

ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À EDIÇÃO
FINAL DA TESSE DEFENDIDA PELA
CANDIDATA MARIA DE FÁTIMA FERREIRA
E APROVADA PELA COMISSÃO JULGADORA
MARIA DE FÁTIMA FERREIRA

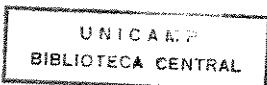
W. Valio
23/08/89

EFEITOS DA LUZ NA FORMAÇÃO DE RAÍZES
ADVENTÍCIAS EM ESTACAS DE PASPALUM VAGINATUM SWARTZ.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas, pa-
ra obtenção do título de Mestre em Bio-
logia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. I. F. M. VALIO

1989



"SE CHORAS À NOITE POR TERES PERDIDO O SOL,

AS LÁGRIMAS TE IMPEDIRÃO DE CONTEMPLAR AS ESTRELAS"

OFEREÇO:

Aos meus pais, Augusto Domingues Ferreira e
Nucília Simões Ferreira, pelas oportunidades
a mim concedidas e aos meus avós, Manuel Simões
e Izaura José Simões pelo incentivo e carinho.

DEDICO:

A Jóderson Ornelas Marinho, pelo apoio,
incentivo e carinho constante para comigo
e meu trabalho.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio, pela orientação segura e amiga, pela presença constante e estímulo durante a realização deste trabalho.

Aos membros da pré-banca: Prof. Dr. Gil Martins Felipe, Prof. Dr. Hilton Silveira Pinto e Profa. Dra. Maria de Fátima D. A. Pereira, pela revisão crítica do manuscrito.

Ao Prof. Dr. William José da Silva pelas sugestões e auxílio na análise dos dados no aspecto genético.

À pesquisadora Violeta Nagai, da seção de técnica experimental e cálculo do Instituto Agronômico de Campinas pela análise estatística deste trabalho.

À Sra. Anna Gagliardi, diretora técnica da biblioteca do Instituto de Biologia pelo auxílio nas normas de referências bibliográficas.

À Marilei Aparecida Ferreira, pela leitura do manuscrito e sugestões.

Ao CNPq e CAPES, pelo auxílio financeiro.

À Pontifícia Universidade Católica de Campinas e à Comissão Permanente de Carreira Docente, pela concessão de afastamento parcial e do suporte financeiro que possibilitaram a realização deste trabalho.

Aos professores, funcionários e colegas de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pela colaboração, incentivo e amizade.

A todos os amigos que contribuiram com sugestões, carinho e incentivo para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO:

	Pág.
I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAL E MÉTODOS	15
1. MATERIAL	15
2. MÉTODOS	15
2.1 Condições de crescimento	15
2.2 Amostragem do material	15
2.3 Temperatura	16
2.4 Remoção de partes da estaca	16
2.5 Iluminação localizada	16
2.6 Qualidade de luz	16
2.7 Extração e dosagem de carboidratos solúveis	18
2.8 Inibição do processo fotossintético	19
2.9 Reguladores de crescimento	19
3.0 Inibição do transporte de auxina	21
4.0 Análise estatística	21
III. RESULTADOS	23
1. Experimentos preliminares: efeito de diferentes	

temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas de <u>Paspalum vaginatum</u>	23
2. Efeito de remoção de partes da estaca na luz e escuro	28
3. Efeito de diferentes tempos de exposição a diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas	32
4. Efeito de diferentes qualidades de luz em regiões localizadas na estaca	42
5. Efeito do crescimento de plantas em dias longos e curtos no enraizamento de estacas intactas na luz e no escuro	47
6. Análise do conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g}.\text{mg}^{-1}$ de tecido fresco proveniente de estacas na luz e escuro	47
7. Análise do conteúdo de carboidratos solúveis totais em estacas as quais foram adicionados 5 e 10% de sacarose ao meio	47
8. Inibição do processo fotossintético	47
9. Efeito da aplicação de IBA exogenamente em solução aquosa em estacas	52
10. Efeito da aplicação de IBA em lanolina em estacas na luz e escuro	56
11. Efeito de bloqueador de transporte de auxina (TIBA) em estacas na luz e escuro	56
12. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas	

temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas de <u>Paspalum vaginatum</u>	23
2. Efeito de remoção de partes da estaca na luz e escuro	28
3. Efeito de diferentes tempos de exposição a diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas	32
4. Efeito de diferentes qualidades de luz em regiões localizadas na estaca	42
5. Efeito do crescimento de plantas em dias longos e curtos no enraizamento de estacas intactas na luz e no escuro	47
6. Análise do conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de tecido fresco proveniente de estacas na luz e escuro	47
7. Análise do conteúdo de carboidratos solúveis totais em estacas as quais foram adicionados 5 e 10% de sacarose ao meio	47
8. Inibição do processo fotossintético	47
9. Efeito da aplicação de IBA exogenamente em solução aquosa em estacas	52
10. Efeito da aplicação de IBA em lanolina em estacas na luz e escuro	56
11. Efeito de bloqueador de transporte de auxina (TIBA) em estacas na luz e escuro	56
12. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas	

intactas e com remoção da lâmina foliar durante todos os meses do ano	65
IV. DISCUSSÃO	68
V. RESUMO	79
VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81

LISTA DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. Sistema utilizado para o enraizamento de estacas de <i>P. vaginatum</i>	17
Figura 2. Efeito de diferentes temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas intactas <i>P. vaginatum</i>	24
Figura 3. Efeito de diferentes temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas de <i>P. vaginatum</i> intactas (A), com remoção parcial (B) e remoção total da lâmina foliar (C) na luz e no escuro	25, 26 e 27
Figura 4. Efeito da remoção da lâmina foliar em estacas de <i>P. vaginatum</i> na luz e no escuro	29
Figura 5. Efeito da luz em estacas intactas de <i>P. vaginatum</i> com gema, sem lâmina foliar e sem bainha	30
Figura 6. Efeito da luz em estacas de <i>P. vaginatum</i> sem gema, intacta, com remoção da lâmina e remoção da bainha	31
Figura 7. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas de <i>P. vaginatum</i> , intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema	33
Figura 8. Efeito da luz e escuro em estacas intactas de <i>P. vaginatum</i>	34
Figura 9. Efeito de diferentes qualidades de luz aplicadas continuamente em estacas de <i>P. vaginatum</i> , intactas e sem lâmina foliar	35

Figura 10. Efeito de choque de 30 min. de vermelho e 30 min. de vermelho extremo em estacas de <u>P. vaginatum</u> , intactas e com remoção da lâmina foliar	36
Figura 11. Efeito da luz branca, escuro, vermelho e vermelho extremo em estacas de <u>P. vaginatum</u> , nuas com e sem gema exposta	38
Figura 12. Efeito da luz azul no enraizamento de estacas intactas de <u>P. vaginatum</u>	39
Figura 13. Efeito da luz branca, escuro, vermelho, vermelho extremo, choque de vermelho e choque de vermelho extremo em estacas intactas de <u>P. vaginatum</u>	41
Figura 14. Efeito da aplicação de luz branca em regiões localizadas na estaca de <u>P. vaginatum</u>	43
Figura 15. Efeito da luz branca em regiões localizadas na estaca de <u>P. vaginatum</u>	44
Figura 16. Efeito da luz vermelha em regiões localizadas na estaca de <u>P. vaginatum</u>	45
Figura 17. Efeito da luz vermelha extrema em regiões localizadas na estaca de <u>P. vaginatum</u>	46
Figura 18. Efeito do crescimento de plantas em Dias Longos (DL) e Dias Curtos (DC) no enraizamento de estacas intactas de <u>P. vaginatum</u> na luz branca e escuro	48
Figura 19. Efeito da aplicação exógena de IBA, em solução aquosa, 1, 10 e 100mg.l ⁻¹ no enraizamento de estacas intactas de <u>P. vaginatum</u> na luz e escuro	53

- Figura 20. Efeito da aplicação exógena de IBA 100mg.l^{-1} no enraizamento de estacas de P. vaginatum, intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema na luz 54
- Figura 21. Efeito da aplicação de IBA 100mg.l^{-1} no enraizamento de estacas de P. vaginatum, intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema no escuro 55
- Figura 22. Efeito da aplicação de IBA 0,1%, em lanolina, em estacas de P. vaginatum, intactas sem gema e em estacas nuas sem gema, na luz 58
- Figura 23. Efeito da aplicação de IBA 0,1%, em lanolina, no enraizamento de estacas de P. vaginatum, intactas sem gema e estacas nuas sem gema, no escuro 59
- Figura 24. Efeito da aplicação de TIBA 0,5%, em lanolina, no enraizamento de estacas de P. vaginatum, intactas sem gema, na luz 61
- Figura 25. Efeito da aplicação de TIBA 0,5%, em lanolina, em estacas de P. vaginatum, intactas e intactas sem gema, no escuro 62
- Figura 26. Efeito da aplicação de TIBA 0,5% e IBA 0,1%, em lanolina, na luz e escuro, em estacas de P. vaginatum, intactas sem gema 63
- Figura 27. Efeito da aplicação de TIBA 0,5% e IBA 0,1%, em lanolina, na luz e escuro, em estacas de P. vaginatum nuas, sem gema 64

Figura 28. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas intactas de <i>P. vaginatum</i> , durante todo o ano (1= janeiro/12= dezembro)	66
Figura 29. Efeito da remoção da lâmina foliar no enraizamento de estacas de <i>P. vaginatum</i> , na luz e no escuro, durante todo o ano (1= janeiro/12= dezembro)	67

LISTA DE TABELAS

Pág.

Tabela 1. Efeito de diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas de <u>P. vaginatum</u>	40
Tabela 2. Conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g}.\text{mg}^{-1}$ de tecido fresco de estacas de <u>P. vaginatum</u>	49
Tabela 3. Conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g}.\text{mg}^{-1}$ de tecido fresco de estacas de <u>P. vaginatum</u> , na luz e no escuro, com e sem adição de sacarose ao meio	50
Tabela 4. Conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g}.\text{mg}^{-1}$ de tecido fresco de estacas de <u>P. vaginatum</u> , na luz e no escuro, com e sem aplicação de DCMU	51
Tabela 5. Efeito da aplicação de IBA 0,5 e 0,1%, dissolvidos em lanolina, em estacas intactas de <u>P. vaginatum</u> , na luz e no escuro	57

I. INTRODUÇÃO

A regeneração de partes estruturais na propagação de muitas plantas é efetuada por indução artificial de raízes adventícias e gemas. Isto é de grande importância para a agricultura porque torna possível a produção em grande escala de plantas geneticamente uniformes, descendentes de um único indivíduo selecionado. A propagação de espécies por estacas é uma prática bastante antiga e amplamente difundida entre os agricultores. A estaquia é também ideal para certos estudos fisiológicos nos quais o uso de plantas inteiras é inconveniente e/ou impossível, apresentando além da vantagem da uniformidade, a obtenção de grande número de repetições que podem facilmente ser submetidas a condições ambientais controladas.

Os processos de iniciação e desenvolvimento das raízes adventícias são influenciados por muitos fatores, tanto endógenos como ambientais.

A bibliografia, com relação à formação de raízes adventícias, no que diz respeito ao estudo de fatores ambientais é principalmente concentrada na influência de luz e temperatura nas plantas origem das estacas. As investigações nesse campo são necessárias para avaliar os testes de enraizamento adequados e estabelecer os efeitos de substâncias supridas exogenamente.

Muitas investigações foram realizadas no sentido de determinar as condições de formação de raízes e os resultados aparecem em várias revisões, principalmente as de DORE (1965), TORREY (1965), FERNQVIST (1966) e HESS (1969).

As pesquisas, nesse setor, incluem o estudo da ação de fatores não químicos considerados externos (luz, aeração, temperatura, água e pH) e internos (estado nutricional do tecido, polaridade, etc.). Também tem sido analisada a ação de fatores hormonais como giberelinas e, principalmente, auxinas na formação das raízes adventícias.

A presença de luz é, sem dúvida nenhuma, um fator importante no controle de formação de raízes (MOORE & LOVELL, 1970; ELIASSON, 1978; ELIASSON & BRUNER, 1980). O efeito da luz no processo de enraizamento é muito complexo. Sabe-se que nem todas as espécies respondem igualmente ao aumento de luz, devido a reservas de carboidratos e eficiência fotossintética. Embora seja possível verificar uma correlação direta entre formação de raízes adventícias e a quantidade e/ou qualidade de luz recebida, o processo de formação do primórdio radicular ou o crescimento do primórdio já diferenciado pode ser inibido pela luz. A iluminação direta na região da base da estaca onde estão se formando os primórdios pode inibir significativamente o processo de enraizamento (ELIASSON, 1978; STROMQUIST & ELIASSON, 1979; ELIASSON, 1980; HUSS-DANEEL *et al.*, 1980).

ELIASSON (1980), trabalhando com enraizamento de estacas de Populus encontrou um melhor enraizamento se a planta origem das estacas e as estacas fossem mantidas em baixa irradiação. Resultados similares foram obtidos com estacas de Pinus sylvestris (HANSEN *et al.*, 1978). STROMQUIST & ELIASSON (1979) trabalhando com estacas de Picea abies observaram que o melhor enraizamento era obtido em baixa irradiação e com a base da estaca no escuro.

MASSEI & VÁLIO (1983) constataram que em Lycopersicon esculentum um aumento do fluxo luminoso reduziu a formação de raízes. Um efeito oposto também é conhecido. Um aumento na intensidade da luz promoveu a iniciacão de raízes em Chrysanthemum morifolium (FISCHER & HANSEN, 1977), cotilédones de Sinapis (MOORE et al., 1972) e estacas de Pisum sativum (ELIASSON, 1978).

O baixo nível de irradiação satisfaz a demanda de assimilatos fotossintéticos para as estacas, enquanto que níveis mais altos causam inibição do processo de enraizamento. O uso de luz de baixa irradiação implica num possível caminho para a diminuição do efeito adverso da luz no enraizamento de estacas (ELIASSON, 1978). A irradiação de partes das estacas da qual emergem raízes causa uma pronunciada inibição no enraizamento em estacas de Populus e híbridos de Salix (ELIASSON & BRUNER, 1980).

Pouco se sabe sobre o mecanismo inibitório da ação da luz na formação de raízes. HESS (1969) propôs que a luz causa uma inibição no nível de cofatores de enraizamento, que agem sinergisticamente com auxina.

Tais cofatores como compostos fenólicos, terpenóides e purinas ocorrem na maior parte das plantas e têm atraído um considerável interesse. Há evidências crescentes de que fatores endógenos, como auxinas, controlam o enraizamento e são produzidos pelas folhas e/ou gemas (FADL & HARTMANN, 1967; BASU et al., 1969).

ELIASSON (1980), trabalhando com ervilhas constatou que o grau de inibição do enraizamento é dependente do nível de irradiação na base do entrenó e nas folhas. As raízes não se formam quando o nível de

irradiância nas folhas é combinado com um alto nível de irradiância na base. O efeito inibitório causado pela irradiação direta na base do entrenó pode ser neutralizado por baixas concentrações de IBA, enquanto que altas concentrações induzem a formação de raízes indiferentes à irradiação. O fato do enraizamento em estacas com base irradiada responderem a baixas concentrações de IBA indica que a luz diminui o nível de auxina endógena ou impede a ação de auxina na formação das raízes.

A qualidade da luz também pode afetar o enraizamento. FLETCHER *et al.* (1965) observaram que a luz azul e o vermelho-extremo eram inibitórios, enquanto que vermelho estimulava a formação de raízes adventícias em estacas de feijão. GUPTA *et al.* (1977), encontraram que a produção de raízes adventícias é marcadamente influenciada pela qualidade da luz, a qual exerce este efeito através de fatores nutricionais e regulatórios. O enraizamento foi maior no escuro, seguido por vermelho e depois luz branca. As estacas cultivadas em luz vermelha-extrema não enraizaram.

A condição de luz sobre a planta origem das estacas e/ou estacas durante o crescimento, afeta o processo subsequente de formação de raízes (BIRAN & HALEVY, 1973; HANSEN & ERIKSEN, 1974; HANSEN *et al.*, 1978; VEIERSKOV, 1978; POULSEN & ANDERSEN, 1980; ELIASSON, 1980)

POULSEN & ANDERSEN (1980) trabalhando com Hedera helix constataram que a irradiância nas plantas origem das estacas influencia o subsequente enraizamento das estacas. HANSEN & ERIKSEN (1974) observaram que a formação de raízes em estacas de ervilhas diminuia quando a planta origem das estacas era mantida para

crescimento em níveis crescentes de irradiância. Assim, propuseram que o efeito da irradiância na formação de raízes poderia ser através da luz como mediadora do efeito de carboidrato ou influenciando mudanças no balanço hormonal.

HANSEN *et al.* (1978) demonstraram que estacas provenientes de plantas tratadas com alta irradiância produziam poucas raízes adventícias e baixa porcentagem de enraizamento.

A produção de raízes adventícias é muito influenciada pela luz, que exerce seu efeito através de fatores regulatórios e nutricionais (ELIASSON, 1969; ELIASSON, 1971a, b e c; NANDA *et al.*, 1971; GREENWOOD & BERLYN, 1973; HANSEN & ERIKSEN, 1974; LOVELL *et al.*, 1974; HANSEN *et al.*, 1978).

HANSEN & ERNSTSEN (1982) trabalhando com enraizamento de Pinus sylvestris constataram que o fotoperíodo curto aumentou o número de raízes e a porcentagem de enraizamento das estacas.

A variação sazonal mostra que a manutenção do estado fisiológico da planta origem das estacas no período em que as estacas são cortadas é de grande importância no controle do subsequente processo de enraizamento. Vários fatores revelam que a periodicidade anual e o estado fisiológico da planta origem das estacas são afetados pela temperatura, irradiância, fotoperíodo e distribuição da energia espectral (HANSEN & ERNSTSEN, 1982). No geral a irradiância durante o crescimento da planta origem das estacas resultou no aumento do número de raízes por estacas (HANSEN & ERIKSEN, 1974; HANSEN, 1975).

A influência da sazonalidade no número de raízes, porcentagem de estacas enraizadas e velocidade de formação de raízes, demonstra a

importância das condições de crescimento da planta origem das estacas.

O processo de formação de raízes adventícias é um sistema complexo de eventos, o qual interage com o desenvolvimento do processo de enraizamento e também durante o crescimento da planta origem das estacas (HANSEN *et al.*, 1978).

A despeito da vasta bibliografia descrevendo as alterações no comportamento de plantas mantidas em baixa concentração de oxigênio ao redor das raízes, existem muitas dúvidas a respeito de como se iniciam essas alterações (JACKSON & CAMPHELL, 1976; 1979; JACKSON *et al.*, 1978). Algumas reações como clorose das folhas, epinastia, formação de raízes adventícias e redução no alongamento do caule sugerem que ocorram alterações no balanço hormonal e vários autores têm verificado mudanças na concentração de hormônios seguindo o alagamento (JACKSON *et al.*, 1978; SIVAKUMARAN & HALL, 1978). O alagamento pode aumentar o estresse de água, isto é, diminuir potenciais de água da folha (KRAMER, 1951; EL-BELTAGY & HALL, 1974). Há evidências que estresse de água pode aumentar a taxa de produção de hormônio (McMICHAEL *et al.*, 1972; WRIGHT, 1977; RAJOGOPAL & ANDERSEN, 1980a, b).

No caso de estacas, vários métodos são utilizados para prevenir murchamento, mantendo a perda d'água, por transpiração e respiração em nível mínimo. A técnica de nebulização é bastante difundida por permitir a manutenção de uma alta intensidade luminosa, e amenizar a temperatura ambiente (HESS & SNYDER, 1955 *in* HESS, 1969). Assim, a síntese de substâncias essenciais à formação de raízes adventícias pode permanecer inalterada.

Espécies diferentes têm faixas variáveis de temperatura ótima para o crescimento, que podem ser também de importância para o enraizamento de estacas (KLOUGART et al., 1964 in FERNQVIST, 1966; MOORE et al., 1975). O enraizamento ocorre a temperaturas moderadas, embora existam plantas que enraizam melhor a uma determinada temperatura (ZIMMERMANN & HITCHCOOK, 1929). A temperatura tem um efeito regulatório substancial nos processos de iniciação do primórdio radicular e alongamento, especialmente em sistema fotossintético, no qual o balanço de carboidratos é um importante fator na produção de raízes (MOORE et al., 1974).

Vários pesquisadores têm estudado em detalhe as relações fitormonais neste processo e sugerido alguns esquemas para compreensão dos passos metabólicos que levam à formação de raízes adventícias (SKOOG & MILLER, 1957; TORREY, 1956 in TORREY, 1965; LIBBERT, 1964 in GAUTHERET, 1969; BOUILLENNE & BOUILLENNE-WALRAND, 1947 in GIROUARD, 1969).

O próprio balanço entre auxina e açúcar é importante para o ótimo da produção de raízes adventícias (NANDA et al., 1971).

O conteúdo de carboidratos nas estacas tem sido considerado uma determinação importante para o sucesso do enraizamento. A relação existente entre conteúdo de carboidratos e enraizamento de estacas, sugere que o papel de carboidratos no enraizamento de estacas é obscuro. Efeito estimulatório tem sido relatado bem como efeito inibitório (NANDA et al., 1971; LOVELL 1971, 1972 e 1974; OKORO e GRACE, 1976; HANSEN et al., 1978; ALTMAN e WAREING, 1975).

O efeito do suprimento exógeno de carboidratos é regulado pela irradiação e pela nível endógeno de carboidratos. Uma interação entre carboidratos e auxina na formação de raízes pode ser uma explicação plausível para a diversidade do efeito de carboidratos (NANDA *et al.*, 1971; LOVELL *et al.*, 1972; GREENWOOD & BERLYN, 1973; ALTMAN & WAREING, 1975; HANSEN *et al.*, 1978).

A energia radiante influencia o conteúdo (TILLBERG, 1974) e a translocação (NAQVI & GORDON, 1967) de reguladores de crescimento bem como a produção de fotossintatos e pode determinar o balanço carboidrato-auxina e com isto o potencial de enraizamento.

HANSEN & ERIKSEN (1974) sugeriram que o efeito da irradiação em Pisum é mediado através de carboidratos e/ou hormônios. Foi proposto que o nível de carboidratos excedendo a certo limite pode resultar na redução da formação de raízes. O suprimento exógeno de carboidratos reduziu a formação de raízes e aumentou rapidamente o nível de carboidrato endógeno.

HANSEN *et al.* (1978) trabalhando com Pinus constataram que o estado fisiológico da planta origem das estacas no momento do corte destas é de grande importância para o subsequente processo de enraizamento, aceitando-se no geral que a fonte de carboidratos é essencial na formação de raízes.

A formação de raízes adventícias depende de numerosos fatores, entre eles os fitormônios têm um papel crucial (BATTEN & GOODWIN, 1978 in MALDINEY *et al.*, 1986). Auxina é provavelmente a substância de crescimento mais envolvida neste processo, desde que aplicações exógenas de AIA ou auxinas sintéticas estimulam a propagação de

plantas (MALDINEY *et al.*, 1986). O conhecimento sobre a relação entre formação de raízes e auxina endógena permanece pobre (MALDINEY *et al.*, 1986). Auxina não aumenta somente a porcentagem de estacas com raízes, mas também aumenta o número de raízes por estacas. O efeito da auxina é dependente da concentração e do período de tratamento (HARTMANN & KESTER in STROMQUIST & HANSEN, 1980).

STROMQUIST & HANSEN (1980) trabalhando com Pinus sylvestris encontraram inibição do crescimento de raízes por altas concentrações de IBA. Os resultados mostram que este efeito é dependente da irradiância durante o crescimento da planta origem das estacas. A irradiância nesta fase parece ser o fator de controle da formação de raízes adventícias nas estacas de Pinus sylvestris.

O efeito inibidor da alta irradiância na formação de raízes pode ser causado pela concentração supraótima de carboidratos em relação ao nível de auxina. Resultados que suportam esta hipótese foram encontrados nos trabalhos de NANDA *et al.*, (1971) e GREENWOOD & BERLYN (1973). A teoria de carboidratos não exclui a participação de outros fatores tais como hormônios e irradiação (Auxina: ELIASSON, 1969; ERIKSEN & MOHAMMED, 1974; Ácido abscísico: RASMUSSEN & ANDERSEN, 1980; RAJOGOPAL & ANDERSEN, 1980a, b; irradiância: WELANDER, 1978; STROMQUIST & HANSEN, 1980; POULSEN & ANDERSEN, 1980).

Atualmente, é amplamente aceito que entre os hormônios, as auxinas desempenham um papel importante na promoção da iniciação de raízes adventícias em estacas, embora tenha sido demonstrado por alguns autores que o efeito não é geral. KRISKNAMOORTHY (1970) afirmou que AIA inibe o enraizamento de segmentos de hipocôtilo de feijão

mungo. Observações sobre a ação do AIA na formação de raízes (NANDA *et al.*, 1971; ALTMAN & WAREING, 1975) sugerem que o aumento do nível endógeno deste hormônio na base de uma estaca ou um tratamento com aplicação exógena poderiam afetar imediatamente o acúmulo de outros fatores que são necessários à rizogênese.

WIGHTMAN *et al.* (1980) observaram que o AIA mostrou-se ativo no enraizamento de ervilha, promovendo a formação de primórdios laterais. NANDA & ANAND (1970) observaram em estacas de Populus nigra que a aplicação exógena de auxina podia estimular o enraizamento em uma estação do ano e inibir em outra. Aplicação de auxina estimula o enraizamento em muitas espécies de plantas em algumas épocas do ano mas não em outras (NANDA & ANAND, 1970; ANAND & HEBERLEIN, 1975).

Folhas destacadas de Pereskia formam raízes sem nenhum tratamento com substâncias promotoras de enraizamento, como auxina; entretanto a auxina aumenta o número de raízes formadas (ZAIDAN & VÁLIO, 1977). MOORE *et al.* (1974) observaram diminuição na formação de raízes como resultado da aplicação de auxina em cotilédones destacados de Raphanus sativus.

ROBERTS & FUCHIGAMI (1973) constataram estímulo de enraizamento no verão e outono, havendo inibição no inverno. Esta inibição tende a diminuir progressivamente no final do inverno.

NANDA *et al.* (1971) demonstraram que a capacidade das estacas de Populus nigra enraizar é determinada por um balanço entre fatores nutricionais e substâncias regulatórias e que o enraizamento pode não ocorrer igualmente quando a concentração de um destes for muito alta.

A resposta do enraizamento pode ser também modificada por outros hormônios, como as giberelinas. NANDA & JAIN (1972) constataram que em alguns casos o GA₃ pode ter efeito estimulatório na formação de raízes, indicando que os fatores do meio ambiente podem estar envolvidos na resposta das estacas com GA₃. Os dados bibliográficos mostram que em alguns casos as giberelinas podem ter efeito estimulatório (BHATTACHARYA *et al.*, 1978; FELIPPE, 1979), outros trabalhos descrevem uma inibição (BRIAN *et al.*, 1960; HAISSING, 1972; CARVALHO & DIETRICH, 1985) e outros ainda, descrevem uma inibição e/ou promoção na formação de raízes (HANSEN, 1976; COLEMAN & GREYSON, 1977).

O efeito do GA₃ na formação de raízes em estacas de ervilhas é dependente do pré-tratamento de irradiação dado à planta estoque (HANSEN, 1975, 1976). ANAND *et al.* (1972) trabalhando com estacas de *Ipomoea fistulosa* constataram que tanto IBA como GA₃ aumentam o número de raízes, apesar do aumento ser mais pronunciado com IBA do que com GA₃. Entretanto, MITSUHASHI *et al.* (1969) não encontraram uma relação semelhante no enraizamento de estacas de *Azukia*.

NANDA *et al.* (1972) encontraram aumento na produção de raízes em estacas de *Ipomoea fistulosa* pelo ácido giberélico; o efeito aumentou com o aumento da concentração.

Fatores ambientais, como a luz, podem modificar a resposta de enraizamento de estacas tratadas com GA₃. NANDA *et al.* (1967) demonstraram que o comprimento do fotoperíodo modificava o efeito do GA₃ no enraizamento.

O aumento na formação de raízes em pecíolos de folhas de feijão pré-tratadas com GA₃ pode ser atribuído a um aumento na síntese de auxina (VARGA & HUMPHRIES, 1974). Assim o GA₃, mediando a síntese de auxina, pode ser uma explicação adequada para os diferentes efeitos na formação de raízes em baixas concentrações de GA₃. As condições de luz durante o crescimento da planta origem das estacas podem influenciar o metabolismo (TILLBERG, 1974) bem como a translocação de auxina (NAQVI & GORDON, 1967). É possível que a irradiação como pré-tratamento afete o balanço hormonal das estacas.

