

MARLENE APARECIDA SCHIAVINATO MASSEI

FATORES QUE AFETAM A INICIAÇÃO DE RAÍZES ADVENTÍCIAS EM
CAULES DE LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Esta-
dual de Campinas, para obtenção
do título de Mestre em Biologia
Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. I.F.M. VÁLIO

1982

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio, pela orientação deste trabalho e pelo apoio, amizade e compreensão que sempre me dedicou.

Aos membros da pré-banca: Prof^a Dr^a Maria de Fátima D. Aleixo Pereira, Prof. Dr. Gil Martins Felipe e Prof. Dr. Ladaslav Sodek, pelas valiosas sugestões.

A todos aqueles que direta ou indiretamente colaboraram para a realização dessa pesquisa.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pelas bolsas de estudo concedidas e ao Departamento de Fisiologia Vegetal, da Universidade Estadual de Campinas, pela oportunidade de desenvolver esse trabalho.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS

	Página
I. INTRODUÇÃO	1
II . REVISÃO DE LITERATURA	3
III. MATERIAL E MÉTODOS	16
1. Material	16
2. Métodos	16
2.1. Condições de crescimento	16
2.2. Método de alporquia	17
2.3. Idade das plantas	17
2.4. Anatomia do caule na região do alporque ...	19
2.5. Influência do estado nutricional das plantas	19
2.5.1. Efeito do fluxo luminoso	19
2.5.2. Efeito de escuro antes e/ou durante o experimento	19
2.6. Efeito das folhas e da região apical	20
2.7. Efeito do sistema radicular	20
2.8. Efeito de fotossintatos	21
2.8.1. Anelamento	21
2.8.2. Translocação de ^{14}C	21
2.9. Substâncias químicas	22
2.10. Condições que estimulam a liberação de etileno	23
2.10.1. Alagamento do vaso	23
2.10.2. Confinamento da planta ou de uma fo lha	23
2.11. Dosagem de etileno	25

	Página
2.12. Análise dos resultados	27
IV. RESULTADOS	29
1. Cortes anatômicos do caule na região do alporque	29
2. Influência de fatores externos	33
2.1. Tipos de alporque	33
2.2. Efeito do déficit de água e da nutrição mineral	33
2.3. Influência do estado nutricional das plantas	35
2.3.1. Efeito do fluxo luminoso	35
2.3.2. Efeito de escuro antes e/ou durante o experimento	38
3. Influência de fatores internos	40
3.1. Efeito da idade fisiológica da planta	40
3.2. Efeito das folhas e da região apical	40
3.3. Efeito do número e da posição das folhas em relação ao alporque	42
3.4. Efeito do sistema radicular	44
3.5. Efeito de fotossintatos	44
3.5.1. Influência do anelamento do caule ..	44
3.5.2. Efeito da sacarose	47
3.5.3. Translocação de ^{14}C	53
3.6. Aplicação de substâncias químicas	53
3.6.1. Auxinas	53
3.6.2. Etileno	58
a. Aplicação de ácido 2-cloroetil-fosfônico	58

	Página
b. Tratamentos anti-etileno	58
i. Ag^+	61
ii. AVG	61
c. Condições que estimulam a liberação de etileno pela planta	61
i. Alagamento do vaso	61
ii. Confinamento da planta	61
iii. Confinamento de uma folha	64
d. Dosagem de Etileno	64
i. Liberado pela planta	64
ii. Nos tecidos do caule da região do alporque	64
V. DISCUSSÃO	71
VI. RESUMO	91
VII. ABREVIATURAS	93
VIII. BIBLIOGRAFIA	94

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
FIGURA 1- Planta de <u>Lycopersicon esculentum</u> Mill. cv. caqui mostrando alporquia no caule	18
FIGURA 2- Planta de <u>L. esculentum</u> cv. caqui, confinada em recipiente de vidro fechado com filme de P.V.C. incolor	24
FIGURA 3- Confinamento de uma folha de <u>L. esculentum</u> cv. caqui em recipiente de vidro	26
FIGURA 4- Aspecto geral da planta de <u>L. esculentum</u> cv. caqui, mostrando enraizamento do caule na região do alporque	28
FIGURA 5- Detalhe do caule de <u>L. esculentum</u> , destacando a região enraizada	28
FIGURA 6- Corte transversal de caule de <u>L. esculentum</u> Mill. na altura do alporque (10 dias após a alporquia) mostrando um primórdio radicular em fase inicial de desenvolvimento	30
FIGURA 7- Corte transversal de caule de <u>L. esculentum</u> Mill. na altura do alporque (10 dias após a alporquia) mostrando formação de raízes adventícias (primórdios <u>A</u> e <u>B</u>) na região do floema	30
FIGURA 8- Visão ampliada da figura 7, de <u>L. esculentum</u> , evidenciando a formação dos dois primórdios radiculares, <u>A</u> e <u>B</u>	31

	Página
FIGURA 9- Detalhe do primórdio <u>A</u> da figura 8, de <u>L. esculentum</u>	31
FIGURA 10- Detalhe do primórdio <u>B</u> da figura 8, de <u>L. esculentum</u>	32
FIGURA 11- Corte transversal de caule <u>L. esculentum</u> Mill. na altura do alporque (10 dias após a alporquia) mostrando um primórdio radicular mais desenvolvido, em protrusão através da região cortical	32
FIGURA 12- Efeito do fluxo luminoso no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> Mill. cv. caqui	37
FIGURA 13- Efeito da idade fisiológica da planta no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	41
FIGURA 14- Porcentagem da radioatividade total medida na planta de <u>L. esculentum</u> , em secções do caule (SC ₁ a SC ₆), pecíolo (P) e folha (F), após tratamento com ¹⁴ CO ₂	55

ÍNDICE DE TABELAS

	Página
TABELA 1- Efeito da incidência da luz diretamente sobre a região do alporque, no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	34
TABELA 2- Efeito do déficit de água e da nutrição mineral no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> , na região do alporque	36
TABELA 3- Dosagem de clorofila da 5a folha de plantas de <u>L. esculentum</u> com um mês de idade	39
TABELA 4- Efeito de escuro antes e/ou durante a fase de alporquia no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	39
TABELA 5- Efeito das folhas e da região apical no enraizamento do caule, na região do alporque, de <u>Lycopersicon esculentum</u> cv. caqui	43
TABELA 6- Efeito da posição das folhas em relação ao alporque, em plantas de <u>Lycopersicon esculentum</u> cv. caqui, com diferentes números de folhas	45
TABELA 7- Efeito do sistema radicular no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	46
TABELA 8- Efeito da localização do alporque em relação ao local de anelamento do caule, no enraizamento do caule de <u>Lycopersicon esculentum</u> cv. caqui	48

	Página
TABELA 9- Efeito da aplicação de solução de sacarose a 5%, em relação à localização das folhas mantidas na planta, no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	49
TABELA 10- Efeito da pulverização de solução de sacarose a 5% em folhas de <u>L. esculentum</u> , no enraizamento do caule	51
TABELA 11- Efeito de aplicação de solução de sacarose a 10%, em relação à localização das folhas mantidas na planta, no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	52
TABELA 12- Efeito da aplicação de solução de sacarose a 20% no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	54
TABELA 13- Efeito de AIA no enraizamento do caule de <u>Lycopersicon esculentum</u> cv. caqui	57
TABELA 14- Efeito da aplicação de IBA no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> , na região do alporque	59
TABELA 15- Efeito de ácido 2-cloroetil-fosfônico no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> ...	60
TABELA 16- Efeito do íon Ag^+ no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	62
TABELA 17- Efeito de AVG no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	62

	Página
TABELA 18- Influência do alagamento dos vasos no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	63
TABELA 19- Efeito do confinamento das plantas em recipiente de vidro vedado de maneiras diferentes no enraizamento do caule de plantas de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	65
TABELA 20- Efeito do confinamento das plantas de <u>L. esculentum</u> em saco plástico, no enraizamento do caule	66
TABELA 21- Efeito do confinamento de uma folha em recipiente de vidro, no enraizamento do caule de <u>L. esculentum</u> cv. caqui	67
TABELA 22- Medidas de liberação de etileno no ambiente do recipiente de vidro em que plantas de <u>L. esculentum</u> cv. caqui foram confinadas ..	68
TABELA 23- Medidas de liberação de etileno por secções do caule de plantas de <u>L. esculentum</u> cv. caqui confinadas ou não (controle) em recipientes de vidro	70

I. INTRODUÇÃO

A regeneração de partes estruturais na propagação de muitas plantas é efetuada por indução artificial de raízes adventícias e gemas. Quando a parte vegetativa regenerada está ligada à planta o processo é chamado mergulhia, quando a parte vegetativa regenerada é destacada da planta de origem, o processo chama-se estaquia.

A mergulhia é um meio simples e efetivo de propagação que pode ser praticado no campo. Ela é relativamente lenta, oferece menor flexibilidade que a técnica de estaquia, e requer muita mão-de-obra; portanto, a mergulhia não é adaptável às práticas de larga escala, e é normalmente usada somente para plantas que são mais adaptadas a esse método de propagação, ou se a propagação por estacas for difícil.

A estaquia é um dos métodos mais importantes de propagação vegetativa. A propagação de espécies por estacas é uma prática bastante antiga e amplamente difundida entre os agricultores. Já em 1905, MC CALLUM (in DORE, 1965) mostrou a facilidade que possuem certas plantas em produzir raízes em estacas, quando estas são conservadas em determinadas condições.

O enraizamento em estacas é determinado por uma interação complexa de fatores ambientais e endógenos (JANICK, 1972).

Dentre os fatores ambientais que afetam o enraizamento de estacas estão luz, temperatura, suprimento de água e aeração, e entre os endógenos, o estado nutricional da planta, os hormônios e substâncias de crescimento secundárias (cofatores).

A prática de propagação vegetativa de muitas espécies é seriamente dificultada por enraizamento insuficiente ou por grandes variações nos resultados de enraizamento. Um entendi-

mento maior dos mecanismos básicos que regulam a formação e crescimento de primórdios de raízes adventícias é de grande necessidade.

O objetivo principal deste trabalho consistiu em verificar a maneira pela qual fatores externos e internos induziriam a desdiferenciação de um tecido já diferenciado, de uma região localizada do caule (alporque), em tecido meristemático, e posterior diferenciação desse tecido em raízes adventícias.

II. REVISÃO DE LITERATURA

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

O balanço de água também é muito importante para a sobrevivência de plantas e estacas. Um padrão normal de crescimento e desenvolvimento da parte aérea, em espécies adaptadas às condições aeradas de solo, pode ser radicalmente alterado se o solo tornar-se alagado (JACKSON et al., 1978).

A despeito da vasta literatura descrevendo as alterações no comportamento de plantas mantidas com baixa concentração de O_2 ao redor das raízes, ainda existem muitas dúvidas a respeito de como se iniciam essas alterações (JACKSON E CAMPBELL, 1976, 1979; JACKSON et al., 1978; BRADFORD e DILLEY, 1978; ROWE e BEARDSELL, 1973). Algumas das mais rápidas 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 medido mudanças na concentração de hormônios seguindo o alagamento (JACKSON et al., 1978; SIVAKUMARAN e HALL, 1978). O alagamento pode aumentar o estresse de água, isto é, diminuir potenciais de água da folha (KRAMER, 1951; EL-BELTAGY e HALL, 1974). Há também evidências de que estresse de água pode aumentar a taxa de produção de hormônios (MC MICHAEL et al., 1972; WRIGHT, 1977). No caso de estacas, vários métodos são utilizados para prevenir murchamento, mantem

do a perda d'água por transpiração e respiração em um nível mínimo. A técnica de nebulização é bastante difundida (HESS e SNYDER, 1955, in HESS, 1969), por permitir a manutenção de uma alta intensidade luminosa e amenizar a temperatura do ambiente. Assim, a síntese de substâncias essenciais à formação de raízes adventícias pode permanecer inalterada.

A produção de raízes adventícias é muito influenciada pela luz, que exerce seu efeito através de fatores regulatórios e nutricionais.

Segundo GREGORY e SAMANTARAI (1950), o peso das raízes produzidas em estacas foliares de feijão, é proporcional ao período de iluminação diária e à quantidade de luz recebida. O efeito da percepção de luz pelas folhas, na formação de raízes adventícias, é geralmente positiva, embora haja resultados conflitantes a respeito do uso de diferentes qualidades de luz (STOUTEMEYER e CLOSE, 1946, 1947; TORREY, 1952, in FERNQVIST, 1966). 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. Confirmando, GUPTA et al. (1977), afirmam que há um enraizamento intenso em estacas de Phaseolus mungo crescidas em luzes vermelha e branca enquanto as estacas cultivadas em vermelho-extremo não enraizam. O processo de formação e crescimento dos primórdios de raiz pode ser inibido pela luz, em especial quando a luz atinge a área na qual os primórdios estão se desenvolvendo (ELIASSON, 1978; KAWASE, 1965).

O estiolamento pode acelerar a iniciação de raízes em estacas caulinares de macieira (HESS, 1969). O efeito do sombreamento em plantas mães de Dahlia, na capacidade de enraizamento de estacas foi estudado por BIRAN e HALEVY (1973). O som-

breamento da região de iniciação de raiz, aumentou o enraizamento, mas quando as estacas permaneceram lenhosas mesmo na sombra, o enraizamento não foi afetado.

Uma das diferenças anatômicas mais pronunciadas entre tecidos verdes e estiolados é a falta da formação de lignina sob condições de estiolamento. Segundo HESS (1969), é possível que os ácidos fenólicos normalmente utilizados para formação de lignina em tecidos verdes, sejam desviados para uma via alternativa favorável para a iniciação de raízes em tecidos estiolados.

A formação de raízes em estacas de ervilha é muito influenciada pelo nível de irradiação dado ao estoque de plantas (ELIASSON, 1978). Muitos autores afirmam que a formação de raízes diminuiu com o aumento da irradiação dada durante o crescimento das plantas estoque (HANSEN e ERIKSEN, 1974; HANSEN, 1976; WELANDER, 1978).

Um efeito oposto, de alta intensidade luminosa, promovendo formação de raízes, entretanto, foi encontrado em Chrysanthemum morifolium Ramat (FISCHER e HANSEN, 1977), em cotilédones de Sinapsis (MOORE e LOVELL, 1972) e em estacas de Pisum sativum (ELIASSON, 1978).

Devido ao grande número de processos fisiológicos influenciados por energia radiante, várias explicações são possíveis para os resultados obtidos. HANSEN e ERIKSEN (1974) e KHAN et al., (1977) sugeriram que o efeito da irradiância em estacas de ervilha tenha sido mediado por carboidratos e/ou hormônios. Foi proposto por HANSEN e ERIKSEN (1974) que um nível de carboidratos excedendo um certo limite poderia resultar em uma redução de formação de raízes. O aumento no conteúdo de carboidratos em estacas de Pinus durante o período de enraizamento

(HANSEN et al., 1978) é condizente com resultados obtidos com cotilédones de Cucurbita pepo L. (MOHAMMAD e AL-MASHHADANI, 1976). É também possível que as diferenças no enraizamento de estacas de plantas estoque que receberam diferentes pré-tratamentos possam estar relacionadas às diferenças induzidas por irradiação durante o crescimento da planta (HANSEN et al., 1978).

O papel de carboidratos no enraizamento de estacas foi estudado com intensidade por LOVELL et al. (1972) em cotilédones de Sinapsis alba L. e Raphanus sativus L. Esses autores observaram que suprimento de carboidratos reduziu a formação de raízes, ao mesmo tempo em que houve um rápido aumento nos níveis de carboidratos endógenos.

Contrariamente, quando estacas de plântulas de P. sativum foram mantidas em baixo nível de irradiação em meio suprido com sacarose houve um aumento no número de raízes (ELIASSON, 1978).

Plantas de espécies diferentes têm faixas variáveis de temperatura ótima para o crescimento, que pode ser também de importância para o enraizamento de estacas (KLOUGART et al., 1964 in FERNQVIST, 1966).

O enraizamento ocorre a temperaturas moderadas embora existam plantas que enraizam melhor a uma determinada temperatura (ZIMMERMANN e HITCHCOK, 1929).

HEIDE (1964) trabalhando com folhas de Begonia e GREGORY e SAMANTARAI (1950) utilizando folhas de feijão observaram que temperatura abaixo de 15 °C inibiu consideravelmente a formação de raízes adventícias.

Já, WELANDER (1978), demonstrou que o número de raízes em explantes de pecíolos de folhas jovens de Pelargonium não

foi afetado pela variação de temperatura.

Parece haver uma relação entre temperatura e efeito de substâncias reguladoras de crescimento. O efeito do ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D) é geralmente aumentado em temperaturas altas. Plantas de tomate apresentaram sintomas típicos de tratamento com 2,4-D quando mantidas a 21 e 30 °C, mas não se observou tais sintomas a 13 °C (MUZIK, 1965). Em Lemna minor o efeito de 2,4-D é aumentado quando há um aumento na temperatura antes do tratamento, o que não ocorre se esse aumento se der durante o tratamento (BLACKMAN e ROBERTSON-CUNINGHAME, 1955).

A literatura com relação à formação de raízes adventícias é muito extensa no que diz respeito a reguladores de crescimento. Revisões gerais relativas a esse aspecto foram feitas por DORE (1965), TORREY (1965), FERNQVIST (1966) e HESS (1969).

BOUILLENNE e WENT (1933, in FERNQVIST, 1966) estudaram a formação de raízes adventícias em hipocótilos de Impatiens e com base em suas pesquisas formularam a teoria da rizocalina. A rizocalina seria um hormônio promotor de enraizamento, específico, termoestável e translocado em direção basípeta. WENT, em 1934 (in FERNQVIST, 1966) concluiu que a rizocalina estava intimamente relacionada às auxinas. BOUILLENNE e seus colaboradores, com base em experimentos com Impatiens postularam a teoria de que auxina ativava uma "rizocalina móvel" que era sintetizada nas folhas (in CHAMPAGNAT, 1961). LIBBERT (1956, in GIROUARD, 1969) em parte reforçou o conceito de rizocalina, uma vez que mostrou que a auxina e um fator móvel "x" desempenhavam o papel principal na formação de raízes.

HESS, em 1957 (in GIROUARD, 1969), introduziu o conceito de cofatores de enraizamento. Os cofatores foram considerados como substâncias endógenas capazes de agir em sinergismo com o AIA no enraizamento de estacas de plântulas de feijão mungo (HESS, 1961, in JACKSON e HARNEY, 1970). Os fatores foram numerados de 1 a 4 com base no seu comportamento cromatográfico. BOUILLENNE (1961, in FERNQVIST, 1966) concluiu que havia dois tipos diferentes de substâncias sintetizadas nas folhas. Os dois tipos deveriam ser derivados de fenóis ou flavonas e auxinas, com capacidade de reagir entre si em certos componentes celulares que contêm a enzima pertencente ao grupo das polifenoloxidasas.

A interação de ácidos fenolcarboxílicos e AIA na rizogênese de estacas pode ser efetuada em diferentes níveis, durante a biossíntese, atividade e decomposição desse fitormônio (TURETSKAYA et al., 1976).

De acordo com HESS (1962, in GIROUARD, 1969) espécies contendo substâncias promotoras de crescimento, em níveis ótimos, enraizam facilmente, enquanto que espécies difíceis de enraizar mostram ausência ou níveis muito baixos de tais promotores. A presença de tais substâncias também foi detectada em folhas de Pereskia grandifolia (ZAIDEN e VALIO, 1977).

JACKSON e HARNEY (1970) encontraram substâncias fenólicas que na presença de AIA promoveram enraizamento de estacas de Phaseolus aureus.

GIROUARD (1969) verificou que várias substâncias fenólicas (ácidos clorogênico, isoclorogênico, cafêico e ferúlico) estavam envolvidas no enraizamento de Hedera helix.

No entanto, segundo FOONG e BARNES (1981) a atividade do cofator extraído de tecido de caule de Rhododendron não es-

tã correlacionada com a comentada facilidade de enraizamento das estacas.

Logo após a descoberta de que AIA promovia alongamento celular, WENT e THIMANN em 1937 (in VAN OVERBEEK, 1959) verificaram sua ação promotora na formação de raízes em estacas.

