

Este exemplar corresponde a redação final da tese
defendida pela candidata CYNTHIA MARIA WACHOWICZ
e aprovada pela comissão julgadora
Campinas, 20/08/91
mf. Fátima D. Pereira



CYNTHIA MARIA WACHOWICZ

DESENVOLVIMENTO FOLIAR E CRESCIMENTO

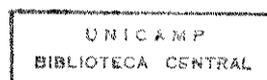
EM Euphorbia heterophylla L.

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

Orientador: Profa. Dra. Maria de Fátima D. A. Pereira †

CAMPINAS

1991



MC.91.10102

"A glória de Deus é ocultar as coisas,
e a glória dos reis é pesquisá-las."

(Provérbios 25:2)

Aos meus pais,
"muitíssimo obrigada".

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Maria de Fátima D. A. Pereira, por ter aceitado orientar-me, pela idéia deste projeto, pela confiança e pelo grande estímulo durante todas as etapas deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo auxílio financeiro.

Aos membros da pré-banca: Dra. Ana Maria Magalhães Lagôa, Prof. Dr. Ivany F.M. Válio e Profa. Dra. Lílian B. Zaidan, pela revisão cuidadosa e sugestões.

Aos funcionários do Departamento de Fisiologia Vegetal, especialmente a João Humberto Guimarães, que nunca mediu esforços para ajudar.

Pela colaboração de Josênia Lima de Oliveira, secretária da Subcomissão de Pós-Graduação do Curso de Biologia Vegetal.

A Maria Eliza Melare, pela amizade desde o 1º dia.

A Toshico Oniki, Cláudia R.B. Haddad, e a todos que estiveram junto: professores, colegas, amigos, irmãos.

ÍNDICE

	PÁGINA
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	15
1. Material Vegetal	15
2. Condições de crescimento	15
3. Fotoperíodo	16
3.1. Casa de vegetação	16
3.2. Câmaras de crescimento	16
3.3. Tratamento com noites interrompidas	17
4. Aplicação de GA ₃	17
5. Parâmetros analisados	18
5.1. Época de floração	18
5.2. Altura das plantas e comprimento de entrenós ..	18
5.3. Área foliar	19
5.4. Forma foliar	19
5.5. Número de células da epiderme foliar	20
6. Análise estatística	23

RESULTADOS	24
1. Época de floração	24
2. Crescimento caulinar	26
3. Desenvolvimento foliar	37
3.1. Área	37
3.2. Forma	42
3.3. Número de células da epiderme foliar	48
DISCUSSÃO	54
RESUMO	64
LITERATURA CITADA	67

INTRODUÇÃO

Euphorbia heterophylla L., da família Euphorbiaceae, é conhecida popularmente como amendoim-bravo ou leiteiro. É uma espécie nativa da América tropical e subtropical, ocorrendo em outras regiões do mundo com este tipo de clima. Na maioria dos países destas regiões, é considerada uma planta invasora de grande importância, sendo em alguns deles apontada como a principal planta invasora dos campos agrícolas (WILSON, 1981).

No Brasil, é bastante frequente em todo o país, ocorrendo em lavouras anuais e perenes (LORENZI, 1982). Entre as lavouras anuais, há referências de infestação em milho (GELMINI, 1982), algodão (GELMINI & CRUZ, 1983) e soja (GUEDES & WILCS, 1976; NESTER et al., 1979 e GAZZIERO, 1980 apud COSTA, 1982; LORENZI, 1982; CERDEIRA et al., 1981). Entre as perenes, foi descrita a sua ocorrência em café (BLANCO, 1983 apud SUDA, 1971) e cana-de-açúcar (INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ, 1977).

Esta espécie é considerada uma planta invasora de difícil controle. NESTER et al. (1979 apud COSTA, 1982) salientaram que um dos fatores que determinam problemas em seu controle é que, durante a estação de crescimento, há sementes germinando continuamente. WILSON (1981) destaca que a espécie apresenta um rápido crescimento e forma uma densa cobertura vegetal, ocasionando sérias perdas em rendimento e qualidade

quando em competição com espécies cultivadas.

Diferentes programas de controle não têm sido efetivos (COSTA, 1982). DAVIS et al. (1978 apud WILSON (1981) sugeriram que o melhor controle desta espécie poderia ser obtido com uma combinação de cultivo entre linhas e aplicações de herbicidas. Os herbicidas tidos como os mais efetivos são os do grupo "fenoxi", embora em culturas de soja também se recomende a aplicação de bentazon e acifluorfen. SANTOS & CORSO (1986) verificaram que a aplicação de diuron, tanto em pré como em pós-emergência, provocou desenvolvimento anormal da planta.

Uma descrição detalhada do aspecto de Euphorbia heterophylla foi feita por COSTA (1982). É uma planta anual, herbácea, com látex esbranquiçado nas partes vegetativas e florais. Apresenta sistema radicular bem desenvolvido e caule oco, ereto e glabro, raramente pubescente. Suas folhas são simples, membranáceas. As folhas cotiledonares, o 1º par de folhas e as duas (esporadicamente três) imediatamente anteriores à bifurcação do caule, são opostas. As demais folhas são alternas.

WILSON (1981) destaca que o dimorfismo foliar nesta espécie é notável. Numa mesma planta, segundo COSTA (1982), os cotilédones e o 1º par de folhas apresentam forma elíptica ou lanceolada, enquanto as outras folhas podem ser ovadas, lanceoladas ou elípticas.

Na axila dos cotilédones e das demais folhas, gemas vegetativas podem desenvolver-se e formar ramos laterais, cujo

número e comprimento variam. Nestes ramos também há inflorescências, porém em menor número do que nos ramos formados a partir do caule principal (COSTA, 1982).

A inflorescência é do tipo ciátio, ocorrendo brácteas. O fruto é uma cápsula trilocular, com uma semente por lóculo. Quando madura, a cápsula se rompe de maneira explosiva, lançando as sementes para longe da planta-mãe. Cada planta produz grande quantidade de sementes. Segundo BACCHI et al. (1984), Euphorbia heterophylla reproduz-se exclusivamente por sementes e seu ciclo, no campo, é de aproximadamente 100 dias.

Outros trabalhos vêm destacando esta espécie pelo seu potencial para estudos farmacológicos e bioquímicos. Na Nigéria, segundo AKUBUE et al. (1983), é considerada uma planta medicinal, com ação purgativa comprovada por testes farmacológicos. NSIMBALUBAKI et al. (1983) isolaram e caracterizaram parcialmente uma lectina (N-acetilgalactosamina específica) em sementes de Euphorbia heterophylla.

As plantas estão sujeitas a influências do ambiente e, entre os fatores de maior importância no seu desenvolvimento, destacam-se a luz e a temperatura.

A importância da luz pode ser considerada sob diferentes aspectos, tais como intensidade, distribuição espectral e duração. Neste último enquadram-se os efeitos fotoperiódicos que controlam os padrões de desenvolvimento das plantas (WHATLEY & WHATLEY, 1982).

O desenvolvimento de plantas cultivadas em diferentes fotoperíodos é, em geral, muito diferente. Desde a germinação de sementes, que pode depender, conforme a espécie, do tratamento fotoperiódico recebido pela planta-mãe ou pela semente madura, até a reprodução, as respostas das plantas ao comprimento do dia são inúmeras. Entre as respostas mais estudadas, destaca-se a floração. Com base na floração, Garner e Allard, na década de 20, classificaram as plantas, de acordo com suas respostas fotoperiódicas, em plantas de dias curtos, de dias longos, e indiferentes (VINCE-PRUE, 1975).

Além da indução floral, VINCE-PRUE (1975) destaca outros efeitos causados pelo fotoperíodo em plantas: abortamento de grãos de pólen; indução à dormência em plantas lenhosas; queda de folhas; enraizamento de estacas; indução à tuberização. Quanto ao crescimento vegetativo, podem ser alterados o crescimento em altura, o grau de ramificação, o tamanho e a forma das folhas. De maneira geral, em dias longos as plantas são mais altas, com entrenós mais compridos e folhas maiores. O alongamento do caule, em condições de dias longos, é um dos fenômenos fotoperiódicos mais conhecidos, ocorrendo, segundo SALISBURY & ROSS (1985), tanto em coníferas como em angiospermas.

VINCE-PRUE (1975) lembra que, embora o alongamento de entrenós em muitas espécies seja uma resposta à radiação fotomorfogênica, especialmente a comprimentos de onda na faixa de 660-730nm, que ativam o sistema fitocromo, existem outros fatores que, mediados pela luz, regulam o alongamento de entrenós, como a

duração do período de luz. Em Phaseolus vulgaris, tanto a relação vermelho:vermelho-extremo como a duração do fotoperíodo determinam o crescimento de entrenós de muitas variedades (THOMAS & RAPER JR., 1985).

A área foliar é um parâmetro importante na pesquisa botânica. É necessária para cálculo de índices expressivos de eficiência das plantas, como o IAF (índice de Área Foliar), TAL (Taxa de Assimilação Líquida) e RAF (Razão de Área Foliar) (LOCKARD et al., 1985). É o que determina a porcentagem de radiação solar interceptada por uma planta e, portanto, tem influência no crescimento vegetativo e no rendimento final (SINCLAIR, 1984 apud DWYER & STEWART, 1986). Em girassol, por exemplo, vários autores vêm estudando a "produção de área foliar", pois constatou-se que a área foliar e o rendimento da cultura estão fortemente relacionados (RAWSON & HINDMARSH, 1982).

A expansão da folha geralmente é promovida em dias longos. De maneira geral, os efeitos do comprimento do dia na expansão foliar parecem resultar de alterações no conteúdo de água e na distribuição de matéria seca (VINCE-PRUE, 1975). DALE (1988) destaca que o teor de matéria seca de uma folha pode continuar aumentando mesmo após a expansão em área ter cessado. Ressalta ainda que diferentes partes de uma mesma folha em expansão podem estar em diferentes estádios de desenvolvimento.

ARNEY (1956) verificou que, em morangueiro, o aumento da área foliar em condições de dias longos foi resultado de um aumento no número de células, que ocorreu devido ao prolongamento

do período de divisão celular.

Tanto a divisão como o crescimento em volume das células relacionam-se diretamente com o crescimento e a morfogênese da lâmina em expansão. Pesquisas sobre as bases celulares da morfogênese de folhas têm geralmente destacado dois pontos principais: o número de células iniciais que dão origem à folha, e a função destas células no controle da forma foliar (POETHIG & SUSSEX, 1985).

DALE (1988) descreveu a expansão da folha a nível celular. Segundo o autor, de maneira geral, as divisões celulares cessam primeiramente nas porções distais da lâmina e continuam por mais tempo na região basal. Mais importante do que este gradiente basípeto é a diferença de comportamento dos vários tecidos de uma folha em desenvolvimento. As células da epiderme, com exceção das células-guarda dos estômatos, param de se dividir antes das do mesófilo, sendo que as células do parênquima paliçádico são as últimas a cessarem a divisão. MAKSYMOWYCH (1963) notou, em Xanthium pennsylvanicum, que há diferenças nas taxas e na duração da expansão das células de uma folha nos planos vertical e horizontal, e essas diferenças podem determinar a forma de uma célula. A taxa de crescimento relativo de uma folha tende a ser maior na sua região central, próxima à nervura principal, e menor nas margens e no ápice (DALE, 1988). O autor ressalta ainda a influência dos fatores ambientais, especialmente, neste caso, da intensidade luminosa, no número final de células e na taxa de divisão celular.

HESLOP-HARRISON (1962) observou, em Cannabis sativa, uma diferença na duração do período de divisões celulares entre as epidermes, sendo que na epiderme inferior a divisão continua por mais tempo, e as células individuais alcançam um tamanho menor em relação à superior. O mesmo ocorreu em Catharanthus roseus (NYMAN & DENGLER, 1978).

Outro fator do ambiente que exerce forte influência no crescimento vegetativo de uma planta é a temperatura. McPHERSON et al. (1985) verificaram que a altura e a área foliar de plantas de feijão-guandu, em floração, aumentaram com o aumento da temperatura, em condições controladas. A temperatura é o fator mais importante na regulação do alongamento do caule em Stellaria longipes, com uma exigência de, no mínimo, 3 dias a 22°C para induzir alongamento (MACDONALD et al., 1986).

Segundo THOMAS & RAPER JR. (1985), num dado fotoperíodo, temperaturas mais altas produzem entrenós maiores em soja. Este maior alongamento em temperaturas mais elevadas pode estar relacionado, em parte, a um aumento do crescimento da planta como um todo e da produção de matéria seca, mas também pode estar envolvendo os efeitos da temperatura nas reações fotomorfogênicas.

O crescimento e o desenvolvimento das folhas é fortemente influenciado pela temperatura (MILFORD et al., 1985). SANDMEIER (1974) observou que a taxa de divisão das células do mesófilo de Catylegia sepium aumenta proporcionalmente com a temperatura, até 31°C. WOODWARD (1979), trabalhando com Phleum

sp., ressalta que é a temperatura na região de expansão celular, no interior da bainha das folhas, que controla a área foliar específica. O mesmo autor afirma que as temperaturas dos ápices da parte aérea e da raiz exercem grande influência na extensão da folha.

A importância da temperatura noturna é outro aspecto a ser abordado. SALISBURY & ROSS (1985) citam WENT que, em 1957, foi quem primeiro descreveu o "termoperiodismo", fenômeno no qual o crescimento e/ou o desenvolvimento é promovido pela alternância das temperaturas diurna e noturna. Como exemplo, cita a formação de tubérculos de batata e a frutificação em tomate, ambas promovidas em baixas temperaturas noturnas. O alongamento do caule e a iniciação floral são respostas termoperiódicas em algumas espécies. SEMENEUK (1974), trabalhando com Drowallia speciosa, observou que altas temperaturas durante o período noturno limitam o crescimento da planta e interferem no processo da floração, inibindo-o.

No entanto, para numerosas outras espécies, a variação das temperaturas noturna e diurna não é essencial para a obtenção de um crescimento ótimo. Plantas de beterraba, trigo, feijão, amendoim e aveia apresentam as mesmas taxas de crescimento sob uma temperatura ótima constante, ou quando as temperaturas diurna e noturna variam (SALISBURY & ROSS, 1985).

Muitas respostas termoperiódicas interagem com o fotoperíodo. Em Laothernia charysostoma, uma composta anual extremamente sensível à temperatura noturna, WENT (1957 apud

SALISBURY & ROSS, 1985) observou que, em condições de dias curtos, as plantas sobreviveram somente 2 meses sob temperatura noturna de 20°C. Em temperaturas mais baixas, elas cresceram por, pelo menos, 100 dias; e a uma temperatura noturna de 26°C, elas morreram rapidamente. Em kiwi (Actinidia chinensis), LIONAKIS & SCHWABE (1984) verificaram que o crescimento do caule e das folhas permanece ativo em dias curtos (8 horas de luz), com temperaturas alternadas do dia e da noite. A temperatura constante de 20°C e o fotoperíodo de 12 horas induziram a uma dormência precoce.