O etileno é um regulador de crescimento natural com atividade comprovada na iniciação de formação de raízes e transporte de auxina (ZIMMERNAN & HITCHCOCK, 1933; PRATT & GOESCHL, 1969). Entretanto, ainda não é clara a extensão do seu envolvimento no enraizamento.

Dados bibliográficos mostram resultados conflitantes, havendo trabalhos que descrevem uma inibição (MULLINS, 1972), outros uma promoção (KRISHNAMOORTHY, 1970; KAWASE, 1971; KRISHNAMOORTHY, 1972 *in* BATTEN & MULLINS, 1978; FELIPPE, 1979) e ainda outros como não tendo efeito (SHANKS, 1969; ROY, 1972; BATTEN & MULLINS, 1978). Foram sugeridas muitas razões para estas discrepâncias (ANDERSEN, 1977 *in* AHMAD *et al.*, 1987) entre elas a condição de luz na planta origem das estacas, concentração de etileno e controle do meio para o enraizamento.

MORGAN & GAUSMAN (1966) trabalhando com feijão de corda e algodão constataram inibição no transporte de auxina pelo etileno. BATTEN & MULLINS (1978) observaram enraizamento e produção de etileno em segmentos de hipocótilo de feijão mungo estiolados tratados com vários

tipos de auxinas. Entretanto, não foi encontrada uma relação entre a capacidade da auxina induzir a iniciação de raízes e sua capacidade de induzir a produção de etileno.

Há relativamente poucas informações sobre a influência de citocinina endógena na formação de raízes. A disponibilidade de informações é na maior parte baseada em experimentos com citocinina exógena. Exogenamente a citocinina inibe a formação e crescimento de raízes em estacas (HUMPHRIES, 1960; ERIKSEN, 1974; TORREY, 1976; SCHMID & MEIER, 1975 in OKORO & GRACE, 1978; GORAN, 1982; BOLLMARK & ELIASSON, 1986).

Entretanto, em concentrações muito baixas a citocinina promove, ligeiramente, a formação de raízes adventícias (ERIKSEN, 1974; FABIJAN et al., 1981) especialmente na presença de auxina (HEIDE, 1965). ERIKSEN (1974) trabalhando com estacas de ervilha decapitadas e sem gema observou que altas concentrações de citocinina inibem a iniciação de raízes nos estádios iniciais. Este efeito inibitório desaparece durante os estádios posteriores da iniciação das raízes. Parece haver uma interação entre citocinina, outros hormônios e fatores de crescimento. SMITH & THORPE (1975a, b) constataram que a iniciação de raízes em estacas de *Pinus*, que recebiam aplicação de cinetina exógena, dependia do estado de desenvolvimento do material.

Reguladores de crescimento presentes naturalmente nas plantas podem afetar em maior ou menor grau a iniciação de raízes, dependendo da concentração endógena.

A prática de propagação vegetativa de muitas espécies é seriamente dificultada por um enraizamento insuficiente ou pela

obtenção de grandes variações nos resultados de enraizamento. Um entendimento maior dos mecanismos básicos que regulam a formação e o crescimento de primórdios radiculares em várias espécies é de urgente necessidade.

O objetivo deste trabalho consistiu em verificar a maneira pela qual fatores externos e internos afetam a formação de raízes adventícias em estacas provenientes de rizomas de Paspalum vaginatum (Gramineae).

II. MATERIAL E MÉTODOS

1. MATERIAL

Foram utilizadas estacas de rizomas de Paspalum vaginatum Swartz (Gramineae), provenientes de um clone vegetativo, a partir de uma planta coletada no litoral de Itanhaém (SP). Desde então este material está sendo cultivado no Departamento de Fisiologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas.

2. MÉTODOS

2.1. CONDIÇÕES DE CRESCIMENTO:

As plantas foram cultivadas em bandejas com solo, em casa de vegetação, sob condições naturais. Além de regas diárias, ocasionalmente, as bandejas eram regadas com solução nutritiva nº 1 de Hoagland (HOAGLAND & ARNON, 1938).

Por ocasião da montagem dos experimentos, os rizomas foram cortados e colocados imediatamente em vasilha com água, para evitar dessecamento, e transportados até o laboratório onde os experimentos foram montados.

2.2. AMOSTRAGEM DO MATERIAL:

As estacas foram coletadas preferencialmente da parte apical do rizoma, de maneira a evitar a existência de primórdios já pré-diferenciados (verificação prévia através de cortes histológicos revelou ausência de primórdios radiculares na região apical dos rizomas).

As estacas utilizadas mediam aproximadamente 4cm de comprimento, compreendendo um nó com sua gema e entrenó com respectivas lâmina foliar e bainha. Estas estacas foram colocadas em vidros transparentes

de 14ml. A parte basal das estacas foi mantida sobre algodão umedecido em água destilada, em câmara úmida. Desta maneira, foram então submetidas a diferentes tratamentos por período de 7 dias, em câmara de crescimento, com temperatura e luz controladas. Cada tratamento constou de 5 repetições de 3 estacas por vaso.

2.3. TEMPERATURA

As estacas foram submetidas a temperaturas de 20, 25 e 30°C, a fim de se verificar a faixa ótima de temperatura para o enraizamento.

2.4. REMOÇÃO DE PARTES DA ESTACA

Foram montados experimentos com estacas cuja lâmina foliar, bainha ou gema eram removidas.

2.5. ILUMINAÇÃO LOCALIZADA

Aplicações de luz branca e de diferentes comprimentos de onda foram testadas em diferentes regiões da estaca: lâmina foliar, nó caulinlar com ou sem bainha e gema.

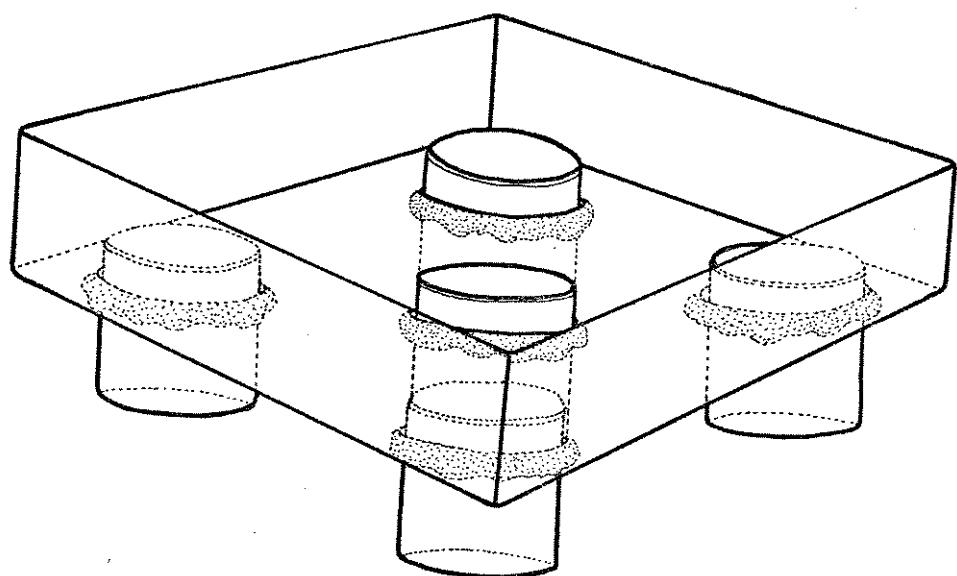
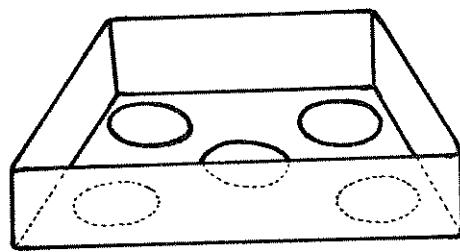
As estacas foram mantidas em vidros presos pelo gargalo em perfurações no fundo de caixa de gerbox branca ou preta e vedadas por massa "durepox" (Fig. 1). Assim, foi possível iluminar determinadas partes da estaca, mantendo o restante no escuro, por meio de "papel" laminado.

2.6. QUALIDADE DA LUZ

Foi testada luz de diferentes comprimentos de onda: azul, vermelho e vermelho-extremo.

As estacas em vidros foram mantidas dentro de gerbox, cobertos por sacos de papel celofane de cor azul e/ou vermelha. Luz vermelha (625-700nm) foi obtida através de luz fluorescente branca incidente

FIGURA 1. Sistema utilizado para o enraizamento de estacas de *P. vaginatum*.



sobre a caixa de gerbox coberta por duas camadas de papel celofane vermelho. Luz vermelha extrema (700-800nm) através da adição de duas folhas de celofane vermelha a três folhas de celofane azul colocadas sob luz incandescente de 25 W (VALIO, 1986). Para luz azul foram utilizadas duas folhas de papel celofane azul sob luz fluorescente branca.

Para os experimentos mantidos no escuro, a observação dos resultados obtidos foi realizada em câmara escura com luz verde de segurança.

2.7. EXTRAÇÃO E DOSAGEM DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS

Para a extração de carboidratos solúveis utilizou-se o método da antrona (BIELESKI & TURNER, 1966). Amostras de 100mg de peso fresco de caule, lâmina foliar, bainha e gema foram extraídos em metanol absoluto: clorofórmio absoluto: água destilada (M:C:W.- 12:5:3) na proporção de 20ml por grama de material fresco durante 24h. Após a homogeneização, centrifugou-se o material a 2000rpm (78,4g) por 10 minutos. Do sobrenadante retiraram-se 4 volumes e adicionaram-se 1 volume de clorofórmio e 1,5 volumes de água destilada. Após a centrifugação por 5 minutos a 2000rpm (78,4g) para separação de fases, retirou-se a fase aquosa para dosagem de carboidratos solúveis totais e a fase orgânica foi descartada.

A quantificação dos carboidratos solúveis totais foi feita segundo UMBREIT & BURRIS (1964). O volume das amostras dosadas foi sempre de 1,0ml ao qual eram adicionados 2,0ml de solução de antrona (0,2% em ácido sulfúrico 98%). Da fase aquosa sempre retiraram-se 0,3ml e adicionaram-se 0,7ml de água destilada aos quais eram adicionados 2ml de

reagente de antrona. A mistura foi imediatamente agitada e aquecida em banho-maria por 3 minutos a 100°C. Após o resfriamento foi feita a leitura de absorbância das amostras em um espectrofotômetro Micronal a 620nm. Como solução padrão foi utilizada dextrose em concentrações de 0 a $100\mu\text{g.ml}^{-1}$. O esquema da extração é resumido na página seguinte.

2.8. INIBIÇÃO DO PROCESSO FOTOSSINTÉTICO

Foi utilizado DCMU (3-4diclorofenil) 1,1- dimetiluréia), pó mólhável, 800g/Kg, Karmex, da Du Pont (ALMEIDA & RODRIGUES, 1985).

As estacas foram mergulhadas em solução aquosa de DCMU 10^{-4}M , por 20 minutos e em seguida transferidas para as condições de tratamento anteriormente descritas. Durante este período foi anotada a porcentagem de enraizamento.

Após 7 dias de tratamento, realizou-se a dosagem do conteúdo de carboidratos presentes na lâmina foliar, bainha, caule e gema.

2.9. REGULADORES DE CRESCIMENTO

2.9.1 Aplicações de reguladores de crescimento.

Dois métodos foram utilizados para a aplicação:

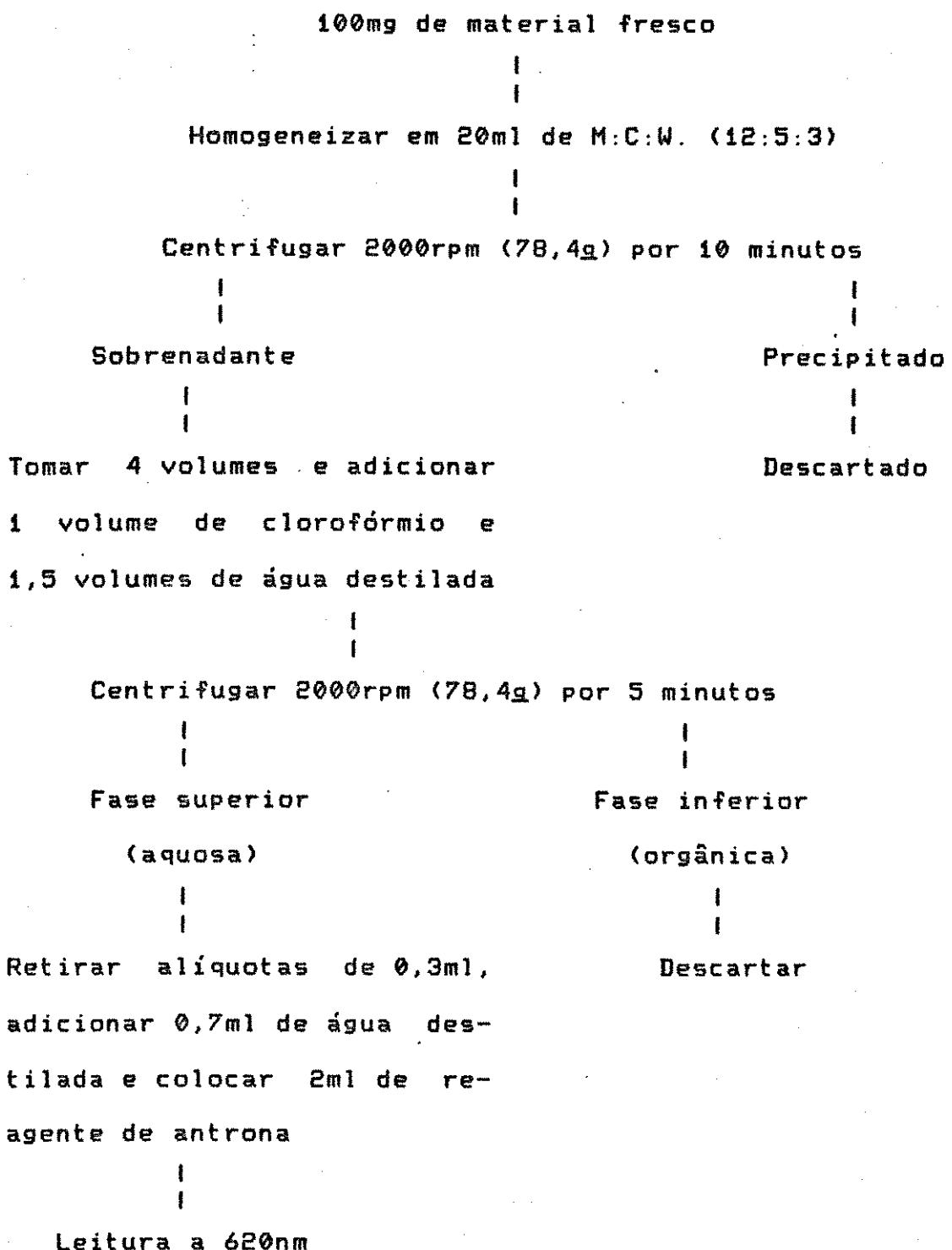
a. solução aquosa

Ácido indolil-3-butírico (IBA) foi testado em três concentrações, 1, 10 e 100mg.ml^{-1} . As estacas foram colocadas em vidros que continham IBA em solução aquosa por um período de 24h, ficando apenas a base da estaca em contato com a solução.

b. pasta de lanolina

Ácido indolil-3-butírico foi aplicado em pasta de lanolina nas concentrações de 1 e 5mg.g^{-1} de lanolina. Para a preparação da pasta,

Diagrama da extração utilizada para carboidratos solúveis totais.



o regulador de crescimento, IBA, em forma cristalizada foi inicialmente dissolvido em gotas de etanol 95% e misturado vigorosamente à lanolina ainda derretida.

A pasta assim preparada foi aplicada na região da gema previamente removida com auxílio de um bisturi.

3.0. INIBIÇÃO DO TRANSPORTE DE AUXINA:

Ácido triodo benzóico (TIBA) foi aplicado em pasta de lanolina na concentração de 5mg.g⁻¹ de lanolina. Para a preparação da pasta, o inibidor de transporte de auxina, TIBA, em forma cristalizada foi misturado vigorosamente à lanolina derretida. A pasta assim preparada foi aplicada em anel, 1,5cm acima da região do nó.

4.0. ANÁLISE ESTATÍSTICA:

Para todos os ensaios o delineamento experimental foi inteiramente casualizado com cinco repetições por ensaio.

Aplicou-se na análise dos dados (porcentagem de estacas enraizadas no sétimo dia de tratamentos) o teste Kruskal-Wallis com as seguintes hipóteses:

$$H_0: m_1 = m_2 = \dots = m_k$$

H_i : pelo menos dois tratamentos diferem entre si, onde m_i é a média do tratamento i ($i=1\dots K$).

Na aplicação do teste procedeu-se à classificação conjunta da $N = \sum n_i$ observações dando ordem 1 à menor delas e ordem N à maior. Obteve-se a estatística $H = \frac{12}{N(N+1)} \sum_{i=1}^k \frac{R_i^2}{n_i} - 3(N + 1)$, onde R_i é a soma das ordens atribuídas ao tratamento i .

Em complementação ao teste de Kruskal-Wallis, nos casos em que a hipótese de nulidade foi rejeitada, foi utilizada a comparação multi-

pla das médias, considerando o caso de grandes amostras (CAMPOS, 1979). Os resultados de enraizamento são apresentados em porcentagens, onde são indicados com letras diferentes os valores estatisticamente diferentes.

III. RESULTADOS

1. Experimentos preliminares: efeito de diferentes temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas de Paspalum vaginatum.

1.1 Efeito das diferentes temperaturas em estacas intactas.

O enraizamento de estacas intactas na luz e escuro foi testado em diferentes temperaturas: 20, 25 e 30°C. A figura 2 mostra uma maior porcentagem de enraizamento a temperaturas de 25 e 30°C no escuro em estacas intactas em relação a 20°C. Na luz houve menor porcentagem de enraizamento de estacas intactas a temperaturas de 20 e 30°C em relação a 25°C.

1.2 Efeito das diferentes temperaturas em estacas com remoção parcial, remoção total de lâmina foliar e estaca intacta.

As figuras 3 A,B e C mostram uma maior porcentagem de enraizamento no escuro a temperaturas de 25 e 30°C em relação a 20°C, independente do tratamento da estaca. A temperatura de 25°C nos diferentes tratamentos de estaca intacta, com remoção parcial e remoção total de lâmina foliar no escuro mostrou-se mais favorável que em relação a 30°C. Na luz o efeito das diferentes temperaturas praticamente foi o mesmo em estacas intactas (Fig. 3A) bem como em estacas com remoção total de lâmina foliar (Fig. 3C). Na figura 3B podemos observar que as temperaturas de 25 e 30°C mostram uma maior porcentagem de enraizamento em estacas com remoção parcial da lâmina foliar na luz em relação a 20°C. O efeito de luz e escuro à temperatura de 20°C em estacas com remoção parcial de lâmina foliar foi semelhante.

FIGURA 2. Efeito de diferentes temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas intactas de *P. vaginatum*.

20°C

símbolos vazios-luz

25°C

símbolos cheios-escuro

△ 30°C

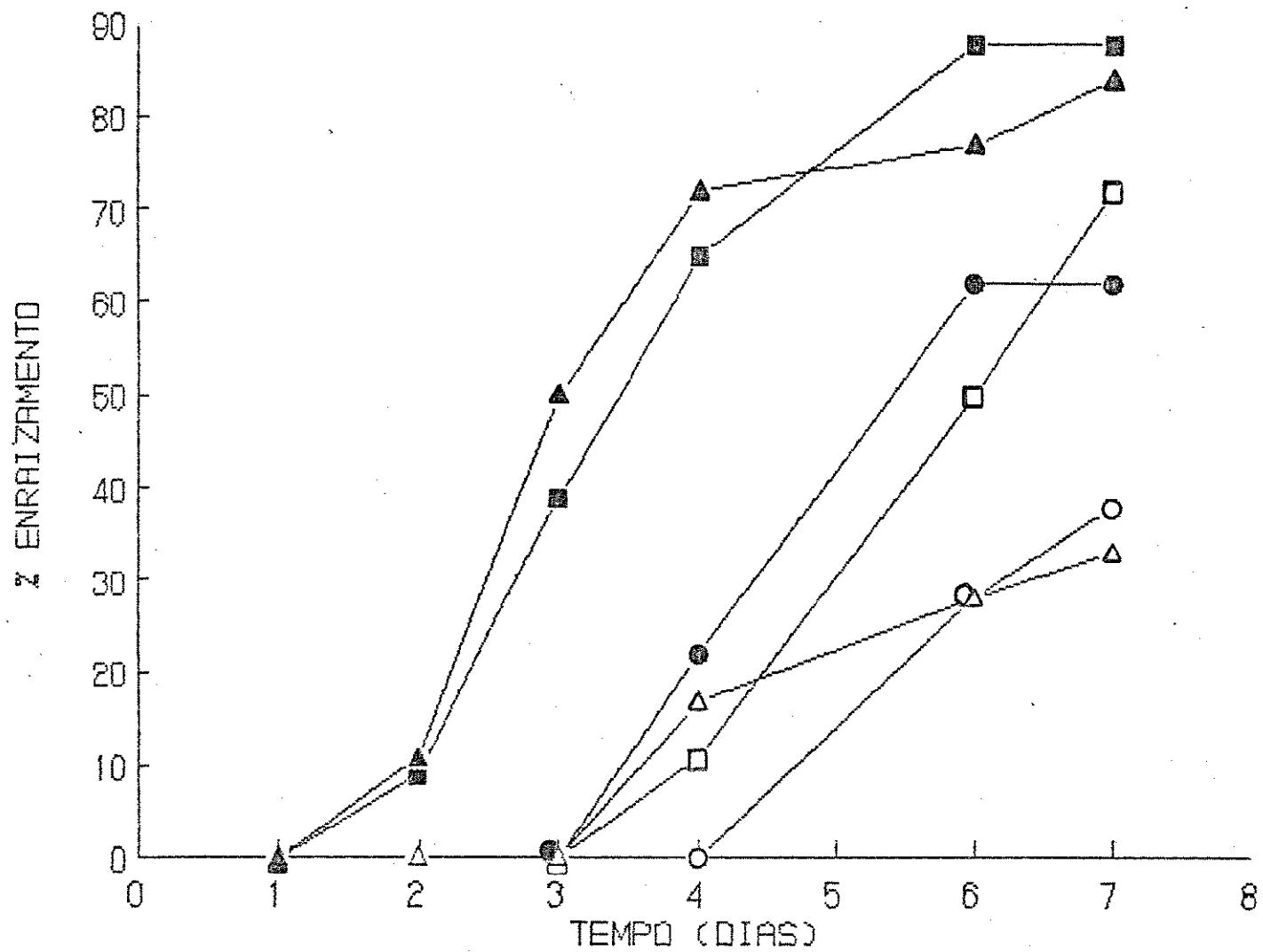
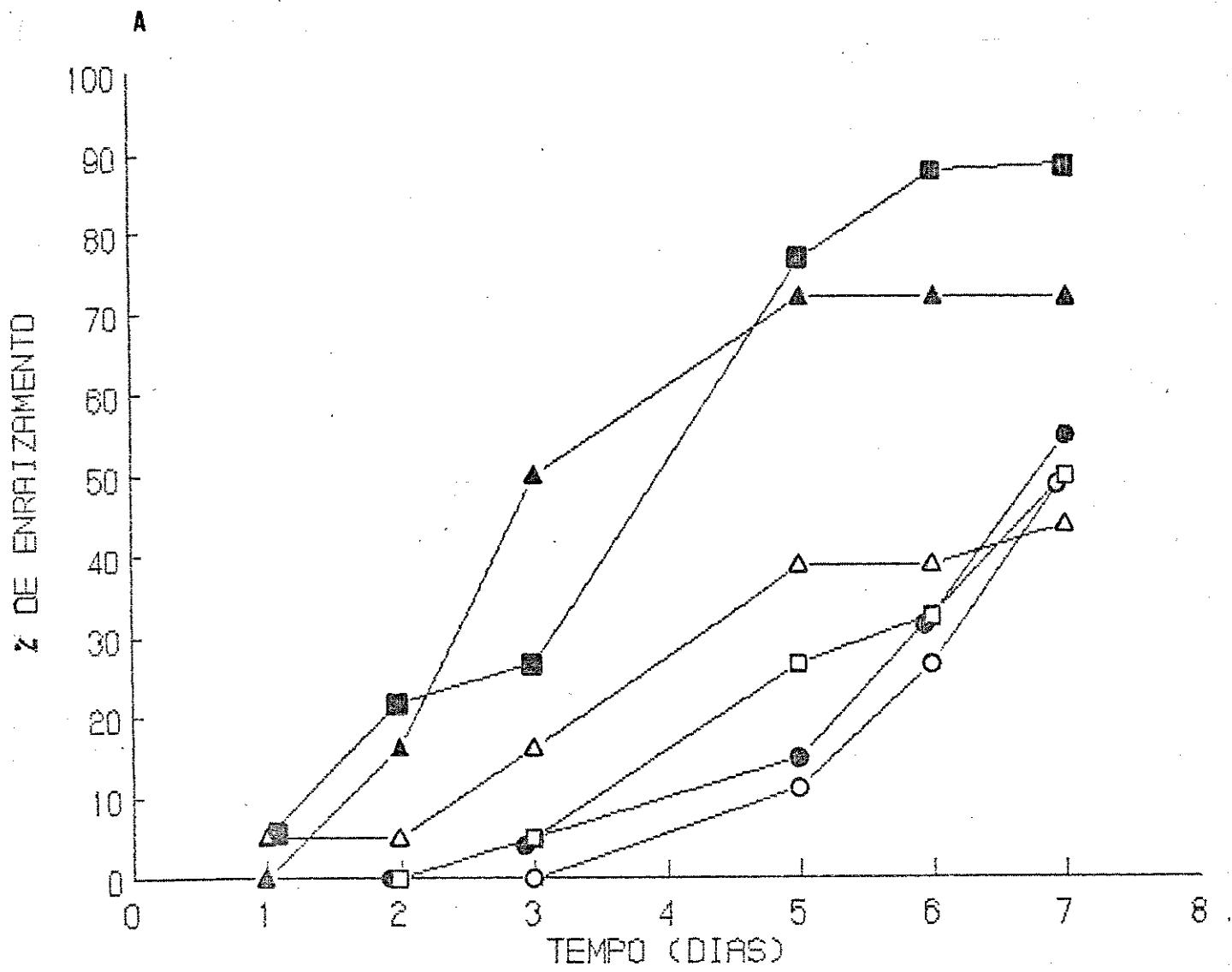
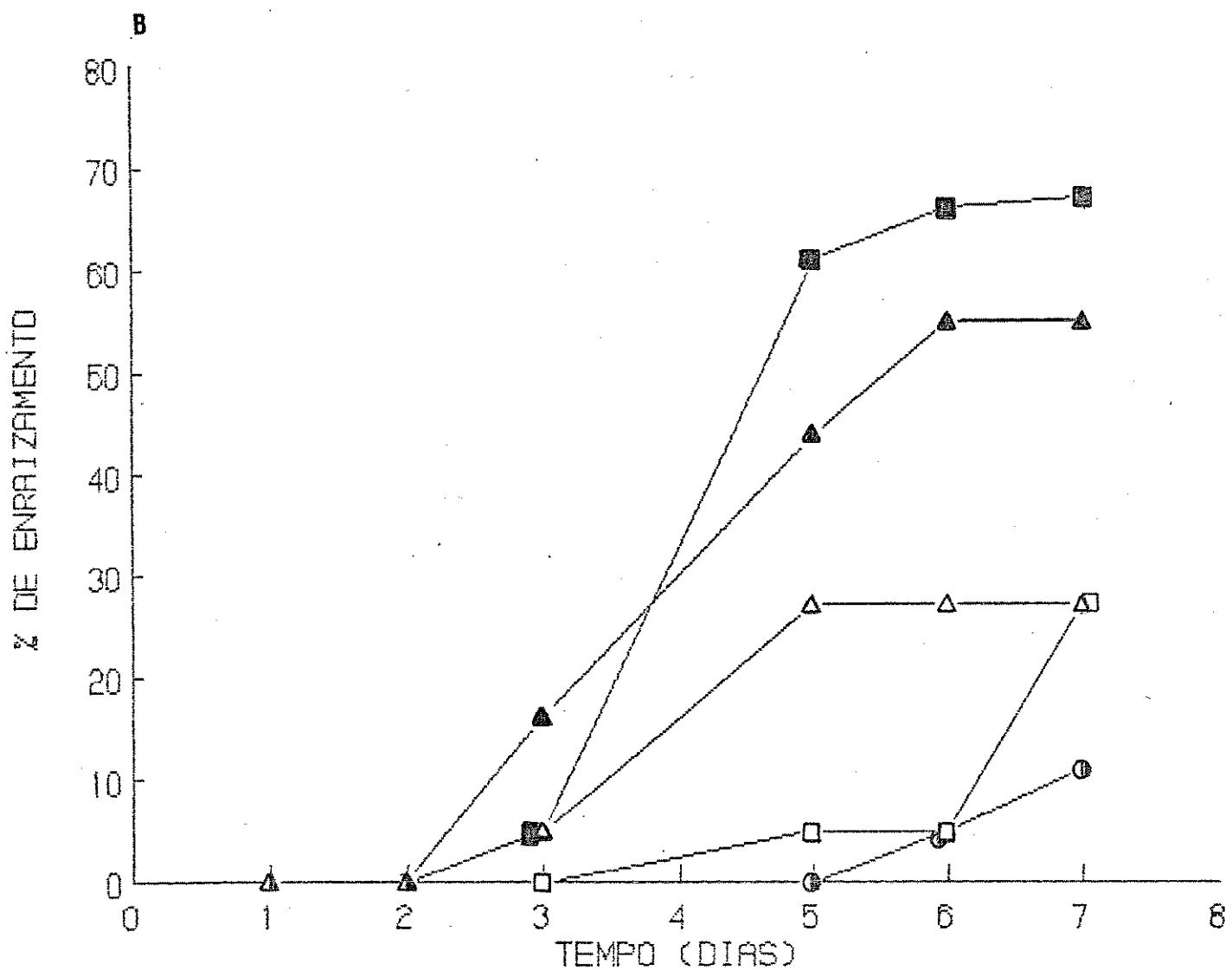
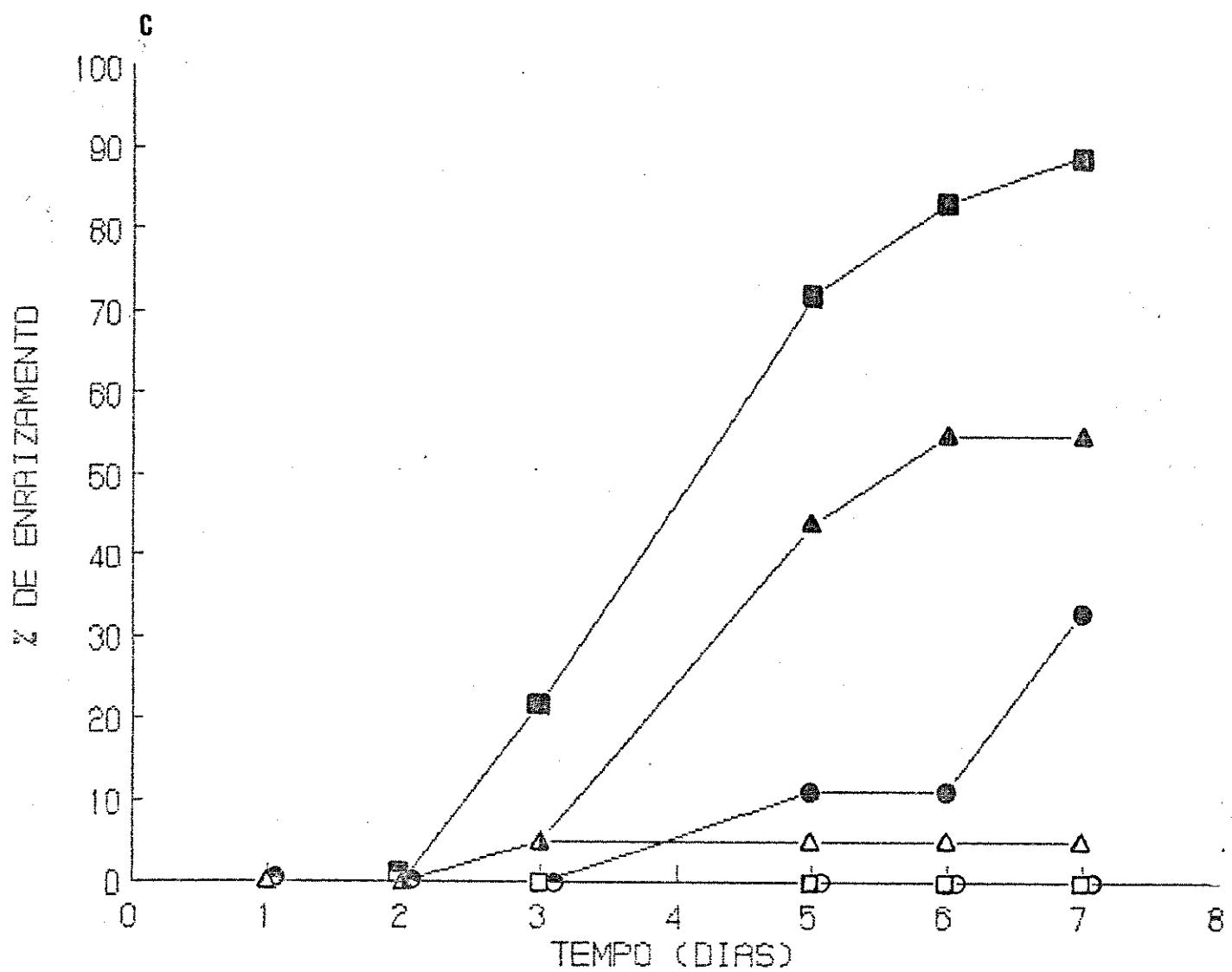