Atualmente, é amplamente aceito que entre os hormônios, o AIA e outras auxinas desempenham um papel importante na promoção da iniciação de raízes adventícias (THIMANN e POUTASSE, 1941; ABELES, 1973; VENVERLOO, 1976; BRUNNER, 1978; FELIPPE, 1979), embora tenha sido demonstrado por alguns autores que o efeito não é geral.

KRISHNAMOORTHY (1970) afirmou que AIA inibe o enraizamento de segmentos de hipocótilo de feijão mungo e FELIPPE e MARCONDES-FERREIRA (1979) aplicando 2,4-D em caule de várias espécies demonstraram que em algumas delas não houve formação de raízes.

BRUNNER (1978) submeteu estacas de hipocótilo de Phaseolus vulgaris L. à influência de AIA, ácido indolil-3-butírico (IBA) e de ácido triiodobenzóico (TIBA), inibidor de transporte basípeto de auxinas. Embora os dois reguladores de crescimento tenham estimulado a formação de raízes adventícias, IBA foi muito mais efetivo. Dosando o conteúdo de AIA e IBA em estacas que estavam enraizando, verificou que mesmo em estacas controle (não-tratadas) houve aumento da quantidade dessas substâncias. TIBA por sua vez, inibiu o enraizamento.

O efeito promotor de AIA é, algumas vezes, influenciado por fatores que são limitantes à formação de raízes. Alguns deles tem efeito nutricional, como carboidratos e substâncias nitrogenadas (VAN OVERBEEK et al., 1946; GREGORY e SAMANTARAI, 1950; NANDA e JAIN, 1971; NANDA et al., 1971), enquanto que ou-

tros podem ser considerados cofatores de enraizamento e sinergistas das auxinas (HESS, 1969; JACKSON e HARNEY, 1970). Sabe-se que a capacidade de enraizamento das estacas é determinada pelo balanceamento dos fatores nutricionais e substâncias reguladoras e que o enraizamento pode não ocorrer mesmo quando a concentração de um deles sozinho é muito alta (NANDA et al., 1971; WELANDER, 1978).

Os compostos fenólicos (cofatores) podem mudar o nível de auxinas agindo como protetores ou como ativadores da oxidação do AIA (MARIGO e BOUDET, 1979). Esses cofatores podem atuar, em complexo direto com AIA, por meio de sistemas enzimáticos (polifenol-oxidase, peroxidase) ou não enzimáticos (TURETSKAYA et al. 1976; DOUMENJOU e MARIGO, 1978).

Estudando a formação de raízes adventícias em estacas de Hydrangea macrophylla, MOLNAR e LA CROIX (1972) verificaram um aumento na quantidade de peroxidase nos tecidos do floema e xilema antes mesmo de haver qualquer alteração anatômica.

É indubitável que a polifenol-oxidase também desempenha um papel importante no metabolismo dos fenóis. HABAGUCHI (1977) observou que na diferenciação de raízes, o aumento de polifenol-oxidase é promovido por estimuladores de enraizamento e suprimido por inibidores deste fenômeno, estando portanto estreitamente relacionado com a capacidade que o tecido tem de formar raízes.

O balanço dos dois processos, síntese e destruição de AIA, determina o grau de intensidade de rizogênese em estacas. Os ácidos fenólicos podem regular esse balanço, intensificando a síntese de triptofano e conseqüentemente de AIA e retardando o efeito da peroxidase na destruição de AIA (TURETSKAYA et al., 1976).

O AIA poderia afetar a formação de raízes agindo diretamente nas células das quais o primórdio se inicia (HAISSING, 1970, in ALTMAN e WAREING, 1975), ou indiretamente, por seu envolvimento no metabolismo total, causando um movimento direcional de nutrientes (ALTMAN e WAREING, 1975). Essas observações sugerem que o aumento de AIA endógeno na base de uma estaca, ou um tratamento com auxina exógena poderia afetar imediatamente o acúmulo de outros fatores que são necessários para a formação de raízes.

Experimentos envolvendo pré-tratamento com AIA e seu transporte, em estacas com primórdios em formação, sugerem um duplo efeito de AIA: um efeito direto sobre o transporte, e um aumento no "sink" da raiz.

ALTMAN e WAREING (1975) concluíram que ambos podem estar influenciando na indução de acúmulo basípeto de assimilatos marcados. Isso sugere que uma das propriedades do AIA, na promoção do enraizamento de estacas, é aumentar a utilização de açúcar no local de formação de raízes.

Muitos pesquisadores demonstraram que alta intensidade luminosa intensifica o efeito de auxina (WEAVER e DE ROSE, 1946; BLACKMAN e ROBERTSON-CUNINGHAME, 1955; MUZIK, 1976) em processos não relacionados com promoção de raízes adventícias. Alternativamente, PENFOUND e MINYARD (1947) mostraram que baixa intensidade luminosa aumentou o efeito de 2,4-D em epinastia em aguapé, o que foi também observado por FELIPPE e MARCONDES-FERREIRA (1979) em formação de raízes adventícias de várias espécies.

A estreita relação entre auxina e etileno tornou-se interesse de fisiologistas vegetais desde que ZIMMERMAN & WILCOXON em 1935 descobriram que a auxina atuava aumentando a pro

dução de etileno. Sabe-se agora que vários fenômenos antigamente atribuídos exclusivamente à ação de auxinas envolvem, em algum grau, taxas aumentadas de produção de etileno (ABELES e RUBINSTEIN, 1964).

Etileno pode causar a iniciação de raízes em folhas, caules e raízes pré-existentes de uma variedade de plantas (ZIMMERMAN e HITCHCOCK, 1933). O fenômeno tem sido observado por muitos pesquisadores, sendo amplamente estudado pelos pesquisadores ZIMMERMAN, CROCKER, HITCHCOCK e WILCOXON, do Boyce Thompson Institute. Eles verificaram que etileno e seus análogos (acetileno e propileno) promoviam iniciação de raízes (ZIMMERMAN et al., 1933 a,b; ZIMMERMAN e HITCHCOCK, 1933). No entanto, a indução de raízes parece envolver mais que um simples aumento na produção de etileno. Vários autores (HITCHCOCK e ZIMMERMAN, 1940; KRISHNAMOORTHY, 1970) verificaram que aplicação simultânea de auxina e etileno aumentou o número de raízes formadas. Entretanto, KHAN e HALL (1954) concluíram que no caso de cana-de-açúcar, auxina antagonizou a ação de etileno.

A ligação entre etileno e gravitropismo é conhecida desde os trabalhos de NELJUBOV em 1901 e KNIGHT et al. em 1910 que descreveram a resposta tríplice de plantas de ervilha (in ABELES, 1973).

ABELES e RUBINSTEIN em 1964 mostraram que a produção de etileno foi mais alta no lado inferior do tecido de caule colocado em posição horizontal que do lado superior. Similarmente, mais etileno foi produzido pelo lado escuro do que pelo lado iluminado em plantas iluminadas unilateralmente. Essas observações coincidem com a teoria de CHOLODNY-WENT de respostas trópicas, que afirma que níveis mais altos de auxina ocorrem nos lados inferior ou sombreado de plantas expostas respectivamente a

campos gravitacionais transversos e iluminação unilateral (SALISBURY e ROSS, 1978).

WHEELER e SALISBURY (1981) verificaram que dois inibidores da síntese de etileno [ion cobalto e amino-etoxi-vinil-glicina (AVG)] e dois inibidores de ação do etileno (ion prata e CO_2) atrasam a resposta gravitrópica de caules de Xanthium strumarium L., tomate (Lycopersicon esculentum) e mamona (Ricinus communis L.).

O metabolismo de etileno- ^{14}C é inibido por íons Ag^+ , alta concentração de CO_2 (7-10%) e baixos níveis de O_2 em plântulas de ervilha e outros tecidos (BEYER, 1976_{a,b}; 1979; ABELES, 1973; BURG e BURG, 1967).

Embora CO_2 fosse anteriormente reconhecido como tendo um efeito oposto a etileno, BURG e BURG (1967) foram os primeiros a afirmar que sua ação era semelhante a aquela observada para inibidores competitivos de reações enzimáticas. Tratamento com dióxido de carbono inibe a resposta epinástica em plantas de tomate tratadas com etileno (JACKSON e CAMPBELL, 1976).

Alagamento provoca um rápido declínio na concentração de O_2 dissolvido na água do solo. Essa baixa concentração de O_2 promove curvatura epinástica e aumento da quantidade de etileno produzido pela parte aérea (JACKSON e CAMPBELL, 1976; BRADFORD e DILLEY, 1978 e JACKSON et al., 1978).

BRADFORD e YANG (1980-a) demonstraram que o responsável pela comunicação raiz-parte aérea é o ácido-1-amino-ciclopropa-no-1-carboxílico (ACC), precursor imediato do etileno. Os autores afirmam que ACC é um composto sintetizado na raiz sob condições anaeróbicas e transportado para a parte aérea onde é convertido a etileno (em tecidos aeróbicos). Há dois mecanismos que poderiam, segundo YANG et al. (1980), ser considerados como

responsáveis pelo acúmulo de ACC em raízes anaeróbicas. Primeiro, a falta de O₂ impediria a conversão de ACC a etileno, de modo que o etileno normalmente sintetizado na raiz acumular-se-ia como ACC. Segundo, a anaerobiose poderia estimular o caminho biossintético de ACC, resultando em seu acúmulo. Estes mecanismos poderiam explicar os dados de BRADFORD e DILLEY (1978) que evidenciam que a taxa de síntese de etileno na parte aérea é maior quando as raízes são expostas a anaerobiose.

BAUR et al. (1971) concluíram que o oxigênio participa, em algum ponto, na conversão de metionina a etileno.

Pensa-se que o aumento na produção de etileno provocado por auxina seja consequência da síntese de enzimas necessárias à conversão de metionina a etileno (YU et al., 1979). Essa idéia é baseada na observação de que inibição da síntese de proteína impede ou retarda a produção de etileno induzida por auxina.

A formação de raízes em estacas depende, além dos aspectos já descritos, do estado fisiológico da planta-mãe, da idade do órgão e da espécie vegetal considerada (DORE, 1965). As variações existentes são também algumas vezes atribuídas ao caráter anatômico da planta-mãe. As raízes adventícias originam-se de uma desdiferenciação de tecidos mais velhos que novamente se diferenciam em primórdios radiculares e raízes (ESAU, 1965).

O desenvolvimento da raiz, em estacas caulinares pode ser subdividido em três estádios principais (HARTMANN e KESTER, 1975, in JOHN, 1978): (1) diferenciação celular e iniciação de grupos de células meristemáticas; (2) diferenciação dos grupos de células em primórdios identificáveis; (3) desenvolvimento e emergência de novas raízes. A duração desses estádios depende da espécie analisada e da idade dos tecidos. KAMINEK (1967) ve

rificou que, em secções de caule de ervilha estiolada, o primeiro estágio tem início 64 horas a partir do início do experimento. Para MITSUHASHI-KATO et al. (1978), as divisões celulares no processo de formação da raiz começam a ocorrer 10 horas após feitas as estacas caulinares, em Azukia. Já, em estacas de caule de Larix híbrido o primeiro estágio do processo de enraizamento torna-se aparente após 7 dias (JOHN, 1978). Geralmente, os primórdios de raízes adventícias são iniciados nas proximidades do tecido vascular. Se o órgão que está enraizando é jovem, o primórdio de raiz origina-se a partir de um grupo de células localizadas próximo à periferia do sistema vascular. Se o órgão é mais velho, o local de origem dos primórdios é mais interno, próximo do câmbio vascular (ESAU, 1965). Em caules jovens, as células formadoras do primórdio são frequentemente derivadas do parênquima interfascicular (MITSUHASHI-KATO, et al., 1978) e em caules mais velhos, a partir do feixe vascular (JOHN, 1978).

Como se verificou pelo que foi descrito acima, existe vasta literatura sobre formação de raízes adventícias em estacas (processo de reprodução vegetativa por estaquia), enquanto que sobre o processo de reprodução vegetativa por mergulhia existem poucas referências.

Acredita-se, no entanto, que os processos fundamentais de diferenciação celular e iniciação de raízes adventícias tanto no processo de estaquia como mergulhia sejam similares.

III. MATERIAL E MÉTODOS

1. Material

Foram utilizadas plantas de Lycopersicon esculentum Mill. cv. caqui (tomate-caqui) obtidas a partir de sementes de origem comercial.

2. Métodos

2.1. Condições de crescimento:

As sementes foram semeadas em bandejas plásticas contendo terra de latossolo roxo de cerrado paulista e esterco de gado curtido na proporção de 4:1. Após aproximadamente 15 dias, as plântulas foram transferidas para vasos plásticos (volume de 500 ml) contendo o mesmo tipo de substrato.

As bandejas e os vasos foram mantidos em casas de vegetação, em fotoperíodo natural complementado por 6 horas de luz artificial (das 18 às 24 horas), através de lâmpadas incandescentes de 60 W (dias longos-DL).

Por ocasião de montagem dos experimentos, as plantas foram transferidas para câmaras de crescimento (Biotronette Mark III), em DL, com fotoperíodo diário de 16 horas (luzes fluorescentes e incandescentes; $0,098 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min.}^{-1}$) e temperatura de $27 \pm 2^{\circ}\text{C}$.

Os vasos foram regados diariamente com água de torneira e, ocasionalmente, com solução nutritiva nº 1 de Hoagland (HOAGLAND

e ARNON, 1938).

2.2. Método de alporquia

Utilizou-se o seguinte método de alporquia: o caule, imediatamente abaixo da 4a. folha (a partir da base), foi envolvido com um retângulo de espuma de plástico de aproximadamente 3 cm de largura por 6 cm de comprimento por 0,5 cm de espessura. Essa espuma foi recoberta por um retângulo de plástico preto de 4,5 x 8 cm, vedado nas extremidades com faixas de fita crepe (fig. 1).

A espuma do alporque foi molhada diariamente, até saturação, com água de torneira ou substâncias químicas, com auxílio de seringa hipodérmica.

2.3. Idade das plantas

Na maioria dos experimentos as plantas possuíam aproximadamente um mês e meio de idade e 8 a 10 folhas expandidas.

No experimento em que se verificou o efeito da idade fisiológica da planta no enraizamento do caule, foram utilizadas plantas com 5 folhas (aproximadamente 1 mês de idade); 8 folhas (aproximadamente 1 mês e meio de idade) e 10 folhas (aproximadamente 2 meses de idade).

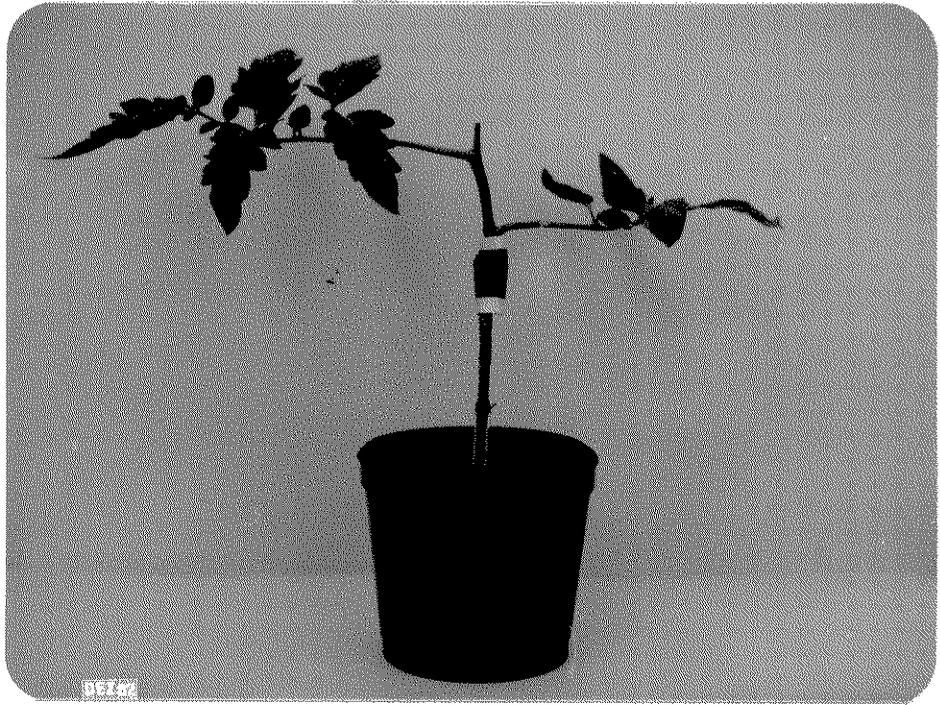


FIGURA 1

2.4. Anatomia do caule na região do alporque.

Regiões enraizadas de caule foram fixadas em FAA [formol, ácido acético e álcool 70%; 5:5:90 v/v (JOHANSEN, 1940)], desidratadas e incluídas em parafina. Os blocos de parafina foram seccionadas em micrôtomato rotatório, em cortes de 10 e 12 μm .

Os cortes, montados em lâminas de microscopia, foram desidratados, corados com safranina e "fast-green", desidratados novamente e montados finalmente em bálsamo do Canadá.

As lâminas foram observadas em microscópio óptico.

2.5. Influência do estado nutricional das plantas

2.5.1. Efeito do fluxo luminoso

Plantas com um mês de idade foram submetidas às seguintes intensidades luminosas: 4, 9, 26 e 55 Klux. No caso de 4 e 9 Klux a iluminação foi fornecida por 8 lâmpadas fluorescentes de 80 watts cada uma, e quatro incandescentes de 25 watts, mantendo-se as plantas em diferentes distâncias da fonte luminosa. A luz solar (55 Klux) foi reduzida para 26 Klux por meio de uma tela sombrite.

Após 20 dias nessas condições foram feitos os alporques e as plantas foram mantidas por mais 10 dias sob as mesmas condições.

2.5.2. Efeito de escuro antes e/ou durante o experimento.

Para avaliar a senescência das plantas dosou-se a clorofila total, segundo método de ARNON (1949). Para a extração de clorofila, foram utilizados discos foliares retirados da 5a. folha das plantas, após permanência de 0, 3, 5 e 7 dias no escuro. A leitura foi feita a 652 nm em espectrofotômetro Varian 634 UV/VIS.

2.6. Efeito das folhas e da região apical

Como padrão, adotou-se manter as plantas apenas com a 4a. e 5a. folhas. As outras folhas e a região apical foram removidas. Em alguns experimentos, diferentes números de folhas foram removidos da planta.

A posição das folhas mantidas também variou em relação ao alporque (localizadas abaixo ou acima do alporque).

2.7. Efeito do sistema radicular

Para verificar o papel das raízes na formação de raízes adventícias, plantinhas com cerca de 10 dias de idade foram retiradas de vasos com terra e após lavagem cuidadosa das raízes, colocadas para crescer em recipientes com solução nutritiva nº 1 de Hoagland, aerada.

Após 1 mês e meio as raízes de um lote de plantas foram cortadas e estas recolocadas em solução nutritiva. Foram feitos alporques em plantas com raízes e em plantas que tiveram as suas raízes removidas.

2.8. Efeito de fotossintatos

2.8.1. Anelamento

O anelamento do caule foi feito removendo-se um anel de aproximadamente 4 mm de largura, da parte externa do caule, interrompendo, desse modo, todo o floema.

2.8.2. Translocação de ^{14}C

A translocação de fotossintatos marcados, em tomateiros, foi verificada em plantas que tiveram as folhas removidas, com exceção de uma, que em um dos tratamentos foi mantida abaixo do alporque e em outro, acima do local que sofreu alporquia.

As plantas foram transferidas da casa de vegetação para uma capela com iluminação artificial fornecida por duas lâmpadas incandescentes de 60 watts.

A folha foi colocada em uma câmara feita por um recipiente de vidro com capacidade de 280 ml que teve sua boca fechada por uma rolha de borracha (usada em vidro de soro) que foi vedada com massa de modelar. Um sistema gerador de CO_2 foi montado, no qual 1 ml de ácido lático a 1% foi adicionado a 10 μl de solução de carbonato de bário- ^{14}C (atividade específica 45,0 mC/mM) para gerar 10 μCi de $^{14}\text{CO}_2$. Após um período de incorporação de 30 minutos, a câmara foi removida e a planta permaneceu mais 1 hora sob condições de luz, permitindo a translocação dos compostos radioativos.

