

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo candidato
Carlos Roberto Bueno e aprovada pela
comissão julgadora.



CARLOS ROBERTO BUENO

Pesquisador do Departamento de Ciências Agronômicas
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

CONTROLE AMBIENTAL E AÇÃO DE REGULADORES DE CRESCIMENTO NO DESENVOL-
VIMENTO DE PLANTAS DE ARIÁ [Calathea allouia (Aubl.) Lindl.]

Tese apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas para a
obtenção do título de Doutor
em Ciências Biológicas na
área de Biologia Vegetal

Orientadora: Profª Drª M.F.A. PEREIRA

CAMPINAS

1989

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais HERMINIO e LUCIA,
com muito carinho

OFEREÇO

A minha esposa NORMA e filhos
MÔNICA, CARLINHOS e BRUNA

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A professora Dr^a Maria de Fátima D.A. Pereira, minha orientadora, pelo incentivo e dedicação em todas as etapas do trabalho

Aos professores Dr. Antonio Celso N. Magalhães, Dr. Ivany F.M. Válio e Dr. Ladaslav Sodek, pela criteriosa revisão e sugestões apresentadas na fase de pré-banca

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), pela oportunidade deste aprimoramento científico

Ao Centro de Pesquisas Químicas, Biológicas e Agrícolas (CPQBA) da UNICAMP, pela possibilidade de uso de equipamentos e laboratórios

Ao colega Olinto G. da Rocha Neto, da EMBRAPA, pelas facilidades na utilização de equipamentos

Aos professores e funcionários do Departamento de Fisiologia Vegetal (IB) da UNICAMP, pelo convívio e auxílio prestados

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos e auxílio financeiro prestados

Aos colegas de curso pela amizade e sugestões durante o decorrer do trabalho

Agradecimento especial à minha esposa NORMA P.E. BUENO, pelo sacrifício, paciência e compreensão

Enfim, a todos que direta ou indiretamente colaboraram com o desenvolvimento do presente trabalho

SUMÁRIO

	página
INTRODUÇÃO	1
1- Considerações gerais	1
2- Considerações sobre <u>Calathea allouia</u> (Aubl.) Lindl.	2
3- Fatores do ambiente e desenvolvimento vegetal	3
3.1- Fotoperíodo	3
3.2- Temperatura	10
3.3- Disponibilidade da água	13
4- Reguladores de crescimento	20
4.1- Ácido giberélico (GA ₃)	21
4.2- Cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC)	23
4.3- Ácido 2-cloroetil-fosfônico (CEPA)	25
4.4- Ácido abscísico (ABA)	27
5- Objetivo	29
MATERIAL E MÉTODOS	30
1- Material biológico	30
2- Desenvolvimento das plantas	30
3- Análise do crescimento	34
4- Análises bioquímicas	35
4.1- Extração e dosagem de açúcares solúveis totais	37

4.2- Extração e dosagem de polissacarídeos solúveis em água	38
4.3- Extração e dosagem de amido	38
4.4- Extração e dosagem de proteínas	39
4.5- Extração e dosagem de aminoácidos livres totais	40
4.6- Extração e dosagem de prolina livre	40
4.7- Extração e dosagem de clorofilas	41
5- Determinações biofísicas	43
6- Estudos de fotoperiodismo	43
7- Estudos de termoperiodismo	44
8- Estudos de disponibilidade de água	45
9- Estudos de reguladores de crescimento	46
9.1- Giberelinas endógenas	46
9.1.1- Coleta, extração e fracionamento	46
9.1.2- Purificação	48
9.1.3- Bioteste do alongamento do hipocótilo de al- face	48
9.2- Reguladores exógenos	49
9.2.1- Efeitos da aplicação de ácido giberélico (GA ₃)	49
9.2.2- Efeitos da aplicação de cloreto de 2-clo- roetil-trimetil-amônio (CCC)	51
9.2.3- Efeitos da aplicação de ácido 2-cloroetil- fosfônico (CEPA)	51
9.2.4- Efeitos da aplicação de ácido abscísico (ABA)	52
10- Tratamento estatístico	52

RESULTADOS	54
1- Efeitos do fotoperíodo	54
1.1- Ensaio em casa de vegetação	54
1.2- Ensaios em câmaras de crescimento	62
1.2.1- Análise do crescimento	62
1.2.2- Determinações bioquímicas	69
1.2.3- Parâmetros biofísicos	77
2- Efeitos do termoperíodo	77
2.1- Análise do crescimento	81
2.2- Determinações bioquímicas	87
2.3- Parâmetros biofísicos	96
3- Efeitos de níveis de hidratação do solo	100
3.1- Ensaio em casa de vegetação	100
3.2- Ensaio em câmara de crescimento	105
3.2.1- Análise do crescimento	105
3.2.2- Determinações bioquímicas	109
3.2.3- Parâmetros biofísicos	115
4- Efeitos de reguladores de crescimento	115
4.1- Detecção de giberelinas endógenas	115
4.2- Efeitos da aplicação de ácido giberélico (GA ₃)	118
4.2.1- Ensaio em casa de vegetação	118
4.2.2- Ensaio em câmara de crescimento	127
4.2.3- Ensaio em câmara de germinação	130
4.3- Efeitos da aplicação de cloreto de 2-cloroetil- trimetil-amônio (CCC)	130

4.3.1- Ensaio em casa de vegetação	130
4.3.2- Ensaio em câmara de germinação	133
4.4- Efeitos da aplicação de ácido 2-cloroetil-fosfônico (CEPA)	133
4.5- Efeitos da aplicação de ácido abscísico (ABA)	139
4.5.1- Análise do crescimento	139
4.5.2- Determinações bioquímicas	142
4.5.3- Parâmetros biofísicos	145
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	149
RESUMO	182
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	185

INTRODUÇÃO

1- Considerações gerais

A urgente necessidade da ampliação de fronteiras agrícolas pelo homem, visando o aumento de produtos alimentares, farmacológicos, fibras e de energia, colocam em risco as atuais áreas remanescentes de florestas tropicais, notadamente a Amazônia. As condições ecológicas específicas da região tem, em geral, frustrado as tentativas de exploração econômica racional, porém, em função da extensão territorial e da implantação de programas governamentais oferecendo facilidades financeiras, a colonização vem se desenvolvendo de forma acelerada e caótica.

A riqueza da diversidade florística da região é estimada em mais de 50 mil espécies de plantas, cujo conhecimento científico do potencial de exploração é reduzido a poucas dezenas (SCHULTES, 1977), como o cacau, seringueira, abacaxi, guaraná, castanha-do-Brasil, além de outras com expressão regional.

Diversos trabalhos vem demonstrando o potencial econômico de inúmeras espécies (HOEHNE, 1946; CAVALCANTE, 1979; KERR & CLEMENT, 1980; BUENO & WEIGEL, 1982; CLEMENT *et al.*, 1982; KERR & POSEY, 1984; VENTURIERI *et al.*, 1987), porém há necessidade de se estudar e conhecer os processos biológicos fundamentais de cada espécie, visando melhor caracterizar o seu potencial de exploração.

2- Considerações sobre Calathea allouia (Aubl.) Lindl.

Calathea allouia pertence à família Marantaceae, apresentando distribuição essencialmente tropical, sendo a espécie encontrada desde as Antilhas até o norte da América do Sul (LEON, 1968). Dentre os gêneros descritos, os mais importantes são Marantha e Calathea (JOLY, 1976), apresentando abundante folhagem, daí sua exploração como espécies ornamentais (LAWRENCE, 1951; RIZZINI & MORS, 1976). CORRÊA (1926) reporta sobre os diversos nomes vulgares regionais encontrados na literatura para a espécie: ariá, variá, tupinambur, yuquilla, lorenes, lirem, cocurito, água bendita, alleluia, leren e sweet corn tuber. KAY (1973) reporta o uso de tintura das folhas de C. allouia na medicina caseira como diurético, para o tratamento de cistite. Segundo MARTIN & CABANILLAS (1976), o gênero Calathea é formado por mais de 100 espécies, algumas delas desenvolvendo-se naturalmente no sub-bosque de florestas tropicais, cujas condições do ambiente são caracterizadas por baixos níveis de radiação e solos contendo alto teor de matéria orgânica e adequada disponibilidade de água, na maior parte do ano.

C. allouia se reproduz vegetativamente por meio de rizomas, os quais contém cerca de 20 gemas, sendo o florescimento bastante reduzido (menos que 2%), sem contudo ocorrer a formação de sementes viáveis (BUENO & WEIGEL, 1982; NODA et al., 1984). Sob condições naturais da Amazônia, a planta durante o desenvolvimento acumula reservas, ocorrendo a formação de raízes tubero-

sas, as quais são consumidas por diversos grupos indígenas e populações do interior da região amazônica. KERR & CLEMENT (1982) reportam a seleção de duas "variedades" de ariá, pelos índios Desâna. Segundo MARTIN & CABANILLAS (1976), a qualidade da proteína é de elevado valor, considerando os níveis de aminoácidos essenciais, notadamente lisina e metionina.

Apesar do potencial para a produção a baixo custo de um alimento regional adaptado às condições de clima e solo, a exploração agrícola de *C. allouia* se restringe a pequenas áreas, dentro de uma agricultura de subsistência, frequentemente consorciada com cultivos de outras espécies como a mandioca, banana e outras fruteiras, visando o consumo das raízes tuberosas a nível familiar e comercialização em pequenas feiras livres.

3- Fatores do ambiente e desenvolvimento vegetal

3.1- Fotoperíodo

A medida relativa do comprimento do dia, ou seja, fotoperíodo é, sem dúvida, um dos fatores determinantes de muitas respostas morfo-fisiológicas apresentadas pelas plantas, sendo considerado também como um fator de importância na distribuição geográfica de espécies vegetais, em função do grau de dependência fotoperiódica dos processos biológicos. O fotoperíodo é um fator determinado precisamente pela latitude, apresentando amplitudes menores durante o ano em regiões tropicais, aproximando-se do

equador. É evidente que, além do fotoperíodo, outras características referentes à luz, como qualidade espectral, intensidade e direcionamento podem modular o desenvolvimento da planta. Além disso, os efeitos interativos com temperatura, disponibilidade de água, nutrição mineral e fatores endógenos, são responsáveis pela expressão dos caracteres genéticos da espécie.

Os efeitos do fotoperíodo no desenvolvimento vegetal tem sido demonstrados por inúmeros trabalhos, notadamente acerca da floração (GARNER & ALLARD, 1923; BORTHWICK & PARKER, 1938a; 1938b; 1939; VÁLIO & ROCHA, 1977; MONTEIRO & SHARIF, 1985).

As folhas representam nas plantas o local de maior percepção da presença da luz (LEOPOLD, 1964; ALEIXO & VÁLIO, 1976), onde supõe-se que a epiderme superior seja mais sensível do que aquela inferior (WHATLEY & WHATLEY, 1982) e o pigmento fotoreceptor envolvido parece ser o fitocromo (THOMAS & VINCE-PRUE, 1984).

O crescimento vegetativo é, em geral, promovido por fotoperíodos longos. A expansão foliar normalmente é maior sob fotoperíodos longos, sendo que a interrupção do período de escuro, em várias espécies sob fotoperíodo curto, tem-se mostrado eficiente (COCKSHULL, 1966; HUGES & COCKSHULL, 1966; MONTEIRO & SHARIF, 1985; HEIDE *et al.*, 1985). VINCE-PRUE (1975) reporta que os efeitos de fotoperíodos longos na área foliar resultam de alterações no conteúdo de água na folha e distribuição de matéria seca, promovendo maior área específica. Inúmeros trabalhos têm confirmado esse comportamento para diversas espécies, como em feijão alado (WONG & SCHWABE, 1979), milho (STEVENSON & GOODMAN, 1972;

RUSSEL & STUBER, 1983; MONTEIRO & SHARIF, 1985), Stevia (VÁLIO & ROCHA, 1977; METIVIER & VIANA, 1979), mandioca (LOWE et al., 1976; INDIRA, 1978; KEATING et al., 1985), batata (MENDONZA & HAYNES, 1977; DEMAGANTE & ZAAG, 1988).

Alguns trabalhos, no entanto, têm mostrado resultados opostos, como para Impatiens balsamina (SAWHNEY et al., 1978), onde os autores observaram caules menores e menor número de flores em plantas sob fotoperíodo longo. HEINS & WILKINS (1979) encontraram menor crescimento vegetativo sob dias longos para Alstroemeria sp. e sugeriram ser devido à simultânea indução e desenvolvimento floral, competindo por fotoassimilados. ZAIDAN (1987), observou em Hyptis comportamento semelhante (a espécie é de dias curtos para florecimento), porém o grau de expressão do desenvolvimento foi influenciado pela interação com temperatura, posição do ramo lateral avaliado e número de dias sob fotoperíodo curto. No mesmo trabalho foi verificado que quando dias longos foram inseridos entre dias curtos, o resultado alterou-se, pois as plantas apresentaram menor altura e ramos laterais mais curtos.

Os estudos sobre a influência do fotoperíodo na tuberculização têm sido concentrados em espécies desenvolvendo-se em regiões temperadas ou subtropicais, onde a variação fotoperiódica anual é mais evidente. A maioria das espécies que forma tubérculos ou raízes tuberosas têm, em geral, a iniciação promovida por fotoperíodos mais curtos (GARNER & ALLARD, 1923; CHAPMAN, 1958; NITSCH, 1966; VINCE-PRUE, 1975; LOWE et al., 1976; STEWARD et al.

1981; KEATING *et al.*, 1985), apesar de existirem diferentes exigências entre espécies e mesmo dentre variedades, as necessidades fotoperiódicas para a tuberização podem ser diversas (PUROHIT, 1970; KEATING *et al.*, 1985). Existem espécies que necessitam dias longos para a iniciação da tuberização como demonstraram MANN (1952) para alho e NITSCH (1966) e STEER (1980) para cebola. Em Begonia evansiana, ESASHI & NAGAO (1958) mostraram que a espécie pode apresentar tuberização aérea e subterrânea, porém com exigências fotoperiódicas diferentes. Sob fotoperíodo longo não é observada a tuberização na parte aérea, enquanto o processo é promovido na parte subterrânea.

A iniciação da tuberização é um processo indutivo, envolvendo um ou mais estímulos, os quais são originados nas folhas e translocados na planta para o local onde o órgão de reserva deverá se formar. A relação entre a duração do dia e da noite determina a resposta que pode ser de caráter qualitativo ou apenas quantitativo. EWING & WAREING (1978), reportaram que o fotoperíodo adequado para a espécie tuberizar é aquele onde a quantidade do estímulo sintetizado produz "forte indução", referindo-se ao balanço final de promotores e inibidores da tuberização.

De maneira geral, as condições indutoras para a tuberização, relacionadas com uma parada no crescimento axial e incremento no crescimento radial, são as mesmas que promovem a inibição da brotação de gemas. Condições que promovem maior síntese de inibidores de crescimento, em relação aos promotores, são favoráveis à tuberização e provocam a dormência em gemas. Dessa forma o

fotoperíodo pode apresentar um efeito indireto na brotação, em função de alterações no balanço hormonal.

HEIDE (1967; 1968), estudando Regonia mostrou que o desenvolvimento de gemas laterais em folhas foi positivamente influenciado por dias curtos. A aplicação exógena de ABA promoveu a brotação, quando em fotoperíodo não indutor ao processo. O estímulo para a brotação de gemas sob dias curtos, em várias espécies, parece envolver um aumento dos níveis de ABA nas folhas, assim como uma redução nos níveis de auxinas e giberelinas (DIGBY & WAREING, 1966; HEIDE, 1969; LENTON et al., 1972).

De maneira geral fotoperíodos longos tendem a aumentar os níveis de auxinas e giberelinas nas folhas, enquanto que os níveis de citocininas e ABA são promovidos por fotoperíodos curtos (VINCE-PRUE, 1975). Em plantas que tuberizam sob fotoperíodos longos, como a cebola, CLARCK & HEATH (1962), sugeriram que as auxinas tem um importante papel como mecanismo regulador da formação de bulbos, pois plantas transferidas de dias curtos para dias longos apresentaram um aumento nos níveis de auxinas (favorecendo a indução) e a seguir uma redução. A tuberização foi verificada em plantas sob fotoperíodo curto (não indutor), quando foi fornecido às raízes auxina exógena.

Diversos autores têm demonstrado em batata a importância na tuberização de altos níveis de citocininas e ABA, associados a baixos níveis de giberelinas, em plantas sob dias curtos (MAUK & LANGUILE, 1978; KRAUS, 1978; KODA & OKAWAZA, 1983; 1988).

PEREIRA & VÁLIO (1984), mostraram que a aplicação de GA₃ exógeno em plantas de batata induzidas por fotoperíodo curto, inibiu a tuberização.

HEIDE *et al.* (1985) estudando Poa pratensis, conseguiram substituir os efeitos de dias longos, pela aplicação de GA₃, em várias concentrações, em plantas crescendo sob dias curtos. No mesmo trabalho, a aplicação de CCC, antagônico à ação das gibberelinas, em plantas sob dias longos, foi observado comportamento similar aquelas crescendo sob dias curtos.

O fotoperíodo, apresentando efeitos sobre vários processos fisiológicos no desenvolvimento vegetal, como crescimento, floração, frutificação, tuberização, entre outros, pode, conseqüentemente alterar a síntese e direcionamento do fluxo de fotoassimilados, em função dos diferentes sítios de consumo, ou regiões de dreno.

A produção e distribuição de fotossintatos são fenômenos que envolvem a capacidade fotossintética, transporte e demanda de órgãos em desenvolvimento, notadamente sementes e tubérculos (EVANS, 1975; TING, 1981). Um dos principais produtos da fotossíntese é a sacarose, a qual é translocada das folhas para os sítios de consumo, ou pode ser estocada durante o dia na forma de amido, o qual à noite é quebrado novamente em açúcares simples e então translocado para as regiões de dreno.

Os efeitos do fotoperíodo na produção de carboidratos geralmente indicam uma redução no transporte de açúcares e um acúmulo de amido nas folhas, em plantas submetidas a fotoperíodos

curtos, possivelmente devido a atividades reguladoras de enzimas específicas envolvidas no processo (SICHER *et al.*, 1982; HUBER *et al.*, 1984; JABLONSKI & GEIGER, 1987; VASSEY, 1989).

PEREIRA & VÁLIO (1984), mostraram que plantas induzidas por fotoperíodo curto, apresentavam maior acúmulo de amido nas gemas que plantas sob fotoperíodo longo (não indutor), no entanto, a aplicação de GA₃ reduziu o teor de amido sob fotoperíodo curto.

GRANGE (1985), demonstrou em plantas de pimenta que mesmo com uma diminuição da fotossíntese líquida, devido ao encurtamento do fotoperíodo, o nível de exportação de assimilados não variou, em função de um adequado suprimento de amido acumulado. Em fotoperíodo de 10 horas, as folhas armazenaram amido suficiente para manter uma taxa relativamente constante de exportação, sem prejuízos aos processos vitais da planta. O autor concluiu que a taxa de exportação foi limitada durante o dia pelo processo de carregamento do floema e durante a noite pela taxa de mobilização das reservas. ZAIDAN (1987), estudando efeitos do fotoperíodo em plantas de Hyptis brevipes, não detectou diferenças significativas nos níveis de carboidratos solúveis e amido, sob condições indutoras ou não ao florescimento. Diferenças diárias nos teores foram observadas, porém a variação foi atribuída ao ritmo endógeno das plantas.

3.2- Temperatura

A temperatura é um fator ambiental que apresenta efeitos decisivos no desenvolvimento vegetal. Esses efeitos podem atuar em conjunto com aqueles do fotoperíodo, chamados então de efeitos termofotoperiódicos, ou isoladamente. As plantas possuem um mecanismo de auto regulação da temperatura, em função da temperatura do ambiente, tentando aproximá-las. São pois organismos poiquilotérmicos (TING, 1981; LARCHER, 1986; HALE & ORCUTT, 1987).

Os efeitos da temperatura no desenvolvimento vegetal variam de acordo com a espécie, idade da planta, processo metabólico envolvido e tempo de exposição à temperatura, ocorrendo, para cada passo, uma faixa térmica ótima.

O crescimento vegetativo, de maneira geral, tem seu maior desenvolvimento a temperaturas entre 20°C e 30°C para a maioria das espécies cultivadas, sendo que a alternância diurna e noturna normalmente é mais adequada ao desenvolvimento. A temperatura noturna em geral é a de maior importância (DALE, 1964; HE-RATH & ORMROD, 1979; KETRING, 1984).

Os efeitos da temperatura na fotossíntese tem sido estudados por diversos autores, acerca de várias espécies. Temperatura ótima para trigo e cevada foi observada ao redor de 24°C (LEACH, 1979), maçã a 25°C (SEELEY & KAMMERECK, 1977), girassol a 27°C (ENGLISH *et al.*, 1979), batata na faixa de 16°C a 25°C (KU *et al.*, 1977). Em batata, a temperaturas acima de 29°C, os car-

boidratos consumidos na respiração excedem aqueles produzidos pela fotossíntese (BODLAENDER, 1978).

Na tuberização, o efeito da temperatura é tão importante quanto o fotoperíodo, podendo um fator substituir o outro. De maneira geral, temperaturas noturnas amenas são favoráveis à tuberização, para a maioria das espécies (JOLIVET, 1969), especialmente em batata (GREGORY, 1956; 1965; ALVEY, 1965; STEWARD *et al.* 1981). Em Psophocarpus tetragonolobus (feijão alado), em plantas sob fotoperíodo indutor, a tuberização foi significativamente reduzida quando a temperatura noturna foi alterada de 14°C para 26°C (WONG & SCHWABE, 1979).

Algumas espécies têm exigências termoperiódicas distintas, assim, foi observado em Stachys sieboldi que a formação de tubérculos é favorecida por temperaturas noturnas baixas, porém a indução ocorre sob temperaturas altas (LAGARDE, 1964; 1971). Em Cyperus rotundus, ALEIXO (1975) observou comportamento inverso, ou seja, as plantas foram induzidas por temperaturas noturnas baixas (15°C), enquanto o crescimento dos tubérculos foi favorecido por temperaturas altas (30°C), padrão semelhante havia sido observado por COURDUROUX (1960; 1966a; 1966b), em Ficaria rannunculoides.

Espécies que apresentam a tuberização favorecida por dias longos exigem, em geral, temperaturas mais elevadas, como por exemplo alho (MANN, 1952; NITSCH, 1966) e a cebola (ABDALA, 1967; STEER, 1980).

SMITH (1970), POLLOCK et al. (1983) e WAGNER et al. (1983), postularam que plantas forrageiras e cereais acumulam carboidratos não estruturais quando expostos a temperaturas baixas por longos períodos.

Em plantas de cevada, SICKER & KREMER (1986), observaram que com a alteração da temperatura noturna de 20°C para 10°C, o conteúdo de carboidratos não estruturais aumentou em cerca de 3 vezes. A quantidade de sacarose e amido acumulado nas folhas foi significativamente maior no tratamento de temperatura mais baixa. No entanto, as taxas de acúmulo (por unidade de tempo) de sacarose e carboidratos não estruturais não mostraram diferenças, se apresentando essencialmente lineares, durante todo o período de luz, enquanto a taxa para amido foi reduzida a 10°C. Um aumento na síntese e acúmulo de outros carboidratos, como frutano de baixo peso molecular também foi observado em folhas (WAGNER et al., 1983; SICKER & KREMER, 1986). Os autores sugeriram que sob baixas temperaturas ocorre deficiência na exportação de açúcares da folha para as demais partes da planta.

A temperatura pode apresentar efeitos indiretos no desenvolvimento vegetal, como por exemplo alterar o balanço hídrico, absorção e transporte de nutrientes e de reguladores de crescimento. Sob temperaturas baixas, alterações físico-químicas da água do solo, aliadas a menor permeabilidade de membranas, reduzem a absorção de água pelas raízes, promovendo estresse hídrico na planta (BOYER, 1985; HALE & ORCUTT, 1987), que por sua vez tem grande influência no comportamento estomático (MARKHART et al.,

1980). LARCHER (1986) comenta que o principal efeito da temperatura no comportamento estomático é com relação à velocidade de abertura e fechamento, controlando a perda de calor através da transpiração.

3.3- Disponibilidade de água

A água é o mais abundante componente da matéria viva, compreendendo frequentemente mais de 90% da massa do protoplasma celular, participando ativamente em reações bioquímicas, principalmente na fotossíntese e respiração, assim como na síntese e translocação de fotoassimilados e de reguladores de crescimento (KRAMER, 1969; LEVITT, 1980; DAVIES *et al.*, 1986).

A absorção e transporte de água pela planta responde a uma diferença de gradiente da energia livre no sistema solo-planta-atmosfera (BOYER, 1985), e a transpiração, assim como a concentração osmótica das células, promovem a entrada de água pelas raízes (LEOPOLD, 1964; KRAMER, 1969)

SUTCLIFFE (1980), cita que a maior parte da água absorvida é perdida por evapotranspiração, estimando que, em milho, apenas 2% da quantidade absorvida fica retida nos tecidos e 0,2% é utilizada na fotossíntese.

A deficiência hídrica na planta ocorre quando o consumo de água excede a absorção. O estresse é portanto promovido por deficit de água na planta e só indiretamente no solo, já que é o resultado de uma complexa interação de fatores no sistema solo-

planta-atmosfera, cujo balanço pode promover situações especiais de estresse (BEGG & TURNER, 1976; TURNER & BEGG, 1981).

O déficit hídrico apresenta marcantes efeitos no desenvolvimento vegetal. As primeiras alterações, a nível celular, referem-se à perda de turgescência, que afeta a taxa de expansão e tamanho das células, com conseqüente redução no crescimento, no alongamento do caule, na expansão foliar e na abertura estomática (HALE & ORCUTT, 1987). A divisão celular, no entanto, é reportada como sendo menos sensível ao estresse do que o alongamento (KRAMER, 1969; HSIAO, 1973; LEVITT, 1980; KRIEDEMANN, 1986).

O déficit hídrico altera não só o crescimento foliar, como também acelera a senescência e reduz a taxa de fotossíntese líquida por unidade de área foliar (TURNER & BEGG, 1981).

As plantas podem apresentar diversas estratégias (fisiológicas, morfológicas ou de desenvolvimento), para melhor suportar condições adversas do meio ambiente, em relação ao déficit hídrico. O fechamento estomático, reduzindo o consumo de água por transpiração e o acúmulo de solutos com capacidade de regular o potencial osmótico são os processos fisiológicos mais conhecidos. Com o fechamento dos estômatos aumenta a resistência a trocas gasosas e o CO_2 atmosférico deixa de ser absorvido, reduzindo a fonte de produção de fotoassimilados. Por outro lado, o transporte de água, nutrientes, fotoassimilados e reguladores de crescimento, também é afetado, promovendo uma paralização generalizada no desenvolvimento (podendo conduzir a planta à morte, em estresses excessivos), reduzindo a capacidade de drenar os assimi-

lados (WARDLAW, 1969; BOYER, 1985).

EL-SHARKAWY & COCK (1987), avaliando os efeitos da deficiência hídrica por 90 dias na cultura de mandioca, mostraram que as plantas, durante o período de estresse, eliminaram folhas velhas e produziram menos folhas e menores que o controle, assim reduziram a transpiração e o consumo de água. O crescimento, tanto aéreo como subterrâneo, foi paralizado. No entanto, após a reidratação, o rápido incremento no índice de área foliar levou a um grande aumento na síntese e transporte de fotoassimilados e a produção final de raízes tuberosas não foi diferente das plantas não submetidas ao estresse.

Estudos realizados em batata sobre os efeitos do déficit hídrico na produtividade, foram desenvolvidos por LOON (1981) e MACKERRON & JEFFERIES (1988), os quais observaram, apesar da ocorrência da tuberização, significativa redução no número, tamanho médio e produção total de tubérculos.

É bastante conhecido o fato do fechamento dos estômatos em plantas submetidas a estresse hídrico, tendo-se verificado variações entre espécies e variedades, bem como idade da folha e da planta, condições de crescimento e severidade do estresse (BEADLE *et al.*, 1978; JONES & RANSON, 1979; TURNER & BEGG, 1981; McCREE & RICHARDSON, 1987; MANSFIELD, 1987). O efeito direto da deficiência hídrica no comportamento estomático é a perda da turgescência das células do mesófilo e em seguida das células-guarda, promovendo o fechamento dos estômatos (KRAMER, 1969). O aumento no teor de CO₂ intercelular, em função de alterações nos

processos da fotossíntese e respiração podem também atuar no aumento da resistência estomática à difusão, em interação com vários reguladores de crescimento (MANSFIELD, 1987).

O acúmulo de ABA nas folhas de plantas submetidas a deficiência hídrica tem sido sugerido como uma das alterações responsáveis pelo fechamento estomático (CUMMINS *et al.*, 1971; RASCHKE, 1975; CORNISH & ZEEVAART, 1986). Outra possível causa do aumento da resistência estomática foi atribuída ao acúmulo de etileno e seus precursores, porém os resultados até o momento são contraditórios (PALLAGHY & RASCHKE, 1972; STUMPF & JOHNSON, 1987).

O ajustamento osmótico, ou seja, a capacidade de reduzir o potencial osmótico por meio de maior concentração de solutos, auxilia a planta a manter o turgor positivo, possibilitando manter a expansão foliar e atividades fotossintéticas até certo nível, durante o decorrer de um período de estresse (JONES & TURNER, 1978; ZIMMERMANN, 1978; TURNER, 1986; OOSTERHUIS & WULLSCHLEGER, 1987). Apesar da manutenção de um determinado nível de fotossíntese durante o estresse, a eficiência do processo é reduzida devido principalmente a um acúmulo de fotoassimilados (por deficiência no transporte ou falta de dreno), ou a interferência em atividades enzimáticas no caminho fotossintético (JONES *et al.*, 1980).

Tem sido detectado em inúmeras espécies o ajustamento osmótico, como em algodão (CUTLER & RAINS, 1979; FERREIRA *et al.*, 1979; ACKERSON, 1981; OOSTERHUIS & WULLSCHLEGER, 1987), trigo

(MORGAN, 1977), milho (ACEVEDO *et al.*, 1979; MICHELENA & BOYER, 1982), sorgo (JONES & TURNER, 1978; TURNER *et al.*, 1978), arroz (MADRUGA & RENA, 1977; CUTLER *et al.*, 1980), cevada (MATSUDA & RIAZI, 1981), girassol (TURNER *et al.*, 1978), seringueira (CORRÊA *et al.*, 1986/87), Eucalyptus (MYERS & NEALES, 1986).

OOSTERHUIS & WULLSCHLEGER (1987), trabalhando com sorgo, mostraram que o ajustamento osmótico pode ser regulado pelo número de ciclos de estresse-reidratação, aumentando progressivamente a capacidade de maior acúmulo de solutos. Após o estresse, as folhas de plantas osmoticamente reguladas retornaram a concentração de solutos a um nível semelhante ao do controle, após 6 dias da reidratação. No mesmo trabalho, os autores verificaram que a osmorregulação pode ocorrer tanto na parte aérea como nas raízes, porém na parte subterrânea a retomada dos níveis normais, após a reidratação, é mais lenta. Resultados semelhantes foram observados em outras espécies (OSONUBI & DAVIES, 1978; SHARP & DAVIES, 1979).

Um dos solutos que pode se acumular em plantas sob estresse (osmorreguladores), é o aminoácido prolina. O acúmulo de prolina livre, apesar de não ser uma regra universal, tem sido encontrada em plantas sob diversos tipos de estresse, como baixas temperaturas (CHU *et al.*, 1974a; ASPINALL & PALEG, 1981; BERNIER *et al.*, 1981) e o excesso de sais (BUHL & STEWART, 1983), principalmente potássio (MUKHERJEE, 1974; UDAYAKUMAR *et al.*, 1976), mas sobretudo sob estresse hídrico. Os primeiros autores a reportarem sobre o aumento de prolina livre em plantas sob estresse hídrico

foram KEMBLE & MACPHERSON (1954), estudando plantas de Azevén e observaram que o acúmulo foi devido à síntese de novo do aminoácido e não só em função da degradação de proteínas. O acúmulo de prolina livre em plantas estressadas tem sido confirmado por inúmeros trabalhos (CHEN et al., 1964; SINGH et al., 1973a; b; RENA & MASCIOTTI, 1976; CORRÊA et al., 1986/87).

A deficiência hídrica na planta em geral promove uma desorganização nos níveis normais dos reguladores de crescimento, cuja interação entre os mesmos pode promover alterações no desenvolvimento vegetal. As mais conhecidas e estudadas referem-se aos níveis de ABA e etileno, enquanto que para auxinas, giberelinas e citocininas, os resultados são menos conclusivos. Tem sido mencionado que durante o desenvolvimento do estresse hídrico normalmente são elevados os níveis de ABA (HIRON & WRIGHT, 1973; AHARONI et al., 1977; WALTON, 1980; CORNISH & ZEEVAART, 1986), e etileno (ABELES, 1973; WRIGHT, 1977; HOFFMAN et al., 1983; STUMPF & JOHNSON, 1987). Redução nos níveis de giberelinas (AHARONI et al., 1977; AHARONI & RICHMOND, 1978), citocininas (ITAÍ & VAADIA, 1965; 1971) e auxinas (DAVENPORT et al., 1977; 1980), têm sido reportada.

Solos em capacidade de campo normalmente apresentam 10% a 30% do seu volume destinados à fase gasosa (FITTER & HAY, 1983; HALE & ORCUTT, 1987). O excesso de água no perfil, ou o alagamento, consiste em substituir os espaços destinados ao ar no solo (fase gasosa) por água (fase líquida). LEVITT (1980) considera que o primeiro efeito secundário do alagamento é a lixiviação de

sais minerais e compostos intermediários essenciais da raiz, em função do grande volume de água no solo. Os efeitos do alagamento do solo na planta, são devidos à deficiência de O_2 e excessos de CO_2 e de etileno.

Diversas alterações morfo-fisiológicas apresentadas por plantas submetidas ao alagamento aparentemente são devidas ao alto nível de etileno (DREW *et al.*, 1981; KAWASE, 1981; KONINGS, 1982), como por exemplo a formação de raízes adventícias e aerênquimas, que representam alternativas de adaptação ao estresse, já que o fornecimento de O_2 para as raízes passa a ser via atmosférica e a entrada na planta é principalmente por meio de lenticelas de caules e raízes (HOOK *et al.*, 1971; PHILIPSON & COUTTS, 1978; TOPA & McLEOD, 1986). Em plantas de girassol não estressadas, KAWASE (1974) conseguiu simular os efeitos de alagamento com a aplicação de etefon, o qual, na planta libera etileno. SOFFER & BURG (1988) e SOFFER *et al.* (1989), no entanto, não detectaram envolvimento do etileno na formação de raízes adventícias.

Estudos realizados em três espécies de Pinus com diferentes graus de tolerância ao alagamento, TOPA & McLEOD (1986) observaram reações adaptativas diferentes, sendo que quanto maior a capacidade de formar lenticelas e aerênquimas, maior a tolerância ao alagamento. Resultados semelhantes foram obtidos por CLEMENS *et al.* (1978), em espécies de Eucalyptus.

Efeitos do alagamento no comportamento estomático têm sido estudados para diversas espécies. De maneira geral ocorre o fechamento estomático durante o estresse (KOZLOWSKI & PALLARDY,

1979; GOMES & KOZLOWSKI, 1980; JACKSON & HALL, 1987; JACKSON *et al.*, 1988), mesmo que o potencial osmótico da folha permaneça inalterado, em função de um balanço entre os níveis de ABA e etileno (SCHRAVENDIJK & ANDEL, 1986). No entanto, com o decorrer do tempo, a planta pode desenvolver mecanismos adaptativos e o comportamento estomático retornar ao estado normal, notadamente após o desenvolvimento de raízes adventícias e/ou a emissão de folhas novas, durante o estresse (GOMES & KOZLOWSKI, 1980; NEWSOME *et al.*, 1982).

SAGLIO (1985) estudando plântulas de milho, concluiu que o efeito mais importante da anaerobiose, considerando a distribuição de fotoassimilados, foi na redução de atividade do dre-no e não propriamente no transporte. Resultados semelhantes foram obtidos em alfafa e trefólio por BARTA (1987), verificando comportamento diverso entre as espécies, tendo o trefólio maior capacidade de assimilação do CO₂ marcado e translocação de assimilados, sendo portanto mais tolerante à anaerobiose que a alfafa.

4- Reguladores de crescimento

4.1- Ácido giberélico (GA₃)

Um dos principais efeitos atribuídos às giberelinas, a nível celular, é a promoção do alongamento, sem contudo aumentar significativamente a divisão (JONES, 1973; DURNAM *et al.*, 1977; EVANS, 1984).

No entanto, o efeito no alongamento celular é mais conclusivo na parte aérea, pois os resultados em raízes têm-se mostrado contraditórios, já que ocorre interação com níveis de auxinas e inibidores, assim como sensibilidade à presença de luz (BUTCHER & STREET, 1960; SVENSON, 1972; KRISHNAMOORTHY, 1981a; FELDMAN, 1984; TANIMOTO, 1988).

Em plantas de batata, no período de indução da tuberização, ocorre sensível redução nos níveis de giberelinas (PONTEZICA, 1970; RAILTON & WAREING, 1973; KUMAR & WAREING, 1974; MENZEL, 1985a). A tuberização é inibida quando condições do ambiente favorecem elevada síntese de giberelinas, como fotoperíodos longos, baixa irradiância, altas temperaturas e fornecimento contínuo de nitrogênio (KRAUSS & MARSCHNER, 1982).

ABDULLAH & AHAMAD (1980), aplicaram GA₃ em plantas de batata e verificaram aumento no peso fresco total de folhas (sem aumentar o tamanho das mesmas), porém o tratamento reduziu o número e peso fresco de tubérculos formados. Foi observado também que o tratamento com GA₃ promoveu aumento no conteúdo de clorofila e de glicoalcalóides, porém reduziu o conteúdo de proteínas. MENZEL (1985a) observou que em condições de temperaturas indutoras à tuberização em batata (22/18°C), a aplicação exógena de GA₃ reduziu significativamente a produção, postulando que temperaturas noturnas altas promovem aumento na síntese de giberelinas.

PEREIRA & VÁLIO (1984), avaliando o efeito da aplicação de GA₃ na tuberização aérea em plantas de batata, observaram que mesmo em plantas já induzidas (por fotoperíodo curto), o trata-

mento inibiu o processo. A determinação de amido em gemas, mostrou que a aplicação de GA₃ em estacas induzidas manteve níveis baixos, semelhantes ao das plantas não induzidas, porém não foram detectadas alterações significativas na atividade de α amilase, sugerindo que o efeito inibidor seja mais pronunciado na síntese do que na degradação.

Efeitos negativos na tuberização, em função do tratamento com GA₃, também foram observados em batata doce (Mc DAVID & ALAMU, 1980) e em Dioscorea composita (VIANA, 1985). McKEE & MORRIS (1986), estudando o efeito da aplicação foliar de GA₃ em cenoura verificaram alteração na distribuição de matéria seca, tornando-se menos evidente com o tempo. A parte aérea apresentou-se mais desenvolvida, em detrimento de raízes tuberosas. Estudos anatômicos mostraram que o regulador reduziu a proporção floema/xilema nas raízes, produzindo células menores e portanto reduzindo a capacidade de drenar e acumular fotoassimilados.

A brotação de gemas parece estar relacionada com um balanço entre substâncias inibidoras e promotoras de crescimento (BLUMENTHAL-GOLDSCHMIDT & RAPPAPORT, 1965). O efeito de giberelinas na dormência de gemas tem sido discutida, em função de resultados contraditórios. Em geral giberelinas promovem a brotação, porém efeitos negativos foram observados em Begonia (OKAGAMI & NAGAO, 1973), Gladiolus (GINZBURG, 1973), Dioscorea (VIANA, 1985), Cyperus rotundus (ALEIXO & VÁLIO, 1976). Em batata, a adição de GA₃ promoveu a brotação (BLUMENTHAL-GOLDSCHMIDT & RAPPAPORT, 1965; RAPPAPORT *et al.*, 1965; SIMMONDS, 1968; D'AN-

TONIO & McHALE, 1988). Tubérculos recém colhidos normalmente apresentam maior quantidade de inibidores e portanto mais dormência é evidenciada, no entanto a aplicação de GA₃ (1000 ppm) promoveu a brotação de gemas, produzindo plântulas vigorosas (D'ANTONIO & McHALE, 1988). No mesmo trabalho, os autores verificaram variações na resposta entre cultivares, sendo que alguns não mostraram total e imediata quebra da dormência, em função do tratamento com GA₃.

4.2- Cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC)

O efeito mais evidente da aplicação de CCC em plantas é a redução, ou mesmo a inibição do crescimento do caule (FELIPPE, 1969a e b; REID & CROZIER, 1970; HADDAD & VÁLIO, 1984; BIDDINGTON & DEARMAN, 1987). Alterações também foram observadas em folhas, onde o regulador pode promover maior índice de crescimento e atrasar a senescência, porém há estreita relação com a disponibilidade de nitrogênio no solo (GUNASENA & HARRIS, 1969).

Vários autores têm detectado redução nos níveis endógenos de giberelinas quando as plantas são tratadas com CCC (JONES & PHILLIPS, 1967; REID & CAR, 1967; DALE & FELIPPE, 1968; TIZIO, 1969; REID & CROZIER, 1970; GOTÔ & ESHASI, 1975).

A aplicação de reguladores de crescimento em sementes e órgãos de reprodução vegetativa, antes do plantio, apresenta maior facilidade, economia, eficiência e menor resíduo ambiental. Estudos realizados em trigo (APPLEBY *et al.*, 1966) e triticales

(YANG & NAYLOR, 1988), mostraram efeitos positivos nas plântulas originadas de sementes tratadas com CCC, as quais apresentaram redução no crescimento da parte aérea (1ª semana após o tratamento) e promoção do sistema radicular (8ª semana após o tratamento). No entanto, não foram verificados efeitos do CCC no perfilhamento, cuja resposta seria agronomicamente interessante.

Em plantas de soja, estudos realizados por BIRNBERG & BRENNER (1987), mostraram que a aplicação de altas concentrações de CCC (4.000 mg.l^{-1}), provocou clorose generalizada nas folhas e morte da maioria das plantas. Em estudos posteriores, a aplicação de doses 5 vezes menores (800 mg.l^{-1}), não mostrou quaisquer alterações no desenvolvimento das plantas e, quando aplicado simultaneamente ao ácido giberélico, não alterou os efeitos de GA₃ isoladamente.

FAROOQI & SHARMA (1988), estudando plantas de menta (Mentha arvensis L.), verificaram que a aplicação de CCC promoveu significativo aumento na relação folhas/caule, com conseqüente aumento na produção de óleo essencial, um produto do metabolismo secundário de interesse industrial, enquanto a brotação de gemas de rizomas não foi afetada pelo tratamento.

Em cenoura, aplicação de CCC pode promover significativa redução na parte aérea e aumento na produção de raízes tuberosas (DYSON, 1972; THOMAS *et al.*, 1973), pelo aumento da capacidade de dreno de assimilados. No entanto, McKEE & MORRIS (1986) não verificaram aumentos significativos na produção de raízes, avaliando oito cultivares de cenoura, com a aplicação do regulador.

Diversos trabalhos têm demonstrado, em batata, a tuberização precoce em plantas tratadas com CCC (DYSON & HUMPRIES, 1966; GIFFORD & MOORBY, 1967; RADWAN *et al.*, 1971). MENZEL (1985b), estudando a tuberização em batata, envolvendo aplicações de ABA e CCC em plantas crescendo sob várias temperaturas noturnas, observou que, em plantas maduras, CCC promoveu a tuberização tanto em temperaturas alternadas (diurna/noturna) 32/18°C (indutiva), como em 32/28°C (não indutiva). Em plantas jovens tratadas, a tuberização ocorreu em temperaturas 32/18°C, mas não em 32/28°C. O autor discute sobre o efeito antagônico entre CCC e giberelinas, envolvendo a iniciação da tuberização, sendo que gemas e folhas jovens tem maior capacidade de síntese de giberelinas a alta temperatura, sobrepondo portanto seu efeito inibidor na tuberização. No mesmo trabalho, a remoção das gemas em brotação promoveu a iniciação da tuberização em ambas as temperaturas noturnas.