FIGURA 3. Efeito de diferentes temperaturas (20, 25 e 30°C) no enraizamento de estacas de *P. vaginatum* intactas (A), com remoção parcial (B) e remoção total da lâmina foliar (C) na luz e no escuro.







Através dos resultados obtidos nos experimentos preliminares constatou-se que as temperaturas de 25 e 30°C foram as que apresentaram maior porcentagem de enraizamento de estacas de *P. vaginatum*: assim, optou-se por realizar os demais experimentos à temperatura constante de 25°C.

2. Efeito da remoção de partes da estaca na luz e escuro:

2.1 Remoção da lâmina foliar:

A figura 4 mostra uma maior porcentagem de enraizamento quando as estacas intactas e com remoção da lâmina foliar foram mantidas no escuro. A análise estatística mostra que o escuro promove o enraizamento de estacas com remoção de lâmina foliar em relação à luz e que a diferença é significativa, não havendo diferença significativa em estacas intactas na presença ou ausência de luz. A remoção da lâmina foliar em estacas mantidas na luz inibe o enraizamento.

2.2 Remoção da lâmina foliar e bainha em estacas com e sem gema:

Os dados presentes na figura 5 mostram que o escuro promove o enraizamento de estacas em relação à luz. A análise estatística dos dados mostra que há diferença significativa entre os tratamentos de remoção de lâmina foliar na luz e remoção de lâmina foliar e remoção de bainha no escuro. A remoção da lâmina foliar na luz inibe o enraizamento.

A figura 6 mostra os dados obtidos de enraizamento de estacas intactas, com remoção da lâmina foliar e remoção da bainha em estacas com remoção da gema. Há uma tendência promotora do enraizamento no escuro em relação à luz. A análise estatística dos dados referentes a figura 6 mostra que o tratamento de remoção da bainha e remoção de lâmina fo-

FIGURA 4. Efeito da remoção da lâmina foliar em estacas de *P. vaginatum* na luz e no escuro.

- | | |
|----------------------------|------------------------|
| ○ Intacta | símbolos vazios-luz |
| △ Remoção da lâmina foliar | símbolos cheios-escuro |

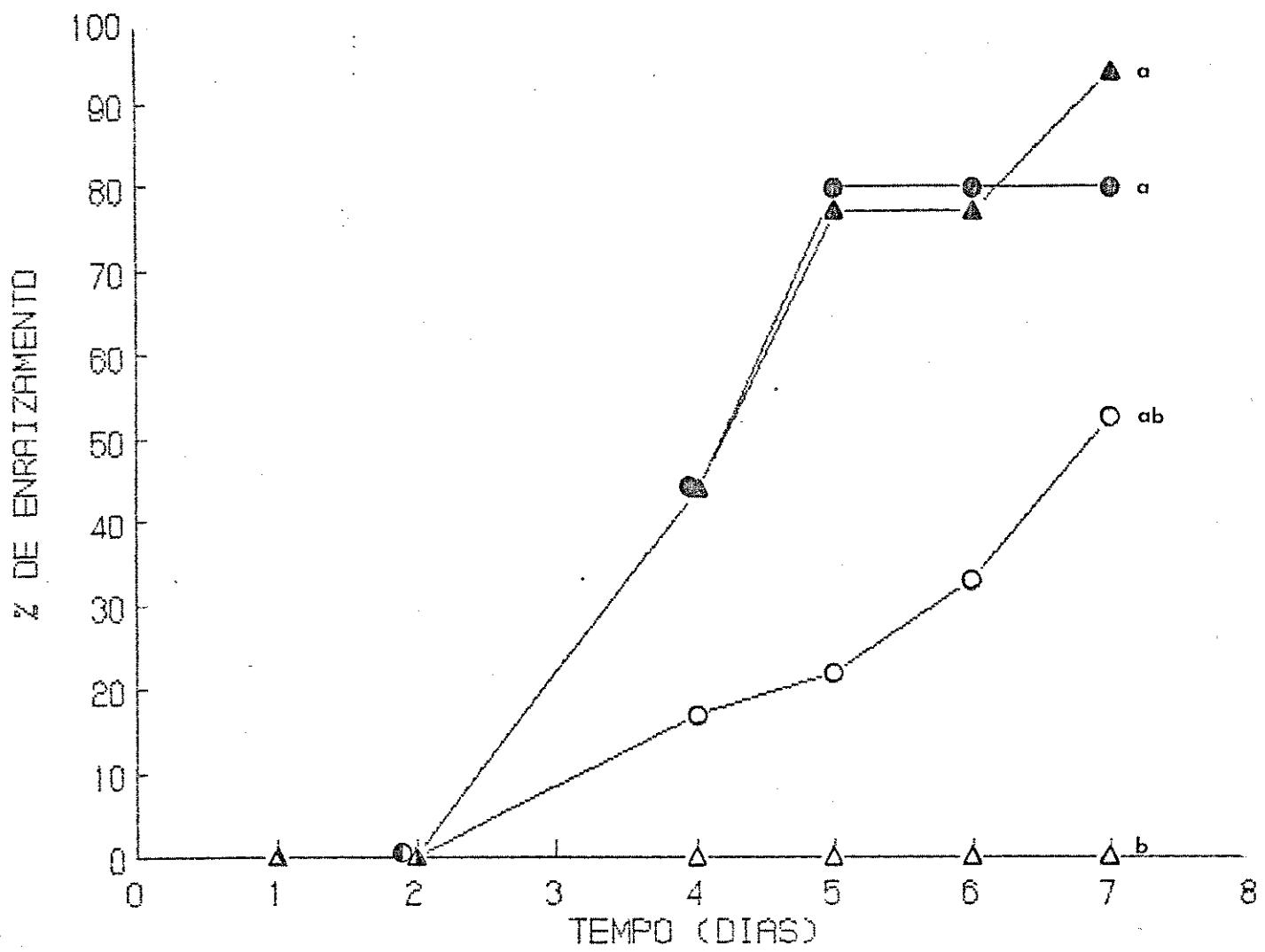


FIGURA 5. Efeito da luz em estacas intactas de *P. vaginatum* com gema, sem lâmina foliar e sem bainha.

- | | |
|--------------|------------------------|
| △ Intacta | símbolos vazios-luz |
| □ Sem lâmina | símbolos cheios-escuro |
| ○ Sem bainha | |

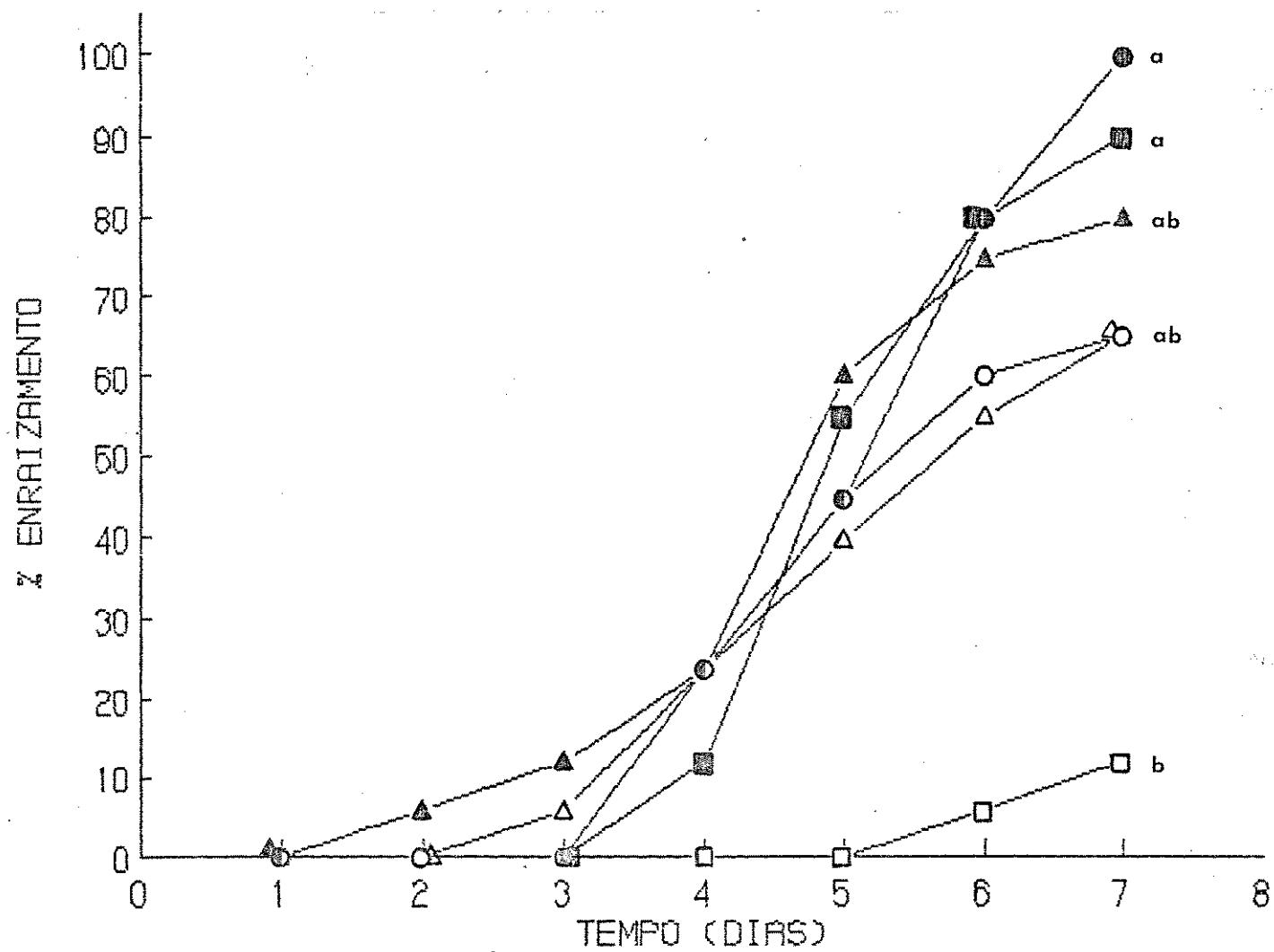
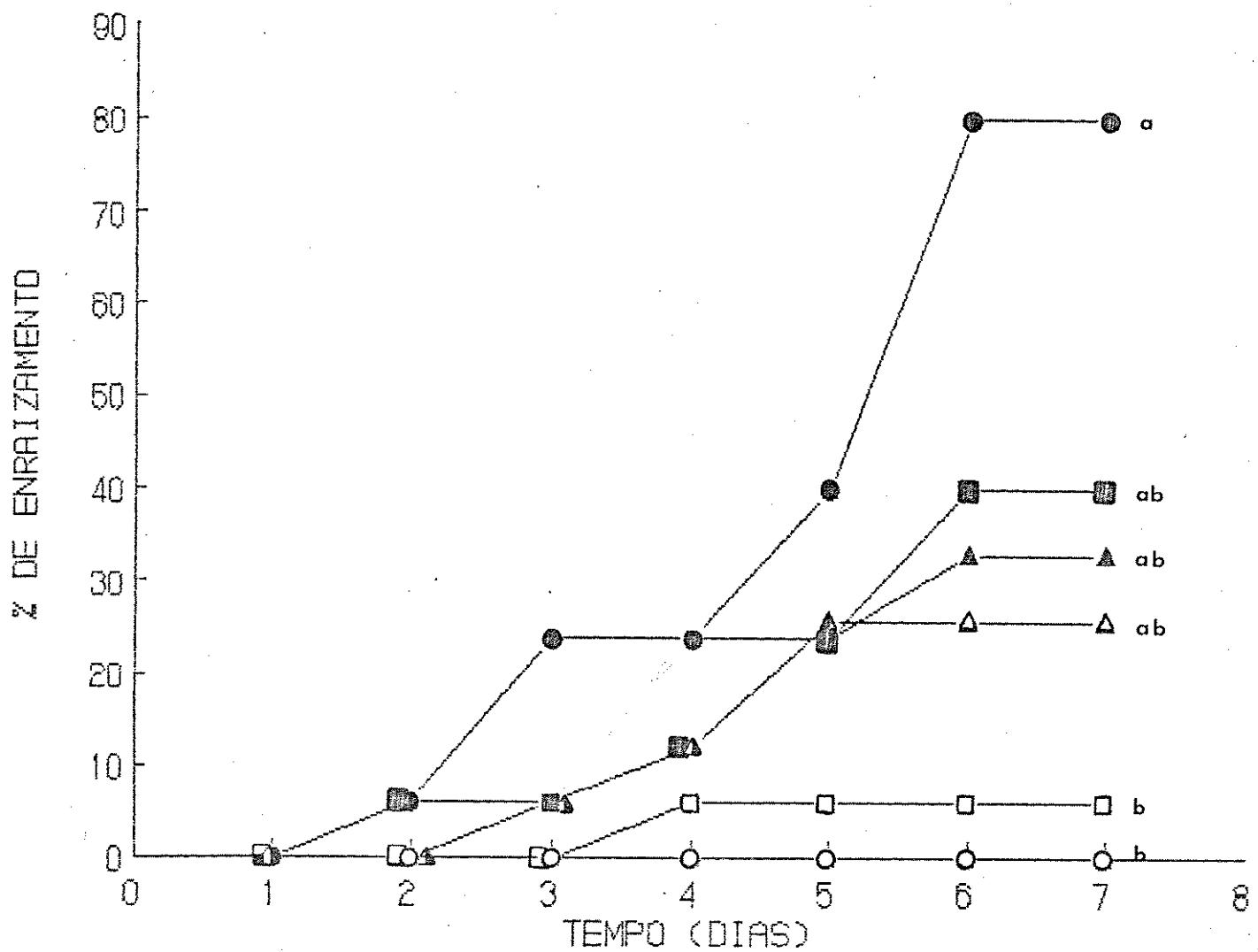


FIGURA 6. Efeito da luz em estacas de *P. vaginatum* sem gema, intacta, com remoção da lâmina foliar e remoção da bainha.

- | | |
|--------------|------------------------|
| △ Intacta | símbolos vazios-luz |
| □ Sem lâmina | símbolos cheios-escuro |
| ○ Sem bainha | |



liar reduz significativamente o enraizamento de estacas na luz em relação ao tratamento de estacas com remoção da bainha no escuro. Os tratamentos de estacas intactas e remoção de lâmina foliar no escuro e na luz não apresentam diferenças significativas entre si.

2.3 Efeito da remoção da lâmina foliar, bainha e gema:

A figura 7 mostra que há diferença significativa no enraizamento de estacas com remoção de gema e remoção total de lâmina foliar na luz em relação à remoção de bainha e remoção de lâmina foliar no escuro. Não houve diferença significativa entre os demais tratamentos. A manutenção de estacas com remoção de bainha e lâmina foliar em luz inibe o enraizamento.

3. Efeito de diferentes tempos de exposição a diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas:

3.1 Efeito de luz e escuro em estacas intactas:

A figura 8 mostra uma promoção no enraizamento de estacas intactas no escuro em relação à luz.

3.2 Efeito de diferentes qualidades de luz em estacas com remoção de lâmina foliar e estaca intacta expostas continuamente ou com choque de 30 minutos:

A análise estatística dos dados contidos na figura 9 mostra que não há diferença significativa entre vermelho e vermelho extremo, aplicados continuamente, em estacas intactas e com remoção total da lâmina foliar.

A figura 10 mostra o efeito da luz vermelha e vermelha extrema em choque de 30 minutos, no enraizamento de estacas intactas e sem lâmina

FIGURA 7. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas de *P. viginatum*, intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema.

<input type="checkbox"/> Intacta	símbolos vazios-luz
<input type="checkbox"/> Sem lâmina	símbolos cheios-escuro
<input type="radio"/> Sem bainha	
<input type="diamond"/> Sem gema	

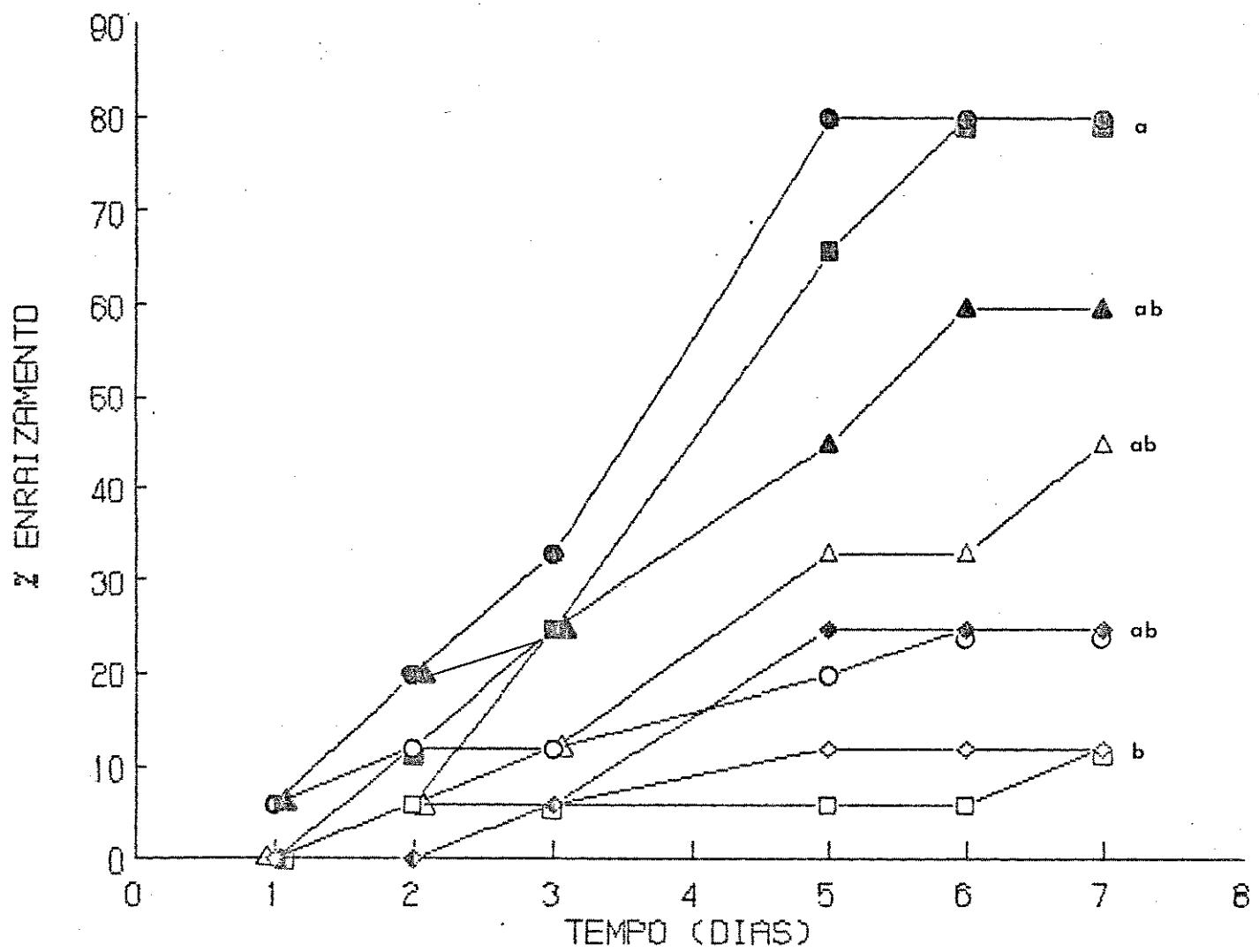


FIGURA 8. Efeito da luz e escuro em estacas intactas de *P. vaginatum*.

○ Intacta/luz

● Intacta/escuro

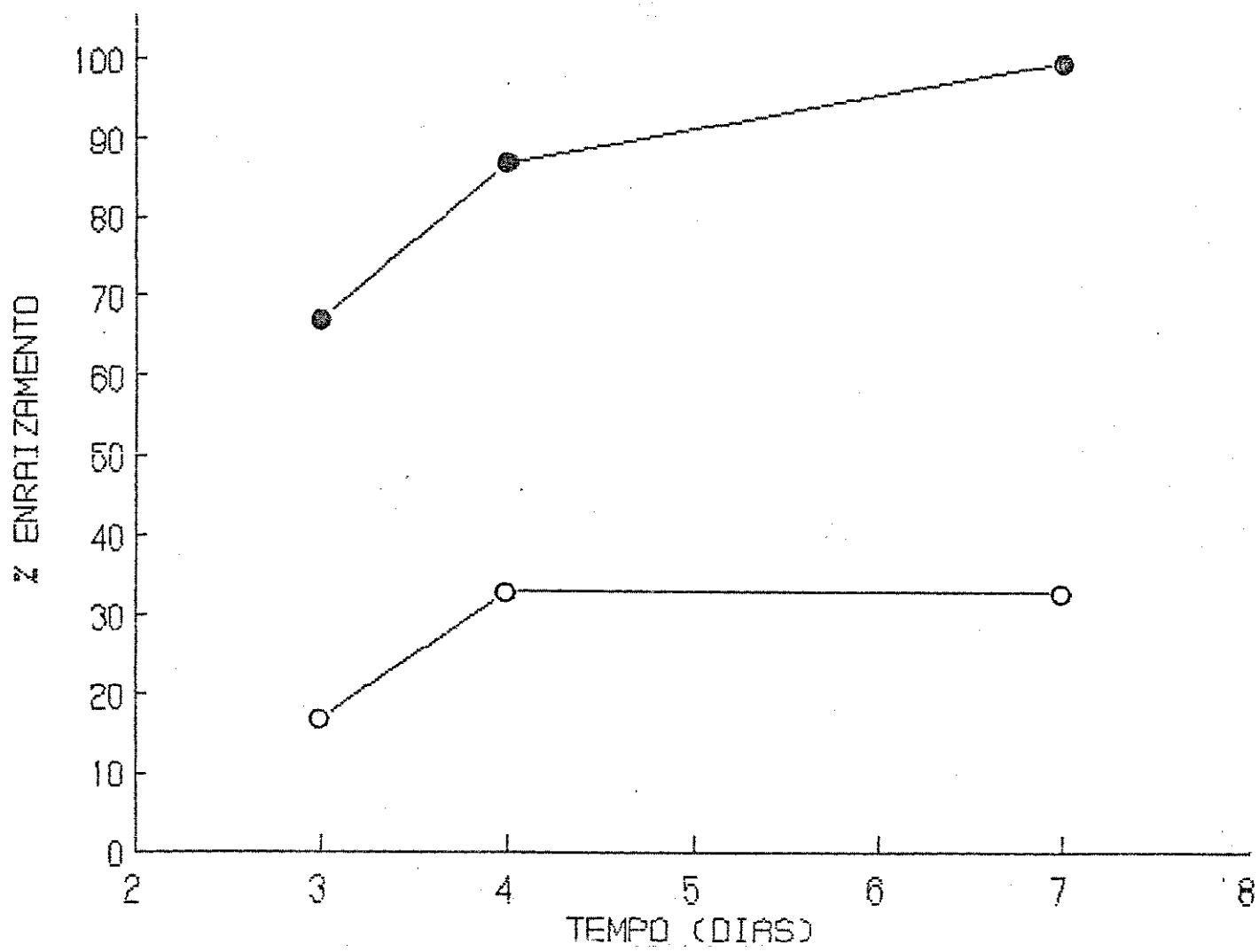


FIGURA 9. Efeito de diferentes qualidades de luz aplicadas continuamente em estacas de *P. vaginatum*, intactas e sem lâmina foliar.

