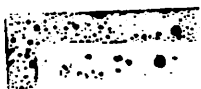


**INFLUÊNCIA DO FOTOPERÍODO NO CRESCIMENTO,  
COMPOSIÇÃO QUÍMICA E INDUÇÃO DE RAÍZES  
TUBEROSAS DO FEIJÃO JACATUPÉ [*Pachyrhizus tuberosus*  
(Lam.) Spreng].**

**LUCIVANE LAMOUNIER FARIA**

**1998**

DATA DE REGISTRO  
CIRCULAR Nº 1



45350

1324-MFN

LUCIVANE LAMOUNIER FARIA

**INFLUÊNCIA DO FOTOPERÍODO NO CRESCIMENTO,  
COMPOSIÇÃO QUÍMICA E INDUÇÃO DE RAÍZES  
TUBEROSAS DO FEIJÃO JACATUPÉ [*Pachyrrhizus tuberosus*  
(Lam.) Spreng].**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal para obtenção do título de "Mestre".

**Orientador**

**Prof. Dr. Amauri Alves de Alvarenga**

**LAVRAS  
MINAS GERAIS - BRASIL  
1998**



Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca Central da UFLA

Lamounier-Faria, Lucivane

Influência do fotoperíodo no crescimento, composição química e indução de raízes tuberosas do feijão jacatupé [*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng] / Lucivane Lamounier-Faria. -- Lavras : UFLA, 1998.

46 p. : il.

Orientador: Amauri Alves de Alvarenga.

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Feijão jacatupé. 2. Feijão macuco. 3. Fotoperíodo. 4. Fotoperiodismo. 5. Raiz tuberosa. 6. Tuberização. 7. Amido. 8. Açúcar. 9. Clorofila. 10. Proteína. 11. Estômato - Frequência. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-581.3

LUCIVANE LAMOUNIER FARIA


**INFLUÊNCIA DO FOTOPERÍODO NO CRESCIMENTO,  
COMPOSIÇÃO QUÍMICA E INDUÇÃO DE RAÍZES  
TUBEROSAS DO FEIJÃO JACATUPÉ [*Pachyrrhizus tuberosus*  
(Lam.) Spreng].**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal para obtenção do título de “Mestre”.

APROVADA em 09 de outubro de 1998

Prof. Luiz Carlos de Oliveira Lima      UFLA

Prof. Manuel Losada Gavilanes      UFLA

  
Prof. Amauri Alves de Alvarenga  
UFLA  
(Orientador)

LAVRAS  
MINAS GERAIS - BRASIL

"Não há verdadeira felicidade sem sabedoria, e esta pode ser encontrada em todos os estágios da vida."

(Rousseau)

Aos meus pais José e Nilva

Dedico.

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus pela vida.

Aos meus pais por minha formação e amor dedicado.

Aos meus irmãos pelo carinho e ajuda prestada.

A Marli Ranal pela amizade, incentivo, confiança e carinho ao longo de minha carreira acadêmica.

Ao meu orientador, Amauri Alves de Alvarenga, pela amizade e atenção nas horas difíceis.

Aos amigos e coorientadores Luiz Carlos de Oliveira Lima e Manuel Losada Gavilanes, pela amizade, sugestões e acompanhamento do trabalho.

A Maria das Graças Arrais e Maura Rejane pela colaboração prestada.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) e à Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela oportunidade de realizar o curso e pela concessão de bolsas.

Ao estagiário, José Carlos Sobrinho, companheiro de trabalho, pela amizade e colaboração na realização das análises de laboratório.

Ao Claudomiro por sua amizade e pela realização das análises estatísticas.

Ao Claudio por sua presença, carinho, atenção e paciência durante a elaboração deste trabalho.

Aos amigos Ademir, Alexandre (Alemão), Alexandre (Mishima), Ana Hortência, Andreia, Cláudia, Cláudio, Cristina, Daniela, Dartagnan (Tanhan), Dolarice, Edgard (Bigu), Evaristo de Castro, Evaristo Guerra, Fernanda, Gidelma, Humberto, Ilka, Izonel, Janete, Jeferson, Joel, Leonardo, Luciene, Magali, Marcel, Márcia, Maria Helena (Lena), Maria Neudes, Marlos, Mércia, Moemy, Odorêncio, Patrícia, Paula, Paulino, Vespasiano, Vicentina e Vilma, cuja amizade e apoio incondicional foram fundamentais em mais essa jornada.

Ao amigo querido André Georges Zayat, não mais presente entre nós, por sua alegria, incentivo e carinho, sempre que isto foi possível.

A todos aqueles que contribuíram para a realização deste trabalho, de forma direta ou indireta, e aqui não foram citados.



## **BIOGRAFIA**

Lucivane Lamounier Faria, filha de José Rosa de Faria e Nilva Lamounier de Faria, nasceu em Uberlândia, Minas Gerais, em 06 de junho de 1968. Em agosto de 1989, iniciou o curso de Licenciatura e Bacharelado em Ciências Biológicas na Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, concluindo-os em dezembro de 1993. Ingressou no curso de mestrado em Agronomia, área de concentração Fisiologia Vegetal, pela Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais, em agosto de 1994, concluindo-o em outubro de 1998. Em abril de 1997 foi aprovada como professor substituto, para a disciplina de Fisiologia Vegetal, na Universidade Federal do Piauí, na cidade de Teresina, Piauí, onde permaneceu até abril de 1998.

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	viii
ABSTRACT .....	ix
1. INTRODUÇÃO .....	01
2. REFERENCIAL TEÓRICO .....	06
2.1 FOTOPERÍODO .....	06
2.2 FOTOPERIODÍSMO .....	07
2.3 FOTOPERÍODO E TUBERIZAÇÃO .....	09
2.4 ANATOMIA E FORMAÇÃO DAS RAÍZES TUBEROSAS .....	09
2.5 FREQUÊNCIA ESTOMÁTICA .....	13
2.6 CLOROFILA .....	13
2.7 AMIDO E AÇÚCAR.....	14
2.8 PROTEÍNAS.....	16
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	18
3.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS DO EXPERIMENTO.....	18
3.2 ANÁLISE DE CRESCIMENTO .....	20
3.3 ANATOMIA .....	20

3.3.1 Folhas.....	20
3.3.2 Raízes tuberosas .....	21
3.4 ANÁLISES QUÍMICAS.....	22
3.4.1 Quantificação de Clorofilas .....	22
3.4.2 Determinação Enzimática de Amido .....	23
3.4.3 Determinação de Açúcares .....	24
3.4.4 Determinação da Fração Protéica .....	24
3.4.5 Análises Estatística .....	25
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	26
4.1 ANÁLISE DE CRESCIMENTO .....	26
4.2 ANATOMIA.....	28
4.2.1 Frequência estomática .....	28
4.2.2 Aspectos anatômicos de raízes tuberosas .....	30
4.3 ANÁLISES QUÍMICAS.....	35
4.3.1 Clorofila .....	35
4.3.2 Amido e Açúcar .....	36
4.3.3 Proteína .....	38
5 CONCLUSÕES .....	39
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	40

## RESUMO

LAMOUNIER-FARIA, Lucivane. **Influência do fotoperíodo no crescimento, composição química e indução de raízes tuberosas do feijão jacatupé [*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng].** Lavras: UFLA, 1998, 52p. (Dissertação - Mestrado em Agronomia/ Fisiologia Vegetal)<sup>1</sup>.

O presente trabalho teve como objetivos estudar o efeito de diferentes fotoperíodos (09:00; 12:00; 15:00 e 18:00 horas) sobre o crescimento e desenvolvimento, produção, anatomia e alguns aspectos bioquímicos do feijão jacatupé [*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng - Leguminosae - Faboideae]. O trabalho foi conduzido em condições de vaso e em sala de crescimento, no Laboratório de Ecofisiologia, do Setor de Fisiologia Vegetal, da Universidade Federal de Lavras, situada na região sul do Estado de Minas Gerais, Brasil, a uma temperatura média de 23°C e radiação fotossinteticamente ativa 225  $\mu\text{mol}$  quanta/  $\text{m}^2$ / s. Na análise de crescimento, realizada aos 180 dias após plantio, foram constatados maiores pesos de matéria seca de raízes tuberosas na faixa fotoperiódica de 09:00 a 15:00 horas, com média de 76,97 g. Com relação ao índice de colheita, observaram-se reduções com o aumento progressivo do fotoperíodo. No estudo da anatomia foliar, não foram observadas diferenças quanto ao número de estômatos por  $\text{mm}^2$  porém, verificou-se a presença de estômatos maiores nas plantas mantidas sob fotoperíodos de 09:00 horas. Na anatomia das raízes tuberosas, verificou-se que nas plantas mantidas sob fotoperíodos curtos (09:00 e 12:00 horas), estas apresentaram maior formação de câmbios secundários, os quais permitiram um maior espessamento das raízes tuberosas. Nas análises bioquímicas, foram constatados teores clorofilianos (clorofilas a e b) mais elevados nas plantas cultivadas sob fotoperíodo de 09:00 horas. Para amido e açúcares solúveis totais, nas raízes tuberosas, observou-se maior acúmulo em fotoperíodo de 12:00 horas (54 e 30% respectivamente, com base na matéria seca). Analisando os teores protéicos das raízes tuberosas, verificou-se que o fotoperíodo de 09:00 horas foi o que proporcionou maior produtividade (26,24%). Estes resultados, permitiram concluir que fotoperíodos mais curtos proporcionaram maior produtividade para o feijão jacatupé.

---

<sup>1</sup> Comitê Orientador: Amauri Alves Alvarenga - UFLA (Orientador), Luiz Carlos de Oliveira Lima - UFLA e Manuel Losada Gavilanes - UFLA.

## ABSTRACT

### **INFLUENCE OF PHOTOPERIOD UPON THE GROWTH, CHEMICAL COMPOSITION AND INDUCTION OF TUBER ROOTS OF JACATUPÉ BEANS [*Pachyrrhizus tuberosus* (LAM.) SPRENG].<sup>1</sup>**

The present work had as objectives to study the effect of different photoperiods (09:00; 12:00; 15:00 and 18:00 hours) on the growth and development, yield, anatomy and some biochemical aspects of the jacatupé bean plant [*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng - Leguminosae - Faboideae]. The work was conducted under pot conditions and in growth room in the Ecophysiology Laboratory of the Plant Physiology sector of the Universidade Federal de Lavras, situated in the southern region of the state of Minas Gerais, Brazil, at an average temperature of 23°C and photosynthetically active radiation of 225  $\mu\text{mol quanta/ m}^2/\text{s}$ . In the growth analysis, proceeded at 180 days after planting, increased weights of dry matter of tuber roots within the photoperiodic range of 9 to 15 hours, with an average of 76.97g were found. As regards the harvest index, reductions with progressive increase of photoperiod were observed. In the study of leaf anatomy, no differences as to the number of stomates per  $\text{mm}^2$  were observed but, the presence of larger stomates in the plants held under photoperiods of 9 hours was verified. In the anatomy of tuber roots, it was found that in the plants kept under short photoperiods (9 and 12 hours), they presented increased formation of secondary cambiums, which allowed a greater thickening of tuber roots. In the biochemical analyses, higher chlorophyll contents (chlorophylls a and b) were found in the plants cultivated under 9 hour photoperiod. To starch and total soluble sugars, in the tuber roots, greater acumulation under 12 hour photoperiod (54% and 30% respectively on the dry matter basis) was noticed by analysing the protein contents in the tuber roots, it was found that the 9 hour photoperiod was that which provided the greatest yield (26,24%). These results allowed to conclude that shorter photoperiods provided higher yield for the jacatupé bean plant.