4.3- Ácido 2-cloroetil-fosfônico (CEPA)

CEPA, conhecido comercialmente como etrel ou etefon, é a substância mais utilizada em plantas visando a liberação de etileno, cuja reação base-catalizada somente ocorre em pH acima de 3,5, não envolvendo atividade enzimática (ABELES, 1973; LUCKWILL, 1981; FELIPPE, 1985).

Os efeitos fisiológicos mais gerais do etileno se referem ao amadurecimento de frutos, abscisão foliar e estímulo na

formação de raízes adventícias (MOORE, 1969; GEPSTEIN & THIMANN, 1981; TING, 1982b; MASSEI & VÁLID, 1983; SANDERS *et al.*, 1986; MIRANDA & CARLSON, 1989).

A nível celular, o etileno pode promover inibição no alongamento e aumento na expansão radial (KRISHNAMOORTHY, 1981b; BIRD & JAFFE, 1984; FELIPPE, 1985)

CHADWICK & BURG (1970) estudando as alterações provocadas em raízes de ervilha pelo aumento do nível de etileno, mostraram que o alongamento celular foi rapidamente paralisado, porém o processo foi revertido em função da redução do etileno endógeno.

Efeitos do etileno na tuberização não permitem conclusões definitivas. Aplicações de etefon não têm apresentado resultados conclusivos (EWING, 1987). No entanto, BIRAN *et al.* (1972) mostraram em Dahlia que a tuberização é promovida por altos níveis de etileno, principalmente antes do início do processo. KOLLER & HILLER (1988), aplicaram três doses de etefon em folhas de plantas de batata no início da tuberização e verificaram que a dose mais elevada (183g do princípio ativo/ha) reduziu significativamente a produção de tubérculos comercializáveis e também a produção total, enquanto o número de tubérculos pequenos aumentou. O tratamento tendeu a reduzir o peso específico dos tubérculos. Resultados semelhantes foram obtidos por MENZEL (1985a), o qual observou, com a aplicação do regulador, um aumento no número total de tubérculos em temperaturas indutoras (com reduzido acúmulo de matéria seca), porém em condições não totalmente favorá-

veis (32/18°C), a aplicação de etefon não mostrou efeito no processo.

4.4- Ácido abscísico (ABA)

ABA endógeno tem sido encontrado em todos os tecidos de plantas superiores estudados (MILBORROW, 1984). Efeitos gerais do ABA no desenvolvimento vegetal tem sido observados na inibição ou promoção do crescimento, abscisão, dormência de sementes e gemas e no amadurecimento de frutos (DIETRICH, 1985).

A nível fisiológico, ácido abscísico tem sido reportado como principal hormônio envolvido no comportamento estomático (TORREY, 1976; MILBORROW, 1984; SCHRAVENDIJK & ANDEL, 1986). MANSFIELD (1987), reporta que ABA é provavelmente sintetizado no citoplasma e translocado para os cloroplastos, onde se concentra, em função de um gradiente de pH dentro da célula. Conforme já foi mencionado, o nível de ABA em plantas submetidas a estresse hídrico é bastante elevado, sugerindo que o transporte a longa distância também parece ter importância, já que a seiva do xilema destas plantas apresentam alta concentração de ABA.

TAKEUCHI & KONDO (1988), avaliando o efeito de ABA nas células-guarda de Vicia faba observaram que alta concentração do regulador inibiu a síntese de amido mas não afetou a sua degradação. A síntese de parede celular nas células-guarda foi inibida pelo ABA, notadamente em pH 4,0. Os autores sugeriram que ABA pode atuar no mecanismo estomático por duas diferentes formas: al-

terando atividades metabólicas nas células-guarda por menor concentração de osmorreguladores e alterando propriedades mecânicas da parede celular.

MELLIS & STADEN (1985), estudando a tuberização em mandioca detectaram ABA em tecidos de várias idades, incluindo raízes tuberosas e concluíram que o papel do regulador na tuberização da espécie não está definido. CHARNAY & COURDUROUX (1986) observaram em Heliantus tuberosus que o nível endógeno de ABA variou com as condições de crescimento da planta. Não foi detectada correlação significativa entre o nível do inibidor e a tuberização.

Em plantas de batata, sob condições não indutoras à tuberização, a aplicação de ABA tem mostrado resultados positivos (MENZEL, 1980). Temperaturas diurna/noturna de 32/18°C e 32/28°C, nas quais as plantas apresentam reduzida produção de tubérculos, a adição de ABA resultou em consideráveis aumentos nesta produção. KRAUSS (1981) mostrou que, apesar do envolvimento de ABA na tuberização, o subsequente crescimento do tubérculo não tem correlação com níveis do regulador, apesar de se verificar um aumento proporcional ao crescimento do tubérculo. KRAUSS & MARSCHNER (1982) demonstraram que o nível endógeno de ABA tem correlação inversa com o fornecimento contínuo de nitrogênio. Como a tuberização em batata pode ser influenciada pela razão entre ABA e GA, pode-se interferir no processo com o controle da disponibilidade daquele nutriente. Os autores mostraram que sob condições indutoras (20°C e 12 horas de luz), se ocorrer excesso de nitrogênio, a

tuberização não ocorre. Se o fornecimento for interrompido, a relação ABA/GA aumenta e a planta pode tuberizar. Sob condições não indutoras (30°C ou 18 horas de luz), apesar de a descontinuidade do nitrogênio elevar o nível de ABA, aquele de GA não foi reduzido e a tuberização não ocorreu. ABDLLAH & AHAMAD (1980) observaram um aumento na tuberização com o fornecimento de ABA exógeno em relação ao controle não tratado (em número e peso de tubérculos) e mostraram que o tratamento reduziu o peso fresco da parte aérea e o conteúdo de clorofila das folhas e aumentou o teor de proteínas e açúcares redutores no tubérculo.

5- Objetivo

O objetivo do presente trabalho foi avaliar o envolvimento de fatores do ambiente (fotoperíodo, temperatura e disponibilidade de água) e o possível envolvimento de substâncias reguladoras de crescimento (GA₃, CCC, CEPA e ABA) no desenvolvimento de plantas de Calathea allouia, notadamente na indução da tuberização e brotação de gemas de rizomas.

Objetivou-se ainda determinar, em duas fases de desenvolvimento das plantas, a produção e partição de fotoassimilados e acompanhar, durante o dia, o comportamento estomático e taxa de transpiração.

MATERIAL E MÉTODOS

1- Material biológico

O material botânico original foi procedente de Manaus (AM), da Estação Experimental de Olericultura do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), tendo sido identificado na origem como IH 616 ("Introdução de Hortaliças"). O material, por sua vez foi coletado no interior da Amazônia Brasileira, nas proximidades do município de Lábrea (AM). Foram trazidos rizomas dormentes e multiplicados, por várias gerações, nos canteiros experimentais do Departamento de Fisiologia Vegetal da UNICAMP, dando origem às plantas utilizadas nos diversos ensaios.

A espécie apresenta ciclo anual, assim, logo após a senescência da parte aérea, as plantas foram arrancadas e separados os novos rizomas formados, para a multiplicação das plantas.

A figura 1 mostra plantas de Calathea allouia desenvolvendo-se em canteiro (A) e o sistema radicular (B). Na figura 2, a planta é identificada em suas diversas partes.

2- Desenvolvimento das plantas

2.1- Condições gerais

Na montagem dos ensaios foram utilizados vasos de plástico rígido com capacidade de 3,0 litros, cheios com uma mis-



A



B

Figura 1- Aspecto geral de plantas de Calathea allouia

A- Crescendo em canteiro, em fase de senescência

B- Sistema radicular, evidenciando raízes tuberosas (1)
e rizomas em formação (2)

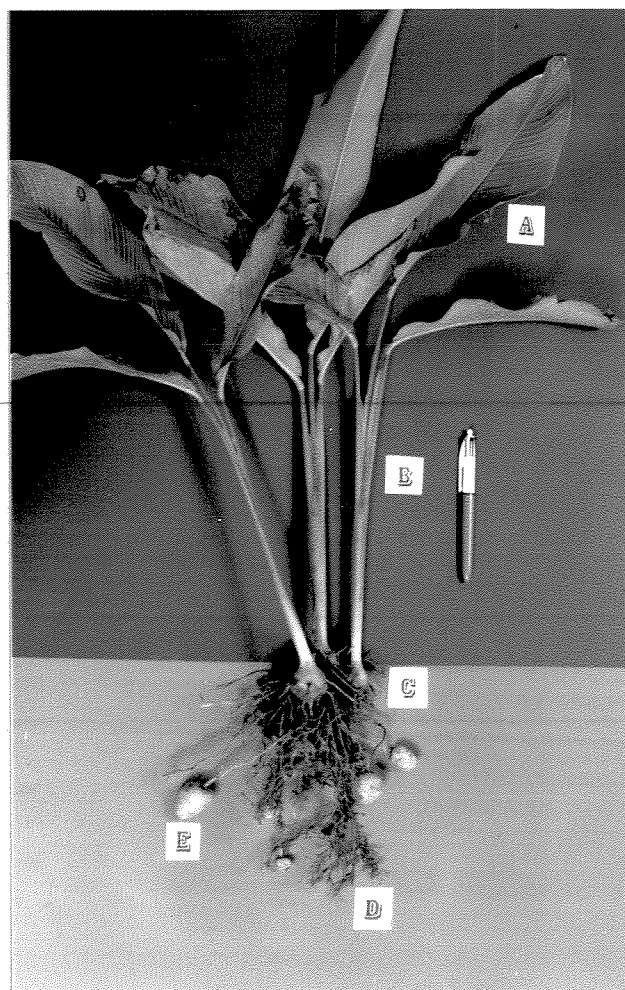


Figura 2- Partes da planta de Calathea allouia

A- limbo foliar; B- bainha; C- rizoma; D- raiz não tu-
berosa; E- raiz tuberosa

tura de solo argiloso, areia e matéria orgânica, na proporção 2:1:1. Visando garantir um nível mínimo de fertilidade, foram usados por vaso 10 g de adubo químico, fórmula 10-10-10, adicionados por ocasião do plantio. Os rizomas a serem usados foram selecionados por tamanho e plantados apenas um por vaso.

As plantas cresceram inicialmente em casa de vegetação sob condições naturais, sendo transferidas para os tratamentos com cerca de 15 cm de altura e duas folhas expandidas. Durante o decorrer dos ensaios foi feita poda das brotações laterais, permitindo o crescimento de apenas uma planta, com exceção do 1º ensaio, onde se estudou o efeito do fotoperíodo, em casa de vegetação.

Os experimentos, após a iniciação dos tratamentos, tiveram a duração média de cerca de 9 a 12 semanas (com exceção do 1º ensaio de estudos sobre o fotoperíodo), período este suficiente para a iniciação da tuberização, nos tratamentos promotores do processo.

2.2- Casa de vegetação

Foi utilizada casa de vegetação não climatizada do Departamento de Fisiologia Vegetal da UNICAMP, com cobertura de vidro e cercada nas laterais com tela plástica, apresentando coeficiente médio de transmissão de luz de 50% (PEREIRA NETO, 1988) e com temperaturas pouco acima daquelas do ambiente externo.

2.3- Câmaras de crescimento

Foram utilizadas câmaras de crescimento com controle programável de período de luz, radiação e temperatura. A luminosidade no interior das câmaras foi fornecida por uma mistura de lâmpadas fluorescentes e incandescentes (de 40 W cada), sendo programada para todos os experimentos, no período iluminado, radiação constante de cerca de $170 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ (quanta de radiação fotossinteticamente ativa), no nível superior das plantas. A bancada suporte dos vasos foi colocada inicialmente em nível mais alto dentro da câmara, sendo progressivamente baixada, de acordo com o crescimento das plantas, proporcionando radiação constante no topo das plantas.

3- Análise do crescimento

As plantas foram arrancadas dos vasos com o auxílio de leve jato d'água e lavadas sobre uma peneira de malha fina, visando não danificar ou perder raízes finas e pequenas. A seguir as plantas foram transportadas de imediato para o laboratório, para as determinações devidas.

A altura da planta foi considerada como sendo o comprimento total (limbo e bainha) da maior folha.

A área foliar foi determinada por equipamento digital específico, da "Lambda Instruments Corporation" modelo LI 3000.

Para análise da iniciação da tuberização, as raízes tu-

berosas foram divididas em três classes de tamanho, em função do diâmetro transversal: classe 1- menores que 5 mm; classe 2- maiores que 5 mm e menores que 10 mm e classe 3- maiores que 10 mm.

A determinação do peso de matéria seca, por partes da planta, foi feita em balanças de precisão ("Marte" A200 e "Kujawska" WA 33), após o material permanecer em estufa com circulação forçada de ar a 80°C, por um período de 48 horas ou até que o peso constante fosse atingido.

4- Análises bioquímicas

No final dos ensaios foram coletadas amostras de tecido fresco de várias partes das plantas. No ensaio onde foi interrompido o período de escuro por 1 hora de luz no meio do período, além da amostragem no final do experimento, também foi coletado material na 6ª semana de desenvolvimento, fase na qual, sob condições favoráveis, as plantas iniciam a tuberização.

Foram determinados os teores de açúcares solúveis totais, polissacarídeos solúveis em água, amido, aminoácidos livres, prolina livre e proteínas totais, existentes em amostras do limbo foliar, bainha, raiz e rizoma, de plantas submetidas aos diversos tratamentos. O diagrama 1 mostra o processo de extração utilizado. Para todas as determinações bioquímicas foram feitas três repetições e calculada a média aritmética. Para leitura da absorbância foi utilizado um espectrofotômetro "MICRONAL", modelo B 280, com absorção no espectro visível.

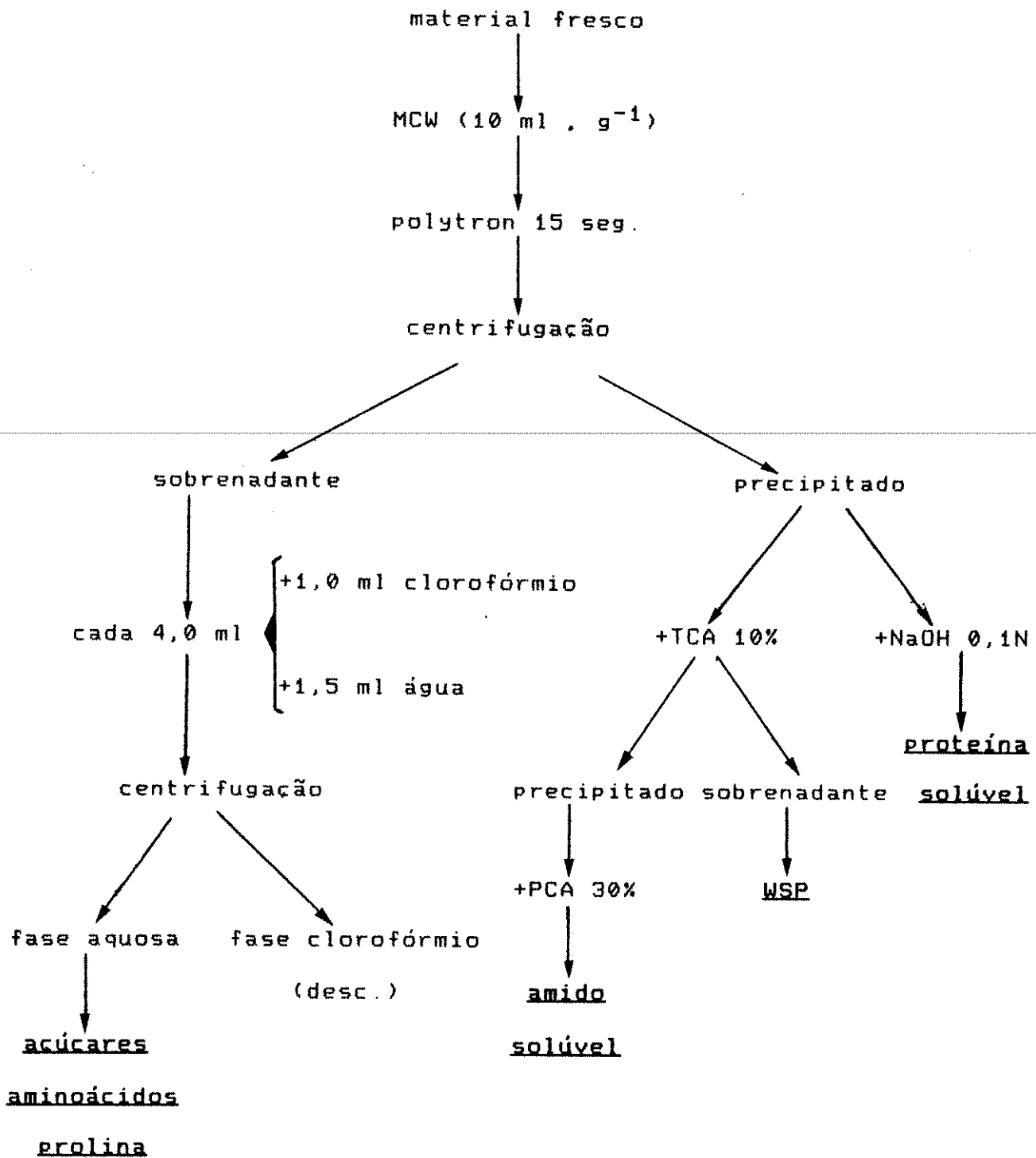


Diagrama 1 - Método geral de extrações

4.1- Extração e dosagem de açúcares solúveis totais

O passo inicial da extração foi feito em meio metanol: clorofórmio: água (MCW), na proporção 12: 5: 3 (v/v/v), conforme BIELESKI & TURNER (1966), sendo utilizados cerca de 10 ml da mistura por grama de material fresco. Para a trituração do material foi utilizado um homogeneizador de alta velocidade "POLYTRON", modelo PT 35, por cerca de 15 segundos e a seguir centrifugados a 2.000 rpm (90 g) por 10 minutos. A fração sobrenadante contém micromoléculas, incluindo o total de açúcares solúveis livres. A cada 4,0 ml da fração sobrenadante foram adicionados 1,0 ml de clorofórmio e 1,5 ml de água destilada, visando a separação e eliminação da fase clorofórmio. A mistura foi centrifugada a 2.000 rpm (90 g) por 10 minutos, acelerando a separação das fases e, com auxílio de pipeta Pasteur, foi retirada a fração aquosa sobrenadante. Essa fração foi ainda submetida a banho-maria a 35°C por cerca de 2 horas, para a completa eliminação do resíduo de clorofórmio e finalmente determinado o volume final em proveta.

O método para dosagem de açúcares solúveis totais foi segundo YEMM & WILLIS (1954), utilizando-se reativo de antrona (SIGMA) 0,2% em ácido sulfúrico concentrado. Para a determinação da curva padrão foi utilizado dextrose (BARKER ANALISED REAGENT), nas quantidades de 10 ug a 70 ug. As leituras de absorbância foram obtidas a 620 nm e calculada a equação da reta representativa dos pontos obtidos. O método consiste em adicionar 1,0 ml da

amostra em 2,0 ml do reagente de antrona, agitar e aquecer em banho-maria a 100°C por 5 minutos, para se completar a reação. Após o aquecimento, bloquear a reação em banho de gelo, agitar novamente e obter as leituras de absorbância, calculando-se as quantidades em função da curva padrão.

4.2- Extração e dosagem de polissacarídeos solúveis em água (WSP)

Ao precipitado obtido em 4.1 foi adicionado ácido tricloroacético (TCA) a 10% (v/v) e centrifugado a 2.000 rpm (90 g) por 10 minutos. O processo foi repetido por três vezes. A fração sobrenadante contém os WSP da amostra. A dosagem seguiu a metodologia do reativo de antrona 0,2% em ácido sulfúrico (YEMM & WILLIS, 1954), conforme descrito em 4.1.

4.3- Extração e dosagem de amido

Ao precipitado obtido em 4.2 (após a retirada dos WSP), foi adicionado ácido perclórico (PCA) 30% (v/v), conforme método proposto por McCREADY *et al.* (1950). A extração consiste em colocar o PCA em contato com a amostra, agitar por cerca de 30 minutos e centrifugar. O processo foi repetido por três vezes. Após a digestão do amido pelo ácido, a dosagem seguiu o método de YEMM & WILLIS (1954), com reativo de antrona, sendo os valores obtidos multiplicados pelo fator de correção 0,9, para a conversão em

quantidades de amido, segundo McCREADY *et al.* (1950).

4.4- Extração e dosagem de proteínas

A fração protéica foi determinada a partir do precipitado obtido em 4.1, sendo o mesmo ressuspensão em NaOH 0,1N, na base de 10,0 ml por grama de material fresco, homogeneizado com o auxílio de bastão de vidro e centrifugado a 2.000 rpm (90 g) por 10 minutos, sendo então retirado o sobrenadante, que continha a fração protéica. O processo foi repetido por três vezes.

A dosagem das proteínas existentes nos extratos foi feita segundo BRADFORD (1976), utilizando-se reagente de Coomassie Brilliant G250 (SIGMA), do qual foram dissolvidos 100 mg em 50,0 ml de etanol 95%. Acrescentaram-se à solução 100 ml de ácido ortofosfórico 85% e completou-se o volume final para 1.000 ml com água destilada, sendo a seguir filtrado a vácuo. Foram misturados 3,0 ml do reagente de Coomassie a 0,3 ml da amostra, agitados e obtidas as leituras de absorvância a 595 nm. Para a elaboração da curva padrão foi utilizada albumina de soro bovino -BSA (SIGMA), dissolvida em NaOH 0,1N. A calibração da concentração da solução estoque de BSA (100 ug/0,1 ml) foi feita em espectrofotômetro, partindo-se da densidade ótica conhecida característica da substância, ou seja, absorvância 0,600 a 280 nm. A faixa de leitura da solução padrão foi de 2 ug a 10 ug de proteína, sendo calculada a equação da reta ajustada aos valores obtidos.

4.5- Extração e dosagem de aminoácidos livres totais

O método para extração foi descrito em 4.1, sendo utilizada a fração aquosa, após a eliminação do resíduo de clorofórmio. A dosagem dos aminoácidos seguiu a técnica descrita por YEMM & COCKING (1955), onde foram misturados 1,0 ml do extrato, 0,5 ml de tampão citrato 0,2M a pH 5,0, 0,2 ml de reativo de ninhidrina 5% (p/v) em etilenoglicol e 1,0 ml de KCN 2% (v/v) em etilenoglicol 0,01M. Os tubos foram agitados, cobertos com bolinhas de vidro e mantidos em banho-maria a 100°C por 20 minutos. Após o resfriamento em banho de gelo foram adicionados 1,3 ml de etanol 60% em cada tubo, agitados novamente e obtidas as leituras de absorbância a 570 nm em espectrofotômetro. A curva padrão seguiu a mesma metodologia e foi calculada a partir de quantidades de leucina na faixa de 20 nmoles a 100 nmoles e calculada a equação da reta respectiva.

4.6- Extração e dosagem de prolina livre

Sendo prolina um dos componentes dos aminoácidos livres, a extração seguiu a metodologia citada em 4.4, ou seja, foi utilizada a fração sobrenadante purificada. A dosagem de prolina livre, nas diversas partes da planta, seguiu o método proposto por MESSER (1961) e modificado por RENA & MASCIOTTI (1976). O método possibilita o uso de diferentes quantidades da amostra, dependendo da concentração, até o limite de 2,9 ml. Foram mistura-

dos à amostra 2,0 ml de reativo de ninhidrina (250 mg de ninhidrina + 4,0 ml H_3PO_4 6M + 6,0 ml ácido acético glacial), 2,0 ml ácido acético glacial, 0,1 ml glicina ($12,6 \times 10^{-2}$ M), e completado o volume, se necessário, para 7,0 ml com água destilada. A mistura foi agitada, os tubos cobertos com bolinhas de vidro e submetidos a banho-maria a $100^\circ C$ por 35 minutos. A seguir a reação foi bloqueada em banho de gelo, adicionados 4,0 ml de tolueno e agitados vigorosamente por cerca de 10 segundos. Ocorre a formação de duas fases distintas, sendo a superior toluênica, de coloração rósea, contendo a prolina livre. Com o auxílio de pipeta foi retirada a fase superior e obtidas as leituras de absorbância em espectrofotômetro a 515 nm. A curva padrão foi determinada na faixa de 2 nmoles a 20 nmoles de prolina.

4.7- Extração e dosagem de clorofilas

Para a determinação das clorofilas a, b e total foram selecionadas folhas maduras (totalmente expandidas e visualmente não senescentes) de várias plantas e as amostras foram retiradas evitando-se o bordo da folha e a nervura central.

Durante os processos de extração e dosagem tomou-se o cuidado de manipular o material ao máximo no escuro ou envolto em papel alumínio, visando evitar a degradação das clorofilas. A extração foi feita em acetona 80% (ARNON, 1949), na base de 40 ml por grama de amostra fresca. O material foi homogeneizado em "POLYTRON" por 15 segundos e em seguida centrifugado a 2.000 rpm

(90 g) por 5 minutos, sendo separado o sobrenadante, contendo as clorofilas. A dosagem seguiu as técnicas descritas por MACKINNEY (1941) e ARNON (1949), baseadas na colorimetria do extrato aquoso de acetona contendo clorofilas. Foram obtidos, em espectrofotômetro, os valores de absorbância a 663 nm e 645 nm. Através das equações abaixo e usando-se coeficientes de absorção específicos (MACKINNEY, 1941), foram determinados os teores de clorofilas a, b e total, expressos em miligramas por grama de tecido seco.

$$\text{clorofila a} = \frac{12,7 \times DO_{663} - 2,69 \times DO_{645}}{1.000} \times V$$

$$\text{clorofila b} = \frac{22,9 \times DO_{645} - 4,68 \times DO_{663}}{1.000} \times V$$

$$\text{clorofila total} = \frac{(20,2 \times DO_{645} + 8,02 \times DO_{663})}{1.000} \times V$$

onde: V= volume da amostra em mililitros

W= peso da amostra em gramas

5- Determinações biofísicas

Por ocasião da coleta de alguns ensaios foi determinado, ao longo do período iluminado, o comportamento estomático, em função das condições do ambiente e do tratamento a que foram submetidas as plantas. O equipamento utilizado foi um porômetro de equilíbrio dinâmico, fabricado pela "Lambda Instruments Corporation", USA, modelo LI 1600, calibrado de acordo com resistências conhecidas. O equipamento determina a resistência foliar à difusão de vapor d'água e CO_2 , as temperaturas da superfície foliar e do ar no interior da câmara em contato com a folha, a medida da umidade relativa do ar e da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) momentânea incidente na folha.

Para a determinação dos dados biofísicos foram amostradas três plantas por tratamento, sendo selecionada uma folha madura por planta (totalmente expandida e, visualmente, não senescente), sempre tomando a mesma região foliar, evitando-se o bordo da folha e a nervura central, conforme metodologia de JORDAN *et al.* (1975). As medidas foram tomadas na superfície abaxial a cada duas horas, sendo a primeira determinação iniciada às 9:15 horas, ou seja, nos experimentos em câmara de crescimento, 15 minutos após as luzes terem acendido.

6- Estudos de fotoperiodismo

6.1- Ensaio em casa de vegetação

Os vasos foram colocados em bancadas, sobre as quais foi montado um sistema de cobertura móvel, utilizando-se plástico ou pano escuro, suportado por estrutura de canos plásticos, possibilitando reduzir o período de luz natural, quando desejado. Nos estudos de fotoperíodo curto, foram utilizadas 8 horas de luz, portanto a cobertura foi retirada às 9:00 horas da manhã e colocada às 17:00 horas. Para o estudo de fotoperíodos longos, de 20 horas, foi feita a complementação com luz artificial, utilizando-se lâmpadas incandescentes de baixa intensidade, controladas por equipamento automático.

6.2- Ensaio em câmaras de crescimento

Nos estudos de fotoperiodismo em câmaras de crescimento, foram utilizados dois tratamentos, a saber: 8 horas de luz contínua (das 9:00 às 17:00 horas) e 8 horas contínuas (das 9:00 às 17:00 horas) mais 1 hora de luz interrompendo o período de escuro, no meio do período (das 1:00 às 2:00 horas).

7- Estudos de termoperiodismo

A influência da temperatura noturna de 10°C e da diurna de 35°C, ambas em alternância com 25°C, foi estudada em câmaras de crescimento, em comparação com o controle de 25°C constante. A modificação da temperatura foi simultânea à alteração da luminosidade. Os demais fatores do ambiente, como luz e fornecimento de

água, foram mantidos em condições favoráveis ao desenvolvimento e tuberização das plantas, ou seja, 8 horas de luz constante e solo em capacidade de campo.

8- Estudos da disponibilidade de água

8.1- Ensaio em casa de vegetação

Foi desenvolvido um experimento sob condições de fotoperíodos curto (8 horas) e longo (20 horas) e avaliado o efeito de três níveis de hidratação dos vasos. O controle foi irrigado duas vezes ao dia (pela manhã e à tarde) e comparado com tratamento cujos vasos foram mantidos próximo à capacidade de campo, onde o prato suporte dos vasos ficou permanentemente cheio de água e outro tratamento em déficit hídrico, onde as plantas foram cultivadas em vasos com deficiência hídrica no solo por todo o ciclo de desenvolvimento, sendo fornecidas pequenas quantidades de água a cada três ou quatro dias, evitando-se que as plantas atingissem o ponto de murcha permanente.

8.2- Ensaio em câmara de crescimento

As plantas foram mantidas em condições de fotoperíodo curto (8 horas) e temperatura constante de 25°C ($\pm 2^\circ\text{C}$). Os tratamentos, em número de cinco, constaram de: a) controle, onde os vasos foram irrigados até próximo à capacidade de campo a cada

dois dias; b) solo saturado, onde os vasos permaneceram com o prato suporte sempre cheio de água (e portanto o solo sempre próximo à capacidade de campo); c) solo alagado, onde os vasos, com os furos em baixo fechados, foram mantidos cheios de água e portanto a parte subterrânea das plantas ficou totalmente submersa; d) estresse por deficiência, onde as plantas foram mantidas com mínimo de irrigação (a cada cinco dias) e e) estresse por deficiência nas primeiras 5 semanas (idêntico a d) e irrigação ao nível de capacidade de campo por 4 semanas (idêntico a b).

9- Estudos de reguladores de crescimento

9.1- Giberelinas endógenas

9.1.1- Coleta, extração e fracionamento

Foram coletadas amostras do limbo foliar de várias plantas, sendo retirada a nervura central. As plantas foram amostradas aos 45 dias após o início dos tratamentos, período no qual, sob condições favoráveis, a tuberização tem o seu início. Outra amostragem, seguindo a mesma metodologia, foi feita por ocasião da coleta final, variável para cada experimento. O procedimento para extração e fracionamento seguiu a técnica descrita por USBERTI & VÁLIO (1985), com várias adaptações, cujo método é mostrado no diagrama 2.

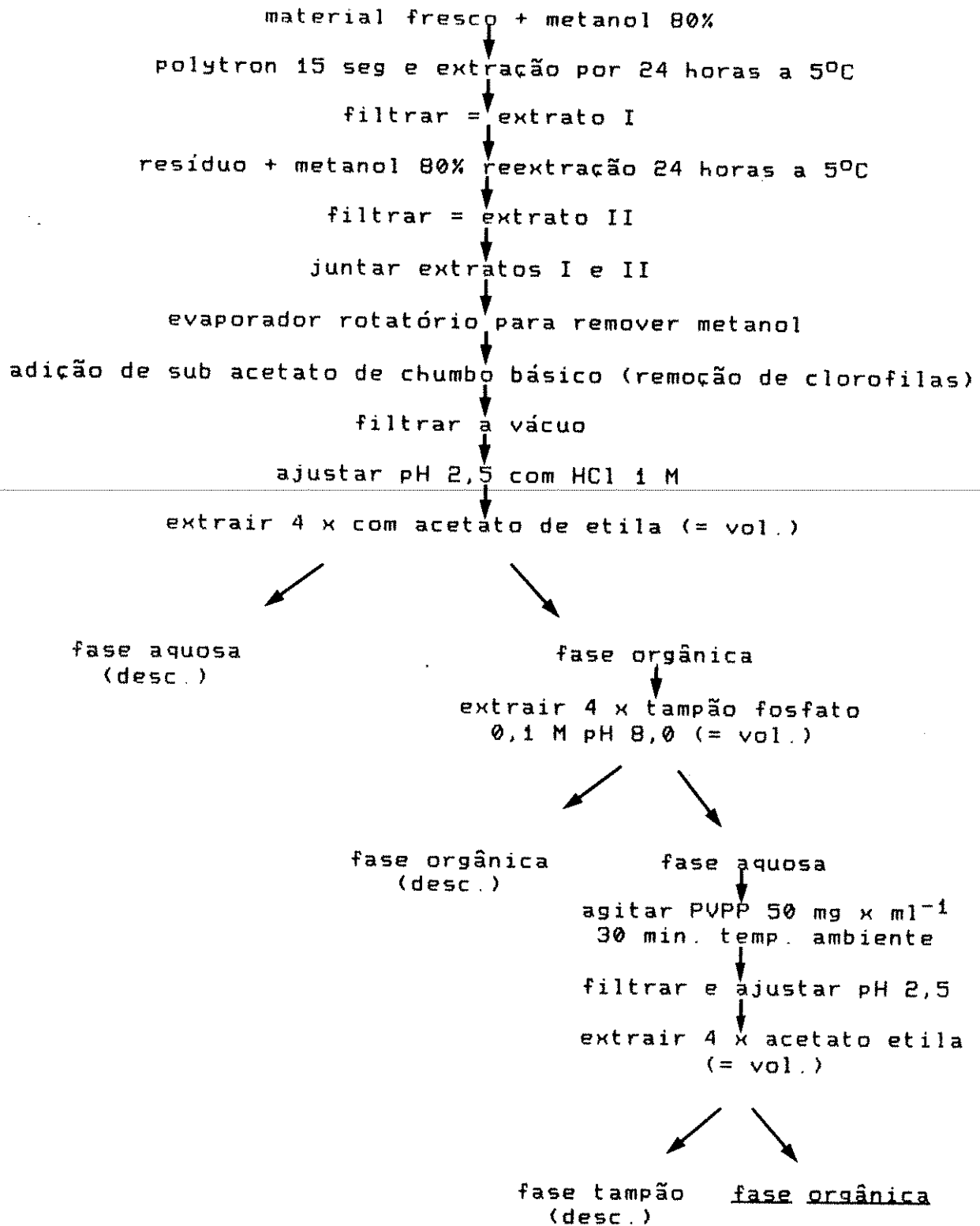


Diagrama 2- Método de extração de giberelinas

9.1.2- Purificação

Foi usada cromatografia de camada delgada (TLC), utilizando-se placas de vidro de 20X20 cm, recobertas com uma camada de silicagel G (Merck 60), de 0,3 mm de espessura. As placas foram ativadas em estufa a 100°C por 30 minutos. As frações obtidas pelo fracionamento, conforme diagrama 2, foram aplicadas nas placas a 2,5 cm da base. As aplicações foram feitas com auxílio de tubos capilares de vidro calibrados e a quantidade de solução foi equivalente à extração de 2,5 gramas de tecido fresco por repetição, sendo utilizadas em número de quatro. Os cromatogramas foram desenvolvidos em cubas de vidro num percurso de 15 cm, em uma mistura isopropanol:amônia:água 10:1:1 (v/v/v). As placas controle foram percorridas só pelo solvente. Os cromatogramas após terem sido secados, foram divididos em dez faixas transversais, entre o ponto de aplicação e a frente, de onde foi removida a sílica e colocada ao acaso em cubetas de plástico transparente contendo duas folhas de papel de filtro como substrato.

9.1.3- Bioteste do alongamento do hipocótilo de alface

Este bioteste foi usado conforme FRANKLAND & WAREING (1960), visando a detecção de substâncias com atividades gibberelínicas. Nas cubetas plásticas contendo a sílica foram colocadas quatro plântulas de alface, cv. "Grand Rapids", germinadas em luz contínua por cerca de 30 horas, sendo selecionadas pela homoge-

neidade do comprimento da radícula. Foram adicionados 1,5 ml de água destilada por cubeta, sendo a seguir tampadas e mantidas em câmara de germinação com luz contínua por 48 horas. Foi a seguir medido o comprimento do hipocótilo das plântulas e os resultados calculados como porcentagem em relação ao controle.

9.2- Reguladores exógenos

A aplicação de substâncias reguladoras de crescimento nos diversos ensaios foi feita semanalmente e seguiu a técnica descrita por FELIPPE *et al.* (1971), onde tubos capilares de vidro, com uma das pontas afilada e calibrados para 10 μ l, foram inseridos nas plantas, na base das folhas, a cerca de 2,0 cm acima da terra. Nas plantas controle, seguindo a mesma técnica, foi aplicada água destilada. Após a completa absorção da substância pelas plantas (normalmente 3 a 4 horas após a aplicação), as agulhetas foram retiradas.

9.2.1- Efeitos da aplicação de ácido giberélico (GA₃)

9.2.1.1- Ensaio em casa de vegetação

O experimento foi desenvolvido por 12 semanas, sendo as plantas submetidas a fotoperíodo longo (20 horas), sendo feita a complementação do fotoperíodo natural com luz artificial de baixa intensidade. Foram avaliados os efeitos de GA₃ nas concentrações

de $2,9 \cdot 10^{-4}M$ e $1,4 \cdot 10^{-3}M$, em comparação com plantas controle.

9.2.1.2- Ensaio em câmara de crescimento

Foram estudados os efeitos de GA₃ a $1,4 \cdot 10^{-3}M$ em plantas submetidas a dois fotoperíodos distintos: 8 horas de luz contínua e 8 horas contínuas mais 1 hora de luz interrompendo o período de escuro, no meio do período. Em cada câmara de crescimento, 50% das plantas receberam solução de GA₃ semanalmente e nas demais foi aplicada água destilada, sendo ao todo efetuadas sete aplicações. A temperatura foi mantida a 25°C constante ($\pm 2^\circ C$).

9.2.1.3- Ensaio em câmara de germinação

Foi avaliada a brotação de gemas de rizomas, em função da aplicação de GA₃ isolado ($1,4 \cdot 10^{-3}M$) ou associado com CCC ($9,4 \cdot 10^{-3}M$), em condições de luz e escuro contínuos. A aplicação do tratamento foi feita com auxílio de pincel e no início do ensaio, sendo feita nova aplicação sete dias depois, sendo no controle aplicada água destilada. Foram utilizadas bandejas plásticas brancas (33 x 27 x 5 cm), usando-se como substrato papel de filtro, umedecido com água destilada. As bandejas foram recobertas com filme plástico transparente e vedadas lateralmente com fita adesiva, formando uma câmara úmida. No tratamento de escuro, as bandejas foram envolvidas por saco plástico preto. Foram uti-

lizadas quatro repetições e em cada bandeja foram colocados dez rizomas, selecionados pelo tamanho, sendo avaliada a brotação a cada dois dias (sob luz verde de segurança), até os 34 dias do início do ensaio.

9.2.2- Efeitos da aplicação de cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC)

9.2.2.1- Ensaio em casa de vegetação

O ensaio foi desenvolvido sob fotoperíodo longo (20 horas). Foram avaliados os efeitos de CCC, nas concentrações de $3,1 \cdot 10^{-3}M$ e $6,3 \cdot 10^{-3}M$.

9.2.2.2- Ensaio em câmara de germinação

Conforme método descrito em 9.2.1.3, foram testados os efeitos de CCC isolado ($9,4 \cdot 10^{-3}M$) e em associação com GA₃ ($1,4 \cdot 10^{-3}M$), na brotação de gemas de rizomas, sob condições de luz e escuro contínuos.

9.2.3- Efeitos da aplicação de ácido 2-cloroetil-fosfônico (CEPA)

O ensaio foi desenvolvido em casa de vegetação, à temperatura ambiente e sob fotoperíodo longo, de 20 horas. Foram

testadas duas concentrações de etrel, 10^{-3} M e 5.10^{-3} M. As soluções de etrel foram preparadas momentos antes da utilização, visando impedir a liberação do etileno antes da aplicação. Foram feitas sete aplicações semanais do regulador, de acordo com a método já citado em 9.2.

9.2.4- Efeitos da aplicação de ácido abscísico (ABA)

Plantas crescendo em casa de vegetação, sob fotoperíodos de 8 e 20 horas, foram submetidas à aplicação semanal de 10 μ l de solução de ABA, na concentração de 10^{-3} M. Em plantas controle foi aplicada água destilada. Neste experimento, foram feitas seis aplicações até a 6ª semana de desenvolvimento das plantas, fase na qual, em condições favoráveis, a planta deveria iniciar a tuberização.

10- Tratamento estatístico

Em todos os experimentos o delineamento estatístico utilizado foi o inteiramente casualizado, em geral com dez repetições, à exceção do ensaio de brotação de gemas e do alongamento do hipocótilo de alface, onde se utilizaram quatro repetições. A análise dos dados foi feita em microcomputador, utilizando-se o programa "Microstat". Para a normalização dos dados foram utilizadas as transformações \sqrt{x} e $\sqrt{x+0,5}$, esta última para conjuntos de dados onde os valores eram baixos. Na análise de va-

riância foi usado o teste F (SNEDECOR & COCHRAN, 1967), e para a comparação entre médias os testes t e de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (PIMENTEL GOMES, 1981).

RESULTADOS

1- Efeitos do fotoperíodo

1.1- Ensaio em casa de vegetação

Foi acompanhado semanalmente o desenvolvimento da parte aérea das plantas, por 20 semanas. Na altura das plantas (figura 3), não foram observadas diferenças estatísticas entre os fotoperíodos testados.

Os dados referentes ao número de plantas por vaso (figura 4), mostraram que, a partir da 10ª semana, o tratamento de fotoperíodo mais curto (8 horas), apresentou valores numericamente inferiores àqueles dos demais tratamentos, porém a diferença só mostrou-se estatisticamente significativa na última semana e entre os extremos de fotoperíodos estudados (8 e 20 horas).

A figura 5 mostra o número de folhas das plantas por vaso, notando-se que o tratamento de fotoperíodo mais curto apresentou valores numericamente menores que os demais a partir da 12ª semana de desenvolvimento, mas apenas no final do ensaio houve diferenças estatisticamente significativas, mostrando que o tratamento 8 horas difere daqueles de 16 e 20 horas diárias de luz.

O número médio de folhas por planta, mostrado na figura 6, não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos durante o período do ensaio.