- Vermelho/estaca intacta
- Vermelho/estaca sem lâmina foliar
- △ Vermelho extremo/estaca intacta
- ▲ Vermelho extremo/estaca sem lâmina foliar

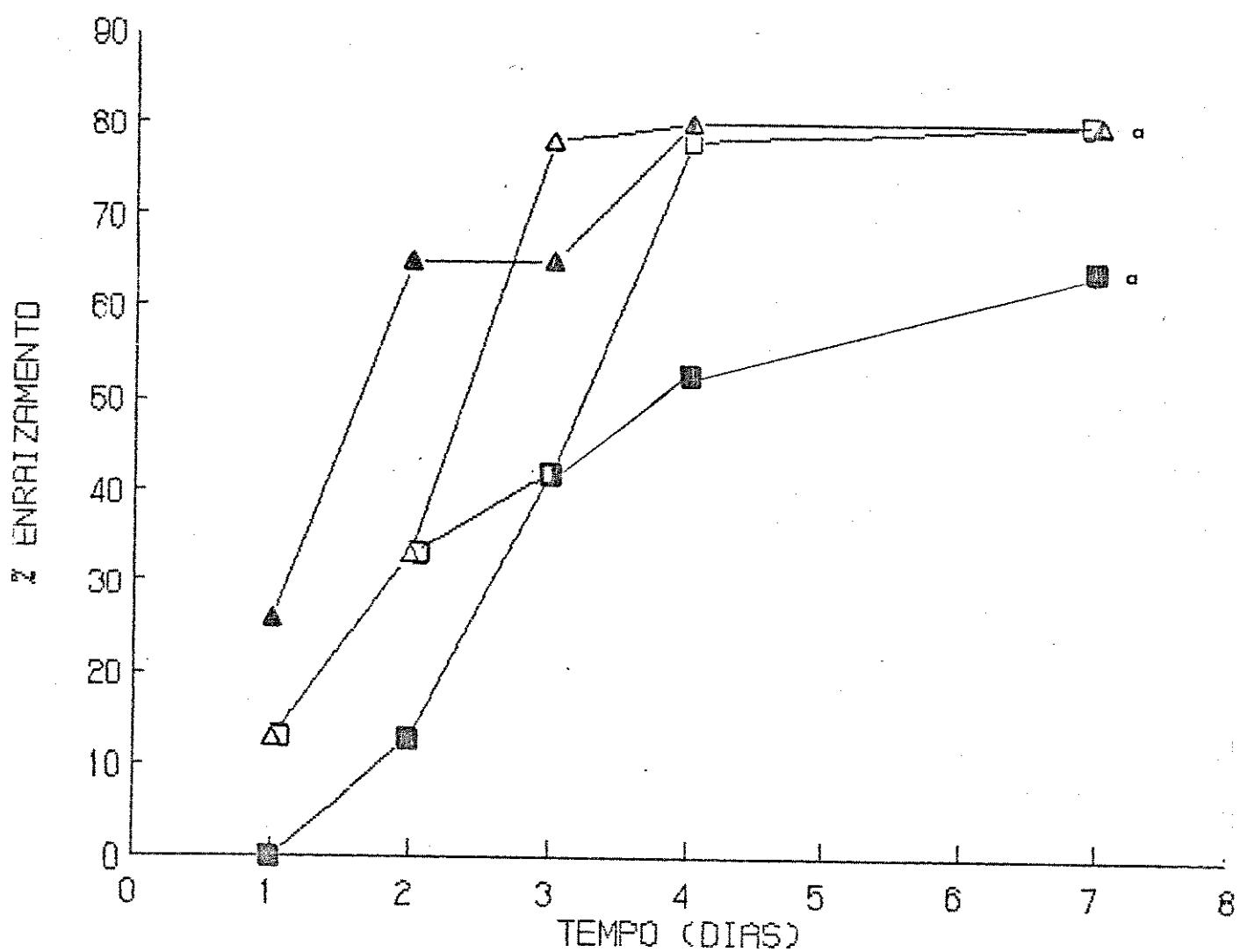
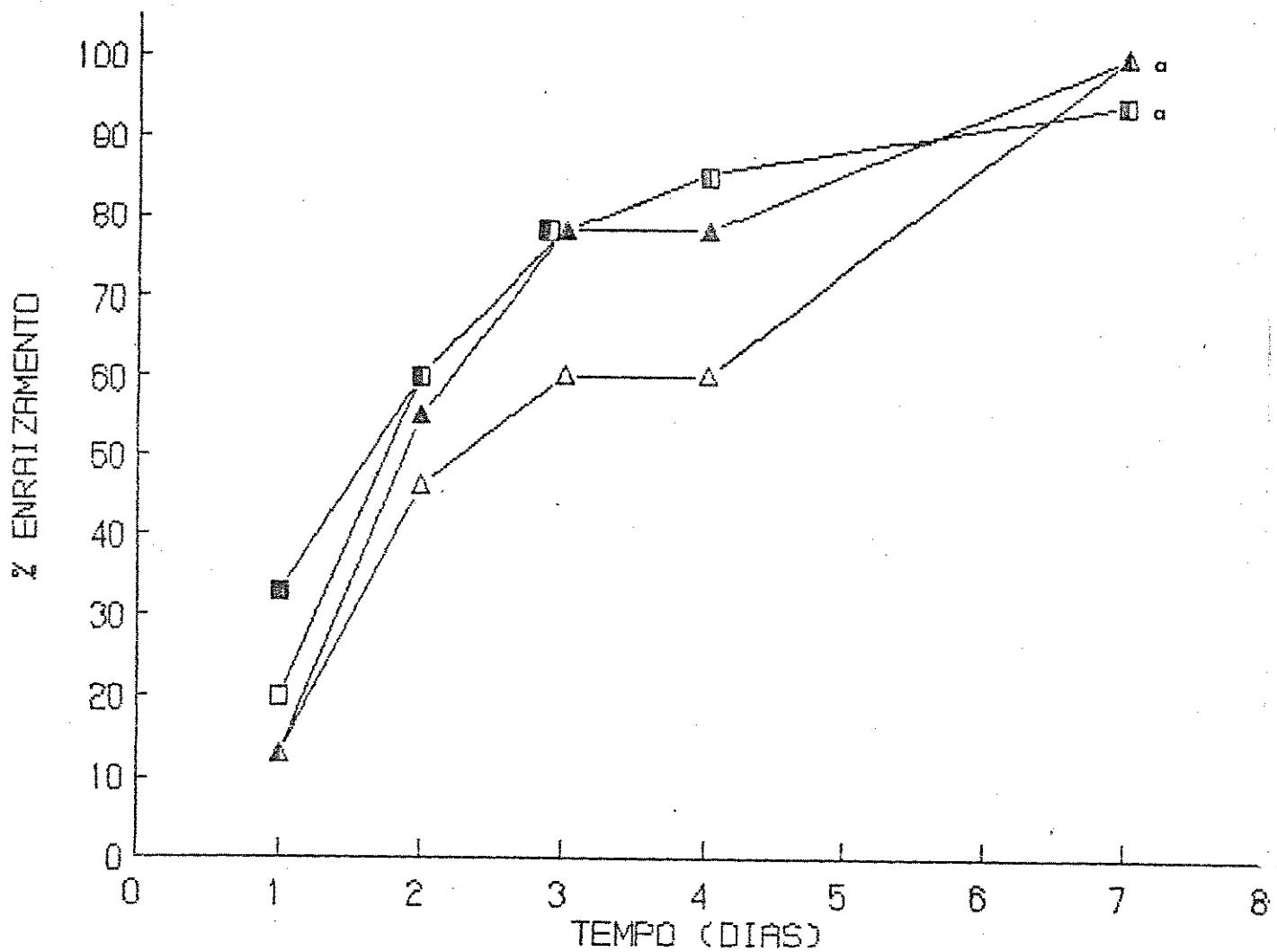


FIGURA 10. Efeito de choque de 30 min. de vermelho e 30 min. de vermelho extremo em estacas de *P. vaginatum*, intactas e com remoção da lâmina foliar.

- Intacta/30 min. vermelho
- △ Intacta/30 min. ver. extremo
- Sem lâmina/30 min. vermelho
- ▲ Sem lâmina/30 min. ver. extremo



foliar. A análise estatística mostra que não há diferença significativa entre os tratamentos de remoção da lâmina foliar e estaca intacta que receberam choque de 30 min. de luz vermelha ou vermelha-extrema.

3.3 Efeito da luz branca, vermelha e vermelha extrema em estacas nuas, com a gema exposta:

A figura 11 mostra que há diferença significativa no enraizamento de estacas com gema exposta ao vermelho em relação à luz branca. A luz branca inibe o enraizamento de estacas em relação ao vermelho. Os tratamentos com luz vermelha; vermelha extrema e escuro não apresentam diferenças estatísticas significativas entre si.

3.4 Efeito da luz azul no enraizamento de estacas intactas:

A figura 12 mostra que não há diferença significativa entre os tratamentos de luz branca, azul e escuro no enraizamento de estacas.

3.5 Efeito de diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas intactas:

O resultado estatístico da tabela 1 mostra que não há diferença significativa no enraizamento de estacas intactas nos diferentes tratamentos de qualidade de luz aplicados continuamente e em choque.

Na figura 13 podemos constatar que o tratamento de luz vermelha promove significativamente o enraizamento de estacas intactas em relação à luz branca. O tratamento com vermelho não é estatisticamente diferente dos tratamentos de vermelho extremo contínuo, escuro e choque de vermelho e vermelho extremo.

FIGURA 11. Efeito da luz branca, escuro, vermelho e vermelho extremo em estacas de *P. vaginatum*, nuas com a gema exposta.

- △ Gema exposta/luz
- ▲ Gema exposta/escuro
- Gema exposta/vermelho
- Gema exposta/verm. extremo

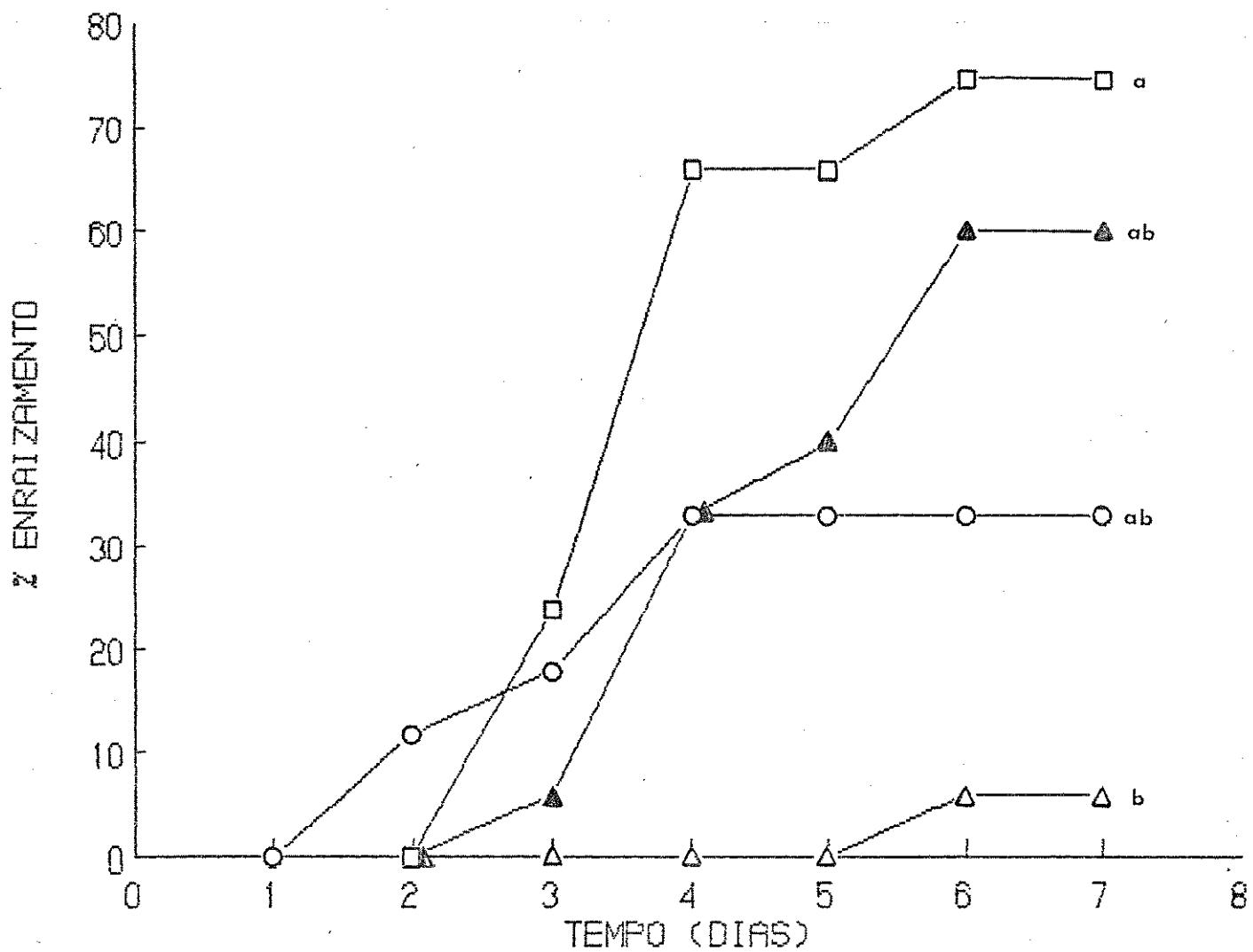


FIGURA 12. Efeito da luz azul no enraizamento de estacas intactas de *P. vaginatum*.

- Luz branca/estaca intacta
- Luz azul/estaca intacta
- Escuro/estaca intacta

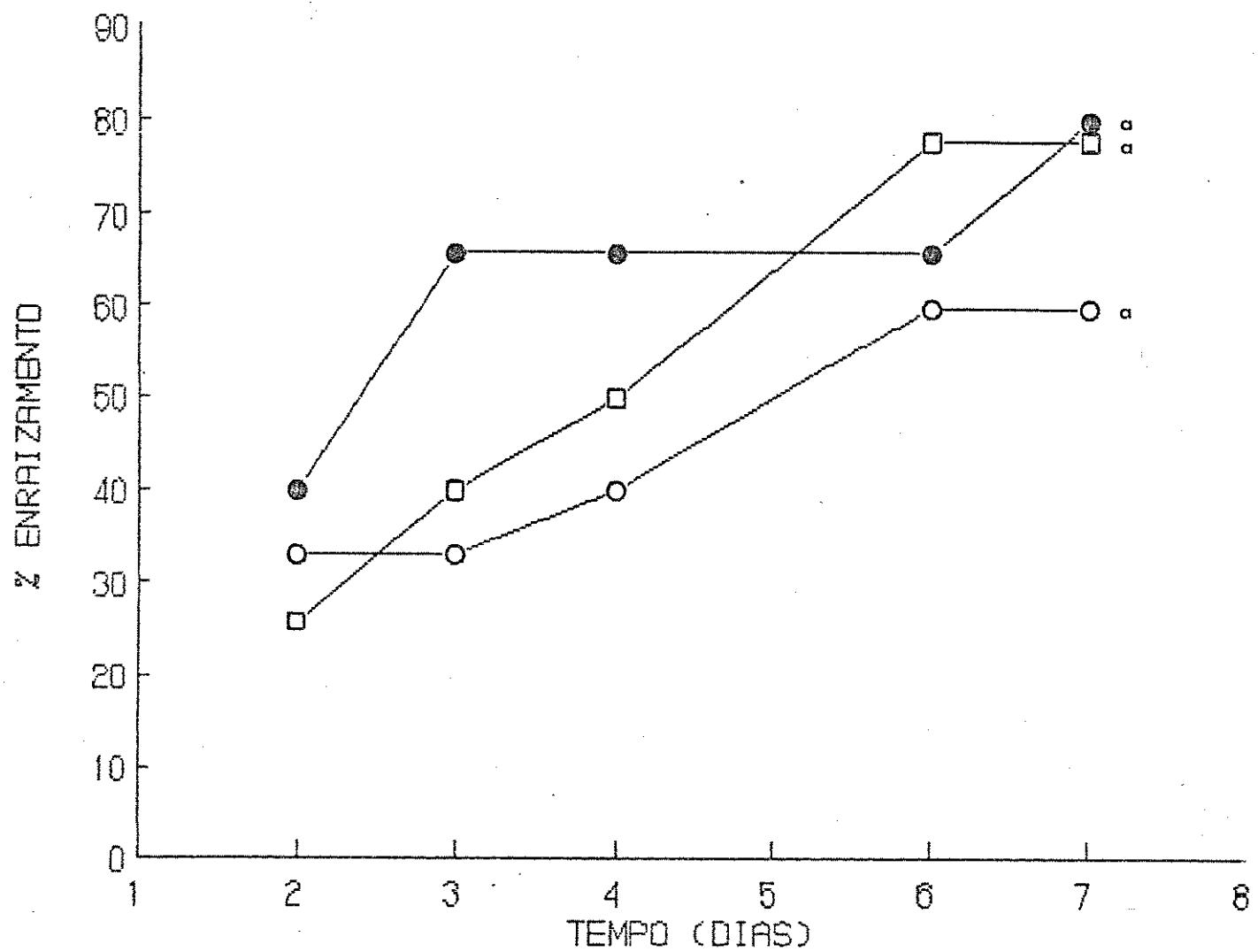
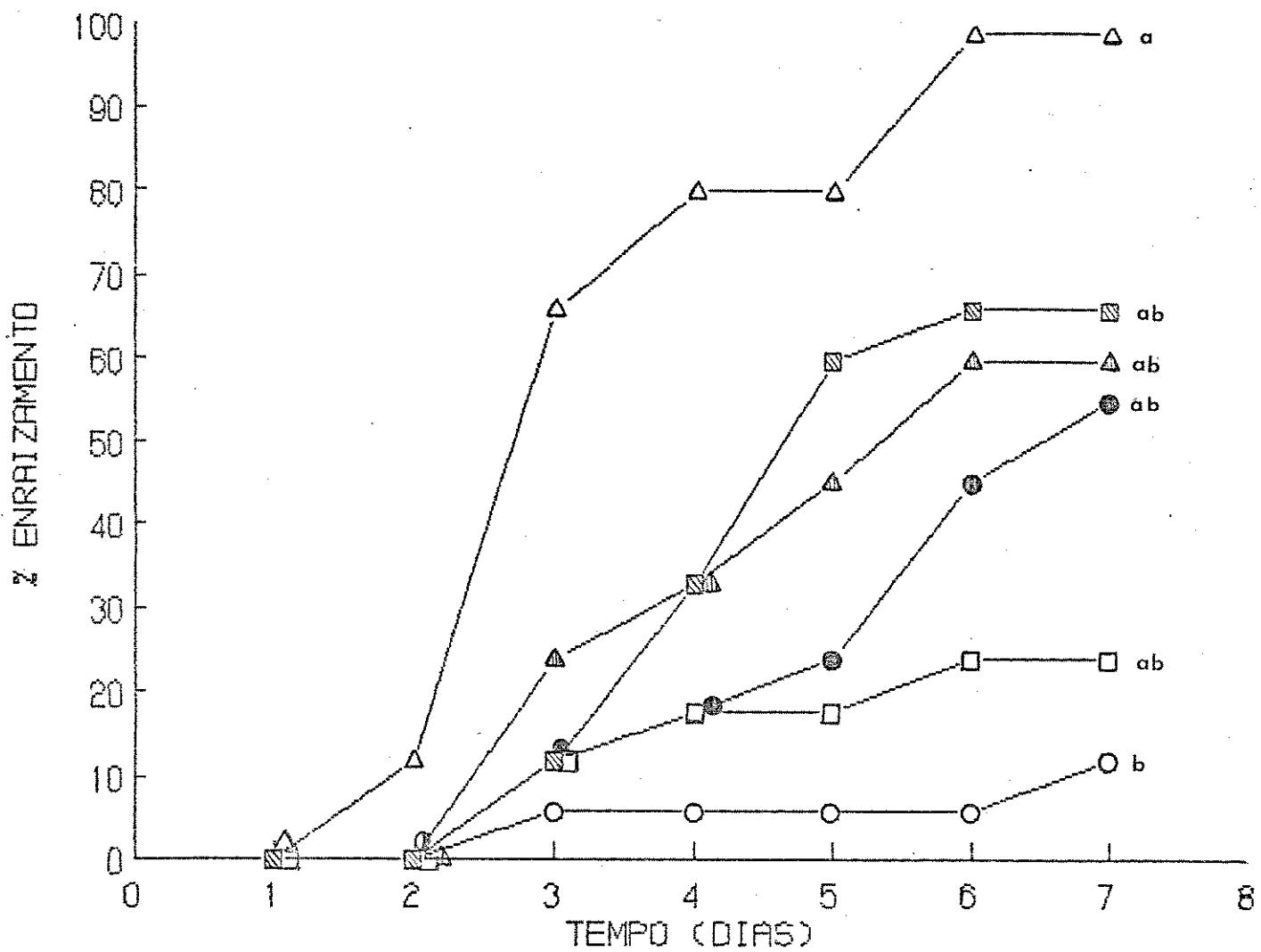


TABELA 1. Efeito de diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas intactas de P. vaginatum.

TRATAMENTO	% DE ENRAIZAMENTO
1. LUZ BRANCA	47 a
2. ESCURO	100 a
3. VERMELHO (V)	99 a
4. VERMELHO EXTREMO (VE)	86 a
5. 48h ESCURO-45 min. VE	86 a
6. 48h ESCURO-45min. V	86 a
7. 48h ESCURO-VE	80 a
8. 48h ESCURO-V	86 a
9. 48h ESCURO-45min. V-45min. VE	73 a

FIGURA 13. Efeito da luz branca, escuro, vermelho, vermelho extremo, choque de vermelho e choque de vermelho extremo em estacas intactas de *P. vaginatum*.

- Luz/Estaca Intacta total
- △ Vermelho/Estaca Intacta total
- Escuro/Estaca Intacta total
- Vermelho Extremo/Estaca Intacta total
- ▲ Choque Vermelho/Estaca Intacta total
- Choque Vermelho Extremo/Estaca Intacta total



4. Efeito de diferentes qualidades de luz em regiões localizadas na estaca:

4.1 Efeito da luz branca em regiões localizadas na estaca:

A figura 14 mostra valores maiores de enraizamento quando as estacas estão totalmente no escuro ou a região da bainha (nó caulinar) permanece no escuro em relação às estacas em luz branca total ou região do nó caulinar na luz. No entanto, a análise estatística dos dados coletados no 7º dia do experimento mostra que não há uma diferença significativa no enraizamento de estacas nos diferentes tratamentos.

Na figura 15 temos um efeito promotor do enraizamento quando as estacas estão totalmente no escuro ou a região da bainha permanece no escuro em relação às estacas em luz branca.

4.2 Efeito da luz vermelha em regiões localizadas na estaca:

O efeito da luz vermelha na estaca como um todo, somente no nó caulinar ou somente na região foliar é mostrado na figura 16. A análise estatística mostra que não há diferença significativa entre os diferentes tratamentos, embora haja uma tendência promotora no enraizamento em estacas totalmente no vermelho, no escuro ou região do nó caulinar no escuro.

4.3 Efeito de luz vermelha extrema em regiões localizadas na estaca: A figura 17 mostra o efeito da luz vermelha extrema e escuro na estaca como um todo, somente na lâmina foliar ou no nó caulinar. A análise estatística mostra que não há diferença significativa entre os diferentes tratamentos. No entanto, há uma tendência promotora no enraizamento quando as estacas intactas estão totalmente no vermelho extremo, no escuro ou região do nó caulinar permanece no escuro.

FIGURA 14. Efeito da aplicação de luz branca em regiões localizadas na estaca de *P. vaginatum*.

- Luz/Estaca Total
- ◎ Lâmina Luz/Bainha Escuro
- Lâmina Escuro/Bainha Luz
- ▲ Escuro/Estaca Total

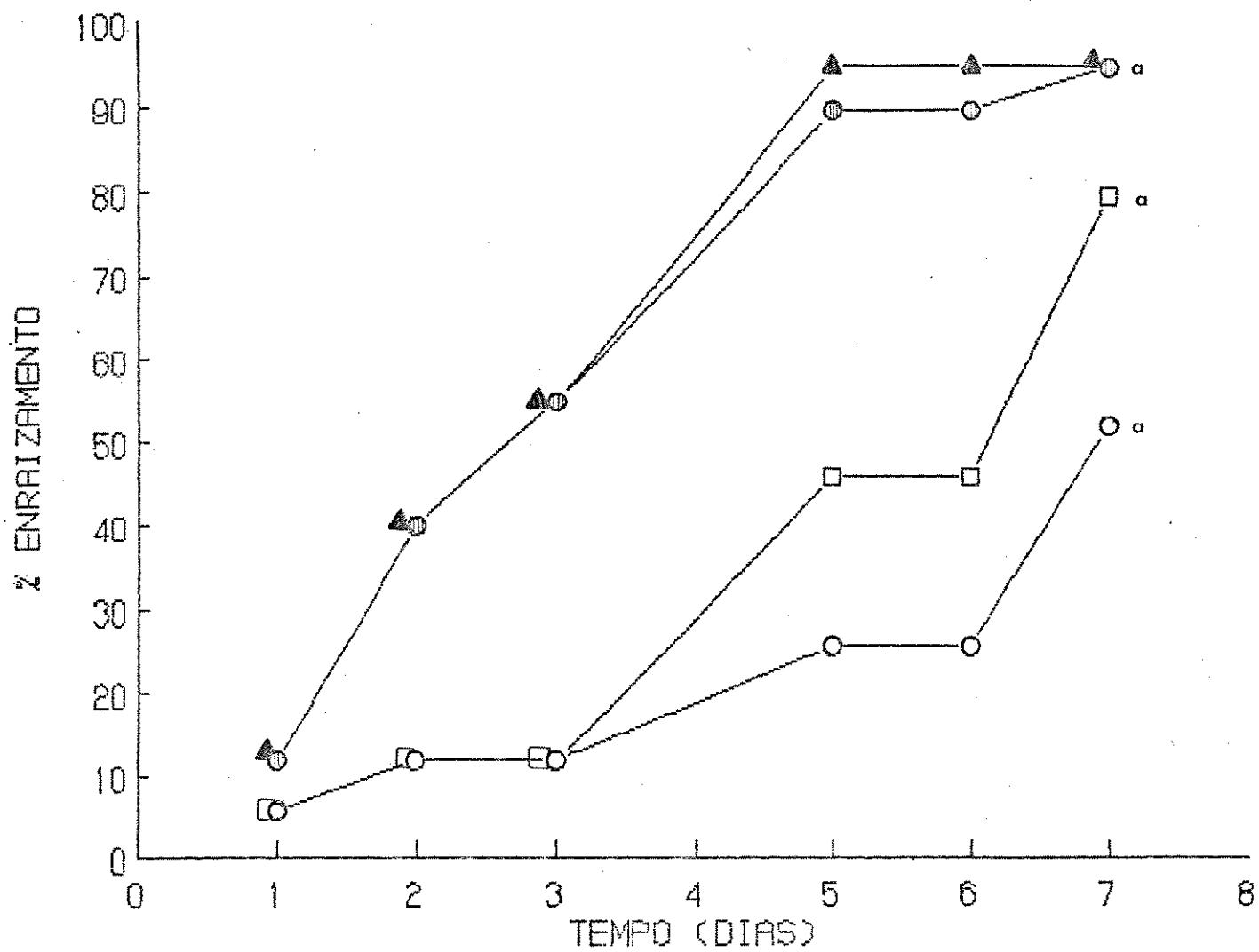


FIGURA 15. Efeito da luz branca em regiões localizadas na estaca de *P. vaginatum*.