---

<sup>1</sup> Guidance Committee: Amauri Alves Alvarenga - UFLA (Major Professor), Luiz Carlos de Oliveira Lima - UFLA and Manuel Losada Gavilanes - UFLA.

## 1. INTRODUÇÃO

A espécie *Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng, o Jacatupé, também conhecido como Feijão-macuco, é conhecida desde a descoberta do Brasil, quando da chegada dos primeiros colonizadores tendo sido descrita assim "...há outras raízes chamadas Yeti copê (batata de casca fina), semelhante ao rabanete, de um sabor agradável, muito próprio para acalmar a tosse e amolecer o peito. Suas sementes se assemelham a favas, e segundo afirmava Pe. José de Anchieta, as sementes são venenosas" (Arruda, 1921). É uma das seis espécies do gênero *Pachyrrhizus* estabelecida por Clausen (1944), pertencente à família Leguminosae, sub - família Faboideae.

Segundo Sorensen (1990), o Jacatupé é encontrado no oeste da América do Sul, onde parece ser nativo na cabeceira do rio Amazonas. Foi introduzido e cultivado na Venezuela, Trinidad e Tobago, Jamaica, Porto Rico e China. É uma planta herbácea, trepadora, com hábito de crescimento indeterminado (decumbente), podendo atingir até 10 m de altura (FIGURA 01). Produz raízes tuberosas, com casca marrom claro e interior branco (FIGURA 02), ricas em amido, proteína e açúcares. Tem as folhas alternas, compostas e trifoliadas. Os folíolos são assimétricos, alguns com margens inteiras e outros denteados, bases cuneadas e ápices apiculados. A inflorescência é racemosa, flores zigomorfas de coloração roxa (FIGURA 03). O fruto legume, apresenta de 13,0 a 19,0 cm de comprimento e 1,4 a 2,3 cm de diâmetro, pode apresentar de 5 a 13 sementes. As sementes possuem uma forma reniforme e, quando maduras, dependendo da

espécie, coloração preta, laranja-vermelha (marrom) e mosqueada de preto e branco (Noda, Paiva e Bueno, 1984; Alvarenga, 1987).



FIGURA 01: Vista geral do plantio de *Pachyrrhizus tuberosus*, no Campo Experimental do Setor de Fisiologia Vegetal - UFLA, Lavras, MG.



FIGURA 02: Raiz tuberosa de *Pachyrrhizus tuberosus*, cultivado em sala de crescimento, do Laboratório de Ecofisiologia, do Setor de Fisiologia Vegetal - UFLA, Lavras, MG.





FIGURA 03: Detalhe da planta de *Pachyrrhizus tuberosus*, cultivada no Campo Experimental do Setor de Fisiologia Vegetal - UFLA, Lavras, MG.

A parte mais aproveitada pelo homem é a sua raiz tuberosa, muito embora a planta produza considerável quantidade de vagens e sementes. A “batata”, muito tenra e açucarada, é ingerida crua, assada ou cozida. A produção de polvilho é de porcentagem igual ao da mandioca e, como este, tem aplicações semelhantes na culinária ou mesmo industrialmente. A massa desta raiz, ralada e desprovida do polvilho, produz farinha saborosíssima, quando cozida ao forno

(Arruda, 1921). Além disso, as raízes raladas e misturadas com leite, servem para amaciar as mãos (Pio Correa, 1931).

Como forragem, o Jacatupé também tem seu valor, podendo ser associado ao milho e/ou ao sorgo para ser ensilado. Esta é ingerida avidamente pelo gado, devido à sua palatabilidade. A raiz tuberosa, além de poder ser usada para a alimentação humana, serve também para o preparo de rações para suínos e gado, principalmente, o leiteiro (Arruda, 1921).

Suas sementes, por apresentarem conteúdos significativamente elevados de isoflavonóides, principalmente de rotenona, não se destinam à alimentação por serem extremamente tóxicas para o homem e para os animais. Ainda que, sua composição química em termos protéico e de óleo, seja consideravelmente expressiva em relação às outras plantas da mesma família (Alvarenga, 1987; Dantas, 1993).

Mais recentemente, segundo Noda (1979), o Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) e o Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA) voltaram a manifestar interesse pelo Jacatupé. No INPA, o programa de melhoramento do Feijão-macuco, nome dado ao *Pachyrrhizus tuberosus* na região, foi iniciado em 1975, a partir de material obtido pelo Prof. Warwick Estevam Kerr em viagem pelo interior da Amazônia, além de material recebido do México.

Segundo estudos realizados por Alvarenga e Válio (1989), a espécie *Pachyrrhizus tuberosus*, tem demonstrado uma expressiva potencialidade. Poderá, futuramente, constituir-se numa nova cultura de subsistência no Brasil, sobretudo, em regiões de baixa renda

Diante da escassez de informações técnicas sobre a espécie, o presente trabalho teve como objetivo verificar o efeito do fotoperíodo no crescimento, na composição química, e no processo indutivo de suas raízes tuberosas, bem como em algumas de suas características anatômicas.

## **2. REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1. FOTOPERÍODO**

Define-se como fotoperíodo, o período de luz ou brilho solar dentro de um ciclo de 24 horas, sendo sinônimo de insolação máxima diária. Em contra partida, define-se como nictoperíodo, o período de escuro dentro de um ciclo de 24 horas, intercalado por outro fotoperíodo (Câmara, 1991).

A duração ótima da exposição diária à luz, necessária ao desenvolvimento normal das plantas tem merecido atenção de inúmeros cientistas no mundo todo, especialmente nos Estados Unidos da América, França, Rússia, Alemanha, Itália, Japão (Hillman, 1963).

O crescimento e o desenvolvimento das plantas dependem da luz para os processos fotossintéticos e de fotomorfogênese, nos quais podem estar envolvidos, isolada ou conjuntamente, três aspectos fundamentais: a qualidade (comprimento de onda), quantidade (intensidade luminosa ou fluxo de fótons) e duração (fotoperíodo), Ecomonu e Read (1987).

Considerando-se o fotoperíodo, sabe-se que este fator afeta os níveis hormonais endógenos dos vegetais, modificando uma gama de processos fisiológicos associados ao desenvolvimento destes (Salisbury e Ross, 1991).

## 2.2. FOTOPERIODISMO

É a resposta ao comprimento do dia, que permite a um organismo se adaptar às mudanças de estações do ano, ou seja, é a resposta para a regulação do tempo de exposição à luz e ao escuro. Para haver este efeito, a quantidade de energia luminosa total necessária é insignificante, pois na realidade, a duração do período luminoso e escuro é que age como um fator controlador de alguns processos fisiológicos das plantas (Gandolfi e Müller, 1981; Bolonhezi, 1991; Salisbury e Ross, 1991).

Garner e Allard (1920; 1923), foram alguns dos primeiros pesquisadores a estudarem sistematicamente a influência da luz, sob o ponto de vista de “duração do dia”, como o principal agente sincronizador da floração em um grande número de espécies vegetais. A eles deve-se a introdução dos termos “Fotoperíodo e Fotoperiodismo”, os quais expressam respectivamente, a duração do dia e a resposta dos organismos à duração relativa do dia e da noite.

Thomas e Vince-Prue (1997), definiram fotoperiodismo como sendo a resposta ao comprimento do dia que permite a um determinado organismo se adaptar às variações sazonais do ambiente em que vive.

Garner e Allard (1923), consideram que os efeitos do fotoperíodo sobre florescência, crescimento radicular, formação de pigmentos, abscisão de folhas, tuberização e dormência, estão sob controle fotoperiódico. Especificamente sobre a tuberização (termo que pode ser utilizado para caracterizar o processo de formação das raízes de reserva), esses autores afirmam que tal processo indica a existência de um excesso de carboidratos na planta, devido à sua incapacidade de utilizá-los e não a um incremento na atividade fotossintética. Em todos os casos estudados de tuberização, observa-se que tal fenômeno é resultado do decréscimo

do período luminoso, abaixo do ótimo exigido para a alongação dos ramos, sendo isso muito favorecido pela diminuição do dia no outono, após os dias longos de verão. A duração do período luminoso exerce, portanto, uma ação reguladora sobre o uso do excesso de carboidratos resultantes da fotossíntese e não determina simplesmente a quantidade de açúcares produzidos.

Moser e Hess (1968), nos Estados Unidos, trabalhando com dália (*Dahlia variabilis* Willd - Asteraceae) sob casa de vegetação, verificaram que a tuberização das raízes desta espécie foi regulada por um fotoperíodo de 11 a 12 horas, valor este considerado como fotoperíodo curto.

Wong e Schwabe (1979), trabalhando com feijão alado [*Psophocarpus tetragonolobus* (L.) DC. - Leguminosae - Faboideae] verificaram que alguns índices fisiológicos de crescimento como a taxa de crescimento relativo e taxa assimilatória líquida aumentaram sob fotoperíodo longo (16 horas) em relação a um fotoperíodo curto (8 horas). Esta relação entre fotoperíodo e taxa de crescimento tem sido observada de forma inequívoca desde 1920, quando Garner e Allard estudando algumas espécies, notaram que a taxa de crescimento relativo é diretamente proporcional à duração diária de exposição de luz.

Entre os primeiros a usar recintos com clima artificial para o desenvolvimento de plantas, figuram Garner e Allard, 1920; Francis, 1970. Os métodos consistiam em prolongar ou diminuir o fotoperíodo natural, promovendo dias mais longos, com luz artificial, ou dias mais curtos com sistemas de coberturas que variavam entre a utilização de tecidos ou plásticos pretos para cobrir o recinto.

### 2.3. FOTOPERÍODO E TUBERIZAÇÃO

A formação de órgãos subterrâneos de reserva como caules e raízes tuberosas é geralmente dependente de/ou é acelerada por exposições das plantas, sobretudo de suas folhas, a fotoperíodos adequados (Thomas e Vince-Prue, 1997). Em muitas espécies, a tuberização, é extremamente favorecida por exposições das plantas a dias curtos, conforme observações realizadas por diversos autores (Garner e Allard, 1923; Gregory, 1956; Lowe, Mahon e Hunt, 1976; Wong e Schwabe, 1979; Steward, Moreno e Roca, 1981).

Em dalia (*Dahlia variabilis*), o número de raízes tuberosas nem sempre é afetado pelo fotoperíodo, mas geralmente o seu crescimento requer dias curtos inferiores a 12 horas. Entretanto, uma interrupção da noite poderá impedir a iniciação e o crescimento posterior das raízes, como se a planta estivesse submetida a dias longos (Garner e Allard, 1923; Biran e Halevy, 1972).

Em espécies tropicais, como a mandioca (*Manihot esculenta* Crantz - Euphorbiaceae) por exemplo, a produção de raízes tuberosas é maior sob dias curtos (Lowe, Mahon e Hunt, 1976), podendo esta produção estar associada a um número maior de raízes ou a uma redução de crescimento na parte aérea. Segundo Moser e Hess (1968), o crescimento da parte aérea tem resposta oposta aos órgãos de reserva, tanto que o fotoperíodo regula uma relação competitiva entre estas partes.

### 2.4. ANATOMIA E FORMAÇÃO DAS RAÍZES TUBEROSAS

Acredita-se que, para a formação de “tubérculos”, os estádios de desenvolvimento sejam semelhantes para as espécies que os possuem como

órgãos de reserva. Segundo Vreugedenhil e Struik (1989), a diferenciação de tubérculos em batata (*Solanum tuberosum* L. - Solanaceae) pode ser dividida em diferentes fases:

- indução e iniciação do caule subterrâneo;
- crescimento do caule subterrâneo;
- paralização do crescimento do caule subterrâneo;
- indução e iniciação do espessamento do caule subterrâneo (tubérculo).