GRIFFITH & McINTYRE (1990) notaram que o crescimento total do sistema radicular de centeio é influenciado pela interação de temperatura e fotoperíodo. Algumas espécies de gramíneas cultivadas em temperaturas amenas respondem a fotoperíodos longos com um crescimento mais rápido da parte aérea e da raiz e uma elevada relação raiz:parte aérea. No caso do centeio, o crescimento máximo da parte aérea ocorreu em plantas mantidas num fotoperíodo de 24 horas a 20°C e de 16 horas a 5°C, e está relacionado a uma alta relação raiz:parte aérea.

Além de fatores ambientais, como luz e temperatura, substâncias reguladoras do crescimento também exercem influência sobre o crescimento e o desenvolvimento vegetal. Estas substâncias podem agir como intermediárias entre os fatores do ambiente e a correspondente resposta fisiológica da planta (REID, 1983). Seu modo de ação pode ser influenciado por fatores ambientais (SALISBURY & MARINOS, 1985 apud MACDONALD et al.,

1986).

As giberelinas exercem um importante papel no controle do crescimento e desenvolvimento das plantas superiores. Seus efeitos mais marcantes aparecem no crescimento, especialmente no alongamento do caule (METIVIER, 1979). Uma das mais importantes propriedades fisiológicas das giberelinas é a indução da floração em plantas mantidas em condições não indutoras. Assim, elas podem substituir uma condição específica do meio ambiente, sem a qual uma determinada espécie permaneceria vegetativa (METIVIER, 1979). BESNARD-WIBAUT et al. (1989) ressaltam a possibilidade da participação das giberelinas na regulação fotoperiódica da floração, uma vez que são as substâncias químicas mais eficientes na indução floral em várias espécies cultivadas sob condições não indutoras.

O fotoperíodo e a temperatura afetam o metabolismo e os níveis endógenos de giberelinas, bem como a sensibilidade das plantas a estas substâncias (MACDONALD et al. 1986). BRIAN (1958 apud PALEG, 1965) já chamava a atenção para a relação entre os efeitos da giberelina exógena e dias longos. ZEEVAART (1971), trabalhando com espinafre, detectou o mesmo nível de substâncias giberelínicas em plantas de dias curtos e de dias longos, enquanto a taxa de degradação dessas substâncias foi maior em plantas cultivadas em dias longos. O autor concluiu que a biossíntese de giberelinas era maior em plantas de dias longos. Neste mesmo trabalho, verificou-se uma maior sensibilidade das plantas de dias longos a giberelinas exógenas.

A similaridade entre as respostas a baixas temperaturas e as obtidas pela aplicação de giberelinas exógenas tem sido verificada em vários processos de desenvolvimento (SAWHNEY, 1983).

Embora os efeitos das giberelinas no crescimento e desenvolvimento das plantas sejam os mais variados, todos eles, com exceção da floração, podem ser vistos como um resultado da ação destes reguladores no alongamento e/ou na divisão celular (JONES, 1973).

A rapidez com que se obtêm respostas a giberelinas aplicadas sugere que a regulação não ocorre a nível de síntese de DNA ou RNA (MONTEIRO et al., 1985), mas envolve uma alteração de estruturas celulares já formadas (PAULS et al., 1982). Durante o processo de alongamento celular induzido por giberelinas, ocorrem mudanças na composição da parede celular (MONTEIRO et al., 1985). Segundo PAULS et al. (1982), estudos revelaram mudanças tanto na atividade enzimática como na permeabilidade da membrana, após tratamento com giberelina.

JONES & MOLL (1983), verificaram que íons Ca^{++} inibem o crescimento de hipocótilos e que esta inibição pode ser parcialmente revertida pelo ácido giberélico (GA_3). Os autores propuseram que as respostas da planta ao GA_3 podem estar relacionadas ao movimento de íons Ca^{++} da parede celular para o citoplasma, possibilitando um aumento na plasticidade da parede e, assim, um alongamento da célula. Os resultados dos trabalhos de GURUPRASAD & GURUPRASAD (1988) indicam um possível papel do

íon K^+ no alongamento de hipocótilos de Amaranthus caudatus, induzido por GA₃.

MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH (1973) referem-se ao alongamento do caule como um dos efeitos mais notáveis da aplicação de giberelinas, sendo causado pela capacidade destas substâncias de aumentar a divisão e o alongamento das células. Estes autores apresentaram evidências de que o ácido giberélico induz alterações em Xanthium pennsylvanicum. Essas alterações foram: aumento do comprimento do caule (associado a altas taxas de crescimento de entrenós), redução da área foliar e uma drástica mudança na morfologia da folha.

Na literatura, há inúmeras citações de efeitos de giberelinas associados a fatores ambientais, como fotoperíodo e temperatura.

GRAY (1957) estudou o efeito do GA₃ no tamanho e na forma de folhas de várias espécies. O efeito mais pronunciado na forma foliar foi observado em tomateiro, onde a aplicação do GA₃ cessou a produção de folíolos denteados e iniciou a formação de folíolos com as margens lisas.

Em milho, o GA₃ promoveu o alongamento de entrenós e reduziu a área foliar (CHERRY et al., 1960 apud MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH, 1973).

PRESSMAN & NEGBI (1987), trabalhando com aipo, verificaram que tanto dias longos como aplicações exógenas de giberelinas causaram mudanças morfológicas similares, que foram: menor número de folhas, folhas maiores e uma apresentação mais

vertical das folhas. Independentemente do fotoperíodo, as giberelinas estimularam o alongamento do caule.

Em Poa pratensis, HEIDE et al. (1985) observaram que pulverizações quinzenais com GA₃ produziram os mesmos efeitos de dias longos, enquanto que um inibidor de giberelinas neutralizou estes efeitos. Ambas as substâncias mostraram interações pronunciadas com o fotoperíodo, sendo o GA₃ mais efetivo em dias curtos, e o inibidor, em dias longos. O estímulo de crescimento causado por GA₃ ou por dias longos foi verificado, principalmente, através de um aumento pronunciado da área foliar.

METZGER (1988) demonstrou que há interação entre fotoperíodo e giberelina exógena na regulação do alongamento do pecíolo em Ihlaspi arvense. Os pecíolos se mostraram mais sensíveis à aplicação exógena de GA₃ em dias longos do que em dias curtos. Porém, o autor observou que os dois estímulos (dias longos e GA₃) afetam diferentes componentes do crescimento e atuam através de mecanismos independentes.

Em Salix petandra, JUNTILA & JENSEN (1988) observaram que o alongamento de plântulas cessa em condições de dias curtos, sendo esse efeito anulado com uma aplicação de GA₃. Os autores concluíram que o controle fotoperiódico ocorre num passo específico da biossíntese de giberelinas nesta espécie na conversão de GA₁₉ para GA₂₀.

Pretendeu-se neste trabalho determinar a influência de fatores ambientais, como fotoperíodo e temperatura, bem como o efeito do ácido giberélico (GA₃), no padrão de desenvolvimento vegetativo de Euphorbia heterophylla L.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Material vegetal

As sementes de Euphorbia heterophylla foram coletadas em diversos terrenos baldios no município de Campinas-SP. Após coletadas, foram conservadas em recipientes plásticos fechados a uma temperatura de 4°C, até serem utilizadas.

2. Condições de crescimento

As sementes foram colocadas para germinar sobre papel de filtro umedecido com água destilada, em caixas-gerbox colocadas em câmara de crescimento a 25°C e luz fluorescente branca contínua ($320 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$).

Após uma semana, as plântulas foram transplantadas para vasos com terra, em condições de casa de vegetação ou de câmaras de crescimento, conforme o experimento. As regas foram diárias. Utilizaram-se 10 plantas por tratamento, sendo uma por vaso.

3. Fotoperíodo

3.1. Casa de vegetação

Para obtenção de fotoperíodo curto (dias curtos - DC) em casa de vegetação, as plantas receberam 8 horas diárias de luz natural. Após esse período, utilizou-se uma cobertura de tecido escuro e opaco, sobre a bancada onde se encontravam as plantas, para vedar a entrada de luz. Em fotoperíodo longo (dias longos-DL), as plantas receberam luz natural durante o dia, prolongado com luz de baixa intensidade proveniente de lâmpadas incandescentes ($0,53 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$), até completar 20 horas diárias de luz.

3.2. Câmaras de crescimento

Para a avaliação da associação dos fatores fotoperíodo e temperatura, as plantas foram mantidas em câmaras de crescimento "Conviron", com controle automático de temperatura e fotoperíodo.

No período de luz, esta era proveniente de 11 lâmpadas fluorescentes, sendo 10 brancas tipo "Luz do dia" e uma tipo "Gro-Lux", e duas lâmpadas incandescentes, com 40 W de potência cada uma, totalizando uma irradiância de $1450 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$.

Foram testadas condições de dias curtos (8 horas de luz/16 horas de escuro) e dias longos (16 horas de luz/ 8 horas de escuro). A temperatura no período de luz foi mantida em 25°C. No período escuro, foram testadas temperaturas mais baixas (15°C) e mais altas (35°C).

3.3. Tratamento com noites interrompidas

Também foram avaliados os efeitos de noites interrompidas (NI). Neste experimento, as plantas foram mantidas em casa de vegetação sob condições de dias curtos, recebendo 8 horas de luz natural durante o dia. Ao final deste período de luz, eram conduzidas, diariamente, para uma câmara escura, onde, após 7 horas, o período de escuro era interrompido por uma hora de luz branca artificial fornecida por uma lâmpada incandescente de 40 W de potência e intensidade de $150 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$.

4. Aplicação de GA₃

Aos 18 dias após a semeadura, em todos os experimentos, quando as plantas apresentavam pelo menos três folhas emitidas além das cotiledonares, aplicaram-se 20 μl de GA₃ na concentração de 10^{-3} M, em forma de gota, no ápice de dez plantas (50% das plantas de um mesmo tratamento fotoperiódico), utilizando-se para isso uma microseringa graduada. As aplicações eram feitas no

final da tarde.

Este procedimento repetiu-se a cada 4 dias por mais 3 vezes, quando então as plantas de dias curtos já apresentavam botão floral.

5. Parâmetros analisados

Na avaliação do padrão de desenvolvimento das plantas foram analisados os seguintes parâmetros:

5.1. Época de floração

Foi registrada a idade da planta, em número de dias a partir da sementeira, quando o primeiro botão floral tornava-se visível macroscopicamente. Calculou-se, então, a média ponderada do número de plantas que emitiram botão floral com a mesma idade cronológica, em cada tratamento.

5.2. Altura das plantas e comprimento de entrenós

Estas medidas foram feitas a cada 5 dias, dos 20 aos 50 dias após a sementeira. Para a determinação da altura das plantas, realizaram-se medidas com uma régua graduada em mm, do colo até o ápice do caule principal. Não foram consideradas as ramificações que ocorreram após a emissão do botão floral.

5.3. Área foliar

A área de cada folha foi medida com o aparelho medidor de área foliar "Licor LI 7000", aos 40 e aos 50 dias de idade das plantas.

Quando não foi possível a medição da área com este aparelho, devido ao tamanho reduzido das folhas, utilizou-se o método de pesagem. Foi desenhado o contorno das folhas em folha de papel sulfite. Estes contornos foram, então, recortados e pesados um a um. Os valores dos pesos obtidos foram comparados ao peso médio de dez quadrados com 2 cm^2 de área (0,0306 g), os quais foram desenhados na mesma folha de papel de onde se obteve o contorno das folhas.

A numeração das folhas foi feita a partir do 1º par de folhas emitidas, não incluindo as cotiledonares.

5.4. Forma foliar

Para avaliação da forma, foi utilizado o método descrito por MELVILLE (1937), que permite a comparação da forma de folhas com diferentes tamanhos.

Este método consiste em se traçar o contorno da folha e dividir seu comprimento em 10 partes iguais desde o ápice ($n=0$) até a base ($n=10$) (FIGURA 1). A largura da folha é, portanto, determinada a intervalos de $1/10$ ao longo do comprimento da lâmina. Dividindo-se cada valor de largura (L_n) pelo comprimento da folha (C), obtém-se o valor " $L'n$ ".

A determinação da forma foliar é possível traçando-se um gráfico, onde o eixo das abscissas representa as posições (n) em que as larguras foram medidas ao longo da folha, e o eixo das ordenadas representa os valores da razão L_n/C .

Essas medidas foram realizadas em todas as folhas, com exceção das cotiledonares, aos 50 dias de idade das plantas.

5.5. Número de células da epiderme foliar

Os métodos tradicionais utilizados para contagem de células de folhas, que requerem maceração, não foram viáveis para a espécie estudada, provavelmente pela presença abundante de seiva (látex), característica da família Euphorbiaceae. Optou-se, então, pela contagem das células da epiderme das folhas.

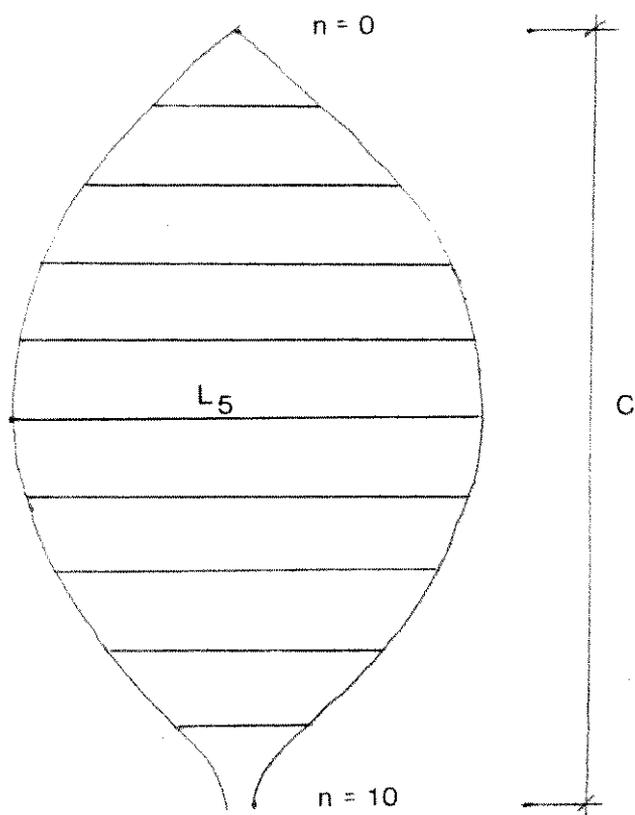


FIGURA 1: Diagrama de folha de Euphorbia heterophylla dividida em 10 partes iguais desde o ápice ($n=0$) até a base ($n=10$) ao longo do comprimento (C). L_5 = largura da folha na posição 5.

Pelo fato das divisões celulares em geral cessarem primeiramente na epiderme como um todo e depois nos demais tecidos da folha, o número de células da epiderme não deve ser utilizado como um indicativo do número de células da folha (DALE, 1976). No entanto, para os objetivos deste trabalho, de caracterizar, a nível de divisão e expansão celulares, as diferenças no crescimento foliar, especialmente em área e forma, o número de células da epiderme foi satisfatório.