- Luz/Estaca Total
- Lâmina Luz/Bainha Escuro
- Escuro/Estaca Total
- △ Lâmina Escuro/Bainha Luz

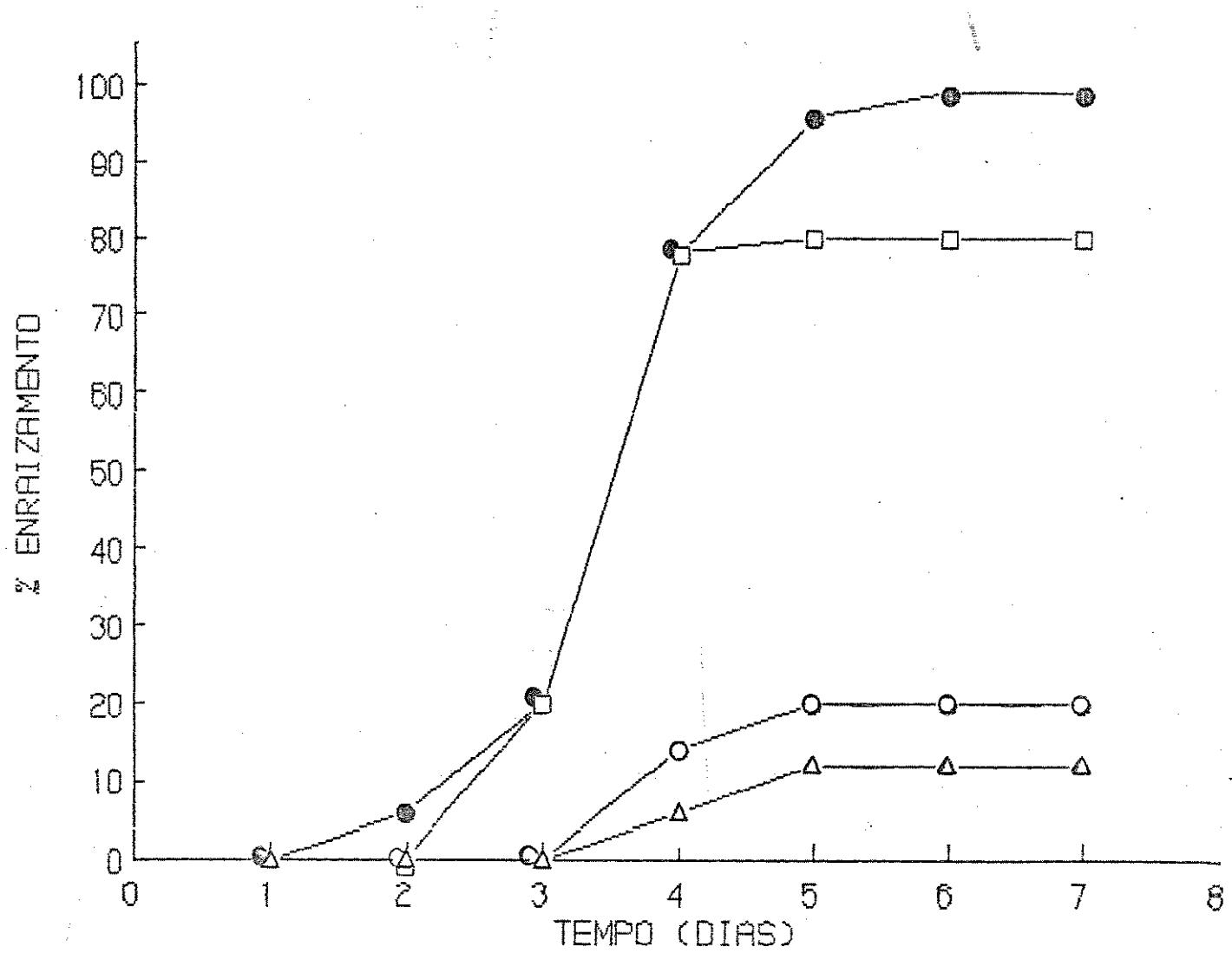


FIGURA 16. Efeito da luz vermelha em regiões localizadas na estaca de *E. vaginatum*.

- △ Vermelho/Estaca Total
- Lâmina Vermelho/Bainha Escuro
- Lâmina Escuro/Bainha Vermelho
- ◆ Escuro/Estaca Total

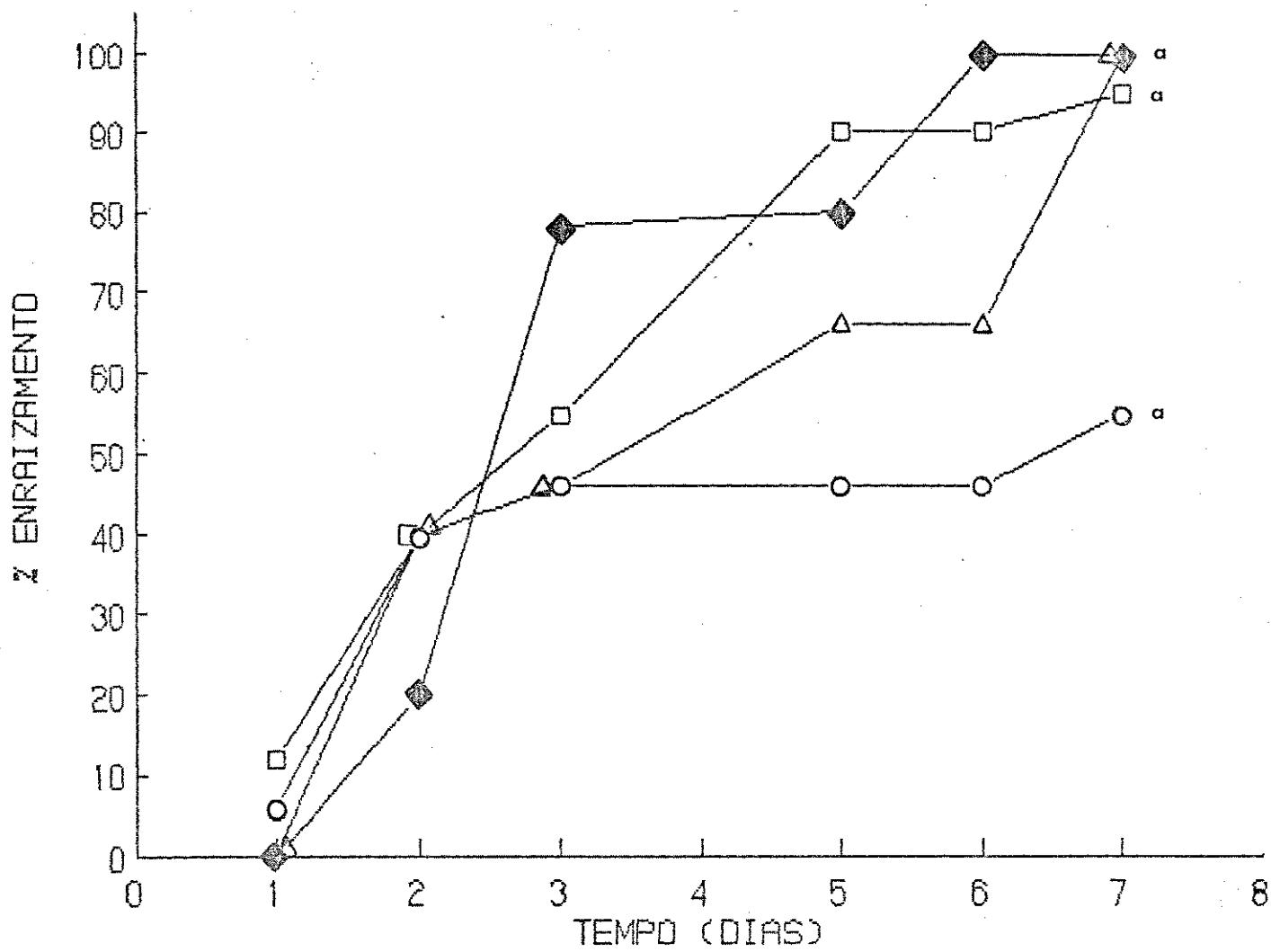
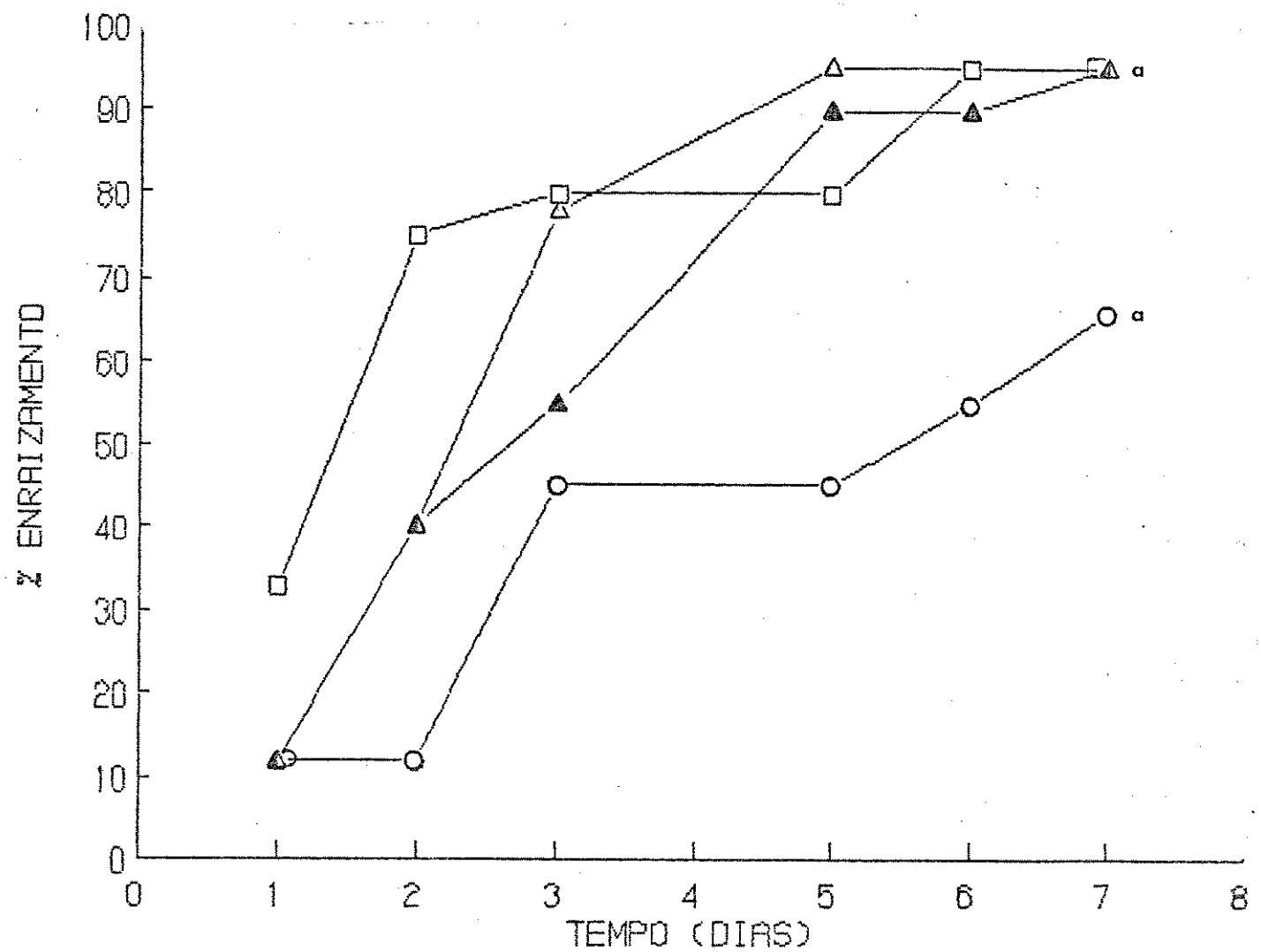


FIGURA 17. Efeito da luz vermelha extrema em regiões localizadas na estaca de P. vaginatum.

- △ Vermelho Extremo/Estaca Total
- Lâmina Vermelho Extremo/Bainha Escuro
- ▲ Escuro/Estaca Total
- Lâmina Escuro/Bainha Vermelho Extremo



5.Efeito do crescimento de plantas em dias longos e curtos no enraizamento de estacas intactas na luz e escuro:

A análise estatística dos dados da figura 18 mostra que não há diferença significativa no enraizamento de estacas provenientes de plantas de DC e DL.

6.Análise do conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de tecido fresco proveniente de estacas na luz e escuro:

Analizando-se a tabela 2, podemos perceber que há uma quantidade menor de carboidratos nas estacas que permaneceram no escuro por 7 dias em relação ao tratamento de luz e também uma porcentagem maior de enraizamento quando o conteúdo de carboidratos é baixa.

7.Análise do conteúdo de carboidratos solúveis totais em estacas as quais foram adicionados 5 e 10% de sacarose ao meio:

A tabela 3 mostra que a maior porcentagem de enraizamento se concentra nos tratamentos onde a concentração de carboidratos solúveis totais é baixa. No tratamento onde foram adicionados 10% de sacarose ao meio, nota-se uma redução do processo de enraizamento em relação ao controle e sacarose 5%, no escuro e constata-se aumento na concentração de carboidratos solúveis totais.

8.Inibição do processo fotossintético:

A tabela 4 mostra a redução da porcentagem de enraizamento quando a folha foi tratada com o inibidor de fotossíntese DCMU, em relação ao controle na luz. No escuro não houve redução do processo de enraiza-

FIGURA 18. Efeito do crescimento de plantas em Dias Longos (DL) e Dias Curtos (DC) no enraizamento de estacas intactas de P. vaginatum na luz branca e escuro.

- DC/Luz
- △ DL/LUZ
- DC/ESCURO
- ▲ DL/Escuro

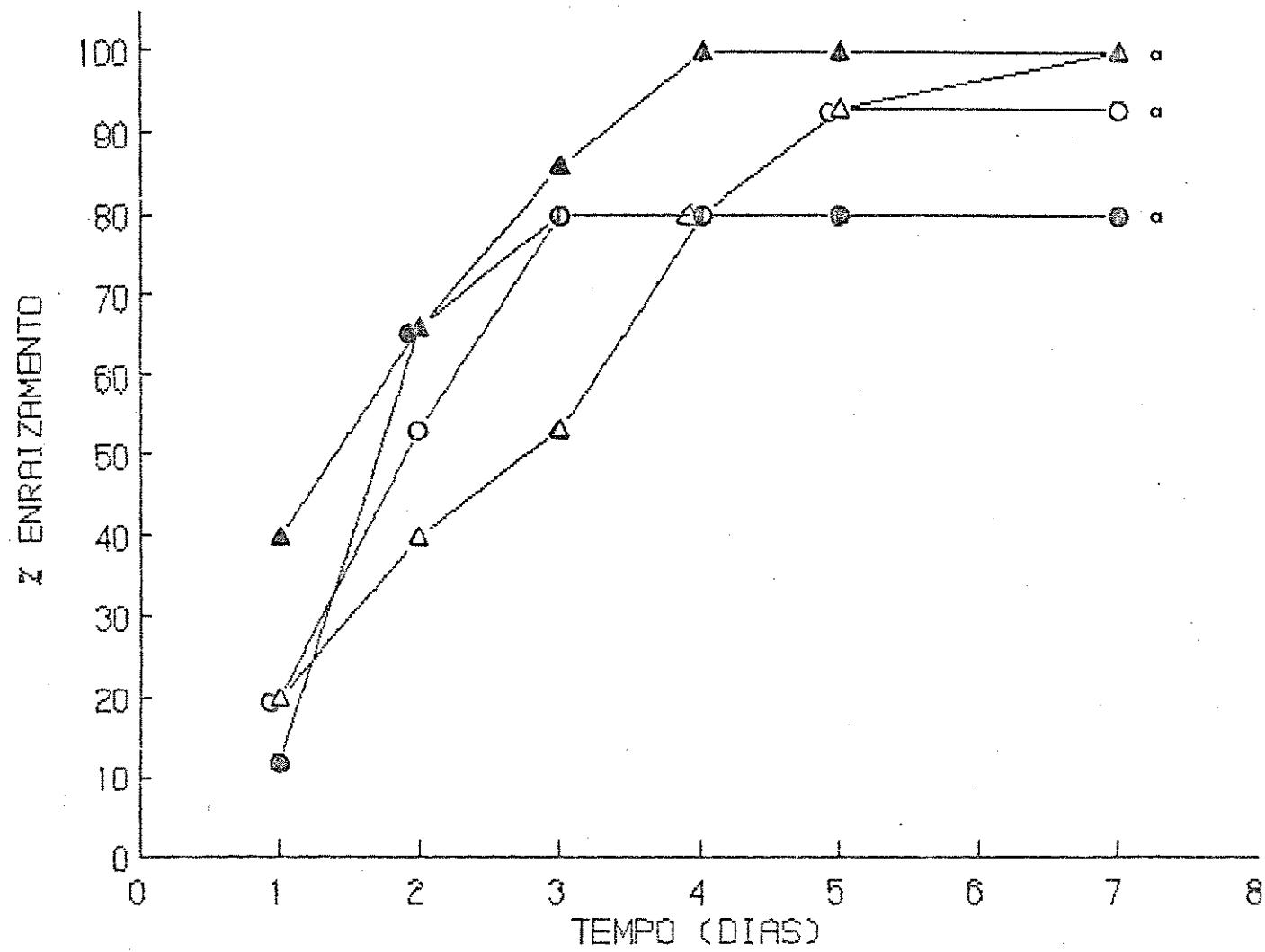


TABELA 2. Conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de tecido fresco de estacas de *P. vaginatum*.

TRATAMENTOS	% DE ENRAIZAMENTO	CARBOIDRATOS			
		CAULE	FOLHA	BAINHA	GEMA
LUZ	0	24,8	18,5	16,6	31,2
ESCURO	60	14,2	8,8	6,9	16,5
	0 h	22,0	9,6	12,0	22,0

TABELA 3. Conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de tecido fresco de estacas de *P. vaginatum*, na luz e no escuro com e sem adição de sacarose ao meio.

TRATAMENTOS	% DE ENRAIZAMENTO	CARBOIDRATOS			
		CAULE	FOLHA	BAINHA	GEMA
LUZ	60	31,0	17,9	14,8	25,5
ESCURO	80	13,2	8,2	7,2	6,4
ESCURO 5% DE SACAROSE	80	18,8	7,8	14,3	17,9
ESCURO 10% DE SACAROSE	55	27,7	9,4	20,4	22,1

TABELA 4. Conteúdo de carboidratos solúveis totais em $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$ de tecido fresco de estacas de *P. vaginatum*, na luz e no escuro, com e sem aplicação de DCMU.

TRATAMENTOS	% DE ENRAIZAMENTO	CARBOIDRATOS			
		CAULE	FOLHA	BAINHA	GEMA
LUZ	60	28,8	15,7	16,6	26,2
LUZ (DCMU)	40	14,8	11,2	11,7	17,1
ESCURO	86	9,5	7,2	4,4	4,9
ESCURO (DCMU)	86	5,8	6,9	5,2	6,3

mento. Comparando-se os dados de dosagem de carboidratos solúveis totais e porcentagem de enraizamento nos tratamentos de luz e escuro com e sem DCMU, podemos constatar que ocorre maior porcentagem de enraizamento e menores conteúdos de carboidratos no escuro em relação ao tratamento de luz, com e sem DCMU.

9. Efeito da aplicação de IBA exogenamente em solução aquosa em estacas:

9.1 Efeito da aplicação de IBA $1,10$ e $100\text{mg}.\text{l}^{-1}$ no enraizamento de estacas intactas na luz e no escuro:

A figura 19 mostra o efeito da aplicação de IBA ($1, 10$ e $100\text{mg}.\text{l}^{-1}$), em solução aquosa no enraizamento de estacas intactas na luz e escuro. Com a análise estatística dos dados referentes a figura 19 podemos verificar que não há promoção significativa do enraizamento quando as estacas receberam diferentes aplicações de IBA na luz e no escuro.

9.2 Efeito da aplicação de IBA $100\text{mg}.\text{l}^{-1}$ no enraizamento de estacas na luz e escuro:

A figura 20 mostra o efeito da aplicação de IBA exogenamente no enraizamento de estacas intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema em relação ao controle, na luz. A análise estatística da figura 20 mostra que a aplicação de IBA $100\text{mg}.\text{l}^{-1}$ estimula significativamente o processo de enraizamento em estacas intactas em relação as estacas com remoção de gema com e sem aplicação de IBA, mas não há diferença significativa entre os demais tratamentos.

Na figura 21 temos o efeito da aplicação de IBA $100\text{mg}.\text{l}^{-1}$ no enraizamento de estacas intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema no

FIGURA 19. Efeito da aplicação exógena de IBA, em solução aquosa, 1, 10 e 100 mg.l^{-1} no enraizamento de estacas intactas de P. vaginatum, na luz e escuro.

- | | |
|---------------------------|-----------------------------|
| ○ Controle | A- símbolos vazios - luz |
| △ 1 mg.l^{-1} | B- símbolos cheios - escuro |
| □ 10 mg.l^{-1} | |
| ◇ 100 mg.l^{-1} | |

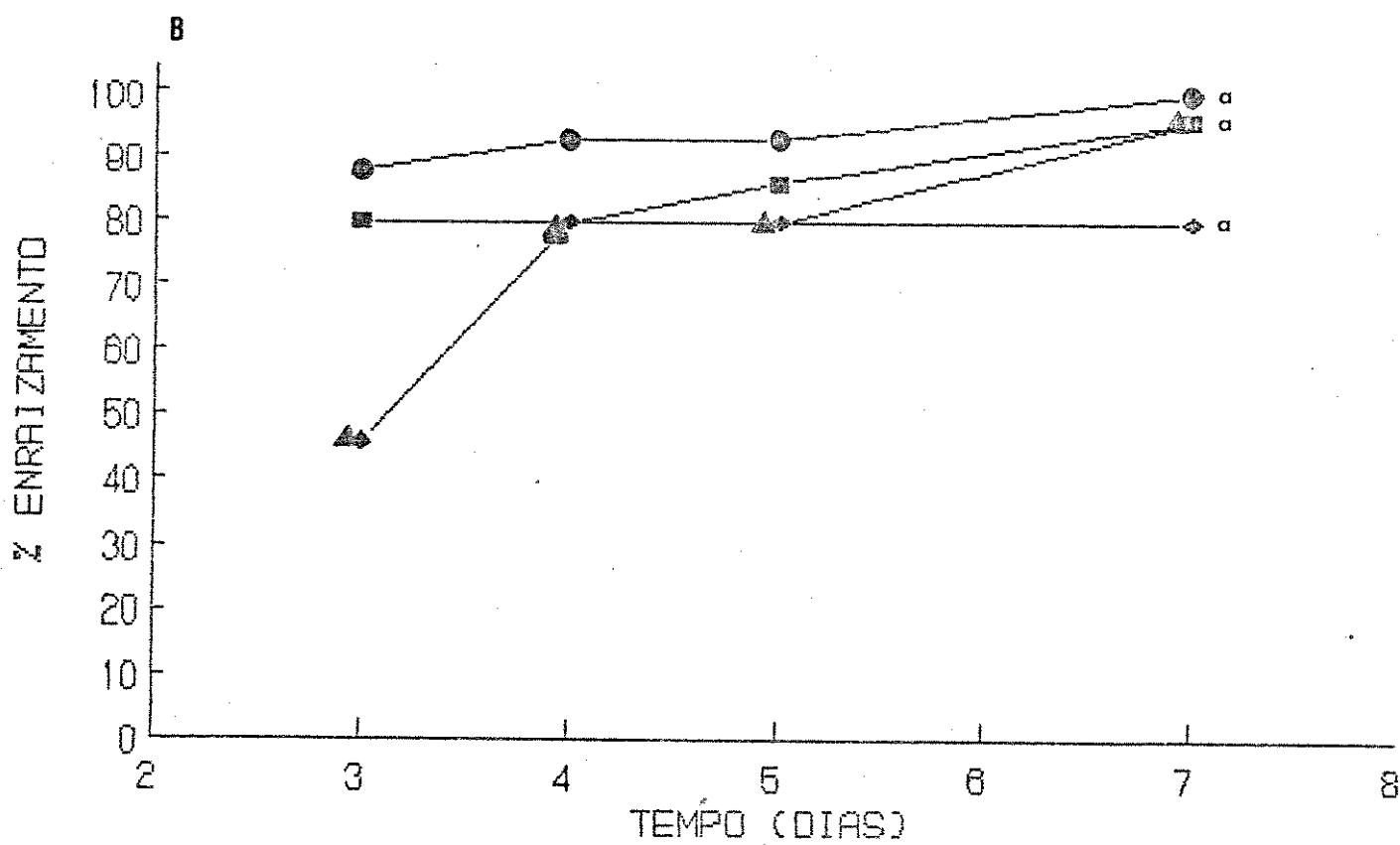
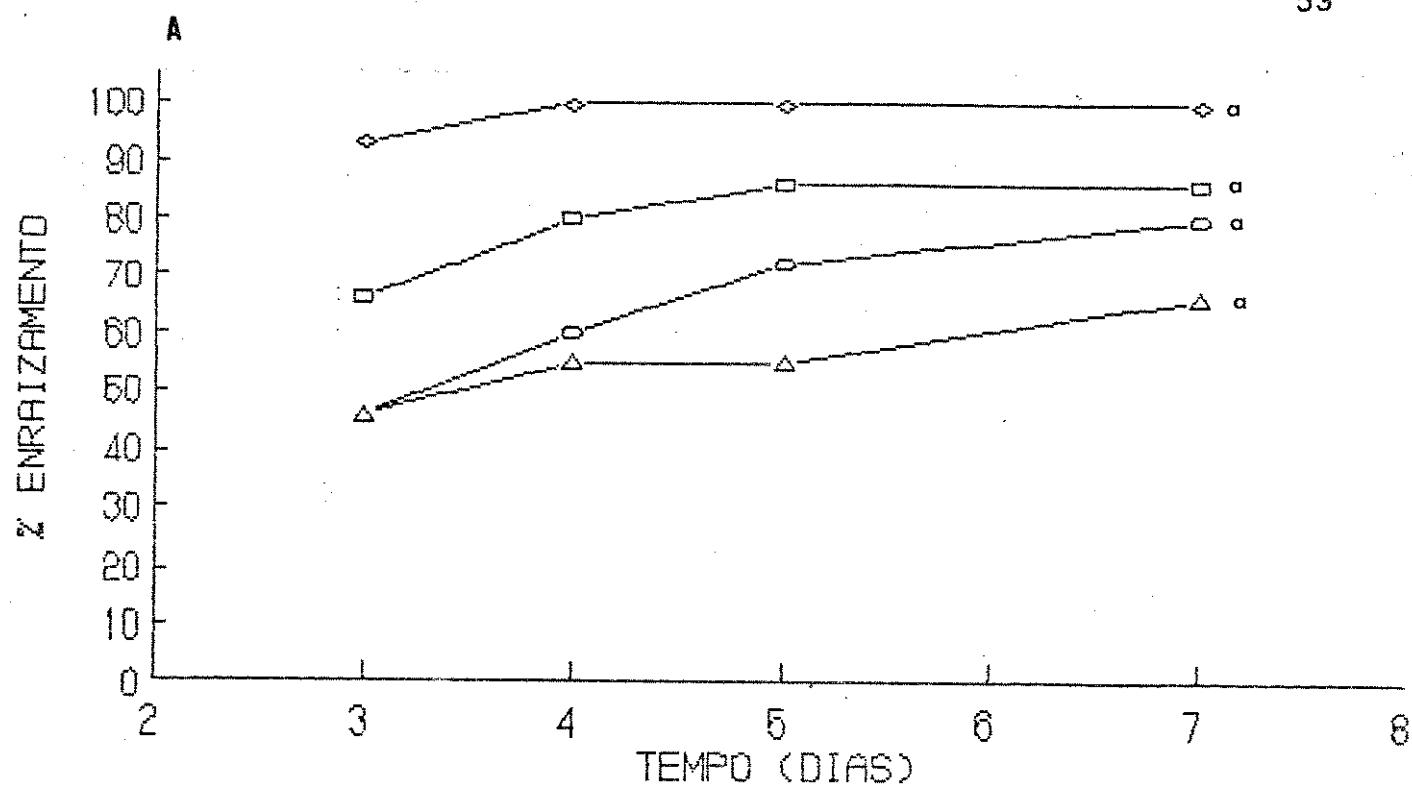


FIGURA 20. Efeito da aplicação exógena de IBA 100 mg.l⁻¹ no enraizamento de estacas de *P. vaginatum*, intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema na luz.