Embora a indução e iniciação estejam altamente relacionados, estes processos são fisiologicamente distintos. A indução se refere à mudança no balanço hormonal que, por sua vez, se reflete na iniciação do crescimento e desenvolvimento de novos órgãos da planta. Experimentalmente verifica-se que é difícil distinguir os dois processos, uma vez que a indução é detectada pela determinação da iniciação (Vreugedenhil e Struik, 1989). Dessa forma, os dois processos serão tratados concomitantemente.

Do ponto de vista anatômico, segundo Indira e Kurian (1977), uma raiz tuberosa pode ser definida como sendo o órgão que perdeu sua polaridade de crescimento, mudando de longitudinal para radial, sendo necessário para tanto que o órgão apresente crescimento secundário. Nesse processo forma-se o meristema secundário (câmbio vascular) que dá origem ao floema e xilema também secundários (Esau, 1976; Cutter, 1986; Fahn, 1990). Podendo ocorrer em raízes de dicotiledôneas e de gimnospermas, mas raramente em monocotiledôneas.

Tomado-se como modelo padrão de diferenciação, verifica-se que o câmbio vascular é oriundo das células procambiais que permanecem indiferenciadas entre o floema e o xilema primários. Subseqüentemente, as células do periciclo adjacentes aos pólos do protoxilema se unem às células procambiais formando um tecido contínuo que inicialmente é lobado, seguindo os contornos do

xilema primário. Posteriormente, ao se iniciarem as divisões periclinais, ocorre a formação de um câmbio circular quando observado em corte transversal. A partir desse ponto, ocorre a formação do floema secundário em direção ao meio exterior e xilema secundário em direção ao interior da raiz. Desta forma, o câmbio vascular radicular assemelha-se muito ao câmbio vascular caulinar, exceto pelo fato de que, no xilema primário, o protaxilema exarco das raízes ainda pode ser distinguido (Esau, 1976; Cuter, 1986).

Em algumas raízes especializadas que atuam como órgãos de reserva, por exemplo, mandioca (*Manihot esculenta*), cenoura (*Daucus carota* L. - Apiaceae), rabanete (*Raphanus sativus* L. - Brassicaceae), cará (*Dioscorea* sp. - Dioscoreaceae), beterraba (*Beta vulgaris* L. - Chenopodiaceae) e batata doce [*Ipomoea batatas* (L.) Lam. - Convolvulaceae] este crescimento secundário difere da condição anteriormente descrita, recebendo a designação de crescimento anômalo.

No caso específico de *Ipomoea batatas* (batata doce), ocorre crescimento secundário anômalo da região vascular radicular (Esau, 1976; Cutter, 1986; Fahn, 1990). Nas raízes desta espécie, o câmbio vascular está presente na posição usual, mas, além deste, formam-se câmbios secundários ao redor dos traqueídeos. O câmbio forma-se ao redor dos vasos isolados ou em grupos, formando elementos de vaso em direção ao xilema e vasos crivados e laticíferos em direção oposta, com grande número de células de parênquima formados em ambas as direções. Ainda segundo estes autores, a abundância de parênquima de reserva permeado de tecido de condução é característica comum a esse órgão tubérizado.

Outro ponto importante a ser considerado conjuntamente com a parte de formação de tubérculos se refere ao particionamento da matéria seca entre os órgãos de reservas e o restante da planta, sendo este comportamento dependente de fatores genéticos, ambientais e nutricionais (Oparka, Davies e Prior, 1987).



Neste caso, uma gama enorme de fatores podem estar relacionados com o estímulo para a produção de tubérculos e há consenso de que o estímulo à tuberização seja de natureza hormonal, mas que é influenciada por uma série de fatores, dentre eles o fotoperíodo, temperatura, níveis de nitrogênio no meio, bem como a aplicação de substâncias reguladoras de crescimento (Hussey e Stacey, 1984).

Botanicamente, o termo tuberosa significa um órgão da planta que tem aspecto de tubérculo, que é um tipo de caule subterrâneo, ou raiz intumescida com material de reserva. Desse modo, os órgãos de armazenamento da batata (*Solanum tuberosum*) e da mandioca (*Manihot esculenta*), apesar de serem de origem morfológica diferente, são conhecidos por tubérculos (Ferri, Menezes e Monteiro, 1981). Portanto, o uso do vocábulo tuberização pode ser utilizado para caracterizar o processo de formação das raízes de reserva do Jacatupé.

Em batata, o espessamento (tuberização) é resultado do incremento da divisão celular que ocorre na medula, no córtex e no floema do estolho, sendo que a expansão das células pouco contribui para o crescimento dos tubérculos. Por outro lado, a tuberização das raízes da mandioca é consequência da alteração na natureza de células parenquimáticas do xilema, as quais vão se manter parenquimáticas e não se tornarão lignificadas. Willians (1974), afirma que a supressão da lignificação pode ser devida à presença de ácido indolilacético (AIA) translocado da parte aérea da planta para as raízes, sob condições de dias curtos.

O primeiro sinal da formação das raízes de armazenamento é geralmente manifestado quando a atividade do câmbio origina um alargamento em forma de estrela, durante o primeiro mês de crescimento da planta regenerada de uma maniva. Isto é acompanhado pela formação de um câmbio suberoso (felogênio) na camada externa do periciclo. Em seguida, continua o engrossamento com

produção de massas de células do parênquima em direção centrípeta, com os vasos do xilema espalhados irregularmente, e de vários tamanhos, constituindo-se nas células responsáveis pelo armazenamento dos grãos de amido. Quando há uma redução no suprimento de carboidratos na parte aérea, a deposição de grãos de amido e talvez a proliferação do parênquima, são também reduzidos (Hunt, Woley e Coch, 1977).

A forma de “tumor” das tuberosidades é consequência, principalmente, da elevada produção de elementos de xilema e floema provenientes da atividade do câmbio, seguida do depósito de substâncias de reserva, principalmente amido e sacarose, nas células parenquimáticas (Ho, 1988).

## **2.5. FREQUÊNCIA ESTOMÁTICA**

A importância do estudo desta característica morfológica ocorre em detrimento de sua relação com a capacidade fotossintética das folhas, conforme relatos de Herath e Ormrod (1978; 1979) e Alvarenga (1987).

A bibliografia é relativamente carente acerca das influência fotoperiódica na frequência estomática (Ciha e Brun, 1975; Herath e Ormrod, 1978; 1979). No entanto, é sabido que fatores ambientais podem alterar, dentro de certos limites, o número de estômatos por unidade de área foliar, em decorrência principalmente de modificações nas dimensões das células epidérmicas e no desenvolvimento da própria lâmina foliar.

## **2.6. CLOROFILA**

As clorofilas são pigmentos que dão às plantas a sua cor verde característica. São constantemente sintetizadas e destruídas na presença de luz,

mas sob intensidade luminosa muito alta a velocidade de decomposição é maior, precisando-se de uma intensidade menor para que o equilíbrio seja estabelecido. Não só a concentração total de clorofila, mas também a proporção entre os diversos tipos destas mudam em função da intensidade luminosa e com a espécie (Whatley e Whatley, 1982).

Vários fatores internos e externos afetam a formação da clorofila e, por isto, os quantitativos e as proporções relativas dos pigmentos variam com as espécies, o meio e a idade das folhas (Kramer, 1960). Entre esses fatores, a luz é essencial à síntese deste pigmento (Whatley e Whatley, 1982).

Alvarenga (1987), em estudos realizados com a espécie *P. tuberosus*, verificou que o fotoperíodo afetou os níveis de clorofila a, b, e total dos folíolos laterais da quinta folha trifoliolada, sem contudo alterar a relação a:b. Verificou ainda que as reduções observadas nos teores de clorofilas não alteram o ganho de matéria seca das plantas, apesar de terem aumentado o número de folhas e suas respectivas áreas.

## 2.7. AMIDO E AÇÚCAR

Dentre os compostos orgânicos, os carboidratos, produtos primários da fotossíntese, são de especial significado na fisiologia vegetal por constituírem a principal fonte de energia e carbono. Sua distribuição varia não só por influência de fatores ambientais, como também de acordo com a demanda interna da planta, estabelecendo uma relação fonte-dreno, a qual sofre variações durante a morfogênese (Isejama e Figueiredo-Ribeiro, 1991).

Dentre os processos considerados como fortes drenos, destacam-se a floração e a tuberização, respectivamente designados como dreno de utilização e dreno de armazenamento (Ho, 1988).

Segundo Sonniewald, Von Shaewen e Willmitzer (1993), a divisão do fotoassimilado entre diferentes órgãos e organelas é um dos determinantes centrais do crescimento e desenvolvimento da planta. A fotossíntese representa a fonte principal para a energia usada para a manutenção dos processos fisiológicos em todos os organismos vivos. Os produtos primários fotossintéticos da fixação de dióxido de carbono são amido e sacarose. A sacarose é o mais importante dissacarídeo de transporte em plantas o qual é translocado de seu sítio de síntese (órgãos de fonte) para regiões de utilização e/ou armazenagem (órgãos de dreno). A sacarose é sintetizada no citossol dos órgãos de fonte, armazenados transitoriamente no vacúolo, e translocada via floema para os órgãos de dreno. Nos órgãos de dreno, a sacarose é clivada via sacarase sintase ou invertase, metabolizada e depositada na forma de compostos de reserva tais como amido ou lipídios.

A sacarose apresenta a vantagem sobre a glicose como forma de transporte, por possuir carbonos anoméricos ligados. Desta forma, a sacarose fica protegida do ataque oxidativo e hidrolítico por parte de determinadas enzimas vegetais até que ela atinja seu destino dentro da planta (Lehninger, Nelson e Cox, 1993).

As reservas glicídicas podem se formar por acúmulo de açúcares solúveis, como glicose, frutose, sacarose, ou por acúmulo de açúcares insolúveis, como amido e celulose.

Segundo Melo (1995), a espécie *P. tuberosus* utiliza suas raízes como órgão de reserva e pouco se sabe sobre a mobilização desses açúcares dentro da planta ao longo de seu desenvolvimento. Segundo a autora, dados obtidos por Sales (1993), no Instituto de Tecnologia de Alimentos de São Paulo, mostrou que esta espécie, com base em percentagem de matéria seca, apresenta 45% de açúcares, 54,84% de amido e 27,09% de polissacarídeos estruturais.

Os principais polissacarídeos de reserva dos vegetais, nos tubérculos e raízes (batata e mandioca) é o amido, junto com a sacarose (beterraba e cenoura), porém em alguns casos podem ser as fructosanas (cebola) e inulinas (Ho, 1988). Após a fixação de CO<sub>2</sub>, o amido é sintetizado e armazenado temporariamente nos cloroplastos, e em seguida entra na biossíntese da sacarose, que é a principal forma de transporte dos carboidratos, através do floema, sendo então deslocado para as regiões de crescimento ou de armazenamento (Sonnewald, Von Shaewen e Willmitzer, 1993). Nos órgãos de reserva, o amido é depositado nos amiloplastos, sendo que na raiz da mandioca, está entre 80-85% do peso da matéria seca (Cock, 1985).

Qualquer alteração no fotoperíodo é suficiente para mudar o direcionamento do fluxo de assimilados, podendo desta forma, favorecer o desenvolvimento de órgãos subterrâneos, em detrimento de outras estruturas da planta (Garner e Allard, 1923).

