

KLEIN
ALDO LUTZ KLEIN

SECRETARIA
DE
PÓS GRADUAÇÃO

ALDO LUTZ KLEIN

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo cand. det Aldo Lutz Klein e aprovada pela comissão julgadora.

18/04/91

"CRESCIMENTO E FLORAÇÃO DE Bidens gardneri BAKER"

Tese apresentada ao

Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, para a obtenção do título de Doutor em Ciências

BC/910463

Orientador: GIL MARTINS FELIPPE

1.9.9.1

A G R A D E C I M E N T O S

Ao Dr. Gil Martins Felippe, pela orientação e sugestões importantes na condução deste trabalho.

A Dra. Lilian Beatriz Penteado Zaidan, pela co-orientação e pela simpatia e paciência que demonstrou nas discussões sobre o desenvolvimento, resultados e interpretação dos experimentos.

A Dra. Rosely Rocha Sharif e à Dra. Maria de Fátima Aleixo Pereira, pelas importantes sugestões à redação e interpretação dos experimentos.

A Seção de Fisiologia e Bioquímica do Instituto de Botânica, São Paulo, pela permissão do estágio que resultou neste trabalho.

A Dra. Neuza Diniz da Cruz (in memoriam) pela obtenção das análises de solo junto ao Instituto Agronômico de Campinas.

Aos pesquisadores, estagiários e funcionários da Seção de Fisiologia e Bioquímica do Instituto de Botânica, pela simpatia e solicitude demonstradas nestes anos de convivência.

Ao Instituto Florestal e ao Instituto de Botânica pela permissão de desenvolvimento de experimentos na Estação Experimental de Itirapina e na Reserva Biológica e Estação Experimental de Moji-Guaçu, respectivamente.

A CAPES, pela bolsa de estudos.

I N D I C E G E R A L

	Página
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E METODOS	17
1. Experimentos em condição simulada de campo.....	17
2. Experimentos em casa de vegetação	20
2.1. Efeito do fotoperíodo e do solo no crescimento e floração	21
2.2. Efeito da composição do solo no crescimento	22
2.3. Efeito da nutrição e do fotoperíodo no crescimento e floração	24
2.4. Efeito do fotoperíodo, de reguladores de crescimento e do solo no crescimento, floração e duração do plastocrono	26
3. Determinação do teor de amido e do teor e qualidade de carboidratos solúveis em folhas	31
4. Análise estatística	32
RESULTADOS	33
1. Experimentos em condição simulada de campo	33
2. Experimentos em casa de vegetação	38
2.1. Efeito do fotoperíodo e do solo no crescimento e floração	38
2.2. Efeito da composição do solo no crescimento	46

2.3. Efeito da nutrição e do fotoperíodo no crescimento e floração	53
2.4. Efeito do fotoperíodo, de reguladores de crescimento e do solo no crescimento, floração e duração do plastocrono	58
3. Determinação do teor de amido e do teor e qualidade de carboidratos solúveis em folhas	69
DISCUSSÃO	72
RESUMO	97
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	99

I N D I C E D E F I G U R A S

	Página
Figura 1. Variação do fotoperíodo para a cidade de São Paulo ($23^{\circ}29' S$)	19
Figura 2. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de março a outubro de 1988	23
Figura 3. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de janeiro a abril de 1990	25
Figura 4. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de janeiro a agosto de 1990	27
Figura 5. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de janeiro a julho de 1990	30
Figura 6. Meses do plantio e do aparecimento dos sinais de floração em plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas na Estação Experimental de Itirapina, SP.	36
Figura 7. Meses do plantio e do aparecimento dos sinais de floração em plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas na Estação Experimental e Reserva Biológica de Moji-Guaçu, SP.	37

Figura 8. Floração das plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas, em solo de mata e de cerrado, nos fotoperíodos induutores	39
Figura 9. Variedade de formas apresentadas pelas folhas "vegetativas" e "reprodutivas" de <u>Bidens gardneri</u>	41
Figura 10. Aspecto geral de uma planta florida de <u>Bidens gardneri</u>	42
Figura 11. Altura média das plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas em solo de mata ou cerrado, nos diferentes fotoperíodos, aos 180 dias após a semeadura	43
Figura 12. Crescimento de plantas de <u>Bidens gardneri</u> nos diferentes tratamentos fotoperiódicos até 180 dias após a semeadura	45
Figura 13. Altura média apresentada pelas plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas em luz continua e diferentes proporções de solo de mata e de cerrado, aos 160 dias após a semeadura	50
Figura 14. Altura média das plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas em luz continua ou fotoperíodo de 14h, e em diferentes concentrações da solução nutritiva de Hoagland, aos 250 dias após a semeadura	57

- Figura 15. Altura média das plantas de Bidens
gardneri cultivadas em luz contínua ou
fotoperíodo natural, em solo de cerrado
ou de mata e tratadas com reguladores de
crescimento, aos 160 dias após a semeadura 59
- Figura 16. Altura média (em porcentagem relativa ao
controle) das plantas de Bidens gardneri
cultivadas em luz contínua ou fotoperíodo
natural, em solo de cerrado ou de mata, e
tratadas com reguladores de crescimento,
aos 160 dias após a semeadura 63
- Figura 17. Cromatograma dos carboidratos solúveis em
extratos de folhas "vegetativas" ou
"reprodutivas", desenvolvido em butanol,
piridina e água (6:4:3 v/v) 71

I N D I C E D E T A B E L A S

	Página
Tabela 1. Composição química dos solos utilizados, segundo análise realizada pelo Instituto Agronômico de Campinas	18
Tabela 2. Datas de semeadura e da observação dos primeiros sinais de floração e tempo decorrido até o florescimento de plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas na Estação Experimental de Itirapina, SP	34
Tabela 3. Datas de semeadura e da observação dos primeiros sinais de floração e tempo decorrido até o florescimento de plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas na Reserva Biológica e Estação Experimental de Moji- Guaçu, SP	35
Tabela 4. Média e intervalo de confiança dos valores de altura (cm) das plantas de <u>Bidens gardneri</u> obtidos aos 180 dias após a semeadura, nos diferentes fotoperíodos, em solo de mata e de cerrado	44
Tabela 5. Altura média (cm) das plantas de <u>Bidens</u> <u>gardneri</u> nos diferentes fotoperíodos, em solo de mata	47
Tabela 6. Altura média (cm) das plantas de <u>Bidens</u> <u>gardneri</u> nos diferentes fotoperíodos, em solo de cerrado	48

Tabela 7. Crescimento de plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas em diferentes composições de solo, coletadas aos 206 dias após a semeadura, analisado através de diferentes parâmetros	51
Tabela 8. Peso fresco, peso seco, razão entre o peso seco das folhas e do caule (PsF/PsC) e entre o peso seco das partes aérea e subterrânea (PsA/PsR) das plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas em solo de diferentes composições, coletadas aos 206 dias após a semeadura	52
Tabela 9. Crescimento, analisado através de vários parâmetros, das plantas de <u>Bidens gardneri</u> que receberam solução nutritiva de Hoagland em diferentes concentrações, coletadas aos 150 dias após a semeadura	54
Tabela 10. Peso fresco, peso seco, razão entre o peso seco das folhas e do caule (PsF/PsC) e entre o peso seco das partes aérea e subterrânea (PsA/PsR) das plantas de <u>Bidens gardneri</u> que receberam solução nutritiva de Hoagland em diferentes concentrações, coletadas aos 150 dias após a semeadura	55

Tabela 11. Médias representativas da interação entre solos e reguladores de crescimento na altura (cm) apresentada por plantas de <u>Bidens gardneri</u> , aos 160 dias após a semeadura	60
Tabela 12. Médias representativas da interação entre fotoperíodos e reguladores de crescimento na altura (cm) apresentada por plantas de <u>Bidens gardneri</u> , aos 160 dias após a semeadura	62
Tabela 13. Número de dias para o aparecimento dos primeiros sinais de floração, nº em que estes sinais apareceram e número de dias para a ocorrência da antese em plantas de <u>Bidens gardneri</u> cultivadas em solo de mata e fotoperíodo de 14 horas	65
Tabela 14. Variação do plastocrono (dias) observado em plantas de <u>Bidens gardneri</u> submetidas a diferentes tratamentos de solos , fotoperíodos e reguladores de crescimento	67
Tabela 15. Valores médios (dias) representativos da interação entre fotoperíodos e reguladores de crescimento na duração do plastocrono de <u>Bidens gardneri</u>	68

Tabela 16. Teor de carboidratos solúveis e amido
contido em extratos de folhas
"vegetativas" (FV) e "reprodutivas" (FR)
provenientes de três plantas de Bidens
gardneri 70

I N T R O D U Ç A O

A alternância de períodos de luz e escuro é um aspecto comum ao ambiente da maioria dos organismos. Portanto, não é surpreendente o fato de que respostas a estes ciclos de luz e escuro sejam, praticamente, uma característica geral da vida e que muitas destas respostas representem adaptações às variações ambientais. Estas mudanças de comportamento geralmente ocorrem em determinados momentos do dia ou da noite. Por exemplo, na alga unicelular Gonyaulax polyedra, ocorrem duas diferentes manifestações de bioluminescência: um brilho de baixa intensidade, que ocorre no fim da noite, e um de alta intensidade, no meio da noite. Evidentemente, eventos diários desta natureza devem envolver a capacidade de medir a duração do dia e da noite, o que requer algum tipo de relógio para medir a passagem do tempo, e um fotorreceptor para distinguir entre luz e escuro. Quando examinado em detalhe, parece que, na grande maioria dos casos, o relógio não é um mecanismo tipo ampulheta, que é ativado na aurora ou no crepúsculo, mas um oscilador endógeno que apresenta certas propriedades características em relação aos ciclos de luz e escuro (VINCE-PRUE, 1986).

Os resultados de muitos experimentos têm sugerido que as plantas superiores contêm, em suas células, sistemas de oscilação endógena, ou relógios biológicos, que determinam alterações ritmicas de comportamento. Alguns desses ritmos, sendo de aproximadamente 24 horas, são chamados de circadianos (do latim, cerca de um dia). Um exemplo é o movimento nictinástico

das folhas. Quando plantas que apresentam este fenômeno são transferidas de ciclos diários de luz e escuro para condições de escuro constante, suas folhas continuam a apresentar o mesmo movimento, num ritmo de aproximadamente 24 horas (GALSTON & DAVIES, 1970).

Ritmos circadianos ocorrem abundantemente, tanto em plantas como em animais, e uma grande variedade de pigmentos fotorreceptores está envolvida na captação dos sinais de luz e escuro. Em pelo menos alguns desses ritmos em plantas, o fitocromo foi identificado como o fotorreceptor. Em outros casos, o fitocromo comprovadamente não está envolvido no fotocontrole do sistema circadiano (VINCE-PRUE, 1986).

Além de estabelecer a relação entre o tempo de ocorrência de um evento e a hora do dia e da noite, a percepção da duração da luz (ou sua ausência) pode situar a ocorrência de um evento em relação à época do ano. Neste tipo de resposta, denominada fotoperiodismo, um evento ocorre ou deixa de ocorrer dependendo da duração diária de luz e/ou escuro a que o organismo está submetido. Fenômenos fotoperiódicos ocorrem abundantemente nos reinos animal e vegetal, e a variação das respostas fisiológicas é enorme. Em plantas, as respostas mais comuns envolvem a reprodução sexuada, a reprodução assexuada, a abscisão das folhas de plantas lenhosas deciduas e a dormência de gemas. O valor adaptativo das respostas fotoperiódicas sazonais é evidente. O comprimento do dia é o único fator ambiental que, de ano para ano, fornece informação totalmente confiável sobre a passagem das estações (VINCE-PRUE, 1986).

As implicações ecológicas do fotoperiodismo, segundo SALISBURY (1981), seriam:

- a. a resposta a um fotoperíodo restringe uma espécie a uma determinada latitude, uma vez que o comprimento do dia, durante o ano todo, é função da latitude. Plantas no estado selvagem quase sempre se tornam geneticamente adaptadas à latitude local, isto é, desenvolvem ecótipos fisiológicos baseados na variação de respostas ao fotoperíodo;
- b. é importante, para plantas perenes em climas temperados, a aquisição de resistência a geadas, antes da chegada da estação fria, e a retomada do crescimento na primavera. Tal padrão seria uma resposta adaptativa ao fotoperíodo, permitindo à planta antecipar-se e, assim, preparar-se para as difíceis condições ambientais que se aproximam. Via de regra, resistência ao frio e dormência são promovidas por dias mais curtos, embora ocorram exceções;
- c. o fotoperiodismo favorece a coordenação de eventos fisiológicos numa população. Algumas sementes de uma população podem germinar antes, com vantagem sobre as outras. Ou então, algumas podem ter iluminação, nutrientes ou condições de umidade do solo mais favoráveis. Se a floração depender apenas da obtenção de um certo tamanho, como em algumas espécies não sensíveis ao fotoperíodo, as plantas maiores devem florescer antes que as menores. O controle pelo fotoperíodo, no entanto, assegura que todos os membros de uma população floresçam simultaneamente, no tempo apropriado. Se a polinização cruzada é necessária ou vantajosa, há uma forte pressão de seleção para

esta floração simultânea. Na verdade, esta pode ser uma das principais forças de seleção que levam ao desenvolvimento do fotoperiodismo em plantas e que mantém alta a sensibilidade ao fotoperíodo em muitas espécies. A disponibilidade de polinizadores pode ser um fator adicional de seleção que poderia influenciar a época de floração de uma espécie, num determinado local.

Foi no começo da década de 20 que Garner e Allard demonstraram experimentalmente, pela primeira vez, que a floração e muitas outras respostas em plantas poderiam ser aceleradas por dias longos ou por dias curtos, dependendo da espécie. Eles classificaram as plantas em grupos fotoperiódicos que são até hoje reconhecidos, e introduziram o termo fotoperiodismo. Duas categorias principais foram identificadas: plantas de dias curtos (PDC), em que a floração ocorre ou é acelerada quando o comprimento do dia é menor que um determinado número de horas (fotoperíodo crítico), e plantas de dias longos (PDL), em que a floração ocorre ou é acelerada quando o dia for mais longo que o fotoperíodo crítico. Algumas plantas requerem exposição tanto a dias curtos quanto a dias longos, mas numa sequência determinada e por um número variável de dias. Há também plantas cuja floração não é dependente do comprimento do dia ou da noite, e são chamadas plantas não-fotoperiódicas ou indiferentes (PDN). O fotoperíodo crítico varia de tal modo entre as espécies que uma PDC e uma PDL podem ambas florescer num mesmo comprimento de dia. A PDC Xanthium strumarium floresce quando os dias são mais curtos que 15:36h, enquanto que a PDL Hyoscyamus niger floresce quando os dias são mais longos que 12:30h. Assim, tanto uma quanto a

outra florescem quando o comprimento do dia varia de 12:30h a 15:36h (SALISBURY, 1981).

São conhecidos alguns exemplos de plantas que respondem apenas a um comprimento intermediário do dia, permanecendo vegetativas quando expostas a dias que são ou muito curtos ou muito longos. São chamadas plantas de dia intermediário, de dia médio ou estenofotoperiódicas. São exemplos Cyperus rotundus (WILLIAMS, 1978) e Bidens gardneri (ZAIDAN & FELIPPE, 1981). A contrapartida, isto é, o caso em que as plantas permanecem vegetativas em comprimento intermediário do dia, mas florescem em dias curtos (DC) e dias longos (DL), é conhecida por ambifotoperiodismo. São exemplos Madia elegans e Setaria verticillata (SALISBURY, 1981).

Praticamente todas as espécies fotoperiódicamente sensíveis podem igualmente ser classificadas como qualitativas (absolutas) ou quantitativas (facultativas) em suas respostas ao fotoperíodo. As que apresentam exigência absoluta a um determinado comprimento do dia (DC, DL ou qualquer das outras combinações) permanecerão vegetativas por tempo indefinido, enquanto não forem expostas ao fotoperíodo indutor da floração. Xanthium strumarium, por exemplo, é uma PDC absoluta. A resposta mais comum, no entanto, é, provavelmente, a quantitativa, onde a floração é acelerada ou o número de flores aumentado pelo fotoperíodo adequado, mas as plantas podem, eventualmente, florescer em qualquer comprimento do dia (SALISBURY, 1981).

EVENARI & GUTTERMAN (1985), analisando o comportamento fotoperiódico para floração de plantas de deserto, concluem que

todas as plantas anuais são facultativas, independente de serem ou não plantas de deserto. A importância ecológica deste fato é que este funcionamento contínuo lhes confere grande flexibilidade, sem a qual poderiam não sobreviver. Assim, em decorrência de sua anualidade, elas devem germinar, florescer e produzir sementes, no decorrer de um ciclo de vida.

Segundo BERNIER (1988), é evidente que espécies fotoperiódicas absolutas e facultativas são basicamente semelhantes, e a maioria das espécies, se não todas, é absoluta ou facultativa, dependendo da idade, história, condições de crescimento, etc.

Mudanças na resposta fotoperiódica com a idade são conhecidas em várias espécies. Artemisia herba-alba, por exemplo, no primeiro ano de vida comporta-se como PDC facultativa, enquanto que nos anos subsequentes comporta-se como PDC absoluta (EVENARI & GUTTERMAN, 1985). Em soja, a sensibilidade relativa às condições indutoras muda com a idade e plantas mais velhas requerem um menor número de ciclos indutores consecutivos do que plantas mais jovens (SUMMERFIELD & ROBERTS, 1985a).

Um dos fatores ambientais que mais interage com o fotoperíodo na indução floral é a temperatura. O não reconhecimento da importância das interações entre fotoperíodo e temperatura significa que a maior parte das pesquisas anteriores sobre estes aspectos tem agora que ser cuidadosamente reavaliada e/ou refeita (SUMMERFIELD & ROBERTS, 1985b). Pequenas mudanças na temperatura podem ser suficientes para alterar a resposta de uma planta. Em Pharbitis (TAKIMOTO & HAMNER, 1964), a duração crítica da noite aumentou de 9:50h, a 25°C, para aproximadamente 12h, a

20°C, e para 20h, a 18°C. Chamelaucium uncinatum é uma PDC absoluta em temperaturas diurnas/noturnas de 24/16 C, mas se comporta como PDC facultativa a 20/10 C (SHILLO, 1985). São muitos os exemplos em que a resposta fotoperiódica é alterada com a temperatura. Por exemplo, uma planta pode exigir um comprimento do dia em uma temperatura e ser PDN em outra. Praticamente todas as combinações possíveis são conhecidas: indiferença ao fotoperíodo (DN) em temperaturas baixas e respostas quantitativas ou qualitativas ao comprimento do dia (DC ou DL) em temperaturas altas; DN em temperaturas altas e DC ou DL em temperaturas baixas. Provavelmente, a situação mais comum é uma resposta DN em uma temperatura, com uma resposta fotoperiódica quantitativa em outra (SALISBURY, 1981).

Algumas plantas anuais de deserto comportaram-se como PDL facultativas, em casa de vegetação, e como PDN, quando cultivadas ao ar livre. As razões deste comportamento não estão claras mas é possível que a temperatura esteja envolvida, uma vez que Carrichtera annua e Ifloga spicata, participantes do experimento, são muito sensíveis à temperatura no que se refere à reação fotoperiódica. Mas não se pode excluir a possibilidade de que a intensidade luminosa seja um dos parâmetros que controlam a floração de plantas do deserto. Em Scrophularia arguta, foi relatado o efeito da intensidade luminosa na floração (EVENARI & GUTTERMAN, 1985). A PDL Sinapis alba pode ter sua floração induzida por fotoperíodos de apenas 8h, desde que a irradiância se aproxime daquela em que a fotossíntese alcança seu ponto de saturação luminosa (BODSON *et al.*, 1977). Este fato comprova a

importância da irradiância da luz oferecida no fotoperíodo e há um limite de intensidade luminosa para que o fotoperíodo atue como tal. Este limite pode ser bem baixo como, por exemplo, em Xanthium strumarium, onde se conseguiu um forte efeito de -2 promocão da floração com apenas 0,02 W.m⁻², e a elevação da irradiância acima deste valor teve, comparativamente, pouco efeito (SALISBURY, 1965).

Muitas vezes, variações genotípicas dentro de uma mesma espécie levam a diferentes comportamentos fotoperiódicos. Em Cajanus cajan, por exemplo, a maioria dos genótipos comporta-se como PDC quantitativa, porém, muitos genótipos são bastante sensíveis mesmo às relativamente pequenas mudanças no comprimento do dia que ocorrem nos trópicos, e um pequeno número de genótipos foi descrito como PDN (SUMMERFIELD & ROBERTS, 1985c).

Na sensibilidade ao comprimento do dia pode estar envolvido um único gene, como no tabaco "mammoth" e no mutante 1d de Arabidopsis (MURFET, 1977), ou vários genes, como em sorgo (PAO & MORGAN, 1986). A resposta ao comprimento do dia é dominante sobre a insensibilidade em sorgo, enquanto que a situação inversa é encontrada em tabaco. Pensa-se que alelos dominantes causam a formação de uma substância que está ausente quando apenas os alelos recessivos estão presentes. Se isto for verdade, o controle da floração parece envolver substâncias diferentes de planta para planta (BERNIER, 1988).

Apices da PDC Perilla, cultivados "in vitro", produzem inflorescências normais em DC e rudimentares (sem tecidos férteis) em DL, indicando que estes ápices apresentam a capacidade inerente de florescer, independentemente do regime

fotoperiódico. Em condições naturais, portanto, uma influência inibitória estaria impedindo a floração em DL (RAGHAVAN & JACOBS, 1961). Os resultados deste experimento levaram os autores a propor que as folhas jovens e não expandidas de Perilla produzem e liberam um inibidor floral. Em Scrophularia e Chenopodium, esta inibição seria exercida pelas raízes e pode ser substituída por um tratamento com citocinina (MIGINIAC, 1978). Estas observações indicam que a não consideração do papel das raízes é simplista, embora algumas plantas sem raízes formem flores quase normalmente (BERNIER, 1988). As plantas, na verdade, estão bem adaptadas à remoção de órgãos. Gemas e caules podem substituir as raízes no fornecimento de citocininas e, possivelmente, de outras substâncias (CARMI & VAN STADEN, 1983).

A restrição do crescimento radicular, obtido por estresse hidrico, poda das raízes, etc., promove a floração em várias espécies (BERNIER, 1988). Plantago insularis, uma planta anual de deserto, teve o florescimento atrasado por estresse hidrico acentuado (KLIKOFF, 1966). Não ficou claro, porém, se o estresse hidrico acentuado atrasou a floração por afetar diretamente a iniciação floral ou, indiretamente, diminuindo o desenvolvimento vegetativo. Em Artemisia herba-alba, em experimento de campo com irrigação, notou-se que esta atrasou consideravelmente a floração. No entanto, em anos secos, com acentuado estresse hidrico, a floração de Artemisia foi completamente suprimida. Isto pode ter ocorrido por um efeito indireto do estresse hidrico sobre o crescimento (EVENARI & GUTTERMAN, 1985). Zygophyllum dumosum, um arbusto de deserto,

floresce na primavera, quando em condições naturais. Quando irrigado, em qualquer época do ano, floresce alguns dias após a irrigação. Pode-se dizer que se trata de uma PDN, mas não há confirmação experimental (EVENARI & GUTTERMAN, 1985). Em Macroptilium atropurpureum, algum estresse hidrico é necessário para induzir floração vigorosa, no cv Siratro. Através da manipulação habilidosa da umidade do solo, os produtores controlam a floração, irrigando quando desejam o crescimento e suspendendo o fornecimento de água quando desejam flores. Embora a exploração deste efeito seja rotineira e o modo como ele ocorre seja claro (isto é, determinando o tipo e o destino das gemas axilares), nada se sabe do mecanismo pelo qual o controle é exercido (ISON & HOPKINSON, 1985).

Em plantas perenes, sistemas endógenos parecem ser necessários para controlar, em alguns meristemas específicos, o efeito de fatores ambientais que favorecem a floração. Estes sistemas, em várias espécies, são vistos como uma complexa rede de interações entre diferentes partes da planta (BUBAN & FAUST, 1982). Em Xanthium strumarium, a resposta à fotoindução aumenta com o número de gemas ativas (BERNIER et al., 1981a). Isto sugere que as gemas desempenham um papel essencial na indução. A retirada da parte apical inibe a floração axilar em Scrophularia (MIGINIAC, 1978). Em ambos os casos, a aplicação de auxina substitui as gemas. O envolvimento de folhas em expansão é também facilmente demonstrado, uma vez que sua remoção promove ou adianta a iniciação floral em várias PDC, PDL e PDN (BERNIER, 1988).

Algumas plantas podem apresentar mais que um mecanismo

de sensibilidade à luz. Os diferentes tipos de filamentos do talo da alga Bachelotia antillarum não respondem igualmente nem ao fotoperíodo nem à irradiação. Os principais filamentos prostrados são insensíveis ao fotoperíodo: seu crescimento máximo é obtido a um certo limite de irradiação, em qualquer fotoperíodo. O crescimento dos filamentos prostrados secundários e dos filamentos eretos, ao contrário, qualquer que seja a irradiação, requer fotoperíodo longo, num comportamento típico de PDL (SHANAB & MAHNOUD, 1988). Também em Chrysanthemum, sucessivos estádios de desenvolvimento requerem diferentes fotoperíodos críticos. Este gênero requer um dia mais curto para o desenvolvimento de suas inflorescências do que para sua iniciação, assegurando, assim, que as inflorescências normais ocorram apenas no outono (VINCE-PRUE, 1986).