- Estaca Intacta símbolos vazios-tratadas com IBA
 - △ Sem Lâmina Foliar símbolos hachurados-controle
 - Sem Bainha
 - ◇ Sem Gema

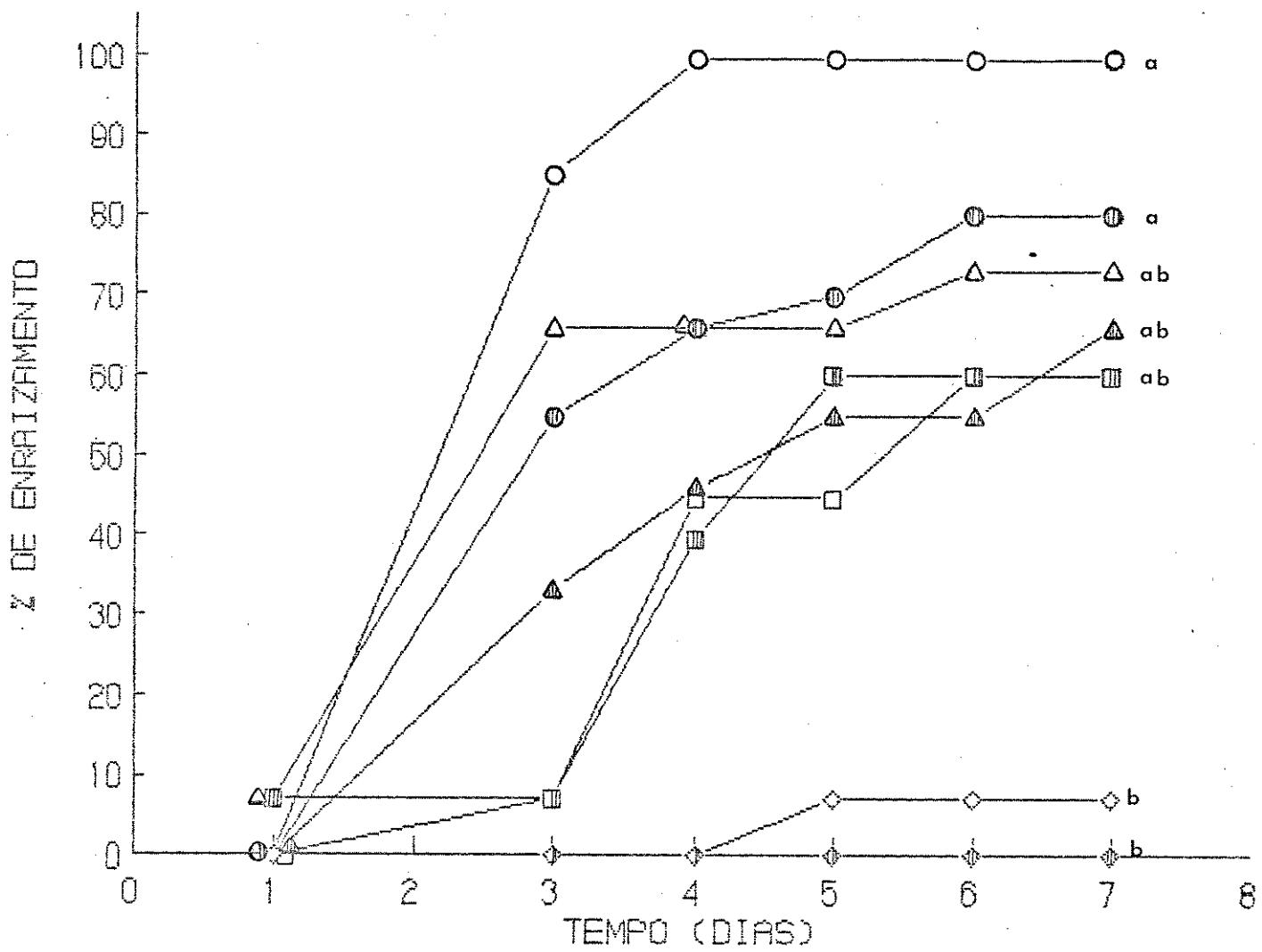
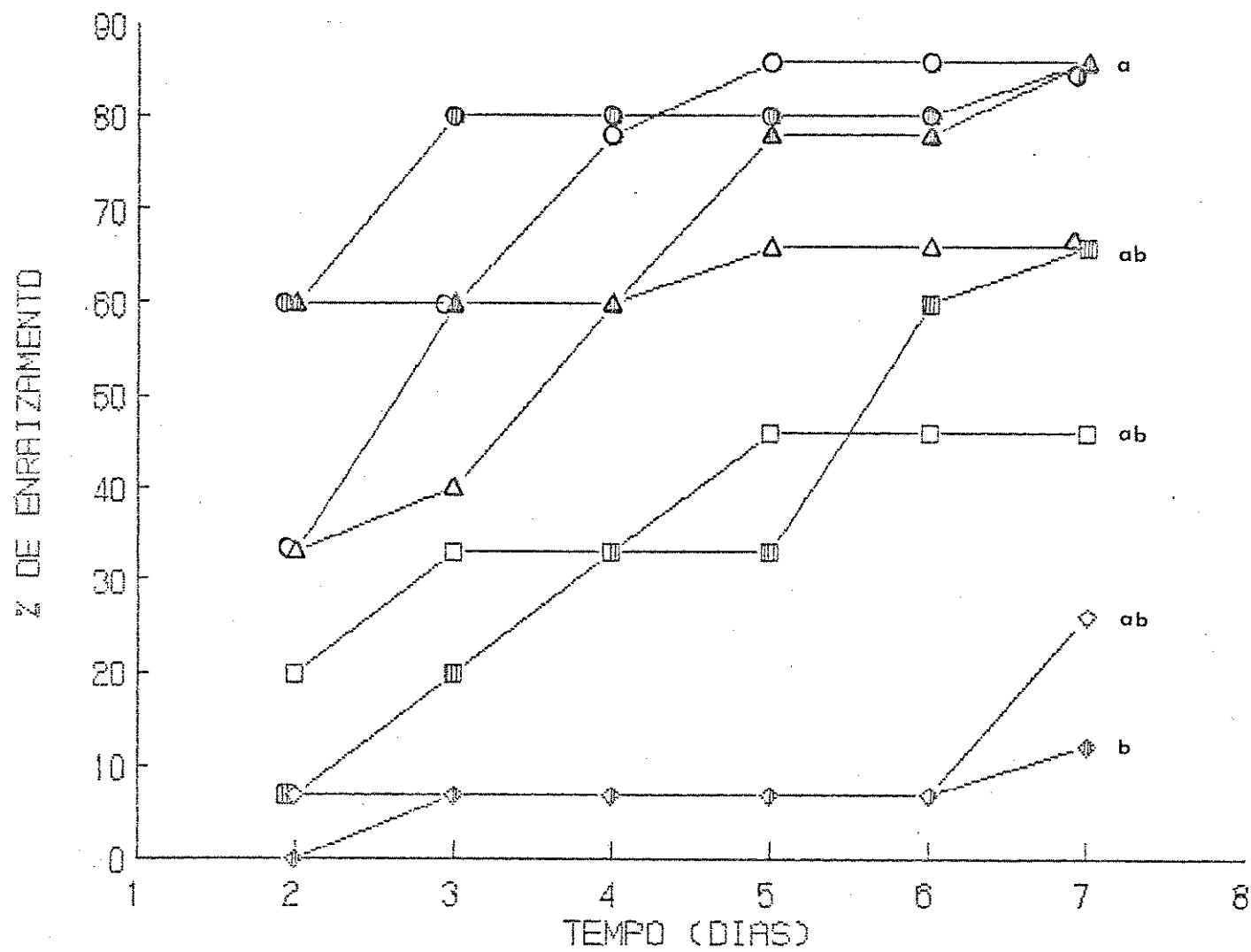


FIGURA 21. Efeito da aplicação de IBA 100 mg.l⁻¹ no enraizamento de estacas de *P. vaginatum*, intactas, sem lâmina foliar, sem bainha e sem gema no escuro.



escuro. Através da análise estatística podemos verificar que há diferença significativa apenas entre os tratamentos de estaca intacta com e sem aplicação de IBA e tratamento de remoção de lâmina foliar sem aplicação de IBA em relação à remoção de gema no tratamento controle (sem aplicação de IBA).

10. Efeito da aplicação de IBA em lanolina em estacas na luz e escuro:

10.1 Efeito de IBA, dissolvido em lanolina, em estacas intactas: A tabela 5 mostra o efeito da aplicação de IBA 0,5 e 0,1%, em lanolina, em estacas intactas na luz e no escuro. A análise estatística mostra que não há diferença significativa entre as diferentes concentrações de IBA na luz e no escuro.

10.2 Efeito da aplicação de IBA 0,1%, em lanolina, em estacas com remoção de partes na luz e escuro:

As figuras 22 e 23 mostram o efeito do IBA 0,1% em estacas intactas-sem gema e estacas nuas sem gema, na luz e escuro, respectivamente. O resultado da análise estatística mostra que não há diferença entre os tratamentos com lanolina pura e 0,1% de IBA em estacas intactas sem gema e estaca nua sem gema, na luz e no escuro, embora, na luz IBA tenha mostrado maior porcentagem de enraizamento em estacas nuas sem gema e em estaca intacta sem gema em relação aos tratamentos com lanolina pura.

11. Efeito de bloqueador de transporte de auxinas (TIBA) em estacas na luz e escuro:

TABELA 5. Efeito da aplicação de IBA 0,5 e 0,1%, dissolvidos em lanolina, em estacas intactas de P. vaginatum, na luz e escuro.

TRATAMENTOS		% DE ENRAIZAMENTO	
0,5 % IBA	LUZ	53	a
LANOLINA	ESCURO	53	a
0,1 % IBA	LUZ	80	a
LANOLINA	ESCURO	66	a

FIGURA 22. Efeito da aplicação de IBA 0,1%, em lanolina, em estacas de *P. vaginatum*, intactas sem gema e em estacas nuas sem gema, na luz.

- Intacta-S.Gema/Lanolina
- ◇ Intacta-S.Gema/IBA
- △ Estaca Nua-S.Gema/Lanolina
- Estaca Nua-S.Gema/IBA

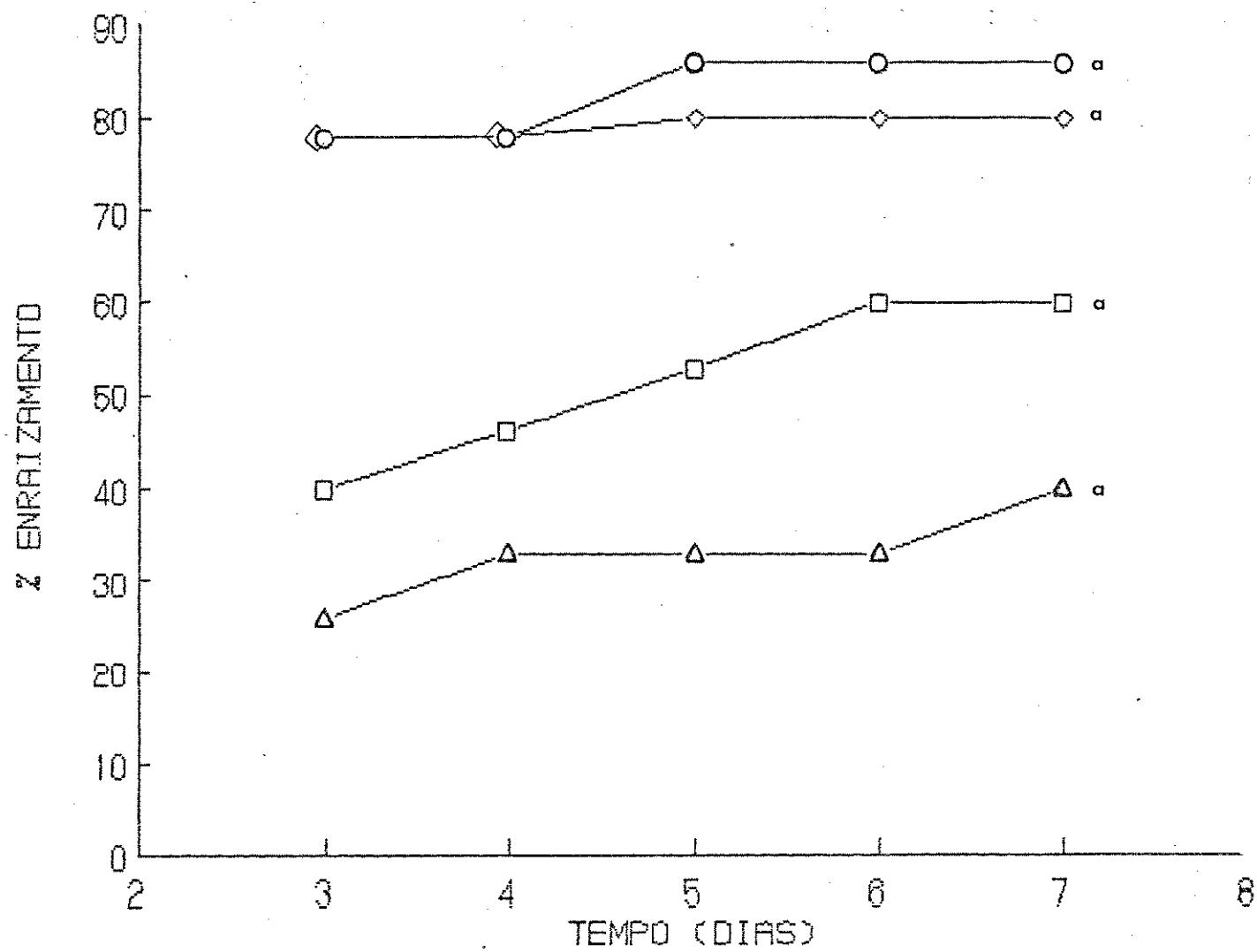
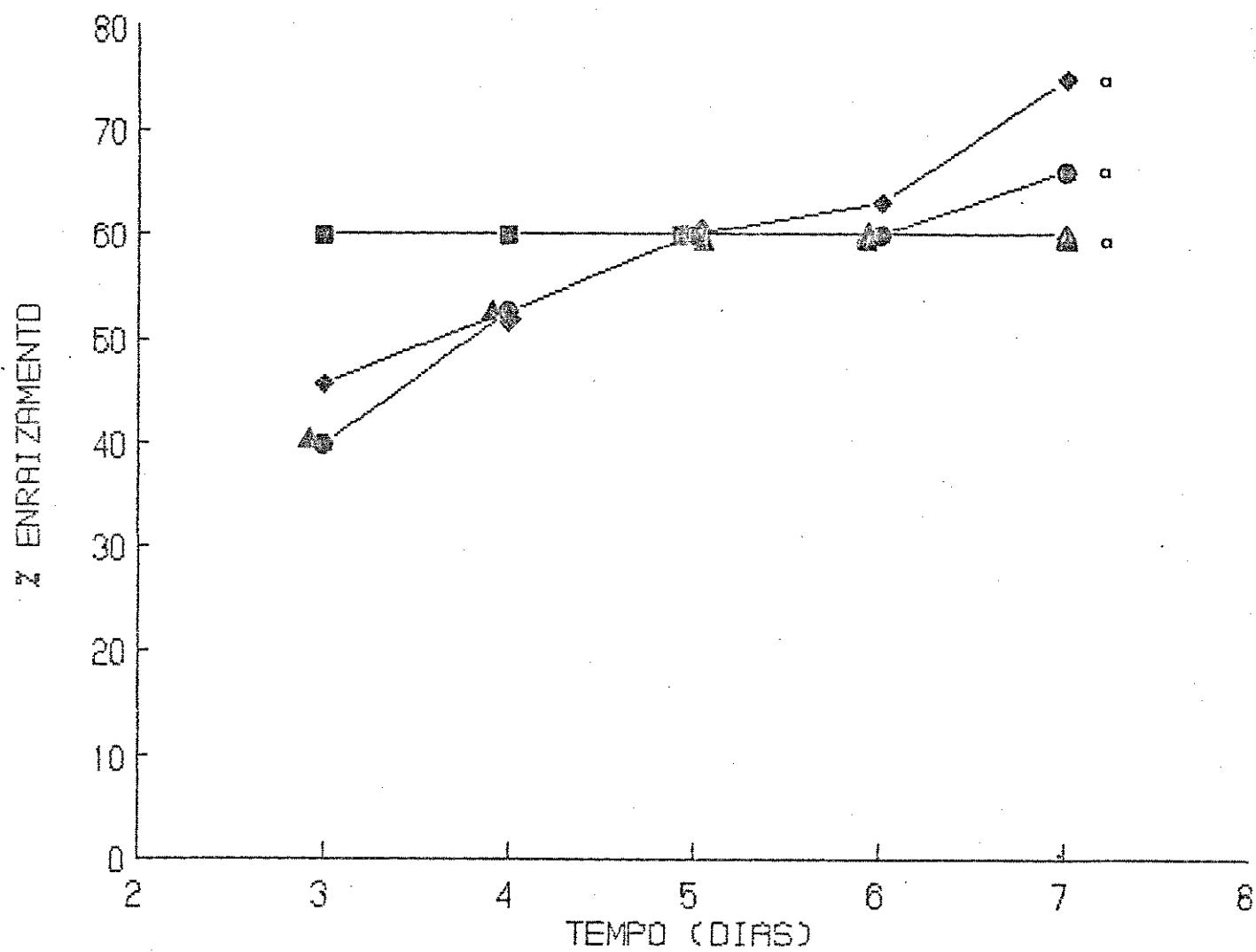


FIGURA 23. Efeito da aplicação de IBA 0,1%, em lanolina, no enraizamento de estacas de *P. vaginatum*, intactas sem gema e estacas nuas sem gema, no escuro.

- Intacta-S.Gema/Lanolina
- ▲ Estaca Nua-S.Gema/Lanolina
- ◆ Intacta-S.Gema/IBA
- Estaca Nua-S.Gema/IBA



11.1 Efeito de TIBA, em lanolina, no enraizamento de estacas na luz:

A figura 24 mostra o efeito do TIBA 0,5%, em lanolina, no enraizamento de estacas intactas e intactas sem gema na luz. Podemos verificar que não há diferença significativa entre os tratamentos intacta e intacta sem gema com lanolina pura ou TIBA em lanolina.

11.2 Efeito de TIBA em lanolina no enraizamento de estacas no escuro:

A figura 25 mostra o efeito do TIBA 0,5%, em lanolina, em estacas intactas e intactas sem gema no escuro. A análise estatística mostra que há diferença significativa entre os tratamentos de estacas intactas com lanolina e estaca intacta sem gema com TIBA. Aplicações de TIBA reduziram significativamente a porcentagem de enraizamento em estacas intactas sem gema em relação às estacas intactas com aplicação de lanolina pura.

11.3 Efeito de TIBA 0,5% e IBA 0,1%, em lanolina, na luz e escuro, em estacas intactas sem gema e estacas nuas sem gema:

A figura 26 mostra o efeito do TIBA e IBA em estacas intactas sem gema. A análise estatística dos resultados mostra que não houve diferença significativa entre os diferentes tratamentos em estacas intactas sem gema.

Na figura 27 temos o efeito de TIBA e IBA em lanolina na luz e escuro, em estacas nuas sem gema. Não há diferença significativa entre os tratamentos na luz. Também podemos constatar que não há diferença significativa entre os tratamentos com IBA e TIBA na luz e lanolina pura na luz e no escuro, mas há diferença significativa no tratamento com IBA

FIGURA 24. Efeito da aplicação de TIBA 0,5%, em lanolina, no enraizamento de estacas de *P. vaginatum*, intactas sem gema, na luz.

- Intacta/Lanolina
- △ Intacta-S.Gema/Lanolina
- Intacta/TIBA
- ◇ Intacta-S.Gema/TIBA

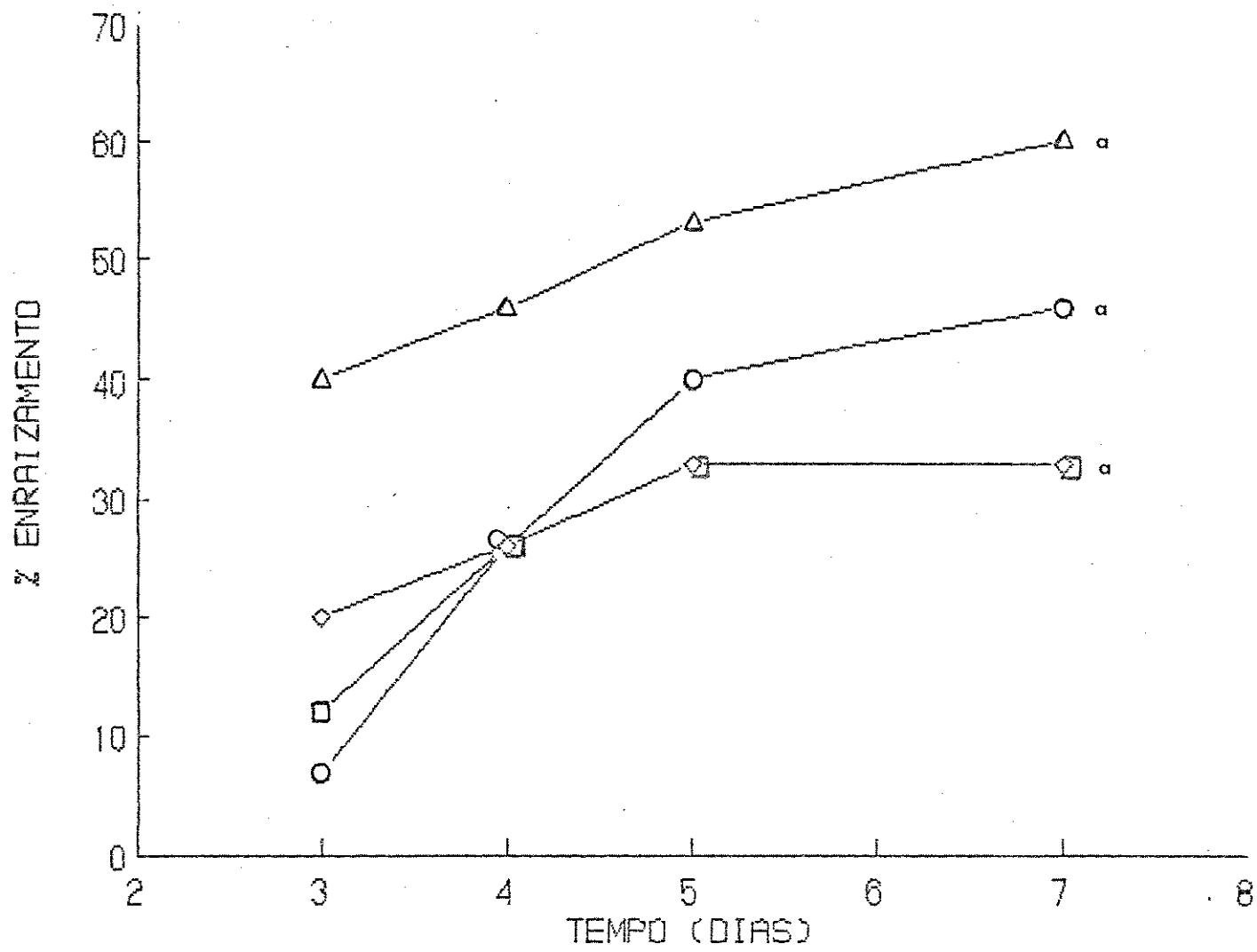


FIGURA 25. Efeito da aplicação de TIBA 0,5%, em lanolina, em estacas de *P. vaginatum*, intactas e intactas sem gema, no escuro.

- Intacta/Lanolina
- ▲ Intacta-S.Gema/Lanolina
- Intacta/TIBA
- ◆ Intacta-S.Gema/TIBA

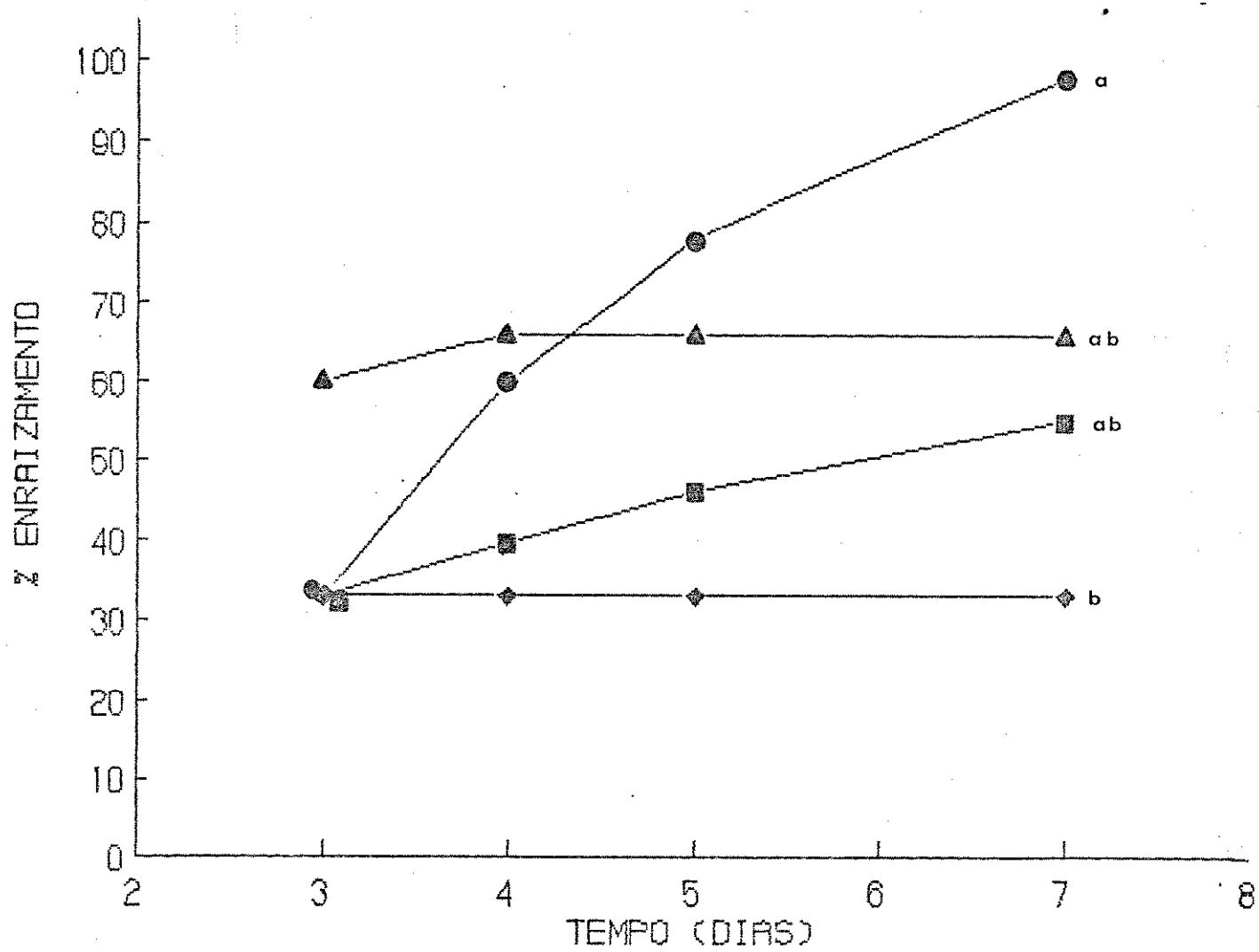


FIGURA 26. Efeito da aplicação de TIBA 0,5% e IBA 0,1%, em lanolina, na luz e escuro, em estacas de *P. vaginatum*, intactas sem gema.