Em soja, Chatterton e Silvius (1980; 1981); Huber, Rufty e Kerr (1984), verificaram que o nível de amido, em plantas sob condições de dias curtos é maior, pois estas acumulam mais amido e menos sacarose, em virtude da redução observada na atividade da sacarose fosfato sintase (SFS) e outras enzimas envolvidas na síntese de sacarose.

## **2.8. PROTEÍNAS**

O estudo de proteínas armazenadas em sementes vem atraindo a atenção de diversos pesquisadores há muito tempo devido à sua importância para a alimentação humana e animal, bem como fonte de aminoácidos para o desenvolvimento dos próprios eixos embrionários da respectiva espécie. Porém, mais recentemente, este mesmo tipo de estudo está sendo feito para as proteínas

armazenadas em tubérculos de algumas espécies que os possuem como órgãos de reserva e propagação, sendo mais profusamente estudado em tubérculos de plantas do gênero *Solanum* (Paiva, Lister e Park, 1983).

As proteínas de tubérculos mais estudadas são as de reserva, onde se destacam principalmente a patatina em batata e a esporamina na batata-doce. Estas proteínas se acumulam nos caules tuberosos ou nas raízes tuberosas durante o processo de tuberização. Porém, não existe nenhuma evidência de que tenham qualquer envolvimento com o desencadeamento do processo de tuberização (Figueiredo, 1995).

Em girassol (*Helianthus tuberosus* Parry - Asteraceae.), Dhawan, Gupta e Chhabra (1983) concluíram que o nível de proteínas é grandemente favorecido pela época de plantio, alcançando valores máximos de 23% para plantios realizados no inverno (janeiro), ao contrário do que ocorreu quando o plantio foi realizado no verão (junho), onde o conteúdo de proteínas foi reduzido a 19,4%.

Para a espécie *P. tuberosus*, estudos realizados pelo Instituto de Tecnologia de Alimentos de São Paulo, revelou que os valores protéicos encontrados para as raízes e farinha, desta espécie, foram de 9,46%, em média, Sales (1993) - citado por Melo, 1995.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. CONSIDERAÇÕES GERAIS DO EXPERIMENTO

Este estudo foi conduzido em salas de crescimento do Laboratório de Ecofisiologia e Propagação de Plantas do Departamento de Biologia, da Universidade Federal de Lavras - M.G., no período de 01 de abril a 27 de setembro de 1996.

A espécie estudada foi *Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng., vulgarmente conhecida como Jacatupé. As sementes utilizadas no experimento foram da safra de 1992/93, coletadas no campo experimental do setor de Fisiologia Vegetal e armazenadas em câmara fria até a sua utilização. Foi realizado um pré-teste para verificar a viabilidade destas, que apresentaram 92% de germinação, com tempo médio de  $2,67 \pm 0,12$  dias. As sementes foram selecionadas por tamanho, peso e integridade da sua testa.

Para a instalação do experimento, as sementes foram colocadas para germinar em caixas contendo areia lavada e de granulometria média, sob condições de campo. Após quinze (15) dias, as plântulas apresentavam folhas primárias completamente expandidas. Quando foram selecionadas por tamanho e transplantadas, através do processo de repicagem para vasos com capacidade para 3,0 Kg de substrato, constituído por solo e esterco curtido de curral (2:1), adubado de acordo com recomendações para a cultura da batata doce (Passos,

Canéchio Filho e José, 1973). Este substrato foi esterelizado com brometo de metila para evitar a proliferação de pragas e doenças.

Em seguida, as plântulas envasadas foram transferidas para salas de crescimento onde a temperatura foi controlada por ar condicionado instalado no local. O fotoperíodo inicial do experimento foi de 18:00 horas (não indutivo), por um período de 55 dias. Estes ambientes foram equipados com bancadas de cantoneira, contendo na parte superior, conjuntos reguláveis constituídos por 22 lâmpadas fluorescentes de 40 Watts e por 10 lâmpadas GRO-LUX fornecendo uma radiação fotossinteticamente ativa média (RAF) equivalente a  $225 \mu\text{mol quanta/m}^2/\text{s}$ .

Devido ao hábito trepador desta espécie, as plantas foram tutoradas, por meio de estacas de bambu, 35 dias após a semeadura e adubadas a cada 15 dias com solução nutritiva (F/2) de Johanson et al. (1957) modificada, com concentração normal de fósforo. As regas foram feitas sempre que necessário.

Aos 70 dias após a semeadura, ou 55 dias em fotoperíodo não indutivo (18:00 h), as plantas foram submetidas a quatro fotoperíodos (09:00; 12:00; 15:00 e 18:00 h) e temperaturas médias de máxima e mínima de  $24,5^\circ\text{C}$  e  $21,5^\circ\text{C}$  respectivamente, registradas diariamente por meio de termômetro de máxima e mínima instalado no local. Em cada tratamento fotoperiódico, as plantas foram colocadas em bancadas de cantoneira, dotadas de cortinas de tecido escuro com blackout para permitir o isolamento dos diferentes fotoperíodos.

Após 70 dias de tratamento fotoperiódico, foram feitas cinco coletas quinzenais, de 8 plantas por cada tratamento, sendo 4 plantas utilizadas para análise de crescimento e 4 para as análises químicas e anatômicas, conforme descritas a seguir.



## **3.2. ANÁLISE DE CRESCIMENTO**

Das quatro plantas, tomadas aleatoriamente por cada tratamento fotoperiódico e em cada época de coleta, procederam-se às determinações das seguintes características: pesos da matéria fresca e seca de folha, caule, raízes de sustentação e raízes tuberosas, e índice de colheita de raízes tuberosas.

As determinações de pesos correspondentes à matéria seca das partes fracionadas das plantas foram realizadas após secagem em estufa com ventilação forçada a 80°C, até atingir pesos constantes.

## **3.3. ANATOMIA**

O estudo anatômico consistiu em verificar possíveis ocorrências de alterações quanto ao número e ao tamanho dos estômatos nas folhas e variações anatômicas nas raízes durante as fases de iniciação e formação de raízes tuberosas.

### **3.3.1. Folhas**

Para a contagem e a medida dos estômatos foram coletadas apenas os folíolos centrais das folhas localizadas no terço superior da planta os quais foram condicionados imediatamente em etanol a 70%, até a sua utilização (Jensen, 1962).

Nas coletas, para cada fotoperíodo, foram tomadas dois folíolos, nos quais foram feitos oito cortes do tipo paradérmico, sendo que estes foram realizados na face abaxial, uma vez que a espécie não apresenta estômatos na face adaxial.

A contagem dos estômatos foi realizada com auxílio de uma câmara clara, adaptada a um microscópio Olympus CBB, segundo técnica empregada por Labouriau, Oliveira e Salgado-Labouriau (1961). Em cada corte, foi avaliado o número médio de estômatos e a medida dos eixos polar e equatorial de um estômato.

### **3.3.2. Raízes tuberosas**

Durante as coletas, as raízes foram limpas em água corrente e armazenadas em álcool 70%, até a sua utilização (Jensen, 1962).

Os cortes nas raízes tuberosas foram do tipo transversal, feitos sempre em sua região mediana e à mão livre, com auxílio de lâmina de barbear. As raízes foram inclusas entre isopores a fim de evitar que fossem danificadas nesse processo.

Para este estudo foram feitas lâminas semipermanentes, coradas segundo a técnica de Dop e Gautié (1907), descrita a seguir.

Primeiramente, os cortes foram lavados em água destilada e, logo após realizou-se o processo de clarificação, em hipoclorito de sódio a 20%, com duração de 05 minutos.

Os cortes foram lavados por três vezes, em água destilada, por 01 minuto cada lavagem e, em seguida, colocados em água acética a 1% por 1 minuto.

Novamente, os cortes foram lavados por três vezes, em água destilada, sendo que cada lavagem teve a duração de 01 minuto. Posteriormente os cortes foram colocados em verde iodo acético 1% por 02 a 03 minutos.

Após a coloração com verde iodo acético 1%, os cortes foram novamente lavados por três vezes em água destilada, sendo que cada lavagem teve a duração de 01 minuto.

Nova coloração foi realizada, utilizando-se o corante vermelho congo 1%, com tempo de duração variando de 3 a 4 minutos.

Procederam-se as três lavagens em água destilada por 1 minuto cada e, em seguida, a montagem das lâminas semipermanentes em água glicerizada a 1:1. As lâminas foram vedadas com esmalte incolor de unhas.

As células que tinham paredes lignificadas apresentaram coloração verde; e as células com paredes não lignificadas apresentaram coloração vermelha.

### 3.4. ANÁLISES QUÍMICAS

#### 3.4.1. Quantificação de Clorofilas

Para quantificar clorofilas a, b e total utilizou-se a metodologia proposta por Arnon (1949), após a obtenção dos dados de absorbâncias com base nas leituras espectrofotométricas a 663 e 645 nanômetros, respectivamente para clorofilas a e b.

Para estas análises foram coletados os folíolos centrais da quinta folha trifoliolada.

Foram pesadas 0,2 gramas das folhas, tomando-se o cuidado de não pegar a nervura central. O material vegetal foi macerado em 8 mL de acetona a 80% e centrifugados a 5.000 rpm durante 10 minutos.

Os cálculos dos teores de miligrama de clorofila por grama de matéria fresca do tecido foliar foram realizados, utilizando-se as equações abaixo:

$$\text{Clorofila a} = (12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) \times V/1000.W$$

$$\text{Clorofila b} = (22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) \times V/1000.W$$

$$\text{Clorofila total} = (20,2 \times A_{645} + 8,02 \times A_{663}) \times V/1000.W$$

onde:

A = absorvância dos extratos no comprimento de onda determinado;

V = volume final do extrato de clorofila - acetona;

W = peso fresco em gramas do material vegetal utilizado.

### 3.4.2. Determinação Enzimática de Amido

As raízes utilizadas nesta etapa do trabalho foram coletadas, limpas, acondicionadas em recipiente plástico e sofreram um pré-congelamento com nitrogênio líquido. Posteriormente foram armazenadas em freezer - 86°C até a sua utilização.

Ao iniciar as análises, as amostras foram retiradas do freezer, liofilizadas uma primeira vez, trituradas em moinho e novamente liofilizadas.

A extração se procedeu da seguinte forma:

Foram pesadas 0,2 gramas da amostra, que foi colocada em um becker de 20 mL. Adicionou-se 1,0 mL de hidróxido de sódio a 0,5 N, agitando-se bem. Posteriormente, foram adicionados 5,0 mL de água destilada e, a esta mistura, adicionou-se ácido acético a 0,5 N, até atingir a neutralidade. Em seguida, esta mistura foi transferida para um balão volumétrico de 10 mL onde seu conteúdo foi completado com água destilada. O material foi centrifugado a 3.000 rpm por 10 minutos e posteriormente filtrado. Deste filtrado, foi pipetado 1,0 mL e a ele, e foram adicionados 4,0 mL de etanol (P.A), em um tubo de centrifuga e, novamente, colocado para centrifugar, a 10.000 rpm por 20 minutos. O sobrenadante obtido foi reservado para realizar as análises de açúcares. Ao resíduo, adicionou-se 15 mL de etanol 80%, realizando-se nova centrifugação a 10.000 rpm por 20 minutos. Este processo se repetiu por mais uma vez e o

sobrenadante reservado. O resíduo foi transferido para um tubo de ensaio e, a ele adicionou-se 1,0 mL de solução da enzima amiloglicosidase, que foi preparada a partir de um tampão de acetato de sódio a 0,1 N e pH de 4,8, onde a enzima foi diluída na proporção de 14,0 U. (unidade) por mL da solução tampão.