O método utilizado para determinação do número de células da epiderme foliar foi descrito por SELF (1989) e modificado por HOUGHTON (comunicação pessoal). Consiste na adesão, sobre a superfície da folha, de pequenas etiquetas auto-adesivas redondas e perfuradas. No interior vazado destas etiquetas é aplicado esmalte incolor para unhas. Após a secagem do esmalte, a etiqueta é destacada da folha, com cuidado para que o esmalte seco também se destaque. A etiqueta é, então, transferida para lâminas de microscópio. Na película de esmalte destacada da folha, ficam registrados em detalhe os contornos dos componentes da epiderme foliar: células, estômatos, pêlos. Com o auxílio de uma objetiva de imersão num microscópio ótico, visualizam-se esses componentes, possibilitando a contagem das células no campo de visão proporcionado pela objetiva. A área desse campo foi calculada ($6,08 \times 10^{-7} \text{ cm}^2$).

Tendo em vista que o número e o crescimento das células variam numa mesma folha conforme a face e, numa mesma face, conforme a região da lâmina (DALE, 1988), foram retiradas

amostras de três posições (apical, central e basal) das epidermes abaxial a adaxial. Cada uma dessas amostras foi dividida em quatro partes iguais e, em cada parte, foram realizadas duas leituras, totalizando oito leituras por amostra.

As amostras foram retiradas da 5ª folha e repetidas em 5 plantas de cada tratamento. Foram feitas amostragens aos 30, 40 e 50 dias de idade das plantas.

6. Análise estatística

Para comparação entre médias de dois tratamentos, utilizou-se o teste "t" de Student. Para avaliação da interação de dois ou mais fatores, utilizou-se análise de variância e análise fatorial, determinando-se, quando necessário, a diferença mínima significativa (DMS) pelo teste Tukey, a nível de 5% de probabilidade (PIMENTEL GOMES, 1987).

RESULTADOS

1. Época de floração

As plantas mantidas em casa de vegetação sob condições de dias curtos emitiram botão floral por volta dos 33 dias após a semeadura, e as de fotoperíodo longo aos 60 dias, aproximadamente. As plantas submetidas a noites interrompidas comportaram-se como as de dias longos, florescendo aos 60 dias (TABELA 1).

Nas câmaras de crescimento, sob condições controladas de fotoperíodo e temperatura, as plantas comportaram-se de maneira semelhante às mantidas em casa de vegetação. Independentemente da temperatura utilizada, observou-se o aparecimento do botão floral somente cerca de 35 dias após a semeadura nas plantas cultivadas em condições de dias curtos, sendo que em dias longos não se observou botão floral em nenhuma das plantas até o 50^o dia, quando as plantas foram descartadas. A diferença de comportamento quanto à época de floração, em relação a dias curtos, já havia sido caracterizada aos 50 dias.

Os dados da tabela 1 mostram ainda que a época de floração não foi afetada pelo tratamento com GA₃, independentemente do fotoperíodo e da temperatura noturna utilizados. Em câmaras de crescimento não se realizou o tratamento de noites interrompidas.

TABELA 1: MÉDIA DE IDADE (DIAS) DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* NO MOMENTO DO APARECIMENTO DO BOTÃO FLORAL, CULTIVADAS SOB CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC), DIAS LONGOS (DL), E DIAS CURTOS COM NOITES INTERROMPIDAS (NI), TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA₃, EM CASA DE VEGETAÇÃO (CV) OU CÂMARAS DE CRESCIMENTO SOB TEMPERATURA NOTURNA BAIXA (TNB = 25°C) OU ALTA (TNA = 35°C).

FOTO- PERÍODO	CV		TNB		TNA	
	C	T	C	T	C	T
DC	33,4	33,5	35,5	35,6	35,2	35,3
DL	60,0	60,1	>50,0	>50,0	>50,0	>50,0
NI	60,1	60,3	-	-	-	-

2. Crescimento caulinar

Com relação à altura das plantas, não houve diferença significativa entre plantas de dias curtos e de dias longos. Quando comparadas às plantas de noites interrompidas, verificou-se que estas se mostraram significativamente mais baixas aos 35 dias e nas últimas medições, aos 45 e aos 50 dias (TABELA 2).

O efeito do GA₃ foi marcante na altura de E. heterophylla. As plantas tratadas apresentaram-se mais altas em relação às controle, em todos os tratamentos fotoperiódicos (TABELA 2).

Na tabela 2 observa-se ainda que a aplicação de GA₃ não alterou o efeito do fotoperíodo na altura das plantas, ou seja, somente as plantas sob noites interrompidas mostraram-se significativamente mais baixas, não havendo diferença entre as plantas tratadas com GA₃ em DC e em DL, exceto nos 25^o e 35^o dias.

De modo geral, quando associados à temperatura noturna, os fatores fotoperíodo e tratamento com GA₃ sempre mostraram uma interação significativa na altura das plantas. Como se observa na tabela 3, as plantas de dias longos mostraram-se significativamente mais baixas em relação às de dias curtos, exceto na última medição, aos 50 dias, em temperatura noturna alta.

TABELA 2: ALTURA MÉDIA (cm) DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA₃, CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC); DIAS LONGOS (DL); E DIAS CURTOS COM NOITES INTERROMPIDAS (NI), DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA

IDADE (dias)	TRATAMENTO					
	DC		DL		NI	
	C	T	C	T	C	T
20	12,3Aa	17,8Ab	11,5Aa	16,2Ab	10,5Aa	11,9Ba
25	14,6Aa	24,9Ab	13,8Aa	22,4Bb	13,8Aa	16,1Ca
30	17,8Aa	33,7Ab	17,4Aa	35,2Ab	19,0Aa	24,0Bb
35	21,6Aa	43,2Ab	22,5Aa	49,3Bb	26,7Ba	36,8Cb
40	29,2Aa	56,6Ab	31,6Aa	59,5Ab	30,8Aa	46,0Db
45	46,0Aa	76,5Ab	48,2Aa	78,9Ab	37,2Ba	56,0Bb
50	59,8Aa	84,6Ab	62,1Aa	88,4Ab	50,0Ba	75,2Bb

Nota: Letras maiúsculas para análise do efeito do fotoperíodo em plantas tratadas e em plantas controle; e letras minúsculas para análise do efeito do GA₃ em cada fotoperíodo. A comparação deve ser feita dentro de cada idade.

TABELA 3: ALTURA MÉDIA (cm) DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA₃, CULTIVADAS EM CÂMARAS DE CRESCIMENTO SOB CONDIÇÕES CONTROLADAS DE DIAS CURTOS (DC) E DIAS LONGOS (DL), COM TEMPERATURA NOTURNA BAIXA (NB = 25°C) E ALTA (NA = 35°C), DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA

IDADE (dias)	TRATAMENTO							
	DCNB		DLNB		DCNA		DLNA	
	C	T	C	T	C	T	C	T
20	10,7Aa	10,6Aa	7,9Ba	8,0Ba	13,0Ab	12,1Aa	11,1Ba	10,9Ab
25	13,5Aa	13,7Aa	10,7Ba	10,3Ba	14,4Aa	15,3Ab	13,2Ab	<u>23,0Bb</u>
30	15,7Aa	<u>19,4Aa</u>	12,9Ba	<u>16,8Ba</u>	17,3Ab	<u>23,6Ab</u>	14,8Bb	<u>32,7Bb</u>
35	18,8Aa	<u>27,5Aa</u>	16,7Ba	<u>28,7Aa</u>	19,8Aa	<u>28,6Aa</u>	16,3Ba	<u>39,3Bb</u>
40	21,7Aa	<u>36,9Aa</u>	19,6Ba	<u>43,2Ba</u>	21,9Aa	<u>34,0Ab</u>	20,0Ba	<u>34,9Bb</u>
45	24,0Aa	<u>43,4Aa</u>	21,8Ba	<u>50,0Ba</u>	24,5Aa	<u>37,3Ab</u>	25,2Ab	<u>60,7Bb</u>
50	28,7Aa	<u>51,7Aa</u>	24,5Ba	<u>59,5Ba</u>	29,4Aa	<u>41,8Ab</u>	31,2Bb	<u>65,2Bb</u>

Nota: Letras maiúsculas para análise do efeito do fotoperíodo numa mesma temperatura; letras minúsculas para análise da temperatura em cada fotoperíodo. A comparação deve ser feita dentro de cada idade (DMS 5%). Os valores sublinhados indicam diferença significativa entre plantas controle e tratadas num mesmo tratamento de fotoperíodo e temperatura (teste "t" 5%).

A temperatura noturna não alterou significativamente a altura final (aos 45 e 50 dias) das plantas de dias curtos, como ocorreu em dias longos.

Quando os diferentes fotoperíodos e temperaturas noturnas testados foram associados ao tratamento com GA₃, este acentuou e até, em alguns casos, modificou os efeitos destes tratamentos. Em temperatura noturna alta, aos 50 dias, as plantas mais altas foram observadas em dias longos, sendo que, nas plantas tratadas com GA₃, essa diferença foi acentuada e verificada já a partir do 25º dia. Em temperatura noturna baixa, o GA₃ alterou o efeito do fotoperíodo, pois, enquanto entre plantas controle as plantas de dias curtos é que foram as mais altas, entre plantas tratadas ocorreu o inverso, sendo mais altas as de dias longos, a partir do 40º dia. Em dias curtos, também a partir do 40º dia, as plantas tratadas com GA₃ e sob temperatura noturna baixa mostraram-se significativamente mais altas em relação à temperatura noturna alta, o que não ocorreu em plantas controle. Isto evidencia que o GA₃ alterou o efeito da temperatura noturna em condições de dias curtos. A tabela 3 mostra ainda que, entre as plantas tratadas, as mantidas em dias longos com temperatura noturna alta foram as mais altas já a partir do 25º dia (2ª medição), enquanto as mais baixas foram observadas em dias curtos com temperatura noturna alta.

Os diferentes segmentos do caule (hipocótilo, epicótilo e entrenós) também foram medidos e os valores destas medidas são mostrados nas tabelas 4 (plantas controle) e 5 (plantas tratadas

com GA₃).

Quando comparadas as plantas controle com as tratadas (TABELAS 4 e 5), sempre houve um alongamento significativamente maior dos quatro primeiros segmentos do caule das plantas tratadas, ou seja, dos segmentos que, aos 50 dias, apresentavam-se totalmente desenvolvidos. Assim como na altura das plantas, portanto, o efeito do GA₃ foi marcante também no comprimento dos segmentos do caule.

Pelos dados da tabela 4, evidenciou-se uma diferença entre plantas de DC e DL a partir do 5º entrenó. Entre as plantas tratadas (TABELA 5), o efeito do fotoperíodo foi significativo a partir do 3º entrenó, havendo diferenças também no hipocótilo, sendo o menor observado em NI, e no epicótilo, que se mostrou significativamente maior em dias curtos.

A tabela 6 mostra o número médio de nós formados pelas plantas nos diferentes tratamentos fotoperiódicos. O número de nós formados até o 50º dia foi maior em dias longos, tanto em plantas controle como em plantas tratadas. Conforme verificado na tabela 2, a altura das plantas controle de DC e de DL não difere estatisticamente até o 50º dia. O maior número de entrenós formados em dias longos não alterou a altura das plantas, uma vez que, conforme a tabela 4, houve um menor alongamento dos últimos entrenós neste fotoperíodo. O número de nós formados pelas plantas sob noites interrompidas foi semelhante às de DC.

A temperatura noturna exerceu influência no comprimento dos segmentos do caule, principalmente em condições de dias

TABELA 4: COMPRIMENTOS MÉDIOS (cm) DOS SEGMENTOS DE CAULE DE PLANTAS CONTROLE DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC), DIAS LONGOS (DL) E NOITES INTERROMPIDAS (NI) DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

SEGMENTO	TRATAMENTO	IDADE DA PLANTA (dias)						
		20	25	30	35	40	45	50
HIPOCÓTILO	DC	10,4a	11,0a	11,1a	11,1a	11,1a	11,1a	11,1a
	DL	10,0a	10,4a	10,4a	10,4a	10,4a	10,4a	10,4a
	NI	8,7a	9,7a	9,7a	9,8a	9,8a	9,8a	9,8a
EPICÓTILO	DC	1,5a	3,4a	5,6a	6,8a	7,2a	7,2a	7,2a
	DL	1,4a	3,1a	5,7a	7,2a	7,2a	7,2a	7,2a
	NI	2,3b	4,6b	8,1b	9,8b	9,8b	9,8b	9,8b
1º ENTRENÓ	DC	-	-	1,0a	3,0a	7,2a	8,4a	8,4a
	DL	-	-	1,3a	3,5a	7,3a	8,5a	8,5a
	NI	-	0,5	1,1a	6,5b	10,4b	10,4b	10,4b
2º ENTRENÓ	DC	-	-	-	0,5a	2,4a	10,2a	10,8a
	DL	-	-	-	0,5a	3,6b	9,5a	9,5a
	NI	-	-	-	0,7a	6,4c	9,2a	9,2a
3º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	0,5a	4,0a	4,8a
	DL	-	-	-	-	0,5a	3,5a	4,2a
	NI	-	-	-	-	0,7a	1,5b	1,5b
4º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	-	2,9a	6,5a
	DL	-	-	-	-	0,5	3,0a	6,0a
	NI	-	-	-	-	-	0,5b	6,1a
5º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	-	1,5	6,2a
	DL	-	-	-	-	-	1,1	4,1b
	NI	-	-	-	-	-	-	2,1c
6º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	-	0,5	4,0a
	DL	-	-	-	-	-	0,5	2,8b
	NI	-	-	-	-	-	-	0,5c

Nota: DMS a nível de 5% de significância para analisar o efeito do fotoperíodo em cada segmento dentro de cada idade.

