

## Acerca do transporte polar das auxinas <sup>(1)</sup>

por

**CARLOS REBELLO MARQUES DE ALMEIDA**

Professor extraordinário do Instituto Superior de Agronomia

Já alguém disse ser «a solução científica dos problemas práticos a via mais segura para atingir os conhecimentos profundos das leis do desenvolvimento da natureza viva».

Na sua essência simplista, encerra semelhante conceito transcendente filosofia, pois exalta, mesmo na especulação científica, a eleição dos problemas práticos, pondo em evidência a vantagem de ligar o prático, eminentemente real, ao abstracto e não, o abstracto, eminentemente teórico, ao prático. Pelo primeiro caminho, partimos do certo para o problemático; pelo segundo, através do problemático, criticamos o certo.

Aquele conceito, ao pôr em relevo o valor do prático, salvaguarda-nos do dogmatismo do ultra-científico mal articulado, coloca-nos de sobre-aviso contra o que poderemos chamar a vertigem dos princípios recém-adquiridos, coloca freio à imaginação, trazendo-a às realidades, dum dia a dia ainda insatisfeito.

Parece-nos que a biologia, como ciência prática que é, procura, ou deve procurar, através da análise racional dos problemas mais modestos e mais frequentes, aproximar-se do verdadeiro determinismo da sequência dos fenómenos vitais e não buscar, por meio da especulação do particular, estabelecer o que em seu entender deveria ser o seguimento do ritmo da própria vida.

Servem estes considerandos de intróito ao relato dos ensaios apresentados em seguida, cujo principal valor está em procurarem uma in-

---

(1) Este trabalho, em edição do autor, veio a constituir dissertação de concurso a um lugar de professor catedrático do 1.º grupo de disciplinas do Instituto Superior de Agronomia.

terpretação fácil para o que, até hoje, se nos afigurava um problema difícil.

Se a colheita dos elementos que serviram para estabelecer as premissas deste estudo levou mais de dezena e meia de anos, no entanto a articulação dos conhecimentos dispersos data apenas de alguns meses, pelo que tais resultados deveriam talvez, com mais propriedade, serem publicados como «Nota prévia acerca do transporte polar das auxinas».

Conhecemos a responsabilidade assumida ao publicar uma nota com um título tão geral, mas esperamos que os resultados presentes justifiquem a amplitude do tema anunciado e que o seguimento do nosso próprio trabalho e o dos nossos colaboradores confirme a esperança de que nos achamos possuídos.

## A EVOLUÇÃO DO CONCEITO DE POLARIDADE

Nos domínios da fisiologia vegetal, o conceito de polaridade foi definido como sendo a tendência para a constituição de formações de natureza diferente, nos polos apical e basilar duma determinada planta, dando o primeiro origem a formações de carácter vegetativo e o segundo a formações radiculares. Este conceito é condensado por VAN DER LEK (1925) da seguinte forma «polarity shaws itself as a persistent contrast between basal and apical pole in regard to organ formation».

O fenómeno da polaridade tem sido objecto de aturados estudos por parte dos botânicos. Assim, SACHS (1880 e 1887) julgava-a consequência da acção permanente da gravidade e que fosse comandada por substâncias que se encontravam nos tecidos em pequena quantidade, capazes de promoverem a diferenciação de formações vegetativas onde quer que se acumulassem, movendo-se numa direcção definida — da base para a extremidade; pelo contrário, as responsáveis pela formação de raízes teriam um movimento em sentido inverso daquele. A ideia de SACHS foi abandonada quando se verificou que a diferenciação dos polos apical e basilar duma determinada planta era independente da sua posição no espaço.

Mais tarde, os progressos da fisiologia animal reflectem-se no estudo deste fenómeno e surgem várias teorias, mais ou menos complexas, como a da polarização eléctrica da célula (HARVEY, 1920), a da actividade catalásica celular (HEINICKE, 1924) para não falar na dos gradientes axiais, mais tarde modificada na dos gradientes nutritivos.

Com o progresso da fisiologia vegetal a noção de polaridade passa a abranger um maior número de fenómenos e o seu estudo a ser orientado de acordo com os novos conhecimentos da transmissão polar do estímulo fototrópico. No estudo deste último fenómeno verificara-se que, quando se iluminava unilateralmente o ponto vegetativo superior de uma determinada planta, não só a extremidade mas também a base se inclinavam para o lado do foco luminoso, ao passo que outro tanto não acontecia quando em vez da extremidade se iluminava a base; isto é o estímulo fototrópico só se transmite da extremidade apical para a base e não da base para a extremidade.

Procurando resumir rapidamente o evoluir dos conhecimentos, diremos sucintamente estar fora de dúvida serem todas as manifestações da polaridade consequência do próprio transporte polar das auxinas e que, quanto a nós, no estudo do condicionalismo deste último fenómeno se encontra o fundamento do fenómeno da polaridade em todas as suas manifestações, abrangendo provavelmente a totalidade dos fenómenos biológicos.

Se esta orientação facilita o estudo do fenómeno, todavia não podemos deixar de apontar toda a dificuldade encontrada para interpretar o transporte das auxinas, desde o ponto em que se formam, até ao local onde se tornam funcionalmente activas. Aparentemente, este transporte faz-se através dos tecidos vivos e, pelo menos nos tecidos recentemente formados, faz-se segundo uma determinada direcção.

Procura-se explicar o mecanismo de transporte, quer encarando a difusão (hipótese pouco provável, dado que a velocidade de transporte é superior às possibilidades da difusão), quer admitindo que as auxinas sejam transportadas na corrente protoplasmática, ou se desloquem em virtude da tensão interfacial.

Uma vez na posse dos elementos que acabamos de referir, LOEB (1915 e 1924) para explicar a dominância dos rebentos da extremidade sobre os da base sugeriu a teoria das chamadas substâncias inibidoras do crescimento. Assim, julgava-se que os pontos vegetativos terminais do ramo produzissem uma substância definida a qual inibia o abrolhamento dos gomos e que, sujeita ao condicionalismo atrás referido, emigraria para a parte mais baixa do ramo, onde se acumularia, impedindo o abrolhamento dos gomos aí localizados.

Numa planta que se encontrasse no estado dormente, seriam os gomos da extremidade do ramo os que mais rapidamente iniciariam o abrolhamento. Uma vez constituídas as novas folhas, a inibição dos gomos da parte inferior do ramo aumentaria em consequência destas

folhas produzirem uma elevada quantidade de substâncias inibidoras. De início, o abrolhamento dos gomos subapicais seria também dificultado, mas menos intensamente do que os que se encontram localizados mais baixos; com o decorrer do tempo a concentração tornar-se-ia suficientemente elevada para inibir completamente o crescimento lateral.

Sabe-se hoje que as auxinas não só são capazes de estimularem o crescimento e consequentemente estimularem a constituição de novos órgãos, como, pelo contrário em determinadas condições, inibem o crescimento. Também se verificou que este efeito inibidor dos crescimentos da parte aérea se obtém com as concentrações elevadas da auxina, podendo dizer-se que a velocidade de crescimento está em relação com a concentração da substância activadora.

Em relação à hetero-auxina sabe-se que as concentrações elevadas ( $10^{-3}$  a  $10^{-7}$ ) provocam acções parafisiológicas, tais como o crescimento isodiamétrico dos elementos periféricos dos tecidos, que sofrem hipertrofias sem se verificar a tabicação das células, e também a inibição do abrolhamento. No limite das acções parafisiológicas (concentração  $10^{-7}$ ) encontra-se o poder rizogénico da hetero-auxina e com concentrações mais baixas ( $10^{-8}$  e  $10^{-9}$ ) surgem os efeitos nitidamente fisiológicos, como a multiplicação e alongamento celular (GAUTHERET, 1942).

Em relação ao enraizamento, tal como já dissemos noutra ocasião (1941 e 1943), sabia-se desde os trabalhos de Loeb que «All these facts suggest a close association if not identity between the rootforming substance and the substance (or hormones) causing geotropic curvatures».

DORFMÜLLER e MEVIUS (1937) na continuação dos ensaios de VÖCHTING (1906) estudaram a influência da luz no enraizamento das algumas espécies da família das *Commelinaceae* e verificaram:

1.º o obscurecimento das estacas determina a formação de raízes nas zonas de crescimento intercalar, na base dos entre-nós;

2.º o efeito da luz diminui o número de raízes;

3.º estudos histológicos mostraram que em todas as espécies, na presença da luz, se formavam primórdios radiculares, mas que nas espécies susceptíveis à luz, eles morriam ao fim de 3-4 semanas, ainda dentro dos tecidos do caule. No entanto as espécies menos susceptíveis, conseguiam formar algumas raízes, vencendo o efeito inibidor da luz. Logo que as raízes atravessavam os tecidos da casca, a luz deixava de ter acção sobre o seu crescimento.

Na diferenciação das raízes adventícias existem, por conseguinte dois processos fisiologicamente diferentes ligados às condições internas e externas: a formação de primórdios radiculares e o desenvolvimento destes, até à formação de raízes funcionais.

RESENDE (1946 e 1947) na continuação do estudo desta linha de trabalho admite a hipótese da acção da luz sobre o caule influenciar a capacidade de condução deste para as substâncias rizogénicas; o aumento da intensidade de iluminação aumentaria a capacidade de condução dos tecidos até um certo ótimo. Tal como VÖCHTING, RESENDE emprega a escuridão em regiões «ad libitum» do caule para aí determinar a formação de raízes e afirma «De facto um pano, ou papel preto, envolvendo o caule em qualquer altura, determina aí, dentro de 1-3 meses, a formação acentuada de raízes (RESENDE, 1947 a). Este fenómeno e a formação de auxina para a formação de raízes é maior do que a necessária para a formação de ramos. A pouca auxina que passa através da zona de obscurecimento, é inferior à necessária para a inibição dos ramos axilares, sendo igual à que determina o seu desenvolvimento» (RESENDE, 1947). O referido autor acrescenta depois; «a falta de luz dificulta a condução de auxina para o sistema radicular e isso determina uma estase desta hormona no caule, donde resulta evidentemente um maior crescimento».

### OBSERVAÇÕES

Como material de estudo escolheu-se o *Populus nigra* L. e adoptou-se a estaca dormente dum ano de idade.

#### Séries testemunhas

Como testemunha geral para os ensaios em curso tomaram-se 2 lotes de 25 estacas cada. Um foi plantado numa mistura de terra vegetal e areia, em partes iguais, que constitui o meio de propagação utilizado na estufa de multiplicação da Secção de Arboricultura e Horticultura do I. S. A.; o outro num recipiente de vidro contendo solução de Knop, recipiente este que permaneceu nas condições de temperatura e luz do laboratório onde se encontravam algumas das séries deste ensaio.

As séries testemunhas, foram dispostas, ao mesmo tempo que se iniciaram os ensaios referentes às modalidades em estudo. As observações do seu comportamento foram realizadas na mesma altura em que se procedeu ao levantamento geral do material de todas as outras séries.

#### Observações referentes à série testemunha mantida na terra

Como era de esperar as estacas referentes a esta série comportaram-se de forma normal, isto é, o abrolhamento dos gomos mantidos fora da terra realizou-se, na maior parte dos casos, de acordo com os ditames da polaridade e quando das observações não se verificou, nos gomos por abrolhar ou em princípio de abrolhamento, o chamado estado de «gomo de vidro». Da mesma forma, quer no embasamento dos gomos, quer nos entre-nós, não se verificou em caso algum a existência de neoplasias ou de primórdios radiculares.

Em referência ao sistema radicular desenvolvido pelas estacas da série testemunha, este era constituído por numerosas raízes compridas e grossas, algumas das quais apresentavam já raízes secundárias, raízes estas que se acumulavam principalmente na metade inferior do troço enterrado. O calo cicatricial do polo rizogénico apresentava-se muito desenvolvido.

#### Observações referentes à série testemunha mantida no soluto de Knop

Antes de entrarmos na apreciação das respostas obtidas nas estacas desta série, devemos chamar a atenção para o facto de terem sido mantidas em condições diversas das da testemunha anterior, circunstância esta que, infelizmente, não nos permite estabelecer o confronto das duas séries quanto à reacção ao abrolhamento.

Quando da observação do material, verificou-se uma maior tendência para se esbater a ascendência das formações cimeiras; as estacas encontravam-se mais uniformemente abrolhadas sem que, todavia, a polaridade se encontrasse anulada. Nos gomos ainda não abrolhados ou na sua fase preparatória, não se observou o chamado estado de «gomo de vidro»; também não se encontrou nos embasamentos dos gomos, ou nos entre-nós, primórdios de neoplasias.

Em relação ao sistema radicular, este apresentava-se difundido em toda a região das estacas em contacto com o líquido de Knop e as raízes constituídas eram curtas e finas. Verificou-se também o aparecimento de abundantes primórdios radiculares. Em todos os casos o polo radicular não apresentava calo cicatricial.

### Série faixa obscurecida

De acordo com os trabalhos de RESENDE (1946 e 1947), interessava-nos estudar o comportamento das estacas de choupo quando se mantivesse uma faixa de tecidos corticais e um gomo ao abrigo da luz. As indicações que existiam asseguravam-nos que este tratamento garantia a diferenciação de primórdios radiculares, de acordo com o condicionalismo que referimos atrás.