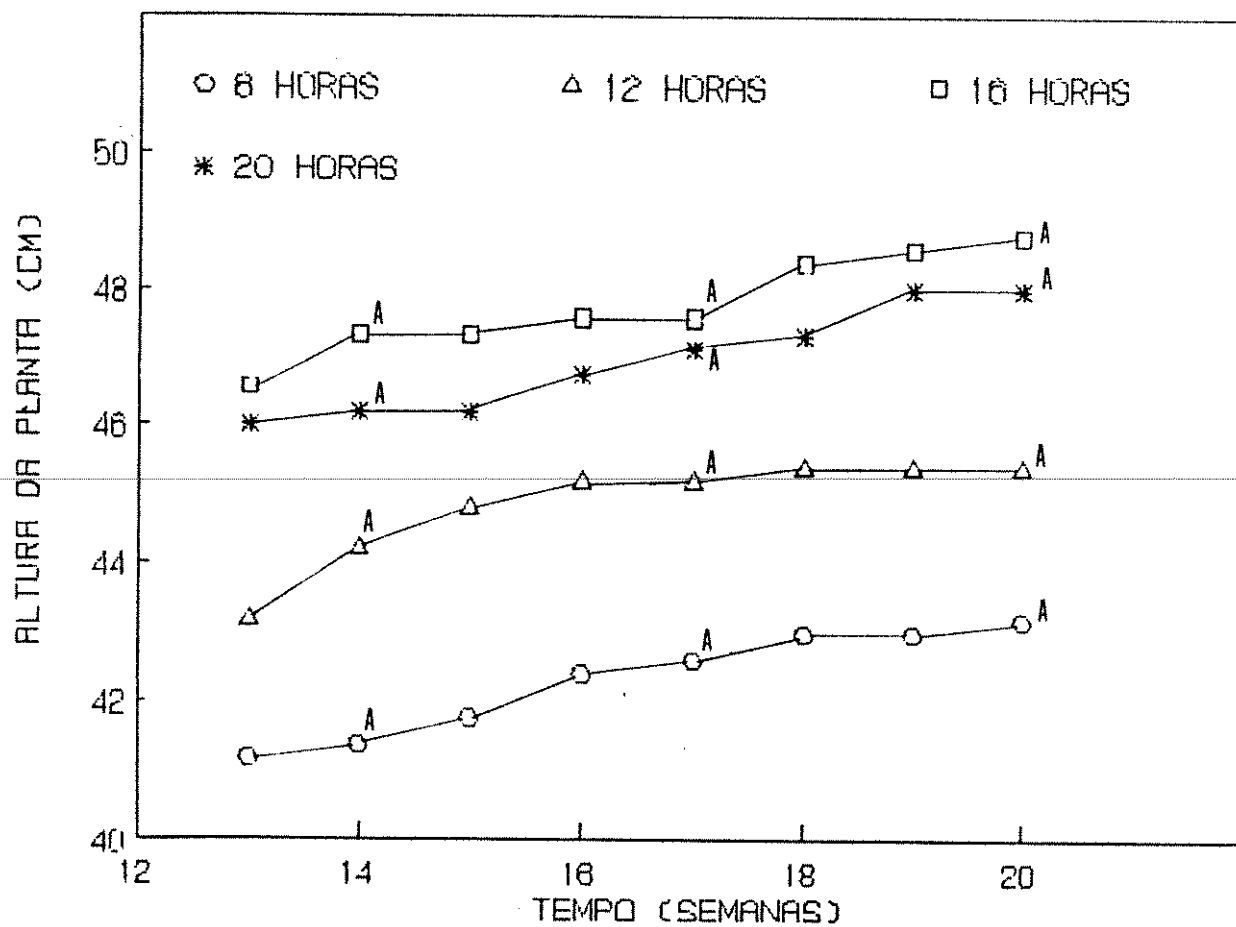


Figura 3- Altura da planta de C. allouia crescendo sob diferentes fotoperíodos.

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%)

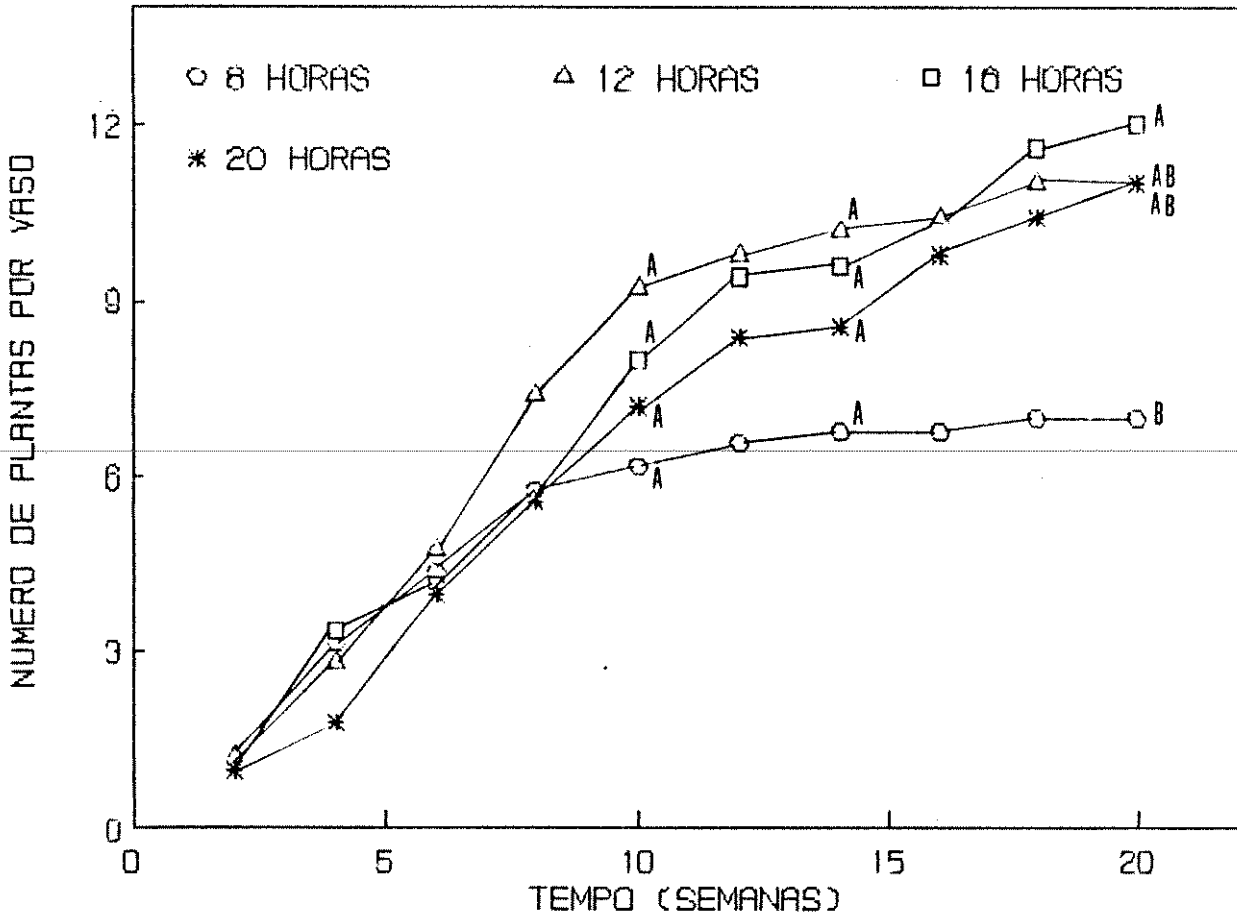


Figura 4- Número de plantas por vaso de *C. allouia* crescendo sob diferentes fotoperíodos.

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%)

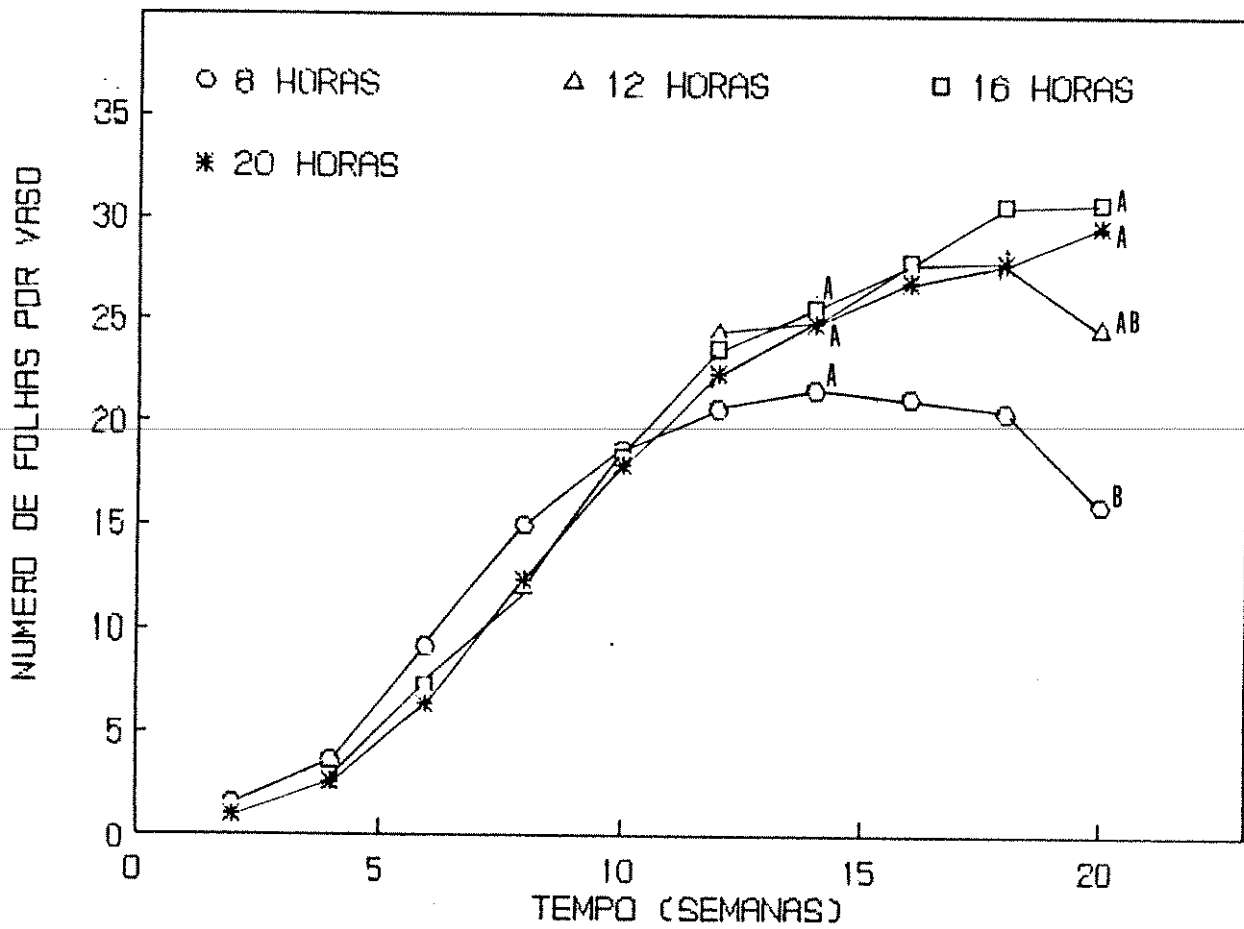


Figura 5- Número de folhas por vaso de *C. allouia* crescendo sob diferentes fotoperíodos.

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%)

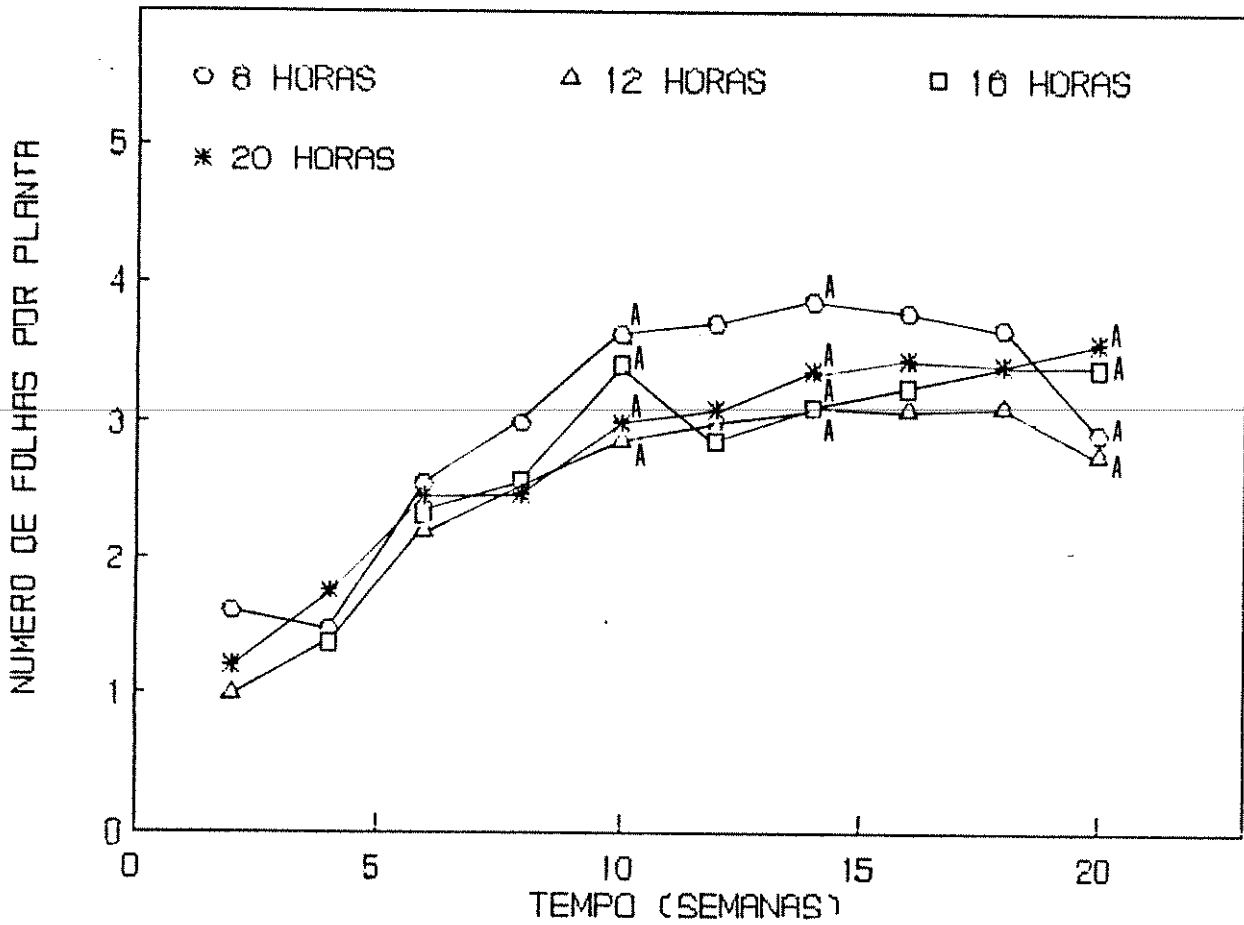


Figura 6- Número de folhas por planta de *C. allouia* crescendo sob diferentes fotoperíodos.

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%)

A tabela 1 mostra os dados finais de desenvolvimento, coletados após 20 semanas, referentes à parte aérea das plantas submetidas aos diversos fotoperíodos. Nenhum dos tratamentos mostrou efeito significativo na altura máxima das plantas e no número médio de folhas por planta. No entanto, diferenças estatisticamente significativas foram observadas no número de plantas por vaso, número total de folhas por vaso e peso de matéria seca da parte aérea, os quais mostraram valores inferiores nas plantas sob condições de fotoperíodos mais curtos.

Na parte subterrânea, cujos dados são mostrados na tabela 2, observou-se que o fotoperíodo influenciou todos os parâmetros avaliados. O número total de raízes tuberosas formadas mostrou-se menor no tratamento de 16 horas de luz, com relação a 20 horas, porém quando se avaliaram as raízes tuberosas nas diferentes categorias de tamanho (classes 1, 2 e 3), observou-se que quanto menor o fotoperíodo, prevalecia maior número de raízes tuberosas da classe 3 (mais desenvolvidas). O inverso foi observado para raízes tuberosas menores (classe 1). O número de raízes tuberosas da classe 3 (maiores que 10 mm de diâmetro transversal), foi significativamente superior nos tratamentos de fotoperíodo 8 horas e 12 horas, sendo que entre 16 horas e 20 horas não foram evidenciadas diferenças estatisticamente significativas.

A quantidade total de matéria seca acumulada pelas raízes tuberosas mostrou valores significativamente menores nos tratamentos com fotoperíodos mais longos. O tratamento 8 horas de fotoperíodo apresentou peso de matéria seca total de raízes tube-

Tabela 1-Desenvolvimento da parte aérea de plantas de *C. allouia*, crescendo em casa de vegetação, submetidas a diferentes fotoperíodos

parâmetro	fotoperíodo (horas)			
	8	12	16	20
altura da planta (cm)	43,2 a	45,4 a	48,8 a	48,0 a
nº plantas/ vaso	7,0 b	11,0 ab	12,0 a	11,0 ab
nº folhas/ vaso	16,0 b	24,6 ab	31,0 a	29,8 a
nº médio folhas/ planta	2,9 a	2,8 a	3,4 a	3,6 a
matéria seca total (mg)	7510 c	10910 b	16270 a	16460 a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

Tabela 2- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em casa de vegetação, submetidas a diferentes fotoperíodos

parâmetro	fotoperíodo (horas)			
	8	12	16	20
nº total raízes tuberosas	23,8 ab	18,2 ab	15,8 b	28,6 a
nº raízes tub. classe 1	3,2 c	7,0 bc	11,2 b	28,4 a
nº raízes tub. classe 2	2,8 ab	4,4 a	1,8 ab	0,2 b
nº raízes tub. classe 3	17,8 a	6,8 b	2,8 c	0,0 c
mat. seca raízes tub. (mg)	20116 a	3818 b	371 c	80 c
mat. seca raízes tub. cl 1 (mg)	27 b	32 ab	41 ab	77 a
mat. seca raízes tub. cl 2 (mg)	57 a	102 a	33 a	3 b
mat. seca raízes tub. cl 3 (mg)	20042 a	3684 b	297 c	0 d
mat. seca por raiz tub. (mg)	929 a	194 b	22 c	3 d
mat. seca raízes não tub. (mg)	3830 b	5198 ab	6250 a	5998 ab
nº rizomas formados	4,8 c	7,4 b	10,6 a	9,2 ab
mat. seca riz. formados (mg)	2904 c	5594 bc	9221 ab	9696 a
mat. seca por riz. formado (mg)	618 a	770 a	867 a	1121 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

rosas superior aos demais, seguido pelo tratamento 12 horas de luz. O peso de matéria seca acumulada nas diversas classes de tamanho acompanhou diretamente o número de raízes tuberosas formadas. Quando se avaliou o peso de matéria seca médio por raiz tuberosa, observou-se que o tratamento mais curto (8 horas de fotoperíodo) apresentou valor significativamente superior aos demais. A formação de raízes não tuberosas mostrou diferenças significativas entre os tratamentos 8 e 16 horas, sendo observados valores menores para fotoperíodos mais curtos. O número de rizomas formados se apresentou significativamente maior nos tratamentos de 16 e 20 horas de luz, quando comparados com 8 e 12 horas, não sendo detectadas diferenças significativas entre os grupos citados.

O peso de matéria seca dos rizomas formados mostrou tendência crescente nos tratamentos de fotoperíodo mais longo, porém o peso médio por rizoma formado não mostrou diferenças significativas.

1.2- Ensaio em câmara de crescimento

1.2.1- Análise do crescimento

Foram desenvolvidos dois experimentos, aqui denominados ensaios I e II.

A tabela 3 apresenta os dados de desenvolvimento obtidos na parte aérea das plantas, após 12 semanas da implantação do

Tabela 3-Desenvolvimento da parte aérea de plantas de C. allouia, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (ensaio I)

parâmetro	fotoperíodo (horas)	
	8	8/1*
altura da planta (cm)	63,0 b	76,8 a
nº plantas/ vaso	3,0 b	3,8 a
nº folhas/ vaso	9,7 a	10,1 a
nº médio folhas/ planta	4,1 a	3,5 a
matéria seca total (mg)	4900 b	6300 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

ensaio I. Quando o período de escuro foi interrompido, simulando o efeito de fotoperíodo longo, não foram observadas diferenças significativas para o número de folhas por vaso e número médio de folhas por planta, comparando-se com o controle. Analisando-se os resultados referentes à altura máxima das plantas, número de plantas por vaso e peso de matéria seca da parte aérea, foram observadas diferenças estatisticamente significativas, tendo todos os parâmetros apresentado maiores valores no tratamento de fotoperíodo longo.

A análise de crescimento da parte subterrânea das plantas do ensaio I, mostrada na tabela 4, revela que a interrupção da noite inibiu a iniciação da tuberização, enquanto todas as plantas do controle formaram raízes tuberosas. Os valores referentes à tuberização no tratamento com quebra da noite foram nulos.

A quantidade de matéria seca acumulada nas raízes não tuberosas e o número de rizomas formados não mostraram diferenças significativas apesar de, em termos absolutos, plantas submetidas à interrupção da noite, apresentaram valores mais altos. Quando foi avaliado o tamanho dos rizomas formados, considerando-se o peso de matéria seca, os dados mostraram haver diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos, tanto para o peso do total de rizomas formados por vaso, como também para o peso médio por rizoma formado, sendo favorecidos pelo tratamento onde foi interrompida a noite ("dias longos").

Tabela 4-Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmara de crescimento, submetidas dois tratamentos fotoperiódicos (ensaio I)

parâmetro	fotoperíodo (horas)	
	8	8/1*
nº total raízes tuberosas	11,6 a	0 b
nº raízes tub. classe 1	4,8 a	0 b
nº raízes tub. classe 2	1,7 a	0 b
nº raízes tub. classe 3	5,1 a	0 b
mat. seca raízes tub. (mg)	2700 a	0 b
mat. seca raízes tub. cl 1 (mg)	20	-
mat. seca raízes tub. cl 2 (mg)	40	-
mat. seca raízes tub. cl 3 (mg)	2650	-
mat. seca por raiz tub. (mg)	230 a	0 b
mat. seca raízes não tub. (mg)	2400 a	2900 a
nº rizomas formados	2,7 a	3,5 a
mat. seca riz. formados (mg)	2580 b	5088 a
mat. seca por riz. formado (mg)	977 b	1560 a
mat. seca rizoma original (mg)	4110 a	5220 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

Visando a obtenção de um maior número de informações acerca do comportamento da espécie, em função do fotoperíodo, o ensaio de interrupção do período de escuro foi repetido, em condições semelhantes às do ensaio anterior.

Os resultados obtidos, referentes à parte aérea, são mostrados na tabela 5. A altura da planta não apresentou valores estatisticamente diferentes, quando esse parâmetro foi avaliado em termos do comprimento do limbo e bainha foliar. O número de folhas se apresentou significativamente maior no tratamento com interrupção do período de escuro, mas a área foliar total da planta e a área média por folha mostraram valores maiores no tratamento com 8 horas diárias de luz. Com relação à matéria seca acumulada, os dados mostraram haver diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos apenas para o limbo foliar, apesar de, em valores absolutos, a interrupção da noite mostrar tendência em reduzir esses parâmetros.

A tabela 6 apresenta os dados de desenvolvimento da parte subterrânea das plantas do ensaio II. Em plantas do tratamento com noite interrompida não foi verificado morfológicamente o início do processo de tuberização, no período estudado, enquanto que no controle todas as plantas mostraram a formação de raízes tuberosas.

O desenvolvimento de raízes não tuberosas, determinadas pelo peso de matéria seca, não mostrou diferenças significativas entre os tratamentos.

Tabela 5-Desenvolvimento da parte aérea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (ensaio II)

parâmetro	fotoperíodo (horas)	
	8	8/1*
altura da planta (cm)	121,7 a	117,9 a
comprimento do limbo (cm)	48,3 a	45,4 a
comprimento da bainha (cm)	73,4 a	72,5 a
nº folhas	6,0 b	6,5 a
área foliar/ planta (cm ²)	1436 a	1329 a
área média/ folha (cm ²)	239 a	204 a
matéria seca total (mg)	7952 a	7433 a
matéria seca limbo (mg)	4761 a	4416 a
matéria seca bainha (mg)	3191 a	3017 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

Tabela 6-Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (ensaio II)

parâmetro	fotoperíodo (horas)	
	8	8/1*
nº total raízes tuberosas	6,8 a	0 b
nº raízes tub. classe 1	2,2 a	0 b
nº raízes tub. classe 2	1,8 a	0 b
nº raízes tub. classe 3	2,8 a	0 b
mat. seca raízes tub. (mg)	854	-
mat. seca raízes tub. cl 1 (mg)	5	-
mat. seca raízes tub. cl 2 (mg)	25	-
mat. seca raízes tub. cl 3 (mg)	825	-
mat. seca por raiz tub (mg)	128	-
mat. seca raízes não tub (mg)	1860 a	1773 a
nº rizomas formados	1,9 b	3,5 a
mat. seca riz. formados (mg)	2520 b	4187 a
mat. seca por riz. formado (mg)	1326 a	1196 a
mat. seca rizoma original (mg)	4340 a	3423 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

A formação de novos rizomas foi significativamente promovida no tratamento com interrupção da noite, apresentando maior número e peso total de matéria seca acumulada por vaso, enquanto que o tamanho médio dos rizomas formados não foi afetado pelo tratamento.

O rizoma original não mostrou diferenças significativas na quantidade de matéria seca, em relação ao controle.

1.2.2- Determinações bioquímicas

Os dados obtidos nas análises bioquímicas realizadas em várias partes da planta de C. allouia, são mostrados nas tabelas 7, 8 e 9, para a 1ª amostragem, realizada aos 45 dias após a implantação do ensaio (período em que as plantas mostravam morfológicamente o início da formação de raízes tuberosas) e nas tabelas 10, 11 e 12, os dados referentes à 2ª amostragem, por ocasião da coleta final do ensaio, aos 70 dias.

Os dados referentes aos níveis de açúcares solúveis totais na 1ª amostragem (tabela 7), mostraram que o tratamento com noite interrompida apresentou valores menores, à exceção do limbo foliar, comparando-se com o controle.

Os teores de polissacarídeos solúveis em água (WSP), mostrados na tabela 7, apresentaram-se menores nas raízes não tuberosas, em relação às demais partes da planta e sempre em níveis mais baixos que os açúcares solúveis livres. O tratamento com interrupção da noite mostrou valores mais altos para a bainha

Tabela 7-Teores médios de açúcares solúveis totais, polissacarídeos solúveis em água (WSP) e amido, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (1ª amostragem)

parâmetro	parte da planta	fotoperíodo (horas)	
		8	8/1*
açúcares solúveis totais	limbo	80,6	99,1
	bainha	57,2	28,0
	raiz	43,1	22,4
	rizoma	61,5	48,7
WSP	limbo	7,1	8,8
	bainha	4,1	10,2
	raiz	4,1	2,1
	rizoma	9,4	10,6
amido	limbo	22,3	20,6
	bainha	10,1	9,7
	raiz	13,0	10,8
	rizoma	4,6	4,9

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

e mais baixos para raiz, em relação ao controle.

Os níveis de amido acumulado (tabela 7) não mostraram alterações em quaisquer partes da planta estudadas.

O teor em proteínas, apresentado na tabela 8, mostrou que no tratamento de dias longos as plantas apresentaram cerca de 50% menos que no controle, em todas as partes determinadas.

O nível de aminoácidos livres (tabela 8), foi sempre maior no controle, apresentando concentração mais elevada no limbo foliar e menor no rizoma.

A quantidade de prolina livre determinada, apresentada na tabela 8 em termos de nmoles por miligrama de matéria seca, mostrou valores absolutos próximos entre o tratamento e o controle. Quando os valores foram calculados para porcentagem de prolina livre em função do total de aminoácidos livres, observou-se que as plantas do controle apresentaram cerca de metade da quantidade do tratamento de quebra da noite, apesar de apresentarem valores baixos.

A determinação dos teores de clorofilas a, b e total (tabela 9), mostrou que plantas do controle apresentaram valores absolutos muito pouco superiores e os dados não foram submetidos a tratamento estatístico.

Aos 70 dias após a implantação do ensaio, as plantas foram coletadas (2ª amostragem), sendo que o controle apresentava raízes tuberosas de várias dimensões, as quais também foram analisadas bioquimicamente.

Tabela 8-Teores médios de proteínas, aminoácidos totais livres e prolina livre, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (1ª amostragem)

parâmetro	parte da planta	fotoperíodo (horas)	
		8	8/1*
proteínas ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	7,4	4,3
	bainha	5,2	2,3
	raiz	6,0	3,9
	rizoma	0,4	0,2
aminoácidos livres (A) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	109,0	42,6
	bainha	58,3	47,5
	raiz	73,1	27,5
	rizoma	6,8	3,6
prolina livre (B) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	0,9	0,7
	bainha	0,7	1,0
	raiz	1,1	0,8
	rizoma	0,1	0,1
% B/A	limbo	0,8	1,7
	bainha	1,2	2,2
	raiz	1,5	2,8
	rizoma	1,2	4,2

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

Tabela 9-Teores médios de clorofilas em folhas de *C. allouia*, em plantas submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (1ª amostragem)

parâmetro	fotoperíodo (horas)	
	8	8/1*
clorofila a	14,0	12,9
clorofila b	5,3	5,0
clorofila total	19,3	17,9
relação a/b	2,6	2,6

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período

Os dados referentes ao teor em açúcares solúveis totais (tabela 10), mostraram resultados semelhantes à primeira amostragem, onde plantas do tratamento com noite interrompida apresentaram valores mais baixos que o controle, à exceção de raízes não tuberosas. As raízes tuberosas mostraram acúmulo bastante mais elevado de açúcares livres que outras partes da planta, com tendência a se elevar ainda mais com o desenvolvimento dessa estrutura.

Polissacarídeos solúveis em água (tabela 10), se mostraram reduzidos no tratamento, em relação ao controle.

A tabela 10 mostra também o teor em amido acumulado, revelando redução nas plantas do tratamento, sendo que no controle, as raízes tuberosas apresentaram valores mais elevados que as outras partes da planta e com tendência a aumentar o acúmulo com o desenvolvimento do órgão (classes 1, 2 e 3).

Os dados obtidos para o teor em proteínas (tabela 11) nesta segunda amostragem, mostraram, em valores absolutos, um aumento para limbo, bainha e rizoma e redução para os valores de raiz não tuberosa. As raízes tuberosas mostraram maior acúmulo que outras partes da planta, com tendência decrescente nos teores, com o desenvolvimento da estrutura.

Para os valores de aminoácidos livres, apenas para o limbo foliar ocorreu redução a níveis significativos, sendo que para as demais partes da planta, os valores foram semelhantes. As raízes tuberosas apresentaram teores semelhantes às raízes não tuberosas e praticamente constantes nas classes 1, 2 e 3.

Tabela 10-Teores médios de açúcares solúveis totais, polissacarídeos solúveis em água (WSP) e amido, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (2ª amostragem)

parâmetro	parte da planta	fotoperíodo (horas)	
		8	8/1*
açúcares solúveis totais	limbo	99,1	71,5
	bainha	41,4	34,6
	raiz	18,4	20,0
	rizoma	60,2	15,4
	raiz tub cl 1	142,3	-
	raiz tub cl 2	265,6	-
	raiz tub cl 3	316,8	-
WSP	limbo	17,6	2,6
	bainha	14,5	2,4
	raiz	2,1	0,8
	rizoma	10,5	2,6
	raiz tub cl 1	20,8	-
	raiz tub cl 2	20,8	-
	raiz tub cl 3	15,3	-
amido	limbo	31,9	20,9
	bainha	10,7	10,0
	raiz	23,4	11,0
	rizoma	5,7	3,2
	raiz tub cl 1	22,5	-
	raiz tub cl 2	113,8	-
	raiz tub cl 3	116,2	-

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

Tabela 11—Teores médios de proteínas, aminoácidos totais livres e prolina livre, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (2ª amostragem)

parâmetro	parte da planta	fotoperíodo (horas)	
		8	8/1*
proteínas ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	3,1	4,2
	bainha	2,4	4,8
	raiz	3,8	2,0
	rizoma	0,6	1,6
	raiz tub cl 1	17,5	-
	raiz tub cl 2	12,2	-
	raiz tub cl 3	7,6	-
aminoácidos livres (A) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	81,2	32,5
	bainha	40,9	58,3
	raiz	25,0	22,6
	rizoma	6,9	8,1
	raiz tub cl 1	26,5	-
	raiz tub cl 2	33,0	-
	raiz tub cl 3	25,6	-
prolina livre (B) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	0,8	1,1
	bainha	0,6	1,3
	raiz	0,5	0,7
	rizoma	0,1	0,7
	raiz tub cl 1	0,3	-
	raiz tub cl 2	0,3	-
	raiz tub cl 3	0,3	-
% B/A	limbo	1,0	3,3
	bainha	1,5	2,3
	raiz	2,1	3,3
	rizoma	1,2	8,9
	raiz tub cl 1	0,8	-
	raiz tub cl 2	1,0	-
	raiz tub cl 3	1,1	-

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período.

Considerando os teores de prolina livre, o tratamento com noite interrompida apresentou valores mais elevados para todas as partes da planta, em relação ao controle (tabela 11), assim como também maior relação porcentual, em relação ao total de aminoácidos livres.

A tabela 12, que apresenta os dados de clorofilas, mostra que no tratamento com quebra da noite as plantas tinham menor conteúdo, tanto para clorofila a, b e total, no entanto a relação a/b apresentou valores semelhantes.

1.2.3- Parâmetros biofísicos

O comportamento biofísico das plantas, avaliado no final do ensaio, é mostrado nas figuras 7 e 8, respectivamente resistência foliar à difusão de vapor e taxa de transpiração, em função do horário do dia, em intervalos de 2 em 2 horas. Os resultados mostraram que a resistência foliar difusiva tendeu a se manter constante com o decorrer do dia, mostrando elevação próximo às 17 horas, notadamente nas plantas do tratamento de noite interrompida. Comportamento semelhante foi observado para a taxa de transpiração, com tendência inversa no final do período iluminado.

2- Efeitos do termoperíodo

Tabela 12-Teores médios de clorofilas em folhas de *C. allouia*, em plantas submetidas a dois tratamentos fotoperiódicos (2ª amostragem)

parâmetro	fotoperíodo (horas)	
	8	8/1*
clorofila a	13,4	8,6
clorofila b	6,4	4,1
clorofila total	19,9	12,7
relação a/b	2,1	2,1

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- noite interrompida por 1 hora de luz, no meio do período

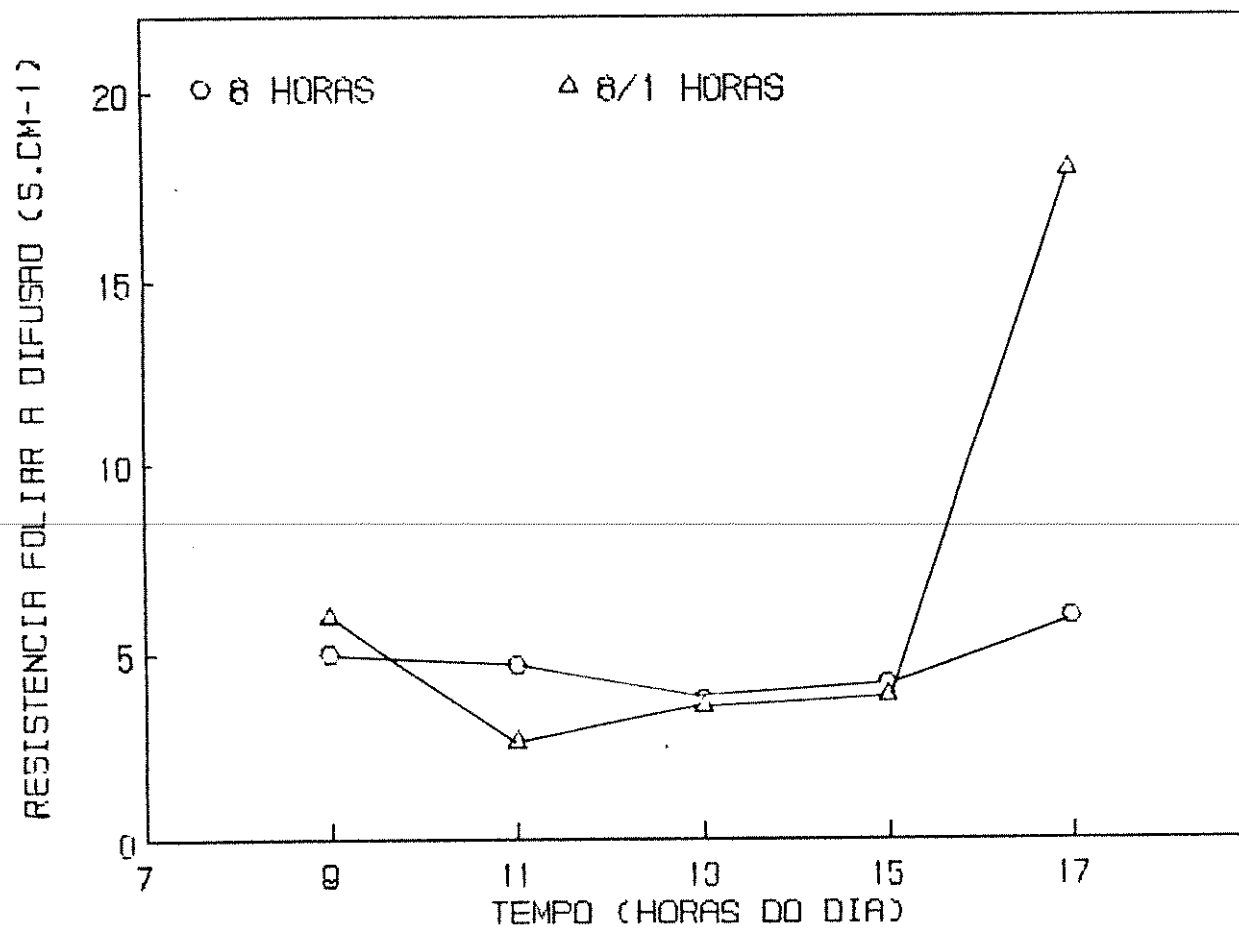


Figura 7- Resistência foliar à difusão de vapor, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* desenvolvidas em câmaras de crescimento, sob dois tratamentos fotoperiódicos.

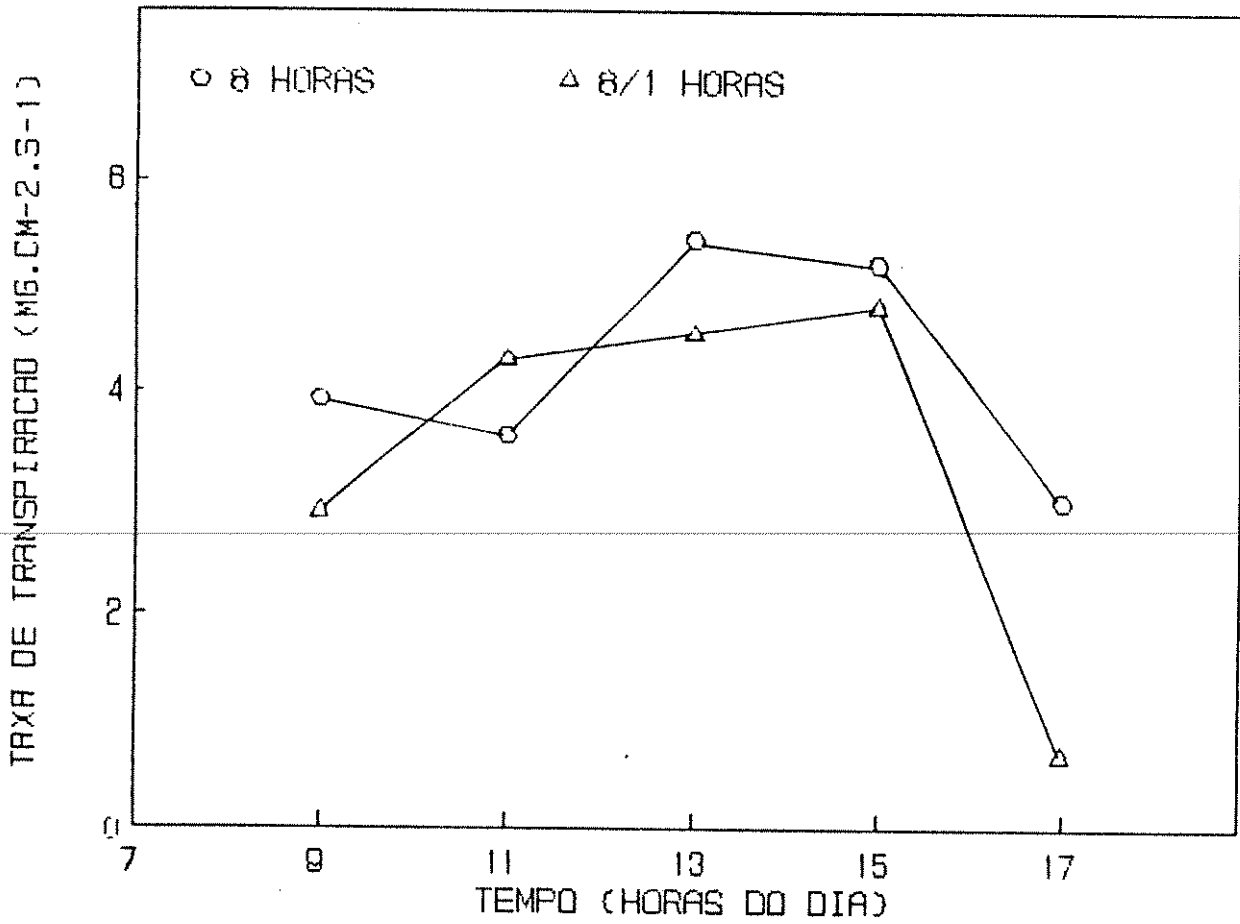


Figura 8- Taxa de transpiração, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* desenvolvidas em câmaras de crescimento, sob dois tratamentos fotoperiódicos.

Foram desenvolvidos, em câmaras de crescimento, dois experimentos, tentando evidenciar o efeito de "noites frias" (10°C) e de "dias quentes" (35°C), ambos em alternância com 25°C .

2.1- Análise do crescimento

Os dados referentes ao desenvolvimento da parte aérea das plantas submetidas ao tratamento de temperatura noturna de 10°C são apresentados na tabela 13. Os parâmetros avaliados mostraram diferenças estatisticamente significativas, sendo que as plantas submetidas ao tratamento de noites frias, apresentaram todos os valores menores que o controle, tanto para altura da planta, número de folhas e área foliar, como para a quantidade de matéria seca acumulada na parte aérea.

Os resultados obtidos para a parte subterrânea das plantas submetidas a noites frias (tabela 14), mostraram também um efeito negativo no desenvolvimento. A tuberização não foi morfológicamente observada no período estudado, nas plantas submetidas ao tratamento de noite frias, enquanto que naquelas do controle todas as plantas mostraram raízes tuberosas, das classes 1, 2 e 3, ou seja, dos diversos tamanhos.

O desenvolvimento de raízes não tuberosas, determinado pelo peso de matéria seca acumulada, foi significativamente reduzido pelo tratamento, em relação ao controle.

Com referência aos novos rizomas, no período avaliado, o número formado não mostrou diferenças significativas, porém o

Tabela 13- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de C. allouia, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a "noites frias"

parâmetro	temperatura (°C) D/N*	
	25/25	25/10
altura da planta (cm)	76,2 a	45,4 b
comprimento do limbo (cm)	35,8 a	23,2 b
comprimento da bainha (cm)	40,4 a	22,2 b
nº folhas	6,6 a	4,1 b
área foliar/ planta (cm ²)	1172 a	488 b
área média/ folha (cm ²)	176 a	118 b
matéria seca total (mg)	6569 a	3150 b
matéria seca limbo (mg)	4418 a	2056 b
matéria seca bainha (mg)	2152 a	1094 b

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

Tabela 14- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de C. allouia, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a "noites frias"

parâmetro	temperatura (°C) D/N*	
	25/25	25/10
nº total raízes tuberosas	10,3 a	0 b
nº raízes tub. classe 1	3,5 a	0 b
nº raízes tub. classe 2	0,7 a	0 b
nº raízes tub. classe 3	6,1 a	0 b
mat. seca raízes tub. (mg)	4230	-
mat. seca raízes tub. cl 1 (mg)	5	-
mat. seca raízes tub. cl 2 (mg)	5	-
mat. seca raízes tub. cl 3 (mg)	4220	-
mat. seca por raiz tub. (mg)	417	-
mat. seca raízes não tub. (mg)	1732 a	966 a
nº rizomas formados	2,5 a	2,7 a
mat. seca riz formados (mg)	5840 a	2122 b
mat. seca por riz. formado (mg)	2336 a	786 b
mat. seca rizoma original (mg)	4406 a	4896 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

classe 1 < 5 mm; classe 2 > 5 mm e < 10 mm; classe 3 > 10 mm

peso médio por rizoma se apresentou maior em plantas controle, promovendo conseqüentemente maior quantidade de matéria seca acumulada por vaso (tabela 14).

