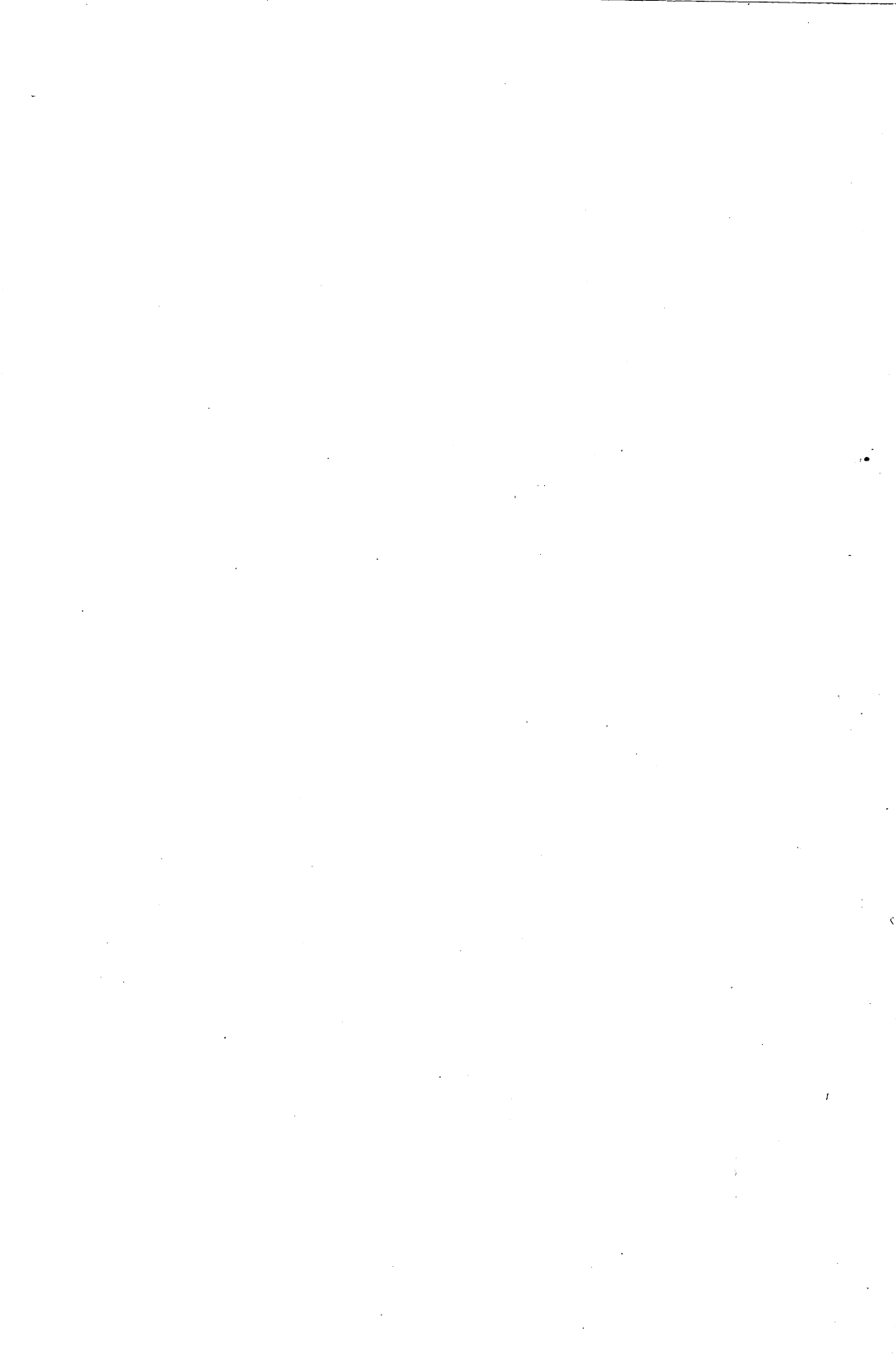


CONSIDERAÇÕES SÓBRE AS CAUSAS DO XEROMOR-  
FISMO FOLIAR

**Karl Arens**

Cadeira de Botânica da Faculdade Nacional  
de Filosofia, Rio de Janeiro.



## CONSIDERAÇÕES SÔBRE AS CAUSAS DO XEROMORFISMO FOLIAR (\*)

**Karl Arens**

Cadeira de Botânica da Faculdade Nacional  
de Filosofia, Rio de Janeiro.