A seguir, uma parte do caule acima e outra abaixo

da folha tratada foram seccionadas de 2 em 2 cm e o pecíolo e a folha foram removidos intactos. Todas as amostras foram pesadas e homogeneizadas individualmente em etanol P.A. em aparelho tipo Polytron acoplado a um ultrassonicador Kinemática, ambos da Brinkmann Instruments, E.U.A.. O etanol foi evaporado em estufa ventilada a 45 °C.

O resíduo (feito pó) resultante foi suspenso em 10 ml de solução de cintilação contendo: 4 mg de PPO (2,5-Difeniloxazol) e 0,1 g de dimetil POPOP (1,4-bis-[2-(4-metil-feniloxazolil)] benzeno) em 1 litro de tolueno.

Cada uma das amostras foi contada por um período de 5 minutos em um espectrômetro de cintilação líquida Beckman L5-100C.

Os resultados foram obtidos em c.p.m. (contagem por minutos). g^{-1} de peso seco e expressos como distribuição de atividade porcentual (a atividade obtida em um componente individual expressa como uma porcentagem do total de atividade obtida na parte da planta amostrada).

2.9. Substâncias químicas

Foi feita aplicação de diversas substâncias químicas, em diferentes concentrações, por nebulização das folhas, umedecimento da espuma do alporque ou por aplicação de micropipeta (FELIPPE et al, 1971).

As substâncias utilizadas foram: ácido indolil-3-acético, ácido indolil-3-butírico, ácido giberélico e ácido 2,3,5-triodo benzóico, todas da "Sigma Chemical Co.", EUA; nitrato de prata da "Carlo Erba do Brasil", EUA; ácido 2-cloroetil-fosfônico da "Union Carbide do Brasil Ltda."; amino-etoxi-vinil-glicina cedido gentilmente pelo

Professor J. R. Hillman, do Departamento de Botânica da Universidade de Glasgow; sacarose da "Hoechst do Brasil" e etileno da "White Martins".

A concentração e o método de aplicação de cada substância estão especificados nos resultados.

2.10. Condições que estimulam a liberação de etileno

2.10.1. Alagamento do vaso

Tomateiros crescidos nas condições padronizadas anteriormente, após o processo de alporquia foram divididos em dois grupos: um deles foi mantido como controle e outro teve seus vasos alagados. Para o processo de alagamento, os vasos foram colocados dentro de outros vasos não perfurados e o nível da água foi mantido acima do nível da terra.

2.10.2. Confinamento da planta ou de uma folha

Foram montados tres experimentos de confinamento das plantas. Em dois deles os vasos, após alporquia das plantas, foram colocados dentro de recipientes de vidro contendo um volume interno de aproximadamente 3,2 l. No primeiro, os recipientes foram fechados com tampa de plástico rígido e a borda da tampa vedada com uma pasta feita com parafina e vaselina na proporção de 1:1. No segundo, a boca do recipiente foi fechada com filme de P.V.C. incolor (Magipack) (fig.2). No terceiro experimento, a planta foi envolvida por um saco plástico incolor, e este foi fixa-

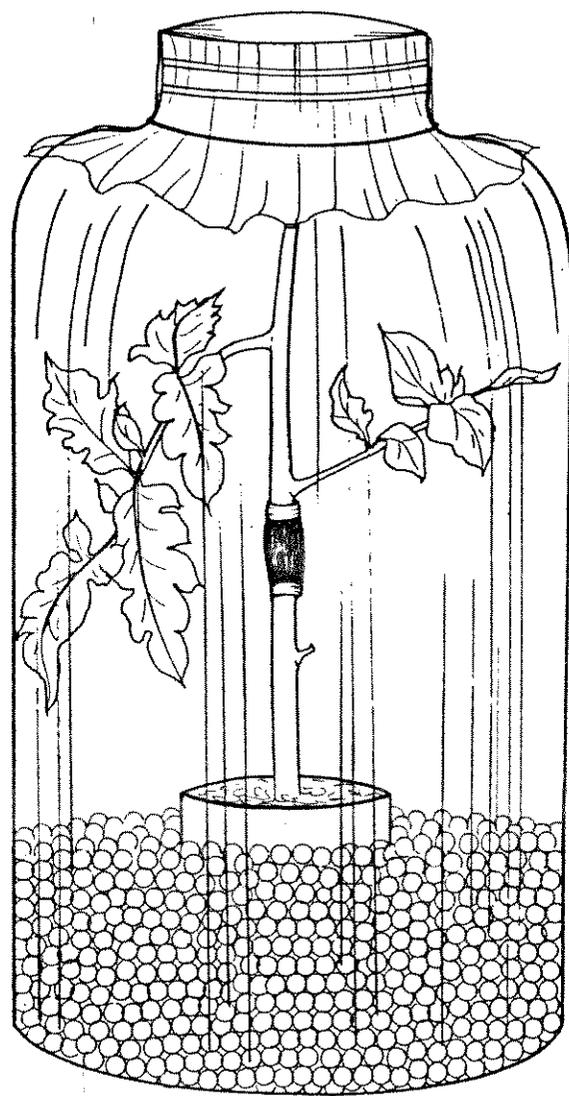


FIGURA 2

do ao redor do vaso por um elástico.

Foram feitos também quatro experimentos de confinamento de apenas uma folha. A folha imediatamente superior à região do alporque foi confinada em recipiente de vidro com capacidade de 280 ml. O recipiente foi sustentado junto à folha, por suportes de ferro e presilhas. Em tres dos experimentos a boca do recipiente foi fechada com tampa de borracha preta (do tipo das de vidro de soro), contendo um orifício por onde passou o pecíolo. O espaço existente na rolha ao redor do pecíolo foi vedado com massa de modelagem (fig. 3). Em um quarto experimento, a boca do recipiente de vidro foi fechada e vedada ao redor do pecíolo da folha com filme de P.V.C. incolor.

Tanto as plantas como as folhas permaneceram confinadas durante os dias de experimento.

2.11. Dosagem de etileno

A determinação da quantidade de etileno liberada pela planta foi feita com plantas mantidas durante 10 dias em recipientes de vidro vedados com filme de P.V.C. incolor (item 2.10.2.). As amostras do gás existente no interior do recipiente foram retiradas com auxílio de seringa hipodérmica.

A estimativa da produção de etileno pelos tecidos do caule foi feita em 5 plantas, usando-se 600 mg de tecido da região do alporque. Os pedaços de caule foram divididos em segmentos de aproximadamente 2 mm e colocados em seringa hipodérmica regulada (com o êmbolo) para uma capacidade de 3 ml. As amostras do gás liberado foram medidas após um intervalo de 30 minutos.

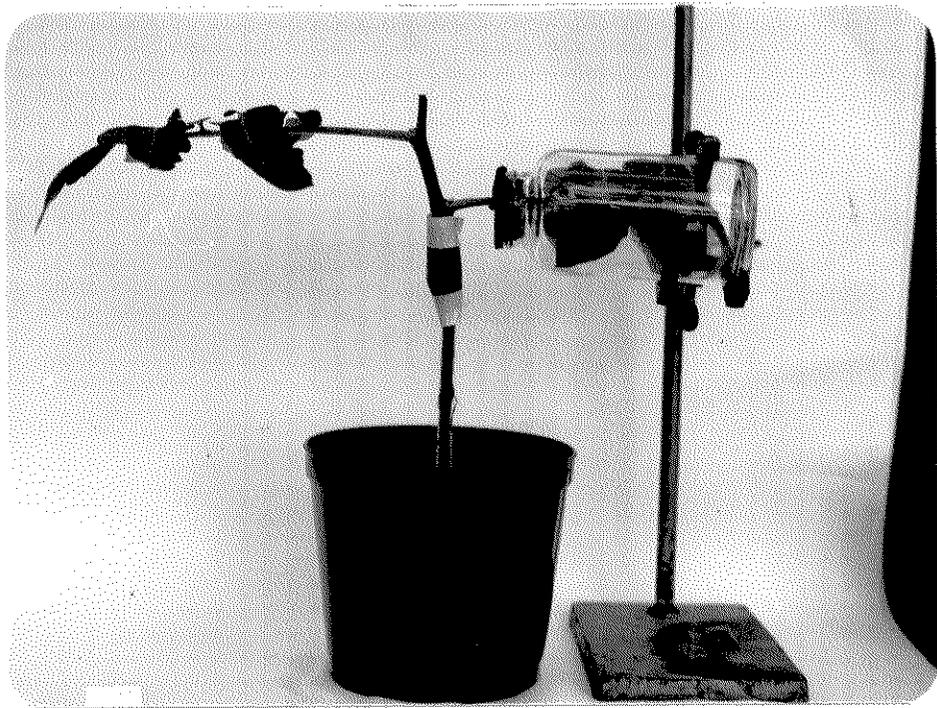


FIGURA 3

Em ambos os casos, 0,5 ml de gás liberado foram injetados em um cromatógrafo Varian, modelo 2240-D, equipado com coluna de Porapak T, com dimensões de 1 m x 0,2 mm (diâmetro interno), e detector de ionização de chama. O forno do aparelho foi mantido a 100 °C e o gás de arraste utilizado foi o N₂, com fluxo de 40 ml/min.

2.12. Análise dos resultados

A verificação dos resultados dos experimentos, contendo sempre 10 repetições por tratamento, foi feita 10 dias após as montagens. Nessa ocasião, o alporque foi desfeito (fig. 4) e contadas as raízes existentes (fig. 5) em segmentos de 0,5 cm de caule da região central do alporque.

Os resultados obtidos foram analisados estatisticamente utilizando-se análise de variância (SNEDECOR & COCHRAN, 1967) e no caso de F significativo ao nível de 5% de probabilidade foi aplicado o teste de Tukey (GOMES, 1973) para cálculo da diferença mínima significativa ($\Delta p < 0,05$).

Nas tabelas referentes aos resultados, os valores seguidos de letras diferentes são significativos ao nível de 5% ($p < 0,05$).

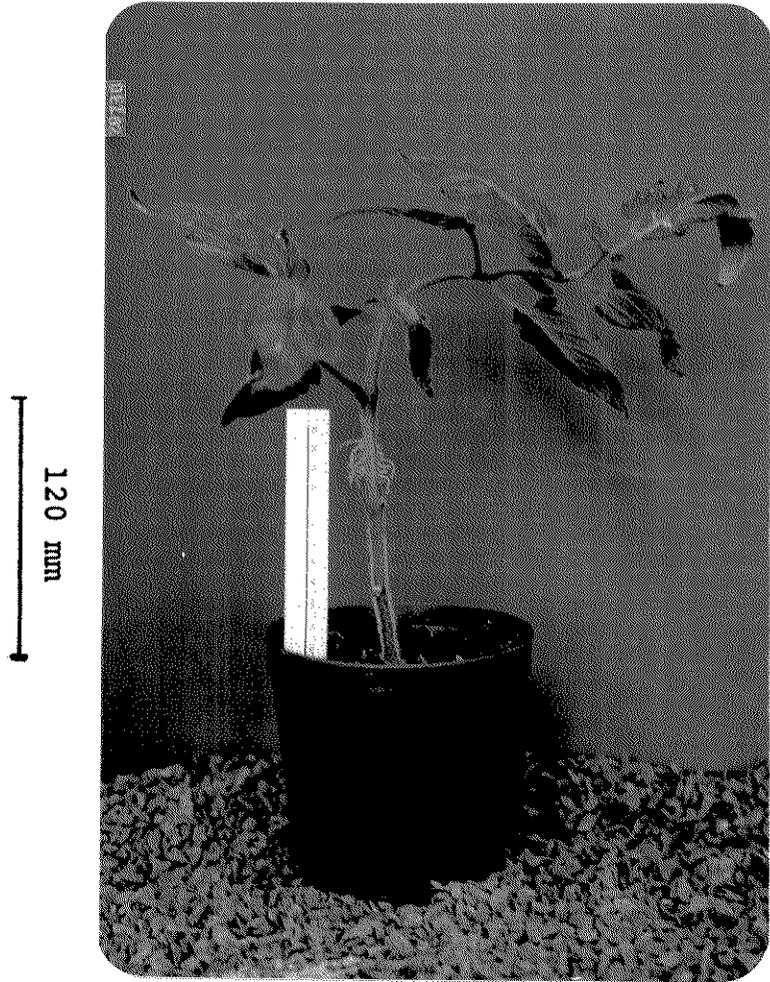


FIGURA 4

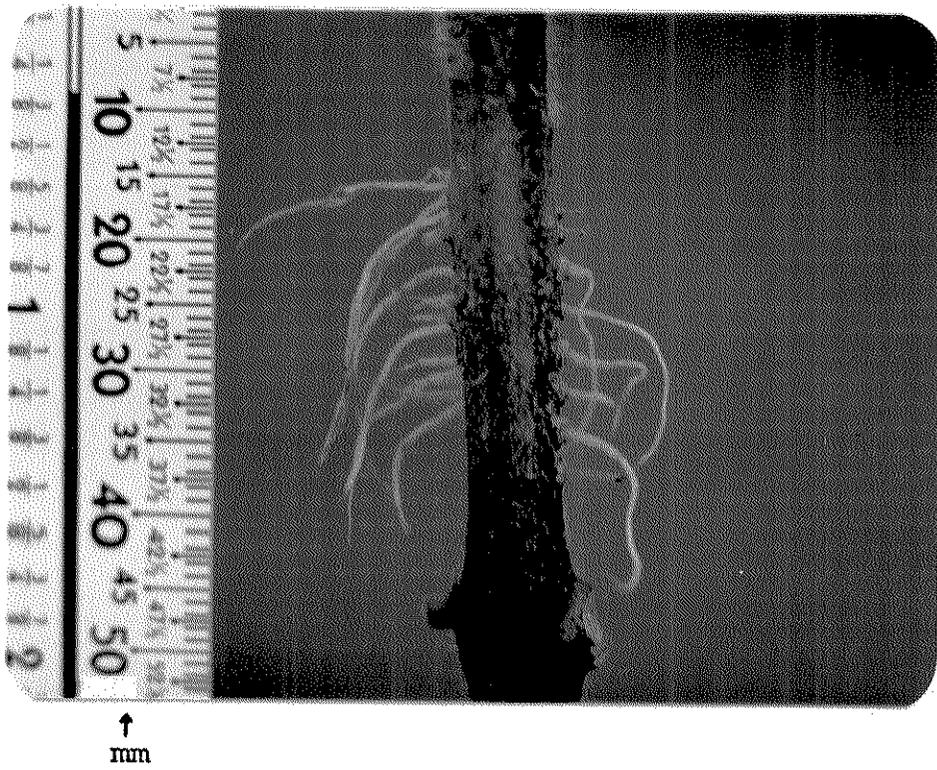


FIGURA 5

IV. RESULTADOS

1. Cortes anatômicos do caule na região do alporque

A partir da observação de cortes transversais do caule, na região do alporque, verificou-se que os primórdios radiculares se originam na região do floema.

Na figura 6 pode-se observar um primórdio (PR) em fase inicial de desenvolvimento, originado na região floemática, que está limitado interiormente por células cambiais (CV) e externamente por parênquima cortical (PC). Na figura 7 verifica-se a presença de um primórdio mais desenvolvido (A) que o da figura 6, onde o desenvolvimento se processa a partir da região floemática (PF1) em direção ao córtex e a vascularização xilemática já está modificada. Nota-se, também, o desenvolvimento inicial de outro primórdio (B) próximo a A.

As figuras 8 e 9 mostram em detalhe o primórdio A, visto na figura 7, que apresenta seu meristema apical já definido na região voltada para o cortex. Outro aspecto evidente nessas figuras é a modificação da direção dos elementos do xilema do primórdio, que estão diferenciados perpendicularmente aos elementos de vaso do caule.

Nas figuras 8 e 10 observa-se em detalhe o primórdio B da figura 7, aparecendo delimitado por fibras extraxilemáticas (F), por elementos de tubo crivado com células companheiras (TC) e pela faixa cambial (CV). A figura 11 mostra um primórdio radicular mais desenvolvido, em protrusão através da região cortical.