Nesta ordem de ideias, e tal como fizemos para as outras séries de ensaios, esta modalidade foi estabelecida em duplicado, sendo uma colocada na terra e a outra em soluto de Knop. O obscurecimento foi realizado enrolando à estaca, uns centímetros de fita isoladora.

Antes de entrar na apreciação dos resultados desta série de ensaios, queremos chamar a atenção para o facto de ainda serem demasiado recentes para que sejam inteiramente claros, mas a necessidade de encarar as outras séries e uniformizar a data das observações, levou-nos a preferir prejudicar uma só modalidade, tirando porém maior partido das outras.

Os resultados a que chegámos resumem-se como segue:

a) Abrolhamento irregular e não significativo no troço acima da faixa obscurecida. A irregularidade do abrolhamento é sobretudo patente nas estacas que se mantiveram colocadas na terra.

b) Os gomos do troço abaixo da zona privada de luz comportaram-se diferentemente nas duas modalidades desta série. Assim, nas estacas mantidas na terra, os gomos do terço superior do troço abaixo da faixa abrolharam e deram origem a lançamentos idênticos aos verificados no troço superior, ao passo que nas estacas cuja extremidade se manteve no soluto de Knop se verificou um atraso nítido no abrolhamento.

c) No que se refere à distribuição do sistema radicular que, em todos os casos, só surgiu abaixo da zona obscurecida também se observaram diferenças nas duas modalidades desta série. Nas estacas mantidas na terra, as raízes irromperam, principalmente, na parte superior

do terço inferior da porção da estaca abaixo da zona obscurecida, apresentando-se compridas e grossas, ao passo que nas estacas que se encontravam no líquido nutritivo, o enraizamento verificou-se com aspecto difuso, em toda a zona abaixo da faixa de obscurecimento e as raízes apresentavam-se finas e curtas.

d) Diferiu também o aspecto da extremidade rizogénica da estaca que na modalidade mantida na terra formou um abundante calo cicatricial, ao passo que nas estacas mantidas no líquido de Knop esta mesma extremidade não reagiu.

e) Em relação ao efeito da faixa obscurecida esta concretizou-se, em ambos os casos, pelo aparecimento de primórdios radiculares, que na modalidade em soluto nutritivo atingiu 6 casos (num total de 25 estacas) e ainda mais 4 neoplasias na inserção dos gomos que apareceram também (1 caso) abaixo da faixa obscurecida. Nas estacas mantidas na terra observou-se em 4 estacas, o aparecimento dos mesmos primórdios radiculares.

Dos resultados que acabamos de resumir verifica-se que, não obstante a faixa obscurecida criar uma zona de estase auxínica que se concretiza pelo aparecimento de primórdios radiculares, este efeito é um pouco menos acentuado do que, por exemplo, no caso da dupla compressão liberiana. No entanto, nas estacas mantidas na terra, o efeito do obscurecimento foi suficiente para que o troço abaixo dele se comporte como uma estaca independente, facto este que já não se observou tão claramente na série mantida em soluto de Knop, em consequência do excesso da humidade ter provocado a estase geral do troço inferior, e consequentemente ter atrasado nitidamente o abrolhamento e dispersado as raízes em todo o troço abaixo da faixa obscurecida. Em relação ao troço acima da zona obscurecida, como não se chegou a obter raízes, a discussão só pode incidir sobre o abrolhamento e este, conforme dissemos, deverá ser considerado como não significativo.

### Série dupla compressão liberiana

Sabíamos que a incisão anular interceptava a translocação basípeta das auxinas e consequentemente originava novos polos, radicular e apical, respectivamente no bordo superior e inferior do anel de casca destruído. Semelhante facto levou a admitir a especialização e o exclusivo da zona cortical e floémica no transporte das auxinas.

Trata-se conseqüentemente dum dos aspectos mais importantes a considerar no movimento polar das auxinas que, pelo menos em principio, condiciona o fenómeno geral da polaridade. Nesta ordem de ideias, importava pormenorizar a especialização das zonas de transporte, de tal forma que a acção mecânica exercida sobre a zona cortical e liberiana não affectasse o lenho. Fazemos este reparo porquanto a incisão anular pondo a descoberto os tecidos do lenho, determina a rápida obliteração das suas formações mais recentes, através da goma de ferida que exsuda das células do parênquima lenhoso.

Afim de esclarecermos o assunto em discussão, resolvemos proceder a uma dupla compressão liberiana, através da compressão e esmagamento dos tecidos, com um anel de fio de cobre que separava os dois troços, superior e inferior, por uma faixa de tecidos funcionalmente inúteis, para qualquer das duas formações extremas.

De acordo com o critério geral seguido nestas séries de ensaios, parte das estacas assim tratadas foram colocadas na posição direita e em terra, e outra, em que se respeitou também a posição polar, mantida no líquido nutritivo de Knop.

Se a doutrina referida em relação aos efeitos da incisão anular fosse inteiramente justa, a compressão liberiana, e com mais forte razão a dupla compressão, deveria conduzir a resultados semelhantes, e os dois troços assim separados dever-se-iam comportar como duas estacas independentes.

As duas modalidades desta série de estacas conduziram aos seguintes resultados:

a) Em ambos os casos, o abrolhamento no troço superior concordava com os ditames da polaridade, se bem que o abrolhamento nas duas modalidades defiria nos seguintes pormenores: na série de estacas mantidas na terra, observava-se uma ligeira inibição dos gomos inferiores do troço cimeiro, ao passo que na modalidade mantida em líquido de Knop, a inibição dos gomos desta região era absoluta.

b) Com referência ao abrolhamento do segmento inferior, observava-se, nas duas modalidades, uma influência nítida da compressão sobre a evolução dos gomos cimeiros, influência esta que se tornava sobretudo patente nas estacas conservadas em líquido de Knop, pois a inibição dos gomos inferiores do troço superior marcava bem a existência de dois polos cauligénicos.

c) Os gomos compreendidos entre as duas compressões não reagiram, quanto a nós, significativamente.

d) Concomitantemente com o grau de inibição dos gomos do segmento cimeiro surgia o chamado «gomo de vidro», estado este que era sobretudo evidente nas estacas conservadas em soluto nutritivo.

e) O destaque dos gomos pela sua inserção correspondia, nas estacas mantidas em soluto de Knop, ao aparecimento de pequenas neoplasias, ao nível desses mesmos gomos.

f) Conforme veremos no seguimento destes ensaios, só as estacas mantidas na terra constituem calo cicatricial no polo fisiologicamente rizogénico.

g) Ao nível do esmagamento dos tecidos, e nas estacas conservadas em meio nutritivo e só nestas, observava-se a formação de abundante parênquima cicatricial sobre cuja natureza não nos podemos ainda pronunciar.

h) A dupla compressão liberiana foi insuficiente, pelo menos no período em que decorreram estes ensaios, para determinar a diferenciação de primórdios ou raízes, no troço acima da última compressão, em qualquer das modalidades ensaiadas. Um único caso observado de raiz acima da última compressão (em líquido de Knop) não invalida o que dissemos, mas faz-nos supor que este estado de coisas se alterará com o tempo.

i) Todas as estacas das duas modalidades enraizaram, mas a distribuição das raízes difere profundamente nas estacas que estiveram na terra e nas que se conservaram no líquido nutritivo. No primeiro caso, o comportamento do troço inferior exteriorizava uma nítida diferenciação de polos, pois as raízes só surgiam na metade rizogénica do troço inferior; no segundo caso, as raízes apareciam espalhadas ao longo de todo o segmento inferior e muitas delas ao mesmo nível e na base de gomos que abrolharam dando origem a crescimentos. Note-se que nestes mesmos pontos surgiam neoplasias.

Antes de entrarmos na apreciação destes resultados queremos apontar a falta havida quando não se estabeleceu, como série complementar desta, uma outra em que as duas modalidades incidissem sobre estacas em que o movimento basípeto fosse interrompido por meio de incisão anular. Não obstante a omissão que acabamos de apontar, a apreciação racional dos factos observados permite-nos estabelecer, em princípio, as seguintes hipóteses:

1) A dupla compressão liberiana provoca uma retenção da auxina acima da compressão cimeira, conforme se prova pela inibição total,

ou parcial, do abrolhamento e pela criação do condicionalismo que determina o aparecimento do estado fisiológico a que chamámos «gomo de vidro».

2) Não obstante a dupla compressão efectuada, esta retenção é apenas parcial, tal como se prova quando através da humidade excessiva, se provoca a estase do transporte basípeto do troço inferior. Neste último caso, a inibição dos gomos basilares do troço superior é absoluta e nos nós mais próximos da compressão, conjuntamente com o estado de «gomo de vidro», surgem neoplasias. De momento, não nos é possível encarar esta diferença de comportamento, mas é possível que a causa se filie na interrupção do transporte da corrente protoplasmática, subsistindo sòmente o transporte por difusão.

3) De qualquer forma, o efeito da dupla compressão é suficientemente marcado para determinar a diferenciação do polo cauligénico nos gomos que seguem ao estrangulamento inferior, indicando que, em ambos os casos, a drenagem da substância activa é mais intensa do que o seu abastecimento.

4) Sòmente nas estacas plantadas na terra se estabelece um diferencial suficientemente marcado, para que os dois polos surjam totalmente diferenciados e para que a dose de auxina na extremidade inferior da estaca seja suficientemente elevada para determinar a diferenciação dum calo cicatricial abundante.

5) Quando através duma humidade excessiva se dificulta, ou impede, o movimento basípeto da auxina no troço inferior da estaca (modalidade conservada em líquido de Knop) deixa-se de verificar, conforme dissemos, a diferenciação dos polos e o abrolhamento, raízes e neoplasias surgem simultâneamente. De acordo com a ortodoxia dos conhecimentos actuais não é fácil explicar semelhante comportamento, pelo que não nos repugna aceitar a possibilidade duma mesma quantidade de substância promotora de crescimento poder desempenhar, simultâneamente, efeitos diversos conforme a natureza dos tecidos em que actua.

Note-se, por último, que as raízes que se constituíram nas estacas desta modalidade diferem morfológicamente, das obtidas na terra, pois ao passo que estas últimas são compridas e grossas, as primeiras são curtas e finas e muitas delas manifestavam já sinais evidentes de caquexia.

### Série desidratação

Na sequência dos trabalhos efectuados e em curso, na Secção de Arboricultura e Horticultura do Instituto Superior de Agronomia, tivemos ocasião de verificar que a simples desidratação era suficiente para quebrar a dormência dalgumas plantas <sup>(1)</sup>. Este facto levou-nos a admitir que a carência hídrica interceptasse o transporte fisiológico da auxina, tal como se tentará provar em trabalhos subsequentes.

Nesta ordem de ideias importava, dentro do esquema geral dos ensaios que agora relatamos, tentar interceptar o movimento basípeto das auxinas desidratando uma faixa de tecidos, 5 cm. acima do polo fisiològicamente rizogénico.

Para conseguirmos este fim usámos dois artificios, um dos quais constou da aplicação dum penso de papel de filtro embebido num soluto de nitrato de sódio, originariamente a 2 %, penso este que passados 3 dias foi retirado, pois não queríamos prolongar por mais tempo o tratamento, para que os resultados se não confundissem com os efeitos da ausência da luz na mesma faixa; porquanto, como já vimos, esta circunstância é, por si, suficiente para estimular o enraizamento na própria faixa obscurecida.

O evoluir do material assim tratado demonstrou-nos, porém, ter falhado a esperança posta nesta série de ensaios em virtude das estacas assim tratadas se terem comportado como as da série testemunha.

Ainda de acordo com o princípio teórico atrás referido, procurou-se interceptar o movimento polar da auxina colocando uma parte das estacas de choupo numa atmosfera em que a humidade relativa se mantivesse, durante um largo período, próximo de 50 %. Recevamos, então, que uma desidratação mais intensa e prolongada pudesse prejudicar a própria vitalidade das células. Para este fim recorreremos a um grande anel de vidro — para o caso, um cristalizador a que cortámos o fundo, com duas tampas de parafina, através das quais fizemos passar as estacas a submeter a este tratamento. No interior da caixa assim constituída colocou-se um recipiente contendo ácido sulfúrico a 33 %. Depois de armado o todo, procedeu-se à obliteração, com parafina fundida, de todas as possíveis entradas de ar. O ensaio foi montado em duplicado, uma das modalidades colocada na terra e outra no soluto de Knop.

---

(1) Este assunto pela sua enorme importância, vem sendo estudado de há tempo a esta parte, pelo assistente do referido Instituto Eng.º Agrónomo A. M. Morais, e os resultados já encontrados serão publicados muito brevemente.

Das duas modalidades, a mantida na terra deve considerar-se inutilizada, porquanto as estacas reagiram, nos troços acima e abaixo da zona desidratada, tal como se esta não existisse. Sòmente na zona desidratada se observou um nítido atraso no abrolhamento.