TABELA 5: COMPRIMENTOS MÉDIOS (cm) DOS SEGMENTOS DE CAULE DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS COM GA₃ E CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC), DIAS LONGOS (DL) E NOITES INTERROMPIDAS (NI), DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

SEGMENTO	TRATAMENTO	IDADE DA PLANTA (dias)						
		20	25	30	35	40	45	50
HIPOCÓTILO	DC	14,1a	14,9a	14,9a	14,9a	14,9a	14,9a	14,9a
	DL	12,3a	13,3a	13,3a	13,3a	13,3a	13,3a	13,3a
	NI	8,7b	9,3b	9,3b	9,3b	9,3b	9,3b	9,3b
EPICÓTILO	DC	3,5a	6,2a	14,6a	15,6a	15,6a	15,6a	15,6a
	DL	3,5a	8,9b	17,0b	18,5b	18,5b	18,5b	18,5b
	NI	2,3b	4,0c	13,3a	15,7a	15,7a	15,7a	15,7a
1º ENTRENÓ	DC	-	0,5a	4,1a	11,7a	18,7a	18,7a	18,7a
	DL	-	0,5a	5,3b	14,7b	18,6a	18,6a	18,6a
	NI	-	0,5a	2,0c	11,2a	16,9a	16,9a	16,9a
2º ENTRENÓ	DC	-	-	-	1,1a	7,1a	18,5a	20,2a
	DL	-	-	0,5	2,8b	5,9a	16,5b	18,8a
	NI	-	-	-	0,8a	12,2b	15,1b	18,6a
3º ENTRENÓ	DC	-	-	-	0,5	0,5a	4,0a	4,8a
	DL	-	-	-	0,3	0,5a	4,2a	7,8b
	NI	-	-	-	-	1,3b	1,3b	1,4c
4º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	-	4,7a	5,2a
	DL	-	-	-	-	0,2	1,0b	2,6b
	NI	-	-	-	-	0,5	6,3c	8,3c
5º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	-	-	-
	DL	-	-	-	-	-	0,5	2,0
	NI	-	-	-	-	-	0,5	1,0
6º ENTRENÓ	DC	-	-	-	-	-	-	-
	DL	-	-	-	-	-	0,5	0,5
	NI	-	-	-	-	-	-	0,5

Nota: DMS a nível de 5% de significância para analisar o efeito do fotoperíodo em cada segmento dentro de cada idade.

TABELA 6. NÚMERO MÉDIO DE NÓS FORMADOS POR PLANTAS DE Euphorbia heterophylla CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DC, DL E NI, TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA₃, DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS SEMEADURA.

TRATAMENTO	IDADE DA PLANTA (DIAS)						
	20	25	30	35	40	45	50
DC-C	2,0a	2,1a	3,1a	4,1a	5,5a	7,5a	8,2a
DL-C	2,0a	2,4a	3,0a	5,3a	7,0b	8,5b	10,7b
NI-C	2,0a	3,0b	4,0a	4,2a	5,4a	6,2a	8,1a
DC-T	2,0a	2,9a	3,1a	4,9a	5,0a	6,0a	6,1a
DL-T	2,0a	3,0a	4,0a	4,9a	6,3a	8,5b	9,7b
NI-T	2,0a	3,0a	3,1a	4,0a	5,0a	6,0a	7,1a

Nota: DMS a nível de 5% de significância para análise do efeito do fotoperíodo em plantas controle e tratadas. A comparação deve ser feita dentro de cada idade.

longos (TABELA 7). O epicótilo e o 1º entrenó apresentaram menor crescimento em temperatura noturna alta. O hipocótilo mostrou-se significativamente menor em dias longos, independentemente da temperatura noturna. Aos 50 dias, as plantas de dias longos haviam formado um número de nós significativamente maior em relação a dias curtos, sendo que, sob temperatura noturna alta, onde foram observadas as plantas mais altas com entrenós mais curtos, aos 45 dias o número de nós formados chegou a ser o dobro em relação à temperatura noturna baixa.

Os segmentos totalmente desenvolvidos (hipocótilo, epicótilo e 1º entrenó) do caule de plantas tratadas com GA₃ (TABELA 8) foram significativamente maiores em relação aos das plantas não tratadas (TABELA 7) - (teste "t" 5% - análise não apresentada). O número de nós formados não foi alterado com a aplicação de GA₃, o que indica que a maior altura das plantas tratadas se deveu, provavelmente, a um alongamento dos entrenós formados. Como ocorreu com as plantas controle, o hipocótilo das plantas tratadas mantidas em dias longos sempre se mostrou menor em relação às de dias curtos. Nos demais segmentos, o efeito do fotoperíodo variou conforme a temperatura. O GA₃ alterou o efeito da temperatura noturna em DC em alguns segmentos. Após 45 dias, o hipocótilo e o 2º entrenó foram maiores sob temperatura noturna baixa do que em temperatura noturna alta.

TABELA 7: COMPRIMENTOS MÉDIOS (cm) DOS SEGMENTOS DE CAULE DE PLANTAS CONTROLE DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS EM CONDIÇÕES CONTROLADAS DE FOTOPERÍODO [DIAS CURTOS (DC) E DIAS LONGOS (DL)] E DE TEMPERATURA NOTURNA BAIXA (NB = 25°C) E ALTA (NA = 35°C), DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

SEGMENTO	TRATAMENTO	IDADE DA PLANTA (dias)						
		20	25	30	35	40	45	50
HIPOCÓTILO	DCNB	10,3 Aa	11,6 Aa	12,1 Aa				
	DLNB	7,6 Ba	9,1 Ba	9,1 Ba	9,1 Ba	9,1 Ba	9,1 Ba	9,1 Ba
	DCNA	11,3 Aa	11,3 Aa	11,3 Aa	11,3 Aa	11,3 Aa	11,3 Aa	11,3 Aa
	DLNA	8,6 Ba	8,8 Ba	8,8 Ba	8,8 Ba	8,8 Ba	8,8 Ba	8,8 Ba
EPICÓTILO	DCNB	-	1,8 Aa	3,6 Aa	5,6 Aa	6,4 Aa	6,4 Aa	6,4 Aa
	DLNB	0,3	1,6 Aa	3,9 Aa	5,9 Aa	6,3 Aa	6,3 Aa	6,3 Aa
	DCNA	1,7	3,0 Ab	5,5 Ab	7,0 Aa	7,4 Aa	7,4 Aa	7,4 Aa
	DLNA	2,5	2,8 Aa	2,9 Ba	2,9 Bb	2,9 Bb	2,9 Bb	2,9 Bb
1º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	1,1 Aa	2,7 Aa	3,9 Aa	5,7 Aa
	DLNB	-	-	-	1,2 Aa	3,0 Aa	3,7 Aa	4,3 Ba
	DCNA	-	-	0,5	1,4 Aa	2,0 Aa	4,8 Aa	5,5 Aa
	DLNA	-	1,0	1,7	1,7 Aa	1,7 Aa	1,7 Bb	1,7 Bb
2º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	-	0,5 Aa	1,0 Aa	2,6 Aa
	DLNB	-	-	-	0,5	0,9 Aa	2,1 Aa	3,4 Aa
	DCNA	-	-	-	-	0,5 Aa	1,0 Aa	4,0 Aa
	DLNA	-	0,5	0,9	1,3	2,0 Bb	2,2 Aa	2,2 Ba
3º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	-	-	0,5	1,5 Aa
	DLNB	-	-	-	-	-	0,5	0,8 Aa
	DCNA	-	-	-	-	-	-	0,5 Ab
	DLNA	-	-	0,3	1,0	1,8	1,9	2,1 Bb
4º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	-	-	-	-
	DLNB	-	-	-	-	-	-	0,3
	DCNA	-	-	-	-	-	-	-
	DLNA	-	-	-	0,5	1,5	1,9	2,1
Nº DE NÓS FORMADOS	DCNB	1,4 Aa	2,0 Aa	2,3 Aa	3,0 Aa	4,1 Aa	5,0 Aa	5,0 Aa
	DLNB	2,0 Ba	2,1 Aa	2,3 Aa	3,6 Aa	4,3 Aa	5,0 Aa	7,0 Ba
	DCNA	2,0 Ab	2,0 Aa	2,5 Aa	2,8 Aa	3,8 Aa	4,0 Aa	5,0 Aa
	DLNA	2,0 Aa	3,7 Bb	4,8 Bb	6,0 Bb	8,3 Bb	10,2 Bb	12,7 Bb

Nota: Letras maiúsculas para análise do fotoperíodo numa mesma temperatura; letras minúsculas para análise da temperatura num mesmo fotoperíodo. A comparação deve ser feita dentro de cada idade.

TABELA 8: COMPRIMENTOS MÉDIOS (cm) DOS SEGMENTOS DE CAULES DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS COM GA₃ E CULTIVADAS EM CONDIÇÕES CONTROLADAS DE FOTOPERÍODO [DIAS CURTOS (DC) E DIAS LONGOS (DL)] E DE TEMPERATURA NOTURNA BAIXA (NB = 25°C) E ALTA (NA = 35°C), DOS 20 AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

SEGMENTO	TRATAMENTO	IDADE DA PLANTA (dias)						
		20	25	30	35	40	45	50
HIPOCÓTILO	DCNB	10,1 Aa	11,2 Aa	14,1 Aa				
	DLNB	7,5 Ba	8,2 Ba	8,8 Ba	9,0 Ba	9,0 Ba	9,0 Ba	9,0 Ba
	DCNA	10,8 Aa	11,3 Aa	11,6 Ab				
	DLNA	8,4 Ba	8,6 Ba	8,6 Ba	8,6 Ba	8,6 Ba	8,6 Ba	8,6 Ba
EPICÓTILO	DCNB	0,5 Aa	2,6 Aa	4,8 Aa	10,1 Aa	12,2 Aa	12,2 Aa	12,2 Aa
	DLNB	0,5 Aa	2,1 Aa	7,3 Ba	15,3 Ba	16,9 Ba	17,0 Ba	17,0 Ba
	DCNA	1,3 Ab	4,0 Ab	10,0 Ab	12,5 Ab	12,5 Aa	12,5 Aa	12,5 Aa
	DLNA	2,5 Bb	9,7 Bb	9,9 Ab	9,9 Bb	9,9 Bb	9,9 Bb	9,9 Bb
1º ENTRENÓ	DCNB	-	-	0,5 Aa	2,7 Aa	8,9 Aa	10,5 Aa	13,1 Aa
	DLNB	-	-	0,5 Aa	4,0 Ba	14,4 Ba	15,7 Ba	17,9 Ba
	DCNA	-	-	2,0 Ab	4,5 Ab	9,3 Aa	11,7 Aa	13,6 Aa
	DLNA	-	4,0	9,4 Bb	10,2 Bb	10,7 Ab	11,7 Ab	12,2 Ab
2º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	0,5	1,0 Aa	5,8 Aa	10,9 Aa
	DLNB	-	-	-	0,5	2,4 Aa	7,1 Aa	13,0 Ba
	DCNA	-	-	-	-	0,5 Aa	1,5 Ab	4,0 Ab
	DLNA	-	0,5	3,7	5,2	9,7 Bb	9,7 Bb	9,7 Bb
3º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	-	0,5	0,8	1,5
	DLNB	-	-	-	-	0,5	0,9	1,6
	DCNA	-	-	-	-	-	-	-
	DLNA	-	-	0,5	2,9	4,5	4,9	4,9
4º ENTRENÓ	DCNB	-	-	-	-	-	-	-
	DLNB	-	-	-	-	-	0,2	0,5
	DCNA	-	-	-	-	-	-	-
	DLNA	-	-	0,5	2,0	3,3	6,1	6,1
Nº DE NÓS FORMADOS	DCNB	2,0 Aa	2,0 Aa	3,0 Aa	4,0 Aa	5,0 Aa	5,2 Aa	5,3 Aa
	DLNB	2,0 Aa	2,0 Aa	2,8 Aa	3,8 Aa	4,8 Aa	6,0 Aa	7,2 Ba
	DCNA	2,0 Aa	2,0 Aa	2,6 Aa	2,9 Aa	3,2 Ab	4,0 Aa	4,0 Aa
	DLNA	2,0 Aa	4,3 Bb	5,2 Bb	7,3 Bb	9,1 Bb	11,0 Ab	13,0 Bb

Nota: Letras maiúsculas para análise do fotoperíodo numa mesma temperatura; e letras minúsculas para análise da temperatura num mesmo fotoperíodo. A comparação deve ser feita dentro de cada idade.

3. Desenvolvimento foliar

3.1. ÁREA

Todas as folhas de plantas de dias longos mostraram-se significativamente maiores em relação às demais (TABELA 9), caracterizando um efeito significativo do fotoperíodo na área foliar de Euphorbia heterophylla. Houve uma redução significativa da área das folhas de plantas de noites interrompidas (NI).

A giberelina aplicada reduziu significativamente a área de praticamente todas as folhas de Euphorbia heterophylla (TABELA 9). Essa redução só não foi significativa nas cinco primeiras folhas das plantas de NI e na terceira de DC. As demais folhas de plantas tratadas mostraram-se significativamente menores em relação às não tratadas. Houve uma interação significativa dos fatores fotoperíodo e GA₃. Entre plantas tratadas, as de DL também apresentaram maior área foliar, como ocorreu entre plantas controle, sendo que as quatro primeiras folhas das plantas de DL tratadas apresentaram maior área em relação às mesmas folhas de plantas controle de DC. Isto ocorreu para todas as folhas em relação a NI.

O efeito do fotoperíodo também foi marcante em condições controladas, onde, independentemente da temperatura noturna, as folhas maiores sempre foram as de plantas de DL, conforme os dados da tabela 10. No entanto, a temperatura noturna

TABELA 9: ÁREA FOLIAR MÉDIA (cm²) DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA₃, CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC), DIAS LONGOS (DL) E NOITES INTERROMPIDAS (NI), AOS 40 E AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA

FOLHA	TRATAMENTO					
	DC		DL		NI	
	C	T	C	T	C	T
40 DIAS APÓS SEMEADURA						
1 e 2	2,53Aa	1,95Aa	4,00Ba	2,78Ab	0,83Ca	1,08Ba
3	5,62Aa	4,67Aa	12,40Ba	7,22Bb	2,56Da	2,63Da
4	8,19Aa	4,34Ab	18,95Ba	8,81Bb	3,41Da	3,16Aa
5	15,09Aa	5,26Ab	34,80Ba	12,56Bb	6,50Da	5,46Aa
6	21,12Aa	5,77Ab	49,34Ba	17,59Bb	9,18Da	5,06Aa
7	31,71Aa	8,99Ab	63,87Ba	25,18Bb	11,81Da	5,40Ab
8	34,63Aa	10,58Ab	79,26Ba	31,92Bb	11,65Da	4,00Db
50 DIAS APÓS A SEMEADURA						
1 e 2	2,53Aa	1,95Ab	4,00Ba	2,78Ab	0,83Da	1,08Bb
3	5,62Aa	4,67Aa	12,34Ba	7,22Bb	2,73Da	2,64Da
4	8,22Aa	4,85Ab	19,02Ba	8,81Bb	3,72Da	3,39Aa
5	15,22Aa	5,46Ab	34,85Ba	13,54Bb	8,07Da	5,90Aa
6	22,45Aa	7,35Ab	50,04Ba	18,64Bb	11,56Da	5,81Ab
7	34,55Aa	10,81Ab	67,65Ba	27,30Bb	16,85Ca	6,90Ab
8	41,49Aa	12,61Ab	85,39Ba	36,07Bb	21,66Ca	6,54Ab
9	45,90Aa	12,88Ab	81,12Ba	42,37Bb	29,04Ca	9,83Ab

Nota: Letras maiúsculas para análise do efeito do fotoperíodo em plantas controle e em plantas tratadas; e letras minúsculas para análise do efeito do GA₃ em cada fotoperíodo

TABELA 10: ÁREA FOLIAR MÉDIA (cm²) DE PLANTAS CONTROLE DE Euphorbia heterophylla CULTIVADAS EM CONDIÇÕES CONTROLADAS DE FOTOPERÍODO: DIAS CURTOS (DC) E DIAS LONGOS (DL); E DE TEMPERATURA: NOTURNA BAIXA (NB = 25°C) E NOTURNA ALTA (NA = 35°C), AOS 40 E AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

FOLHA	IDADE (DIAS)							
	40				50			
	TRATAMENTO							
	DC-NB	DL-NB	DC-NA	DL-NA	DC-NB	DL-NB	DC-NA	DL-NA
1,2	2,06Aa	2,17Aa	0,40Ab	2,38Ba	2,07Aa	2,17Aa	0,40Ab	2,38Ba
3	4,20Aa	8,40Ba	0,72Aa	8,22Ba	5,52Aa	9,52Ba	0,72Ab	9,35Ba
4	6,12Aa	11,81Ba	0,95Ab	10,50Bb	7,07Aa	13,26Ba	0,96Ab	11,44Bb
5	8,57Aa	21,75Ba	1,32Ab	17,84Bb	12,45Aa	25,60Ba	1,41Ab	18,78Bb
6	10,25Aa	24,49Ba	1,10Ab	23,40Ba	15,69Aa	33,24Ba	1,64Ab	26,55Bb
7	10,14Aa	15,69Ba	0,40Ab	26,93Bb	16,69Aa	40,87Ba	1,56Ab	30,15Bb
8	-	-	-	-	15,20Aa	42,29Ba	1,42Ab	36,84Bb

Nota: Letras maiúsculas para análise do efeito do fotoperíodo em cada temperatura; letras minúsculas para análise do efeito da temperatura em cada fotoperíodo.

teve um efeito acentuado na área foliar em condições de DC, sendo esta drasticamente reduzida em temperatura noturna alta. O efeito de redução da área destas folhas foi tão acentuado que sua medição foi feita pelo método de pesagem de contornos, sendo impraticável a medição com o aparelho medidor de área foliar.