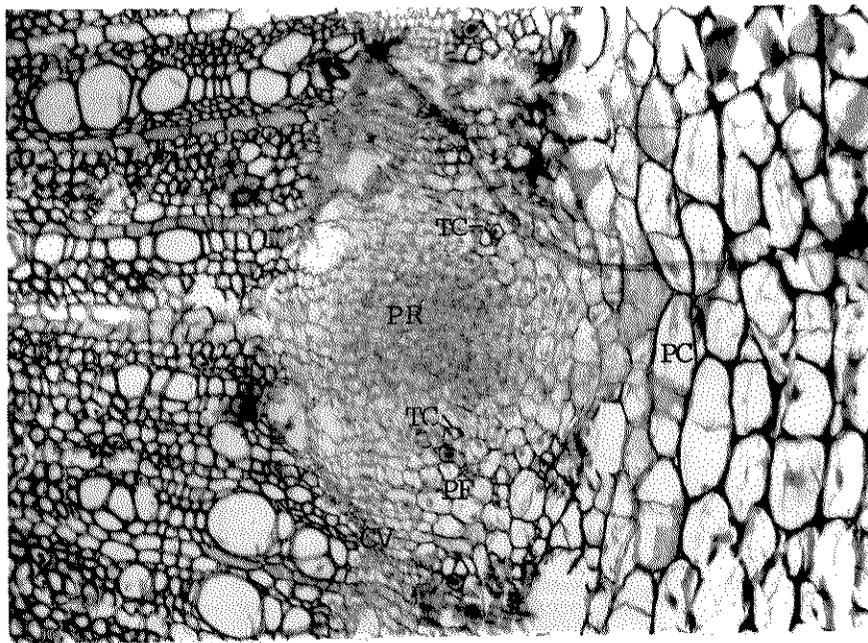


FIGURA 6

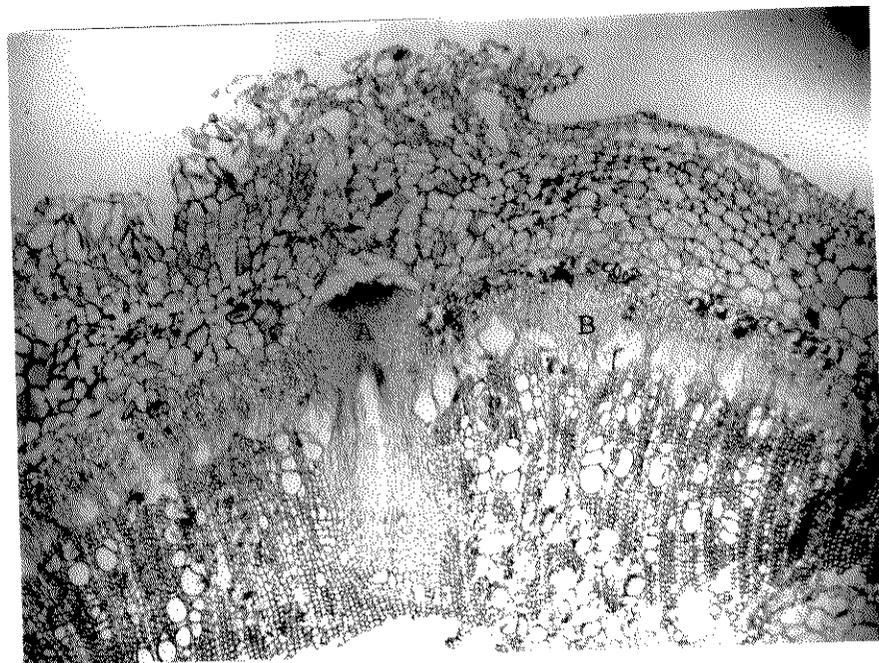


FIGURA 7

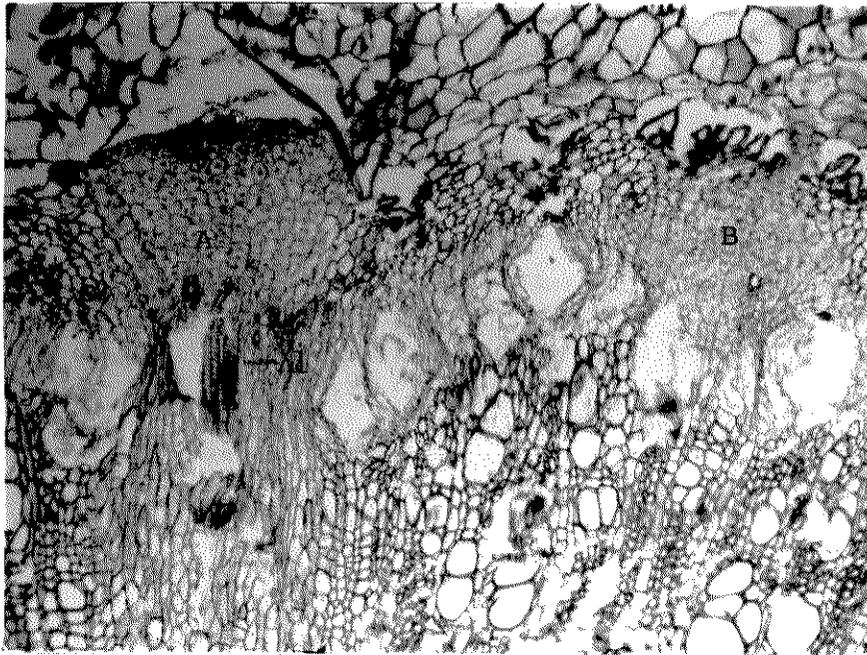


FIGURA 8

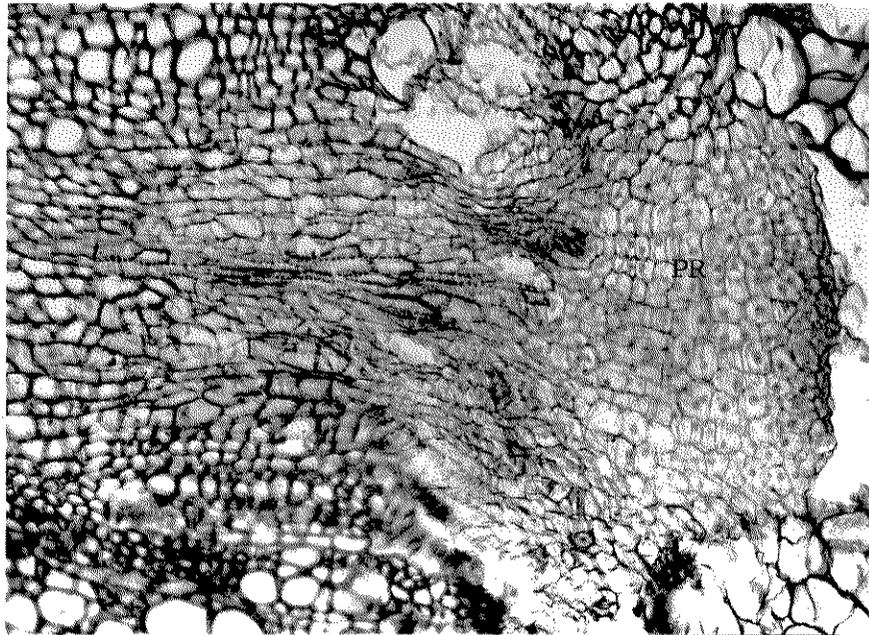


FIGURA 9

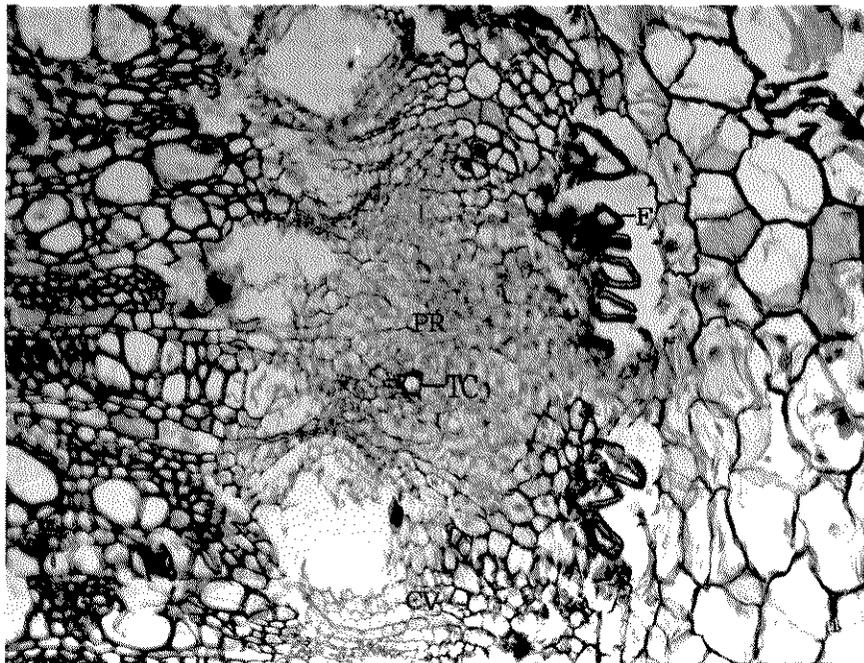


FIGURA 10

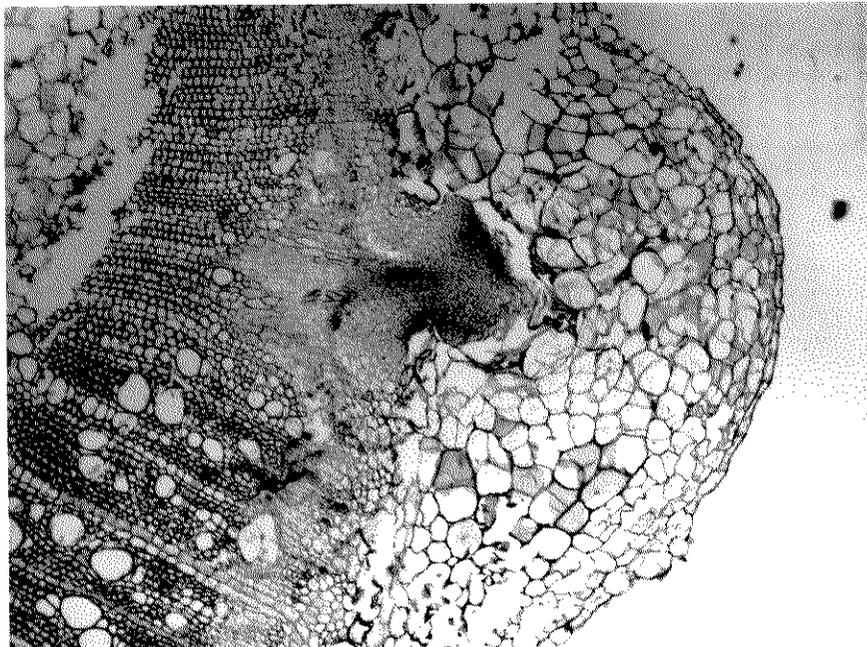


FIGURA 11

2. Influência de fatores externos

2.1. Tipos de alporque

Para verificar o efeito da incidência da luz, diretamente sobre a região do alporque, foram feitos experimentos em que a espuma utilizada para a montagem do alporque foi recoberta por plástico incolor ou por plástico preto.

As plantas que tiveram seus alporques recobertos por plástico preto apresentaram um enraizamento mais intenso no caule, na região do alporque (tabela 1). Além disso, observou-se que, ao final do experimento, as raízes dessas plantas eram longas, enquanto que as de plantas que tiveram seus alporques recobertos por plástico incolor se apresentavam apenas com primórdios radiculares.

2.2. Efeito do déficit de água e da nutrição mineral

Para analisar o efeito do déficit hídrico e da nutrição mineral no enraizamento do caule foram utilizadas:

- plantas regadas diariamente com água, durante 10 dias (controle)
- plantas que durante 5 dias só foram regadas quando apresentavam sinais evidentes de murchamento. Nos 5 dias restantes as plantas foram regadas diariamente.
- plantas que durante 10 dias só foram regadas após os primeiros sinais de murchamento.

Tabela 1. Efeito da incidência da luz diretamente sobre a região do alporque, no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Experimentos	Nº médio de raízes por planta	
	Plástico Incolor	Plástico Preto
I	0,0 a	18,2 b
II	7,3 a	12,6 a
III	5,2 a	7,7 a

- plantas regadas diariamente com solução nutritiva de Hoagland.
- plantas regadas com solução nutritiva de Hoagland de 2 em 2 dias e água nos outros dias.

Na tabela 2 pode-se observar que as plantas regadas com água diariamente (controle), tiveram um enraizamento do caule maior que qualquer das outras submetidas a déficit de água ou regadas com solução nutritiva. Também houve diferença significativa entre plantas submetidas a déficit de água por 5 e 10 dias.

2.3. Influência do estado nutricional das plantas

2.3.1. Efeito do fluxo luminoso

Vários autores afirmam que a formação de raízes em estacas de diferentes espécies é bastante influenciada pelo nível de irradiação fornecido às plantas. Isso estaria relacionado com a influência do fluxo luminoso em vários passos do metabolismo vegetal.

No caso específico deste experimento com tomateiros, submetidos a diferentes intensidades luminosas durante os períodos de desenvolvimento das plantas e de formação de raízes adventícias, verificou-se que os diferentes tratamentos influenciaram significativamente o enraizamento do caule. Como se observa na figura 12, houve uma diminuição de enraizamento com o aumento da intensidade luminosa. Houve um acréscimo de 132,7% e 74,8% no enraizamento de plantas submetidas a baixas luminosidades (4 e 9 Klux, respectivamente) em relação àquelas crescidas sob con

Tabela 2. Efeito do déficit de água e da nutrição mineral no enraizamento do caule de L. esculentum.

Nº médio de raízes por planta				
Controle	Déficit de água		Solução nutritiva	
	5 dias	10 dias	Diariamente	2/2 dias
17,3 a	6,7 b	11,9 c	10,0 b,c	9.1 b,c

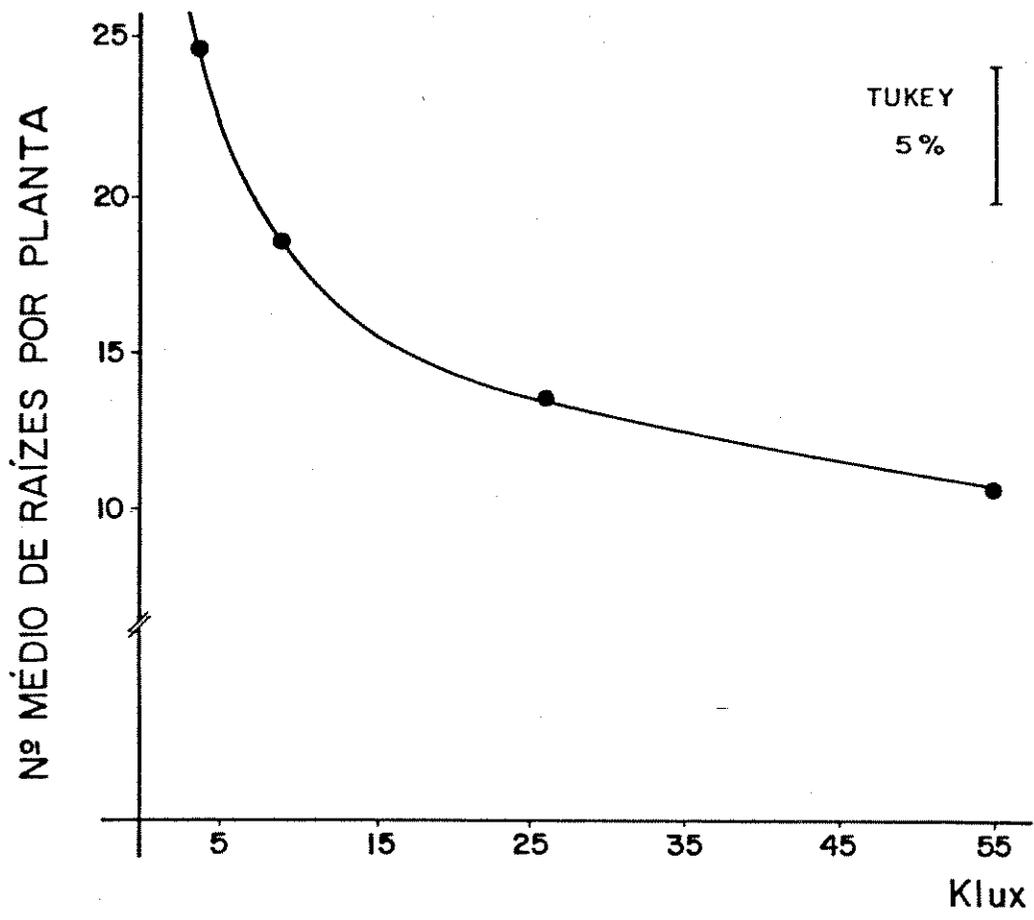


FIGURA 12

dições naturais de iluminação (55 Klux).

2.3.2. Efeito de escuro antes e/ou durante o experimento

Com o objetivo de se verificar o efeito de escuro como pré-tratamento em experimentos de alporquia, plantas de tomate foram transferidas para câmara escura por um certo período de tempo. O efeito do escuro sobre a senescência das plantas foi verificado através de dosagem de clorofila (tabela 3). Como períodos mais longos do que 7 dias causaram deterioração das plantas, este período foi considerado como período máximo de pré-tratamento de escuro.

A partir disso foi montado um experimento usando-se:

- 20 plantas que permaneceram 7 dias no escuro. No 7º dia foi feita alporquia em todas elas e 10 plantas foram transferidas para câmaras em dias longos (D.L.), enquanto que as outras voltaram para o escuro.
- 20 plantas permaneceram durante 7 dias em câmaras de D.L. Feito o alporque, 10 plantas continuaram na luz e 10 foram transferidas para o escuro.

Resumindo - escuro/alporque/luz (E-L)
 - escuro/alporque/escuro (E-E)
 - luz/alporque/luz (L-L)
 - luz/alporque/escuro (L-E)

Na tabela 4 verifica-se que as plantas que permaneceram no escuro após a alporquia (independente do tratamento ante-

Tabela 3. Dosagem de clorofila da 5a folha de plantas de L. esculentum com um mês de idade. Cada valor corresponde a média de 4 repetições.

Período de escuro (dias)	Clorofila total (mg/l)
0	16,67
3	16,57
5	12,21
7	12,96

Tabela 4. Efeito de escuro antes e/ou durante a fase de alporquia no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

- escuro/alporque/luz (E-L)
- escuro/alporque/escuro (E-E)
- luz/alporque/luz (L-L)
- luz/alporque/escuro (L-E)

Nº médio de raízes por planta			
E-L	E-E	L-L	L-E
15,9 a	0,0 b	6,1 c	0,0 b

rior) não enraizaram. Portanto, a permanência das plantas em luz (após alporquia) parece necessária para que ocorra o enraizamento.

Os resultados mostram que a permanência das plantas no escuro, antes do alporque, foi benéfica quando, após o alporque estas foram transferidas para dia longo.

3. Influência de fatores internos

3.1. Efeito da idade fisiológica da planta

Sabe-se que a formação de raízes em estacas depende entre outros fatores da idade fisiológica do órgão.

Para verificar o efeito da idade fisiológica das plantas sobre o enraizamento do caule, foram feitos alporques em plantas com idades diferentes. Foram utilizadas plantas com 5 folhas (aproximadamente um mês, plantas com 8 folhas (aproximadamente um mês e meio) e plantas com 10 folhas (aproximadamente 2 meses de idade).

Na figura 13 observa-se que, dentro das condições em que foi realizado o experimento, houve uma relação inversa entre idade da planta e número de raízes formadas.

3.2. Efeito das folhas e da região apical

A fim de verificar o efeito correlativo das folhas e ápices, no enraizamento, foram feitos alporques em plantas com remoção ou não de folhas e/ou região apical:

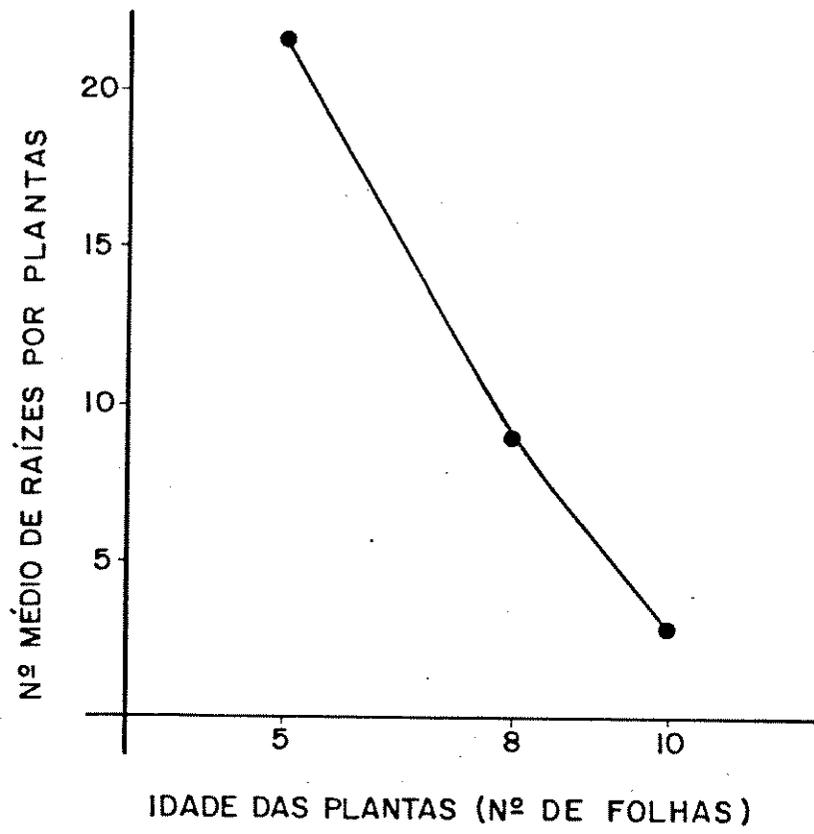


FIGURA 13

- plantas com folhas e com região apical (F/RA)
- plantas com folhas e sem região apical (F/-)
- plantas sem folhas e com região apical (-/RA)
- plantas sem folhas e sem região apical (-/-)

A tabela 5 mostra a importância das folhas no enraizamento do caule. Plantas que tiveram suas folhas removidas tiveram formação de um número muito pequeno de raízes adventícias em comparação com plantas que permaneceram com folhas.

A remoção da região apical, por sua vez, aparentemente, não afetou o enraizamento (diferenças estatisticamente não significativas).

3.3. Efeito do número e da posição das folhas em relação ao alporque

Foram feitos alporques em plantas nas quais foram mantidas todas as folhas e em outras que tiveram folhas removidas:

- plantas intactas (folhas acima e abaixo do alporque) - controle
- plantas apenas com folhas acima da região do alporque
- plantas apenas com folhas abaixo da região do alporque
- plantas com apenas uma folha, localizada acima da região do alporque
- plantas com apenas uma folha, localizada abaixo da região do alporque

Os resultados demonstram que somente as folhas localizadas acima da região do alporque têm efeito sobre o enraizamento e que mesmo quando apenas uma folha é mantida na planta, desde

Tabela 5. Efeito das folhas e da região apical no enraizamento do caule, na região do alporque, de Lycopersicon esculentum cv. caqui.

- plantas com folhas e com região apical (F/RA)
- plantas com folhas e sem região apical (F/-)
- plantas sem folhas e com região apical (-/RA)
- plantas sem folhas e sem região apical (-/-)

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta	
	Exp. I	Exp. II
F/RA	22,4 a	15,7 a
F/-	21,7 a	10,7 a
-/RA	5,7 b	4,0 b
-/-	0,0 c	0,0 b

que esteja localizada acima da região do alporque promove a formação de raízes adventícias no caule (tabela 6). No experimento I não houve efeito significativo entre os diferentes números de folhas no número de raízes formadas. No experimento II houve maior enraizamento quando um maior número de folhas foi mantido.