Seria surpreendente se não houvesse interação entre fotossíntese e florescimento, devido ao papel fundamental da fotossíntese para as plantas. Com respeito ao fotoperiodismo, a questão é se a fotossíntese está diretamente envolvida no mecanismo da indução. Há fortes argumentos contra este conceito pois, em várias PDC, mostrou-se que o mecanismo de indução fotoperiódica opera em intensidade luminosa não fotossinteticamente ativa. IRELAND & SCHWABE (1982a) verificaram a necessidade do CO₂ estar diretamente disponível para a folha induzida, durante o fotoperíodo indutor. A floração não ocorreu na PDC Kalanchoe blossfeldiana quando o CO₂ não foi fornecido às folhas em DC, embora estivesse disponível às folhas em DL, na mesma planta. Os autores concluem que algum produto labil da

fixação fotossintética de CO₂, agindo em conjunto com o fitocromo, seria essencial para a indução floral. Através da utilização de inibidores químicos da fotossíntese, os mesmos autores chegaram à conclusão que o processo indutor da floração é independente da fosforilação fotossintética, mas que existiria uma etapa no transporte eletrônico, entre o citocromo b e a plastoquinona, que seria crucial para a indução (IRELAND & SCHWABE, 1982b). Em Sinapis alba, outros processos induzidos pela luz, além da fotossíntese, parecem estar envolvidos na indução fotoperiódica (BODSON *et al.*, 1977).

O papel dos nutrientes na floração - açúcares formados no processo da fotossíntese e compostos nitrogenados absorvidos pelas raízes - foi considerado de grande importância na teoria de Klebs. Esta teoria baseou-se em muitos anos de experimentos que mostraram que as condições essenciais à floração são também favoráveis à fotossíntese e, consequentemente, ao acúmulo de açúcares, enquanto que a nutrição mineral intensiva, especialmente de nitrogênio (N), estimula o crescimento vegetativo vigoroso e inibe a floração. A teoria de Klebs foi aceita até a descoberta do fotoperiodismo, onde se verificou que o início da floração sob diferentes comprimentos de dia contradizia seu conceito principal. Com relação aos nutrientes, porém, descobriu-se que todas as espécies vegetais, apesar da natureza de sua reação fotoperiódica, contêm mais açúcares solúveis e amido em condições de DL, e mais compostos nitrogenados e proteínas em condições de DC. Isto significa que não há uma correlação definida entre carboidratos e compostos nitrogenados na iniciação floral destas espécies. Ao mesmo tempo,

experimentos sobre a aplicação de fertilizantes nitrogenados mostraram outra regularidade de seu efeito na floração. Descobriu-se, por exemplo, que a deficiência de N estimula a floração de PDL, como cevada, mostarda, aveia, etc., e inibe a floração de PDC, como milho, crisântemo, tabaco, etc. Um excesso de N, ao contrário, estimula a floração de PDC e a inibe em PDL. Assim, existe uma relação regular entre a reação N-floral, como é chamada a reação de florescimento da planta à nutrição nitrogenada, e a reação fotoperiódica (CHAILAKHIAN, 1968).

E evidente, portanto, que há vários caminhos levando ao florescimento nas diferentes espécies. Os fatores ambientais podem interagir de tal modo que cada um pode mudar os valores limites dos outros. Diferentes fatores podem ser somados e, assim, vários processos promotores ou inibidores de natureza variada ocorreriam concomitantemente nas várias partes da planta. Pensa-se que estes processos sejam afetados de vários modos pelos diferentes fatores ambientais e isto explicaria porque a importância dos diferentes órgãos pode variar conforme as condições externas (BERNIER, 1988).

Mesmo em latitudes tropicais, muitas plantas respondem ao comprimento do dia e podem utilizar este sinal para sincronizar a floração, ou outros processos, com eventos sazonais, como períodos de seca ou de chuva. E evidente que, nos trópicos, a medida do tempo deve ser mais precisa que em latitudes mais altas, porque as mudanças sazonais no comprimento do dia são muito menores (VINCE-PRUE, 1986).

Um levantamento dos trabalhos realizados sobre o

comportamento fotoperiódico de espécies vegetais nativas no Brasil foi realizado por ZAIDAN (1987). Poucos são os trabalhos que abordam aspectos relacionados ao controle, exercido pelo fotoperíodo, no crescimento e floração de espécies do cerrado. FELIPPE *et al.* (1971b) realizaram estudos sobre a floração de Porophyllum lanceolatum, uma composta herbácea que ocorre nos cerrados do estado de São Paulo. Os autores demonstraram que se trata de uma PDC, com fotoperíodo crítico de 12 horas (nas condições do experimento). A indução ocorreu após o 4º par de folhas e dois ciclos fotoindutores foram suficientes para que ocorresse a floração. Nesta espécie, o crescimento, em termos de peso seco, foi sempre maior em plantas mantidas em DL. A aplicação de ácido giberélico (GA) aumentou o crescimento do caule, em todos os tratamentos fotoperiódicos, embora inibisse o peso seco das plantas em DL (FELIPPE & GIULIETTI, 1971). O GA não afetou a indução floral causada por DC em P. lanceolatum, nem causou a floração das plantas mantidas em fotoperíodo não indutor. O efeito do GA, nesta espécie, foi um aumento na partenocarpia (FELIPPE *et al.*, 1971a). Trabalhando com Dipteryx alata, uma leguminosa arbórea do cerrado, MELHEM (1975) verificou que as plântulas desta espécie têm seu desenvolvimento bastante influenciado pela intensidade da luz recebida, sendo o crescimento acelerado em condições de luz contínua. COUTINHO (1976), estudando o papel do fogo na floração de espécies do cerrado, verificou o efeito do fotoperíodo em quatro espécies herbáceas: Lantana montevidensis, Vernonia grandiflora, Wedelia glauca e Stylosanthes capitata. Todas elas mostraram-se insensíveis ao fotoperíodo, no tocante à floração. O simples

tratamento fotoperiódico, durante os seis meses do experimento, não promoveu a floração. Após a queima das plantas, no entanto, as quatro espécies floresceram em todos os tratamentos fotoperiódicos. FIGUEIREDO-RIBEIRO (1980), em observações sobre a fenologia de Ocimum nudicaule, planta em roseta de campos e campos cerrados, concluiu que os diferentes estádios fenológicos são determinados muito mais por diferenças de temperatura do que pelo fotoperíodo. Bidens gardneri, o picão do cerrado, teve sua floração estudada por ZAIDAN & FELIPPE (1981). Por um engano na identificação da espécie, esta foi considerada como Bidens brasiliensis. Uma reavaliação posterior, no entanto, confirmou este material como B. gardneri (FELIPPE, 1990). Por florescer apenas em dias de comprimento intermediário (12h, 13h e 14h), esta espécie foi considerada como estenofotoperiódica (ZAIDAN & FELIPPE, 1981). ISEJIMA et al. (1988) estudaram a influência do fotoperíodo na floração e no desenvolvimento de Viguiera discolor, uma herbácea perene do cerrado. O crescimento da parte aérea mostrou-se diretamente proporcional ao fotoperíodo oferecido. O fotoperíodo afetou também a ramificação das plantas, que foi mais intensa em DC. A floração ocorreu nos fotoperíodos de 8h e 10h (PDC). Com relação à parte subterrânea, houve tuberização nas plantas cultivadas em todos os fotoperíodos, no entanto, nos fotoperíodos indutores da floração, houve maior quantidade de tubérculos produzidos.

Dentro de um objetivo maior de se conhecer a flora brasileira dos cerrados, Bidens gardneri Baker (Compositae) foi escolhida para estudos de desenvolvimento e floração por

apresentar comportamento estenofotoperiódico, o que é raro neste tipo de vegetação. Além disso, apresenta vantagens como a facilidade de obtenção de mudas pela germinação de aquênios, rusticidade, adaptação às condições de casa de vegetação e ciclo de vida relativamente curto. É uma espécie facilmente encontrada em áreas de cerrado de vegetação menos densa, ocorrendo, também, como invasora de culturas e de áreas de reflorestamento instaladas em região de cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

Todas as plantas utilizadas no presente trabalho originaram-se de aquênios de Bidens gardneri Baker, coletados no cerrado do município de Itirapina, SP, em 1987, e armazenados em câmara fria, a 5°C. Como é comum acontecer em frutos de plantas da família Compositae, esta espécie apresenta o fenômeno do polimorfismo. Em vista disso, optou-se por trabalhar apenas com aquênios grandes, que apresentam maior capacidade de germinação que os aquênios pequenos (FELIPPE, 1990).

1. EXPERIMENTOS EM CONDIÇÕES SIMULADAS DE CAMPO

Foram realizados experimentos em duas regiões de cerrado do estado de São Paulo: Estação Experimental de Itirapina ($22^{\circ}14' S$ e $47^{\circ}49' W$) e Reserva Biológica e Estação Experimental de Moji-Guaçu ($22^{\circ}18' S$ e $47^{\circ}11' W$). Estes experimentos constaram da semeadura mensal de aquênios de B. gardneri em 20 sacos de polietileno, de 40cm de altura por 10cm de diâmetro, sendo 10 repetições colocadas a pleno sol, desde a semeadura, e 10 sob a proteção de uma camada de sombrite que reduzia em 50% a irradiação da luz incidente. Em cada caso, o solo utilizado foi proveniente da própria região (tabela 1). As semeaduras e as observações das plantas estenderam-se por um período de 12 meses. As regas foram realizadas regularmente.

A figura 1 apresenta a variação do fotoperíodo para a latitude da cidade de São Paulo ($23^{\circ}29' S$), segundo dados

Tabela 1. Composição química dos solos utilizados, segundo análise realizada pelo Instituto Agronômico de Campinas.

S O L O	P ($\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	M.O. %	pH-CaCl ₂	K ₂	+ Ca (m e q. i)	2+ Mg	2+ H + Al	+ S*	3+ T*	V*
Cerrado Maji-Guaçu	3	2,7	4,0	0,14	0,5	0,2	4,4	0,8	5,2	15
Cerrado Itirapina	6	1,4	4,1	0,05	0,1	0,1	3,2	0,3	3,5	9
Mata Inst. Bot.	16	3,9	4,3	0,17	1,9	0,5	4,6	2,6	7,2	36

* S = soma das bases = Ca²⁺ + Mg²⁺ + K⁺; T = capacidade de troca

cationica = S + H⁺ + Al³⁺; V = S/T,100.

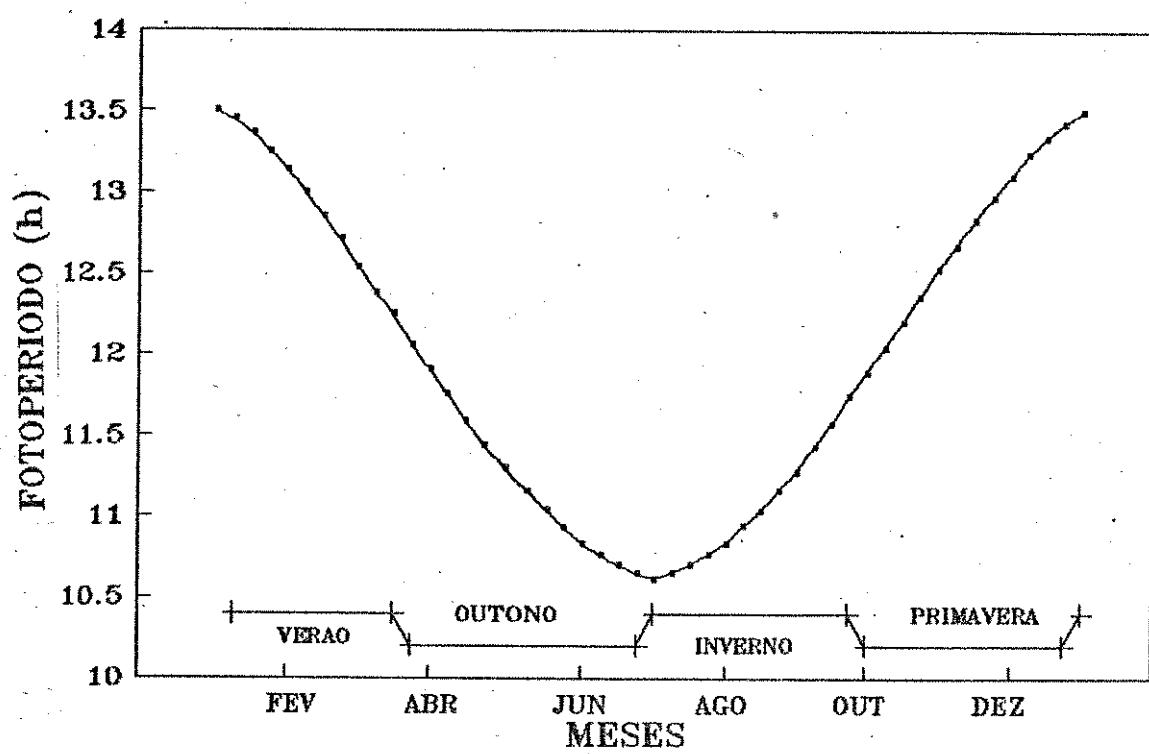


Figura 1. Variação do fotoperíodo para a cidade de São Paulo
($23^{\circ}29' S$).
(Dados fornecidos pelo IAG-USP)

fornecidos pelo Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo, e que, devido à proximidade geográfica, podem ser extrapolados para as regiões dos experimentos.

2. EXPERIMENTOS EM CASA DE VEGETAÇÃO

Estes experimentos foram realizados em duas casas de vegetação, cujas condições são especificadas abaixo.

Casa de vegetação 1: pertencente à Seção de Fisiologia e Bioquímica do Instituto de Botânica, São Paulo, SP, possui, em compartimento anexo, 12 câmaras especiais para tratamento de fotoperíodo. A irradiância média, no interior desta casa de vegetação corresponde, aproximadamente, a 80% da irradiância registrada no ambiente externo.

Casa de vegetação 2: pertencente ao Instituto de Botânica, oferece a possibilidade de apenas dois tratamentos de luz: fotoperíodo natural (variável com a época do ano) e luz contínua. As condições de irradiância também variam no interior desta casa de vegetação, uma vez que parte dela é protegida por uma camada de sombrite colocada acima da cobertura de vidro. Na área protegida apenas pelo vidro, a irradiância correspondia a, aproximadamente, 80% da registrada no ambiente externo, enquanto que, na parte coberta também com sombrite, apenas 30% da luz solar atingiam as plantas. A utilização desta casa de vegetação ocorreu devido a reformas efetuadas nas instalações da casa de vegetação 1, durante parte do período de desenvolvimento deste trabalho.

As variações de temperatura observadas nos períodos de condução dos experimentos serão oportunamente apresentadas.

Foram os seguintes os experimentos realizados nestas condições:

2.1. Efeito do fotoperíodo e do solo no crescimento e floração.

Neste experimento, inteiramente realizado na casa de vegetação 1, os aquênios de *B. gardneri* foram semeados em vasos (com volume de 1000cm³) contendo solo de cerrado, proveniente de Moji-Guaçu, ou de mata (tabela 1), e mantidos sob luz contínua. Aos 20 dias após a semeadura, quando as plantas apresentavam dois a três pares de folhas, efetuou-se um desbaste, deixando-se uma planta por vaso. As plantas foram então distribuídas pelos diferentes tratamentos fotoperiódicos, sendo que, em cada fotoperíodo, foram colocadas seis plantas em solo de cerrado e seis em solo de mata.

Foram os seguintes os tratamentos fotoperiódicos, em cada ciclo de 24 horas: 8h, 8h + NI (noite interrompida), 10h, 12h, 14h, 16h, 18h, 20h e 24h. No fotoperíodo de 8h, as plantas receberam diariamente oito horas de luz natural seguidas de 16 horas em câmara escura. No tratamento de 8h+NI, as 16 horas de escuro foram interrompidas ao meio por uma hora de iluminação artificial de baixa intensidade, proveniente de uma lâmpada fluorescente (Osram-Universal, luz do dia especial) de 40W e de uma lâmpada incandescente de 100W, com irradiância total de 3,5μE.m⁻²s⁻¹, à altura dos vasos. Nos tratamentos de 10h, 12h,

14h, 16h, 18h, 20h e 24h, as plantas receberam, diariamente, oito horas de luz natural, em casa de vegetação, acrescidas de complementação artificial de luz, conforme descrito anteriormente, até atingir o fotoperíodo desejado. Este tratamento complementar de luz de baixa intensidade foi fornecido em câmaras individuais dotadas de relógios com mecanismo automático para acender e apagar as lâmpadas.

As medidas de altura das plantas e do número de nós foram efetuadas a cada dez dias, aproximadamente. A altura foi considerada como a distância entre o colo da planta (nível do solo) e o ápice principal.

A floração foi considerada como o aparecimento do botão floral ou a ocorrência da heterofilia. Considerou-se, também, a porcentagem de plantas floridas e o tempo necessário para o aparecimento dos primeiros sinais de floração.

Na figura 2 são apresentadas as variações das temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas na casa de vegetação, nos meses compreendidos pelo experimento.

2.2. Efeito da composição do solo no crescimento.

Este experimento foi realizado na casa de vegetação 2, na área que recebia maior irradiação. As plantas foram cultivadas em vasos contendo solo de mata ou de cerrado de Moji-Guaçu (tabela 1), ou mistura destes solos nas seguintes proporções:

tratamento 1: solo de cerrado,

tratamento 2: 3/4 solo de cerrado + 1/4 solo de mata,

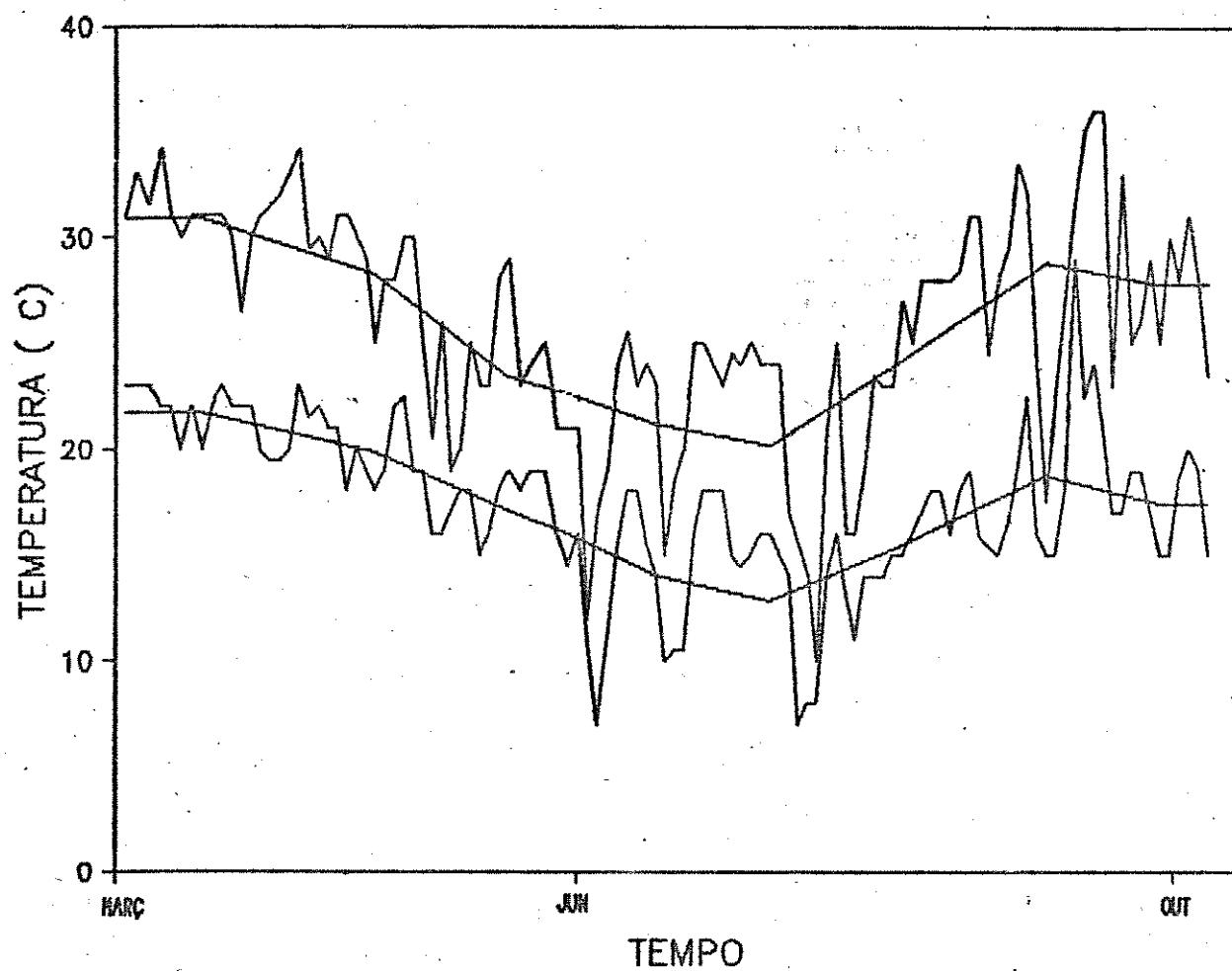


Figura 2. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de março a outubro de 1988.

tratamento 3: 2/4 solo de cerrado + 2/4 solo de mata,

tratamento 4: 1/4 solo de cerrado + 3/4 solo de mata,

tratamento 5: solo de mata.

As plantas foram mantidas em fotoperíodo de 24h. As medidas de altura foram tomadas a cada dez dias, aproximadamente.

Ao final do experimento, as plantas foram coletadas para a avaliação dos seguintes parâmetros de crescimento: altura, número de nós, peso da matéria fresca e peso da matéria seca das folhas, caule e raiz.

A figura 3 apresenta as temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas na casa de vegetação, no período de desenvolvimento do experimento.

2.3. Efeito da nutrição e do fotoperíodo no crescimento e floração.

Este experimento foi instalado e desenvolvido, em sua primeira parte, na área protegida por sombrite da casa de vegetação 2. As plantas foram cultivadas em vasos contendo areia lavada e mantidas, desde a semeadura, em fotoperíodo natural (40 plantas) ou em luz contínua (40 plantas). O fotoperíodo natural, conforme dados fornecidos pelo Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo (figura 1), variou de 13,6 a 11,8h nesta fase do experimento. Aos 57 dias após a semeadura, as plantas foram separadas, em cada uma das condições de cultivo, em quatro blocos de dez plantas, que receberam os seguintes tratamentos:

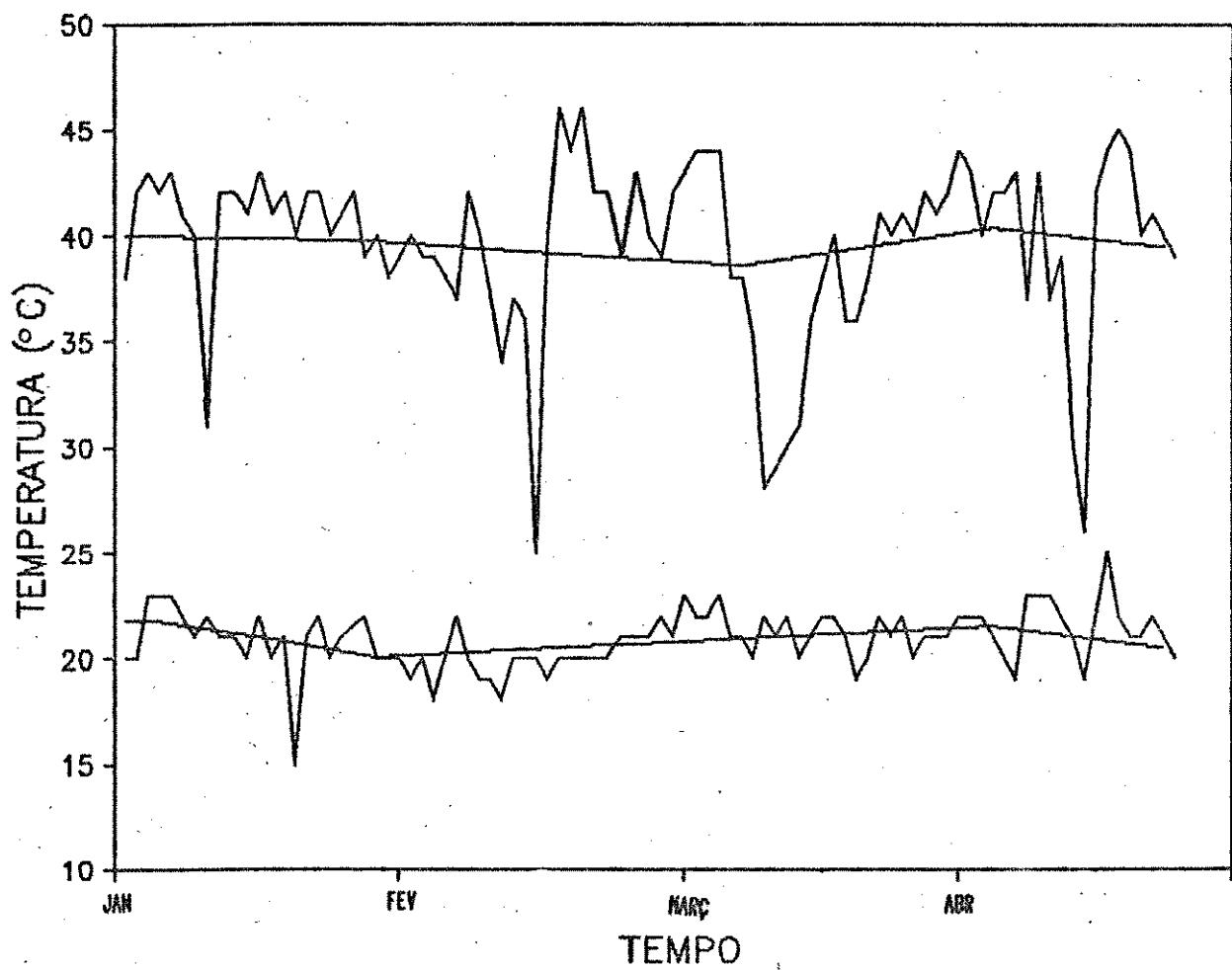


Figura 3. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de janeiro a abril de 1990.

tratamento 1: solução nutritiva de Hoagland (HOAGLAND & ARNON, 1938) duplamente diluída (H/2),
tratamento 2: solução nutritiva de Hoagland (H),
tratamento 3: solução nutritiva de Hoagland duplamente concentrada (2H),
tratamento 4: controle (H O)
2

A cada dez dias, aproximadamente, cada planta recebia 50ml da solução adequada e tinha sua altura medida. Sempre que necessário, as plantas eram regadas com água destilada.

