente, por suas folhas utilizadas como verduras de mesa (BARRET & YOUNG, 1927).

Cinco gêneros classificados por Engler são considerados mais importantes economicamente: *Cyrtosperma*, *Amorphophallus*, *Alocasia*, *Colocasia* e *Xanthosoma*, sendo gêneros facilmente distinguíveis pela forma de suas folhas. *Alocasia* pode ser distinguido de *Amorphophallus* pelas suas folhas inteiras, de *Colocasia* pelas suas folhas digitadas, de *Xanthosoma* pela ausência de uma veia marginal proeminente e de *Cyrtosperma* pelos lobos basais arredondados (BARRAU, 1957; COURSEY, 1968), como mostra a Figura 1.

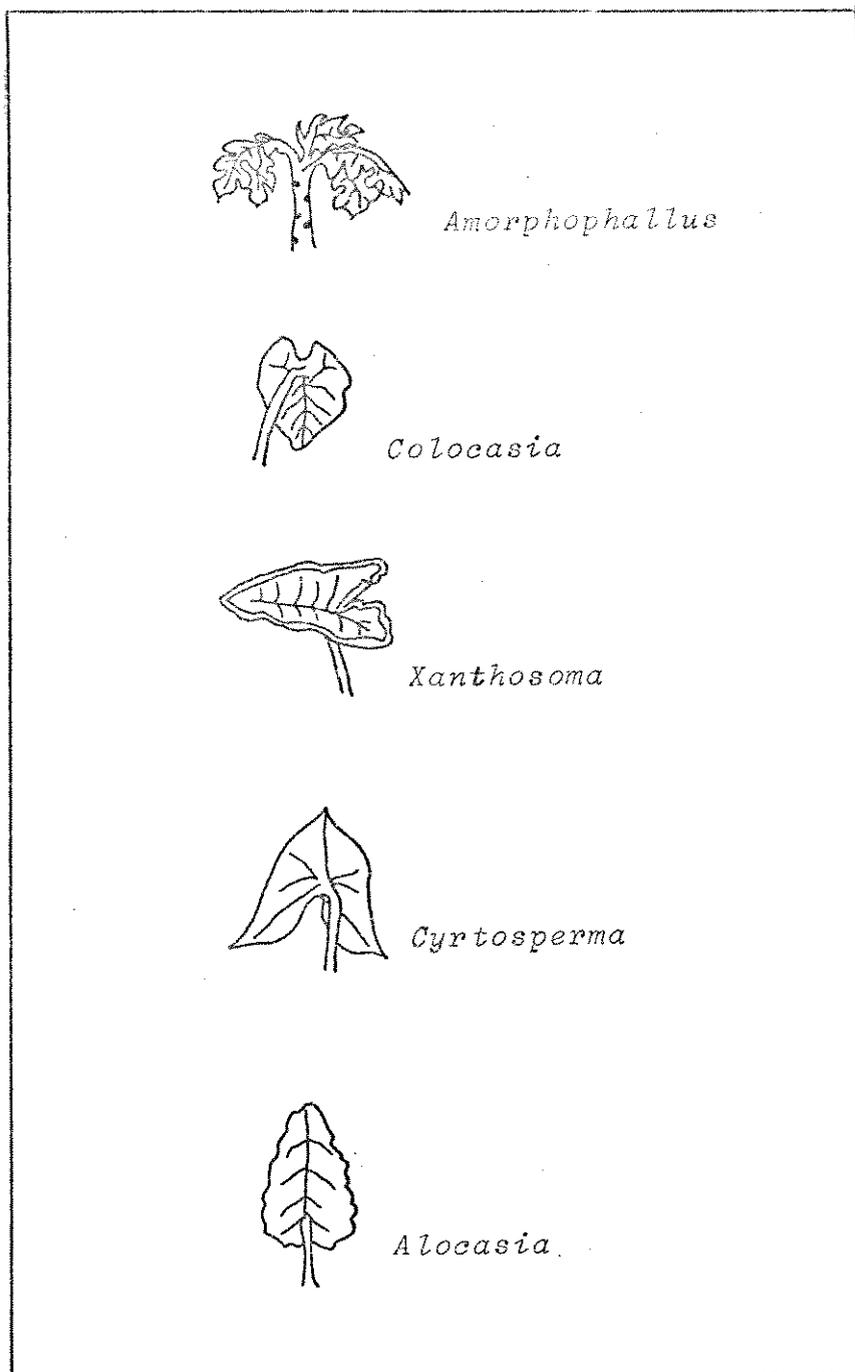


FIGURA 1. Forma das folhas dos cinco gêneros mais importantes entre as aráceas comestíveis. Fonte: COURSEY (1968).

Alocasia

O gênero *Alocasia* (Schott) G. Don. é composto por cerca de 75 espécies, todas da Ásia tropical, sendo que duas são as mais citadas na literatura: *Alocasia macrorrhiza* (L.) Schott, originária da região que vai da Malásia ao Pacífico e *A. indica* Schott que vai da Índia à Malásia (BARRAU, 1957; PLOWMAN, 1969; SAKAI, 1983; GHANI, 1984). São cultivadas devido aos cormos, principalmente, embora em muitas partes da Índia suas folhas também sejam apreciadas. No Brasil e outras regiões dos trópicos, *Alocasia* é usada na alimentação de porcos e gado (SAKAI, 1983).

Os cormos, embora comestíveis, não são tão apreciados devido à acridez. A utilização de cormos, folhas e pecíolos na medicina popular tem mantido e incentivado o cultivo destas plantas mais do que o seu valor na alimentação (GHANI, 1984).

Cyrtosperma

Trata-se de um gênero com cerca de 11 espécies que se desenvolvem, normalmente, em locais alagadiços, rios e lagos como plantas daninhas (SAKAI, 1983; PANCHO, 1984). São plantas ricas em carboidratos e excelente fonte de calorias, porém pobres quanto a outros nutrientes. As espécies mais comuns são: *C. chamissonis* (Schott) Merr e *C. merkusii* (Hassk.) Schott.

Amorphophallus

As espécies de *Amorphophallus* podem ser distinguidas das demais espécies comestíveis por apresentarem somente uma ou duas folhas por planta. São plantas de regiões tropical e subtropical e que apresentam sazonalidade de desenvolvimento, com um crescimento vegetativo ativo durante o verão e cormos dormentes no inverno, ou seja, nas épocas mais secas. A espécie mais importante do gênero é *A. campanulatus* (Roxb.) Bl. ex Decne (SAKAI, 1983).

Muitas espécies estão distribuídas pela Ásia, África e Oceania tropical. Os cormos são colhidos ainda quando pequenos, sendo bastante doces e suculentos (COURSEY, 1968). São consumidos tanto os cormos frescos como processados na forma de farinha (SAKAI, 1983). Estes são ricos em amido (GHANI, 1984) e utilizados pelos indianos na forma curtida, em bolos, sobremesas e pudins. O pecíolo também é comestível depois de fervido. Segundo COURSEY (1968), assim como em outras espécies comestíveis, parte dos carboidratos dos cormos estão na forma de mananos, ou seja, de polissacarídeos derivados de manose.

Colocasia

"Taro", "dasheen", "eddoe", "curcas" e "old cocoyam" são algumas das formas de como são referidas as plantas de *Colocasia esculenta* (L.) Schott ou *C. antiquorum* Schott. Tem havido muita controvérsia sobre a nomenclatura botânica deste gênero segundo COURSEY (1968). PLUCKNETT et al. (1970)

consideram, no entanto, que o nome "taro" é restrito exclusivamente às formas e variedades de *C. esculenta*. Esta espécie é, entre as aráceas comestíveis, a mais importante e mais conhecida pelos seus cormos amiláceos.

No Brasil é conhecida popularmente por inhame, inhame-chinês, inhame-de-porco e inhame-roxo (NOLASCO, 1983), sendo que no litoral sul do Estado de São Paulo tratam-na também por taiá-saracura.

Seu cultivo é muito antigo e sua origem muito discutida. COURSEY (1968) cita-a como originária do sudeste asiático e seu cultivo difundido, posteriormente, pela Índia e Pacífico (Nova Zelândia e Havai) em tempos pré-históricos, alcançando o leste Mediterrâneo e depois cruzando a África até a costa da Guiné. Do oeste africano passou para a América tropical e oeste indiano em poucos séculos, sendo hoje cultivada em todos os países de clima tropical e sub-tropical.

Além de seu uso medicinal, seus cormos, folhas e pecíolos são utilizados na alimentação desde que preparados adequadamente na forma de guizados, cozidos, assados ou fritos, para evitar irritações na boca e garganta provocadas pelos cristais de oxalato de cálcio encontrados em todas as partes da planta (PLOWMAN, 1969).

Xanthosoma

Existem cerca de 40 espécies de *Xanthosoma*, todas indígenas da América tropical. Algumas são consideradas pelos etnobotânicos e arqueologistas como a cultura de raiz mais antiga do mundo (MORTON, 1972). Normalmente, espécies de

Xanthosoma são discutidas juntamente com o inhame ou mesmo confundidas com ele (PLOWMAN, 1969).

São conhecidas por vários nomes populares: "malanga" ou "guagui" (Cuba); "malanga" ou "taio" (Haiti); "yautia" (República Dominicana e Filipinas); "yautia" ou "tanier" (Porto Rico); "tannia" (Trinidad); "new cocoyam" (Africa); taioba, mangarito ou taiá (Brasil), entre outros (COURSEY, 1968; MORTON, 1972).

1.2. Xanthosoma sagittifolium

Grande planta herbácea, terrestre, com látex, tuberosa, acaule ou com caule aéreo curto e ereto. As folhas apresentam pecíolos que atingem 100 centímetros de comprimento, mais longos que o limbo foliar, carnudos; bainha não alcançando mais que a metade do comprimento do pecíolo; limbo oval-deltóide de 63 X 48 centímetros ou mais, verde oliva escuro na parte superior e mais claro na inferior, sub-agudo ou obtuso no ápice, sagitado na base, com lobos basais agudos à obtusos, ou arredondados, lobo terminal com 5 a 6 pares de nervuras laterais principais imprimidas na face superior e proeminentes na inferior. Espata longa (17 cm ou mais) com a parte basal enrolada, persistente; pedúnculo quase tão longo quanto a espata. A espádice é longa (15 cm ou mais) com parte feminina com cerca de 3 cm; parte central estéril (2,5 cm) e parte masculina com 8 cm (MAYO, informação pessoal).

O "cocoyam", "tannia", "yautia" ou taioba, nomes pelos quais é vulgarmente conhecida, é uma planta que resiste ao

sombreamento parcial e se desenvolve melhor em condições de alta umidade. É cultivada normalmente por suas folhas tenras, semelhantes às do espinafre, que entram no preparo de vários pratos assim como pelos seus cormos laterais feculentos (BARRET & YOUNG, 1927; BARRAU, 1957; MAYO, informação pessoal). São os cormilhos os normalmente consumidos pelo homem por serem mais tenros, enquanto o cormo, mais velho, é mais utilizado na alimentação de suínos (BARRET & YOUNG, 1927).

2. Tuberização

Entre as várias espécies vegetais, alguns órgãos de natureza bem definida como raiz, caule e folhas possuem a propriedade de, a um momento qualquer do ciclo vegetativo da planta, passar a acumular nos seus parênquimas primários ou secundários substâncias de reserva, normalmente glicídeos. O armazenamento destas substâncias acompanha uma hipertrofia do órgão afetado, caracterizando a tuberização. Com a morte da parte aérea da planta, estes órgãos tuberizados, após um período de dormência mais ou menos prolongado, servirão como material de multiplicação da espécie, pela brotação de novas gemas que utilizarão as reservas acumuladas anteriormente para sua primeira fase de crescimento (JOLIVET, 1969).

A função principal dos órgãos tuberizados é o acúmulo de reservas para a sobrevivência das plantas. Estes órgãos, normalmente, ocorrem em plantas herbáceas perenes, cuja parte aérea morre no final de cada estação de crescimento e a

planta sobrevive no solo como órgão latente até a próxima estação de crescimento. Além de órgãos de reserva, estes órgãos são importantes meios de reprodução vegetativa, através das técnicas de separação e divisão (HARTMANN & KESTER, 1982).

2.1. Diferentes tipos de órgãos de reserva

Do ponto de vista morfológico, um órgão tuberizado distingue-se de um órgão não tuberizado por ser mais curto, mais grosso e cheio de reservas (Dupaigne, 1967 apud JOLIVET, 1969). As formas variam de acordo com o órgão envolvido na tuberização, se um caule, uma raiz ou folha, recebendo, em função disto, denominações diferentes. Os tipos mais comuns segundo JOLIVET (1969), FERRI et al. (1978) e HARTMANN & KESTER (1982) são:

a) **Bulbo** - é um órgão subterrâneo de reserva formado por um caule achatado, curto e carnoso que leva em seu ápice um meristema e na parte inferior raízes adventícias, protegido por escamas grossas e carnosas que compõem a maior parte do bulbo. Representam as bases contínuas e envolventes das folhas. As escamas exteriores, no geral, são carnudas e contêm material de reserva acumulado, enquanto as mais internas funcionam em menor grau como órgãos de armazenamento e parecem-se mais com folhas comuns. Em algumas espécies aparecem escamas externas, secas e membranosas, que servem como proteção. Nas axilas das escamas desenvolvem-se meristemas que produzem os bulbilhos.

b) **Tubérculo** - é um órgão maciço, constituído pela

hipertrofia de um caule (aéreo ou subterrâneo), de uma raiz e mesmo de um hipocótilo e pela acumulação de materiais de reserva. Um tubérculo de caule tem todas as partes de um caule típico. Os "olhos" representam os nós, cada um formado por uma ou mais gemas pouco desenvolvidas. Aparecem como exemplo em alcachofra de Jerusalém (*Helianthus tuberosus* L.), *Caladium* e na batata (*Solanum tuberosum* L.). Como exemplo de tubérculos que se desenvolvem a partir de raízes (raízes tuberosas) têm-se as *Dahlia* spp., algumas espécies de *Begonia*, a batata-doce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.), entre outras. A beterraba (*Beta vulgaris* L.), a cenoura (*Daucus carota* L.) e o rabanete (*Raphanus sativus* L.) são exemplos de tubérculos hipocotiledonares.

c) Rizoma - é um caule especializado no qual a gema principal cresce horizontalmente, abaixo ou sobre a superfície do solo. Apresenta nós e entrenós visíveis e nas proximidades dos nós aparecem raízes adventícias e pontos de crescimento lateral. Os brotos aéreos são formados a partir da gema terminal do rizoma ou a partir de ramificações laterais.

d) Cormo - é a base inchada de um vestígio de caule envolvido por folhas secas com aspecto de escama. é uma estrutura sólida, contrastando com o bulbo que é formado principalmente por escamas foliares, com nós e entrenós definidos. A maior parte do cormo é composta por tecido de reserva formado por células de parênquima. No ápice do cormo há uma gema vegetativa terminal que formará ramos novos

vegetativos e floríferos, e em cada nó aparecem gemas axilares. Um exemplo típico de planta cormosa é o gladiolo (*Gladiolus* spp.).

d) Estolão - caule lateral mais ou menos delgado e em geral longo, capaz de formar, vegetativamente, outras plantas; nasce na base de um caule pré-existente e se expande. Dois tipos existem: o estolão epigeu, que geralmente forma ramos aéreos, e o estolão hipogeu, subterrâneo, que não origina ramos nem raízes, produzindo na extremidade tubérculos, bulbos, etc. (FERRI et al., 1978).

Nas aráceas comestíveis como as do gênero *Cyrtosperma*, *Amorphophallus*, *Colocasia* e *Xanthosoma* os órgãos tubерizados são citados na literatura ora como tubérculos (BARRAU, 1957; PLOWMAN, 1969; PAIVA, et al., 1981) ora como cormos (PLUCKENETT et al., 1970; PLUCKENETT & PEÑA, 1971; MORTON, 1972 e SARAY, 1983). COURSEY (1968) reporta, no entanto, que morfologicamente o caule principal destas plantas é tipo cormo e as brotações laterais cormilhos, que muitas vezes são referidos, incorretamente, como rizomas e tubérculos, respectivamente.

Em função do exposto, na redação deste trabalho os órgãos subterrâneos de reserva de *X. sagittifolium* serão tratados por cormo, o órgão principal de maior tamanho, e por cormilhos as ramificações laterais. As estruturas que se diferenciam a partir da base do cormo, que crescem horizontalmente ao solo, subterraneamente, serão tratadas como estolões.

2.2. Fatores que interferem na tuberização

Muitos trabalhos têm sido desenvolvidos buscando-se conhecer melhor o fenômeno da tuberização. Como e quando os órgãos tuberizados, também chamados de órgãos de reserva, se desenvolvem, quais os fatores que controlam a iniciação e o desenvolvimento destes órgãos são alguns pontos pesquisados.

Segundo JOLIVET (1969) a tuberização geralmente ocorre nas plantas em duas fases separadas por um período de transição relativamente curto. Na primeira fase, o órgão especializado adquire, segundo as condições do meio, a aptidão de tuberizar, ficando assim induzido à tuberização. Nesta fase não se distingue ainda o órgão a ser tuberizado. A fase de transição corresponde ao início da tuberização que coincide com o aumento do número de células, através da divisão celular que se processa próxima dos tecidos vasculares, e com o acúmulo de reservas, normalmente amido, no tecido endodérmico. O início da tuberização é acompanhado também de uma modificação na polaridade do crescimento dos órgãos, diminuindo o alongamento e aumentando o crescimento radial. A segunda fase é caracterizada pelo aumento dos tubérculos pré-formados, dado pelo acúmulo de substâncias de reserva sintetizadas pela planta.

A indução da tuberização, ainda segundo JOLIVET (1969), é o resultado de dois processos: a inibição do crescimento axial do órgão e o subsequente estímulo ao crescimento radial, processos estes influenciados por condições do meio.

O início da tuberização em resposta aos fatores externos varia de acordo com a espécie e o cultivar. Em batata (*Solanum tuberosum* L.) a formação dos tubérculos está relacionada com o fotoperíodo, assim como com a temperatura, em algumas instâncias promovendo, em outras reprimindo (GREGORY, 1956).

Driver e Hawkes (1943), citados por GREGORY (1956), observaram em batata que dias curtos (8 horas de luz) com baixas temperaturas promoveram a tuberização, enquanto em dias longos (16 horas ou mais de luz) com altas temperaturas noturnas a formação de tubérculos foi inibida. No trabalho de GREGORY (1956) com estaquia de batata ficou evidenciado que o estado indutivo da tuberização é transmitido através de enxertia, que o efeito de indução persiste por algum tempo, mesmo quando as condições indutoras não mais se apresentam, e ainda, que o estímulo é encontrado em toda a planta, não somente nas partes subterrâneas.

Mais tarde, OKAZAWA (1959, 1960) observou que tratamentos com giberelinas inibiam a tuberização em batata, mesmo quando as plantas eram mantidas em condições de dias curtos, evidenciando que as giberelinas naturais poderiam atuar como um fator de inibição no controle da tuberização. Segundo OKAZAWA & CHAPMAN (1962), a tuberização nestas plantas seria, portanto, regulada por mudanças no balanço entre o estímulo formador de tubérculos e giberelinas naturais inibidoras, o que é evidenciado pela presença, em altas concentrações, deste hormônio em plantas com rápido crescimento vegetativo e em menores concentrações em

tubérculos mais velhos ou mesmo em plantas submetidas a condições de dias curtos.

Aplicação de giberelinas exógenas (GAs), usualmente, causa uma inibição da tuberização de batata (OKAZAWA, 1960; OKAZAWA & CHAPMAN, 1962), e de *Begonia evansiana* Andr. (OKAGAMI, 1972).

LOVELL & BOOTH (1967) encontraram em trabalhos com batata que a aplicação do ácido giberélico (GA) num estágio inicial do desenvolvimento do tubérculo resulta numa modificação do modelo de distribuição de ^{14}C assimilado. Em plantas não tratadas, 80% dos assimilados produzidos pelas folhas maduras eram acumulados nos estolões e tubérculos, enquanto nas plantas tratadas com GA estes órgãos importavam somente 10% do radiocarbono. Posteriormente, os mesmos autores observaram que o GA aplicado antes do início da tuberização produzia um efeito muito pequeno na distribuição dos assimilados, enquanto após a tuberização o GA aplicado provocava redução na sua acumulação e no crescimento dos tubérculos, ou seja, diminuía a acumulação de amido e aumentava os níveis de açúcares solúveis em etanol (BOOTH & LOVELL, 1972).

Esta inibição pode ser explicada pelo efeito das GAs na acumulação do amido, já que esta representa um dos primeiros passos no desenvolvimento dos tubérculos. Embora seja conhecido o papel de GA3 induzindo a síntese de alfa amilases, isto por si só não explica a inibição da tuberização. Possivelmente GA3 estaria afetando também

enzimas envolvidas na síntese de amido como a fosforilase e a amido sintetase (OBATA-SASAMOTO & SUZUKI, 1979).

PEREIRA & VÁLIO (1984) observaram que o ácido giberélico (GA3) aplicado em estacas de plantas de batata mantidas sob condições de dias curtos, além de inibir o efeito fotoperiódico causou também uma redução no conteúdo de amido em gemas induzidas, abaixando-o ao mesmo nível do encontrado em plantas tratadas com dias longos, porém a atividade de alfa amilase não foi afetada o que evidencia que a inibição da tuberização não é causada pela hidrólise do amido.

Embora GA3 iniba a formação de tubérculos, sua presença pode ser anulada por anti-giberelinas que induzem uma rápida tuberização como AMO-16-18 (inibidor de crescimento sintético) em *H. tuberosus* (COURDURoux, 1966) e CCC (cloreto-2-cloroetiltrimetilamônio) em tubérculos aéreos de *Begonia* (NAGAO & NOBUO, 1966).

Ainda que em batata cerca de 87% do aumento no peso de matéria seca seja derivado dos produtos da fotossíntese, em plantas de alcachofra de Jerusalém (*Helianthus tuberosus* L.), INCOLL & NEALES (1970) observaram que o caule constitui-se num dreno temporário de assimilados antes da tuberização, para depois transferi-los para os tubérculos. O maior crescimento do tubérculo ocorre só quando as folhas entram em senescência. Nesta fase, há um aumento de frutanos insolúveis em etanol nos tubérculos, acompanhado de aumentos nos gradientes de sacarose, açúcares redutores e frutanos solúveis em álcool no caule. Os dados indicam que o início da transferência de reservas do caule para o tubérculo e o

início da tuberização são eventos bem relacionados, sujeitos aos mesmos estímulos do meio, provavelmente dias curtos. Os autores (INCOLL & NEALES, 1970) sugerem que a mobilização de matéria seca do caule para os tubérculos seja semelhante ao efeito hormonal no transporte de metabólitos nos frutos de ervilha, envolvendo auxina (AIA), giberelina e cinetina, atuando sinergisticamente, o que é mediado pelo estabelecimento de um dreno metabólico.

Além das giberelinas, também tem sido estudado o papel de outras substâncias reguladoras de crescimento sobre a tuberização. Quanto à auxina, JOLIVET (1969) ressalta que esta não desempenha papel muito importante. Em estudos com folhas de batata foi observado que as variedades que tuberizaram mais foram aquelas que continham menos auxina nas folhas e vice-versa. Foi observado também que tubérculos jovens são mais ricos em auxina que os mais velhos, que são mais aptos a tuberizar. Isto leva a crer que o aumento no teor de auxina é incompatível com a tuberização.

WICKHAM et al. (1984a) observaram em espécies de *Dioscorea* (carás) que a aplicação de ácido indol acético (AIA), 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D) e cinetina pós-colheita, ao contrário do GA3, teve pouco ou nenhum efeito sobre a dormência dos tubérculos, mas sugeriram que talvez fossem efetivos se aplicados durante o período de desenvolvimento dos mesmos, alterando a divisão e expansão celular. A aplicação foliar de GA3, AIA e 2,4-D pré-colheita mostrou, posteriormente, que o GA3 provocou um prolongamento

do período de dormência dos tubérculos; o 2,4-D estimulou um desenvolvimento acentuado de calo, prejudicando a brotação e provocando um crescimento anormal da parte aérea e raízes, enquanto o AIA produziu tubérculos anormais, dedilhados (WICKHAM et al., 1984b).

Indiretamente, a auxina (AIA) tem um papel importante na tuberização na medida que através dela, que é produzida nas folhas, é dado o sinal para a diferenciação e organização vascular. Em raízes de reserva de nabo (*Brassica campestris* cv. Rapifera), GERSANI (1987) observou que a aplicação local da auxina resultou na diferenciação de vasos e elementos crivados em dois dias, sem os quais não haveria o desenvolvimento do órgão de reserva. As substâncias inibidoras de crescimento, em condições naturais, parecem favorecer a tuberização das plantas. Há uma correlação estreita entre a suspensão do crescimento axial dos caules, estolões e brotações e o início da tuberização, sugerindo que o mecanismo de inibição da elongação deva interferir na iniciação da tuberização (JOLIVET, 1969).

Trabalhos de THOMAS et al. (1965) e EL-ANTABLY et al. (1967) demonstram que o ácido abscísico (ABA) produzido nas folhas, local onde também é produzido o estímulo tuberizante, tem uma atuação antagônica à das giberelinas. Foi observado que a aplicação exógena de ABA causou uma parada no crescimento em extensão de plantas lenhosas, acelerou a senescência das folhas, promoveu o florescimento em algumas plantas de dias curtos e a tuberização em batata.

PALMER & SMITH (1969a) demonstraram, em batata, que o

ABA é um inibidor do alongamento do estolão talvez pelo efeito inibitório na síntese de DNA, inibindo assim a divisão celular. Os resultados por eles obtidos indicam, na verdade, que o ABA não induz a iniciação de tubérculos embora ele iniba o alongamento do estolão, que é um pré-requisito para a iniciação da tuberização. Assim como o ABA, outros inibidores de crescimento como o CCC, AMD-16-18 e hidrazida maleica produzem resultados semelhantes em outras plantas (JOLIVET, 1969; PALMER & SMITH, 1969a). Dessa forma os inibidores podem ser importantes na iniciação do alongamento dos estolões mas não têm efeito direto na iniciação do processo em si. Em batata a importância do ABA e de outros inibidores de crescimento endógenos pode estar em inibir a atividade de geberelinas e interromper o alongamento, permitindo aos hormônios indutores da tuberização, como as citocininas, exercerem seu efeito (PALMER & SMITH, 1969a).

O ABA tem um efeito inibitório nos processos normalmente estimulados pelas citocininas, como é o caso da iniciação da tuberização. O ABA parece inibir a síntese de DNA e tipos específicos de RNAm e dessa forma a formação de proteínas específicas. Esses dados sugerem que a ação do ABA pode ser a nível de síntese de ácidos nucleicos (PALMER & SMITH, 1969b).

Na regulação da dormência de tubérculos, as citocininas aumentam o crescimento das gemas laterais através da quebra da dormência apical além de regenerar gemas adventícias (NANDA et al., 1970). OKAGAMI & ESASHI (1972) consideram que a dominância apical possa estar envolvida parcialmente na

regulação da dormência de tubérculos aéreos de *Begonia evansiana*, uma vez que cinetina e benziladenina estimulam a brotação de tubérculos maduros ou imaturos. Os níveis de citocinina endógena nos tubérculos aumentam com o resfriamento prolongado, resultando na completa liberação da sua dormência, enquanto o AIA, que normalmente aumenta a dominância apical, ao contrário, diminui seu conteúdo no frio.

Na tuberização, segundo JOLIVET (1969), estão envolvidas duas fases: numa primeira fase, a inibição do crescimento axial e, em outra, uma estimulação do crescimento em espessura. A regulação desses dois processos está na dependência de substâncias inibidoras e estimuladoras de crescimento, assim como de um fator de tuberização, ainda hipotético.

Quanto ao papel dos metabólitos (fotossintatos) na tuberização, GREGORY (1956) trabalhando com fragmentos de caule de batata em meio asséptico, mostrou que os açúcares, mais especificamente a sacarose, não intervêm na indução da tuberização, mas simplesmente promove o crescimento, tanto dos tubérculos em estacas induzidas como das brotações nas não induzidas.

Segundo LEOPOLD & KRIEDEMANN (1975), além do fotoperíodo atuando conjuntamente com o balanço hormonal, outros fatores ambientais como temperatura, disponibilidade de água e nitrogênio atuam na tuberização.

3. Propriedades dos órgãos subterrâneos de reserva

3.1. órgãos de reprodução vegetativa ou assexuada

A propagação vegetativa ou assexuada consiste na reprodução de indivíduos a partir da regeneração de tecidos e partes de plantas. Em muitos casos é um processo natural e em outros é uma técnica empregada pelo homem, principalmente como forma de manter as características genéticas da planta-mãe (JANICK, 1968). Vários métodos são utilizados na propagação assexuada como a utilização de sementes apomíticas, estaquia, mergulhia, enxertia e estruturas vegetativas especializadas. Neste último método, há dois processos de propagação utilizados: a separação, quando se utiliza estruturas naturalmente separáveis, inteiras, como bulbos, cormos e tubérculos, entre outras, e a divisão, quando estas estruturas são cortadas (HARTMANN & KESTER, 1982). Muitas plantas têm nesta via sua única forma de perpetuação uma vez que não produzem sementes ou as produzem em pequenas quantidades.

Na família Araceae, a maioria das espécies se caracteriza como plantas herbáceas com caules subterrâneos espessados (FONT QUER, 1974), cuja propagação é feita, quase exclusivamente, por via vegetativa.

A propagação de *X. sagittifolium* para cultivo é feita, normalmente, por via vegetativa (ENYI, 1967; KARIKARI, 1971; COURSEY, 1968; MORTON, 1972), embora de suas flores possam aparecer sementes viáveis que podem permanecer dormentes

durante muito tempo. COURSEY (1968) relata que é comum em locais onde se cultivou taioba, depois de um longo tempo de sua retirada, aparecerem plântulas sem que nenhum traço de cormo esteja presente, supondo-se que sua origem seja, portanto, de sementes.

Na propagação vegetativa de *Colocasia esculenta*, tanto a parte superior da planta como o caule subterrâneo (cormo e cormilhos), inteiros e segmentados, podem ser utilizados (PLUCKNETT & de la PEÑA, 1971; MORTON, 1972). Com a parte superior da planta preparam-se as mudas conhecidas por "hulis" no Havai e "palma" nas Antilhas (BARRET & YOUNG, 1927), que consistem da porção superior do cormo, com 0,5 cm ou mais, e dos primeiros 20-25 cm dos pecíolos (PLUCKNETT et al., 1970).

Este tipo de material, normalmente, é preparado a partir de cormos maduros. Rebentos ou plantas filhas também podem ser usados, porém somente quando estes são maiores, o que faz deste tipo de propagação um processo demorado (PARDALES & DALION, 1986).

Os mesmos autores (PARDALES & DALION, 1986) buscando formas de obter maior rendimento e maior rapidez na propagação do inhame, obtiveram bons resultados utilizando-se de dois processos:

a) estaquia com segmentos de rizoma contendo um único nó, dependendo sua eficiência somente da habilidade da gema dormente crescer, desenvolver e produzir raízes em poucos dias. Por este processo, consegue-se produzir de 10 a 40 novas plantas a partir de uma planta mãe, após 4 meses de

crescimento,

b) cormilhos decaptados que produzirão múltiplos brotos pela quebra da dominância apical, para aquelas plantas que não produzem estolão. Os brotos, depois de enraizados, são destacados do cormilho e plantados em outro substrato para continuar seu crescimento. Um cormilho produz de 5 a 14 brotações em 60 dias, enquanto uma planta-mãe produz 5 cormilhos após 4 meses de crescimento, o que resulta na obtenção de 25 a 70 novas plantas através desta técnica.

Plantas podem ser obtidas também tanto através do cormo primário, que morfológicamente é o caule principal, quanto pelos cormos secundários, suas ramificações (ENYI, 1967). KARIKARI (1971) ressalta que os cormos a serem utilizados devem ser selecionados, anteriormente, pelo seu vigor e sanidade, após o que são cortados em pedaços que podem variar no tamanho, porém contendo cada um, no mínimo, uma gema. MORTON (1972) aconselha que cada segmento deva ter, pelo menos, 4 gemas.

Neste tipo de propagação, a idade do cormo interfere no processo atuando tanto no estabelecimento da nova planta quanto na produção obtida. Segundo ENYI (1967), a idade depende da posição da qual o segmento é retirado do cormo, ou seja, na região apical estão os mais novos e na basal os mais velhos.

Trabalhando com os segmentos retirados de diferentes regiões dos cormos principais de taioba, ENYI (1967) observou diferenças na composição química onde as concentrações de N,

P e K diminuem da região apical para a basal, Ca e % de fibras tendem a aumentar com o aumento da idade do cormo; no teor de umidade, porções basais apresentam menor teor que as apicais; a brotação inicial, ainda em viveiro, é maior nas porções apicais, provavelmente devido às gemas serem menos dormentes que nas outras posições, muito embora a sobrevivência destas, depois do transplante no campo, seja pequena. O autor sugere que os altos níveis de N, P e umidade encontrados nas porções apicais sejam os responsáveis, tornando-as mais vulneráveis aos microorganismos do solo.

Na prática, as porções basais dos cormos são as mais indicadas como material de propagação, uma vez que as mudas originadas apresentam maior área foliar e maior peso seco total que as demais.

O'HAIR et al. (1984) estudando a distribuição de amido em espécies de *Xanthosoma* observaram, além de uma variação grande entre as espécies e entre os cormos e cormilhos de uma mesma espécie, variações também dentro deles, dependendo da posição analisada. Em *X. atrovirens*, a porção superior do cormo tem uma concentração de amido significativamente inferior à porção basal, enquanto que nos cormilhos a porção distal tem maior concentração que a proximal. Existem diferenças também entre as regiões externas e a mais central dos órgãos. Tanto em cormos como nos cormilhos, as bordas e a porção central tendem a ter uma concentração menor de amido que a região que fica entre elas.

3.2. Acúmulo de reservas

Os sistemas subterrâneos espessados constituem, juntamente com as sementes, o principal reservatório energético para onde quase todo o produto sintetizado é translocado e armazenado na forma de biopolímeros. Estes compostos são utilizados tanto pelo homem, como fonte de carbono, energia e matérias-primas, como pelas próprias plantas para o desenvolvimento das gemas durante a brotação (DIETRICH et al., 1988). Dentre as substâncias que são acumuladas nestes órgãos, destacam-se os carboidratos, proteínas e lipídeos, além de vitaminas, taninos, saponinas, sapogeninas, fibras e água.

Muitos destes órgãos são amplamente utilizados na alimentação, tanto humana quanto animal, e muitos povos dependem de culturas como as da batata (*Solanum tuberosum* L.), mandioca (*Manihot esculenta* Crantz), batata-doce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.), carás (*Dioscorea* spp.), inhame (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) e taioba (*Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott), entre outras, para a sua subsistência. No entanto, o valor nutricional destas culturas é pouco conhecido. Sabe-se, porém, que a composição destes órgãos é muito variável, dependendo das condições de intensidade luminosa, fotoperíodo, época de plantio, temperatura e fertilização em que são cultivadas e das características genéticas, sendo que muitas vezes as influências ambientais excedem os fatores genéticos (SPLITTSTOESSER, 1977).

3.2.1. Proteínas

As culturas produtoras de raízes e tubérculos tropicais, consideradas parte básica da dieta de muitos povos que habitam as áreas tropicais e subtropicais, principalmente, são conhecidas como sendo de alto valor calórico e baixo valor protéico (SPLITTSTOESSER & RHODES, 1973). Usualmente é aceito que um dos mais sérios problemas das regiões menos desenvolvidas é a má nutrição, principalmente quanto ao balanço proteína-caloria.

BAQUAR & OKE (1976) relataram que é comum em certas áreas, aonde a alimentação básica são raízes e tubérculos, aparecerem problemas de deficiência protéica. No entanto, SPLITTSTOESSER (1977) lembra que estas raízes e tubérculos contribuem muito no suprimento protéico da população, ressaltando que não é a quantidade de proteína que deve ser considerada e sim a qualidade, de forma a satisfazer a necessidade humana. Deve-se considerar como proteína ideal aquela que contenha níveis adequados de todos os aminoácidos essenciais.

Tem sido observado em cará que existe uma grande variação na composição protéica, não somente entre espécies como também dentro de uma mesma espécie ou mesmo de um simples cultivar. Esta variação, conforme citado por BAQUAR & OKE (1976), depende de vários fatores como práticas culturais, clima, fatores edáficos sob os quais as plantas se desenvolvem, o ponto de colheita e o tempo de armazenamento.

Dados sobre a composição protéica de algumas culturas

produtoras de raízes e tubérculos são apresentados e discutidos em vários trabalhos. Em mandioca o conteúdo protéico varia de 1,2 a 2,7% com base no peso seco, além de apresentar níveis deficientes de muitos aminoácidos como metionina, cistina, tirosina, isoleucina e triptofano, sendo alguns cultivares deficientes também em lisina, leucina, valina, treonina e fenilalanina (SPLITTSTOESSER et al., 1973; MARTIN & SPLITTSTOESSER, 1975; SPLITTSTOESSER, 1977).

Em batata o conteúdo protéico é muito variável em função da variedade e do método de determinação. Foram encontrados teores de 8,75 a 17,75% do peso seco (FITZPATRICK et al., 1969), de 8,1 a 12,3% (KALAY & MARKAKIS, 1972) e 6,25 a 15% (AUGUSTIN, 1975). A batata pode conter de 37 a 64% de seu N na forma de N não-protéico e dessa forma, VIGHE & LI (1975) ressaltam que o método de Kjeldahl pode levar a valores protéicos superestimados dos tubérculos. SPLITTSTOESSER (1977), no entanto, concorda que a proteína da batata tem um alto valor nutricional, sendo parcialmente deficiente em aminoácidos contendo enxofre (cistina, cisteína e metionina) e triptofano.