O peso de matéria seca do rizoma original (tabela 14) não mostrou diferenças significativas entre o tratamento e o controle.

O ensaio para avaliação do efeito de temperaturas diurnas de 35°C não mostrou efeitos tão radicais como aquele de temperaturas baixas. Os resultados do desenvolvimento da parte aérea são mostrados na tabela 15.

A altura da planta não foi afetada pelo tratamento, apesar de o comprimento do limbo foliar se apresentar significativamente maior em plantas do controle.

O número de folhas verificado por vaso não mostrou qualquer diferença, porém a área foliar média foi maior no controle, proporcionando maior área foliar total por vaso (tabela 15).

A matéria seca acumulada pela parte aérea não mostrou diferenças, tanto para dados do limbo foliar como bainha, mostrados na tabela 15.

Os dados relativos ao desenvolvimento da parte subterrânea (tabela 16) sugerem um atraso na iniciação da tuberização, no período estudado, já que o número de raízes tuberosas pequenas (classe 1) não mostrou diferenças entre o controle e o tratamento, porém, raízes tuberosas médias (classe 2) e grandes (classe 3), foram significativamente superiores no controle.

Tabela 15- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de C. allouia, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a "dias quentes"

parâmetro	temperatura (°C) D/N*	
	25/25	35/25
altura da planta (cm)	121,7 a	116,6 a
comprimento do limbo (cm)	48,3 a	40,8 b
comprimento da bainha (cm)	73,4 a	75,8 a
nº folhas	6,0 a	6,0 a
área foliar/ planta (cm ²)	1636 a	1375 b
área média/ folha (cm ²)	273 a	228 b
matéria seca total (mg)	7952 a	7102 a
matéria seca limbo (mg)	4761 a	4023 a
matéria seca bainha (mg)	3191 a	3079 a

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

Tabela 16- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmara de crescimento, submetidas a "dias quentes"

parâmetro	temperatura (°C) D/N*	
	25/25	35/25
nº total raízes tuberosas	6,8 a	3,6 b
nº raízes tub. classe 1	2,2 a	2,2 a
nº raízes tub. classe 2	1,8 a	0,5 b
nº raízes tub. classe 3	2,8 a	0,9 b
mat. seca raízes tub. (mg)	854 a	104 b
mat. seca raízes tub. cl 1 (mg)	5 a	5 a
mat. seca raízes tub. cl 2 (mg)	25 a	4 b
mat. seca raízes tub. cl 3 (mg)	825 a	95 b
mat. seca por raiz tub. (mg)	128 a	29 b
mat. seca raízes não tub. (mg)	1860 a	1760 a
nº rizomas formados	1,9 a	2,2 a
mat. seca riz. formados (mg)	2520 a	1530 b
mat. seca por riz. formado (mg)	1326 a	695 b
mat. seca rizoma original (mg)	4340 a	2990 b

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

classe 1 < 5 mm; classe 2 > 5 mm e < 10 mm; classe 3 > 10 mm

O acúmulo de matéria seca nas raízes tuberosas formadas apresentou a mesma significância que em número, ou seja, diferenças estatisticamente significativas para raízes das classes 2 e 3. O peso de matéria seca médio por raiz tuberosa se mostrou superior para as plantas do controle, evidenciando o estágio mais desenvolvido das mesmas.

O tratamento de temperatura diurna 35°C não afetou o acúmulo de matéria seca em raízes não tuberosas, em relação ao controle.

A avaliação da formação de novos rizomas mostrou que o número por vaso não foi alterado pelo tratamento, porém o peso médio por rizoma foi significativamente superior no controle, promovendo portanto maior quantidade de matéria seca total por vaso.

O rizoma que deu origem às plantas não mostrou diferenças significativas entre o tratamento e controle, nas condições do ensaio (tabela 16).

2.2- Determinações bioquímicas

As tabelas 17, 18 e 19 referem-se ao ensaio onde foi avaliado o efeito de temperatura noturna de 10°C, em plantas de C. allouia.

Os dados referentes ao teor de açúcares solúveis totais livres (tabela 17), mostraram que tanto para plantas do controle como do tratamento, a parte que apresentou maior conteúdo foi o

Tabela 17- Teores médios de açúcares solúveis totais, polissacarídeos solúveis em água (WSP) e amido, em diversas partes da planta de C. allouia, submetidas a "noites frias"

parâmetro	parte da planta	temperatura (°C) D/N*	
		25/25	25/10
açúcares solúveis totais	limbo	103,4	82,4
	bainha	45,4	30,4
	raiz	20,9	18,1
	rizoma	51,8	25,4
WSP	limbo	17,9	9,9
	bainha	12,1	9,3
	raiz	5,0	2,2
	rizoma	8,8	2,4
amido	limbo	24,4	6,9
	bainha	14,2	7,8
	raiz	19,6	8,0
	rizoma	4,6	11,5

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

limbo foliar. O tratamento apresentou níveis de açúcares solúveis livres menores que o controle, em todas as partes analisadas da planta.

Polissacarídeos solúveis em água (WSP), apresentaram o mesmo comportamento dos açúcares livres, tendo reduzido os valores para o tratamento de noites frias (tabela 17).

A deposição de amido apresentou-se mais baixa em plantas submetidas ao tratamento de 10°C, para limbo, bainha e raiz, tendo revelado valores maiores para os rizomas, conforme é mostrado na tabela 17.

Um acúmulo maior de proteínas foi observado em plantas submetidas ao tratamento de noites frias, em relação ao controle, com exceção do rizoma, o qual mostrou valores semelhantes (tabela 18).

Todas as partes da planta mostraram níveis de aminoácidos livres inferiores no controle, notadamente na bainha foliar e raiz, apresentando cerca de três vezes mais, no tratamento de noites frias (tabela 18).

A determinação de prolina livre mostrou diferenças mais acentuadas para bainha e raízes, apresentando valores mais elevados em plantas submetidas ao tratamento, porém, ao se avaliar a relação porcentual de prolina sobre o total de aminoácidos livres, os valores não apresentaram variação significativa (tabela 18).

A tabela 19 apresenta os dados de clorofilas a, b e total, além da relação a/b. Não foram evidenciadas diferenças sig-

Tabela 18- Teores médios de proteínas, aminoácidos totais livres e prolina livre, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a "noites frias"

parâmetro	parte da planta	temperatura (°C) D/N*	
		25/25	25/10
proteínas ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	4,2	7,6
	bainha	2,3	5,6
	raiz	5,7	10,9
	rizoma	0,6	0,4
aminoácidos livres (A) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	67,3	99,9
	bainha	35,4	101,4
	raiz	24,3	81,2
	rizoma	4,2	6,8
prolina livre (B) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	0,8	1,1
	bainha	0,3	1,2
	raiz	0,6	1,9
	rizoma	0,1	0,1
% B/A	limbo	1,2	1,2
	bainha	1,0	1,2
	raiz	2,4	2,3
	rizoma	1,4	1,2

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

Tabela 19- Teores médios de clorofilas em folhas de *C. allouia*,
em plantas submetidas a "noites frias"

parâmetro	temperatura (°C) D/N*	
	25/25	25/10
clorofila a	8,5	8,0
clorofila b	3,4	3,0
clorofila total	12,0	11,0
relação a/b	2,5	2,6

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

nificativas entre o tratamento e controle.

No ensaio onde foi avaliado o efeito de temperatura diurna de 35°C (e noturna de 25°C), os teores de açúcares solúveis livres, mostrados na tabela 20, apresentaram-se menores nas plantas submetidas ao tratamento.

Polissacarídeos solúveis em água (WSP), também apresentados na tabela 20, mostraram menores níveis no tratamento, em relação ao controle.

No período estudado, a determinação de níveis de amido mostrou menores valores absolutos em plantas submetidas a 35°C durante o dia, que no controle (tabela 20).

O teor em proteínas mostrou pequena variação para o limbo e bainha foliar, elevação para raiz e redução para rizoma, considerando o tratamento em relação ao controle, conforme é mostrado na tabela 21.

A determinação de aminoácidos livres mostrou valores maiores para bainha, raiz e rizomas e menores para limbo, do tratamento em comparação com o controle (tabela 21).

O nível de prolina livre mostrou-se semelhante entre plantas do tratamento e controle, se observando diferenças mais evidentes apenas para as raízes. A porcentagem de prolina sobre o total de aminoácidos livres não mostrou diferenças relevantes (tabela 21).

A tabela 22 mostra os dados obtidos para clorofilas, onde se observa que os valores foram ligeiramente menores para o tratamento de 35°C durante o dia, comparando-se com o controle.

Tabela 20- Teores médios de açúcares solúveis totais, polissacarídeos solúveis em água (WSP) e amido, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a "dias quentes"

parâmetro	parte da planta	temperatura (°C) D/N*	
		25/25	35/25
açúcares solúveis totais	limbo	99,1	73,1
	bainha	41,4	29,0
	raiz	27,0	20,2
	rizoma	60,2	54,7
WSP	limbo	17,6	10,7
	bainha	14,5	12,2
	raiz	2,1	1,8
	rizoma	10,5	8,0
amido	limbo	31,9	25,2
	bainha	10,7	5,9
	raiz	23,5	14,2
	rizoma	5,7	3,8

dados em $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

Tabela 21- Teores médios de proteínas, aminoácidos totais livres e prolina livre, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a "dias quentes"

parâmetro	parte da planta	temperatura (°C) D/N*	
		25/25	35/25
proteínas ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	3,2	3,5
	bainha	2,4	2,2
	raiz	3,8	5,3
	rizoma	0,6	0,3
aminoácidos livres (A) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	81,2	58,5
	bainha	40,9	60,2
	raiz	25,0	47,6
	rizoma	6,9	10,9
prolina livre (B) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	0,8	0,8
	bainha	0,6	0,7
	raiz	0,5	1,5
	rizoma	0,1	0,1
% B/A	limbo	1,0	1,3
	bainha	1,5	1,2
	raiz	2,1	3,2
	rizoma	1,2	1,0

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

Tabela 22- Teores médios de clorofilas em folhas de *C. allouia*,
em plantas submetidas a "dias quentes"

parâmetro	temperatura (°C) D/N*	
	25/25	35/25
clorofila a	13,4	10,4
clorofila b	6,4	4,7
clorofila total	19,9	15,0
relação a/b	2,1	2,2

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

*- respectivamente temperaturas diurna e noturna.

Da mesma maneira, a relação clorofila a/ clorofila b apresentou valores semelhantes.

2.3- Parâmetros biofísicos

No final do ensaio, por ocasião da coleta das plantas, foram avaliadas a resistência foliar à difusão de vapor e taxa de transpiração, em função do horário do dia, durante o período iluminado, dentro das câmaras de crescimento. Os resultados para o ensaio de temperatura noturna de 10°C são apresentados nas figuras 9 e 10, onde foram detectadas marcantes diferenças no comportamento das plantas do tratamento, quando comparadas com o controle. A resistência foliar à difusão de vapor (figura 9), se mostrou mais elevada e com maiores variações durante o dia para o tratamento, em relação ao controle. Os valores se mostraram descendentes até aproximadamente 13 a 15 horas, para então se elevarem novamente até valores próximos do estado inicial. Comportamento inverso foi observado para a taxa de transpiração (figura 10), onde plantas do controle mostraram sempre maiores valores, atingindo um pico máximo em torno das 15 horas e decaindo a seguir, até o momento de se apagarem as luzes (17 horas).

No ensaio de temperatura diurna de 35°C, a resistência foliar à difusão de vapor (figura 11), mostrou valores mais elevados nos extremos do dia, ou seja, por ocasião do início e do final do período de luzes acesas, enquanto que o controle se manteve praticamente constante, durante todo o dia. A taxa de trans-

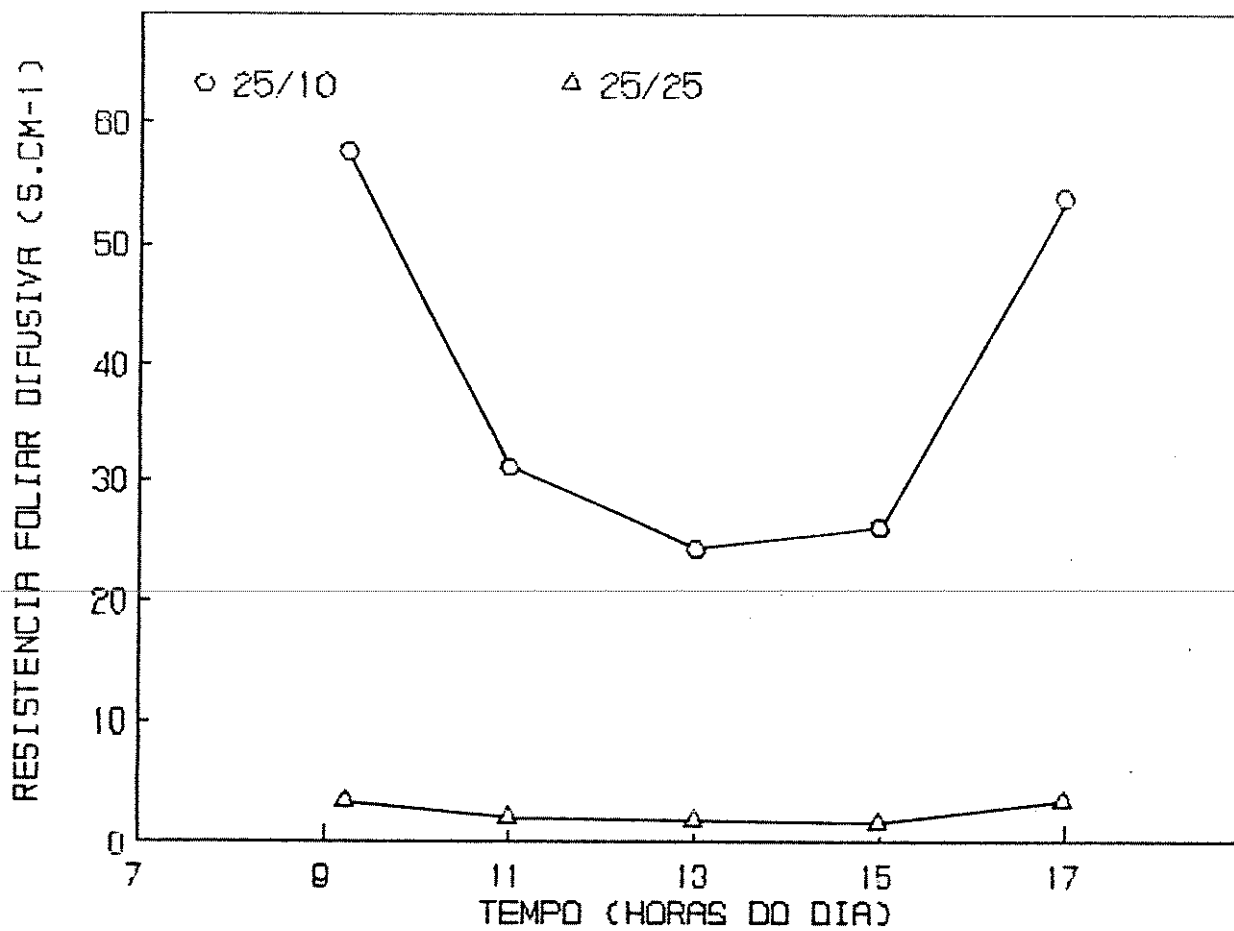


Figura 9- Resistência foliar à difusão de vapor, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* submetidas à temperatura noturna de 10°C.

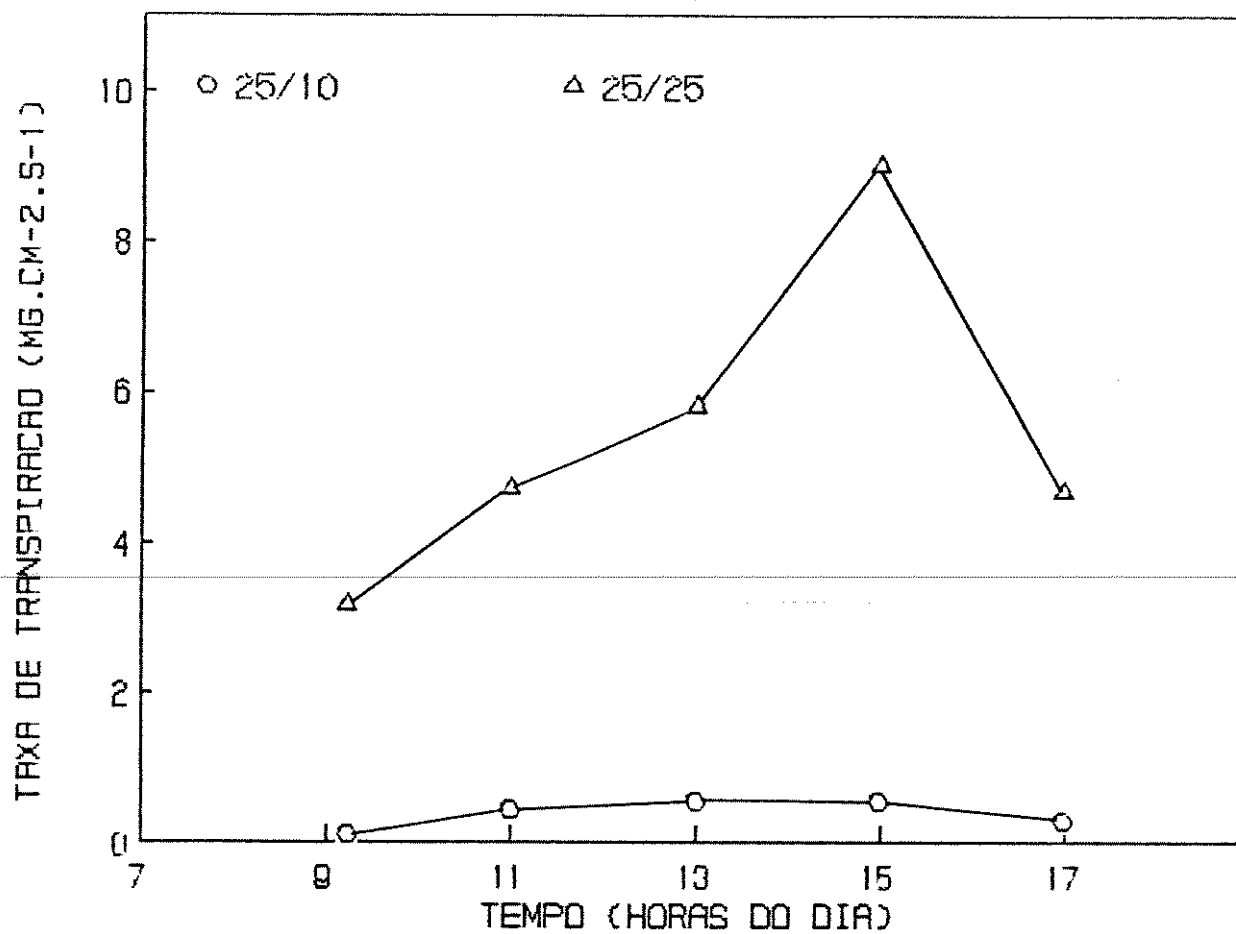


Figura 10- Taxa de transpiração, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* submetidas à temperatura noturna de 10°C.

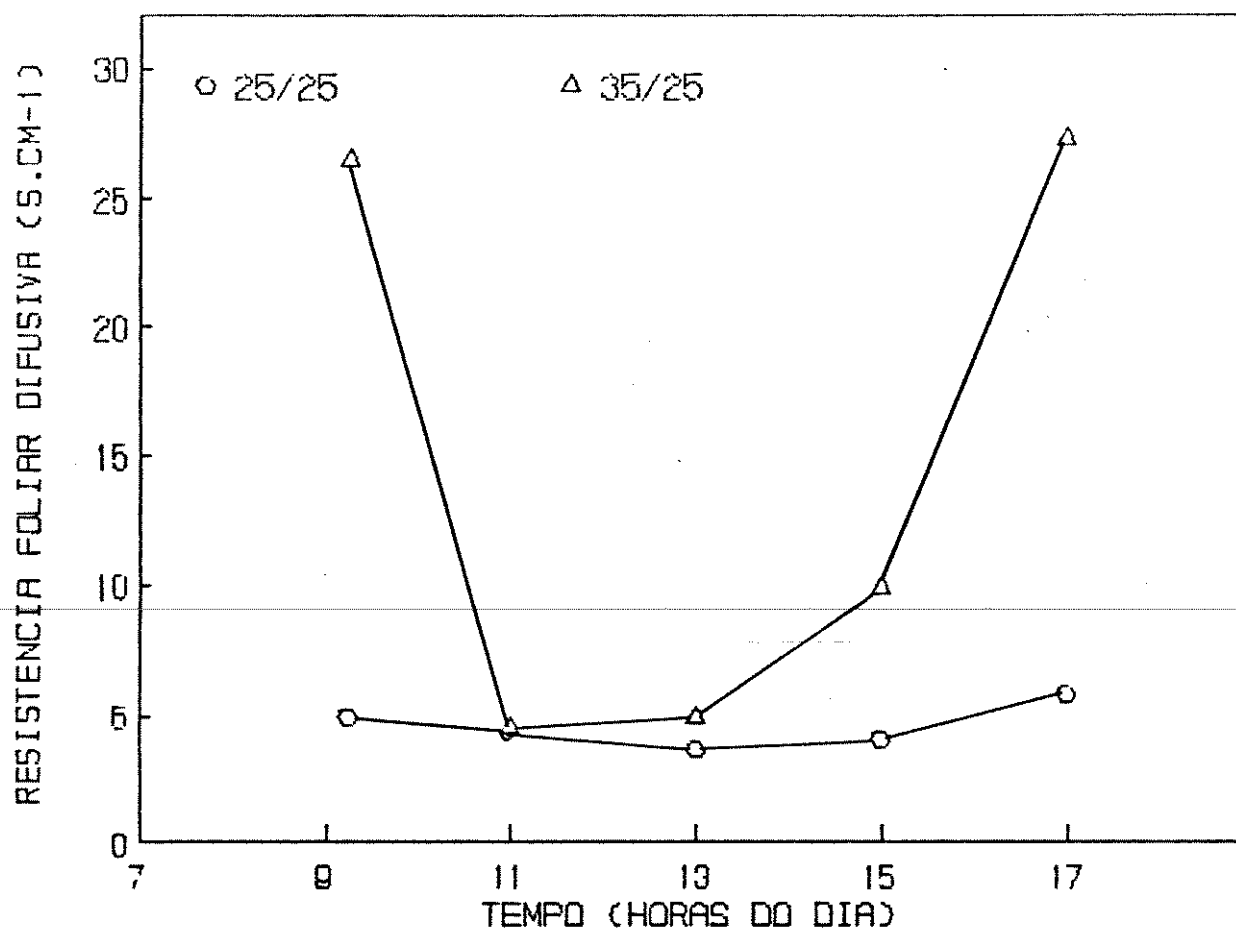


Figura 11- Resistência foliar à difusão de vapor, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* submetidas à temperatura diurna de 35°C.

piração em geral mostrou o mesmo comportamento para o controle e o tratamento (figura 12). No entanto, plantas submetidas a 35°C durante o dia apresentaram valores mais baixos que o controle.

3- Efeitos de níveis de hidratação do solo

3.1- Ensaio em casa de vegetação

Foram testados três níveis de hidratação em dois fotoperíodos (8 e 20 horas).

Os dados do desenvolvimento da parte aérea, apresentados na tabela 23, mostraram influência hídrica em todos os parâmetros estudados. A análise estatística mostrou que a altura da planta, comprimento do limbo e comprimento da bainha foram influenciados pelo fotoperíodo, pelo nível de água e que ocorreu interação entre fotoperíodo e níveis de hidratação. Valores mais elevados foram obtidos em plantas submetidas a fotoperíodo curto e com maior disponibilidade de água, ou seja, controle e o tratamento saturado.

A análise fatorial dos dados referentes ao número de folhas, peso de matéria seca total da parte aérea, limbo e bainha (tabela 23), mostrou que somente o nível de hidratação do substrato foi responsável pelas variações observadas.

Os dados obtidos na avaliação do desenvolvimento da parte subterrânea são apresentados na tabela 24. Os resultados mostraram que todos os parâmetros estudados foram influenciados

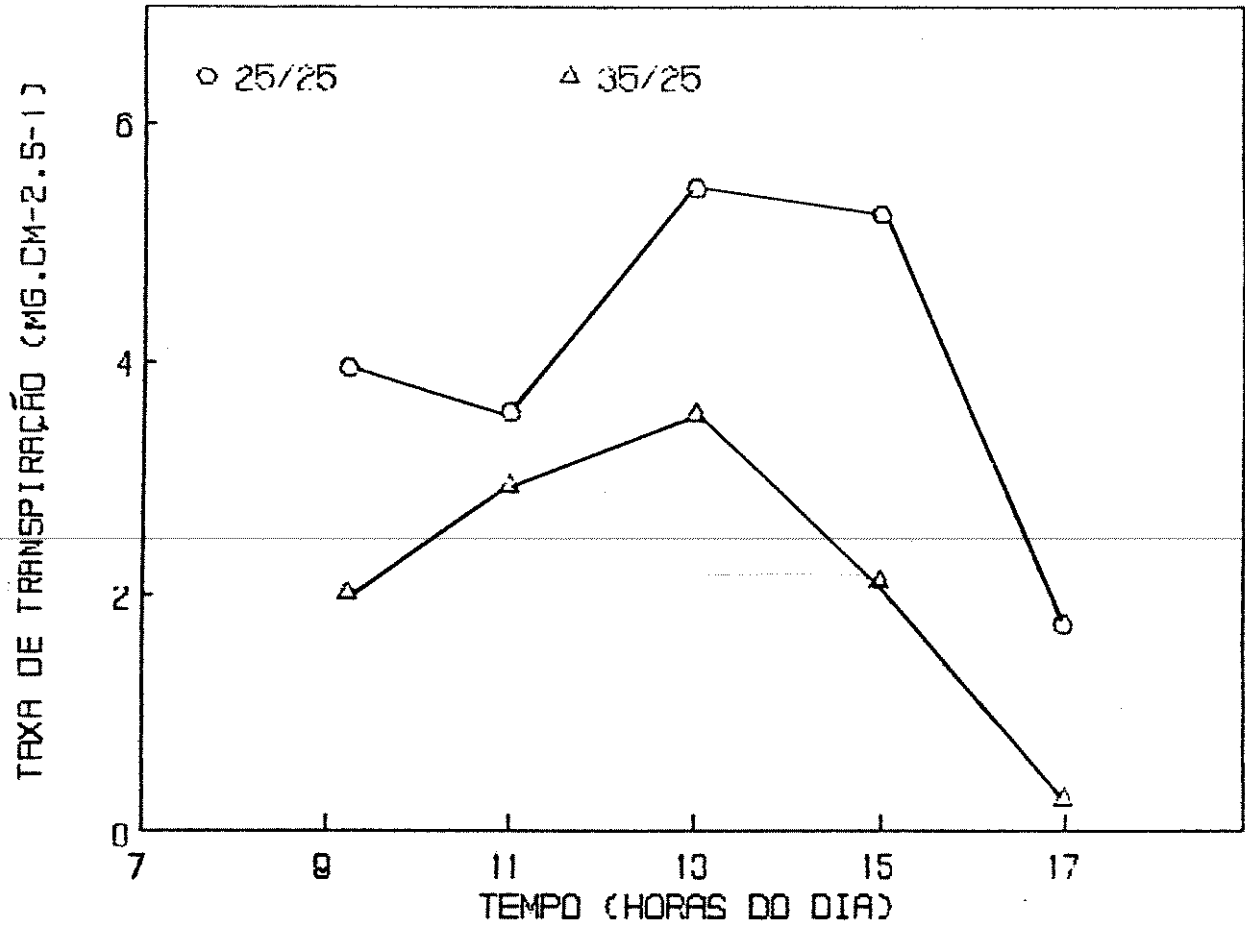


Figura 12- Taxa de transpiração, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* submetidas à temperatura diurna de 35°C.

Tabela 23- Efeitos da hidratação do solo no desenvolvimento da parte aérea de plantas de *C. allouia*, crescendo em casa de vegetação, sob dois fotoperíodos

parâmetro	8 horas			20 horas		
	def	ctr	sat	def	ctr	sat
altura da planta (cm)	46,4Ba	81,4Aa	88,1Aa	40,6Ba	59,5Ab	65,0Ab
comprimento limbo (cm)	23,0Ca	38,3Ba	42,3Aa	21,5Ca	29,8Bb	34,1Ab
comprimento bainha (cm)	23,4Ba	43,1Aa	45,8Aa	19,1Ba	29,7Ab	30,9Ab
n ^o folhas	3,9Ba	6,8Aa	7,1Aa	3,9Ba	6,9Aa	6,8Aa
mat seca total (mg)	2858Ba	6723Aa	8309Aa	2448Ba	6908Aa	8003Aa
mat seca limbo (mg)	1924Ba	4620Aa	5602Aa	1600Ba	4851Aa	5213Aa
mat seca bainha (mg)	934Ba	2103Aa	2707Aa	848Ba	2057Aa	2790Aa

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

def= deficiência; ctr= controle; sat= saturado

letras maiúsculas comparam hidratação; minúsculas fotoperíodos

Tabela 24- Efeitos da hidratação do solo no desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em casa de vegetação, sob dois fotoperíodos

parâmetro	8 horas			20 horas		
	def	ctr	sat	def	ctr	sat
nº total raízes tuberosas	0Ca	8,3Ba	16,6Aa	0Aa	0Ab	0Ab
nº raízes tub. classe 1	0Ca	3,8Ba	7,1Aa	0Aa	0Ab	0Ab
nº raízes tub. classe 2	0Ba	3,1Aa	3,9Aa	0Aa	0Ab	0Ab
nº raízes tub. classe 3	0Ca	1,4Ba	5,6Aa	0Aa	0Ab	0Ab
mat. seca raízes tub. (mg)	-	148B	457A	-	-	-
mat. seca raízes tub. cl 1 (mg)	-	17A	21A	-	-	-
mat. seca raízes tub. cl 2 (mg)	-	49A	39A	-	-	-
mat. seca raízes tub. cl 3 (mg)	-	83B	398A	-	-	-
mat. seca por raiz tub. (mg)	-	18B	30A	-	-	-
mat. seca raízes não tub. (mg)	1677Ba	3132Ab	3742Ab	1893Ba	6959Aa	5441Aa
nº rizomas formados	1,9Bb	3,5Aa	3,2Ab	3,5Ba	6,2Aa	5,5Aa
mat. seca riz. formados (mg)	2316Ba	5256Ab	6468Ab	2580Ba	11532Aa	11256Aa
mat. seca por riz. formado (mg)	1258Ba	1519Ba	2046Aa	739Bb	1862Aa	2052Aa
mat. seca rizoma original (mg)	5675Aa	7122Aa	4983Aa	8121Aa	6432Aa	6852Aa

Em cada linha, as médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

classe 1: <5 mm; classe 2: >5 mm e <10 mm; classe 3: >10 mm.

def= deficiência; ctr= controle; sat= saturado

letras maiúsculas comparam hidratação; minúsculas fotoperíodos

pelos tratamentos isolados ou pela interação entre fotoperíodo e níveis de água no solo.

A formação de raízes tuberosas não foi observada em plantas submetidas a fotoperíodo de 20 horas, em qualquer dos níveis de hidratação oferecidos às plantas. No tratamento de fotoperíodo curto, condição favorável à tuberização, o estresse hídrico inibiu a iniciação, no período estudado. O tratamento com alta disponibilidade de água (saturado), mostrou valores significativamente maiores para o número de raízes tuberosas formadas, com excessão daquelas da classe 2 (entre 5 e 10 mm de diâmetro transversal). O peso de matéria seca acumulada nas raízes tuberosas não mostrou diferenças para raízes pequenas e médias (classes 1 e 2) porém, para o peso total de matéria seca e de raízes tuberosas grandes (classe 3), o tratamento saturado apresentou valores significativamente superiores. O peso médio de matéria seca por raiz tuberosa foi superior no tratamento saturado.

A formação de raízes não tuberosas foi influenciada por ambos os fatores e pela interação entre eles. Foram observados maiores valores para fotoperíodo longo. O estresse hídrico reduziu significativamente esse parâmetro.

O número e peso de matéria seca acumulada nos rizomas formados também foram afetados pelos fatores e interação, sendo favorecidos por fotoperíodo longo e maior disponibilidade de água. Entre o tratamento saturado e controle não foram observadas diferenças estatisticamente significativas, tanto para número como peso de matéria seca dos novos rizomas, em qualquer fotoperíodo.

do. A análise do peso médio de matéria seca por rizoma formado mostrou que o fotoperíodo apresentou efeito significativo somente para baixa disponibilidade de água e a interação entre fotoperíodo e menor hidratação reduziu os valores em fotoperíodo longo.

3.2- Ensaio em câmara de crescimento

3.2.1- Análise do crescimento

O ensaio foi desenvolvido sob condições indutoras (8 horas de luz e 25°C), por 9 semanas. Os resultados do desenvolvimento da parte aérea (tabela 25), mostraram que, entre o controle e o tratamento saturado não foram detectadas diferenças significativas em quaisquer dos parâmetros avaliados. Ambos os estresses (deficiência hídrica e alagamento) provocaram redução significativa no desenvolvimento das plantas, quando comparadas com o controle, com excessão do número de folhas e do peso de matéria seca de bainha, onde o tratamento alagado apresentou resultados semelhantes ao controle. Quando foi avaliada a recuperação das plantas (tratamento def/sat), os resultados mostraram desenvolvimento intermediário entre o tratamento em deficiência hídrica e controle. Os valores foram significativamente superiores aos do tratamento em deficiência, com excessão do comprimento do limbo e área média por folha, os quais não mostraram diferenças significativas. Comparando-se o tratamento em recuperação e controle, verifica-se que o número de folhas e matéria seca acumulada no limbo

Tabela 25- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmaras de crescimento, em função do nível de hidratação do solo

parâmetro	tratamento				
	ctr	sat	alg	def	def/sat
altura da planta (cm)	96,7a	92,2a	63,4bc	52,3c	65,6b
comp. limbo (cm)	45,9a	46,3a	31,4b	28,6b	33,0b
comp. bainha (cm)	50,8a	45,9a	32,0b	23,7c	32,6b
número de folhas	5,2a	5,6a	4,7a	2,4b	5,1a
área foliar da pl(cm ²)	1454a	1498a	687c	436c	1103b
área média/folha(cm ²)	286a	270ab	147d	188cd	215bc
mat. seca total (mg)	6260a	7240a	3480b	1990c	4720b
mat. seca limbo (mg)	3940ab	4540a	1780c	1330c	3210b
mat. seca bainha (mg)	2320ab	2700a	1690bc	650d	1510c

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%).

ctr= controle; sat= saturado; alg= alagado; def= deficiência; def/sat= recuperação do estresse.

foliar não mostraram diferenças significativas, enquanto que todos os demais parâmetros foram afetados pelo tratamento, apresentando valores reduzidos.

Os resultados obtidos para o desenvolvimento da parte subterrânea, apresentado na tabela 26, mostraram que as plantas de todos os tratamentos iniciaram a tuberização, no período estudado. Entre o tratamento saturado e controle, apenas o número de raízes tuberosas mostrou-se significativamente superior no tratamento, enquanto que os demais parâmetros não mostraram diferenças significativas.

O tratamento mais drástico em relação ao controle, foi o de deficiência hídrica, apresentando valores significativamente reduzidos para os parâmetros estudados, com exceção do número e peso de matéria seca de raízes tuberosas médias (da classe 2) e peso de matéria seca do rizoma original, os quais não mostraram diferenças para nenhum dos tratamentos.

O tratamento alagado, em comparação com o controle, não apresentou diferenças significativas no número total de raízes tuberosas, número de raízes tuberosas médias (classe 2) e número de raízes tuberosas grandes (classe 3), porém o peso de matéria seca das raízes tuberosas mostrou valor significativamente menor nas plantas submetidas a este tratamento. A formação de raízes não tuberosas e número de novos rizomas apresentaram-se reduzidos nas plantas do tratamento alagado, enquanto o peso de matéria seca dos rizomas formados e do rizoma original não foram afetados.

Tabela 26- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmaras de crescimento, em função do nível de hidratação do solo.

parâmetros	tratamentos				
	ctr	sat	alg	def	def/sat
nº total raízes tuberosas	8,7b	12,7a	7,6bc	1,8d	5,6c
nº raízes tub. cl.1	2,5ab	3,5a	0,5c	0,6c	1,5bc
nº raízes tub. cl.2	0,6bc	0,8ab	0,9a	0,3c	0,5bc
nº raízes tub. cl.3	5,6ab	8,4a	6,2ab	0,9c	3,6b
mat. seca total raízes tub. (mg)	3423a	4008a	1252b	198c	358c
mat. seca raízes tub. cl.1 (mg)	14a	12a	4b	3b	6b
mat. seca raízes tub. cl.2 (mg)	12b	11b	27a	7c	9bc
mat. seca raízes tub. cl.3 (mg)	3398a	3984a	1220b	189c	343c
mat. seca por raiz tub. (mg)	393a	313ab	169b	59c	60c
mat. seca raízes não tub. (mg)	2699ab	3811a	901d	1579cd	2170bc
nº rizomas formados	2,9a	3,6a	1,2b	1,6b	2,7a
mat. seca rizomas formados (mg)	4487ab	6612a	3217bc	2354c	3764bc
mat. seca por rizoma formado (mg)	1548bc	1836b	2683a	1469c	1393c
mat. seca rizoma original (mg)	3475a	4642a	3865a	4463a	3346a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%).

ctr= controle; sat= saturado; alg= alagado; def= deficiência; def/sat= recuperação do estresse

classe 1: <5 mm; classe 2: >5 mm e <10 mm; classe 3: >10 mm.

Analisando o tratamento em recuperação do estresse (def/sat), em relação ao controle, observou-se que os parâmetros que mostraram diferenças significativas foram o número e peso total de matéria seca de raízes tuberosas, peso de matéria seca acumulada nas raízes tuberosas classe 3 e matéria seca média por raiz tuberosa, sendo esses parâmetros reduzidos pelo tratamento em recuperação.

3.2.2- Determinações bioquímicas

Os dados referentes ao teor de açúcares solúveis livres (tabela 27), mostraram que os maiores níveis foram encontrados no limbo foliar, com excessão do tratamento alagado, onde o rizoma apresentou quantidade maior que as demais partes da planta.

Comparando com o controle, o tratamento saturado apresentou níveis de açúcares solúveis livres mais elevados para todas as partes da planta. O tratamento alagado mostrou valores menores para a parte aérea (limbo e bainha) e maiores para a parte subterrânea (raiz e rizoma), enquanto que o tratamento onde as plantas se recuperavam do estresse (def/sat), mostrou resultados inversos, ou seja, maiores valores na parte aérea e menores na parte subterrânea, em comparação com o controle. A deficiência hídrica promoveu redução nos teores, nas diversas partes das plantas, com excessão da raiz, onde apenas o tratamento alagado foi superior.

Tabela 27- Teores médios de açúcares solúveis totais, polissacáridos solúveis em água (WSP) e amido, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a diferentes níveis de hidratação do solo

parâmetros	parte da planta	tratamentos				
		ctr	sat	alg	def	def/sat
açúcares solúveis totais	limbo	73,5	117,4	55,8	51,3	117,6
	bainha	46,6	71,9	33,1	27,8	69,5
	raiz	29,2	34,4	58,3	43,8	28,1
	rizoma	47,1	52,1	68,7	25,6	25,6
WSP	limbo	15,3	69,0	31,0	24,1	13,6
	bainha	15,1	37,9	35,7	4,7	22,2
	raiz	5,4	7,9	12,1	5,3	7,8
	rizoma	6,7	7,2	11,7	4,9	3,7
amido	limbo	40,5	54,7	42,1	22,3	11,8
	bainha	38,0	54,8	53,9	10,5	63,5
	raiz	21,2	45,3	33,8	76,7	50,3
	rizoma	9,6	8,2	6,1	10,5	5,1

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

ctr= controle; sat= saturado; alg= alagado; def= deficiência;

def/sat= recuperação do estresse

Os resultados obtidos para polissacarídeos solúveis em água (tabela 27), mostraram valores mais elevados para a parte aérea em plantas submetidas ao tratamento saturado apresentaram valores mais altos entre os demais, seguido pelo tratamento alagado. Na parte subterrânea, raiz e rizoma apresentaram valores para WSP semelhantes, à exceção do tratamento em recuperação, onde o rizoma mostrou teor mais baixo. Entre os tratamentos, as plantas submetidas ao alagamento apresentaram valores mais altos que o controle e demais tratamentos, em raiz e rizoma.

A tabela 27 mostra ainda os resultados das dosagens de amido, revelando que os rizomas apresentaram os menores níveis, tendo o tratamento em recuperação apresentado valor mais baixo que os demais. Na parte aérea (limbo e bainha), o tratamento saturado mostrou os maiores valores para amido, com exceção do tratamento com plantas em recuperação do estresse, as quais, apesar de apresentarem maior valor para bainha, mostraram menor valor para o limbo foliar.

O conteúdo em proteínas, nas diversas partes da planta, não foi alterado no tratamento saturado, em relação ao controle (tabela 28). O tratamento alagado mostrou, comparando todos os tratamentos os maiores valores para limbo, raiz e rizoma e menor para bainha. De um modo geral, os tratamentos que foram submetidos a estresses (alagamento, deficiência e em recuperação), apresentaram maior teor em proteínas no rizoma, em relação ao controle.

Tabela 28- Teores médios de proteínas, aminoácidos totais livres e prolina livre, em diversas partes da planta de *C. allouia*, submetidas a diferentes níveis de hidratação do solo

parâmetros	parte da planta	tratamentos				
		ctr	sat	alg	def	def/sat
proteínas ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	17,1	20,8	61,1	17,9	26,4
	bainha	5,8	4,6	2,4	7,4	11,5
	raiz	15,5	17,9	29,2	18,7	5,5
	rizoma	0,8	0,9	1,7	1,3	1,1
aminoácidos livres (A) ($\text{nmol}\cdot\text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	46,9	30,4	21,4	34,4	42,0
	bainha	22,0	15,7	12,4	47,4	31,5
	raiz	20,5	26,2	77,5	77,5	50,0
	rizoma	3,8	3,0	12,3	23,0	4,2
prolina livre (B) ($\text{nmol}\cdot\text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	0,3	0,2	0,6	1,4	0,8
	bainha	0,7	0,6	0,4	0,7	0,6
	raiz	0,5	1,0	1,1	1,5	0,8
	rizoma	0,1	0,1	0,2	0,3	0,2
X B/A	limbo	0,6	0,7	2,8	4,1	1,9
	bainha	3,2	3,8	3,2	1,5	1,9
	raiz	2,4	3,8	1,4	1,9	1,6
	rizoma	2,6	3,3	1,6	1,3	4,8

ctr= controle; sat= saturado; alg= alagado; def= deficiência;
def/sat= recuperação do estresse

Os níveis em aminoácidos livres (tabela 28) mostraram que entre o controle e tratamento saturado não foram observadas diferenças elevadas. O tratamento alagado, em comparação com o controle, reduziu o teor no limbo, porém para a parte subterrânea, ou seja, raiz e rizoma, os teores foram mais elevados, da ordem de três vezes maiores. Da mesma forma, o tratamento com deficiência hídrica mostrou valores mais elevados para bainha, raiz e rizoma. O tratamento em recuperação mostrou valores duas vezes maiores que o controle para bainha e raiz.