Também não são inteiramente conclusivas as observações que efectuámos no conjunto das estacas conservadas em líquido de Knop, pois as suas reacções limitaram-se a:

a) Abrolhamento do terço superior não significativo, pois os gomos reagiram conforme as leis da polaridade.

b) O abrolhamento dos gomos da zona exsiccada apresentava-se, de certo modo, inibido, porquanto só 9 gomos (num total aproximado a 60) se encontravam abrolhados, ou na sua fase preparatória. Nesta faixa verificava-se a existência de alguns gomos no chamado estado de «gomo de vidro».

c) No terço inferior destas estacas o abrolhamento encontra-se totalmente inibido.

d) Sòmente num caso e no embasamento dum gomo da zona exsiccada, se observava o aparecimento de neoplasias.

e) Acima e abaixo da zona desidratada não apareceram raízes.

f) No terço médio, correspondente à zona em que se manteve a humidade relativa a 50 %, uma única estaca apresentou duas raízes bem desenvolvidas. Não se observou primórdios radiculares em qualquer das estacas.

g) Não obstante o terço inferior não apresentar raízes, em 15 casos (num total de 25) apareciam primórdios radiculares patentes, ou incipientes, na superfície de contacto com o líquido de Knop.

h) As estacas não apresentavam calo cicatricial.

Procurando analisar as respostas acabadas de resumir somos obrigados a reconhecer que, dada a sua pouca intensidade, não é fácil eliminar o subjectivo, o que, em ensaios desta natureza é sempre de re-crear. No entanto, e com as devidas precauções, julgamos poder concluir:

1) Verificou-se no terço superior e médio a inibição do abrolhamento e a inibição parcial, na zona inferior do terço cimeiro. A inibição geral do terço médio indica-nos que a zona desidratada reteve, pelo menos em parte, o movimento basípeto da auxina.

2) A esta mesma conclusão se é conduzido quando se analisam as reacções exteriorizadas pelo terço médio, porquanto à inibição se junta a existência do chamado «gomo de vidro» — que todavia não é

geral — surgindo num caso raízes aéreas adventícias e noutra uma neoplasia no embasamento dum gomo.

3) Este mesmo efeito é revelado pelo comportamento do terço inferior — que neste caso ficou particularmente curto — pois não se obteve uma única raiz que irrompesse dos tecidos corticais.

Parece-nos que a análise das respostas desta série se torna mais conclusivas se examinarmos o comportamento da modalidade mantida em líquido de Knop das séries «faixa obscurecida» e «dupla compressão liberiana».

### Série troços unidos com anel de agar

#### 1 — Posição direita

No esquema inicial dos ensaios, e para pormenorizar tanto quanto possível o mecanismo da influência do troço superior sobre o inferior, estabeleceu-se ainda a modalidade em que a estaca era interrompida a metade do seu comprimento, e os dois troços assim separados eram seguidamente reunidos através de um tubo de vidro contendo agar. Nesta série de ensaios foram previstas duas hipóteses: numa, a extremidade inferior manteve-se em líquido nutritivo, noutra, as estacas foram plantadas normalmente na terra.

Escusado insistir que, tal como nas séries anteriores, se procurava esclarecer o mecanismo do transporte da auxina no troço superior, a possibilidade de transporte da auxina através do agar e a sua possível influência sobre o troço inferior, tutelado.

Os resultados obtidos nas modalidades desta série resumem-se conforme segue:

a) Quando a estaca era mantida na terra, verificava-se a inibição do abrolhamento dos gomos do troço superior, inibição esta que já se não verificava quando se manteve a estaca em líquido nutritivo, pois em mais de metade dos exemplares observados era precisamente o abrolhamento dos gomos do troço cimeiro o que predominava no conjunto. Este resultado significava mais o atraso da parte inferior do que o avanço da superior.

b) Em relação ao abrolhamento do troço inferior, também se observam diferenças nas duas modalidades desta série. Assim, nas estacas mantidas na terra, os gomos da metade superior do troço inferior abrolhavam intensamente, individualizando um verdadeiro polo cauligénico,

ao passo que na outra modalidade esta preponderância não era tão marcada.

c) As diferenças do comportamento continuavam a observar-se ainda no que se refere à constituição, ou não constituição, do calo cicatricial no polo fisiologicamente rizogénico do troço superior, pois este só se constituía no lote de estacas mantidas no soluto nutritivo (12 casos em 19), chegando mesmo numa estaca a aparecer uma raiz.

d) Também diferia o comportamento do calo cicatricial do polo rizogénico do troço inferior, pois este não se constituía em nenhuma das estacas mantidas em líquido de Knop e surgia em 50 % das estacas que se encontravam na terra.

e) Em relação às estacas mantidas em soluto nutritivo, há ainda a apontar a existência do estado «gomo de vidro», no troço superior, e a grande frequência com que se constituíram neoplasias nos embasamentos dos gomos da metade inferior. Esta última circunstância indica que, não obstante a reacção polar que se verificou neste troço, todo ele se deve encontrar em estase de auxina, ou ainda que esta se encontrava em dose demasiadamente elevada.

f) Encarando agora as reacções havidas nas duas modalidades no que se refere ao enraizamento, verifica-se que quando o troço inferior é mantido num meio húmido (líquido de Knop) as raízes, ou os primórdios radiculares, se distribuíam em toda a zona que estava em contacto com o soluto, ao passo que, nas estacas mantidas na terra, as raízes só se diferenciavam no terço rizogénico do troço inferior. Das estacas mantidas no líquido de Knop, 9 apresentavam raízes, 7 tinham primórdios radiculares e 3 não davam indícios de enraizamento (note-se que estas estacas também não apresentavam neoplasias). A totalidade das estacas mantidas na terra apresentava-se enraizada e as raízes eram compridas e grossas.

O comportamento das estacas destas duas modalidades permite-nos pôr as seguintes hipóteses:

1) Encarando a resposta respeitante ao abrolhamento dos gomos do troço superior e generalizando o que trataremos com mais pormenor quando do estudo da série «troços unidos com anel de agar, posição invertida», somos levados a admitir que nas estacas desta modalidade cuja extremidade se manteve na terra, se verificou a recuperação da auxina, conforme o processo ali referido, o que contrariou o abrolhamento dos gomos do troço superior. É de ter em consideração, contudo, que o mesmo processo não é tão claro na modalidade em que a extremi-

dade do troço inferior se manteve em líquido nutritivo. Esta aparente discrepância resulta, conforme dissemos, mais da inibição que se verifica nos gomos do fragmento superior da estaca.

2) A diferença que se verifica também no abrolhamento dos gomos cimeiros do troço inferior permite-nos concluir, logicamente, que quando as estacas são mantidas na terra, a auxina drena com relativa facilidade, pois tal é a conclusão que se deve tirar da autonomia relativa deste troço, ao passo que, quando mantido no líquido Knop, esta drenagem é muito menos intensa, do que resulta a inibição parcial dos gomos cimeiros deste troço e o aparecimento dum sistema radicular que se estende em toda a superfície mantida em contacto com o líquido nutritivo. Esta estase no transporte basípeto através da região liberiana exterioriza-se ainda pela frequência com que surgem as neoplasias (13 casos em 19).

3) A verificar-se a hipótese que acabamos de referir, a condução ou não condução da auxina drenada pelo troço superior deve-se reflectir na própria reacção deste troço, porquanto uma dose elevada deve, segundo a nossa forma de ver, conduzir ao estado fisiológico do «gomo de vidro», possivelmente proliferação desordenada dos meristemas das primeiras folhas primordiais do gomo. O contacto dos tecidos feridos do polo rizogénico do troço superior com uma gelose rica em auxinas, deverá ocasionar a constituição dum abundante calo cicatricial e até a diferenciação de raízes. Como vimos atrás, os factos observados confirmaram este ponto de vista.

4) Tendo em consideração o que dissemos sobre o condicionamento do transporte da auxina — cuja reflexa será a drenagem da auxina difundida no agar contido no anel de vidro — através do troço inferior, devemos reconhecer que o bloqueio do transporte no sentido basípeto não foi absoluto (vidé modalidade idêntica da série «troços unidos com anel de agar, posição invertida»), quer porque o estado de turgescência não fosse absoluto, quer porque o transporte gravitacional tivesse esbatido aquele efeito.

## II — Posição invertida

Porque se trata dum dos mais importantes aspectos dos ensaios em curso procurou-se encarar este problema de diversas maneiras. Em particular, referimo-nos agora aos ensaios realizados com porções duma mesma estaca reunidas por um anel de agar e mantendo-se o troço infe-

rior invertido. Procurava-se esclarecer se a presença do troço superior em posição normal seria suficiente para alterar a polaridade do troço inferior. Se se verificasse este facto duas conclusões se poderiam tirar:

- 1) que o estímulo, ou o efeito orientador, se tinha transmitido através do agar, o que confirmaria a sua natureza de auxina;
- 2) que o estímulo, penetrado na estaca, alterava as exteriorizações da polaridade.

O material referente a esta série foi disposto parte na terra, e parte em soluto de Knop, em estufins. Os resultados a que chegámos são os seguintes:

a) Observa-se em ambos os casos uma nítida inibição no abrolhamento dos gomos do troço superior.

b) O abrolhamento no troço inferior verifica-se com ritmo idêntico ao da série testemunha (na variante mantida na terra).

c) O comportamento das estacas difere profundamente conforme a sua extremidade inferior é mantida na terra ou no líquido de Knop.

d) No primeiro caso, a influência exercida pela extremidade superior é tão intensa que a polaridade é invertida e assim o polo fisiologicamente apical apresentava raízes normalmente desenvolvidas, ao passo que o polo radicular apresentava lançamentos que depois de vencerem a curvatura imposta pela localização do gomo se dirigiam para a vertical. Comportaram-se desta forma todos os gomos mantidos fora da terra.

e) No segundo caso o troço inferior manteve-se desprovido de raízes e o abrolhamento apresentava-se nítidamente atrasado em relação à série anterior. No polo fisiologicamente radicular, surgiu um parênquima cicatricial particularmente desenvolvido. No que se refere ao troço superior, em 7 casos, a partir dos tecidos vivos postos a descoberto pelo corte surgia uma raiz que se desenvolveu no agar.

O comportamento das estacas das variantes da série em estudo leva-nos a formular as seguintes hipóteses:

- 1) A inibição do abrolhamento dos gomos no fragmento que ocupa a posição cimeira (tutor), revela que, não obstante ter-se respeitado a sua posição polar, não se verificou a drenagem de auxina, pelo menos, em dose suficiente para permitir o abrolhamento dos gomos. Semelhante verificação leva-nos a ter que pôr a hipótese da auxina drenada gravitacionalmente através do liber, ser recuperada do agar em que se acumula, pelo lenho, entrando de novo em circulação e man-

tendo o seu efeito inibidor. Antecipando, devemos esclarecer que aspecto semelhante se observa sempre que entre o troço superior e inferior se estabelece uma solução de continuidade histológica.

2) Comparando o comportamento do troço superior das estacas colocadas na terra, com o das que se mantêm em líquido de Knop, verifica-se que ao passo que as primeiras mostram a sua extremidade inferior sem quaisquer indícios de enraizamento, as segundas, em alguns casos, apresentam raízes. Tal facto leva-nos a pôr a seguinte nova hipótese.

3) A riqueza auxínica do agar contido nos anéis das duas variantes é diferente, em consequência de diferir também o comportamento do troço inferior das duas modalidades.

4) Esta diferença de comportamento do troço inferior exterioriza-se em enraizar, ou não, o troço inferior das estacas das duas séries. Quando a extremidade inferior se mantêm na terra a inversão de polaridade é completa, o que significa que o troço superior exerceu uma acção orientadora sobre ele, não obstante se encontrar histologicamente separado do troço invertido. No segundo caso, ainda que os troços constituintes da estaca se mantenham mergulhados no líquido de Knop, isso foi suficiente para alterar a sua reacção.

5) Esta diferença de reacção exterioriza-se ainda na existência ou não existência, dum abundante calo cicatricial no verdadeiro polo radicular do troço inferior. No caso em que aparece (estacas mantidas no líquido de Knop), semelhante formação deve indicar que o agar contido no anel é particularmente rico em auxina.

6) A diferença de concentração de auxina, nos dois casos em estudo, deve encontrar justificação no facto dos tecidos do troço inferior conduzirem, ou não, a substância promotora acumulada naquele meio de difusão.

7) De acordo com o que observámos nas outras séries de ensaios, e dado que o único facto que variou foi a humidade do meio em que se manteve o troço inferior, somos levados a concluir que, mais uma vez, a humidade em que se mantiveram os troços inferiores das estacas da série líquido de Knop bloqueia o transporte de auxina, do que resultou não ter o tutor actuado sobre o troço tutelado, tendo o polo fisiologicamente radicular reagido com a formação de tecidos juvenis.

8) Subsiste ainda a incógnita, no que se refere à acção do tutor sobre o troço tutelado, incógnita que se tornará menos fechada se se tiver em consideração os factos que seguem.

O comportamento da estaca indica uma diferença de concentração de auxina nos 2 polos do troço destacado e, ao contrário do que acontece normalmente, essa acumulação é menor no polo fisiologicamente rizogénico, mantido agora na posição cimeira.