Assim como ocorreu em fotoperíodo curto e em temperatura noturna alta, o efeito do GA₃ também foi de redução da área foliar. Em todos os tratamentos, exceto em DL com temperatura noturna alta, praticamente todas as folhas de plantas tratadas foram menores do que as de plantas controle (TABELA 11).

Quando associadas as três condições que provocaram redução da área, ou seja, no tratamento de DC com temperatura noturna alta e aplicação de GA₃, houve redução drástica da área foliar, conforme se observa na tabela 11. Porém, sob fotoperíodo longo, a temperatura noturna alta e o GA₃ não tiveram efeito até os 40 dias. Aos 50 dias, o efeito de redução foi verificado somente a partir da 6ª folha e não foi tão acentuado. Isso caracteriza não somente o efeito do fotoperíodo na área foliar, como a importância da duração do período em que as plantas ficaram submetidas a uma temperatura noturna mais elevada.

TABELA 11: ÁREA FOLIAR MÉDIA (cm²) DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA₃, CULTIVADAS EM CONDIÇÕES CONTROLADAS DE FOTOPERÍODO: DIAS CURTOS (DC) E DIAS LONGOS (DL); E DE TEMPERATURA: NOTURNA BAIXA (NB = 25°C) E NOTURNA ALTA (NA = 35°C), AOS 40 E AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

FOLHA	TRATAMENTO							
	DC-NB		DL-NB		DC-NA		DL-NA	
	C	T	C	T	C	T	C	T
40 DIAS APÓS SEMEADURA								
1,2	2,06a	2,30b	2,17a	1,93a	0,40a	<0,40a	2,38a	2,30a
3	4,20a	4,10a	8,40a	7,12a	0,72a	<0,40b	8,22a	8,85a
4	6,12a	4,83b	11,81a	8,52b	0,95a	<0,40b	10,50a	11,49a
5	8,57a	5,73b	21,75a	15,26b	1,32a	<0,40b	17,84a	17,10a
6	10,25a	5,21b	24,49a	13,55b	1,10a	<0,40b	23,40a	20,13a
7	10,14a	8,79b	15,69a	12,46a	<0,40a	<0,40a	26,93a	23,38a
50 DIAS APÓS SEMEADURA								
1,2	2,07a	2,36a	2,16a	1,94a	0,40a	<0,40a	2,38a	2,28a
3	5,52a	5,95a	9,52a	8,34a	0,72a	<0,40b	9,35a	9,16b
4	7,07a	5,98a	13,26a	8,86b	0,96a	<0,40b	11,44a	10,83a
5	12,45a	7,20b	25,60a	17,88b	1,41a	<0,40b	18,78a	18,20a
6	15,69a	8,83b	33,24a	19,35b	1,64a	<0,40b	26,55a	20,69b
7	16,69a	11,79b	40,87a	27,28b	1,56a	<0,40b	30,15a	25,54b
8	15,20a	10,72b	42,29a	28,00b	1,42a	<0,40b	36,84a	31,51b

Nota: Utilizado teste "t" a nível de 5% de significância para comparação entre plantas controle e tratadas.

3.2. FORMA

Os valores " L_n " (L_n/C) das folhas 1 a 7 das plantas de todos os tratamentos foram calculados. Para a visualização do padrão de comportamento de Euphorbia heterophylla em relação à forma foliar, esses valores foram mostrados para cada posição " n " ao longo do comprimento das folhas de plantas cultivadas em DC (FIGURA 2a) e DL (FIGURA 2b). Em ambos os fotoperíodos, as folhas 1 e 2 destacaram-se das demais por serem notadamente mais estreitas em todas as posições ao longo da lâmina. De maneira geral, o padrão de forma das demais folhas foi o mesmo sob um mesmo regime fotoperiódico, com algumas diferenças que variaram conforme a folha e a região da lâmina. Em DC, por exemplo, ocorreram diferenças nas regiões apical e basal das folhas. Já em DL, as diferenças observadas ocorreram nas porções apical e central.

Em NI, além das folhas 1 e 2, as folhas de nº 3 e 4 também se mostraram mais estreitas em relação às demais (FIGURA 3).

Para avaliação dos efeitos dos tratamentos utilizados na forma foliar, são apresentados os resultados obtidos para a folha nº 5 como padrão, pois seu desenvolvimento foi igual ao das demais.

Em relação ao fotoperíodo, as folhas de plantas contidas em DC mostraram-se ligeiramente mais estreitas na metade

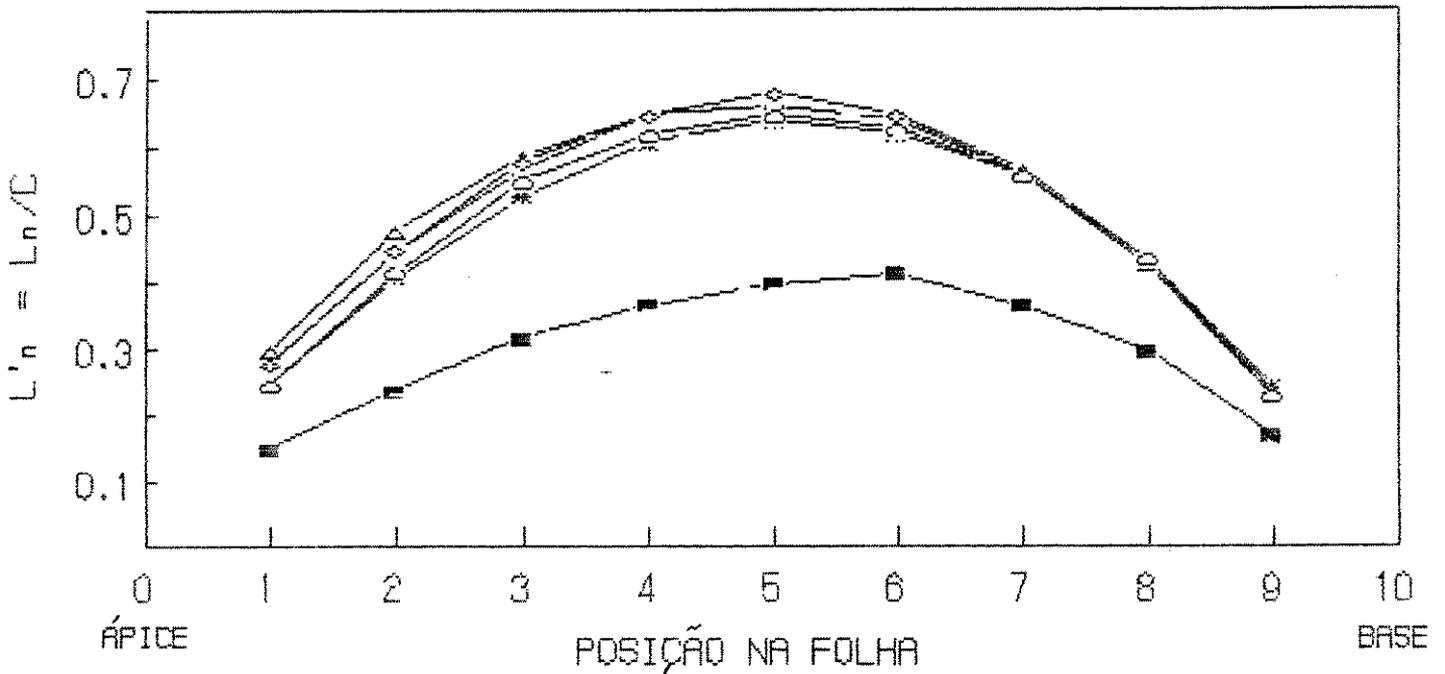
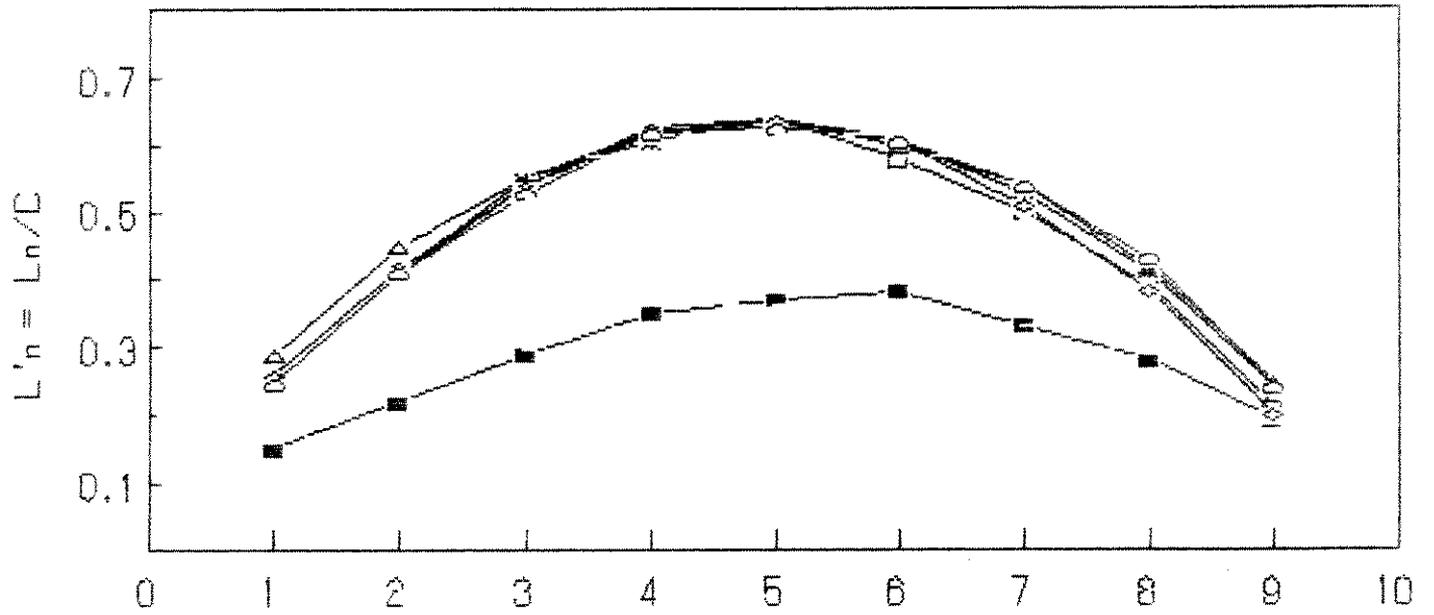


FIGURA 2: FORMA DAS FOLHAS 1 A 7 DE PLANTAS CONTROLE DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS SOB CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (A) E LONGOS (B).

(■): FOLHAS 1 E 2; (Δ): FOLHA 3; (□): FOLHA 4;
 (○): FOLHA 5; (◇): FOLHA 6; (★): FOLHA 7.

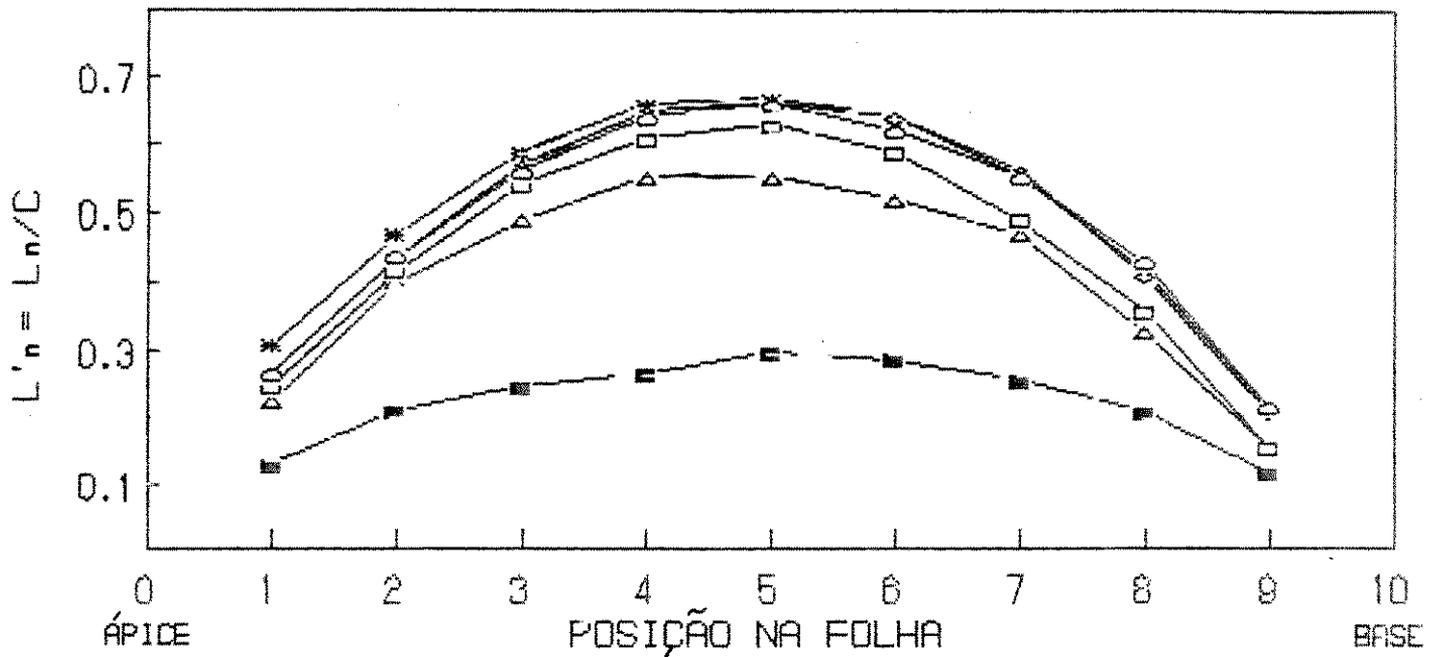


FIGURA 3: FORMA DAS FOLHAS 1 A 7 DE PLANTAS CONTROLE DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS SOB CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS COM NOITES INTERROMPIDAS.
 (■): FOLHAS 1 E 2; (Δ): FOLHA 3; (□): FOLHA 4;
 (○): FOLHA 5; (◇): FOLHA 6; (*): FOLHA 7.

basal, porém esse estreitamento não foi significativo (FIGURA 4).

