

WANDA MAGNANI BRAGGIO

Este exemplar corresponde à redação  
final da Tese defendida pela Sra.  
Wanda M. Braggio e aprovada  
pela Comissão Julgadora.

20/11/84

FATORES QUE AFETAM A DOMINÂNCIA

APICAL EM ANAGALLIS ARVENSIS L.

Orientador: Prof. Dr. I.F.M. Válio

1984

WANDA MAGNANI BRAGGIO

FATORES QUE AFETAM A DOMINÂNCIA  
APICAL EM Anagallis arvensis L.

Tese apresentada ao Instituto  
de Biologia da Universidade Es  
tadual de Campinas para obten  
ção do título de MESTRE EM BIO  
LOGIA VEGETAL.

Orientador: Prof. Dr. I.F.M. Válio

1984

Aos meus pais

e ao Lalau.

## Agradecimentos

ao Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio, pela orientação e pelo apoio, amizade e compreensão demonstrados durante a realização deste trabalho.

aos Profs.Dra. Rosely R.Sharif, Dr. Antonio C. Magalhães e Dr. Gil Martins Felipe, pela revisão científica da tese e pelas valiosas sugestões.

ao Prof. Dr. Alfredo Gui Ferreira, da Universidade de Porto Alegre, pela remessa das sementes de Anagal  
lis.

aos Professores e Funcionários do Instituto de Biologia da UNICAMP, pelo carinho e incentivo demonstrados.

à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela bolsa concedida.

aos colegas da Pós-Graduação, pela amizade e apoio constantes, em especial à Toshico Oniki Inenami e Paulo Sérgio Figueiredo, pelo carinho e força transmitidos.

à Maria Júlia, pelo interesse, presteza e eficiência na execução datilográfica deste trabalho.

à Sueli, e a todos os amigos pelo carinho e apoio que me permitiram chegar ao final desta etapa.

## ÍNDICE

I. <u>INTRODUÇÃO E ASPECTOS RELEVANTES DA LITERATURA</u> .....	1
II. <u>MATERIAL E MÉTODOS</u> .....	10
1. <u>Material</u> .....	10
2. <u>Métodos</u> .....	10
2.1. <u>Escolha do material</u> .....	10
2.2. <u>Enraizamento</u> .....	10
2.3. <u>Procedimentos básicos na montagem de experimen-             tos</u> .....	11
2.4. <u>Fatores físicos que afetam a liberação de gemas             laterais de Anagallis arvensis</u> .....	11
2.4.1. Efeito da gravidade .....	11
2.4.2. Efeito de intensidades luminosas .....	11
2.4.3. Influência do fotoperíodo .....	12
2.4.4. Efeito de luz branca (LB), luz vermelha (LV) e luz vermelho-extremo (LVE) .....	13
2.4.5. Influência do termoperíodo .....	13
2.5. <u>Efeitos de fatores biológicos que afetam a libe-             ração de gemas laterais de Anagallis arvensis</u> .	13
2.5.1. Influência das folhas e dos ápices .....	14
2.6. <u>Fatores químicos que afetam a liberação de gemas             laterais em Anagallis arvensis</u> .....	14
2.6. <sup>1</sup> <del>2</del> . Efeito de reguladores de crescimento ...	14
2.6.2. Efeito de substâncias químicas inibido- ras de etileno .....	15

2.6.3. Efeito do confinamento das plantas .....	15
2.6.4. Dosagem de etileno .....	17
2.7. Análise estatística .....	17
III. <u>RESULTADOS</u> .....	19
<u>EFEITOS DE FATORES FÍSICOS</u> .....	19
1. Efeito da gravidade .....	19
2. Efeito de intensidades luminosas diferentes .....	19
3. Influência de fotoperíodo .....	19
4. Influência da qualidade de luz .....	25
5. Efeito de termoperíodos diferentes .....	25
<u>INFLUÊNCIA DE FATORES BIOLÓGICOS</u> .....	25
6. Influência das folhas e dos ápices .....	25
7. Efeitos de fatores químicos .....	30
7.1. Efeito de 6-BA e GA <sub>3</sub> .....	30
7.2. Efeito de ABA e CEPA .....	32
7.3. Efeito de auxina .....	32
7.4. Ação de vários fitormônios .....	32
7.5. Efeito de 6-BA e ABA .....	32
7.6. Efeito de diferentes concentrações de CEPA ....	36
8. Efeito de CEPA e de anti-etileno .....	36
9. Efeito de confinamento de plantas e de inibidores de etileno .....	39
10. Experimentos onde foram observados anti-etileno ,con finamento parcial e total e confinamento em presença de substâncias químicas .....	39

11. Medidas de liberação de etileno de plantas confina	
das .....	40
IV. <u>DISCUSSÃO</u> .....	45
V. <u>RESUMO</u> .....	55
VI. <u>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u> .....	57

## I. INTRODUÇÃO E ASPECTOS RELEVANTES DA LITERATURA

Anagallis arvensis é uma pequena erva ruderal, da família das Primulaceae, ordem Primulales, de clima temperado e encontrada atualmente no sul do Brasil.

Tem hábito de crescimento semiprostrado. O caule é frágil e quadrangular; as folhas são cruzadas (decussadas), ovais e sésseis, com no máximo 15-20 mm, quando em condições ótimas de desenvolvimento.

Essa espécie possui características interessantes, como a de produzir facilmente raízes de meristemas advencios e de ser muito ramificada, com dominância apical muito restrita. Os meristemas axilares podem ser observados histologicamente nos primórdios foliares dos ápices.

É uma planta anual, de dias longos (DL) para a floração. Em condições não indutivas, dias curtos (DC) porém, mantém-se vegetativa, podendo fornecer estacas de fácil enraizamento. Em condições indutivas (DL), a taxa de enraizamento cai abruptamente e os meristemas axilares tornam-se florais. As flores são sempre solitárias e situadas lateralmente. A antese ocorre 5 a 6 semanas após a exposição das plantas ao 19 dia longo e as sementes estão maduras após 6 a 8 semanas. Há abundante produção de sementes e estas são fotoblásticas positivas (Ballard, 1969).

Anagallis arvensis é pouco conhecida em nossa região, mas na Europa tem sido usada como material de estudos há muito tempo. No século XIX, antes do reconhecimento dos trabalhos de Mendel, já tinha sido usada para estudos de herança da cor de flores.

Os primeiros trabalhos experimentais foram os de Chouard (1947), os quais mostraram ser A. arvensis uma planta de dias longos. Mais tarde, Brulfert e Chouard (1961) mostraram que apenas um dia longo era suficiente para induzir florescimento. Muitas informações disponíveis sobre essa planta são oriundas do laboratório de Chouard em Paris: fotoperíodo indutivo maior que 12-12:30h, dependente de intensidade luminosa alta.

A. arvensis tem sido usada por vários pesquisadores como material de estudos sobre rizogênese, florescimento e senescência relacionadas com fitocromo, conteúdo de RNA, síntese de proteínas, condições ambientais e reguladores de crescimento.

#### Dominância Apical:

Em uma planta multicelular, como em todo organismo vivo, há uma estreita correlação entre todas as partes que a compõe, formando um sistema integrado. Desses processos correlativos, um dos que têm sido mais bem estudado é o da dominância apical.

Nesse processo, a presença da gema apical de um ramo exerce inibição sobre a liberação das gemas laterais, determinada por fatores genéticos, ambientais e também influenciada pela idade fisiológica da planta. A dominância apical ocorre em algas, briófitas, pteridófitas, gimnospermas e angiospermas. Em dicotiledôneas e monocotiledôneas herbáceas essa correlação tem sido motivo de muitos estudos. Sobre árvores e arbustos, há menos pesquisas, porém, o fenômeno parece ser basicamente semelhante ao das plantas herbáceas, pelo menos no primeiro ano. Posterior -

mente, observa-se, nesse tipo de plantas, maiores influências do meio, como por exemplo, a dormência das gemas a cada inverno (Phillips, 1969).

Várias hipóteses surgiram tentando explicar o mecanismo fisiológico da dominância apical.

Já em 1900, Goebel observava, através <sup>e</sup> de experimentos com folhas, que havia uma competição pelos nutrientes entre os diversos órgãos de uma planta: a excisão de algumas folhas resultava no crescimento compensatório das remascentes. Loeb (1917) e Dóstal (1926) também aceitavam essa hipótese, e seus experimentos, sempre sobre a remoção de partes vegetativas da planta, apontavam resultados semelhantes. Mais recentemente (Gregori e Veale, 1957; McIntyre, 1964 e 1968; Fletcher e Dale, 1974), usando nutrientes, demonstraram que havia um aumento no crescimento de gemas laterais quando a disponibilidade de nutrientes era maior. A competição por nutrientes entre os meristemas das gemas apicais e laterais seria o fator que determinaria a dominância apical. Neste caso, a gema apical mobilizaria o fluxo de nutrientes desviando-o das gemas laterais.

Pesquisadores como Errera (1904) e Loeb (1917) entreviram a existência de substâncias internas difusíveis que inibiam as gemas laterais. Harvey (1920) e Snow (1925) mostraram, anelando caules de Phaseolus vulgaris ou Vicia faba, que as gemas laterais abaixo da região anelada cresciam e as que ficavam acima dessa região continuavam inibidas. Os resultados desses experimentos conflitavam com a teoria nutritiva, pois o meristema apical permaneceria na planta consumindo nutrientes e, apesar disso, as gemas abaixo da zona anelada eram liberadas. Snow (1925) concluiu

que um inibidor correlativo difusível, produzido na gema apical não pudera passar pela região anelada.

Com a descoberta da auxina, uma substância encontrada naturalmente em plantas, novos processos na elucidação da dominância apical foram possíveis. Thimann e Skoog (1933, 1934) demonstraram que a auxina era sintetizada nas regiões apicais em desenvolvimento e que a aplicação da auxina em plantas decapitadas simulava a ação da gema apical mantendo a inibição correlativa das gemas laterais. Esses fatores sugeriam que a auxina, difundindo-se da gema apical, por transporte polar basípeta, seria a substância responsável pela inibição das gemas laterais. Vários pesquisadores postulavam que a auxina alcançaria as gemas laterais e inibiria sua liberação devido à grande sensibilidade destas a esse hormônio. Esse é o conceito da ação direta da auxina, defendido por Thimann (1937).