Desde Schimper (1898) consideram-se, em ecologia vegetal, os caracteres morfológico-anatômicos muitas vezes encontrados nas plantas xerofíticas, como úteis no sentido de protegerem o vegetal contra a perda demasiada de água. Assim, as plantas das regiões áridas manteriam um balanço favorável de água, graças às estruturas xeromorfas. Para Schimper o fator água é tão preponderante que êle explica o xeromorfismo observado nas plantas que vivem em substrato saturado de água, pela teoria da sêca fisiológica, quer dizer, pela falta de água por motivos fisiológicos. O fator água, até hoje, é tido, praticamente, como sendo o único que regula a distribuição da vegetação no globo terrestre (Troll, 1956). De fato, é o elemento preponderante e que, pelo balanço entre absorção e perda, através da transpiração, condiciona a vida vegetal, tendo criado, no decorrer dos tempos, plantas adaptadas às condições mais variadas quanto à sua disponibilidade. Os xerófitos esclerófilos e os xerófitos suculentos, são tipos de adaptação muito diferentes ao ambiente sêco. As considerações seguintes referem-se apenas aos problemas relativos aos xerófitos esclerófilos.

---

(\*) — O presente trabalho, baseado numa conferência proferida no 18.º Congresso Internacional de Geografia, Rio de Janeiro, agosto de 1956, foi escrito no Departamento de Botânica da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo e para isso o autor contou com recursos fornecidos àquêl Departamento pela COMISSÃO INTERESTADUAL DA BACIA PARANÁ-URUGUAI, em consequência dos convênios firmados a 22 de setembro de 1955 e a 27 de maio de 1957 entre as duas instituições.

De acôrdo com Walter (1951), citamos os seguintes caracteres morfológico-anatômicos das folhas considerados como sendo de valor para a redução da transpiração, no sentido de Schimper: redução da superfície foliar; nervuras densas; muitos estômatos pequenos por unidade de superfície, muitas vezes situados em covinhas; células epidérmicas pequenas; revestimento com pêlos; paredes externas da epiderme espessadas; esclerênquima muito desenvolvido; cutícula espêssa; camadas cutinizadas; presença de cêra, taninos, óleos voláteis, resinas, mucilagem, várias camadas de paliçadas, etc.

Mais tarde surgiram dúvidas, sôbre a validade da teoria de Schimper, relativamente à utilidade das adaptações xeromorfas. Já em 1914 emprega Kamerling o têrmo "pseudo-xerófitos" para as plantas xeromorfas que possuem uma elevada transpiração. Os trabalhos de Maximov (1923, 1929, 1931) confirmaram que os xerófitos esclerófilos revelam muitas vezes uma transpiração mais intensa que os mesófitos. Schreve (1924) nega tôda a correlação entre xeromorfismo e transpiração. Com êsses trabalhos, por volta de 1930, surgem as dúvidas quanto ao conceito de Schimper, até então tido como uma das hipóteses mais sòlidamente fundamentadas.

Kamp (1930), Ferri (1944) e Evenari (1949) provaram que uma cutícula espêssa não precisa proteger mais que uma muito fina. Boon-Long (1941) demonstrou que a permeabilidade é o fator essencial que reduz a perda de água, mesmo numa folha com a epiderme retirada. A aplicação de uma solução de 0,1 M de açúcar, pode reduzir a transpiração de 36%. Bennett-Clark (1945) achou a transpiração em folhas com pêlos, da mesma ordem que nas mesmas após o afastamento do seu revestimento piloso. A teoria da sêca fisiológica foi também abandonada desde os trabalhos de Stocker (1923) e Firbas (1931), relativamente à vegetação das turfeiras. A mesma teoria foi desaprovada para os halófitos por vários autores (cf. Adriani, 1956).

Wood (1933) encontrou uma vegetação esclerófila no oeste da Austrália, em regiões com a precipitação mais elevada que a evaporação, em, praticamente, todos os menses do ano. Hy-

gen (1953) admite que a adaptação xeromorfa é freqüentemente sem utilidade alguma e pode ser até prejudicial para a planta. Mais dados interessantes nêsse sentido encontram-se ainda nos trabalhos de Shields (1950), Grie (1955), Ferri (1955), Killian (1956) e Stocker (1956). Mas o problema está ainda em aberto e muitos autores afirmam até hoje que os caracteres xeromorfos são adaptações valiosas à resistência contra a sêca, por diminuírem a transpiração.