Verifica-se facto idêntico, mas totalmente oposto, no polo fisiologicamente cauligénico, onde o aparecimento de raízes adventícias revela a acumulação de auxina.

Para que semelhante fenómeno encontre justificação é necessário admitir, dado supor-se que a auxina só se transloca através do floema ou dos tecidos vivos no sentido basípeto, um dos seguintes factos:

Que o lenho não possua este poder de condução e que portanto, o diferencial verificado na riqueza auxínica dos polos da estaca, resulte duma retenção de auxina na zona enterrada e de uma drenagem na zona superior em contacto com a luz e em comunicação com o agar. Todavia a verificar-se esta hipótese a concentração de auxina no agar deverá provocar o aparecimento de neoplasias nos tecidos feridos, em contacto com o agar, como de resto se verifica na série em que a extremidade é mantida no líquido de Knop.

Se, de acordo com o que acabamos de dizer, não aceitamos a hipótese formulada, resta-nos admitir que as formações lenhosas na generalidade, ou no particular, conduzem a auxina no sentido agora basípeto e que esta auxina se possa difundir através dos raios medulares (?) para a zona cortical, onde a sua acumulação iria provocar a diferenciação de primórdios radiculares. Porque no liber o movimento da auxina é no sentido do verdadeiro polo radicular, dado que se não verifique a inibição deste movimento — o que se observou na região da estaca debaixo da acção de luz e mantida num meio relativamente seco —, a auxina preexistente nesta região drenará para o agar e a carência assim obtida inibiria o enraizamento e desbloquearia o crescimento vegetativo.

### Série dupla enxertia

#### I — Terço médio direito

Nos domínios da biologia aplicada é lugar comum atribuir à compressão e à esclerose resultante da enxertia os mais variados efeitos, e tão depressa estes efeitos actuam em favor dos interesses do homem, como são contrários à exploração económica da planta. Por isso, ao

gizarmos o esquema geral dos ensaios, que agora relatamos, não quisemos deixar de encarar as possíveis influências da enxertia sobre as expressões da polaridade — pois é sabido que ao nível da fusão dos sim-biontes se podem verificar quaisquer fenómenos cujas últimas consequências se resumem no chamado fenómeno da incompatibilidade. De resto, como teremos ocasião de ver, as modalidades desta série serviam de testemunha à modalidade idêntica em que o terço médio foi colocado polarmente invertido.

Na montagem da série que agora relatamos, as estacas foram seccionadas em terços e estes imediatamente reunidos através de enxertias segundo o sistema de fenda inglesa, ligadas com ráfia. Não obstante, o reduzido diâmetro das estacas dificultar esta enxertia, das 50 estacas assim preparadas (100 enxertias) só falharam 3 casos. Tal como nos ensaios já apresentados, 25 destas estacas foram colocadas na terra onde se introduziu  $\frac{3}{4}$  do terço inferior e outras 25 foram colocadas com parte do segmento inferior em líquido de Knop.

Os resultados obtidos resumem-se conforme segue:

a) O abrolhamento do terço superior das estacas das duas modalidades desta série apresentava-se nitidamente atrasado, não sendo patente qualquer diferença entre elas. Em ambos os casos, não se observou nos gomos não abrolhados, ou em via de abrolhamento, o já referido «gomo de vidro».

b) Em relação ao terço médio, verificava-se, em ambas as modalidades o abrolhamento dos gomos cimeiros deste terço, sobretudo nas estacas colocadas na terra. Na modalidade em que as estacas se mantiveram em líquido Knop, e em 8 casos, não foi muito diferente o comportamento do terço médio e superior, no que se refere a este particular.

c) Ainda em referência ao abrolhamento, comportavam-se de forma diferente os terços inferiores das estacas das modalidades em estudo. Assim, nas estacas plantadas na terra, os gomos cimeiros deste terço abrolhavam e davam origem aos crescimentos mais intensos, ao passo que no material mantido no líquido nutritivo, em todos os casos (menos 3), os gomos deste terço mantinham-se dormentes.

d) Encarando o aspecto macroscópico do tecido cicatricial constituído nas enxertias, verificámos que este era pouco abundante e raras vezes extravasava das superfícies de contacto da enxertia nas estacas compostas, colocadas na terra. Quando, em vez destas, se encara o material mantido no soluto nutritivo, a abundância do tecido cicatricial aumentava notavelmente, em particular na cicatriz mais baixa da estaca

composta. O parênquima cicatricial não dava indícios de suberização nas suas assentadas externas.

e) Também era diferente a reacção dos terços inferiores das estacas compostas destas modalidades, em relação ao enraizamento. Ainda nas modalidades desta série era diferente a individualização dos polos; bem marcada nas estacas colocadas na terra, inteiramente esbatida nas que se mantiveram no soluto de Knop, tendo em dois casos surgido raízes acima do nível da enxertia. É de notar, por anormal, os dois casos de enraizamento ao nível da rebentação dos gomos em estacas mantidas na terra.

f) Finalmente, a presença e ausência do calo cicatricial no polo rizogénico da estaca composta, tal como se observou nas outras séries já estudadas.

A apreciação dos resultados que acabamos de resumir não é fácil, em consequência deles exteriorizarem simultâneamente os efeitos de duas circunstâncias diferentes; a polaridade e a descontinuidade histológica das 3 porções em que foi subdividida a estaca; note-se que este último fenómeno é ainda condicionado pelo transporte polar do estímulo que determina a regeneração dos tecidos feridos.

Porque a possibilidade física do transporte condiciona o desenrolar das consequências do fenómeno biológico, que pressupõe unidade morfológica ou pelo menos continuidade material, preferimos encarar primeiramente o fenómeno que conduz a esta possibilidade para seguidamente analisarmos o problema que agora nos preocupa.

A apreciação racional dos resultados resumidos anteriormente conduz às seguintes hipóteses:

1) Dado que em ambas as modalidades desta série se respeitou a polaridade natural dos troços, a intensidade do abrolhamento nos terços da estaca composta deve traduzir a interacção da polaridade da estaca segmentada, alterada pela barragem que, pelo menos provisòriamente, ocasionou no transporte a interrupção motivada pela ferida. Cada nível de enxertia (veja-se o comportamento da série «dupla compressão liberiana») deve actuar sobre o troço cimeiro inibindo o seu abrolhamento até que a massa meristemática, resultante da actividade do câmbio do troço porta-enxerto e do troço garfo, estabeleça a possibilidade da difusão entre os 2 troços. Nesta primeira fase, o efeito que se verifica é, quanto a nós, bastante semelhante ao que se observou na modalidade plantada na terra da «série troços unidos com anel

de agar». Note-se que este efeito de inibição do porta-enxerto sobre o garfo é indispensável ao êxito do pegamento da enxertia. Uma vez que a continuidade vascular se estabelece, — de início esta continuidade é sempre bastante deficiente, dada a desorientação dos primeiros elementos constituídos — entre os dois primeiros troços, intensifica-se (se é que já se iniciou) a soldadura dos terços médio e superior. Deve ser este o condicionalismo concretizado pela rebentação de intensidade crescente do troço inferior para o troço superior.

2) Encarando o comportamento particular da soldadura das enxertias das estacas conservadas no líquido de Knop e tendo em consideração que o excesso de humidade verificado no troço inferior, impede a drenagem normal da auxina do próprio segmento, ou a do segmento imediatamente em contacto com ele, logicamente concluimos que o calo da primeira cicatriz se constitui rapidamente (vidé resultados da série «troços unidos com anel de agar posição direita») e assumiu um crescimento particularmente grande. A irregularidade mais ou menos acentuada dos primórdios vasculares que se diferenciam no calo cicatricial, constituindo uma barragem mais ou menos intensa à troca entre os dois troços em contacto, ocasionou a irregularidade do abrolhamento que se verificou nas estacas desta modalidade. No entanto, a continuidade estabeleceu-se com a suficiente rapidez, para que os gomos cimeiros do terço inferior se encontrem inibidos (só em 3 casos eles abrolharam) e para que o todo da estaca composta funcione quase como uma estaca simples.

3) A não existência do estado «gomo de vidro» nas estacas das modalidades desta série demonstra que, quando da observação, já a circulação de auxina se encontrava restabelecida e que os tecidos cicatriciais constituídos exercem uma retenção menos intensa do que a provocada pela compressão liberiana.

4) Tal como se verificou na compressão liberiana a retenção da auxina provocada ao nível da esclerose não é suficientemente intensa para, pelo menos no espaço de tempo em que decorreram estes primeiros ensaios, determinar a diferenciação de raízes ou primórdios radiculares acima do nível da retenção.

5) O comportamento das estacas compostas quanto ao enraizamento do terço inferior foi idêntico ao já referido para as outras séries estudadas, observando-se todavia, nas estacas compostas mantidas na terra, dois casos em que as raízes surgiram ao nível de rebentação dos gomos, revelando, neste caso particular, uma certa estase deste terço.

## II — Terço médio invertido

Porque o transporte das auxinas constitui um dos aspectos mais importantes dos ensaios em curso, achámos interessante encarar as consequências resultantes de entre dois troços de um ramo de choupo, orientados polarmente, intercalarmos um troço polarmente invertido. Conforme já vimos, às modalidades desta série de ensaios, serviu de testemunha uma outra série de estacas onde também, se efectuou uma dupla enxertia, mas nesta o segmento intermédio ficou convenientemente orientado.

Perante o que sabemos, em relação ao transporte das auxinas, era de esperar que, uma vez estabelecida a continuidade morfológica dos troços constituintes da estaca composta, o transporte destas substâncias fosse profundamente alterado, visto se encontrar entrecalado, entre os polos cauligénico e rizogénico, um troço polarmente invertido, o qual, de acordo com os conhecimentos existentes, não deveria dar passagem à circulação basípeta que se estabelece na estaca. De resto, este efeito deveria ainda ser agravado pelas perdas ocasionadas ao nível das enxertias.

A técnica de enxertia usada neste ensaio foi idêntica à referida no caso anterior, como idêntico foi o número de estacas compostas que se prepararam; destas vingaram 45. Da mesma forma o material foi repartido por duas modalidades, plantação na terra e conservação em líquido de Knop.

Como consequências mais salientes dos ensaios montados observou-se:

a) Abrolhamento dos gomos do terço superior atrasado ou inibido em ambas as modalidades, e só em dois casos de cada modalidade se observavam gomos na fase preparatória do abrolhamento.

b) O abrolhamento dos gomos do terço médio encontra-se em ambas as modalidades também atrasado, mas os gomos ou se encontravam no início do abrolhamento ou na sua fase preparatória. Nas estacas mantidas na terra o abrolhamento do terço médio verificou-se segundo as leis da polaridade e são os gomos mais baixos que correspondem ao polo cauligénico do troço, os que se encontravam mais adiantados. Nas estacas mantidas em soluto nutritivo ainda se verificou uma certa predominância no abrolhamento desta zona, mas, em muitos casos, existia certa desorientação no abrolhamento dos gomos deste terço, havendo casos de inversão.

c) No terço inferior, e em ambas as modalidades, os gomos cimeiros deste terço eram os que se encontravam mais abrolhados e os que deram origem a lançamentos mais compridos. Na modalidade mantida em soluto de Knop em 9 casos (num total de 21) entre todos os gomos da estaca composta foram estes os únicos que, na data das observações, tinham abrolhado.

d) Sem que o fenómeno seja muito claro observava-se certa tendência para que os gomos do terço superior atingissem a fase do chamado «gomo de vidro».

e) Encarando também nestas séries o aspecto macroscópico das enxertias, verificámos repetirem-se aqui os aspectos que referimos quando do exame dos resultados da série anterior. No entanto, nas enxertias inferiores das estacas mantidas em líquido de Knop, o calo cicatricial constituído era de tal forma abundante e irregular, quanto à sua superfície, que se poderá considerar como um tecido neoplásico. Para a constituição do calo cicatricial destas enxertias concorria tanto o polo porta-enxerto como o polo garfo (*vide* série «troços unidos com anel de agar, posição invertida»).

f) Também nesta série se observava uma diferença profunda na distribuição das raízes no terço inferior das estacas das duas modalidades em estudo. Nas estacas da modalidade plantada na terra, as raízes apareciam na metade inferior deste terço, ao passo que na modalidade mantida em soluto de Knop, as raízes surgiam na maior parte deste terço, por vezes junto do embasamento dos gomos em evolução; note-se, no entanto, que se antevê uma certa tendência para se acumularem na metade mais baixa.

g) Por último verificou-se a presença e ausência dum calo cicatricial no polo rizogénico da estaca composta, respectivamente, nas estacas mantidas na terra e nas conservadas em soluto nutritivo.

Ao procurarmos interpretar os resultados desta série, chamamos a atenção para o que dissemos, quando do estudo da série anterior, sobre a inibição dos efeitos da polaridade e da continuidade morfológica.