Aos 150 dias após a semeadura, as plantas foram transferidas para a casa de vegetação 1, sendo que o número de plantas por tratamento foi reduzido de dez para cinco. As plantas que se encontravam em fotoperíodo natural passaram a receber tratamento fotoperiódico de 14h e as que se encontravam em tratamento de luz contínua, continuaram nessas mesmas condições.

As plantas retiradas do experimento (cinco plantas por tratamento) tiveram os seguintes parâmetros determinados: altura, número de nós, peso fresco e peso seco das folhas, caule e raiz.

Após a mudança das plantas para a casa de vegetação 1, os métodos experimentais continuaram os mesmos anteriormente utilizados.

A figura 4 apresenta as variações da temperatura no período de desenvolvimento do experimento.

2.4. Efeito do fotoperíodo, de reguladores de crescimento e do solo no crescimento, floração e duração de um plastocrono.

Este experimento, igualmente ao anterior, foi

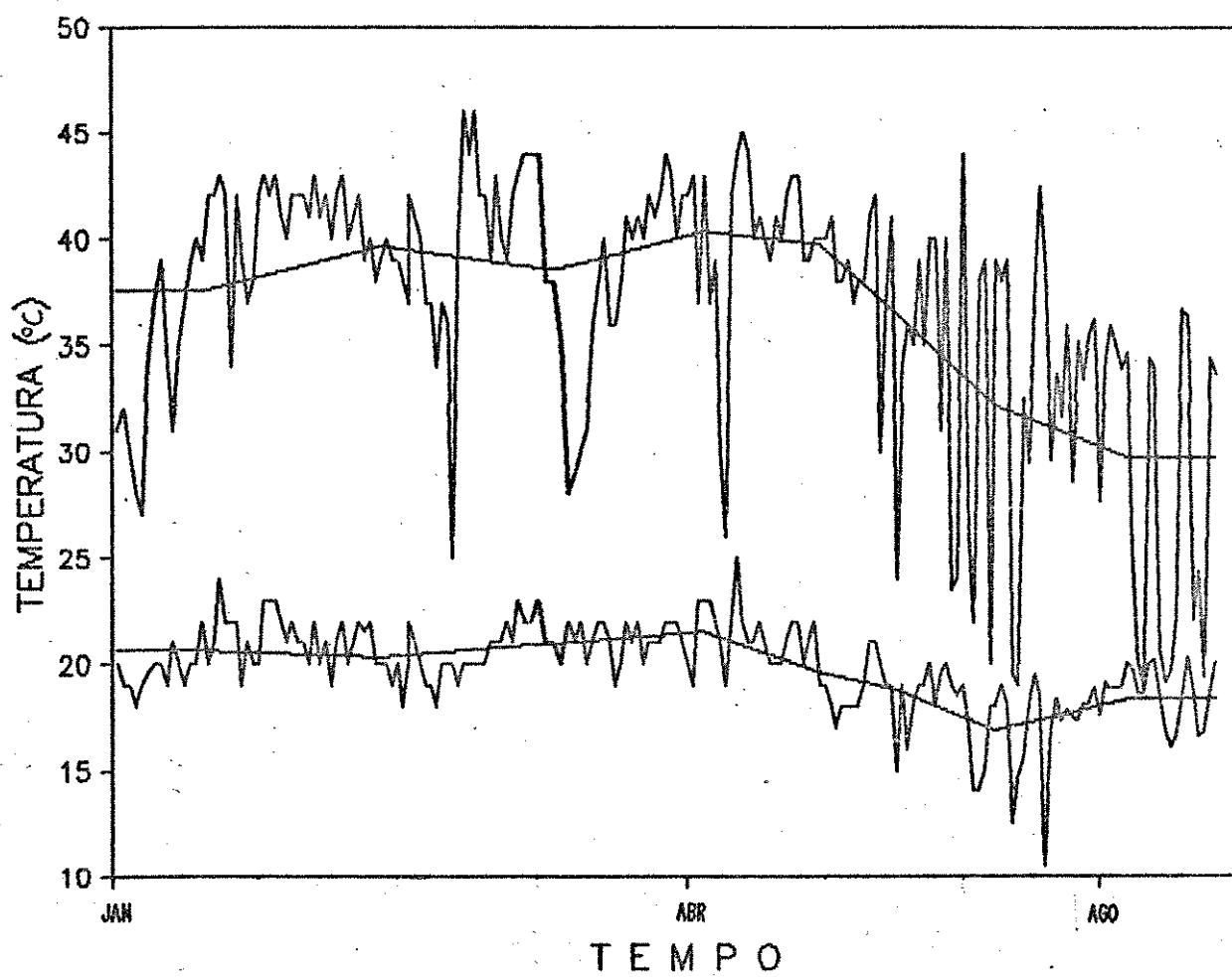


Figura 4. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de janeiro a agosto de 1990.

desenvolvido nas condições das duas casas de vegetação. A instalação e a condução inicial ocorreram na casa de vegetação 2, na área protegida por sombrite. Os aquênios foram semeados diretamente em vasos contendo solo do cerrado de Moji-Guaçu ou solo de mata (tabela 1) e colocados sob luz continua ou em fotoperíodo natural (40 vasos por tratamento). A variação do fotoperíodo natural, correspondente a esta fase do experimento, foi de 13,6 a 11,7 horas de insolação por dia. Aos 73 dias após a semeadura, foi feito um desbaste deixando-se uma planta por vaso. Em cada condição fotoperiódica, as plantas foram separadas em quatro blocos de dez plantas, sendo cinco em solo de cerrado e cinco em solo de mata, passando a receber, cada bloco, um dos seguintes tratamentos:

- ácido giberélico (GA), na concentração de 400ppm,
3
- ácido abscísico (ABA), na concentração de 5ppm,
- ácido 2-cloroetilfosfônico (CEPA), na concentração de 500ppm,
- controle (H₂O).
2

A cada dez dias, aproximadamente, cada planta recebia 10ul do respectivo tratamento, por meio de uma micropipeta automática, aplicados diretamente na superfície das folhas não distendidas que recobriam a parte apical da planta. Estas folhas absorviam prontamente as gotas depositadas em sua superfície.

O acompanhamento da altura das plantas foi feito com a mesma periodicidade das aplicações dos reguladores de crescimento. As regas foram efetuadas sempre que necessário.

Aos 162 dias após a semeadura, o experimento foi

transferido para a casa de vegetação 1. As plantas que, até então, vinham recebendo o número de horas de luz solar referentes ao fotoperíodo natural (11,7 horas àquela data), passaram a receber tratamento de 14h. As plantas sob luz contínua permaneceram nas mesmas condições de luz. Os procedimentos experimentais continuaram os mesmos anteriormente observados.

A figura 5 apresenta as variações térmicas registradas no período compreendido pelo experimento.

Para a determinação do plastocrono, conforme definido por ERIKSON & MICHELINI (1957), acompanhou-se o crescimento foliar das 80 plantas do experimento, a partir do 73º dia após a semeadura. Como a espécie apresenta folhas opostas cruzadas, aproximadamente do mesmo tamanho, acompanhou-se o crescimento de uma folha de cada par. As medidas foliares foram feitas por volta das 10 horas, diariamente nos primeiros 30 dias e, a partir daí, a cada dois dias.

O comprimento foliar tomado como referência, e que permite a visualização gráfica da duração do plastocron, foi de 15mm, nas plantas cultivadas em solo de cerrado, enquanto que, nas cultivadas em solo de mata, foi de 20mm. Este procedimento foi adotado em decorrência do maior desenvolvimento alcançado pelas folhas das plantas cultivadas em solo de mata. O crescimento de cada folha foi acompanhado até o aparecimento dos primeiros sinais de senescência que, em geral, eram precedidos pela interrupção do crescimento.

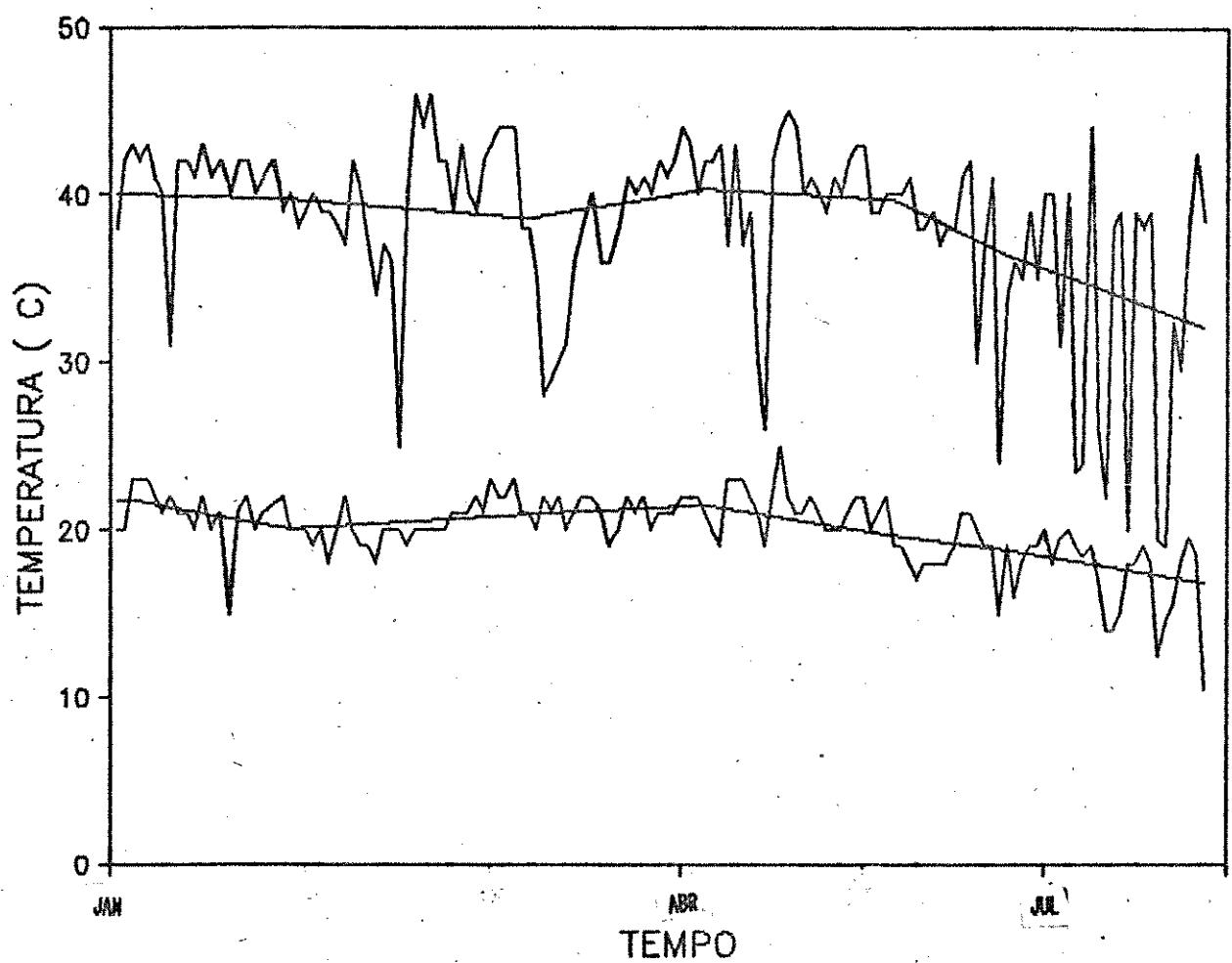


Figura 5. Temperaturas máximas e mínimas, e respectivas médias, registradas em casa de vegetação, de janeiro a julho de 1990.

3. DETERMINAÇÃO DO TEOR DE AMIDO E DO TEOR E QUALIDADE DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS EM FOLHAS.

Uma das características da espécie *B. gardneri* é a ocorrência de heterofilia. Estas determinações foram realizadas para se verificar se, além das diferenças morfológicas, ocorreriam alterações bioquímicas, ao nível destes compostos, nos dois tipos de folhas.

As determinações foram feitas em folhas completamente distendidas, coletadas antes do aparecimento do botão floral, em plantas crescendo naturalmente no cerrado de Itirapina, SP. Em cada planta, coletou-se um par de cada tipo de folha. Utilizaram-se três amostras para cada tipo de folha.

Os carboidratos solúveis e o amido foram extraídos pelo método de McCREADY *et al.* (1950), com algumas modificações propostas por ZAIDAN (1987), no que se refere à quantidade inicial do material e dos solventes utilizados. Por se tratar de material rico em clorofila, procedeu-se à clarificação dos extratos etanólicos com subacetato de chumbo a 1% em água (YELENOVSKY & GUY, 1977) e, em seguida, estes extratos foram filtrados, antes de se efetuar a quantificação dos açúcares.

O conteúdo de carboidratos solúveis foi determinado pelo método do fenol-sulfúrico (DUBOIS *et al.*, 1956), usando-se glicose como padrão. A análise quantitativa dos extratos foi feita por cromatografia descendente, em papel Whatman n° 1, sendo os extratos comparados com amostras autênticas de açúcares quimicamente puros. Foram utilizados os seguintes sistemas de solventes: butanol:piridina:água (6:4:3 v/v), por 40 horas, à

temperatura ambiente (CHARGAFF *et al.*, 1948); n-propanol; acetato de etila:água (7:1:2 v/v), por 40 horas, à temperatura ambiente (EDELMAN & JEFFORD, 1964). Depois de secos, os cromatogramas foram revelados em solução alcalina de nitrato de prata (TREVELYAN *et al.*, 1950) sendo os açúcares não redutores revelados a quente, expondo-se os chromatogramas ao vapor de água em ebulição, antes de passá-los por uma solução aquosa de tiossulfato de sódio a 5%, de modo a retirar o excesso de óxido de prata; em seguida, foram lavados com água destilada e secos em estufa. Para a detecção de frutose livre ou combinada, foi também utilizado o revelador de uréia, em solução saturada de ácido meta-fosfórico (WISE *et al.*, 1955).

4. ANALISE ESTATISTICA

Para a interpretação dos resultados foi aplicada a análise de variância (F) e as diferenças entre tratamentos foram comparadas pelo teste t , pelo intervalo de confiança ou pela diferença mínima significativa (DMS Tukey), de acordo com SNEDECOR (1962).

R E S U L T A D O S

1. EXPERIMENTOS EM CONDIÇÕES SIMULADAS DE CAMPO

Os resultados obtidos, em condições de cerrado, relativos à floração de *B. gardneri*, são apresentados nas tabelas 2 e 3, que se referem aos experimentos efetuados em Itirapina e Moji-Guaçu, respectivamente. Por estes dados, nota-se o comportamento fotoperiódico desta espécie, uma vez que a floração dos diferentes lotes ocorreu entre dezembro e março, independentemente da data de semeadura. Nota-se, também, a ocorrência de um período de juvenilidade, isto é, as plantas precisam atingir um determinado estádio para que o estímulo floral seja percebido. Em muitos casos, vemos que as plantas crescidas a pleno sol apresentaram sinais de floração antes que as plantas sob o sombrite, semeadas na mesma data indicando uma possível influência da irradiação da luz recebida no fotoperíodo sobre o tempo necessário para a floração.

As figuras 6 e 7 representam esquematicamente os dados apresentados nas tabelas 2 e 3 referentes aos experimentos realizados em Itirapina e Moji-Guaçu, respectivamente. Nota-se que o período mínimo entre a semeadura e a floração foi de 4 meses, no experimento de Itirapina, e de 3 meses, no experimento de Moji-Guaçu. Também a influência da irradiação no tempo necessário para o aparecimento dos sinais de floração é facilmente visualizada nestas figuras.

Tabela 2. Datas de semeadura e da observação dos primeiros sinais de floração e tempo decorrido até o florescimento de plantas de Bidens gardneri cultivadas na Estação Experimental de Itirapina, SP.

SEMEADURA	FLORAÇÃO		DIAS PARA FLORAÇÃO	
	Sol	Sombrite	Sol	Sombrite
23/03/1988	21/12/1988	21/12/1988	273	273
20/04	21/12	21/12	245	245
18/05	21/12	21/12	217	217
22/06	21/12	18/01/1989	182	210
20/07	18/01/1989	18/01	182	182
24/08	22/02	22/02	182	182
21/09	22/02	22/03	154	182
18/10	22/02	22/03	127	155
23/11	22/03	17/01/1990	119	420
21/12	18/12	17/01	362	392
19/01/1989	18/12	18/12/1989	333	333
22/02	17/01/1990	17/01/1990	329	329

Tabela 3. Datas de semeadura e da observação dos primeiros sinais de floração e tempo decorrido até o florescimento de plantas de Bidens gardneri cultivadas na Reserva Biológica e Estação Experimental de Moji-Guaçu, SP.

SEMEADURA	F L O R A Ç A O		DIAS PARA FLORAÇÃO	
	Sol	Sombrite	Sol	Sombrite
16/05/1988	17/01/1989	23/02/1989	247	284
14/06	17/01	23/02	217	254
18/07	17/01	23/02	183	220
16/08	17/01	23/02	155	192
23/09	23/02	23/02	153	153
04/10	23/02	23/02	143	143
18/11	23/02	23/02	97	97
19/12	29/03	08/02/1990	100	423
17/01/1989	10/01/1990	08/02	358	387
23/02	10/01	08/02	321	350
29/03	10/01	08/02	287	316

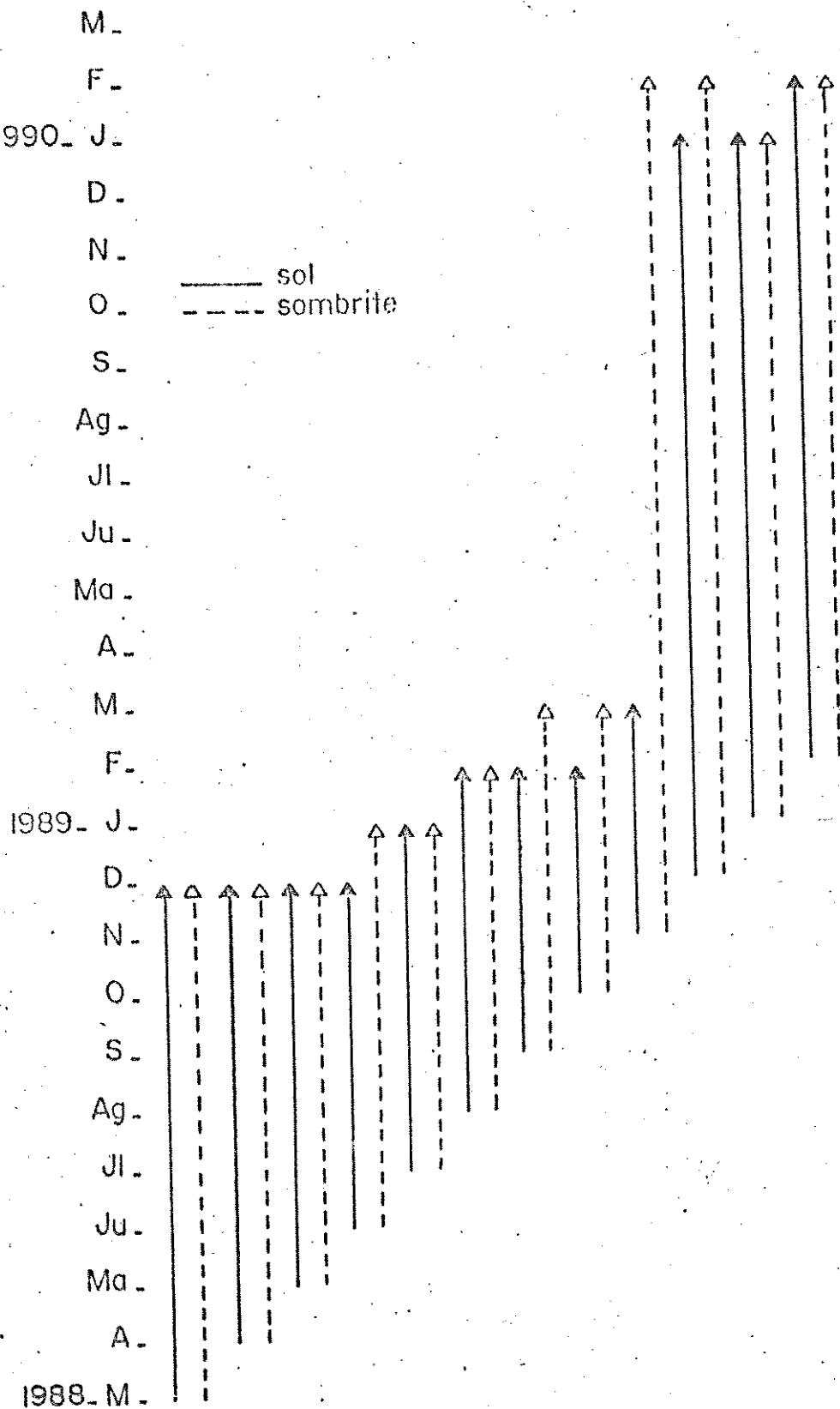


Figura 6. Meses do plantio (inicio das setas) e do aparecimento dos sinais de floração (ponta das setas) em plantas de Bidens gardneri cultivadas na Estação Experimental de Itirapinas, SP.