Os níveis de prolina livre no limbo foliar mostraram-se mais elevados nos tratamentos alagado, em deficiência hídrica e em recuperação do estresse (tabela 28). O tratamento em deficiência hídrica apresentou, em valores absolutos, teores mais elevados em todas as partes da planta, notadamente no limbo e raiz, comparando com os demais tratamentos e o controle. Quando se avaliou o teor de prolina livre como porcentagem do total de aminoácidos livres, no limbo foram encontrados maiores valores para os tratamentos submetidos a estresses (alagamento, deficiência hídrica e em recuperação), porém as demais partes da planta tenderam a reduzir esta proporção, quando comparados com o controle, com exceção do rizoma, no tratamento em recuperação.

A determinação de teores de clorofilas a, b e total, apresentados na tabela 29, mostrou que o tratamento que mais reduziu esses parâmetros foi o alagamento. Quando foi avaliada a relação clorofila a /clorofila b, observou-se que as plantas dos tratamentos submetidos a estresses (alagamento, deficiência

Tabela 29- Teores médios de clorofilas em folhas de *C. allouia*, em plantas submetidas a diferentes níveis de hidratação do solo

parâmetros	ctr	sat	alg	def	def/sat
clorofila a	7,9	7,2	3,7	7,7	6,5
clorofila b	4,6	4,1	1,9	3,8	3,5
clorofila total	12,5	11,3	5,6	11,5	10,0
relação a/b	1,7	1,7	1,9	2,0	1,9

dados em mg.g^{-1} de matéria seca

ctr= controle; sat= saturado; alg= alagado; def= deficiência;

def/sat= recuperação do estresse

drica e recuperação), os valores não alteraram consistentemente.

3.2.3- Parâmetros biofísicos

O comportamento das plantas, submetidas aos vários níveis de fornecimento de água ao solo dos vasos, foi analisado dentro das câmaras de crescimento, em intervalos de 2 horas e mostrou que a resistência foliar à difusão de vapor apresentou valores mais elevados no tratamento em deficiência hídrica no solo, com relação aos demais, conforme ilustra a figura 13.

A figura 14 mostra a taxa de transpiração das plantas submetidas aos diversos tratamentos, onde se observam diferenças menos evidentes entre as curvas, porém as plantas estressadas pela deficiência hídrica no solo, apresentaram sempre valores mais baixos de transpiração.

4- Efeitos de reguladores de crescimento

4.1- Detecção de giberelinas endógenas

Os resultados obtidos no bioteste do alongamento do hipocótilo de plântulas de alface são mostrados nas figuras de 15 a 20, apresentados como porcentagem em relação ao controle. Os dados revelam que sob interrupção da noite, na época da primeira amostragem, ou seja, quando as plantas iniciam a formação de raízes tuberosas, ocorrem dois picos significativos de atividade gi-

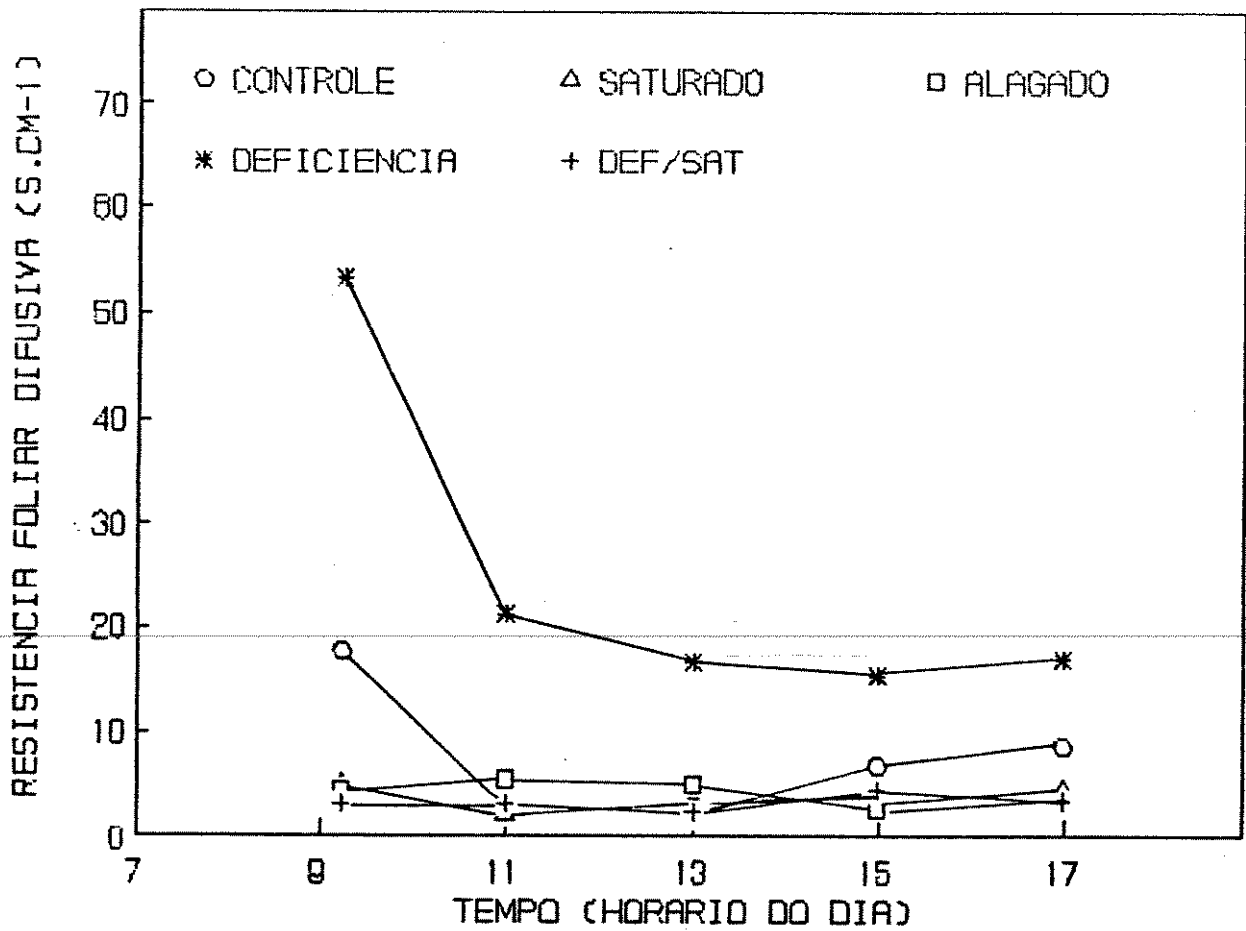


Figura 13- Resistência foliar à difusão de vapor, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* submetidas a diferentes níveis de hidratação do substrato.

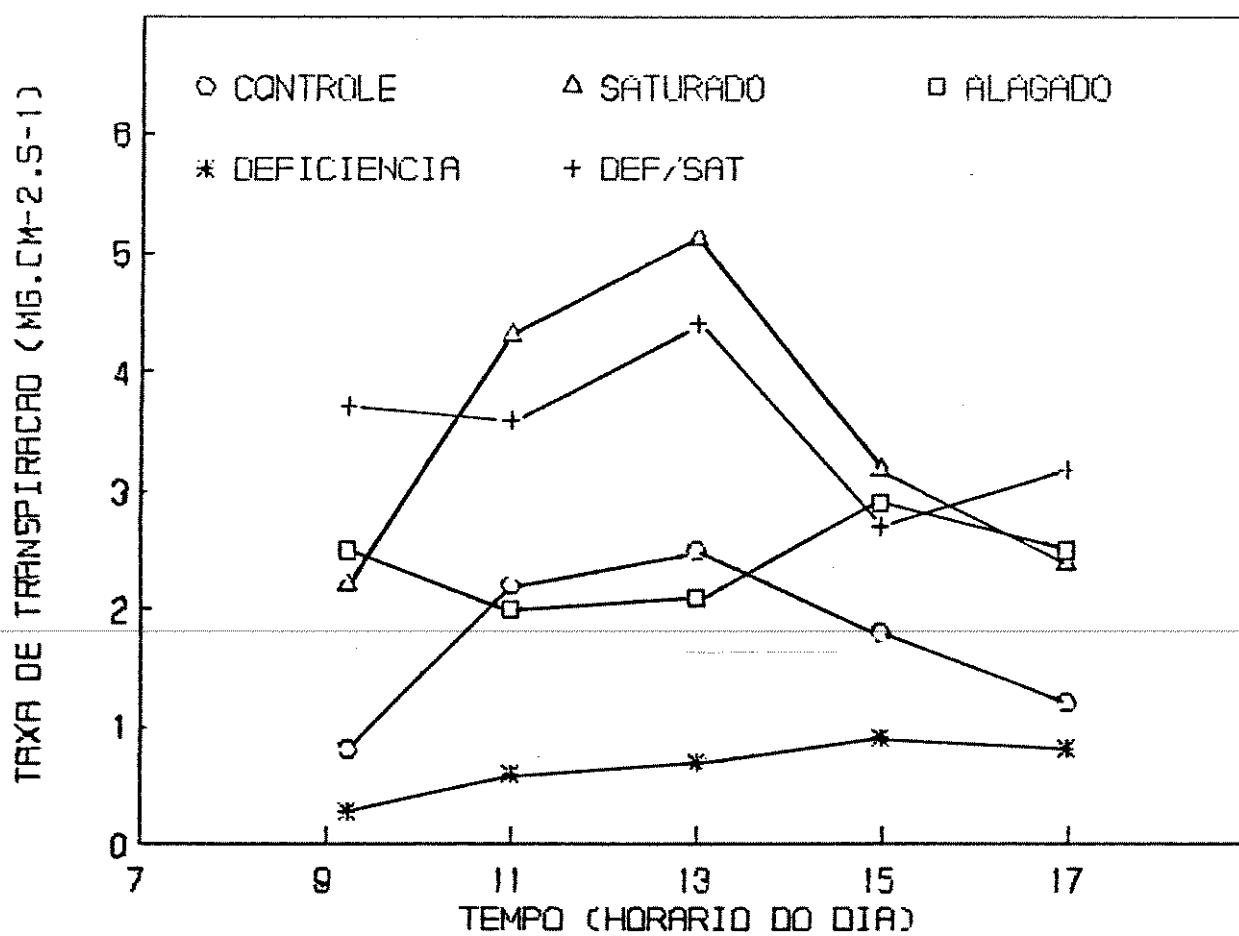


Figura 14- Taxa de transpiração, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* submetidas a diferentes níveis de hidratação do substrato.

berelínica nos Rfs 0,4 e 0,5. No tratamento de dias curtos não foi detectada atividade giberelínica a níveis significativos (figura 15). Na segunda amostragem, por ocasião da coleta final dos ensaios, não foram detectadas diferenças significativas na atividade giberelínica em relação ao fotoperíodo (figura 16). As figuras 17 e 18 referem-se aos dados da 1ª e 2ª amostragens e corroboram os resultados observados em câmara de crescimento. A aplicação de ABA não alterou consistentemente os dados para níveis de giberelinas, em ambas as amostragens.

4.2- Efeitos da aplicação de ácido giberélico (GA₃)

4.2.1- Ensaio em casa de vegetação

O ensaio foi desenvolvido sob fotoperíodo longo (20 horas), por 12 semanas. Os resultados verificados no desenvolvimento da parte aérea (tabela 30), mostraram que dentre os parâmetros avaliados, apenas a altura da planta foi influenciada e diferenças significativas foram observadas na concentração de $(1,4 \cdot 10^{-3}M)$.

Na parte subterrânea, não foram iniciadas raízes tuberosas, em qualquer dos tratamentos, no período estudado, conforme é mostrado na tabela 31.

O peso de matéria seca acumulada nas raízes não tuberosas mostrou redução significativa no tratamento onde foi aplicado GA₃ $1,4 \cdot 10^{-3}M$, quando comparados com a concentração $2,9 \cdot 10^{-4}M$, porém sem diferenças significativas para com o controle.

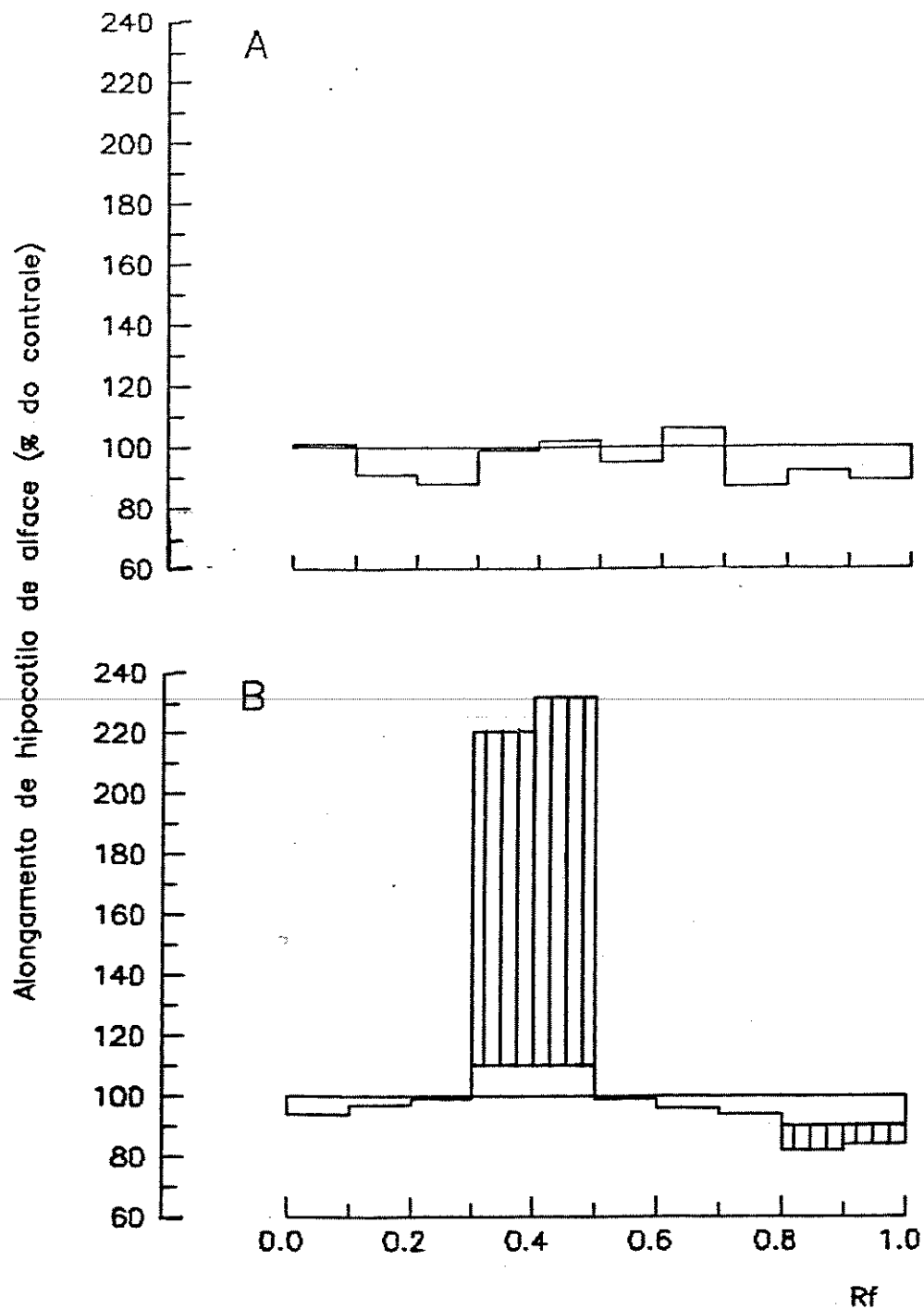


Figura 15- Bioensaio do alongamento do hipocótilo de plântulas de alfafa, a partir de extrato de folhas coletadas aos 45 dias, de plantas crescendo em câmara de crescimento.

A= 8 horas de luz

B= 8 horas de luz e interrupção da noite

Áreas hachuradas indicam diferenças a 5%

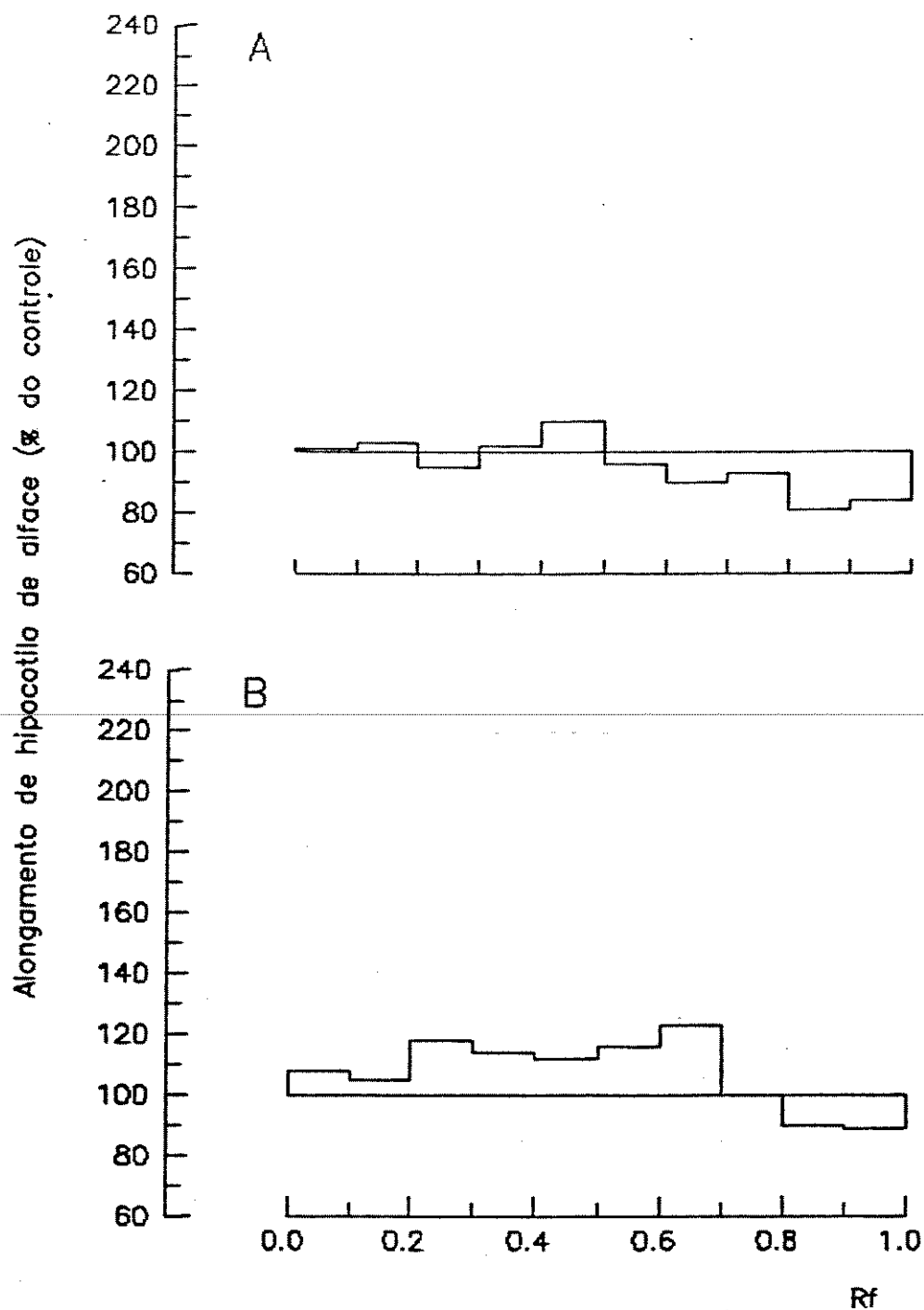


Figura 16- Bioensaio do alongamento do hipocótilo de plântulas de alface, a partir de extrato de folhas coletadas aos 75 dias, de plantas crescendo em câmara de crescimento.

A= 8 horas de luz

B= 8 horas de luz e interrupção da noite

Áreas hachuradas indicam diferenças a 5%

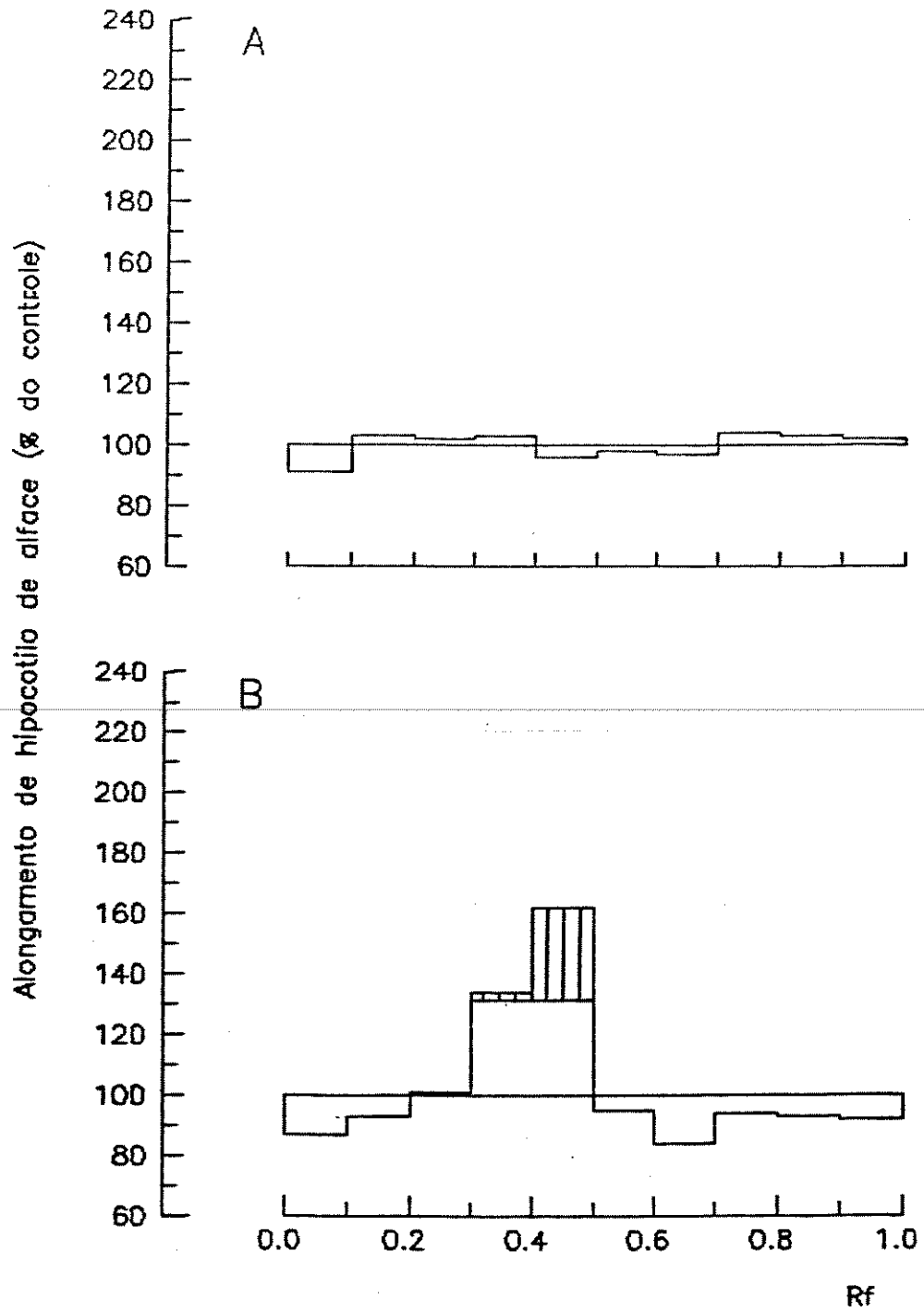


Figura 17- Bioensaio do alongamento do hipocótilo de plântulas de alfafa, a partir de extrato de folhas coletadas aos 45 dias, de plantas crescendo em casa de vegetação.

A= 8 horas de luz

B= 20 horas de luz.

Áreas hachuradas indicam diferenças a 5%

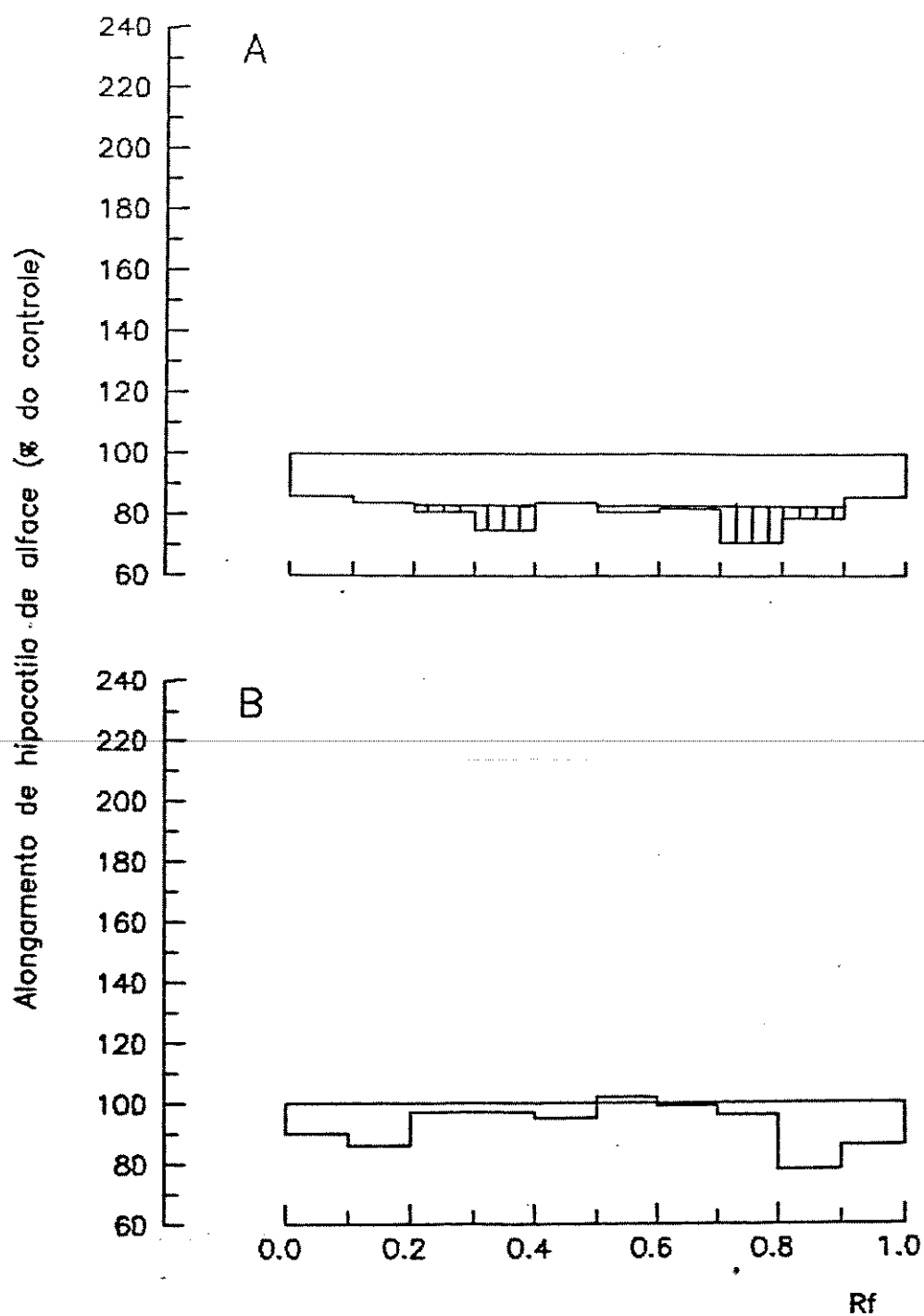


Figura 18- Bioensaio do alongamento do hipocótilo de plântulas de alface, a partir de extrato de folhas coletadas aos 95 dias, de plantas crescendo em casa de vegetação.

A= 8 horas de luz

B= 20 horas de luz

Áreas hachuradas indicam diferenças a 5%

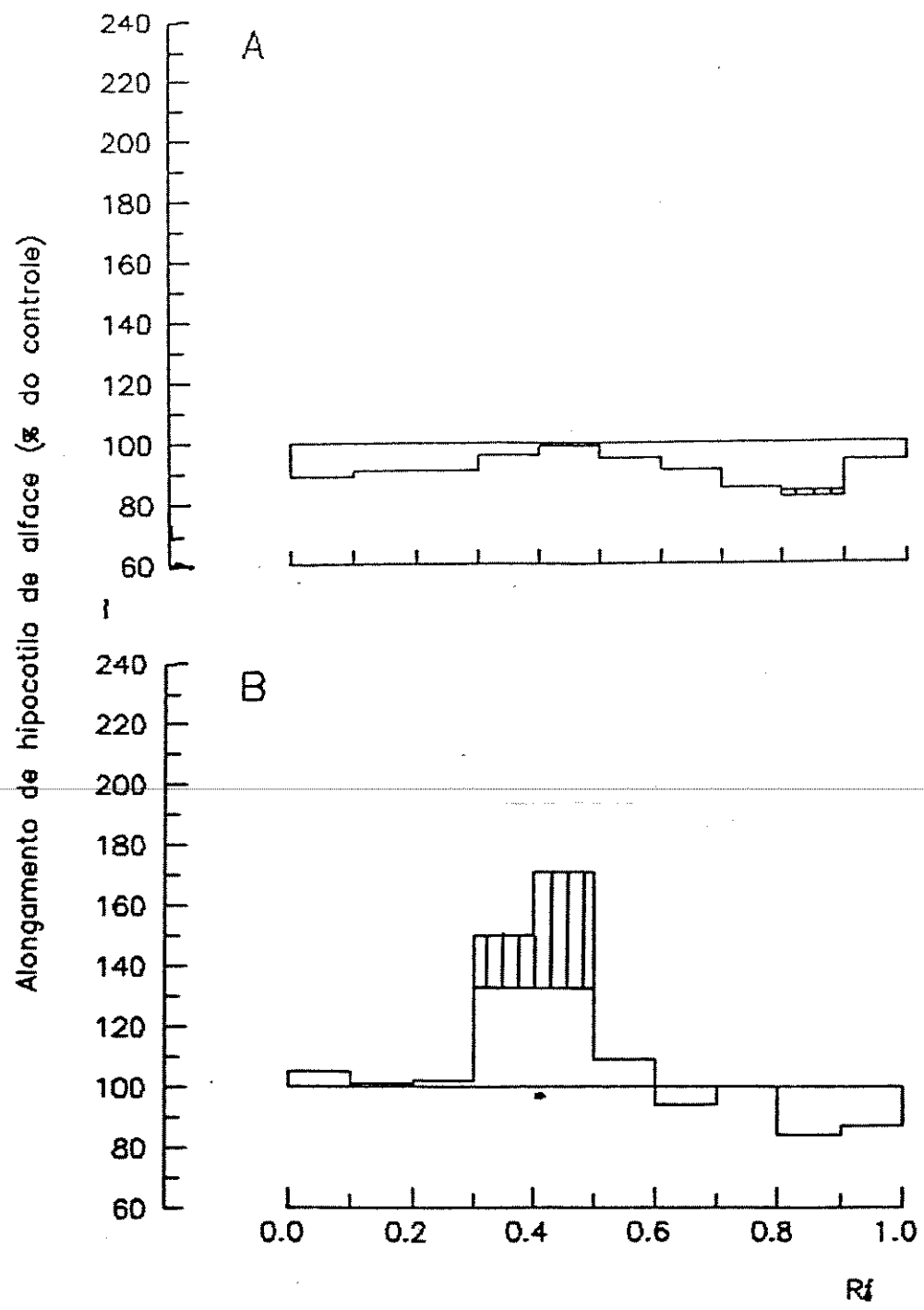


Figura 19- Bioensaio do alongamento do hipocótilo de plântulas de alfaca, a partir de extrato de folhas coletadas aos 45 dias, de plantas crescendo em casa de vegetação, com a aplicação de ABA.

A= 8 horas de luz

B= 20 horas de luz

Áreas hachuradas indicam diferenças a 5%

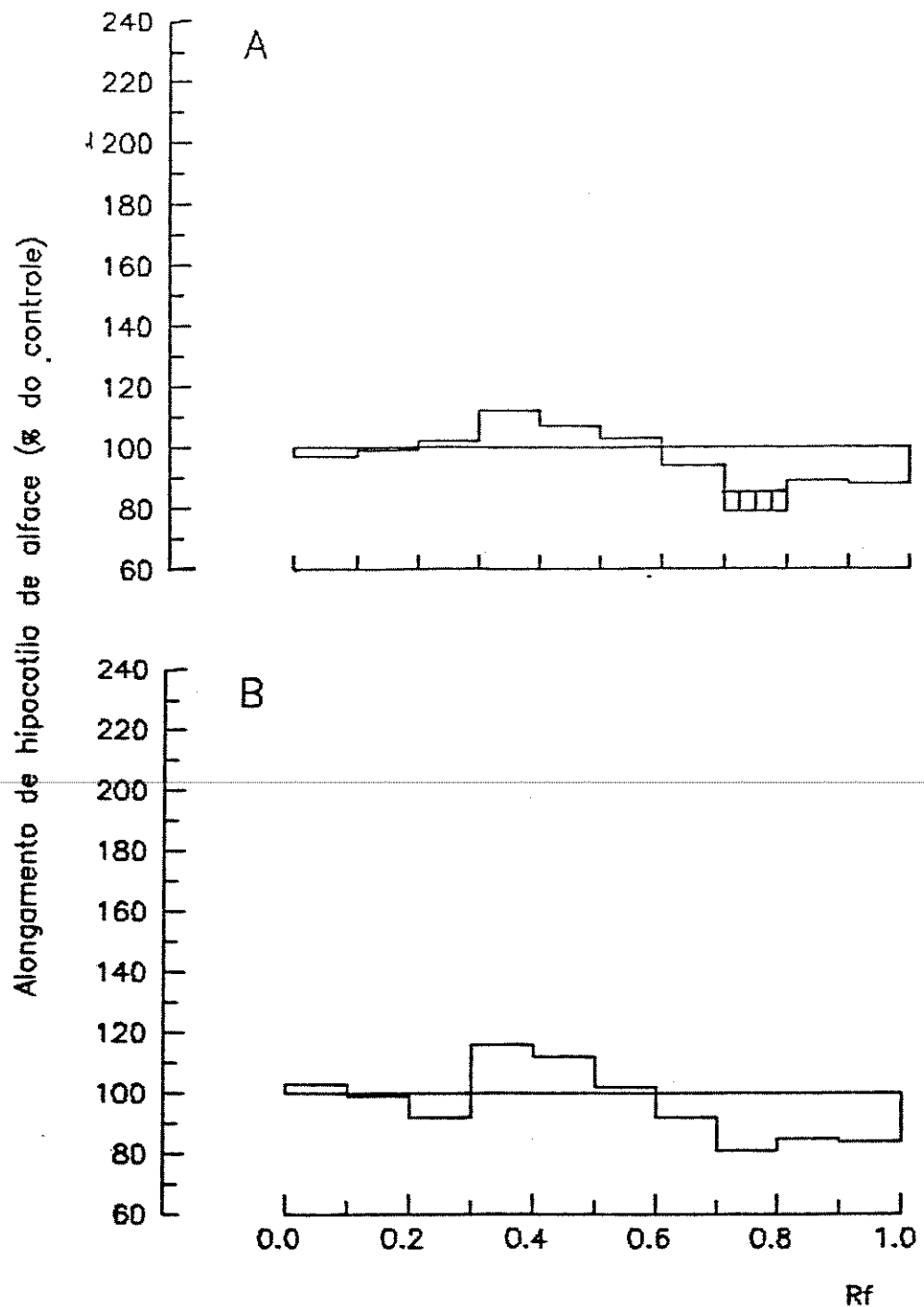


Figura 20- Bioensaio do alongamento do hipocótilo de plântulas de alface, a partir de extrato de folhas coletadas aos 95 dias, de plantas crescendo em casa de vegetação, com a aplicação de ABA.

A= 8 horas de luz

B= 20 horas de luz

Áreas hachuradas indicam diferenças a 5%

Tabela 30- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de C. allouia, mantidas em casa de vegetação sob fotoperíodo longo, em função do tratamento com ácido giberélico (GA₃)

parâmetro	concentração GA ₃ (M)		
	0	$2,9 \cdot 10^{-4}$	$1,4 \cdot 10^{-3}$
altura da planta (cm)	44,0b	53,6ab	66,0a
nº de folhas	5,1a	4,1a	4,0a
matéria seca total (mg)	3932a	4129a	3689a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

Tabela 31- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, mantidas em casa de vegetação sob fotoperíodo longo, em função do tratamento com ácido giberélico (GA₃)

parâmetro	concentração GA ₃ (M)		
	0	$2,9 \cdot 10^{-4}$	$1,4 \cdot 10^{-3}$
n ^o total raízes tuberosas	0	0	0
mat. seca total raízes tub. (mg)	-	-	-
mat. seca raízes não tub. (mg)	2706ab	2826a	1619b
n ^o rizomas formados	8,9a	8,3a	5,1b
mat. seca rizomas formados (mg)	7776a	7312a	5764a
mat. seca por rizoma formado (mg)	874a	881a	1130a
mat. seca rizoma original (mg)	10144a	8393a	9404a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (Teste de Tukey a 5%).

A formação de novos rizomas mostrou-se não ser afetada pela aplicação de GA₃, tanto em número como em peso de matéria seca acumulada e peso de matéria seca por rizoma formado.

O rizoma que deu origem às plantas não mostrou diferenças significativas entre os tratamentos e o controle, quanto ao peso de matéria seca, no período estudado.

4.2.2- Ensaio em câmara de crescimento

A análise fatorial dos resultados obtidos para esse experimento, na parte aérea (tabela 32), mostrou interação dos fatores para a altura da planta e comprimento do limbo foliar. Para ambos os parâmetros, quando foi interrompido o período de escuro e simultaneamente aplicado GA₃, os valores foram significativamente superiores. Os efeitos da aplicação de GA₃ foram verificados na altura das plantas, comprimento do limbo, comprimento da bainha e peso de matéria seca da bainha, cujos parâmetros foram significativamente promovidos pela aplicação do regulador, em comparação com o controle, em ambos os tratamentos fotoperiódicos.

Na parte subterrânea (tabela 33), os dados mostraram que GA₃ não interferiu significativamente na iniciação das raízes tuberosas. O efeito mais evidente da aplicação do regulador foi na promoção do peso de matéria seca dos rizomas formados, sob fotoperíodo de 8 horas. O número de rizomas formados foi menor para plantas sob fotoperíodo curto, porém a aplicação de GA₃ substi-

Tabela 32- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de C. allouia, crescendo em câmaras de crescimento sob dois tratamentos fotoperiódicos, em função da aplicação de ácido giberélico (GA₃)

parâmetro	8 horas		8/1* horas	
	controle	GA ₃	controle	GA ₃
altura da planta (cm)	31,2Ba	42,2Ab	32,0Ba	55,2Aa
comp. limbo (cm)	15,1Ba	18,8Ab	16,5Ba	26,5Aa
comp. bainha (cm)	16,1Ba	23,4Ab	15,5Ba	28,7Aa
número de folhas	4,6Aa	4,4Aa	5,3Aa	5,1Aa
mat. seca total (mg)	959AB	1328Ab	1453Aa	1917Aa
mat. seca limbo (mg)	650Aa	782Aa	942Aa	1051Aa
mat. seca bainha (mg)	309Bb	546Ab	511Ba	866Aa

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste T a 5%).

letras maiúsculas comparam regulador; minúsculas fotoperíodo

*- noite interrompida por uma hora de luz, no meio do período.

Tabela 33- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, crescendo em câmaras de crescimento sob dois tratamentos fotoperiódicos, em função da aplicação de ácido giberélico (GA₃)

parâmetro	8 horas		8/1* horas	
	controle	GA ₃	controle	GA ₃
nº total raízes tuberosas	3,1Aa	2,9Aa	0Ab	0Ab
nº raiz tub. cl.1	1,7Aa	1,1Aa	0Ab	0Ab
nº raiz tub. cl.2	0,1Ba	0,8Aa	0Aa	0Ab
nº raiz tub. cl.3	1,3Aa	1,0Aa	0Ab	0Ab
mat. seca total raiz tub (mg)	242A	265A	-	-
mat. seca raiz tub. cl.1 (mg)	3A	3A	-	-
mat. seca raiz tub. cl.2 (mg)	3A	7A	-	-
mat. seca raiz tub. cl.3 (mg)	236A	255A	-	-
mat. seca por raiz tub. (mg)	50A	48A	-	-
mat. seca raiz não tub. (mg)	820Aa	930Aa	1070Aa	1090Aa
nº rizomas formados	1,7Bb	3,4Aa	3,8Aa	3,1Aa
mat. seca rizomas formados (mg)	228Bb	576Ab	840Aa	936Aa
mat. seca por rizoma formado (mg)	134Ab	169Ab	221Aa	302Aa
mat. seca rizoma original (mg)	10510Aa	14979Aa	11144Aa	10268Aa

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

letras maiúsculas comparam regulador; minúsculas fotoperíodo

*- noite interrompida por uma hora de luz, no meio do período.

classe 1: <5 mm; classe 2: >5 mm e <10 mm; classe 3: >10 mm.

tuiu o fotoperíodo longo. A formação de raízes não tuberosas e peso de matéria seca do rizoma original não mostraram diferenças significativas entre os tratamentos.

4.2.3- Ensaio em câmara de germinação

Os resultados obtidos serão apresentados a seguir, juntamente com aqueles da aplicação de CCC.

4.3- Efeitos da aplicação de cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC)

4.3.1- Ensaio em casa de vegetação

A tabela 34 mostra o desenvolvimento da parte aérea de plantas de ariá, crescendo sob fotoperíodo de 20 horas, quando submetidas à aplicação de dois níveis de CCC, em comparação com o controle, onde foi aplicada água destilada. A análise estatística não mostrou diferenças significativas em quaisquer dos parâmetros avaliados.

A análise do desenvolvimento da parte subterrânea, cujos dados são apresentados na tabela 35, mostrou não haver diferenças significativas entre os tratamentos e controle, nas condições de desenvolvimento do ensaio, não se observando morfológicamente a iniciação de raízes tuberosas.

Tabela 34- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de C. allouia, mantidas em casa de vegetação sob fotoperíodo longo, em função do tratamento com cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC)

parâmetro	concentração CCC (M)		
	0	$3,1 \cdot 10^{-3}$	$6,3 \cdot 10^{-3}$
altura da planta (cm)	44,0a	39,9a	40,9a
nº de folhas	5,1a	5,5a	5,5a
matéria seca total (mg)	3932a	4426a	4326a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

Tabela 35- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de C. allouia, mantidas em casa de vegetação sob fotoperíodo longo, em função do tratamento com cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC)

parâmetro	concentração CCC (M)		
	0	$3,1 \cdot 10^{-3}$	$6,3 \cdot 10^{-3}$
nº total raízes tuberosas	0	0	0
mat. seca total raiz tub. (mg)	-	-	-
mat. seca raiz não tub. (mg)	2706a	2604a	2298a
nº rizomas formados	8,9a	9,5a	9,3a
mat. seca rizomas formados (mg)	7776a	7930a	6602a
mat. seca por rizoma formado (mg)	874a	835a	710a
mat. seca rizoma original (mg)	10144a	10603a	7979a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

4.3.2- Ensaio em câmara de germinação

A tabela 36 mostra os resultados obtidos na brotação de gemas de rizomas, com a aplicação de CCC, GA₃ e ambos os reguladores em associação. Não foram detectados efeitos significativos para reguladores, sendo observado efeito promotor de CCC no escuro, em relação à luz. As figuras 21 e 22 mostram a brotação em função do tempo.