Analisado isoladamente, o efeito do GA₃ foi significativo na forma foliar. De maneira geral, plantas tratadas com GA₃ apresentaram suas folhas mais estreitas em relação às plantas controle. Esse estreitamento ocorreu ao longo de praticamente toda a lâmina, sendo significativo a partir da posição 4, ou seja, nas regiões central e basal. Este efeito do GA₃, de estreitamento das folhas, ocorreu independentemente do fotoperíodo (FIGURA 4).

A figura 4 também evidencia que o efeito do fotoperíodo foi alterado quando associado ao GA₃. Aos 50 dias após a semeadura, as folhas de plantas tratadas de DC mostraram-se significativamente mais estreitas em relação às plantas tratadas de DL, nas posições 7 e 8 (porção basal da lâmina). Em plantas não tratadas não houve efeito do fotoperíodo.

Como se observa na figura 5, houve uma forte interação entre temperatura noturna e fotoperíodo. Sob temperatura noturna baixa, as folhas mais estreitas foram observadas em DC. Porém, quando a temperatura noturna foi mais elevada, verificou-se um estreitamento das folhas de plantas de DL. Essas diferenças foram significativas ao longo de toda a lâmina foliar. Enquanto o efeito da temperatura noturna alta foi de estreitamento em DL, em fotoperíodo curto ocorreu o inverso, ou seja, as folhas mostraram-se mais largas sob temperatura noturna alta, ao longo de toda a lâmina.

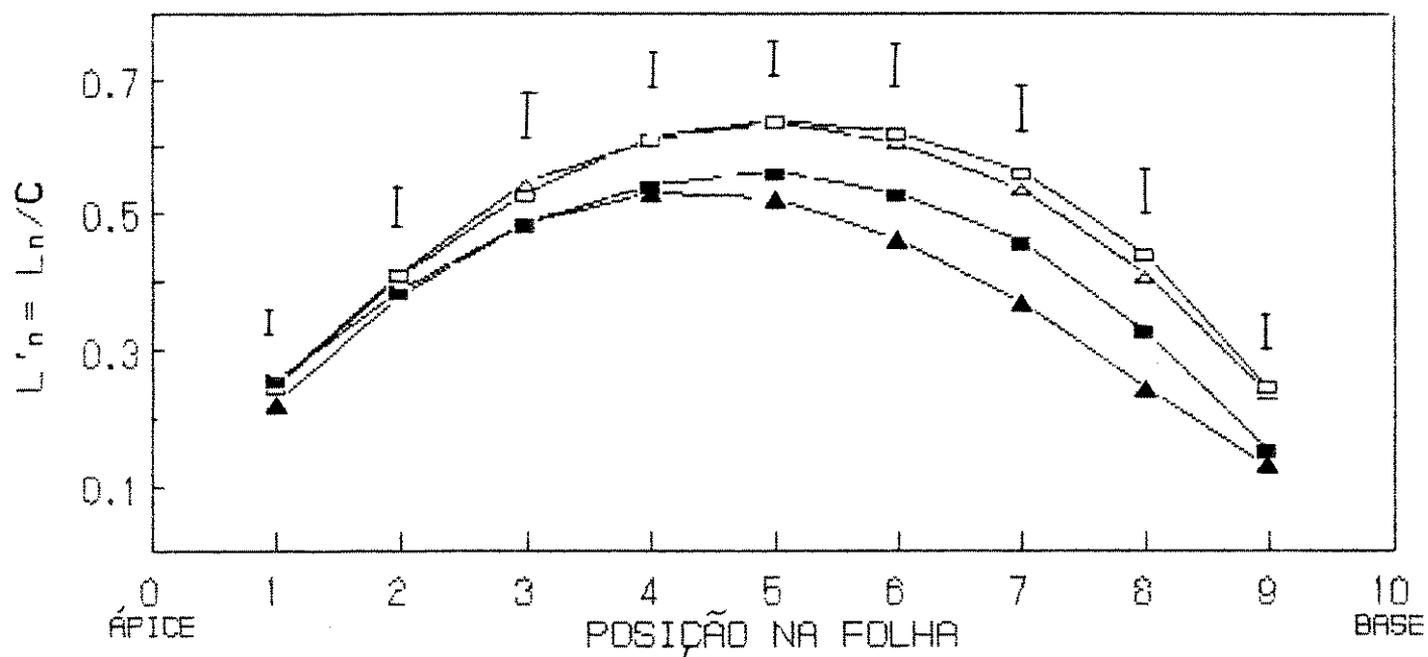


FIGURA 4: FORMA DA 5ª FOLHA DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* TRATADAS COM GA_3 (T) E CONTROLE (C), EM CONDIÇÕES DE DC E DL, AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.
 (△): DC-C; (▲): DC-T; (□): DL-C; (■): DL-T.
 (I): DMS a 5% de probabilidade.

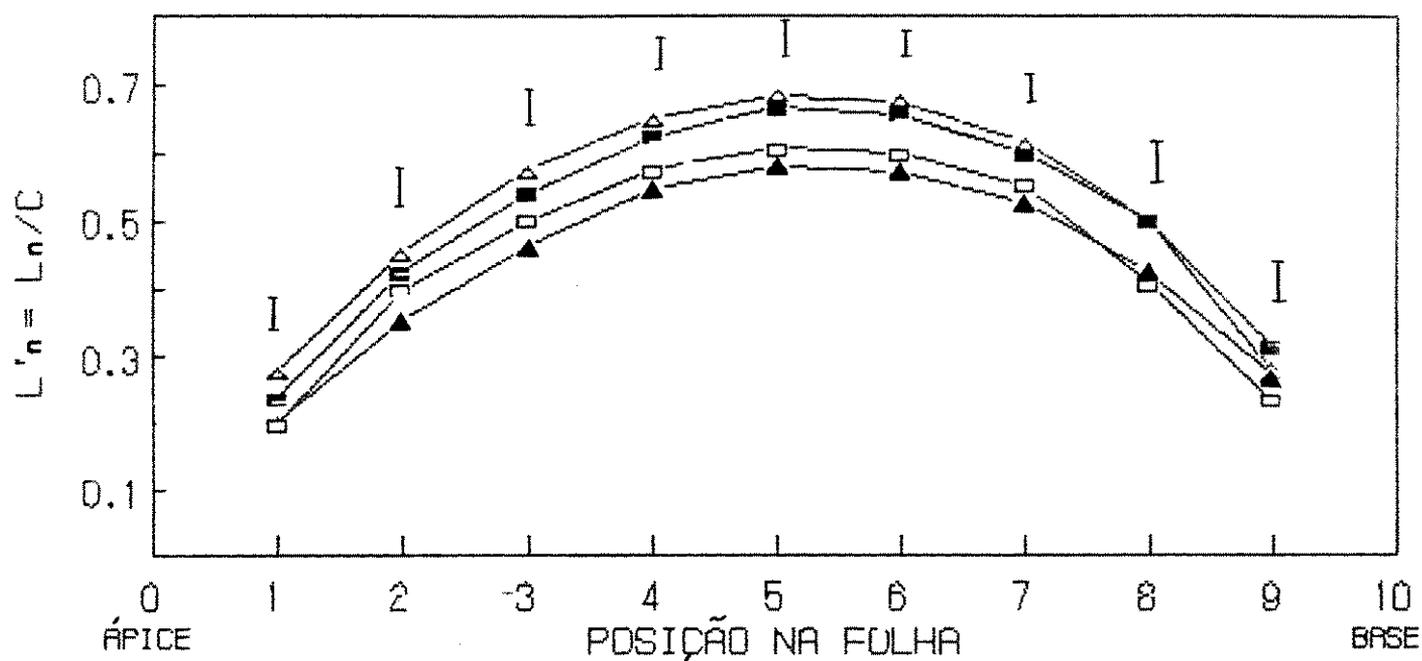


FIGURA 5: FORMA DA 5ª FOLHA DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS EM CONDIÇÕES CONTROLADAS DE DC E DL, COM TEMPERATURA NOTURNA BAIXA (NB) E ALTA (NA), AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.
 (▲): DC-NB; (△): DL-NB; (■): DC-NA; (□): DL-NA.
 (I): DMS a 5% de probabilidade.

3.3. NÚMERO DE CÉLULAS DA EPIDERME FOLIAR

Os resultados das contagens de células feitas na epiderme de plantas mantidas em DC e em DL são mostrados na tabela 12.

Independentemente do tratamento analisado e da posição na folha, o número de células da epiderme inferior sempre foi significativamente menor em relação à epiderme superior (teste "t" a 5% - análise não apresentada). De maneira geral, após 30 dias o número de células/mm² manteve-se o mesmo em ambos os fotoperíodos. Entre as diferentes regiões da folha (ápice, centro e base), a variação do número de células foi maior na epiderme superior, especialmente em condições de dias curtos, onde a região apical das folhas mostrou um número significativamente maior em relação às demais regiões.

As tabelas 13 e 14 mostram os dados obtidos nas contagens de células/mm² da epiderme foliar em plantas controle e tratadas com GA₃. Na epiderme superior de folhas de plantas sob DC observou-se uma mudança no padrão de comportamento em relação ao número de células no período das contagens (entre o 30º e o 50º dia). Enquanto aos 30 dias as plantas tratadas apresentavam um número de células/mm² muito maior do que as controle, aos 50 dias este número foi significativamente menor em todas as regiões da lâmina. Na epiderme inferior, aos 50 dias, não houve diferença significativa entre plantas tratadas e controle.

TABELA 12: NÚMERO DE CÉLULAS ($\times 10^5$) POR mm^2 DAS EPIDERMES SUPERIOR E INFERIOR, NAS POSIÇÕES APICAL, CENTRAL E BASAL DE FOLHAS Nº 5 DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC) E DIAS LONGOS (DL), AOS 30, 40 E 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

FOTOPERÍODO:	IDADE (dias)					
	30		40		50	
	DC	DL	DC	DL	DC	DL
EPIDERME SUPERIOR						
ÁPICE	4,26Aa	3,65Ba	4,03Aa	4,14Aa	3,49Aa	3,34Aa
CENTRO	4,21Aa	3,21Bb	3,63Ab	3,70Ab	3,17Ab	3,16Aa
BASE	3,95Ab	3,24Bb	3,58Ab	3,49Ab	2,80Ac	3,11Aa
EPIDERME INFERIOR						
ÁPICE	3,79Aa	2,81Ba	3,15Aa	2,93Ba	2,64Aa	2,60Aa
CENTRO	3,62Aab	2,88Ba	2,96Aa	2,93Aa	2,54Aa	2,61Aa
BASE	3,44Ab	2,80Ba	3,10Aa	2,88Ba	2,57Aa	2,73Aa

Nota: Letras maiúsculas para análise do efeito do fotoperíodo numa mesma posição; letras minúsculas para análise do efeito da posição num mesmo fotoperíodo. Utilizado DMS a 5% de significância. A comparação deve ser feita dentro de cada idade.

TABELA 13: NÚMERO DE CÉLULAS ($\times 10^5$) POR mm^2 DAS EPIDERMES SUPERIOR E INFERIOR, NAS POSIÇÕES APICAL, CENTRAL E BASAL DE FOLHAS Nº 5 DE PLANTAS DE Euphorbia heterophylla CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC), TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA_3 , AOS 30, 40 E 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

	IDADE (dias)					
	30		40		50	
	C	T	C	T	C	T
EPIDERME SUPERIOR						
ÁPICE	4,26a	6,41b	4,03a	4,11a	3,49a	3,24b
CENTRO	4,21a	6,12b	3,63a	3,86b	3,17a	2,86b
BASE	3,95a	5,84b	3,58a	3,29b	2,88a	2,61b
EPIDERME INFERIOR						
ÁPICE	3,79a	5,47b	3,15a	3,44b	2,64a	2,70a
CENTRO	3,62a	5,02b	2,96a	3,24b	2,54a	2,55a
BASE	3,44a	4,74b	3,10a	3,14a	2,57a	2,53a

Nota: Utilizado teste "t" a nível de 5% de probabilidade.

TABELA 14: NÚMERO DE CÉLULAS ($\times 10^5$) POR mm^2 DAS EPIDERMES SUPERIOR E INFERIOR, NAS POSIÇÕES APICAL, CENTRAL E BASAL DE FOLHAS Nº 5 DE PLANTAS DE *Euphorbia heterophylla* CULTIVADAS EM CONDIÇÕES DE DIAS LONGOS (DL), TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA_3 , AOS 30, 40 E 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

	IDADE (dias)					
	30		40		50	
	C	T	C	T	C	T
EPIDERME SUPERIOR						
ÁPICE	3,65a	3,20b	4,14a	3,62b	3,34a	3,26a
CENTRO	3,21a	3,11a	3,70a	3,58a	3,16a	3,00a
BASE	3,24a	2,95b	3,49a	3,12b	3,11a	2,88b
EPIDERME INFERIOR						
ÁPICE	2,81a	2,63b	2,93a	3,32b	2,60a	2,53a
CENTRO	2,88a	2,40b	2,93a	3,20a	2,61a	2,57a
BASE	2,80a	2,25b	2,88a	2,96a	2,73a	2,36b

Nota: Utilizado teste "t" a nível de 5% de probabilidade.

Em DL, onde não ocorreu floração até o 50º dia, o número de células da epiderme de folhas tratadas foi menor, exceto na região central das folhas, sendo que aos 50 dias só foi diferente na base (TABELA 14).

Os resultados obtidos com o número de células da epiderme foliar foram associados aos valores de área (TABELA 15). Considerou-se a média do número de células nas diferentes posições na epiderme superior aos 50 dias, e comparou-se esse valor com a área das folhas nº 5 nesta idade. Entre DC e DL, a variação da área foliar, sempre maior em DL, não foi acompanhada pelo aumento do número de células por mm^2 , o que indica que o crescimento em área ocorreu de maneira proporcional ao aumento das divisões celulares. A condição de DL não ocasionou, portanto, o alongamento das células, sendo o aumento em área devido, provavelmente, a um aumento da taxa de divisão celular.