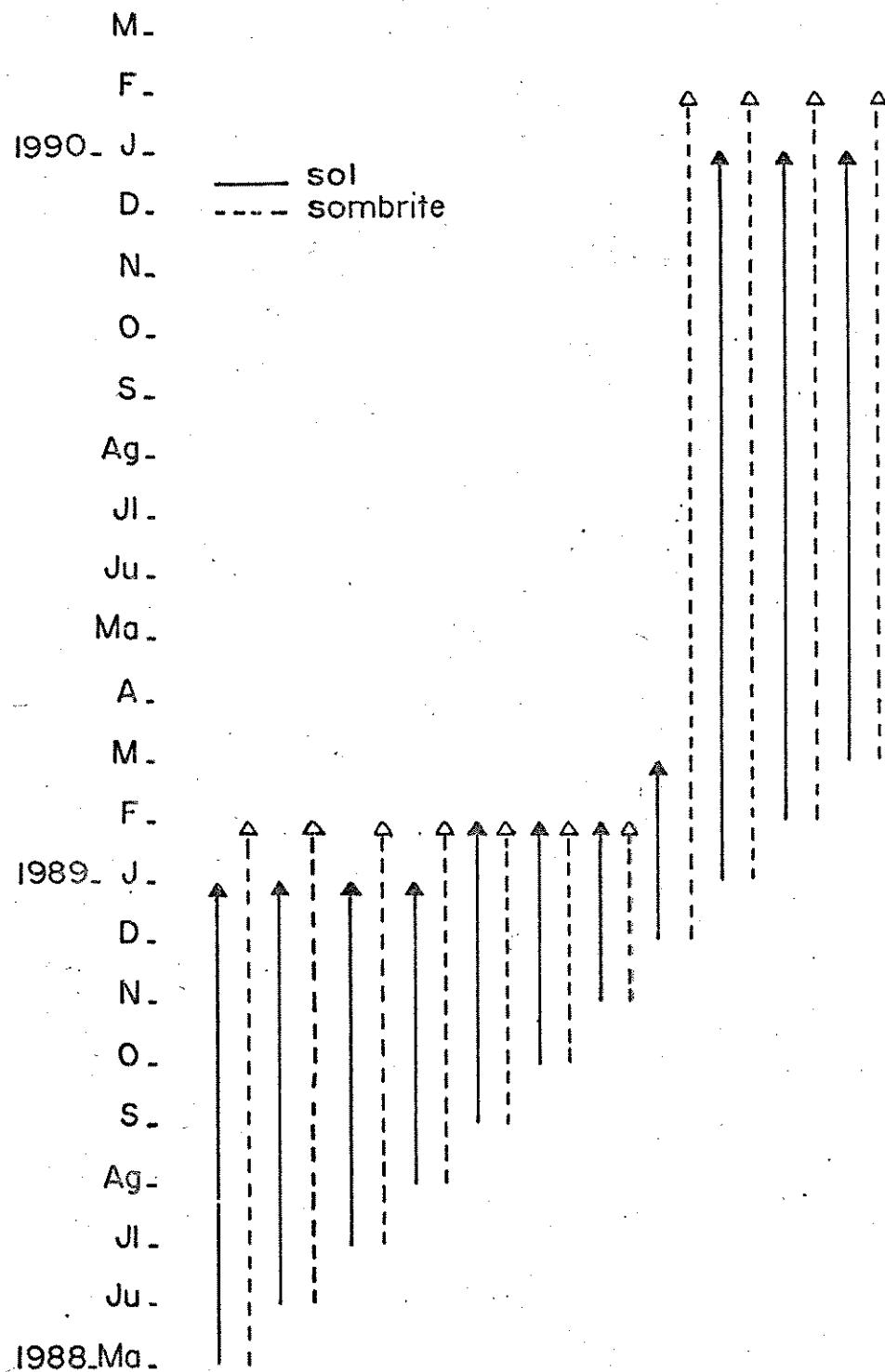
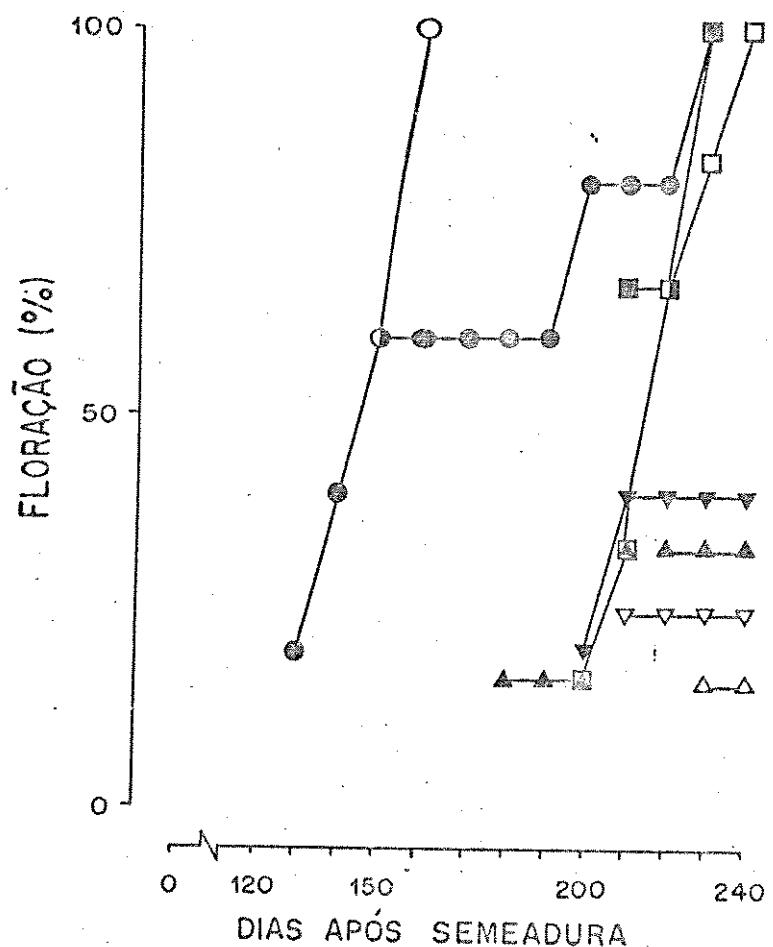


Figura 7. Meses do plantio (inicio das setas) e do aparecimento dos sinais de floração (ponta das setas) em plantas de Bidens gardneri cultivadas na Estação Experimental e Reserva Biológica de Moji-Guaçu, SP.

2. EXPERIMENTOS EM CASA DE VEGETAÇÃO

2.1. Efeito do fotoperíodo e do tipo de solo no crescimento e floração

A figura 8 apresenta a porcentagem de plantas floridas de *B. gardneri*. A floração, a princípio, foi medida pelo aparecimento de um botão floral, e, embora as plantas tenham sido submetidas aos fotoperíodos de 8h, 8h+NI, 10h, 12h, 14h, 16h, 18h, 20h e 24h, a floração ocorreu apenas nos fotoperíodos de 12h, 14h, 16h e 8h+NI. Pode-se observar que, em 14h, embora as primeiras flores tenham aparecido em plantas em solo de mata, a porcentagem máxima de floração foi atingida mais rapidamente em plantas em solo de cerrado. Em 12h, ocorreu pouca floração durante o período do experimento, sendo que a porcentagem de plantas floridas foi maior em solo de mata que em solo de cerrado. No tratamento de 8h+NI, a floração atingiu 100% nos dois tipos de solo, com pequena diferença de tempo. Em 16h, a floração também atingiu porcentagem baixa, tendo sido pouco maior em plantas em solo de mata. Observa-se, também, neste experimento, que o tempo necessário para o aparecimento de sinais visíveis de floração foi diferente nos diversos tratamentos: 130 dias após a semeadura para as plantas em 14h e solo de mata; 150 dias para 14h e solo de cerrado; 180 dias para 12h e solo de mata; 200 dias para 8h+NI e solo de cerrado e também para 16h e solo de mata;



CERRADO : símbolos vazios
MATA : símbolos cheios
8h+N.I. □
12h △
14h ○
16h ▽

Figura 8. Porcentagem de plantas floridas de Bidens gardneri cultivadas em solo de mata e de cerrado, nos fotoperíodos indutores.

210 dias para 8h+NI e solo de mata e também para 16h e solo de cerrado, e 230 dias para 12h e solo de cerrado. Nesta espécie, o florescimento de uma planta é precedido pelo aparecimento, na mesma planta, de um tipo diferente de folha. Na figura 9 temos, em A, os diversos tipos de folhas "vegetativas", isto é, folhas que aparecem em plantas não induzidas para a floração, e, em B, a variedade de formas apresentadas pelas folhas "reprodutivas", que só aparecem em plantas prestes a florescer. Como esta folha "reprodutiva" indica floração e antecede o aparecimento de botões florais, o aparecimento desta folha passou a ser considerado como floração. O aspecto geral de uma planta florida, onde aparecem os dois tipos de folha, é apresentado na figura 10.

A figura 11 apresenta os dados de crescimento em altura, aos 180 dias após a semeadura, das plantas cultivadas em solo de mata e de cerrado. Na tabela 4, temos os limites de confiança obtidos para o mesmo período, que dão uma idéia da grande variação ocorrida na altura das plantas.

A análise de variância dos resultados indica que o tipo de solo influiu no crescimento das plantas apenas nos fotoperíodos de 18h, 20h e 24h (ver DMS (b), na figura 11). No entanto, a diferença de crescimento apresentada pelas plantas, em cada tipo de solo, foi devida aos fotoperíodos a que foram submetidas (DMS (a), na figura 11).

A figura 12 apresenta as curvas de crescimento das plantas nos diferentes tratamentos fotoperiódicos, até 180 dias após semeadura (A), e o número médio de nós apresentado pelas

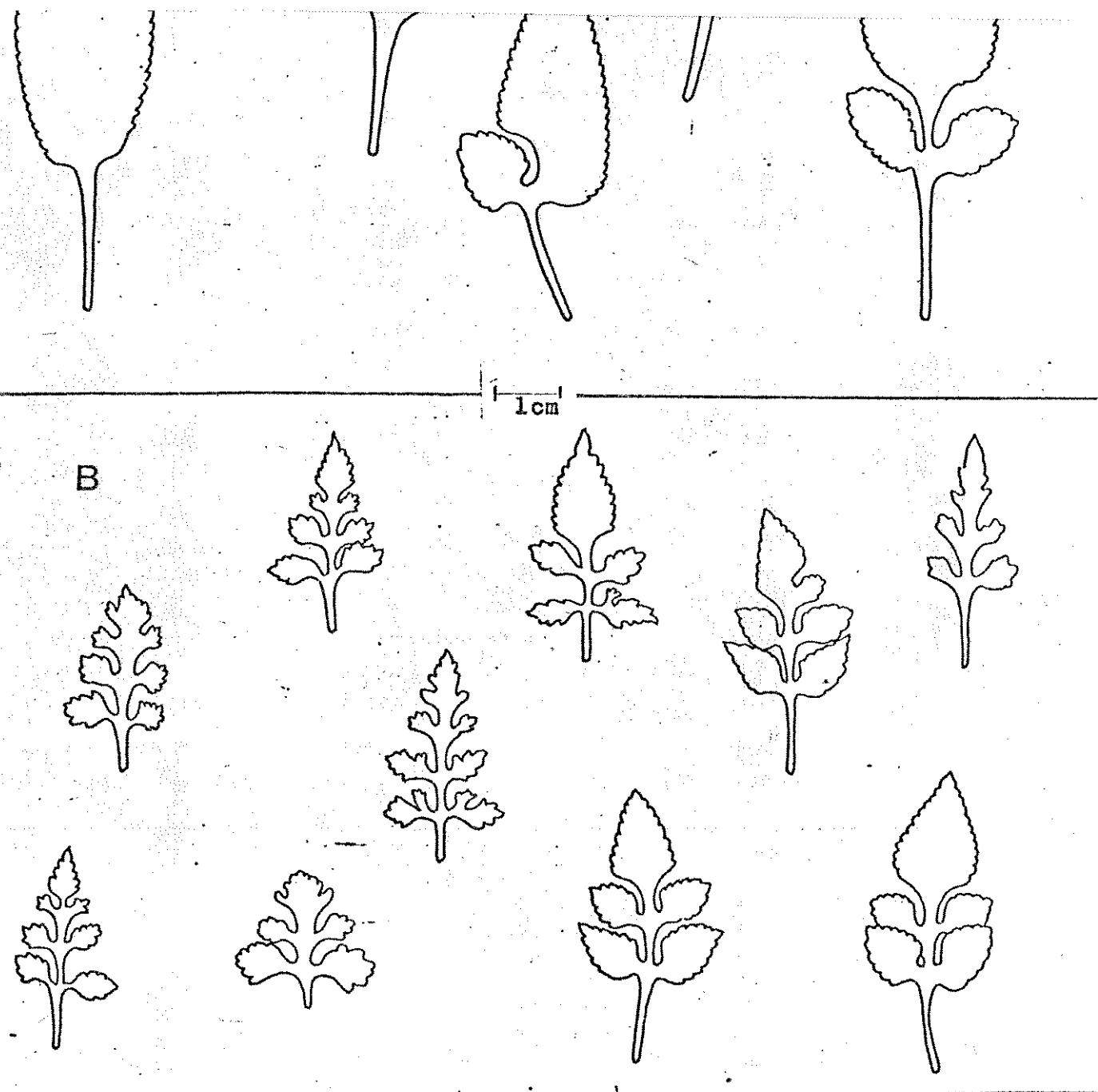


Figura 9. Variedade de formas apresentadas pelas folhas "vegetativas" (A) e "reprodutivas" (B) de *Bidens gardneri*.

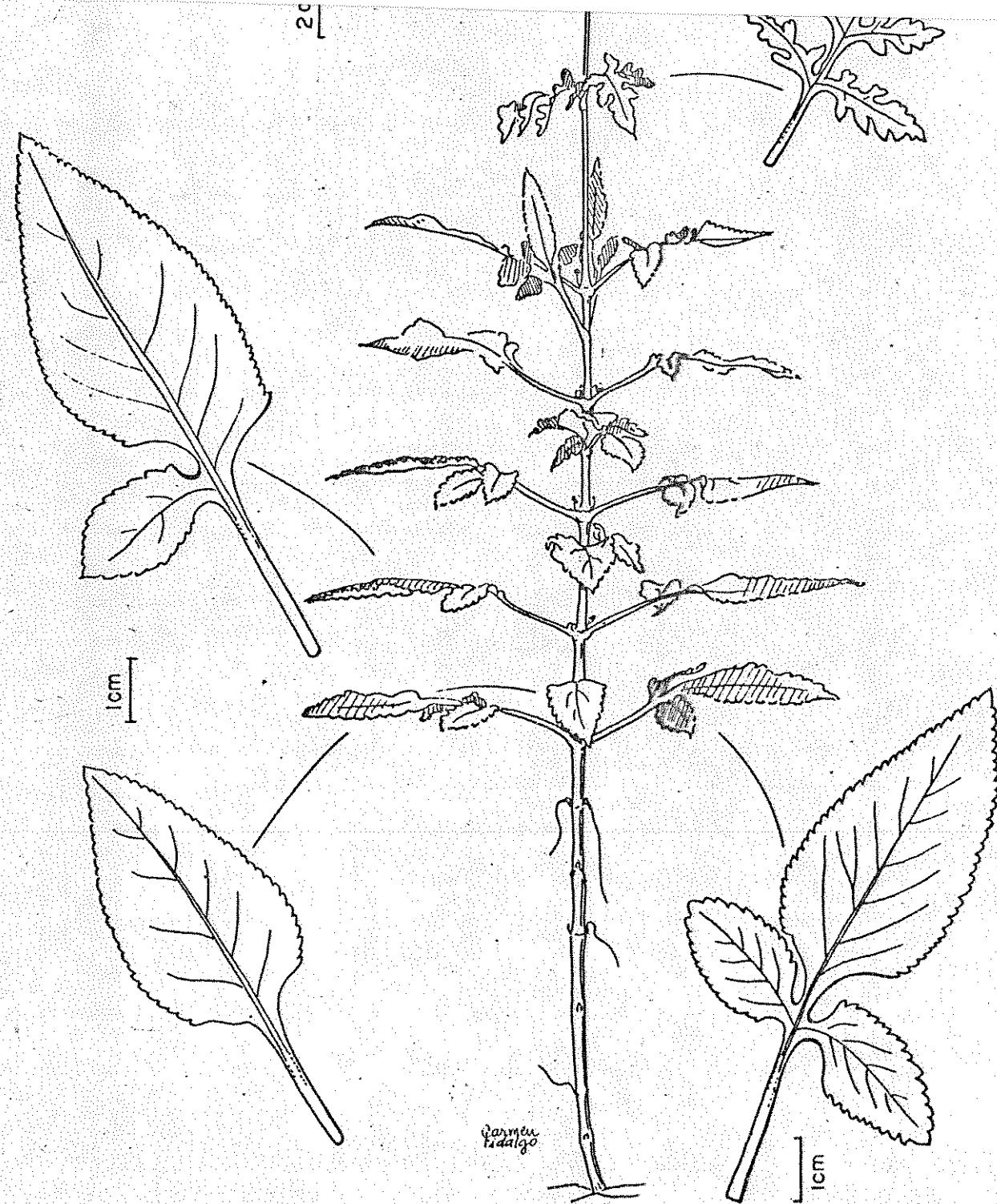


Figura 10. Aspecto geral de uma planta florida de *Bidens gardneri*.

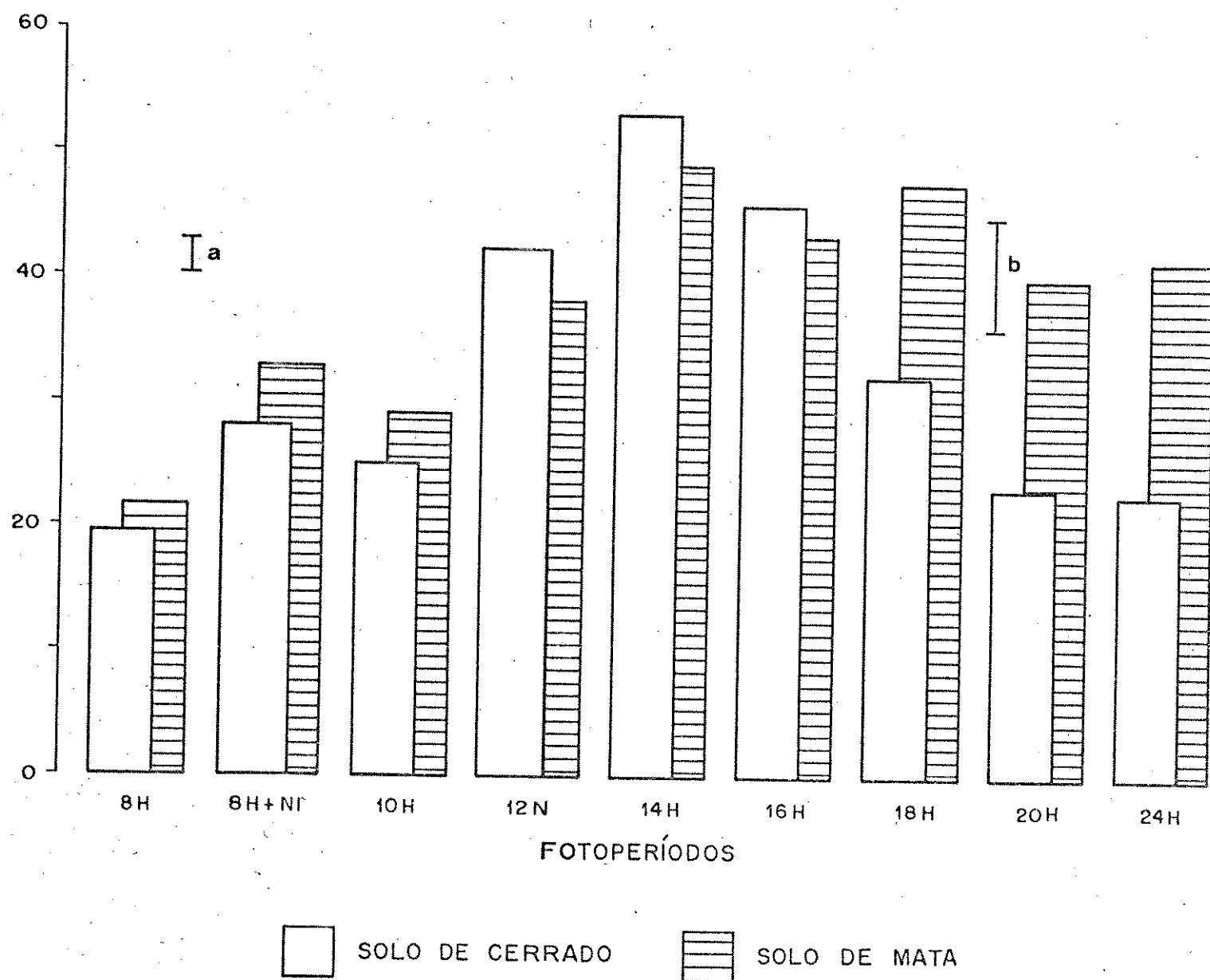


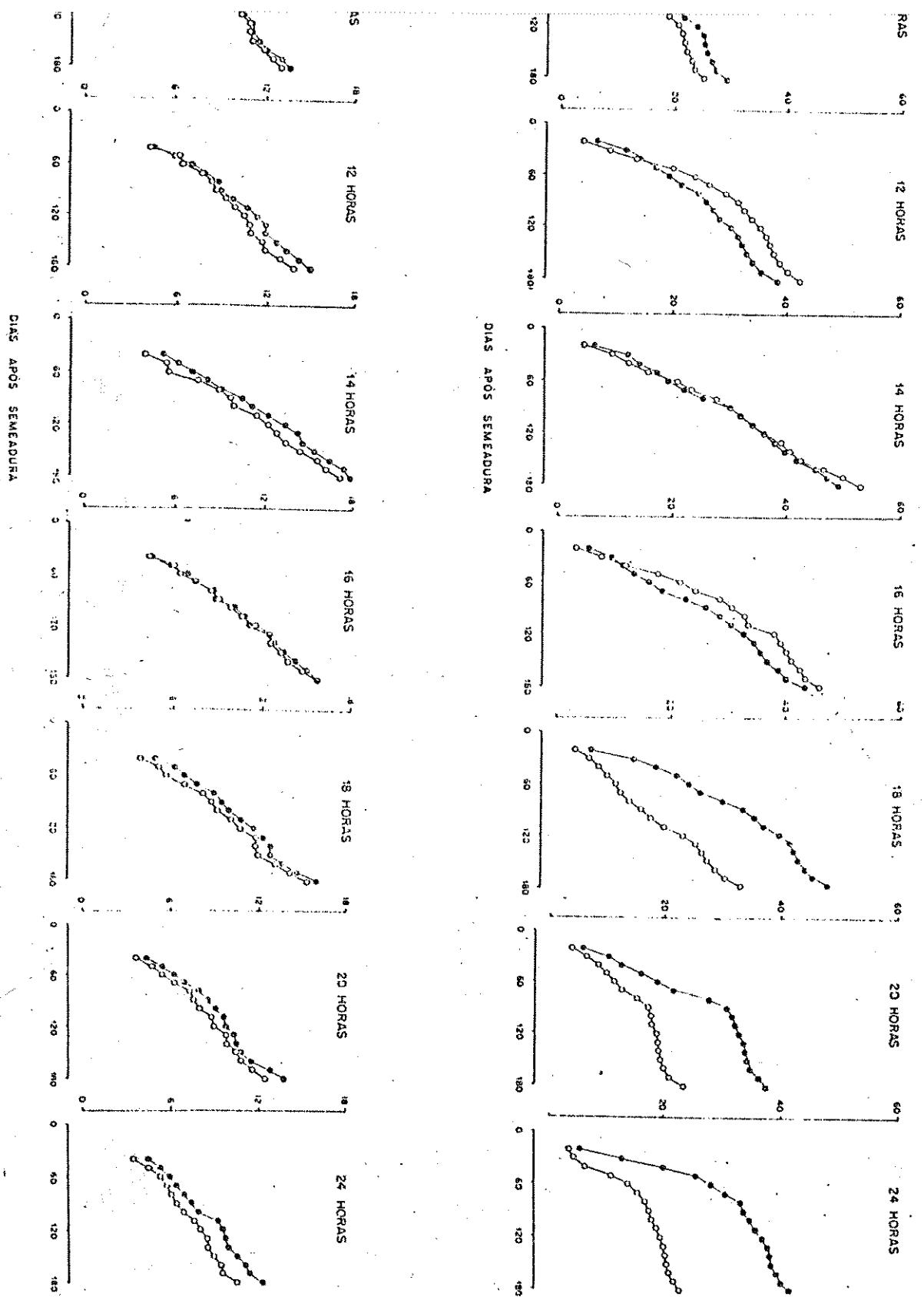
Figura 11. Altura média das plantas de *Bidens gardneri* cultivadas em solo de mata ou de cerrado, nos diferentes fotoperíodos, aos 180 dias após a semeadura.

a = DMS referente ao fotoperíodo em cada solo
5%

b = DMS referente ao solo em cada fotoperíodo
5%

Tabela 4. Média e intervalo de confiança dos valores de altura (cm) das plantas de Bidens gardneri obtidos aos 180 dias após a semeadura, nos diferentes fotoperíodos, em solo de mata e de cerrado.

FOTOPERÍODO	CERRADO	MATA
8h	19,5 + 3,1	21,7 + 3,9
8h + NI	28,1 + 13,0	32,9 + 6,4
10h	25,1 + 3,2	29,1 + 1,8
12h	42,3 + 8,1	38,1 + 4,8
14h	53,0 + 9,6	49,0 + 9,7
16h	45,8 + 17,0	43,4 + 10,0
18h	32,4 + 4,5	47,6 + 8,0
20h	23,5 + 3,0	40,1 + 7,0
24h	22,9 + 6,9	41,6 + 8,8



mesmas plantas, no mesmo período (B). Da comparação entre A e B depreende-se que as diferenças em altura verificadas entre as plantas submetidas aos mesmos tratamentos fotoperiódicos, não são devidas ao número de nós mas ao comprimento do entrenó. Entre os tratamentos, porém, houve alguma variação do número médio de nós que foi mais elevado, nos dois tipos de solo, no fotoperíodo de 14h.

As tabelas 5 e 6 apresentam os dados médios da altura das plantas nos diferentes fotoperíodos, até os 240 dias após semeadura (final do experimento), em solo de mata e de cerrado, respectivamente. Esses dados indicam que, em solo de cerrado, o crescimento das plantas é promovido, desde o início, pelos mesmos fotoperíodos que induzem a floração (12h, 14h e 16h). Em solo de mata, o crescimento é estimulado por estes mesmos fotoperíodos e, também, por 18h, 20h e 24h. Aos 180 dias após a semeadura, o teste é apontou diferenças significativas, entre as médias obtidas para plantas em solo de mata e em solo de cerrado, apenas nos fotoperíodos de 10h, 18h, 20h e 24h. Aos 240 dias, as diferenças ocorreram nos mesmos fotoperíodos e, também, no tratamento de 8h+NI. Aos 180 dias, as plantas submetidas ao fotoperíodo de 14h, principalmente em solo de cerrado, passaram a apresentar dados comparativamente reduzidos de crescimento, pelo fato de muitas já apresentarem flores, o que levou à descaracterização dos padrões de crescimento apresentados na figura 11.