Se analisarmos os resultados agora apresentados de acordo com o critério atrás seguido, e tendo presente a inversão polar do terço intermédio, os resultados que nos foi dado apreciar integram as consequências de 3 circunstâncias, duas das quais são modalidades diferentes dum mesmo fenómeno primário. Assim, na seriação natural das ocorrências devemos considerar, na 1.<sup>a</sup> circunstância, 3 repetições do mesmo fenó-

meno, que persistirá enquanto os terços da estaca composta se mantiverem independentes, pois em cada um dos fragmentos existirá um polo cauligénico e um polo rizogénico; isto terminará quando o desenrolar da segunda circunstância (cicatrização) restabelecer a continuidade. Da conjugação das circunstâncias já referidas, conjugação esta condicionada pela inversão polar do terço intermédio, surgirá o resultado integral de todo o artificialismo criado. Este resultado marcará a dominante das variáveis indicando a resultante primária das circunstâncias em presença.

Encarando desta forma os resultados dos ensaios que agora relatamos somos levados a concluir:

1) Tendo presente a inibição do abrolhamento dos gomos do terço superior das duas modalidades e ainda a existência do «gomo de vidro», devemos concluir que a cicatriz constituída entre o terço médio e o superior representa uma barragem à livre circulação da auxina e que o meristema cicatricial — fase primária do restabelecimento da continuidade — desempenha função idêntica à do agar (*vide* comportamento destas duas séries), permitindo a recuperação, através do lenho, da auxina transportada basípetalmente pelo liber e acumulada nestes tecidos meristemáticos.

2) O mesmo aspecto de barragem se verifica quando a análise incide sobre a fusão dos tecidos ao nível da enxertia inferior; as manifestações polares dos dois troços em presença mantêm-se com a mesma expressão (cauligénica/cauligénica), revelada pela presença de folhas sem que a auxina dos troços cimeiros iniba o abrolhamento dos gomos do terço inferior. Note-se que, ao ponto de vista que acabamos de apresentar, se pode contrapor os factos verificados e a doutrina defendida quando da análise da dupla enxertia direita mantida na terra. Para evitar qualquer desvio no que consideramos a análise racional do problema que agora nos preocupa, chamamos a atenção para a reacção verificada na modalidade «dupla enxertia direita no soluto de Knop», porquanto este caso permite afastar quaisquer dúvidas que porventura tivessem surgido sobre a diferença da capacidade de troca, ao nível de uma enxertia direita ou invertida.

3) Assim, em face do que acabamos de apresentar, podemos assegurar que nas estacas compostas em que se efectuou a dupla enxertia, com o terço médio invertido, não obstante os segmentos postos em contacto terem restabelecido a continuidade histológica, o todo não passa dum «quimera», pois cada uma das partes postas em presença mantém

a sua individualidade própria, concretizava na existência dum polo rizogénico e dum polo cauligénico. Nesta ordem de ideias ainda nos consideramos habilitados a poder racionalmente concluir:

4) A enxertia no que se refere à continuidade histológica é possível, independentemente da orientação polar dos simbioses postos em presença. Consequentemente, a enxertia no que se refere à primeira fase de vida em comum dos tecidos, resume-se a uma simples fusão de meristemas cicatriciais, verdadeira quimera que só se transformará em simbiose, de possibilidades e necessidades, se o sistema vascular que se diferencia, posteriormente, for funcional. Para o caso que nos preocupa agora, o funcionalismo deste sistema depende da orientação polar dos simbioses postos em presença, mas a verificação dos factos da biologia aplicada deixa-nos antever que outras circunstâncias possam influir nesta comunhão de capacidades.

5) A análise das quimeras criadas pelos artificios a que se recorreu na obtenção destas estacas compostas, leva-nos a afirmar que o comportamento polar duma estaca não é determinado pelo diferencial auxínico dos seus polos, mas sim pelo gradiente de concentrações a estabelecer através da continuidade das dimensões do órgão. Assim, nas estacas das duas modalidades desta série, não obstante os polos extremos se encontrarem orientados em concordância polar e o todo mantido em posição tal que as possibilidades fisiológicas do transporte concordam com a determinante da gravidade, os troços comportam-se como unidades independentes, vivendo materialmente em comum. O futuro nos dirá qual a circunstância que, no caso de vida possível, dominará nestas quimeras, se o material, se o funcional.

6) A apreciação racional dos factos exteriorizados pelas estacas das modalidades desta série permite-nos concluir que — conclusão esta de resto reforçada pelas reacções do material de todas as outras séries — os tecidos da zona exterior ao câmbio provavelmente os liberianos, só dão passagem à auxina quando esta se desloca no sentido fisiologicamente basípeto.

### Séries luz e humidade

Foram estes ensaios estabelecidos, conforme dissemos, com a finalidade de estudar a influência do estado de turgescência da célula no seu poder condutor para as auxinas. A observação do que se passava em diferentes espécies, em relação a diversos fenómenos, deixava-nos

antever que, quando o estado de turgescência absoluta ou elevada fosse atingido, se daria o bloqueio geral no transporte das substâncias promotoras do crescimento e que estas agiriam nos locais em que se encontrassem, de acordo com a sua concentração.

Porque sabíamos (BÜRNING, 1939 — referido por RESENDE 1946) que a diminuição da intensidade de iluminação determinava o decréscimo da turgidez das células, procurámos associar este conhecimento, com a hipótese anterior, de forma a avaliar experimentalmente da sua interacção.

Com esta finalidade foram montadas 4 séries de ensaios em que se associaram, por diversas formas, os factores luz e humidade e assim, praticamente, foram experimentadas as seguintes variantes:

- I) Estacas mantidas em meio saturado de humidade na presença da luz do dia;
- II) Estacas mantidas em meio saturado, conservadas na ausência permanente da luz.
- III) Estacas mantidas na atmosfera duma estufa de cultura, não aquecida, e conservadas na ausência permanente da luz.
- IV) Estacas mantidas na atmosfera da estufa de propagação na ausência permanente da luz.

Nas variantes I, II e III as estacas foram conservadas com a extremidade inferior mergulhada em líquido de Knop e na variante IV as estacas foram plantadas directamente no meio terroso de propagação, adoptado para estes ensaios.

As respostas aos tratamentos feitos variaram considerável e significativamente, conforme a luz e a humidade actuavam no mesmo sentido ou em sentidos contrários. As respostas, mais salientes, verificadas em cada uma destas variantes resumem-se como segue:

- I — Estacas mantidas em meio saturado de humidade na presença da luz do dia

Estas estacas, conservadas em líquido de Knop, foram colocadas num frasco alto, de rolha esmerilhada, em cujo fundo se colocou uma almofada de algodão e papel de filtro, ambos francamente humedecidos. Dentro deste, sobre a almofada, dispôs-se o vaso contendo o líquido de Knop com as estacas em estudo. Seguidamente, não obstante o

frasco ser de rolha esmerilada, reforçou-se a vedação, parafinando a tampa. Conservou-se o conjunto nas condições de temperatura e luz do laboratório.

Após 23 dias, as reacções do material assim tratado eram as seguintes:

a) Inibição geral do abrolhamento em todas as zonas de todas as estacas.

b) Diferenciação de abundante tecido neoplásico na base de todos os gomos, excepto nos que se encontravam mergulhados no líquido de Knop. As neoplasias eram talvez mais crescidas na base do gomo imediatamente acima do nível do líquido nutritivo.

c) Ausência de calo cicatricial, no polo fisiologicamente rizogénico.

d) Só se verificou a diferenciação de raízes na zona da estaca imediatamente acima do nível da superfície do líquido de Knop.

e) Os primórdios radiculares surgiam no terço médio da estaca, no embasamento dos gomos, mas em quantidade relativamente pequena; em grande quantidade na região da estaca mergulhada no líquido nutritivo — ainda nesta região os primórdios radiculares tendiam a aparecer na parte inferior da base dos gomos.

#### II — Estacas mantidas em meio saturado e conservadas na ausência permanente da luz

As estacas submetidas a este ensaio foram preparadas tal como no ensaio anterior, mas, porque o frasco era menos alto, foram estas cortadas mais curto. Uma vez parafinada a tampa do frasco, este foi colocado dentro duma estufa de culturas que se encontrava desligada. Tal como nos ensaios anteriores, as observações realizaram-se 23 dias depois de iniciada a experiência, e resumem-se conforme segue:

a) Atraso geral do abrolhamento em todas as zonas de todas as estacas.

b) Constituição de abundante tecido neoplásico na base de todos os gomos desde o extremo apical até ao líquido nutritivo. Em alguns pontos, este tecido apresentava-se particularmente abundante. Ausência deste tecido na região mergulhada no líquido de Knop.

c) Ausência de calo cicatricial no polo fisiologicamente rizogénico.

*d)* Raízes aéreas adventícias constituídas nos terços médio e superior de 9 estacas (num total de 18), e só no terço médio em outras 4 estacas.

*e)* Os primórdios radiculares surgiam na base de todos os gomos de todos os terços e em todas as estacas.

*f)* Ausência de raízes patentes e de neoplasias no troço mergulhado no líquido nutritivo.

III — Estacas mantidas na atmosfera numa estufa de culturas, estufa não aquecida, e conservadas na ausência permanente da luz

Estas estacas depois de colocadas num vaso contendo líquido de Knop, foram postas no interior numa estufa de culturas, bastante espaçosa. Passado o período de tempo já referido, as estacas apresentavam as seguintes reacções:

*a)* Abrolhamento nitidamente atrasado ao longo do eixo, verificando-se todavia, aqui ou acolá, pequenos lançamentos em que as folhas cloróticas, se apresentavam enroladas sobre si próprias e revestidas numa substância viscosa de cor de mel torrado. Este abrolhamento é muito irregular e parece ultrapassar as normas da gravidade.

*b)* Em todos os casos, o terço inferior da estaca, em contacto com o líquido de Knop, encontrava-se totalmente dormente, o mesmo acontecendo aos gomos imediatamente acima do líquido nutritivo.

*c)* «Gomo de vidro» bastante generalizado, sem que nos tivesse sido possível marcar zonas de maior frequência. Na base dos gomos que se destacavam observava-se uma pequena neoplasia.

*d)* Neoplasias bastante frequentes na localização de antigos gomos, das quais algumas se apresentavam particularmente crescidas sem que, todavia, atingissem as dimensões das observadas em iguais séries mantidas em meio ambiente saturado. Ausência de neoplasias no troço da estaca mergulhada no soluto nutritivo.

*e)* Ausência de calo cicatricial no polo fisiologicamente rizogénico.

*f)* Todas as estacas menos uma, (24 num total de 25), apresentavam-se enraizadas logo acima do nível da superfície livre do soluto de Knop e em todas estas estacas, as raízes distribuíam-se na metade inferior do terço médio.

*g)* Em 5 estacas (num total de 25) constituíam-se raízes aéreas adventícias desde o extremo apical até ao nível da superfície do líquido

de Knop, mas as raízes aéreas da parte cimeira da estaca raras vezes ultrapassavam 3 a 4 mm de comprimento.

*h)* No troço inferior mergulhado no líquido de Knop, onde não se observava abrolhamento, raízes, ou neoplasias, surgiam, em contrapartida, numerosos primórdios radiculares. Na maioria dos casos, os primórdios apareciam com maior frequência a 4 ou 5 mm do corte da extremidade rizogénica, originando uma pequena protuberância.

#### IV — Estacas mantidas na atmosfera da estufa de propagação na ausência permanente da luz

Nas variantes desta série de ensaios, foi este o único caso em que as estacas foram plantadas directamente no meio de propagação, constituído por terra vegetal e areia, em partes iguais. Para as manter ao abrigo da luz colocou-se sobre elas um caixote, relativamente estanque, e sobre ele uma cortina de pano, que se manteve enxuta, por forma a diminuir, ainda mais, as possíveis entradas de luz. Quando se levantou o material verificámos, com contrariedade, que sendo o caixote, de certo modo, baixo, as estacas tinham sido enterradas a profundidade maior do que a adoptada em todas as outras séries para a mesma modalidade; este facto reflectiu-se, certamente, na configuração do sistema radicular constituído.

Em condições de época de plantação e de observação idênticas às das outras séries, as estacas destes ensaios apresentavam as seguintes características que passamos a resumir:

*a)* O abrolhamento apresentava-se relativamente atrasado e, em 7 casos (num total de 23), este ainda não passava da sua fase preparatória. As folhas constituídas apresentavam-se também enroladas sobre si mesmo.

*b)* No troço enterrado que, como vimos, foi neste caso particularmente grande, verificava-se a inibição total do abrolhamento.

*c)* Em alguns casos, observa-se tecido neoplásico no embasamento dos gomos, ocorrendo ainda o estado de «gomo de vidro».

*d)* Ausência de raízes aéreas adventícias não se verificando tão pouco o aparecimento de primórdios. No troço inferior, as raízes adventícias apareciam sobretudo no seu terço médio, observando-se também a constituição de raízes no calo cicatricial.

*e)* O calo cicatricial destas estacas era particularmente desenvolvido.