3.4. Efeito do sistema radicular

Comparando-se o enraizamento do caule de plantas, crescidas em solução hidropônica, com raízes e de plantas que tiveram as raízes removidas pode-se verificar que não houve diferença significativa entre eles (tabela 7).

3.5. Efeito de fotossintatos

3.5.1. Influência do anelamento do caule

Sabe-se que a capacidade que tem uma estaca de formar primórdios de raiz pode ser muito reduzida pelo anelamento do caule.

Para verificar se isto seria verdadeiro, no caso de tomateiro, e qual a importância da localização do alporque em relação ao anel, foram feitos os seguintes tratamentos:

- plantas com alporque feito acima do anel
- plantas com alporque feito abaixo do anel
- plantas sem anelamento (controle)

Tabela 6. Efeito da posição das folhas em relação ao alporque, em plantas de Lycopersicon esculentum cv. caqui, com diferentes números de folhas.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta	
	Exp. I	Exp. II
Plantas intactas (controle)	26,4 a	29,4 a
Só folhas acima do alporque	24,9 a	-
Só folhas abaixo do alporque	0,0 b	-
1 só folha acima do alporque	24,7 a	9,8 b
1 só folha abaixo do alporque	0,0 b	0,0 c

Tabela 7. Efeito do sistema radicular no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por plantas
Plantas com raízes	19,5 a
Plantas sem raízes	18,3 a

Observando-se a tabela 8 verifica-se que houve um maior enraizamento em plantas com anelamento feito abaixo do alporque do que em plantas controle (sem anelamento). As plantas com anelamento feito acima do alporque se comportaram como o controle.

3.5.2. Efeito da sacarose

Comumente se atribui a influência exercida pelas folhas, na formação de raízes em estacas, ao fornecimento constante de fotossintatos produzidos pelas mesmas.

Em quatro experimentos procurou-se verificar o efeito de sacarose (5, 10 e 20%) na formação de raízes adventícias em caule de tomateiro.

No primeiro experimento foi feita aplicação de solução de sacarose a 5% em 3 aplicações de 20 μ l na região apical com auxílio de micropipeta.

Essas aplicações foram feitas em 3 grupos de plantas:

- plantas em que foram mantidas as folhas abaixo da região do alporque
- plantas em que foram mantidas as folhas acima da região do alporque
- plantas das quais foram retiradas todas as folhas.

Foi montado um tratamento como controle, com folhas acima da região do alporque, com aplicação de agulheta contendo água.

As plantas que receberam sacarose, com exceção de um tratamento, enraizaram menos do que as plantas controle (tabela 9). Não houve diferença significativa (a nível de 5%) entre o enraiza-

Tabela 8. Efeito da localização do alporque em relação ao local de anelamento do caule, no enraizamento do caule de Lycopersicon esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta	
	Exp. I	Exp. II
Controle (sem anelamento)	6,3 a	7,2 a
Anelamento acima do alporque	3,5 a	2,0 a
Anelamento abaixo do alporque	14,0 b	17,9 b

Tabela 9. Efeito da aplicação de solução de sacarose a 5%, em relação à localização das folhas mantidas na planta, no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por plantas
Folhas acima do alporque (água)	10,8 a
Folhas abaixo do alporque (sacarose 5%)	3,5 b
Folhas acima do alporque (sacarose 5%)	8,6 a
Sem folhas (sacarose 5%)	0,2 c

mento das plantas com folhas superiores à região do alporque que receberam ou não aplicação de sacarose. Houve diferença significativa entre os outros tratamentos onde se pode notar que a aplicação de sacarose 5% não foi suficiente para provocar enraizamento significativo (em relação ao controle) em plantas com ausência de folhas na região superior ao alporque.

Foi feita também aplicação de solução de sacarose a 5% sob forma de pulverização das folhas em 2 lotes de plantas:

- plantas em que foram mantidas as folhas superiores à região do alporque
- plantas em que foram mantidas as folhas inferiores à região do alporque.

Foram mantidas também plantas com folhas acima da região do alporque, sem aplicação de sacarose (controle).

Os resultados (tabela 10) foram semelhantes aos da tabela 6, ou seja, somente houve diferença significativa entre enraizamento de plantas com folhas superiores ou inferiores ao alporque.

Foi montado outro experimento aplicando-se uma dose única de 20 μ l de solução de sacarose 10% na região apical com auxílio de micropipeta, em plantas em que foram mantidas apenas as folhas acima ou abaixo do alporque e em plantas sem folhas. Nos 3 casos foram mantidas plantas controle (sem sacarose).

A tabela 11 também confirma o que já havia sido observado nas tabelas 5 e 6: não houve enraizamento em caules de plantas sem folhas ou com folhas mantidas abaixo do alporque. O enraizamento de plantas, com folhas acima do alporque, que receberam sacarose não foi significativamente maior que o das plantas

Tabela 10. Efeito da pulverização de solução de sacarose a 5% em folhas de L. esculentum, no enraizamento do caule.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta
Folhas acima do alporque (sem sacarose)	10,8 a
Folhas acima do alporque (sacarose 5%)	8,7 a
Folhas abaixo do alporque (sacarose 5%)	3,7 b

Tabela 11. Efeito de aplicação de solução de sacarose a 10%, em relação à localização das folhas mantidas na planta, no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta
Folhas abaixo do alporque (sem sacarose)	0,0 b
Folhas acima do alporque (sem sacarose)	6,0 a
Sem folhas (sem sacarose)	0,0 b
Folhas abaixo do alporque (com sacarose)	0,0 b
Folhas acima do alporque (com sacarose)	7,3 a
Sem folhas (com sacarose)	0,0 b

controle.

Foi feita aplicação de solução de sacarose a 20% em plantas com folhas acima da região do alporque de duas maneiras: com auxílio de micropipeta de 20 μ l (de 2 em 2 dias) inserida na região do alporque ou aplicada diretamente na espuma do alporque (3 ml de cada vez).

Não houve diferença significativa (a nível de 5%) entre o enraizamento do caule de plantas controle e de plantas que sofreram aplicação de sacarose (tabela 12).

3.5.3. Translocação de ^{14}C

O acompanhamento da translocação de substâncias fotossintetizadas que incorporam ^{14}C , proveniente de $^{14}\text{CO}_2$ fornecido à única folha mantida na planta, pode ser observado na figura 14 (em % do total de radioatividade existente na parte da planta mostrada). A leitura foi feita em plantas que tiveram o alporque feito acima (A) ou abaixo (B) da folha, exposta a $^{14}\text{CO}_2$.

Nota-se que o padrão de translocação foi o mesmo, independentemente da localização do alporque: os fotossintatos marcados com ^{14}C foram exportados da folha preferencialmente para a região do caule inferior a sua inserção.

3.6. Aplicação de substâncias químicas

3.6.1. Auxinas

As relações dos fitormônios com a formação de raízes foram estudadas, em detalhe, por vários pesquisadores e tem sido am

Tabela 12. Efeito da aplicação de solução de sacarose a 20% no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta.
Sem sacarose	12,6 a
Com sacarose (micropipeta)	12,4 a
Com sacarose (espuma)	9,4 a

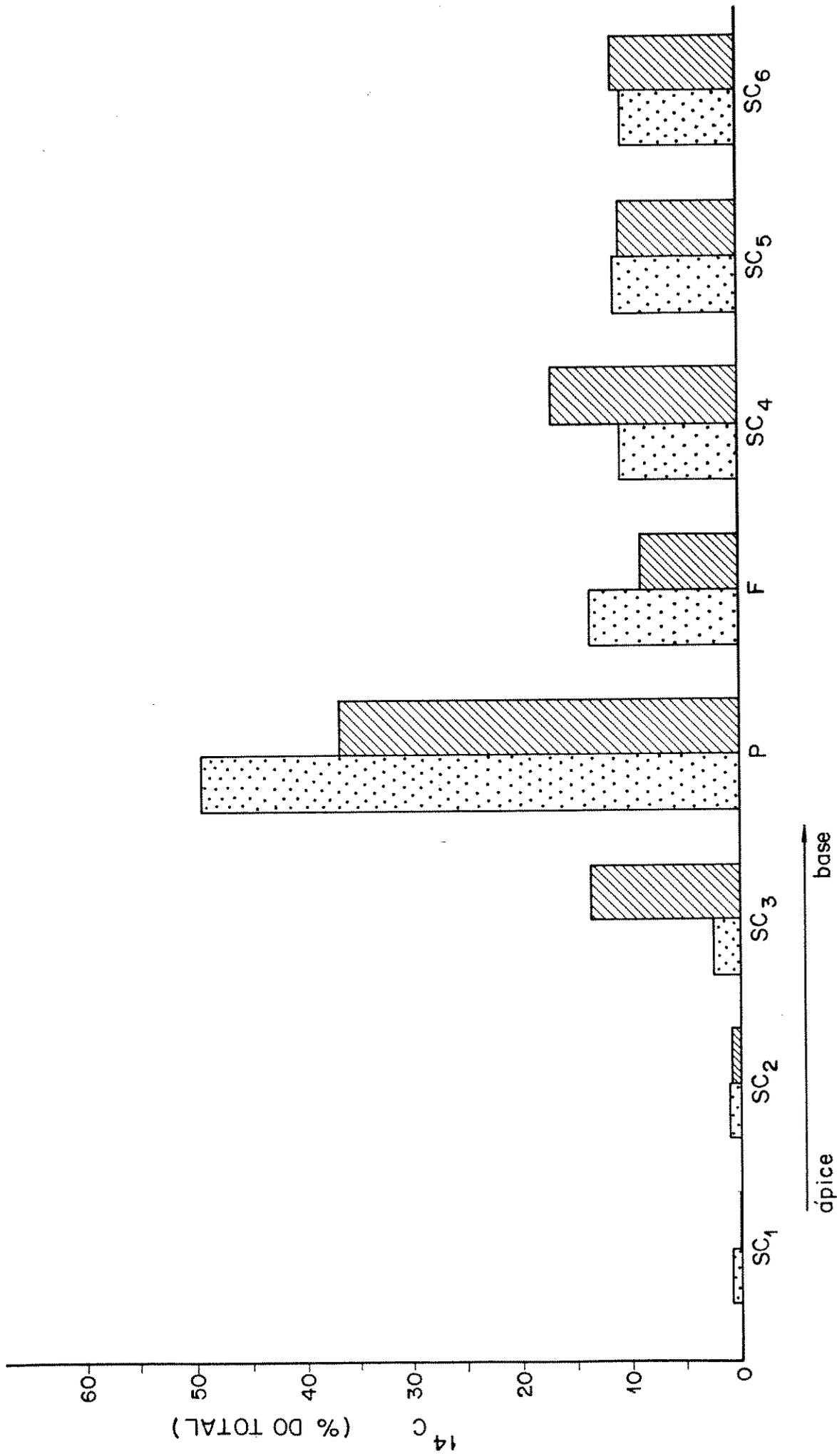


FIGURA 14

plamente aceito que as auxinas desempenham um papel importante na iniciação de raízes em estacas de muitas espécies.

Foram montados vários experimentos onde foi feita aplicação de AIA 1 mM e 0,1 mM em locais diferentes e de maneiras diferentes:

- no alporque:

- . molhando a espuma de 2 em 2 dias com aproximadamente 3 ml de solução: experimentos I e II.
- . inserindo uma micropipeta com 20 μ l de solução no caule imediatamente acima da região do alporque (de 3 em 3 dias): experimentos III, IV, V, VII.

- na região apical:

- . inserindo uma micropipeta com 20 μ l de solução na região apical de 3 em 3 dias.

- nas folhas:

- . como pulverização: experimento II.
- . inserindo uma micropipeta com 20 μ l de solução na base do pecíolo de 3 em 3 dias: experimentos V e VII.

Na tabela 13 pode-se observar que as diferenças entre o enraizamento das plantas usadas como controle (sem AIA) e das tratadas com AIA não foram significativas em nenhum dos experimentos.

Para testar se outra auxina teria o mesmo efeito de AIA, foi feita aplicação de IBA 1 mM com micropipeta, no caule, imediatamente acima da região do alporque. A diferença entre o enraizamento de plantas mantidas como controle (sem aplicação de IBA) e plantas tratadas também não foi significativa, confirman

Tabela 13. Efeito de AIA no enraizamento do caule de Lycopersicon esculentum cv. caqui.

Experi- mentos	Nº médio de raízes por planta				
	Controle	AIA 0,1 mM			AIA mM
		Alporque	Ápice	Folhas	Alporque
I	14,4	15,7	-	-	-
II	17,3	20,1	10,6	12,2	-
III	6,5	-	-	-	5,7
IV	5,2	-	-	-	6,5
V	15,4	16,5	16,9	13,7	-
VI	7,8	-	9,6	-	-
VII	14,3	19,9	16,5	19,4	-
VIII	8,9	-	7,4	-	-

As diferenças entre tratamentos e controles não foram significativas em cada experimento.

do os resultados obtidos com aplicação de AIA (tabela 14).

3.6.2. Etileno

a. Aplicação de ácido 2-cloroetil-fosfônico

Etileno é outro regulador de crescimento bastante considerado no que diz respeito a enraizamento.

Nos experimentos citados abaixo o ácido 2-cloroetil-fosfônico nas concentrações de 0,14; 0,35; 0,70; 1,70 e 3,50 μM foi aplicado em uma única dose de 20 μl no início do tratamento. Os locais de aplicação das soluções foram variados: um lote de plantas, na região apical; outro no caule, imediatamente acima da região do alporque; e um terceiro lote, na base do pecíolo da folha imediatamente superior ao alporque.

As diferentes concentrações de ácido 2-cloroetil-fosfônico, estimularam a formação de raízes adventícias na região do alporque em qualquer das regiões em que tenha sido aplicado (tabela 15). Nas concentrações utilizadas não se observou uma relação direta entre o aumento das concentrações e o aumento de enraizamento.

b. Tratamentos anti-etileno

A relação entre a ação do etileno e o enraizamento do caule foi analisada inibindo sua ação com uso de íon prata (Ag^+) e amino-etoxi-vinil-glicina (AVG).

Tabela 14. Efeito da aplicação de IBA no enraizamento do caule de L. esculentum, na região do alporque.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta
Sem IBA	5,2 a
Com IBA	6,6 a

Tabela 15. Efeito de ácido 2-cloroetil-fosfônico no enraizamento do caule de L. esculentum.

Experi- mentos	Etel (μ M)	Nº médio de raízes por planta			
		Controle	Ápice	Alporque	Folhas
I	0,14	7,9	12,9	23,9	-
II	0,35	7,9	16,0	28,6	-
III	0,70	5,4	8,0	-	-
IV	1,70	7,6	20,7	17,0	11,0
V	3,50	7,6	17,0	30,0	19,3

As diferenças entre tratamentos e controles foram significativas em cada experimento.

i. Ag^+ : Após feitos os alporques, a espuma utilizada na alporquia foi umedecida com soluções de 0,3 mM e 0,6 mM de nitrato de prata ($AgNO_3$) — cerca de 3 ml por planta — ou somente com água destilada (controle). $AgNO_3$ foi novamente aplicado no quinto dia após a alporquia. Nos outros dias o alporque foi molhado, normalmente, com água.

ii. AVG: Após a alporquia, em um lote de plantas foi feita aplicação por meio de micropipetas de 20 μ l no caule, logo acima da região do alporque, contendo uma solução de AVG 20 mM. Essa aplicação foi repetida no quarto e sétimo dias após montado o experimento. Como se pode observar nas tabelas 16 e 17, as substâncias inibidoras da ação de etileno, Ag^+ e AVG, inibiram o enraizamento na região do alporque.

c. Condições que estimulam a liberação de etileno pela planta

i. Alagamento do vaso

As plantas que tiveram suas raízes mantidas em vasos alagados, após feito o alporque tiveram uma promoção efetiva no número de raízes adventícias formadas em comparação com plantas controle (tabela 18).

ii. Confinamento da planta

A formação de raízes adventícias, em caules de plantas confinadas em recipientes de vidro fechados com tampa plástica, foi estatisticamente igual ao controle. Por outro lado as plan-

Tabela 16. Efeito do íon Ag^+ no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Experimentos	Nº médio de raízes por planta		
	Água (controle)	AgNO ₃	
		0,3 mM	0,6 mM
I	16,0 a	8,3 b	-
II	5,4 a	0,2 b	-
III	8,9 a	-	6,8 a
IV	18,0 a	-	6,7 b

Tabela 17. Efeito de AVG no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Experimentos	Nº médio de raízes por planta	
	Sem AVG	Com AVG
I	14,1 a	9,5 b
II	8,1 a	2,6 b
III	8,8 a	2,1 b
IV	10,2 a	4,8 b

Tabela 18. Influência do alagamento dos vasos no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta
Controle (Vasos não alagados)	7,5 a
Vasos alagados	15,6 b

tas confinadas em recipientes que tiveram suas bocas vedadas com filme incolor de P.V.C., tiveram um enraizamento do caule significativamente maior que plantas mantidas como controle (tabela 19).

O confinamento das plantas em saco plástico incolor durante 10 dias também promoveu aumento do enraizamento do caule (tabela 20).

iii. Confinamento de uma folha

Dos quatro experimentos em que a folha superior ao alporque foi confinada em recipiente de vidro tampado com rolha de borracha, em apenas um experimento, o tratamento aumentou significativamente o número de raízes formadas em relação às plantas controle. No caso de recipiente vedado com plástico aderente, a diferença no enraizamento em relação às plantas controle também foi significativa (tabela 21).

d. Dosagem de Etileno

i. Liberado pela planta

A tabela 22 mostra a quantidade de etileno encontrado no ar retirado de 5 recipientes de vidro tampados com plástico aderente em que foram mantidos tomateiros durante 10 dias. Nota-se a presença de etileno em todos os vidros, embora a quantidade encontrada fosse bastante variada.

ii. Nos tecidos do caule da região do alporque

A liberação de etileno de secções do caule de plantas

Tabela 19. Efeito do confinamento das plantas em recipiente de vidro vedado de maneiras diferentes no enraizamento do caule de plantas de L. esculentum cv. caqui.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta	
	Exp. I	Exp. II
Controle	7,00 a	15,60 a
Confinada: tampa plástica	9,14 a	-
Confinada: filme transparente de PVC	-	29,12 b

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Tabela 20. Efeito do confinamento das plantas de L. esculentum em saco plástico, no enraizamento do caule.

Tratamentos	Nº médio de raízes por planta
Controle	13,00 a
Plantas confinadas	19,80 b

Tabela 21. Efeito do confinamento de uma folha em recipiente de vidro, no enraizamento do caule de L. esculentum cv. caqui.

Exper.	Nº médio de raízes por planta		
	Controle	Folha confinada	
		Tampa borracha	Filme de P.V.C.
I	4,4 a	10,3 b	-
II	13,0 a	10,5 a	-
III	9,3 a	9,7 a	-
IV	7,7 a	10,9 a	13,5 b

Tabela 22. Medidas de liberação de etileno no ambiente do recipiente de vidro em que plantas de L. esculentum cv. caqui foram confinadas.

Recipientes	Etileno (μ moles/h)
1	96,10
2	9,00
3	3,74
4	7,50
5	37,54

que haviam sido mantidas em recipientes de vidro também foi verificada. A tabela 23 mostra que plantas confinadas liberam etileno endógeno enquanto que nas plantas controle (não confinadas) isso não foi detectado.

Tabela 23. Medidas de liberação de etileno por secções do caule de plantas de L. esculentum cv. caqui confinadas ou não (controle) em recipientes de vidro.

Plantas	Etileno (μ moles/h. g P.F.)	
	Pl. confinadas	Pl. não confinadas
1	40,03	0
2	42,53	0
3	22,50	0
4	10,00	0
5	7,50	0

V. DISCUSSÃO

Antes que as raízes adventícias se formem, há necessidade de que as células do parênquima, já perfeitamente desenvolvido, se desdiferenciem. Após essa desdiferenciação, um grupo de células meristemáticas é formado por divisão celular e desse grupo origina-se um primórdio (OPPENORTH, 1978).