Outros pesquisadores como Snow (1925), obtiveram resultados que estavam em desacordo com a teoria da ação direta. Segundo esse autor, o fator inibitório movia-se tanto acrópeta como basipetamente, o que conflitava com a hipótese da ação direta através da auxina, pela qual, esta substância somente se movia de maneira basípeta. Embora tenha sido demonstrado posteriormente por Wickson e Thimann (1960), que a auxina pode translocar-se de modo não polar nos vários tecidos, dependendo da idade fisiológica destes, já existiam outras evidências que comprometiam a teoria da ação direta, Ferman (1938) e Overbeek (1938) mostraram que gemas inibidas continham menos auxinas que gemas liberadas da inibição pela decapitação da gema apical.

Pesquisas posteriores mostraram que outros fitor<sub>7</sub>mônios influenciavam a dominância apical. Assim, Sacks e Thimann (1964) e outros pesquisadores depois deles, demonstraram que gemas laterais podiam ser liberadas da dominância apical, em plantas intactas, aplicando cinetina diretamente sobre as mesmas, Thimann (1977) sugeriu que a citocinina necessária para a liberação da dominância apical seria sintetizada nas próprias gemas laterais, quando um sinal inibitório fosse removido. Woolley e Wareing (1977), em experimentos com Solanum andigena, obtiveram claras indicações de que a liberação de gemas laterais necessita de um suprimento de citocininas das raízes.

Catalano e Hill (1969) sugeriram que gemas inibidas poderiam conter níveis subótimos, não somente de citocininas, mas também de outros hormônios promotores de crescimento. Aplicação direta de auxinas e giberelinas, em gemas totalmente inibidas, não induz sua liberação. Estas substâncias seriam necessárias para o desenvolvimento dos brotos, depois da gema ter sido liberada da dominância apical pelos níveis adequados de citocininas. Muitos pesquisadores têm demonstrado que o tratamento de plantas intactas com giberelinas aumenta a dominância apical, promovendo o crescimento do caule. Isto talvez porque a giberelina aumenta os níveis de auxinas, fato esse que tem sido observado em plantas intactas que receberam aplicações de giberelinas. Em plantas decapitadas, a aplicação de giberelinana superfície cortada promoveu a liberação de gemas laterais (Kato, 1953; Brian et al., 1955).

Burg e Burg (1967<sup>b</sup>), mostraram que os clássicos efeitos inibitórios de concentrações supra-ótimas de auxi

na, promovendo inibição de gemas laterais, estariam ligados ao aumento de produção de etileno induzido pela auxina.

Uma dessas hipóteses é a levantada por Sorokin e Thimann (1964), pela qual as gemas laterais não se desenvolveriam porque o etileno, inibindo a diferenciação do xilema dessas gemas, impediria o estabelecimento da conexão dos seus vasos com os do caule, impedindo essas gemas de receber nutrientes para seu desenvolvimento. Phillips (1975) no entanto, argumenta que os dados histológicos obtidos por esses pesquisadores, exclusivamente de cortes longitudinais, não excluíam a possibilidade da conexão entre os xilemas existir antes da liberação da gema e ter ficado fora do plano de corte.

Snow, entre 1929 e 1940, observava que existia um hormônio inibidor relacionado com a dominância apical. Em 1939 ele já observava que as folhas e as gemas laterais continham essa substância [mais tarde reconhecida como ácido abscísico (ABA)], e que ela não ocorria nos caules e gemas apicais. Com a introdução de técnicas mais aperfeiçoadas de fracionamento cromatográfico, Dörffling (1964) pode observar que havia uma queda na quantidade de ABA nas gemas laterais liberadas da dominância apical pela decapitação e desfolhamento do ramo. Observou também que o desenvolvimento das gemas laterais podia ser impedido aplicando diretamente sobre elas esse inibidor. Tucker e Mansfield (1972) verificaram em Xanthium strumarium que o nível de ABA, nas gemas inibidas era 50 a 250 vezes maior que nas outras partes da planta. Nessa espécie, a concentração de ABA é 60 vezes maior quando seu crescimento ocorre em presença de luz vermelho extremo, e nessas condições a inibi

ção das gemas laterais é maior.

Parece evidente, portanto, que todos os grupos de hormônios estão envolvidos no fenômeno da dominância apical.

Segundo Válio (1979) a dominância apical é determinada pela quantidade e o balanço dos vários hormônios, bem como pelo estado nutricional dos tecidos.

Outras teorias têm procurado explicar a dominância apical. Uma das mais recentes refere-se ao conceito de mobilização ou translocação dirigida. Aplicada a caules decapitados, a auxina aumenta fortemente a mobilização dos nutrientes para essa região. Em plantas intactas, a auxina e outros hormônios do ápice, possivelmente causem uma translocação de nutrientes para essa região, em detrimento das gemas laterais, que ficariam carentes de substrato para seu crescimento.

A inibição das gemas laterais em relação à diferenciação dos tecidos vasculares é outra teoria relacionada com a dominância apical. A conexão dos tecidos vasculares, pelo crescimento das gemas laterais é basicamente diferente entre as que crescem pela remoção do ápice do ramo e aquelas que crescem espontaneamente em plantas intactas. Gemas liberadas da dominância apical induzem <sup>por decapitação</sup> uma diferenciação direta com os feixes vasculares do caule, e as que crescem em caule intacto são conectadas com as raízes por um feixe vascular paralelo ao do sistema vascular do caule. A auxina inibiria a diferenciação do tecido vascular, prejudicando o aporte de nutrientes às gemas e assim impedindo seu desenvolvimento (Sachs, 1970).

Outros aspectos além dos já citados, devem ser

considerados em relação à dominância apical.

A interrelação dos hormônios, os fatores genéticos e os fatores ambientais parecem estar envolvidos na dominância apical. Assim essa dominância geralmente cresce quando a planta se desenvolve em baixa intensidade luminosa (Phillips, 1972<sup>1</sup>). Gregori e Veale (1957), observaram que em linho, a dominância apical, em plantas com deficiência de nitrogênio, independia da intensidade luminosa, indicando que a disponibilidade de fotossintatos seria menos importante, nesse caso, que os nutrientes inorgânicos. Ballard e Wildman (1964) observaram, contudo, que a atividade mitótica nas gemas cotiledonares de plântulas de girassol, podia ser estimulada, tanto pela excisão da gema apical, como pela adição de sacarose nas gemas das plantas intactas.

<sup>et. al.</sup>  
Thimann (1971) verificou que variações de nutrientes afetaram os níveis de hormônios endógenos: nitrogênio e fósforo controlaram a formação de citocininas. Sharif e Dale (1980) demonstraram que as gemas laterais podem ser liberadas da dominância apical, pela aplicação de citocininas ou pelo fornecimento de nutrientes. Em plantas de girassol, a interrupção do suprimento de nitrogênio por 1 a 7 dias, diminuía a quantidade de citocinina no exsudato de raízes (Kende, 1965). Tucker e Mansfield (1972), trabalhando com Xanthium strumarium, demonstraram que a qualidade da luz, afeta a dominância apical, alterando os níveis endógenos de ABA e citocinina. Nesse caso, 30 minutos de iluminação com luz vermelho extremo, logo após o fotoperíodo de 16 h com luz branca durante 23 dias, aumentaram a dominância apical em relação ao lote que recebeu 16:30 h de luz branca.

O fotoperíodo também é um fator importante no desenvolvimento da planta. Quanto à dominância apical, DC normalmente promove o crescimento das gemas axilares e DL aumenta a dominância apical. Entretanto, ocorrem complexas interações entre fotoperíodo e temperatura (Phillips, 1969). As oscilações da temperatura diurna e noturna também influem nesse processo (Nakamura, 1965).

É importante também o adequado suprimento de água. Sua escassez ou excesso influirão na dominância apical (Phillips, 1969, 1975).

A gravidade desempenha um importante papel na regulação do crescimento das gemas e na orientação dos órgãos laterais. A colocação de ramos, normalmente geotrópicos negativos, em posição horizontal, geralmente reduz a inibição das gemas laterais exercida pela gema apical (Smith e Wareing, 1966).

### Objetivo

O objetivo deste trabalho é o de estudar alguns fatores endógenos e exógenos, que poderão estar envolvidos no controle da ramificação de Anagallis arvensis, tais como: intensidade luminosa, luz de diferentes comprimentos de onda, fotoperíodo e termoperíodo, influência das folhas e ápices e efeitos de reguladores de crescimento (auxinas, giberelinas, citocininas, ácido abscísico e etileno).

## II. MATERIAL E MÉTODOS

### 1. Material

Foram utilizados ramos terminais, enraizados, de Anacallis arvensis L.

### 2. Métodos

#### 2.1. Escolha do material

Foram empregados (para enraizamento e posterior montagem dos experimentos), ramos terminais vegetativos para floração. Essa espécie é uma planta de dias longos (DL) com fotoperíodo crítico de 12 horas. Durante a época do ano em que esse fotoperíodo crítico é superado, condição que em nossa latitude ocorre de setembro a março, as plantas do estoque foram mantidas em casa de vegetação em fotoperíodo de 8 horas.

#### 2.2. Enraizamento

Estacas de 5 cm de comprimento, a partir do ápice foram cortadas com lâmina de barbear e após a retirada de suas folhas basais, eram colocadas em frascos de 10 ml contendo água de torneira. Os frascos eram colocados em câmaras úmidas e estas em câmara de crescimento ajustada para fotoperíodo de 8 horas, termoperíodo de 25°C - 20°C e iluminação fornecida por 8 lâmpadas fluorescentes de 40 watts cada uma e quatro incandescentes de 25 watts. O enraizamento geralmente ocorreu dentro de 7 a 9 dias.

### 2.3. Procedimentos básicos na montagem de experimentos

Após selecionar as plantas, procurando manter entre elas a maior uniformidade possível, estas eram transferidas para frascos de 10 ml contendo solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1938), normal. Durante o transcorrer dos tratamentos, as plantas permaneceram em câmaras de crescimento nas mesmas condições citadas anteriormente.