4.4- Efeitos da aplicação de ácido 2-cloroetil-fosfônico (CEPA)

Os resultados obtidos na parte aérea das plantas são mostrados na tabela 37. A aplicação do regulador na dosagem mais baixa ($10^{-3}M$), não mostrou diferenças estatisticamente significativas em relação ao controle, em nenhum dos parâmetros avaliados. A concentração $5.10^{-3}M$ de etrel alterou significativamente o crescimento da bainha foliar, tanto em comprimento como em acúmulo de matéria seca, promovendo também maior altura da planta, em relação ao controle.

Na parte subterrânea (tabela 38), não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos e controle para nenhum dos parâmetros avaliados. Não foi detectada, no período estudado, a formação de raízes tuberosas.

Tabela 36- Número médio de gemas brotadas por rizoma aos 34 dias, em função da aplicação de GA₃ e CCC, sob condições de luz e escuro contínuos

tratamento	luz	escuro
controle	2,87 Aa	4,07 Aa
GA ₃	3,13 Aa	4,03 Aa
CCC	3,30 Ab	5,43 Aa
GA ₃ e CCC	4,23 Aa	4,50 Aa

Letras maiúsculas comparam médias verticais; minúsculas horizontais

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5% verticalmente e teste t a 5% horizontalmente)

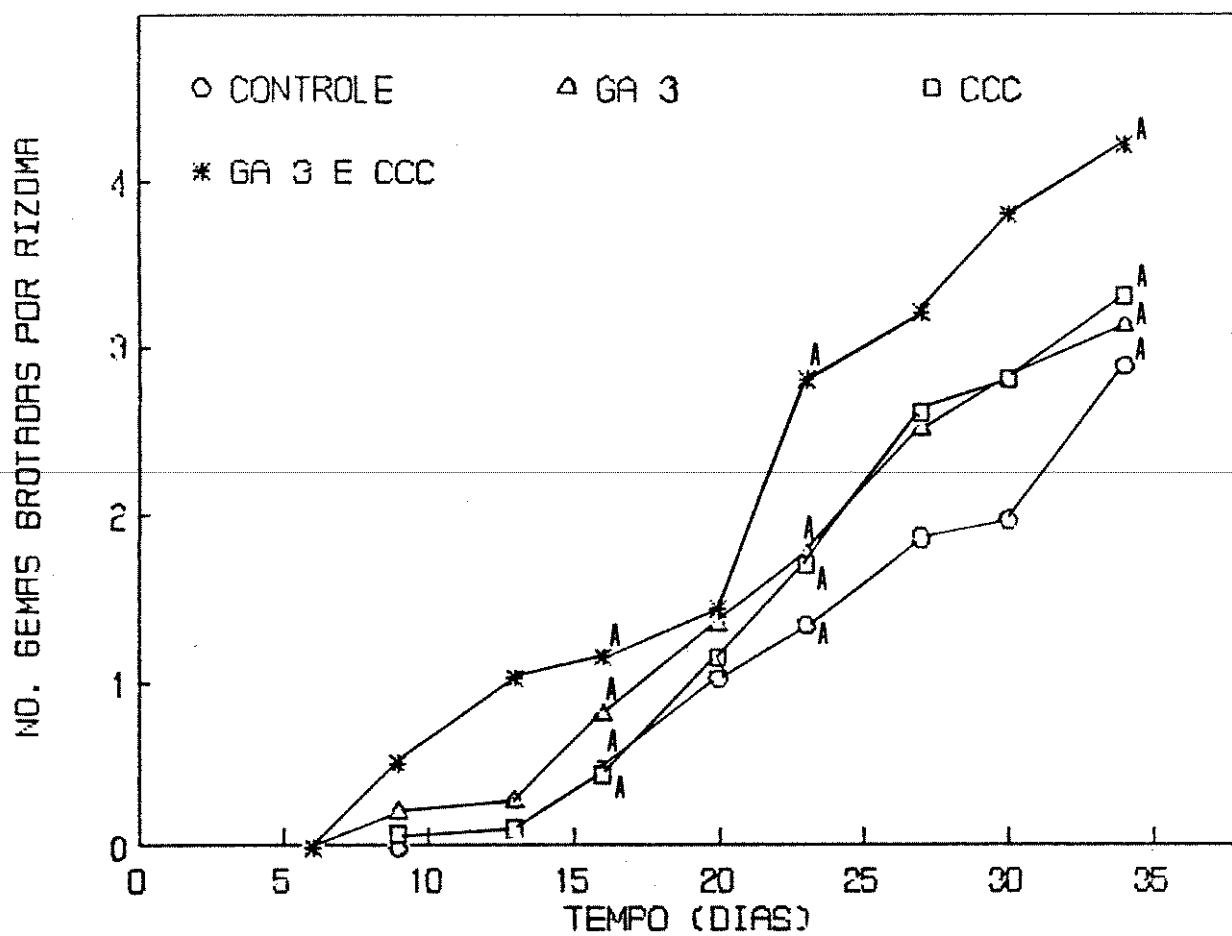


Figura 21- Brotaco de gemas de *C. allouia* em funo do tratamento com GA₃ e CCC, sob luz contua.

Mdias seguidas da mesma letra no diferem estatisticamente entre si no ponto indicado (Teste de Tukey a 5%)

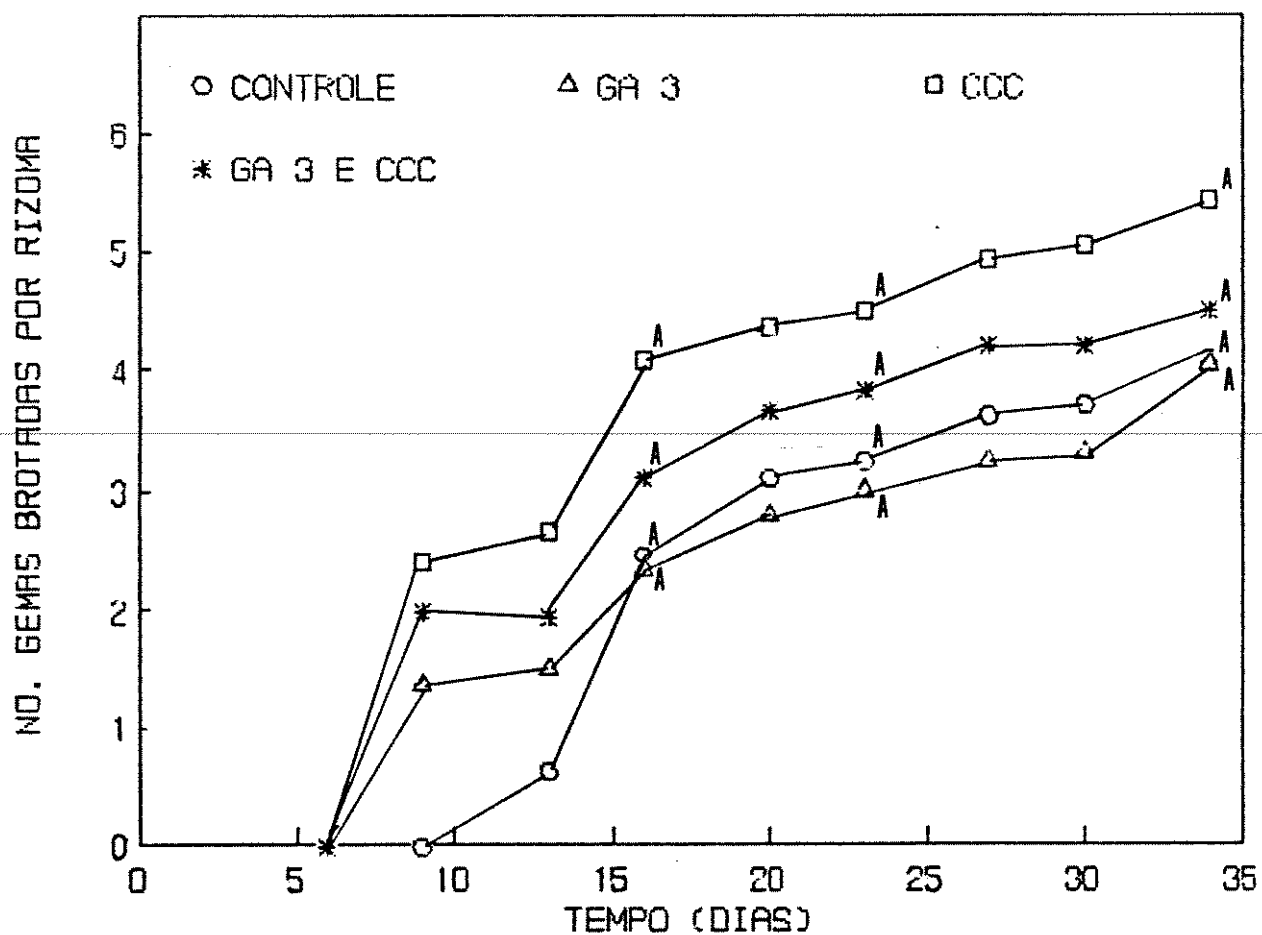


Figura 22- Brotação de gemas de *C. allouia* em função do tratamento com GA₃ e CCC, sob escuro contínuo.

Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si no ponto indicado (Teste de Tukey a 5%)

Tabela 37- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de *C. allouia*, mantidas em casa de vegetação sob fotoperíodo longo, em função do tratamento com etrel

parâmetro	concentração etrel (M)		
	0	10^{-3}	$5 \cdot 10^{-3}$
altura da planta (cm)	52,4b	57,2ab	59,5a
comp. limbo (cm)	27,5a	29,0a	28,4a
comp. bainha (cm)	24,9b	28,2ab	31,1a
nº de folhas	6,4a	6,7a	7,0a
matéria seca total (mg)	5630a	5470a	6690a
matéria seca limbo (mg)	3850a	3810a	4110a
matéria seca bainha (mg)	1770b	1670b	2590a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

Tabela 38- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de C. allouia, mantidas em casa de vegetação sob fotoperíodo longo, em função do tratamento com etrel

parâmetro	concentração etrel (M)		
	0	10^{-3}	$5 \cdot 10^{-3}$
nº total raízes tuberosas	0	0	0
mat. seca total raiz tub. (mg)	-	-	-
mat. seca raiz não tub. (mg)	4220a	3620a	3950a
nº rizomas formados	5,4a	6,1a	5,4a
mat. seca rizomas formados (mg)	7196a	9126a	8785a
mat. seca por rizoma formado (mg)	1333a	1496a	1627a
mat. seca rizoma original (mg)	8155a	9564a	8088a

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste de Tukey a 5%).

4.5- Efeitos da aplicação de ácido abscísico (ABA)

4.5.1- Análise do crescimento

O desenvolvimento aéreo das plantas submetidas ao tratamento com ABA sob fotoperíodo longo (20 horas) e curto (8 horas), é mostrado na tabela 39. A análise estatística utilizada (fatorial) mostrou efeitos do regulador apenas para o número de folhas, e foram devidos ao fotoperíodo e à interação entre os dois fatores.

Na parte subterrânea, os efeitos do tratamento foram mais evidentes (tabela 40). Não foi observada a iniciação da tuberização em plantas crescendo sob fotoperíodo longo (20 horas). No tratamento de fotoperíodo curto (8 horas), as plantas com a aplicação de ABA apresentaram raízes tuberosas em maior número e maior peso de matéria seca acumulada que o controle. A formação de raízes não tuberosas foi significativamente maior nas plantas sob fotoperíodo longo, não apresentando efeito a aplicação do regulador.

Os rizomas formados se apresentaram maiores nas plantas sob fotoperíodo curto, porém numericamente inferiores àqueles do fotoperíodo longo. O maior peso total de novos rizomas foi observado no tratamento de dias curtos com a aplicação de ABA. O peso de matéria seca acumulada nos rizomas originais não mostrou diferenças entre os fatores estudados.

Tabela 39- Desenvolvimento da parte aérea de plantas de *C. allouia*, mantidas em casa de vegetação sob dois fotoperíodos, em função da aplicação de ácido abscísico (ABA)

parâmetro	8 horas		20 horas	
	controle	ABA	controle	ABA
altura da planta (cm)	58,3Aa	62,0Aa	58,0Aa	57,3Aa
comp. limbo (cm)	31,8Aa	31,3Aa	32,7Aa	31,7Aa
comp. bainha (cm)	26,5Aa	30,7Aa	25,3Aa	25,7Ab
número de folhas	4,7Bb	5,5Aa	6,5Aa	6,2Aa
área foliar/ planta (cm ²)	729Aa	810Aa	839Aa	871Aa
área média/ folha (cm ²)	155Aa	147Aa	129Aa	141Aa
mat. seca total (mg)	4517Aa	4450Aa	5320Aa	5467Aa
mat. seca limbo (mg)	3227Aa	3099Aa	3922Aa	3758Aa
mat. seca bainha (mg)	1290Aa	1351Aa	1615Aa	1708Aa

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste t a 5%).

letras maiúsculas comparam regulador; minúsculas fotoperíodo.

Tabela 40- Desenvolvimento da parte subterrânea de plantas de *C. allouia*, mantidas em casa de vegetação sob dois fotoperíodos, em função da aplicação de ácido abscísico (ABA)

parâmetro	8 horas		20 horas	
	controle	ABA	controle	ABA
nº total raízes tuberosas	9,2Ba	14,8Aa	0Ab	0Ab
nº raiz tub. cl.1	5,0Aa	4,7Aa	0Ab	0Ab
nº raiz tub. cl.2	0Ba	3,5Aa	0Aa	0Ab
nº raiz tub. cl.3	4,2Ba	6,7Aa	0Ab	0Ab
mat. seca total raiz tub (mg)	1909B	4923A	-	-
mat. seca raiz tub. cl.1 (mg)	28A	20B	-	-
mat. seca raiz tub. cl.2 (mg)	-	90	-	-
mat. seca raiz tub. cl.3 (mg)	1881B	4813A	-	-
mat. seca por raiz tub (mg)	212B	353A	-	-
mat. seca raiz não tub (mg)	1344Ab	1487Ab	3777Aa	3710Aa
nº rizomas formados	3,3Ab	5,0Aa	6,7Aa	5,7Aa
mat. seca rizomas formados (mg)	4003Ba	6364Aa	4168Aa	3963Ab
mat. seca por rizoma formado (mg)	1213Aa	1272Aa	622Ab	695Ab
mat. seca rizoma original (mg)	4257Aa	3872Aa	3907Aa	3195Aa

Em cada linha, as médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si (teste T a 5%).

letras maiúsculas comparam regulador; minúsculas fotoperíodo

4.5.2- Determinações bioquímicas

Os níveis de açúcares solúveis livres, nas diversas partes da planta, se mostraram semelhantes quando comparados entre fotoperíodos, porém a aplicação de ABA mostrou tendência em elevar os valores para limbo foliar e raiz e reduzir os valores para o rizoma. Na bainha, em plantas sob fotoperíodo de 8 horas, a aplicação do regulador aumentou ligeiramente o teor de açúcares livres (tabela 41).

Os dados referentes ao conteúdo em WSP (tabela 41), mostraram que o fotoperíodo longo tendeu a reduzir os valores com relação a fotoperíodo de 8 horas.

Os teores determinados de amido mostraram-se semelhantes, tanto no controle como no tratamento (tabela 41). A maior variação foi verificada como um decréscimo na raiz, sob fotoperíodo longo.

A dosagem de proteínas, cujos resultados são apresentados na tabela 42, mostrou que em ambos os fotoperíodos a aplicação de ABA tendeu a um acúmulo nas diversas partes da planta, com exceção do rizoma, cujos valores foram constantes para todos os tratamentos.

A tabela 42 mostra os teores de aminoácidos livres, onde observa-se que a aplicação de ABA proporcionou um aumento nos níveis, na parte aérea das plantas (limbo e bainha), notadamente em 8 horas diárias de luz, e uma redução na parte subterrânea (raiz e rizoma).

Tabela 41- Teores médios de açúcares solúveis totais, polissacacáridos solúveis em água (WSP) e amido, em diversas partes da planta de *C. allouia*, mantidas sob dois fotoperíodos e aplicação de ácido abscísico (ABA)

parâmetro	parte da planta	8 horas		20 horas	
		controle	ABA	controle	ABA
açúcares solúveis totais	limbo	88,3	110,9	81,9	105,6
	bainha	51,0	45,3	36,1	50,9
	raiz	27,3	37,5	28,1	35,3
	rizoma	23,4	15,8	24,7	10,3
WSP	limbo	16,7	11,8	9,3	11,1
	bainha	9,9	12,2	5,4	9,9
	raiz	8,1	7,7	3,3	7,1
	rizoma	7,7	5,1	7,7	2,5
amido	limbo	31,4	33,8	27,4	31,9
	bainha	13,4	17,1	11,5	14,3
	raiz	16,1	16,2	15,5	8,9
	rizoma	3,2	3,1	2,4	2,4

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

Tabela 42-Teores médios de proteínas, aminoácidos totais livres e prolina livre, em diversas partes de plantas de *C. allouia*, mantidas sob dois fotoperíodos e aplicação de ácido abscísico (ABA)

parâmetro	parte da planta	8 horas		20 horas	
		controle	ABA	controle	ABA
proteínas ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	3,7	8,8	8,9	10,9
	bainha	5,0	6,3	3,9	6,6
	raiz	6,0	6,3	7,2	8,6
	rizoma	0,2	0,2	0,2	0,2
aminoácidos livres (A) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	64,7	95,4	48,4	49,7
	bainha	28,7	42,9	29,5	31,3
	raiz	43,9	32,7	43,1	28,3
	rizoma	5,7	3,2	5,9	4,3
prolina livre (B) ($\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ MS)	limbo	0,5	0,5	0,9	0,6
	bainha	0,3	0,3	0,7	0,7
	raiz	0,8	0,5	0,8	0,6
	rizoma	0,1	0,1	0,2	0,1
X B/A	limbo	0,8	0,6	1,9	1,1
	bainha	1,1	0,7	2,3	2,3
	raiz	1,8	1,5	2,0	2,0
	rizoma	1,6	3,5	3,0	2,7

Os dados obtidos para prolina livre (tabela 42), mostraram que o fotoperíodo longo apresentou tendência a valores mais elevados que o fotoperíodo de 8 horas, notadamente em limbo e bainha foliar. Quando foi avaliado o conteúdo de prolina em função do total de aminoácidos livres, observou-se que o fotoperíodo longo (20 horas) aumentou a relação, enquanto que a aplicação do regulador tendeu a reduzir os valores, com exceção dos dados para rizoma em fotoperíodo curto e aplicação de ABA, que mostrou o valor mais elevado.

A tabela 43 mostra os dados de clorofilas a, b e total, onde não se observou diferenças entre regulador ou fotoperíodo.

4.5.3- Parâmetros biofísicos

Os dados obtidos sobre o comportamento das plantas foram coletados por ocasião do término do experimento, após 14 semanas da implantação do mesmo. A figura 23 mostra a resistência foliar à difusão de vapor durante o dia, em intervalos de 2 horas entre leituras, onde não foram observadas diferenças significativas entre os fatores a que foram submetidas as plantas.

A figura 24 mostra a taxa de transpiração em função do horário do dia, onde não foram detectadas variações significativas entre os tratamentos.

Tabela 43- Teores médios de clorofilas em folhas de C. allouia, em plantas mantidas sob dois fotoperíodos e aplicação de ácido abscísico (ABA)

parâmetro	8 horas		20 horas	
	controle	ABA	controle	ABA
clorofila a	7,9	7,3	10,1	7,6
clorofila b	4,0	3,4	4,9	3,5
clorofila total	11,9	10,7	15,0	11,1
relação a/b	2,0	2,2	2,1	2,2

dados em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de matéria seca

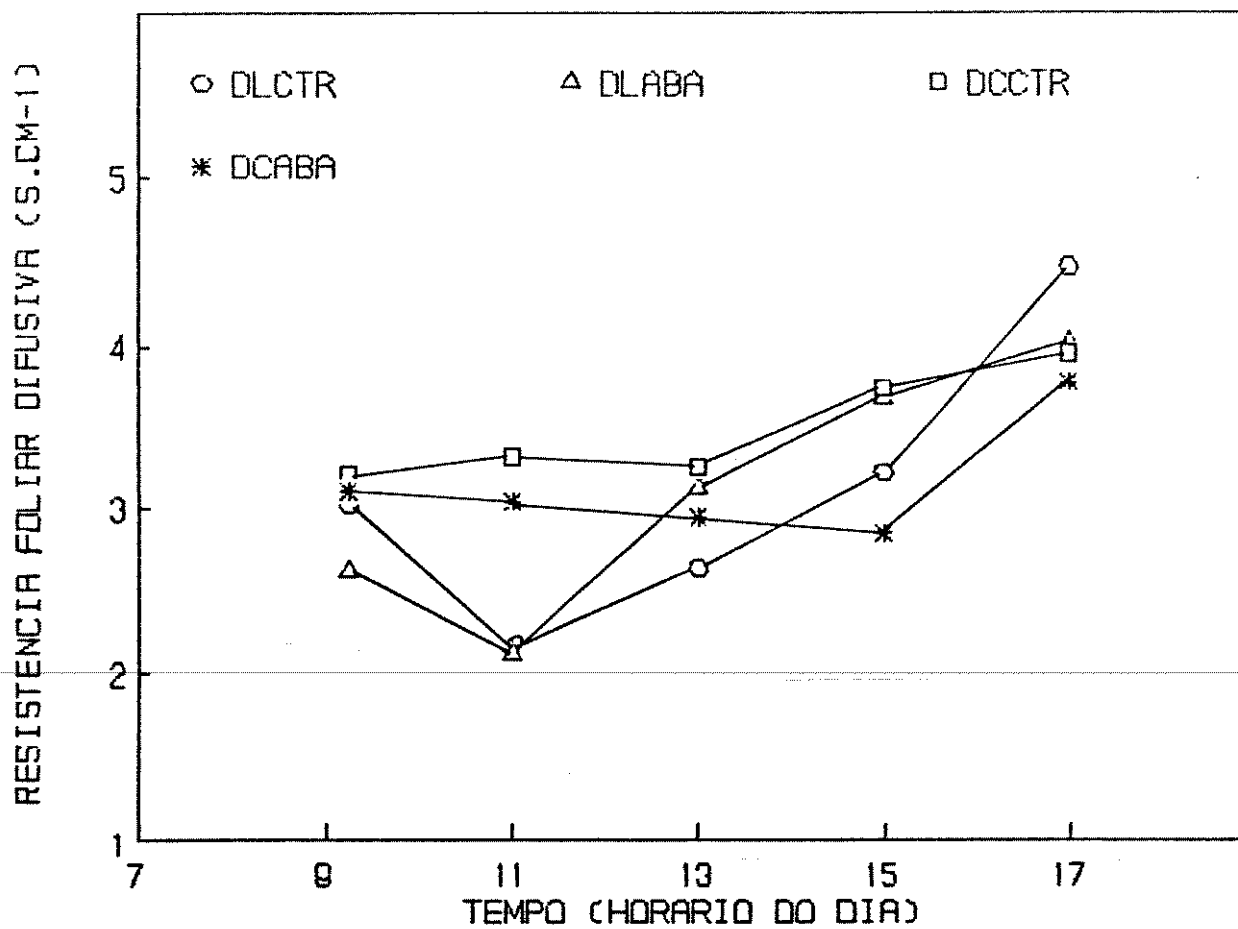


Figura 23- Resistência foliar à difusão de vapor, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* crescendo em casa de vegetação sob dois fotoperíodos e aplicação de ABA

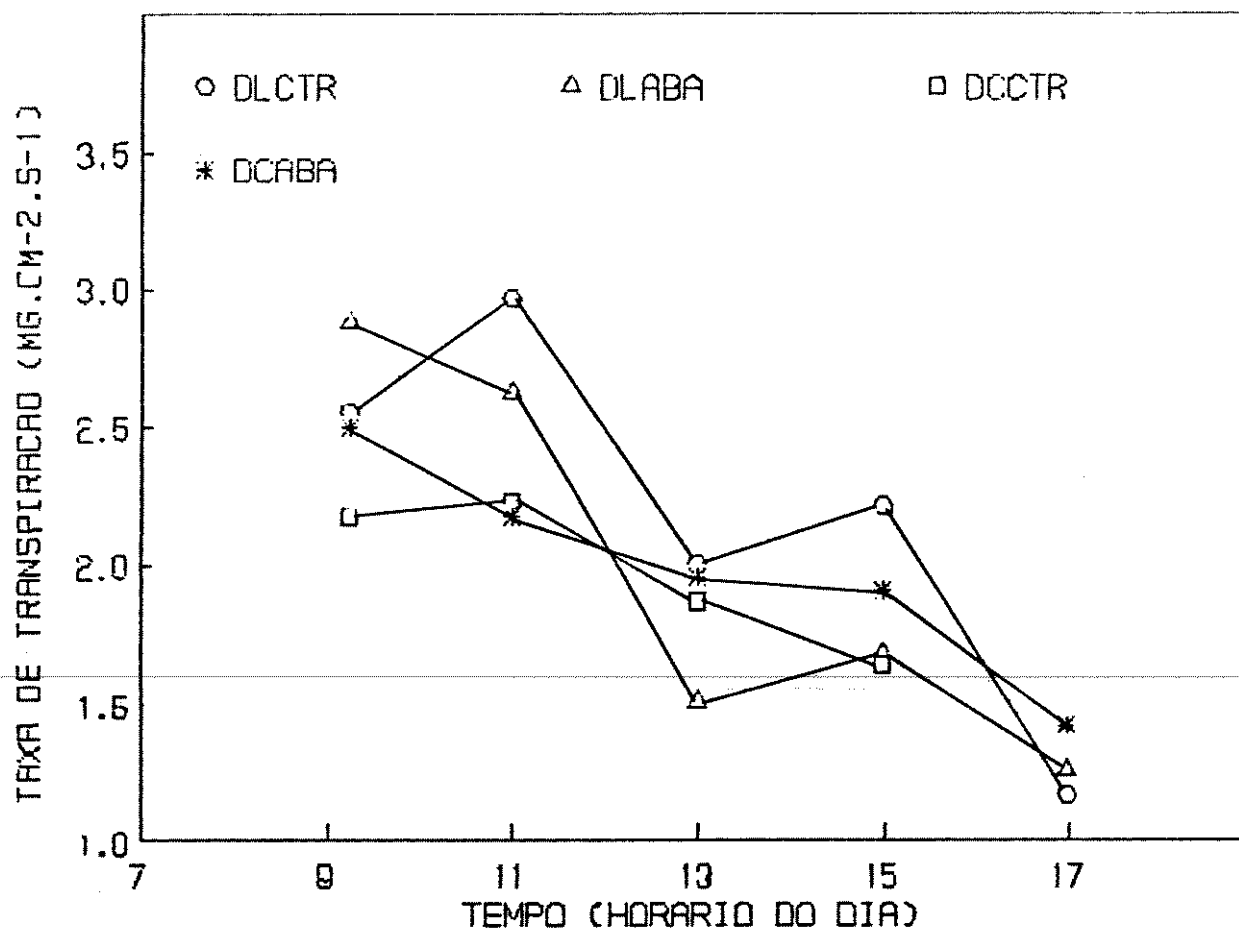


Figura 24- Taxa de transpiração, em função do horário do dia, em plantas de *C. allouia* crescendo em casa de vegetação sob dois fotoperíodos e aplicação de ABA

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Fotoperíodo, estudado em casa de vegetação e câmaras de crescimento (com controle das condições do ambiente), mostrou efeitos significativos no desenvolvimento das plantas de C. allouia.

A análise do crescimento da parte aérea mostrou que a altura das plantas, de um modo geral não foi afetada pelo tratamento fotoperiódico (com exceção de um ensaio), quando avaliada nas partes componentes, ou seja, bainha e limbo foliar. O crescimento em altura ao longo do tempo se comportou de maneira semelhante em todos os fotoperíodos. No final dos ensaios onde não foi feita a poda, observou-se que sob fotoperíodos longos, o número de plantas por vaso tendeu a ser maior, com conseqüente maior número total de folhas e também maior quantidade de matéria seca acumulada. No entanto, o número médio de folhas por planta não foi afetado. A determinação da área foliar total da planta e área média por folha foi feita em experimento no qual foi permitido o crescimento de uma só planta e os resultados obtidos não mostraram diferenças significativas entre os tratamentos fotoperiódicos. A análise conjunta desses dados mostrou que o único parâmetro que respondeu ao fotoperíodo foi o número de plantas, o qual acarretou as demais alterações verificadas, as quais são dependentes daquele parâmetro. Assim, pode ser sugerido que em Calathea allouia fotoperíodo longo promove maior desenvolvimento da parte aérea de plantas intactas, pela promoção da brotação de

gemas. Diversos trabalhos têm demonstrado, para inúmeras espécies, que fotoperíodos longos podem promover acréscimos no número total de folhas, área foliar e conseqüente maior acúmulo de matéria seca (METIVIER & VIANA, 1979; TOLLEMAR & HUNTER, 1983; RUSSEL & STUBER, 1983; THOMAS & RAPER JR., 1984; ALVARENGA & VÁLIO, 1989)

Acompanhando o desenvolvimento da parte aérea ao longo do tempo, observou-se que, em casa de vegetação e sob fotoperíodo curto (8 horas), ao redor da 10ª semana o desenvolvimento de plantas e de folhas por vaso foi reduzido, enquanto os demais tratamentos tenderam a continuar crescendo. Essas alterações podem sugerir um redirecionamento de fotoassimilados, mobilizados para outra parte da planta.

O efeito do fotoperíodo na indução da tuberização tem-se mostrado diverso, em função da espécie estudada, porém a maioria delas, se fotoperiódicas, respondem a dias curtos (GARNER & ALLARD, 1923; LOWE *et al.*, 1976; ALVARENGA & VÁLIO, 1989). Em Calathea allouia verificou-se que a iniciação da tuberização é fortemente afetada pelo fotoperíodo, sendo antecipada sob condições de dia curtos, característica essa confirmada em todos os ensaios realizados. A evidência desse efeito modulador são os resultados obtidos em vários ensaios com interrupção do período de escuro, ou interrupção da noite, simulando fotoperíodos longos, onde nenhuma raiz tuberosa foi produzida, no período estudado. No entanto, com o decorrer do tempo, mesmo as plantas submetidas a fotoperíodos mais longos podem iniciar a tuberização, conforme foi observado no ensaio com duração mais prolongada (20 semanas),

onde em todos os tratamentos fotoperiódicos foi observada a presença de raízes tuberosas. Analisando-se a tuberização em termos do número de raízes tuberosas formadas, observou-se que o fotoperíodo mais longo (20 horas), produziu quantidade semelhante aos fotoperíodos mais curtos (8 e 12 horas). No entanto 16 horas de fotoperíodo apresentou o menor número de raízes tuberosas produzidas. Ao se avaliar o tamanho das raízes tuberosas formadas (caracterizadas em ordem crescente como das classes 1, 2 e 3, em função do diâmetro transversal), observou-se que sob fotoperíodo de 8 horas ocorreu maior quantidade de raízes tuberosas da classe 3 (cerca de 75% do total) e poucas raízes tuberosas da classe 1 (13% do total), enquanto que plantas sob fotoperíodos de 20 horas apresentaram a quase totalidade de raízes tuberosas no início de desenvolvimento, ou seja, da classe 1 (99% do total). Analisando-se a quantidade de matéria seca acumulada pelas raízes tuberosas, foram observados valores mais elevados para fotoperíodo de 8 horas, decrescendo à medida que o fotoperíodo aumenta, sugerindo que as raízes tuberosas de plantas crescidas em fotoperíodos longos foram iniciadas mais tardiamente. Estas observações foram corroboradas pelos ensaios com interrupção do período de escuro, onde a tuberização foi inibida.

Os resultados permitiram concluir que na tuberização de Calathea allouia, o fotoperíodo apresenta um acentuado efeito na antecipação do processo, sob dias curtos. ALEIXO (1975), estudando Cyperus rotundus observou efeito quantitativo do fotoperíodo na tuberização, sendo favorecida por dias curtos.

Em Calathea allouia, a formação contínua de novos rizomas, processo responsável pela reprodução vegetativa da planta, envolve inicialmente a brotação de gemas do rizoma original. A brotação sequencial sugere a existência de um balanço entre promotores e inibidores do processo. BUEND & WEIGEL (1982) verificaram que a brotação de gemas de C. allouia foi promovida pela prévia imersão dos rizomas em água quente (48°C) por 10 minutos. Apesar de não ter sido discutido pelos autores, provavelmente o tratamento alterou a relação entre promotores e inibidores. Com a expansão foliar, em geral desenvolve-se um intumescimento na base da bainha, em conexão com o sistema radicular, o qual resultará em um novo rizoma, que mesmo ainda em formação pode apresentar gemas fisiologicamente maduras e produzir nova brotação.

O fotoperíodo mostrou influência significativa no número de rizomas formados, sendo promovido por fotoperíodos longos ou pela interrupção da noite. Como consequência do aumento do número de novos rizomas, foi observado maior acúmulo de matéria seca total dos mesmos, sob fotoperíodo longo. No entanto, os dados acerca do peso médio por rizoma formado não mostraram diferenças significativas entre tratamentos fotoperiódicos e portanto não permitem concluir se ocorreu antecipação na brotação, sob fotoperíodos longos. O efeito do fotoperíodo na formação de novos rizomas mostrou ser um caráter quantitativo, pois o início do processo é verificado em qualquer tratamento fotoperiódico e em curto prazo, mas promovido por fotoperíodo longo.

Analisando-se em conjunto a formação de raízes tuberosas e de rizomas, se observou uma correlação negativa entre os dois processos, sugerindo correlação competitiva entre as partes, no direcionamento de fotoassimilados.

As análises bioquímicas realizadas mostraram que no período referente ao início da tuberização e da formação de rizomas, os níveis de açúcares solúveis e amido em ambos os tratamentos foram maiores nas folhas, mostrando a importância da fonte, na produção de fotoassimilados. No entanto, o tratamento com interrupção do período de escuro mostrou diferenças na distribuição de açúcares livres, ocorrendo possíveis reduções no transporte e acúmulo (dados para bainha e raiz), o que não ocorreu para os dados de amido, distribuindo-se da mesma maneira para ambos os tratamentos fotoperiódicos.

A iniciação da tuberização é caracterizada por uma parada no crescimento axial e um aumento no desenvolvimento radial do órgão que vai tuberizar. ESASHI (1960) e ENGELS & MARSCHNER (1986b), verificaram respectivamente em Begonia evansiana e em batata, que mesmo antes de que qualquer alteração morfológica possa ser observada, o futuro tubérculo já representava dreno de significativa quantidade de assimilados e acúmulo de grãos de amido. Observações preliminares (dados não apresentados), mostraram que o aumento da deposição de amido nas raízes tuberosas de ariá não ocorre antes de o diâmetro transversal atingir cerca de 5 mm. No entanto, o mesmo não foi verificado para açúcares livres, sendo transportados e depositados na zona apical das raízes

que irão acumular reservas. As determinações de açúcares livres e amido nas raízes tuberosas das diversas classes de tamanho em comparação com raízes não tuberosas, evidenciaram as observações preliminares.

SÁ e CARVALHO (1986), estudando plantas de algodão do campo, verificaram a ocorrência de WSP em raízes tuberosas, resultantes da hidrólise de hemicelulose (pela ação das hemicelulases), observando níveis maiores em raízes menores. Os dados obtidos mostraram que apesar de níveis baixos, comparados com os açúcares livres, WSP pode representar uma fonte de carboidratos para a espécie. Os níveis encontrados foram semelhantes para ambos os tratamentos fotoperiódicos.

A determinação de teores de carboidratos no final do experimento (segunda amostragem), mostrou um grande acúmulo de açúcares solúveis e amido nas raízes tuberosas. Somente as plantas sob fotoperíodo curto (8 horas) tuberizaram, e a produção de novos rizomas se apresentou menos numerosa do que em plantas com interrupção da noite. Portanto plantas sob fotoperíodo curto apresentaram subterrâneamente dois drenos para fotoassimilados, exigindo alta atividade da parte aérea fotossintetizante, na produção e exportação de produtos, conforme foi detectado pelos níveis de açúcares nas folhas e bainha. As raízes tuberosas mostraram ser um forte dreno de açúcares desde o início do desenvolvimento, confirmando resultados observados anteriormente e com aumento na concentração com o desenvolvimento do órgão. A produção de fotoassimilados, assim como o transporte e distribuição, de-

pende da capacidade fotossintética das folhas e da demanda dos órgãos em desenvolvimento (EVANS, 1975; ENGELS & MARSCHNER, 1987). O maior teor em açúcares livres verificado nos novos rizomas em plantas sob fotoperíodos curtos, pode ser interpretado de duas maneiras. Sob 8 horas de luz, as plantas produziram um menor número de rizomas e apresentaram alta produção de assimilados, portanto açúcares podem ter sido drenados mais eficientemente do que no tratamento com interrupção da noite. Por outro lado, o transporte da parte aérea para as raízes tuberosas, envolve obrigatoriamente os rizomas e, portanto, o teor de açúcares poderia representar produtos em trânsito.

Os dados verificados para amido, mostraram que as raízes tuberosas representam na planta o maior local de acúmulo desse polissacarídeo de reserva. Os valores obtidos para as raízes tuberosas pequenas, em início de formação, se mostraram muito semelhantes aos das raízes não tuberosas. Esses dados apoiam informações já apresentadas, acerca do acúmulo de amido nos estágios iniciais da tuberização. A partir de raízes tuberosas médias, o acúmulo vai aumentando, com o desenvolvimento do órgão.

Os dados obtidos para WSP, mostraram um maior teor sob fotoperíodo curto (8 horas) e um maior acúmulo nas raízes tuberosas, não alterando a concentração em função do crescimento, portanto mostrando resultado diverso daquele observado em algodão do campo por SÁ e CARVALHO (1986), onde foi verificado maior teor em raízes tuberosas pequenas, em início de formação.

A assimilação e metabolismo de compostos nitrogenados podem também sofrer influência de condições do ambiente (STEWART, *et al.*, 1981). ALVARENGA (1987), estudando plantas de feijão jacatupé, encontrou teores de aminoácidos e proteínas 4 vezes mais elevados em raízes tuberosas produzidas sob dias curtos (plantio do outono) do que sob dias longos (plantio de primavera). No entanto, segundo o autor, as alterações observadas podem ser devidas também a variação da temperatura do ambiente, ou pela interação entre ambos os fatores.

Os resultados obtidos para *C. allouia* na primeira amostragem, ou seja, quando as plantas ainda não apresentavam raízes tuberosas, mostraram maiores teores tanto de proteínas como de aminoácidos livres, nas plantas sob fotoperíodo de 8 horas, concordando com os dados de STEWARD *et al.* (1981) em batata.

A determinação dos teores de prolina livre mostrou níveis semelhantes entre os dois tratamentos fotoperiódicos, porém as plantas submetidas à interrupção da noite apresentaram menores teores de aminoácidos livres totais e assim a quantidade relativa de prolina foi superior. O aumento do teor de prolina tem sido reportado em plantas sob estresses (RENA & MASCIOTTI, 1976; ASPINALL & PALEG, 1981; BUHL & STEWART, 1983), assim o fotoperíodo não tem sido considerado como responsável por variações no teor de prolina livre.

Ao se analisarem os resultados obtidos na segunda amostragem, por ocasião da coleta final do experimento, foram observadas grandes variações na distribuição de compostos nitrogena-

dos. Plantas sob fotoperíodo curto, com o desenvolvimento de novos rizomas, foi observada uma redução tanto de proteínas como de aminoácidos livres no limbo, bainha e raízes não tuberosas. No entanto, as raízes tuberosas mostraram ser o sítio de maior acúmulo de proteína na planta, principalmente na fase inicial de formação, sendo a concentração reduzida com o crescimento. No tratamento com interrupção da noite, apesar do maior número de novos rizomas em desenvolvimento, a não formação de raízes tuberosas eliminou um forte dreno de compostos nitrogenados. Dessa forma, os teores protéicos observados nesse tratamento, de maneira geral foram superiores àqueles das plantas mantidas em fotoperíodo de 8 horas, notadamente nos rizomas (região de maior crescimento). Os teores de aminoácidos livres se mostraram superiores nas folhas de plantas sob 8 horas de luz, em função da exigência dos sítios de consumo.

Os teores de prolina livre mostraram que plantas submetidas à interrupção do período de escuro tenderam a apresentar valores mais altos, sendo confirmada pela análise do conteúdo relativo, em função do total de aminoácidos livres. O menor conteúdo de prolina livre nas plantas sob 8 horas de luz sugere duas possíveis explicações. A planta pode, como mecanismo endógeno, sintetizar maior quantidade de prolina, sob condições de interrupção da noite e não incorporá-la prontamente. Por outro lado, segundo MARTIN & CABANILLAS (1976), a composição protéica das raízes tuberosas de ariá apresenta alta quantidade de prolina e portanto as plantas sob fotoperíodo curto, apesar da síntese do

aminoácido, pode apresentar grande quantidade incorporada à proteína nas raízes tuberosas.

A determinação dos níveis de clorofila na primeira amostragem, por ocasião da indução da tuberização, não mostrou diferenças entre os tratamentos. No entanto, na segunda amostragem, foram observados valores menores em plantas submetidas à interrupção da noite, ocorrendo redução nos níveis de clorofilas a e b, enquanto a relação entre elas manteve-se constante, evidenciando alterações similares em ambas. VINCE-PRUE (1975), reporta que em geral, plantas sob dias curtos apresentam teor de clorofila reduzido, no entanto em vários trabalhos os resultados têm sido contraditórios (WONG & SCHWABE, 1979; ALVARENGA, 1987). Alguns autores têm reportado que a taxa fotossintética é correlacionada positivamente com o conteúdo clorofiliano (FREELAND, 1970; BUTTERY & BUZZEL, 1977). Os dados obtidos sugerem que plantas sob fotoperíodos de 8 horas, as quais não mostraram diferenças na área foliar em relação ao tratamento de interrupção da noite, apresentaram maior eficiência fotossintética e também maior conteúdo de clorofilas.

Plantas de ambos os tratamentos fotoperiódicos foram monitoradas durante o dia, tentando caracterizar o comportamento estomático e evidenciar possíveis alterações, em função da interrupção da noite. Os resultados apresentaram pequenas alterações ao longo do dia, em função do ritmo endógeno da planta e de possíveis alterações do ambiente, principalmente umidade relativa do ar e nível de CO₂, sem controle na câmara de crescimento, mas não

mostrou diferenças entre tratamentos, a não ser às 17 horas, quando o tratamento com interrupção da noite mostrou um grande aumento na resistência foliar à difusão de vapor, sendo acompanhado por redução na taxa de transpiração. O significado dessa alteração não fornece subsídios para uma clara explicação fisiológica. É possível no entanto, que fatores instantâneos do ambiente como a ventilação intermitente dentro da câmara, possam ter provocado o fechamento estomático, alterando o comportamento normal esperado.