O tubo de ensaio contendo a mistura foi colocado em banho maria a 37°C por duas horas e, após este período, o material foi retirado do banho e a ele adicionado 1,0 mL de ácido perclórico a 0,6 N, para interromper a reação. Para finalizar, a mistura foi transferida para um balão volumétrico de 10 mL, o qual teve o seu volume completado com água destilada.

Para a leitura, utilizou-se a metodologia proposta por Somogyi, modificada por Nelson (1944), uma vez que a enzima amiloglicosidase degrada o amido a açúcar. Para tanto, utilizou-se uma alíquota de 0,2 mL da fração do sobrenadante.

#### **3.4.3. Determinação de açúcares.**

Durante a extração do material para análise do amido (item 3.4.2), o sobrenadante alcoólico foi reservado para as análises de açúcares segundo o método de Somogyi, mdificado por Nelson (1944).

#### **3.4.4. Determinação da Fração Protéica**

O método utilizado para verificar a fração protéica das raízes tuberosas do Jacatupé foi o de Micro-Kjeldahl, descrito em Association of Official Analytical Chemists (1990).

Na dosagem, determina-se o nitrogênio total da amostra, que através de cálculo, é transformado em nitrogênio protéico (proteína na amostra). Para tanto, considera-se que cada 100 gramas de proteína contém em média 16 gramas de

nitrogênio, obtendo-se desse modo o fator 6,25 que multiplicado pelo percentual de nitrogênio total da amostra, dará o percentual de proteína da mesma.

#### **3.4..5. Análises Estatística**

Todas as características analisadas neste estudo, obedeceram um delineamento experimental inteiramente casualizado em parcelas subdivididas, sendo as épocas de coletas (idade) constituintes das parcelas e os fotoperíodos, subparcelas. As análises de variância foram feitas segundo o modelo descrito por Pimentel Gomes (1989) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, obedecendo-se o nível de 5% de probabilidade.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. ANÁLISE DE CRESCIMENTO

Pelos dados apresentados na TABELA 01, verifica-se de um modo geral, que o fotoperíodo afetou o acúmulo de biomassa nas diferentes partes das plantas do feijão jacatupé, muito embora não tenha sido observada diferença no crescimento foliar.

TABELA 01: Valores médios correspondentes aos pesos de matéria seca (gramas) dos diferentes órgãos das plantas de *Pachyrhizus tuberosus*, cultivados em diferentes fotoperíodos, sob condições de sala de crescimento.

Tratamentos	Peso de Matéria Seca (g)				Índice de colheita
	Folha	Caule	Raiz de sustentação	Raiz Tuberosa	
09:00 h	144,18	76,18 a	19,90 c	77,82 a	0,12 a
12:00 h	142,48	73,91 a	28,22 b	77,36 a	0,10 ab
15:00 h	145,93	75,44 a	24,26 bc	75,72 ab	0,09 c
18:00 h	140,40	69,58 b	33,43 a	72,10 b	0,08 c
CV %	5,36	5,84	21,70	6,16	18,50

\* Letras diferentes na vertical demonstram diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Comportamentos diferenciais foram observados com relação às raízes de sustentação e raízes tuberosas, em que nas primeiras, observaram-se incrementos de peso de matéria seca com o aumento do período luminoso e reduções nos pesos das raízes tuberosas ao comparar os fotoperíodos de 09:00 e 12:00 horas com o de 18:00 horas.

Resultados com tendências semelhantes foram observados, também, em jacatupé, por Alvarenga e Válio (1989), porém em estudos realizados sob condições de campo, em que o plantio realizado no início do outono proporcionou a produção de raízes tuberosas mais vigorosas e com peso superior a 76% em relação ao plantio de primavera. Segundo os autores, no período correspondente ao outono e inverno, observaram-se quedas progressivas na temperatura e no fotoperíodo, cujos fatores podem ter afetado tanto a iniciação como o crescimento de raízes tuberosas.

Analisando conjuntamente os resultados obtidos no presente estudo e os obtidos por Alvarenga (1987), verifica-se que ambos encontraram suporte na literatura, porém em outras espécies, nas quais fotoperíodos mais curtos favorecem o processo de iniciação da formação de raízes tuberosas e de tubérculos em detrimento do crescimento da parte aérea, conforme demonstrado em mandioca por Lowe, Mahon e Hunt (1976), Bolonhezi (1991) e em batata por Stewart, Moreno e Roca (1981). Segundo Moser e Hess (1968), o crescimento da parte aérea tem resposta contrária aos órgão subterrâneos de reserva, os quais consideram o fotoperíodo como fator regulador da relação competitiva entre estas partes.

Com relação às raízes de sustentação, observou-se que os fotoperíodos mais longos, sobretudo o de 18:00 horas, proporcionou maior contribuição no acúmulo de matéria seca, provavelmente devido a maior translocação de fotoassimilados (Melo 1995).

Em plantas de *Oryzopsis miliacea* Richt. (Poaceae), Kigell e Koller (1970) observaram que o acúmulo de matéria seca não foi afetado pelo fotoperíodo. Contudo, a distribuição de fotoassimilados para as raízes foi favorecida no fotoperíodo de 08:00 h e a parte aérea no fotoperíodo de 16:00 h.



Resultados contrastantes foram relatados em milho por Mozafar, Schreiber e Oertli (1993) trabalhando com fotoperíodos de 06:00, 12:00 e 18:00 horas, onde os mesmos constataram que plantas crescidas sob fotoperíodo de 06:00 horas e temperatura de 15°C apresentaram um sistema radicular mais desenvolvido que a parte aérea.

## **4.2. ANATOMIA**

### **4.2.1. Frequência estomática**

Os resultados contidos na TABELA 02, demonstram que o fotoperíodo não afetou o número de estômatos por unidade de área. Esses resultados estão em conformidade com a literatura (Sinnot, 1960), cuja característica é pouco afetada pelo fotoperíodo; porém, divergem dos resultados obtidos por Alvarenga (1987), trabalhando com a mesma espécie, em fotoperíodos de 09:00 e 10:00 horas, os quais apresentaram reduções na frequência estomática quando comparados com o fotoperíodo de 08:00 horas.

Por outro lado, observou-se diferenças significativas nos diâmetros polar e equatorial em relação aos fotoperíodos estudados (TABELA 02 e FIGURA 04), permitindo-se assim, a inferir que as condições fotoperiódicas podem determinar o tamanho dos estômatos, com as folhas apresentando estômatos maiores sob fotoperíodos mais curtos.

Comparando-se estes dados com os dados referentes ao peso de matéria seca de raízes tuberosas (TABELA 01), verifica-se que a alteração do tamanho dos estômatos pode ter influenciado no peso de matéria seca das raízes tuberosas, uma vez que o tamanho dos estômatos pode interferir na assimilação de CO<sub>2</sub> e

conseqüentemente na produção de fotoassimilados (Jones, 1998).

TABELA 02: Valores médios da freqüência estomática e medidas de diâmetro polar e equatorial de estômatos na epiderme abaxial de folíolos centrais da planta de *Pachyrrhizus tuberosus*, cultivadas em quatro diferentes fotoperíodos, sob condições de sala de crescimento

Fotoperíodo	Número de Estômatos Mm <sup>2</sup>	Diâmetro Polar µm	Diâmetro Equatorial µm
09:00 h	257,66	21,77 a	14,33 a
12:00 h	259,37	20,37 b	13,46 b
15:00 h	266,08	20,18 bc	13,22 b
18:00 h	274,22	19,97 c	13,48 b
CV %	14,28	4,03	3,64

\*Letras diferentes, na vertical, demonstram diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

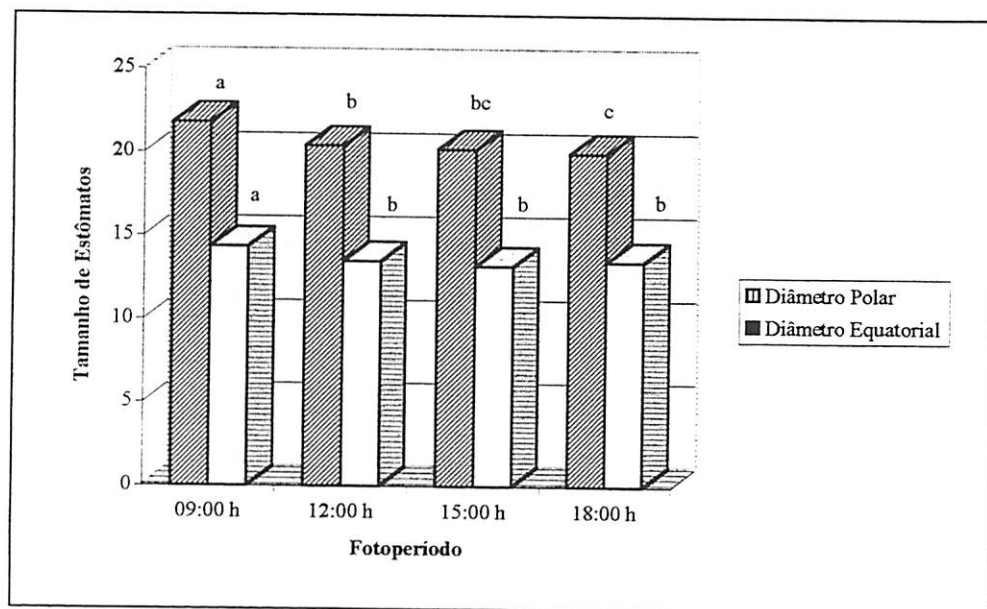


FIGURA 04: Valores médios do tamanho dos estômatos na epidermem abaxial de folíolos centrais de *Pachyrrhizus tuberosus*, com base nos diâmetros polar e equatorial, cultivadas em diferentes fotoperíodos, sob condições de sala de crescimento.

#### 4.2.2. Aspectos anatômicos de raízes tuberosas

A análise anatômica do corte da radícula de plantas de feijão jacatupé coletada aos dois dias após a germinação das sementes (FIGURA 05), mostra que estas apresentam protoxilema tetraarco e além disso, já se pode visualizar a presença de amido. Entretanto, durante as observações realizadas a cada coleta, pôde-se verificar que a proporção de amido em raízes tuberosas de jacatupé foi maior em fotoperíodos curtos (FIGURA 06).

Em raízes tuberosas de mandioca, no início da tuberização (40 dias), verificou-se maior proporção de floema em relação ao xilema secundário (Indira e Kurian, 1977; Figueiredo, 1996). Segundo estes autores, quando as raízes já estão mais velhas (60 a 180 dias), apresentam, ao contrário, maior proporção de xilema em relação ao floema secundário, respectivamente. Isto pode ser observado para raízes de jacatupé a partir de 120 dias contados da germinação. Na FIGURA 07, pode-se observar uma maior proporção de xilema, em vários estádios de formação, em relação ao floema. Esta desproporção do xilema em relação ao floema secundário, também foi descrita por Paliwal e Kavathekar, (1971). Contudo, Duncan e Macpherson (1974) sugerem esta desproporção na raiz tuberosa de mandioca, como resultado de um crescimento secundário anômalo. No entanto, esta desproporção da quantidade de xilema em relação ao floema secundário não passa de uma característica comum, tanto em raízes como em caules com crescimento secundário (Cutter, 1986; Fahn, 1990).