### 2.4. Fatores físicos

#### 2.4.1. Efeito da gravidade

Tendo Anagallis arvensis hábito de crescimento prostrado, este experimento foi montado para verificarmos se o método usado em todos os experimentos (estacas colocadas em frascos de 10 ml, em posição vertical) estaria afetando os resultados.

Estacas enraizadas e não enraizadas foram colocadas em posição horizontal em placas de Petri de 15 cm de diâmetro. Estacas enraizadas foram colocadas em posição vertical, invertida em relação à posição normal. Essas estacas ficaram suspensas pela base, em 4 camadas de gaze estendidas sobre a borda de um béquer de 2 litros, permanecendo as raízes acima da gaze. Sobre estas mantinha-se algodão hidrófilo embebido em solução nutritiva.

#### 2.4.2. Efeito de intensidades luminosas

##### a. Experimento conduzido em casa de vegetação

Três diferentes intensidades de fluxo luminoso

foram obtidas utilizando-se tela sombrite recobrimdo as plantas. Uma camada reduziu a luz solar (55Klux) para 26 Klux e 2 camadas para 12Klux.

b. Experimento conduzido em câmara de crescimento

Nestas condições, a iluminação foi fornecida por 8 lâmpadas fluorescentes de 40 watts cada uma, e quatro incandescentes de 25 watts. A variação de intensidade de fluxo luminoso foi obtida mantendo as plantas em 3 diferentes distâncias da fonte luminosa; 14, 60 e 90 cm. Com isto obteve-se: baixa intensidade:  $1537 \text{ W.cm}^{-2}$ ; média intensidade:  $2900 \text{ W.cm}^{-2}$ ; alta intensidade:  $4350 \text{ W.cm}^{-2}$ .

2.4.3. Influência do fotoperíodo

a. Dias curtos com noite interrompida e dias curtos (DC) obtidos em uma mesma câmara de crescimento

Em câmara de crescimento ajustada para DC (8 horas luz-16 horas escuro), obteve-se efeito de DC com noite interrompida, pelo uso de: 8 horas luz-7:30 horas escuro - 1 hora luz-7:30 horas escuro. As plantas de DC, durante esse período, permaneceram totalmente protegidas e isoladas da interrupção luminosa por laminado de alumínio.

b. DL e DC obtidos usando 2 câmaras de crescimento

Neste experimento conduzido em 2 câmaras, ajustou-se cada uma delas ao fotoperíodo desejado: DC (8 horas luz-

-16 horas escuro) e DL (16 horas luz-8 horas escuro).

#### 2.4.4. Efeito de luz branca (LB), luz vermelha (LV) e luz vermelho-extremo (LVE)

As plantas permaneceram em câmara de crescimento com fotoperíodo, luminosidade e termoperíodo já citados em 2.2. Os tratamentos de luz monocromática, na faixa do V e VE, foram aplicados, durante 30 minutos, logo no final do fotoperíodo, transferindo as plantas para câmaras adequadas, onde a faixa de luz vermelha (LV) foi obtida por lâmpada fluorescente vermelha (Sylvania, 20 W), e a de luz na faixa do vermelho extremo (VE) por lâmpada incandescente, cuja luz incide sobre as plantas através de filtro de papel celofane azul e vermelho. Após cada tratamento, as plantas foram recolocadas na câmara de crescimento.

#### 2.4.5. Influência do termoperíodo

Três câmaras com as mesmas condições de fotoperíodo e luminosidade já mencionadas na secção 2.2, foram usadas na montagem deste experimento. Cada uma dessas câmaras foi ajustada para um dos seguintes termoperíodos : 20-10°C , 25°C-15°C e 30-20°C.

#### 2.5. Efeitos de fatores biológicos

### 2.5.1. Influência das folhas e dos ápices

Os métodos utilizados para analisar a influência das folhas e dos ápices na liberação das gemas laterais são mostrados a seguir.

#### a. Tratamentos cirúrgicos

Nesse tratamento as plantas sofreram remoção parcial ou total das folhas e/ou remoção ou não dos ápices.

#### b. Tratamento químico

Foi usado um desacoplador de elétrons, o 3,4 - diclorofenil-dimetil uréia (DCMU). Essa substância foi aplicada imergindo rapidamente a parte aérea das plantas em solução a  $10^{-4}$  M.

#### c. Tratamentos físicos

Foram utilizados dois tratamentos físicos. No primeiro foram bloqueadas as trocas gasosas das plantas pela aplicação de lanolina nas duas faces das folhas (nessa espécie os estômatos ocorrem em ambas as faces). No segundo tratamento, as plantas foram conservadas em total ausência de luz durante o transcorrer do experimento.

### 2.6. Fatores químicos

#### 2.6.1. Efeito de reguladores de crescimento

Foram utilizados: AIA (ácido indolil-3-acético), ABA (ácido abscísico), 6-BA (6-benzil-adenina), CEPA (ácido cloro etil-fosfônico) e  $GA_3$  (ácido giberélico) nas concentrações de  $10^{-5}$  M,  $10^{-4}$  M,  $10^{-3}$  M e  $10^{-2}$  M. Todos esses

fitormônios foram aplicados por nebulização da parte aérea das plantas.

#### 2.6.2. Efeito de substâncias químicas inibidoras de etileno

Foram utilizadas soluções de AVG (amino etoxivínil glicina), nas concentrações de  $2.20^{-2}M$  e  $10^{-2}M$ , pinceladas nas folhas e  $AgNO_3$  nas concentrações de  $2,94.10^{-4}M$ ,  $5,88.10^{-4}M$  e  $11,76.10^{-4}M$ , por nebulização na parte aérea das plantas.

#### 2.6.3. Efeito do confinamento das plantas

Para se obter o confinamento das plantas, os frascos de 10 ml, contendo os ramos enraizados foram colocados dentro de frascos de vidro transparente, de 500 ml. Estes foram vedados com laminado plástico (Magipack). Todas as condições de fotoperíodo, temperatura e nutrientes mencionadas anteriormente foram mantidas.

##### a. Confinamento parcial

Neste experimento, obteve-se câmaras de confinamento, usando a mesma técnica já descrita. Com agulha, foram feitas três pequenas perfurações no laminado plástico (Magipack), permitindo assim ligeiras trocas gasosas entre a atmosfera da câmara e a exterior.

b. Confinamento em presença de substâncias químicas (perclorato de mercúrio ( $Hg(ClO_4)_2$ ), água oxigenada ( $H_2O_2$ ) e hidróxido de potássio (KOH))

Nestes experimentos também foram usados frascos de vidro transparente de 500 ml, como câmaras de confinamento. Os frascos de 10 ml, com as plantas de A. arvensis, permaneceram em seu interior em posição vertical. Nos experimentos em que uma substância química foi usada, colocaram-se 5 ml desta, com uma pipeta, na base do frasco de 500 ml. Nos ensaios em que foram empregadas 2 substâncias químicas diferentes, colocou-se uma delas na base do frasco de confinamento e a outra em um frasco de 5 ml, aberto colocado também na base do frasco de 500 ml. Foram colocados nos frascos de 5 ml:  $H_2O_2$  nos tratamentos em que as outras substâncias empregadas foram  $Hg(ClO_4)_2$  e KOH no tratamento em que a outra substância empregada foi  $Hg(ClO_4)_2$ . Nos dois casos as plantas não tiveram contato direto com as substâncias testadas.  $Hg(ClO_4)_2$  absorvendo etileno liberado pelas plantas confinadas diminui seu retroestímulo positivo. KOH absorvendo  $CO_2$  e  $H_2O_2$  liberando  $O_2$ , devem melhorar as condições de síntese de etileno que é favorecida em baixas concentrações de  $CO_2$  e altas de  $O_2$ .

c. Confinamento para dosagens de etileno

Nestes experimentos foram usados frascos de vidro de 100 ml, vedados com rolha de borracha (do tipo das de frascos de soro). Esse tipo de vedação foi o que mostrou ser mais eficiente nos experimentos preliminares. Em cada frasco colocavam-se 20 ml de solução nutritiva normal e

50 plantas em posição vertical. No interior da câmara de crescimento mantinham-se esses frascos em caixas plásticas abertas, revestidas internamente com laminado de alumínio, para aumentar a irradiância, que era parcialmente prejudicada pelas rolhas opacas.

#### 2.6.4. Dosagem de etileno

##### a. Determinação de etileno liberado pelas plantas

Após 10 dias de confinamento, foram coletadas amostras dos gases contidos nos frascos, com auxílio de seringa hipodérmica.

As amostras de 0,5 ml da atmosfera dos frascos foram injetadas em um cromatógrafo Varian, modelo 2240-D, equipado com coluna de Porapak T, com dimensões 1 m x 0,2 mm de diâmetro interno e detector de ionização de chama. O forno do aparelho foi mantido a 100°C e como gás de arraste foi utilizado N<sub>2</sub> (nitrogênio) com fluxo de 40 ml min<sup>-1</sup>.

#### 2.7. Análise estatística

Os resultados dos experimentos foram avaliados aos 10 dias de tratamento, observando as plantas sob lupa, sendo consideradas liberadas as gemas que tivessem alcançado no mínimo 0,775 mm de comprimento.

Em cada experimento foi realizada a análise de variância, sobre porcentagem de liberação de gemas, em transformações de valor angular (arco seno  $\sqrt{P}$ ). Quando F

mostrava -se significativo ao nível de 5% de probabilidade, calculou-se a DMS (diferença mínima significativa). A DMS está indicada nas tabelas referentes aos resultados (Snedecor, 1962).

### III. RESULTADOS

#### INFLUÊNCIAS DE FATORES FÍSICOS

##### 1. Efeito da gravidade

Os dados da Tabela 1 demonstram que há maior liberação de gemas laterais nas estacas mantidas em posição vertical, independentemente, se normal ou invertida.

##### 2. Efeito de intensidades luminosas diferentes

Com o objetivo de se verificar a influência desse fator, em relação à dominância apical em Anagallis, dois tipos de experimento foram montados: sob luz natural em casa de vegetação e sob luz artificial em câmara de crescimento. Nos dois experimentos foram usadas 20 repetições para cada tratamento.