Procuremos analisar, em conjunto, os resultados das quatro variantes desta série de ensaios, pois estamos convencidos de que, desta forma, se torna mais fácil a interpretação racional das respostas havidas:

1) Encarando a forma diferente como se comportou o abrolhamento, nas variantes em estudo, verificávamos que só nas estacas mantidas em meio saturado de humidade — tanto na presença como na ausência da luz — se observava uma inibição quase absoluta na sua evolução. Tendo presente que na variante «estacas mantidas em meio saturado, conservadas na ausência permanente da luz» se puseram em jogo dois factores dispares — máxima turgescência celular, assegurada pela humidade do meio, e redução do mesmo estado de turgescência, pela diminuição da permeabilidade e elasticidade da membrana — seria de esperar que esta variante exteriorizasse, no seu abrolhamento uma expressão menos acentuada desta inibição. Os factos demonstram-nos porém, que o excesso de humidade se sobrepõe ao efeito da ausência da luz e, em ambos os casos, o grau da estase daí resultante é suficiente para bloquear o abrolhamento; como vimos este bloqueio dá-se em todas as zonas de todas as estacas.

2) Examinando agora as variantes em que a nossa intervenção se limitava a conservar as estacas na ausência da luz, devemos, primeiramente, registar que o síndrome das folhas enroladas sobre si próprias nos indicava a carência da turgescência celular, como que em resultado dum estado de emurchecimento congénito. Não obstante termos, por esta forma, a indicação que atingíamos o fim que nos propunhamos (porquanto se sabia que a velocidade da condução da auxina é directamente proporcional ao estado de turgidez das células condutoras — CZAJA, 1935 — referido por RESENDE, 1946) a diminuição da turgidez celular não foi suficiente para bloquear a drenagem; as consequências do tratamento limitaram-se a um atraso, mais ou menos acentuado, conforme as estacas foram colocadas em líquido de Knop, ou na terra. Parece-nos ainda anormal a diferença do comportamento que se verificou entre as estacas mantidas em líquido de Knop e as conservadas na terra; pois, encontrando-se todas em condições sensivelmente idênticas de luz e humidade, deveriam ter reagido por forma semelhante. Ao analisar outras reacções, referentes às mesmas variantes, teremos ocasião de voltar de novo a encarar este assunto.

Mantém-se, para nós inexplicável a presença da substância viscosa amarelo-torrado que recobre as folhas destas plantas.

3) Passando a analisar a frequência e a ocorrência do chamado

«gomo de vidro» que, em princípio e noutras séries, julgámos poder relacionar com uma primeira gradação da estase do transporte basípeta das auxinas, verificámos só se ter notado este fenómeno nas duas variantes em que os lotes das estacas se conservaram na ausência da luz e em meio não saturado, especialmente na modalidade mantida em líquido de Knop. Semelhante verificação, quando relacionada com a estase parcial que sabemos ter-se observado nos dois referidos casos, levou-nos a tomar este acidente como exprimindo uma fase da concentração auxínica imediatamente inferior à necessária ao bloqueio geral dos gomos que, com o seu poder rizogénico, estabelecerá o limite entre as acções fisiológicas e as para-fisiológicas. Realmente, quando o bloqueio auxínico se acentua, no ponto de inserção do gomo surge um anel de tecidos juvenis que, como já dissemos, deve ser, na sua fase primordial, a causa do destaque do gomo. Tudo se passa como se o gomo não reagisse em unissono com o eixo que o suporta e as suas auxinas em reserva, funcionalmente em condições de se translocarem, não encontrassem nas células condutoras do eixo a capacidade de transporte, para rapidamente as drenar. Uma ligeira deficiência neste transporte ocasionaria o «gomo de vidro», mas, se o desequilíbrio se acentuasse, como consequência dum bloqueio mais intenso, a maior dose das auxinas acumuladas provocaria, primeiramente a diferenciação de raízes aéreas adventícias e, já nos domínios do para-fisiológico, a constituição de neoplasias.

Foi esta a sequência dos fenómenos que se observavam, quando progressivamente se dificultava o movimento basípeta da auxina, e aquela, a interpretação racional que julgámos traduzir o desenrolar dos acontecimentos.

Nestas condições, a diferenciação e o crescimento do sistema radicular, pelo menos para além do estado da diferenciação dos primórdios, surge como uma expressão limite entre o fisiológico e o para-fisiológico (GAUTHERET, 1942 — referido por RIERA, 1944), expressão esta que nos ensaios que estamos a relatar se obteve quando pela ausência da luz, se atenuou o bloqueio da auxina. Neste caso as raízes aéreas adventícias surgiam desde o extremo apical até ao nível da superfície do líquido de Knop.

Importa ainda analisar a causa, ou causas, determinantes da diferenciação e maior crescimento das raízes aéreas adventícias, facto que, nas variantes desta série, só se não verificou no lote mantido na terra. Numa primeira análise, poder-se-ia admitir que encontrando-se o movimento basípeta da auxina já prejudicado, pelo condicionalismo em que se mantinham as estacas, o reforço da acção do bloqueio, pelo au-

mento da turgescência consequente do seu contacto com o líquido, determinasse a acumulação e o maior crescimento das raízes logo acima da zona totalmente inibida. Consideramos, no entanto, esta interpretação bastante subjectiva dado que, a ser assim, difficilmente se explicaria a razão por que o mesmo efeito se não faz sentir, com a mesma expressão, em todas as modalidades em que a extremidade da estaca se conservou no líquido de Knop. Mais consentânea com as realidades nos parece a hipótese de que, a manutenção do recipiente com a solução nutritiva no meio confinado dum frasco, ou mesmo numa estufa, se tenha reflectido na quantidade de oxigénio dissolvido na água e, a carência deste gás, impedido o ulterior crescimento dos primórdios aqui acumulados. Este mecanismo seria ainda válido no que se refere à diferenciação, ou não diferenciação, das neoplasias.

### AS AUXINAS E O SEU TRANSPORTE POLAR

A sequência da análise feita durante a discussão dos resultados das séries de ensaios realizados colocou-nos, em última instância, perante o próprio problema do desenvolvimento e crescimento do sistema radicular das plantas que, dentro do âmbito da ortodoxia numa polaridade abstracta, resume, em si, as negativas das reacções da parte aérea.

Assim, quando se ponderam os conhecimentos da biologia geral à luz das novas ideias agora adquiridas, e ao encarar-se o crescimento e o desenvolvimento do sistema radicular, na sua conjunção com a parte aérea, sentimo-nos inclinados a considerá-lo como o substracto dos efeitos limites sobre o qual se há-de erguer o todo fisiológico da planta; o sistema radicular desenvolver-se-á e crescerá, em qualquer região da planta, desde que ela se encontre em condições tais que, seja possível conseguir ali, durante a maior parte do tempo de vida da raiz, uma autoregulação da estase do transporte, por forma a que a dose de auxina se mantenha dentro dos limites do seu potencial rizogénico.

A estase determinante da diferenciação radicular exige, antes de mais, a constância, ou preponderância, dum dos processos do bloqueio auxínico; mais correntemente a ausência da luz, menos frequentemente, e em condições especiais, a meia sombra ou a humidade absoluta dum meio líquido.

Só a ausência de luz, ou só a humidade, são insufficientes para determinar o processo do enraizamento. O sistema radicular numa planta terrestre, mantido permanentemente na ausência da luz, só crescerá en-

quanto a humidade do solo, dentro dos limites teòricamente previstos, contrabalance a estase provocada pela escuridão, pois a auxina elaborada na parte aérea, encontrando nos novos tecidos das raízes constituídas a sua zona natural de difusão, manter-se-á dentro dos limites da proliferação radicular.

Encarada uma só parte do todo radicular e admitindo o subjectivo da análise feita, o meristema terminal duma raiz só funcionará quando a carência hídrica, relativa, da zona em que se encontra, estabeleça o equilíbrio entre os efeitos da humidade e os da ausência da luz e, porque a acção daquela se sobrepõe à da luminosidade, o avanço da raiz só se fará quando a disponibilidade hídrica do solo se encontrar bastante reduzida. Quando tal suceder, ficará desbloqueado o transporte, e o meristema terminal, novamente debaixo da acção rizogénica da auxina, acompanhará de perto o esgotamento dos espaços sucessivamente postos à sua disposição.

É de notar que, a interpretação apresentada pode interessar pela simplicidade com que nos explica o fenómeno, todavia os factos previstos não estão inteiramente de acordo com o que se verificou na variante «meio saturado, na ausência permanente da luz».

Note-se também que o crescimento do sistema radicular só é possível enquanto a forma potencial da energia, nele acumulada, poder ser utilizada, isto é, enquanto encontrar à sua disposição o ar indispensável ao catabolismo das reservas postas à sua disposição, pela parte aérea. Será esta a causa do diferendo observado entre o que experimentalmente se verificou e o que racionalmente se prevê?

Se, por qualquer circunstância, o estado da turgescência elevada ou absoluta for atingido nas células do sistema radicular e durante o período de vida activa da planta, verificar-se-á o bloqueio total do transporte basípeto, e a estase daí resultante reflectir-se-á na parte aérea, traduzida de início, pelo estímulo geral da actividade meristemática, seguidamente, pela actividade anormal do meristema de abscisão da folha.

Dissemos atrás que a estase, determinante da diferenciação e crescimento radiculares, resulta dum justo equilíbrio dos factores humidade e luz, pelo que o condicionalismo que acabamos de expôr poderá, também, ser atingido naturalmente, sempre que a humidade relativa se mantenha sensivelmente constante e a planta se encontre em condições de meia luz.

Daqui poder o sistema radicular dispensar o abrigo da terra ainda que seja ela, para a maior parte dos casos e das plantas, a causa normal da ausência da luz e o regularizador das disponibilidades hídricas.

Assim, na meia luz da floresta equatorial, as epífitas sujeitas a dias e noites constantemente idênticos, isto é a uma síntese uniforme de auxinas, subsistem no estrato epidêndrico onde, a humidade relativa e a meia luz do micro-clima local, lhes assegura o justo equilíbrio da turgescência celular. Aqui, como a totalidade da planta se encontra em condições idênticas de meio, e o estado de turgescência rizogénico difere do vegetativo, a especialização das respostas locais da auxina deverá orientar o crescimento radicular no sentido da meia sombra e o crescimento vegetativo na direcção da meia luz.

Considere-se a raiz duma destas plantas e admita-se que ela, se encontra em condições tais que o seu crescimento está suspenso, em virtude da elevada humidade relativa ter provocado o bloqueio da corrente basípeta que lhe deveria fornecer a auxina em carência relativa. Se, por qualquer circunstância, esta humidade diminuir, serão as células condutoras do sector exposto à meia sombra as primeiras a drenar a auxina e, conseqüentemente, o sector onde a dose de proliferação e distensão celulares será atingida em primeiro lugar, pelo que os órgãos vegetativos impulsionados da meia sombra caminharão para a meia luz. Tenha-se em consideração a forma diversa como reagem os órgãos vegetativos e radiculares à mesma dose de auxina, e facilmente se compreenderá a razão por que o maior crescimento da raiz, no sector da meia luz, impedirá o sistema radicular para a sombra e contacto com a planta suporte.

É perfeita a auto-regulação das epífitas, como perfeito continua a ser o todo das plantas aquáticas. Neste caso, para cada fase da hidrosérie, há que considerar a constância do factor humidade e as pequenas variações da luminosidade, conseqüentes dos limites máximos e mínimos de profundidade a que as plantas dessa fase podem viver; isto abstraindo da competição de outras plantas aquáticas que por um ensombramento suplementar, podem fazer evoluir a fase da hidrosérie em questão.

Um indivíduo nestas condições é um ser vivendo permanentemente em estase auxínica e, por conseguinte, as suas manifestações vitais deverão-se localizar já dentro do âmbito do parafisiológico. Se as conclusões tiradas da análise dos resultados da «série humidade luz» são generalizáveis, diremos que na hidrosérie as plantas concretizam, no seu todo, o que nos foi dado observar nas estacas das variantes «meio saturado de humidade; na ausência permanente da luz». No caule a estase da auxina esbate ou anula a polaridade, pelo que o crescimento do caule destas plantas deve ser preponderantemente plagiotrópico.

No caule destas plantas o conteúdo de auxina deve manter-se, a

maior parte do tempo, para além do fisiológico e por conseguinte as raízes surgirão onde a gravidade ou uma retenção mecânica, determinar a sua acumulação, em dose promotora do fenómeno.

Numa planta destas, em que o transporte da auxina é necessariamente limitado, o caule rizomatoso representa uma sequência ininterrupta de autonomias locais (vide comportamento do abrolhamento e enraizamento do troço inferior das estacas mergulhadas em líquido de Knop); quando, pelo crescimento radicular, se conseguir diminuir o quantitativo das disponibilidades auxínicas locais, o gomo mais próximo ficará desbloqueado e um lançamento surgirá e progredirá, enquanto a dose de auxina se mantiver nos limites da proliferação fisiológica. Pelo menos de início, esse crescimento far-se-á na direcção em que a gravidade provocar mais rapidamente a drenagem da hormona. À medida que esse lançamento se aproximar da superfície livre da água, o efeito da luz vai-se acentuando, e consequentemente a humidade vai desenvolvendo a inibição até que, finalmente, a planta ao entrar em contacto com a própria luz, sem a acção de filtração da água, fica em estase de hormona.

Note-se que a estase pode não ser suficiente para bloquear os órgãos destinados à floração, órgãos estes que sabemos serem especialmente tolerantes e, ao mesmo tempo exigentes em auxina.