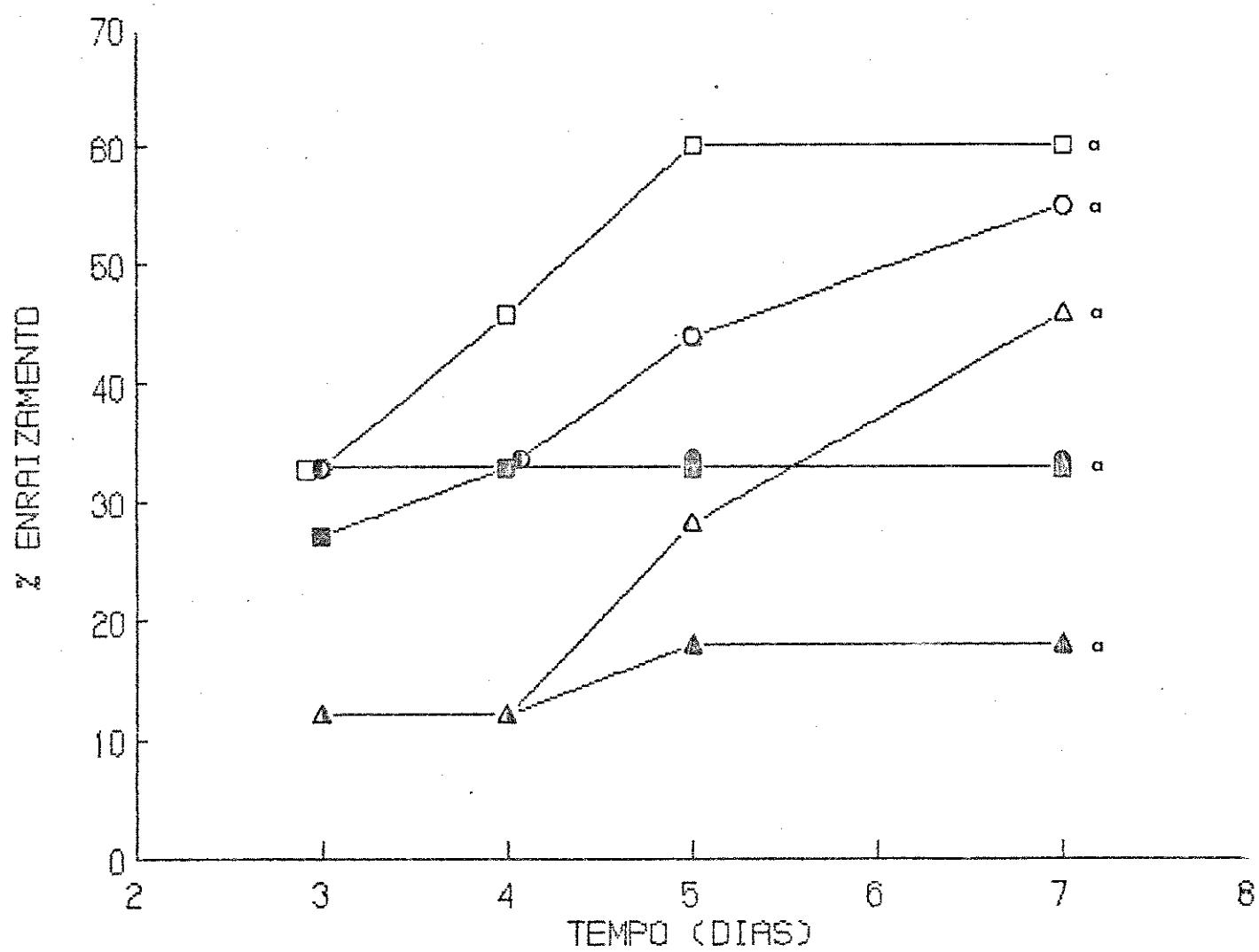
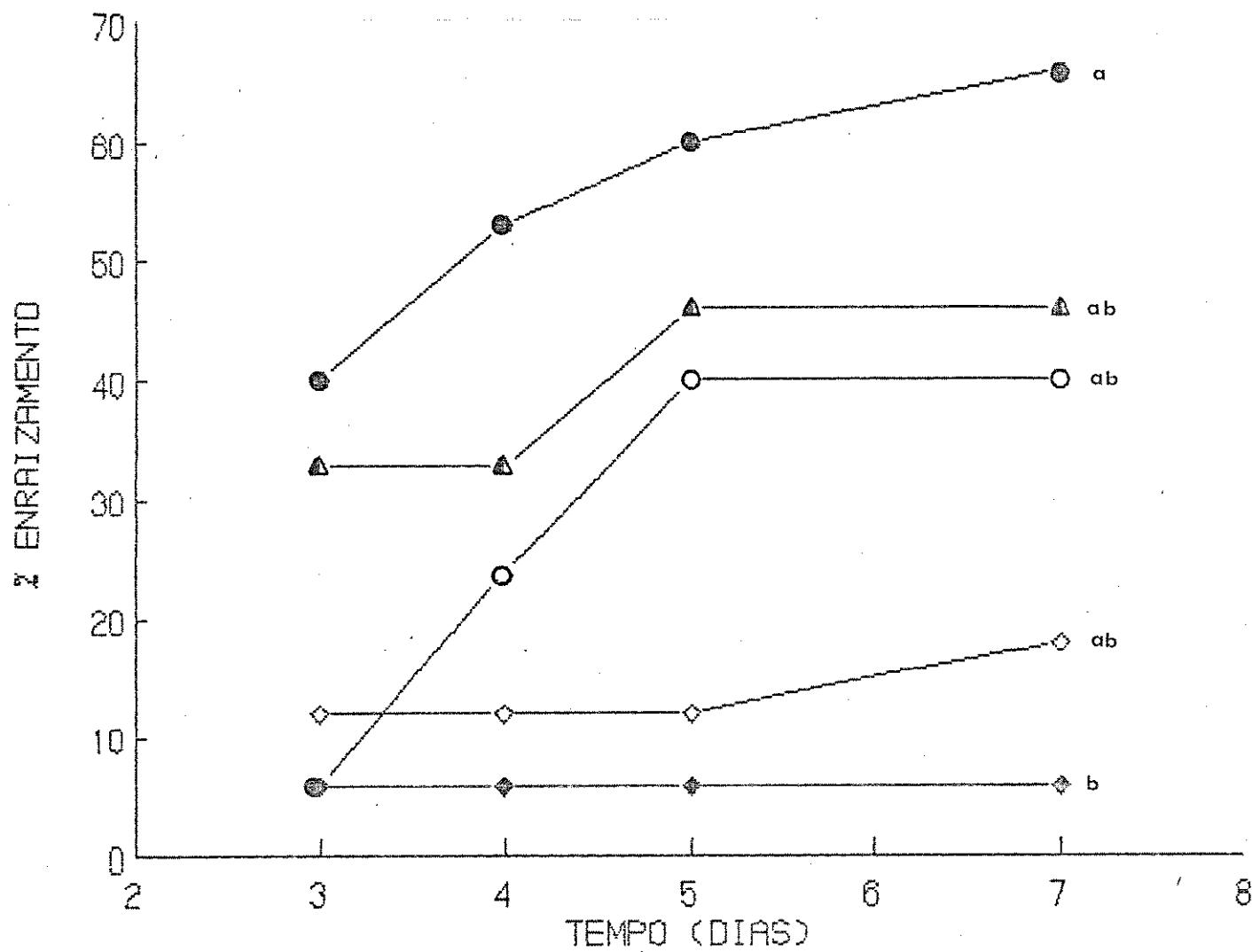


FIGURA 27. Efeito da aplicação de TIBA 0,5% e IBA 0,1%, em lanolina, na luz e escuro, em estacas de P. vaginatum nuas, sem gema.

- △ Estaca Nua-S.Gema/Lanolina símbolos vazios-luz
- ◇ Estaca Nua-S.Gema/TIBA símbolos cheios-escuro
- Estaca Nua-S.Gema/IBA



no escuro em relação ao TIBA no escuro. O TIBA reduziu significativamente a porcentagem de enraizamento no escuro em estacas intactas sem gema em relação ao tratamento com IBA no escuro.

12. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas intactas e com remoção da lâmina foliar durante todos os meses do ano:

12.1 Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas intactas durante todos os meses do ano:

Observando a figura 28 podemos verificar que o tratamento de escuro possui valores maiores de enraizamento em estacas intactas durante praticamente todos os meses do ano, em relação à luz. Também podemos perceber uma grande variação de porcentagens de enraizamento durante todo o ano.

12.2 Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas com remoção da lâmina foliar durante todos os meses do ano:

A figura 29 mostra que o escuro promove o enraizamento de estacas com remoção da lâmina foliar durante todos os meses do ano. Na luz há redução do enraizamento, sendo que essa redução chega a ser total (0% de enraizamento) em muitos meses do ano.

FIGURA 28. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas intactas de *E. vaginatum*, durante todo o ano (1= janeiro/12= dezembro).

- Intacta/Luz
- Intacta/Escuro

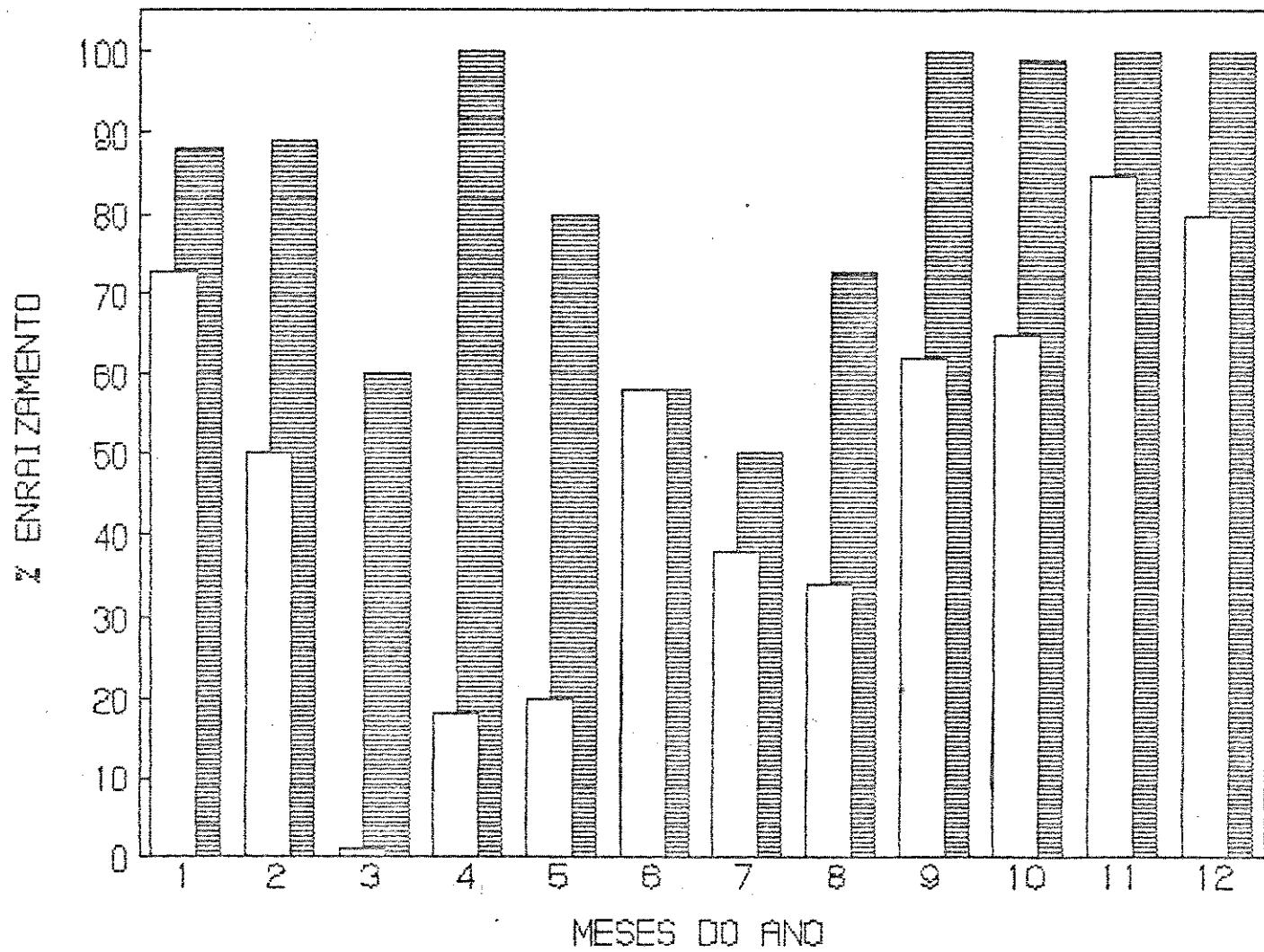
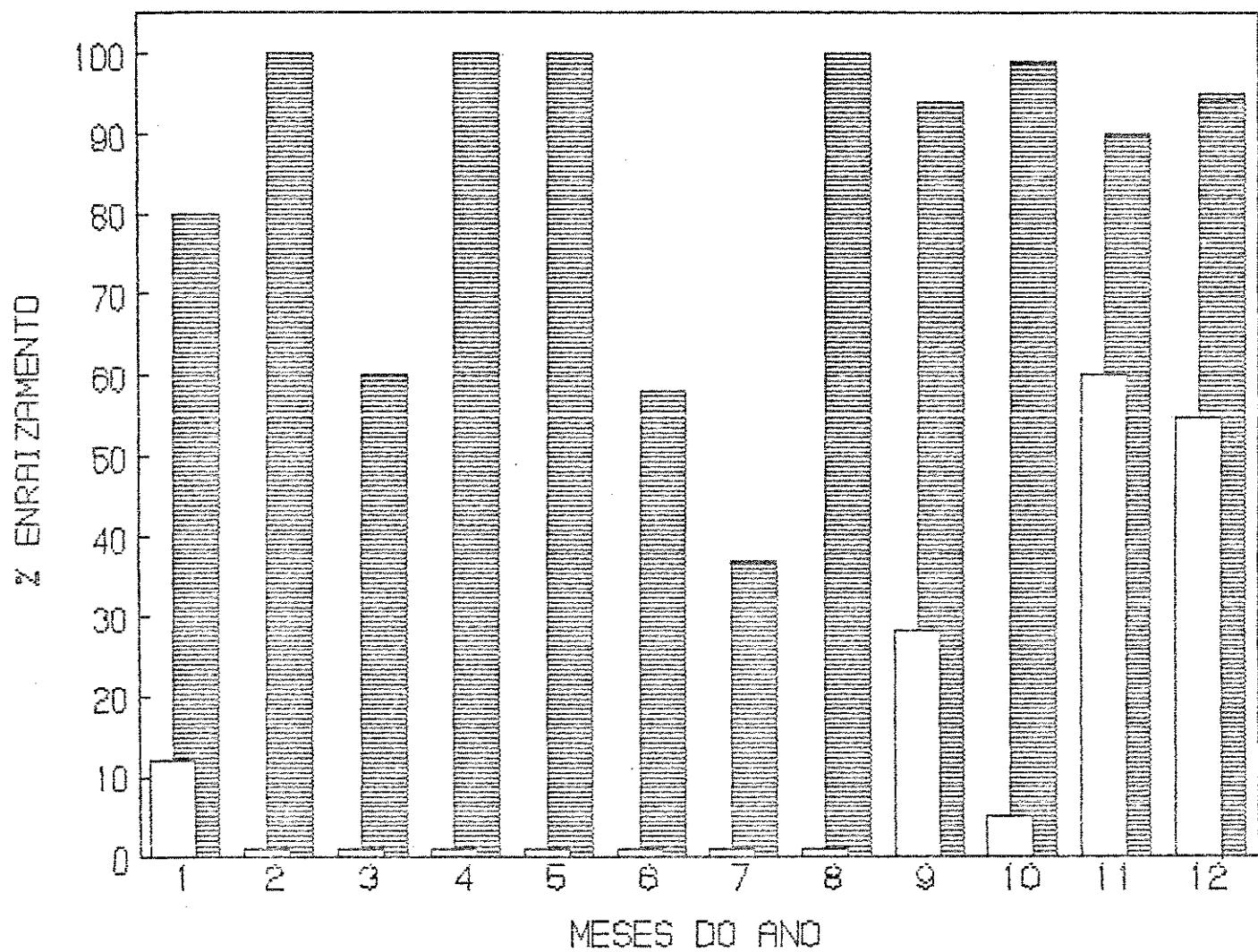


FIGURA 29. Efeito da luz e escuro no enraizamento de estacas de P. vaginatum, com remoção da lâmina foliar durante todo o ano (i= janeiro/12= dezembro)

- Estaca Sem Lâmina/Luz
- Estaca Sem Lâmina/Escuro



IV. DISCUSSÃO:

Os resultados mostram que estacas de Paspalum vaginatum apresentam maior porcentagem de enraizamento no escuro em relação à luz. ELIASSON (1978) trabalhando com Pisum sativum constatou que o baixo nível de irradiância satisfaz a demanda de fotossintatos para as estacas. Assim, um possível caminho para minimizar o efeito adverso da luz no enraizamento é o uso de luz de baixa irradiância nas estacas até que as raízes estejam formadas. Ainda sob este aspecto, ELIASSON (1980), trabalhando com estacas de ervilha, constatou que a irradiação da base do entrenó das estacas com luz branca durante o período de enraizamento causou pronunciada inibição do enraizamento. O grau de inibição do enraizamento foi dependente do nível de irradiância na base do entrenó e o nível de irradiância nas folhas. As raízes não são formadas se o nível baixo de irradiância nas folhas é combinado com o alto nível de irradiância na base.

A iluminação direta na região, das estacas, onde estão se formando os primórdios, pode inibir fortemente o processo de enraizamento (ELIASSON, 1978; STRONQUIST & ELIASSON, 1979; ELIASSON, 1980; HUSS-DA-NEEL et al., 1980).

Em estacas de P. vaginatum os diferentes tratamentos com luz localizada não mostram diferenças significativas, embora seja possível observar que quando a região do nó caulinar ou a estaca como um todo permanece no escuro ocorrem valores maiores de porcentagem de enraizamento (Figs. 14 e 15).

A importância da folha e da gema na formação de raízes em estacas tem sido verificada através da remoção destes órgãos (ERIKSEN, 1973; ALTMAN & WAREING, 1975). A remoção da lâmina foliar de estacas de P. vaginatum na luz (Fig. 5) levou a uma redução significativa do enraizamento em relação à remoção no escuro. Este dado sugere que a fotossíntese realizada pela folha esteja envolvida no processo de enraizamento.

Em estacas de P. vaginatum a exposição da gema à luz e ao escuro estatisticamente não mostrou diferença significativa, embora possa-se constatar que a exposição da gema ao escuro mostrou valores mais altos de porcentagem de enraizamento em relação à luz (Fig. 5). Através dos dados obtidos podemos constatar que a remoção de folha e gema, na luz, podem reduzir fortemente a capacidade das plantas iniciarem raízes adventícias. MASSEI & VÁLIO (1983) trabalhando com Lycopersicon mostraram que os tratamentos com plantas desfolhadas levaram a uma redução do número de raízes. Resultados semelhantes foram obtidos por ALTMAN & WAREING (1975), trabalhando com estacas de feijão, onde observaram redução na iniciação de raízes adventícias pela remoção de folhas.

GUPTA *et al.*, 1977 trabalhando com Phaseolus mungo verificaram que a produção de raízes adventícias é marcadamente influenciada pela qualidade de luz, a qual exerce este efeito através de fatores nutricionais e regulatórios (o enraizamento foi maior no escuro, seguido por vermelho e depois luz branca). As estacas cultivadas em luz vermelha extrema não enraizaram.

O efeito de diferentes qualidades de luz no enraizamento de estacas de Paspalum vaginatum não foram conclusivos. A tabela 1 mostra que

não há diferenças significativas entre os tratamentos de luz de diferentes qualidades aplicados continuamente ou em choque. A aplicação de luz vermelha na estaca como um todo ou quando a lâmina foliar foi iluminada não mostrou diferença significativa no enraizamento em relação ao tratamento onde somente a região do nó caulinár foi iluminado (Fig. 16). No entanto, a exposição da gema à luz vermelha mostrou uma promoção significativa no enraizamento em relação à luz branca (Fig. 11). Estes resultados sugerem que talvez a bainha possa estar agindo como filtro impedindo a entrada ou agindo como captadora da luz. Quando das estacas é retirada a bainha, ficando a gema exposta, em contraste com o resultado anterior constata-se que há promoção significativa do enraizamento (Fig. 11). Pelos experimentos realizados não foi possível esclarecer o papel do fitocromo no enraizamento de estacas de Paspalum vaginatum.

O conteúdo de carboidratos nas estacas é considerado importante para o sucesso do enraizamento (OKORO & GRACE, 1976). Em estacas de Paspalum vaginatum verificou-se uma quantidade menor de carboidratos em estacas que permaneceram no escuro por 7 dias e uma porcentagem maior de enraizamento. As estacas mantidas na luz pelo mesmo período mostraram uma maior quantidade de carboidratos e uma porcentagem de enraizamento menor.

A adição de sacarose 10% ao meio onde a estaca está enraizando levou à redução do processo de enraizamento em relação ao controle ou adição de 5% de sacarose. O conteúdo de carboidratos solúveis totais aumentou quando foram adicionados ao meio 10% de sacarose. Neste tratamento houve inibição do processo de enraizamento (Tabela 3).

Estes resultados sugerem, que para *P. vaginatum* o conteúdo de carboidratos é importante, mas altas concentrações podem levar a uma inibição do processo de enraizamento.

NELSON & GORHAM (1957), estudando a translocação de sacarose radioativa dada à folha de soja, encontraram alta translocação para as raízes de plantas mantidas no escuro e uma translocação muito pobre quando as plantas eram mantidas na luz. De acordo com estes autores, a mobilização do suprimento exógeno de açúcar nas folhas é prejudicado na luz.

O uso de bloqueador de fotossíntese, DCMU, no enraizamento de estacas de *P. vaginatum* mostrou que os produtos da fotossíntese são importantes no processo de enraizamento na luz; no escuro não houve efeito. A Tabela 4 mostra a redução da porcentagem de enraizamento quando a folha das estacas de *P. vaginatum* foi tratada com inibidor de fotossíntese em relação às estacas controle na luz.

O processo de enraizamento é freqüentemente estimulado quando as estacas estão em condições favoráveis para a fotossíntese. No entanto alta taxa de fotossíntese e o alto nível de carboidratos nas estacas, podem muitas vezes levar a inibição do enraizamento (ERIKSEN, 1974). LOVEL et al. (1971 e 1972) mostraram que o alto nível endógeno de carboidratos nas estacas inibe a iniciacão de raízes adventícias. Também demonstraram que a remoção dos centros naturais de consumo de produtos da fotossíntese por decapitação e remoção das gemas, pode causar acúmulo de carboidratos e deste modo podem levar a uma inibição do processo de enraizamento. O enraizamento aumenta a mobilização de carboidratos das folhas para o local de formação de raízes.

Diversos autores têm mostrado que o suprimento de açúcar para a estaca sob baixa luminosidade favorece o enraizamento, mas não favorece quando fornecido sob alta intensidade luminosa (VEIERSKOV *et al.*, 1976; WELANDER, 1978).

A formação de raízes adventícias depende de numerosos fatores, entre eles os fitormônios possuem um papel crucial (BATTEN & GOODWIN, 1978 *in* MALDINEY *et al.*, 1986). Auxina é provavelmente a mais importante substância de crescimento envolvida neste processo, desde que aplicações exógenas de AIA ou auxinas sintéticas estimulam o processo de propagação de plantas (MALDINEY *et al.*, 1986). A energia luminosa pode afetar o metabolismo de auxinas e é possível que a irradiação afete o enraizamento através de auxinas (ERIKSEN, 1974; TILLBERG, 1974).

A iniciação e o crescimento da raiz podem ser inibidos pela luz, especialmente quando a luz atinge a área onde o primórdio radicular está se desenvolvendo (KAWASE, 1965 ; ELIASSON, 1978). O efeito inibitório da irradiação na base do entrenó pode ser neutralizado por baixas concentrações de IBA. O fato do enraizamento em estacas com base irradiada responderem a baixas concentrações de IBA indica que a luz diminui o nível de auxina endógena ou impede a ação da auxina na formação das raízes (ELIASSON, 1980).

FADL & HARTMAN (1967) constataram que fatores endógenos de enraizamento, como auxina, controlam o enraizamento e são produzidos pelas folhas e/ou gemas. HESS (1969) propôs que a luz causa uma diminuição no nível de cofatores de enraizamento, os quais agem sinergisticamente com a auxina na formação de raízes.

O efeito inibidor da alta irradiância na formação de raízes pode ser causado pela concentração supra-ótima de carboidratos em relação ao nível endógeno de auxina (NANDA et al., 1971; GREENWOOD & BERLYN, 1973; ERIKSEN, 1974; ALTMAN & WAREING, 1975).

Uma interação auxina-carboidrato oferece uma possível explicação para as diferentes respostas de enraizamento em diferentes espécies de plantas, na luz (HANSEN & ERIKSEN, 1974). A produção de fotossintétos e capacidade de produção e translocação de auxinas são influenciados pela irradiância, podendo determinar o balanço carboidrato-auxina e com isto o potencial de enraizamento das estacas (HANSEN et al., 1978).

A irradiância afeta a formação de raízes de uma maneira complexa, sugerindo seu envolvimento no processo de enraizamento bem como durante o crescimento vegetativo da planta origem das estacas (HANSEN et al., 1978). A condição de luz durante o crescimento vegetativo de plantas origem de estacas pode influenciar o metabolismo de auxina (TILLBERG, 1974) bem como sua translocação (NAQVI & GORDON, 1967). Assim, pode-se dizer o pré-tratamento de irradiância durante o crescimento das plantas pode afetar o estado hormonal das estacas (HANSEN, 1976).

Em muitas espécies, o enraizamento tem se mostrado sensível ao fotoperíodo. O fotoperíodo longo tem sido estimulatório em algumas espécies (WHALLY & COCKSHULL 1976 in STROMQUIST & ELIASSON, 1979). No entanto, HANSEN & ERNSTSEN (1982) trabalhando com enraizamento de *Pinus sylvestris* verificaram que o fotoperíodo curto aumentou o número de raízes e a porcentagem de enraizamento de estacas de *P.sylvestris*.

BIRAN & HALEVY (1973) trabalhando com Dahlia constataram que nenhuma diferença foi encontrada no enraizamento de estacas provenientes de plantas vegetativas crescendo sob diferentes fotoperíodos. Da mesma maneira, estacas de P. vaginatum, provenientes de plantas mantidas em dias longos e dias curtos não mostraram diferenças significativas na porcentagem de enraizamento na luz e no escuro.

A variação sazonal afeta o crescimento vegetativo das plantas. As condições de crescimento vegetativo são de grande importância no subsequente processo de enraizamento de estacas.

O estado fisiológico da planta é afetado pela temperatura, fotoperíodo, irradiação, etc. No geral, a diminuição da irradiação durante o crescimento da planta origem de estacas resulta no aumento do número de raízes por estaca (HANSEN & ERNSTSEN 1982).

As mudanças nos níveis de promotores e inibidores endógenos tem sido atribuída a variação sazonal (FADL & HARTMANN 1967).

ROBERTS & FUCHIGAMI (1973) constataram que a gema vegetativa estimula o enraizamento no verão e outono, inibindo o enraizamento no inverno, com a inibição diminuindo progressivamente até o final do inverno. Em Paspalum vaginatum também foi observada uma redução na porcentagem de enraizamento das estacas nos meses de inverno (junho e julho).

A influência da sazonalidade na porcentagem de estacas enraizadas e velocidade de formação de raízes demonstram a importância das condições de crescimento vegetativo da planta origem de estacas. A irradiação durante a fase de crescimento da planta origem das estacas é um importante fator para o subsequente processo de enraizamento (BIRAN

& HALEVY, 1973; HANSEN & ERNSTSEN 1982).

Além dos já mencionados, outros fatores parecem afetar a capacidade de enraizamento. São importantes o pré-condicionamento da planta origem das estacas e o tratamento de escuro durante a fase de iniciação de raízes. O escuro estimula a capacidade de enraizamento, especialmente em concentrações ótimas de IBA (WELANDER, 1985). A promoção do processo de enraizamento é mais eficiente quando as estacas são retiradas de plantas com crescimento vegetativo em baixa intensidade luminosa.

O efeito inibitório da alta irradiação na formação de raízes também pode ser explicada por fotodestruição e diminuição do transportador basípeto de auxina endógena (JARVIS & SHAHEED, 1987).

Em estacas de *P. vaginatum* na luz, a aplicação de IBA 100 mg.l^{-1} levou a uma promoção significativa do enraizamento em relação aos tratamentos de estacas com remoção de gema com e sem aplicação de IBA (Fig. 20). No escuro houve promoção significativa no enraizamento de estacas intactas com e sem aplicação de IBA e estacas com remoção de lâmina foliar sem aplicação de IBA em relação à remoção de gema sem aplicação de IBA (Fig. 21).