Pode-se observar pelos resultados das Tabelas 2 e 3 que, nos dois experimentos, houve uma queda significativa na liberação de gemas laterais à medida em que plantas foram submetidas a menor radiação luminosa.

##### 3. Influência de fotoperíodo

Pode-se observar pelos dados das Tabelas 4 e 5 que em fotoperíodo curto, o número de gemas liberadas de A. arvensis é superior às aquelas liberadas, tanto em DL como em

TABELA 1. Efeito da gravidade na liberação de gemas laterais de Anagallis arvensis

1. estacas enraizadas em posição vertical normal
2. estacas enraizadas em posição vertical invertida
3. estacas enraizadas em posição horizontal
4. estacas não enraizadas em posição horizontal

Cada tratamento constou de 12 repetições.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
1	38,55
2	36,23
3	25,52
4	24,34
DMS 5%	7,18

TABELA 2. Efeito de três intensidades luminosas na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*.  
Experimento montado em casa de vegetação.

100% = radiação solar total, dentro da casa de vegetação

50% = atenuação da radiação solar (iluminância) em 50% por meio de tela sombrite recobrando as plantas

25% = atenuação da radiação solar (iluminância) em 25% por meio de 2 camadas de tela sombrite recobrando as plantas

Tratamentos Iluminância	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
100%	71,76
50%	49,79
25%	27,07
DMS 5%	7,24

TABELA 3. Efeito de três luminosidades na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Experimento montado em câmara de crescimento.

Nível 1, alta intensidade ..... 4350  $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$

Nível 2, média intensidade .... 2000  $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$

Nível 3, baixa intensidade .... 1537  $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$

Tratamento intensidade luminosa	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
4350 $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$	69,49
2000 $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$	63,50
1537 $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$	50,13
DMS 5%	5,27

TABELA 4. Influência de DC e DC com noite interrompida na liberação de gemas laterais de Anagallis arvensis.

Cada tratamento constou de 44 repetições.

Tratamentos Fotoperíodo	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
DC (8 h)	47,49
DC (8h+noite int.)	34,52
DMS 5%	2,35

TABELA 5. Influência de DC e DL na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*.

Cada tratamento constou de 30 repetições.

Tratamentos Fotoperíodo	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
DC (8 h)	48,42
DL (16 h)	31,56
DMS 5%	6,41

DC com noite interrompida.

#### 4. Influência da qualidade da luz

Pelos resultados constantes da Tabela 6, pode-se observar que há uma diferença estatisticamente significativa da faixa de luz branca comparada com as da luz vermelha e da luz vermelho extremo. Os efeitos da exposição à 2 faixas de luz monocromática não mostrou diferença estatisticamente significativa, em luz vermelha e luz vermelho extremo.

#### 5. Efeito de diferentes termoperíodos

Pode-se observar, pelos resultados constantes da Tabela 7, que não houve diferença estatisticamente significativa entre os três termoperíodos usados.

### INFLUÊNCIA DE FATORES BIOLÓGICOS

#### 6. Influência das folhas e dos ápices

Pode-se observar na tabela 8 que a remoção do ápice estimula a liberação das gemas laterais, enquanto a remoção das folhas aumenta a dominância apical. No caso dos tratamentos físicos (tabela 9), escuro contínuo, ou fo lanolina, também aumento da dominância apical. Nas plantas lhas tratadas com DCMU, embora tenha havido aumento da do que receberam tratamento de 1

TABELA 6. Influência da qualidade de luz na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Neste experimento cada tratamento constou de 40 repetições.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
Luz branca	37,89
Luz vermelha	47,19
Luz vermelho extremo	44,76
DMS 5%	6,1

TABELA 7. Efeito de três termoperíodos diferentes na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Experimento montado com 24 repetições em cada tratamento.

Tratamentos termoperíodos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
20-10°C	69,67
25-15°C	75,69
30-20°C	75,85
DMS 5%	7,29

TABELA 8. Efeito de tratamentos cirúrgicos na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Para estas avaliações quatro experimentos foram montados, A, B, C e D cada um deles constando respectivamente de 14, 20, 30 e 30 repetições por tratamento.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)			
	A	Experimentos B C		D
CA CF	68,35	30,17	43,36	52,96
SA CF	77,56	73,03	76,88	79,26
SA SF	70,62	41,72	74,06	58,36
CA SF	39,85	11,09	28,24	
CA 1/2 F	47,60			
DMS 5%	9,43	4,62	2,41	4,45

CA = com ápice

CF = com folhas

SA = sem ápice

SF = sem folhas

CA-1/2 folha = só a metade do limbo foi retirado

TABELA 9. Efeito de tratamentos físicos e químicos na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Efeitos de escuro, lanolina e DCMU, sobre a influência das folhas na liberação de gemas laterais foram observados em 2 experimentos, no primeiro deles, foram utilizadas 16 repetições e no segundo 17 repetições.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)	
	Experimentos	
	A	B
Controle (luz)	47,05	45,22
Escuro	20,00	-
Lanolina	23,47	31,97
DCMU	40,41	31,00
DMS 5%	10,56	8,82

minância apical, nos dois tratamentos, só no experimento B, estes foram significativos.

## 7. Efeitos de fatores químicos

Com o objetivo de observar-se a ação dos fitormônios na liberação das gemas laterais de A. arvensis, vários experimentos foram montados usando-se citocinina, auxina, giberelina, etileno e ácido abscísico.

6-BA, AIA, GA<sub>3</sub>, CEPA e ABA, foram aplicados por nebulização, na parte aérea das plantas, no 1º, 3º e 5º dia do tratamento tendo-se o cuidado de não contaminar a solução nutritiva dos frascos, nos quais as plantas eram mantidas.

### 7.1. Efeito de 6-BA e GA<sub>3</sub>

Pode-se observar pelos dados da Tabela 10 que a citocinina em A. arvensis tem efeito altamente promotor na liberação de gemas laterais.

Com menor expressividade, as concentrações de 10<sup>-5</sup>M e 10<sup>-3</sup>M de GA<sub>3</sub>, também promoveram o número de gemas liberadas em relação ao controle.

TABELA 10. Ação de citocinina e giberelina na liberação de gemas laterais em *Anagallis arvensis*

Neste experimento cada tratamento constou de 30 repetições.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
Controle	43,70
6-BA $10^{-5}$ M	76,51
6-BA $10^{-4}$ M	82,25
6-BA $10^{-3}$ M	83,48
GA <sub>3</sub> $10^{-5}$ M	65,08
GA <sub>3</sub> $10^{-4}$ M	47,48
GA <sub>3</sub> $10^{-3}$ M	52,16
DMS 5%	5,76

### 7.2. Efeito de ABA e CEPA

O efeito depressor do ácido abscísico sobre a liberação de gemas laterais nesta espécie fica bem demons- trado pelos dados da Tabela 11. A ação do etileno é inibitória nas duas dosagens mais fracas e praticamente neutra nas duas outras mais fortes.

### 7.3. Efeito de auxina

Os dados deste experimento na Tabela 12, demons- tram que a auxina não influenciou a liberação de gemas laterais de A. arvensis, nas concentrações de  $10^{-5}$ M e  $10^{-4}$ M. Na concentração de  $10^{-3}$  porém, seu efeito foi de depressor.

### 7.4. Ação de vários fitormônios

Podemos verificar na Tabela 13 os resultados ob- tidos em dois experimentos, nos quais observou-se a ação de reguladores de crescimento em lotes homogêneos de plan- tas . Nas tabelas dos resultados a presença de - indica que esse tratamento não foi aplicado nesse experimento.

### 7.5. Efeito de 6-BA e ABA

TABELA 11. Ação do ABA e do etileno na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Foram usadas neste experimento 25 repetições por tratamento.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
Controle	47,74
ABA $10^{-5}$ M	39,53
ABA $10^{-4}$ M	26,04
ABA $10^{-3}$ M	14,99
CEPA $2,07 \times 10^{-4}$ M	30,05
CEPA $4,14 \times 10^{-4}$ M	36,66
CEPA $8,30 \times 10^{-4}$ M	48,99
CEPA $16,62 \times 10^{-4}$ M	53,16
DMS 5%	6,42

TABELA 12. Ação de AIA na liberação de gemas laterais  
de A. arvensis

Neste experimento foram usadas 30 repetições por tratamento.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
Controle	69,75
AIA $10^{-5}$ M	73,10
AIA $10^{-4}$ M	72,68
AIA $10^{-3}$ M	45,55
DMS 5%	7,74

TABELA 13. Efeito de 6-BA, GA<sub>3</sub>, AIA, CEPA e ABA nas concentrações de 10<sup>-3</sup>, 10<sup>-4</sup> e 10<sup>-5</sup> M na liberação de gemas laterais de Anagallis arvensis

Os experimentos A e B constaram respectivamente de 15 e 18 repetições por tratamento.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular) Experimentos	
	A	B
	Controle	54,33
6-BA 10 <sup>-5</sup> M	-	70,91
6-BA 10 <sup>-4</sup> M	81,71	78,58
6-BA 10 <sup>-3</sup> M	-	52,16
GA <sub>3</sub> 10 <sup>-5</sup> M	-	52,07
GA <sub>3</sub> 10 <sup>-4</sup> M	31,99	64,45
GA <sub>3</sub> 10 <sup>-3</sup> M	-	53,10
AIA 10 <sup>-5</sup> M	-	40,67
AIA 10 <sup>-4</sup> M	39,49	42,55
AIA 10 <sup>-3</sup> M	-	21,83
CEPA 10 <sup>-5</sup> M	-	65,70
CEPA 10 <sup>-4</sup> M	31,49	58,35
CEPA 10 <sup>-3</sup> M	-	58,31
ABA 10 <sup>-5</sup> M	-	32,05
ABA 10 <sup>-4</sup> M	13,45	16,09
ABA 10 <sup>-3</sup> M	-	15,53
DMS 5%	11,48	9,16

Os dados da Tabela 14 referem-se ao experimento em que foram usados 6-BA e ABA isoladamente e em uma solução equimolar das duas substâncias. Pode-se observar por esses dados que o efeito desses fitormônios é oposto, 6-BA promovendo e ABA deprimido fortemente a liberação de gemas laterais. Quando aplicados juntos, em solução equimolar, 6-BA neutraliza o efeito depressor do ABA e a liberação é igual àquela do controle.