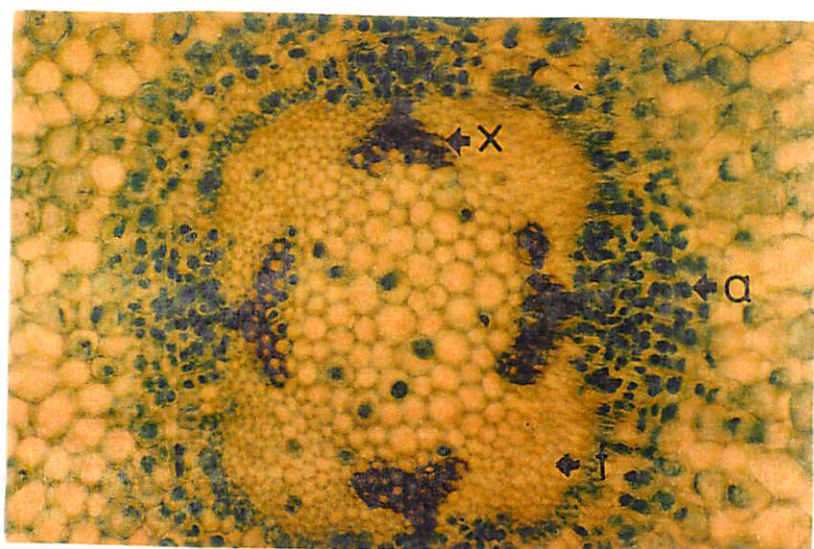


FIGURA 05: Vista de um corte transversal da radícula de *Pachyrrhizus tuberosus*, mostrando o xilema (x), floema (f) e a presença de amido (a), com dois dias após a germinação das sementes.

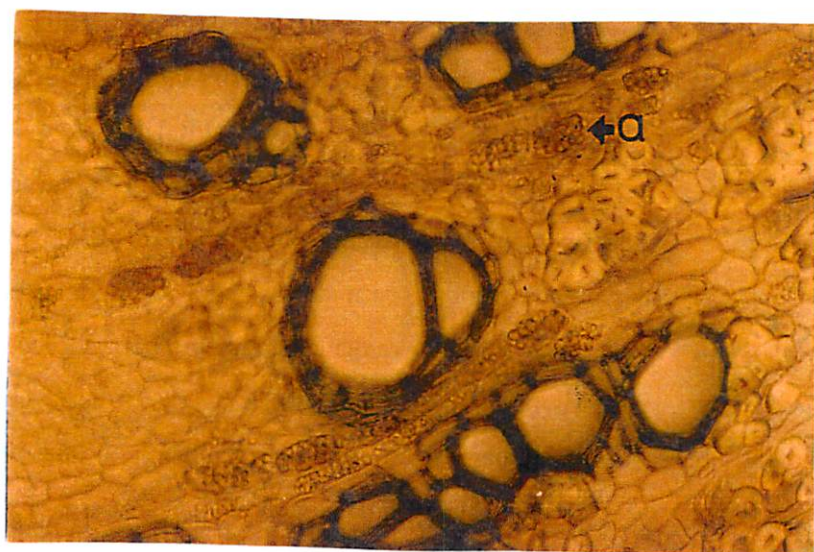


FIGURA 06: Vista de um corte transversal da raiz tuberosa de *Pachyrrhizus tuberosus*, em fotoperíodo de 09:00 horas, com 120 dias após a germinação das sementes, mostrando a presença de grãos de amido (a).

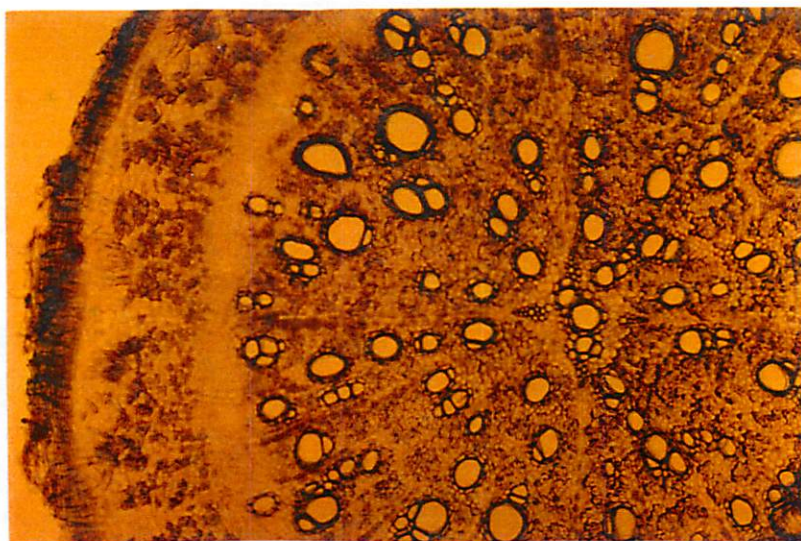


FIGURA 07: Vista de um corte transversal da raiz tuberosa de *Pachyrrhizus tuberosus*, com 150 dias após a germinação das sementes.

A partir da terceira coleta, realizada aos 152 DAS (dias após a semeadura) nas plantas mantidas sob fotoperíodos de 09:00 e 12:00 horas, já se visualiza a presença de placas de crescimento - pc - (FIGURA 08 e 09). Fato semelhante foi observado nos fotoperíodos de 15:00 e 18:00 horas apenas na última coleta, quando as plantas contavam com 180 DAS. Estas placas de crescimento, são na verdade câmbios secundários, caracterizando crescimento secundário anômalo da região vascular radicular, também observado em *Ipomea batatas* (Cutter, 1986; Esau, 1976; Fahn, 1990). Nas raízes desta espécie, o câmbio vascular está presente na posição usual, que também pode ser observado na raiz tuberosa de jacatupé (FIGURA 10). Contudo, além deste, formam-se câmbios secundários ao redor dos traqueídeos. O câmbio secundário forma-se ao redor dos vasos isolados ou em grupos, formando elementos de vaso em direção ao xilema e vasos crivados, com grande número de células de parênquima. Ainda



segundo esses autores, a abundância de parênquima de reserva permeado de tecido de condução é característica comum a esse órgão tuberizado.

A partir destas informações pode-se inferir, pelos dados obtidos neste trabalho, que, sob fotoperíodos mais longos (15:00, 18:00 h), a formação de câmbios secundários é menor. Esta pode ser a provável razão das raízes tuberosas apresentarem menor peso de matéria seca nas plantas mantidas sob fotoperíodos de 15:00 e 18:00 horas (TABELA 01).

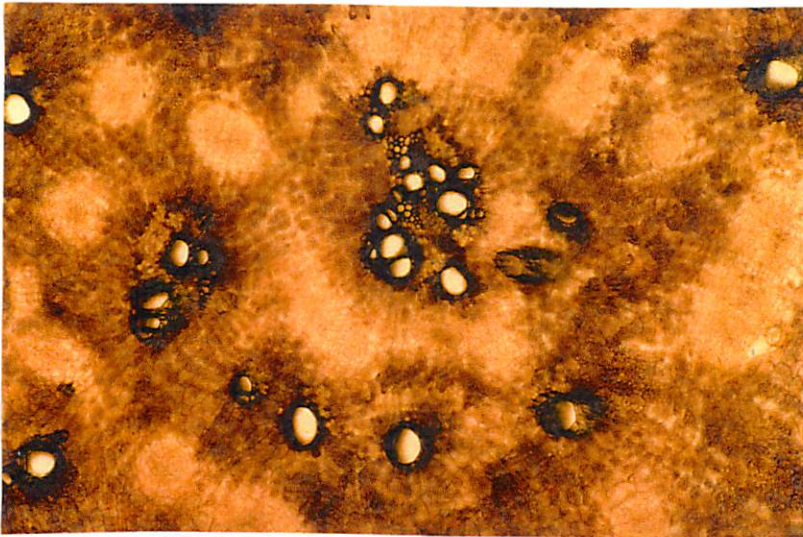


FIGURA 08: Vista de um corte transversal da raiz tuberosa de *Pachyrrhizus tuberosus*, mostrando as placas de crescimento (câmbio vascular secundário), com 180 dias após germinação das sementes.

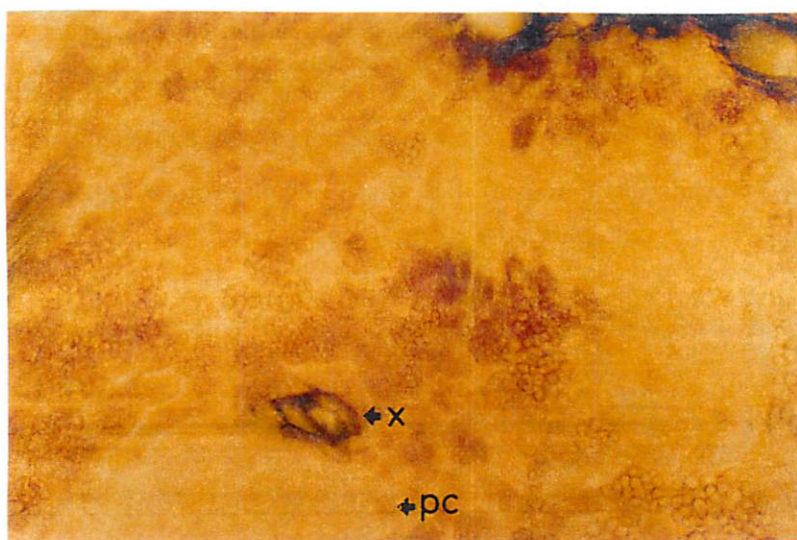


FIGURA 09: Vista de um corte transversal da raiz tuberosa de *Pachyrrhizus tuberosus*, mostrando em detalhe uma placa de crescimento (pc) liberando feixes de xilema, com 180 dias após a germinação das sementes.

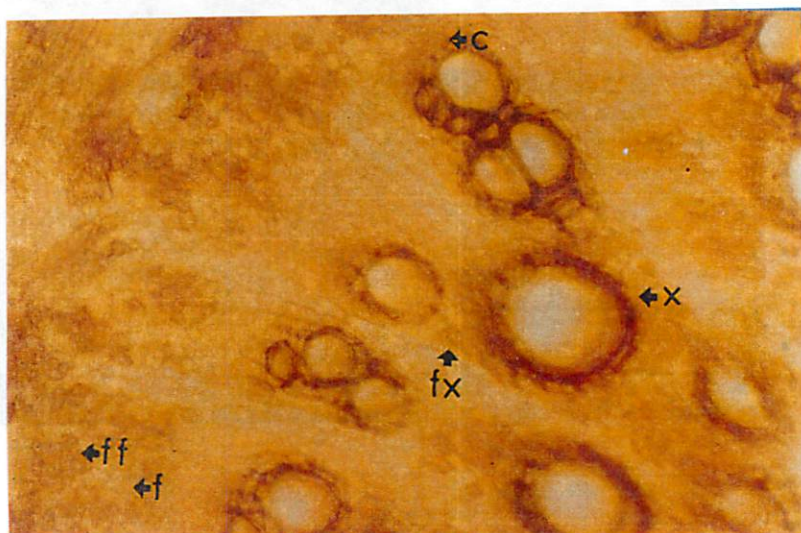


FIGURA 10: Vista de um corte transversal da raiz tuberosa de *Pachyrrhizus tuberosus*, mostrando a presença de câmbio primário (c), xilema (x), fibras de xilema (fx), floema (f) e fibras de floema(ff), com 120 dias após a germinação das sementes.