No presente trabalho, verificou-se que o primórdio radicular resulta de divisões celulares na região do floema (fig. 6 a 11). GRAMBERG (1971, in OPPENORTH, 1976) também relatou que as divisões celulares que levam à formação dos primórdios de raiz começam nas células adjacentes ao feixe vascular. O alto conteúdo de compostos fotossintetizados e outros nutrientes nos vasos crivados poderiam facilitar a iniciação de desdiferenciação nas células do parênquima adjacente.

Sabe-se que solanáceas possuem dois anéis de floema, um externo — o floema secundário — e outro interno — o floema intraxilemático (METCALFE e CHALK, 1965).

BORTHWICH et al. (1937) demonstraram que em caules de tomateiro, tratados com auxina, as raízes adventícias se formaram tanto no floema interno como no externo, sendo que no primeiro, as raízes cresciam em direção ao centro do caule. Dentro de 54 horas as células parenquimatosas dos floemas interno e externo começaram a se dividir ativamente em todos os planos. É, usualmente, a partir de algumas das derivadas dessas células que as raízes adventícias se diferenciam.

As raízes, formadas no floema externo, cresceram para fora através do cortex, enquanto que as raízes formadas a partir do floema interno cresceram para dentro da medula por uma

pequena distância, quando então cessou sua extensão.

BORTHWICK et al. (1937) aplicaram AIA com lanolina sobre a superfície do corte de caules de plantas decapitadas e verificaram que a diferenciação de raízes adventícias ficava confinada a porções do caule de 0,2 a 2,5 mm a partir dessa superfície cortada. Houve estímulo direto nas regiões internas do caule a partir das quais as raízes se diferenciavam.

Neste trabalho não foi observada formação de raízes adventícias nas proximidades do floema interno. Uma tentativa de explicação para tal fato seria, que a umidade provocada pela alporquia não teria sido suficiente para estimular os tecidos mais internos do caule ou devido à pressão mecânica que estes tecidos, em toda sua extensão, estariam exercendo.

O enraizamento, em números absolutos, foi maior em caules cujos alporques foram recobertos com plástico preto que naqueles recobertos com plástico incolor (tabela 1). Isso confirma o que foi encontrado por BIRAN e HALEVY (1973) que estudaram o efeito do sombreamento completo e localizado sobre o enraizamento de estacas de dália. Eles demonstraram que o aumento de enraizamento, em plantas sobreadas, é um efeito local, agindo somente na zona de iniciação de raízes, na base da estaca. O sombreamento promove maior formação de raízes, por favorecer o caráter herbáceo da região de enraizamento. No caso de dália, o sombreamento não afetou o enraizamento de estacas lenhosas, mesmo na sombra. Também em estacas de Pisum sativum L., a iluminação da parte basal das estacas causou um forte efeito inibitório no número de raízes formadas (ELIASSON, 1978).

Quando as plantas são submetidas às várias formas de entresse, como seca, salinidade e alagamento, seus níveis hormonais endógenos mudam marcante e rapidamente (WRIGHT, 1978).

Nesse trabalho, quando as plantas foram submetidas à restrição de água até que os primeiros sintomas de murchamento aparecessem, obteve-se uma inibição no enraizamento do caule (tabela 2). A redução na turgescência da célula, que acompanha o déficit de água, parece ser um dos maiores fatores responsáveis por desencadear as mudanças no balanço hormonal da planta. Essas mudanças, por promover fechamento de estômatos, ajudam a aliviar os efeitos da falta d'água (WRIGHT, 1978).

WRIGHT (1969) sugeriu que o déficit de água na folha cause um aumento no nível de ABA, e que este seja responsável por estimular o fechamento estomático, permitindo que as plantas recuperem toda a turgescência. Desde então, o efeito de hormônios no movimento estomático, que controla a perda d'água pelas folhas, passou a ser estudado intensamente (MILBORROW, 1974).

Neste trabalho, a inibição de enraizamento do caule, obtida em tomateiros submetidos a déficit de água, pode ter sido consequência de um aumento no nível de inibidores de enraizamento, como ABA por exemplo. Esse acúmulo de ABA poderia provocar uma inibição no número de raízes formadas ou uma inibição na produção de um hormônio que é considerado promotor de enraizamento, como etileno.

Há trabalhos citando que ABA inibiu a produção de etileno (GAMBORG e LA RUE, 1971; KONDO *et al.*, 1975).

Segundo ELIASSON (1978) os nutrientes minerais não tiveram nenhuma ou quase nenhuma influência no número de raízes formadas em estacas de plantas de Pisum sativum crescidas em solo fertilizado. Fornecimento de solução nutritiva às plantas de Phaseolus vulgaris também não teve influência no número de raízes formadas nas estacas (OPPENORTH, 1980). MOORE e LOVELL

(1970), entretanto, verificaram que a formação de raízes adventícias em cotilédones de mostarda foi fortemente inibida por cultura em solução nutritiva, em comparação com cultura em água. Um aumento na concentração de nutrientes em qualquer nível específico de iluminação levou a uma queda progressiva na proporção de cotilédones que produziram raízes.

WELANDER (1978) relatou que o número de raízes por estaca diminuiu com o aumento da concentração de nitrogênio no meio de cultura e com aumento da irradiância aplicada ao estoque de plantas.

O balanço entre nitrogênio e carboidratos pode exercer um efeito importante na capacidade de formação de raízes. REID (1924) encontrou um crescimento vigoroso da raiz, em estacas de caule de tomateiro, quando as reservas de carboidratos eram altas e o nível de nitrogênio baixo, enquanto que alto nível de nitrogênio associado a pequena quantidade de carboidratos reduziu a capacidade de formação de raízes.

As variações na concentração externa de nitrogênio, segundo WELANDER (1978), causaram variações no conteúdo de nitrogênio endógeno e no conteúdo de açúcares redutores, tanto quanto na formação de raízes das estacas. O autor sugere que a formação de raízes deva ser afetada pelos níveis internos de nitrogênio, açúcares redutores e aminoácidos livres.

Em plantas de tomate, o fornecimento de solução nutritiva diariamente ou em dias alternados, inibiu a formação de raízes adventícias, na região do alporque, em relação às plantas que foram regadas diariamente com água (tabela 2).

O estiolamento prévio e a redução da intensidade luminosa são reconhecidos como fatores favoráveis à formação de raí

zes adventícias, tanto na planta inteira como em segmentos caulinares excisados (STEPONKUS e HOGAN, 1967; MOORE e LOVEL, 1970; TAYLOR e ODOM, 1970; BIRAN e HALEVY, 1973; HANSEN e ERIKSEN 1974; HANSEN, 1976; OPPENOORTH, 1980; NOUGARÈDE e RONDET, 1982 e outros).

HANSEN e ERIKSEN (1974) verificaram que a formação de raízes, em estacas de ervilha, poderia estar correlacionada com a irradiância sob a qual as plantas haviam crescido e presumiram que isso fosse devido a um nível supraótimo de carboidratos em relação ao nível endógeno de auxinas.

No presente trabalho observou-se que o aumento da irradiação causou inibição na formação de raízes adventícias (fig. 12). O enraizamento de plantas crescidas sob condições de baixa luminosidade (4 Klux) foi 2,3 vezes maior que o de plantas que se desenvolveram sob 55 Klux.

Estes resultados, sobre o papel desfavorável da iluminação na iniciação de raízes, estão de acordo com HANSEN e ERIKSEN (1974). Verificou-se, também, que quando crescidos em maior intensidade luminosa, os caules apresentavam-se mais lignificados (observação visual).

Em estacas de groselheira (FERNQVIST, 1962, in FERNQVIST, 1966) foi observada uma diminuição na formação de raízes adventícias em relação a um aumento na lignificação. Ao mesmo tempo foi verificado um decréscimo no conteúdo de auxinas e um aumento de substâncias inibitórias. A queda na formação de raízes adventícias devido à lignificação pode ser neutralizada por aumento do suprimento de auxinas exógenas como foi encontrado por HITCHCOK e ZIMMERMAN (1942).

NANDA et al. (1968) afirmaram que o número de raízes de

estacas de caule de Populus nigra aumentou com o aumento do número de dias que elas foram mantidas no escuro.

Embora ELIASSON (1978) não tenha verificado formação de raízes em estacas de Pisum sativum mantidas no escuro após a escisão, mais recentemente, NOUGARÈDE e RONDET (1982) afirmaram que a manutenção de plântulas de Pisum sativum no escuro, a partir da germinação, foi a condição mais favorável à rizogênese, em relação a plântulas mantidas em fotoperíodo de 16 horas.

Na tabela 4, observa-se que plantas mantidas por um período de tempo no escuro, antes da alporquia (E-L), tiveram um aumento de 160,6% na formação de raízes em relação às plantas controle (L-L), desde que transferidas para a luz durante o período de enraizamento. Esses dados sugerem que o efeito de obscuridade, como afirmaram BIRAN e HALEVY (1973) e NOUGARÈDE e RONDET (1982), é favorável ao enraizamento. Neste caso, pode-se concordar também com ELIASSON (1978) a respeito de que o crescimento das raízes é dependente dos produtos fotossintéticos formados durante o período de enraizamento, já que não houve enraizamento em nenhuma planta mantida no escuro após a alporquia.

WELANDER (1978) verificou que o enraizamento ótimo de estacas de Pelargonium era obtido quando as plantas estoque eram sujeitas a baixa intensidade luminosa. Sabe-se que as condições de luz, durante o crescimento de planta, podem afetar as mudanças graduais da fase juvenil para a adulta (HANSEN et al., 1978). O número de raízes, em Pelargonium, foi maior em estacas de pecíolos jovens que em estacas de pecíolos mais velhos (WELANDER, 1978). Estacas de plantas jovens geralmente enraizam mais facilmente que estacas de plantas adultas (PORLINGS e THERIOS,

1976). As estacas de variedades frutíferas na forma adulta são muito difíceis de enraizar (HITCHCOCK e ZIMMERMAN, 1942).

Neste trabalho verificou-se que plantas mais jovens, com apenas 5 folhas (aproximadamente 1 mês de idade) tiveram um enraizamento 2,7 vezes maior que plantas com 8 folhas, e 7,2 vezes maior que plantas com 10 folhas (aproximadamente 2 meses de idade) (fig. 13). Portanto, a idade fisiológica das plantas realmente parece ter muita influência na formação de raízes adventícias.

A habilidade que tem uma planta de formar primórdios de raízes adventícias pode ser muito reduzida pela remoção das folhas, gemas ou anelamento do caule. LOEB em 1917, e VAN OVERBEEK e GREGORY em 1945 já haviam demonstrado o papel essencial das folhas na promoção de iniciação de raízes. A importância das folhas e da região apical na promoção de iniciação de raízes adventícias e o efeito correlativo existente foi verificado pela retirada desses órgãos.

Os dados apresentados nas tabelas 5 e 6 mostram que a presença das folhas na planta, na ocasião do enraizamento, tem grande influência no número de raízes adventícias formadas. Nos experimentos I e II da tabela 5 verifica-se que plantas com região apical da qual foram removidas as folhas tiveram um enraizamento 3,9 vezes menor que plantas com folhas e região apical (controle). Em plantas sem região apical, quando as folhas foram removidas não houve enraizamento em nenhum dos experimentos. Esses resultados estão de acordo com dados de outros autores como VAN OVERBEEK et al. (1946) e ALTMAN e WAREING (1975).

A contribuição das folhas no processo de enraizamento de estacas é bastante conhecido (WHEELER, 1971), assim como a

importância da lâmina foliar no fornecimento de substâncias que promovem enraizamento de folhas destacadas (WELLS e RIOPEL, 1972).

ZAIDEN e VALIO (1977) verificaram que a remoção de diferentes porções da lâmina foliar não afetou o enraizamento de folhas de Pereskia grandifolia, enquanto que a interrupção da nervura central próxima ao pecíolo causou uma queda na porcentagem de enraizamento das folhas. Os autores sugerem que essa diferença seja devido a maior quantidade de fotossintatos e de substâncias promotoras de enraizamento sintetizadas na folha e que se translocam para o pecíolo, através da nervura central.

ALTMAN e WAREING (1975) afirmam que a remoção de folhas reduziu a formação de raízes em estacas de hipocótilo de Phaseolus vulgaris, enquanto que a excisão da gema apical trouxe menos detrimento. VAN RAALTE et al. (1975, in OPPENOORTH, 1980) observaram que a área da lâmina foliar influiu positivamente no número de raízes formadas em estacas de folhas de feijão. Eles sugerem que a capacidade fotossintética da lâmina foliar determina o número de raízes formadas ou que a lâmina foliar produz um ou mais fatores que facilitam a iniciação de raízes e que seriam transportados pelos vasos crivados.

Embora ERIKSEN (1973), tenha afirmado que existe uma relação entre a presença de meristemas apicais ativos e a formação de raízes em estacas, neste trabalho, a remoção da região apical não influiu significativamente, na formação de raízes adventícias.

LOVEL et al. (1971, 1972) mostraram que um alto nível de carboidratos na estaca inibe a fase de iniciação. A remoção dos "sinks" naturais de fotossintatos, produzidos pela remoção

das gemas e decapitação, poderia causar um acúmulo de carboidratos e, então, inibição do processo de iniciação. Neste trabalho, só houve inibição significativa por retirada da região apical quando no experimento I comparou-se plantas sem folhas com ou sem região apical. As plantas que possuíam região apical tiveram um número médio de raízes formadas de 5,7 enquanto que plantas sem região apical não formaram raízes adventícias.

Os experimentos citados na tabela 6 deixam claro que as folhas que promoveram a formação de raízes adventícias foram aquelas localizadas acima da região do alporque já que, sempre que foram mantidas apenas as folhas situadas abaixo da região do alporque não houve formação de nenhuma raiz. Embora nos experimentos realizados, as folhas localizadas abaixo do alporque não tenham mostrado efeito positivo no enraizamento do caule, não se pode excluir a possibilidade de um efeito inibidor das mesmas neste processo.

Como se sabe que a principal fonte de produção de citocinas na planta é o sistema radicular (ITAI e VAADIA, 1965; KODA e OKAZAWA, 1978), verificou-se o efeito que a retirada desse sistema produziria no enraizamento do caule.

Quando foram removidas as raízes das estacas, não houve diferença entre o número de raízes adventícias formadas na região do alporque e em estacas nas quais foram preservadas as raízes. No caso de estacas sem raízes, assumindo que o conteúdo de citocininas tenha diminuído, já que as raízes foram removidas, poder-se-ia supor que as citocininas endógenas talvez não participem diretamente do processo de enraizamento.

Confirmando o que foi verificado com relação à localização das folhas em relação ao alporque, observa-se (tabela 8) que

com o anelamento do caule abaixo da região do alporque houve um aumento na formação de raízes adventícias em relação às plantas controle. Ao contrário, as plantas com anel feito acima da região do alporque tiveram um enraizamento bastante inferior. Isso parece demonstrar que, realmente, há alguma substância proveniente das folhas superiores, que influe no enraizamento da região do caule em que foi feito o alporque. O anelamento ao redor do caule, acima da região do alporque, bloqueou o movimento descendente de substâncias promotoras de enraizamento, provocando uma queda de 44,5% no enraizamento no experimento I e de 72,2% no experimento II em relação às plantas controle. No caso de anelamento feito abaixo da região do alporque houve uma promoção na formação de raízes de 122,2% em relação às plantas controle no experimento I e de 148,6% no experimento II.

Segundo NANDA et al. (1971), segmentos de Populus nigra crescidos no escuro não enraizaram quando cultivados em água, mas enraizaram em baixas concentrações de glicose (até 0,5%), enquanto que concentrações mais altas foram inibitórias (1% por exemplo). A formação de raízes, em plantas de ervilha, também foi afetada quando diferentes concentrações de sacarose foram fornecidas a plantas expostas a várias irradiâncias. O número de raízes aumentou com o aumento da concentração de sacarose em plantas crescidas em baixa intensidade luminosa (4 W.m^{-2}). Em estacas de plantas crescidas em alta intensidade luminosa não houve efeito significativo de sacarose. Esse efeito só era visto quando os cotilédones eram removidos das plantas (VEIERSKOV et al., 1976). WELANDER (1978) observou que o enraizamento ótimo foi encontrado quando sacarose 2% foi fornecida a estacas de plantas expostas a baixo nível de irradiação ($2,5 \text{ W.m}^{-2}$). O nú-

mero de raízes por estacas diminuiu com o aumento nas concentrações de sacarose ao mesmo tempo que se verificou diminuição no conteúdo de N e aumento no conteúdo de açúcares redutores. Estas estacas de plantas expostas a $23,0 \text{ W.m}^{-2}$ tiveram um enraizamento bem inferior com sacarose 2%. Em estacas de feijão, o fornecimento de sacarose, glicose ou frutose 4% à base do hipocótilo provocou um aumento de 70 a 90% na formação de raízes adventícias (FERNQVIST, 1966).

Como após aplicação de sacarose, estacas estioladas de caule formam maior número de raízes adventícias, sugere-se que sacarose seja um fator limitante à formação de raízes adventícias (NANDA e JAIN, 1971; JAIN e NANDA, 1972).

OPPENORTH (1980) afirma que aplicação de sacarose 0,5% em estacas de plantas crescidas por 5 dias no escuro promoveu o número de raízes formadas, enquanto que em estacas com folhas verdes, sacarose não teve nenhum efeito positivo no número de raízes.

Nesse trabalho foram montados quatro experimentos (tabelas 9, 10, 11 e 12) onde foram feitas aplicações de sacarose 5, 10 e 20% em plantas com folhas acima ou abaixo da região do alporque, ou sem folhas. Não houve diferença significativa entre o enraizamento de plantas controle e de plantas com folhas superiores ao alporque que receberam sacarose. No caso de plantas sem folhas ou com folhas apenas abaixo do alporque, a aplicação de sacarose também não foi suficiente para promover enraizamento significativo em relação às plantas controle. Esses resultados estão de acordo com o que foi encontrado por OPPENORTH (1980) e com autores que fizeram experimentos com alta concentração de sacarose e alta intensidade luminosa.

Como em alguns dos experimentos descritos aqui, em que a aplicação de sacarose foi feita na região apical ou como pulverização das folhas, as plantas foram mantidas em condições de luz natural, poder-se-ia pensar que não houve translocação em direção à região do alporque. No entanto, no caso de micropipeta com solução de sacarose inserida no caule, na região do alporque ou aplicada diretamente na espuma do alporque, também não houve promoção de enraizamento em relação às plantas controle.

NELSON e GORHAM (1957) estudando a translocação de sacarose radioativa depositada em lâmina foliar de plantas de soja, verificaram que somente 1% da radioatividade deixou a folha após 14 horas de iluminação, enquanto que no escuro cerca de 40% da radioatividade moveram-se em direção às raízes. Os autores sugerem que parece que açúcares aplicados externamente são translocados somente com relutância na luz. Novamente, parece que no escuro, a translocação em direção às raízes é favorecida. Esse efeito do escuro, provocando maior translocação de sacarose, talvez possa explicar o fato de plantas mantidas por alguns dias no escuro terem tido maior enraizamento quando transferidas para luz que plantas mantidas o tempo todo na luz (tabela 4).

A translocação de compostos fotossintetizados marcados com ^{14}C foi estudada em Brassica napus por MAJOR et al. em 1978. Eles concluíram que qualquer das partes componentes da planta, quando expostas a $^{14}\text{CO}_2$ exportaram compostos marcados com ^{14}C para outras partes da planta.

A assimilação de CO_2 aumenta com o aumento da intensidade de luminosa (DEVLIN, 1969). NELSON e GORHAM (1957) analisando plantas de soja que fizeram fotossíntese em $^{14}\text{CO}_2$ verificaram

que aproximadamente 2% do total de radioatividade foram translocados para o ápice do caule e 4,4% para as raízes.

Em tomateiros, a translocação de compostos fotossintetizados marcados com ^{14}C proveniente de $^{14}\text{CO}_2$, ao qual as folhas foram expostas, se deu principalmente em direção à base do caule, não estando relacionada com a localização do alporque (fig. 14). Portanto, não se pode afirmar que o local do alporque seja um "sink" que estaria atraindo carboidratos, que seriam utilizados na formação das raízes adventícias. Pode-se supor, no entanto, que as raízes só se formam em regiões do caule inferiores às folhas (tabela 6) porque dependem dos carboidratos que se movem preferencialmente em direção à base do caule.