Conforme verificou-se na figura 4, a forma foliar não foi alterada pelo fotoperíodo. Pelos dados da tabela 12, aos 50 dias, o número de células/ mm^2 também não variou significativamente em nenhuma das posições de ambas as epidermes, entre os dois fotoperíodos utilizados (DC e DL).

O efeito do GA₃ na forma foliar foi de estreitamento nas regiões central e basal da lâmina, em ambos os fotoperíodos (FIGURA 4). Porém, o número de células/ mm^2 variou conforme o fotoperíodo em plantas tratadas, sendo reduzido apenas na epiderme superior em DC (TABELA 13).

TABELA 15: ÁREA (mm^2) E Nº DE CÉLULAS POR mm^2 E POR ÁREA TOTAL DA 5ª FOLHA DE PLANTAS DE Euphorbia heterophylla EM CONDIÇÕES DE DIAS CURTOS (DC) E DE DIAS LONGOS (DL), TRATADAS (T) OU NÃO (C) COM GA_3 , AOS 50 DIAS APÓS A SEMEADURA.

	TRATAMENTO			
	DC		DL	
	C	T	C	T
ÁREA (mm^2)	1509,00	526,00	3480,00	1256,00
Nº CÉLS/ mm^2 ($\times 10^5$)	3,18	2,90	3,20	3,01
Nº CÉLS/FOLHA ($\times 10^5$)	4798,62	1525,40	11136,00	3780,56

DISCUSSÃO

Os aspectos utilizados para avaliação do padrão de desenvolvimento de Euphorbia heterophylla (época de floração, altura da planta, área e forma foliares) responderam diferentemente aos fatores ambientais estudados, bem como à substância reguladora aplicada, o GA₃.

Segundo a classificação de GARNER e ALLARD (1920 apud VINCE-PRUE, 1975) adotada até hoje, plantas de dias curtos são aquelas em que a floração ocorre ou é acelerada em dias curtos, que seriam dias com um período de luz inferior a um fotoperíodo crítico.

A época de floração em E. heterophylla foi antecipada em condições de dias curtos em relação a dias longos de 20 horas. O tratamento de noites interrompidas atrasou o aparecimento do botão floral em relação a dias curtos, sendo que as plantas se comportaram de maneira semelhante às de dias longos. Este fato permite a caracterização da época de floração em E. heterophylla como sendo um efeito fotoperiódico, sendo que este efeito não foi alterado pelos demais tratamentos, de temperatura noturna e de aplicação de GA₃. A espécie foi então classificada como uma planta de dias curtos, apresentando uma resposta quantitativa ao fotoperíodo.

Quando cultivadas em fotoperíodo natural de 12 horas, as plantas de E. heterophylla floresceram entre 33 e 35 dias após a semeadura, como ocorreu em condições de dias curtos (dados não apresentados), sugerindo que o fotoperíodo crítico para a floração desta espécie está acima de 12 horas.

Segundo VINCE-PRUE (1975), a descoberta de que uma breve interrupção com luz poderia anular o efeito de um período escuro prolongado não somente esclareceu a importância do período escuro, como gerou maiores estudos sobre o mecanismo de percepção da luz pelas plantas. Embora a duração do período escuro seja decisiva, a capacidade de resposta a um período escuro indutivo pode ser alterada ou até eliminada através da manipulação do fotoperíodo correspondente. A duração, a irradiância e a composição espectral da luz fornecida durante o fotoperíodo podem modificar de alguma maneira a resposta da floração (VINCE-PRUE, 1986).

A interrupção luminosa utilizada no tratamento de noites interrompidas deste trabalho foi suficiente para alterar a resposta das plantas com relação à época de floração, sendo esta semelhante a dias longos. Com relação ao desenvolvimento vegetativo, porém, as plantas de noites interrompidas apresentaram diferenças significativas em relação aos demais fotoperíodos, como menor altura das plantas e menor área foliar.

Com relação à altura das plantas, os resultados que mostram plantas mais baixas sob noites interrompidas não podem ser atribuídos a um efeito fotoperiódico, uma vez que entre

plantas de dias curtos e de dias longos não houve diferença significativa até os 50 dias de idade das plantas.

Entretanto, estas diferenças podem ser atribuídas a outros fatores, como a temperatura no período escuro, que variou entre os tratamentos, uma vez que estes foram conduzidos em locais diferentes, adequados a cada condição fotoperiódica. Ao serem submetidas ao tratamento de NI as plantas permaneceram, durante o período escuro e a interrupção luminosa, em local fechado, onde a temperatura foi maior do que em ambiente de casa de vegetação, com vedação apenas com telas, onde foram conduzidos os tratamentos de DC e DL.

Embora a literatura seja extensa em exemplos de maior alongamento de entrenós e, conseqüentemente, maior altura em plantas cultivadas sob dias longos, a espécie estudada apresentou comportamento diferente. Houve um menor alongamento dos últimos entrenós em dias longos, porém somente aos 50 dias. O número de nós, no entanto, foi sempre maior neste fotoperíodo. KIRSZENZAFIT & VÁLIO (1979) mostraram, em Bidens pilosa, que a resposta dos diferentes entrenós ao tratamento fotoperiódico era dependente da sua posição no eixo da planta, sendo que os mais apicais eram os mais afetados pelo fotoperíodo, refletindo esses resultados uma provável distribuição heterogênea dos reguladores de crescimento na planta. Em Hyptis brevipes, ZAIDAN (1987) também sugere ocorrerem diferentes graus de sensibilidade ao fotoperíodo ao longo do eixo principal da planta.

THOMAS & RAPER JR. (1985) constataram em seu trabalho com soja que, num dado fotoperíodo, temperaturas maiores produzem entrenós mais longos. Os autores sugeriram que este maior alongamento em temperaturas maiores pode estar relacionado, em parte, a um aumento do crescimento da planta como um todo e da produção da matéria seca, mas também pode estar envolvendo os efeitos da temperatura nas reações fotomorfogênicas.

Quando associado à temperatura noturna, o fotoperíodo mostrou interação com este fator do ambiente, em E. heterophylla. Sob temperatura noturna baixa, as plantas de dias longos mostraram-se significativamente mais baixas em relação às de dias curtos, durante todo o experimento. Já sob temperatura noturna alta, as plantas de dias longos foram significativamente mais altas.

O alongamento do caule, um dos efeitos mais conhecidos da aplicação de giberelinas, pode ser causado pela habilidade do hormônio em promover o alongamento e/ou a divisão celulares (MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH, 1973). Para que o alongamento do eixo caulinar seja promovido por uma giberelina, MONTEIRO et al. (1985) sugerem haver uma seqüência de eventos partindo da interação primária da giberelina com seu sítio receptor, até o processo real de alongamento celular. Os autores acreditam que os receptores de giberelina possam ser proteínas. JONES & PHILLIPS (1966), trabalhando com girassol, mostraram que a síntese de giberelina nesta espécie ocorre nos primórdios foliares da gema apical, mas citam espécies em que os sítios de síntese de

giberelinas são as sementes.

Em E. heterophylla, o efeito do GA₃ na altura das plantas foi sempre marcante. Independentemente do fotoperíodo e da temperatura noturna, as plantas tratadas sempre mostraram-se mais altas em relação às que não receberam a giberelina.

Vários trabalhos com outras espécies mostram haver relação entre o fotoperíodo e a aplicação de giberelinas exógenas.

Em aipo, por exemplo, PRESSMAN & NEGBI (1987) verificaram que a aplicação exógena de giberelina sempre estimulou o alongamento do caule. Porém, a extensão deste estímulo foi maior em fotoperíodos longos, como DL e NI, do que em DC. ZEEVAART (1971) observou que a mobilidade das giberelinas, em plantas de espinafre em roseta, é muito maior em DL do que em DC. Estes autores, que trabalharam com plantas em roseta, sugeriram que a sensibilidade às giberelinas foi alterada pelo fotoperíodo, e associaram os efeitos do fotoperíodo longo a um aumento da biossíntese de giberelinas ou do metabolismo de giberelinas exógenas, apesar de ainda não estar esclarecido como as giberelinas endógenas interagem com as aplicadas.

Independentemente da classificação fotoperiódica para a floração, a maioria das plantas apresenta folhas maiores em DL do que em DC (VINCE-PRUE, 1975). A autora relacionou 23 espécies que mostram esse comportamento, e apenas três cujas folhas crescem mais em DC. Em Antirrhinum majus, HEDLEY & HARVEY (1975 apud ZAIDAN, 1987) observaram maior área foliar tanto em plantas

mantidas em DL, como quando a noite longa foi interrompida por um período de luz, demonstrando ser esse efeito uma resposta tipicamente fotoperiódica nesta espécie.

Com relação ao desenvolvimento foliar em E. heterophylla, houve efeito significativo do fotoperíodo na área das folhas, sendo que todas as folhas de plantas mantidas em dias longos mostraram-se maiores em relação às demais.

DALE (1988), no entanto, afirma que o fotoperíodo exerce pequenos efeitos no crescimento de folhas. O autor sugere que a quantidade total de radiação por dia teria efeitos muito maiores na expansão foliar do que o comprimento do dia, e cita resultados de trabalhos com Phaseolus vulgaris, Cucumis sativus, Fragaria virginiana e Hyptis emoryi, em que sugeriu-se que a produção de fotoassimilados poderia ser o principal fator determinante no tamanho da folha.

Em E. heterophylla, apesar da maior área das folhas das plantas mantidas em dias longos, o tratamento de noites interrompidas causou uma redução drástica da área foliar, sendo esta menor inclusive em relação a dias curtos, sugerindo que este aspecto do desenvolvimento destas plantas não está totalmente sob controle do fotoperíodo.

Conforme verificou-se nos experimentos conduzidos em câmaras de crescimento, a área foliar de E. heterophylla foi drasticamente afetada pela temperatura noturna, sendo que temperaturas noturnas elevadas reduziram o tamanho das folhas. Houve interação deste efeito com o fotoperíodo, havendo redução

drástica das folhas sob DC com temperatura noturna alta. No entanto, o efeito de temperatura noturna alta em si não parece ser tão determinante quanto a duração deste tratamento. Sob DL, onde o tempo de exposição das plantas a temperaturas noturnas altas é menor, a redução da área foliar não foi tão acentuada como em DC.

DALE (1982) ressalta que o efeito de aplicações exógenas de substâncias reguladoras de crescimento vegetal no tamanho das folhas tende a ser pequeno ou ausente, e que somente em algumas espécies a aplicação de GA₃ pode reduzir a área foliar.

Em E. heterophylla, no entanto, o GA₃ aplicado reduziu significativamente a área de todas as folhas, independentemente do tratamento fotoperiódico ou da temperatura noturna.

Quando associadas as três condições que induziram a uma redução do tamanho das folhas, como DC, temperatura noturna alta e aplicação de GA₃, houve uma interação acentuada dos tratamentos causando uma redução drástica da área foliar.

As plantas não apresentaram em NI o mesmo comportamento de aumento da área foliar ocorrido em DL. No entanto, em câmaras de crescimento, independentemente da temperatura noturna e do tratamento com GA₃, as folhas de plantas mantidas em DL sempre foram maiores, inclusive quando se compararam plantas de DL tratadas com GA₃ a plantas de DC não tratadas. O efeito do fotoperíodo longo, portanto, parece ser mais determinante no aumento da área foliar do que o efeito de redução das folhas,

causado pelo GA₃.

Trabalhos recentes indicam haver envolvimento de giberelinas na expansão das folhas. Os resultados de KEYES et al. (1990), com genótipos mutantes de trigo, indicaram que as propriedades das paredes de células de folhas de trigo em expansão estão associadas com o potencial genético de expansão celular da folha e que as giberelinas estão envolvidas na expressão destas propriedades. Trabalhando com as mesmas linhagens, PINTHUS et al. (1989) concluíram que o alongamento das folhas depende dos níveis endógenos de GA₁ na planta, que por sua vez varia conforme a temperatura e o genótipo. ZANEWICH et al. (1990), comparando genótipos de Brassica rapa, diferentes entre si quanto aos níveis endógenos de giberelinas, verificaram a ocorrência de folhas com área foliar reduzida, tanto em genótipos deficientes, como em genótipos com altos níveis de giberelina. Segundo os autores, a redução do crescimento da folha em genótipos com alta produção de giberelina foi, aparentemente, uma compensação para o aumento do crescimento do caule. A forma das folhas também variou muito entre os genótipos.

HUMPHRIES & WHEELER (1964 apud DALE, 1976), determinando os níveis de giberelinas em folhas de Phaseolus, consideraram que as giberelinas não estão diretamente envolvidas na divisão celular, mas sim no processo de expansão das células. FELIPPE & DALE (1968 apud DALE, 1976) verificaram que aplicações de GA₃ em plantas de Phaseolus não tiveram efeito no número de células das folhas primárias ou trifolioladas, embora tenham

afetado a relação comprimento/largura das folhas trifolioladas.

A forma foliar de E. heterophylla também foi fortemente alterada pela aplicação de GA₃. O fotoperíodo, analisado isoladamente, não teve efeito significativo, somente quando associado à temperatura noturna e/ou à aplicação de GA₃.

Em E. heterophylla, conforme os resultados obtidos nas contagens de células da epiderme foliar, a maior expansão das folhas verificada em DL parece ser devida principalmente a um aumento do número de células por folha, ou seja, a uma maior ocorrência de divisões celulares. Esta maior taxa de divisão celular, no entanto, não foi acompanhada de um alongamento das células e parece não ter implicado em mudanças na forma foliar, pois, apesar do maior número de células na região apical da epiderme superior das folhas de plantas de dias curtos, a forma destas folhas não foi significativamente diferente em relação a fotoperíodo longo.

Em tomateiro, PAUL (1984) fez um trabalho semelhante, de contagem de células da epiderme foliar, porém para investigar a redução da área das folhas causada por baixas temperaturas. O autor concluiu que a variação na área das folhas foi devida a uma resposta no número de células da epiderme, e não no tamanho das células.

Na espécie estudada, em condições de dias curtos, verificou-se uma mudança no padrão de diferença entre o número de células de plantas tratadas com GA₃ e controle, no período em que foram realizadas as contagens. Aos 30 dias, o número de células

na epiderme de folhas de plantas tratadas era significativamente maior do que em plantas controle. Já aos 50 dias, em todas as regiões da lâmina, esse número era significativamente menor quando feita esta comparação.

Esta acentuada redução do número de células em folhas de plantas tratadas com GA₃ sugere que esta substância provocou um alongamento das células da epiderme foliar neste período em que foram realizadas as contagens, sendo esse alongamento muito maior em condições de DC. Considerando-se a menor área das folhas deste fotoperíodo em relação a DL e das folhas tratadas em relação às controle, o GA₃ parece ter exercido efeito de redução da taxa de divisão celular sob condições de DC.