### 4.3. ANÁLISES QUÍMICAS

#### 4.3.1. Clorofila

Os resultados relativos à quantificação de clorofilas foliares por unidade de peso de matéria fresca, são apresentados na TABELA 03. Observa-se que, à medida em que ocorreu a redução do fotoperíodo, a concentração de clorofilas a, b e total aumentou. Os resultados obtidos concordam com as observações de Alvarenga (1987), em estudos realizados com a mesma espécie, onde verificou-se que o fotoperíodo afetou os níveis de clorofila a, b e total, sem contudo alterar as relações a:b.

TABELA 03: Valores médios dos teores de clorofilas a, b, total ( $\text{mg.g}^{-1}$  peso da matéria fresca) e relação clorofila a/b das plantas de *Pachyrrhizus tuberosus*, cultivadas em diferentes fotoperíodos, sob condições de sala de crescimento.

Fotoperíodo	Clorofila A	Clorofila B	Clorofila Total	A/B
09:00 h	0,13 a*	0,04 a	0,25 a	3,38
12:00 h	0,08 b	0,02 b	0,14 b	3,62
15:00 h	0,09 ab	0,03 ab	0,18 ab	3,34
18:00 h	0,10 ab	0,02 b	0,18 ab	3,73
CV %	51,90	52,98	51,25	22,29

\*Letras diferentes, na vertical, demonstram diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

Os resultados obtidos concordam com as observações de Herath e Ormrod (1979) e, Wong e Schwabe (1979), ambos em feijão alado, que encontraram sob fotoperíodos mais curtos (11:00 e 08:00 h, respectivamente), níveis de clorofila total superiores aos verificados sob fotoperíodos mais longos (14:00 e 16:00 h, respectivamente). Estes resultados sugerem que sob



fotoperíodos mais curtos, as folhas conseguem manter os seus teores clorofilianos, provavelmente por haver menor influência do período de luz sobre os processos fotoxidativos destas moléculas fundamentais ao processo fotossintético.

#### **4.3.2. Amido e Açúcar**

Pode-se observar na TABELA 04, que o maior acúmulo de amido foi observado no fotoperíodo de 12:00 horas (54,45%), seguido pelo fotoperíodo de 09:00 horas (38,18%), o que vem ratificar, com base em outros parâmetros analisados neste trabalho, que fotoperíodos curtos proporcionam melhores condições para o desenvolvimento da espécie. Resultados contrastantes foram obtidos por Alvarenga (1987), ao estudar esta mesma espécie, quando cultivadas em duas épocas de plantio (outono e primavera). Nestas condições de cultivo não foram observadas variações no conteúdo de amido das raízes tuberosas.

Em estudos realizados no INPA, Noda (1979), trabalhando com a mesma espécie, constatou que a matéria seca de raízes tuberosas de Jacatupé, apresentam 54% de amido.

A espécie apresenta um potencial nutritivo expressivo em comparação a outras culturas que desenvolvem órgãos subterrâneos de reserva por apresentarem 26% em média de amido, superior aos 20% encontrados por Alvarenga e Válio (1989), Alvarenga (1987), Noda, Paiva e Bueno, (1984).

Segundo Melo (1995), estudando vários tipos de manejo de jacatupé, o teor de amido nas raízes tuberosas não mostrou variação ao longo do desenvolvimento, em quaisquer dos tratamentos estudados.

TABELA 04: Teores médios de amido (%) de raízes tuberosas de *Pachyrrhizus tuberosus*, cultivadas em diferentes fotoperíodos, sob condições de sala de crescimento.

Fotoperíodo	Coletas					Média por Fotoperíodo
	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	3 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>	5 <sup>a</sup>	
09:00	1,19	10,50	12,16	24,77	38,18	17,36 b
12:00	1,38	20,81	23,61	32,38	54,45	26,53 a
15:00	0,95	5,07	8,82	18,96	30,12	12,79 c
18:00	0,67	5,18	8,73	18,14	26,02	11,75 c

\*Letras diferentes, na vertical, demonstram diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

Em relação aos açúcares solúveis totais, pode-se observar na TABELA 05, que os fotoperíodos que apresentaram os melhores valores, também foram os de 12:00 e 09:00 horas (30,50 e 18,37%, respectivamente).

TABELA 05: Teores médios açúcares solúveis totais (%) de *Pachyrrhizus tuberosus*, cultivadas em diferentes fotoperíodos, sob condições de sala de crescimento.

Fotoperíodo	Coletas					Média por Fotoperíodo
	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>	3 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>	5 <sup>a</sup>	
09:00	0,62	2,73	4,44	14,85	25,03	9,53 b
12:00	0,67	4,40	7,89	18,36	30,50	12,36 a
15:00	0,58	1,30	6,10	11,58	24,56	8,82 c
18:00	0,60	1,81	6,43	10,91	24,38	8,83 d

\*Letras diferentes, na vertical, demonstram diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

Alvarenga e Meirelles (1993), ao estudar a composição química dessa espécie para o estabelecimento de um parâmetro entre o potencial nutritivo do jacatupé com outras culturas de expressão econômica, encontrou valores para açúcares solúveis totais de 246,13 mg/g de matéria fresca e para amido 53,89 de mg/g matéria fresca. Os valores referentes aos teores de amido coincidem com os valores encontrados por Sales (1993), citado por Melo (1995), em jacatupé.

### 4.3.3. Proteína

O fotoperíodo que proporcionou a maior quantidade de proteínas foi o de 09:00 horas (26,24%). Na FIGURA 12, pode-se verificar que a quantidade de proteína encontrada nas raízes tuberosas do jacatupé foi inversamente proporcional ao aumento dos fotoperíodos, ou seja, à medida que aumentou o fotoperíodo, a quantidade de proteína diminuiu (12:00 - 23,96%; 15:00 - 22,30% e 18:00 - 20,85%).

Alvarenga (1987), encontrou um nível protéico nas raízes tuberosas de jacatupé no plantio de outono cerca de 4 vezes maior que o obtido no plantio de primavera. Suas raízes tuberosas chegam a apresentar até 8,5% de proteína (Alvarenga, 1987; Noda, Paiva e Bueno, 1984).

Alvarenga e Meirelles (1993) encontraram que os valores de proteínas das raízes tuberosas de jacatupé superaram em até 4 vezes a mandioca e 2,5 vezes a batata. Estes valores chegaram a 12,05%.

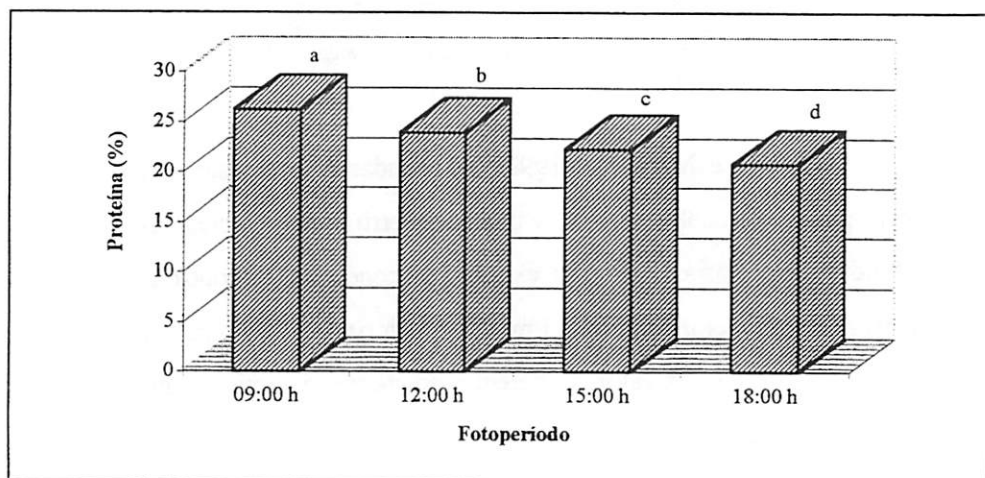


FIGURA 12: Valores médios dos teores médios de proteínas (%) de matéria seca de raízes tuberosas de *P. tuberosus*, em diferentes fotoperíodos.

## 5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente estudo permitiram concluir que fotoperíodos considerados curtos (09:00 e 12:00 h) proporcionaram maior peso de matéria seca de raízes tuberosas, com destaque para o de 09:00 horas, quando comparado com os fotoperíodos considerados longos (15:00 e 18:00 h).

Em relação às características anatômicas da folha, pôde-se verificar que não houve diferença quanto ao número de estômatos. Entretanto, também foi o fotoperíodo de 09:00 h que proporcionou a formação de estômatos maiores. No caso das raízes tuberosas, verificou-se maior formação de câmbios secundários e maior espessamento das raízes em fotoperíodos mais curtos (09:00 e 12:00 h).

O fotoperíodo de 12:00 h foi o que proporcionou a maior produção de amido, açúcares totais e açúcares redutores, enquanto que o fotoperíodo de 18:00 h apresentou a maior produção de açúcares não redutores (sacarose).

A quantidade de proteína apresentada no fotoperíodo de 09:00 foi superior aos demais tratamentos, confirmando mais uma vez a eficiência de fotoperíodos curtos na produtividade do feijão jacatupé [*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng. - Leguminosae, - Faboideae].

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVARENGA, A. A. Estudo de alguns aspectos do desenvolvimento do feijão jacatupé (*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng). Campinas: UNICAMP, 1987. 174p. (Tese - Doutorado em Biologia Vegetal).
- ALVARENGA, A. A.; MEIRELLES, A. J. A. Caracterização química de sementes e raízes tuberosas do feijão jacatupé (*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 4, *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Londrina, v. 1, n. 5, p. 96, 1993.
- ALVARENGA, A. A.; VÁLIO, I. Influence of Temperature and Photoperiod on Flowering and Tuberous Root Formation of *Pachyrrhizus tuberosus*. *Annals of Botany London*, v. 64, n. 4, p. 411-414, Oct. 1989.
- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, Maryland, v. 24, n. 1, p. 1-15, Jan. 1949.
- ARRUDA, B. Cultura e produção de Jacatupé. *Chácaras e Quintais*, São Paulo, v. 23, n. 6, p: 463-464, Jul. 1921.
- ASSOCIATION OF OFFICIAL ANALYTICAL CHEMISTS. *Official methods of analysis of the association of official analytical chemists*. 15. ed. Arlington, 1990. v. 2.
- BIRAN, I.; GUR, I.; HALEVY, A. H. The relation between exogenous growth inhibitors and endogenous levels of ethylene and tuberization of dahlias. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 27, n. 2, p. 226-230, Feb. 1972.
- BOLONHEZI, A. C. Influência do fotoperíodo sobre o desenvolvimento da planta e a produção de raízes tuberosas de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz). Piracicaba:ESALQ, 1991.228p. (Tese - Doutorado em Fitotecnia).