A baixa temperatura noturna do ar (10°C), em alternância com 25°C diurna, mostrou significativos efeitos no desenvolvimento tanto aéreo como subterrâneo das plantas. Na quase totalidade os parâmetros avaliados foram reduzidos por esta condição, em comparação com temperatura de 25°C constante. Na parte aérea, as plantas mostraram reduções na altura, número de folhas, área foliar e acúmulo de matéria seca, que, associadas a possíveis alterações no aparato enzimático e no transporte, poderiam promover redução na síntese, translocação e distribuição de fotoassimilados e reguladores de crescimento. HALE & ORCUTT (1987) reportam ainda efeitos de baixas temperaturas sobre alterações na permeabilidade de membranas e nas características da água do solo, reduzindo a absorção de nutrientes e impedindo o fluxo de produtos das raízes para a parte aérea. Na parte subterrânea verificou-se que a temperatura baixa inibiu a tuberização, porém não alterou o crescimento de raízes não tuberosas, número de rizomas formados e matéria seca do rizoma original, o qual foi padronizado por oca-

sião do plantío. O número de rizomas formados não apresentou diferenças entre os tratamentos, sugerindo que a brotação de gemas não foi afetada, no entanto, o acúmulo de matéria seca mostrou diferenças significativas, revelando deficiência na relação fonte-dreno.

A determinação dos teores de açúcares livres, WSP e amido, mostrou valores menores nas diversas partes das plantas sob temperatura noturna baixa, com excessão do teor de amido nos rizomas, já que a tuberização foi inibida sob noites frias e portanto tornou-se o maior dreno para o acúmulo de assimilados.

Os dados obtidos mostraram marcante efeito da baixa temperatura noturna no desenvolvimento das plantas. No entanto, cada espécie pode apresentar respostas distintas, muitas vezes contraditórias, envolvendo o mesmo fenômeno. Em batata, temperaturas noturnas amenas, normalmente favorecem a tuberização (KRAUSS & MARSCHNER, 1982). A síntese e acúmulo de açúcares e amido, também pode ser favorecida por temperaturas amenas (WAGNER *et al.*, 1983; SICHER & KREMER, 1986). Os resultados acerca da determinação dos teores de WSP, mostraram que a temperatura noturna baixa também afetou a síntese dos mesmos, apresentando acúmulos menores em todas as partes da planta.

A dosagem de compostos nitrogenados (proteínas, aminoácidos livres e prolina livre), ao contrário dos resultados observados para açúcares, foram maiores para o tratamento sob temperatura noturna baixa. Todas as partes da planta tenderam a apresentar níveis mais elevados. HALE & ORCUTT (1987), reportam sobre o

acúmulo de proteínas em plantas mantidas em baixas temperaturas. As reações fotoquímicas não são dependentes da temperatura, assim a produção de ATP e NADPH pode ocorrer. Se a fixação de CO₂ é reduzida, então poderá ocorrer um acúmulo de proteínas e fosfolípidos, os quais requerem somente ATP. No entanto, nas plantas controle, a 25°C constante, a tuberização ocorreu e as raízes tuberosas representaram um sítio de dreno de produtos assimilados. Por outro lado, plantas desenvolvendo-se a 25°C constante, apresentaram maior crescimento e portanto a quantidade efetivamente assimilada e distribuída foi maior, apesar de apresentarem sistema radicular semelhante. PEREIRA NETO (1988), estudando plantas de Pueraria verificou que a atividade da nitrato redutase, enzima chave no processo de incorporação do nitrato em compostos orgânicos (MAGALHÃES, 1975), apresentou um pico de atividade a 28-29°C e redução abaixo de 23°C e acima de 33°C.

A dosagem de prolina livre mostrou teores mais elevados no tratamento de temperatura baixa, porém ao se avaliar a quantidade porcentual, considerando o total de aminoácidos livres, a proporção foi semelhante entre plantas submetidas aos dois tratamentos termoperiódicos. Vários autores têm detectado aumentos nos níveis de prolina livre quando submetidas ao estresse por baixas temperaturas (CHU et al., 1974a; ASPINALL & PALEG, 1981, BERNIER et al., 1981), porém há variações entre espécies, variedades e severidade do estresse, entre outras.

A determinação de clorofila nas folhas de plantas de ambos os tratamentos não mostrou diferenças significativas. Dados

contraditórios têm sido observados na literatura. HERATH & ORMROD (1979) observaram, com o aumento da temperatura, redução nos níveis de clorofila, enquanto ARMITAGE & CARLSON (1981) e ALVARENGA & VÁLIO (1989) detectaram que o aumento da temperatura promoveu aumento no teor de clorofilas. HALE & ORCUTT (1987) reportam que muitas das enzimas envolvidas na fixação do CO₂ e atividades no fotossistema II indicam que ribulose bifosfato carboxilase e frutose difosfato fosfatase são provavelmente os passos limitantes no metabolismo do ciclo do carbono a baixas temperaturas, notadamente em plantas adaptadas a regiões mais quentes.

A avaliação do comportamento biofísico das plantas mostrou efeitos severos no comportamento estomático, sob temperatura noturna baixa. O ritmo endógeno da planta, associado a condições de noites frias, praticamente não permitiram a abertura estomática, mesmo estando as plantas submetidas durante o dia a 25°C, enquanto aquelas do controle se comportaram de maneira distinta. Esse comportamento sugere redução na absorção do CO₂ atmosférico e queda na produção de fotoassimilados, em parte responsáveis pelo reduzido desenvolvimento das plantas. MARKHART *et al.* (1980), reportam que espécies sensíveis a baixas temperaturas apresentam frequentemente alta resistência estomática difusiva, em função principalmente do reduzido fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera, devido a alterações físico-químicas da água, associadas a aumento na viscosidade e menor permeabilidade de membranas. Temperaturas baixas, promovendo déficit hídrico na planta, desencadeiam um processo característico, como perda de turgescência

e acúmulo de ABA nas células-guarda, promovendo o fechamento estomático (MANSFIELD, 1987).

O estudo de temperaturas diurnas de 35°C em alternância com 25°C, mostrou resultados menos drásticos no desenvolvimento da planta do que a temperatura baixa. Os dados do crescimento da parte aérea mostraram que o tratamento de temperatura mais alta reduziu o limbo foliar, tendo sido observadas diferenças entre os tratamentos no comprimento e área foliar, conseqüentemente na altura da planta e área foliar total. Na parte subterrânea, a temperatura elevada alterou a maioria dos parâmetros avaliados, não apresentando diferenças significativas no número e peso de matéria seca de raízes tuberosas pequenas, matéria seca de raízes não tuberosas e número de rizomas formados. Analisando-se a tuberação em termos do número total de raízes tuberosas e a separação nas diversas classes de tamanho, observa-se um menor número de raízes tuberosas médias e grandes, para o tratamento de temperatura mais alta, sugerindo que ocorreu um atraso na iniciação do processo. O peso de matéria seca confirma essa informação, já que plantas do controle mostraram em média raízes tuberosas 4 vezes maiores. Por outro lado, o número de rizomas formados não mostrou diferenças entre tratamentos, evidenciando que a brotação de gemas não foi afetada. No entanto, o acúmulo de matéria seca total e média por rizoma formado foi reduzido pelo tratamento de temperatura mais alta. BHULLAR & JENNER (1986) mostraram que em trigo a síntese de amido foi reduzida a 35°C (comparando-se com 30°C e 25°C). Redução na atividade de enzimas envolvidas na síntese de

amido por temperaturas altas têm sido reportada em batata (MANGAT & HUIZEN, 1971) e em uva (HAWKES, 1982).

Os dados bioquímicos determinados mostraram que os teores de açúcares solúveis totais, WSP e amido foram sempre menores em plantas sob temperatura diurna mais alta. Esses dados estão de acordo com parâmetros de crescimento determinados, já que plantas do controle teoricamente têm maior capacidade de fonte de assimilados (maior área foliar) e também maior quantidade de drenos eficientes (maior número de raízes tuberosas e maior acúmulo em novos rizomas).

Os compostos nitrogenados não mostraram grandes diferenças entre os tratamentos. A maior variação foi observada nos teores de aminoácidos livres, os quais apresentaram-se mais elevados nas folhas de plantas do controle, sendo posteriormente translocados para os drenos, em maior quantidade que no tratamento de temperatura mais alta.

Os teores de clorofilas determinados mostraram valores ligeiramente menores no tratamento com 35°C diurna (apesar de a relação a/b se manter constante), que, segundo FREELAND (1970) e BUTTERY & BUZZEL (1977), podem representar eficiência fotossintética mais baixa do que plantas do controle, suposição essa corroborada pelos dados de desenvolvimento observados.

Os dados relativos à resistência estomática e taxa de transpiração, determinados durante o dia, mostraram que a planta respondeu a alta temperatura de maneira contrária àquela esperada. Se a temperatura do ambiente é alta, a planta, sendo um orga-

nismo poiquilotérmico, deveria aumentar a taxa de transpiração, como um mecanismo de regulação da temperatura interna, por meio da perda de água. No entanto, observou-se nos períodos inicial e final do dia o fechamento estomático, possivelmente reduzindo o influxo de CO_2 e portanto a capacidade de fonte de assimilados. É importante considerar os efeitos indiretos da temperatura do ar, principalmente em condições de câmaras de crescimento, em relação às variações não controladas de umidade relativa e concentração de CO_2 . MEIDNER & MANSFIELD (1968) reportam que baixa umidade atmosférica podem causar o fechamento estomático, em função do déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar, assim como o excesso de CO_2 atmosférico.

O estudo da disponibilidade de água às plantas, realizado tanto em casa de vegetação como em câmara de crescimento, mostrou que a espécie é bastante sensível às flutuações desse fator ambiental. Os resultados obtidos inicialmente no ensaio desenvolvido em casa de vegetação mostraram que na parte aérea a deficiência hídrica reduziu todos os parâmetros avaliados, em ambos os fotoperíodos. No entanto, entre o controle e o tratamento saturado (grande disponibilidade de água), as únicas variações significativas observadas foram no comprimento do limbo foliar, o qual foi promovido pela maior disponibilidade de água, em ambos os fotoperíodos. Apesar dessa variação, a altura total das plantas não foi influenciada. É bastante conhecido o efeito do estresse hídrico na redução da expansão e divisão celular (KRAMER, 1969; HSIAO, 1973; LEVITT, 1980; HALE & ORCUTT, 1987), bem como

na síntese e translocação de assimilados (HSIAO, 1973; MUNNS et al., 1979), promovendo conseqüentemente menor crescimento. Na parte subterrânea, observou-se que a deficiência hídrica inibiu a formação de raízes tuberosas, enquanto que o tratamento com maior disponibilidade de água (saturado), promoveu maior formação de raízes tuberosas, tanto em número como em acúmulo de matéria seca (excessão às raízes tuberosas médias). Os resultados obtidos acerca da tuberização sugerem que a crescente disponibilidade de água tem um efeito promotor na antecipação e formação de raízes tuberosas, já que as plantas do controle possivelmente foram sujeitas a leve estresse hídrico nas horas mais quentes do dia (tendo-se observado enrolamento das folhas), e produziram menos raízes tuberosas com peso médio menor, sugerindo um atraso no início do processo.

No desenvolvimento de raízes não tuberosas e de novos rizomas, a deficiência hídrica mostrou marcante efeito, em ambos os fotoperíodos. A formação de rizomas mostrou-se reduzida sob condições de estresse, tanto em número como em acúmulo de matéria seca total, e matéria seca média por rizoma, revelando um possível atraso ou redução na brotação de gemas. O fotoperíodo longo, por sua vez, promoveu a formação de rizomas, confirmando resultados já discutidos anteriormente. O teor em matéria seca do rizoma original não mostrou diferenças significativas, sugerindo que os tratamentos não afetaram a interrupção e mobilização de reservas, para os sítios de consumo.

Os resultados obtidos no ensaio em câmara de crescimento, o qual foi desenvolvido em condições de temperatura e fotoperíodo indutores, em geral se apresentaram de acordo com aqueles obtidos em casa de vegetação. Na parte aérea foi observado que o controle e o tratamento saturado não apresentaram quaisquer diferenças no crescimento. O tratamento em deficiência hídrica foi responsável pelas maiores reduções em todos os parâmetros estudados. O estresse por alagamento tendeu a reduzir os parâmetros em relação aos demais tratamentos, com excessão do estresse por deficiência, no entanto, os processos vitais foram mantidos, significando que mesmo sob condições de hipoxia a planta pode ter realizado respiração anaeróbica ou ter utilizado outro mecanismo para aquisição do O_2 atmosférico, como o lançamento de raízes para fora da água, conforme foi observado.

A recuperação das atividades metabólicas e a retomada do desenvolvimento após o estresse hídrico depende do genótipo, duração e severidade do estresse e estágio de desenvolvimento da planta (NULSEN & THURTELL, 1978; OLIVEIRA, 1985). O tratamento em recuperação do estresse mostrou valores geralmente intermediários entre os tratamentos de menor e maior disponibilidade hídrica no solo. As condições de desenvolvimento do ensaio, em câmara de crescimento com eficiente controle do ambiente, permitem avaliar o efeito do fator em estudo, eliminando interações como variação na temperatura do ar, umidade relativa e níveis de irradiância, durante o dia.

Na parte subterrânea, os dados obtidos mostraram que a tuberização foi observada em todos os tratamentos, porém foi influenciada pelo nível de água no substrato. Entre o controle e o tratamento saturado foram observadas diferenças apenas no número total de raízes tuberosas, sendo que a separação em classes de tamanho e peso não foram alterados. Se comparados os resultados obtidos em câmara de crescimento com aqueles em casa de vegetação, pode-se concluir que a espécie é sensível mesmo a pequenos estresses hídricos, já que sob condições controladas a tuberização não mostrou diferenças significativas entre o controle e saturado, incluindo o peso médio por raiz tuberosa formada, sugerindo que o processo iniciou simultaneamente nas duas condições hídricas, o que possivelmente não ocorreu no ensaio em casa de vegetação. O tratamento em deficiência hídrica foi o que mostrou menores valores dentre os tratamentos, apesar de ter sido observada a tuberização. Comparando-se o tratamento alagado e controle, com referência à tuberização, observou-se que o número total de raízes tuberosas e o número de raízes tuberosas grandes (classe 3) e médias (classe 2), não foram significativamente diferentes, sugerindo que a iniciação foi simultânea. No entanto o número de raízes tuberosas pequenas (classe 1) e o acúmulo de matéria seca em todas as raízes tuberosas foram significativamente menores no tratamento alagado, sugerindo que o excesso de água reduziu a síntese ou o transporte de fotoassimilados para a parte subterrânea, ou ambos os processos associados.

As plantas em recuperação do estresse também apresentaram o número de raízes tuberosas das classes 2 e 3 (médias e grandes) sem diferenças das plantas controle, apresentando no entanto peso de matéria seca menor. As plantas submetidas a esse tratamento permaneceram nas quatro primeiras semanas sob severo estresse hídrico e posteriormente por mais cinco semanas em solo sob capacidade de campo, até o final do ensaio. É muito provável que, por ocasião da iniciação da tuberização, as plantas já estivessem em condição hídrica do substrato favorável, inclusive com folhas desenvolvidas nessas condições. No entanto, os dados do desenvolvimento aéreo e subterrâneo mostraram que a recuperação não havia sido totalmente plena. Os dados sugerem que, apesar da iniciação da tuberização ter sido simultânea ao controle, existindo portanto a capacidade de dreno, a eficiência da parte fotossintetizante foi limitante no crescimento das raízes tuberosas. Os dados nos levam a concluir que o nível do estresse imposto, apesar de severo e prolongado, não comprometeu irreversivelmente os processos fisio-metabólicos essenciais para a sobrevivência e desenvolvimento das plantas.

O desenvolvimento do sistema radicular (raízes não tuberosas) foi reduzido significativamente em plantas sob estresse por deficiência hídrica e por alagamento do solo. Neste último, onde foi verificada a mais drástica redução, também foram observadas alterações como a formação de raízes secundárias e a tendência de algumas raízes de se dirigirem para cima, alcançando a superfície, possivelmente em busca de O_2 atmosférico, como meca-

nismo de escape da hipoxia. FITTER & HAY (1983) reportaram sobre o reduzido sistema radicular de plantas submetidas ao alagamento em função da inibição do ciclo de Krebs, com conseqüente acúmulo de produtos finais tóxicos (principalmente etanol e acetaldeído) e da ineficiência na produção de energia pela respiração anaeróbica, consumindo grandes quantidades de carboidratos.

A avaliação da formação de novos rizomas mostrou que em número, os tratamentos alagado e deficiência hídrica causaram uma redução significativa, porém ao se avaliar o acúmulo de matéria seca por rizoma formado, se observou que no tratamento alagado foram obtidos os maiores valores. Os dados sugerem que o pequeno número de rizomas formados e o reduzido desenvolvimento do sistema radicular promoveram o acúmulo de assimilados nos rizomas.

Os resultados acerca do teor de carboidratos sugerem que a síntese de açúcares solúveis livres tendeu a ser reduzida nos tratamentos em deficiência hídrica e alagado e elevada nos tratamentos saturado e em recuperação do estresse, quando comparadas com o controle. Os dados obtidos no tratamento em recuperação sugerem níveis de síntese e translocação de açúcares semelhantes aos obtidos para o tratamento saturado, porém, em função do menor desenvolvimento da parte fotossintetizante, a quantidade de assimilados produzidos foi menor, bem como a quantidade de drenos.

A determinação de WSP e amido mostrou que o tratamento alagado promoveu níveis em geral mais elevados que o controle, evidenciando-se que plantas desenvolvendo neste tratamento podem

acumular reservas também na forma de outros polissacarídeos e utilizá-las quando necessário. Segundo KRAMER (1969), variações na disponibilidade hídrica podem promover alterações na quantidade e tipos de carboidratos nas plantas, possivelmente correlacionadas com atividades enzimáticas envolvidas na biossíntese e degradação, porém depende da espécie avaliada, conforme verificou OLIVEIRA (1985), estudando cana de açúcar, observando respostas diferentes para cada tecido e órgão da planta, variedade e nível de estresse imposto.

O teor de proteínas normalmente é reduzido em plantas sob estresse hídrico (enquanto o teor em aminoácidos é alto), em função do aumento da degradação e redução na síntese (SINGH et al. 1973a), sendo o fenômeno normalmente atribuído a uma redução nos polissomos em relação aos monossomos, os quais são inativos na síntese de proteínas (HSIAO, 1973). A distribuição de compostos nitrogenados também foi afetada pela disponibilidade de água. De maneira geral, os tratamentos referentes a estresses (alagamento, deficiência hídrica e em recuperação), apresentaram teores de proteínas e aminoácidos semelhantes ou superiores ao controle. Os resultados estão de acordo com aqueles obtidos por CHEN et al. (1964) e RENA & MASCIOTTI (1976), os quais atribuíram o aumento a possíveis variações entre espécies e variedades, em relação à tolerância à desidratação (LEVITT, 1980).

Os teores em prolina livre observados nas folhas, mostraram maior aumento no tratamento em deficiência hídrica, principalmente correlacionando com o teor total de aminoácidos li-

vres, se apresentando cerca de seis vezes maior que o controle ou o tratamento saturado, concordando com a maioria dos trabalhos encontrados na literatura (CHEN *et al.*, 1964; SINGH *et al.*, 1973 a e b; RENA & MASCIOTTI, 1976; CORRÊA *et al.*, 1986/87).

O teor de clorofila mostrou que o tratamento alagado promoveu as maiores reduções, em ambas as clorofilas, enquanto a relação a/b praticamente não se alterou para quaisquer dos tratamentos. O amarelecimento das folhas de plantas submetidas ao alagamento tem sido reportado como senescência precoce, principalmente em função de alterações no balanço de reguladores de crescimento, notadamente acúmulo de ABA e etileno (FITTER & HAY, 1983).

O monitoramento de alguns parâmetros biofísicos durante o dia mostrou alterações substanciais somente para o tratamento em estresse hídrico, em relação aos demais. Os valores observados para a resistência à difusão de vapor d'água e CO₂, mostraram que no tratamento em estresse os estômatos permaneceram fechados em praticamente todo o dia, acarretando redução na aquisição do CO₂ atmosférico. As plantas do controle foram irrigadas em dias alternados, em função das condições controladas promoverem baixo consumo de água e, as leituras foram obtidas no dia de não irrigação. Pelos dados obtidos as plantas apresentaram pequena elevação na resistência foliar à difusão, notadamente no início do período luminoso, mostrando a sensibilidade da espécie à deficiência hídrica.

A taxa de transpiração, apesar de apresentar resultados mais distintos entre tratamentos, mostrou que os extremos foram deficiência hídrica (valores baixos) e saturado (valores mais elevados), apresentando-se portanto dependente da resistência estomática à difusão, em qualquer nível de hidratação.

O comportamento biofísico observado em plantas do tratamento alagado não mostrou alterações para os demais, já que a avaliação foi feita em folhas que se desenvolveram sob esse tratamento, concordando com as observações de GOMES & KOZLOWSKI (1980) e NEWSOME *et al.* (1982), os quais reportaram sobre possível adaptação da planta como um todo, após um estresse prolongado.

Tem sido postulado que o efeito mais marcante das giberelinas é a promoção do alongamento celular, principalmente na parte aérea das plantas. Os resultados observados pela aplicação exógena de GA₃ em plantas de *C. allouia* crescendo em casa de vegetação, sob fotoperíodo longo, mostraram que na parte aérea a altura da planta foi aumentada na concentração mais alta aplicada ($1,4 \cdot 10^{-3}$ M), enquanto aquela menor ($2,9 \cdot 10^{-4}$ M) não mostrou efeito significativo. Esses resultados sugerem que o regulador foi absorvido e translocado pela planta, mostrando que a forma de aplicação foi eficiente e a concentração necessária para promover a alteração observada está acima daquela menor aqui utilizada. Na parte subterrânea, o regulador não promoveu a tuberculização e reduziu o desenvolvimento de raízes não tuberosas e o número de rizomas formados, na concentração mais elevada. De maneira

geral, o efeito de giberelinas é antagônico ao processo da tuberculização, ou seja, as condições de crescimento que promovem a síntese, ou a aplicação exógena, normalmente atrasam ou inibem a formação de tubérculos (PEREIRA & VÁLIO, 1984; MENZEL, 1985a). As alterações observadas na parte subterrânea mostraram que a planta respondeu à aplicação do regulador e os resultados sugerem que o envolvimento das giberelinas na tuberculização de *C. allouia* também é de caráter inibidor, já que plantas submetidas a fotoperíodos longos apresentaram níveis mais elevados de giberelinas quando determinadas pelo bioensaio do alongamento do hipocótilo de alface e o aumento da concentração, pela aplicação exógena não mostrou efeito promotor. Na brotação de gemas de rizomas, os resultados mostraram que o aumento da concentração de giberelinas, pela aplicação de GA₃, apresentou efeito retardante, dentro das condições testadas.

O ensaio em câmaras de crescimento, utilizando a concentração mais alta do ensaio anterior ($1,4 \cdot 10^{-3}$ M) e dois tratamentos fotoperiódicos, mostrou resultados em geral concordantes. Na parte aérea, o regulador promoveu maior altura das plantas, em ambos os tratamentos fotoperiódicos, aumentando tanto o comprimento do limbo como da bainha foliar. A análise estatística mostrou interação dos tratamentos, pois plantas mantidas em dias curtos e com a noite interrompida, quando tratadas com GA₃ exógeno, mostraram maior promoção no crescimento aéreo, evidenciando o efeito do regulador de crescimento. Os resultados sugerem ainda que na bainha foliar, além da promoção no alongamento, as gibere-

linas devem atuar também na divisão celular, já que foi observado maior acúmulo de matéria seca, com a aplicação de GA₃ exógeno. Na parte subterrânea, não foi observada a tuberização no tratamento sob interrupção da noite, mesmo com a aplicação de GA₃, corroborando resultados anteriores. Sob fotoperíodo curto, indutor, a aplicação do regulador não promoveu alterações na tuberização, tanto em número de raízes tuberosas formadas como em acúmulo de matéria seca. O peso médio por raiz tuberosa formada também não mostrou diferenças, sugerindo que a iniciação da tuberização deve ter ocorrido simultaneamente nos dois tratamentos fotoperiódicos. A determinação de GAs endógenas sugere que giberelinas possam estar envolvidas na tuberização de C. allouia, no entanto o nível necessário para promover alterações fisiológicas no processo pode não ter sido atingido com a aplicação exógena, em função da concentração aplicada. Alternativamente, a falta de resposta à aplicação de GA₃ no processo, pode ser atribuída à ineficiência biológica do ácido giberélico para a espécie em estudo. LANG (1970), reportou que os efeitos de diferentes giberelinas podem variar de uma espécie para outra e dentro de diversos processos metabólicos. Os resultados obtidos não permitem concluir sobre o envolvimento de giberelinas na tuberização de C. allouia.

A brotação de gemas de rizomas se mostrou promovida pela aplicação de GA₃ em plantas sob fotoperíodo curto, enquanto que no tratamento com interrupção da noite o regulador não apresentou efeitos significativos. Os resultados sugerem que um nível endógeno relativamente alto de giberelinas acelera a brotação.

Esse nível alto pode ser atingido pela aplicação exógena de GA₃ sob fotoperíodo curto ou manter as plantas sob fotoperíodo longo, conforme foi demonstrado pelo bioteste do alongamento do hipocótilo de alface. Ou seja, a aplicação do regulador pode substituir os efeitos de dias longos. No entanto, concentrações acima desse nível crítico não mais produzem efeitos, conforme foi observado pela aplicação de GA₃ em plantas sob o tratamento com interrupção da noite. No entanto, o acúmulo de matéria seca por rizoma formado mostrou promoção no tratamento com interrupção da noite e o aumento foi ainda mais evidente quando foi aplicado GA₃ exógeno. Os dados sugerem que giberelinas, apesar do envolvimento na brotação de gemas, parecem não afetar o desenvolvimento dos rizomas, cujo maior crescimento observado sob dias longos se deva ao fato de nesse tratamento não ocorrer a tuberização e portanto o maior dreno subterrâneo foram os rizomas, enquanto que sob fotoperíodos curtos, ocorre competição por fotoassimilados entre raízes tuberosas e rizomas.

Apesar de algumas evidências com relação ao papel promotor das giberelinas na brotação de gemas, o ensaio realizado em câmara de germinação, com a aplicação de GA₃ e CCC, não mostrou efeitos no processo, tanto em luz como em escuro contínuos, não permitindo afirmações conclusivas.

A detecção de substâncias endógenas com atividades giberelínicas, avaliadas por meio do bioensaio do alongamento do hipocótilo de alface, mostrou que em fotoperíodos longos, e principalmente no tratamento com interrupção da noite, ocorreu um au-

mento considerável, em relação a fotoperíodos curtos. No entanto, esse aumento só foi detectado na coleta aos 45 dias após o início do ensaio, aparentemente sendo reduzido com o desenvolvimento da planta. Esses dados sugerem que a iniciação da tuberização somente ocorre quando o nível de giberelinas é baixo e portanto no tratamento de dias longos ou interrupção da noite, o processo é atrasado. Quando foi aplicado ABA, os resultados não se alteraram consistentemente, sugerindo que a concentração utilizada foi baixa ou que entre os reguladores não ocorre relação competitiva. O controle da iniciação da tuberização em *C. allouia* parece ser modulado de forma semelhante ao que ocorre em batata, onde se apresenta de grande importância a relação ABA/GA. KRAUSS & MARSCHENER (1982), reportaram que em batata a razão entre ABA e GA deve ser ao redor de 1,5, para que a tuberização seja maximizada. Variações na proporção entre os reguladores acarreta atraso ou mesmo inibição no processo.

A aplicação de CCC, que em muitos trabalhos tem mostrado inibição do efeito das giberelinas (DYSON & HUMPRIES, 1966; RADWAN *et al.*, 1971; KUMAR & WAREING, 1974; MENZEL, 1985b), no presente trabalho não mostrou qualquer envolvimento no desenvolvimento aéreo ou subterrâneo das plantas. Os resultados não permitem afirmações conclusivas, no entanto se supõe que mesmo na concentração mais alta utilizada, a possível redução no nível endógeno de giberelinas não foi suficiente para que fossem promovidas alterações no desenvolvimento, bem como o início da tuberização, dentro do período estudado.

ABELES (1973), reporta que o etileno pode apresentar efeito promotor no crescimento, sobretudo em caules de monocotiledôneas, conforme foi demonstrado em arroz (KU et al., 1969, apud LEWITT, 1980), podendo ocorrer interações do nível de etileno com CO_2 e O_2 , na eficiência do alongamento. O uso de etrel, visando a elevação do nível endógeno de etileno, mostrou crescimento da parte aérea, promovendo maior comprimento e acúmulo de matéria seca na bainha foliar. Na parte subterrânea, a aplicação de etrel não se mostrou eficiente na alteração de quaisquer parâmetros, não permitindo conclusões acerca do papel fisiológico do regulador para C. allouia.

O estudo da aplicação de ABA, dentro das condições testadas, mostrou que o regulador antecipou a tuberização em plantas crescendo sob condições de fotoperíodo curto, já que foram observados maior número e acúmulo de matéria seca de raízes tuberosas grandes e médias (classes 3 e 2). O peso médio de matéria seca por raiz tuberosa formada, o qual foi maior em plantas tratadas, também revela que o regulador antecipou o início do processo. No entanto, sob fotoperíodo longo, a aplicação de ABA não mostrou resultados positivos na iniciação da tuberização. Apesar dos dados não fornecerem conclusões definitivas, é possível concluir que ABA apresenta influência na tuberização de C. allouia, favorecendo a iniciação, no entanto o processo parece ser regulado por um balanço hormonal e não pelo nível de um só regulador de crescimento. Conforme já foi discutido, a relação entre ABA e giberelinas têm grande importância no controle da tuberização para outras

espécies e aparentemente o envolvimento de ambos os reguladores também ocorre em *C. allouia*.

A formação de novos rizomas foi influenciada significativamente pelo fotoperíodo, onde se observou sob dias longos maior número de rizomas formados nas plantas do controle, enquanto o acúmulo de matéria seca foi reduzido. O controle da brotação parece estar mais relacionado com outros fitormônios do que com ABA. Os dados observados sobre o peso médio de matéria seca por rizoma formado sugere uma competição por fotoassimilados entre rizomas formados e raízes não tuberosas, já que sob fotoperíodo longo ocorreu relação inversa no crescimento de ambas as estruturas.

As análises bioquímicas referentes à síntese e acúmulo de carboidratos não mostraram, em geral, grandes alterações com a aplicação de ABA. Considerando o teor em açúcares solúveis foram observados maiores teores nas folhas de plantas tratadas, sob ambos os fotoperíodos. Em fotoperíodo curto, cujas plantas formaram raízes tuberosas e apresentaram maior número no tratamento com ABA, é viável as plantas apresentarem maior atividade fotossintética, em função da existência de maior quantidade de drenos, no entanto, sob fotoperíodo longo, a detecção de alta produção de açúcares sugere a existência de sítios de consumo, não detectados na análise de crescimento. Apesar da inexistência de evidências, é possível que as plantas sob fotoperíodo longo, tratadas com ABA, estivessem induzidas, e, conforme já foi discutido anteriormente, mesmo antes de alterações morfológicas visíveis, as re-

giões que irão formar raízes tuberosas funcionam como drenos de açúcares livres. Neste tratamento foi verificado também ligeiro aumento no nível de açúcares livres na bainha e raízes não tuberosas, podendo significar maior transporte.

Dados referentes aos compostos nitrogenados, mostraram tendência a um pequeno aumento nos teores de proteínas e aminoácidos no limbo e bainha foliar de plantas tratadas em ambos os fotoperíodos. ABA normalmente é associado com senescência foliar e conseqüentemente com redução no teor de proteínas. No entanto, por ocasião da coleta e determinações bioquímicas, as plantas já se encontravam por seis semanas após a última aplicação do regulador e possivelmente o nível endógeno já se apresentava normalizado, podendo ser justificado o aumento observado, como uma retomada no crescimento. Os dados de prolina livre não mostraram diferenças em relação à aplicação de ABA, no entanto, sob fotoperíodo longo a porcentagem de prolina no total de aminoácidos livres foi maior, conforme já foi verificado e discutido, possivelmente pela não incorporação do aminoácido pela inexistência de raízes tuberosas sob dias longos.

A determinação de alguns parâmetros biofísicos, mostrados por meio da resistência difusiva estomática e taxa de transpiração, não mostrou diferenças entre os tratamentos e fotoperíodos, ocorrendo apenas variações durante o dia, em função do ritmo endógeno das plantas, em relação ao ambiente, proporcionando condições normais da realização dos processos metabólicos vitais. No entanto, os parâmetros foram determinados em período chuvoso e de

baixa irradiância, característico da época do ano (fevereiro) e portanto podem não corresponder ao comportamento médio das plantas durante o ciclo de desenvolvimento.

RESUMO

Calathea allouia é uma espécie originária da América Tropical que se reproduz vegetativamente por meio de rizomas e pode produzir raízes tuberosas, as quais, na Amazônia tem sido utilizadas na alimentação.

Foram estudados os efeitos de alguns fatores do ambiente, como por exemplo o fotoperíodo, que mostrou marcante influência na iniciação de raízes tuberosas, sendo esta promovida por dias curtos, enquanto que a formação de rizomas apresentou-se favorecida por dias longos. A interrupção do período de escuro confirmou os resultados obtidos.

Análises bioquímicas mostraram que a formação de raízes tuberosas nesta espécie se caracteriza por um acúmulo inicial de açúcares solúveis no ápice da raiz que irá tuberizar, enquanto que a deposição de amido é iniciada após a estrutura de reserva atingir cerca de 5 mm de diâmetro. O teor de proteínas mostrou-se maior em raízes tuberosas pequenas, sendo reduzido com o desenvolvimento das mesmas. O teor em prolina livre apresentou-se mais elevado com a interrupção da noite, enquanto os teores de clorofilas (a, b e total) foram reduzidos neste tratamento fotoperiódico, o qual inibiu a formação de raízes tuberosas.

O comportamento estomático não mostrou alterações significativas entre os tratamentos fotoperiódicos, apresentando apenas variações em função do ritmo endógeno da planta.

Foi analisado também a influência da temperatura no desenvolvimento de plantas de ariá, cultivadas em vasos, em câmaras de crescimento. Temperatura noturna de 10°C (em alternância com 25°C), reduziu o crescimento em geral das plantas e inibiu a iniciação da tuberização, porém não afetou o número de rizomas formados. Temperatura diurna de 35°C (em alternância com 25°C) reduziu o comprimento do limbo, área foliar e crescimento dos rizomas formados. A tuberização ocorreu, porém foi verificado um atraso na iniciação.

O teor em carboidratos foi reduzido, tanto no tratamento de "noites frias", como de "dias quentes", enquanto que os compostos nitrogenados, em geral, mostraram tendencia crescente. O teor em clorofilas não apresentou alterações.

A avaliação do comportamento estomático mostrou que ambos os tratamentos promoveram maior resistência foliar difusiva (e menor taxa de transpiração), tendo, o tratamento de "noites frias", promovido mudanças mais profundas.

O estudo da disponibilidade hídrica no substrato mostrou ser a espécie bastante sensível a pequena deficiência nesse fator. Os resultados sugerem que a crescente disponibilidade de água (sem alagamento), tem efeito promotor na antecipação das raízes tuberosas e no crescimento das mesmas, assim como na formação de novos rizomas.

Análises bioquímicas mostraram que o teor em açúcares solúveis totais na parte aérea foi menor em plantas submetidas a estresse por alagamento ou por deficiência hídrica, enquanto os teores de amido e polissacarídeos solúveis em água apresentaram tendencia crescente em plantas do tratamento alagado. Os teores de compostos nitrogenados

tenderam a se manter ou se apresentarem mais elevados nos tratamentos onde as plantas foram submetidas a estresse (alagado, defícite ou em recuperação). Aumentos nos níveis de prolina livre foram detectados no tratamento alagado e principalmente em folhas de plantas sob defícite hídrico.

Os parâmetros acerca do comportamento estomático mostraram que apenas o tratamento em estresse por deficiência foi diferente dos demais, apresentando alta resistênciã foliar à difusão de vapor e consequente baixa taxa de transpiração.

A determinação de substâncias endógenas com atividade giberelínica, detectadas nas folhas, mostrou que em plantas crescendo sob fotoperíodos longos ou sob interrupção da noite (condições não indutoras à tuberização), o teor das mesmas apresentou-se significativamente mais elevado por ocasião da tuberização nas plantas sob fotoperíodo curto, sendo reduzido com o decorrer do tempo.

A aplicação de ácido giberélico (GA₃), promoveu o crescimento da parte aérea, enquanto a tuberização não foi afetada. A brotação de gemas de rizomas foi promovida com a aplicação, em plantas sob fotoperíodo curto, enquanto sob fotoperíodo longo não foram observadas diferenças significativas. CCC não mostrou quaisquer efeitos no desenvolvimento das plantas. A aplicação de CEPA resultou em maior crescimento aéreo, porém sem efeitos na parte subterrânea. Efeitos da aplicação de ABA foram mais evidentes na antecipação da formação de raízes tuberosas em plantas sob fotoperíodo curto, enquanto o processo não foi iniciado sob fotoperíodo longo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA, A.A. 1967- Effect of temperature and photoperiod on bulbing of the common onion (Allium cepa L.) under tropical conditions of the Sudan. Exp. Agric. 3:137-142.
- ABDULLAH, Z.N. & AHAMAD, R. 1980- Effect of ABA and GA₃ on tuberization and some chemical constituents of potato. Plant Cell Physiol. 21:1343-1346
-
- ABELES, F.B. 1973- Ethylene in Plant Biology. Academic Press, London, 302p.
- ACEVEDO, E.; FERERES, E.; HSIAD, T.C. & HENDERSON, D.W. 1979- Diurnal growth trends, water potential and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. Plant Physiol. 64:476-480.
- ACKERSON, R.C. 1981- Osmoregulation in cotton in response to water stress. II- Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. Plant Physiol. 67:489-493.
- AHARDNI, M.; BLUMENFELD, A. & RICHMOND, A.E. 1977- Hormonal activity in detached lettuce leaves as affected by leaf water content. Plant Physiol. 59:1169-1173.

- AHARONI, M. & RICHMOND, A.E. 1978- Endogenous gibberellin and abscisic acid content as related to senescence of detached lettuce leaves. Plant Physiol. 62:224-228.
- ALEIXO, M.F.D. 1975- Formação e brotação de tubérculos em Cyperus rotundus L. Tese de Mestrado. Escola Paulista de Medicina.
- ALEIXO, M.F.D. & VÁLID, I.F.M. 1976- Effect of light, temperature and growth regulators on the growth of buds of Cyperus rotundus L. tubers. Z. Pflanzenphysiol. 80:336- 347.
- ALVARENGA, A.A. 1987- Estudos de alguns aspectos de desenvolvimento do feijão jacatupé, Pachyrrhizus tuberosus (Lam.) Spreng. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- ALVARENGA, A.A. & VÁLID, I.F.M. 1989- Influence of temperature and photoperiod on flowering and tuberous root formation of Pachyrrhizus tuberosus. Ann. Bot. 63 (in press).
- ALVEY, N.G. 1965- The effect of temperature on two tuberous Solanum species. Eur. Potato J. 8:1-13.
- APPLEBY, A.P.; KRONDSTADT, W.E. & ROHDE, C.R. 1966- Influence of (2-chloroethyl)- trimethylammonium chloride (CCC) on wheat (Triticum aestivum) when applied as a seed treatment. Agronomy J. 58:435-437.

- ARMITAGE, A.M. & CARLSON, W.H. 1981- The effect of quantum, flux density, day and night temperature on phosphorus and potassium status os anthocyanin and chlorophyll content in Marigold leaves. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106:639-642.
- ARNON, D.I. 1949- Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polypheniloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiol. 24:1-15.
- ASPINALL, D. & PALEG, L.G. 1981- Proline accumulation. Physiological aspects. In: L.G. PALEG & D. ASPINALL (eds). The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. Academic Press, Sydney, pp. 205-241.
- BARTA, A.L. 1987- Supply and partitioning of assimilates to roots of Medicago sativa L. and Lotus corniculatus L. under anoxia. Plant Cell Envir. 10:151-156.
- BEADLE, C.L.; TURNER, N.C. & JARVIS, P.G. 1978- Critical water potential for stomatal closure in Sitka spruce. Physiol. Plant. 43:160-165.
- BEGG, J.E. & TURNER, N.C. 1976- Crop water deficits. Adv. Agron. 28:161-217.
- BERNIER, G.; KINET, S.M. & SACHS, R.M. 1981- Chemical regulation. In: G. BERNIER; S.M. KINET & R.M. SACHS (eds.) The Physiology of

Flowering. CRC Press, New York, pp.135-160.

BHULLAR, S.S. & JENNER, C.F. 1986- Effects of temperature on the conversion of sucrose to starch in the developing wheat endosperm. Aust. J. Plant Physiol. 13:605-613.

BIDDINGTON, N.L. & DEARMAN, A.S. 1987- The effect of mechanically-induced stress and plant growth regulators on the growth of lettuce, cauliflower and bean (Phaseolus vulgaris) plants. Plant Growth Regul. 5:183-194.

BIELESKI, R.L. & TURNER, N.A. 1966- Separation and estimation of aminoacids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. Anal. Biochem. 17:278-293.

BIRAN, I.; GURI, I. & HALEVY, A.H. 1972- The relationship between exogenous growth inhibitors and endogenous levels of ethylene and tuberization of dahlias. Physiol. Plant. 27:226-230.

BIRNBERG, P.R. & BRENNER, M.L. 1987- Effect of gibberellic acid on pod set in soybean. Plant Growth Regul. 5:195-206.

BIRD, R.L. & JAFFE, M.J. 1984- Thigmomorphogenesis: Ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. Physiol. Plant. 62:289-296.

BLUMENTHAL-GOLDSCHMIDT, S. & RAPPAPORT, L. 1965- Regulation of bud rest in tubers of potato Solanum tuberosum L. II- Inhibition of sprouting by inhibitor β complex and reversal by gibberellin A₃. Plant Cell Physiol. 6:601-608.

BODLAENDER, K.B.A. 1978- Photosynthesis, respiration and dry matter production of potatoes (Abstr.). Potato Res. 21:40.

BORTHWICK, H.A. & PARKER, M.W. 1938a- Effectiveness of photoperiodic treatments of plants of different ages. Bot. Gaz. 100:245-249.

BORTHWICK, H.A. & PARKER, M.W. 1938b- Photoperiodic perception in Biloxi soybeans. Bot. Gaz. 100:374-387.

BORTHWICK, H.A. & PARKER, M.W. 1939- Photoperiodic responses of several varieties of soybeans. Bot. Gaz. 101:341-365.

BOYER, J.S. 1985- Water transport. Annu. Rev. Plant Physiol. 36:473-516.

BRADFORD, M.M. 1976- A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. 72:248-251.

BUENO, C.R. & WEIGEL, P. 1982- Ariá (Calathea allouia), uma olerícola alternativa para a região tropical. Anais do 24º Congresso da So-

- cidade Americana de Ciências Hortícolas/ Região Tropical, Campinas, pp.77-79.
- BUHL, M.B. & STEWART, G.R. 1983- Effects of NaCl on proline synthesis and utilization in excised barley leaves. Plant Physiol. 72:664-667.
- BUTCHER, D.N. & STREET, H.E. 1960- The effects of gibberellins on the growth of excised tomato roots. J. Exp. Bot. 11:206-211.
- BUTTERY, B.R. & BUZZEL, R.L. 1977- The relationship between chlorophyll content and rate of photosynthesis in soybeans. Can. J. Plant Sci. 57:1-5.
- CAVALCANTE, P.B. 1979- Frutas comestíveis da Amazônia. vol. III INPA, Belém, 61p.
- CHADWICK, A.V. & BURG, S.P. 1970- Regulation of root growth by auxin-ethylene interaction. Plant Physiol. 45:192-200.
- CHAPMAN, H.W. 1958- Tuberization in the potato plant. Physiol. Plant. 11:215-224.
- CHARNAY, D. & COURDUROUX, J.C. 1986- Relation entre l'acide abscissique endoyène e tubérisation du Topinambour. Physiol. Vég. 24:655-662.