Entretanto, os resultados de NANDA e colaboradores mostram que há um balanço entre sacarose e auxina, que quando perturbado prejudica a formação de raízes em estacas estioladas (NANDA e JAIN, 1971 e NANDA *et al.*, 1971). ZIMMERMAN e WILCOXON (1935) usando AIA, IBA e outras auxinas dissolvidas em água ou lanolina causaram iniciação de raízes em caules de várias espécies de plantas.

OPPENORTH (1980) afirma que auxina só é capaz de induzir iniciação de raízes em células nas quais outras condições sejam favoráveis.

COOPER (1936) apresentou evidências de que a lâmina foliar produz substâncias, distintas da auxina necessárias à iniciação e crescimento dos primórdios de raízes adventícias.

HESS, em 1961 (in GIROUARD, 1969), verificou que em termos de enraizamento, feijão mungo era insensível a AIA, exceto quando na presença de um ou mais grupos de cofatores. JACKSON e

HARNEY (1970) encontraram substâncias fenólicas que na presença de AIA promoveram enraizamento em estacas de Phaseolus aureus. KRISNAMOORTHY (1970) demonstrou que AIA inibe o enraizamento de segmentos de hipocótilo de feijão mungo.

As aplicações de auxinas (AIA e IBA) feitas em oito experimentos, usando vários modos de aplicação, demonstraram que esses hormônios não parecem estar agindo diretamente na formação de raízes adventícias em caule de plantas de tomate - caqui. Poder-se-ia pensar que a falta de estímulo para formação de raízes adventícias seja explicada por um desequilíbrio no balanço entre auxina e sacarose sugerido por NANDA e seus colaboradores (1971), ou devido a uma proporção quantitativa e/ou qualitativa desfavorável entre os cofatores de enraizamento (HESS, 1969). Outra alternativa seria uma baixa atividade de enzimas como peroxidase e 2-amilase que normalmente são muito ativas em tecidos responsáveis por iniciação de raízes (MOLNAR e LA CROIX, 1972).

ZIMMERMAN e HITCHCOCK (1936) comentaram que preparações com lanolina contendo 1% de AIA, IBA e outras substâncias de crescimento, que causaram resposta negativa pronunciada na luz, induziram resposta positiva em plantas no escuro. No presente caso, como os experimentos foram feitos todos sob condições de luz, esta poderia estar inibindo, indiretamente, a formação de raízes adventícias.

HITCHCOCK (1935), afirmou que havia 4 grupos de substâncias, que induzem os mesmos tipos de enraizamento em tomateiro e "African marigold": AIA; ácido indolil-3-propiónico, monóxido de Carbono e gases de hidrocarbonetos insaturados (etileno, propileno, acetileno).

Em 1936, DENNY verificou que caules de tomateiros colo-

cados na posição horizontal foram mais efetivos que os colocados na vertical em causar produção de produtos voláteis, induzindo epinastia de folhas de um modo semelhante àquela resultante de baixas concentrações de etileno.

Etileno, como já foi demonstrado, é um produto natural do metabolismo da planta (GANE, 1934) e sua atividade em formação de raízes e transporte de auxina já foi comprovada (MORGAN e GAUSMAN, 1966; PRATT e GOESCHL, 1969).

Etel é uma mistura de ácido 2-cloroetanofosfônico e seu ester etil (MORGAN, 1969). Ele libera etileno quando em contato com as células vegetais (YANG, 1969). Essa conversão de etrel a etileno dentro da planta é devida à ação de enzimas hidrolíticas (COOKE e RANDALL, 1968). Os produtos da conversão são o íon cloreto, etileno e fosfato (MAYNARD e SWAN, 1963 in HENRY e RICHARD, 1979).

Quando em tomateiros foi feita aplicação de etrel em diferentes concentrações (1,4; 3,5; 7,0; 17 e 35 x 10⁻⁵M) houve um grande estímulo na formação de raízes. O número médio de raízes formadas na região do alporque, em plantas tratadas, foi bastante superior ao das plantas mantidas como controle. O local de aplicação das soluções de ácido 2-cloroetil-fosfônico não teve influência na sua ação. Tanto as soluções aplicadas no ápice da planta, quanto no caule ou na folha promoveram o enraizamento do caule. Enquanto isso torna possível imaginar-se que etileno possa ser transportado basipetamente de alguma forma, ZERONI *et al.* (1977) reportaram que o movimento de etileno, de uma parte para outra da planta, normalmente ocorre em taxas insignificantes.

KRISNAMOORTHY (1970) verificou que a aplicação de etrel

aumentou o número de raízes formadas em estacas de hipocótilo de feijão mungo, sob condições de iluminação.

A relação entre a ação e o metabolismo de etileno já foi investigada inibindo-se a sua síntese ou ação, com AVG, Ag^+ ou baixo nível de O_2 (YU et al., 1979; YU e YANG, 1979; BEYER, 1979; DREW et al., 1979; JACKSON et al., 1981).

AVG é um conhecido inibidor da síntese de etileno em alguns tecidos vegetais (LIEBERMAN, 1979). ADAMS e YANG (1979, in YU et al., 1980) estudaram a biossíntese de etileno em tecido de maçã e estabeleceram a seguinte via biossintética: metionina \rightarrow S-adenosilmetionina (SAM) \rightarrow ácido l-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) \rightarrow etileno. A validade dessa via foi confirmada em outros sistemas, inclusive em produção de etileno induzida por auxina em tecidos vegetativos (YU e YANG, 1979; YU et al., 1979).

Uma das características evidentes da produção de etileno, a partir de metionina, é que ela é inibida por AVG (YU e YANG, 1980) que bloqueia a conversão de SAM a ACC (BOLLER et al., 1979). YEET (1980) analisando os níveis de etileno na parte aérea de plantas de Phaseolus vulgaris verificou que AVG reduziu muito a emissão de etileno e o conteúdo de etileno interno em comparação com plantas controle.

Nos experimentos montados nesse trabalho, quando foi feita aplicação de 20 μl de AVG 20 mM no caule, imediatamente acima da região do alporque, houve inibição na formação de raízes adventícias (tabela 17). Nos quatro experimentos houve uma variação entre 30 e 75% na inibição do enraizamento em comparação com as plantas controle (sem AVG).

Sabe-se que o íon prata é um poderoso inibidor da ação

do etileno (BEYER, 1979). BEYER (1976a) comenta a habilidade desse íon em bloquear especificamente a ação de etileno aplicado exogenamente e a ausência de fitotoxicidade que ele possui quando em concentrações efetivas. Ele é mais efetivo quando plantas intactas são tratadas com sais, como AgNO_3 (BEYER, 1976b).

Como se pode notar na tabela 16, nitrato de prata aplicado diretamente no caule, inibiu a formação de raízes adventícias. Com AgNO_3 0,3 mM houve uma inibição de aproximadamente 50% no experimento I e 95% no experimento II.

Tanto AgNO_3 como AVG nas concentrações usadas foram suficientes para antagonizar o efeito do etileno endógeno, inibindo assim o enraizamento do caule do tomateiro.

É bem conhecido, que alagamento de tomateiros causa epinastia dos pecíolos, formação de raízes adventícias e senescência foliar (YANG et al., 1980). O alagamento cria condições anaeróbicas na região da raiz, que desencadeiam a síntese elevada de etileno na parte aérea. O nível interno elevado de etileno é que estimula o crescimento epinástico, a formação de raízes adventícias e a senescência (JACKSON e CAMPBELL, 1976; BRADFORD e DILLEY, 1978).

Mantendo plantas de tomate por 10 dias, em vasos com solo alagado, obteve-se uma promoção de 110% no número de raízes adventícias formadas, em comparação com plantas controle. RAILTON e REID (1973) também verificaram produção de raízes adventícias em plantas de tomate como resultado de alagamento por 5 dias. Parece bastante provável, com base nas informações existentes a respeito de alagamento de solo, que uma alta taxa de etileno tenha sido liberada pela parte aérea, estimulando assim, a forma

ção das raízes adventícias.

Como já foi dito, o ACC, intermediário na síntese de etileno, é sintetizado na raiz em condições anaeróbicas, rapidamente transportado, e exerce seu efeito através da conversão a etileno na parte aérea, aeróbica (BRADFORD e YANG, 1980b). O ACC exportado das raízes em anaerobiose é suficiente para favorecer a elevada síntese de etileno na parte aérea. O estresse anaeróbico deve, portanto, não somente bloquear a conversão de ACC a etileno, mas também, estimular a síntese de ACC (YANG et al., 1980).

Um outro método utilizado para estimular a liberação de etileno pela parte aérea, e obter uma alta concentração desse gás ao redor da planta, foi o confinamento do vaso contendo uma planta em um recipiente de vidro ou em saco plástico.

DENNY (1936) colocou caules jovens de tomateiros em tubos de vidro com a finalidade de acumular produtos voláteis. Quando esse gás foi coletado e aplicado em plantas de batata, houve, segundo o autor, epinastia das folhas de maneira semelhante àquela resultante de baixas concentrações de etileno.

Nos experimentos realizados, o confinamento de plantas promoveu, de maneira geral, a formação de raízes adventícias na região do caule em que foi feito o alporque (tabelas 19 e 20). Comparando esses resultados com a promoção de enraizamento bastante evidente após uso de etrel, e com a inibição provocada por agentes anti-etileno (AVG e Ag^+), pode-se supor que a resposta obtida esteja relacionada com a liberação de etileno pela planta. A diferença encontrada entre o número médio de raízes formadas em caules de plantas controle e de plantas confinadas em recipiente de vidro fechado com tampa plástica, não foi signifi

cativa (tabela 19 - Exp. I). Quando as plantas foram confinadas em recipientes vedados com filme de P.V.C. (fig. 2) ou em sacos plásticos incolores (tabelas 19 e 20) houve promoção de enraizamento em relação às plantas controle. Poder-se-ia pensar na possibilidade de que uma má vedação das tampas plásticas, tenha permitido vazamento dos produtos liberados pela planta. Outra alternativa poderia ser que estando bem vedada, a tampa plástica resistente, tenha evitado a entrada de O_2 . LIU (1978) afirmou que 1 ou 3 perfurações com alfinete através de embalagem feita com filme polimérico transparente aumentaram a concentração de O_2 mas tiveram pouco efeito sobre a concentração de CO_2 . A baixa concentração de O_2 provocando inibição na síntese de etileno (JACKSON et al., 1981) poderia justificar os resultados obtidos no experimento I.

Quando foi feito confinamento de apenas uma folha (fig. 3) em recipiente de vidro fechado com rolha de borracha, só em um dos quatro experimentos montados houve diferença significativa no enraizamento do caule em relação às plantas controle. Isso pode, também, ser explicado por possível vazamento, ou seja, pelo fato dos vidros não serem completamente herméticos a etileno. Nesse caso, o etileno presente dentro do vidro não representaria o total cumulativo produzido pela folha. Por outro lado, a quantidade de etileno liberado pela folha confinada e acumulada no recipiente de vidro poderia não ser suficiente para estimular a formação de raízes adventícias.

ZOBEL (1974) relatou que as necessidades fisiológicas de etileno em plantas podem ser satisfeitas excedendo a concentração mínima do gás.

Em plantas que tiveram uma folha confinada em recipien-

te de vidro vedado com filme de P.V.C. adesivo, verificou-se um maior enraizamento do caule em comparação com plantas controle, que não tiveram sua folha confinada. Ou esse sistema de vedação foi mais eficiente ou novamente pode-se pensar que o plástico tenha permitido manter no interior do recipiente de vidro um nível adequado de O_2 que possibilitasse a biossíntese normal de etileno.

Enquanto que a emissão de etileno como reação a injúria é bem conhecida (ABELES, 1973), as respostas a muitos efeitos mecânicos não envolvendo laceração do tecido, tem sido atribuídas a etileno (TURGEON e WEBB, 1971; JAFFE, 1976; MITCHELL, 1977).

O confinamento da folha, que permaneceu enrolada dentro do recipiente de vidro pode ter contribuído para o aumento na quantidade de etileno liberado.

Analisando o ar existente no interior de recipiente que confinava uma planta inteira, verificou-se a presença de etileno em concentrações superiores a 3,7 μ moles.

Ao mesmo tempo, foi feita a dosagem do conteúdo de etileno interno do tecido do caule na região do alporque. As secções do caule de plantas confinadas liberaram etileno, enquanto que, em secções de plantas controle utilizando o mesmo método não se detectou a presença de etileno.

A detecção de etileno em tecidos de plantas confinadas e no ambiente em que elas se encontravam, e o maior enraizamento destas em relação às plantas controle, parecem confirmar os dados obtidos com aplicação de etrel e de agentes anti-etileno. Etileno é o hormônio vegetal que parece realmente estar envolvido na formação de raízes adventícias no caule de L. esculentum Mill., cv. caqui.

VI. RESUMO

A propagação vegetativa de plantas tem um papel fundamental em horticultura.

A capacidade que diferentes espécies ou variedades de plantas tem de desenvolver raízes adventícias varia consideravelmente.

O objetivo dessa pesquisa foi analisar a influência de fatores ambientais, nutricionais e hormonais na formação de raízes adventícias em uma região localizada do caule, exposta a alta umidade (alporque).

Foram utilizados tomateiros com aproximadamente um mês de idade, plantados em vasos com terra e mantidos em casa de vegetação com fotoperíodo natural, complementado por 6 horas de luz artificial.

Para verificação da iniciação de raízes adventícias no caule foi utilizado o processo de mergulhia. O tipo de mergulhia utilizado foi a alporquia (pequena faixa do caule recoberta com espuma de plástico umedecida com água).

Dentre os fatores ambientais, o balanço hídrico e a luz parecem ser fatores fundamentais para um bom enraizamento do caule. A manutenção de plantas na luz durante o período de enraizamento promove a formação de raízes adventícias, principalmente se estas tiverem passado anteriormente, por um período de permanência no escuro. Em tomateiros, verificou-se um de crescimento no enraizamento do caule, com o aumento da intensidade luminosa. No entanto, a luz inibe a formação de raízes adventícias quando aplicada diretamente nos tecidos que estão diferenciando raízes.

Verificou-se que o enraizamento do caule foi maior em plantas mais jovens, com aproximadamente um mês de idade, que em plantas com aproximadamente dois meses.

Notou-se a grande importância da presença das folhas na formação de raízes adventícias no caule, principalmente daquelas localizadas acima da região do alporque. Confirmando essa observação, verificou-se que o anelamento do caule na região imediatamente superior ao alporque inibiu o enraizamento e que as substâncias fotossintetizadas provenientes de $^{14}\text{CO}_2$ fornecido à folha, se moviam preferencialmente em direção à base do caule.

Com relação aos fitormônios, as auxinas AIA e IBA, não promoveram significativamente o enraizamento do caule, na região do alporque em relação às plantas controle. Etileno, por sua vez, estimulou a formação de raízes adventícias no caule em todas as concentrações usadas. As substâncias inibidoras de etileno, nitrato de prata e AVG, inibiram o enraizamento na região do alporque.

O estímulo da liberação de etileno pela parte aérea e a concentração do gás liberado, ao redor da planta, também proporcionaram um aumento na formação de raízes adventícias. Esses dados, e a detecção de etileno em tecidos de plantas confinadas, vem reforçar a idéia de que etileno seja um dos principais responsáveis pela formação de raízes adventícias em caules de L. esculentum Mill. cv. caqui.

VII. ABREVIATURAS

ABA- ácido abscísico

ACC- ácido 1-amino-ciclopropano-1-carboxílico

AIA- ácido indolil-3-acético

AVG- amino-etoxi - vinil-glicina

2,4-D- ácido 2,4-diclorofenoxiacético

DL- dia longo

GA₃- ácido giberélico

IBA- ácido indolil-3-butírico

PF- peso fresco

POP- 2,5-difeniloxazol

POPOP- 1,4-bis-[2-(4-metil-feniloxazolil)] benzeno

TIBA- ácido triiodobenzóico

VIII. BIBLIOGRAFIA

- ABELES, F.B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press, 302 p.
- ABELES, F.B. e RUBINSTEIN, B. 1964. Regulation of ethylene evolution and leaf abscission by auxin. Plant Physiol. 39:963-9.
- ALTMAN, A. e WAREING, P.F. 1975. The effect of AIA on sugar accumulation and basipetal transport of ^{14}C -labelled assimilates in relation to root formation in Phaseolus vulgaris cuttings. Physiol. Plant. 33:32-8.
- ARNON, D.F. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiol. 24:1-15.
- BAUR, A.H., YANG, S.F., PRATT, H.K. e BIALE, J.B. 1971. Ethylene biosynthesis in fruit tissues. Plant Physiol. 47:696-9.
- BEYER, E.M., Jr. 1976a. A potent inhibitor of ethylene action in plants. Plant Physiol. 58:268-71.
- BEYER, E.M., Jr. 1976b. Ethylene antidote. Hortic. Sci. 11:147.
- BEYER, E.M., Jr. 1979. Effect of silver ion, carbon dioxide, and oxygen on ethylene action and metabolism. Plant Physiol. 63:169-73.

- BIRAN, I. e HALEVY, A.H. 1973. Stock plant shading and rooting of Dahlia cuttings. Sci. Hort. 1:125-31.
- BLACKMAN, G.E. e ROBERTSON-CUNINGHAME, R.C. 1955. Interrelationships between light intensity, temperature and the physiological effect of 2,4-dichlorofenoxiacetic acid on the growth of Lemna minor. J. Exp. Bot. 6:156-76.
- BOLLER, T., HERNER, R.C. e KENDE, H. 1979. Assay for and enzymatic formation of an ethylene precursor, 1-aminociclopropane-1-carboxylic acid. Planta 145:293-303.
- BORTHWICK, H.A., HAMNER, K.C. e PARKER, M.H. 1937. Histological and microchemical studies of the reaction of tomato plants to indoleacetic acid. Bot. Gaz. 98:491-519.
- BRADFORD, K.J. e DILLEY, D.R. 1978. Effects of root anaerobiosis on ethylene production, epinasty, and growth of tomato plants. Plant Physiol. 61:506-9.
- BRADFORD, K.J. e YANG, S.F. 1980a. Xylem transport of 1-aminociclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. Plant Physiol. 65:322-6.
- BRADFORD, K.J. e YANG, S.F. 1980b. Stress-induced ethylene production in the ethylene-requiring tomato mutant diageotropica. Plant Physiol. 65:327-30.

- BRUNNER, H. 1978. Influence of various growth substances and metabolic inhibitors on root regenerating tissue of Phaseolus vulgaris L.. Changes in the contents of growth substances and in peroxidase and IAA oxidase activities. Z. Pflanzenphysiol. 88:13-23.
- BURG, S.P. e BURG, E.A. 1967. Molecular requirements for the biological activity of ethylene. Plant Physiol. 42:144-52.
- CHAMPAGNAT, P. 1961. Différenciation. Formation des racines et des bourgeons. Handb. Pflanzenphysiol. 14:839-71.
- COOKE, A.R. e RANDALL, D.J. 1968. 2-Haloethanephosphonic acids as ethylene releasing agents for induction of flowering in pineapples. Nature 218-974-5.
- COOPER, W.C. 1936. Transport of root forming hormone in woody cuttings. Plant Physiol. 11:779-93.
- DENNY, F.E. 1936. Gravity-position of tomato stems and their production of the emanation causing leaf epinasty. Contrib. Boyce Thompson Inst. 8:99-104.
- DEVLIN, R.M. 1969. Plant Physiology. Van Nostrand Reinhold Company. New York, 446 p.
- DORE, J. 1965. Physiology of regeneration in cormophytes. In W. Ruhland, ed. Enciclopedia of Plant Physiology. Vol.XV/2, Springer-Verlag, Berlin pp 1-91.