#### 7.6. Efeito de diferentes concentrações de CEPA

Nestes experimentos, procurou-se verificar o envolvimento do etileno em relação à liberação de gemas laterais de A. arvensis. Observando os dados da Tabela 15 verificamos que, no experimento A, a concentração de  $10^{-3}$  M foi promotora e as outras duas não tiveram efeito significativa. No experimento B essa concentração ( $10^{-3}$ M) não apresentou efeito significativo, enquanto as outras 3 concentrações tiveram efeito depressor. No experimento C, todas as concentrações usadas promoveram a liberação das gemas laterais, de maneira estatisticamente significativa.

#### 8. Efeito de CEPA e de anti-etileno.

$AgNO_3$  foi aplicado por nebulização na parte aérea das plantas, usando o mesmo processo de aplicação dos reguladores de crescimento já descritos anteriormente. A subs-

TABELA 14. Ação de citocinina e ácido abscísico, aplicados isoladamente e juntos em concentrações equimolares. na liberação de gemas laterais de Anagallis arvensis

Neste experimento cada tratamento constou de 30 repetições.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas (Valor angular)
Controle	54,01
ABA $10^{-4}$ M	15,08
6-BA $10^{-4}$ M	75,93
6-BA $10^{-4}$ M + ABA $10^{-4}$ M	53,06
DMS <sub>5%</sub>	5,91

TABELA 15. Ação de CEPA nas concentrações de  $10^{-5}M$  ,  $10^{-4}M$ ,  $10^{-3}M$  e  $10^{-2}M$ , na liberação de gemas laterais de A. arvensis.

Os experimentos A, B e C constaram respectivamente de 20, 10 e 22 repetições por tratamento.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas		
	(Valor angular) Experimentos		
	A	B	C
Controle	30,12	69,53	32,08
CEPA $10^{-5}M$	25,00	54,00	54,89
CEPA $10^{-4}M$	34,92	55,84	49,05
CEPA $10^{-3}M$	50,96	67,40	59,56
CEPA $10^{-2}M$	-	57,31	42,07
DMS 5%	5,58	5,43	4,31

tância AVG foi pincelada nas folhas desenvolvidas das plantas.

Pela Tabela 16 pode-se observar que, no experimento A, o AVG na concentração de  $2 \cdot 10^{-2} M$  teve efeito letal. O  $AgNO_3$  nas concentrações de  $5,88 \cdot 10^{-4} M$  e  $11,76 \cdot 10^{-4} M$ , deprimiu a liberação de gemas de maneira estatisticamente significativa, enquanto que as 4 concentrações de CEPA não tiveram expressão estatística. No experimento B, a aplicação de AVG inibiu fortemente o processo e a de  $AgNO_3$  também. CEPA, nas concentrações de  $10^{-4} M$  e  $10^{-3} M$  promoveu a liberação de gemas de maneira estatisticamente significativa.

#### 9. Efeito de confinamento de plantas e de inibidores de etileno

No experimento A da Tabela 17,  $AgNO_3$  deprimiu a liberação de gemas laterais de A. arvensis, na concentração de  $5,88 \cdot 10^{-4} M$ , e foi inexpressivo na de  $2,94 \cdot 10^{-4} M$ .

O tratamento de confinamento no experimento A deprimiu a liberação em relação ao controle e o tratamento de confinamento mais  $Hg(ClO_4)_2$  (perclorato de mercúrio) resultou em maior liberação de gemas que no frasco fechado apenas, enquanto no experimento B ocorreu o contrário.

#### 10. Experimentos onde foram observados os efeitos de anti-etileno, confinamento parcial e total confinamento em presença de substâncias químicas

Como pode ser observado, pelos dados da Tabela 18, no experimento A a dominância apical, no tratamento de confinamento em presença de  $Hg(ClO_4)_2$  foi menor que a observada no tratamento de plantas apenas confinadas. No experimento B ocorreu o inverso. Pode-se observar que há uma variação entre os resultados dos dois experimentos.

#### 11. Medidas de liberação de etileno de plantas confinadas

Os dados da Tabela 19 mostram os resultados da dosagem de etileno de ar retirado de quatro frascos de vidro, vedados com rolha de borracha (tipo de vidros de soro), onde 50 plantas de Anagallis permaneceram confinadas durante 10 dias. Pode-se observar pela tabela que ocorreu liberação de etileno e que praticamente não houve variações entre as quantidades obtidas nos quatro frascos.

TABELA 16. Efeito do etileno e de inibidores desse fitormônio na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Os experimentos A e B constaram de 10 repetições em cada tratamento.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas	
	(Valor angular)	
	A	B
Controle	47,25	62,30
AVG $2 \times 10^{-2}$ M	efeito letal	-
AVG $10^{-2}$ M	-	25,52
AgNO <sub>3</sub> $5,88 \cdot 10^{-4}$ M	34,46	49,45
AgNO <sub>3</sub> $11,76 \cdot 10^{-4}$ M	29,27	-
CEPA $10^{-6}$ M	41,75	-
CEPA $10^{-5}$ M	42,85	-
CEPA $10^{-4}$ M	50,56	78,31
CEPA $10^{-3}$ M	52,57	76,75
DMS 5%	8,43	5,62

TABELA 17. Experimentos de confinamento e de efeito de inibidores de etileno na liberação de gemas laterais de *Anagallis arvensis*

Foram usadas 20 repetições por tratamento no experimento A e 30 repetições no experimento B.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas	
	(Valor angular) Experimentos	
	A	B
Controle	58,36	52,96
AgNO <sub>3</sub> 2,94x10 <sup>-4</sup> M	53,84	-
AgNO <sub>3</sub> 5,88x10 <sup>-4</sup> M	48,03	-
frasco fechado	16,24	61,67
frasco fechado + Hg(ClO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	24,16	44,82
DMS <sub>5%</sub>	6,41	3,03

TABELA 18. Efeito de AgNO<sub>3</sub>, de confinamento e de confinamento em presença de substâncias químicas na liberação de gemas laterais de Anagallis arvensis

Nos 2 experimentos, cada tratamento constou de 20 repetições.

Tratamentos	Média do número de gemas liberadas	
	(Valor angular) Experimentos	
	A	B
Controle	43,32	46,53
AgNO <sub>3</sub> 5,88·10 <sup>-4</sup> M	33,63	56,01
AgNO <sub>3</sub> 11,76·10 <sup>-4</sup> M	27,50	47,85
frasco fechado (f.f.)	22,57	40,71
f.f. + 3 perfurações	29,34	-
f.f. + KOH 20%	27,23	31,43
f.f. + Hg(ClO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	30,42	20,68
f.f. + Hg(ClO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> + 3 perf.	32,65	-
f.f. + Hg(ClO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> + KOH 20%	36,55	30,08
f.f. + Hg(ClO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	-	28,03
f.f. + H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	-	24,41
f.f. + H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> + KOH 20%	-	36,73
DMS 5%	7,13	7,75

TABELA 19. Dosagem de etileno de plantas confinadas

Frascos	Etileno ( $\mu$ moles/50 plantas.10 dias)
1	84,24
2	84,24
3	82,92
4	84,24
	$\bar{x}$ 83,91

## DISCUSSÃO

Gravimorfismo é um termo que tem sido aplicado às respostas das plantas à gravidade, envolvendo mudanças nos padrões de morfogênese (Wareing e Nasr, 1958). Observa-se uma redução na dominância apical quando um ramo, normalmente geotrópico negativo, é mudado para uma posição horizontal (Wareing e Nasr, 1958 e 1961; Smith e Wareing, 1964, 1966). Esses pesquisadores sugeriram a possibilidade de que o transporte basípeto da auxina sintetizada no ápice ficaria prejudicado quando o ramo fosse colocado nessa posição horizontal. Outro fato interessante observado era o de que, quando todas as gemas ficavam a uma mesma altura, geralmente era a que ficava mais próxima às raízes que se desenvolvia mais, adquirindo assim dominância sobre as outras. Wareing e Nasr (1961) sugeriram que os nutrientes seriam desviados para esse meristema, talvez por alteração no transporte de hormônios e por sua proximidade das raízes. Smith e Wareing (1964) mostraram, mais tarde, que a citocinina sintetizada nas raízes e desviada para essa gema, era mais importante, para a sua liberação e desenvolvimento, que o maior aporte de nutrientes. Em Salix viminalis, a liberação de gemas laterais ocorreu mesmo quando as raízes eram mantidas em água pura. Assim, sugeriram que o gravimorfismo, como outros aspectos da dominância apical correlativa, é dependente do mecanismo que controla a distribuição das citocininas, provavelmente das raízes, entre os meristemas dos ramos. Em A. arvensis, maior liberação de gemas ocorreu nas plantas mantidas em posição vertical, tanto normal como

invertida. Nas plantas mantidas em posição horizontal, não houve praticamente diferença entre o tratamento no qual as raízes foram retiradas e o das plantas enraizadas, o que parece não confirmar a hipótese de maior liberação de gemas pela ação de citocininas sintetizadas nas raízes. Em Solanum andigena, a decapitação dos ápices e remoção das gemas laterais do ramo, induz as extremidades de estolões diageotrópicos a geotropismo negativo. Woolley e Wareing (1972) sugerem que, nessa espécie, a auxina e a giberelina vindas dos ápices dos ramos, e as citocininas das raízes, estariam envolvidas na morfogênese.