- CHEN, D.; KESSLER, B. & MONSELINE, S.P. 1964- Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress. Plant Physiol. 39:379-386.
- CHU, T.M.; ASPINAL, D. & PALEG, L.G. 1974a- Stress metabolism. VI- temperature stress and the accumulation of proline in barley and radish. Aust. J. Plant Physiol. 1:87-97.
- CHU, T.M.; ASPINAL, D. & PALEG, L.G. 1974b- Stress metabolism. VIII- salinity and proline accumulation in barley. Aust. J. Plant Physiol. 3:219-228.
- CLARCK, J.E. & HEATH, D.V.S. 1962- Studies in the physiology of the onion plant. V- An investigation into the growth substance content of bulbing onions. J. Exp. Bot. 13:227-249.
- CLEMENS, J.; KIRK, A.M. & MILLS, P.D. 1978- The resistance to waterlogging of three Eucalyptus species, effect of flooding and on ethylene-releasing growth substance on E. robusta, E. grandis and E. saligna. Oecologia (Berl.) 34:5-131.
- CLEMENT, C.R.; MULLER, C.H. & FLORES, W.B.C 1982- Recursos genéticos de espécies frutíferas nativas da Amazônia Brasileira. Acta Amazonica 12:677-695.

- COCKSHULL, K.E. 1966- Effects of night-break treatment on leaf area and leaf dry weight in Callistephus chinensis. Ann. Bot. 30:691-806.
- CORRÊA. M.P. 1926- Dicionário das Plantas úteis e das Exóticas Cultivadas. v.6, IBDF, Rio de Janeiro, pp.312.
- CORRÊA, A.F.F.; RANZANI, G. & FERREIRA, L.G.R. 1986/87- Relações entre o deficit hídrico e alguns processos fisiológicos e bioquímicos em quatro clones de seringueira. Acta Amazonica 16/17:3-12.
- CORNISH, K. & ZEEVAART, J.A.D. 1986- Abscisic acid accumulation by in situ and isolated guard cells of Pisum sativum L. and Vicia faba L. in relation to water stress. Plant Physiol. 81:1017-1021.
- COURDUROUX, J.C. 1960- Croissance et tubérisation chez la ficairie (Ficaria verna Moench.). Effect de la température. C. R. Acad. Sci. 215:3054-3056.
- COURDUROUX, J.C. 1966a- Tubérisation et biologie de la ficairie (Ficaria verna Moench.). Physiol. Vég. 4:341-364.
- COURDUROUX, J.C. 1966b- Exigences thermopériodiques comparées de la ficairie et du crosne du Japon. Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég. 12:211-212.

- CUMMINS, W.R.; KENDE, H. & RASCHKE, K. 1971- Specificity and reversibility of the rapid stomatal response to abscisic acid. Planta 99:347-351.
- CUTLER, J.M. & RAINS, D.W. 1979- Effects of water stress and hardening on the internal water relations and osmotic constituents of cotton leaves. Physiol. Plant. 42:261-268.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. 1980- Dynamics of osmotic adjustment in rice. Crop Sci. 20:310-314.
- DALE, J.E. 1964- Some effects of alternating temperature on the growth of french bean plants. Ann. Bot. 28:127-135.
- DALE, J.E. & FELIPPE, G.M. 1968- The gibberellin content and early seedling growth of plants of Phaseolus vulgaris L., treated with the retardant CCC. Planta 80:288-298.
- D'ANTONIO, V.L. & McHALE, N.A. 1988- Effect of storage temperature and extraction methods on dormancy and germination of true potato seed. Am. Potato J. 65:573-581.
- DAVENPORT, T.L.; MORGAN, P.W. & JORDAN, W.R. 1977- Auxin transport as related to leaf abscission during water stress in cotton. Plant Physiol. 59:554-557.

- DAVENPORT, T.L.; MORGAN, P.W. & JORDAN, W.R. 1980- Reduction of auxin transport capacity with internal water deficits in cotton petioles. Plant Physiol. 65:1023-1025.
- DAVIES, W.J.; METCALFE, J. LODGE, T.A. & COSTA, A.R 1986- Plant growth substances and the regulation of growth under drought. Aust. J. Plant Physiol. 13:105-125.
- DEMAGANDE, A.L. & ZAAG, P. Van 1988- The response of potato (Solanum spp.) to photoperiod and light intensity under high temperatures. Potato Res. 31:73-83.
- DIETRICH, S.M.C. 1985- Inibidores de crescimento. In: M.G. FERRI (ed.) Fisiologia Vegetal v.2, 2ª ed., EPU, São Paulo, pp.193-212.
- DIGBY, J. & WAREING, P.F. 1966- The relationship between endogenous hormones levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. Ann. Bot. 30:609-622.
- DIMALLA, G.G. & STADEN, J. Van 1977- Effect of ethylene on the endogenous cytokinin and gibberellin levels in the tuberizing potatoes. Plant Physiol. 60:218-221.
- DREW, M.C.; JACKSON, M.B.; GIFFARD, S.C. & CAMPBELL, R. 1981- Inhibition by silver ions of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of Zea mays L. subjected to exogenous ethylene

or to oxygen deficiency. Planta 153:217-224.

DURNAN, D.J.; STUART, D.A. & JONES, R.L. 1977- Cell elongation and division in elongating lettuce hypocotyls. Plant Physiol. 59:suppl, p.72.

DYSON, P.W. 1972- Effects of cycocel (2-chloroethyltrimethylammonium chloride) and alar (N-dimethylaminosuccinamic acid) on the yield of carrots. J. Hort. Sci. 47:215-220.

DYSON, P.W. & HUMPHRIES, E.C. 1966- Modification of growth habits of Magestic potato by growth regulators applied at different times. Ann. Appl. Biol. 58:171-182.

EL-SHARKAWY, M.A. & COCK, J.A. 1987- Response of cassava to water stress. Plant and Soil 100:345-360.

ENGELS, CH. & MARSCHNER, H. 1986a- Allocation of photosynthate to individual tubers of Solanum tuberosum L. I- Relationship between tuber growth rate and enzyme activities of the starch metabolism. J. Exp. Bot. 37:1795-1803.

ENGELS, CH. & MARSCHNER, H. 1986b- Allocation of photosynthate to individual tubers of Solanum tuberosum L. I- Relationship between growth rate of individual tubers, tuber weight and stolon growth prior to the tuber initiation. J. Exp. Bot. 37:1813-1822.

- ENGELS, CH. & MARSCHNER, H. 1987- Effects of reducing leaf area and tuber number on the growth rates of tubers on individual potato plants. Potato Res. 30:177-186.
- ENGLISH, S.D.; McWILLIAN, J.R.; SMITH, R.C.G. & DAVIDSON, J.L. 1979- Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower. Aust. J. Plant Physiol. 6:149-164.
- ESASHI, Y. 1960- Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in Begonia evansiana Andr. IV- Cutting method and tuberizing stages. Sci. Rep. Tôhoku Univ. Fourth Ser. (Biol.) 26:238-246.
- ESASHI, Y. & NAGAO, M. 1958- Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in Begonia evansiana Andr.. I- Photoperiodic conditions for tuberization. Sci. Rep. Tôhoku Univ. Fourth Ser. (Biol.) 24:81-88.
- EVANS, L.T. 1975- The physiological basis of crop yield. In: L.T. EVANS (ed.) Crop Physiology, some case histories. Cambridge Univ. Press, pp.327-355.
- EVANS, M.L. 1984- Functions of hormones at the cellular levels of organization. In: T.K. SCOTT (ed.) Hormonal Regulation of Development Springer-Verlag, Berlin, pp.23-79.

- EWING, E.E. 1987- The role of hormones in potato (Solanum tuberosum L.) tuberization. In: P.J. DAVIES (ed.) Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff Publishers, New York, pp.515-538.
- EWING, E.E. & WAREING, P.F. 1978- Shoot, stolon and tuber formation on potato (Solanum tuberosum L.) cuttings in response to photoperiod. Plant Physiol. 61:348-353.
- FAROOQI, A.H.A & SHARMA, S. 1988- Effect of growth retardants on growth and essential oil content in Japanese mint. Plant Growth Regul. 7:39-45.
- FELDMAN, L.J. 1984- Regulation of root development. Annu. Rev. Plant Physiol. 35:223-242.
- FELIPPE, G.M. 1969a- Efeitos do cloreto de 2-cloroetil-trimetil-amônio (CCC) no desenvolvimento das plantas. Arg. Bot. Estado S. Paulo 4:173-186.
- FELIPPE, G.M. 1969b- Effects of the growth retardant CCC on growth of stem and roots of Phaseolus vulgaris. Phyton 26:3-15.
- FELIPPE, G.M. 1985- Etileno. In: M.G. FERRI (ed.) Fisiologia Vegetal v.2, 2ª ed., EPU, São Paulo, pp.163-192.

- FELIPPE, G.M.; AMABIS, J.M.; BOSCHINI FILHO, J. & ROSSI, C.L.B. 1971- Effects of known quantities of CCC on several plants. Hoenea 1:107-113.
- FERREIRA, L.G.R.; SOUZA, J.G. de; PRISCO, J.T. 1979- Effects of water deficiency on proline accumulation and growth of two cotton genotypes of different drought resistances. Z. Pflanzenphysiol. Bd. 93s.189-199.
- FITTER, A.H. & HAY, R.K.M. 1983- Responses to environmental stress. In: A.H. FITTER & R.K.M. HAY (eds.) Environmental Physiology of Plants Academic Press Inc., New York, pp.171-355.
- FRANKLAND, B. & WAREING, P.F. 1960- Effect of gibberellic acid on hipocotyl growth of lettuce seedlings. Nature 185:255-256.
- FREELAND, R.D. 1970- Photosynthesis in relation to stomatal frequency and distribution. Plant Physiol. 23:595-597.
- GARNER, W.W. & ALLARD, H.A. 1923- Further studies in photoperiodism. The response of the plant to relative lenght of day and night. J. Agric. Res. 23:871-919
- GEPSTEIN, S. & THIMANN, K. 1981- The role of ethylene in the senescence of oat leaves. Plant Physiol. 68:349-354.

- GIFFORD, R.M. & MOORBY, J. 1967- The effect of CCC on the initiation of potato tubers. Eur. Potato J. 10:235-238.
- GINZBURG, C. 1973- Hormonal regulation of cornel dormancy in Gladiolus grandiflorus. J. Exp. Bot. 24:558-566.
- GOMES, A.R.S. & KOZLOWSKI, T.T. 1980- Growth responses and adaptations of Fraxinus pennsylvanica seedlings to flooding. Plant Physiol. 66:267-271.
- GOTô, N. & ESASHI, Y. 1975- Gibberellins in the embrionic axis of tall and dwarf beans and their changes with initial growth. Plant Physiol. 16:759-766.
- GRANGE, R.I. 1985- Carbon partitioning in mature leaves of pepper: effects of daylenght. J. Exp. Bot. 36:1749-1759.
- GREGORY, L.E. 1956- Some factors for tuberization in the potato plant. Amer. J. Bot. 43:281-288.
- GREGORY, L.E. 1965- Physiology of tuberization in plants (tubers and tuberous roots) In: W. RUHLAND (ed.) Enciclopedia of Plant Physiology v.XV, Springer-Verlag, Berlin, pp.1328-1354.
- GUNASENA, H.P.M. & HARRIS, P.M. 1969- The effect of CCC and nitrogen on the growth and yield of the second early potato variety Craigs

Royal. J. Agric. Sci. Camb. 73:245-248.

HADDAD, C.R.B. & VÁLIO, I.F.M. 1984- Crescimento correlativo em plantas de Phaseolus vulgaris L. I- Efeito das folhas e reguladores de crescimento no desenvolvimento do caule. Anais do IV Congresso da Sociedade Botanica de São Paulo, pp.25-35.

HALE, M.G. & ORCUTT, D.M. 1987- Temperature stress. In: M.G. HALE & D.M. ORCUTT (eds.) The Physiology of Plants Under Stress. John Wiley & Sons Inc., New York, pp.45-70.

HAWKER, J.S. 1982- Effect of temperature on lipid, starch and enzymes of starch metabolism in grape, tomato and broad bean leaves. Phytochemistry 21:33-36

HEIDE, O.M. 1967- The auxin level of Begonia leaves in relation to their regeneration ability. Physiol. Plant. 20:886-902.

HEIDE, O.M. 1968- Stimulation of adventitious buds formation in Begonia leaves by abscisic acid. Nature 219:960-961.

HEIDE, O.M. 1969- Non reversibility of gibberellin induced inhibition of regeneration in Begonia leaves. Physiol. Plant. 22:671-685.

HEIDE, O.M.; BUSH, M.G. & EVANS, L.T. 1985- Interaction of photoperiod and gibberellin on growth and photosynthesis of high latitude

Proa pratensis. Physiol. Plant. 65:135-145.

HEINS, R.D. & WILKINS, H.F. 1979- Effect of soil temperature and photoperiod on vegetative and reproductive growth of Alstroemeria "Regina". J. Am. Soc. Hort. Sci. 104:359-365.

HERATH, H.M.W. & ORMROD, D.P. 1979- Effects of temperature and photoperiod on winged beans (Psophocarpus tetragonolobus (L.)D.C.). Ann. Bot. 43:729-736.

HIRON, R.W.P. & WRIGHT, S.T.C. 1973- The role of endogenous abscisic acid in the response of plant to stress. J. Exp. Bot. 24:769-781.

HOEHNE, F.C. 1946- Frutas indígenas. Instituto de Botânica, São Paulo, 88p.

HOFFMAN, N.E., LIU, Y. & YANG, S.F. 1983- Changes in 1-(malonylamino)cyclopropane-1-carboxylic acid content in wilted leaves in relation to their ethylene production rates and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content. Planta 157:518-523.

HOOK, D.D., BROWN, C.L. & KORMANIK, P.P. 1971- Inductive flood tolerance in swamp tupelo (Nyssa sylvatica var. biflora (Walt.) Sarg.). J. Exp. Bot. 22:78-79.

- HSIAO, T.C. 1973- Plant response to water stress. Annu. Rev. Plant Physiol. 24: 519-570, 1973.
- HUBER, S.C.; RUFTY, T.W. & KERR, P.S. 1984- Effect of photoperiod on photosynthate and diurnal rhythms in sucrose phosphate synthase activity in leaves of soybean (Glycine max L. (Merril)) and tobacco (Nicotiana tabacum L.). Plant Physiol. 75:1080-1084.
- HUGHES, A.P. & COCKSHULL, K.E. 1966- Effects of a night-break of red fluorescent light on leaf growth of Callistephus chinensis var. Queen of the Market. Nature Lond. 201-413.
- INDIRA, P. 1978- Photoperiodic effect on flowering in cassava (Manihot esculenta Crantz). J. Root Crops 4:65-66.
- ITAI, C. & VAADIA, Y. 1965- Kinetin-like activity in root exudate of water-stressed sunflower plants. Physiol. Plant. 18:941-944.
- ITAI, C. & VAADIA, Y. 1971- Cytokinin activity in water stressed shoots. Plant Physiol. 47:87-90.
- JABLONSKI, L.M. & GEIGER, D.R. 1987- Responses of sugar beet plant morphology and carbon distribution to shortened days. Plant Physiol. Biochem. 25:787-796.

- JACKSON, M.B. & HALL, K.C. 1987- Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits. Plant Cell Envir. 10:121-130.
- JACKSON, M.B.; YOUNG, S.F. & HALL, K.C. 1988- Are roots a source of abscisic acid for the shoots of flooded pea plants? J. Exp. Bot. 39:1631-1637.
- JOLIVET, E. 1969- Physiologie de la tubérisation. Ann. Physiol. Vég. 11:265-301.
- JOLY, A.B. 1976- Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal. 3ª ed., Editora Nacional, São Paulo, 777p..
- JONES, R.L. 1973- Gibberellins: their physiological role. Annu. Rev. Plant Physiol. 24:571-598.
- JONES, R.L. & PHILLIPS, I.D.J. 1967- Effects of CCC on the gibberellin content of excised sunflower organs. Planta 72:53-59.
- JONES, M.M.; OSMOND, C.B. & TURNER, N.C. 1980- Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. Aust. J. Plant Physiol. 7:181-192.
- JONES, M.M. & RAWSON, H.M. 1979- Influence of rate of developmental of leaf water use efficiency and osmotic potential in sorghum.

Physiol. Plant. 45:102-111.

JONES, M.M. & TURNER, N.C. 1978- Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol. 61:122-126.

JORDAN, W.R.; BROWN, K.W. & THOMAS, J.C. 1975- Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. Plant Physiol. 56: 595-599.

KAY, D.E. 1973- Root Crops. The tropical Products Institute, Foreign and Common Wealth Office, v.2, 245p..

KAWASE, M. 1974- Role of ethylene in induction of flooding damage in sunflower. Physiol. Plant. 31:29-38.

KAWASE, M. 1981- Effect of ethylene on aerenchyma development. Am. J. Bot. 68:651-658.

KEATING, B.A.; WILSON, G.L. & EVENSON, J.P. 1985- Effect of photoperiod on growth and development of cassava (Manihot esculenta Crantz.). Aust. J. Plant Physiol. 12:621-630.

KEMBLE, A.R. & MACPHERSON, H.T. 1954- Liberation of aminoacids in perennial ryegrass during wilting. Biochemistry 58:46-50.

- KERR, W.E. & CLEMENT, C.R. 1980- Práticas agrícolas de consequências genéticas que possibilitaram aos índios da Amazônia uma melhor adaptação às condições ecológicas da região. Acta Amazonica 10:251-261.
- KERR, W.E. & POSEY, D. 1984- Informações adicionais sobre a agricultura dos índios Kaiapó. Interciência 9:392-400.
- KETRING, D.L. 1984- Temperature effects on vegetative development of peanut. Crop Sci. 24:877-882
- KODA, Y. & OKAZAWA, Y. 1983- Influence of environmental hormonal and nutritional factors on potato tuberization in vitro. Japan. J. Crop Sci. 52:582-591.
- KODA, Y. & OKAZAWA, Y. 1988- Detection of potato tuber inducing activity in potato leaves and old tubers. Plant Cell Physiol. 29:969-974.
- KOLLER, D.C. & HILLER, L.K. 1988- Response of Russet Burbank potatoes to ethephon sprays. Am. Potato J. 65:529-534.
- KONINGS, H. 1982- Ethylene-promoted formation of aerenchyma in seedling roots of Zea mays L. under aerated and non-aerated conditions. Physiol. Plant. 54:119-124.

- KOZLOWSKI, T.T. & PALLARDY, S. G. 1979- Stomatal responses of Fraxinus pensylvanica seedlings during and after flooding. Physiol. Plant. 46:155-188.
- KRAMER, P.J. 1969- Plant and Soil Water Relationship: A Modern Synthesis. Mc Graw-Hill Book Company, New York, 482p..
- KRAUSS, A. 1978- Tuberization and abscisic acid content in Solanum tuberosum as affected by nitrogen nutrition. Potato Res. 21:183-193.
- KRAUSS, A. 1981- Abscisic acid and gibberellic acid in growing potato tubers. Potato Res. 24:435-439.
- KRAUSS, A. & MARSCHNER, H. 1982- Influence of nitrogen nutrition, daylength and temperature on contents of gibberellic acid and abscisic acid on tuberization in potato plants. Potato Res. 25:13-21.
- KRIEDMANN, P.E. 1986- Stomatal and photosynthetic limitations to leaf growth. Aust. J. Plant Physiol. 13:15-31.
- KRISHNAMOORTHY, H.N. 1981a- Gibberellins. In: H.N. KRISHNAMOORTHY (ed) Plant Growth Substances. Including Applications in Agriculture. Tata McGraw-Hill Publishing Company Limited, New Dehli, pp.49-87.

- KRISHNAMOORTHY, H.N. 1981b- Ethylene. In: H.N. KRISHNAMOORTHY (ed) Plant Growth Substances. Including Applications in Agriculture. Tata McGraw-Hill Publishing Company Limited, New Dehli, pp.121-142.
- KU,G.; EDWRADS,E. & TANNER, C.B. 1977- Effects of light, carbon dioxide and temperature on photosynthesis, oxygen inhibition of photosynthesis and transpiration in Solanum tuberosum. Plant Physiol. 59:868-872.
- KUMAR, D. & WAREING, P. F. 1973- Studies on tuberization in Solanum andigena. I- Evidence for the existence of a specific tuberization stimulus. New Phytol. 72:283-288.
- KUMAR, D. & WAREING, P. F. 1974- Studies on tuberization in Solanum andigena. II- Growth hormones and tuberization. New Phytol. 73:833-840.
- LAGARDE, 1964- Thermopériodisme et tubérisation chez le crosne du Japon. C. R. Acad. Sci. 259:1191-1194.
- LAGARDE, J. 1971- Influence de la température sur le développement du crosne du Japon (Stachys sieboldi Miq.) à l'obscurité. C. R. Acad. Sci. 272:572-575.
- LANG, A. 1970- Gibberellins: structure and metabolism. Annu. Rev. Plant Physiol. 21:537-570.

- LARCHER, W. 1986- Ecofisiologia Vegetal. EPU, São Paulo, 319p.
- LAWRENCE, G.H.M. 1951- Taxonomy of Vascular Plants. The Mac Milan Company, New York, 823p.
- LEACH, J.E. 1979- Some aspects of air temperature and humidity on crop and leaf photosynthesis, transpiration and resistance to gas transfer. Ann. Appl. Biol. 92:287-297.
- LENTON, J.R.; PERRY, V.M. & SAUNDERS, P.F. 1972- Endogenous abscisic acid in relation to photoperiodically induced bud dormancy. Planta 106:13-22.
- LEON, J. 1968- Fundamentos Botânicos de los Cultivos Tropicales. Instituto Interamericano de Ciências Agrícolas de la OEA, San José, 478p.
- LEOPOLD, A.C. 1964- Tuber and bulb formation. In: Plant Growth and Development. McGraw-Hill Book Company New York, pp.296-303.
- LEWITT, J. 1980 - Water stress. In: Response of plants to environmental stress. V.2, Academic Press Inc., New York, pp.25-280.
- LOON, C.D. Van 1981- The effect of water on potato growth, development and yield. Amer. Potato J. 58:51-59.

- LOWE, S.B.; MATTON, J.D. & HUNT, L.A. 1976- The effect of daylength on shoot growth and formation of root tubers in young plants of cassava (Manihot esculenta Crantz). Plant Sci. Lett. 6:57-62.
- LUCKWILL, L.C. 1981- Growth regulation in crop production. Institute of Biology. Studies in biology n^o 129, London, 60p..
- MACKERRON, D.K.L. & JEFFERIES, R.A. 1988- The distributions of tuber sizes in droughted and irrigated crops of potato. I- Observations on the effect of water stress on grounded yields from differing cultivars. Potato Res. 31:269-278.
- MACKINNEY, G. 1941- Absorption of light by chlorophyll solutions. J. Biol. Chem. 140:315-322.
- MADRUGA, L.A.N. & RENA, A.B. 1977- Variações na concentração de prolina livre em folhas de plantas intactas de cinco cultivares de arroz (Oryza sativa L.) submetidas à desidratação. Rev. Ceres 24:226-236.
- MARTIN, F.W. & CABANILLAS, E. 1976- Leren (Calathea allouia), a little known tuberous root crop of the Caribbean. Econ. Bot. 30:249-256.
- MAGALHAES, A.C. 1975- Nitrate assimilation in higher plants. What's New in Plant Physiol. 7:1-5.

- MANGAT, B.S. & HUIZEN, N.P. 1971- Studies on the origin of amylose and amylopectin in starch granules. III- The effect of temperature on enzyme activities and amylose content. Can. J. Bot. 49:1787-1792.
- MANN, L.K. 1952- Anatomy of the garlic bulb and factors affecting bulb development. Hilgardia 21:195-251.
- MANSFIELD, T.A. 1987- Hormones as regulators of water balance. In: P.J. DAVIES (ed.) Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development Martinus Nijhoff Publishers, New York, pp.411-430.
- MARKHART, A.H.; PEET, M.M.; SIONIT, N. & KRAMER, P.J. 1980- Low temperature acclimation of root fatty acid composition, leaf water potential, gas exchange and growth of soybean seedlings. Plant Cell Environ. 3:435-441.
- MASSEI, M.A.S. & VÁLID, I.F.M. 1983- The influence of growth regulators on adventitious root initiation on stems of tomato plants. Z. Pflanzenphysiol. 112:403-410.
- MATSUDA, K. & RIAZI, A. 1981- Stress-induced osmotic adjustment in growing regions of barley leaves. Plant Physiol. 68:571-576.
- MAUK, C.S. & LANGILLE, A.R. 1978- Physiology of tuberization in Solanum tuberosum L. Plant Physiol. 62:438-442.

- McCREE, K.J. & RICHARDSON, S.G. 1987- Stomatal closure vs. osmotic adjustment: a comparison of stress responses. Crop Sci. 27:539-543.
- Mc DAVID, C.R. & ALAMU, S. 1980- The effect of growth regulators on tuber initiation and growth in rooted leaves of two sweet potato cultivars. Ann. Bot. 45:363-364.
- McCREADY, R.M.; GUGGOLS, J.; SILVEIRA, V. & OWENS, H.S. 1950- Determination of starch and amilose in vegetables. Application to peas. Anal. Chem. 22:1156-1158.
- McKEE, J.M.T. & MORRIS, G.E.L. 1986- Effects of gibberellic acid and chlormequat chloride on the proportion of phloem and xylem parenchyma in the storage of carrot (Daucus carota L.). Plant Growth Regul. 4:203-211.
- McKEE, J.M.T.; THOMAS, T.H. & HOLE, C.C. 1984- Growth regulator effects on storage root development in carrot. Plant Growth Regul. 2:359-369.
- MEIDNER, H. & MANSFIELD, T.A. 1968- Physiology of stomata. McGraw-Hill, London, 179p..
- MELLIS, R.J.M. & STADEN, J. Van 1985- Tuberization in cassava (Manihot esculenta): Cytokinin and abscisic acid in tuberous roots. J. Plant Physiol. 118:357-366.

- MENDONZA, H.A. & HAYNES, F.L. 1977- Inheritance of tuber initiation in tuber bearing Solanum as influenced by photoperiod. Am. Potato J. 54:243-252.
- MENZEL, C.M. 1980- Tuberization in potato at high temperatures: responses to gibberellin and growth inhibitors. Ann. Bot. 46:259-265.
- MENZEL, C.M. 1985a- Tuberization in potato at high temperatures: response to exogenous gibberellin, cytokinin and ethylene. Potato Res. 28:263-266
- MENZEL, C.M. 1985b- Tuberization in potato at high temperatures: response of physiologically young plants to disbudding and growth inhibitors. Potato Res. 28:267-270.
- MESSER, M. 1961- Interference by aminoacids and peptides with the photometric estimation of proline. Anal. Biochem. 2:253-259.
- METIVIER, J. & VIANA, A.M. 1979- The effect of long and short daylength, proteins, sugars and stevioside in leaves of Stevia rebaudiana Bert.. J. Exp. Bot. 30:1211-1222.
- MICHELENA, V.A. & BOYER, J.S. 1982- Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongation region of maize leaves. Plant Physiol. 69:1145-1149.

- MILBORROW, B.V. 1984- Inhibitors. In: M.B. WILKINS (ed.) Plant Physiology. Pitman Publishing Inc., Massachusetts, pp.76-110.
- MIRANDA, R.M. & CARLSON, W.H. 1989- Caracterização do efeito do etileno na abscisão de pétalas de gerânio híbrido usando floretes excisados. In: Anais da II Reunião Brasileira de Fisiologia Vegetal, USP, Piracicaba, pp.169.
- MONTEIRO, A.M. & SHARIF, R.R. 1985- Fotoperíodo e correlação dos principais eventos do desenvolvimento de milho. Rev. Bras. Bot. 8:163-168.
- MOORE, T.C. 1979- Biochemistry and Physiology of Plant Hormones. Springer-Verlag, New York, 274p..
- MORGAN, J.M. 1977- Differences in osmoregulation between wheat genotypes. Nature 270:234-235.
- MYERS, B.A. & NEALES, T.F. 1986- Osmotic adjustment induced by drought, in seedlings of Eucalyptus species. Aust. J. Plant Physiol. 13:597-603.
- MUNNS, R., BRADY, C.S. & BARLOW, E.W.R. 1979- Solutes accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. Aust. J. Plant Physiol. 6:379-389.

- NEWSOME, R.D.; KOZLOWSKI, T.T. & TANG, Z.C. 1982- Response of Ulmus americana seedlings to flooding of soil. Can. J. Bot. 60:1688-1695.
- NITSCH, J.P. 1966- Photopériodism et tubérisation. Bull. Soc. Fr. Physiol. Veg. 12:233-246.
- NODA, K. & YAMAMOTO, K. 1950- A study of tuberization in potato plant. II- Cytohistological observations of tuberization. Proc. Crop Sci. Soc. Jap. 19:177-182.
-
- NODA, H.; PAIVA, W.D. DE & BUENO, C.R. 1984- Hortaliças da Amazônia. Ciência Hoje 13:33-37.
- NULSEN, R.N. & THURTHELL, G.W. 1978- Osmotically induced changes in the pressure-flow relationship of maize root systems. Aust. J. Plant Physiol. 5:469-478.
- OKAGAMI, N. & NAGAO, M. 1973- Gibberellin-induced dormancy in Begonia aerial tubers. Increase of the growth inhibition content by gibberellin treatment. Plant Cell Physiol. 14:1063-1072.
- OKAZAWA, Y. 1960- Studies on the relation between the tuber formation of potato and its natural gibberellin content. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 29:121-124.

- OKAZAWA, Y. & CHAPMAN, H.W. 1962- Regulation of tuber formation in the potato plant. Physiol. Plant. 15:423-419.
- OLIVEIRA, L.E.M. 1985- Comportamento fisiológico de plantas de cana de açúcar (Saccharum sp.) sob condições de deficiência hídrica: alterações da assimilação do nitrato e mobilização de açúcares. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- OOSTERHUIS, D.M. & WULLSCHLEGER, S.D. 1987- Osmotic adjustment in cotton (Gossypium hirsutum L.) leaves and roots in response to water stress. Plant Physiol. 84:1154-1157.
- OSONUBI, O. & DAVIES, W.J. 1978- Solute accumulation in leaves and roots of woody plants subjected to water stress. Oecologia 32:323-332.
- PALLAGHY, C.R. & RASCHKE, K. 1972- No stomatal response to ethylene. Plant Physiol. 49:275-276.
- PEREIRA, M.F.A. & VÁLID, I.F.M. 1984- Gibberellic acid and the inhibition of aerial tuberization in Solanum tuberosum L.. Plant Growth Regul. 2:41-47.
- PEREIRA NETO, A.B. DE 1988- Comportamento fisio-ecológico de plantas de kudzu (Pueraria spp.) no estado de São Paulo: efeito da temperatura e da deficiência hídrica sobre a assimilação do nitrato

e balanço hídrico na planta. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.

PHILIPSON, J.J. & COUTTS, M.P. 1978- The tolerance of tree roots to water-logging. III- Oxygen transport in lodgpole pine and Sitka spruce roots of primary structure. New Phytol. 80:341-349.

PIMENTEL GOMES, F. 1981- Curso de Estatística Experimental. 9ª ed., Ed. Nobel, São Paulo, 430p..

POLLOCK, C.J.; LLOYD, E.J.; STODDART, J.L. & THOMAS, H. 1983- Growth, photosynthesis and assimilate partitioning in Lolium temulentum exposed to chilling temperatures. Physiol. Plant. 59:257-262.

PONT-LEZICA, R.F. 1970- Evolution des substances de type gibbérellines chez la pomme de terre pendant la tubérisation, en relation avec la longueur du jour et la température. Potato Res. 13:323-321.

PUROHIT, A.N. 1970- The qualitative and quantitative photoperiodic response on Indian potato varieties. New Phytol. 69:521-528.

RADWAN, A.A; EL-FONLY, M.M. & GARAS, N.A. 1971- Retarding stem elongation and stimulating dry matter production and yield of potato with chlormequat chloride (CCC). Potato Res. 14:173-180.

- RAILTON, I.D. & WAREING, P.F. 1973- Effects of daylength on endogenous gibberellins in leaves of Solanum andigena. I- Changes in levels of three acidic gibberellin-like substances. Physiol. Plant. 28:88-94.
- RAPPAPORT, L.; BLUMENTHAL-GOLDSCHMIDT, S.; CLEGG, M.D. & SMITH, O.E. 1965- Regulation of bud rest in the tubers of potato Solanum tuberosum L. I- effect of growth substances on excised potato buds. Plant Cell Physiol. 6:587-599.
- RASCHKE, K. 1975- Stomatal action. Annu. Rev. Plant Physiol. 26:309-340.
- REID, D.M. & CARR, D.J. 1967- Effects of dwarfing compound CCC on the production and export of gibberellin-like substances by root systems. Planta 73:1-11.
- REID, D.M. & CROZIER, A. 1970- CCC-induced increase in gibberellin levels in pea seedlings. Planta 94:95-106.
- RENA, A.B. & MASCIOTTI, G.Z. 1976- Efeito do deficit hídrico sobre o metabolismo do nitrogênio e o crescimento de quatro cultivares de feijão (Phaseolus vulgaris L.). Rev. Ceres 23:288-301.
- RIZZINI, C.R. & MORS, W.P. 1976- Botânica Econômica Brasileira. EDUSP, São Paulo, 270 p..

- ROCHA NETO, D.G.; CAND, M.A.O. & TIEBAUT, J.T.L. 1983- Eficiência no uso de água em plântulas de seringueira submetidas a déficit hídrico. Pesqui. Agropecu. Bras. 18:363-369.
- RUSSEL, W.K. & STUBER, C.W. 1983- Effects of photoperiod and temperatures on the duration of vegetative growth in maize. Crop Sci. 23:847-850.
- SÁ e CARVALHO, C.G. 1986- Variações nos carboidratos e enzimas em órgãos subterrâneos de Cochlospermum regium (Mart. e Schr.) Pilger, em desenvolvimento. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- SAGLIO, P.H. 1985- Effect of path or sink anoxia on sugar translocation in roots of maize seedlings. Plant Physiol. 77:285-290.
- SANDERS, I.O.; SMITH, A.R. & HALL, M.A. 1986. Ethylene metabolism and action. Physiol. Plant. 66:723-726.
- SAWHNEY, S.; SAWHNEY, N. & NANDA, K.K. 1978- Effect of varying lengths of inductive and supplementary non-inductive photoperiods on vegetative growth and flowering of Impatiens balsamina. Plant Cell Physiol. 10:647-653.
- SCHRAVENDIJK, H.W. Van & ANDEL, D.M. Van 1986- The role of ethylene during flooding of Phaseolus vulgaris. Physiol. Plant. 66:257-264.

- SCHULTES, R.E. 1977- Diversas plantas comestíveis nativas do noroeste da Amazônia. Acta Amazonica 7:317-372.
- SEELEY, E.J. & KAMMERECK, A. 1977- Carbon flux in apple trees: the effects of temperature and light intensity on photosynthetic rates. J. Am. Soc. Hort. Sci. 102:731-733.
- SHARP, R.E. & DAVIES, W.J. 1979- Solute regulation and growth by roots and shoots of water-stressed maize plants. Planta 147:43-49.
- SICHER, R.C.; HARRIS, W.G.; KREMER, D.F. & CHATTERTON, N.J. 1982- Effects of shortened daylength upon translocation and starch accumulation by maize, wheat and pangola grass leaves. Can. J. Bot. 60:1304-1309.
- SICHER, R.C. & KREMER, D.F. 1986- Effects of temperature and irradiance on non-structural carbohydrate accumulation in barley primary leaves. Physiol. Plant. 66:365-369.
- SIMMONDS, N.W. 1968- Prolonged storage of potato seeds. Eur. Potato J. 11:150-156.
- SING, T.N.; ASPINALL, D. & PALEG, L.G. 1973a- Stress metabolism. I- Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water stress. Aust. J. Biol. Sci. 26:45-46.

- SING, T.N.; ASPINALL, D. & PALEG, L.G. 1973b- Stress metabolism. II- Variation in response to water deficit in barley plant. Aust. J. Biol. Sci. 26:65-76.
- SINGH, T.N.; ASPINALL, D. & PALEG, L.G. 1972- Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: a potential metabolic measure to drought resistance. Nature New Biol. 236:188-190.
- SMITH, D. 1970- Influence of temperature on the yield and chemical composition of five forage legume species. Agron. J. 62:520-523.
- SNEDECOR; G.M. & COCHRAN, W.G. 1967- Statistical Methods. 6th ed., USA, Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, 593p..
- SOFFER, H. & BURGER, D.W. 1988- Effects of dissolved oxygen concentrations in aero-hydroponics on formation and growth of adventitious roots in Ficus benjaminica L. and Chrysanthemum x morifolium Ransat. cuttings. J. Am. Soc. Hort. Sci. 133:218-221.
- SOFFER,, H.; MAYAK, S.; BUEGER, D.W. & REID, M. 1989- The role of ethylene in the inhibition of rooting under low oxygen tensions. Plant Physiol. 89:165-168.
- STEER, B.T. 1980- The bulbing response to day length and temperature of some australian cultivars of onion (Allium cepa L.). Aust. J. Agric. Res. 31:511-518.

- STEVENSON, J.C. & GOODMAN, M.M. 1972- Ecology of exotic races of maize. I- Leaf number and tillering of 16 races under four temperatures and two photoperiods. Crop Sci. 12:864-868.
- STEWART, F.C.; MORENO, V. & ROCA, W.M. 1981- Growth, form and composition of potato plants as affected by environment. Ann. Bot. 48:1-45.
- STEWART, C.R. 1973- The effects of wilting on proline metabolism in excised bean leaves in the dark. Plant Physiol. 51:508-511.
- STEWART, C.R.; BOGGES, S.F.; ASPINALL, D. & PALEG, L.G. 1977- Inhibition of proline oxidation by water stress. Plant Physiol. 59:930-932.
- STUMPF, N.J. & JOHNSON, J.D. 1987- Ethylene production by loblolly pine seedlings associated with water stress. Physiol. Plant. 69:167-172.
- SUTCLIFFE, J. 1980- As plantas e a água. v. 23, EDUSP, São Paulo, 126 p..
- SVENSON, S.B. 1972- A comparative study of the changes coumarin, auxin, ethylene, kinetin and gibberellic acid. Physiol. Plant. 26:115-135.

- TAKEUCHI, Y. & KONDO, N. 1988- Effect of abscisic acid on glucose metabolism in guard-cells of Vicia faba L.. Plant Cell Physiol. 29:247-253.
- TANIMOTO, E. 1988- Gibberellin regulation of root growth with changes in galactose content of cell walls in Pisum sativum. Plant Cell Physiol. 29:269-280.
- THOMAS, T.H.; CURRAH, I.E. & SALTER, P.J. 1973- Effect on carrot yield and size distribution of the growth retardants chlormequat chloride and aminozide. Ann. Appl. Biol. 75:63-70.
- THOMAS, B. & VINCE-PRUE, DS. 1984- Juvenility, photoperiodism and vernalization. In: M. B. WILKINS (ed.) Advanced Plant Physiology Pitman Publishing Inc., Massachusetts, pp. 408-439.
- TING, I.P. 1981- Environmental influences on vegetable growth. In: I.P. TING (ed.) Plant Physiology Addison-Wesley Publishing Company, Inc. Philipines, pp.537-541.
- TING, I.P. 1982a- Responses of plants to radiant energy. In: I.P. TING (ed.) Plant Physiology Addison-Wesley Publishing Company Inc., Philippines, pp.170-188.
- TING, I.P. 1982b- The plant hormones. In: I.P. TING (ed.) Plant Physiology. Addison-Wesley Publishing Company Inc., Philippines,

pp. 481-508.

TIZIO, R. 1969- Action du CCC (Chlorure de (2-chloroéthyl)- triméthylammonium) sur la tubérisation de la Pomme de terre. Eur. Potato J. 12:3-7.

THOMAS, J.F. & RAPPER Jr., C.D. 1984- Photoperiod regulation of floral initiation for soybean plants at different ages. Crop Sci. 24: 611-614.

TOLLEMAR, M. & HUNTER, R.B. 1983- A photoperiod and temperature sensitive period for leaf number of maize. Crop Sci. 23:457-460.

TOPA, M.A. & MCLEOD, K.W. 1986- Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. Physiol. Plant. 68:540-550.

TORREY, J.G. 1976- Root hormones and plant growth. Annu. Rev. Plant Physiol. 27:435-459.

TURNER, N.C. 1986- Adaptation to water deficits: a changing perspective. Aust. J. Plant Physiol. 13:175-190.

TURNER, N.C. & BEGG, J.E. 1981- Plant water relations and adaptation to stress. Plant and Soil 58:97-131.

- TURNER, N.C.; BEGG, J.E. & TONNET, M.L. 1978- Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomates close. Aust. J. Plant Physiol. 5:597-608.
- VÁLID, I.F.M. & ROCHA, R.F. 1977- Effect of photoperiod and growth regulator on growth and flowering of Stevia rebaudiana Bertoni. Jap. J. Crop Sci. 46:243-248.
- VASSEY, T.L. 1989- Light/dark profiles of sucrose phosphate synthase, sucrose synthase and acid invertase in leaves of sugar beets. Plant Physiol. 89:347-351.
- VENTURIERI, G.A.; RODRIGUES, W.A. & MENEZES, J.M.T. 1987- Sa Li Ki Su e Kwa Lha Ka Ta Su: duas fruteiras dos indios nambiquara com potencial para domesticação. Acta Amazonica 16/17:19-25.
- VIANA, A.M. 1985- Crescimento e reprodução de Dioscorea composita. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- VINCE-PRUE, D. 1975- Photoperiodism in Plants. McGraw-Hill Book Company Ltd., London, 444p.
- WAGNER, W.F.; KELLER, F. & WIEMKEN, A. 1983- Frutan metabolism in cereals: induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. Z. Pflanzenphysiol. 122:259-372.

- WALTON, D.C. 1980- Biochemistry and physiology of abscisic acid. Annu. Rev. Plant Physiol. 31:453-489.
- WARDLAW, I.F. 1969- The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. II- Effect during leaf development in Lolium temulentum. Aust. J. Biol. Sci. 22:1-16.
- WHATLEY, J.M. & WHATLEY, R.W. 1982- A luz e a vida das plantas. EPU/EDUSP, São Paulo, 101p.
- WONG, K.C. & SCHWABE, W.W. 1979- Effects of daylength and day/night temperature on the growth, flowering and tuber formation of winged bean (Psophocarpus tetragonolobus (L.) D.C.) In: Proc. of the Conference on Legumes in the Tropics. Univ. Pertanian, Malaysia, Serlang.
- WRIGHT, S.T.C. 1977- The relationship between leaf water potential and the levels of abscisic acid and ethylene in excised wheat leaves. Planta 134:183-189.
- YANG, W. & NAYLOR, R.E.L. 1988- Effect of tetcyclasis and chlormequat applied to seed on seedling growth of triticale cv. Lasko. Plant Growth Regul. 7:289-301.
- YEMMM, E.W. & COCKING, E.C. 1955- The determination of aminoacids with ninhydrin. Analyst 80:209-213.

- YEMM, E.W. & WILLIS, A.J. 1954- The estimation of carbohydrate in plant extracts by anthrone. Biochem. J. 57:508-514.
- ZAIDAN, L.B.P. 1987- Efeitos do fotoperíodo no crescimento, floração e conteúdo de carboidratos em Hyptis brevipes Poit.. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- ZIMMERMANN, U. 1978- Physics of turgor and osmoregulation. Annu. Rev. Plant Physiol. 29:122-148.