GOODBODY (1984) trabalhando com batata-doce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) encontrou, dentre diversas variedades estudadas, um teor médio de 3,14% de proteínas com base no peso seco, sendo estas proteínas deficientes também em aminoácidos contendo enxofre, principalmente cistina e cisteína. SPLITTSTOESSER (1977) observou, para a mesma espécie, uma variação de 1,7 a 11,8% no teor protéico e

deficiências, além dos aminoácidos já citados, também de triptofano, o que foi encontrado por GOODBODY (1984).

Em carás (*Dioscorea* spp.), BAQUAR & OKE (1976) observaram uma variação grande no conteúdo protéico entre as diferentes espécies estudadas (*D. rotundata* - 3,2 a 13,9%, *D. cayenensis* - 4,0%, *D. alata* - 3,8 a 9,6%, *D. dumetorum* - 4,9 a 14%, *D. bulbifera* - 7,9 a 9,6% e *D. esculenta* - 5,5 a 5,9%) e dentro da mesma espécie em função do local de coleta das amostras. O teor médio foi de 6,27% de proteína. Os níveis protéicos, portanto, de todas as espécies de carás se aproximam dos obtidos nos cereais porém, quando as proteínas são analisadas, observa-se, em todas as espécies, deficiência em aminoácidos essenciais como triptofano e aminoácidos com enxofre (metionina e meia cistina) (SPLITTSTOESSER, 1977).

COURSEY (1968) ressalta que o conteúdo de proteína bruta nas aráceas comestíveis dos gêneros *Colocasia* e *Xanthosoma* tende a ser maior que o de outras culturas, como o cará, batata-doce e batata. BUSSON (1965) apresenta o conteúdo protéico (N x 6,25) de algumas espécies: *Amorphophallus aphyllus*, 8,4%; *Anchomanes difformis*, 12,4%; *Colocasia esculenta*, 9,2%; *Xanthosoma mafaffa*, 5,9% e *X. violaceum*, 6,8%. SPLITTSTOESSER et al. (1973) e SPLITTSTOESSER & RHODES (1973) encontraram uma variação de 1,75 a 11,72% de proteína em cultivares de *C. esculenta* e 5,03 a 8,94% entre 6 cultivares de *X. sagittifolium*, mostrando que apesar de serem também culturas consideradas de baixo valor protéico, muitos cultivares apresentam quantidades iguais ou maiores que alguns cultivares de carás. A maioria dos cormos de *X.*

sagittifolium apresenta níveis abaixo dos níveis mínimos protéicos propostos pela FAO (Food and Agricultural Organization of United Nations), sendo que nos cormos mais velhos estes níveis podem ser menores que 2% (SPLITTSTOESSER, 1977).

Trabalho de CHOWDHURY & HUSSAIN (1979) mostra que, no geral, os cormilhos de Xanthosoma acumulam mais nutrientes que os cormos, apresentando de 8,04 a 9,15% de proteína com base no peso seco. RASHID & DAUNICHT (1979) comparando a composição química de nove cultivares de aráceas comestíveis, em cada uma de suas partes, limbo foliar, pecíolos, cormos e cormilhos, observaram diferenças consideráveis na quantidade de proteína dentro destas estruturas. Para *X. sagittifolium* foram observados 18,5% de proteína nos limbos foliares, 5,5% nos pecíolos e 5,6% nos cormilhos, o que é acompanhado pelas outras espécies. Infelizmente, as folhas dessas espécies não são populares como verduras, principalmente pela acridez que apresentam.

Análises da composição química de tubérculos de *C. esculenta* realizadas aos 3, 4, 5, 6, 6 1/2 e 7 meses após o plantio revelaram um aumento no teor protéico com a idade dos cormos, estabilizando-se aos 6 meses no nível médio de 8,6% (MURILLO et al., 1981).

Quanto aos aminoácidos, SPLITTSTOESSER (1977) ressalta que os níveis de lisina, metionina, meia-cistina, tirosina, isoleucina e triptofano encontrados em *X. sagittifolium* estão abaixo dos níveis mínimos da FAO, podendo ser considerada

porisso, deficiente como fonte protéica como pode ser observado na Tabela 1.

Em função da grande variação no teor protéico das várias culturas de raízes e tubérculos mencionados acima, muitos programas de melhoramento têm enfatizado a quantidade e a qualidade protéica. Existe uma variabilidade genética muito grande, com variedades apresentando altos valores protéicos o que indica que a seleção dos cultivares existentes pode ser utilizada (SPLITTSTOESSER et al., 1973).

TABELA 01 - Quantidades de aminoácidos essenciais de *X. sagittifolium* comparadas com as quantidades mínimas ditadas pela FAO (SPLITTSTOESSER & RODHES, 1973).

gramas de a.a./100g proteína	<i>X. sagittifolium</i>	FAO
lisina	3,7	4,2
metionina	0,9	2,2
meia-cistina	0,6	2,0
tirosina	1,5	2,8
valina	6,0	4,2
isoleucina	3,1	4,2
leucina	6,3	4,8
treonina	4,2	2,8
fenilalanina	4,2	2,8

3.2.2.Lipídeos

Dados sobre os teores de lipídeos e a composição dos ácidos graxos de órgãos subterrâneos de reserva são bastante escassos, principalmente pelo fato dessas culturas se desenvolverem melhor nos trópicos e serem de pouco interesse à maioria dos países mais civilizados, além de acumularem muito mais polissacarídeos que lipídeos ou outros compostos de reserva.

Os lipídeos têm, quantitativamente, o maior valor calórico nos alimentos, funcionando também como componentes essenciais de membranas celulares e de partículas subcelulares como mitocôndrias, microsomas e núcleo (CONN & STUMPF, 1972).

Trabalhos têm mostrado que o conteúdo de lipídeos em tecidos de órgãos subterrâneos de reserva normalmente é baixo, estando na ordem de 0,2 a 1,6% do peso seco do tecido (OPUTE & OSAGIE, 1978).

Embora em batata eles constituam apenas 0,5% do peso seco, vários trabalhos têm sido feitos (GALLIARD, 1973; GALLIARD & MATTHEW, 1973; BERKELEY & GALLIARD, 1974a, BERKELEY & GALLIARD, 1974b) com interesse em dois pontos principais. O primeiro, sobre o papel dos lipídeos e das enzimas que os degradam na deterioração dos tecidos dos órgãos de reserva e, segundo, a função destes nas dietas alimentares.

Sabe-se que os constituintes principais dos lipídeos, os fosfolipídeos e glicolipídeos, que são essenciais na

manutenção da integridade das membranas, são ricos em ácidos graxos poliinsaturados que, por sua vez, são altamente suscetíveis à oxidação (BERKELEY & GALLIARD, 1974a). A degradação lipídica é a maior causa da rancidez em alimentos e um problema particular para os produtos processados de batata, tanto os desidratados como de preparação instantânea (GALLIARD, 1973). Esta pode ocorrer tanto por autooxidação em batatas desidratadas como pela ação enzimática em tecidos de tubérculos homogeneizados, causada pela ação de duas enzimas em particular, hidrolase acil lipolítica e lipoxigenase.

GALLIARD (1973) acha pouco provável que os lipídeos desempenhem alguma função maior dentro dos tubérculos. A composição lipídica em batata refletiria, na verdade, as propriedades biofísicas das estruturas das membranas das células e organelas celulares (amilooplastos, vacúolos, mitocôndrias, plastídeos, retículo endoplasmático, etc.). Em seis variedades de batata BERKELEY & GALLIARD (1974a) não encontraram nenhuma diferença varietal quanto ao conteúdo de lipídeos e a porcentagem média dos ácidos graxos observada, como os ácidos palmítico, linoléico e linolênico que perfazem 95% do total, manteve-se constante durante toda a fase de crescimento e armazenamento dos tubérculos. Em trabalho sobre a composição de duas espécies de *Xanthosoma*, foram observados teores que variaram de 0,83 a 1,23% de lipídeos nos cormilhos (CHOWDHURY & HUSSAIN, 1979).

OPUTE & ASAGIE (1978) estudando os ácidos graxos dos lipídeos de dez espécies produtoras de órgãos subterrâneos de reserva, nove de áreas tropicais e uma de região temperada, e

comparando com outros trabalhos já publicados, observaram que as espécies de clima temperado, como a batata por exemplo, contêm uma porcentagem maior de ácidos graxos insaturados (ácidos oléico, linoléico e linolênico). Admite-se que realmente há uma redução no nível de insaturação, porém esta redução não é devida à conversão de ácidos poliinsaturados a oleato, e sim a um aumento geral na porcentagem de palmitato. O nível de palmitato em órgãos de reserva de áreas temperadas varia em torno de 20% do total de ácidos graxos, enquanto nas regiões tropicais fica em torno de 30%. A composição dos ácidos graxos obtida para *X. sagittifolium* (L.) Schott foi 31,4% de ácido palmítico, 7,5% de oléico, 52,6% de ácido linoléico e 4,1% de linolênico.

3.2.3. Carboidratos

Os carboidratos constituem o principal componente de órgãos subterrâneos espessados. Eles são importantes para as plantas em muitos aspectos. Representam uma forma de armazenar energia capturada a partir da luz, através da fotossíntese; compõem parte dos tecidos que dão forma às plantas permitindo manter o crescimento vertical, atuando como elementos estruturais e de sustentação nas paredes celulares; na forma de gomas e mucilagens têm uma ação defensiva para prevenir a dessecação dos tecidos, etc. (DEVLIN, 1982; THARANATHAN et al., 1987).

Os carboidratos são normalmente classificados em três grandes grupos: mono-, oligo- e polissacarídeos. Os

monossacarídeos ou açúcares simples consistem de uma única unidade de poliidroxialdeído ou cetona e são classificados de acordo com o número de átomos de carbono que possuem: trioses (3), tetroses (4) até octoses (8) e nonoses (9) (CONN & STUMPF, 1972). A nível vegetal, as pentoses e hexoses são os monossacarídeos mais importantes destacando-se a D-glucose, D-frutose, D-manose e D-galactose. Normalmente a D-glucose e a D-frutose são as únicas hexoses que se encontram na forma livre (DEVLIN, 1982).

Os oligossacarídeos compreendem um grande número de carboidratos polimerizados formados de 2 a 10 unidades de monossacarídeos unidas por ligações glucosídicas (HASSID & BALLOV, 1957; KANDLER & HOPF, 1980). A ligação glucosídica, invariavelmente, ocorre entre a hidroxila do C1 de um resíduo de açúcar com alguma das hidroxilas do resíduo de açúcar seguinte, formando assim ligações do tipo 1,4-, 1,3-, 1,2- ou 1,6-. Ocasionalmente, uma das outras hidroxilas pode estar já envolvida numa ligação glucosídica, o que leva à ramificação. Além disso, a existência das formas anoméricas alfa e beta, das configurações D e L e das formas cíclicas piranosídica e furanosídica levam a uma multiplicidade de tipos estruturais (THARANATHAN et al., 1987). De acordo com o número de monossacarídeos que se unem para formar o açúcar, os oligossacarídeos são classificados em di, tri, tetra, pentassacarídeos, etc.

Existem, segundo KANDLER & HOPF (1980), dois tipos de oligossacarídeos: os primários e os secundários. Os primários compreendem aqueles sintetizados "in vivo" a partir de um

mono ou oligossacarídeo e por um doador glucosil pela ação de uma glucosil transferase. Eles normalmente ocorrem livres nas plantas, em quantidades significativas e são de grande importância metabólica, na reserva de energia, na translocação, na resistência ao frio, entre outras. Seu número é bastante limitado quando comparado com os secundários. Entre eles encontram-se a sacarose, a maltose e os oligossacarídeos da série rafinose. Os secundários aparecem por hidrólise, "in vivo" e "in vitro", de oligossacarídeos maiores, polissacarídeos, glicoproteínas e glicolipídeos. Na degradação parcial do amido, por exemplo, há produção de maltose; na da celulose de celobiose; a melobiose aparece como produto da quebra da rafinose e gentiobiose, a manobiose da hidrólise de mananos em sementes de dendê ou de galactomananos de sementes de leguminosas e a inulobiose da hidrólise de frutanos (KANDLER & HOPF, 1980; DEVLIN, 1982).

A sacarose é o oligossacarídeo mais abundante e universal em tecidos vegetais. É o carboidrato usualmente translocado nas plantas em função da sua configuração estrutural não redutora protegida da ação enzimática. Os produtos da fotossíntese são translocados na forma da sacarose para os órgãos de reserva (sementes, rizomas, tubérculos e bulbos) onde esta é, normalmente, transformada em outras substâncias (amido, inulina) ou armazenada, ainda, na forma livre como ocorre em cana-de-açúcar (*Saccharum officinalis*) e beterraba açucareira (*Beta vulgaris*) (OKAZAWA

& OKAMOTO, 1980; AVIGAD, 1982).

Em algumas plantas como *Fraxinus americana*, *Curcubita pepo* e *Verbascum thapsus*, ao invés da sacarose é a rafinose o principal açúcar transportado (WEBB & BURLEY, 1964), enquanto em algumas espécies arbóreas trata-se da estaquiose (ZIMMERMANN, 1958).

Tanto estaquiose quanto rafinose são sintetizadas a partir da incorporação de unidades de galactose à molécula de sacarose. Quando hidrolisadas pela alfa-galactosidase liberam galactose, que é prontamente metabolizada, e sacarose, funcionando assim como compostos de reserva de rápida disponibilidade para a planta (KANDLER & HOPF, 1980).

A rafinose é a base de uma série de oligossacarídeos homólogos conhecidos por família ou série rafinose. São formados pela união de resíduos de D-galactose à molécula de sacarose, dando como primeiro composto a rafinose, um trissacarídeo, como mostra a Figura 2. Com a incorporação de uma nova unidade de D-galactose forma-se a estaquiose, um tetrassacarídeo e assim por diante (KANDLER & HOPF, 1980).

Os polissacarídeos consistem de longas cadeias que por hidrólise produzem grande número de monossacarídeos ou seus derivados. Alguns são formas biológicas de reserva de monossacarídeos, outros são elementos estruturais de paredes celulares e tecidos conjuntivos. Eles diferem entre si pela natureza de suas unidades monossacarídicas, pelo tipo de ligações entre elas, pelo comprimento de suas cadeias e pelo grau de ramificação (LEHNINGER, 1984). Podem ser classificados em homoglucanos, aqueles compostos homogêneos

que por hidrólise fornecem um único tipo de monossacarídeo, e heteroglucanos que fornecem dois ou mais tipos (DUFFUS & DUFFUS, 1984).

Existe uma grande diversidade estrutural dentro dos polissacarídeos o que reflete numa multiplicidade de funções (THARANATHAN et al., 1987). A celulose nos vegetais e a quitina nos animais e alguns fungos são exemplos de polissacarídeos estruturais que conferem proteção, forma e suporte às células e aos tecidos ou órgãos. Outros polissacarídeos são mais dinâmicos, armazenando-se em órgãos animais (glicogênio) e vegetais (amido, inulina, mananos, etc.) como polissacarídeo de reserva. São misturas de moléculas de alto peso molecular às quais unidades monossacarídicas podem ser enzimaticamente adicionadas ou subtraídas, dependendo das condições metabólicas das células onde estão armazenadas (DEVLIN, 1982; LEHNINGER, 1984).

Entre os polissacarídeos acumulados em órgãos subterrâneos espessados, o amido é o de maior ocorrência (BONNER & VERNER, 1965), aparecendo em espécies das mais diferentes famílias botânicas assumindo assim um papel importante na dieta humana (GALLANT et al., 1982).

Além do amido, outros polissacarídeos podem ser armazenados nos vacúolos, em forma solúvel ou em estado coloidal. Entre estes incluem-se os frutanos, predominantemente do tipo inulina, sobretudo na família Compositae, e os glucomananos em bulbos, tubérculos e rizomas de plantas da família Liliaceae (MEIER & REID, 1982; DIETRICH

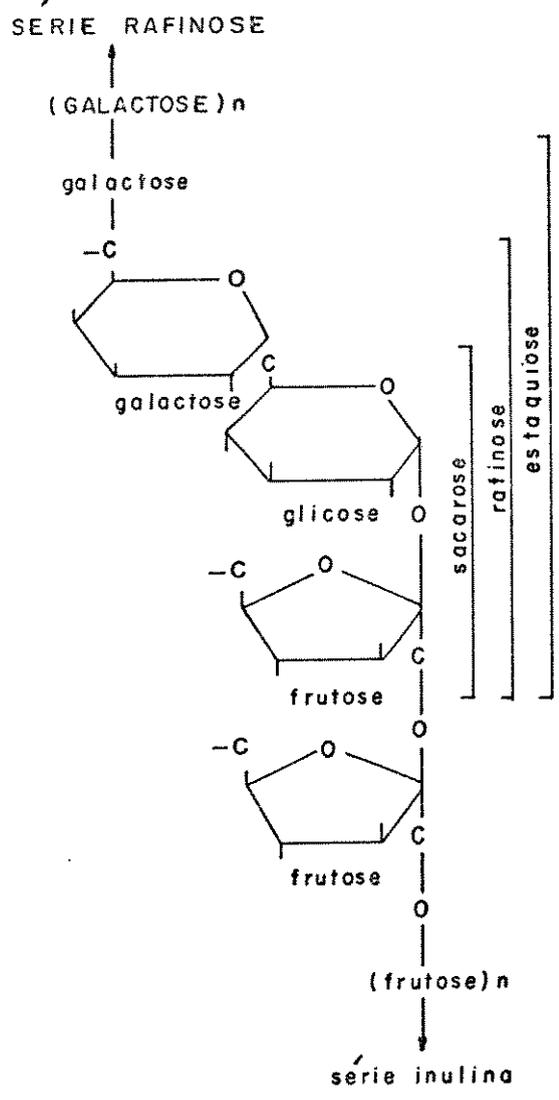


FIGURA 2. Oligossacarídeos e polissacarídeos resultantes da combinação dos principais monossacarídeos encontrados nas plantas (KANDLER & HOPF, 1980).

et al., 1988).

Outros polissacarídeos considerados heteroglucanos como os xiloglucanos, galactomananos ou glucomananos são normalmente encontrados como constituintes das paredes celulares, nos exudatos de plantas e nas gomas (ou mucilagens) de sementes, na forma solúvel em água (MEIER & REID, 1982; DUFFUS & DUFFUS, 1984)

Segundo THARANATHAN et al.(1987), geralmente as gomas são solúveis em água enquanto as mucilagens nem sempre o são. As gomas de plantas podem ser de origem exudativa ou de sementes. Gomas exudativas são formadas espontaneamente em locais injuriados da planta e com a desidratação formam nódulos, desempenhando um papel defensivo, protegendo a planta contra infecções como também prevenindo contra a perda de umidade. Por outro lado, gomas de sementes, tanto quanto as mucilagens, provavelmente funcionam como reservatórios na retenção de água, protegendo assim a semente (ou os diferentes tecidos da planta onde são encontradas) da desidratação que poderia induzir à desnaturação protéica, especialmente de enzimas importantes para o início da germinação.

Em bulbos de *Lilium longiflorum* Tunb. var. "Georgia", além do amido, foi observada a presença de um glucomanano constituído por manose e glucose na razão de 2:1, na forma de mucilagem solúvel em água, que é acumulado nas células parenquimáticas das escamas (ANDREWS et al., 1956). MATSUO & MIZUNO (1974) observaram que este glucomanano serve não só à

brotação do bulbo, uma vez que é degradado durante o processo, como também está relacionado à capacidade de retenção de água pelas escamas, protegendo o bulbo do ressecamento.

Em *Colocasia esculenta*, além do amido que é predominante, AMIN (1955) observou a presença também de uma mucilagem composta por galactose (88%), arabinose (8%) e ácido urônico (2%).

FIGUEIREDO-RIBEIRO et al. (1986) estudando os carboidratos de órgãos subterrâneos de plantas nativas brasileiras, obtiveram que os carboidratos solúveis foram os principais constituintes da maioria das espécies analisadas, com exceção de *Asterostigma lividum* (Araceae), onde o amido perfaz 45% do peso seco, e *Vernonia herbacea* e *Viguiera discolor* (Compositae) onde os frutanos representam 24% e 38% do peso seco, respectivamente. Os órgãos subterrâneos de reserva convencionalmente utilizados na alimentação humana e animal contêm, no entanto, o amido como o principal carboidrato de reserva.

a) AMIDO

3.2.3.1. Distribuição e localização do amido nas plantas

O amido já foi detectado nos mais diferentes grupos, desde bactérias e algas até as plantas superiores. Por ser insolúvel em água, pode ser estocado em células vegetais em grandes quantidades sem afetar a pressão osmótica. Os

organismos produtores de amido podem ser divididos em dois grupos, dependendo se o amido é produzido livre no citoplasma (bactérias, algas e fungos) ou dentro de plastídeos especiais, característicos de células de plantas superiores, chamados amiloplastos (GREENWOOD, 1970).

O amido é encontrado na forma de grânulos em todas as partes da planta como folhas, ramos, brotos e órgãos de reserva como tubérculos, rizomas e sementes, onde se forma a partir da sacarose translocada para estes órgãos (AKAZAWA & OKAMOTO, 1980; DEVLIN, 1982).

Segundo BANKS & MUIR (1980), existem dois tipos de amido, aqueles de existência curta por serem regularmente metabolizados, isto é, são depositados nas folhas verdes durante períodos de alta atividade fotossintética e quebrados durante a fase escura, e aqueles de existência longa, encontrados em órgãos de reserva como sementes, rizomas e tubérculos.

3.2.3.2. Função do amido

Para os organismos vivos que produzem amido, este parece não ter outra função que não a de material de reserva. Para o homem, é empregado de múltiplas formas: na alimentação, na forma de farinha; convertido em xarope, açúcar e dextrinas usados na fabricação de doces, bolos, sorvetes, geléias e compotas; na fabricação de embutidos e molhos utilizados na forma gelatinizada; e industrialmente, na manufatura de papel, aderindo melhor as fibras e produzindo assim um papel

de textura mais fina e superfície mais lisa, na indústria têxtil, protegendo o fio da tecelagem; na lavanderia como goma, etc. (GLINCKSMAN, 1969; SCARPATI DE BRICEÑO, 1975; THARANATHAN et al., 1987).

3.2.3.3. Composição do amido

Quando o amido é submetido à hidrólise, a D-glucose aparece como único sub-produto, perfazendo 97% do amido. Além da D-glucose, o amido contém outros constituintes menores que podem interferir nas propriedades dos grânulos. A água faz parte da estrutura cristalina; vários ácidos graxos maiores podem estar adsorvidos; o fósforo (P) pode aparecer na forma de glicerol monofosfatado em cereais ou como fosfato esterificado em batata, cenoura, mandioca e sagu, perfazendo de 0,01 a 0,2%; nitrogênio (N) de 0,05 a 0,07% e 0,08 a 0,1% de cinzas. Várias proteínas são encontradas associadas com o amido, muitas delas na forma de enzimas (GREENWOOD, 1970).

Em grânulos de amido de ervilha, HILBERT & McMASTERS (1946) encontraram 0,6% de N; 0,043% de P; 0,13% de cinzas e 0,31% de ácidos graxos. O alto valor de N é devido à dificuldade de separar a proteína do amido os quais ocorrem juntos nos cotilédones. Em amido de mandioca (*Manihot esculenta*), RODRIGUEZ-SOSA et al. (1976) observaram uma variação de 0,01 a 0,03% de cinzas e 0,25 a 0,44% de proteína. Em algumas variedades de *Colocasia esculenta* GOERING & De HAAS (1972) encontraram, em média, 0,44% de proteína, 0,34% de ácidos graxos e 0,36% de cinzas.

Embora sob hidrólise o amido produza somente D-glucose,

não se trata de uma substância simples mas, exceto em casos raros, de uma mistura de dois glucanos estruturalmente diferentes: amilose e amilopectina.

3.2.3.4. Amilose e Amilopectina

Os amidos consistem em dois componentes, amilose e amilopectina, presentes em proporções variáveis.

A amilose é um polímero linear formado por unidades de D-glucose, que variam de 200 a 1.000 unidades, unidas por ligações glucosídicas do tipo alfa-1,4. Ela se dispersa em forma coloidal na água, formando soluções altamente viscosas, assumindo várias formas, entre elas a helicoidal. No interior da hélice várias substâncias como iodo, timol, butanol, podem formar complexos corados ou insolúveis, explicando-se assim a clássica reação azul entre o amido e o iodo. A amilose é degradada pela ação de alfa e beta amilases produzindo maltose (GREENWOOD, 1970; BANKS & MUIR, 1980)

A amilopectina é constituída por cadeias laterais de 20 a 25 unidades de D-glucose formadas por ligações do tipo alfa-1,4 que são unidas à cadeia principal por ligações do tipo alfa-1,6, formando uma estrutura ramificada. As moléculas também são helicoidais, com seis radicais glucosídicos em cada volta. Ela se distingue da amilose por fornecer soluções menos viscosas, mais estáveis e que se tornam avermelhadas na presença do iodo. A ação das amilases sobre a amilopectina produz unidades de maltose e uma dextrina. Embora a sua natureza ramificada seja bem

estabelecida, a exata arquitetura da molécula ainda não foi desvendada (GREENWOOD, 1970; BANKS & MUIR, 1980).

A Figura 3 apresenta um desenho esquemático dos dois componentes do amido.

A proporção entre amilose e amilopectina é bastante variada nas plantas. O amido da batata apresenta 23% de amilose; o da batata-doce, 20%; sorgo, 27%; mandioca, 18%; lírio, 31%; cevada "waxy", 3%; ervilha, 67%, como exemplificam WHISTLER & SMART (1953). A composição que

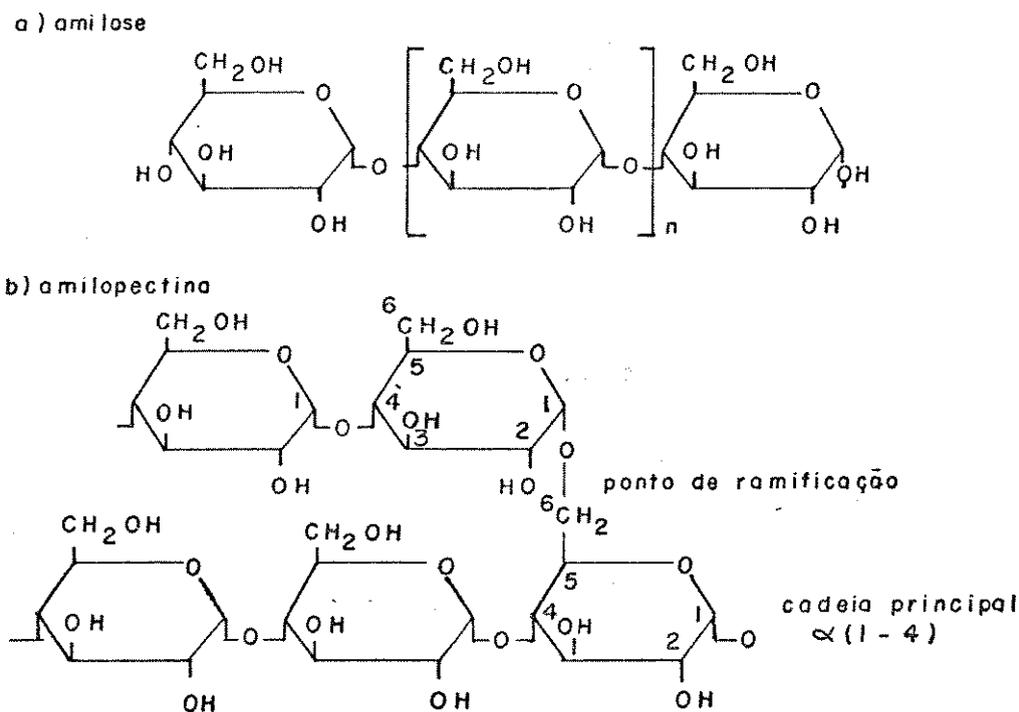


FIGURA 3. Representação esquemática dos componentes do amido: amilose e amilopectina.

prevalence é de 22 a 26% de amilose para 78 a 74 % de amilopectina. Certas variedades mutantes de cereais como sorgo, arroz, cevada, etc. conhecidas como cerosas ou "waxy", podem conter somente amilopectina ou, dependendo da sua composição genética, cerca de 6% de amilose (SHANNON & CREECH, 1973). Esta herança é condicionada por um gene recessivo Wx. Por outro lado, outros amidos como o do lírio, de certas ervilhas e de cereais sacaríneos mutantes contêm cerca de 2 vezes mais amilose que o normal. Até o momento, duas espécies produziram um amido com mais que 50% de amilose: sementes rugosas de ervilha (60 a 70%) e o milho ("amilomaize"), com 50% ou mais (HILBERT & McMASTERS, 1946; SHANNON & CREECH, 1973).

HILBERT & McMASTERS (1946) reconheceram dois grupos de amido entre aqueles em que a amilopectina é predominante. Um grupo constituído pelos chamados amidos de raízes, como os da mandioca, batata, batata-doce, que contêm entre 17 a 22% de amilose e o outro formado pelos amidos de cereais contendo de 25 a 29%. Um terceiro grupo poderia ainda ser formado pelo amido de bulbos de lírios Easter (*Lilium longiflorum* Tunb. var. "Georgia") que contêm 30% de amilose.

O conteúdo de amilose varia não só entre as espécies como também entre as variedades de uma mesma espécie como mostram trabalhos de STONE & LORENZ (1984) com *Amaranthus*; RODRÍGUEZ-SOSA et al. (1976) com mandioca e STRAUSS & GRIFFIN (1984) com inhame.

Além do controle genético, lembrado por GREENWOOD (1970), a variação do conteúdo de amilose pode ser atribuída

também ao tipo de cultivo e às condições do meio (STONE & LORENZ, 1984), assim como à maturidade da planta (STUMPF & CONN, 1980).

3.2.3.5. O grânulo do amido

Embora o material amiláceo seja encontrado livre em bactérias, protozoários e algas, sua principal fonte são as plantas superiores, onde o polissacarídeo se apresenta na forma de grânulos insolúveis no meio celular (GREENWOOD, 1970).

Os grânulos de amido são estruturas semi-cristalinas que exibem birrefringência sob luz polarizada. Seu crescimento é iniciado pelo hilo, o ponto de onde se inicia a deposição das camadas de amido (BANKS & MUIR, 1980). A forma, o tamanho, a estrutura externa e a localização do hilo dependem da fonte botânica, isto é, alguns são extremamente grandes como o da batata, enquanto os de arroz e trigo sacarino incluem-se entre os menores. A forma do grânulo do amido de milho farináceo é redonda, enquanto o do milho duro é poligonal, mostrando ambas variações no tamanho. Dentro de uma mesma espécie, como na *Yucca sp.*, por exemplo, os grânulos aparecem tanto na forma redonda como oval, variando de 5 a 35 micrômetros (μm) no tamanho (SCARPATI DE BRICEÑO, 1975).

Em função destas variações, quando se fala em amido sempre se menciona a fonte botânica, por exemplo, amido de batata, amido de milho, etc.

GOERING & DeHAAS (1972) trabalhando com variedades de

Colocasia esculenta observaram que os grânulos, de uma forma geral, são pequenos, variando de 1,5 a 4,0 micrômetros para um primeiro grupo e de 2,0 a 6,6 micrômetros para um segundo grupo. Estas variações são atribuídas a fatores genéticos visto as variedades terem sido cultivadas no mesmo local e colhidas ao mesmo tempo. STRAUSS & GRIFFIN (1983), em função das diferenças quanto às características físicas do amido, vêem condições de separar taxonomicamente os cultivares ou as variedades botânicas desta espécie.

A microscopia tem sido utilizada, tradicionalmente, para identificar a espécie de um amido desconhecido quanto à forma e tamanho dos seus grânulos (McMASTERS, 1964). O gráfico de distribuição do tamanho dos grânulos é obtido através da contagem e medição individual de uma amostra representativa. Há amidos em que a curva apresenta um único pico, enquanto outros, como de trigo e cevada, dois picos, numa distribuição bimodal (SCHOCH & MAYWALD, 1956).

A utilização específica de um tipo de amido depende não só da forma, tamanho e características de inchamento dos seus grânulos como também da sua temperatura de gelatinização (McMASTERS, 1964).

SCHOCH & MAYWALD (1956) e McMASTERS (1964) definem a temperatura de gelatinização como o ponto no qual os grânulos de amido perdem sua cruz de polarização ou birrefringência. Esta perda precede ao inchamento do grânulo, que não ocorre de forma simultânea. Assim, para a determinação da temperatura de gelatinização, deve-se medir a temperatura em que o processo se inicia e a final, quando todos os grânulos

perdem sua birrefringência. O intervalo entre as temperaturas inicial e final fica em torno de 8° a 10°C. À medida que aumenta a temperatura de uma suspensão aquosa de amido, os grânulos no início absorvem água lenta e reversivelmente, inchando-se sem a perda da sua birrefringência. Porém, a partir de uma certa temperatura (a temperatura de gelatinização) o inchamento torna-se irreversível. Neste ponto a cristalinidade do grânulo é destruída e o material contido no grânulo fica difuso na água. A temperatura de gelatinização varia com o amido e, para uma dada amostra, grânulos maiores tendem a gelatinizar a temperaturas mais baixas que os pequenos (GREENWOOD, 1970).

STONE & LORENZ (1984) trabalhando com amido de *Amaranthus* observaram temperaturas de gelatinização semelhantes para todas as variedades estudadas, variando de 59° a 76°C. Quando comparadas com a temperatura do amido do milho, observou-se que esta é menor que a do *Amaranthus*, o que pode ser atribuído tanto ao conteúdo de amilose como ao maior tamanho dos grânulos do amido de milho.

SCARPATI DE BRICEÑO (1975) observou em variedades de batata peruana temperaturas de gelatinização médias ao redor de 67,8°C, ligeiramente superiores às variedades farináceas (65,6°C), e justifica estes dados considerando que os grânulos de amido das variedades peruanas são menores (3,6 µm) que os das variedades farináceas (15 µm).

Portanto, na caracterização do amido de uma determinada espécie, normalmente são estudados vários aspectos, tanto

físicos quanto químicos, dos grânulos através de várias técnicas.

As microfotografias são bastante utilizadas para melhor visualização das características morfológicas como forma e tamanho dos grânulos (BANKS & MUIR, 1980), assim como o gráfico de distribuição do tamanho que permite observar as frequências com que os grânulos de tamanhos variados aparecem (SCARPATI DE BRICEÑO, 1975). Além destes, são analisados a composição química e o teor de amilose; a temperatura de gelatinização; a suscetibilidade do grânulo à alfa-amilase; o poder de inchamento dos grânulos, relacionado com o teor de amilose que confere a resistência aos grânulos e o modelo de difração em raio-X que investiga a sua fração cristalina (SCHOCH & MAYWALD, 1956; McMASTERS, 1964; SCARPATI DE BRICEÑO, 1975; GALLANT et al., 1982 e STONE & LORENZ, 1984).

Apesar de que nenhuma das características físico-químicas ou enzimáticas estudadas possa ser analisada como único critério para estimar o valor nutricional de um amido, sabe-se que diâmetro pequeno dos grânulos, baixo teor de amilose e um espectro de difração em raio-X do tipo A, característico de amidos de baixo teor de amilose ou normais (cereais) e mais suscetíveis à solubilização tanto por enzima ou solvente (BANKS & MUIR, 1980), são todos fatores favoráveis a uma digestibilidade dos grânulos de amido (GALLANT et al., 1982).

3.2.3.6. Biossíntese do amido

A síntese de amido em plantas está confinada aos

cloroplastos em tecidos fotossintéticos e aos amiloplastos em tecidos de reserva, como tecidos do endosperma de sementes e órgãos subterrâneos (KEELING et al., 1988).

A acumulação de amido em folhas até há pouco era considerada uma consequência da fixação excessiva de carbono, mais do que era requerido pela planta. Entretanto, trabalhos mais recentes têm mostrado que a distribuição do carbono entre o amido e a sacarose é controlada não só bioquimicamente dentro do mesófilo celular, como também pelas características genéticas das diferentes plantas.

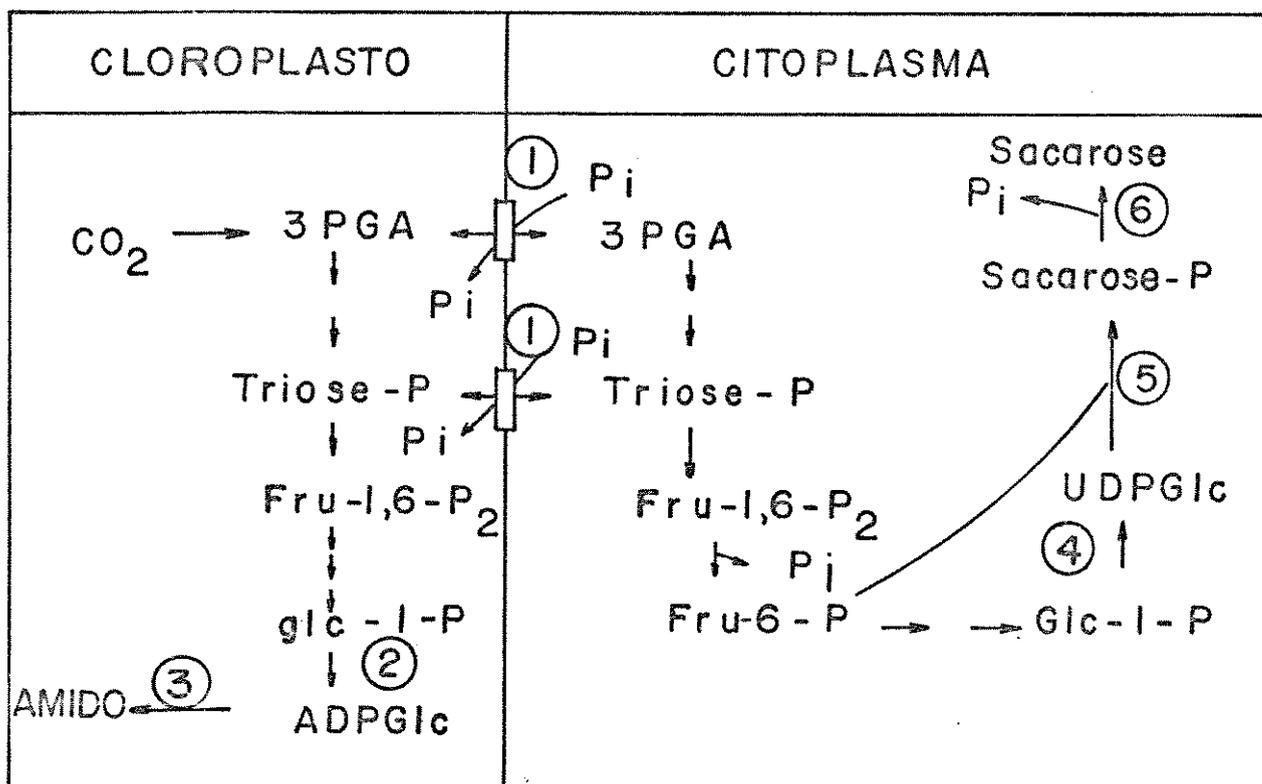
Segundo HUBER & ISRAEL (1982), a sacarose e o amido juntos perfazem cerca de 80% do carbono fixado em células foliares isoladas de milho e o aumento do fluxo do carbono para um produto ocorre às expensas do outro. Desta forma, o aumento na formação da sacarose estaria associado com a diminuição na formação do amido. Portanto, para melhor compreender a síntese do amido à nível foliar (cloroplastos) é importante conhecer os mecanismos que regulam a distribuição do carbono fixado entre amido e sacarose.