- DOUMENJOU, N. e MARIGO, G. 1978. Relations polyphénols-croissance: rôle de l'acide chlorogénique dans le catabolisme auxinique chez Lycopersicum esculentum. Physiol. Vég. 16:319-31.
- DREW, M.C., JACKSON, M.B. e GIFFARD, S. 1979. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptative responses to flooding in Zea mays L. Planta 147:83-8.
- EL-BELTAGY, A.S. e HALL, M.A. 1974. Effect of water stress upon endogenous ethylene levels in Vicia faba. New Phytol. 73: 47-60.
- ELIASSON, L. 1978. Effects of nutrients and light on growth and root formation in Pisum sativum cuttings. Physiol. Plant. 43:13-8.
- ERIKSEN, E.N. 1973. Root formation in pea cuttings. I-Effects of decapitation and disbudding at different developmental stages. Physiol. Plant. 28:503-6.
- ESAU, K. 1965. Plant Anatomy. Ed. 2. John Wiley & Sons, New York pp 480-538.
- 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.

- FELIPPE, G.M. e MARCONDES-FERREIRA, W. 1979. Promotion of adventitious root formation by 2,4-D in stem of Bidens pilosa L. Hoehnea 8:65-72.
- FELIPPE, G.M. AMABIS, J.M., BOSCHINI Filho, J. e ROSSI, C.L.B. 1971. Effect of known quantities of CCC on several plants. Hoehnea 1:107-13.
- FERNQVIST, I. 1966. Studies on factors in adventitious root formation. Lantbrukshögsk. ann. 32:109-244.
- FISCHER, P. e HANSEN, J. 1977. Rooting of Chrysanthemum cuttings. Influence of irradiance during stock plant growth and of decapitation and disbudding of cuttings. Sci. Hortic. 7: 171-8.
- FLETCHER, R.A., PETERSON, R.L. e 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.
- FOONG, T.W. e BARNES, M.F. 1981. Rooting "cofactors" in Rhododendron: The fractionation and activity of components from an easy-to-root and a difficult-to-root variety. Biochem. Physiol. Pflanz. 176:507-23.

- GAMBORG, O.L. e LA RUE, T.A.G. 1971. Ethylene production by plant cell cultures: the effect of auxins, abscisic acid, and kinetin on ethylene production in suspension cultures of rose and ruta cells. Plant Physiol. 48:399-401.
- GANE, R. 1934. Production of ethylene by some ripening fruits. Nature 134:1008.
- GIROUARD, R.M. 1969. Physiological and biochemical studies of adventitious root formation. Extractible rooting cofactors from Hedera helix. Can. J. Bot. 47:687-99.
- GOMES, F.P. 1973. Curso de estatística experimental. Ed.3. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 404p.
- GREGORY, F.G. e SAMANTARAI, B. 1950. Factors concerned in the rooting responses of isolated leaves. J. Exp. Bot. 1:159-93.
- GUPTA, S. KOCHHAR, V.K. e NANDA, K.K. 1977. Effect of some metabolic inhibitors on rooting cuttings of Phaseolus mungo under varying light conditions and its relationships with auxin and nutrition. Ann. Bot. 41:507-15.
- HABAGUCHI, K. 1977. Alterations in polyphenoloxidase activity during organ redifferentiation in carrot cultured in vitro. Plant Cell Physiol. 18:181-90.

- HANSEN, J. 1976. Adventitious root formation induced by gibberellic acid and regulated by the irradiance to the stock plants. Physiol. Plant. 36:77-81.
- HANSEN, J. e ERIKSEN, E.N. 1974. Root formation of pea cuttings in relation to the irradiance of the stock plants. Physiol. Plant. 32:170-3.
- HANSEN, J., STRÖMQUIST, L. e ERICSSON, 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. 1964. Effects of light and temperature on the regeneration ability of Begonia leaf cuttings. Physiol. Plant. 18:185-90.
- HENRY, E.W. e RICHARD, L.B. 1979. A study of the effects of applied ethephon on enzyme (polyphenol oxidase, peroxidase, catalase, ATPase) activity in tobacco (Nicotiana tabacum) apical tissue chloroplasts. Z. Pflanzenphysiol. 92:11-22.
- HESS, C.E. 1969. Internal and external factors regulating root initiation. In W.J. Wittington, ed. Root Growth. Plenum Press, New York.
- HITCHCOCK, A.E. 1935. Indole-3-n-propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. Contrib. Boyce Thompson Inst. 7:87-95.

BC/4833

- HITCHCOCK, A.E. e ZIMMERMAN, P.W. 1940. Effects obtained with mixtures of root-inducing and other substances. Contrib. Boyce Thompson Inst. 11:143-60.
- HITCHCOCK, A.E. e ZIMMERMAN, P.W. 1942. Root-inducing substances effective on apple cuttings taken in May. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 40:292-7.
- HOAGLAND, D.R. e ARNON, D.I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. Univ. Calif. Agric. Expt. Stn. Circ. 347.
- ITAI, C. e VAADIA, Y. 1965. Kinetin-like activity in root exudates of waterstressed sunflower plants. Physiol. Plant. 18: 941-4.
- JACKSON, M.B. e CAMPBELL, D.J. 1976. Waterlogging and petiole epinasty in tomato: the role of ethylene and low oxygen. New Phytol. 76:21-9.
- JACKSON, M.B. e CAMPBELL, D.J. 1979. Effects of benzyladenine and gibberellic acid on the responses of tomato plants to anaerobic root environments and to ethylene. New Phytol. 82: 331-40.
- JACKSON, M.B. e HARNEY, P.M. 1970. Rooting cofactors, indoleacetic acid, and adventitious root initiation in mung bean cuttings (Phaseolus aureus). Can. J. Bot. 48:943-6.

- JACKSON, M.B., GALES, K. e CAMPBELL, D.J. 1978. Effect of water logged soil conditions on the production of ethylene and on water relationships in tomato plants. J. Exp. Bot. 29:183 - 93.
- JACKSON, M.B., DREW, M.C. e GIFFARD, S.C. 1981. Effects of applying ethylene to the root system of Zea mays on growth and nutrient concentration in relation to flooding tolerance. Physiol Plant. 52:23-8.
- JAFFE, M.J. 1976. Thigmomorphogenesis: A detailed characterisation of the response of beans (Phaseolus vulgaris L.) to mechanical stimulation. Z. Pflanzenphysiol. 77:437-53.
- JAIN, M.K. e NANDA, K.K. 1972. Effect of temperature and some antimetabolites on the interaction effects of auxin and nutrition in rooting stem segments of Salix tetrosperma. Physiol. Plant. 27:169-72.
- JANICK, J. 1972. Horticultural Science. W. H. Freeman and Company, San Francisco pp 325-364.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant Microtechnique. Ed. 2. Mac Graw-Hill, New York. 523 p.
- JOHN, A. 1978. An anatomical study of root initiation in stem cuttings of hybride larch. New Phytol. 81:111-6.

- KAMINEK, M. 1967. Root formation in pea stem section, and its inhibition by kinetin, ethionine and chloranphenicol. Biol. Plant. 9:86-91.
- KAWASE, M. 1965. Etiolation and rooting in cuttings. Physiol. Plant. 18:1066-76.
- KHAN, M.A. e HALL, W.C. 1954. Effects of growth regulators on germination (axillary bud growth) and root development of sugar cane cuttings. Bot. Gaz. 115:261-71.
- KHAN, A.R., ANDERSEN, A.S. e HANSEN, J. 1977. Morphactin and adventitious root formation in pea cuttings. Physiol. Plant. 39:97-100.
- KODA, Y. e OKAZAWA, Y. 1978. Cytokinin production by tomato root: occurrence of cytokinins in staled medium root culture. Physiol. Plant. 44:412-6.
- KONDO, K., WATANABE, A. e IMASEKI, H. 1975. Relationships in actions of indoleacetic acid, benzyladenine and abscisic acid in ethylene production. Plant Cell Physiol. 16:1001-7.
- 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.

- LIEBERMAN, M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. Annu. Rev. Plant Physiol. 30:533-91.
- LIU, F.W. 1978. Ripening bananas with ethephon in three polymeric film packages. HortScience 13:688-90.
- LOEB, J. 1917. Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of Bryophyllum calycinum and the possibility of a hormone theory of these processes. Bot. Gaz. 63:25-50.
- LOWELL, P.H. COBB, A. e 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.
- LOVELL, P.H., ILLSLEY, A. e MOORE, K.G. 1972. The effects of light intensity and sucrose on root formation, photosynthetic ability and senescence in detached cotyledons of Sinapis alba L. and Raphanus sativus L. Ann. Bot. 36:123-34.
- MAJOR, D.J., BOLE, J.B. e CHARNETSKI, W.A. 1978. Distribution of photosynthates after $^{14}\text{CO}_2$ assimilation by stems, leaves, and pods of rape plants. Can. J. Plant Sci. 58:783-7.
- MARIGO, G. e BOUDET, A.M. 1979. Effects of an increase in levels of phenolic compounds on the auxin content and growth of L. esculentum. Z. Pflanzenphysiol. 92:33-8.

- MC MICHAEL, B.L., JORDAN, W.R. e POWELL, R.D. 1972. An effect of water stress on ethylene production by intact cotton petioles. Pl. Physiol. 49:658-60.
- METCALFE, C.R. e CHALK, L. 1965. Anatomy of the dicotyledons Ed.5. Vol. 2. Oxford University Press, London pp 965-78.
- MILLBORROW, B.V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. Annu. Rev. Plant Physiol. 25:259-307.
- MITCHEL, C.A. 1977. Influence of mechanical stress on auxin-stimulated growth of excised pea stem sections. Physiol. Plant. 41:129-34.
- MITSUHASHI-KATO, SLUBAOKA M.H. e SHIMOKONYAMA, M. 1978. Anatomical and physiological aspects of developmental process of adventitious root formation in Azukia cuttings. Plant Cell Physiol. 19:393-400.
- MOHAMMAD, A.M.S. e AL-MASHHADANI, Y. 1976. The effects of root formation on the levels of protein, chlorophyll, RNA, DNA and carbohydrates in excised cotyledons of Cucurbita pepo. Physiol. Plant. 37:195-9.
- MOLNAR, J.M. e LA CROIX, L.J. 1972. Studies of the rooting of cuttings of Hydrangea macrophylla: enzymes changes. Can. J. Bot. 50:315-22.

- MOORE K.G. e LOVELL, P. 1970. Control of rooting and the pattern of senescence in detached white mustard cotyledons. Physiol. Plant. 23:985-92.
- MOORE, K.G. e LOVELL, P.H. 1972. Rhizogenesis in detached cotyledons. Physiol. Vég. 10:233-5.
- MORGAN, P.W. 1969. Stimulation of ethylene evolution and abscission in cotton by 2-chloroethanephosphonic acid. Plant Physiol. 44:337-41.
- MORGAN, P.W. e GAUSMAN, H.W. 1966. Effects of ethylene on auxin transport. Plant Physiol. 41:45-52.
- MUZIK, T.J. 1965. Effect of temperature on the activity and persistence of amitrole and 2,4-D. Weed Res. 5:207-12.
- MUZIK, T.J. 1976. Influence of environmental factors on toxicity to plants. In L.J. Audus, ed. Herbicides. Vol.2. Academic Press, London pp 203-47.
- NANDA, K.K. e JAIN, M.K. 1971. Interaction effects of glucose and auxins in rooting etiolated stem segments of Salix tetrasperma. New Phytol. 70:945-8.
- NANDA, K.K., PUROHIT, A.N. e MEHROTRA, K. 1968. Effect of sucrose, auxins and gibberillic acid on rooting of stem segments Populus nigra under varying light conditions. Plant Cell Physiol. 9:735-43.

- NANDA, K.K., JAIN, M.K. e MALHOTRA, S. 1971. Effect of glucose and auxins on rooting of etiolated stem segments of Populus nigra. Physiol. Plant. 24:386-90.
- NELSON, C.D. e GORHAM, P.R. 1957. Uptake and translocation of C^{14} -labelled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. Can. J. Bot. 35:339-47.
- NOUGARÈDE A. e RONDET, P. 1982. Rhizogénèse adventive dans l'épicotyle du pois: initiation et structuration de la racine. Can. J. Bot. 60:261-80.
- OPPENOORTH, J.M. 1976. Experiments on root formation. II. The effects of IAA and kinetin on the anatomy of the petiole of Phaseolus vulgaris. Proc. K. ned. Akad. Wet. Ser. C79:299-306.
- OPPENOORTH, J.M. 1978. The influence of colchicine on initiation and early development of adventitious roots. Physiol. Plant. 42:375-8.
- OPPENOORTH, J.M. 1980. Formation of adventitious roots on green leaf cuttings of Phaseolus vulgaris L. Ph.D. Thesis. University of Groningen.
- PENFOUND, W.T. e MINYARD, V. 1947. Relation of light intensity to effect of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on water hyacinth and kidney bean plants. Bot. Gaz. 109:231-4.

- PORLINGIS, I.C. e THERIOS, I. 1976. Rooting response of juvenile and adult leafy olive cuttings to various factors. J. Hortic. Sci. 51:31-9.
- PRATT, H.K. e GOESCHL, J.D. 1969. Physiological roles of ethylene in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 20:541-84.
- RAILTON, I.D. e REID, D.M. 1973. Effects of benzyladenine on the growth of waterlogged tomato plants. Planta 111:261-6.
- REID, M.E. 1924. Relation of kind of food reserves to regeneration in tomato plants. Bot. Gaz. 77:103-10.
- ROWE, R.N. e BEARDSSELL, D.V. 1973. Waterlogging of fruit trees. Hortic. Abstr. 43:533-48.
- SALISBURY, F.B. e ROSS, C.W. 1978. Plant Physiology. Ed.2. Wadsworth Publishing Company, Belmont. 422p.
- SIVAKUMARAN, S. e 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.
- SNEDECOR, G.M. e COCHRAN, W.G. 1967. Statistical methods. Ed.6 Iowa State Univ. Press, Ames. 593p.
- STEPONKUS, P.L. e HOGAN, L. 1967. Some effects of photoperiod on the rooting of Abelia grandiflora Rehd. "Prostata" cuttings. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 91:706-15.

- STOUTEMEYER, V.T. e CLOSE, A.W. 1946. Rooting cuttings and germinating seeds under fluorescent and cold cathode light. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 48:309-25.
- STOUTEMEYER, V.T. e CLOSE, A.W. 1947. Changes of rooting response in cuttings following exposure of the stock plants to light of different qualities. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 49:392-4.
- TAYLOR, G.G. e ODOM, E.R. 1970. Some biochemical compounds associated with rooting of Carya illinoensis stem cuttings. J. Am. Soc. Hort. Sci. 95:146-51.
- THIMANN, K.V. e PONTASSE, E.F. 1941. Factors affecting root formation of Phaseolus vulgaris. Plant Physiol. 16:585-98.
- TORREY, J.G. 1965. Physiological bases of organization and development in the root. -In W. Ruhland, ed. Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. XV/1 Springer-Verlag, Berlin pp 1256-327.
- TURETSKAYA, R.K. GUS'KOV, A.V., BLEIS, W., KOF, E.M., KEFELI, V.I. e KUTACEK, M. 1976. Possible role of phenolic compounds in growth and rhizogenesis of cuttings. Soviet Plant Physiol. 23:640-3.
- TURGEON, R. e WEBB, J.A. 1971. Growth inhibition by mechanical stress. Science 174:961-2.

- VAN OVERBEEK, J. 1959. Auxins. Bot. Rev. 25:229-50.
- VAN OVERBEEK, J. e GREGORY, L.E. 1945. A physiological separation of two factors necessary for the formation of roots on cuttings. Am. J. Bot. 32:336-41.
- VAN OVERBEEK, J., GORDON, S.A. e GREGORY, L.E. 1946. An analysis of the function of the leaf in the process of root formation in cuttings. Am. J. Bot. 33:100-7.
- VEIERSKOV, B., HANSEN, J. e ANDERSEN, A.S. 1976. Influence of cotyledon excision and sucrose on root formation in pea cuttings. Physiol. Plant. 36:105-9.
- VENVERLOO, C.J. 1976. The formation of adventitious organs. III. A comparison of root and shoot formation on Nautilocalyx explants. Z. Pflanzenphysiol. 80:310-22.
- WEAVER, R.J. e DE ROSE, H.R. 1946. Absorption and translocation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. 107:509-21.
- 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. Physiol. Plant. 43:136-41.
- WELLS, W.A. e RIOPEL, V.L. 1972. In vitro studies of adventitious rooting in Convolvulus sepium L. Bot. Gaz. 133:325-30.

- WHEELER, A.W. 1971. Auxins and cytokinins exuded during formation of roots by detached primary leaves and stems of dwarf French bean (Phaseolus vulgaris L.). Planta 98:128-35.
- WHEELER, R.M. e SALISBURY, F.B. 1981. Gravitropism in higher plant shoots. Plant Physiol. 67:686-90.
- WRIGHT, S.T.C. 1969. An increase in the "inhibitor- β " content of detached wheat leaves following a period of wilting. Planta 86:10-20.
- WRIGHT, S.T.C. 1977. The relationship between leaf water potential (Ψ leaf) and the levels of abscisic acid and ethylene in excised wheat leaves. Planta 134:183-9.
- WRIGHT, S.T.C. 1978. Phytohormones and stress phenomena. In D. S. Letham, P.B. Goodwing, T.J.V. Higgins, eds. Phytohormones and related compounds: a comprehensive treatise. Vol. II. Elsevier/North-Holland pp 495-536.
- YANG, S.F. 1969. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. Plant Physiol. 44:1203-4.
- YANG, S.F., ADAMS, D.O., LIZADA, C., YU, Y.B., BRADFORD, K.J., CAMERON, A.C. e HOFFMAN, N.E. 1980. Mechanism and regulation of ethylene biosynthesis. In F. Skoog, ed. Plant Growth Substances. 1979. Springer-Verlag, New York pp 219-29.

- YEET, Y.H. 1980. Ethylene and the control of axillary bud growth in Phaseolus vulgaris L. Ph.D. Thesis. University of Glasgow.
- YU, Y.B., ADAMS, D.O. e YANG, S.F. 1979. Regulation of auxin-induced ethylene production in mung bean hypocotyls: role of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. Plant Physiol. 63: 589-90.
- YU, Y.B., ADAMS, D.O. e YANG, S.F. 1980. Inhibition of ethylene production by 2,4-dinitrophenol and high temperature. Plant Physiol. 66:286-90.
- YU, Y.B. e YANG, S.F. 1979. Auxin-induced ethylene production and its inhibition by aminoethoxyvinylglycine and cobalt ion. Plant Physiol. 64:1074-7.
- YU, Y.B. e YANG, S.F. 1980. Biosynthesis of wound ethylene. Plant Physiol. 66:281-5.
- ZAIDEN, L.B.P. e VALIO, I.F.M. 1977. Rooting of detached leaves of Pereskia grandifolia Hars. (Cactaceae). Z. Pflanzenphysiol. 83:25-33.
- ZERONI, M., JERIE, P.H. e HALL, M.A. 1977. Studies on the movement and distribution of ethylene in Vicia faba L. Planta 134:119-25.

- ZIMMERMAN, P.W. e HITCHCOCK, A.E. 1929. Root formation and flowering of dahlia cuttings when subjected to different day lengths. Bot. Gaz. 87:1-13.
- ZIMMERMAN, P.W. e HITCHCOCK, A.E. 1933. Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. Contrib. Boyce Thompson Inst. 5:351-69.
- ZIMMERMAN, P.W. e HITCHCOCK, A.E. 1936. Effect of light and dark on responses of plants to growth substances. Contrib. Boyce Thompson Inst. 8:217-31.
- ZIMMERMAN, P.W. e WILCOXON, F. 1935. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. Contrib. Boyce Thompson Inst. 7:209-29.
- ZIMMERMAN, P.W., CROCKER, W. e HITCHCOCK, A.E. 1933a. Initiation and stimulation of roots from exposure of plants to carbon monoxide gas. Contrib. Boyce Thompson Inst. 5:1-17.
- ZIMMERMAN, P.W., CROCKER, W. e HITCHCOCK, A.E. 1933b. The effect of carbon monoxide on plants. Contrib. Boyce Thompson Inst. 5:195-211.
- ZOBEL, R.W. 1974. Control of morphogenesis in the ethylene-requiring tomato mutant, diageotropica. Can. J. Bot. 52:735-41.