2.2. Efeito da composição do solo no crescimento.

Tabela 5. Altura média (cm) das plantas de Ridens gardneri nos diferentes fotoperíodos, em solo de mata.

DIAS*	F	O	T	O	P	E	R	I	O	D	O	S
	8h	8h+NI	10h	12h	14h	16h	18h	20h	24h			
20	6,3	5,1	5,3	6,3	6,1	5,5	6,4	5,9	5,7			
30	7,7	6,9	8,9	11,2	12,0	9,5	13,6	10,4	13,0			
40	8,9	8,2	11,3	13,6	14,0	11,6	17,4	12,5	20,2			
50	10,4	10,6	12,9	16,6	17,1	13,3	21,0	15,9	25,9			
60	11,2	12,6	14,1	18,9	19,4	16,1	23,1	18,9	28,6			
70	12,2	14,1	15,2	21,1	21,8	18,4	25,2	21,7	31,0			
80	14,2	17,7	17,3	24,1	25,1	22,4	29,1	27,8	33,5			
90	15,1	19,3	18,6	25,7	30,0	25,9	32,6	31,2	34,4			
100	15,8	20,7	20,1	26,8	31,8	28,5	34,7	31,9	35,3			
110	16,6	22,1	21,4	28,0	33,9	30,3	36,4	32,5	36,2			
120	17,6	23,5	23,8	30,0	36,0	32,5	39,1	33,1	37,2			
130	18,4	25,4	24,8	31,2	37,9	34,6	40,9	33,8	37,8			
140	18,6	25,9	25,0	31,8	39,7	35,6	41,5	34,1	38,3			
150	19,2	26,7	25,5	32,6	41,8	36,7	42,4	34,5	38,7			
160	19,8	28,0	26,3	33,8	45,1	38,7	43,7	34,9	39,6			
170	20,4	29,5	27,1	35,4	47,2	40,2	44,9	36,4	40,1			
180	21,8	32,9	29,1	38,1	49,0	43,4	47,6	40,1	41,6			
190	23,8	37,1	32,4	42,5	50,6	48,0	51,6	45,5	43,3			
200	25,4	41,0	35,1	44,0	51,6	52,4	55,3	49,6	45,0			
210	27,6	45,8	39,1	47,0	52,8	57,0	59,7	56,0	51,0			
220	30,4	51,0	40,5	50,8	53,0	59,8	61,6	62,3	53,1			
230	32,8	53,7	42,0	51,7	53,4	62,2	63,9	64,9	54,0			
240	33,6	55,7	43,2	52,9	53,8	64,6	65,7	68,7	54,6			

* Dias após a semeadura

Tabela 6. Altura média (cm) das plantas de Bidens gardneri nos diferentes fotoperíodos, em solo de cerrado.

DIAS*	F	O	T	O	P	E	R	I	O	D	O	S
	8h	8h+NI	10h	12h	14h	16h	18h	20h	24h			
20	3,9	3,8	3,4	3,8	4,2	3,3	3,3	3,8	3,5			
30	5,0	5,2	6,1	8,4	9,3	7,7	5,9	6,5	4,4			
40	6,3	6,6	8,3	13,0	12,2	12,0	7,4	8,6	6,4			
50	8,3	8,1	10,6	19,6	15,6	17,6	8,8	10,1	11,0			
60	9,1	9,2	12,8	23,4	20,6	21,5	10,4	11,3	13,8			
70	9,8	10,2	13,6	26,1	23,2	24,2	11,3	12,6	15,6			
80	11,0	12,1	15,0	29,3	27,4	28,3	12,8	15,4	17,0			
90	11,9	13,4	15,9	31,0	29,8	30,6	14,9	17,3	17,7			
100	13,8	14,5	17,4	32,2	31,6	32,8	16,6	17,9	18,1			
110	14,6	15,7	18,6	33,5	33,8	33,4	18,8	18,1	18,8			
120	15,6	17,1	20,4	35,0	35,9	38,1	22,2	18,9	19,6			
130	16,1	19,1	21,1	36,2	38,8	39,2	24,4	19,1	20,2			
140	16,4	19,6	21,6	36,7	40,4	40,1	25,4	19,3	20,4			
150	16,8	20,8	21,9	37,3	42,3	40,9	26,4	19,6	20,7			
160	17,5	22,6	22,8	38,5	46,3	42,4	27,8	20,0	21,1			
170	18,1	24,8	23,9	39,8	49,8	43,5	29,6	21,1	21,8			
180	19,5	28,1	25,1	42,3	53,0	45,8	32,4	23,5	22,9			
190	22,1	31,7	27,2	46,1	57,4	48,6	36,3	27,8	24,7			
200	24,2	35,2	29,1	48,6	59,3	50,8	39,9	31,2	26,5			
210	26,1	40,7	32,8	51,5	59,5	54,1	43,3	36,3	30,6			
220	30,4	42,8	34,4	53,4	59,5	66,6	44,4	38,8	31,6			
230	31,7	45,1	35,5	54,2	59,5	67,8	46,6	40,4	32,4			
240	33,0	47,5	36,6	55,1	59,5	68,9	48,8	42,5	33,2			

* Dias após a semeadura

O fotoperíodo de 24h foi escolhido para este experimento porque nele as plantas de *B. gardneri* apresentam um crescimento bastante diferente, em cada tipo de solo, conforme se pode verificar na figura 11.

A altura das plantas ao final do experimento (figura 13) indica que o crescimento em altura das plantas cultivadas em solo de cerrado (tratamento 1) foi bastante inferior ao apresentado em solo de mata (tratamento 5). Nos tratamentos 2, 3 e 4, observa-se que, conforme cresce a proporção de solo de mata, as plantas apresentam altura progressivamente maior. A análise estatística dos dados, aos 160 dias após a semeadura, não indica diferenças entre os tratamentos 1, 2 e 3, nem entre os tratamentos 3 e 4. O tratamento 5, porém, mostrou-se diferente de todos os demais e o tratamento 4 foi diferente dos tratamentos 1 e 2.

Ao final do experimento, as plantas foram retiradas do substrato para a avaliação dos parâmetros de crescimento apresentados nas tabelas 7 e 8. Pela análise destes dados, nota-se que o aumento na proporção de solo de mata se reflete significativamente nos parâmetros analisados na tabela 7, com exceção do número médio de nós por planta. No que se refere à distribuição da matéria orgânica entre folhas e caules, verifica-se que, apenas nas plantas cultivadas em solo de cerrado, esta distribuição favoreceu as folhas. O peso seco do sistema radicular foi sempre inferior ao peso seco da parte aérea (tabela 8).

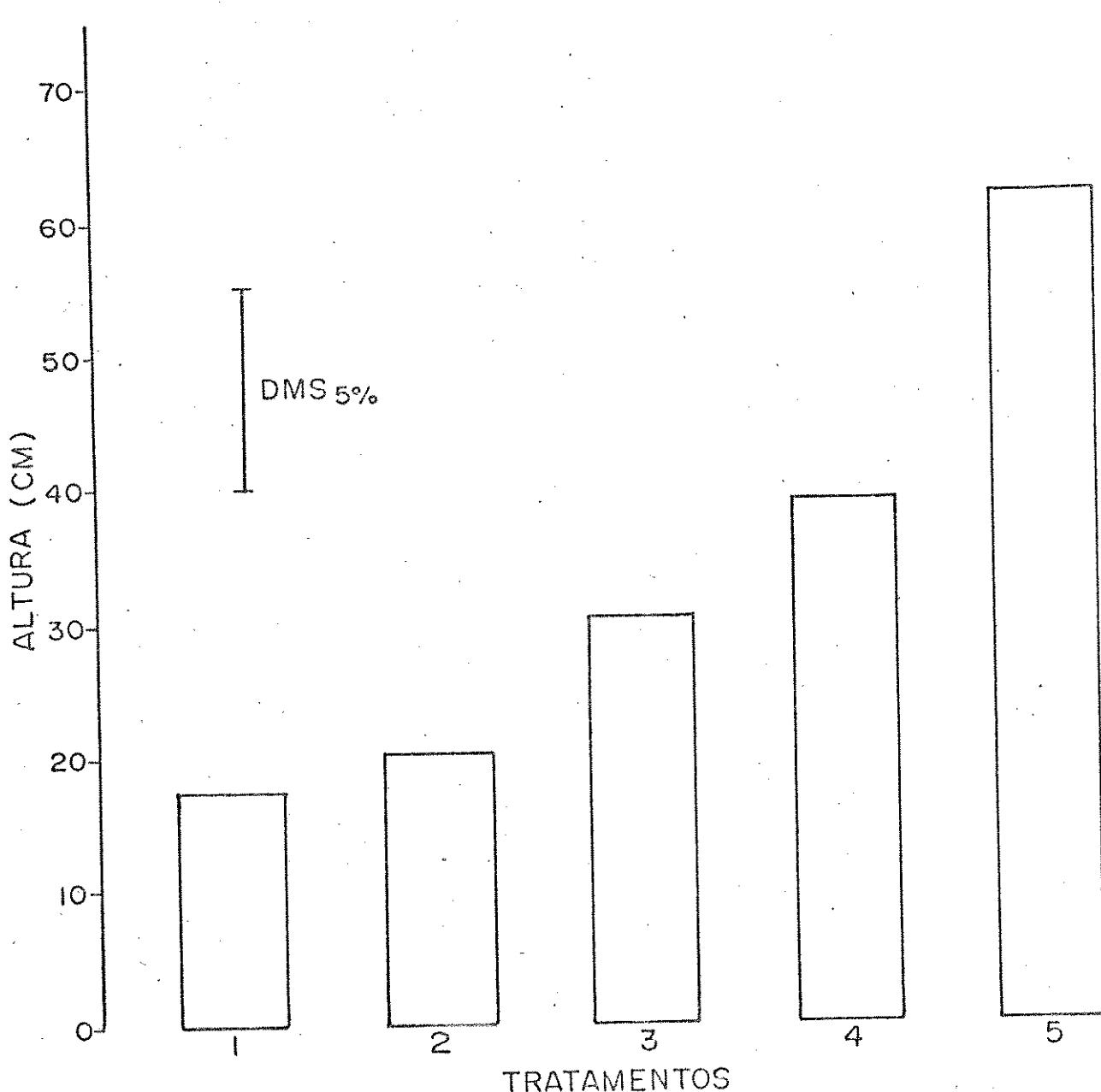


Figura 13. Altura média apresentada pelas plantas de Bidens gardneri cultivadas em luz contínua e diferentes proporções de solo de mata e de cerrado, aos 160 dias após a semeadura.

Tratamento 1: solo de cerrado

Tratamento 2: 3/4 solo de cerrado + 1/4 solo de mata

Tratamento 3: 2/4 solo de cerrado + 2/4 solo de mata

Tratamento 4: 1/4 solo de cerrado + 3/4 solo de mata

Tratamento 5: solo de mata

Tabela 7. Crescimento de plantas de Bidens gardneri cultivadas em solo de diferentes composições, coletadas aos 206 dias após a semeadura, analisado através de diferentes parâmetros.

TRATAMENTO	ALTURA (cm)	N. DE NOS	PESO FRESCO TOTAL (g)	PESO SECO TOTAL (g)
1 (cerrado)	22,50	15,20	5,06	1,05
2 (3/4 cerrado 1/4 mata)	26,20	15,60	11,00	2,09
3 (2/4 cerrado 2/4 mata)	39,90	17,00	14,91	3,29
4 (1/4 cerrado 3/4 mata)	49,00	18,00	21,96	5,10
5 (mata)	73,00	18,00	46,27	11,04

Tabela 8. Peso fresco, peso seco, razão entre o peso seco das folhas e do caule (PsF/PsC) e entre o peso seco das partes aérea e subterrânea (PsA/PsR) das plantas de Bidens gardneri cultivadas em solo de diferentes composições, coletadas aos 206 dias após a semeadura.

TRATAMENTO	PESO FRESCO (g)			PESO SECO (g)			$\frac{PsF}{PsC}$	$\frac{PsA}{PsR}$
	Folha	Caule	Raiz	Folha	Caule	Raiz		
1 (cerrado)	1,71	1,07	2,28	0,39	0,32	0,34	1,22	2,10
2 (3/4 cerrado 1/4 mata)	2,73	2,01	6,26	0,61	0,72	0,76	0,85	1,75
3 (2/4 cerrado 2/4 mata)	4,01	3,62	7,27	0,94	1,31	1,05	0,72	2,14
4 (1/4 cerrado 2/4 mata)	4,69	5,40	11,87	1,19	2,01	1,91	0,59	1,67
5 (mata)	10,48	15,24	20,55	2,34	5,93	2,78	0,39	2,97

2.3. Efeito da nutrição e do fotoperíodo no crescimento e floração.

Neste experimento, as plantas foram cultivadas em areia e receberam, a cada 10 dias, diferentes concentrações da solução nutritiva de Hoagland. A princípio, utilizou-se luz contínua e fotoperíodo natural. Aos 150 dias após a semeadura, o número de plantas por tratamento foi reduzido de dez para cinco. As plantas coletadas tiveram vários parâmetros de seu crescimento avaliados, conforme se verifica nas tabelas 9 e 10. As plantas remanescentes continuaram a receber seus respectivos tratamentos, sendo que as plantas em fotoperíodo natural foram transferidas para o fotoperíodo de 14h.

A análise estatística dos dados apresentados na tabela 9 indica que apenas o teor de nutrientes do substrato influiu significativamente nas diferenças apresentadas entre as plantas submetidas aos diferentes tratamentos. Nem o tratamento fotoperiódico nem a interação fotoperíodo x nutrientes apresentaram efeitos significativos nos vários parâmetros analisados.

A distribuição da matéria seca entre folhas e caules é dada pela razão entre o peso seco das folhas e o peso seco do caule (PsF/PsC), apresentado na tabela 10. Valores maiores indicam maior número de folhas ou folhas mais desenvolvidas. A razão entre o peso seco da parte aérea e o da parte subterrânea (PsA/PsR) é uma medida da distribuição da matéria orgânica entre estas duas partes da planta. As diferentes concentrações da

Tabela 9. Crescimento, analisado através de vários parâmetros, das plantas de Bidens gardneri que receberam solução nutritiva de Hoagland em diferentes concentrações e fotoperíodo natural ou de 24 horas, coletadas aos 150 dias após a semeadura.

TRATA- MENTO	FOTOPER- ÍODO	ALTURA (cm)	Nº DE NOS	PESO FRESCO TOTAL (g)	PESO SECO TOTAL (g)
H/2	24 h	58,3	b 13,2	b 15,4	b 2,9
H/2	natural	57,9	b 14,8	b 17,1	b 2,9
H	24 h	108,5	a 15,8	a 33,5	a 5,4
H	natural	80,0	a 16,4	a 28,2	a 4,5
2H	24 h	98,6	a 15,5	a 38,0	a 6,7
2H	natural	93,0	a 17,0	a 32,6	a 5,8
H 0 2	24 h	14,0	c 10,2	c 0,7	c 0,1
H 0 2	natural	9,9	c 9,0	c 0,7	c 0,1

Tabela 10. Peso fresco, peso seco, razão entre o peso seco das folhas e do caule (PsF/PsC) e entre o peso seco das partes aérea e subterrânea (PsA/PsR) das plantas de *Bidens gardneri* que receberam solução nutritiva de Hoagland em diferentes concentrações e fotoperíodo natural ou de 24 horas, coletadas aos 150 dias após a semeadura.

TRATA- MENTO	FOTOPE- RÍODO	PESO FRESCO (g)			PESO SECO (g)			PsF PsC	PsA PsR
		Folha	Caule	Raiz	Folha	Caule	Raiz		
H/2	24 h	4,54	4,79	6,09	0,75	1,38	0,73	0,54	2,92
H/2	natural	5,66	4,71	6,74	0,99	1,27	0,67	0,78	3,37
H	24 h	9,79	12,98	10,72	1,58	2,77	1,05	0,57	4,14
H	natural	10,16	8,85	9,20	1,67	2,03	0,83	0,82	4,46
2H	24 h	12,27	17,23	8,53	2,16	3,66	0,93	0,59	6,26
2H	natural	12,72	14,58	5,30	2,24	2,91	0,62	0,77	8,31
H 0 2	24 h	0,36	0,17	0,19	0,07	0,04	0,03	1,75	3,67
H 0 2	natural	0,27	0,14	0,27	0,05	0,03	0,03	1,67	2,67

solução nutritiva de Hoagland foram significativamente importantes nos valores apresentados por estas relações. No entanto, embora os fotoperíodos não apresentassem diferenças que fossem significativas entre si, a interação nutrição x fotoperíodo foi significativa no que se refere à distribuição da matéria seca entre as partes aérea e subterrânea das plantas.

A figura 14 apresenta as alturas médias das plantas submetidas aos diferentes tratamentos, aos 250 dias após a semeadura (coleta de dados imediatamente anterior ao aparecimento dos primeiros sinais de floração). A altura atingida pelas plantas mostrou-se proporcional ao teor de nutrientes do substrato. Embora as plantas submetidas à luz continua tenham apresentado alturas médias superiores às submetidas ao fotoperíodo natural e, posteriormente, a 14h de luz por dia, estas diferenças não foram estatisticamente significativas. Também não foi significativa a interação nutrientes x fotoperíodo. Os diferentes tamanhos apresentados pelas plantas devem-se, portanto, unicamente às diferenças nutricionais a que foram submetidas e é a este parâmetro que se refere a DMS, graficamente representada na figura 14.

No que se refere à floração, os primeiros sinais (heterofilia) foram notados, a partir dos 260 dias após a semeadura (112 dias após o início do tratamento fotoperíodico indutor), apenas no tratamento em que a solução nutritiva de Hoagland foi diluída no dobro do volume recomendado de água (H/2), no fotoperíodo de 14h. Todas as plantas submetidas aos demais tratamentos permaneceram vegetativas até o final do

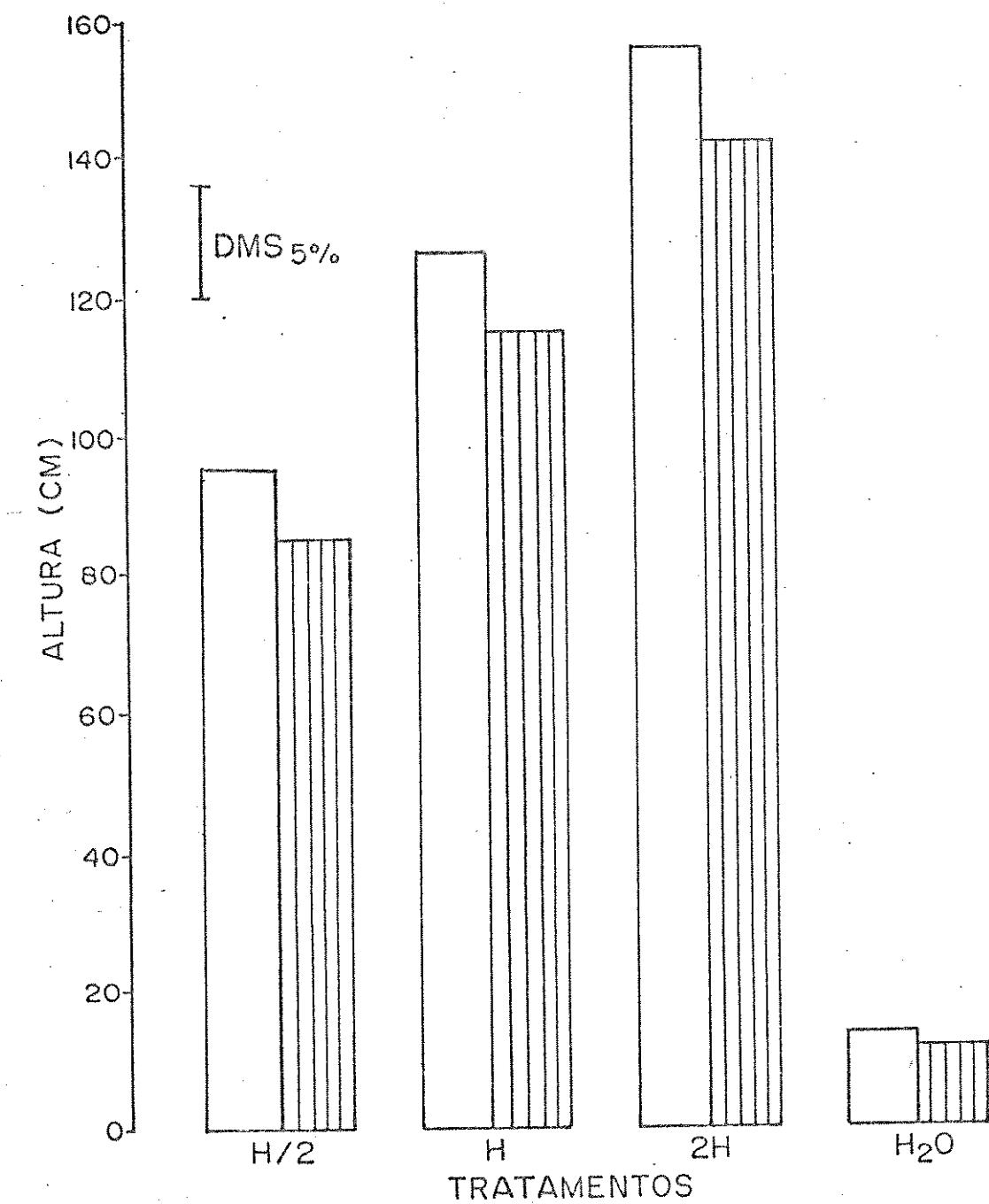


Figura 14. Altura média das plantas de *Bidens gardneri* cultivadas em luz contínua (□) ou fotoperíodo de 14 horas (▨), e em diferentes concentrações da solução nutritiva de Hoagland, aos 250 dias após a semeadura.

experimento (300 dias após a semeadura).

2.4. Efeito do fotoperíodo, de reguladores de crescimento e do solo no crescimento, floração e duração do plastocrono.

A figura 15 apresenta a altura média das plantas, aos 160 dias após a semeadura, nos diferentes tratamentos. Tanto os efeitos principais (tipos de solo, reguladores do crescimento e tratamentos fotoperiódicos) como as interações (solos x fotoperíodos x reguladores de crescimento, solos x reguladores e fotoperíodos x reguladores) influiram significativamente no tamanho das plantas. Apenas não foi significativa a interação entre os solos e os fotoperíodos, isto é, as diferenças na altura das plantas cultivadas em solo de mata ou de cerrado, não se devem aos fotoperíodos utilizados. Assim, o efeito do solo está presente na diferença de altura entre plantas tratadas com o mesmo regulador e cultivadas em solo de mata e de cerrado (tabela 11). Considerando-se apenas as plantas cultivadas em solo de mata, independentemente do tratamento fotoperiódico, temos que os tratamentos com BA e CEPA influiram na altura final apresentada pelas plantas, enquanto que o efeito do ABA não foi estatisticamente diferente do apresentado pelo controle. Já em solo de cerrado, apenas o GA teve efeito na altura, os demais tratamentos não diferindo do controle (tabela 11). No que se refere à interação fotoperíodos x reguladores de crescimento (tabela 12), temos que, entre as plantas tratadas com o mesmo regulador, o efeito do fotoperíodo não foi significativo apenas

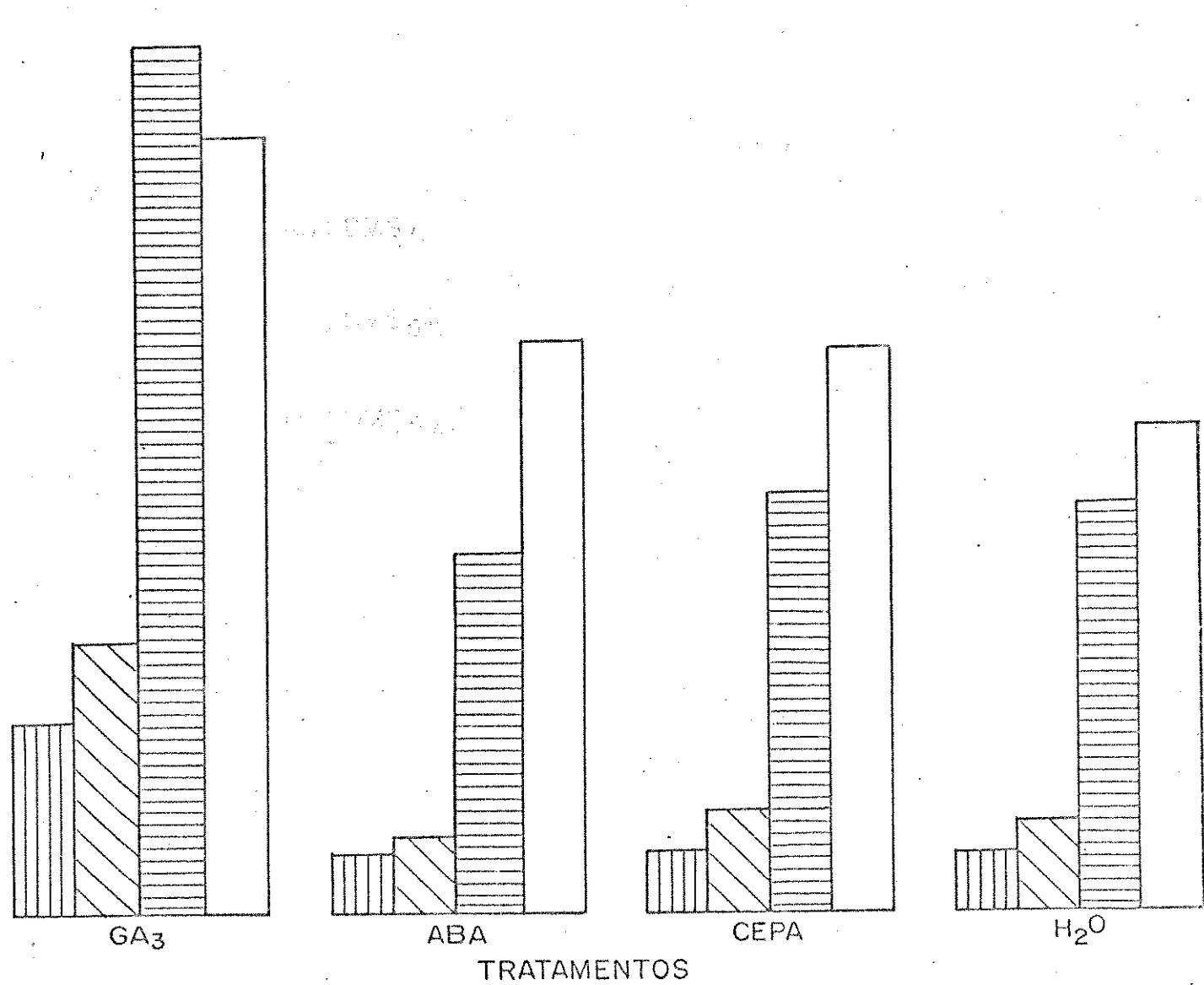


Figura 15. Altura média das plantas de *Bidens gardneri* cultivadas em luz contínua ou fotoperíodo natural, em solo de cerrado ou de mata, e tratadas com reguladores de crescimento, aos 160 dias após a semeadura.