Está evidenciado que a sacarose é formada no citoplasma, uma vez que as enzimas envolvidas na sua síntese como sacarose sintetase e UDP-glucose pirofosforilase têm sido observadas quase que exclusivamente no citoplasma e não nos cloroplastos (PREISS, 1982). Assim, os esqueletos de carbono necessários para a síntese de sacarose devem ser transportados do estroma do cloroplasto, aonde são formados, para o citoplasma. Desta forma, a síntese da sacarose em

folhas depende da concentração de 3-P-glicerato (3PGA) e triose fosfato que são formados nos cloroplastos durante a fotossíntese. Estes metabólitos atravessam a membrana do cloroplasto através do fosfato translocador (Pi) para atingirem o citoplasma (HUBER & ISRAEL, 1982 e PREISS, 1982), como mostra a Figura 4.

Além dos esqueletos de carbono e do mecanismo do processo de translocação, os níveis de atividade das enzimas envolvidas na biossíntese podem ser importantes na regulação da distribuição do carbono fixado entre o amido e a sacarose em plantas (PREISS, 1982). Segundo HUBER & ISRAEL (1982), em geral, existe uma correlação entre a formação de sacarose e a atividade da sacarose fosfato sintetase (SPS). Em extratos de folhas, alta atividade de SPS está associada com grande formação de sacarose e reduzida acumulação de amido, sugerindo que a acumulação do amido em folhas é controlada pela taxa de síntese da sacarose. A taxa de conversão de ésteres fosfatados a sacarose, que ocorre no citoplasma, controla a quantidade de Pi e triose fosfato. Uma baixa taxa de síntese de sacarose pode causar um aumento nos níveis de triose fosfato e diminuição de Pi no citoplasma, o que limitaria a exportação de intermediários do cloroplasto. Como resultado, o carbono seria dirigido para a síntese de amido.

Outros fatores importantes na distribuição do carbono, segundo PREISS (1982), seriam as diferentes sensibilidades das várias enzimas reguladoras como ADPglucose pirofosforilase e sacarose fosfato sintase, de seus efetadores, 3-P-glicerato, frutose-6-P e Pi, e das



1 - Pi translocador

2 - ADPG pirofosforilase

3 - amido sintetase

4 - UDPG pirofosforilase

5 - sacarose-P-sintetase

6 - sacarose-P-fosfatase

FIGURA 4. Principais reações enzimáticas da formação de amido e sacarose durante a fotossíntese, segundo PREISS (1982).

concentrações desses efetadores no cloroplasto e citoplasma.

POLLOCK & LLOYD (1987) trabalhando com folhas destacadas de *Lolium temulentum* L. e *Pisum sativum* L. observaram o efeito de baixas temperaturas na acumulação de amido e de sacarose. As enzimas envolvidas na síntese de amido apresentam uma alta sensibilidade a temperaturas abaixo de 8°C, enquanto as enzimas do metabolismo de sacarose e de frutanos são pouco sensíveis. Como consequência, a acumulação de amido nestas folhas, considerado como reserva temporária, foi grandemente inibida enquanto a síntese de sacarose foi menos afetada por baixas temperaturas. Durante o inverno, ou seja, sob baixas temperaturas, o aumento no conteúdo de oligossacarídeos de baixo peso molecular simultâneo à uma diminuição do amido, é um fenômeno muito frequente dentro do reino vegetal (KANDLER & HOPF, 1980).

O amido formado a nível de amiloplasto, segundo TYSON & ap REES (1988), representa a maior parte do amido encontrado em plantas superiores. A sacarose é a maior fonte de carbono para esta via biossintética (PREISS, 1982; KEELING et al., 1988 e TYSON & ap REES, 1988). Ela é transportada das células foliares, aonde é formada, para as células em desenvolvimento e tecidos de reserva (OKAZAWA & OKAMOTO, 1980).

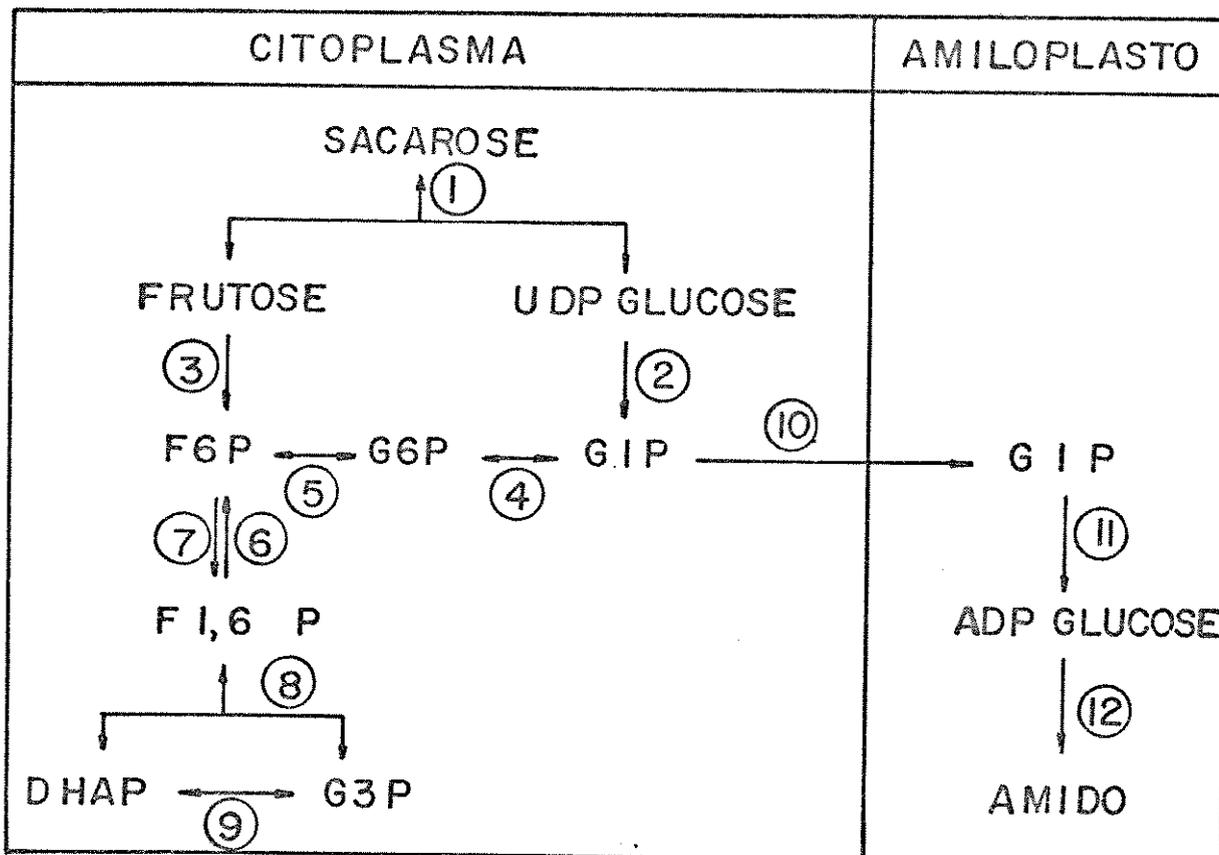
Embora muito já se conheça sobre as enzimas capazes de converter sacarose em amido "in vitro", pouco se sabe sobre a compartimentação "in vivo" desses processos e sua regulação. Muitas vias para esta interconversão têm sido propostas (PRESSEY, 1969; TSAI et al., 1970 e HAWKER et al., 1979), porém estas hipóteses são baseadas em enzimas isoladas, não

considerando a compartimentação celular nem a permeabilidade seletiva natural das membranas. Desta forma, ainda há dúvidas de como a sacarose translocada é convertida em amido (ap REES, 1988; ECHEVERRIA et al., 1988).

Os compostos capazes de penetrar, através das membranas, no amiloplasto para a síntese do amido ainda não são conhecidos.

Amiloplastos de células de soja não apresentam sacarose sintetase, invertases alcalina e ácida, nem UDPglucose (uridina 5-difosfatoglucose) pirofosforilase, porém contêm todas as enzimas necessárias para converter triose fosfato em amido (McDONALD & ap REES, 1983). Estes dados indicam que o carbono utilizado para a síntese do amido poderia entrar no amiloplasto na forma de triose fosfato, de uma maneira análoga ao observado nos cloroplastos (ap REES, 1988).

KEELIN et al. (1988) trabalhando com ^{14}C em tecidos de endosperma de grãos de trigo (*Triticum aestivum* cv. Mardler) procuraram observar o possível envolvimento da triose fosfato na síntese do amido. Com base nos resultados obtidos e na literatura publicada sobre as enzimas envolvidas no processo, propuseram uma via metabólica apresentada na Figura 5. Segundo esta via, frutose e UDP glucose são os primeiros produtos da quebra da sacarose pela sacarose sintetase. Não se exclui a participação da invertase, muito embora se saiba que sua atividade nesta situação é bem menor que a da sacarose sintetase e que ela aparece quase que exclusivamente em tecidos do pericarpo. A formação de G1P a partir de UDP



- | | |
|------------------------------|---|
| 1 - sacarose sintetase | 7 - frutose-1,6-bifosfatase e fosfofrutoquinase |
| 2 - UDPG pirofosforilase | 8 - aldolase |
| 3 - hexoquinase | 9 - triose fosfato isomerase |
| 4 - fosfoglucumutase | 10 - translocador hexose |
| 5 - hexose fosfato isomerase | 11 - ADPG pirofosforilase |
| 6 - fosfofrutoquinase | 12 - amido sintetase |

FIGURA 5. Via metabólica, proposita por KEELING et al. (1988), para a síntese do amido.

glucose pode ser catalizada por uma enzima presente no citoplasma, UDP glucose pirofosforilase, uma reação que requer PPI. Parte das hexoses fosfatadas são transportadas para dentro do amiloplasto onde são incorporadas em amido pelas enzimas ADP glucose pirofosforilase e amido sintetase. Por esta via proposta, a síntese do amido a partir da triose fosfato fica descartada.

TYSON & ap REES (1988) trabalhando também com endosperma de trigo, buscaram descobrir qual(is) composto(s) atravessaria(m) a membrana do amiloplasto. Amiloplastos isolados foram incubados com glucose (G), glucose-1-fosfato (G1P), glucose-6-fosfato (G6P), frutose-6-fosfato (F6P), frutose-1,6-bifosfato (F1,6P), diidroxiacetona fosfato (DHAP) e glicerol-3-fosfato (G3P) marcados com ^{14}C . Após 3 horas de incubação, 98% do carbono marcado foi reconhecido como [^{14}C] G1P, sugerindo que a mesma foi intensamente metabolizada antes de penetrar no amiloplasto onde é convertida em amido, através das enzimas ADP glucose pirofosforilase e amido sintetase confinadas no amiloplasto (ENTWISTLE et al., 1988). Esta via requer ATP para a formação de ADP glucose no amiloplasto, que pode ser importado do citoplasma ou produzido dentro do plastídeo por glicólise. O ATP, na verdade, estimulou a incorporação da G1P em amido. Estes resultados confirmam a tese de KEELIN et al. (1988) porém não se exclui a possibilidade de outros compostos não detectados poderem servir como fonte de carbono.

Em tecido de endosperma de milho (Zea mays L. cv. Pioneer 3780), o estudo das atividades de enzimas do

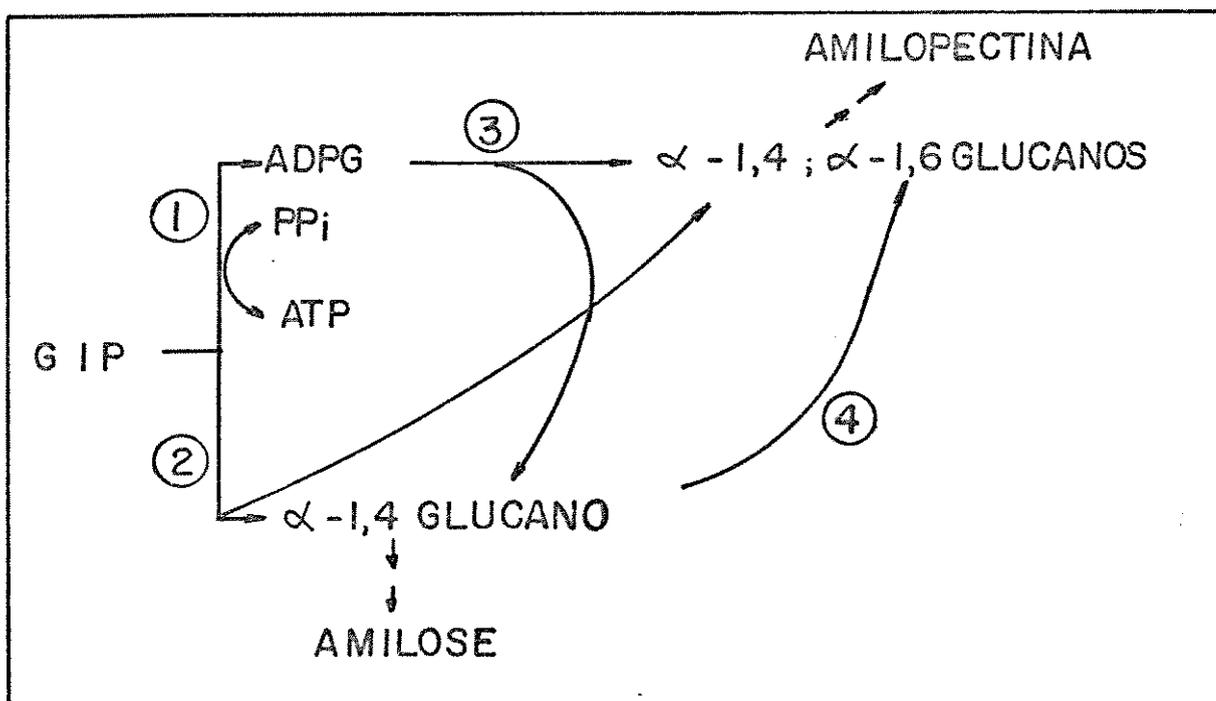
metabolismo do amido levaram ECHEVERRIA et al. (1988) a concluir, contrapondo ao observado por KEELIN et al. (1988) e TYSON & ap REES (1988) em endosperma de trigo, que a triose fosfato é o substrato preferido para entrar no amiloplasto onde estão contidas todas as enzimas necessárias para convertê-la em amido.

Estes trabalhos mostram que ainda existem muitas dúvidas sobre a via biossintética do amido. As propriedades dos plastídeos têm sido estudadas extensivamente com cloroplastos e pouco com cromoplastos e plastídeos oleaginosos. Todos eles parecem ter a capacidade de transportar 3-fosfoglicerato (3PGA), DHAP e, em menor extensão, glucose. Desde que amiloplastos e cloroplastos se desenvolvem a partir de proplastídeos e, sob certas condições, amiloplastos se desenvolvem em cloroplastos e vice-versa, tem sido sugerido que a triose fosfato pode ser transportada para dentro dos amiloplastos de uma maneira análoga ao encontrado em cloroplastos (KEELIN et al., 1988). Observa-se que qualquer intermediário entre hexose fosfato e triose fosfato poderia atravessar a membrana do amiloplasto para possibilitar a síntese do amido em tecidos de reserva, o que deixa esta via metabólica ainda desconhecida.

A síntese do amido, em seus constituintes amilose e amilopectina, segundo as vias metabólicas já propostas, pode ser realizada pelas enzimas amido sintetase e amido fosforilase, que catalizam a formação das ligações alfa-1,4, e pela enzima ramificadora ou enzima Q que cataliza a

formação das ligações alfa-1,6 a partir de nucleotídeos açúcares fosfatados ou de estruturas glucosídicas pré-existentes, como mostra a Figura 6.

Das enzimas envolvidas na síntese do amido, a amido sintetase (ADP glucose alfa-1,4 glucano 4 glucosil transferase) é considerada como a responsável principal na síntese, tendo sido detectada sua presença em várias plantas



1 - ADPG pirofosforilase

2 - amido fosforilase

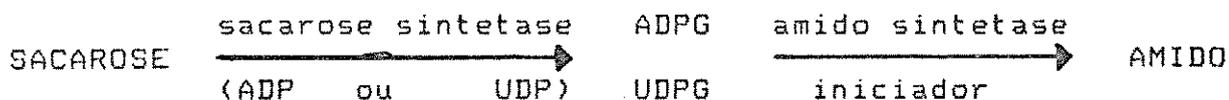
3 - amido sintetase

4 - enzima Q

FIGURA 6. Representação esquemática da síntese do amido em seus constituintes amilose e amilopectina.

(LELOIR et al., 1961). A reação envolve os nucleotídeos ADP e UDP ligados a radicais glucosídicos, sendo que já foi demonstrado que o melhor substrato para sua atuação é ADP glucose (RECONDO & LELOIR, 1961).

Para a atuação da amido sintetase é necessário um iniciador e nucleotídeos açúcares. O iniciador pode ser a amilose, a amilopectina (FRYDMAN & CARDINI, 1966) e mesmo a maltose que é tida como o menor acceptor de moléculas de glucose (MURATA & AKAZAWA, 1966). A fórmula da reação pode ser assim representada:



A amido sintetase pode ser encontrada ligada ao grânulo de amido ou em estado solúvel. A amido sintetase solúvel transfere glucose especificamente a partir de ADP glucose, enquanto a ligada ao grânulo pode utilizar tanto ADP glucose como UDP glucose como doador de glucosila (FRYDMAN & CARDINI, 1967 e MERCIER, 1985).

A amido fosforilase (alfa-glucano fosforilase) foi descoberta por Cori e colaboradores em 1937, isolada a partir de tecido hepático e posteriormente encontrada em diversos órgãos vegetais (BONNER & VARNER, 1965). Esta enzima é encontrada na literatura relacionada tanto com a síntese quanto com a degradação do amido (MANNERS, 1974; MINGO-CASTEL et al., 1976).

Na síntese, a amido fosforilase catalisa a condensação

de G1P ao amido (AKAZAWA, 1965) enquanto na degradação, na presença de fosfato inorgânico, a molécula de amido é quebrada produzindo G1P, como indica a reação:



A reação é reversível e apesar da constatação de atividade da amido fosforilase na síntese do amido, alguns autores consideram que, nas condições naturais da célula, esta reação seria apenas no sentido da degradação (EWART et al., 1954). BADENHUIZEN (1969), no entanto, sugeriu que o papel da amido fosforilase não se restringe à degradação, estando envolvida na síntese de "primers" para a ação da amido sintetase, uma vez que esta enzima não utiliza glucose ou maltose como substrato acceptor.

Na tuberização de plantas de batata, onde o processo está relacionado com um aumento rápido na síntese do amido na parte apical do estolão, MINGO-CASTEL et al. (1976) acreditam que com a tuberização induzida pela cinetina, o amido é sintetizado, inicialmente, pela fosforilase e, em estágios posteriores, tanto fosforilases como pirofosforilases estão envolvidas. HAWKER et al. (1979) observaram um aumento na atividade de todas as enzimas envolvidas na síntese do amido durante o desenvolvimento dos tubérculos porém, ADP glucose pirofosforilase e fosforilase apresentaram aumentos mais pronunciados.

Uma correlação positiva entre o começo da síntese de amido e a atividade de isoenzimas de fosforilase tem sido

observada em outros órgãos de reserva tais como endosperma de milho (TSAI et al., 1970), arroz (BAUN et al., 1970) e em sistemas subterrâneos de *Cochlospermum regium* (Mart. e Schr.) Pilger, operando na síntese de amido somente nos sistemas subterrâneos menos desenvolvidos (CARVALHO, 1986).

TSAY & KUO (1980) estudando a relação entre o peso dos tubérculos de batata e atividades de enzimas envolvidas na síntese do amido, observaram que com o aumento do peso havia um aumento na atividade da amido sintetase granular e UDPG pirofosforilase, enquanto as de amido sintetase solúvel e ADPG pirofosforilase permaneciam constantes e que a atividade da fosforilase diminuía.

Tanto a amido sintetase quanto a amido fosforilase são enzimas responsáveis pelas ligações glucosídicas do tipo alfa-1,4, responsáveis pelas cadeias lineares de glucose. Na formação de amilopectina há a participação de uma terceira enzima, conhecida por enzima Q ou enzima ramificadora (alfa-1,4 glucano alfa-1,4 glucano 6 glucosil transferase), responsável pelas ligações alfa-1,6 que conferem à amilopectina a forma ramificada. Ela transfere a um aceptor um fragmento de uma cadeia removido de um doador pela quebra de uma ligação alfa-1,4, formando uma ligação alfa-1,6 (BOYER & PREISS, 1978). A reação não envolve a síntese de um novo glucano.

Amilopectinas de amido de diferentes plantas apresentam, normalmente, números diferentes de ligações do tipo alfa-1,6. TOLMANSKY & KRISMAN (1987) trabalhando com enzimas Q obtidas

de tecidos de diferentes fontes, animais e vegetais, observaram que o grau de ramificação está relacionado com as características intrínsecas das enzimas, uma vez que os produtos obtidos com cada uma das enzimas testadas em diferentes tecidos foram sempre idênticos ao componente ramificado natural encontrado no tecido respectivo.

3.2.3.7. Degradação do amido

Enzimas de degradação do amido (amilases e enzimas desramificadoras) têm sido extensivamente estudadas em relação ao metabolismo do amido em tecidos de sementes de cereais (GERTLER & BIRK, 1965; OKAMOTO & AKAZAWA, 1979; IWAKI & FUWA, 1981), em folhas (OKITA & PREISS, 1980; LUDWIG et al., 1984) e em tubérculos de batata (ISHIZAKI et al., 1978) que acumulam grande quantidade de amido.

Durante a germinação das sementes e a brotação das gemas nos órgãos vegetativos de reserva, o amido é degradado por ação das enzimas hidrolíticas, dando como produto final glucose, que serve ao metabolismo do órgão e à síntese de sacarose que é translocada para o embrião ou para as gemas em desenvolvimento (DIETRICH et al., 1988).

Segundo PREISS (1982), a degradação do amido em sementes em germinação é iniciada pela ação da alfa-amilase. Os produtos são então degradados pelas atividades de alfa e beta amilases, fosforilase, enzima desramificadora (enzima R) e alfa-glucosidase.

Das enzimas envolvidas na degradação do amido, somente a alfa-amilase (alfa-1,4 glucano 4 glucano hidrolase) é capaz

de degradar grânulos intactos de amido, o que mostra que sua ação é um pré-requisito para a atuação dos sistemas de enzimas hidrolíticas e fosforolíticas (MANNERS, 1974).

A alfa-amilase hidroliza ligações glucosídicas do tipo alfa-1,4 de poliglucanos como amilose, amilopectina, glicogênio e dextrinas. A ligação a ser quebrada dentro da molécula é selecionada ao acaso (BERNFELD, 1955).

A ação da alfa-amilase sobre a amilose é caracterizada, segundo GREENWOOD (1970), por uma rápida perda na viscosidade e na habilidade de reagir com o iodo e um aumento no poder de redução, propriedades estas que indicam a quebra ao acaso das ligações alfa-1,4. Sua ação sobre a amilopectina é semelhante, porém as ligações alfa-1,6 não são afetadas, permanecendo todas nas dextrinas. Os produtos finais da ação da alfa-amilase são maltose, dextrinas limite de baixo grau de polimerização e pequena quantidade de glucose (BERNFELD, 1955), sendo que sob baixas concentrações da enzima, maltotriose pode também ser formada (MANNERS, 1974).

Atividade de alfa-amilase já foi detectada em tecidos de sementes de vários cereais, como endospermas de sementes de arroz em germinação (OKAMOTO & AKAZAWA, 1979; IWAKI & FUWA, 1981), durante a degradação do amido em cotilédones de ervilha (SWAIN & DEKKER, 1966), em centeio (MANNERS & MARSHALL, 1971), entre outros, assim como em folhas de espinafre (OKITA & PREISS, 1980; LUDWIG et al., 1984) e em órgãos subterrâneos de reserva como tubérculos de batata (ISHIZAKI et al., 1978) em *Cochlospermum regium* (CARVALHO,

1986) e raízes de *Beta vulgaris* L. (MASUDA et al., 1987), entre outros, durante a brotação.

Em geral, sementes de cereais que não estão em processo de germinação contêm pouca ou nenhuma alfa-amilase. Durante a germinação ocorre um aumento drástico na sua atividade, o que evidencia o seu papel na degradação do amido (MANNERS, 1974).

A beta-amilase (alfa-1,4 glucano malto hidrolase) degrada cadeias lineares de resíduos de D-glucose através da quebra das ligações glucosídicas alfa-1,4 a partir do terminal não redutor, liberando unidades de maltose. Assim como a alfa-amilase, ela é incapaz de hidrolizar as ligações alfa-1,6 da amilopectina, produzindo dextrina limite (GREENWOOD, 1970; MANNERS, 1974).

Este grupo de enzimas ocorre somente em cereais e algumas outras plantas superiores como batata doce e soja (MANNERS, 1974). Em contraste com a alfa-amilase, somente a penúltima ligação do final não redutor da molécula do substrato é selecionada para a quebra pela beta-amilase. Desta forma, moléculas de maltose são removidas, uma após a outra, até a enzima encontrar um obstáculo, um ponto de ramificação. Desta forma, segundo BERNFELD (1955), a amilose é completamente convertida em maltose e a amilopectina em maltose e dextrina limite.

A beta-amilase não atua sobre grânulos de amido íntegros ou parcialmente digeridos. Quando adicionada à alfa-amilase, estimula a formação de maltose e promove diminuição na produção de glucose e maltotriose (DUNN, 1974).

Tem sido observada a presença de beta-amilase tanto

dentro quanto fora dos cloroplastos de *Vicia fava* (CHAPMAN et al., 1972), de ervilha (LEVI & PREISS, 1978) e espinafre (OKITA et al., 1979). PREISS (1982) no entanto, relata que a função das enzimas degradativas do amido fora do cloroplasto permanece obscura.

Além das alfa e beta amilases, a amido fosforilase, além de atuar na síntese, também participa da degradação, como já foi visto na Figura 6. Na presença de fosfato inorgânico, a fosforilase de plantas quebra a molécula do amido a partir do final não redutor liberando G1P (AKAZAWA, 1965).

Fosforilases têm sido isoladas de tecidos de várias plantas, sendo reconhecida a existência de isoenzimas em batata (GERBRANDY & VERLEUR, 1971), em milho (TSAI & NELSON, 1969), em folhas de visco (*Dendrophthoe falcata*) (KHANNA et al., 1971), em *Cochlospermum regium* (CARVALHO, 1986) e em várias algas (FREDRICK, 1971).

Segundo MANNERS (1974), o estágio final da degradação do amido acredita-se envolver a hidrólise dos produtos da ação das amilases, principalmente maltose e oligossacarídeos relacionados à glucose. Esta reação final é catalizada pelas alfa-glucosidases que são amplamente distribuídas em plantas superiores.

As alfa-glucosidases atuam nas ligações alfa-1,4 das dextrinas a partir do final não redutor da molécula liberando glucose (NEVINS, 1970). Nenhuma das enzimas de degradação do amido até agora citadas são capazes de quebrar as ligações glicosídicas do tipo alfa-1,6 que aparecem na amilopectina ou

dextrina limite. Estas ligações são hidrolisadas por alfa-1,6 glucosidases específicas, conhecidas como enzimas desramificadoras ou enzima R (amilopectina 6-glucano hidrolase) (GREENWOOD, 1970; MANNERS, 1974). Estas já foram observadas em sementes de milho (LEE et al., 1971), em arroz (IWAKI & FUWA, 1981), em folhas de espinafre (LUDWIG et al., 1984), em raízes maduras de beterraba açucareira (*Beta vulgaris* L.) (MASUDA et al., 1987), entre outros.

Na Figura 7 estão esquematizadas as vias de degradação dos compostos do amido segundo MANNERS (1974).

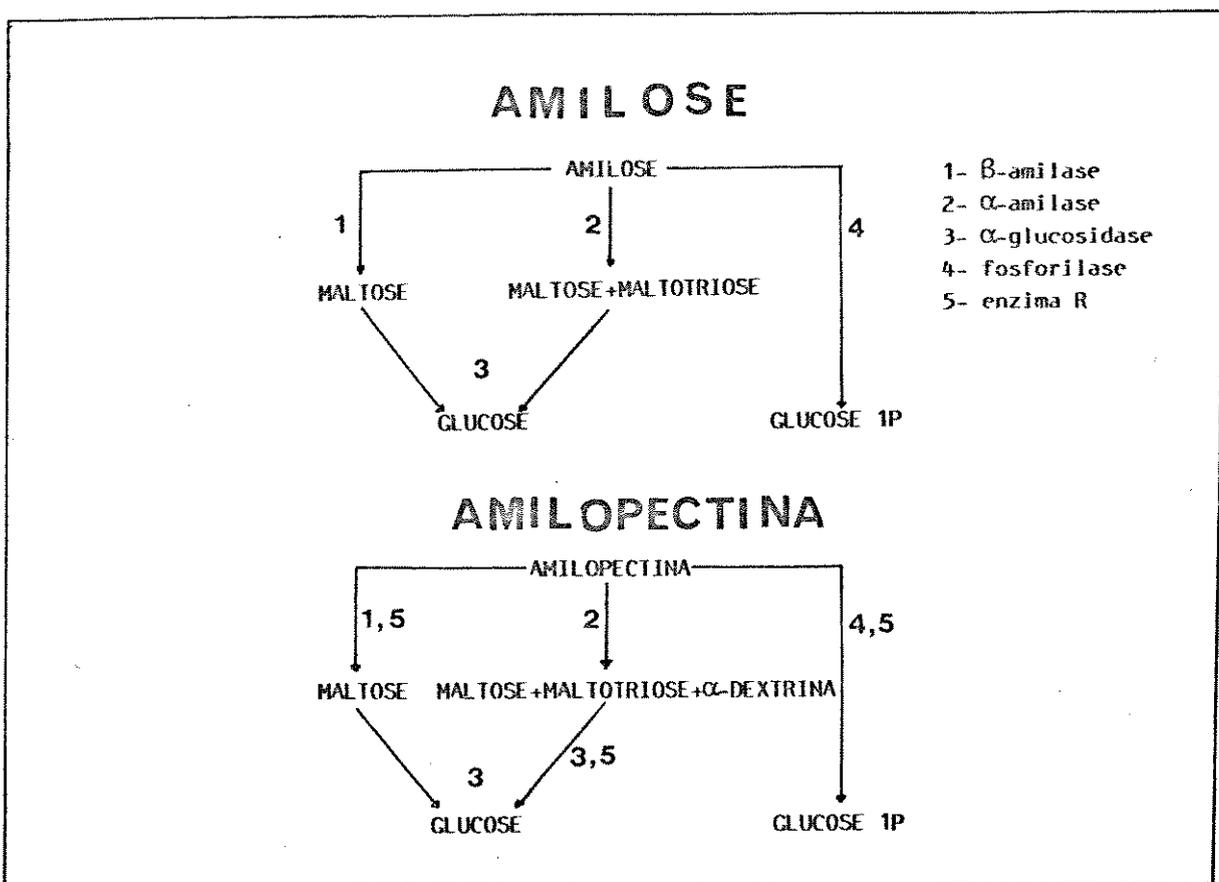


FIGURA 7. Vias de degradação dos componentes do amido.

III. MATERIAL E MÉTODOS

1. Material

1.1. Material Vegetal

Para o desenvolvimento do presente trabalho foram utilizados órgãos subterrâneos de *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott, vulgarmente conhecida por taioba ou taiá, coletados na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP., onde a planta é cultivada a nível de subsistência por caiçaras da região (Figura 8).

Os órgãos subterrâneos foram coletados em agosto de 1984, final de inverno, quando as plantas se apresentam com baixo desenvolvimento vegetativo. Esta época coincide com a época normal de colheita dos cormos e cormilhos, sendo os cormilhos aproveitados para fins de alimentação, enquanto os cormos mais velhos como material vegetativo para a multiplicação vegetativa da espécie, utilizados inteiros ou segmentados.

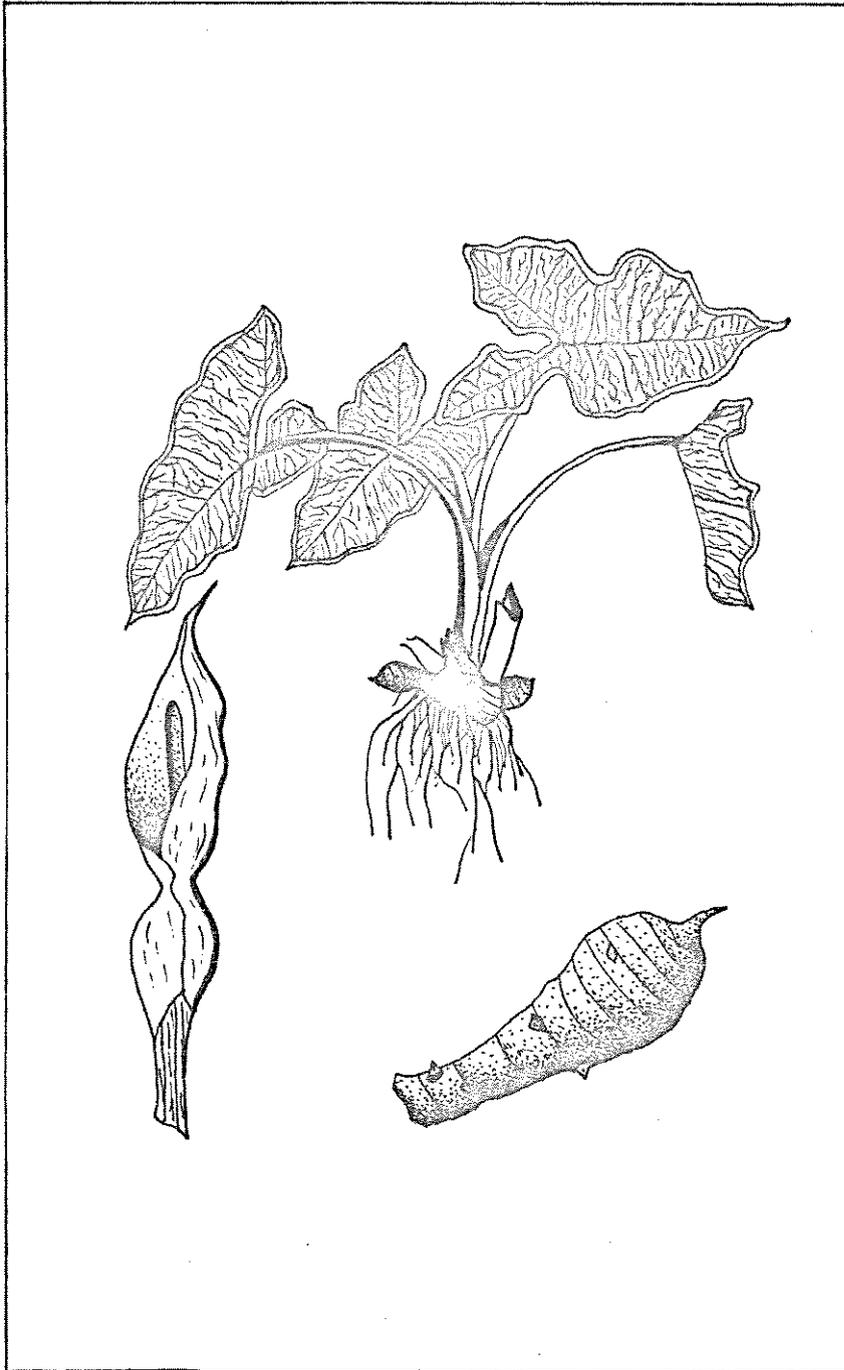


FIGURA 8. Representação gráfica de uma planta adulta de *Xanthosoma sagittifolium*, adaptação de PURSEGLOVE (1972).

1.2. Substâncias Químicas

As substâncias químicas utilizadas neste trabalho foram pró-análise (P.A.) e de procedência da MERCK (Alemanha) ou SIGMA Co. (USA).