- ð CÂMARA, G. M. de S. Efeito do fotoperíodo e da temperatura no crescimento, florescimento e maturação de cultivares de soja (*Glicine max* (L.) Merrill). Viçosa:UFV, 1991.266p. (Tese - Doutorado em Fitotecnia).
- CHATTERTON, N. J.; SILVIUS, J. F. Photosynthate partitioning into leaf starch as affected by daily photosynthetic period duration in six species. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 49, n. 2, p. 141-144, Feb. 1980.
- CHATTERTON, N. J.; SILVIUS, J. F. Photosynthate partitioning into starch in soybean leaves. II. Irradiance level and daily photosynthetic period duration effects. *Plant Physiology*, Maryland, v. 67, n. 2, p. 257-260, Feb. 1981.
- CIHA, A. J.;BRUN, W. A. Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Science*, Madison, v. 15, n.3, p. 509-513, Mar/Apr. 1975.
- CLAUSEN, R. T. A botanical study of the yam beans (*Pachyrrhizus*). Ithaca: Cornell Universit Station. 1944, 264p. Memoir Agricultural. Experiment
- COCK, J. H. Cassava: abasic energy source in the tropics. In: COCK, J. H e REYES, J. A (eds). *Cassava: Research, producion and utilization*. Cali: CIAT, 1985. 67p.
- CUTTER, E. G. *Anatomia vegetal: Experimentos e interpretação. Órgãos*. 2. ed. São Paulo: Roca, 1986. n. 2, 336p.
- DANTAS, I. M. Toxicidade de isoflavonóides de sementes de *Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng (Leguminosae) var. preta, sobre adultos de *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera:Tephritidae). Lavras: UFLA, 1993. 51p. (Tese - Mestrado em Entomologia).
- DHAWAN, K.; GUPTA, S. K.;CHHABRA, M. L. Effect of date of sowing and variety on chemical of sun-flower. *Indian Journal Agricultural Science*, New Delhi, v. 53, n. 7, p: 612-613, Jul. 1983.
- DOP, P.; GAUTIÉ, A. *Manuel de Technique: botanique*. Paris: J. Lamane, 1907. 534 p.

- DUNCAN, E. J.; McPHERSON, G. I. Changes in the petiole of leaves of *Manihot esculenta* (Crantz), on rooting. *Annals of Botany*, London, v. 38, n. 154, p. 261-267, Feb. 1974.
- ECOMONU, A. S.; READ, P. E. Light treatments to improve efficiency of *in vitro* propagation systems. *HortScience*, Alexandria, v. 22, n. 5, p. 751-754, Oct. 1987.
- ESAU, K. *Anatomia da planta com sementes*. São Paulo: Edgard Brücher. 1976. 293p.
- FAHN, A. *Plant anatomy* 4. ed. Oxford: Pergamon Press, 1990. 588p.
- FERRI, M. G.; MENEZES, N. L.; MONTEIRO, W. R. *Glossário ilustrado de Botânica*. São Paulo: Nobel, 1981. 197p.
- FIGUEIREDO, S. A. *Influência de reguladores de crescimento e fotoperíodo no crescimento de raízes de Ipomea batatas (L.) Lam. cv. Brazlandia branca em condições in vitro*. Lavras: UFLA, 1995. 78p. (Dissertação - Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal).
- FIGUEIREDO, L. F. de A. *Indução de raízes tuberiformes de mandioca (Manihot esculenta Crantz) in vitro e em hidroponia*. Lavras: UFLA, 1996. 105p. (Tese - Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- FRANCIS, C. A. Effective day lengths for the study of photoperiod sensitive reactions in plants. *Agronomy Journal*, Madison, v. 62, n. 6, p. 790-793, Nov/Dec. 1970.
- ① GANDOLFI, V. H.; MÜLLER, L.. *Fotoperiodismo*. In: MYASAKA, S.; MEDINA J.C.(eds). *A soja no Brasil*. Campinas: ITAL:, 1981, p.129-145.
- GARNER, W. W.; ALLARD, H. A. Effect of the relative length of day night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Journal Agricultural Research*, Washington, v. 18, n. 11, p. 553-606, Mar. 1920.
- ① GARNER, W. W.; ALLARD, H. A. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day na night. *Journal Agricultural Research*, Washington, v. 23, n. 11, p. 871-919, Mar. 1923.

- GREGORY, L. E. Some factors for tuberization in potato plant. **American Journal of Botany**, Miami, v. 43, n. 4, p. 281-288, Apr. 1956.
- HERATH, H. M. W.; ORMROD, D. P. Some growth characteristics of indigenous and introduced selections of winged beans (*Psophocarpus tetragonolobus* L.). **Proc. Intern. Winged Bean Workshop**, Los Banos, Laguna, Philippines. 1978.
- HERATH, H. M. W.; ORMROD, D. P. Effects of temperature and photoperiod on winged beans [*Psophocarpus tetragonolobus* (L.) D. C.]. **Annals of Botany**, London, v. 43, n.6, p. 729-736, Jun. 1979.
- HILLMAN, W. S. **The physiology of flowering**. N.York, Holt Pinehart Winston INC., 1963. 164 p.
- HO, L. C. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. **Annual Review Plant Physiology. Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 39, p.355-378, 1988.
- HUBER, S. C.; RUFTY, T. W.; KERR, P. S. Effect of photoperiod on photosynthate and diurnal rhythms in sucrose phosphate synthase activity in leaves of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] and tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). **Plant Physiology**, Maryland, v. 75, n. 4, p. 1080-1084 Aug. 1984.
- HUNT, L. A.; WOLEY, D. N.; COCH, J. H. Growth physiology of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Field Crop Abstracts**, London, v. 30, n. 2, p. 77-91, Feb. 1977.
- HUSSEY, G.; STACEY, N. J. Factors affecting the formation of *in vitro* tubers of potato (*Solanum tuberosum* L.). **Annals of Botany**, London, v.53, n.04, p.565-578, Apr., 1984.
- INDIRA, P. & KURIAN, T. A study on comparative anatomical changes undergoing tuberization in roots of cassava and sweet potato. **Journal of Root Crops**, Trivandrum, v. 3, n. 1, p.29-32, 1977.
- ISEJAMA, E. M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Partição de matéria seca durante o desenvolvimento de *Vigueira discolor*. **Revista brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 14, n. 2, p. 107-114, 1991.



- JENSEN, W. A. **Botanical histochemistry: principles practice.**, W. H. Freeman: San Francico: 1962. 408p.
- JOHNSON, C. M.; STOUT, P. R.; BROYER, T. C.; CARLTON, A. B. Comparative chlorine requeriments of different plant species. **Plant and Soil**, London, v. 8, n. 2, p. 337-353, 1957.
- JONES, H. G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Esperimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 320, p. 387-398. Mar. 1998.
- KIGEL, J.; KOLLER, D. Analysis of the control of development in *Oryzopsis miliacea* by the light environment. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 21, n. 60, p. 1003-1016, Feb. 1970.
- KRAMER, P. J. **Fisiologia das árvores**. Lisboa: Fundação Caloreste Oulbenpian. 1960. 198 p. Cap.3, Fotossíntese, p. 70-115
- LABOURIAU, L. G.; OLIVEIRA, J. G.; SALGADO-LABOURIAU, M. L. Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell) Toledo. I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 33, n. 2, p. 237-257, Feb. 1961.
- LEHNINGER, A. L.; NELSON, D. L.; COX, M. M. **Princípios de bioquímica**. São Paulo, Sarvier. 1995. 839p.
- LOWE, S. B.; MAHON, J. D.; HUNT, L. A. The effect of daylengt on shoot growth and formation of root tubers in young plants of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Plant Science Letters**, Boston, v. 6, n. 1, p. 57-62, 1976.
- MELO, Z. L. de O. **Aspectos Fisiológicos do desenvolvimento de Três Introduções de Feijão Macuco (*Pachyrrhizus tuberosus* (Lam.) Spreng) em Área de Várzea..** Manaus: FUA, 1995. (Dissertação - Mestrado).
- MOSER, B. C.; HESS, C. E. The physiology of tuberous root development in dahlia. **Journal American Society Horticultural Science**, Alexandria, v. 33, n. 6, p. 595-603, Nov. 1968.

- MOZAFAR, A.; SCHREIBER, P.; OERTLI, J. J. Photoperiod and root-zone temperature: interacting effects on growth and mineral nutrients of maize. **Plant and Soil**, London, v. 153, n. 1, p. 71-78, Jul. 1993.
- NELSON, N. Aphotometric adaptation of Somogyi method for determination of glucose. **Journal Biological Chemistry**, Baltimose, v.135, n. 1, p. 136-175, Jan. 1944.
- NODA, H. 1979. Potencialidade da cultura do feijão macuco (*Pachyrrhizus tuberosus*) In: A VON DER PAHLEN; W. E. KERR; W. DE O. PAIVA; F. RAHMAN; E. VON DER PAHLEN; H. NODA (eds). **Inrodução à horticultura e fruticultura no Amazonas**. Manaus: CNPq/ INPA/ SUFRAMA. 1979. p. 58-65.
- NODA, H.; PAIVA, W. O; BUENO, C. R. Hortaliças da Amazônia. **Ciência Hoje**, São Paulo, v. 3, n. 13, p. 32-37, jul. 1984.
- OPARKA, K. J.; DAVIES, H. V.; PRIOR, D. A. M. The influence of applied nitrogen on export and partitioning of current assimilates by field-grown potato plants. **Annals of Botany**, London, v.59, n.3, p.311-323, Mar, 1987.
- PAIVA, E.; LISTER, R. M.; PARK, W. D. Induction and acumulation of major tuber protein of potato in stems and petioles. **Plant Physiology**, Maryland, v. 71, n. 1, p. 161-168, Feb. 1983.
- PALIWAL, G. S.; KAVATHEKAR, A. K. Anatomy of vegetative food storage organs. **Acta Agonomica Academiae Sciетиurum Hungaricae**, Budapest, v. 20, n. 3-4, p. 261-270,1971.
- PASSOS, S. M. G.; CANÉCHIO FILHO, V.; JOSÉ, A. **Principais Culturas**. Campinas: Instituto Ampineiro de Ensino Agrícola, 1975, n.1, 427 p.
- PIMENTEL GOMES, F. **Curso de Estatística Experimental**. Piracicaba. 12ª ed. Livraria Nobel. 1987. 467 p.
- PIO CORRÉA, M. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro, 1931.
- ① SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant physiology**. 4 ed. Belmont. Wadsworth Publishing Compay.1991. 682 p.

SINOOT; E. W. **Plant Morfogenesis**. New York: Mac Graw-Hill Book. 1960. 550 p.

SONNEWALD, U; VON SHAEWEN, A.; WILLMITZER, L. Subcelular manipulation of sucrose metabolism in transgenic plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 258, p. 293-296, Jan. 1993.

SORENSEN, M. **Observations on distribution, ecology and cultivation of the tuber-bearing legume genus *Pachyrhizus* Rich. Ex DC.** Nelherlands: Wageningen Agricultural University Papers. 1990. 38p.

STEWART, F. C.; MORENO, V.; ROCA, W. M. Growth, form and composition of potato plants as affected by environment. **Annual of Botany**, London, v. 48, n. 2, p. 1-45, Feb. 1981.

THOMAS, B.; VINCE-PRUE, D. **Photoperiodism in plants**. 2 ed. San Diego: Academic Press, 1997. 428p.

VREUGDENHIL, D.; STRUIK, P. C. An integrated view of the hormonal regulation of tuber formation in potato (*Solanum tuberosum*). **Physiologia Plantarum**. Copenhagen, v.75, n.4, p.525-531, Apr, 1989

WHATLEY, J. M.; WHATLEY, F. R. **A luz e a vida das plantas: Temas de biologia**. São Paulo: EPU-EDUSP. 1982, 101p.

WILLIAMS, C. N. Growth and productivity of tapioca (*Manihot utilissima*). LV. Development and yield of tubers. **Experimental Agriculture**, New York, v. 10, n. 1, p. 9-16, Jan. 1974.

WONG, K. C.; SCHWABE, W. W. Effects of daylength and day/night temperature on the growth, flowering and tuber formation of winged bean [*Psophocarpus tetragonolobus* (L.) DC.]. In: **Proc. Of conference on legumes in the Tropics**. Malaysia: Univ. Pertanian, Serlang, 1979.