- - solo de cerrado, luz contínua
- ▨ - solo de cerrado, fotoperíodo natural
- ▨ - solo de mata, luz contínua
- - solo de mata, fotoperíodo natural

Tabela 11. Médias representativas da interação entre solos e reguladores de crescimento na altura (cm) apresentada por plantas de Bidens gardneri, aos 160 dias após a semeadura.

(Letras minúsculas comparam na horizontal, letras maiúsculas na vertical)

SOLO	GA 3	ABA	CEPA	H.O. 2
CERRADO	Aa 38,16	Ab 11,32	Ab 13,96	Ab 12,40
MATA	Ba 133,80	Bb 73,59	Bc 80,45	Bb 73,15

DMS solos em cada regulador = 8,56
5%

DMS reguladores em cada solo = 4,28
5%

Tabela 12. Médias representativas da interação entre fotoperíodos e reguladores de crescimento na altura (cm) apresentada por plantas de Bidens gardneri, aos 160 dias após a semeadura.

(Letras minúsculas comparam na horizontal, letras maiúsculas na vertical)

FOTOPERÍODOS	GA 3	ABA	CEPA	H O 2
24 HORAS	Aa 86,72	Ab 31,78	Ac 39,64	Ac 38,39
NATURAL	Aa 85,24	Bb 53,04	Bb 54,77	Bc 47,16

DMS fotoperíodos em cada regulador = 8,56
5%

DMS reguladores em cada fotoperíodo = 4,28
5%

no tratamento com GA. Em luz contínua, independentemente do tipo de solo, apenas os tratamentos com ABA e GA diferiram do controle, sendo que o efeito do primeiro foi inibidor e o do segundo, promotor. Em fotoperíodo natural, todos os reguladores promoveram significativamente a altura das plantas, sendo que os efeitos do ABA e do CEPA foram estatisticamente iguais.

A figura 16 mostra as alturas médias das plantas, nos diversos tratamentos, apresentadas em porcentagem relativa ao controle, aos 160 dias após a semeadura. Em cada tratamento, o controle corresponde a 100%. Desta forma, valores acima do controle significam promoção, enquanto que abaixo indicam inibição do crescimento em altura. Nesta figura, pode-se ver o efeito promotor do GA (em todos os tratamentos) e a inibição relativa induzida pelo ABA (em A, B e D). A ação do GA é mais evidente nas plantas cultivadas em solo de cerrado.

Aos 162 dias após a semeadura, as plantas deste experimento foram transferidas da casa de vegetação 2 para a casa de vegetação 1. As condições de crescimento das plantas representadas nas figuras 15 e 16, portanto, são as descritas para a casa de vegetação 2. Um ataque de brocas, que danificou a gema apical de dez plantas, mais algumas perdas ocorridas durante o próprio processo de mudança, reduziram muito o número original da amostra em alguns tratamentos. A apresentação dos dados coletados imediatamente antes dessas perdas, pareceu-nos mais adequada.

Na casa de vegetação 1, parte das plantas foi submetida ao fotoperíodo de 14h, inutor da floração. O número de dias para o aparecimento dos primeiros sinais de floração (folha "reprodutiva") variou pouco entre os tratamentos, sendo as diferenças não

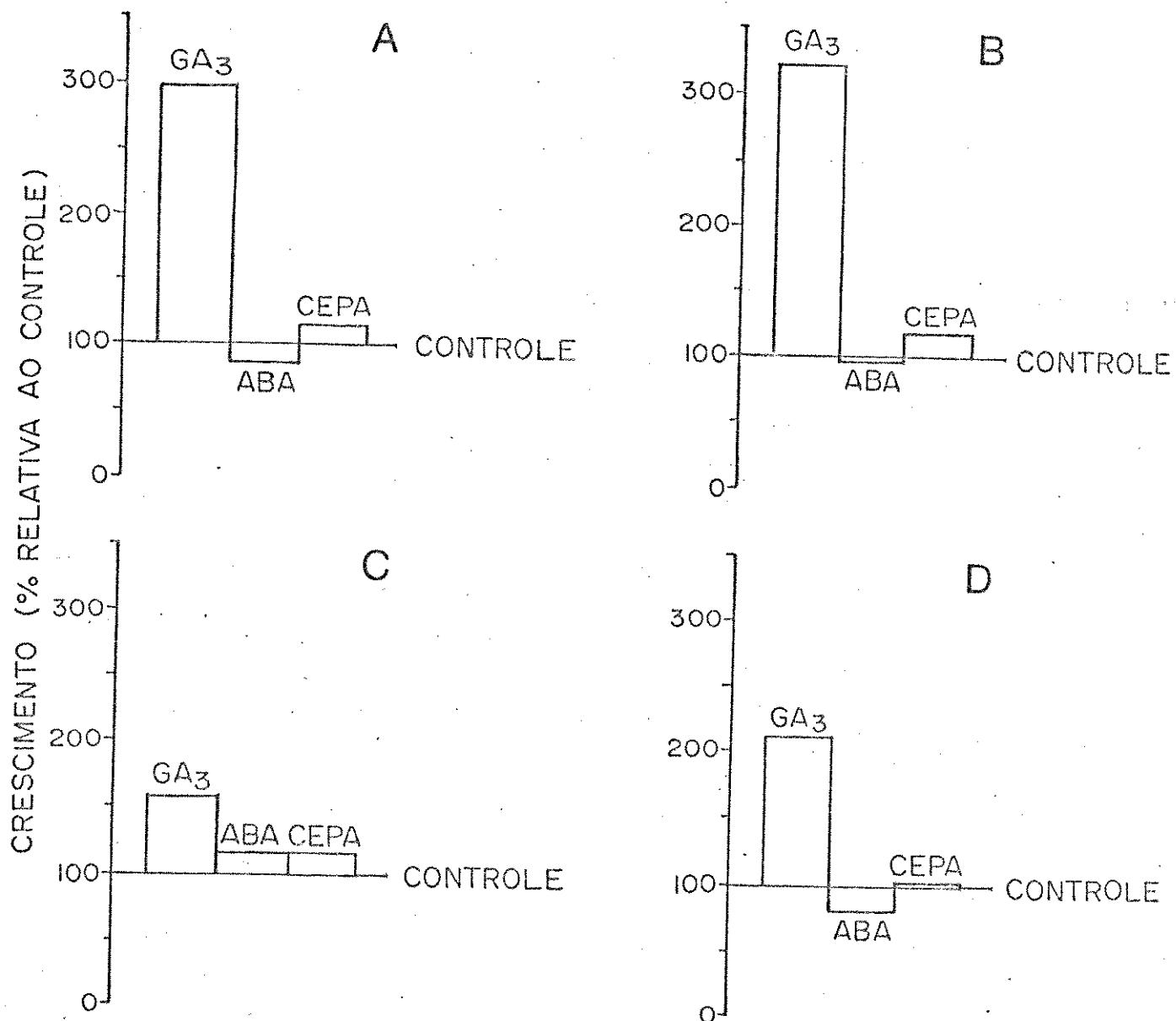


Figura 16. Altura média (em porcentagem relativa ao controle) das plantas de *Bidens gardneri* cultivadas em luz contínua ou fotoperíodo natural, em solo de cerrado ou de mata, e tratadas com reguladores de crescimento, aos 160 dias após a semeadura.

- A. solo de cerrado, fotoperíodo natural
- B. solo de cerrado, luz contínua
- C. solo de mata, fotoperíodo natural
- D. solo de mata, luz contínua

significativas (tabela 13). Em média, os primeiros sinais de floração apareceram por volta dos 200 dias após a semeadura, isto é, aproximadamente 40 dias após o inicio do tratamento fotoperiódico indutor. Deve-se ressaltar que a floração ocorreu apenas nas plantas cultivadas em solo de mata e fotoperíodo de 14h. Das plantas cultivadas em solo de cerrado, neste mesmo fotoperíodo, apenas um indivíduo, do tratamento controle, floresceu, aos 277 dias após a semeadura. Todas as outras plantas permaneceram vegetativas até o final do experimento (300 dias após a semeadura).

O número de dias decorridos entre o aparecimento dos sinais de floração e a antese (abertura das primeiras ligulas do capítulo) variou significativamente entre os tratamentos: este período foi menor nas plantas tratadas com ABA e GA (tabela 13).
3
Em geral, estes sinais de floração apareceram por volta do 25º nó das plantas (tabela 13).

A obtenção dos valores do plastocrono efetuou-se através do acompanhamento do crescimento foliar das plantas. A duração de um plastocrono, isto é, do espaço de tempo compreendido entre estádios correspondentes de folhas sucessivas, apresentou variações entre os tratamentos. Pelos valores apresentados na tabela 14, observa-se que, em solo de mata, o plastocrono tende a ser menor, isto é, as plantas tendem a se desenvolver mais rapidamente neste solo. Nota-se também que, em geral, as plantas tratadas com ABA apresentam os maiores valores de plastocrono e as tratadas com GA, os menores. A análise destes resultados, apesar de confirmar a importância dos solos, dos fotoperíodos e dos reguladores de crescimento, considerados

Tabela 13. Número de dias para o aparecimento dos primeiros sinais de floração, no em que estes sinais apareceram e número de dias para a ocorrência da antese em plantas de Bidens gardneri cultivadas em solo de mata e fotoperíodos natural e de 14 horas.

TRATAMENTO	DIAS PARA FLORAÇÃO	Nº DO NO	DIAS PARA ANTESE
ABA	211,6 ^a	25,6 ^a	23,0 ^b
CEPA	199,6 ^a	24,4 ^a	29,0 ^{ab}
GA ₃	200,3 ^a	26,7 ^a	23,5 ^b
H ₂ O ₂	212,6 ^a	25,8 ^a	33,6 ^a

Tabela 14. Variação do plastocrono (dias) observado em plantas de Bidens gardneri submetidas a diferentes tratamentos de solos, fotoperíodos e reguladores de crescimento.

TRATAMENTO	LUZ CONTINUA		FOTOPERÍODO NATURAL	
	CERRADO	MATA	CERRADO	MATA
GA 3	aAa 8,3	aAc 7,5	aAa 9,1	aAa 8,1
ABA	aAb 13,4	bAa 11,2	aAa 12,1	bAa 9,8
CEPA	aAb 11,3	aAb 9,9	aBa 9,7	aAa 9,3
HO 2	aAb 12,2	aAa 12,5	aAa 10,7	bAa 9,0

DMS solos = 1,6 (letras minúsculas)
5%

DMS fotoperíodos = 1,6 (letras maiúsculas)
5%

DMS reguladores = 2,1 (letras minúsculas +)
5%

isoladamente, não considerou significativas as interações entre solos e fotoperíodos, nem entre solos e reguladores. A influência do solo está presente nos diferentes valores de plastocrono apresentados pelas plantas tratadas com ABA, nos dois fotoperíodos, e pelas plantas do tratamento controle, em fotoperíodo natural. O fotoperíodo, por sua vez, foi significativo apenas para o tratamento com CEPA, em solo de cerrado. Quanto aos reguladores, em solo de cerrado e luz contínua, apenas o GA exerceu influência significativa sobre a duração do plastocrono. Em solo de mata, no mesmo fotoperíodo, somente o tratamento com ABA não diferiu do controle. Em fotoperíodo natural, não foi significativa a influência dos reguladores de crescimento na duração de um plastocrono, em nenhum tipo de solo. A interação conjunta dos três tratamentos (solos x fotoperíodos x reguladores) mostrou-se significativa, bem como a interação entre fotoperíodos e reguladores. A verificação desta interação (tabela 15) indica que, entre os valores médios obtidos das plantas tratadas com os reguladores, independentemente do tipo de solo, a ação do fotoperíodo apenas não se fez sentir no tratamento com GA. Quanto ao efeito dos reguladores nas plantas submetidas aos diferentes tratamentos de luz, sem considerar o substrato, apenas as plantas tratadas com GA e ABA diferiram do controle, em fotoperíodo natural. Já em luz contínua, apenas os tratamentos com CEPA e GA apresentaram valores médios de plastocrono significativamente diferentes do controle.

Tabela 15. Valores médios (dias) representativos da interação entre fotoperíodos e reguladores de crescimento na duração do plastocrono de plantas de Bidens gardneri.

(Letras maiúsculas comparam na vertical e minúsculas na horizontal)

FOTOPERÍODO	GA 3	ABA	CEPA	H.O 2.
luz contínua	Aa 7,9	Ab 12,3	Ac 10,6	Ab 12,3
natural	Aa 8,6	Bb 10,9	Bc 9,5	Bc 9,8

DMS reguladores em cada fotoperíodo = 0,57
5%

DMS fotoperíodos em cada regulador = 1,50
5%

3. DETERMINAÇÃO DO TEOR DE AMIDO E DO TEOR E QUALIDADE DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS EM FOLHAS

Os dados referentes às determinações dos teores de carboidratos solúveis e amido nos dois tipos de folhas, são apresentados na tabela 16. As diferenças, relativas aos tipos de folhas, não foram consideradas significativas. Quanto aos carboidratos solúveis, observa-se que a composição e a quantidade individual são praticamente idênticas nos dois tipos de folhas (tabela 16). Ambas possuem açúcares cujos Rg assemelham-se aos da sacarose e maltose, e pelo menos três componentes que não foram identificados. Na figura 17, o que parecem ser traços de galactose, mostraram-se como sacarose quando a revelação foi feita com uréia e ácido fosfórico, reveladores específicos para frutose livre e ligada. As manchas com Rg semelhante ao da gentiobiose, apresentaram Rg diferente deste dissacarídeo quando o cromatograma foi desenvolvido em outro sistema de solventes (acetato de etila: butanol: piridina:água). Portanto, no que se refere aos parâmetros analisados, as duas folhas não diferem entre si.

Tabela 16. Teor de carboidratos solúveis e amido contido em extratos de folhas "vegetativas" (FV) e "reprodutivas" (FR) provenientes de três plantas de Bidens gardneri.

PLANTA	CARBOIDRATOS SOLÚVEIS		AMIDO	
	(mg / g peso seco)		FV	FR
1	36,05	47,43	50,82	41,78
2	40,07	35,64	53,89	69,67
3	37,06	19,15	38,25	40,47
\bar{x}	37,73 ^a	34,07 ^a	47,65 ^a	50,64 ^a

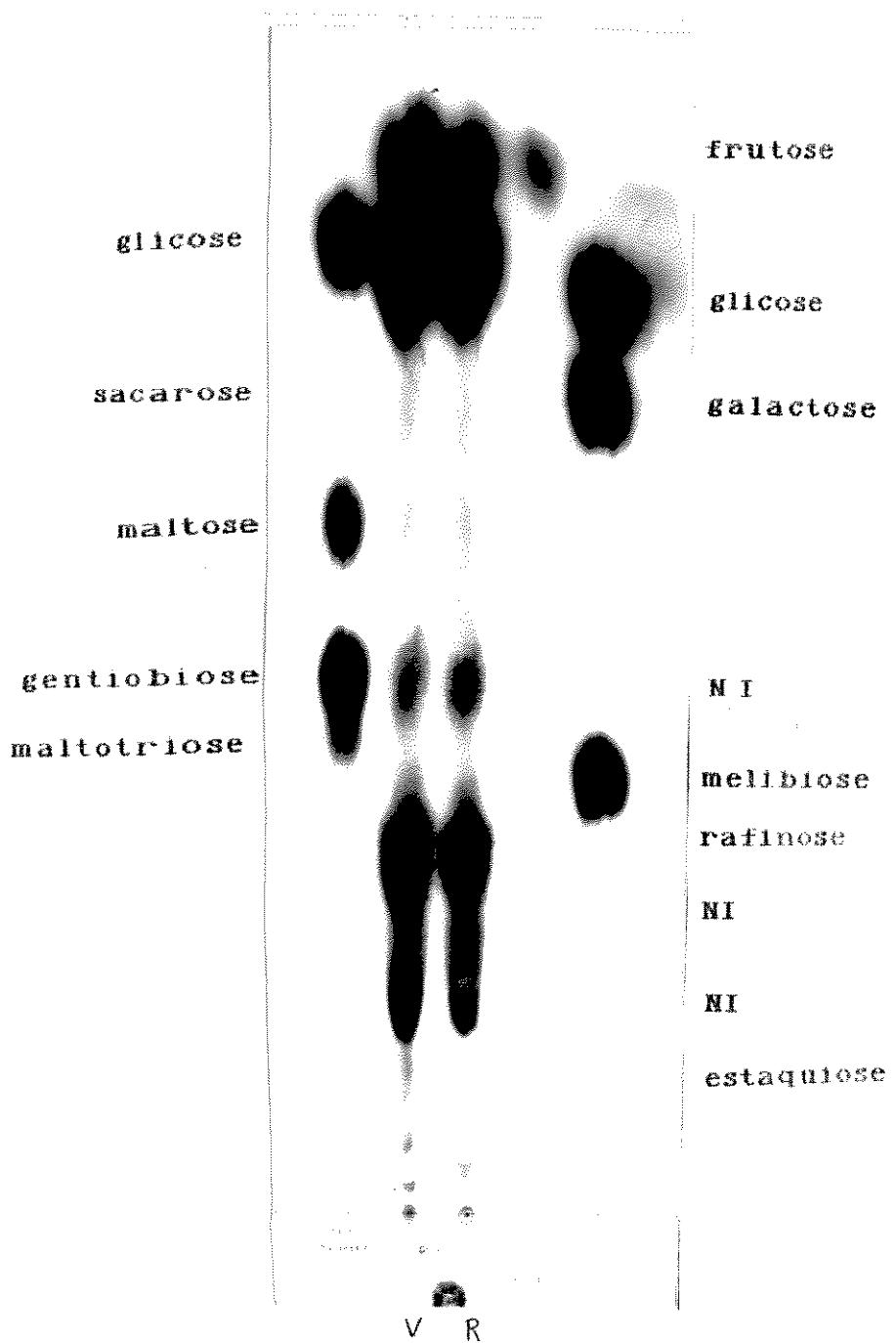


Figura 17. Cromatograma dos carboidratos solúveis em extratos de folhas "vegetativas" (V) e "reprodutivas" (R), desenvolvido em butanol, piridina e água (6:4:3 v/v).

D I S C U S S A O

Da comparação entre os resultados das análises dos solos, apresentados à tabela 1, o que mais ressalta é a diferença no teor de fósforo (P). Sabe-se que, nos solos brasileiros, o P é o elemento cuja falta mais frequentemente limita a produção, principalmente em solos de cerrado (MALAVOLTA, 1980). Segundo os padrões de fertilidade do solo do Instituto Agronômico de Campinas, o teor de P no solo do cerrado de Moji-Guaçu é muito baixo, no solo do cerrado de Itirapina é baixo e, no solo de mata, o teor é considerado alto. Outro aspecto interessante é o teor de matéria orgânica (M.O.%) considerado alto nos solos de mata e cerrado de Moji-Guaçu, e baixo no cerrado de Itirapina, segundo os mesmos padrões de fertilidade do solo. Estes mesmos padrões classificam o pH dos três solos como fortemente ácido. Consequentemente, o teor de cálcio (Ca) neles encontrado é considerado baixo. A quantidade de potássio (K) é média no solo de mata e do cerrado de Moji-Guaçu, e baixa no solo coletado em Itirapina. O teor de magnésio (Mg) é considerado baixo, nos dois solos de cerrado, e médio, no solo de mata.

A acidez potencial ($H+Al$) corresponde aos teores de H⁺³ e Al presentes no complexo de troca. A soma das bases (S) é obtida pela soma dos teores de K⁺¹, Ca⁺² e Mg⁺². A capacidade de troca catiônica (T) pode ser definida como a capacidade que os colóides do solo possuem de reter cátions, sendo diretamente dependente da quantidade de cargas negativas presente. É obtida

+3 +
pela soma de S+Al +H . A matéria orgânica representa a fração mais responsável pelos valores de T, em solos de cerrado (MALAVOLTA, 1980). A saturação em bases (%) é obtida pela fórmula $(S.T)^{-1} \times 100$, e representa uma medida da porcentagem da capacidade de troca catiônica do solo que é ocupada pelas bases.

O alumínio (Al) pode ser o cátion mais abundante em solos tropicais extremamente lixiviados, como os do cerrado. As plantas diferem grandemente em sua sensibilidade ao Al, e o cerrado é particularmente rico em plantas que acumulam acima de 1000ppm Al (em peso seco). Todas as plantas do cerrado desenvolveram, portanto, uma tolerância ao Al, ao qual nenhuma delas é muito sensível, sendo que muitas o acumulam facultativa ou obrigatoriamente. No solo, porém, o Al pode diminuir a disponibilidade de P, Ca, Mg, N, K e, possivelmente, outros nutrientes, de modo que um dos principais efeitos da presença de Al é a deficiência mineral. O escleromorfismo oligotrófico, hipótese que explicaria a morfologia das plantas do cerrado, teria parte da oligotrofia causada pela toxicidade do Al (GOODLAND, 1971).

Foi, portanto, nestes substratos que se desenvolveram quase todos os experimentos comentados à seguir. A própria espécie estudada neste trabalho, Bidens gardneri, em seu estádio inicial de desenvolvimento, é dependente do suprimento de P: seu crescimento é reduzido quando o nível de fósforo no substrato é muito baixo ou muito alto (FELIPPE & DÁLE, 1990).

O comportamento de B. gardneri, observado nos experimentos conduzidos em condições de solo, temperatura e

fotoperíodo dos cerrados de Itirapina e Moji-Guaçu, indica claramente sua dependência do fotoperíodo, no que se refere à floração. Esta ocorreu, independentemente da época de semeadura, entre os meses de dezembro e março (figuras 6 e 7). Outra observação que pode ser feita a partir dos resultados obtidos destes experimentos é a provável ocorrência de um período de juventilidade, isto é, as plantas precisam atingir um determinado estádio de desenvolvimento para que o estímulo floral seja percebido. As plantas que, por ocasião do fotoperíodo indutor, não alcançaram tal estádio, permaneceram vegetativas até o ano seguinte quando, então, estavam aptas a florescer. Isto pode ser observado nas plantas semeadas em outubro, em Itirapina (figura 6), e novembro, em Moji-Guaçu (figura 7), e cultivadas sob sombrite. Este fato, somado a vários outros em que as plantas cultivadas a pleno sol apresentaram sinais de floração antes que as mantidas sob sombrite, aponta para uma provável influência da irradiação sobre o tempo necessário para a floração. Uma possível explicação para este fenômeno baseia-se no fato de que, apesar de muitas espécies vegetais apresentarem uma taxa de crescimento relativo (TCR) aproximadamente constante numa ampla faixa de irradiação, desde que cultivadas, desde o início, em cada condição de intensidade luminosa, as plantas cultivadas em menores intensidades luminosas apresentam um retardamento do crescimento, quando comparadas com plantas mantidas em altas irradiações. Este atraso ocorre na fase de desenvolvimento da plântula, antes que as adaptações à baixa irradiação se completem (VAN DOBBEN et al., 1981). FELIPPE & DALE (1990) verificaram que *B. gardneri* apresenta uma TCR bastante elevada.