1.3. Equipamentos.

Foram utilizados os seguintes aparelhos: homogeneizador Virtis-S "45", da Virtis Research Equipment Co., USA; balança analítica tipo H-15, da Mettler, Suíça; balança de precisão da Sartorius-Werbe, GM BH, Alemanha; centrífuga refrigerada mod. PR-2, da International Equipment Co., USA; ultra centrífuga refrigerada RC-5 Sorwall, da Du Pont Instruments, USA; espectrofotômetro DB da Beckman mod. 2090 combinado a oscilador mod. 2095 da Lab-Line Biochemical Products Inc., USA; evaporador rotatório da Buchler Instruments Co., USA; espectrofotômetro de absorção atômica da Varian; câmara de temperatura constante mod Stabil Therm, da Blue M. Electric Co., USA; banho maria de temperatura regulável da ética Equipamentos Científicos Ltda., placa aquecedora com agitador magnético mod. P-351 da Corning, USA; microscópio da Carl Zeiss e fotomicroscópio mod. Docuval da Carl Zeiss.

2. Métodos

Todos os órgãos subterrâneos obtidos da coleta foram levados ao laboratório da Seção de Fisiologia e Bioquímica de

Plantas do Instituto de Botânica, SP., onde foram lavados em água corrente e separados segundo o tamanho.

2.1. Obtenção de estacas para o plantio

2.1.1. Estudo do desenvolvimento e variação dos compostos de reserva.

Para o estudo do desenvolvimento e variação dos compostos de reserva dos órgãos subterrâneos foram utilizadas 40 estacas, ou seja, segmentos dos órgãos subterrâneos, obtidas de cormos caracterizados por apresentarem resquícios de pecíolos de folhas na região superior, cortados em quatro porções de forma a terem o tamanho o mais uniforme possível, como mostra a Figura 9.

Estes cormos foram trazidos da Ilha do Cardoso, embalados em sacos de estopa de forma a permitir uma boa ventilação.

2.1.2. Estudo da brotação de estacas retiradas de diferentes regiões do sistema subterrâneo.

Observando-se as diferenças morfológicas das estruturas que compõem o sistema subterrâneo, de acordo com a idade e o local de onde se originam, foram utilizadas, para o estudo de brotação, estacas retiradas de três regiões. As plantas-mãe, obtidas também da Ilha do Cardoso, foram mantidas em canteiros no Instituto de Botânica de São Paulo e depois de um ano de cultivo foram arrancadas para obtenção das estacas.

Foram utilizadas 35 estacas de cada região, chamadas, em

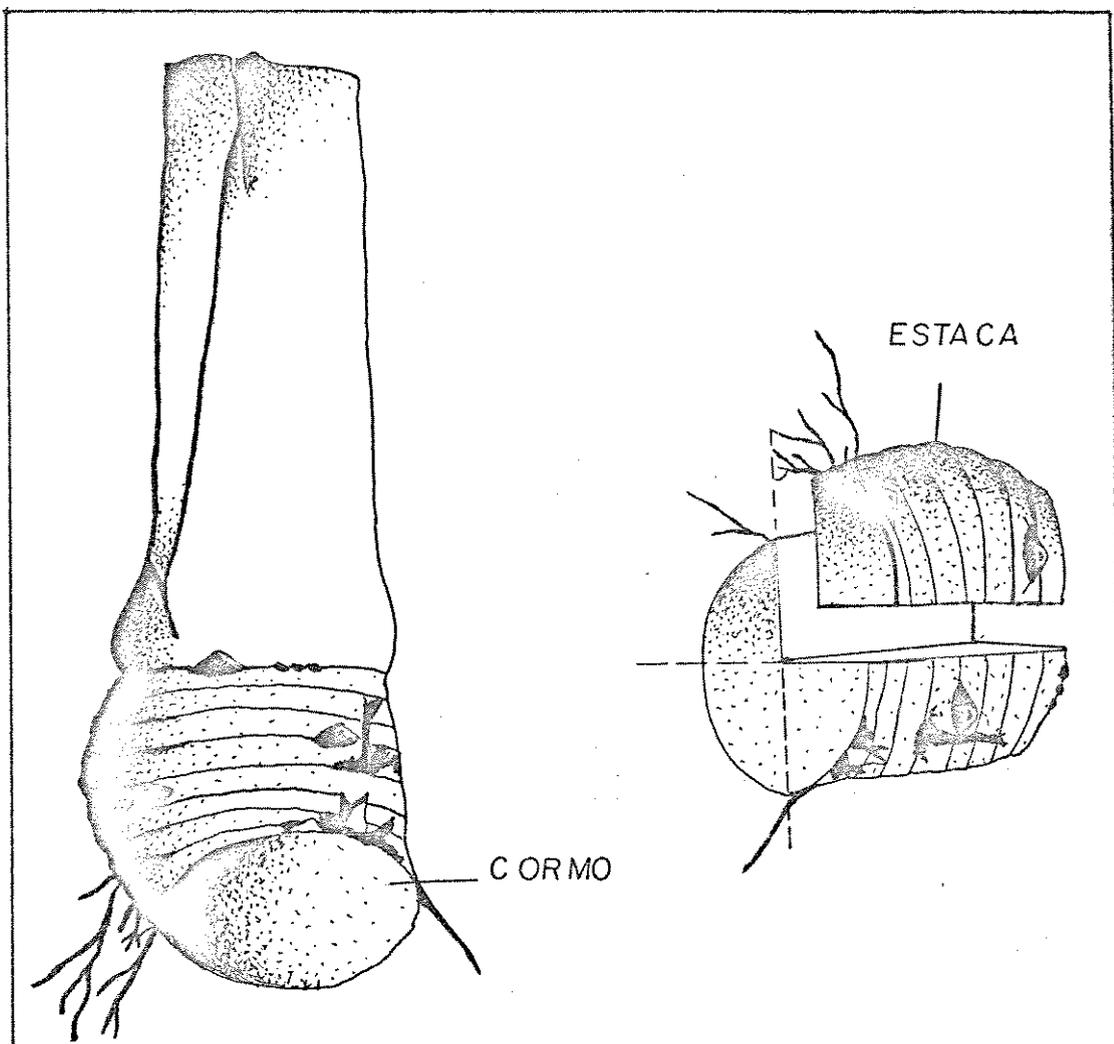


FIGURA 9. Representação esquemática da preparação das estacas, com os cortes e a porção do sistema subterrâneo utilizados, para o estudo do desenvolvimento e variação dos compostos de reserva.

função do local de onde foram retiradas, de: cormo, obtidas dos cormos cortados da mesma forma mostrada na Figura 9; estolão, obtidas da porção mediana dos estolões e cormilho, retiradas da porção distal dos estolões (Figura 10).

2.2. Tratamento preventivo das estacas.

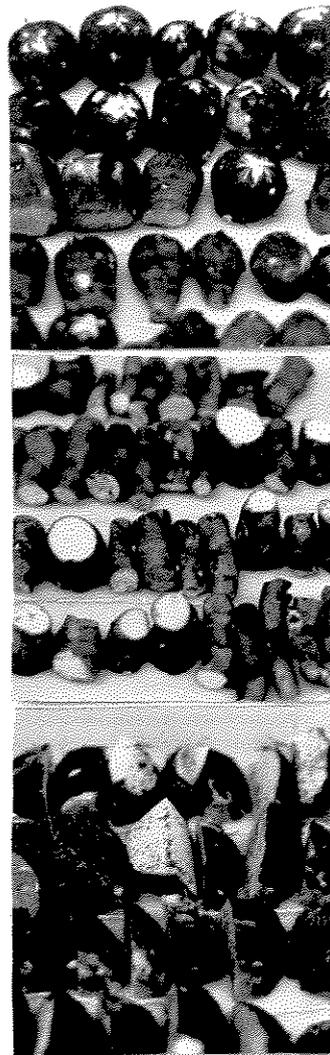
As estacas foram tratadas com fungicida Dithane M-45, fabricado pela FILIBRA, Produtos Químicos Ltda., ficando em imersão, por 3 minutos, numa solução do produto (2 gramas/l de água) para prevenção de podridões e colocadas à sombra para secar.

2.3. Preparo dos canteiros.

Os experimentos foram montados na área da Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do Instituto de Botânica de São Paulo, em canteiros previamente preparados com matéria orgânica (esterco de equino e serragem), na proporção de 50 litros de matéria orgânica por m² de canteiro, incorporados a uma profundidade de 30 cm para facilitar o desenvolvimento e o arranquio posterior das mudas. Estes canteiros ficavam em condições de sombreamento, localizados sob uma vegetação arbórea rala.

O plantio foi feito em linhas, obedecendo um espaçamento de 50 cm entre linhas por 50 cm entre plantas, a uma profundidade de 10 cm nos sulcos.

Após o plantio, foi feita irrigação copiosa, que foi repetida sempre que os canteiros mostravam sinais de ressecamento, correspondendo a duas ou três vezes por semana,



CORMILHO

ESTOLÃO

CORMO

FIGURA 10. Fotografia mostrando os três tipos de estacas, utilizadas no estudo da brotação, obtidas de três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*

dependendo da época do ano, se mais seca ou mais chuvosa.

2.4. Obtenção de dados.

Para o estudo do desenvolvimento de plantas de *X. sagittifolium* e variação dos compostos de reserva, periodicamente, desde o plantio, nos dois primeiros meses mensal e posteriormente a cada dois meses, foram coletadas quatro plantas, escolhidas ao acaso, representando cada uma delas uma repetição, que serviram para todas as determinações.

Para o estudo da propagação da espécie a partir de estacas retiradas de diferentes regiões dos órgãos subterrâneos, na ocasião do plantio, foram utilizadas amostras dos três tipos de estacas, representativas de oito plantas, para as determinações dos compostos de reserva. As observações quanto à porcentagem de brotação foram tomadas a cada 2 semanas (14 dias) após o início da mesma, quando as brotações começaram a emergir do solo, tornando-se visíveis, durante um período de aproximadamente 3 meses.

2.5. Determinação de peso de matéria fresca e seca.

O peso de matéria fresca dos cormos foi determinado a partir de amostras de 10 gramas de material recém colhido representando a média de quatro repetições. Após a obtenção do peso de matéria fresca, as amostras foram levadas à estufa na temperatura de 80°C, até peso constante. O teor de água presente nas amostras foi calculado pela diferença entre o

peso de matéria fresca e o peso de matéria seca e transformado em % do peso fresco.

2.6. Análise dos carboidratos.

2.6.1. Extração dos açúcares solúveis.

Amostras de 5 g de material fresco dos cormos, previamente lavadas em água corrente, com raízes, gemas desenvolvidas e parte aérea eliminadas, foram fragmentadas, pesadas e homogeneizadas com água destilada a frio, em homogeneizador Virtis, sob velocidade média, por cinco minutos. O material homogeneizado foi submetido a centrifugação por 15 minutos, a 1.000 g, a 5°C, coletando-se o sobrenadante em proveta. O resíduo foi extraído por mais duas vezes em água destilada e, após centrifugação, os sobrenadantes foram juntados àqueles da primeira extração, completando-se o volume para 150 ml com água destilada, obtendo-se assim o extrato aquoso.

Os resíduos da extração aquosa foram extraídos três vezes com etanol 80%, a quente, seguido por centrifugação por 15 minutos, a 1.500 g, a 5°C, coletando-se os sobrenadantes em proveta e completando-se o volume para 70 ml com etanol 80% (extrato etanólico). Estas etapas encontram-se esquematizadas na Figura 11.

2.6.2. Extração do amido.

2.6.2.1. Para determinação colorimétrica.

Os resíduos da extração etanólica foram tratados com

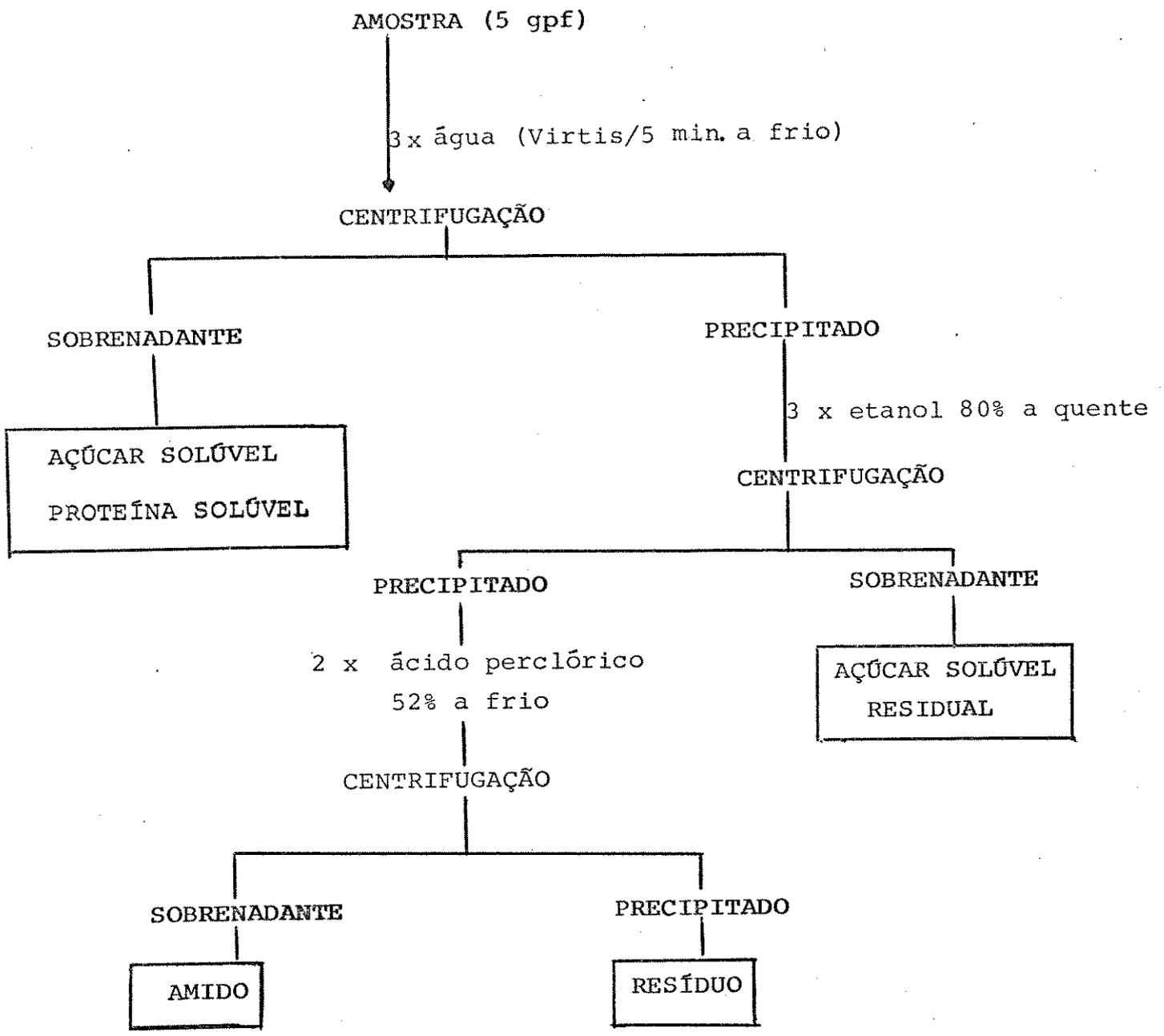


FIGURA 11. Esquema das etapas utilizadas nas extrações dos compostos de reserva do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

ácido perclórico 52%, segundo McCREADY et al. (1950), a frio, com agitação por 15 minutos, submetidos a centrifugação por 15 minutos, a 1.500 g, a 5°C, duas vezes consecutivas, somando-se os sobrenadantes em proveta e completando-se o volume para 100 ml com água destilada.

2.6.2.2. Para isolamento e caracterização.

Amostras de 50 a 100 g de matéria fresca das diferentes regiões foram tomadas durante as fases de desenvolvimento da planta para o isolamento do amido segundo método de BADENHUIZEN (1964). O amido isolado foi guardado em solução de NaCl 0,1 M, sob tolueno, a 0°C, até o término da extração de todas as amostras, ao final do ciclo da planta.

2.6.3. Fracionamento dos açúcares solúveis.

Alíquotas de 50 ml do extrato aquoso somadas com 23,3 ml do extrato etanólico, equivalentes a 1,7 gramas de peso fresco (gpf), foram reduzidas em vaporador rotatório, à vácuo, até atingirem 10 ml. A estas frações foram adicionados quatro volumes de etanol (96%), permanecendo em câmara fria (5°C) por uma noite, para a precipitação dos polissacarídeos. O material foi então ressuspendido e centrifugado a 1.500 g, por 15 minutos, a 5°C. Tanto o sobrenadante quanto o precipitado foram guardados, representando, respectivamente, a fração dos mono e oligossacarídeos e dos polissacarídeos solúveis.

2.6.4. Dosagem dos açúcares solúveis e amido.

Os açúcares solúveis totais do extrato aquoso e etanólico foram quantificados pelo método do fenol-sulfúrico (DUBOIS et al., 1956) e os açúcares redutores pelo método de Somogyi-Nelson modificado (SOMOGYI, 1945), usando-se glucose como padrão.

O teor de amido também foi avaliado segundo o método do fenol-sulfúrico (DUBOIS et al., 1956), usando-se glucose como padrão.

As dosagens colorimétricas de cada amostra foram realizadas com três repetições.

2.6.5. Cromatografia dos açúcares solúveis.

Os açúcares solúveis foram identificados por cromatografia descendente em papel Whatman nº 1, usando-se como solvente acetato de etila: ácido acético: piridina: água (60:15:15:10) (JARVIS & DUNCAN, 1974), por 40 horas, à temperatura ambiente. Partiu-se de alíquotas equivalentes a 100 microgramas de açúcares dos extratos de cada estágio de desenvolvimento da planta e de cada região do órgão subterrâneo. Paralelamente às amostras, foram aplicados nos cromatogramas padrões de glucose, frutose, manose, sacarose, maltose, maltotriose e rafinose, escolhidos com base em testes preliminares.

Após a secagem, os cromatogramas foram revelados com nitrato de prata (AgNO_3) em solução alcalina (TREVELYAN et al., 1950), com aquecimento em vapor d'água, sendo então

reproduzidos através de fotocopiadora, após a secagem.

Os polissacarídeos solúveis, antes da cromatografia, foram submetidos a hidrólise ácida. Para tanto, foram feitas curvas de hidrólise preliminares utilizando-se ácido clorídrico (HCl) e ácido trifluoroacético (TFA), em concentrações e tempos diferentes. A porcentagem de hidrólise foi medida através da dosagem de açúcares redutores (SOMOGYI, 1945). Com base nas informações obtidas, optou-se pela hidrólise com TFA 2N, por 5 horas, condições onde se obteve 100% de hidrólise.

Em função da pequena quantidade de polissacarídeos solúveis em água, obtida pela precipitação em etanol, e da quantidade de impurezas presente nos extratos foi impossível chegar à determinação qualitativa desta fração.

2.6.6. Estudo do amido.

O amido, isolado segundo o método de BADENHUIZEN (1964), foi armazenado até o fechamento do ciclo da planta em solução de NaCl 0,1 M, sob tolueno, a 0°C.

Quando das determinações para caracterizá-lo, foi eliminada a camada de tolueno, sendo a solução centrifugada por 15 minutos, a 1.500 g, a 5°C, para a separação da solução de NaCl do amido. O precipitado obtido (amido) passou então por três lavagens consecutivas com etanol (96%) e finalmente por uma lavagem com éter etílico para secagem rápida dos grânulos, obtendo-se assim o amido puro.

2.6.6.1. Teor de amilose.

O teor de amilose do amido de *X. sagittifolium* foi determinado segundo o método proposto por KRISMAN (1962).

Amostras de 10 mg de amido puro extraído pelo método de BADENHUIZEN (1964), foram solubilizadas em 2 ml de KOH (1N) e 3 ml de água destilada, por 30 minutos, a uma temperatura variando entre 95° a 100°C, após o que o volume foi completado com água até 10 ml, obtendo-se uma solução de 1 mg de amido por ml.

Para obtenção da curva padrão, utilizou-se a amilose de batata da SIGMA Co. (USA), partindo-se de alíquotas que variaram de 0 - 40%.

A determinação do teor de amilose foi feita a partir de alíquotas de 0,1 ml da solução de amido de cada amostra, colocadas em tubos de ensaio onde foram adicionados em ordem: 0,1 ml de água destilada, 0,2 ml de HCl 5N e 1,5 ml de reagente K.

O reagente K é obtido a partir de uma solução saturada de cloreto de cálcio (130 ml) onde são adicionados 0,5 ml de uma solução de iodo-iodeto de potássio (0,26 g de I₂, 2,6 g de KI e 10 ml de água destilada).

Após a adição do reagente K, foi feita a leitura da intensidade da cor, em espectrofotômetro, usando a densidade óptica de 600 nm.

A amilopectina pode ser determinada cor, em espectrofotômetro, usando a densidade óptica de 600 nm.

A amilopectina pode ser determinada pela diferença

matemática entre o amido total e a % de amilose.

2.6.6.2. Distribuição do tamanho dos grânulos.

Para obtenção do tamanho dos grânulos, foram seguidas as instruções dadas por SCHOCH & MAYWALD (1956). De cada amido extraído foi tomada amostra (0,1% de amido em suspensão aquosa), colocada sobre uma câmara de Neubauer e observada em microscópio (CARL ZEISS).

Foram medidos os diâmetros maiores de 600 grânulos, por amostra, tomados ao acaso, o que foi conseguido através de uma escala acoplada à ocular, com magnificação total entre 300 - 600 X. A partir destes dados, obtiveram-se as curvas de distribuição e o diâmetro médio dos grânulos, através da fórmula:

$$\text{DIÂMETRO MÉDIO} = \frac{\sum (\text{n.º de grânulos} \times \text{diâmetro do grânulo})}{600}$$

2.6.6.3. Caracterização do amido.

Os grânulos isolados de amido de *X. sagittifolium* foram observados em fotomicroscópio mod.DOCUVAL a partir de uma solução aquosa 0,1%, segundo método proposto por McMASTERS (1956) e comparados com os grânulos de amido de batata (Sigma Co.).

2.7. Estimativa de proteína solúvel.

As proteínas foram dosadas a partir do extrato aquoso, pelo método de microkjeldahl (UMBREIT et al., 1964), em todas

as fases de desenvolvimento das plantas, utilizando-se sulfato de amônia [(NH₄)SO₄] como padrão. Todas as dosagens foram realizadas com três repetições

2.8. Análise dos macro e microelementos.

Os macro e microelementos foram extraídos a partir de material seco em estufa e processados em micromoinho. As determinações do conteúdo dos elementos foram realizadas pelo Laboratório Central da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - "campus" de Jaboticabal - UNESP, através dos seguintes métodos: %N total (A.O.A.C., 1970), %P, K, Ca, Mg, S e ppm de Cu, Fe, Mn e Zn (SARRUGE & HAAG, 1974) e ppm de B (DIBLE et al., 1954).

2.9. Análise estatística dos dados.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com quatro repetições para cada tratamento. Os tratamentos foram as diferentes épocas, ao longo de um ano, que refletiam estádios de desenvolvimento da planta nas diferentes regiões do órgão subterrâneo.

Os dados de peso de matéria fresca, peso de matéria seca e o teor de umidade (%), assim como das dosagens obtidas, foram submetidos à análise de variância (teste F) e as médias comparadas pelo teste Tukey à nível de 5% de probabilidade. Foram determinados os coeficientes de variação para cada parâmetro estudado (PIMENTEL GOMES, 1978).

Os gráficos foram elaborados em função das equações de

regressão calculadas através da regressão polinomial.

Para a análise de brotação das estacas foi utilizado o teste χ^2 para ajuste das frequências observadas e das frequências esperadas para o número de estacas brotadas em cada época de avaliação.

Para estudar a relação entre os compostos de reserva nas diferentes regiões dos órgãos subterrâneos, utilizou-se o coeficiente de correlação linear, cuja significância foi verificada através do teste t (PIMENTEL GOMES, 1978).

IV. RESULTADOS

1. Estudo do desenvolvimento da planta e variação dos compostos de reserva dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*.

1.1. Desenvolvimento das plantas a partir de estacas do cormo.

Na Figura 12 está representada, em porcentagem, a brotação das estacas retiradas de *X. sagittifolium* (taioba), plantadas em 6 de agosto de 1985. Observa-se que a brotação

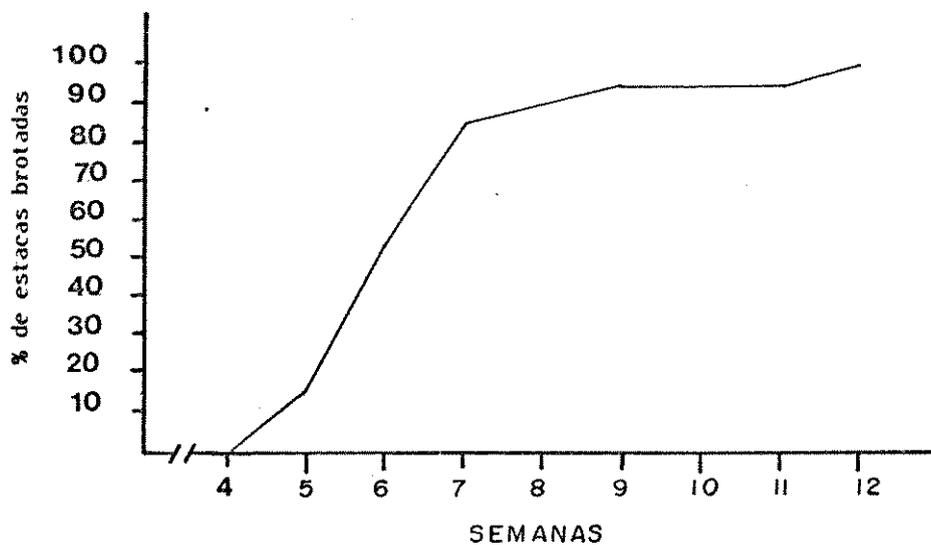


FIGURA 12. Brotação das estacas obtidas de cormos de *X. sagittifolium* plantadas em agosto de 1985, Instituto de Botânica de São Paulo, SP.

começa a aparecer na superfície do solo a partir da quinta semana após o plantio, 34 dias mais precisamente, alcançando 85% de brotação duas semanas depois. Com 12 semanas já se observa 100%, o que vem mostrar tratar-se de uma planta fácil de ser reproduzida por este meio.

A Figura 13 mostra o desenvolvimento da parte aérea desde o início da brotação, em outubro, até março, seis meses após o plantio, período este em que o crescimento das folhas se dá de forma bastante acentuada. Após esta fase, há uma estagnação no crescimento seguida da perda de folhas, fase que não se encontra representada na figura.

Na Figura 14 as fotos registram o desenvolvimento dos órgãos subterrâneos em fases que abrangem todo o ciclo de estudo da planta. Logo após o plantio, há a formação de grande quantidade de raízes com posterior desenvolvimento das gemas. Os cormilhos aparecem à medida em que a parte aérea se desenvolve, pela acumulação de substâncias de reserva na base dos pecíolos foliares (foto B). Em julho (foto C), já se observam, além dos cormilhos, a formação dos estolões e o resíduo da estaca plantada. No final do ciclo, em setembro, o sistema subterrâneo já se apresenta desenvolvido e com todos os tipos de estruturas diferenciadas.

A Figura 15 mostra um órgão subterrâneo formado a partir de estaca, com as denominações utilizadas durante o desenvolvimento do trabalho, caracterizando as diferentes estruturas. As estacas plantadas que deram origem às novas plantas foram denominadas cormos por representarem segmentos

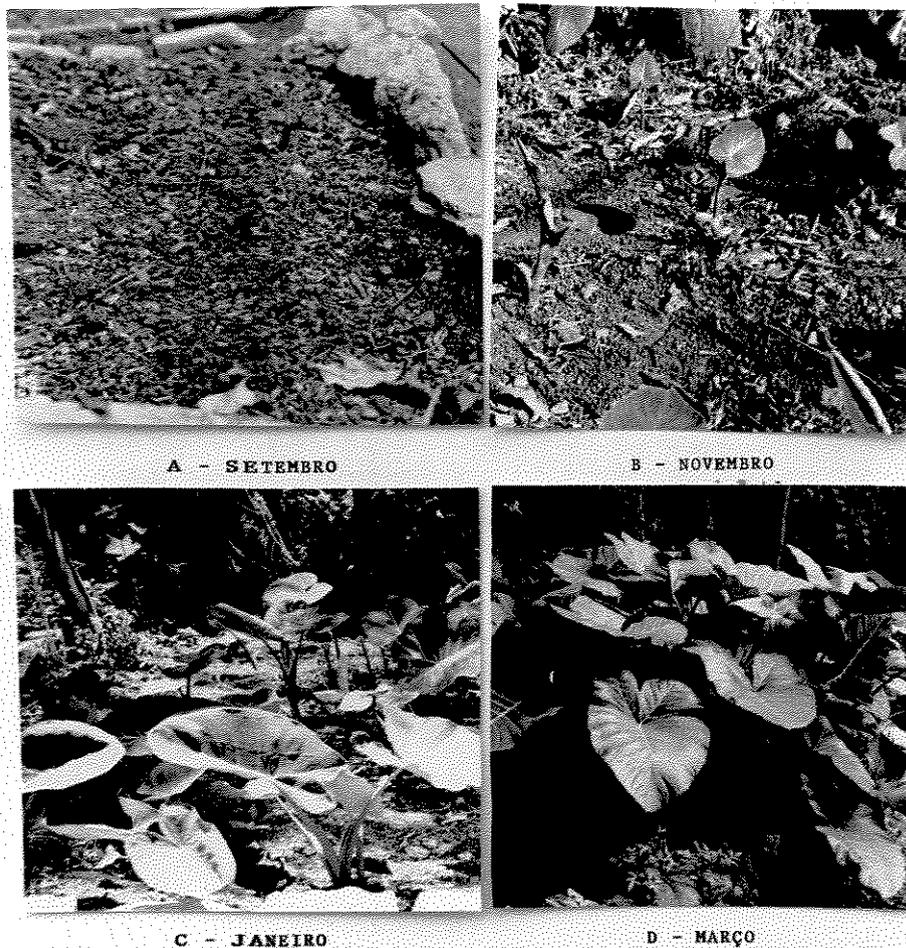
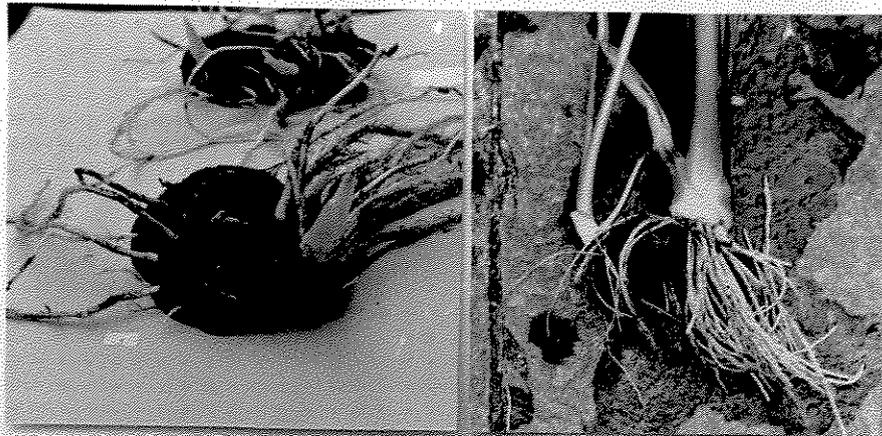


FIGURA 13. Estágios de desenvolvimento da parte aérea das plantas de *X. sagittifolium* do início da brotação, em setembro, até março.



A - SETEMBRO

B - JANEIRO



C - JULHO

D - SETEMBRO

FIGURA 14. Estágios de desenvolvimento dos órgãos subterrâneos de plantas de *X. sagittifolium* provenientes de estacas de cormos primários.

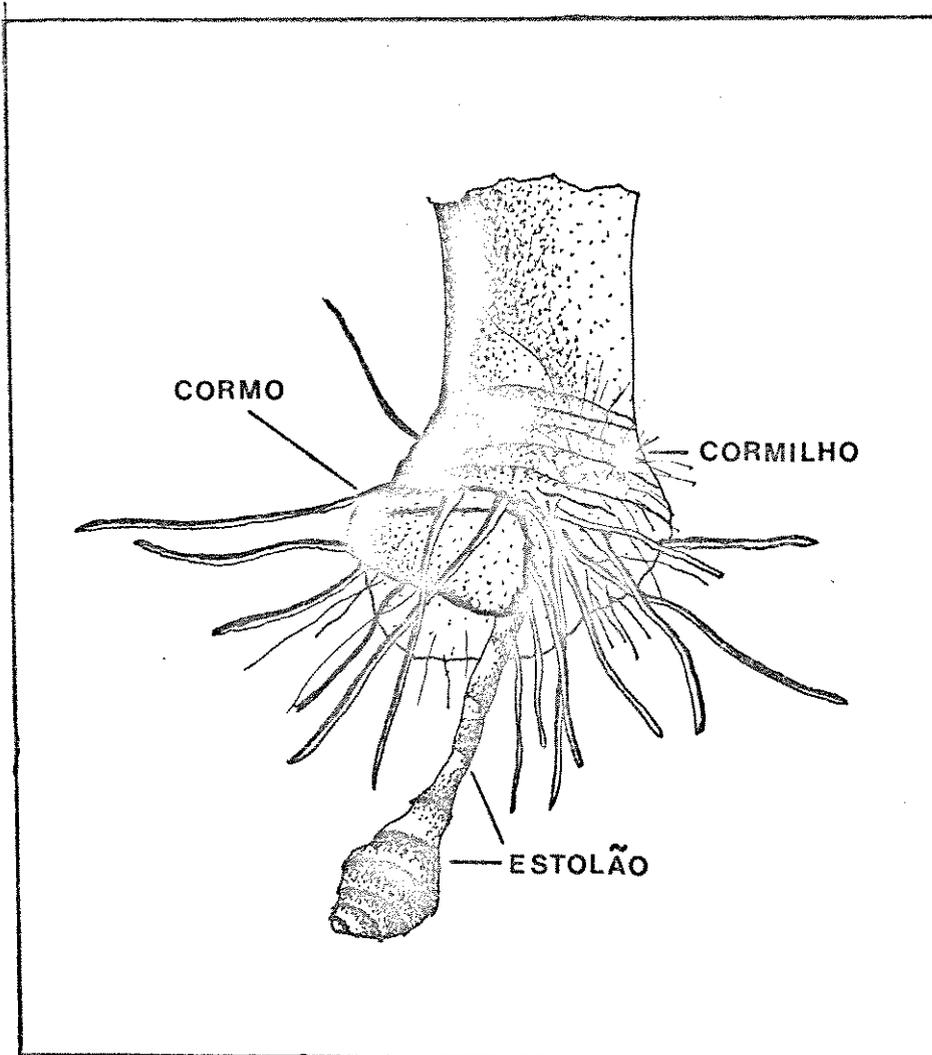


FIGURA 15. Representação esquemática do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium* com as denominações utilizadas no estudo bioquímico.

de cormos verdadeiros, primários. Cormilhos foram designadas as estruturas subterrâneas formadas pelo inchamento das bases dos pecíolos foliares, provenientes da brotação inicial que deu origem à parte aérea e que, posteriormente, vêm a corresponder ao cormo principal da planta formada; enquanto os estolões são as estruturas que se originaram a partir da base dos cormilhos, crescendo horizontalmente sob o solo.

Através dos dados de peso de matéria fresca e seca (Figura 16), que apresentam a mesma tendência, pode-se observar o desenvolvimento das plantas de taioba como um todo, durante o período de um ano. A partir do plantio, há uma perda de peso por parte do cormo, mesmo antes do aparecimento da parte aérea, provavelmente em função do desenvolvimento inicial do sistema radicular que, apesar de não estar representado, se desenvolve antes das gemas foliares. Com a brotação, esta perda torna-se mais acentuada até o mês de março quando a tendência é o peso manter-se constante e mesmo ter um pequeno aumento já no final do ciclo. Ao mesmo tempo em que há uma perda de peso do cormo, observa-se um desenvolvimento bastante grande da parte aérea, representada só por folhas, até o mês de abril quando então começa a diminuir significativamente, coincidindo com os meses mais frios.

Logo após a brotação, começa a formação dos cormilhos que crescem de uma forma linear até o final do ciclo. Concomitante à perda de peso das folhas há um incremento no desenvolvimento de estolões, que aparecem em março, a partir da base dos cormilhos.