Foi o trabalho muito valioso de Ferri (1955) que nos deu uma nova idéia sôbre o xeromorfismo e que estimulou as considerações tecidas no presente ensaio. Êsse autor demonstrou que a flora arbórea e arbustiva do cerrado brasileiro possui folhas xeromorfas, dotadas de lenta reatividade estomática e que praticamente nunca reduzem a transpiração, fato êsse que já fora demonstrado anteriormente por Rawitscher, Ferri e Rachid (1943), Ferri (1944) e Rawitscher (1944, 1948), etc.

Ferri (1955) comparou em seu trabalho a transpiração e a estrutura foliar de representantes da flora da caatinga e do cerrado. Verificou que as folhas das plantas do primeiro ecotipo são dotadas d'um xeromorfismo pouco pronunciado, possuindo, ao mesmo tempo, uma boa reatividade estomática e reduzem muito eficientemente a sua transpiração. As plantas no cerrado mantêm os seus estômatos abertos durante o dia todo sem interferir no andamento da transpiração. As folhas, todavia, são de uma estrutura nitidamente xeromorfa. Êste fato surpreendente não se enquadra bem na teoria de Schimper e recomenda uma revisão dos conceitos até hoje formados sôbre as causas do xeromorfismo.

### **Causas possíveis do xeromorfismo.**

Não queremos aquí entrar em discussão detalhada das diversas causas do xeromorfismo, pois a literatura acima citada trata exaustivamente do assunto. Queremos apenas lembrar as seguintes causas possíveis:

- 1 — Água: sua disponibilidade no solo, absorção pela raiz, a eficiência da condução pelo xilema, a trans-

- piração com as suas condições fisiológicas e físicas, concentração elevada do suco vacuolar, etc.
- 2 — Luz: Produção de hidratos de carbono pela fotossíntese, efeito direto da luz sobre o citoplasma, ação sobre a destruição do hormônio de crescimento, etc.
  - 3 — Sais minerais: escassez de elementos minerais e também de micronutrientes.
  - 4 — Fatores plasmáticos ou metabólicos.

A maioria desses fatores e outros mais já foram defendidos por muito autores, primando sempre o fator água com seus efeitos diretos e indiretos. Reina a maior discordância de opiniões, após as provas acumuladas na literatura, segundo as quais as estruturas xeromorfas não precisam ser causadas unicamente pela escassez da água, nem possuir, necessariamente, qualidades protetoras. Parece patente que o problema do xeromorfismo não pode ser resolvido satisfatoriamente da maneira em que foi colocado até hoje.

Um fator ambiente nunca cria estruturas sem ser através do metabolismo. São equilíbrios de reações químicas que se modificam no protoplasma sob a influência das condições do ambiente e cujo resultado, assaz secundário, se manifesta em peculiaridades anatômico-morfológicas. O ambiente age, além disso, sobre o vegetal, por dois modos muito diferentes: 1) sobre o fenotipo durante o ciclo de vida dos indivíduos e 2) sobre o genotipo como processo histórico de seleção dentro de populações geneticamente heterogêneas e por mutações que porventura surjam no decorrer dos tempos.

Se partirmos da hipótese de que os fatores ambientes exercem o seu efeito sobre as reações que se desenrolam no protoplasma, parece óbvio que fatores tais como desidratação, nutrição variada, temperatura e muitos outros, possam alterar equilíbrios metabólicos ou lhes imprimir um certo rumo. Provavelmente deslocam-se os balanços metabólicos mais para um ou mais para outro lado, em consequência da influência das condições ambientes sobre o sistema dinâmico do protoplasma.

Após uma apreciação da literatura sôbre o problema da correlação entre estrutura xeromorfa e xerofitismo, chegamos à conclusão de que a causa mais provável do aparecimento destas peculiaridades anatômico-morfológicas reside num certo tipo de balanço metabólico.

Admitimos que êste tipo seja a proporção entre a quantidade dos hidratos de carbono produzidos pela fotossíntese e a dos usados em vários processos, quer dizer, o quociente:

$$\frac{\text{hidratos de carbono produzidos pela fotossíntese}}{\text{hidratos de carbono usados pelo crescimento, respiração, etc.}} = \frac{C \text{ prod.}}{C \text{ us.}}$$

Quando o uso dos hidratos de carbono é diminuído pela ação de fatores limitantes do crescimento e da respiração, surgirá um excesso dos mesmos. Naturalmente devemos supor que nêste caso, a fotossíntese continue normal. Pode-se, portanto, admitir que os equilíbrios correspondentes aos quocientes

$$\frac{C \text{ prod.}}{C \text{ us.}} = 1; = < 1; = > 1.$$

O quociente 1 indicaria o balanço regular em que a fotossíntese fornece tanto quanto se gasta nos processos normais do crescimento e da respiração. O quociente  $< 1$  só seria possível temporariamente à custa do uso de reservas de hidratos de carbono. O quociente  $> 1$  significaria um excesso de hidratos de carbono produzidos sôbre os usados. Só nêste último caso pode haver xeromorfismo.