Nos primeiros 28 dias, as plantas aumentaram seu peso seco em mais de 20 vezes. Este aumento estaria relacionado com a taxa de fotossíntese líquida. Em condições de irradiação atenuada, as plantas, geralmente, têm diminuída sua capacidade fotosintética, o que se refletiria em seu ritmo de desenvolvimento (CORRE, 1983). E, provavelmente, devido a este atraso no desenvolvimento que as plantas cultivadas sob sombrite tiveram dilatado seu período de juvenilidade. Este período teve uma duração mínima entre 3 meses (Moji-Guaçu) e 4 meses (Itirapina).

Pela figura 8, referente ao experimento de floração realizado em casa de vegetação, observa-se que o fotoperíodo de 12 horas já é suficiente para induzir alguma floração que, no entanto, só vai ocorrer mais abundantemente em fotoperíodo de 14 horas. Como, nas condições do estado de São Paulo, a duração do dia, no decorrer do ano, nunca atinge 14 horas (figura 1), pode-se afirmar que, em condições naturais, o fotoperíodo ótimo para a floração desta espécie situa-se entre 12 e 13,6 horas.

É comum, no reino vegetal, que as últimas folhas, anteriores às estruturas reprodutivas, sejam de pequeno tamanho e forma simples. Este fato é resultado de uma forte inibição do crescimento do primôrdio e, provavelmente, relaciona-se a fatores inerentes ao próprio ápice (BERNIER et al., 1981a). No caso de *B. gardneri*, além da redução do tamanho, as folhas imediatamente anteriores ao aparecimento dos capítulos sofrem uma completa mudança de forma (figuras 9 e 10). Esta mudança pode estar relacionada a alterações no equilíbrio de vários fatores que, comprovadamente, afetam o tamanho e/ou a forma das folhas,

ressaltando-se as giberelinas e as citocininas (ENGELKE et al., 1973). No entanto, os experimentos realizados, neste trabalho, com aplicação exógena de GA₃, não produziram alterações nesta mudança do padrão foliar, embora tivessem induzido alterações na morfologia das folhas. A análise qualitativa e quantitativa dos carboidratos solúveis encontrados nas folhas (tabela 16), mostrou que não há diferença, no que se refere a estes compostos, entre os dois tipos de folhas. O mesmo ocorre em relação ao amido. Estes resultados diferem dos encontrados por BODSON (1977) que, estudando os teores de carboidratos solúveis e amido nas folhas e gemas de Sinapis alba, em transição da fase vegetativa para a reprodutiva, sugeriu haver uma correlação entre estes compostos e a floração. ZAIDAN (1987), porém, verificou que os níveis de carboidratos solúveis e amido, em folhas de plantas de Hyptis brevipes mantidas em condições indutoras e não indutoras da floração, observados durante 24 horas, não se apresentaram muito diferentes entre si.

Quanto ao crescimento, B. gardneri parece estar diretamente subordinada a uma interação entre fotoperíodo e nutrição. Pelos resultados representados nas figuras 11 e 12-A, pode-se observar que a influência exercida pelo fotoperíodo no crescimento das plantas varia com o substrato. As plantas cultivadas em solo de cerrado apresentam altura média crescente conforme se aumenta o número de horas diárias de luz. O crescimento máximo é atingido no fotoperíodo de 14h e, a partir dai, as plantas gradativamente apresentam menor altura, até os fotoperíodos de 20 e 24h. Já em solo de mata, embora a altura das plantas aumente com o fotoperíodo, atingindo o crescimento máximo

também em 14h, a partir daí ocorre uma relativa estabilização do crescimento, com pequenas variações entre os tratamentos. Portanto, nos fotoperíodos maiores que 16h, a influência da duração do período de luz no crescimento das plantas cultivadas em solo de cerrado é diferente da observada em plantas cultivadas em solo de mata.

Um fato interessante é que, nos fotoperíodos de 12h, 14h e 16h, e apenas nestes, as plantas cultivadas em solo de cerrado apresentam alturas médias superiores (embora estatisticamente iguais) às apresentadas pelas plantas em solo de mata, cujas propriedades nutricionais são comprovadamente mais ricas (tabela 1). Considerando-se que estes fotoperíodos são justamente aqueles em que se verificou a floração (figura 8) e que, nas condições naturais dos cerrados do estado de São Paulo, o fotoperíodo varia de 12 horas (meados de setembro) a 13,6 horas (final de dezembro), decrescendo a partir daí até atingir novamente 12 horas em fins de março (figura 1), temos, nesta interrelação entre o solo e o fotoperíodo, um dos aspectos da estratégia fenológica utilizada por esta espécie em sua adaptação ao ecossistema do cerrado.

Trabalhando com *Chenopodium album*, GIFFORD & TEPPER (1962), observaram relação semelhante entre fotoperíodo indutor, desenvolvimento das plantas e morfologia foliar. Eles verificaram que, quando submetida a fotoperíodos indutores, esta espécie apresentava uma diminuição do intervalo plastocrônico (isto é, um aumento na taxa de formação de primórdios foliares) e uma mudança na anatomia foliar no ápice.

Um outro experimento verificou o comportamento de *B. gardneri* em substratos compostos de diferentes proporções de solo de mata e de cerrado, em fotoperíodo de 24h (figuras 13 e 14). Observou-se, neste experimento, que as menores alturas médias foram obtidas em plantas cultivadas apenas em solo de cerrado e que o crescimento da planta aumentou gradativamente conforme aumentava a proporção de solo de mata. Considerando-se também os dados apresentados na figura 11, os resultados deste experimento confirmam a interrelação do substrato e do fotoperíodo no crescimento da espécie.

Embora o número médio de nós tenha apresentado alguma variação entre os tratamentos (tabela 7), estas diferenças não foram estatisticamente significativas, isto é, as diferentes alturas são devidas ao crescimento do entrenó, o que talvez indique a participação de hormônios vegetais neste processo. Foram, porém, significativas as variações de peso fresco e peso seco ocorridas entre os tratamentos. Estas diferenças poderiam ser creditadas, provavelmente, à maior disponibilidade de nutrientes que produziria plantas mais vigorosas e fotossinteticamente mais eficientes, neste fotoperíodo. Pela tabela 8, verifica-se que apenas no tratamento 1 (solo de cerrado) o peso seco das folhas foi superior ao do caule. Nos demais tratamentos, a matéria orgânica foi gradativamente alocada nos caules, conforme aumentava a proporção de solo de mata e, consequentemente, a altura atingida pelas plantas. No que se refere à distribuição da matéria seca entre as partes aérea e subterrânea das plantas, houve alguma variação entre os tratamentos, porém, a relação verificada nas plantas cultivadas

em solo de mata não diferiu estatisticamente da observada nas plantas em solo de cerrado. Segundo CHAPIN (1980), plantas de habitats não férteis maximizam a absorção de nutrientes mais através de uma alta relação raiz:parte aérea (isto é, através de um aumento do sistema radicular) e de associações com micorrizas, do que através de um aumento na capacidade de absorção das raízes. No presente estudo, porém, a relação entre o peso seco das partes aérea e radicular não acompanhou as variações na composição do solo.

MELHEM (1975) utilizou-se de experimento semelhante para estudar a influência do solo no desenvolvimento de plântulas de Dipteryx alata, uma espécie arbórea dos cerrados. A autora verificou que as sementes isoladas não germinaram no solo da mata do Instituto de Botânica, mas germinaram em todos os solos de cerrado utilizados no experimento. Ela atribuiu este fato ao baixo valor de pH (3,9) e ao elevado teor de alumínio (4,1 e.mg/100g) encontrados na amostra utilizada de solo de mata. Neste trabalho com B. gardneri, porém, os aquênios germinaram indiferentemente em solo de mata ou de cerrado.

Para se aprofundar o estudo da interrelação entre fotoperíodo e nutrição no desenvolvimento desta espécie, montou-se um experimento em que as plantas foram cultivadas em areia e diferentes concentrações da solução nutritiva de Hoagland, em fotoperíodo natural (posteriormente 14h) e luz contínua. A análise dos parâmetros de crescimento (tabela 9), mostra que o teor de nutrientes influiu diretamente no desenvolvimento das plantas, uma vez que não apenas a altura, mas também o número de

nós, variou entre os tratamentos. Os maiores valores de crescimento foram atingidos nos tratamentos H e 2H. As diferenças significativas entre os tratamentos (letras minúsculas) repetem-se em todos os parâmetros analisados.

Quanto à distribuição da matéria seca entre as diferentes partes das plantas (tabela 10), verifica-se que somente no controle, que recebeu apenas água, o peso seco das folhas superou o peso do caule, provavelmente devido à pequena altura apresentada pelas plantas. Deve-se considerar, porém, na análise dos resultados deste experimento, que as plantas receberam radiação solar atenuada pelo vidro e pelo sombrite, num total aproximado de apenas 30% da irradiância incidente no ambiente externo. CORRE (1983) cita, como principais adaptações à luz de baixa intensidade, a formação de folhas mais finas, com maior teor de água, resultando em maior área foliar específica, e a diminuição do peso radicular. WASSICK *et al.* (1956) verificaram que a intensidade luminosa pode modificar a anatomia e a morfologia das folhas, durante seu desenvolvimento; inclusive o número e dimensões das células do mesófilo. A formação de folhas finas em luz fraca é geralmente aceita como uma adaptação útil que permite à planta aumentar sua superfície foliar relativa e, portanto, melhorar sua interceptação da luz (VAN DOBBEN *et al.*, 1981).

No que se refere à distribuição da matéria orgânica, a matéria seca não utilizada no crescimento radicular será preferencialmente direcionada para caules e peciolos e não para lâminas foliares. Portanto, em intensidade mais baixa de luz, o peso da raiz diminui em favor do caule, enquanto o peso foliar

permanece relativamente inalterado. A diminuição do peso radicular pode ser entendida como uma mudança na capacidade competitiva por energia, água e nutrientes, entre a raiz e a parte aérea (CORRE, 1983). A interpretação destes dados de desenvolvimento deve ser observada com cuidado porque, além das condições ambientais de luz, outros fatores, como a umidade e a temperatura, podem também afetar o desenvolvimento das plantas (MORGAN & SMITH, 1981).

E interessante notar que a distribuição da matéria seca entre as partes aérea e radicular foi influenciada pela interrelação nutrição x fotoperíodo, embora os fotoperíodos não apresentassem diferenças que fossem significativas entre si. Este fato ajuda a explicar o maior crescimento apresentado pelas plantas em solo de cerrado e fotoperíodos de 12h, 14h e 16h (figura 12) e a estratégia fenológica desta espécie, onde o fotoperíodo indutor da floração propiciaria, talvez, uma taxa maior de fotossíntese e/ou um aproveitamento mais eficiente dos nutrientes e fotossintatos, que se traduziria numa taxa de crescimento mais acelerada.

O fato da floração ter ocorrido apenas no tratamento em que a solução nutritiva de Hoagland foi diluída no dobro do volume recomendado de água (H/2) indica que os níveis nutricionais considerados ideais (H) ou excessivos (2H) para o desenvolvimento vegetal inibem a floração desta espécie, mesmo em fotoperíodo indutor. Esta inibição pode ser exercida diretamente sobre a indução floral ou pelo prolongamento do período de juventude. Portanto, a floração de B. gardneri não

é governada apenas pela duração do dia ou da noite, mas é também influenciada pelo teor de nutrientes disponíveis à planta que, obrigatoriamente, deve ser baixo. Assim, não apenas o crescimento mas também a floração desta espécie estão subordinados a uma interação entre fotoperíodo e nutrição. Temos aqui, portanto, mais um aspecto importante da adaptação desta espécie ao seu ambiente.

No entanto, as relações entre o teor de nutrientes do substrato e o crescimento vegetal nem sempre são lineares. KUIPER (1988), estudando as respostas de Plantago major ssp pleiosperma a alterações no fornecimento de nutrientes, verificou não haver relação direta entre taxa de crescimento e teor de íons. O autor sugere que esta taxa estaria relacionada à produção de citocininas na ponta das raízes. A produção do hormônio seria sensível à concentração mineral do meio, afetando o crescimento da planta e a razão entre as partes aérea e radicular. Com relação à floração, experimentos recentes têm demonstrado que a resposta ao comprimento do dia é profundamente alterada por vários outros fatores ambientais. No cv. Violeta de Ipomoea nil (Pharbitis), uma PDC, a produção de flores em DL pode ser induzida por vários tratamentos, incluindo nutrição pobre, alta irradiação, baixa temperatura, remoção de raízes e aplicação de citocinina (VINCE-PRUE & GRESSEL, 1985). Em Brassica, concentrações supra-ótimas de açúcares inibem a floração, indicando uma provável interação entre fotossíntese e fotoperíodo na indução (FRIEND, 1984).

O papel de alguns reguladores de crescimento no

desenvolvimento desta espécie, em solo de mata e de cerrado, foi estudado em experimento onde as plantas foram tratadas com GA₃, CEPA e ABA, em luz continua e fotoperíodo natural (passando, posteriormente, a 14h). Tanto os solos quanto os reguladores de crescimento e os fotoperíodos influiram na altura das plantas, representada na figura 16. Também ocorreu interação significativa entre solos x reguladores x fotoperíodos, solos x reguladores e reguladores x fotoperíodos. Apenas não apresentou efeito significativo a interação solos x fotoperíodos, isto é, as diferentes alturas apresentadas pelas plantas cultivadas em solo de mata ou de cerrado, independentemente do regulador de crescimento com que foram tratadas, não são devidas ao fotoperíodo.

Da análise da interação entre os tipos de solos e os reguladores de crescimento (tabela 11), temos que o GA influiu na altura das plantas cultivadas em ambos os solos. O tratamento com CEPA, porém, apresentou efeitos significativos apenas em solo de mata. Temos, neste caso, uma possível relação entre nutrição mineral e efeito do regulador (etileno). O Ácido abscísico (ABA), considerando-se apenas a presente interação, não produziu efeitos significativos.

Analizando-se a relação entre fotoperíodos e reguladores de crescimento (tabela 12), sem se considerar os tipos de solo, verifica-se que apenas o efeito do GA não foi influenciado pelos fotoperíodos utilizados. Em luz continua, o ABA teve efeito inibidor do crescimento e, em fotoperíodo natural, todos os reguladores promoveram significativamente, a altura das plantas. Ao que parece, portanto, o efeito do ABA não

apresenta relação com a nutrição mineral (tabela 11) mas varia conforme o tratamento fotoperiódico, inibindo o crescimento em luz contínua e o promovendo em fotoperíodo natural. O CEPA, no entanto, tem seu efeito aparentemente subordinado tanto à nutrição mineral quanto ao fotoperíodo, promovendo o crescimento desta espécie apenas em condições de solo de mata e fotoperíodo natural. O ácido giberélico, por sua vez, promoveu o crescimento em todas as condições experimentais.

No que se refere à floração, nenhum dos reguladores apresentou efeito promotor ou inibitório. Aproximadamente 40 dias após a transferência das plantas do fotoperíodo natural para fotoperíodo de 14h (promotor da floração), verificou-se a ocorrência da heterofilia que precede a floração, em todos os tratamentos, em solo de mata. A única diferença observada entre os tratamentos com os reguladores de crescimento, refere-se ao intervalo de tempo entre a observação da heterofilia e a abertura das primeiras ligulas dos capítulos (tabela 13). Este tempo médio foi menor nas plantas tratadas com ABA (23 dias) e com GA (23,5 dias). Apenas nas plantas tratadas com CEPA (29 dias) este intervalo de tempo não diferiu significativamente do controle (33,6 dias).

Dá-se o nome de evocação aos eventos que ocorrem no ápice e que o comprometem com a formação da flor (EVANS, 1969). Vários fatores, promotores ou inibidores, estão envolvidos no controle da evocação. Acredita-se que esta etapa do desenvolvimento ocorra apenas quando todos os fatores estão presentes no ápice, no tempo e concentração apropriados. Enquanto

assimilados e reguladores de crescimento estão geralmente presentes na maioria das plantas, alguns destes compostos podem estar ausentes ou em concentrações sub ou supra-ótimas. Portanto, cada fator não atua necessariamente no mesmo sentido, em todas as plantas. A variação genética e as condições de crescimento presentes e passadas fazem com que diferentes fatores do complexo se tornem críticos ou limitantes em diferentes espécies ou, numa mesma espécie, em diferentes ambientes (BERNIER, 1988).

Apesar do tratamento com ABA ter apresentado o tempo mais curto entre a observação da heterofilia e a antese, observações experimentais demonstraram que aplicações exógenas de ABA são inibitórias à floração em várias PDC e PDL mantidas em condições indutoras (BERNIER *et al.*, 1981b). Este hormônio não parece desempenhar um papel muito importante na transição floral. Talvez ele funcione como um inibidor geral, produzido mais ou menos constantemente, em qualquer comprimento do dia, sendo seu efeito superado, em condições indutoras, pela quantidade crescente de promotores (BERNIER, 1988).

O etileno promove a floração em Bromeliaceae e em plantas de outras famílias, como Anacardiaceae (ABELES, 1973) mas a inibe em muitas PDC (ZEEVAART, 1978). No caso de *B. gardneri*, porém, não houve efeito aparente da aplicação deste regulador de crescimento.

Embora o papel das giberelinas no controle do alongamento do entrenó seja geralmente reconhecido, sua participação no controle da evocação é motivo de controvérsias. Os resultados obtidos, por vários pesquisadores, são conflitantes e há muitos motivos para esta aparente complexidade, como qual,

entre os vários GAs, é realmente efetivo na espécie em estudo, que outros tratamentos estão associados à aplicação deste regulador de crescimento, qual o melhor momento para esta aplicação e quais as condições de crescimento impostas às plantas (BERNIER, 1988). No que se refere a *B. gardneri*, as aplicações de ácido giberélico promoveram o alongamento do entrenó e modificações na forma das folhas, mas não apresentaram efeito aparente sobre a floração.

O aspecto mais interessante deste experimento, no entanto, é que apenas as plantas cultivadas em solo de mata apresentaram floração. As cultivadas em solo de cerrado apresentaram, em geral, pequeno crescimento em altura e, com exceção de uma planta do controle, não floresceram. Uma provável explicação para esta ocorrência seria a irradiação (atenuada por sombrite) recebida pelas plantas em seu crescimento inicial, quando ainda se encontravam na casa de vegetação 2. O efeito desta irradiação atenuada, em interação com a pobreza nutricional do solo de cerrado, seria a inibição do desenvolvimento destas plantas que nunca atingiram a maturidade. Nem mesmo a transferência para as condições da casa de vegetação 1, onde a irradiação é bastante semelhante à registrada no ambiente externo, a pleno sol, conseguiu reverter esta influência inibitória e as plantas permaneceram vegetativas até o final do experimento (300 dias após a semeadura). Sabe-se que nem todo meristema pode reagir a condições que promovem a floração e, neste caso, diz-se que o meristema é "incompetente". Em muitos casos, é impossível saber que fator (idade, número de nós, área

foliar, distância das raízes ou outros fatores mais sutis) seria crítico para a obtenção da "competência" (BERNIER, 1988). A capacidade de reagir a condições que promovem a floração pode estar presente em meristemas jovens, não zonados e mitoticamente ativos, e desaparecer em meristemas mais velhos. Bidens radiata, por exemplo, pode ser induzida à floração nas primeiras 96 horas após a germinação (POULHE *et al.*, 1984). Após este período, o meristema deixa de responder às condições indutoras. Esta perda de competência permanece não explicada mas poderia estar relacionada ao estabelecimento de um padrão filotático típico da morfogênese vegetativa. Assim, a competência do meristema, em plantas herbáceas, não é um caráter fixo, mas quase nada sabemos sobre sua base molecular e celular (BERNIER, 1988). No caso do presente experimento com B. gardneri, as condições experimentais teriam permitido uma tal interação entre irradiação e nutrição que os meristemas foram irreversivelmente impedidos de se tornarem "competentes". O comportamento destas plantas talvez seja uma indicação de que o papel da irradiação no desenvolvimento vegetal não esteja restrito apenas à fotossíntese.

Para a verificação de eventuais influências dos reguladores de crescimento no ritmo do desenvolvimento vegetativo de B. gardneri, procedeu-se à determinação do intervalo plastocrônico desta espécie, com o intuito de compará-lo com o apresentado pelos indivíduos tratados com os diferentes reguladores.

De maneira geral, os intervalos plastocrônicos observados em plantas cultivadas em solo de mata tenderam a ser menores que os observados em solo de cerrado, isto é, as plantas

tendem a se desenvolver mais rapidamente em solo de mata (tabela 14). Outro aspecto geral observado no experimento, é que as plantas tratadas com ABA, em todas as condições de estudo, apresentaram quase sempre os maiores valores médios de plastocrono, significando que este regulador tende a inibir o desenvolvimento desta espécie. Por outro lado, o GA tende a acelerar o desenvolvimento, em todas as condições experimentais, apresentando sempre os menores valores de plastocrono.

A análise estatística dos resultados apontou como significativo o efeito isolado dos solos, dos fotoperíodos e dos reguladores de crescimento, nas variações observadas nos valores dos intervalos plástocrônicos. Também influiram significativamente as interações solos x fotoperíodos x reguladores e fotoperíodos x reguladores. Não foram significativas as interações solos x fotoperíodos nem solos x reguladores.

O efeito do solo está presente na diferença entre os valores de plastocrono observados nas plantas tratadas com ABA, nas duas condições fotoperiódicas do experimento (tabela 14). Também é atribuída ao solo a diferença verificada entre os plastocronos do tratamento controle, em fotoperíodo natural.

Quanto aos fotoperíodos, seu efeito é principalmente notado no valor apresentado pelas plantas tratadas com CEPA (9,7 dias), quando comparado com o controle (10,7 dias).

O efeito dos reguladores de crescimento, nas plantas cultivadas em solo de cerrado e fotoperíodo de 24h, restringiu-se ao tratamento com GA (tabela 14) já em solo de mata, no mesmo

fotoperíodo, os tratamentos com GA e com CEPA influiram significativamente no plastocrono apresentado pelos indivíduos tratados, em relação ao controle. Em fotoperíodo natural, porém, nenhum regulador de crescimento alterou significativamente o desenvolvimento das plantas. Este fato poderia significar uma provável relação entre a ação dos reguladores e o fotoperíodo. Esta hipótese é confirmada pela análise da relação entre fotoperíodos e reguladores de crescimento (tabela 15). Segundo esta análise, o fotoperíodo foi significativo no desenvolvimento apresentado pelas plantas tratadas com CEPA, ABA e H₂O (controle). O fato das plantas controle terem seu desenvolvimento influenciado pelo fotoperíodo, significaria, na verdade, que apenas o GA teria apresentado ação efetiva sobre o plastocrono, independentemente do tipo de solo e do fotoperíodo, como anteriormente verificado com relação ao crescimento.

MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH (1973) e MAKSYMOWYCH *et al.* (1976) aplicaram ácido giberélico em entrenós jovens de Xanthium e observaram um aumento no número de entrenós e aceleração na iniciação foliar. A duração de um plastocrono foi reduzida de 3,3 para 1,9 dias. A taxa de formação foliar aumentou 17 vezes. A área e o comprimento das folhas foram reduzidos de modo não permanente, uma vez que a reversão foi observada oito semanas após o tratamento. A morfologia foliar também foi afetada, fazendo com que, em vez das folhas deltoides típicas, fossem produzidas folhas lanceoladas. FELIPPE & GIULIETTI (1971) verificaram que o GA, em condições de DL, alterava completamente a forma das folhas do eixo principal de plantas de Porophyllum lanceolatum. Em B. gardneri, verificaram-se, também, alterações

na morfologia foliar. As folhas desta espécie, cujas formas habituais podem ser observadas à figura 9A, passaram a apresentar forma estreita e alongada, lanceolada. As alterações na morfologia foliar não são facilmente explicáveis, mas é óbvio que o padrão de desenvolvimento da lâmina é parcialmente alterado e a atividade meristemática da folha é afetada. Alterações fisiológicas e metabólicas estão indubitavelmente associadas às mudanças morfogenéticas. É possível que o mecanismo regulador da ação do GA envolva mudanças no DNA, RNA e na síntese de proteínas (MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWICH, 1973).

Os efeitos do CEPA e do ABA mostraram-se mais dependentes do fotoperíodo. As plantas tratadas com CEPA tiveram seu plastocrono significativamente diminuído em luz contínua, porém, não diferiram do controle em condições de fotoperíodo natural. O tratamento com ABA inibiu significativamente o desenvolvimento das plantas em fotoperíodo natural, porém, esta inibição não se verificou quando as plantas foram cultivadas em luz contínua.

O valor de um plastocrono apresentado por plantas de *B. gardneri* cultivadas em solo de cerrado, em condições de casa de vegetação, foi de 10,7 dias (tabela 14). Este valor é bastante inferior ao apresentado por plântulas da espécie arbórea de cerrado *Kielmeyera coriacea* que, cultivadas em vasos, na região de Itirapina, apresentou plastocrono de 35 dias (ARASAKI, 1988). Porém, quando cultivadas em condições controladas, em Edimburgo, estas mesmas espécies apresentaram, respectivamente, plastocronos de 4 dias (ZAYDAN, comunicação pessoal) e de 8-12 dias (DALE,

1991).