Dentre os fatores ambientais que podem influir na liberação de gemas laterais, o nível de radiação disponível para as plantas tem sido citado, por vários autores, como um componente muito importante. Jacobs (1959), trabalhando em Coleus blumei em alta intensidade luminosa, observou em muitos experimentos baixa dominância apical. Houve liberação de gemas laterais de plantas decapitadas, mesmo quando os ápices foram substituídos por auxina. Sachs e Thimann (1967), usando a mesma espécie de Coleus e o mesmo nível de nutrição inorgânica, puderam demonstrar que a dominância apical depende principalmente da intensidade luminosa. Decapitando Coleus e aplicando auxina na parte cortada, obtiveram alta inibição da liberação de gemas laterais, mantendo as plantas em baixa intensidade luminosa. O mesmo tratamento mencionado acima, aplicado em plantas da mesma espécie, mantidas em alta intensidade luminosa, não causou redução da dominância apical. Geralmente a dominância apical aumenta quando as plantas crescem em baixa intensidade luminosa e diminui quando as plantas crescem em alta intensidade lumi

nosa (Ooizumi e Nishiri, 1968; Gregory e Velae, 1968; Takeuchi, 1968; Ryle, 1968 e Nakamura, 1968; in Phillips, 1969). Em Anagallis, os resultados obtidos, quer em casa de vegetação, quer em câmaras de crescimento, estão em concordância com os desses autores. Pode-se observar que, em ambos os experimentos, a dominância apical aumentou à medida que a intensidade luminosa diminuiu. Segundo Jackson e Field (1972) e Thimann (1977), o efeito da intensidade luminosa parece estar relacionado a alterações no balanço de hormônios direta ou indiretamente envolvidos na dominância apical, como auxinas, giberelinas, citocininas e ácido abscísico.

É conhecida a importância do fotoperíodo no desenvolvimento das plantas. É esse o fator ambiental mais constante a que as plantas estão sujeitas ano após ano, enquanto os outros, como temperatura e regime de chuvas, estão sempre sujeitos a variações imprevisíveis. Assim, é através do fotoperiodismo que vários fenômenos do desenvolvimento das plantas são regidos, como a germinação de muitas sementes, florescimento, dormência de gemas em árvores de clima temperado (Salisbury e Ross, 1977). A dominância apical também é influenciada pelo fotoperiodismo: DC podem reduzir e DL aumentar a inibição correlativa das gemas (Healy et al., 1980). Em Anagallis arvensis a dominância apical é menor em DC, concordando assim com os muitos exemplos citados em literatura. Phillips (1975) encontrou uma forte correlação entre DC e aumento do fluxo de citocininas das raízes para a parte aérea em Perilla frutescens. Esse fato, segundo o autor, poderia estar relacionado com a diminuição da dominância apical. Neste trabalho, observou-se que 6-BA promoveu intensamente a liberação de gemas e, talvez, Anagallis arvensis tenha

o mesmo relacionamento entre DC e citocininas do exemplo citado por Phillips.

A qualidade de luz também é um fator ambiental que influencia a liberação de gemas laterais. Tucker e Mansfield (1972), trabalhando com Xanthium strumarium observaram que plantas que receberam 30 minutos de irradiação de VE, após 16 h de fotoperíodo por lâmpadas fluorescentes, ramificaram menos que as que receberam apenas o fotoperíodo de 16:30 h de lâmpadas fluorescentes. Meijer (1957) e Kasperbauer (1971) também verificaram que a dominância apical aumenta sob VE. Nos experimentos com Anagallis observou-se diferença entre o tratamento com luz branca e os outros dois em que o fotoperíodo com luz branca era seguido de 30 minutos de irradiação por LV ou LVE. Esses resultados sugerem que a dominância apical em Anagallis é influenciada pelos diferentes comprimentos de onda de luz que recebe.

Ballard (1969), refere-se à temperatura em relação ao florescimento em Anagallis: os ciclos fotoperiódicos indutivos para floração podiam ser diminuídos de 7 ou mais, em 10°C, para 2 em 35°C. Phillips (1969) observou que o fotoperíodo e a temperatura provavelmente estariam relacionados com o crescimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo. Neste trabalho, o enraizamento das estacas de Anagallis, foi influenciado por diferentes termoperíodos. No entanto, em relação à dominância apical, não foram observadas diferenças entre os três termoperíodos usados, sugerindo que, em relação à liberação de gemas laterais, são fatores mais importantes aqueles relacionados com a luz; fotoperíodo, intensidade luminosa e qualidade de luz.

Dostal (1967), já em 1922, propunha uma ação ini

bitória das folhas sobre as gemas axilares. Champagnat (1950-1951) mostrou que, em ramos decapitados de Syringa vulgaris, a liberação das gemas seria uma simples função inversa da presença das folhas. Usando ramos com 16 folhas, e retirando-as de 0 a 16, obteve promoção progressiva, e a liberação das gemas foi duas vezes maior nos ramos sem folhas em relação aos que mantinham as 16. Os resultados do presente trabalho se opõem aos dos experimentos citados acima. Mesmo sendo Anagallis uma planta de dominância apical fraca, em plantas intactas a retirada do ápice liberou a maioria das gemas laterais e a liberação foi maior nas plantas com folhas. Nas plantas cujo ápice foi mantido, a remoção total das folhas reduziu drasticamente essa liberação. Nas plantas que sofreram a remoção de apenas metade do limbo de cada folha, a depressão ocorrida foi menor em relação à anterior. Ficou demonstrada, assim, uma influência promotora das folhas, em relação a liberação de gemas laterais. Procurou-se observar se esse efeito promotor, além de um balanço hormonal entre as folhas e os ápices, estaria ligado ao fornecimento de fotossintatos. Para isso foram feitos experimentos nos quais a fotossíntese não podia ocorrer, empregando escuro contínuo, lanolina (que obstrui os estômatos, impedindo as trocas gasosas) e DCMU (desacoplador de eletrons). Pelos resultados obtidos pode-se observar que há uma relação positiva entre a liberação de gemas laterais e produção de fotossintatos em Anagallis. Neste caso, poder-se-ia supor que a contribuição das folhas para o processo de inibição correlativa das gemas se faz pela produção de fitormônios, bem como pela produção de metabólitos.

Phillips (1975) enfatiza a importância das alterações metabólicas na liberação de gemas laterais e de como a

ocorrência de uma ou mais delas, ou seu bloqueio, podem influir na manutenção ou inibição da dominância apical. Thimann et al. (1971), sugerem que em plantas como Coleus, cuja dominância é normalmente fraca, talvez não exista um completo bloqueio de um ou de vários dos processos morfogênicos para a liberação de gemas laterais. Dessa maneira, algumas alterações metabólicas já estariam ocorrendo, favorecendo a liberação das gemas laterais mesmo em presença da gema apical. Em plantas com forte dominância apical isso não ocorre enquanto não é removida a inibição exercida pelo ápice.

Antes que ficasse demonstrado que as auxinas eram sintetizadas na gema apical em crescimento, já havia sido observado que ácido indolil-3-acético (AIA) exógeno podia manter a dominância apical em feijoeiros decapitados (Thimann e Skoog, 1933, 1934). Essas observações foram sendo confirmadas, durante muito tempo, em numerosas espécies. Algumas poucas exceções foram encontradas, especialmente em Coleus, como já foi citado anteriormente (Sachs e Thimann, 1967). Em Anagallis a aplicação de AIA em plantas intactas não causou inibição significativa de gemas laterais, talvez porque Anagallis, que é uma planta de dominância apical fraca, necessitasse de menor intensidade luminosa para responder mais efetivamente a essa substância, como em Coleus.

A aplicação de giberelinas em ramos intactos resultou geralmente na promoção do crescimento do caule e na inibição das gemas laterais (Bradley e Crane, 1960). Essa inibição correlativa talvez esteja em parte ligada a um possível aumento dos níveis de auxinas. Têm sido observado que tratamentos com giberelinas, em ramos intactos, aumentam o nível de auxinas nos caules, folhas e gemas apicais (Phillips,

et al., 1959). Em Anagallis, os tratamentos com giberelinas geralmente aumentaram a dominância apical, estando assim esses resultados em concordância com a literatura.

Muitos pesquisadores têm sugerido as citocininas como responsáveis pelo efeito liberador das gemas da dominância apical (por exemplo, Sachs e Thimann, 1964, 1967; Goldsmith, ~~1969~~, 1969; Phillips, 1975). Sachs e Thimann (1964), trabalhando com Phaseolus vulgaris, sugeriram que a liberação ocorreria pela promoção da divisão celular. A divisão estaria bloqueada nas gemas inibidas, e sua liberação, pela citocinina, ocorreria mesmo em plantas intactas. Sachs e Thimann (1964) e Tucker e Mansfield (1972) observaram que a aplicação deveria ser feita diretamente sobre as gemas (alguns milímetros à distância destas, deixa de ser efetiva). Sharif e Dale (1980) não obtiveram liberação de gemas laterais de cevada, aplicando citocininas nas folhas, mas conseguiram essa liberação através das raízes das plântulas, mergulhando-as por 4 horas em solução de citocinina. Em Anagallis, a resposta ao método empregado (nebulizando toda a parte aérea da planta), foi muito expressiva.

O ácido abscísico, mais relacionado na literatura a outros processos fisiológicos, como inibição da germinação de sementes, senescência, abscisão de folhas e de frutos, tem mostrado ser um importante fator na liberação de gemas laterais. Dörffling (1976), trabalhando com Acer pseudo platanus e Syringa vulgaris, verificou que a concentração de ABA, nas gemas de plantas decapitadas, decrescia pelo aumento do peso fresco das gemas liberadas em resposta à decapitação e não à um decréscimo da quantidade absoluta de ABA nas gemas, ocorrendo o mesmo em ramos não decapitados, ABA

seria produzido nas folhas e, alcançando as gemas se acumularia, inibindo seu crescimento. O fato de não ocorrerem mudanças nos níveis de ABA, nas folhas, caules e pecíolos de plantas tratadas e não tratadas levou aquele autor a considerar que esse inibidor não seria um agente correlativo da dominância apical. Everat-Bourbouloux e Charnay (1982) usaram técnicas apuradas de extração e purificação e cromatografia de gás-líquido para obter dados quantitativos de concentrações de ABA em plantas jovens de Vicia faba com duas folhas expandidas. Nas plantas intactas encontraram maiores concentrações de ABA nas partes mais jovens da planta. Nas decapitadas, após 6 h, a maior depressão de ABA ocorreu nas 2 gemas das folhas primárias, as quais foram liberadas da dominância apical. Tucker (1976, 1979) e Tucker e Mansfield (1973) mostraram que plantas com dominância apical alta contêm mais ABA nas gemas que as de dominância apical baixa. Em Anagallis, a aplicação de ABA reduziu drasticamente a liberação de gemas em todos os experimentos. Quando soluções equimolares de ABA e 6-BA foram aplicadas, a liberação de gemas foi muito próxima à do controle, indicando que a citocinina pode reverter a ação fortemente inibitória do ácido abscísico nessa espécie.