Não queremos terminar a análise das reacções das plantas aquáticas sem encarar o seu polimorfismo folhear, pois estamos convencidos que também aqui são aplicáveis os princípios expostos. Assim, dentro do condicionalismo referido atrás, a estase auxínica, normal nestas plantas, deve reflectir-se na forma das folhas, imprimindo-lhes um carácter juvenil, tanto mais marcado quanto aquele estado for acentuado. Desta forma compreende-se que duma mesma planta e de locais imediatamente próximos possam surgir, sucessivamente, folhas em que o carácter juvenil se vai esbatendo em consequência da riqueza auxínica se ter tornado progressivamente mais baixa.

Sem nos encontrarmos, por enquanto, habilitados a analisar mais profundamente esta hipótese, chamamos a atenção para o polimorfismo folhear da *Sagittaria sagittifolia* e para os seus tipos de folha que de início se comportam dentro do quadro atrás referido para, finalmente, quando os crescimentos feitos provocarem a dispersão da riqueza auxínica inicial, se constituírem folhas aéreas obedecendo inteiramente ao determinismo da polaridade.

Em qualquer planta, a idade fisiológica da folha deve traduzir o estado de equilíbrio auxínico que presidiu à sua fase de crescimento

e este estado será tanto mais variável, quanto mais rapidamente variar a duração relativa do dia e da noite, porquanto, em igualdade de todas as outras circunstâncias, incluindo a dispersão consequente dos próprios crescimentos, a forma da folha traduzirá a resultante dos períodos de estase procedentes dos períodos de escuridão e dos períodos de luz que numa planta em equilíbrio correspondem aos períodos de transporte.

Sem termos a pretensão de esgotarmos, ou, sequer, anotarmos, todos os múltiplos aspectos em que o melhor conhecimento do transporte polar das auxinas poderá ser utilizado, pois semelhante pretensão equivaleria a encararmos todos os conhecimentos da biologia, não queremos todavia deixar de analisar o ciclo biológico duma planta com que habitualmente lidamos — a videira.

De acordo com os conhecimentos actuais da biologia, o seu ciclo vegetativo anual pode-se considerar como sucessão de quatro fases: uma de mobilização de reservas que abrange o período compreendido entre o aparecimento do «choro» e o abrolhamento; uma fase de crescimento intenso, que se estende desde o abrolhamento ao máximo da folheação uma fase de constituição de reservas, que vai desde o máximo da folheação à queda da folha; e, por último, uma fase de dormência.

Note-se que, na realidade, a sucessão das fases do ciclo vegetativo da videira é mais complexa do que a referida, pois não podemos abstrair da fase gametófita em que grande parte das possibilidades da planta se concentram para assegurar a perpetuação da espécie.

Não obstante a sistematização feita ser demasiadamente rígida para que possa ser inteiramente verdadeira, não queremos deixar de a discutir em face das hipóteses formuladas. Consideremos uma planta em dormência hiberna, dormência esta que sabemos ser determinada por factores internos, factores estes que agem, quaisquer que sejam as condições do meio aéreo.

Note-se que o período de dormência não determina a paralização total dos fenómenos vitais, pois é precisamente nessa altura que se verifica a fase mais delicada da diferenciação dos primórdios sexuais.

Considerada uma videira, dentro do condicionalismo da dormência, o estado de inibição geral, em que se encontram os fenómenos da multiplicação celular dos tecidos da sua parte aérea, manter-se-á, enquanto o efeito da desidratação provocada pelas baixas temperaturas, em concordância com os efeitos da ausência da luz durante um elevado número de horas, mantiver bloqueado o transporte polar das auxinas.

No sistema radicular o mecanismo de repouso é diverso, porquanto sendo na videira um órgão essencialmente subterrâneo, as respostas, durante o ciclo vegetativo, não dependem da luz, mas da desidratação fisiológica provocada pelas baixas temperaturas; os períodos de dormência dos dois órgãos não são, pois, necessariamente concordantes. Em relação à raiz, o repouso quebrar-se-á logo que a temperatura do solo permita o restabelecimento do estado de turgescência que torna a célula funcional. O «choro» é, conseqüentemente determinado pelas características hereditárias do porta-enxerto, que se reflectem na individualidade diferencial das reacções da célula, e pela temperatura da assentada do solo em que se encontra cada raiz.

Considerando a quebra do repouso da parte aérea, esta verificar-se-á logo que a conjunção dos efeitos da temperatura — pelos seus reflexos no estado de turgescência da célula — e da duração relativa do dia e da noite permitirem desbloquear o abrolhamento através do transporte polar da auxina. Note-se, entre o cessar do efeito inibidor e a evolução do gomo (multiplicação celular) existe um período que corresponde ao que, normalmente, se chama a «fase preparatória do abrolhamento».

É ainda de notar, logo que a temperatura, por mais alta, permita as manifestações da vida, e antes de se restabelecer o transporte polar da auxina, esta, ainda em dose elevada, provoca o já referido «gomo de vidro», primeira manifestação duma tendência neoplásica.

Dentro dos princípios postos, entre a fase da desinibição do abrolhamento e a entrada em actividade vegetativa, deverá existir um período em que a auxina se mantém nos eixos em dose rizogénica, o que determinará ali a existência de primórdios radiculares incipientes, contrariados todavia pelo efeito da luz.

A seqüência dos fenómenos, iniciar-se-á logicamente, a partir das formações cimeiras, pois serão estas as primeiras, logo que se inicie o transporte polar, a ficarem liberas do excesso de auxina que impedia a exteriorização dos fenómenos da vida.

Quebrado o repouso da videira, atingida a dose de proliferação celular, iniciar-se-á o crescimento que, em cada ponto vegetativo, será tanto mais intenso quanto maior for o seu domínio de auto-regulação do consumo de auxina; isto é, um crescimento cimeiro, da auxina elaborada pelo seu sistema folhear, só reterá nos seus tecidos a quantidade que lhe for necessária à plenitude funcional, plenitude que integra todos os outros factores do potencial vegetativo. O excesso de auxina elaborado será carreado pelo transporte polar e de acordo com o deter-

minismo geral da polaridade, do que resulta uma rápida inibição dos gomos ou das formações que na sequência da vara ocuparem posição mais baixa.

Dispensamo-nos de analisar aqui o que se passa no sistema radicular, pois já nos referimos a este assunto.

Considerada uma vara, a dose de auxina aumentará da sua extremidade cimeira para a base, e mais intensamente se a polaridade e a gravidade actuarem no mesmo sentido e direcção. Ao longo do pampano, as folhas exteriorizam, na sua morfologia, o estado de equilíbrio auxínico que se registou durante o período da sua evolução, pelo que as primeiras folhas constituídas devem revelar ainda excesso relativo da auxina (folha fisiologicamente nova); a idade fisiológica das folhas sucessivamente diferenciadas, irá aumentando à medida que forem diminuindo as disponibilidades de auxina.

Continuando o conjunto do sistema folhear a elaborar a auxina, uma vez que os outros factores determinantes do potencial vegetativo se tornam progressivamente menos favoráveis, as disponibilidades daquela substância específica aumentam (conforme o regresso da folha ao aspecto juvenil o atesta), até de novo se atingir uma dose inibidora que marca a fase do máximo da folheação.

Tudo nos leva a crer que o máximo da folheação corresponde a um dos mais complexos períodos do ciclo vegetativo da videira, pois, na proximidade mediata ou imediata, se verifica a diferenciação floral, a alteração do estado herbáceo das uvas, que progressivamente se vão tornando translúcidas ou tomando cor e a queda das folhas constituídas quando do início da rebentação. De momento, só podemos acrescentar que todos estes fenómenos se verificam quando, em consequência da elaboração de auxina, esta ultrapassa o quantitativo que permite a proliferação celular. Sabe-se, experimentalmente, ser mínima, nesta altura, a quantidade de auxina presente nos gomos (F. W. WENT, 1948).

Note-se ainda que esta fase corresponde agora a um período de carência hídrica, visto normalmente o potencial de transpiração exceder a capacidade de absorção e transporte. Nos períodos de seca fisiológica — o que corresponde às horas de luz, em virtude desta provocar a abertura dos estomas — o transporte polar estará bloqueado.

Nestas condições, a dose de auxina aumentará rapidamente e atingirá o quantitativo suficiente para despertar a diferenciação do meristema que provocará a abscisão da folha. Este processo atingirá, sucessivamente, os gomos de ordem mais elevada até que, por último, toda a planta entrará em repouso.

## SUMMARY

In view of studying polar transport of auxin cuttings of poplar were submitted to the following treatments:

1 — Darkening of a band of cortical tissue between the lower and middle thirds of the cutting.

2 — Compression of the phloem at two points in a position identical to the above.

3 — Dehydration of a ring of cortical tissue situated at 5 cm. from the rhizogenic pole. For the purpose the ring alone was maintained in a confined atmosphere of 50 % relative humidity.

4 — Cuttings severed at half their length and the two segments linked by a glass tube containing agar jelly. This treatment was effected in two ways: *a)* lower segment in its original position, *b)* lower segment inverted.

5 — Cuttings divided in three segments and these united by grafting in two ways: *a)* middle segments in its original position, *b)* middle segments inverted.

6 — Cuttings kept in a moisture saturated environment in daylight.

7 — Cuttings kept in a moisture saturated environment in the dark.

8 — Cuttings kept in the atmosphere of an unheated incubator in the dark.

9 — Cuttings kept in the atmosphere of a greenhouse in the dark.

In all the treatments, excepting n.º 6, 7 and 8, two further subtreatments were superimposed: one with the cuttings planted in a mixture of leafmould and sand, the other with the lower ends placed in Knop's solution.

Treatment n.º 9 was effected only in the leafmould-sand mixture. There were two sets of controls: one in leaf mould-sand, the other in Knop's solution and both kept in the laboratory under the same light and temperature conditions.

The following main results were recorded:

Treatment 1 — Formation, above and below the darkened band, of two cauligenic poles, more obvious in leafmould-sand than in Knop's solution. Within the darkened band some root primordia were observed. Above the band bud bursting was irregular.

Treatment 2 — Both subtreatments influenced polar bud bursting on the top portion. In leafmould-sand the lower portion presented a clear cut effect of the compression on the development of top buds. Simultaneously with the inhibiting effect of the treatment on the development of the buds of the top portion, a natural falling off of buds — brittle buds — was observed.

Treatment 3 — The dehydrated ring gave rise to a zone of inhibition of bud opening. This treatment, on the whole, was not clear cut.

Treatment 4 — *a)* original position: in both subtreatments inhibition of bud opening in the upper segment was observed. In leafmould-sand the lower segment behaved as an independent unit and in Knop's solution roots appeared over most of it inclusively at the base of developing buds.

The inhibition of the buds in the upper segment suggested that auxin was drained by gravity into the agar and then reabsorbed by the xylem to reenter circulation.

*b)* inverted position: in both subtreatments complete inhibition of the buds in the top segment was observed. In leafmoul-sand the effect of the treatment was such that inversion of polarity occurred in the tutored segment. In Knop's solution the lower segment was rootless and opening of buds retarded in relation to the top segment; from the wound roots emerged and developed in the agar.

To interpret these responses it is suggested that auxin may be transported basipetally by the xylem tissues and diffused through the medullary rays (?) to the cortical zone where its accumulation would provoke the differentiation of root primordia. As auxin migration in the phloem, when root inhibited, is towards the true root pole — which is observed in cuttings under the influence of light and maintained in a relatively dry atmosphere — the original auxin present in this zone would drain into the agar and the impoverishment obtained would inhibit rooting and unblock vegetative development.

Treatment 5 — *a)* middle segment in original position: in both subtreatments the cuttings behaved as whole units, the middle and top segments reacting less rapidly than the lower due to the temporary blocking of auxin migration by the cicatrization tissues.

*b)* middle segment inverted: good cicatrization was obtained in both subtreatments but bud opening was inhibited in the top segment, delayed in the middle segment and was normal in relation to polarity in the lower segment.

The inhibition in the top segment associated with «brittle buds» seems to lead to the conclusion that the cicatrization between this segment and the middle one constitutes a blocking of the free circulation of auxin and the cicatricial meristem has an effect similar to that of the agar by allowing the recuperation, through the xylem, of the auxin carried basipetally by the phloem and accumulated in the meristematic tissues.

The three segments, in spite of their histological continuity, maintained their individuality showing both rhizogenic and cauligenic poles. These observations point out that it is possible to establish histological continuity whatever the position of the symbionts. However for functional viability the original orientation of the symbiontes is essential.

Treatment 6 — Inhibition of bud opening along the entire length of all cuttings; differentiation of an abundant neoplastic tissue at the base of all buds; differentiation of root primordia especially on the middle third.

Treatment 7 — Retardation of bud development along the entire length of all cuttings; formation of an abundant neoplastic tissue at the base of all buds from the apical end to the level of the nutritive solution; formation of aerial adventitious roots on the middle and top thirds.

Treatment 8 — Clear cut retardation of bud development along the cuttings which however presented small shoots sparsely scattered with curled up chlorotic leaves showing as if a congenital wilting; brittle buds quite generalized; frequent neoplasias at the bud scars; occurrence of adventitious aerial roots.