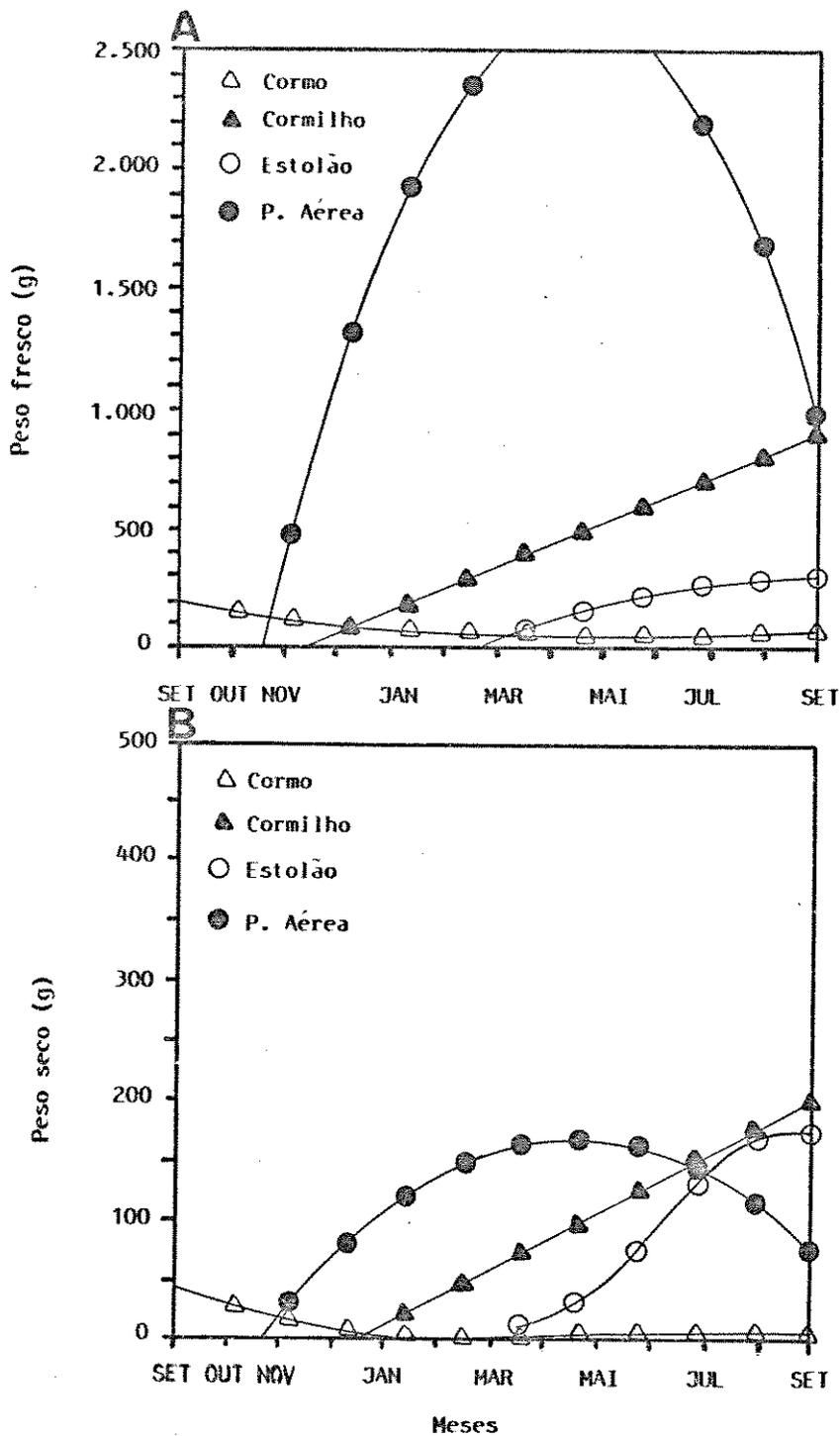


FIGURA 16. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, do desenvolvimento, em gramas de matéria fresca (A) e gramas de matéria seca (B), do sistema subterrâneo e parte aérea de *X. sagittifolium* formados a partir de estacas.

Estes dados evidenciam o papel que os compostos de reserva do corno desempenham no início do desenvolvimento da planta, uma vez que este diminui de peso enquanto as folhas e os cormilhos começam a crescer, sugerindo que seus compostos são colocados à disposição para serem utilizados na brotação. Com uma única exceção, todas as plantas analisadas até o final do experimento permaneceram com seus cormos-mãe, mostrando que eles não foram totalmente consumidos. Isto sugere que estacas menores que as usadas neste caso podem ser utilizadas como vias de propagação.

O crescimento acentuado da parte aérea coincide com uma época bastante favorável ao crescimento das plantas por apresentar temperaturas altas e grande precipitação. À partir de maio, início do outono, pelo que os gráficos sugerem, as folhas começam a translocar seus compostos e entrar em senescência, sendo que muitas morrem. É nesta mesma época que aparecem os estolões.

Os pesos de matéria fresca tanto do sistema subterrâneo quanto da parte aérea da planta de taioba atingiram a média de 1.000 g e 3.150 g, por planta, por ano, respectivamente (dados não apresentados).

A Figura 17 apresenta os teores de umidade, em porcentagem, encontrados nas diferentes regiões da planta. Observa-se que na parte aérea e nos estolões a umidade é constante durante todo o ciclo da planta, ficando em torno de 93% e 76%, respectivamente. Nos cormos e cormilhos os dados

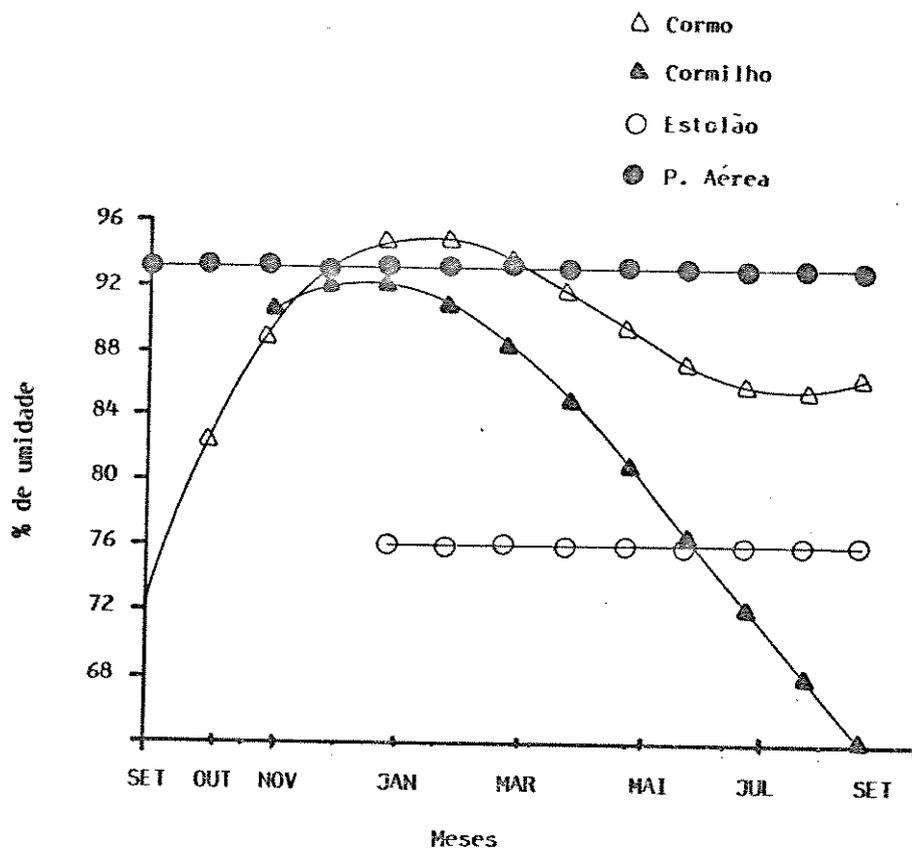


FIGURA 17. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da porcentagem de umidade das diferentes regiões de *X. sagittifolium*.

apresentam a tendência de aumentar durante os primeiros meses, alcançando um máximo entre janeiro e fevereiro, para depois decrescerem. A época de maior teor de umidade coincide com a época de maior precipitação.

A Tabela 16 (do apêndice) mostra a análise de regressão aplicada aos dados de peso de matéria fresca, peso de matéria

seca e porcentagem de umidade, com as equações obtidas e utilizadas para a execução das Figuras 16 e 17, e os desvios das regressões.

1.2. Variação sazonal dos compostos de reserva.

1.2.1. Proteínas solúveis.

Os níveis de proteína solúvel encontrados nos órgãos subterrâneos variaram tanto em função da época amostrada, como entre as estruturas diferenciadas. Analisando a Figura 18, juntamente com a Tabela 2, aonde são apresentados dados do conteúdo de proteína solúvel em miligramas por grama de peso seco (mg gps^{-1}), observa-se que nos cormos, apesar de apresentarem uma variação de $13,5 \text{ mg gps}^{-1}$, encontrados na época do plantio, e $51,29 \text{ mg gps}^{-1}$ um mês após, com o início da brotação, estatisticamente esta variação não é significativa, mostrando um teor médio de $34,4 \text{ mg gps}^{-1}$.

Nos cormilhos, quando do início da sua formação, o conteúdo protéico é de $87,26 \text{ mg gps}^{-1}$, apresentando, durante o seu desenvolvimento posterior, uma queda acentuada com tendência a aumentar a partir de julho-agosto, época que coincide com o final de inverno. Com os estolões a tendência é contrária; quando aparecem, a partir de março, apresentam um conteúdo protéico baixo e, à medida que se desenvolvem, o teor aumenta até julho quando passa a decrescer.

Além deste comportamento ao longo do desenvolvimento dos órgãos subterrâneos, a Tabela 2 apresenta as diferenças entre

as estruturas. Os cormos, que são as estruturas mais velhas, com exceção dos meses de março e setembro quando não há diferenças entre elas, sempre apresentam conteúdos menores de proteína quando comparados com as estruturas mais novas como os cormilhos e estolões.

De um modo geral, pode-se dizer que os órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium* apresentaram uma variação no teor protéico durante o ciclo da planta, de 1,4 a 9,2%, aproximadamente, em função da época e da região do sistema subterrâneo analisada.

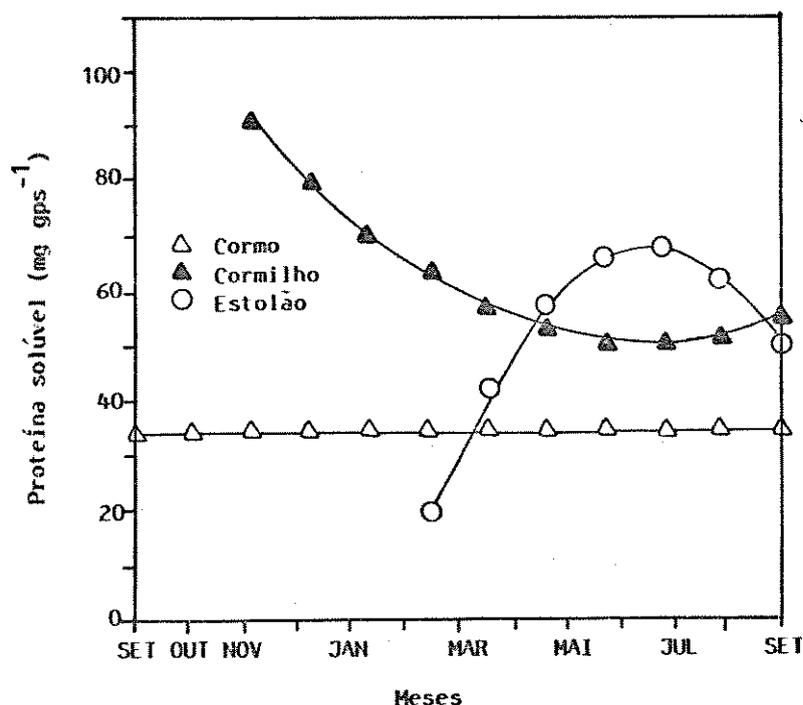


FIGURA 18. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação da proteína solúvel contida nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

TABELA 02 - Análise estatística dos dados médios de proteína solúvel, em mg gps⁻¹, entre as regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Corno	13,50	51,29	36,26b	37,50b	16,02a	43,51bc	42,62b	28,24a
Cormilho	-	-	87,26a	91,52a	36,73a	49,02b	71,55a	47,61a
Estolão	-	-	-	-	31,07a	65,57a	61,66a	48,89a
F	-	-	25,45**	111,41**	1,45NS	14,36**	12,38**	3,84NS
DMS	-	-	24,73	12,52	33,63	11,97	16,50	23,31
CVX	-	-	23,15	11,22	60,37	11,50	14,26	28,39

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey a 5%.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

1.2.2. Carboidratos.

1.2.2.1. Açúcares solúveis.

Na Figura 19 estão representados os dados médios da variação dos açúcares solúveis em água e etanol, somados, do sistema subterrâneo da taioba, em mg gps⁻¹, durante o ciclo da planta.

Após o plantio, observa-se um aumento significativo nos

teores de açúcares solúveis dos cormos, passando de 20,78 mg gps^{-1} , observadas na época de plantio, em setembro, para 153,83 mg gps^{-1} no mês de março, período que coincide com a fase de brotação e desenvolvimento intenso das plantas. Comparando os dados da Figura 16 com os da Figura 19, observa-se que este aumento nos açúcares solúveis coincide com a diminuição do peso de matéria seca dos cormos, o que permite supor que as reservas devam estar sendo solubilizadas e transportadas para os locais com metabolismo mais intenso. A partir de março, o conteúdo de açúcares solúveis começa a diminuir, alcançando 65,92 mg gps^{-1} no final do ciclo estudado.

O conteúdo de açúcares solúveis dos cormilhos, quando estes aparecem no mês de novembro, não difere significativamente do teor encontrado nos cormos como pode ser visualizado na Tabela 3, representando 134,19 mg gps^{-1} . Este nível alto, no entanto, não se mantém, apresentando uma tendência a cair, chegando a 24 mg gps^{-1} no mês de setembro (Figura 19). A análise de regressão aplicada aos dados dos açúcares solúveis dos estolões mostra uma tendência quadrática da curva, muito embora, no intervalo estudado, os dados não apresentem diferenças acentuadas, variando de 21,16 a 30,23 mg gps^{-1} , valores sempre abaixo dos encontrados nos cormos e cormilhos.

1.2.2.2. Açúcares redutores.

Foi analisado o conteúdo de açúcares redutores presentes nos extratos solúveis. Na Figura 20 aparece a variação, em mg g^{-1} , dos açúcares redutores, enquanto na Figura 21, a proporção entre os açúcares redutores e os açúcares solúveis totais, em porcentagem.

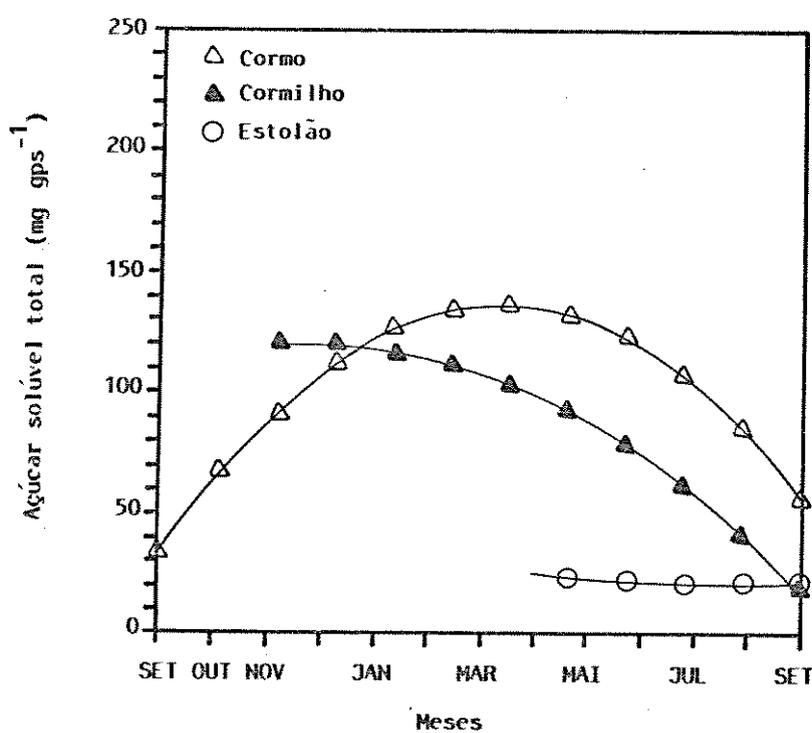


FIGURA 19. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos açúcares solúveis contido nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

TABELA 03 - Análise estatística dos dados médios de açúcar solúvel total, em mg gps⁻¹, entre as regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Cormo	20,7B	47,56	138,36a	110,25a	153,83a	103,30a	92,14a	65,92a
Corailho	-	-	134,19a	63,10a	166,12a	79,68ab	33,23ab	24,33a
Estolão	-	-	-	-	30,23b	23,54b	21,16b	23,78a
F	-	-	0,03NS	3,97NS	24,12**	7,30*	6,43*	2,74
DNS	-	-	54,62	57,91	60,45	59,90	59,14	57,64
CVX	-	-	23,17	38,62	26,22	44,06	61,32	76,78

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey ao nível de 5%.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

A Figura 20 mostra que os açúcares redutores acompanham, praticamente, as tendências dos açúcares solúveis totais, ou seja, nos cormos o conteúdo é mínimo logo após o plantio, crescendo durante a brotação e desenvolvimento das plantas, até janeiro, quando começam a decrescer. Observa-se que, enquanto os açúcares solúveis atingem o valor máximo em março, os redutores nesta época já estão decrescendo. As tendências das curvas para os cormos e estolões são as mesmas mostradas na Figura 19.

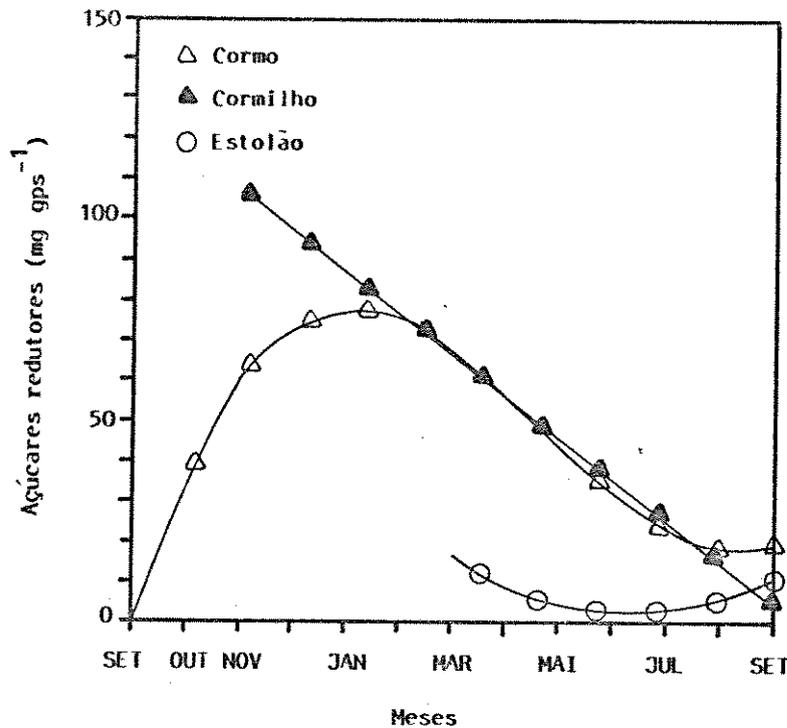


FIGURA 20. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos açúcares redutores dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*.

Quando se analisa a proporção, em porcentagem, estes dados ficam mais fáceis de serem visualizados conforme mostra a Figura 21. Durante a fase de desenvolvimento vegetativo (outubro a janeiro), a proporção de açúcares redutores nos cormos e cormilhos aumenta rapidamente. Nos cormos os níveis

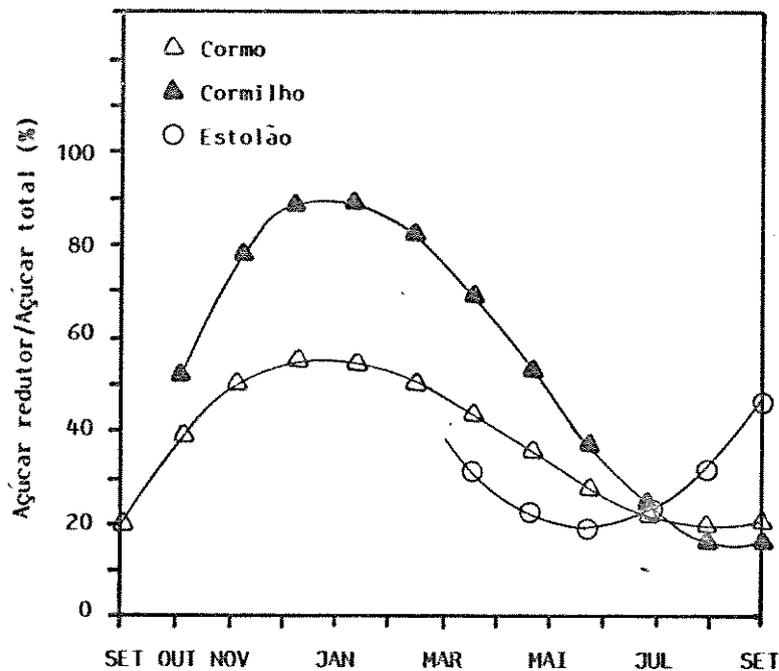


FIGURA 21. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da proporção entre açúcares redutores e açúcares solúveis totais, em porcentagem, dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*

de açúcares redutores chegam a representar mais de 50% do total, enquanto nos cormilhos quase 100% no mês de janeiro. A partir desta época, a proporção, em todas as estruturas, começa a cair permanecendo assim até junho-julho, quando apresentam a tendência a se elevarem.

Nas Tabelas 4 e 5 são apresentadas as análises estatísticas dos dados de açúcares redutores e da proporção entre açúcares redutores e açúcar solúvel total, respectivamente. Pela Tabela 4 observa-se que somente no mês de março houve diferença, estatisticamente significativa, entre os conteúdos de açúcares redutores das três estruturas, sendo nos cormos e cormilhos superiores aos estolões sem, no entanto, diferirem entre si.

Na Tabela 5 os dados mostram que no mês de janeiro os açúcares redutores presentes nos cormilhos perfazem 96,6% dos açúcares solúveis, sendo estatisticamente diferentes dos 41,2% apresentados pelos cormos. Nesta época ainda não estão formados os estolões. Quando estes aparecem, a partir do mês de março, as porcentagens entre as estruturas não diferem estatisticamente. Isto só vai acontecer em julho e setembro quando, nos estolões, a proporção começa a subir ultrapassando os cormos e cormilhos.

1.2.2.3. Fracionamento dos açúcares solúveis.

Para conhecer a composição dos açúcares solúveis foi realizado o fracionamento, por precipitação em etanol, quando os polissacarídeos solúveis presentes se separam dos mono e oligossacarídeos. Com base neste procedimento chegou-se à quantificação dos mesmos, em mg g^{-1} e porcentagem, analisados estatisticamente conforme mostram as Tabelas 6, 7 e 8.

Os mono e oligossacarídeos sempre aparecem em quantidades superiores aos polissacarídeos solúveis. Através

dos dados da porcentagem que representam, apresentados na Tabela B, fica mais fácil visualizar as diferenças entre as duas frações.

TABELA 04 - Análise estatística dos dados médios de açúcares redutores, em mg gps⁻¹, entre as regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Cormo	5,14	11,06	96,00a	53,31a	83,06a	47,34a	10,08a	24,06a
Cormilho	-	-	102,48a	61,97a	101,63ab	52,58a	4,12a	5,01a
Estolão	-	-	-	-	15,99c	3,34a	6,10a	11,28a
F	-	-	0,08NS	0,10NS	9,79**	4,30*	0,46NS	2,17NS
DMS	-	-	55,45	68,26	56,89	51,49	17,71	26,04
CVX	-	-	32,30	68,46	43,06	75,75	132,52	98,02

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste Tukey ao nível de 5%.
NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

Somente nos dois primeiros meses, setembro e outubro, os cormos apresentaram teores muito baixos de mono e oligossacarídeos (Tabela 6). Por outro lado, como os polissacarídeos apresentaram pouca variação (com exceção dos dois primeiros meses), isto refletiu numa porcentagem bastante alta dos açúcares solúveis mais polimerizados (Tabela 8).

Analisando as diferenças entre as diferentes regiões do sistema subterrâneo da taioba (Tabela 6), observa-se que os

TABELA 05 - Análise estatística dos dados da proporção de açúcares redutores em relação aos açúcares solúveis totais, em porcentagem, entre as regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Cormo	25,02	23,48	69,19a	41,21b	52,02a	41,42a	8,32b	25,30ab
Cormilho	-	-	75,94a	96,63a	61,02a	63,68a	12,73ab	20,58b
Estolão	-	-	-	-	38,97a	14,80a	29,03c	47,78a
F	-	-	0,67NS	8,09*	1,51NS	4,10NS	8,17**	4,66*
DMS	-	-	20,09	47,68	35,68	47,73	15,07	26,59
CVX	-	-	16,01	39,99	35,66	60,47	45,72	43,12

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste Tukey ao nível de 5%. NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

cormos sempre aparecem com conteúdo maior de mono e oligossacarídeos, sendo que estatisticamente, somente nos meses de março e julho, estas diferenças são significativas. Esta fração nos estolões é sempre muito baixa, só não diferindo dos cormos e cormilhos no último mês, setembro.

Na Tabela 7, a análise estatística dos dados mostra que nos primeiros meses não há diferenças significativas entre os conteúdos de polissacarídeos solúveis nas três regiões.

Somente nos meses de março, quando os cormilhos apresentam conteúdos superiores aos cormos e estolões, e maio, quando nos estolões o conteúdo permanece baixo diferindo dos cormos, porém não dos cormilhos, há diferenças estatísticas significativas.

TABELA 06 - Análise estatística dos dados médios de mono e oligossacarídeos, em mg g⁻¹, obtidos nos sobrenadantes através da precipitação em etanol, nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Cormo	4,9	3,6	104,4a	107,3a	96,9a	69,9a	61,2a	30,6a
Cormilho	-	-	97,7a	92,1a	56,5b	79,8a	17,7b	12,4a
Estolão	-	-	-	-	23,7b	5,8b	11,3	12,3a
F	-	-	0,1NS	0,2NS	14,6**	10,5**	7,3*	1,6NS
DMS	-	-	55,0	79,7	37,8	48,9	39,6	32,5
CVX	-	-	31,4	46,2	32,5	47,8	66,6	89,4

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

Aplicando a regressão polinomial aos dados obtidos, obtêm-se os gráficos apresentados na Figura 22, mostrando a variação dos teores em função do tempo, dentro das três regiões. Nos estolões, as frações são constantes durante o

período estudado. No cormo, enquanto os mono e oligossacarídeos aumentam do plantio até janeiro quando então começam a decrescer, alcançando níveis bastante baixos comparativamente, os polissacarídeos solúveis permanecem constantes, representando cerca de 12 mg gps⁻¹, em média.

TABELA 07 - Análise estatística dos dados médios de polissacarídeos solúveis, em mg gps⁻¹, obtidos nos precipitados através da precipitação em etanol, nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Cormo	9,4	16,3	13,1a	13,1a	8,8b	14,6a	9,1a	11,8a
Cormilho	-	-	16,0a	12,6a	27,8a	3,6ab	4,8a	4,5a
Estolão	-	-	-	-	7,6b	1,8b	4,0a	4,1a
F	-	-	0,8NS	0,0INS	9,6**	4,7*	1,9NS	2,1NS
DMS	-	-	7,8	10,4	14,4	12,7	8,0	11,9
CVX	-	-	31,1	46,7	49,6	96,2	68,5	88,9

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste Tukey ao nível de 5%.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

Os cormilhos, quando do início do seu desenvolvimento, apresentam os maiores teores de açúcares de peso molecular baixo, com a tendência dos mesmos a decrescerem de forma linear. Os polissacarídeos dos cormilhos, no entanto, ao

contrário das demais regiões que permanecem constantes, apresentam uma variação bastante acentuada ao longo do desenvolvimento das plantas. Quando do aparecimento dos cormilhos, o conteúdo desses já é maior que os demais, tendendo a crescer até janeiro quando atinge cerca de 20 mg g⁻¹ e aí então decresce de forma bastante rápida, até níveis bem baixos no final do ciclo.

TABELA 08 - Valores, em porcentagem, obtidos pelo fracionamento dos açúcares solúveis totais, em etanol, nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Meses	Açúcares Solúveis Totais (%)					
	Corno		Cormilho		Estolão	
	PPT	SBN	PPT	SBN	PPT	SBN
Setembro	66,0	34,0	-	-	-	-
Outubro	82,0	18,0	-	-	-	-
Novembro	10,8	88,0	13,3	86,7	-	-
Janeiro	10,9	89,1	12,3	87,7	-	-
Março	9,5	90,5	33,0	67,0	21,8	78,2
Maior	17,3	82,7	4,3	95,7	29,4	70,6
Julho	13,0	87,0	21,2	78,8	25,9	74,1
Setembro	27,9	72,11	26,7	73,3	24,8	75,2

(1) PPT - Precipitado correspondente aos polissacarídeos solúveis.

(2) SBN - Sobrenadante correspondente aos mono e oligossacarídeos.

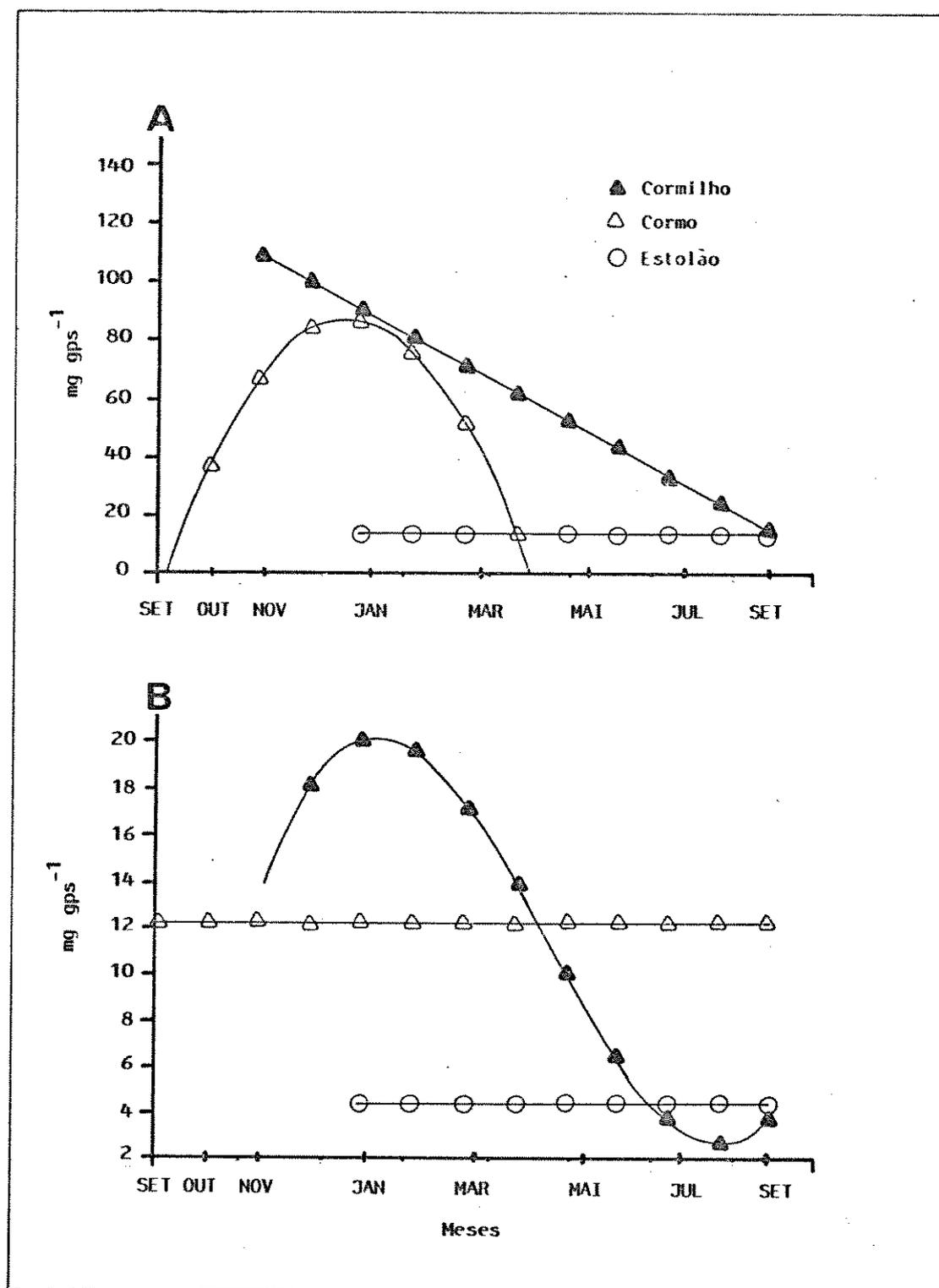


FIGURA 22. Variação das frações obtidas por precipitação em etanol dos açúcares solúveis do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*. (A) - mono e oligossacarídeos; (B) - polissacarídeos.

1.2.2.4. Análise qualitativa dos mono e oligossacarídeos obtidos pelo fracionamento com etanol.

A análise qualitativa dos açúcares solúveis presentes no sobrenadante, obtido pelo fracionamento com etanol, foi realizada através da cromatografia em papel, usando como açúcares padrões maltose, rafinose, maltotriose, sacarose, galactose, glucose, manose e frutose.

Os cromatogramas, após revelação com nitrato de prata (representados na Figura 23), mostraram que nas três estruturas analisadas aparecem glucose e frutose, predominantemente, seguidas de sacarose, maltose e traços de rafinose. Nos cormos e cormilhos foi detectada a presença, além dos já citados, de um açúcar não identificado que aparece entre as manchas de sacarose e galactose, na forma de traços e, portanto, de difícil identificação.

Observou-se também que, dentro de cada estrutura, não há variação qualitativa dos açúcares. Nos cormos, na época do plantio, em setembro, todos os açúcares apareceram em pequenas quantidades, na forma de traços, com exceção da maltose e frutose. Durante o desenvolvimento da planta, a sacarose e glucose aparecem em quantidades proporcionalmente maiores, e no final do ciclo (setembro) diminui a proporção de maltose.

Nos cormilhos a variação observada refere-se somente à maltose que durante maio e julho apresenta-se em proporções inferiores aos demais meses.

1.2.2.5. Amido.

Na Figura 24 estão apresentadas as curvas da variação dos teores de amido, obtidas através da regressão polinomial, enquanto a Tabela 9 mostra os dados, em mg gps^{-1} , obtidos durante o desenvolvimento das plantas com a respectiva análise estatística. As plantas de taioba acumulam, pelos dados apresentados, uma alta quantidade de amido em seus órgãos subterrâneos.

O amido contido nos fragmentos dos cormos plantados, cerca de 408 mg gps^{-1} em média, analisando a Figura 24 e Tabela 9 conjuntamente, parece favorecer a brotação, uma vez que se observa uma queda brusca coincidindo com este período, não chegando, no entanto, a ser totalmente utilizado. Pelo contrário, a partir de uma certa fase, mais precisamente o mês de janeiro, passa acumular novamente amido.

Nos cormilhos e estolões o acúmulo é crescente durante todo o desenvolvimento da planta. A maior quantidade é encontrada em julho, fim de inverno, que coincide com a época normal de colheita das estruturas subterrâneas, quando apresentam mais de 60% de seu peso seco na forma de amido. A partir desta fase, observa-se uma queda no conteúdo de amido acumulado, principalmente nos estolões e cormos, provavelmente para favorecer o crescimento vegetativo que volta a se acentuar nesta época.

Na Tabela 9, observam-se as diferenças existentes entre conteúdo de amido das três estruturas subterrâneas, chamando mais a atenção para a acumulação crescente nos cormilhos e

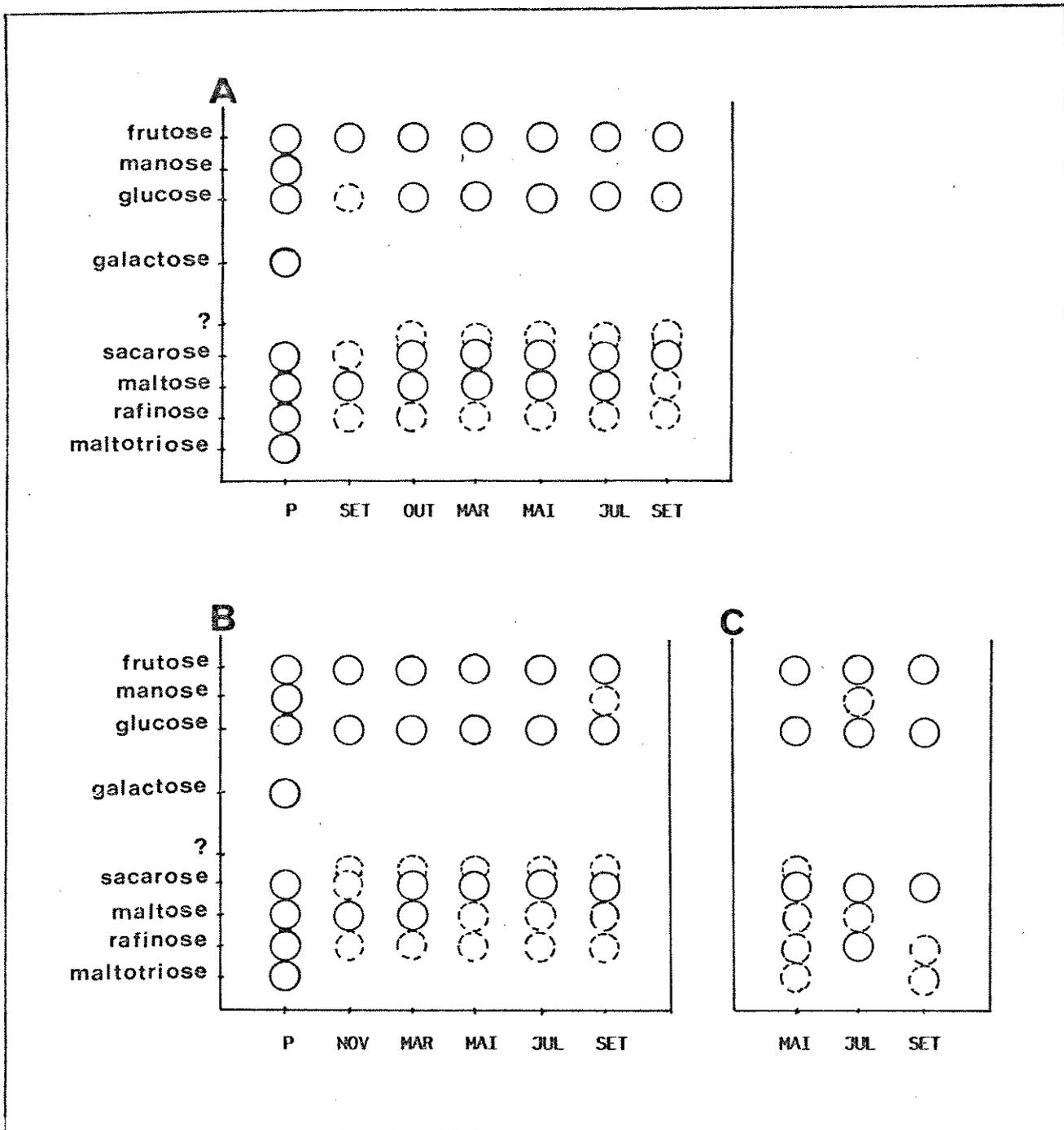


FIGURA 23. Esquema da cromatografia dos mono e oligossacarídeos presentes em cormos (A), cormilhos (B) e estolões (C) de *X. sagittifolium*, onde P são os padrões utilizados.