É possível que o processo de floração também esteja relacionado com o alongamento das células em folhas de plantas tratadas com GA₃, tendo este ocorrido de maneira muito mais acentuada em DC, onde o aparecimento do botão floral ocorreu simultaneamente ao provável início deste alongamento. Em DL, onde praticamente não se verificou alongamento das células da epiderme, exceto na porção basal da lâmina foliar, o botão floral ainda não havia sido observado nessa época.

RESUMO

As plantas estão sujeitas a influências do ambiente e, entre os fatores de maior importância no seu desenvolvimento, destacam-se a luz e a temperatura. O objetivo deste trabalho consistiu em caracterizar a influência destes fatores, testando-se diferentes fotoperíodos e temperaturas noturnas, bem como o efeito da aplicação de GA₃ no padrão de desenvolvimento de Euphorbia heterophylla L.

A época de floração em E. heterophylla foi caracterizada como sendo um efeito fotoperiódico e a espécie foi classificada como uma planta de dias curtos, apresentando uma resposta quantitativa ao fotoperíodo. O efeito de antecipação da floração ocorrido em dias curtos não foi alterado pelos demais fatores estudados, quais sejam, a temperatura noturna e a aplicação de GA₃.

Com relação ao desenvolvimento vegetativo da espécie, foram avaliados os seguintes aspectos: altura da planta, comprimento e número de entrenós formados, área e forma das folhas e número de células da epiderme foliar.

Até os 50 dias após a sementeira, a altura das plantas e o comprimento dos entrenós não sofreram influência do fotoperíodo, sendo, porém, fortemente alterados pela aplicação de

GA₃, que promoveu o alongamento das plantas. A temperatura noturna alterou a altura das plantas e o comprimento de entrenós somente em condições de dias longos, sendo mais altas as plantas sob temperatura noturna alta. Quando tratadas com giberelina, no entanto, em condições de dias curtos, as plantas mais altas foram as que se desenvolveram sob temperatura noturna baixa.

Houve um efeito significativo do fotoperíodo na área foliar de E. heterophylla, sendo observadas folhas maiores em dias longos. Em noites interrompidas, a área das folhas foi significativamente reduzida. A giberelina aplicada e temperaturas noturnas altas também reduziram significativamente a área foliar na espécie estudada.

A forma foliar não foi afetada pelo fotoperíodo, porém o GA₃ causou um estreitamento significativo das folhas, especialmente nas regiões central e basal da lâmina. Houve uma forte interação entre temperatura noturna e fotoperíodo na forma das folhas de E. heterophylla. Enquanto o efeito da temperatura noturna alta foi de estreitamento em dias longos, em fotoperíodo curto ocorreu o inverso, ou seja, as folhas mostraram-se mais largas sob temperatura noturna alta, ao longo de toda a lâmina.

As contagens do número de células da epiderme foliar indicaram que o aumento da área foliar verificado em dias longos parece ser devido principalmente a um aumento do número de células por folha, ou seja, a uma maior ocorrência de divisões celulares. Esta maior taxa de divisão celular, no entanto, não foi acompanhada de um alongamento das células e parece não ter

implicado em mudanças na forma foliar. O GA₃ parece ter exercido efeito de redução da taxa de divisão celular, especialmente em condições de dias curtos.

LITERATURA CITADA

- AKUBUE, P.I.; MITTAL, G.C. & AGUWA, C.N. 1983. Preliminary pharmacological study of some nigerian medicinal plants. I. Journal of Ethnopharmacology 8:53-63.
- ARNEY, S.E. 1956. Studies on growth and development in the genus Fragaria. VI. The effect of photoperiod and temperature on leaf size. Journal of Experimental Botany 7:65-79.
- BACCHI, D.; LEITÃO FILHO, H. de F. & ARANHA, C. 1984. Plantas Invasoras de Culturas. Vol. 3. Campinas: Ed. UNICAMP, p. 598-906.
- BESNARD-WIBAUT, C.; COCHET, T. & NOIN, M. 1989. Photoperiod and gibberellic acid - control of the cell cycle in the meristem of Silene armeria and its effects on flowering. Physiologia Plantarum 77:352-358.
- CERDEIRA, A.L.; ROESSING, A.C. & VOLL, E. 1981. Controle integrado de plantas daninhas em soja. Circular Técnica nº 4. Londrina: EMBRAPA, CNPSO, 47 p.

- COSTA, O.M.M. 1982. Morfologia e desenvolvimento de Euphorbia heterophylla L. Agronomia sulrio-grandense 18:59-66.
- DALE, J.E. 1976. Cell division in leaves. In: YEOMAN, M.M. (Ed.) Cell Division in Higher Plants. London: Academic Press, p. 315-345.
- DALE, J.E. 1982. The Growth of Leaves. Institute of Biology's Studies in Biology Nº 137. London: Arnold Publishers, 60 p.
- DALE, J.E. 1988. The control of leaf expansion. Annual Review of Plant Physiology 39:267-295.
- DWYER, L.M. & STEWART, D.W. 1986. Leaf area development in field-grown maize. Agronomy Journal 78:334-343.
- GELMINI, G.A. 1982. Controle de plantas daninhas na cultura do milho. Boletim Técnico CATI, 158. Campinas, 24 p.
- GELMINI, G.A. & CRUZ, L.S.P. 1983. Controle de plantas daninhas do algodão. Boletim Técnico CATI, 178. Campinas, 24 p.
- GRAY, R.A. 1957. Alteration of leaf size and shape and other changes caused by gibberellins in plants. American Journal of Botany 44:674-682.

- GRIFFITH, M. & McINTYRE, H.C.H. 1990. The effect of photoperiod and temperature on growth and frost resistance of winter rye root systems. Physiologia Plantarum 79:519-525.
- GUEDES, L.V.M. & WILES, T.L. 1976. O controle de ervas daninhas em plantio direto de soja no Paraná. In: Resumos do 11º Seminário Brasileiro de Herbicidas e Ervas Daninhas. Londrina, p. 131.
- GURUPRASAD, A. & GURUPRASAD, K.N. 1988. Interaction of potassium ions and gibberellin in the control of hypocotyl growth in Amaranthus caudatus. Physiologia Plantarum 74: 154-158.
- HEIDE, D.M., BUSH, M.G. & EVANS, L.T. 1985. Interaction of photoperiod and gibberellin on growth and photosynthesis of high-latitude Poa pratensis. Physiologia Plantarum 65:135-145.
- HESLOP-HARRISON, J. 1962. Effect of 2-thiouracil on cell differentiation and leaf morphogenesis in Canabis sativa. Annals of Botany 26:375-387.
- INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ. 1977. Recomendações técnicas para a cultura de cana-de-açúcar no Estado do Paraná. Circular nº 6. Londrina, 96 p.

- JONES, R.L. 1973. Gibberellins: Their physiological role. Annual Review of Plant Physiology 24:571-598.
- JONES, R.L. & MOLL, C. 1983. Gibberellin-induced growth in excised lettuce hypocotyls. In: CROZIER, A. (Ed.) The Biochemistry and Physiology of Gibberellins, vol. 2. New York: Praeger, p. 95-128.
- JONES, R.L. & PHILLIPS, I.D.J. 1966. Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants. Plant Physiology 41:1381-1386.
- JUNTTILA, O. & JENSEN, E. 1988. Gibberellins and photoperiodic control of shoot elongation in Salix. Physiologia Plantarum 74:371-376.
- KEYES, G., SORRELLS, M.E. & SETTER, T.L. 1990. Gibberellic acid regulates cell wall extensibility in wheat (Triticum aestivum L.). Plant Physiology 92:242-245.
- KIRSZENZAFT, S.L. & VÁLID, I.F.M. 1979. Vegetative growth of Bidens pilosa L. under different photoperiods. Revista Brasileira de Botânica 2:41-44.

- LIONAKIS, S.M. & SCHWABE, W.W. 1984. Some effects of daylength, temperature and exogenous growth regulator application on the growth of Actinidia chinensis Planch (kiwi fruit). Annals of Botany 54:485-501.
- LOCKARD, R.G.; LOCKARD, J.M. & WOUNUAH, D.D. 1985. A rapid non-destructive method for the estimation of leaf areas in cassava. Annals of Botany 55:125-128.
- LORENZI, H. 1982. Plantas Daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais. Nova Odessa: Ed. do autor, 425 p.
- MACDONALD, S.E.; REID, D.M. & CHINNAPPA, C.C. 1986. Studies on the Stellaria longipes complex: phenotypic plasticity. II. Gibberellins, abscisic acid, and stem elongation. Canadian Journal of Botany 64:2617-2621.
- MAKSYMOWYCH, R. 1963. Cell division and cell elongation in leaf development of Xanthium pennsylvanicum. American Journal of Botany 50:891-901.
- MAKSYMOWYCH, R. & MAKSYMOWYCH, A.B. 1973. Induction of morphogenetic changes and acceleration of leaf initiation by gibberellic acid in Xanthium pennsylvanicum. American Journal of Botany 60:901-906.

- McPHERSON, H.G.; WARRINGTON, I.J. & TURNBULL, H.L. 1985. The effects of temperature and daylength on the rate of development of pigeonpea. Annals of Botany 56:597-611.
- MELVILLE, R. 1937. The accurate definition of leaf shapes by rectangular coordinates. Annals of Botany 1:673-679.
- METIVIER, J.R. 1979. Giberelinas. In: FERRI, M.G. (Coord.). Fisiologia Vegetal. vol. 2. São Paulo: EPU-EDUSP, p. 129-161.
- METZGER, J.D. 1988. Gibberellins and light regulated petiole growth in Thlaspi arvense L. Plant Physiology 86:237-240.
- MILFORD, G.F.J.; POCOCK, T.D. & RILEY, J. 1985. An analysis of leaf growth in sugarbeet. I. Leaf appearance and expansion in relation to temperature under controlled conditions. Annals of Applied Biology 106:163-172.
- MONTEIRO, A.M.; TURNBULL, C. & CROZIER, A. 1985. As giberelinas e sua função no alongamento do eixo caulinar. Revista Brasileira de Botânica 8:241-264.
- NSIMBA-LUBAKI, M.; PEUMANS, W.J. & CARLIER, A.R. 1983. Isolation and partial characterization of a lectin from Euphorbia heterophylla seeds. Biochemical Journal 215:141-145.

- NYMAN, L.P. & DENGLER, N. G. 1978. Cell enlargement during leaf development in Catharanthus roseus. Canadian Journal of Botany 56:592-605.
- PALEG, L.G. 1965. Physiological effects of gibberellins. Annual Review of Plant Physiology 16:291-322.
- PAUL, E.M.M. 1984. The response to temperature of leaf area in tomato genotypes. I. Cell size and number in relation to the area of a leaf. Euphytica 33:347-354.
- PAULS, K.P.; CHAMBERS, J.A.; DUMBROFF, E.B. & THOMPSON, J.E. 1982. Perturbation of phospholipid membranes by gibberellins. New Phytologist 91:1-17.
- PIMENTEL GOMES, F. 1987. Curso de Estatística Experimental. 12ª ed. Piracicaba: Livraria Nobel S.A., 467 p.
- PINTHUS, M.J.; GALE, M.D. APPLEFORD, N.E.J. & LENTON, J.R. 1989. Effect of temperature on gibberellin (GA) responsiveness and on endogenous GA₁ content of tall and dwarf wheat genotypes. Plant Physiology 90:854-859.
- POETHIG, R.S. & SUSSEX, I.M. 1985. The developmental morphology and growth dynamics of the tobacco leaf. Planta 165:158-169.

- PRESSMAN, E. & NEGBI, M. 1987. Interaction of daylength and applied gibberellins on stem growth and leaf production in three varieties of celery. Journal of Experimental Botany 38:968-971.
- RAWSON, H.M. & HINDMARSH, J.H. 1982. Effects of temperature on leaf expansion in sunflower. Australian Journal of Plant Physiology 9:209-219.
- REID, D.M. 1983. Gibberellins and phytochrome. In: CROZIER, A. (Ed.) The Biochemistry and Physiology of Gibberellins. Vol. 2. New York: Praeger, p. 297-332.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. 1985. Plant Physiology. Third edition. Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont. 540 p.
- SANDMEIER, M. 1974. étude de l'effet de la température sur la division des cellules séparées de feuilles de Calystegia sepium (L.) R. Br. Biologia Plantarum 16:184-193.
- SANTOS, D.M.M. & CORSO, G.M. 1986. Germinação, pré-plantio, pré-emergência e pós-emergência de Euphorbia heterophylla (amendoim-bravo) sob a influência do Diuron. In: Anais do VI Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo: 59-65.

- SAWHNEY, V.K. 1983. The role of temperature and its relationship with gibberellic acid in the development of floral organs of tomato (Lycopersicon esculentum). Canadian Journal of Botany 61:1258-1265.
- SELF, G.K. 1989. Studies on xylopodium formation and early seedling growth in Kielmeyera coriacea Mart. Doctor of Philosophy thesis. University of Edinburgh. 220 p.
- SEMENEUK, P. 1974. "Blue Troll" Browallia. Hortscience 9:605.
- SUDA, C.N.K. 1991. Sementes de Euphorbia heterophylla L. (amendoim-bravo): ocorrência de polimorfismo e controle da germinação. Campinas: UNICAMP, IB, Dissertação de Mestrado, 141 p.
- THOMAS, J.F. & RAPER JR., C.D. 1985. Internode and petiole elongation of soybean in response to photoperiod and end-of-day light quality. Botanical Gazette 146:495-500.
- VINCE-PRUE, D. 1975. Photoperiodism in Plants. London: McGraw-Hill, 444 p.

VINCE-PRUE, D. 1986. The duration of light and photoperiodic responses. In: KENDRICK, R.E. & KRONENBERG, G.H.M. (Eds.) *Photomorphogenesis in Plants*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, p. 269-305.

WHATLEY, J.M. & WHATLEY, F.R. 1982. A luz e a vida das plantas. Coleção "Temas de Biologia", vol. 30. São Paulo: EPU-EDUSP, 101 p.

WILSON, A.K. 1981. Euphorbia heterophylla: a review of distribution, importance and control. Tropical Pest Management 27:32-38.

WOODWARD, F.I. 1979. The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes. II. Analyses of the control and morphology of leaf extension and specific leaf area of Phleum bertolonii D.C. and P. alpinum L. New Phytologist 82:397-405.

ZAIDAN, L. 1987. Efeitos do fotoperíodo no crescimento, floração e conteúdo de carboidratos em Hyptis brevipes Poit (Labiatae). Campinas: UNICAMP, JB, Tese de Doutorado. 146 p.

ZANEWICH, K.P.; ROOD, S.B. & WILLIAMS, P.H. 1990. Growth and development of Brassica genotypes differing in endogenous gibberellin content. I. Leaf and reproductive development. Physiologia Plantarum 79:673-678.

ZEEVAART, J.A.D. 1971. Effects of photoperiod on growth rate and endogenous gibberellins in the long-day rosette plant spinach. Plant Physiology 47:821-827.