Treatment 9 — Bud opening relatively retarded and leaves curled up; in some cases neoplastic tissue was observed at the base of the buds, giving rise to the so-called brittle buds.

Treatments 6, 7, 8 and 9 show that only in those cuttings kept in a saturated atmosphere — in the presence or absence of light — were found to be almost entirely inhibited in their development. With regard to treatment 7

which dealt with two diverse factors — maximum cellular turgidity assured by high humidity, and the reduction of turgidity through lowering of membrane permeability and elasticity — it would be expected that this variant would show, in its bud development, a less accentuated form of inhibition. The facts show however that the excessive humidity masks the effect of absence of light and both cases the degree of resulting stasis was sufficient to block bud development.

In those treatments involving only absence of light the lowering of cellular turgidity was insufficient to block auxin drainage and the effect resulted in a greater or lesser retardation depending on whether Knop's solution or leafmould-sand were the media used.

The frequency and occurrence of the so-called brittle buds were thought to be connected with a first stage in the basipetal transport of auxin. It was observed that this phenomenon occurred only in the treatments in which the sets of cuttings were kept in the absence of light and in a saturated atmosphere, especially when in Knop's solution. This observation when related to partial stasis, known to occur in the above two cases, led to consider this as representing a phase of auxin concentration just below that necessary for a generalized blocking of the buds which, with their root forming power, would establish the limit between physiological and parapsychological effect. In reality, when the blocking of auxin increases, at the bud joint a ring of juvenile tissue appears which is possibly in its primordial phase the cause of the falling of bud. A slight deficiency in auxin migration would give rise to «brittle buds»: a greater blocking and its consequent concentration of auxin would lead to the production of aerial roots and later to formation of neoplasms.

In discussing the results it is suggested that root differentiation and development, at least beyond the primordial stage, appear at the frontier between the physiological and parapsychological. This frontier would be reached when auxin blockage is attenuated through absence of light resulting in the formation of aerial adventitious roots from the apical end down to the level of the nutritive solution.

The author attempts, in light of his data, to analyse the growth and development of subterranean, aerial and aquatic root systems and also some phases of the vegetative cycle of the vine.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, C. R. Marques de

1940 Propagação vegetativa da laranjeira azêda. *An. Inst. sup. Agron.* 11:19.

1943 Algumas notas acerca da cultura das fruteiras. *Sep. Bol. Junta Nacional das Frutas.*

BÜRNING, E.

1939 *Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen.* J. Springer, Berlin.

CZAJA, A. Th.

1935 Polarität und Wuchsstof. *Ber. deutsch bot. Gesels.* **53**:197.

DORFMÜLLER, W. und W. MEVIUS

1937 Der Einfluss des Lichtes bei der normalen und «Kunstlichen» Wurzelbildung an Commelinaceen-Stecklingen. *Ber. deutsch bot. Gesels.* **55**:131.

GAUTHERET, R. J.

1942 Hétéro-auxines et cultures des tissus végétaux. *B. de la S. Chim. Biologique*, **24**:13.

HARVEY, E. N.

1920 An experiment on regulation in plants. *Amer. Naturalist* **54**:362.

HEINICKE, A. J.

1924 Catalase activity in dormant apple twigs: its relation to the condition of the tissue, respiration, and other factors. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir*, **74**.

LEK, H. A. Van der

1925 *Over de wortelvorming van houtige stekken.* Diss. Utrecht.

LOEB, J.

1915 Rules and mechanism of inhibitions and correlation in the regeneration of *Bryophyllum calycinum*. *Bot. Gaz.* **60**:249.

1924 *Regeneration from a physicochemical viewpoint.* New York.

RESENDE, F.

1946 Suculentas Africanas V. The influence of the intensity of illumination on the formation of adventitious roots in *Bryophyllum* and *Kalanchoe* (Preliminary Communication). *Port. Acta biol.* **1**:391.

1947 a Suculentas Africanas VI. a luz, factor determinante da polaridade na planta adulta. *Bil. Soc. Broteriana* **21**:53.

1947 b Suculentas Africanas VII. O papel da escuridão e da gravidade na formação de raízes adventícias em *Bryophyllum Daegremontranum* (R. Hamet et Perrier) Berg. *Bul. Soc. Sc. Naturelles* **15**:112.

RIERA, F.

1944 Contribución al estudio de las Fitohormonas. *An. Esc. Per. Agr. y Sup. Ser. Tec. Agr.* **4**:113.

## SACHS, J.

1880/82 Stoff und Form der Pflanzenorgane. I und II. *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 2:452 e 689.

1887 *Vorlesungen ueber Pflanzenphysiologie*. 2.<sup>a</sup> Edição.

## VÖCHTING, H.

1906 Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. *Bot. Zeit.* 64::101.

## VENT, F. W.

1948 Thermoperiodicity in «*Vernalization and Photoperiodism*». Chronica Botanica Co.

## LEGENDA

- Fig. 1*—Série faixa obscurecida, modalidade plantada na terra. Notar a existência de dois polos cauligênicos acima e abaixo da zona protegida com a fita negra.
- Fig. 2*—Série faixa obscurecida, modalidade mantida em líquido de Knop. Tenha-se em atenção a irregularidade do abrolhamento acima da zona protegida da luz, verifique-se ainda o aspecto difuso das raízes em princípio de crescimento. Na zona protegida pela fita negra observa-se a existência dum primórdio radicular.
- Fig. 3*—Série dupla compressão liberiana, modalidade plantada na terra. Rebentação do troço superior concorde com a polaridade. No troço inferior observa-se uma influência nítida da compressão sobre a evolução dos gomos cimeiros.
- Fig. 4*—Série dupla compressão liberiana, modalidade mantida em líquido de Knop. Ainda nesta variante se verifica a influência do tratamento na rebentação polar do troço cimeiro. Notar o aparecimento duma raiz ao nível do embasamento dum gomo.
- Fig. 5*—Dispositivo adoptado para a desidratação duma faixa de tecidos numa atmosfera em que a humidade relativa se mantinha próxima de 50 %.
- Fig. 6*—Série desidratação, modalidade em líquido de Knop. A faixa compreendida entre os dois traços marca a zona exsicada e corresponde a uma zona de inibição. Notar a existência de duas raízes aéreas adventícias.
- Fig. 7*—Série troços unidos com anel de agar, posição direita, modalidade plantada na terra. Notar a inibição quase absoluta do abrolhamento no troço superior. O troço inferior apresenta-se como uma unidade independente.
- Fig. 8*—Série troços unidos com anel de agar, posição direita, modalidade mantida em líquido de Knop. Rebentação do troço superior menos inibida do que a da *fig. 7*. No troço inferior as raízes surgem difusas ao longo da maior parte deste segmento aparecendo inclusivamente no embasamento dos gomos em evolução vegetativa. ●



Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

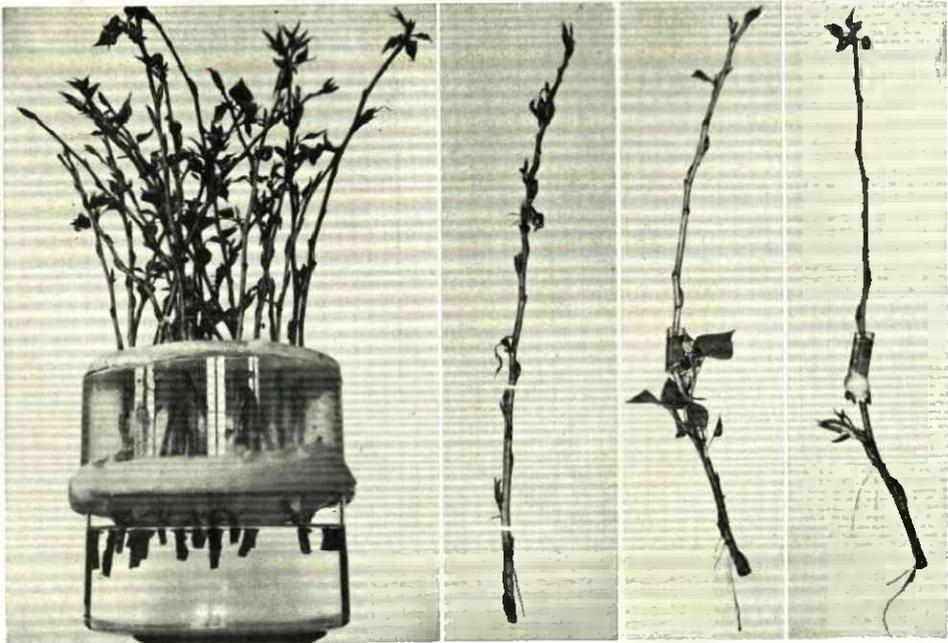


Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8



Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

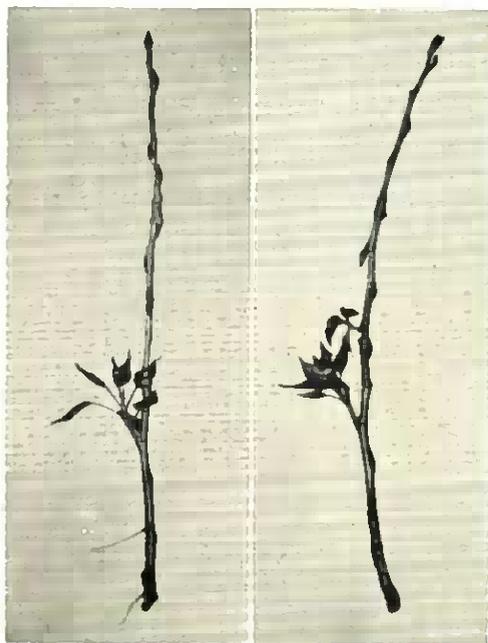


Fig. 13

Fig. 14

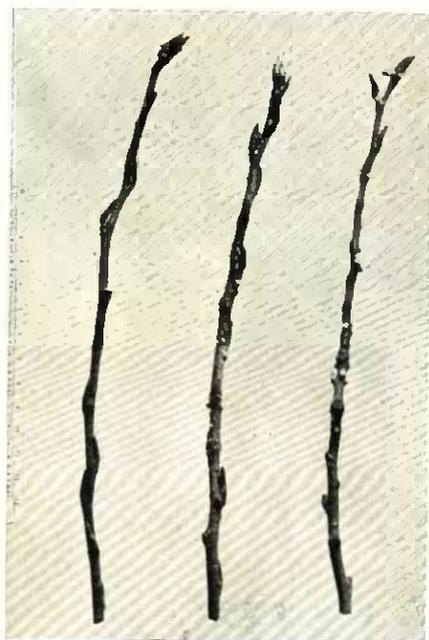


Fig. 15

Fig. 16

Fig. 17

- Fig. 9* — Série troços unidos com anel de agar, posição invertida, modalidade plantada na terra. Inibição absoluta dos gomos do troço superior. A influência do troço tutor é tão intensa que inverte a polaridade do troço tutelado.
- Fig. 10* — Série troços unidos com anel de agar, posição invertida, modalidade mantida em líquido de Knop. Verifica-se ainda uma acentuada inibição do abrolhamento dos gomos do troço superior e certo atraso dos gomos do troço inferior. No polo radicular do troço superior e a partir dos tecidos vivos postos a descoberto pelo corte surgiu uma raiz que se desenvolveu no agar. No troço inferior e no polo fisiologicamente radicular surgem rebentos. O enraizamento encontra-se inibido.
- Fig. 11* — Série dupla enxertia terço médio direito, modalidade plantada na terra. A estaca apresenta-se já constituindo um todo material e fisiológico. O atraso progressivo que se nota no abrolhamento nos terços médio e superior resulta da barragem que, temporariamente, os tecidos cicatriciais oferecem ao transporte da auxina.
- Fig. 12* — Série dupla enxertia, terço médio direito, modalidade mantida em líquido de Knop. O comportamento do terço superior e médio é idêntico ao apontado na Fig. 11, ainda que um pouco mais atrasado. No terço inferior observa-se a dormência dos gomos e a não existência de raízes patentes.
- Fig. 13* — Série dupla enxertia, terço médio invertido, modalidade plantada na terra. Abrolhamento dos gomos do terço superior e médio atrasado ou inibido. O terço superior das estacas comporta-se como uma unidade independente.
- Fig. 14* — Série dupla enxertia, terço médio invertido, modalidade mantida em líquido de Knop. Abrolhamento do troço superior atrasado ou inibido, no terço médio o gomo da extremidade fisiologicamente apical deu origem a um lançamento indicando que, não obstante a continuidade material, se mantém a independência funcional.
- Fig. 15* — Estacas mantidas na atmosfera da estufa de propagação, na ausência permanente da luz. Notar o atraso do abrolhamento e a ausência de raízes aéreas adventícias.
- Fig. 16* — Estacas mantidas na atmosfera duma estufa de culturas e conservadas na ausência permanente da luz. Notar o atraso do abrolhamento e a ausência de raízes aéreas adventícias.
- Fig. 17* — Série estacas mantidas em meio saturado na presença da luz. Notar a inibição geral do abrolhamento e a diferenciação de abundante tecido juvenil na base dos gomos.