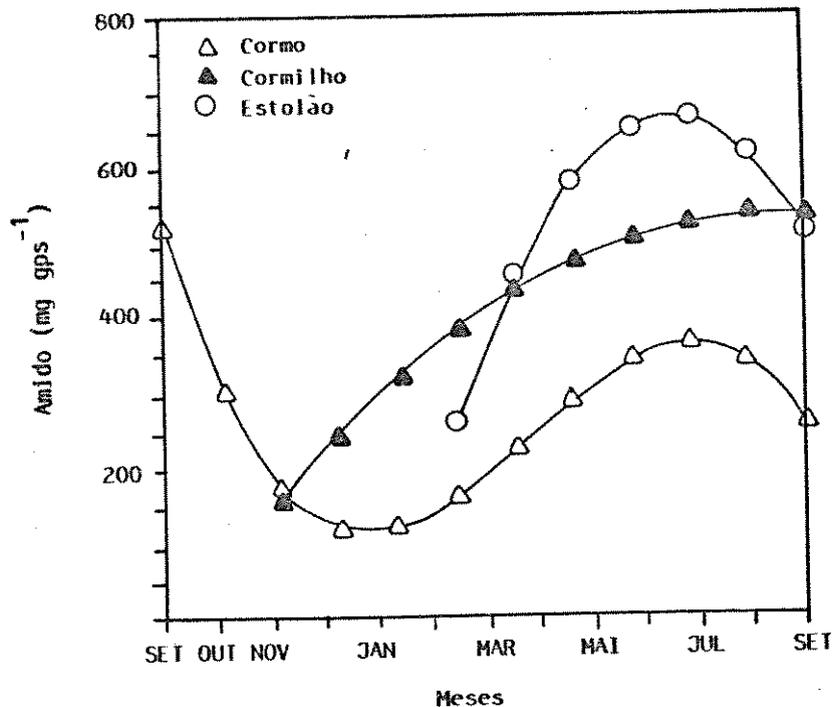


FIGURA 24. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos teores de amido, em mg gps^{-1} , dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*.

estolões à medida que os cormos diminuem seus teores, ficando de maio a setembro com níveis significativamente menores que as demais estruturas.

A - Teores de amilose.

Como já foi citado anteriormente, o amido é um polissacarídeo composto por dois glucanos estruturalmente diferentes, amilose e amilopectina. Analisando o amido extraído do sistema subterrâneo da taioba, durante as fases

de desenvolvimento, quanto à porcentagem de amilose presente, obtiveram-se os resultados apresentados nas Tabelas 10 e 11.

Na Tabela 10 são analisadas as porcentagens médias de amilose entre as três regiões do sistema subterrâneo. Apesar de em novembro os cormilhos já terem sido diferenciados, a quantidade de material obtido foi insuficiente para que o fracionamento do amido fosse realizado. Sendo assim, só foi possível comparar os dados a partir de janeiro. Nesta época, os cormilhos em formação apresentam um teor de amilose significativamente superior aos dos cormos. O mesmo acontece

TABELA 09 - Análise estatística dos conteúdos médios de amido, em mg gps⁻¹, encontrados nas três regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Corno	407,97	473,20	190,64a	27,71b	143,54a	342,99b	400,37b	196,11b
Cormilho	-	-	165,20a	323,80a	352,26a	460,60ab	628,38a	482,96a
Estolão	-	-	-	-	382,83a	586,54a	682,75a	489,60a
F	-	-	0,11NS	42,37**	2,06NS	5,61*	9,62*	14,14**
DMS	-	-	187,44	111,29	358,82	203,06	190,85	175,98
CVX	-	-	60,90	36,60	62,03	22,19	16,94	22,87

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste Tukey ao nível de 5%. NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

no início do desenvolvimento dos estolões no mês de março, quando a porcentagem de amilose presente é estatisticamente superior à dos cormilhos e esta, por sua vez, à dos cormos.

Os teores de amilose encontrados nos estolões são, na maioria das vezes, superiores aos das demais estruturas. As diferenças entre estas só desaparecem no final do ciclo, no mês de setembro.

Na Tabela 11, a análise estatística empregada mostra a variação do teor de amilose de cada região do sistema subterrâneo ao longo do ciclo da planta. Pode-se observar que

TABELA 10 - Análise estatística da porcentagem média de amilose presente no amido de *X. sagittifolium*, durante o desenvolvimento das plantas.

Regiões	Meses							
	SET	OUT	NOV	JAN	MAR	MAI	JUL	SET
Cormo	27,7	25,6	26,0	21,3b	22,1c	24,3b	24,0c	24,9a
Cormilho	-	-	-	26,5a	27,4b	25,4ab	27,1b	26,8a
Estolão	-	-	-	-	29,6a	27,3a	29,9a	24,6a
F	-	-	-	79,01**	92,90**	11,06*	30,69**	2,63NS
DMS	-	-	-	1,63	1,73	2,02	2,33	3,18
CVX	-	-	-	3,00	2,62	3,14	3,44	4,98

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste Tukey ao nível de 5%.
NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

os cormos quando plantados apresentam 27,7% de amilose em seu amido e, à medida que o conteúdo de amido vai diminuindo, este teor de amilose também diminui, atingindo em janeiro 21,0%, para então aumentar novamente.

TABELA 11 - Análise estatística da variação da porcentagem de amilose, em cada região do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*, durante o desenvolvimento das plantas.

Tempo	Cormo	Cormilho	Estolão
Setembro	27,7a	-	-
Outubro	25,6ab	-	-
Novembro	26,0ab	-	-
Janeiro	21,2d	26,5a	-
Março	22,1cd	27,4a	29,6a
Maió	24,3bc	25,4a	27,3a
Julho	24,0bc	27,4a	29,9a
Setembro	24,9b	26,8a	24,6b
F	19,20**	1,87NS	16,83**
DMS	2,34	2,62	2,74
CVX	3,38	3,66	3,76

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste Tukey ao nível de 5%.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

Nos cormilhos os dados não diferem entre si, mostrando que os teores de amilose não variam durante o ciclo da planta, apresentando, em média, 26,7% de amilose no amido total. Quanto aos estolões, do início desse desenvolvimento, de março até julho, não há diferenças entre as porcentagens de amilose, sendo de aproximadamente 29%. Em setembro, no entanto, observa-se uma queda acentuada, atingindo 24,6%. Esta redução faz com que desapareçam as diferenças entre as estruturas (Tabela 10).

Parece, pelos dados apresentados, que os teores de amilose só variam, dentro de cada região, quando há hidrólise do amido, como acontece nos cormos quando plantados. Nas regiões onde o amido está sendo acumulado, pelo contrário, além de não ocorrerem variações, os teores de amilose se mantêm superiores, como é o caso dos cormilhos e estolões.

B - Forma e tamanho dos grânulos do amido.

Através de fotos (Figura 25) obtidas de uma suspensão aquosa de grânulos de amido extraídos das diferentes regiões do sistema subterrâneo e nas diferentes fases de desenvolvimento, pode-se visualizar a forma e tamanho dos grânulos comparados com os dos grânulos do amido de batata, já bastante conhecidos.

Os grânulos de amido da taioba apresentam uma forma quase globular e diâmetros relativamente pequenos, comparados com os grânulos de amido da batata. Os diâmetros médios obtidos para as diferentes estruturas foram: cormos, 3,75

micrômetros (μm); cormilhos, 5,25 μm ; estolões, 6,0 μm e folhas 2,25 μm . Estes dados mostram que existe uma variação grande entre os diâmetros dentre as partes das plantas analisadas. Como as fotomicrografias mostram, a variação do diâmetro também é grande dentro de uma amostra. Para melhor visualizar esta variação foram obtidas as curvas de distribuição do número de grânulos em função do tamanho, em micrômetros, dos grânulos de cada uma das regiões analisadas, conforme apresentado na Figura 26.

Como se observa, nos cormos predominam grânulos de 2,5 a 5,0 micrômetros de diâmetro. De setembro a novembro, período de brotação e início do desenvolvimento da parte aérea, há uma diminuição no número de grânulos de 2,5 μm e um leve aumento dos demais diâmetros. A partir de janeiro há um aumento pequeno dos grânulos de 1,3 μm e 7,5 μm , enquanto os intermediários apresentam pequenas variações.

Para os cormilhos, a variação deste parâmetro é bem mais acentuada que nos cormos. No início do desenvolvimento do órgão há uma predominância de grânulos com 2,5 e 5,0 μm de diâmetro. Com o tempo os grânulos vão aumentando em diâmetro, invertendo a situação. O número de grânulos com 1,3 a 2,5 μm diminui, o de 5,0 μm permanece praticamente constante, enquanto os de 7,5 e 10,0 μm aumentam. É durante o mês de maio que se observam os grânulos de maior tamanho (12,5 a 15,0 μm) nos cormilhos.

O mesmo é observado com os grânulos dos estolões sendo que, desde o início, não foi detectado nenhum grânulo com diâmetro menor que 2,5 μm . Predominam grânulos com 5,0 e 7,5

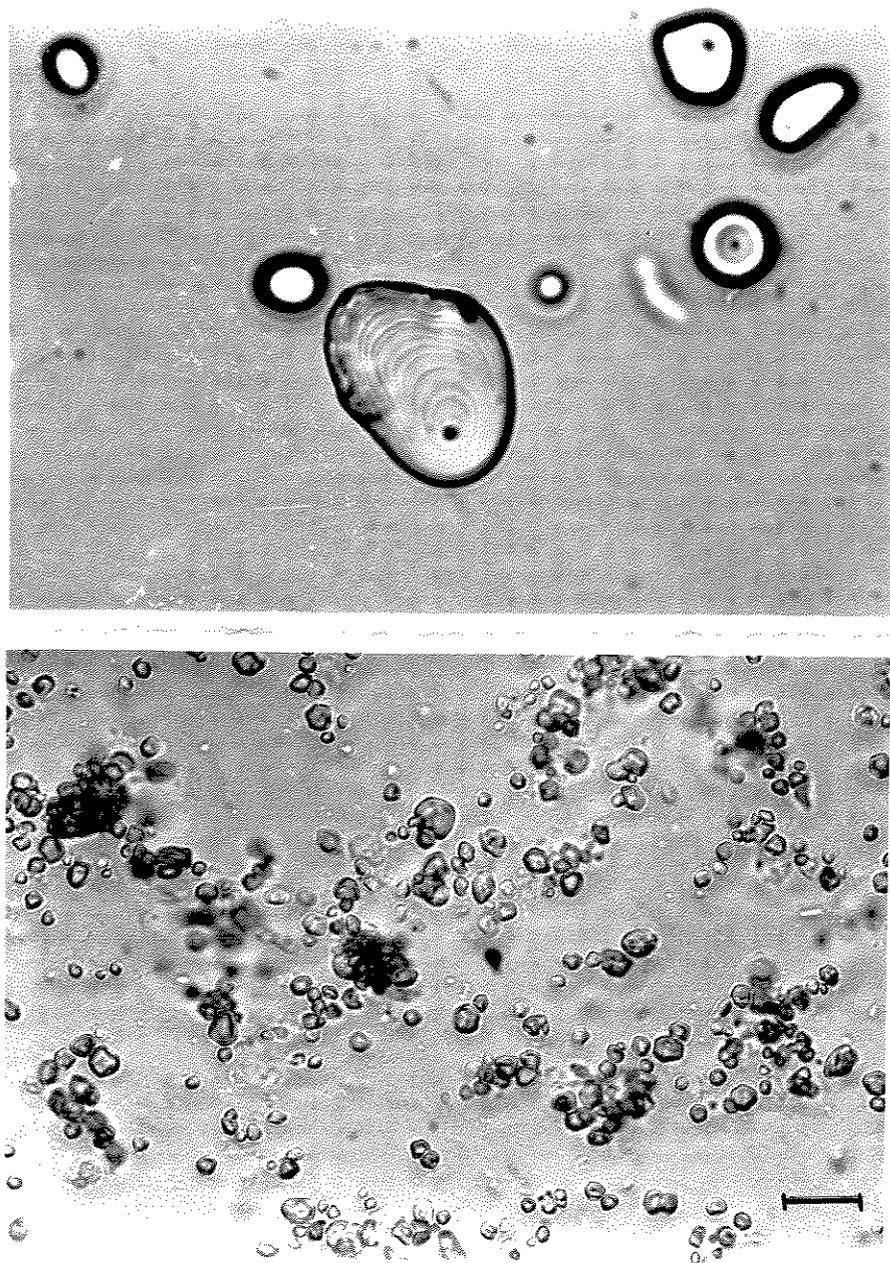


FIGURA 25. Microfotografias dos grânulos de amido de cormos de *X. sagittifolium* (B) comparados com os da batata (A), ambas na mesma escala.

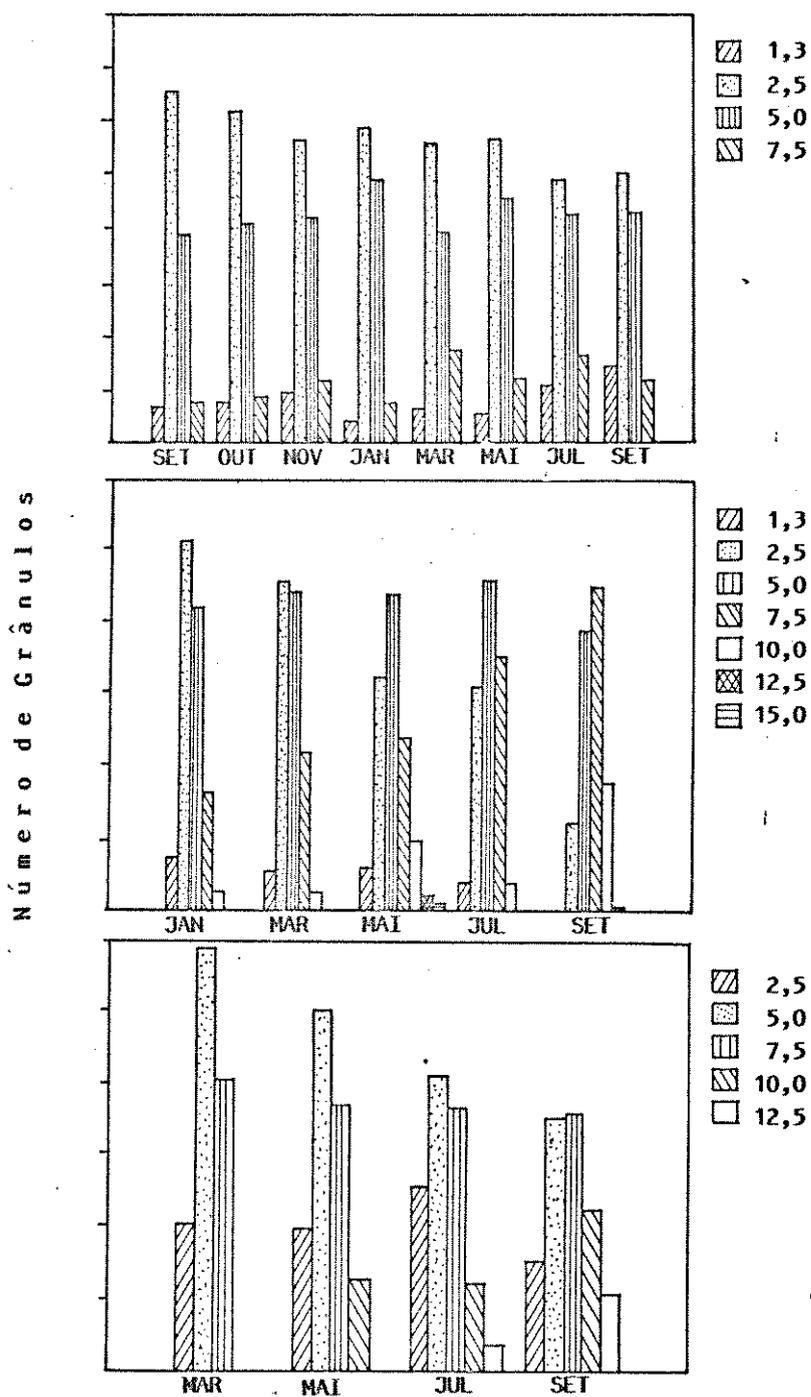


FIGURA 26. Distribuição dos grânulos de amido por tamanho, em micrômetros, observada nos cormos (A), cormilhos (B) e estolões (C) do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

um sendo que a tendência, com o desenvolvimento do órgão, é de diminuir o número de grânulos de 5,0 μm à medida que aumentam os de 10,0 e 12,5 μm .

A acumulação do amido nos órgãos subterrâneos, como acontece nos cormilhos e estolões da taioba, é acompanhada por um aumento no diâmetro dos grânulos. Já nos fragmentos de cormos plantados (que fornecem suas reservas para o crescimento inicial das plantas) os diâmetros variaram pouco, sendo a variação maior observada nos primeiros meses após o plantio.

1.3. Resíduos obtidos após as extrações dos compostos analisados.

As variações dos resíduos obtidos no final das extrações, expressas em gramas de peso seco, são apresentadas na Figura 27. A quantidade de resíduo é maior nos cormos, quando do plantio, diminuindo drasticamente nos meses subsequentes que correspondem à época de maior desenvolvimento da planta, voltando a aumentar após janeiro.

Nos cormilhos a tendência é a mesma, chegando em março com quantidade quase nula de material residual, vindo a aumentar após este período.

O peso dos resíduos dos estolões não sofreu variações ao longo do tempo, permanecendo constante.

Como material residual subentende-se que façam parte, principalmente, os componentes das paredes celulares como celulose e hemiceluloses, carboidratos insolúveis nos meios

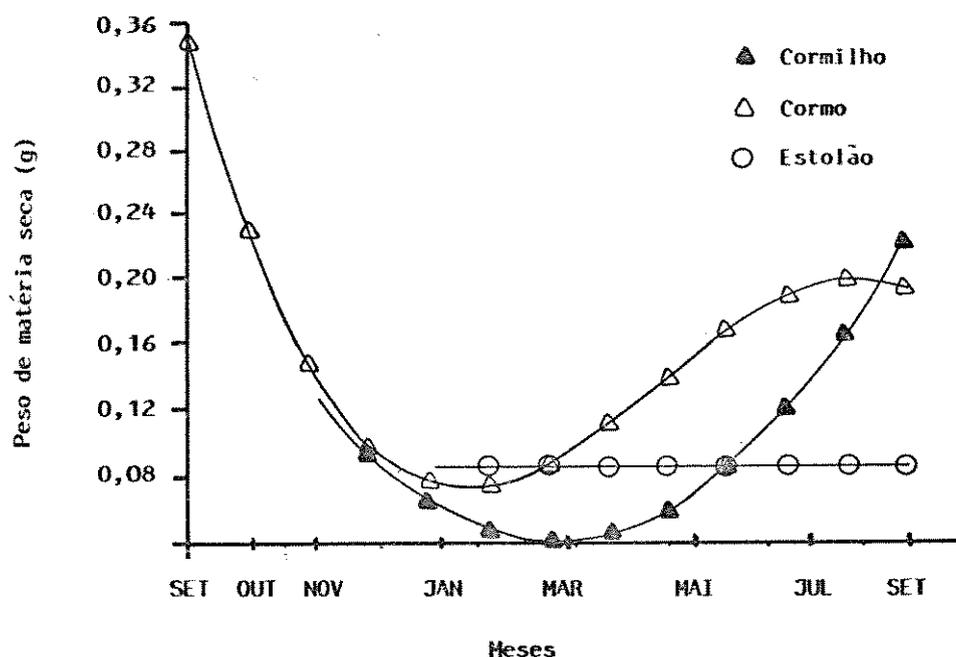


FIGURA 27. Representação gráfica, obtida por regressão polinomial, da variação dos resíduos obtidos após as extrações, em gramas, do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

utilizados para extração.

A diminuição no peso dos resíduos, observada tanto nos cormos como nos cormilhos durante a fase final, coincide com a fase de aumento dos açúcares solúveis (Figura 19) dentro destas estruturas. Este material é quase todo extraído e, como consequência, resulta em menor quantidade de resíduo produzida.

1.4. Correlação entre os compostos analisados dentro de cada região do sistema subterrâneo.

A análise de correlação, apresentada na Tabela 12, mostra a relação que existe entre os compostos analisados no presente trabalho, dentro de cada região do sistema subterrâneo.

Pode-se observar que existe uma correlação altamente positiva entre açúcar solúvel total e açúcares redutores nas três regiões, ou seja, à medida que aumenta o teor de açúcar solúvel dentro da planta, há um aumento nos açúcares redutores.

Nenhuma correlação foi observada entre os açúcares, tanto solúveis quanto redutores, com os níveis protéicos. Já o amido apresenta correlações variadas com estes compostos, dependendo da região analisada. Nos cormos à medida em que há um aumento nos níveis de açúcares totais e redutores, há uma diminuição no teor de amido, ou seja, a correlação é negativa. Observa-se também uma correlação positiva entre amido e proteína nos cormos, enquanto nos cormilhos não há resultado significativo.

Nos estolões as correlações apresentam-se diferentes. À medida que aumenta o teor de açúcar solúvel há um aumento no amido. Esta correlação não existe, no entanto, em relação aos açúcares redutores e é positiva entre proteínas e amido.

A análise de correlação mostra as funções desempenhadas por cada uma das regiões do sistema subterrâneo analisado.

TABELA 12 - Valores de r obtidos pela análise de correlação linear, entre os compostos estudados dentro de cada região do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

Corno	Aç. Sol. Tot.	Aç. Redutor	Proteína	Amido
Aç. Sol. Total	-	0,8548**	0,1368NS	-0,4115*
Aç. Redutor	-	-	-0,0169NS	-0,5039**
Proteína	-	-	-	0,3726*
Amido	-	-	-	-
Cormilho				
Aç. Sol. Total	-	0,9220**	-0,0172NS	-0,5441**
Aç. Redutor	-	-	0,1967NS	-0,6357**
Proteína	-	-	-	-0,2372**
Amido	-	-	-	-
Estolão				
Aç. Sol. Total	-	0,7732**	0,2920NS	0,3584*
Aç. Redutor	-	-	-0,1322NS	0,0647NS
Proteína	-	-	-	0,8165**
Amido	-	-	-	-

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente

Fica visível o papel dos cormos como órgão de reserva de amido; à medida que é hidrolisado, vai aumentar o conteúdo dos açúcares solúvel e redutores dentro dos tecidos.

No caso dos estolões, estruturas mais novas e ainda em fase de desenvolvimento, à medida que os açúcares são transportados para eles, estes vão sendo convertidos e acumulados em amido, explicando a correlação positiva entre estes compostos.

Foram observadas correlações positivas entre o conteúdo de amido e proteínas dentro das três regiões estudadas. Isto mostra que a medida que há um aumento no teor de amido, há um aumento no teor protéico.

1.5. Composição mineral das várias regiões da planta.

A análise da composição química da taioba, quanto aos macro e microelementos é apresentada na Tabela 13. Na parte aérea, representada pelas folhas, é onde ocorre maior acumulação destes elementos comparado com os órgãos subterrâneos de reserva, com exceção de K e Zn, cujos teores não diferiram entre si. As folhas apresentam teores excepcionalmente maiores, de todos os elementos analisados, quando comparados com as concentrações de nutrientes consideradas adequadas (EPSTEIN, 1975). Apesar do sistema subterrâneo apresentar concentrações mais baixas que as folhas, as concentrações de N, P, K, B, Fe e Zn superaram os níveis adequados exigidos. Entre as diferentes regiões do

TABELA 13 - Comparação da composição mineral, quanto aos teores de macro e microelementos, entre as diversas regiões de *X. sagittifolium*

Elementos	%										
	N	P	K	Ca	Mg	S	B	Cu	Fe	Mn	Zn
Parte Aérea	4,520a	0,415a	6,025a	2,570a	0,483a	0,430a	53,727a	31,667a	403,000a	172,667a	37,000a
Sistema Sub.	2,454b	0,322b	4,200a	0,357b	0,226b	0,127b	9,770b	18,667b	156,144b	28,556b	97,667a
F	273,40**	28,88**	3,30NS	151,63**	22,25**	532,99**	166,30**	59,34**	19,77**	119,30**	2,95NS
DMS	0,278	0,039	2,238	0,400	0,122	0,029	7,173	4,617	123,673	29,388	78,704
CVX	6,31	7,54	32,37	29,63	28,17	9,59	23,27	14,19	38,23	30,64	64,25
Sistema Sub.											
Corno	2,343a	0,302b	6,314a	0,597a	0,347a	0,129a	16,740a	18,000a	270,433a	39,000a	89,333b
Cormilho	2,577a	0,361a	2,513c	0,352ab	0,155b	0,133a	5,681b	19,333a	85,333b	46,667a	169,000a
Estolão	2,443a	0,303b	3,773b	0,122b	0,177b	0,124a	6,889b	18,667a	104,667b	0,000b	34,667c
F	1,17	426,59**	1481,92**	7,31*	290,22**	0,55NS	56,40**	0,60NS	372,11**	72,88**	1665,04**
DMS	0,469	0,007	0,219	0,381	0,027	0,026	3,506	3,735	23,926	12,722	7,185
CVX	0,63	0,87	2,07	42,67	4,72	7,95	14,32	7,99	6,12	17,78	2,94

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente

sistema subterrâneo da planta observam-se diferenças nas concentrações de vários elementos. Os cormos são mais ricos em K, Ca, Mg, B, Fe e Mn que os cormilhos e estolões, geralmente, enquanto N, B e Cu não diferiram entre eles. Nos estolões não foi detectada a presença de Mn.

2. Propagação vegetativa de *X. sagittifolium* a partir de estacas retiradas das diferentes regiões.

2.1. Composição das estacas obtidas das diferentes regiões do sistema subterrâneo.

As estacas retiradas de diferentes partes do sistema subterrâneo foram inicialmente analisadas quanto à sua composição. Os dados obtidos quanto ao conteúdo de açúcar solúvel total, açúcares redutores, proteína e amido são apresentados, com a análise estatística, na Tabela 14.

Os teores de açúcares e amido não diferem estatisticamente nos diferentes tipos de estacas analisadas. Há diferenças somente quanto ao teor protéico, com as estacas de cormilhos apresentando conteúdo maior que as de estolões e cormos.

Quanto aos resíduos obtidos após as extrações, nas estacas retiradas das regiões de maior idade, como as de cormos e de estolões, a quantidade de resíduo foi maior que nas de regiões mais novas, as de cormilhos.

TABELA 14. Composição média das estacas obtidas das diferentes regiões dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*, valores expressos em mg gps⁻¹.

Tipo de estaca	AC.SOL.TOTAL	AÇ.REDUTOR	AMIDO	PROTEÍNA	RESÍDUO
CORMILHO	16,34a	6,10a	630,10a	39,11a	0,29b
ESTOLÃO	16,78a	4,64a	467,83a	18,83b	0,37ab
CORMO	23,57a	5,95a	522,77a	23,65b	0,69a
F	4,84NS	5,14**	2,40NS	11,13*	7,18*
DMS	7,99	1,53	231,05	13,78	0,34
CV%	16,88	11,00	17,07	20,22	30,05

Valores seguidos da mesma letra na coluna não são significativamente diferentes pelo teste de Tukey a 5%.

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

2.2. Brotação das estacas.

A brotação dos três tipos de estacas - cormo, estolão e cormilho - está representada na Figura 28, sendo os dados expressos em porcentagem de estacas brotadas em relação ao total plantado.

Dos três tipos de estacas, são as dos cormos, obtidas de cormos adultos, as que apresentam a brotação mais rápida. Com 66 dias após o plantio, 50% das estacas já haviam brotado, enquanto das apicais e medianas somente 17,1 e 25,7%, respectivamente.

As estacas retiradas da região mediana dos estolões foram as que mais tempo levaram para o início da brotação (52) dias. Estas estacas atrasam sua brotação em relação às demais porém, quando esta se inicia, é rápida, alcançando as de cormilhos e quase se igualando às basais.

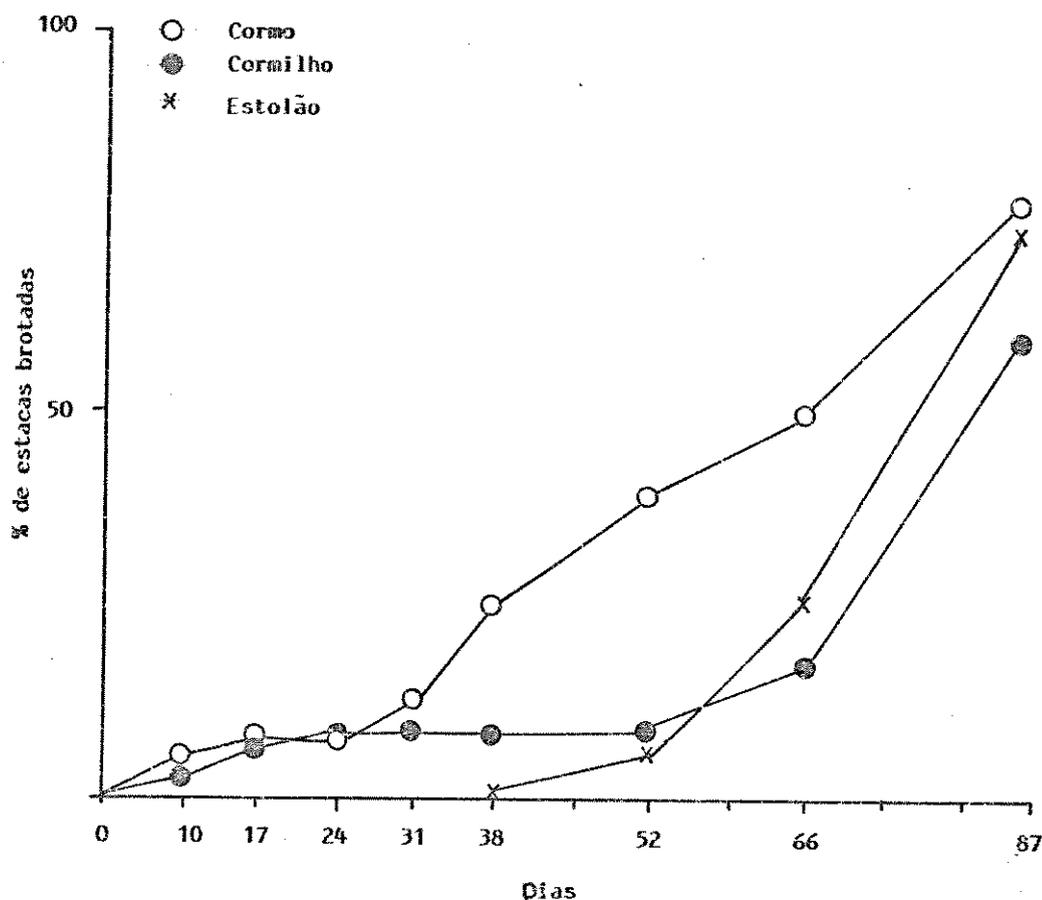


FIGURA 28. Brotação das estacas de cormos, estolões e cormilhos obtidas de sistemas subterrâneos de *X. sagittifolium*, coletados de plantas cultivadas no Instituto de Botânica de São Paulo.

Uma análise de x^2 (Tabela 15) correlacionando a brotação de cada tipo de estaca em função do tempo mostra, no entanto, diferenças significativas somente aos 38 e 52 dias, não havendo diferenças durante o período inicial e final da brotação. Aos 38 dias há diferença entre as de estolões e de cormos e aos 52 dias entre as de cormos e as outras duas. Aos 87 dias após a estaquia, já não há diferenças entre as brotações das estacas, estando estas entre 60 e 80%.

Estes dados mostram que qualquer região do órgão subterrâneo pode ser utilizada na propagação vegetativa da espécie.

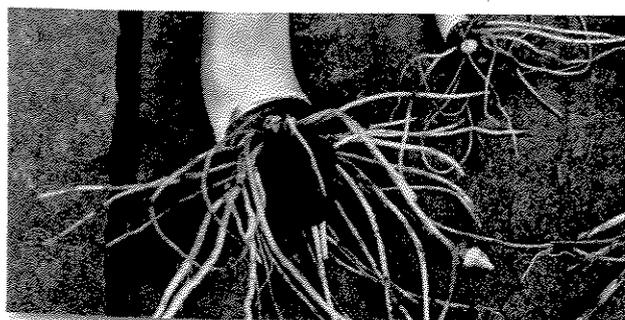
Na Figura 29 são mostradas fotos dos órgãos subterrâneos formados à partir das estacas retiradas das regiões (cormo, estolão e cormilho) onde se observam pequenas diferenças quanto ao desenvolvimento dos órgãos subterrâneos. As estacas de cormilhos normalmente apresentam uma única brotação, pelo desenvolvimento da gema apical, enquanto as dos estolões e cormos, duas. Estacas obtidas dos cormos produzem plantas mais vigorosas que as das demais regiões.

TABELA 15 - Teste de X² para aderência das frequências observadas às esperadas para um número de estacas brotadas das diferentes regiões do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*.

TIPO DE ESTACA	D I A S							
	10	17	24	31	38	52	66	87
CORKILHO (35 estacas)	1	2	3	3	3	3	6	21
ESTOLÃO (35 estacas)	0	0	0	0	0	2	9	26
CORNO (40 estacas)	2	3	3	5	10	16	20	31
X ² total (2gl.)	1,7623NS	2,5816NS	3,0031NS	4,4533NS	11,7141**	17,8835**	5,4915NS	3,0550
X ² A vs M	1,0145NS	2,0588NS	3,1343NS	3,1343NS	3,1343NS	0,2154NS	0,7636NS	1,6189NS
X ² A vs B	0,2232NS	0,0957NS	0,0291NS	0,3023NS	3,5166NS	9,7476**	5,0661NS	2,6886NS
X ² M vs B	1,7979NS	2,7344NS	2,7344NS	4,6875NS	10,0962**	12,0301**	1,8693NS	0,1057NS

NS - não significativo.

*, ** - significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.



CORMILHO



ESTOLÃO



CORMO

TABELA 29. Desenvolvimento do sistema subterrâneo de plantas de *X. sagittifolium* formado a partir de estacas de cormilho, estolão e cormo.

V. DISCUSSÃO

1. Desenvolvimento de *Xanthosoma sagittifolium* (L.)

Schott.

O potencial de plantas produtoras de órgãos subterrâneos de reserva, com relação ao aspecto alimentar e econômico, é bastante elevado. Dentro da família Araceae, dois gêneros, *Colocasia* e *Xanthosoma*, são os mais importantes quanto ao aspecto mencionado (COURSEY, 1968; SAKAI, 1983).

Dentro do gênero *Xanthosoma* são conhecidas cerca de 40 espécies e 20 subespécies e variedades botânicas. Destas somente cerca de 10 espécies são comumente cultivadas, algumas pelo valor de seus cormos, outras pelo de suas folhas (BARRET, 1927). *Xanthosoma sagittifolium*, conhecida por taioba, é a espécie mais cultivada tanto pelos seus cormos amiláceos como pela folhagem que pode ser utilizada como verdura (PLOWMAN, 1967; COURSEY, 1968).

Assim como outras espécies produtoras de órgãos subterrâneos de reserva, a taioba é propagada vegetativamente utilizando-se os cormos e cormilhos, inteiros ou segmentados, obtidos de plantas-mãe, desde que gemas estejam presentes

(BARRET, 1927; COURSEY, 1968; PARDALES & DALION, 1986).

Os resultados obtidos quanto ao estudo do desenvolvimento de *X. sagittifolium* partindo-se de cormos segmentados, mostraram que a taioba é facilmente propagada através de segmentos de cormos, o que coincide com as observações de outros autores (BARRET, 1927; PLOWMAN, 1967; COURSEY, 1968; PARDALES & DALION, 1986), uma vez que em três meses após o plantio, 100% das estacas haviam brotado.

As plantas obtidas por esse processo apresentam estádios de desenvolvimento bem definidos. Nos primeiros 4 a 6 meses após o plantio ocorre um rápido crescimento vegetativo marcado pelo aumento no peso seco da parte aérea, através do aumento da área foliar e número de folhas (Figura 16), o que está de acordo com o obtido por PLUCKNETT & de la PEÑA (1971).

Após este período, inicia-se o processo de maturação (PLUCKNETT & de la PEÑA, 1971), caracterizado pela diminuição do crescimento da parte aérea, as folhas vão se tornando menores e em menor número, e o sistema subterrâneo é rapidamente formado. O aparecimento dos cormilhos, aos 3 meses após o plantio, se dá de forma bastante rápida, semelhante ao que foi observado em *Colocasia esculenta* por ZÁRATE et al. (1988a). Segundo os autores eles são formados primeiramente em decorrência da maior proporção de translocação de fotossintatos dos pecíolos e das folhas para o sistema subterrâneo, resultando em um aumento gradual no peso. O aparecimento dos estolões é mais tardio, seis meses após o plantio, coincidindo com a diminuição do crescimento

da parte aérea. Segundo HASHAD et al. (1956), com o início da senescência os fotossintatos armazenados temporariamente nos pecíolos são, provavelmente, translocados para os estolões promovendo o desenvolvimento destas estruturas.

ZÁRATE et al. (1988b) observaram em *Colocasia esculenta* que existe uma relação entre o crescimento das folhas e a produção de cormilhos mostrando que, embora a planta inteira seja autotrófica, seus órgãos individuais são heterotróficos, dependendo uns dos outros para obterem nutrientes e fotossintatos.