A diferença entre os plastocronos apresentados por estas espécies de cerrado reflete-se também na taxa de crescimento relativo (TCR) de cada uma. Quando cultivada em areia lavada, solução nutritiva de Hoagland e condições controladas, simulando as de cerrado, *B. gardneri* apresentou TCR de $0,14 - 0,23 \text{mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$ (FELIPPE & DALE, 1990) e *K. coriacea* de $0,035 \text{mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$ (SELF, 1989). Em condições de cerrado, porém, ARASAKI (1988) encontrou, para *K. coriacea*, uma TCR de $0,023 \text{mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$.

Para finalizar, serão feitas algumas considerações gerais sobre as estratégias fenológicas observadas em *B. gardneri*, e sobre a importância desses estudos para a compreensão dos vegetais em seu ambiente.

Até mais ou menos recentemente, a abordagem fenológica era, geralmente, negligenciada na maioria dos estudos sobre ecossistemas. Atualmente, porém, informações fenológicas, obtidas a partir do estudo intensivo de determinadas áreas, são utilizadas a fim de relacionar fatos referentes ao estabelecimento das espécies, períodos de crescimento e reprodução, etc., com o intuito de se obter um panorama integrado dos processos produtivos de um ecossistema. Os parâmetros fenológicos devem se concentrar nos aspectos ritmicos do ciclo de uma planta, que sejam úteis na caracterização da estratégia evolucionária das espécies. Em outras palavras, dever-se considerar as variáveis fenológicas como informações que, juntamente com os aspectos arquiteturais da organização da planta, as modalidades de alocação de recursos, os equilíbrios

sazonais de carbono e água e as características reprodutivas e genéticas, vão fornecer um quadro geral da estratégia evolucionária das espécies. Estas características evoluíram como adaptações das populações aos ambientes que encontraram através de sua história e elas permitem que as espécies sobrepunham as várias dificuldades ambientais e sobrevivam às condições competitivas de qualquer ecossistema. O ciclo anual de eventos fenológicos de uma espécie, dado pela sucessão ou sobreposição de suas fenofases, constitui a fenodinâmica daquela população neste local e ecossistema, enquanto que os ritmos anuais das fenofases constituem seu fenorritmo para aquele período de observação. O conceito de estratégia fenológica refere-se à relação entre a fenodinâmica de uma espécie e as condições ambientais e competitivas em que ela completa seu ciclo anual. A estratégia fenológica, juntamente com outros aspectos, como a organização da planta, alocação de energia e nutrientes, etc., configura a estratégia evolucionária da espécie. Uma estratégia fenológica é significativa apenas quando se relaciona a um ecossistema particular e a seu ambiente e, embora esta estratégia deva ser explicada em termos ecológicos, ela permite generalizações evolutivas referentes tanto à espécie quanto ao ecossistema como um todo (MONASTERIO & SARMIENTO, 1976).

Em estudo das estratégias fenológicas apresentadas por várias plantas de diferentes estratos das savanas tropicais da Venezuela, os autores acima citados classificam as plantas estudadas em vários grupos, de acordo com o hábito e estratégias que apresentam. As características verificadas em *B. gardneri*,

nestes experimentos e em observações de campo, aproximam-na das espécies reunidas no grupo 4 e denominadas plantas anuais de ciclo longo. A fenodinâmica deste grupo pode ser resumida como a seguir: (1) a germinação ocorre um a dois meses após a chegada das chuvas. Após uma fase curta de desenvolvimento vegetativo, que varia de algumas semanas a três meses, de acordo com a espécie, tem início o processo de floração; (2) o restante do ciclo de vida parece ser dominado por atividades reprodutivas. A floração pode se estender até por quatro meses de produção continua de flores. Após o inicio das fases reprodutivas, ainda ocorre algum desenvolvimento vegetativo, com a formação simultânea de folhas, flores e frutos; (3) quando termina a estação chuvosa, estas plantas declinam rapidamente, mas os frutos maduros podem persistir, por um longo tempo, nas partes secas das plantas. Finalmente, todas as sementes se dispersam de tal modo que o banco de sementes permanece no solo de cinco a seis meses, até o início de um novo ciclo. Estas observações fenodinâmicas correspondem perfeitamente às fases do ciclo anual de B. gardneri verificadas em condições dos cerrados de Itirapina e Moji-Guaçu, onde observações regulares de campo vêm sendo efetuadas desde 1982.

Um aspecto interessante observado em B. gardneri é a capacidade desta espécie de desenvolver um novo crescimento basal em plantas aparentemente secas, após o término de um ciclo anual. MONASTERIO & SARMIENTO (1976) verificaram o mesmo comportamento em Borreria suaveolens e Tephrosia tenella. Os autores relacionam este comportamento com a ausência de queimadas e classificam estas plantas em anuais ou perenes, conforme a frequência do

fogo. No caso de B. gardneri, porém, como esta observação foi feita em cerrado de Itirapina, que raramente é queimado, a classificação desta espécie em anual ou perene parece estar na dependência da maior ou menor pluviosidade verificada no período do inverno. O clima onde predominam nossos cerrados se caracteriza por apresentar duas estações perfeitamente distintas: uma seca, que coincide com o inverno, ou com os dias curtos, e outra de chuvas, correspondendo ao verão, ou aos dias longos (COUTINHO, 1976). Os exemplares "perenes" foram, na verdade, encontrados no campo após os invernos de 1989 e 1990, que foram excepcionalmente chuvosos na região. Dois outros fatos reforçam a possibilidade desta hipótese: as características do sistema radicular desta espécie (densamente ramificado, com aparência das raízes fasciculadas, características das gramíneas e que, portanto, se distribuem pelas camadas superficiais do solo, mais sujeitas à seca) e sua sensibilidade ao estresse hídrico (as folhas e o ápice do caule murcham rapidamente nesta condição).

Em experimento preliminar, cujos dados não foram apresentados nos resultados, tentou-se verificar se B. gardneri apresenta ciclo anual ou perene. Ao término do experimento com reguladores de crescimento, as plantas cultivadas em solo de mata e que apresentavam floração, foram transferidas para vasos maiores e divididas em dois lotes. Um destes lotes continuou em fotoperíodo indutor (14h) e outro passou a receber luz contínua (fotoperíodo não indutor). As plantas em 14h, juntamente com a emissão de novas partes vegetativas na porção basal, continuaram a produção de flores. Em geral, as partes mais altas das plantas,

onde se prendiam os aquênios resultantes da floração anterior, secaram, embora continuassem eretas e presas às plantas. A produção de flores, em maior ou menor intensidade, foi continua durante todo o período de observação. Nas plantas transferidas para luz contínua, houve também a produção de novas estruturas vegetativas na base das plantas, sendo que a produção de flores continuou por um período aproximado de dois meses. Depois disso, as plantas permaneceram em estado vegetativo pelo resto do período de observação, que se estendeu por seis meses (181 dias). As plantas receberam água regularmente e, ao término deste experimento preliminar, haviam sido semeadas há 480 dias.

Portanto, ao que parece, *B. gardneri* comporta-se como anual ou perene, na dependência da frequência de chuvas. Esta plasticidade seria, talvez, mais um aspecto da estratégia utilizada por esta planta para sobreviver às condições do cerrado. A farta produção de aquênios e a longevidade por eles apresentada (todos os aquênios utilizados neste trabalho foram coletados em 1987 e sempre apresentaram alta capacidade de germinação) são características de plantas invasoras anuais (HILL, 1977). No entanto, sua dependência fotoperiódica e de baixa fertilidade de solo para floração, impediriam que esta espécie se espalhasse por latitudes mais baixas ou fora do ambiente do cerrado.

A afirmação, feita por FITTER & HAY (1983), de que muitas espécies, aparentemente, adaptadas a habitats desfavoráveis, crescerão melhor quando cultivadas em condições mais favoráveis e que, na verdade, devem sua preferência ecológica à baixa capacidade competitiva e alta tolerância a

extremos, não parece se aplicar a B. gardneri. É verdade que a espécie apresenta crescimento vegetativo mais exuberante quando cultivada em condições mais favoráveis de nutrição, porém, ela não se reproduz nestas condições. Sua preferência ecológica deve, portanto, estar ligada a outros aspectos relacionados à sua própria história evolutiva.

Dever-se, porém, atentar para o fato de que, conforme anteriormente mencionado, todos os aquênios utilizados neste trabalho foram coletados de uma única população, estabelecida no cerrado de Itirapina. É possível que outras populações desta espécie venham a apresentar comportamento fotoperiódico diverso do constatado nestes experimentos, a exemplo do verificado com Stevia rebaudiana (VALIO & ROCHA, 1977; KUDO & KODA, 1977; FELIPPE, 1977; SAKAGUCHI & KAN, 1982).

R E S U M O

Dentro de uma perspectiva maior de se conhecer aspectos da ecófisiologia do desenvolvimento de espécies nativas do cerrado, *Bidens gardneri* Baker foi escolhida por apresentar comportamento fotoperiódico para floração.

Foram, inicialmente, realizados estudos do desenvolvimento desta espécie, em nove condições fotoperiódicas (8h, 8h+NI, 10h, 12h, 14h, 16h, 18h, 20h e 24h) e em dois tipos de solo (mata e cerrado). Este estudo confirmou o caráter estenofotoperiódico da espécie, uma vez que a floração ocorreu apenas nos fotoperíodos de 12h, 14h, 16h e 8h+NI, e verificou a influência do fotoperíodo e do solo em seu crescimento. O caráter fotoperiódico foi também confirmado por experimentos instalados nas condições de solo, temperatura e fotoperíodo de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo.

Outro experimento, utilizando como substrato diferentes proporções de solos de mata e cerrado, e em fotoperíodo de 24h, verificou que a altura das plantas aumentou com o aumento da proporção de solo de mata no substrato e que, num mesmo fotoperíodo, a planta apresentou diferentes alturas, evidenciando a interação solo x fotoperíodo no desenvolvimento desta espécie.

A importância do nível nutricional do substrato foi também verificada em experimento em que as plantas, semeadas em areia, receberam diferentes concentrações da solução nutritiva de Hoagland. O crescimento vegetativo mostrou-se mais exuberante nas

maiores concentrações, porém, a floração só se verificou no tratamento em que a solução de nutrientes foi diluída no dobro do volume recomendado de água.

O papel de reguladores de crescimento (GA, ABA e CEPA) no crescimento e floração desta espécie, foi verificado em experimento em que as plantas foram cultivadas em dois tipos de solo (mata e cerrado) e em dois fotoperíodos (natural e luz contínua). Com relação ao crescimento, apenas o GA ³ o promoveu em todas as condições ambientais do experimento. O ABA teve seu efeito influenciado pelo fotoperíodo, enquanto o CEPA teve seu efeito aparentemente subordinado tanto ao solo quanto ao fotoperíodo. Com respeito à floração, não houve efeito aparente dos reguladores de crescimento.

A influência dos reguladores de crescimento no desenvolvimento da espécie foi também verificada através do plastocron, apresentado pelas plantas, nos diferentes tratamentos. Novamente, apenas a ação do GA mostrou-se ³ independente das condições experimentais. Os efeitos do CEPA e do ABA mostraram-se mais dependentes do fotoperíodo.

Verificou-se, nesta espécie, a ocorrência de heterofilia relacionada à reprodução, isto é, a emissão de um tipo diferente de folha em plantas induzidas para a floração. A análise dos carboidratos solúveis e amido não mostrou diferenças entre os dois tipos de folha.

O comportamento anual ou perene desta espécie é discutido, juntamente com outros aspectos da estratégia fenológica utilizada em sua adaptação ao ecossistema do cerrado.

R E F E R E N C I A S B I B L I O G R A F I C A S

- ABELES,F.B. 1973. Ethylene in plant biology. London, Academic Press.
- ARASAKI,F.R. 1988. Relação entre a parte aérea e o sistema radicular de Kielmeyera coriacea. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- BERNIER,G. 1988. The control of floral evocation and morphogenesis. Ann.Rev.Plant Physiol. Plant Mol.Biol. 39:175-219.
- BERNIER,G., KINET,J.M. & SACHS,R.M. 1981a. The physiology of flowering. The initiation of flowers. Vol.I. Boca Raton, CRC Press.
- BERNIER,G., KINET,J.M. & SACHS,R.M. 1981b. The physiology of flowering. Basic mechanism of flower initiation. Vol.II. Boca Raton, CRC Press.
- BODSON,M. 1977. Changes in the carbohydrate content of the leaf and the apical bud of Sinapis during transition to flowering. Planta 135:19-23.
- BODSON,M., KING,R.W., EVANS,L.T. & BERNIER,G. 1977. The role of photosynthesis in flowering of the long-day plant Sinapis alba. Austr.J.Plant Physiol. 4:467-478.
- BUBAN,T. & FAUST,M. 1982. Flower bud induction in apple trees: internal control and differentiation. Hort.Rev. 4:174-203.
- CARMI,A. & VAN STADEN,J. 1983. Role of roots in regulating the growth rate and cytokinin content in leaves. Plant Physiol. 73:76-78.
- CHAILAKHIAN,M.K. 1968. Internal factors of plant flowering. Ann.Rev.Plant Physiol. 19:1-36.
- CHAPIN,F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Ann.Rev.Ecol.Syst. 11:233-260.
- CHARGAFF,E., LEVINE,C. & GREEN,C. 1948. Techniques for the demonstration by chromatography of nitrogenous lipid constituents, sulfure containing amino-acids and reducing sugars. J.Biol.Chem. 175:67-71.
- CORRE,N.C. 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants.I. The influence of light intensity. Acta Bot.Neerl. 32:49-62.

- COUTINHO, L.M. 1976. Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado. Tese de Livre-Docência, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- DALE, J.E. 1991. Do cerrado trees grow more slowly than other woody species? In G.M. Félippe (ed.) Biologia de plantas do cerrado brasileiro: reunião internacional: no prelo.
- DUBOIS, M., GILLIES, K.A., HAMILTON, J.K., REBERS, P.A. & SMITH, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analyt. Chem. 28:350-356.
- EDELMAN, J. & JEFFORD, T.G. 1964. The metabolism of fructose polymers in plants. Biochem. J. 93:148-161.
- ENGELKE, A.L., HAMZI, H.Q. & SKOOG, F. 1973. Cytokinin-gibberellin regulation of shoot development and leaf form in tobacco plantlets. Am. J. Bot. 60:491-495.
- ERICKSON, R.O. & MICHELINI, F.J. 1957. The plastochron index. Am. J. Bot. 44:297-305.
- EVANS, L.T. 1969. The induction of flowering. Melbourne, McMillan.
- EVENARI, M. & GUTTERMANN, Y. 1985. Desert plants. In A.H. Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol. I, p.41-59. Boca Raton, CRC Press.
- FELIPPE, G.M. 1977. Stevia rebaudiana Bert.: uma revisão. Ciência & Cult. 29:1240-1248.
- FELIPPE, G.M. 1990. Germinação de aquênios de Bidens gardneri, uma planta anual do cerrado. Hoehnea 17(2):7-11.
- FELIPPE, G.M. & DALE, J.E. 1990. The effects of phosphate supply on growth of plants from the Brazilian cerrado: experiments with seedlings of the annual weed, Bidens gardneri Baker (Compositae) and the tree Qualea grandiflora Mart. (Vochysiaceae). Oecologia 82:81-86.
- FELIPPE, G.M. & GIULIETTI, A.M. 1971. Efeito do fotoperíodo, Ácido giberélico e cloreto de 2-cloroetil trimetilamônio no crescimento de Porophyllum lanceolatum DC. Hoehnea 1:41-60.
- FELIPPE, G.M., GIULIETTI, A.M. & LUCAS, N.M.C. 1971a. Estudos de floração em Porophyllum lanceolatum DC. II- Efeito de GA e CCC na floração. Hoehnea 1:29-40.
- FELIPPE, G.M., LUCAS, N.M.C. & GIULIETTI, A.M. 1971b. Estudos de floração em Porophyllum lanceolatum DC. I- Efeito do fotoperíodo na floração. Hoehnea 1:21-27.

- FIGUEIREDO-RIBEIRO,R.C.L. 1980. Variações fisiológicas e metabólicas no xilopódio de Ocimum nudicaule Benth. var. anisifolium Giul. em diferentes estádios fenológicos. Tese de Doutoramento, Universidade de São Paulo.
- FITTER,A.H. & HAY,R.K.M. 1983. Environmental physiology of plants. London, Academic Press.
- FRIEND,D.J.C. 1984. The interaction of photosynthesis and photoperiodism in induction. In D.Vince-Prue, B.Thomas & K.E.Cockshull (eds.) Light and the flowering process, p.257-275. London, Academic Press.
- GALSTON,A.W. & DAVIES,P.J. 1970. Control mechanisms in plant development. New Jersey, Prentice-Hall, Inc.
- GOODLAND,R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In Simpósio sobre o cerrado, 3, p.44-60. S.Paulo, Edgard Blucher, Ed.Univ.S.Paulo.
- GIFFORD,E.M.Jr. & TEPPER,H.B. 1962. Ontogenetic and histochemical changes in the vegetative shoot tip of Chenopodium album. Am.J.Bot. 49:902-911.
- HILL,T.A. 1977. The biology of weeds. Studies in Biology n.79. London, Edward Arnold Publ.
- HOAGLAND,D.R. & ARNON,D.I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. Univ.Calif.Agric.Exp.Stn.Circ. 347.
- IRELAND,C.R. & SCHWABE,W.W. 1982a. Studies on the role of photosynthesis in the photoperiodic induction of flowering in the short-day plants Kalanchoe blossfeldiana Poellniz and Xanthium pensylvanicum Walbr. I. The requirement for CO₂ during photoperiodic induction. J.Exp.Bot. 33:738-747.
- IRELAND,C.R. & SCHWABE,W.W. 1982b. Studies on the role of photosynthesis in the photoperiodic induction of flowering in the short-day plants Kalanchoe blossfeldiana Poellniz and Xanthium pensylvanicum Walbr. II. The effect of chemical inhibitors of photosynthesis. J.Exp.Bot. 33:748-760.
- ISEJIMA,E.M., FIGUEIREDO-RIBEIRO,R.C.L. & ZAIDAN,L.B.P. 1988. Efeitos do fotoperíodo no crescimento vegetativo e reprodutivo de Viquiera discolor Baker (Compositae). Resumo 39- Congr.Nac.Soc.Bot.Bras., Belém, p.319.
- ISON,R.L. & HOPKINSON,J.M. 1985. Pasture legumes and grasses of warm climate regions. In A.H.Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol.I, p.203-251. Boca Raton, CRC Press.
- KLICKOFF,L.G. 1966. Competitive response to moisture stress of a winter annual of the Sonoran desert. Am.Midi.Nat. 75:383-391.

- KUDO,M. & KOGA,Y. 1977. Photoperiodic response and its variation in Stevia rebaudiana Bertoni. Jap.J.Trop.Agr. 20:211-217.
- KUIPER,D. 1988. Growth responses of Plantago major L ssp pleiosperma (Filger) to changes in mineral supply. Plant Physiol. 87:555-557.
- MCREADY,R.M., GUGGOLZ,J. SILVIERA,V. & OWENS,H.S. 1950. Determination of starch and amylose in vegetables. Analyt.Chem. 22:1156-1158.
- MAKSYMOWYCH,R. & MAKSYMOWYCH,A.B. 1973. Induction of morphogenetic changes in acceleration of leaf initiation by gibberellic acid in Xanthium pennsylvanicum. Amer.J.Bot. 60:901-906.
- MAKSYMOWYCH,R., CORDERO,R.E. & ERICKSON,R.O. 1976. Longterm developmental changes in Xanthium induced by gibberellic acid. Amer.J.Bot. 63:1047-1053.
- MALAVOLTA,E. 1980. Elementos da nutrição mineral de plantas. São Paulo, Ed.Agron.Ceres.
- MELHEM,T.S. 1975. Desenvolvimento da plântula de Dipteryx alata Vog. (Leguminosae-Lotoideae). Hoehnea 5:91-121.
- MIGINIAC,E. 1978. Some aspects of regulation of flowering: role of correlative factors in photoperiodic plants. Bot.Mag., Spec.Iss. 1:159-173.
- MONASTERIO,M. & SARMIENTO,G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. J.Biogeogr. 3:325-355.
- MORGAN,D.C. & SMITH,H. 1981. Control of development in Chenopodium album L. by shadelight: the effect of light quantity (total fluence rate) and light quality (red:far-red ratio). New Phytol. 88:239-248.
- MURFET,I.C. 1977. Environmental interaction and the genetics of flowering. Ann.Rev.Plant Physiol. 28:253-278.
- PAO,C.I. & MORGAN,P.W. 1986. Genetic regulation of development in Sorghum bicolor. I. Role of the maturity genes. Plant Physiol. 82:575-580.
- POULHE,R., ARNAUD,Y. & MIGINIAC,E. 1984. Aging and flowering of the apex in young Bidens radiata. Physiol.Plant. 62:225-230.
- RAGHAVAN,V. & JACOBS,W.P. 1961. Studies on the floral histogenesis and physiology of Perilla. II. Floral induction in cultured apical buds of P. frutescens. Amer.J.Bot. 48:751-760.

- SAKAGUCHI, M. & KAN, T. 1982. As pesquisas japonesas com Stevia rebaudiana Bertoni e o esteviosideo. Ciência & Cult. 34:235-248.
- SALISBURY, F.B. 1965. Time measurement and the light period in flowering. Planta 66:1-26.
- SALISBURY, F.B. 1981. Responses to photoperiod. In O.L. Lange, P.S. Wobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.) Physiological plant ecology I. Encycl. Plant Physiol., new series, vol.12-A, p.135-167. Berlin, Springer-Verlag.
- SELF, G.K. 1989. Studies of xylopodium formation and early growth in Kielmeyera coriacea Mart. PhD Thesis. University of Edinburgh.
- SHANAB, S. & MAHMOUD, H.A.R. 1988. Action of photoperiod on the growth of Bachelotia antillarum (Phaeophyta, Ectocarpales). Criptogam-Algal. 9:87-100.
- SHILLO, R. 1985. Chamelaucium uncinatum. In A.H. Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol.II, p.185-189. Boca Raton, CRC Press.
- SNEDECOR, G.W. 1962. Statistical methods. Iowa, The Iowa State University Press.
- SUMMERFIELD, R.J. & ROBERTS, E.H. 1985a. Glycine max. In A.H. Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol.I, p.100-117. Boca Raton, CRC Press.
- SUMMERFIELD, R.J. & ROBERTS, E.H. 1985b. Grain legume species of significant importance in world agriculture. In A.H. Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol.I, p.61-73. Boca Raton, CRC Press.
- SUMMERFIELD, R.J. & ROBERTS, E.H. 1985c. Cajanus cajan. In A.H. Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol.I, p.83-91. Boca Raton, CRC Press.
- TAKIMOTO, A. & HAMNER, K. 1964. Effect of temperature and preconditioning on photoperiodic response of Pharbitis nil. Plant Physiol. 39:1024-1030.
- TREVELYAN, W.E., PROCTER, D.P. & HARRISON, J.S. 1950. Detection of sugars on paper chromatograms. Nature 166:444-445.
- VALIO, 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.
- VAN DOBBEN, W.H., VAN AST, A. & CORRE, W.J. 1981. The influence of light intensity on morphology and growth rate of bean seedlings. Acta Bot. Neerl. 30:33-45.

- VINCE-PRUE,D. 1986. The duration of light and photoperiodic responses. In E.Kendrik & G.H.M. Kronenberg (eds.) Photomorphogenesis in plants, p.269-305. Dordrecht, Martinus Nijhoff/Dr.W.Junk Publ.
- VINCE-PRUE,D. & GRESSEL,J. 1985. Pharbitis nil. In A.H.Halevy (ed.) Handbook of flowering, vol.IV, p.47-81. Boca Raton, CRC Press.
- WASSICK,E.C., RICHARDSON,S.D. & PITERS,G.A. 1956. Photosynthetic adaptations to light intensity in leaves of Acer pseudoplatanus. Acta Bot.Neerl. 5:247-253.
- WILLIAMS,R.D. 1978. Photoperiodic effects on the reproductive biology of purple nutsedge (Cyperus rotundus). Weed Sci. 26:539-542.
- WISE,C.S., DIMLER,R.J. DAVIS,H.A. & RIST,C.E. 1955. Determination of easily hydrolyzable fructose units in dextran preparations. Analyt.Chem. 27:33-36.
- YELENOVSKY,G. & GUY,C.L. 1977. Carbohydrate accumulation in leaves and stems of "Valencia" orange at progressively colder temperatures. Bot.Gaz. 138:13-17.
- ZAIDAN,L.B.P. 1987. Efeitos do fotoperíodo no crescimento, floração e conteúdo de carboidratos em Hyptis brevipes Poit (Labiatae). Tese de Doutoramento, Universidade Estadual de Campinas.
- ZAIDAN,L.B.P. & FELIPPE,G.M. 1981. Floração de plantas do cerrado.I. Bidens brasiliensis. Ciênc. & Cult. 33:747 (suplemento).
- ZEEVAART,J.A. 1978. Phytohormones and flower formation. In D.S.Letham, P.B.Goodwin & T.J.V.Higgins (eds.) Phytohormones and related compounds: a comprehensive treatise, p.291-327. Amsterdam, Elsevier/North Holland Biom.Press.