ANAND et al. (1972) trabalhando com estacas de *Ipomoea fistulosa* constataram que IBA aumentou o número de raízes. O aumento mostrou-se mais pronunciado com IBA 100mg.l^{-1} comparado com 10mg.l^{-1} .

Diversos trabalhos relatam que a auxina é favorável somente durante a primeira fase de iniciação das raízes (MONHAMMED & ERIKSEN, 1974). Isto significa que após a iniciação das raízes, o conteúdo endógeno de auxina deve ser reduzido, sendo esta redução possivelmente

realizada pela AIA-oxidase.

No presente trabalho, observou-se que a remoção da gema de estacas de *P. vaginatum* levou à redução do enraizamento na luz e no escuro, com e sem aplicação exógena de IBA, em solução aquosa. No entanto, embora o enraizamento em estacas intactas com remoção da gema, com aplicação de IBA 0,1% em lanolina, na luz não tenha apresentado diferença significativa em relação ao controle, pode-se observar porcentagens maiores de enraizamento em estacas nuas com remoção de gema que receberam aplicação de IBA. Assim, pode-se sugerir que a auxina, em lanolina, estimula o enraizamento em estacas *P. vaginatum* com remoção de gema. A remoção da gema leva a inibição do processo de enraizamento, mas esta inibição é menos acentuada quando na estaca está presente a lâmina foliar. Isto sugere a importância da gema na formação de raízes, sendo esta, possivelmente, a região de percepção do estímulo para a iniciação do enraizamento.

A atuação de AIA na formação de raízes (NANDA et al., 1971; ALTMAN & WAREING, 1975) sugere que o aumento endógeno deste hormônio na base da estaca ou um tratamento com aplicação exógena poderia afetar imediatamente o acúmulo de outros fatores que são necessários à rizogênese.

O efeito do AIA na indução da formação de raízes é dependente da área foliar, sendo tanto maior o número de raízes quanto maior o número de folhas mantidas na estaca.

A aplicação de IBA em solução aquosa e em pasta de lanolina em estacas de *P. vaginatum* estimula o enraizamento na luz e não há diferença significativa no escuro. Os resultados mostram, que possivelmen-

te, as estacas respondem com comportamentos semelhantes em relação ao enraizamento quando a elas é fornecido IBA por um determinado período (solução aquosa) ou continuamente (pasta de lanolina).

O efeito promotor das auxinas na formação das raízes foi testado através da aplicação do ácido 2,3,5 triiodobenzídico (TIBA).

O TIBA promove a destruição de auxina; isto foi demonstrado em tecido de ervilha (WINTER, 1968 in AUDUS, 1972). O TIBA pode bloquear a absorção de AIA ou imobilizá-lo no tecido, possivelmente através da promoção de ligação do AIA com proteínas e isto pode causar um bloqueio do transporte de AIA (AUDUS, 1972).

BATTEN & GOODWIN (1981) trabalhando com Vigna radiata observaram que inibidores de auxinas como TIBA e o ácido N-i naftil fitalâmico (NPA) inibiam a formação de raízes adventícias induzidas pela aplicação de IBA. FABIJAN et al. (1981) trabalhando com hipocótilo de plântulas de Helianthus annuus verificaram que o TIBA diminui o número de primórdios radiculares.

A aplicação de TIBA em estacas de P. vaginatum levou a inibição do processo de enraizamento, quando aplicado em estacas que foram mantidas no escuro, na luz não houve efeito significativo. O efeito não significativo do TIBA na luz possivelmente se dá porque a luz afeta a translocação de auxina.

Tendo em vista os resultados apresentados, podemos concluir que, de maneira geral, a luz reduz o enraizamento das estacas de P. vaginatum.

Um efeito direto da luz poderia ser devido à fotossíntese, aumentando os carboidratos a um nível supra-ótimo, bem como uma maior transloca-

cão para a região da formação das raízes. Indiretamente, a luz poderia reduzir o enraizamento, a) estimulando a síntese ou ativação de um inibidor; b) inibindo ou inativando cofatores de enraizamento; c) estimulando a síntese ou ativação de oxidases (AIA-oxidase); d) dificultando transporte de AIA endógeno para a região de formação das raízes. Este efeito indireto da luz poderia se dar via lâmina foliar, bainha ou gema, que apresentam tecidos clorofilados.

Outro fato que chamou atenção nos experimentos apresentados foi o alto coeficiente de variação dos resultados. Como todos os experimentos foram realizados nas mesmas condições de luz, temperatura e umidade, é muito pouco provável que fatores externos, durante os experimentos, tenham sido os responsáveis pela alta variabilidade dos resultados. Um aumento na amostragem, também, não diminuiu a variabilidade. Nos experimentos descritos neste trabalho foram, usualmente, utilizadas 5 repetições de 3 estacas (15 estacas por tratamento). Um experimento em que foram utilizadas 20 repetições de 5 estacas (100 estacas) mostrou um coeficiente de variação de 49,5%. Desta maneira, verifica-se que a alta variabilidade dos dados obtidos não se deveu apenas a pequena amostragem utilizada.

Uma explicação para a alta variabilidade nos resultados pode ser devido ao material estudado. As plantas, das quais foram retiradas as estacas, eram todas originadas de um único rizoma, portanto material geneticamente idêntico (salvo alguma mutação somática). Assim, se o material original apresentasse alta variabilidade na regulação gênica para o enraizamento, esta característica foi mantida através da reprodução vegetativa do material original.

V. RESUMO:

O objetivo deste trabalho consistiu em verificar a maneira pela qual fatores externos e internos afetam a formação de raízes adventícias em estacas provenientes de rizomas de Paspalum vaginatum (Gramineae).

Foram utilizadas estacas de plantas cultivadas em casa de vegetação em fotoperíodo natural. Por ocasião da montagem dos experimentos, as estacas foram coletadas preferencialmente da parte apical do rizoma.

Dentre os fatores, a luz e o balanço carboidratos-auxina parecem ser fatores fundamentais para o enraizamento de estacas. A manutenção de estacas no escuro durante o período de enraizamento promove a formação de raízes adventícias. A luz inibe a formação de raízes principalmente quando aplicada diretamente na parte da estaca onde se formam as raízes. Um efeito direto da luz poderia ser devido à fotossíntese, aumentando os carboidratos a um nível supra-ótimo, bem como uma maior translocação para a região da formação das raízes.

A remoção da bainha, deixando a gema exposta, reduziu o enraizamento das estacas na luz, sugerindo que talvez seja a gema a região de percepção do estímulo para a iniciação da formação de raízes.

A presença da folha na estaca é importante para a formação de raízes, a remoção desta leva à redução do processo de enraizamento. Este dado sugere que a fotossíntese da folha está envolvida na iniciação de raízes. A lâmina foliar também é importante na produção de co-fatores de enraizamento; síntese ou ativação de um inibidor; síntese

ou ativação de oxidases.

O conteúdo de carboidratos nas estacas é importante para o enraizamento. A alta taxa de fotossíntese e o alto nível de carboidratos nas estacas podem levar à inibição do enraizamento.

Em muitas espécies, o enraizamento tem se mostrado sensível ao efeito do fotoperíodo. Estacas de *P. vaginatum*, provenientes de plantas crescidas em dias longos e dias curtos não tiveram efeito no enraizamento.

A produção de raízes adventícias é marcadamente influenciada pela qualidade de luz. Através da aplicação de diferentes qualidades de luz em estacas de *P. vaginatum* não foi possível esclarecer o papel do fitocromo no enraizamento.

A aplicação de IBA estimulou o enraizamento de estacas na luz. No escuro não houve efeito. Isto sugere que a luz dificulta provavelmente a translocação de auxina para a região de formação das raízes. A aplicação de TIBA levou à inibição do enraizamento de estacas quando aplicado em estacas no escuro; na luz não houve efeito significativo. O efeito não significativo de TIBA na luz se dá, provavelmente, porque a luz influencia a síntese, transporte e metabolismo de auxina, cofatores ou inibidores do enraizamento.

Estacas de *P. vaginatum* apresentaram alta variabilidade nos resultados, embora fossem originadas de um único rizoma, portanto material geneticamente idêntico. Assim, acredita-se que o material apresente alta variabilidade na regulação gênica e esta característica foi mantida através da reprodução vegetativa do material utilizado.

VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- AHMAD, A.; ANDERSEN, A.S. & ENGVILD, K., 1987. Root growth and ethylene evolution of pea cuttings in response to chloroindole auxins. Physiologia Pl., 69:137-40.
- ALMEIDA, F.S. & RODRIGUES, B.N., 1985. Guia de herbicidas; contribuição para o uso adequado em plantio direto e convencional. Londrina, IAPAR. 468p.
- ALTMAN, A. & WAREING, P.F., 1975. The effect of IAA on accumulation and basipetal sugar transport of C¹⁴-labelled assimilates in relation to root formation in Phaseolus vulgaris cuttings. Physiologia Pl., 33:32-8.
- ANAND, V.K.; CHIBBAR, R.N. & NANDA, K.K., 1972. Effects of GA₃ and IBA on rooting and on sprouting of buds on stem cuttings of Ipomoea fistulosa. Plant Cell Physiol., 13:917-21.
- ____ & HEBERLIN, G.T., 1975. Seasonal changes in the effects of auxin on rooting in stem cuttings of Ficus infectoria. Physiologia Pl., 34:330-4.
- AUDUS, L.J., 1972. The control of hormone levels at the sites of their actions. In: _____. Plant growth substances; chemistry and physiology. London, Leonard Hill. v.1, p. 323-345.
- BASU, R.N.; BOSE, T.K.; ROY, B.N. & MUKHOPADHYAI, A., 1969. Auxin synergists in rooting of cuttings. Physiologia Pl., 22:649-52.
- BATTEN, D.J. & GOODWIN, P.B. 1981. Auxin transport inhibitors and the rooting of hypocotyl cuttings from etiolated mung-bean (Vigna radiata (L.) Wilczek) seedlings. Ann. Bot., 47:497-503.

- & MULLINS, M.G., 1978. Ethylene and adventitious root formation in hypocotyl segments of etiolated mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) seedlings. *Planta*, 138:193-7.
- BHATTACHARYA, S.; BHATTACHARYA, N.C. & MALIK, C.P., 1978. Synergistic effect of gibberellic acid and indole-3-acetic acid on rooting in stem cuttings of *Abelmoschus esculentus* Moench. *Planta* 138:111-2.
- BIELESKI, R.L. & TURNER, N.A., 1966. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Analyt. Biochem.*, 17:278-93.
- BIRAN, I. & HALEVY, A.H., 1973. The relationship between rooting of *Dahlia* cuttings and the presence and type of bud. *Physiologia Pl.* 28:244-7.
- BOLLMARK, M. & ELIASSON, L., 1986. Effects of exogenous cytokinins on root formation in pea cuttings. *Physiologia Pl.* 68:662-6.
- BRIAN, P.W.; HEMMING, H.G. & LOWE, D., 1960. Inhibition of rooting of cuttings by gibberellic acid. *Ann. Bot.* 24:407-419.
- CAMPOS, H. 1979. Análise de variância classificação simples. In: -----, *Estatística experimental não paramétrica*, 4.ed. Piracicaba, S.C.P., p. 201-232.
- CARVALHO, M.A.M. & DIETRICH, S.M.C., 1985. Peroxidase activity in detached leaves of *Pereskia grandifolia* Haw. during root formation. *Rev. bras. Bot.* 8:149-55.
- COLEMAN, W.K. & GREYSON, R.I., 1977. Analysis of root formation in leaf disc of *L. esculentum* Mill. cultivated in vitro. *Ann. Bot.* 41:307-20.

- DORE, J., 1965. Physiology of regeneration in cormophytes. In: RUHLAND W., ed. Encyclopedia of plant physiology. Berlin, Springer-Verlag. v.15, pt. 2, p. 1-91.
- EL-BELTAGY, A.S. & HALL, M.A., 1974. Effect of water stress upon endogenous ethylene levels in Vicia faba. New Phytol., 73:47-60
- ELIASSON, L., 1969. Growth regulators in Populus tremula I. Distribution of auxin and growth inhibitors. Physiologia Pl., 22:1288-301.
- _____, 1971a. Growth regulators in Populus tremula II. Effect of light on inhibitor content in root suckers. Physiologia Pl., 24: 205-8.
- _____, 1971b. Growth regulators in Populus tremula III. Variation of auxin and inhibitor level in roots in relation to root sucker formation. Physiologia Pl., 25:118-21.
- _____, 1971c. Adverse effect of shoot growth on root growth in rooted cuttings of aspen. Physiologia Pl., 25:268-272.
- _____, 1978. Effects of nutrients and light on growth and root formation in Pisum sativum cuttings. Physiologia Pl., 43:13-18.
- _____, 1980. Interaction of light and auxin in regulation of rooting in pea stem cuttings. Physiologia Pl., 48:78-82.
- _____, & BRUNER, L., 1980. Light effects on root formation in aspen and willow cuttings. Physiologia Pl., 48:261-265.
- ERIKSEN, E.N., 1973. Root formation in pea cuttings I. Effects of decapitation and disbudding at different developmental stages. Physiologia Pl., 28:503-6.

- _____, 1974. Root formation in pea cuttings III. The influence of cytokinin at different developmental stages. Physiologia Pl. 30: 163-7.
- _____, & MOHAMMED, S., 1974. Root formation in pea cuttings II. The influence of indole-3-acetic acid at different developmental stages. Physiologia Pl. 30:158-62.
- FABIJAN, D.; YEUNG, E.; MUKHERJEE, I. & REID, D.M., 1981. Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (Helianthus annuus) seedlings. Physiologia Pl., 53:578-88.
- FADL, M. & HARTMANN, H.T., 1967. Isolation, purification and characterization of an endogenous root-promoting factor obtained from basal sections of pear hardwood cuttings. Plant Physiol., 42:541-9.
- FELIPPE, G.M., 1979. Promotion of rooting in stem cuttings of Panicum maximum Jacq. by gibberellic acid and other growth regulators. Rev bras Bot., 2:73-6.
- FERNQVIST, I., 1966. Studies on factors in adventitious root formation. Lantbrhoesk. Annbr., 32:109-244.
- FISCHER, P. & HANSEN, J., 1977. Rooting of Chrysanthemum cuttings. Influence of irradiance during stock plant growth and of decapitation and disbudding of cuttings. Sci. Hortic., 2:171-8.
- FLETCHER, R.A.; PETERSON, R.L. & ZALIK, S., 1965. Effect of light quality on elongation, adventitious root production and the relation of cell number and cell size to bean seedling elongation. Plant Physiol., 40:541-8.

- GAUTHERET, R.J., 1969. Investigations on the root formation in the tissues of Helianthus tuberosus cultured in vitro. Amer. J. Bot. 56:702-7.
- GIROUARD, R.M., 1969. Physiological and biochemical studies of adventitious root formation. Extractible rooting cofactors from Hedera helix. Can. J. Bot., 47:687-99.
- GORAN, S., 1982. Cytokinins as inhibitors of root growth. Physiol. Plant., 56:500-6.
- GREENWOOD, M.S. & BERLYN, G.P., 1973. Sucrose-indole-3-acetic acid interactions on root regeneration by Pinus lambertiana embryo cuttings. Amer. J. Bot., 60:42-7.
- GUPTA, S.; KOCHHAR, V.K. & NANDA, K.K., 1977. Effect of some metabolic inhibitors on rooting cuttings of Phaseolus mungo under varying light conditions and its relationship with auxin and nutrition. Ann. Bot., 41:507-15.
- HAISSING, B.E., 1972. Meristematic activity during adventitious root primordium. Plant Physiol., 49:886-92.
- HANSEN, J., 1975. Light dependent promotion and inhibition of adventitious root formation by gibberellic acid. Planta 123:203-5.
- _____, 1976. Adventitious root formation induced by gibberellic acid and regulated by the irradiance to the stock plants. Physiologia Pl., 36:77-81.
- _____, & ERIKSEN, E.N., 1974. Root formation of pea cuttings in relation to the irradiance of the stock plants. Physiologia Pl., 32:170-3.

- ____ & ERNSTSEN A., 1982. Seasonal changes in adventitious root formation in hypocotyl cuttings of Pinus sylvestris. Influence of photoperiod during stock plant growth and of indolyl butyric acid treatment of cuttings. Physiologia Pl., 54:99-106.
- ____; STROMQUIST, L.H. & ERICSON, A., 1978. Influence of the irradiance on carbohydrate content and rooting of cuttings of pine seedlings (Pinus sylvestris L.). Plant Physiol., 61:975-9.
- HEIDE, O.M., 1965. Interaction of temperature, auxins and kinins in the regeneration ability of begonia leaf cuttings. Physiologia Pl., 18:891-920.
- HESS, C.E., 1969. Internal and external factors regulating root initiation; In WITTINGTON, W. J., ed. Root growth. New York, Plenum, p. 42-53.
- HOAGLAND, D.R. & ARNON, D.I., 1938. The water-culture method for growing plants without soil. Calif. Agric. Exp. Sta. Circ. 347.
- HUMPHRIES, E.C., 1960. Inhibititon of root development on petioles and hypocotyls of dwarf bean (Phaseolus vulgaris) by kinetin. Physiologia Pl., 13:659-63.
- HUSS-DANELL, K.; ELIASSON, L. & OHBERG, I., 1980. Conditions for rooting of leafy cuttings of Alnus incana. Physiologia Pl., 42: 113-6.
- JACKSON, M.B. & CAMPBELL, D.J., 1976. Waterlogging and petiole epinasty in tomato: the role of ethylene and low oxigen. New Phytol., 76:21-9.

- ____ & _____. 1979. Effects of benziladenine and gibberellic acid on the responses of tomato plants to anaerobic root environments and to ethylene. New Phytol., 82:331-40.
- _____, GALES, K. & CAMPBELL, D.J., 1978. Effect of waterlogged soil conditions and on water relationships in tomato plants. J. exp. Bot., 29:183-93.
- JARVIS, B.C. & SHAHEED, A.I., 1987. Adventitious root formation in relation to irradiance and auxin supply. Biol. Plant., 29:321-33.
- KAWASE, M., 1965. Etiolation and rooting in cuttings. Physiologia Pl., 18:1066-76.
- _____, 1971. Causes of centrifugal root promotion. Physiologia Pl., 25:64-70.
- KRAMER, P.J., 1951. Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil. Plant Physiol., 26:722-36.
- KRISHNAMOORTHY, H.N., 1970. Promotion of rooting in mung-bean hypocotyl cuttings with ethrel, an ethylene releasing compound. Plant Cell Physiol., 11:979-82.
- LOVELL, P.H.; COBB, A. & MOORE, K.G., 1971. The control of root initiation and development in detached cotyledons of Sinapis alba L. and Raphanus sativus L.. Ann. Bot., 35:501-9.
- _____, ILLSLEY, A. & MOORE, K.G., 1972. The effects of light intensity and sucrose on root formation, photosynthetic ability cotyledons of Sinapis alba L. and Raphanus sativus L.. Ann. Bot., 36:123-34.

- _____, ____ & _____, 1974. Endogenous sugar levels and their effects on root formation and petiole yellowing of detached mustard cotyledons. Physiologia Pl., 31:231-6.
- MC MICHAEL, B.L.; JORDAN, W.R. & POWELL, R.D., 1972. An effect of water stress on ethylene production by intact cotton petioles. Plant Physiol., 49:658-60.
- MALDINEY, R.; PELESE, F.; PILATE, G.; SOTTA, B.; SOSSENTOUZOU, L. & MIGINIAC, E., 1986. Endogenous levels of abscisic acid, indole-3-acetic acid, zeatin and zeatin-riboside during the course of adventitious root formation in cuttings of Craigella and Craigella lateral suppressor tomatoes. Physiologia Pl., 68:426-30.
- MASSEI, M.A.S. & VÁLIO, I.F.M., 1983. Influence of environmental factors on adventitious root initiation in stems of Lycopersicon esculentum Mill. Cv. caqui. Rev. bras. Bot., 6:125-8.
- MITSUHASHI, M.; SHIBADKA, H. & SHIMOKORIYAMA, M., 1969. Portulal: a rooting promoting substance in Portulaca leaves. Plant Cell Physiol., 10:715-23.
- MOHAMED, S. & ERIKSEN, E.R., 1974. Root formation in pea cuttings. IV. Further studies on the influence of indole-3-acetic acid at different developmental stages. Physiologia Pl., 32:94-6.
- MOORE, K.G. & LOVELL, P., 1970. Control of rooting and the pattern of senescence in detached white mustard cotyledons. Physiologia Pl., 23:985-92.
- _____, COBB, A. & LOVELL, P.H., 1972. Effects of sucrose on rooting and senescence in detached leaves of Raphanus sativus. J. Expt. Bot., 23:65-74.

- _____, ILLSLEY, A. & LOVELL, P.H., 1974. Effects of sucrose on petiolar carbohydrate accumulation and photosynthesis in excised Sinapis cotyledons. J. exp. Bot., 25:887-98.
- _____, _____ & _____, 1975. The effects of temperature on root initiation in detached cotyledons of Sinapis alba L.. Ann. Bot., 39:657-69.
- MORGAN, P.W. & GAUSMAN, H.W., 1966. Effects of ethylene on auxin transport. Plant Physiol., 41:45-52.
- MULLINS, M.C., 1972. Auxin and ethylene in adventitious root formation in Phaseolus aureus (Roxb). In: CARR, J. ed Plant growth substances. Berlin, Springer-Verlag p. 526-533.
- NANDA, K.K. & ANAND, V.K., 1970. Seasonal changes in auxin effects on rooting of stem cuttings of Populus nigra and its relationship with mobilization of starch. Physiologia Pl., 23:99-107.
- _____, _____ & CHIBBAR, R.N., 1972. The promotive effect of gibberellic acid on the production of adventitious roots on stem cuttings of Ipomoea fistulosa. Planta, 105:360-3
- _____, _____ & JAIN, M.K., 1971. Interaction effects of glucose and auxins in rooting etiolated stem segments of Salix tetrasperma. New Phytol., 70:945-8.
- _____, _____ & MALHOTRA, S., 1971. Effect of glucose and auxins in rooting etiolated stem segments of Populus nigra. Physiologia Pl., 24:387-91.
- _____, _____ & _____, 1972. Utilization of sugars and starch as carbon sources in the rooting of etiolated stem segments of Populus nigra. New Phytol., 71:825-8.

- ____; PUROHIT, A.N. & BALA, A., 1967. Effect of photoperiod, auxins and gibberellic acid on rooting of stem cuttings of Bryophyllum tubiflorum. Physiologia Pl., 20:1096-102.
- NAQUI, S.M. & GORDON, S.A., 1967. Auxin transport in Zea mays coleoptiles II. Influence of light on the transport of indoleacetic acid- α -C¹⁴. Plant Physiol., 42:138-43.
- NELSON, C.D. & GORHAM, P.R., 1957. Uptake and translocation of C¹⁴-labelled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. Can. J. Bot., 60:261-80.
- OKORO, O.O. & GRACE, J., 1976. The physiology of rooting Populus cuttings. Physiologia Pl., 36:133-8.
- ____ & _____. 1978. The physiology of rooting Populus cuttings. II. Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings. Physiologia Pl., 44:167-70.
- PRAT, H.K. & GOESCHL, J.D., 1969. Physiological roles of ethylene in plants. A Rev. Pl. Physiol., 20:541-8.
- POULSEN, A. & ANDERSEN, A.S., 1980. Propagation of Hedera helix: Influence of irradiance to stock plants, length of internode and topophysis of cuttings. Physiologia Pl., 42:359-65.
- RAJAGOPAL, V. & ANDERSEN, A.S., 1980a. Water stress and root formation in pea cuttings I. Influence of the degree and duration of water stress on stock plants grown under two levels of irradiance. Physiologia Pl., 48:144-9.

- ____ & _____. 1980b. Water stress and root formation in pea cuttings III. Changes in the endogenous level of abscisic acid and ethylene production in the stock plants under two levels of irradiance. Physiologia Pl., 48:155-60.
- RASMUSSEN, S. & ANDERSEN, A.S., 1980. Water stress and root formation in pea cuttings II. Effect of abscisic acid treatment of cuttings from stock plants grown under two levels of irradiance. Physiologia Pl., 48:150-4.
- ROBERTS, A.N. & FUCHIGAMI, L.H., 1973. Seasonal changes in auxin effect on rooting of Douglas-Fir stem cuttings as related to bud activity. Physiologia Pl., 28:215-21.
- ROY, N.N., 1972. Interaction of auxin with growth retarding, inhibiting and ethylene producing chemicals in rooting of cuttings. Physiologia Pl., 13:1123-7.
- SIVAKUMARAN, S. & HALL, M.A., 1978. Effects of age and water stress on endogenous levels of plant growth regulators in Euphorbia lathyrus L. J. exp. Bot., 29:195-205.
- SHANKS, J.B., 1969. Some effects and potential uses of ethrel on ornamental crops. Hort. Sci., 4:56-9.
- SKOOG, F. & MILLER, C.O., 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro. Symp. Soc. Biol., 11:118-31.
- SMITH, D.R. & THORPE, T.A., 1975a. Root initiation in cuttings of Pinus radiata seedlings. I. Developmental sequence. J. Exp. Bot., 26:184-92.

- ____ & _____. 1975b. Root initiation in cuttings of Pinus radiata seedlings. II. Growth regulator interactions. J. Exp. Bot., 26:193-202.
- STROMQUIST, L-H. & ELIASSON, L., 1979. Light inhibition of rooting in Norway spruce (Picea abies) cuttings. Can. J. Bot., 57:1314-6.
- ____ & HANSEN, J., 1980. Effects of auxin and irradiance on the rooting of cuttings of Pinus sylvestris. Physiologia Pl., 49: 346-50.
- TILLBERG, E., 1974. Levels of indol-3yl-acetic acid and acid inhibitors in green and etiolated bean seedlings (Phaseolus vulgaris). Physiologia Pl., 31:106-11.
- TORREY, J.G., 1965. Physiological bases of organization and development in the root. In: RUHLAND, W. ed. Encyclopedia of plant physiology. Berlin, Springer-Verlag, v.15, pt 1, p. 1256-1327.
- _____, 1976. Root hormones and plant growth. A. Rev. Pl. Physiol., 27:435-59.
- UMBREIT, W.W. & BURRIS, R.H., 1964. General method for carbohydrates. In: _____ & STAUFFER, J.F. Manometric techniques 4. ed. Minneapolis, Burgess. p. 210.
- VÁLIO, I.F.M., 1986. The role of seed coat in early stages of soybean germination. Biologia Pl., 28:258-64.
- VARGA, M. & HUMPHRIES, E.C., 1974. Root formation on petioles of detached primary leaves of dwarf bean (Phaseolus vulgaris) pretreated with gibberellic acid, triiodobenzoic acid and cytokinins. Ann. Bot., 38:803-7.

- VEIERSKOV, B., 1978. A relationship between length of basis and adventitious root formation in pea cuttings. Physiologia Pl., 42: 146-50.
- _____, HANSEN, J. & ANDERSEN, A.S., 1976. Influence of cotyledon excision and sucrose on root formation in pea cuttings. Physiologia Pl., 36:105-9.
- WELANDER, T., 1978. Influence of nitrogen and sucrose in the medium and of irradiance of the stock plants on root formation in Pelargonium petioles grown in vitro. Physiologia Pl., 43:136-41.
- _____, 1985. In vitro shoot and root formation in the apple cultivar Akero. Ann Bot., 55:249-61.
- WIGHTMAN, F.; SCHEIDER, E.A. & THIMANN, K.V., 1980. Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots. II. Effects of exogenous growth factors on lateral root formation in pea roots. Physiologia Pl., 42:304-14.
- WRIGHT, S.T.C., 1977. The relationship between leaf water potential and the levels of abscisic acid and ethylene in excised wheat leaves. Planta, 134:183-9.
- ZAIDAN, L.B.P. & VALIO, I.F.M., 1977. Rooting of detached leaves of Pereskia grandifolia Hars. (Cactaceae). Z Pflanzenphysiol., 83: 25-33.
- ZIMMERMAN, P.W. & HITCHCOCK, A.E., 1929. Root formation and flowering of dahlia cuttings when subjected to different daylengths. Bot Gaz., 87:1-13.

____ & _____. 1933. Initiation and stimulation of adventitious root caused by unsaturated hidrocarbon gases. Contrib. Boyce Thompson Inst. Pl. Res., 5:351-69.