A perda de folhas da taioba parece ser estimulada pelos mesmos fatores que induzem a formação dos estolões. Pelos tratamentos culturais dispensados à cultura, como teor grande de matéria orgânica incorporada ao solo, responsável por maior retenção de umidade, e irrigações periódicas, evitando o ressecamento do solo, é de se supor que não seja estresse hídrico o responsável pelo processo mas o encurtamento do dia e/ou a diminuição da temperatura (GALSTON & DAVIES, 1972; LEOPOLD & KRIEDEMANN, 1975), que ocorrem na mesma época. Somado a isto, apesar do teor de água no sistema subterrâneo, durante este período, diminuir nos cormos e cormilhos, estes mantêm-se relativamente elevados, em torno de 85% a 65%, respectivamente, juntamente com as folhas (93%) e estolões (76%) que permanecem constantes (Figura 17).

Estes dados estão de acordo com os observados em outras plantas possuidoras de sistemas subterrâneos de reserva como *Ocimum nudicaule* var. *anisifolia* (FIGUEIREDO-RIBEIRO, 1980) e

Cochlospermum regium (CARVALHO, 1986), embora ambas sejam originariamente procedentes e provavelmente adaptadas a regiões de cerrado.

2. Compostos de reserva.

Existem, dentro dos gêneros *Colocasia* e *Xanthosoma*, muitas variedades com características botânicas e horticulturais distintas que diferem em sua composição química em função de seus diferentes habitats, condições de crescimento e fatores genéticos (CHOWDHURY & HUSSAIN, 1979).

Os órgãos das aráceas comestíveis apresentam os carboidratos como componente principal, possuindo um alto potencial como fonte energética para a alimentação, tanto do homem como dos animais (MURILLO et al., 1981). Apesar disso, tem-se pouca informação quanto ao seu valor nutritivo e variação dos seus compostos durante o desenvolvimento das plantas (MORTON, 1972).

Em *Xanthosoma sagittifolium* observou-se uma variação grande dos carboidratos presentes nos órgãos subterrâneos em função do estágio de desenvolvimento do órgão bem como do papel que desempenham ao longo dos ciclos de desenvolvimento da planta. Dentre os carboidratos analisados, verificou-se que o amido é o composto acumulado em maior quantidade, chegando a representar mais de 60% do peso seco dos cormilhos e dos estolões, em julho, como mostra a Tabela 10, confirmando os resultados já obtidos por CHOWDHURY & HUSSAIN (1979).

O'HAIR et al. (1984) trabalhando com três espécies de *Xanthosoma* observaram diferenças na concentração de amido, não só entre as espécies, como também entre os cormos e cormilhos de uma mesma espécie, sendo que os cormilhos sempre apresentaram conteúdos maiores que os cormos. Os autores sugerem que estas diferenças estão relacionadas com a idade do tecido amostrado, indicando que, mesmo dentro de cada uma destas regiões, o amido não é igualmente distribuído.

Pela Tabela 9, apesar dos dados não diferirem significativamente, observa-se que os estolões sempre apresentaram conteúdo de amido superior ao dos cormilhos e ambos maiores que o dos cormos.

Além do amido, pelas extrações em água-etanol, constatou-se a presença de carboidratos na forma solúvel que variaram de 2% a 16,6% do peso seco dos órgãos subterrâneos (Tabela 3). Estes açúcares, provavelmente, não atuam como compostos de reserva, visto o amido ser mais abundante, e sim como intermediários da síntese e degradação do mesmo e envolvidos na transferência de matéria seca de uma região para outra da planta. Correlações feitas entre o conteúdo de amido e açúcares solúveis dentro dos cormos e cormilhos resultaram em valores negativos (Tabela 12), mostrando que o aumento de um se dá às expensas do outro.

Dos carboidratos solúveis encontrados em taioba, grande parte é constituída de açúcares redutores (Tabelas 4 e 5), principalmente na época de maior desenvolvimento vegetativo, de novembro a março, o que evidencia que a sacarose e

oligossacarídeos translocáveis não seriam os açúcares principais e sim monossacarídeos como glucose e/ou frutose. Estes dados sugerem que, neste período, a sacarose estaria sendo translocada entre as regiões de degradação e síntese de amido, processos estes que estariam ocorrendo em grande intensidade no sistema subterrâneo.

Através do fracionamento dos açúcares solúveis em etanol, verificou-se a presença de polissacarídeos solúveis (Tabela 8) que representam, no início da brotação dos cormos, 66% a 82% dos açúcares solúveis totais. Nos demais extratos aparecem em pequenas proporções, tornando difícil o estudo da sua composição em termos qualitativos.

A cromatografia em papel dos açúcares solúveis presentes no sobrenadante, após o fracionamento, mostrou que grande parte destes aparece na forma de mono e oligossacarídeos de baixo peso molecular, representados por glucose, frutose, sacarose, maltose e traços de rafinose (Figura 23). Em *Asterostigma lividum*, também da família Araceae cujos órgãos subterrâneos acumulam amido em grande quantidade, foram observados dados semelhantes, predominando a glucose, frutose e traços de sacarose (FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 1986). O mesmo foi observado em batata (NELSON & SHAW, 1976; DIMALLA & VAN STADEN, 1977) e mandioca (KETIKU & OYENUGA, 1972), mostrando serem estes os açúcares mais comuns encontrados na forma solúvel em plantas que acumulam compostos de natureza amilácea.

3. Variações dos compostos de reserva durante o desenvolvimento de *Xanthosoma sagittifolium*.

Os teores de carboidratos, tanto de amido como de açúcares solúveis do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium* apresentaram, nos estágios de desenvolvimento analisados, variações estacionais sugerindo a ocorrência de síntese e/ou utilização diferencial dos mesmos durante o ciclo de vida da planta. Estas variações foram diferenciadas em função da região estudada, se nos cormos, cormilhos e estolões, evidenciando o papel que os órgãos individuais desempenham na formação dos outros, principalmente na obtenção de nutrientes e de fotossintatos, como tem sido sugerido por outros autores, trabalhando com outras plantas com padrões de desenvolvimento semelhantes (ZÁRATE et al., 1988b).

Normalmente, órgãos subterrâneos espessados acumulam polissacarídeos que servem tanto como fonte de carbono e energia para o homem, como substrato de reserva para o desenvolvimento das gemas durante a brotação das plantas (MERCIER, 1985). JEFFORD & EDELMAN (1960) observaram que muita da matéria seca dos tubérculos de alcaxofra de Jerusalém, os quais acumulam frutanos, foi removida para propiciar o crescimento das brotações filhas. Em tulipa, o crescimento dos bulbilhos é parcialmente dependente das reservas do bulbo-mãe (AUNG et al., 1973), o que mostra a importância das reservas contidas na planta-mãe para o novo crescimento e redistribuição destes compostos para os novos órgãos.

Nos cormos de taioba plantados ocorreu uma diminuição no conteúdo de amido e uma concomitante elevação dos açúcares solúveis, principalmente glucose, frutose, sacarose e maltose, sugerindo que este aumento se deu em decorrência da hidrólise do amido, assim como dos polissacarídeos solúveis (Tabela 8), que estariam fornecendo energia para a brotação (Figuras 19 e 24). Este comportamento já foi observado em outras plantas tuberosas como mandioca (LORENZI et al., 1978), *Ocimum nudicaule* (FIGUEIREDO-RIBEIRO & DIETRICH, 1981), *Lilium longiflorum* (WANG & BREEN, 1987), entre outras.

O aumento observado nos açúcares solúveis dos cormos durante os meses de maior desenvolvimento vegetativo, do plantio, em agosto, até março, foi devido principalmente ao aumento dos açúcares redutores (Tabela 4), representados pela glucose e frutose (dados não mostrados). Este aumento, poderia ser indicativo de uma alta taxa de mobilização de polissacarídeos, conforme sugerido por DROSSOPOULOS et al. (1987), em trabalho realizado com trigo.

Os níveis de açúcares solúveis dentro dos cormos mantiveram-se crescentes até março, quando começaram a diminuir e, concomitantemente, o amido a crescer. Este comportamento mostra que os cormos não tendo sido totalmente consumidos durante a brotação e o desenvolvimento inicial dos cormilhos voltaram a funcionar como órgão de reserva da planta, utilizando os açúcares solúveis para a formação e acúmulo do amido.

Nos cormilhos, no início da sua formação, o conteúdo de

açúcares solúveis foi bastante alto. Posteriormente, houve uma diminuição dos mesmos, provavelmente em função da sua rápida conversão para amido e/ou transferência para outras regiões em formação, como os estolões e novas brotações. Isto talvez explique a correlação negativa encontrada entre os açúcares solúveis e o amido, dentro destas estruturas. A medida que houve aumento dos açúcares solúveis aumentou o conteúdo de amido, muito embora os açúcares solúveis sempre estivessem em quantidades menores que nas demais regiões (Tabela 3).

Este comportamento diferenciado, em função da região analisada, pode ser visualizado pela análise de correlação feita entre o amido e açúcares solúveis e o amido e açúcares redutores, apresentadas na Tabela 12. Para cormos e cormilhos a correlação foi negativa, enquanto para os estolões foi positiva.

A correlação linear positiva obtida entre açúcares solúveis e amido nos estolões, difere das correlações obtidas para os cormos e cormilhos. Por ela, à medida que aumenta o conteúdo de açúcares solúveis aumenta o amido. Os estolões, como o desenvolvimento da planta mostra, são os órgãos de aparecimento mais recentes da planta e se encontram, até o final do período estudado, em franco crescimento. Provavelmente, a taxa de conversão dos açúcares solúveis em amido nestes órgãos seja menor que nas demais, permitindo que parte deles seja translocada dentro do órgão de forma a favorecer o seu crescimento. O fato de não se observar correlação positiva entre açúcares redutores e amido, indica

que a maior parte do açúcar solúvel aparece na forma de sacarose. Sacarose, glucose, frutose, maltose e traços de rafinose foram os açúcares solúveis presentes em quase todos os extratos de *X. sagittifolium*.

Segundo AKAZAWA & OKAMOTO (1980), a sacarose é o oligossacarídeo mais abundante e onipresente dos tecidos vegetais, sendo o principal carboidrato translocável das plantas. Os produtos da fotossíntese são translocados na forma de sacarose para os tecidos de reserva como sementes, bulbos, tubérculos, entre outros, onde é geralmente transformada em outras substâncias, amido por exemplo, e algumas vezes armazenada na forma livre, como acontece em cana-de-açúcar. A sacarose transportada, segundo DIMALLA & VAN STADEN (1977), é hidrolisada e parte da frutose produzida convertida a glucose e esta em amido.

Segundo a via metabólica proposta por KEELING et al. (1988), frutose e UDPglucose seriam os primeiros produtos da quebra da sacarose pela ação da sacarose sintetase. A partir da UDPglucose, pela ação da UDPglucose pirofosforilase, haveria a formação de G1P que poderia ser transportada para dentro do amiloplasto onde seria incorporada ao amido pelas enzimas ADPglucose pirofosforilase e amido sintetase (Figura 6). Portanto, durante o desenvolvimento dos órgãos subterrâneos, a deposição do amido nos amiloplastos depende do suprimento da sacarose que é translocada pelo floema, uma vez que é a responsável pelo suprimento de glucose livre, hexose fosfato e, particularmente, triose fosfato que

entrariam no amiloplasto para serem convertidas em hexose fosfatos, ADP- e UDPglucose e amido (JENNER, 1974).

Em batata, o aumento mais significativo nos açúcares redutores, e em particular de glucose, ocorre antes mesmo da brotação das gemas ser visível, sugerindo que este seja coincidente com o término da dormência das gemas promovido por um aumento de promotores de crescimento e desaparecimento de inibidores (DIMALLA & VAN STADEN, 1977).

DAVIES & VIOLA (1988) observando o efeito do ácido giberélico (GA3) em tubérculos de batata em brotação, concluíram que o GA3 estimulou a quebra do amido e acumulação de hexoses nos tecidos dos tubérculos e a transferência de matéria seca para os caules. As evidências indicaram que GA3 aumenta a degradação do amido, nestas condições, pelo aumento da força do dreno (crescimento do caule) e não estimulando a atividade das enzimas hidrolíticas.

A quantidade de maltose que se acumula em tecidos que contêm amido é normalmente baixa e seus níveis podem flutuar de acordo com o estágio de desenvolvimento do tecido e condições fisiológicas existentes. Durante a degradação do amido, maltose é rapidamente utilizada para fornecer glucose para o metabolismo (AVIGAD, 1982). Assim, a maltose observada nos extratos de *X. sagittifolium* é comum de aparecer durante a mobilização de reservas de amido.

O conteúdo de proteínas solúveis em água encontrado no sistema subterrâneo da taioba foi bastante variado em função da época e da região analisada, confirmando as observações de BAQUAR & OKE (1976), em trabalho com *Dioscorea*, que sugerem

que esta variação ocorreria como decorrência de fatores climáticos e edáficos, assim como do ponto de colheita.

As regiões mais novas das plantas de *X. sagittifolium* apresentaram um conteúdo protéico maior que o observado nos cormos plantados, nos quais os níveis mantiveram-se praticamente constantes e baixos (1,4% a 5,2% do peso seco), o que coincide com observações de SPLITTSTOESSER (1977). Como se pode observar na Tabela 2, as proteínas solúveis dos cormilhos, nos estádios iniciais de desenvolvimento, representam cerca de 9% do peso seco, com tendência a diminuir à medida que vão crescendo e os estolões aparecendo. Nestes é observada a mesma tendência. SPLITTSTOESSER & RHODES (1973) e CHOWDHURY & HUSSAIN (1979) observaram resultados semelhantes em trabalhos com outras espécies de *Xanthosoma*.

As correlações positivas entre amido e proteína observadas para os cormos e estolões de *X. sagittifolium* podem ser explicadas pelas considerações que SNYDER et al. (1977) teceram sobre acumulação de proteína e amido durante o desenvolvimento dos tubérculos de batata. Segundo os autores, a acumulação do amido e proteína são processos monofásicos, isto é, lineares com o crescimento do tubérculo, e que a porcentagem destes, com base na matéria seca, é logaritmicamente relacionada ao processo de diferenciação dos tubérculos. Tubérculos pequenos apresentam grande proporção de tecidos meristemáticos ou não de reserva que contêm proteína e pouco amido. Com o crescimento dos tubérculos, os parênquimas de reserva aumentam, acumulando amido e proteínas

qualitativamente diferentes, enquanto os tecidos que não de reserva gradualmente contribuem menos no total de matéria seca do tubérculo.

Nos cormos, como predominam tecidos maduros, com a diminuição no conteúdo de amido há uma diminuição no conteúdo protéico, podendo estar ocorrendo também a degradação das proteínas para favorecer a brotação e desenvolvimento, pressupondo serem proteínas de reserva. Já nos estolões, constituídos por tecidos mais novos, tem-se uma acumulação de proteína concomitante à do amido. Esta acumulação deve ocorrer a uma taxa constante, como no caso das batatas, porém ser calculada em termos de peso de matéria seca pode parecer diminuir com o processo de maturação e crescimento do sistema subterrâneo.

Pode-se dizer que o sistema subterrâneo da taioba apresenta alto valor protéico, em termos quantitativos, quando comparado com outras culturas produtoras de raízes e tubérculos como mandioca (SPLITTSTOESSER et al., 1973; MARTIN & SPLITTSTOESSER, 1975), batata-doce (GOODBODY, 1984) e algumas espécies de carás (BAQUAR & OKE, 1976), desde que sejam colhidos ainda novos. Resultados semelhantes foram obtidos por CHU (1989) no que se refere aos compostos armazenados nos tubérculos de *Dioscorea delicata*, espécie nativa de matas pluviais de regiões subtropicais brasileiras. Por uma série de características, são os cormilhos, segundo BARRET & YOUNG (1927), os preferidos para o consumo humano.

4. Caracterização do amido de *X. sagittifolium*.

Os amidos utilizados pelo homem, segundo GALLANT et al. (1982), se restringem essencialmente a amidos extraídos de grãos de cereais e da batata, havendo, no entanto, uma infinidade de espécies de plantas tuberosas que sintetizam e acumulam amido para garantir sua sobrevivência, muitas delas crescendo em condições tropicais. Em *X. sagittifolium* o amido é o carboidrato mais abundante encontrado no sistema subterrâneo, o que torna esta espécie de grande interesse devido suas potencialidades do ponto de vista alimentar e industrial.

O conteúdo de amido observado na espécie variou com o estágio fenológico da planta, chegando a representar, em julho, mais que 60% do peso seco dos órgãos subterrâneos.

O amido ocorre nas plantas na forma de grânulos que são característicos, quanto ao tamanho e forma, para cada espécie. A adequação de um amido para um uso específico, segundo MacMASTER (1960), depende do conhecimento destas características, da sua temperatura de gelatinização e propriedades de inchamento, características estas que podem ser observadas através da microscopia.

Os diâmetros observados para os grânulos de taioba variaram em função da região analisada do sistema subterrâneo e do estágio de desenvolvimento em que se encontravam. Os grânulos, dentro de uma determinada amostra, não são uniformes, observando-se grânulos de vários tamanhos. Em função disto, os grânulos dos cormos apresentaram um diâmetro

médio de 3,75 micrômetros (um), os dos cormilhos de 5,25 um, dos estolões de 6,0 um e os extraídos das folhas, considerados temporários, 2,25 um. Estes diâmetros, comparados com os obtidos por GALLANT et al. (1982) para outras espécies tuberosas como *Ipomoea batatas* (19-25um), *Canna edulis* (60-145um), *Dioscorea alata* (20-140um) e *Manihot utilissima* (12um), evidenciam que o amido de *X. sagittifolium* compõe-se de grânulos pequenos (1,3-15um), que são, por sua vez, maiores que os observados em variedades de *Colocasia esculenta* (0,5-6,5um) (GOERING & DeHAAS, 1972) e *C. antiquorum* (1-4um) (GALLANT et al., 1982) todas pertencentes à família Araceae.

Em face da desuniformização quanto aos diâmetros dos grânulos, analisou-se a distribuição de tamanho dos mesmos, em todas as fases e estruturas estudadas (Figura 26). Os histogramas mostram que houve uma variação na distribuição em função da época analisada. À medida que houve um aumento no conteúdo de amido, houve um aumento no diâmetro dos grânulos, o que pode ser visualizado para os cormilhos e estolões. Pode-se supor que o aumento do amido ocorra não só em decorrência da formação de novos grânulos, mas também pela deposição maior dentro dos grânulos já formados. GREENWOOD (1970) reporta que a exata natureza da síntese e da deposição do amido nos grânulos é pouco conhecida, porém parece que o amido é disposto em camadas que cercam, parcial ou completamente, o hilo, arranjadas de uma maneira radial, ordenada que dá ao grânulo a propriedade de birrefringência.

Segundo ESAU (1974), os grânulos de amido têm formatos variados e frequentemente apresentam lamelação centralizada ao redor do hilo, que tanto pode localizar-se no centro como num dos lados do grânulo.

Os grânulos de amido de taioba, visualizados na Figura 25, são simples, de formato aproximadamente globular, forma também observada nos grânulos de *Colocasia esculenta* (GOERING & DeHAAS, 1972), sendo de tamanho pequeno quando comparado com os grânulos do amido de batata.

Outra forma de caracterizar o amido é através da proporção entre seus componentes amilose e amilopectina que, segundo GREENWOOD (1970), é controlada primeiramente por fatores genéticos. Um outro fator importante, ressaltado pelo autor, é a maturidade da planta quando do isolamento do amido, sendo que a porcentagem de amilose tende a aumentar durante a maturação do tecido. Foram observadas diferenças significativas no teor de amilose de *X. sagittifolium*, principalmente em função da região analisada, contrariando o afirmado por GREENWOOD (1970), uma vez que nas regiões de formação mais recente os teores de amilose foram maiores que nas regiões mais velhas, com exceção do último mês analisado, setembro, quando não foram observadas diferenças entre elas (Tabela 17 do apêndice).

Nos cormos, à medida que houve uma diminuição do amido, provavelmente por estar sendo utilizado no enraizamento, na brotação e no desenvolvimento inicial da planta, observou-se uma diminuição no teor de amilose. Quando esta região voltou a acumular amido, o teor de amilose voltou a crescer. Nas

demais regiões a maturação dos tecidos parece não ter interferido de forma tão evidente no teor de amilose (Tabela 10).

Sabe-se que as atividades das enzimas variam com o estágio fenológico das plantas. As atividades de amilases em sistema subterrâneo de *Cochlospermum regium* tenderam a diminuir durante o estágio de dormência e aumentar em plantas em início de brotação (CARVALHO, 1986). Segundo PREISS (1985), a degradação do amido em sementes em germinação é iniciada pela ação da alfa-amilase e posteriormente pelas beta-amilase, fosforilase, enzima desramificadora e alfa-glucosidase. Se for considerado que a ação da alfa-amilase é um pré-requisito para a atuação das demais, a degradação preferencial da amilose em relação à amilopectina pode ser explicada uma vez que a alfa-amilase é capaz de degradar completamente a amilose, enquanto sua ação sobre a amilopectina é parcial, permanecendo as dextrinas limite (GREENWOOD, 1970).

HILBERT & MacMASTERS (1946) consideram que o amido é classificado em dois grupos principais em função do teor de amilose que apresenta; os chamados "amido de raiz" que contêm de 17% a 22% de amilose e os de cereais com 25% a 29%. Considerando esta classificação, o amido de *X. sagittifolium* se aproxima mais ao grupo dos cereais uma vez que nos cormos observou-se uma variação de 21,3% a 27,7% de amilose, nos cormilhos 26,7% e nos estolões 24,6% a 29,6%, dados próximos aos observados por CHOWDHURY & HUSSAIN (1979).

GALLANT et al. (1982) consideram que nenhum dos parâmetros físico-químicos ou enzimáticos pode ser utilizado como único critério para estimar as qualidades de um amido. Consideram, no entanto, que um teor baixo ou normal - considerado por SHANNON & CREECH (1973) como sendo de 22 a 26% - de amilose, diâmetro pequeno e espectro de difração em raio-X do tipo A são todos fatores favoráveis à uma boa digestibilidade dos grânulos de amido. O amido de *X. sagittifolium* apresenta, das três características citadas, pelo menos as duas primeiras: grânulos pequenos com teores de amilose considerados normais. Segundo estes autores, normalmente os amidos com estas duas características apresentam espectro do tipo A.

Concluindo, a espécie *X. sagittifolium*, considerando a utilização que já apresenta em vários países; as características agrônômicas favoráveis, fácil cultivo, alta produtividade e rusticidade; a porcentagem grande de amido que acumula em seu sistema subterrâneo e as características requeridas para um amido de boa qualidade, pode servir para múltiplos usos para o homem, deixando de ser simplesmente uma cultura considerada de subsistência.

5. A composição mineral de *X. sagittifolium*.

X. sagittifolium é uma espécie produtora de folhas, cormos e cormilhos utilizados na alimentação de pessoas de muitos países (BARRETE & YOUNG, 1927; BARRAU, 1957), o que ressalta a importância do conhecimento do conteúdo de

nutrientes presentes nas diferentes regiões.

As folhas de taioba são mais ricas em minerais que o sistema subterrâneo como um todo, com exceção de K e Zn cujos teores são próximos, sendo que o conteúdo destes minerais superam os níveis considerados adequados propostos por EPSTEIN (1975) e MALAVOLTA (1980). Comparando os dados obtidos por CHOWDHURY & HUSSAIN (1979), as folhas de taioba apresentaram níveis maiores de Ca e Mg e igual ao de P que as folhas das variedades de Xanthosoma por eles estudadas, muito embora se saiba que as diferenças na composição química podem ser provocadas em decorrência dos diferentes habitats, condições de crescimento e fatores genéticos.

Dentre as regiões do sistema subterrâneo observaram-se diferenças quanto aos teores de P, K, Ca, Mg, B, Fe, Mn e Zn. Os cormos apresentaram os maiores teores de Fe, K, Ca, Mg e B; os cormilhos foram mais ricos em P, Mn e Zn, enquanto os estolões não diferiram dos cormilhos quanto ao Ca, Mg, B, e Fe. Estes dados coincidem com os observados por CHOWDHURY & HUSSAIN (1979) quando colocam que das partes vegetativas as folhas são as mais ricas e os estolões, generalizando, os mais pobres em nutrientes.

6. Brotação das estacas retiradas das diferentes regiões do sistema subterrâneo.

Morfologicamente, o corno primário é considerado o caule principal da planta e os secundários - os cormilhos,

ramificações do primeiro, assim como os estolões. *X. sagittifolium* é propagada quase que exclusivamente por via vegetativa, utilizando-se dos cormos e cormilhos, inteiros ou segmentados, desde que gemas estejam presentes (COURSEY, 1968; PLUCKNETT et al., 1970). A eficiência da técnica de propagação depende da habilidade da gema dormente crescer, desenvolver e produzir raízes em poucos dias após a estaca ser colocada no meio de enraizamento.

PARDALES & DALION (1986) observaram em experimentos de campo, onde se plantavam estacas retiradas aleatoriamente do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium*, coeficientes de variação bastante altos na análise da taxa de crescimento e produção de cormos, mostrando que estes parâmetros foram altamente influenciados pelo tamanho e região de onde foram obtidas as estacas.

Sabe-se que a idade do tecido influencia a sua composição. O'HAIR (1984) trabalhando com espécies de *Xanthosoma* mostrou que os cormilhos apresentam maior conteúdo de amido que os cormos e que, mesmo dentro destas partes, há uma variação na concentração de amido em função da porção do órgão analisado. ENYI (1967) observou diferenças na composição química dos órgãos subterrâneos de *X. sagittifolium*, as porções mais novas apresentam altas concentrações de N, P e lipídeos, enquanto as de Ca e fibras são maiores nas porções mais velhas.

As estacas retiradas de três regiões diferentes do sistema subterrâneo, utilizadas para o estudo de propagação, não apresentaram diferenças significativas quanto ao conteúdo

de açúcar solúvel, açúcar redutor e amido. Foram observadas diferenças significativas somente quanto ao conteúdo protéico e resíduo obtido após as extrações, mostrando que as regiões mais novas são mais ricas em proteínas solúveis ($\%N \times 6,25$) que as mais velhas, o que está de acordo com o já observado por SPLITTSTOESSER (1970); SPLITTSTOESSER & RHODES (1973) e CHOWDHURY & HUSSAIN (1979) por representarem uma região de alta atividade metabólica. ENYI (1967) lembra que como a análise protéica é feita com base no teor de nitrogênio total ($N \times 6,25$), a proteína pode estar sendo superestimada em função do alto teor de N não protéico que normalmente ocorre nas regiões de crescimento vegetativo. As regiões mais velhas têm maior conteúdo de resíduo que se constitui, em grande parte, por fibras.

Quanto ao efeito da posição de retirada das estacas na brotação (Figura 28), observa-se que estacas basais apresentam uma brotação mais rápida que as estacas medianas e apicais, observada de forma mais acentuada aos 52 dias após o plantio (Tabela 15). Desde que não foram observadas diferenças na composição quanto aos carboidratos das estacas obtidas das três regiões do sistema subterrâneo, pressupõe-se que as diferenças observadas na velocidade de brotação se devam às gemas presentes nas estacas basais estarem menos influenciadas por fatores que possam condicionar a dormência. Nas estacas basais, obtidas de cormos primários, com o corte no sentido horizontal foram eliminadas as gemas apicais, portanto, a dominância exercida por estas deve ter sido

eliminada, permitindo que as demais se desenvolvessem rapidamente. Por outro lado, nas estacas medianas, obtidas da porção mais alongada dos estolões, as gemas eram pouco desenvolvidas, portanto difíceis de serem visualizadas, e em baixas concentrações, além de estarem situadas em posição mais distante do ápice do órgão. As estacas apicais foram retiradas do ápice dos estolões com a gema apical intacta. Os estolões, por sua vez, são órgãos que se localizam na região mais distante do corpo principal do sistema subterrâneo e por apresentarem gemas menos desenvolvidas e em menor quantidade estas podem estar mais sujeitas aos fatores que possam condicionar a dormência.

ENYI (1967) considera que a brotação lenta das estacas medianas possa ser atribuída à baixa concentração de gemas presentes. PARDALES & DALION (1986) ressaltam que as gemas desta região, em condições normais de campo, são altamente influenciadas pela dominância da gema apical. Se assim for, é de se esperar que as estacas basais utilizadas neste trabalho sejam de mais rápida brotação uma vez que as gemas apicais foram eliminadas.

PARDALES & DALION (1986) observaram que a produção de novas plantas de *X. sagittifolium* se dá num prazo de 60 a 90 dias. Baseado neste dado, foi observado, no presente estudo que aos 97 dias após a estaquia a brotação entre os três tipos de estacas não diferiu significativamente, apresentando de 60 a 80% de brotação. Estes dados sugerem que o efeito da posição de retirada das estacas é maior na fase inicial do processo de brotação, acelerando-o devido, principalmente, às

características das gemas presentes em cada tipo de estaca. Estas observações confirmam as obtidas por ENYI (1967) e MORTON (1972) que acrescentam que a brotação mais rápida obtida pelas estacas do corno primário resulta em plantas mais produtivas.

Embora possam ser usadas várias técnicas para a obtenção de mudas de taioba, a estaquia feita com material retirado dos cormos primários, porções mais maduras do sistema subterrâneo da planta, resulta em uma brotação mais rápida e, segundo a bibliografia já citada, em plantas mais produtivas, fatores que são relevantes do ponto de vista agrônomo. Quanto menor o tempo para a brotação de uma estaca, maiores são suas chances de sobrevivência, diminuindo o período em que fica sujeita ao ataque de microorganismos patogênicos, pragas do solo e mesmo às condições mesológicas adversas.

VI. CONCLUSÕES

1. O desenvolvimento inicial de plantas de *X. sagittifolium* a partir de segmentos de cormos primários é feito em função da transferência de matéria seca da estaca para as regiões em formação.

2. As plantas de *X. sagittifolium* apresentam estádios de desenvolvimento bem definidos. Com a brotação das estacas há um crescimento rápido da parte aérea e início da formação dos cormilhos que ocorre em função do inchamento da base dos pecíolos foliares. Após esta fase, a planta entra num processo de maturação caracterizado pela diminuição do crescimento da parte aérea e formação rápida do sistema subterrâneo, resultando no aumento do tamanho dos cormilhos e no aparecimento dos estolões.

3. O sistema subterrâneo de *X. sagittifolium* pode ser considerado uma estrutura de reserva para a planta apresentando como componente de reserva principal o amido, que representa mais de 60% do peso seco dos cormos e cormilhos, além de açúcares solúveis e proteínas cujos conteúdos variam em função da região e época analisadas.

4. O amido do sistema subterrâneo apresenta um teor de

amilose variando de 21,3 a 29,9%, sendo que nas regiões mais novas os teores são maiores que nas de formação anterior. A degradação do amido, observada nos cormos durante o período de brotação, é iniciada provavelmente pela ação da alfa-amilase, visto existir uma degradação preferencial da amilose em relação à amilopectina.

5. Os grânulos do amido de *X. sagittifolium* são simples, relativamente pequenos - 1,3 a 15 um de diâmetro - e de forma globular, propriedades que podem lhe conferir boa digestibilidade. O tamanho dos grânulos tende a aumentar à medida que há aumento no conteúdo de amido, de onde se conclui que o aumento do amido se dá não só em função do aparecimento de novos grânulos mas também pela deposição nos grânulos já existentes.

6. Os açúcares solúveis em água-etanol encontrados no sistema subterrâneo da planta compõem-se, na sua maioria, por açúcares redutores, sendo também observada a presença de polissacarídeos solúveis em pequenas quantidades. Glucose, frutose, sacarose, maltose e rafinose, em ordem decrescente, foram os açúcares identificados, presentes na fração solúvel.

7. Os sistemas subterrâneos apresentam um teor protéico variando de 1,4 a 9,2% do peso seco, sendo as regiões mais novas mais ricas em proteínas solúveis, mostrando que são, neste aspecto, as regiões mais adequadas para serem utilizadas na nutrição humana e/ou animal. Pode-se dizer que o sistema subterrâneo da taioba apresenta mais proteínas que

muitas das espécies produtoras de raízes e tubérculos comumente utilizadas para tal finalidade.

8. Existem variações sazonais no conteúdo de carboidratos e proteínas do sistema subterrâneo de taioba. Correlações negativas entre o conteúdo de amido e açúcares solúveis, nos cormos e cormilhos mostram que a formação de um se dá às expensas do outro, enquanto nos estolões a correlação positiva indica um aumento concomitante dos dois compostos. Provavelmente nos estolões a taxa de conversão de amido seja menor que nas outras regiões, permitindo que parte dos açúcares solúveis seja translocada para favorecer o crescimento do órgão.

9. As folhas de taioba são mais ricas em nutrientes minerais que o sistema subterrâneo, sendo os estolões os órgãos mais pobres do ponto de vista dos macro e microelementos em relação à planta como um todo.

10. A propagação vegetativa, através de estacas obtidas do sistema subterrâneo como um todo, é uma forma fácil e rápida de se obter novas plantas. No entanto, estacas obtidas de cormos primários brotam mais rapidamente conferindo-lhes maiores chances de sobrevivência.

11. Pelas características levantadas nos itens acima, por se tratar de uma espécie com características de rusticidade edafo-climáticas, elevado rendimento por área e fácil conservação, *X. sagittifolium* se apresenta como uma opção promissora de utilização para o homem.

VII. RESUMO

A espécie *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott, planta de origem americana conhecida popularmente no Brasil por taioba, é tida como uma arácea comestível, utilizada em vários países, principalmente na alimentação humana e animal tanto pelas suas folhas como pelos seus órgãos subterrâneos. No entanto, isto não implica que a espécie seja conhecida satisfatoriamente quanto à sua composição.

Em função disto, o trabalho teve como objetivos conhecer os compostos de reserva nas diferentes regiões do sistema subterrâneo da taioba, a variação destes compostos durante o desenvolvimento da planta e sua influência na brotação das estacas, representadas por segmentos retirados de três regiões do sistema subterrâneo.

Foram analisados os conteúdos de açúcar solúvel total, açúcares redutores, proteínas solúveis e amido, sendo este último componente caracterizado quanto à porcentagem de amilose e à forma e tamanho de seus grânulos.

As plantas de *X. sagittifolium*, obtidas através da estaquia, apresentam um crescimento rápido, caracterizado por estádios de desenvolvimento bem definidos. Logo após a

brotação, há um crescimento acentuado da parte aérea e inicia a formação dos cormilhos, dado pelo inchamento dos pecíolos foliares. Com a entrada dos meses mais frios, a planta entra num processo de maturação, caracterizado pela paralização do crescimento da parte aérea e formação do sistema subterrâneo, através do aumento do tamanho dos cormilhos e aparecimento dos estolões, um pouco mais tardio.

O sistema subterrâneo pode ser considerado como um conjunto de estruturas de reserva, acumulando grande quantidade de carboidratos, tanto na forma de açúcares solúveis, 7,4% do peso seco em média, constituídos, na sua maioria, por açúcares redutores, e amido. Os açúcares solúveis aparecem, predominantemente, na forma de glucose, frutose e sacarose, seguidos por maltose e rafinose. O amido é o componente principal armazenado no sistema subterrâneo, chegando a perfazer mais de 60% do peso seco dos cormos, cormilhos e estolões, com teor de amilose entre 21,3 a 29,9%. Os grânulos do amido são simples, de tamanho pequeno (1,3 a 15,0 micrômetros de diâmetro) e forma globular.

Os carboidratos analisados apresentam grande variação quanto ao conteúdo em função dos estádios de desenvolvimento da planta, sugerindo a ocorrência de síntese e degradação e/ou utilização diferencial dos mesmos durante o seu ciclo.

Além dos carboidratos, observa-se também a presença de proteínas solúveis que variam de 1,4 a 9,2% do peso seco, sendo que nas regiões mais novas o valor protéico é maior.

As folhas de taioba são mais ricas em nutrientes minerais que o sistema subterrâneo e, dentro deste, os

estolões os mais pobres.

A propagação vegetativa através de segmentos do sistema subterrâneo é uma forma fácil e rápida de se obter novas plantas sendo que os segmentos de cormos primários brotam mais rapidamente, conferindo-lhes maiores chances de sobrevivência.

Concluindo, *X. sagittifolium* é uma espécie que merece maior atenção, não só pela sua rusticidade, fácil cultivo e alta produtividade mas, principalmente, pela sua composição permitindo a utilização total da planta - folhas e sistema subterrâneo - quer na alimentação do homem ou animal, quer na indústria, pelas características do seu componente principal, o amido.

VIII. SUMMARY

Xanthosoma sagittifolium (L.) Schott (taioba), an american species of Araceae family, is used in many countries as human and animal food; both leaves and underground organs are edible. Plant composition of this species and its varieties, however, is not well known.

For this reason, the present study intended to determine the storage compounds in different portions of the taioba underground system, the variation of these compounds during plant development and its influence on sprouting of cuttings represented by pieces taken from three portions of the underground system.

Total soluble sugars, reducing sugars, soluble proteins and starch were analysed, being the last one characterized as to amilose percentage and as to grain shape and size.

X. sagittifolium plants obtained from cuttings present a rapid growth with well defined development stages. Just after sprouting, there is a marked growth of aerial part and cormels begin to be formed through a swelling of leaf petiole. With the coming of winter, plant enters in a maturation process characterized by paralyzation of aerial part growth and by formation of the underground system

through an increase of cormels size and the appearing of stolons a few later.

The underground system may be considered as an storage organ accumulating large amounts of carbohydrates, so as soluble sugars (7,4% of dry matter weight in average, mainly represented by reducing sugars) or as starch. Soluble sugars appear predominantly as glucose, fructose and sucrose, followed by maltose and raphinose. Starch is the main compound stored in the underground system, representing more than 60% of the dry matter weight of corms, cormels and stolons, with amilose concentration between 21,3 and 29,9%. Starch grains are single, small (between 1,3 and 15,0 micrometers of diameter) and with globular shape.

The analysed carbohydrates presented a large variation as to their amount at different stages of plant development, suggesting the occurrence of synthesis and degradation or their differential utilization during plant cycle.