As referências ao efeito de etileno na inibição correlativa de gemas laterais têm sido contraditórias. Alguns pesquisadores sugeriram que esse hormônio seria inibidor de liberação de gemas laterais. Segundo Apelbaum e Burg (1972) e Lieberman (1979), o etileno antagoniza a síntese de ácido desoxirribonucleico (DNA) e assim inibiria a divisão celular. Burg e Burg (1968) observando que havia mais etileno nos nós do que nos entrenós de plantas de ervilha, sugeriram que ele deveria estar envolvido na inibição das gemas

laterais. Verificaram, posteriormente (Burg e Burg, 1968, in Yeang) que em plantas decapitadas e desfolhadas a concentração de etileno diminuía. Abeles (1972), Steen e Chadwick (1973) e Lieberman (1979) informaram que auxina aumentava a produção de etileno. Adams e Yang (1979) mostraram que a auxina induz a síntese de ACC-sintetase, aumentando assim a produção de etileno pela via S-adenosilmetionina (SAM) → ácido 1-amino-ciclopropano-1-carboxílico (ACC). Por sua vez, o etileno também pode afetar o transporte e metabolismo de auxinas (Abeles, 1972; Burg et al., 1971). O transporte polar dessa substância é reduzido pelo etileno em segmentos isolados de plantas, e algumas espécies, como o algodão, são muito sensíveis (Morgan et al., 1968). Hall et al. (1957) relataram que algodoeiros expostos à poluição atmosférica em que havia alta proporção de etileno, apresentavam forte redução da dominância apical. Burg e Burg (1968) in Yeang, observaram que a liberação de gemas, induzida por cinetina, não poderia ser inibida por etileno mesmo em concentrações mais altas que 1000 volume por milhão (vpm). Yeang (1980) observou que a aplicação de CEPA na gema apical de feijoeiros induziu a liberação de gemas laterais. Em Anagallis, os experimentos com essa substância mostraram mais promoção que depressão dessas gemas. Em concentrações muito altas, CEPA provocou epinastia em caules e folhas. Hillman e Yeang (1979) demonstraram que a restrição física imposta a ápices e folhas aumenta a produção de etileno e induz liberação de gemas laterais. O confinamento, sem restrição física, é outra maneira de provocar o aumento da produção de etileno pela planta, pois a alta concentração desse gás ao seu redor, tem efeito retroativo estimulante. As dosagens da concentração

de etileno, em cromatógrafo de gás, na atmosfera dos frascos onde as plantas ficaram confinadas durante 10 dias, acusaram presença de etileno. Altas concentrações de  $\text{CO}_2$  e baixas de  $\text{O}_2$  inibem a produção de etileno (Beyer, 1978). Perclorato de mercúrio ( $\text{Hg}(\text{ClO}_4)_2$ ) absorve etileno (Yeang, 1980). Nos experimentos de confinamento, deste trabalho, além do tratamento usando frascos contendo apenas as plantas, foram usados tratamentos nos quais substâncias inibidoras ou promotoras da produção de etileno foram adicionadas: hidróxido de potássio (KOH) (que absorve dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ )), água oxigenada ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) (que libera ( $\text{O}_2$ ) e  $\text{Hg}(\text{ClO}_4)_2$ ) (que absorve etileno). Pode-se observar nos resultados do experimento B da Tabela 16, que o confinamento de  $\text{Hg}(\text{ClO}_4)_2$  depriuiu essa liberação e no experimento A,  $\text{Hg}(\text{ClO}_4)_2$  teve efeito depressor em relação às plantas confinadas. Quando dentro do mesmo frasco, foram colocados  $\text{Hg}(\text{ClO}_4)_2$  e  $\text{H}_2\text{O}_2$ , o efeito depressor foi menor, talvez indicando que o  $\text{O}_2$  liberado tenha melhorado a produção de etileno (Tabela 17). A ação de inibidores de etileno também foi investigada. Aminoetoxi-vinil-glicina (AVG), bloqueia a conversão de SAM para ACC, inibindo totalmente a síntese de etileno.  $\text{Ag}^+$  (na forma de  $\text{AgNO}_3$ ) inibe a incorporação do etileno nos tecidos das plantas. Em Anagallis os resultados dos experimentos com duas substâncias mostraram diminuição na liberação de gemas laterais, em relação ao controle e aos tratamentos com solução de CEPA.

O efeito dessas substâncias indicam que etileno é um dos fitormônios envolvidos na inibição correlativa de gemas em Anagallis, que apesar de não ser alta, sofre influência deste e de outros fitormônios, interrelacionados com fatores ambientais.

## RESUMO

A dominância apical é uma das expressões da interrelação correlativa que governa o desenvolvimento das plantas.

Em Anagallis, a dominância apical é fraca, chegando a ser considerada por Ballard (1969) como virtualmente ausente. Neste trabalho, procurou-se observar quais os fatores físicos, biológicos e químicos que a afetariam.

Na maioria dos experimentos, as plantas (estacas terminais de 5 cm, enraizadas em água), foram mantidas em solução de Hoagland normal, em câmaras de crescimento com iluminação e temperatura controlada.

Dentre os fatores físicos, a dominância apical mostrou-se sensível aos efeitos de intensidade, qualidade e períodos de luz. As estacas ramificam menos em altas intensidades luminosas, DL e luz branca. Reage ao gravimorfismo mantendo maior dominância apical na posição horizontal.

Quanto aos fatores biológicos, foi observada a influência das folhas, por tratamentos cirúrgicos, químicos e físicos. Ficou comprovada forte influência inibidora dos ápices, e promotora das folhas, na liberação de gemas laterais.

Os termoperíodos empregados nos tratamentos não afetaram a liberação de gemas laterais.

Reguladores de crescimento foram aplicados por

nebulização apenas na parte aérea das plantas: AIA e GA<sub>3</sub> não alteraram a liberação de gemas em relação ao controle. 6-BA mostrou-se fortemente promotor, enquanto ABA reduziu drasticamente essa liberação. Etileno, aplicado na forma de CEPA, teve efeito liberador ou neutro, quanto ao controle, e liberador nessa relação nos tratamentos em que seus inibidores foram empregados. Tratamentos de confinamento juntamente com substâncias químicas que poderiam alterar a quantidade de etileno, no ambiente ao redor das plantas, mostraram que esse fitormônio está envolvido na dominância apical dessa planta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELES, F.B., Biosynthesis and mechanism of action of ethylene. Ann. Rev. Plant. Physiol. 23: 259-92. 1972.
- ADAMS, D.O.; YANG, S.F., Ethylene biosynthesis identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 76: 170-74. 1979.
- APELBAUM, A.; BURG, S.P. Effect of ethylene on cell division and DNA synthesis in Pisum sativum. Plant. Physiol. 50: 117-24. 1972.
- BALLARD, L.A.T. Anagallis arvensis L. In: Evans, L.T. The Induction of Flowering. 1<sup>a</sup>, Cornell University Press, 1969. Cap. 17. pp: 376-392.
- BALLARD, L.A.T. e WILDMAN, S.G. Induction of mitosis in excised and attached dormant buds of sunflower (Helianthus annuus). Austr. J. Sci. 17: 36-43. 1964.
- BEYER, E.M., Jr. Effect of silver ion, carbon dioxide and oxygen on ethylene action and metabolism. Plant Physiol. 63-169-73. 1978.
- BRADLEY, V. e CRANE, J.C. Gibberellin induced inhibition of bud development in some species of Prunus. Science. 131: 825-26, 1960.

- BRIAN, P.W.; HERMMING, H.G. e RADLEY, M. A physiological comparison of giberellie acid with some auxins. Physiol. Plant. 8:899-912, 1955.
- BRULFERT, J.; CHOUARD, P. Nouvelles observations sur la production exp̄imentale de fleurs prolif̄eres chez Anagallis arvensis L. C.R. Acad. Sci., Paris. 253:179. 1961.
- BURG, S.P. e BURG, E.A. Molecular requeriments for the biological activity of ethylene. Plant Physiol. 42: 144-52. 1967a.
- BURG, S.P. e BURG, E.A. Inhibition of polar auxin transport of ethylene. Plant. Physiol. 42: 1224-28, 1967b.
- BURG, S.P. e BURG, E.A. Ethylene formation in pea seedlings: its relation to the inhibition of bud growth caused by indole-3-acet acid. Plant. Physiol. Lancaster. 43:1069-74. 1968.
- BURG, S.P., APELBAUM, A., EISINGER, W., KANG, B.G. Physiology and mode of action of ethylene. Hort. Science 6: 359-64, 1971.
- CATALANO, M. e HILL, T.A. Interaction between gibberellie acid and kinetin in overcoming apical dominance, natural and induced by IAA, in tomato (Lycopersicum sculenton Mill. cultavar Potentate). Nature, Lond . 222:985-6. 1969.

CHAMPAGNAT, P. Les correlations d'inhibition sur la pousse herbacée du Lilas. Bull. Assoc. Phil. d'Alsace et de Lorraine. 9: 36-38, 54-56, 1950-51.

CHOUARD, P. The relationship between florigen and the flower hormones. New York. Acad. Sci. Ann. 144:305. 1947.

CLINE M.G. Effect of gravity on apical dominance. Ohio J. Sci. 82:14, 1982

DÖRFLING, K. Correlative buds inhibition and abscisic acid in Acer pseudo-platanus and Syringa vulgaris. Physiol. Plant. 18: 319-22. 1976.

DOSTAL, R. Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Sci. Nat. Morav. 3:83-209, 1926.

DOSTAL, R. Correlation, the fundamental basis of integration. In: "On Integration in Plants". Ed. K.V. Thimann. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, Cap. III. 1967.

ERRERA, L. Conflits de présence et excitations inhibitoires chez les végétaux. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 42: 27-43. 1904.

EVERAT-BOURBOULOUX, A. e CHARNAY, D. Endogenous abscisic acid levels in stems and axillary buds of intact or decapitated broad-bean plants (Vicia faba L.) Physiologia Pl. 54:440-5. 1982.

- FERMAN, J.H.G. The rôle of auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots. Rec. Trav. Bot. Nierl. 35:117-287, 1938.
- FLETCHER, G.M. and DALE, J.E Growth of tiller buds in barley: effects of shade treatment and mineral nutrition. Ann. Bot. 38: 63-76. 1974.
- GOLDSMITH, M.H.M. Transport of plant growth regulators: In: "The Physiology of Plant Growth and Development". Ed. M.B. Wilkins, Cap. 4. McGraw-Hill. London, 1969.
- GREGORY, F.G. and VEALE, J.A. A reassess, of the problem of apical dominance. Symp. Soc. Exp. Biol. 11:1-20.1957.
- GOEBEL, K. Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora. 72: 1-45. 1889.
- GOEBEL, K. Organography of plants specially of the Archegoniatae and Spermaphyta. Part I. General Organography. Clarendon Press, Osford. 1900.
- HALL, W.C.; TRUCHELUT, H.C.; LEIMVELER, C.L.; HERRERO, F.A. Ethylene production by the cotton plant and its effects under experimental and field conditions. Physiol. Plant. 10:306-317. 1957.
- HEALY, W.; HEINS, R.D.; WILKINS, H.F. Influence of photoperiod and light quality on lateral hanching and floweting of

selected vegetatively-propagated plants. J. Ann. Soc. Hort. Sci. 105: 812-16. 1980.

HARVEY, E.N. An experiment on regulation in plants. Am. Nat. 54: 362-67. 1920.

HILLMAN, J.R.; YEANG, H.Y. Correlative inhibition of lateral bud growth in Phaseolus vulgaris L. ethylene and the Physical restriction of apical growth. J. Exp. Bot. 30: 1075-83. 1979.

HOAGLAND, D.R. e ARNON, D.I. The water-culture method for growing plants without soil. Univ. Calif. Agric. Expt. Stn. Circ. 347. 1938.

JACKSON, F.; FIELD, R.J. Light and hormone interaction in apical dominance in Phaseolus vulgaris L. Ann. Bot. 36: 525-32. 1972.

JACOBS, W.P. What substances normally controls a given biological process? 1, Formulation of some rules. Devl. Biol. 1: 527-33. 1959.

KASPERBAUER, M.J. Spectral distribution of light in a Tobacco canopy and effects of end of day light quality growth and development. Plant. Physiol. 47:775-78.1971.

KATO, J. Studies on the physiological effect of gibberellin: On the interaction of gibberellin with auxins and

- growth inhibitors. Physiol. Plant. 11:10-15. 1958.
- KENDE, H. Kinetin-like factors in the root exudate of sunflowers. Proc. nat. Acad. Sci. USA, 53:1302-7, 1965.
- LIEBERMAN, M. Biosynthesis and action of ethylene. Ann. Rev. Plant. Physiol. 30: 533-92. 1979.
- LOEB, J. The chemical basis of axial polarity in regeneration Sciences. 46:547-51. 1917.
- McINTYRE, G.I. Mechanism of apical dominance in plants. Nature (Lond). 203: 1190-91. 1964.
- McINTYRE, G.I. Nutritional control of the correlative inhibition between lateral shoots in the flax seedling (Linum usitatissimum). Can. J. Bot. 46: 147-55. 1968.
- MEIJER, G. The influence of light quality of the flowering response of Salvia occidentalis. Acta. Bot. Neerl. 6: 395-406. 1957.
- MORGAN, P.W.; BEYER, E; GAUSMAN, H.E. Ethylene effects on auxin physiology. In: "Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances". Ed. F. Wightman and G. Setterfield, pp. 1255-73. Ottawa, Canada: Runge Press. 1968.
- NAKAMURA, E. Studies in the branching in Pisum sativum L. Special Report of the Laboratory of Horticulture, Shiga Agricultural College (Japan), 1965.

- OVERBECK, J. Van. Auxin distribution in seedlings and its bearing on the problem of bud inhibition. Bot. Gaz. 100: 133-66. 1938.
- PHILLIPS, I.D.J.; VLITOS, A.J.; CUTLER, H. The influence of gibberellic acid upon the endogenous growth substances of the Alasca pea. Contrib. Boyce Thompson Inst. 20: 111-20. 1959.
- PHILLIPS, I.D.J. Apical Dominance. In: "The Physiology of Plant Growth and Development". Ed. M.B. Wilkins, Cap.5. McGraw-Hill. London. 1969.
- PHILLIPS, I.D.J. Effects of relative hormone concentration on auxin-gibberelin interaction in correlative inhibition of axillary buds. Planta, 96: 25-34. 1971.
- PHILLIPS, I.D.J. Apical dominance. Ann. Rev. Plant. Physiol. 26: 341:67. 1975.
- SACKS, T. A control of bud growth by vascular tissue differentiation. Fsr. J. Bot. 19: 484-98. 1970.
- SACKS, T e THIMANN, K.V. Release of lateral buds from apical dominance. Nature (London), 101: 939-40. 1964.
- SACKS, T; THIMANN, K.V. Gibberellin-like activity in bleeding rap of roots systems of Hilianthus annuus detected by a new dwarf pea epicotyl assay and other methods. Planta, 63: 269-78. 1967.

SACKS, T; THIMANN, K.V. The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance. Amer. J. Bot. 54: 136-44. 1967.

SALISBURY, F.B. e ROSS, C.W. Plant Physiology. Photomorphogenesis. 2<sup>a</sup> edição, Belmont, Wadsworth Publishing Company, Inc. pp-290-303. 1977.

SHARIF, R.; DALE, J.E., Growth regulation substances and the Growth of Tiller Buds in Barley: Effects of Cytokinin. J.Exp. Bot. 31: 921-30. 1980.

SMITH. H. e WAREING, P.F. Gravimorphism in tress.3. The possible implication of a root factor in the growth and dominance relationship of the shoots. Ann. Bot. N.S.28 297-309. 1964.

SMITH, H. e WAREING, P.F. Apical dominance and the effect of gravity on nutrient distribution. Planta. (Berl).70 87-94. 1966.

SNOW, R. The correlative inhibition of the growth of auxillary buds. Ann. Bot. 39:841-859. 1925.

SNOW, R. The transmission of inhibition through dead stretches of stem. Ann. Bot. Lond. 43: 261-67. 1929.

SNOW, R. On the nature correlative inhibition. New Physiol. 35: 292-304. 1937.

SNOW, R. A second factor involved in inhibition by auxin in shoots. New Physiol. 38: 210-23. 1939a.

SNOW, R. An inhibitor of growth extracted from pea leaves. Nature. Lond. 144: 906. 1939b.

SNOW, R. A hormone for correlative inhibition. New Physiol. 39: 177-84. 1940.

SOROKIN, H.P. e THIMANN, K.V. The histological basis for inhibition of axillary in *Pisum sativum* and the effects of auxins and kinetin on xylem development. Protoplasma. 59: 226-350. 1964.

STEEN, D.A.; CHADWICK, A.V., Effects of cycloheximide on indoleacetic acid-induced ethylene production in pea root tips. Plant Physiol. 52: 171-72. 1973.

THIMANN, K.V. On the nature of inhibitions caused by auxin. Am. J. Bot. 24: 407-12. 1938.

THIMANN, K.V. e SKOOG, F. Studies in the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.). 19: 714-16. 1933.

THIMANN, K.V. e SKOOG, F. On the inhibition of bud development the other functions of growth substance in *Vicia faba*. Proc. R. Soc. B. 114: 317-39. 1934.

- THIMANN, K.V., SACHS, T., MATHUR, K.N., The mechanism of apical dominance in Coleus . Physiologia Pl. 26: 68-72. 1971.
- THIMANN, K.V. "Hormone Action in the whole life of plants". Apical Dominance. Amherst, The University of Massachusetts Press. pp-289-326, 1977.
- TUCKER, D.J. Endogenous growth regulators in relation to side development in the tomato. New Phytol. 77: 561-68. 1976.
- TUCKER, D.J. Apical dominance in the tomato: the possible roles of auxin and abscisic acid. Pl. Sci. Lett. 12 : 273-8. 1979.
- TUCKER, D.J. e MANSFIELD, T.A. Effects of light quality on dominance in Xanthium strumarium and the associated changes in endogenous levels of abscisic acid and cytokinis. Planta. 102:104-5. 1972.
- TUCKER, D.J. e MANSFIELD, T.A. Apical dominance in Xanthium strumarium L. J. Exp. Bot. 24: 731-40. 1973.
- VÁLIO, I.F.M. Auxinas. In: Mário Guimarães Ferri (Coordenador) Fisiologia Vegetal II. Edusp. Cap. 2. 1979.
- WAREING, P.F. e NASR, T.A.A. Gravimorphism in trees, I, Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees. Ann. Bot. N.S. 25: 321-40. 1961.

- WAREING, P.F. e NASR, T.A.A. Gravimorphism in trees. Effects of gravity on growth, apical dominance and flowering in fruit-trees. Nature, Lond. 182:379-81, 1958.
- WHITE, J.C. ; MEDLOW, C.C.; HILLMAN, J.R.; WILKINGS, M.B. Correlative inhibition of lateral bud growth in Phaseolus vulgaris L. Isolation on indole acetic acid from the inhibition region. J. Exp. Bot. 26: 419-24. 1975.
- WICKSON, M. E e THIMANN, K.V. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. Physiol. Plant. 11: 62-74. 1958.
- WICKSON, M.E. e THIMANN, K.V. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance II. The transport of IAA in pea stems in relation to apical dominance. Physiol. Plant. 13: 329-44. 1960.
- YEANG H. Y. Ethylene and the control of axillary bud growth in Phaseolus vulgaris L. Tese de Doutorado em Glasgow. 1980.
- WOOLLEY, D.J. e WAREING, P.F. The role of roots, cytokinins and apical dominance in the control of lateral shoot form in Solanum andigena. Planta (Berl.). 105: 33-42. 1972.