In addition to the carbohydrates, soluble proteins also occurred in the range from 1,4 to 9,2% of dry matter weight, the younger parts presenting the highest proteinic value. Taioba leaves are richer in mineral nutrients than the underground system and, inside this last one, the stolons are the poorest parts.

Vegetative propagation through segments of the underground system is an easy and quick method obtaining new plants; segments of primary corms sprout quickly giving them more chances to survive.

At last, *X. sagittifolium* is a species that deserves more attention not only for its rusticity, easy cultivation and high productivity, but mainly for its composition permitting the utilization of all plant parts - leaves and underground system - as human and animal food and for industry, because of the characteristics of starch, its main compound.

IX. LITERATURA CITADA

- AKAZAWA, T. 1965. Starch, inulin and others reserve polisaccharides. In: Bonner & Varner (eds.) Plant Biochemistry. Academic Press, New York pp.258-297.
- AKAZAWA, T, & OKAMOTO, K. 1980. Biosynthesis and metabolism of sucrose. In: J. Preiss (ed.) The biochemistry of plants. Vol 3. Academic Press, Inc. New York. pp. 199-220.
- AMIN, El S. 1955. The polysaccharides of *Colocasia antiquorum* (Taro or Colocass). J. Chem. Soc. 3:2441-2445.
- ANDREWS, P.; HOUGH, L. & JONES, J.K.N. 1956. Mannose-containing polysaccharides. IV. The glucomannans of lily bulbs. J. Chem. Soc. pp.181-188.
- A.O.A.C. 1970. Official methods of analysis of Association of Official Analytical Chemists. 11 ed. Washington, A.O.A.C. 1075p.
- apREES, T. 1988. Hexose phosphate metabolism by nonphotosynthetic tissues of higher plants. In: J. Preiss (ed.). The biochemistry of plants. Vol. 14.(Carbohydrates). Academic Press, Inc. San Diego,

California. pp.1-33.

- AUGUSTIN, J. 1975. Variations in the nutritional composition of fresh potatoes. *Journal of Food Science*. 40: 1.295-1.299.
- AUNG, L. H.; TOGNONI, F. & De HERTOIGH, A.A. 1973. Changes in carbohydrate of tulip bulbs during development. *Hort. Science*. 8:207-208.
- AVIGAD, G. 1982. Sucrose and other disaccharides. In: F.A. Loewus W. Tanner (eds.) *Encyclopedia of plant physiology: New Series*. Vol 13A. Springer Verlag. Berlin pp.217-347.
- BADENHUIZEN, N.P. 1964. General method for starch isolation. In: *Methods in carbohydrate chemistry*. Vol. IV. Academic Press, New York pp.14-15.
- BADENHUIZEN, N.P. 1969. *The biogenesis of starch granules in higher plants*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- BANKS, W. & MUIR, D.D. 1980. Structure and chemistry of the starch granule. In: P.K. Stumpf E.E. Conn (eds.) *Biochemistry of plants. A comprehensive treatise*. Academic Press, New York 644p.
- BAQUAR, S. R. & OKE, O.L. 1976. Protein in nigerian yams (*Dioscorea spp.*). *Nutrition Reports International*. 14(2):237-248.
- BARRAU, J. 1957. Les aracées a tubercules alimentaires des iles du Pacifique sud. *J. Agri. Trop. Bot. Appl.* 4:34-52.
- BARRETT, O.W. & YOUNG, R.A. 1927. Las aráceas económicas. In: *Nuevas plantas alimenticias para la América tropical*. Boletín de la Unión Panamericana. Nº 35. 14p.

- BAUN, C.C.; PALMIANO, E.P.; PEREZ, C.M. & JULIANO, B.O. 1970. Enzymes of starch metabolism in the developing rice grain. *Plant Physiol.* 46:429-434.
- BERKELEY, H.D. & GALLIARD, T. 1974a. Lipids of potato tubers. III. Effect of growth and storage on lipid content of the potato tuber. *J. Sci. Fd. Agric.* 25:861-867.
- BERKELEY, H.D. & GALLIARD, T. 1974b. Lipids of potato tubers. IV. Effect of growth and storage on the lipid degrading enzymes of the potato tuber. *J. Sci. Fd. Agric.* 25:869-873.
- BERNFELD, P. 1955. Amylases, alfa e beta. In: Colowick & Kaptan (eds.) *Methods of enzymology I.* Academic Press, New York pp.149-158.
- BONNER, J. & VARNER, J.E. 1965. *Plant biochemistry.* Academic Press, New York. 1.054p.
- BOOTH, A. & LOVELL, P.H. 1972. The effect of pre-treatment with gibberellic acid on the distribution of photosynthate in intact and disbudded plants of *Solanum tuberosum*. *New Phytol.* 71:795-804.
- BUSSON, F. 1965. *Plantés alimentaires de l'ouest african, étude botanique, biologique et chimique.* Ministère de la Recherche Scientifique et Technique. Paris. pp.515-528.
- CARVALHO, C.G. de S. 1986. *Variações nos carboidratos e enzimas em órgãos subterrâneos de Cochlospermum regium (Mart. e Schr.) Pilger em desenvolvimento. Tese de Doutorado.* Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 160p.

- CHAPMAN, G.W.; PALLAS, J.E. & MENDICINO, J. 1972. The hidrolisis of maltodextrins by a beta-amylase isolated from leaves of *Vicia faba*. *Biophys. Acta* 276:491-507.
- CHU, E. P. 1989. Composição bioquímica de órgãos subterrâneos de reserva de espécies nativas de *Dioscorea* e análise de desenvolvimento de *Dioscorea delicata* R. Kmuth. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 178p
- COURDUROUX, J.C. 1966. Mecanisme physiologique de la tuberization du topinambor. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.* 12:213-232.
- CHOWDHURY, B. & HUSSAIN, M. 1979. Chemical composition of the edible parts of aroids grown in Bangladesh. *Indian J. agric. Sci.* 49(2):110-5.
- CONN, E.E. & STUMPF, P.K. 1972. Manual de bioquímica. Edgard Blücher, USP. 420p.
- COURSEY, D.G. 1968. The edible aroids. *World Crops.* 20(4):25-30.
- DAVIES, H.V. & VIOLA, R. 1988. The effect of gibberellic acid on starch breakdown in sprouting tubers of *Solanum tuberosum* L. *Annals of Botany.* 61:689-693.
- DEVLIN, P.C. 1982. *Fisiologia Vegetal*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 517p.
- DIBLE, W.T.; TRUOG, E. & BERGER, K.C. 1954. Boron determination in soils and plants. Simplified curcumin procedure. *Analytical Chemistry.* 26(2):418-421.
- DIETRICH, S.M.C.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; CHU, E.P. & BUCKERIDGE, M.S. 1988. O açúcar das plantas. *Ciência Hoje.*

- DIMALLA, G.G. & VAN STADEN, J. 1977. Apical dominance and utilization of carbohydrates during storage of potato tubers. *Ann. Bot.* 41:387-391.
- DROSSOPOULOS, J. B.; KARAMANOS, A. J. & NIAVIS, C. 1987. Changes in ethanol soluble carbohydrates during the development of two wheat cultivars subjected to different degrees of water stress. *Annals of Botany.* 59:173-180.
- DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J.K.; REBERS, P.A. & SMITH, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28:350-356.
- DUFFUS, C.M. & DUFFUS, J.H. 1984. Carbohydrate metabolism in plants. Longman Inc., New York. 183p.
- DUNN, G. 1974. A model for starch breakdown in higher plants. *Phytochemistry.* 13:1.341-1.349.
- ECHEVERRIA, E.; BOYER, C.D.; THOMAS, P.A.; LIU, K.C. & SHANNON, C. 1988. Enzyme activities associated with maize kernel amyloplasts. *Plant Physiol.* 86:786-792.
- EL-ANTABLY, H. M. M.; WAREING, P. F. & HILLMAN, J. 1967. Some physiological responses to D.Labscisin (Domin.). *Planta.* 3:74-90.
- ENTWISTLE, G.; TYSON, R. H. & REES, T. 1988. Isolation of amyloplasts from wheat endosperm. *Phytochemistry.* 27:993-996.
- ENYI, B. A. C. 1967. Effects of age on establishment and yield of cocoyam setts (*Xanthosoma sagittifolium* Schott). *Expl. Agric.* 3:121-127.

- EPSTEIN, E. 1975. Nutrição mineral das plantas. Princípios e perspectivas. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. 341p.
- ESAÚ, K. 1974. Anatomia das plantas com sementes. Edgard Blücher, EDUSP. São Paulo. 293p.
- EWART, M.H.; SIMINOVITCH, D. & BRIGGS, D.R. 1954. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. VIII. Possible enzymatic processes involved in starch-sucrose interconversions. *Plant Physiol.* 29:407-413.
- FERRI, M. G.; MENEZES, N. L. de & MONTEIRO-SCANAVACCA, W.R. 1978. Glossário ilustrado de botânica. Embratec. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo. p.197.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. 1980. Variações fisiológicas e metabólicas no xilopódio de *Ocimum nudicaule* Benth., em diferentes estádios fisiológicos. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 193p.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. & DIETRICH, S. M. C. 1981. Variações estacionais nos compostos de reserva e no metabolismo do xilopódio de *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). *Revta. brasil. Bot.* 4:73-82.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C.; CHU, E.P.; MACHADO DE CARVALHO, M.A.; VIEIRA, C.C.J. & GRAZIANO, T.T. 1986. Reserve carbohydrates in underground organs of native Brazilian plants. *Revta. brasil. Bot.* 9:159-166.
- FITZPATRICK, T.J.; AKELEY, R.V.; WITHE, J.W. & PORTER, W.L. 1969. Protein, nonprotein and total nitrogen in seedlings of potatoes. *Am. Potato J.* 46:273.

- FONT QUER, P. 1974. *Botanica Pintoresca*. Editorial Ramon Sopena, S.A. Barcelona. 719p.
- FRYDMAN, R.B. & CARDINI, C.E. 1966. Studies on the biosynthesis of starch. I. Isolation and properties of the soluble adenosine diphosphate glucose: starch glucosyltransferase of *Solanum tuberosum*. *Arch. Biochem. Biophys.* 116:9-18.
- FRYDMAN, R.B. & CARDINI, C.E. 1967. Studies on the biosynthesis of starch. II. Some properties of the adenosine diphosphate glucose : starch glucosyltransferase from boun to the starch granule. *J. Biol. Chem.* 242(25):312-317.
- GAILLARD, J. 1984. Foreword. In: S. Chandra (ed.) *Edible aroids*. Clarendon Press. Oxford. p.v.-vii.
- GALLANT, D.J.; BEWA, H.; BUY, Q.H.; BOUCHET, B.; OZYLIT, O. & SEALY, L. 1982. On ultrastructural and nutritional aspects of some tropical tuber starches. *Starch/Starke.* 34(8):255-262.
- GALLIARD, T. 1973. Lipids of potato tubers. I. Lipid and fatty acid compositin of tubers from different varieties of potato. *J. Sci. Fd. Agric.* 24:617-622.
- GALLIARD, T. & MATTHEW, J.A. 1973. Lipids of potato tubers. II. Lipid-degrading enzymes in different varieties of potato tuber. *J. Sci. Fd. Agric.* 24:623-627.
- GALSTON, A. W. & DAVIES, P. J. 1972. *Mecanismos de controle no desenvolvimento vegetal*. Edgard Blücher, EDUSP. São Paulo. 171p.

- GERBRANDY, S.J. & VERLEUR, J.D. 1971. Phosphorylase isoenzymes: localization and occurrence in different plant organs in relation to starch metabolism. *Phytochemistry*. 10:261-266.
- GERSANI, M. 1987. The induction of differentiation of organized vessels in a storage organ. *Annals of Botany*. 59:31-34.
- GERTLER, A. & BIRK, Y. 1965. Purification and characterization of beta-amylase from soybeans. *Biochem. J.* 95:621-627.
- GHANI, F.D. 1984. The potential of aroids in Malaysia. In: S. Chandra (ed) *Edible aroids*. Clarendon Press, Oxford p.10-16.
- GLICKSMAN, M. 1969. *Gum technology in the food industry*. Academic Press, Londres pp.274-333.
- GOERING, K.J. & De HAAS, B. 1972. New starches. VIII. Properties of the small granule-starch from *Colocasia esculenta*. *Cereal Chem.* 49:713-719.
- GOODBODY, S. 1984. Nutritional characteristics of a sweet potato collection in the Papua New Guinea highlands. *Trop. Agric. (Trinidad)*. 61(1):20-24.
- GREENWOOD, C.T. 1970. Starch and glycogen. In: W. Pigman & D. Horton (eds). *The carbohydrates chemistry and biochemistry*. 2 ed. Vol II B. Academic Press, Inc. New York. pp271-509.
- GREGORY, L. E. 1956. Some factors for tuberization in the potato plant. *American Journal of Botany*. 43:281-287.
- HASHAD, M. N.; STINO, K. R.; EL-HINNAMY, S. I. 1956. Transformation and translocation of carbohydrates in taro plants during growth. *Annals of Agricultural Science . Fac.*

Agr. Ain Shams Univ., Vol 1. Nº 1.

- HARTMANN, H.T. & KESTER, D.E. 1982. Propagación de plantas: principios y prácticas. Cia. Editorial Continental, S.A. de C.V., México. 814p.
- HASSID, H. T. & BALLOU, C. E. 1975. Oligosaccharides. In: W. Pigman (ed.) The carbohydrates - Chemistry - Biochemistry - Physiology. Academic Press, Inc., New York p. 478-533.
- HAWKER, J.S.; MARSCHNER, H. & KRAUSS, A. 1979. Starch synthesis in developing potato tubers. *Physiol. Plant.* 46:25-30.
- HILBERT, G.E. & MacMASTERS, M.M. 1946. Pea starch, a starch of high amylose content. *J. Biol. Chem.* 162:229-238.
- HUBER, S.C. & ISRAEL, D.W. 1982. Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max* Merr.) leaves. *Plant Physiol.* 69:691-696.
- INCOLL, L.D. & NEALES, T.F. 1970. The stem as a temporary sink before tuberization in *Helianthus tuberosus* L. *Journal of Experimental Botany.* 21(67):469-476.
- ISHIZAKI, K.; TUNIGUCHI, H. & NAKAMURA, M. 1978. A debranching enzyme of the isoamylase-type from potato (*Solanum tuberosum* L.) *Agric. Biol. Chem.* 43:2433-2435.
- IWAKI, K. & FUWA, H. 1981. Purification and some properties of debranching enzyme of germinating rice (*Oryza sativa* cultivar Tozann) endosperm. *Agric. Biol. Chem.* 45(12):2.683-2.688.
- JANICK, J. 1968. A ciência da horticultura. Livraria Freitas

- Bastos S.A. São Paulo. 485p.
- JARVIS, M.C. & DUNCAN, H.J. 1974. Paper chromatography. 92:454-456.
- JEFFORD, T. G. & EDELMAN, J. 1960. Changes in content and composition of the fructose polymers of *Helianthus tuberosus* L. during growth of daughter plants. J. Expt. Bot. 12:177-187.
- JENNER, F. C. 1974. An investigation of the association between the hydrolysis of sacrose and its absorption by grains of wheat. Aust. J. Pl. Physiol. 1:319-329.
- JOLIVET, E. 1969. Physiologie de la tuberization. Ann. Physiol. vég. 11(3):265-301.
- JOLY, A.B. 1977. Botânica: introdução à taxonomia vegetal 4ª ed. Editora Nacional, São Paulo. 777p.
- KALDY, M.S. & MARKAKIS, P. 1972. Amino acid composition in selected potato varieties. J. Food Sci. 37:357.
- KANDLER, O. & HOPF, H. 1980. Metabolism and function of oligosaccharides. In: J. Preiss (ed.) The biochemistry of plants. Vol.3. Academic Press, Inc., New York. pp.221-270.
- KARIKARI, S.K. 1971. Cocoyam cultivation in Ghana. World Crops. may/june. p.118-122.
- KEELING, P.L.; WOOS, J.R.; TYSON, R.H. & BRIDGES, I.G. 1988. starch biosynthesis in developing wheat grain. Plant Physiol. 87:311-319.
- KETIKU, A. O. & OYENUGA, J. 1977 Apical dominance and the utilization of carbohydrates during storage of potato tubers. Ann. Bot. 41:387-391.
- KHANNA, S. K.; KRISHNAM, P. S. & SANWAL, G. G. 1971.

- Inhibition of glucan phosphorylase in the leaves of *Dendrophthoe falcata*. *Phytochemistry*. 10:545-551.
- KRISMAN, C. R. 1962. A method for the colorimetric estimation of glycogen with iodine. *Analytical Biochemistry*. 4:17-23.
- LABOURIAU, L.F.G. 1971. Problemas de fisiologia ecológica dos cerrados. In: I Simpósio sobre o cerrado. Editora Edgard Blücher Ltda., São Paulo.
- LEE, E.Y.C.; MARSHALL, J.J. & WHELAN, W.J. 1971. The substrate specificity of amylopectin-debranching enzymes from sweet corn. *Arch. Biochem. Biophys.* 143:365-374.
- LEHNINGER, A.L. 1984. Carboidratos: estrutura e função biológica. In: *Princípios de Bioquímica*. Sarvier, São Paulo. p.205-221.
- LELOIR, L.F.; de FEKETE, M.A.R. & CARDINI, C.E. 1961. Starch and oligosaccharides synthesis from uridine diphosphate glucose. *J. Biol. Chem.* 236(3):636-641.
- LEOPOLD, A. C. & KRIEDEMANN. 1975. *Plant growth and development* Mac. Graw-Hill Inc., New York
- LEVI, C. & PREISS, J. 1978. Amylopectin degradation in pea chloroplast extracts. *Plant Physiol.* 61:218-20.
- LORENZI, J. O.; GUTIERREZ, L. E.; NORMANHA, E. S. & CIONE, J. 1978. Variação de carboidratos e ácido cianídrico em raízes de mandioca após a poda da parte aérea. *Bragantia*. 37(16):139-144.
- LOVELL, P.H. & BOOTH, A. 1967. Effects of gibberellic acid on growth, tuber formation and carbohydrate distribution in

- Solanum tuberosum*. *New Phytol.* 66:525.
- LUDWIG, I.; ZIEGLER, P. & BECK, E. 1984. Purification and properties of spinach leaf debranching enzyme. *Plant Physiol.* 47:856-861.
- MacDONALD, F.D. & ap REES, T. 1983. Enzymic properties of amyloplasts from suspension cultures of soybean. *Biochem. Biophys. Acta.* 755:81-9.
- MacMASTERS, M.M. 1964. Microscopic techniques for determining starch granule properties. In: R. Whistler. *Methods in carbohydrate chemistry.* Academic Press, New York. Vol IV. Starch. p.233-239.
- MALAVOLTA, E. 1980. *Elementos de nutrição mineral de plantas* Ed. Agronomica Ceres, São Paulo. 251p.
- MANNERS, D. J. & MARSHALL, J. J. 1971. Studies on carbohydrate-metabolising enzymes. Part XXIV - The action of malted-rye alpha-amylase on amylopectin. *Carbohydr. Res.* 18:203-209.
- MANNERS, D.J. 1974. Some aspects of the enzymic degradation of starch. In: J.B.Pridham (ed.) *Plant carbohydrate biochemistry.* ANNUAL PROCEEDING OF THE PHYTOCHEMICAL SOCIETY. 10:109-125.
- MARTIN, F.W. & SPLITTSTOESSER, W.E. 1975. A comparison of total protein and amino acids of tropical roots and tubers. *Tropical Root & Tuber Crops News-letter.* 8:7-15.
- MASUDA, H.; TAKAHASHI, T. & SUGAWARA, S. 1987. Purification and properties of starch hydrolyzing enzymes in mature roots of sugar beets. *Plant Physiol.* 84:361-365.
- MATSUO, T. & MIZUNO, T. 1974. Changes in the amounts of two

- kinds of reserve glucose-containing polysaccharides during germination of the Easter lily bulbs. *Plant & Cell Physiol.* 15:555-558.
- McCREADY, R.M.; GUGGOLZ, J.; SILVEIRA, V. & DWENS, H.S. 1950. Determination of starch and amylose in vegetables: application to peas. *Analytical Chemistry* 22(9):1.156-8.
- MEIER, H. & REID, J.S.G. 1982. Reserve polysaccharide other than starch in higher plants. In: F.A. Loewus & W.Tanner (eds.) Vol.13A. Springer-Verlag, Berlin. pp.418-471.
- MERCIER, C. 1985. Biosynthesis and accumulation of polysaccharides in seeds and tubers. *Physiol. Vég.* 23(2):231- 242.
- MINGO-CASTEL, A. M.; YOUNG, R. E. & SMITH, O. E. 1976. Kinetin-induced tuberization of potato in vitro: on the mode of action of kinetin. *Plant Cell Physiol.* 17:557-570.
- MORTON, J.F. 1972. Cocoyams (*Xanthosoma caracu*; *X. atrovirens* and *X. nigrum*), ancient root- and leaf-vegetables, gaining in economic importance. Florida State Horticultural Society. p.85- 94.
- MURATA, T. & AKAZAWA, T. 1966. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. IV. Starch synthesis in glutinous rice grains. *Arch. Biochem. Biophys.* 114:76-87.
- MURILLO, B.; OLIVARES, M.; SILVA, L.A.; CABEZAS, M.T. & BRESSANI, R. 1981. Valor nutritivo del tuberculo de malanga (*Colocasia esculenta*) para cerdos y pollos. *Archivos latinoamericanos de nutricion.* Vol. XXXI, N°1.

- NANDA , K.K.; PUROHIT, A.N. & KAURA,N. 1970. Effect of morphactin, gibberellic acid and auxin on growth and development of *Bryophyllum tubiflorum*. *Physiol. Plantarum*. 23:591-598.
- NELSON, D. C. & SHAW, R. 1976. Effect of planting and harvest dates, localization in the hill and tuber size on sugar content of kennebec potatoes. *Am. Potato J.* 53:15-21.
- NEVINS, D.J. 1970. Relation of glucosidases to bean hypocotyl growth. *Plant Physiol.* 46:458-462.
- NOLASCO, F. 1983. Aspectos gerais da cultura do inhame (*Colocasia esculenta* Schott). In: SEMINÁRIOS DE OLERICULTURA, 4ª, Vicosa, 36p.
- OBATA-SASAMOTO, H. & SUZUKI, H. 1979. Activities of enzymes relating to starch synthesis and endogenous levels of regulators in potato stolon tips during tuberization. *Physiol. Plant.* 45:320-324.
- O'HAIR, S.K.; VOLIN, R.B. & ASOKAN, M.P. 1984. Starch distribution in cocoyam (*Xanthosoma* spp.) corms and cormels. In: SYMPOSIUM OF THE INTERNATIONAL SOCIETY FOR TROPICAL ROOT CROPS. 6ª. Lima, 1983. Proceedings. International Potato Center. pp.161-164.
- OKAGAMI, N. 1972. The nature of gibberellin-induced dormancy in aerial tubers of *Begonia evansiana*. *Plant & Cell Physiol.* 13:763-771.
- OKAGAMI, N. & ESASHI, Y. 1972. Dormancy regulation by morphactin in aerial tubers of *Begonia evansiana*. *Planta.* 104:195-200.

- OKAMOTO, K. & AKAZAWA, T. 1979. Enzymic mechanism of starch breakdown in germinating rice seeds. VII. Amylase formation in the epithelium. *Plant Physiol.* 64:187-192.
- OKAZAWA, Y. 1959. Studies on the occurrence of natural gibberellin and its effects on the tuber formation of potato plants. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 28:129.
- OKAZAWA, Y. 1960. Studies on the relation between the tuber formation of potato and its natural gibberellin content. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan.* 29:121-4.
- OKAZAWA, Y. & CHAPMAN, H.N. 1962. Regulation of tuber formation in the potato plant. *Physiol. Plant.* 15:413-19.
- OKITA, T.W.; GREENBERG, E.; KUHN, D.N. & PREISS, J. 1979. Subcellular localization of the starch degradative and biosynthetic enzymes of spinach leaves. *Plant Physiol.* 64:187- 192.
- OKITA, T.W. & PREISS, J. 1980. Starch degradation in spinach leaves. Isolation and characterization of the amylase and R- enzyme of spinach leaves. *Plant Physiol.* 66:870-96.
- OPUTE, F.I. & OSAGIE, A.U. 1978. Fatty acid composition of total lipids from some tropical storage organs. *J. Sci. Food Agric.* 29:959-962.
- PAIVA, W.O. de; WEIGEL, P.; SILVA FILHO, D.F. da & MACHADO, F.M. 1981. Estudos preliminares em taioba (*Colocasia sp.*) nas condições edafoclimáticas de Manaus. *Acta Amazonica.* 11(3):417- 421.
- PALMER, C.E. & SMITH, O.E. 1969a. Effect of abscisic acid on elongation and kinetin-induced tuberization of isolated

- stolons of *Solanum tuberosum* L. *Plant & Cell Physiol.* 10:657-664.
- PALMER, C.E. & SIMITH, O.E. 1969b. Cytokinins and tuber initiation in the potato *Solanum tuberosum* L. *Nature.* 221:279- 280.
- PANCHO, J.V. 1984. Folk uses of cultivated aroids in the Philippines. In: S. Chandra (ed.). *Edible aroids.* Clarendon Press, Oxford. pp.3-9.
- PARDALES Jr., J. R. & DALION, S. S. 1986. Methods for rapid vegetative propagation of taro. *Trop. Agric. (Trinidad)* 63(4):278-280.
- PEREIRA, M.F.A. & VÁLID, I.F.M. 1984. Gibberellic acid and the inhibition of aerial tuberisation in *Solanum tuberosum* L. *Plant Growth Regulation.* 2:41-7.
- PERSEGLOVE, J. W. 1972. *Tropical crops. Monocotyledons.* John Wiley & Sons, Inc. New York. pp58-74.
- PIMENTEL GOMES, F. 1978. *Curso de estatística experimental* 8ª ed. Livraria Nobel S.A., São Paulo. 430p.
- PLOWMAN, T. 1969. Folk uses of new world aroids. *Economic Botany.* 23:97-122.
- PLUCKNETT, D.L.; PEÑA, R.S. de la & OBRERO, F. 1970. Taro (*Colocasia esculenta*). *Field Crop Abstracts* 23:413-26.
- PLUCKNETT, D.L. & PEÑA, R.S. de la. 1971. Taro production in Hawaii. *World Crops.* september/october. pp. 244-9.
- POLLOCK, C.J. & LLOYD, E.J. 1987. The effect of low temperature upon starch, sucrose and fructan synthesis in leaves. *Annals of Botany.* 60:231-5.
- PREISS, J. 1982. Regulation of the biosynthesis and

- degradation of starch. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:431-454.
- PRESSEY, R. 1969. Potato sucrose synthase: purification, properties and changes in activity associated with maturation. *Plant Physiol.* 44:759-764.
- RASHID, M.M. & DAUNICHT, H.J. 1979. Chemical composition of nine edible aroid cultivars of Bangladesh. *Scientia Horticulturae.* 10:127-134.
- RECONDO, E. & LELOIR, L.F. 1961. Adenosine diphosphate glucose and starch-synthesis. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 6(2):85-88.
- RODRIGUEZ-SOSA, E.J.; PARSI-ROS, O. & GONZÁLEZ, M.A. 1976. Composition of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and the rheological characteristics of its starch. *Journal of Agriculture of University of Puerto Rico, Rio Piedras.* 60(1):93-8.
- SAKAI, W.S. 1983. Aroid root crops: *Alocasia*, *Cyrtosperma* and *Amorphophallus*. In: Harvey T. Chan Jr. (ed.) *Handbook of tropical foods*. Marcel Dekker, Inc., New York. pp.29-81.
- SARRUGE, J.R. & HAAG, H.P. 1974. *Análises químicas em plantas*. Livroceres, Piracicaba. 56p.
- SCARPATI DE BRICEÑO, Z. 1975. Aislamiento y caracterización de almidón de seis variedades de papa peruana. *Anales científicos UNA*. Lima. Vol.XIII(3-4):75-90.
- SCHOCH, T.J. & MAYWALD, E.C. 1956. Microscopic examination of modified starches. *Analytical Chemistry.* 28(3):382-387.
- SHANNON, J.C. & CREECH, R.G. 1973. Genetics of storage

- polyglucosides in *Zea mays* L. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 210:279-289.
- SOMOGYI, M. 1945. A new reagent for the determination of sugars. *J. Biol. Chem.* 160:61-8.
- SPLITTSTOESSER, W.E.; MARTIN, F.W. & RHODES, A.M. 1973. The nutritional value of some tropical root crops. *Proc. Trop. Region Amer. Soc. Hort. Sci.* 17:290-4.
- SPLITTSTOESSER, W.E. & RHODES, A.M. 1973. Protein and amino acid values of some tropical root crops. III. *Res.* 15(4):6-7.
- SPLITTSTOESSER, W.E. 1977. Protein quality and quantity of tropical roots and tubers. *HortScience*. 12(4):294-9.
- STITT, M. & REES, T. 1979. Capacities of pea chloroplasts to catalyse the oxidative pentose-phosphate pathway and glycolysis. *Phytochemistry*. 18:1905-11.
- STONE, L.A. & LORENZ, K. 1984. The starch of *Amaranthus* - physico-chemical properties and functional characteristics. *Starch/Starke*. 36:232-7.
- STRAUSS, M.S. & GRIFFIN, J.L. 1984. Variability in taro, *Colocasia esculenta* starches: size, gelation and amylose content. In: SYMPOSIUM OF THE INTERNATIONAL SOCIETY FOR TROPICAL ROOT CROPS, 6th, Lima, 1983. Proceedings. Lima, International Potato Center. pp.165-170.
- STUMPF, P.K. & CONN, E.E. 1980. The biochemistry of plants. Vol. 3: Carbohydrates: structure and function. Academic Press, Inc., New York. 644p.
- SWAIN, R.R. & DEKKER, E.E. 1966. Seed germination studies. I. Purification and properties of an alpha-amylase from the

- cotyledons of germination peas. *Biochim. Biophys. Acta.* 122:75- 86.
- THARANATHAN, R.N.; MURALIKRISHNA, G.; SALIMATH, P.V. & RAGHAVENDRA RAO, M.R. 1987. Plant carbohydrates - an overview. *Proc. Indian Acad. Sci.(Plant Sci.)*. 97(2):81-155.
- THOMAS, T. H.; WAREING, P. F. & ROBINSON, P. M. 1965. Action of the sycamore "Dormin" as a gibberellin antagonist. *Nature*. 205:1270-1272.
- TOLMASKY, D.S. & KRISMAN, C.R. 1987. The degree of branching in alfa (1-4) - alfa (1-6) - linked glucopolysaccharides is dependent on intrinsic properties of the branching enzymes. *Eur. J. Biochem.* 168:393-397.
- TREVELYAN, W.E.; PROCTOR, D.P. & HARRISON, J.S. 1950. Determination of sugars on papers chromatograms. *Nature*. 166:444-5.
- TSAY, C.Y. & NELSON, O.E. 1969. Two additional phosphorylases in developing maize seeds. *Plant Physiol.* 44:159-167.
- TSAY, C.Y.; SALAMANI, F. & NELSON, O. 1970. Enzymes of carbohydrate metabolism in developing endosperm of maize. *Plant Physiol.* 46:299-306.
- TSAY, J.S. & KUO, C.G. 1980. Enzymatic activities of starch synthesis in potato tubers of different sizes. *Physiol.Plant.* 48:460-2.
- TYSON, R.H. & REES, T. 1988. Starch synthesis by isolated amyloplasts from wheat endosperm. *Planta.* 175:33-38.
- UMBREIT, W. W.; BURRIS, R. H. & STAUFFER, J. E. 1964.

- Monometric techniques. 4^o ed. Burges Publ. Co., Minnesota. 305p.
- VIGUE, J.T. & LI, P.H. 1975. Correlation between methods to determine the protein content of potato tubers. HortScience.10:625-627.
- WANG, Y. T. & BREEN, P. J. 1987. Distribution, storage, and mobilization of ¹⁴C-labeled assimilate in Easter lily. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112(3):569-573.
- WEBB, K.L. & BURLEY, W.A. 1964. Stachyose translocation in plants. Plant Physiol. 39:973.
- WHISTLER, R.L. & SMART, C.L. 1953. Polysaccharide chemistry. Academic Press, Inc., New York. 493p.
- WICKMAM, L. D.; PASSAM, F. C. & WILSON, L. A. 1984a. Dormancy responses to post-harvest application of growth regulators in Dioscorea species. Responses of bulbils, tubers and tuber pieces of three Dioscorea species. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 102:427-432.
- WICKMAM, L. D. PASSAM, F. C. & WILSON, L. A. 1984b. Tuber development, storage and germination in yams (Dioscorea spp.) in response to pre-harvest application of plant growth regulators. Journal Agricultural Science, Cambridge. 102:437- 442.
- ZÁRATE, N. A. H.; CASALI, V. W. D.; ALVAREZ, V. H. & daSILVA, J. F. 1988a. Curvas decrescimento produtivo de inhame (Colocasia esculenta (L.) Schott) 'Macaquinho', considerando cinco populações, cultivado em solo seco. R. Cient. Cult. 3:89-95.
- ZÁRATE, N. A. H.; CASALI, V. W. D.; ALVAREZ, V. H. & da

SILVA, J. F. 1988b. Curvas de crescimento produtivo de inhame (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) 'Chinês', considerando cinco populações, cultivado em solo seco. R. Cient. Cult. 3:53-58.

ZIMMERMAN, M.H. 1959. Translocation of organic substances on the phloem of trees. In: K.V. Thimann (ed.) The physiology of forest trees. Ronald Press Company, New York.

A P Ê N D I C E

TABELA 16 - Análise de regressão aplicada aos dados de peso de matéria fresca e seca e porcentagem de umidade das diferentes regiões de plantas de *X. sagittifolium*.

Característica	Teste F				R ²	Equação
	RL	RQ	RC	RD		
Peso Fresco						
Corno	11,74**	7,30*	0,13NS	0,19	0,96	$Y = 107,537 - 1,044x + 0,00199x^2$
Cormilho	11,37**	0,00NS	0,01NS	0,73	0,88	$Y = -233,288 + 3,074x$
Estolão	2,91NS	0,21NS	0,18NS	-	0,94	$Y = -752,623 + 5,547x - 0,0072x^2$
P. aérea	16,35**	48,54**	2,23NS	3,75	0,82	$Y = -1723,164 + 38,198x - 0,003x^2$
Peso Seco						
Corno	21,29**	30,03**	13,31**	1,56	0,93	$Y = 43,575 - 0,594x + 0,003x^2 - 0,000004x^3$
Cormilho	20,57**	1,60NS	0,10NS	0,04	0,91	$Y = -82,966 + 0,764x$
Estolão	4,59NS	0,17NS	1,46NS	-	1,00	$Y = 1067,9 - 22,223x + 0,0047x^2 - 0,0001x^3$
P. aérea	12,12**	32,53**	2,44NS	1,34	0,88	$Y = 165,114 + 2,333x - 0,005x^2$
% Umidade						
Corno	0,14NS	14,44**	12,20**	0,80	0,92	$Y = 72,449 + 0,3699x - 0,00186x^2 + 0,0000026x^3$
Cormilho	237,63**	22,33**	6,83*	38,86	0,77	$Y = 89,508 + 0,232x - 0,0013x^2 + 0,0000015x^3$
Estolão	0,35NS	0,89NS	2,20NS	-	1,00	$Y = 75,894$
P. aérea	0,49NS	0,30NS	1,88NS	2,70	-	$Y = 93,175$

ARELA 17 - Análise de regressão aplicada aos compostos do sistema subterrâneo de *X. sagittifolium* dentro de cada região estudada.

Característica	Teste F				R ²	Equação
	RL	RQ	RC	DR		
açúcar Solúvel						
Cormo	1,59NS	22,61**	3,11NS	1,73	0,70	$Y = 33,112 + 1,039x - 0,0026x^2$
Cormilho	73,96**	6,25**	0,03NS	35,46	0,53	$Y = 109,598 + 0,237x - 0,00129x^2$
Rizoma	0,74NS	0,69NS	0,00	-	0,99	$Y = 79,221 - 0,373x + 0,0006x^2$
açúcar Redutor						
Cormo	0,23NS	14,94**	6,79*	3,02	0,64	$Y = -3,158 + 1,479x - 0,00798x^2 + 0,000011x^3$
Cormilho	58,02**	1,77NS	0,70NS	7,96	0,75	$Y = 127,233 - 0,3295x$
Rizoma	0,52NS	6,78*	0,76NS	-	0,90	$Y = 99,536 - 0,663x + 0,00114x^2$
proteína Solúvel						
Cormo	0,33NS	1,34NS	0,51NS	7,69	-	$Y = 34,378$
Cormilho	24,03**	9,92**	2,26NS	18,95	0,45	$Y = 119,987 - 0,466x + 0,00079x^2$
Rizoma	3,53NS	16,55**	1,39NS	-	0,93	$Y = -196,730 + 1,791x - 0,00303x^2$
amido						
Cormo	1,30NS	8,81**	18,69	3,80	0,65	$Y = 517,928 - 7,675x + 0,046x^2 - 0,000073x^3$
Cormilho	71,07**	8,62**	4,01NS	4,19	0,86	$Y = -40,157 + 3,268x - 0,0047x^2$
Rizoma	1,64NS	7,52*	0,28NS	-	0,97	$Y = -15558,715 + 15,000x - 0,0226x^2$
prop. Aç. Redutor						
em relação ao Total						
Cormo	3,13NS	9,29**	6,71*	3,66	0,56	$Y = 19,868 + 0,716x - 0,0042x^2 + 0,0000062x^3$
Cormilho	60,26**	2,56NS	7,74	4,50	0,88	$Y = 9,219 + 1,524x - 0,0084x^2 + 0,00001x^3$
Rizoma	0,96NS	5,14*	0,64NS	-	0,90	$Y = 219,212 - 1,485x + 0,0027x^2$