Quase tudo que se conhece como característico da estrutura xeromorfa é constituído de hidratos de carbono ou derivados. As folhas xeromorfas contêm, por unidade de volume, muito mais celulose e lignina que as higromorfas ou mesomorfas, devido às membranas espessas, as nervuras muito desenvolvidas, o esclerênquima abundante e a redução do tamanho celular. Celulose, lignina, mucilagem, cutina, cêra, resina, taninos terpenos (óleos essenciais), são hidratos de carbono

ou derivados. Tôdas estas substâncias são consideradas, com muita razão, excretos do metabolismo (Frey-Wyssling, 1935) e que são eliminadas, ou para fora da célula, como membranas, etc., ou para dentro do vacúolo, como no caso dos taninos, etc.

Os produtos da fotossíntese gastam-se no crescimento para a formação de novas membranas celulósicas e para a síntese de novo protoplasma, ou são transportados aos lugares de reserva. Os ácidos aminados que constituem os polipeptídeos, necessitam de ácidos orgânicos para a sua síntese. Estes, por sua vez, derivam de hidratos de carbono. A respiração, queimando açúcares como combustível essencial, é outro fator que diminui a quantidade dos hidratos de carbono disponíveis. O balanço entre produção e uso vai determinar o quanto resta para ser eliminado sob várias formas que, por sua vez, dependerão de fatores genéticos responsáveis pela formação de catalizadores metabólicos específicos dos gêneros e das espécies.

Assim, resta-nos examinar quais as condições que provocam um balanço que conduz ao excesso de hidratos de carbono nas folhas. A fotossíntese, de um lado, deve ser intensa e, de outro, o uso dos produtos da mesma deve ser reduzido. A maior quantidade dos hidratos de carbono é utilizada no crescimento do vegetal, de modo que todos os fatores limitantes do aumento do volume do indivíduo devem produzir um balanço a favor de um superavit em hidratos de carbono. Para simplificar, podemos encarar apenas os dois fatores preponderantes: 1) a fotossíntese em condições de alta produção e 2) a existência de fatores limitantes do crescimento (\*).

Situando assim o problema do xeromorfismo, podemos encontrar muitos fatores limitantes do uso dos hidratos de carbono, que poderão causar um excesso e a sua eliminação com o aparecimento de estruturas xeromorfas. Podem ser fatores limitantes do crescimento: 1) a falta de água que limita por desidratação e 2) a falta de elementos minerais essenciais, como p. ex. o nitrogênio, impedindo a síntese de proteínas, a falta de

(\*) . — Não querendo visar esta simplificação, é natural que qualquer intensidade da fotossíntese, qualquer grau do uso dos produtos da mesma, podem ter como resultado um dos três tipos de quociente acima mencionados. Pois, o resultado depende de proporções e não de valores absolutos.



fósforo e de outros macro- e micro-nutrientes minerais cuja falta manterá o balanço dos hidratos de carbono a favor de um superavit.

Quando citamos êsses fatores limitantes do crescimento, repetimos simplesmente fatos bem conhecidos da botânica aplicada à agricultura. A ecologia vegetal, de um modo geral, não tomou conhecimento dêsses dados, até há pouco, como sendo fatores seletivos da vegetação, exceto o fator água. O balanço  $C \text{ prod.}/C \text{ us.}$  pode também limitar o crescimento pela quantidade exígua dos hidratos de carbono sintetizados, de modo que o excesso, neste caso, pode surgir do lado dos sais minerais. E isto, provàvelmente, acontece quando a fotossíntese é diminuta pela falta de luz,  $CO_2$ , etc. O resultado final será, desta forma, a falta de todos os caracteres tidos como xeromorfos, tornando-se a estrutura anatômica mesomorfa ou até higromorfa. Folhas de sombra ou folhas com exposição para o lado da menor insolação, são exemplos conhecidos. E a vegetação rasteira de plantas umbrófilas, na sombra das matas, se caracteriza pelo higromorfismo, caso não ocorram os fatores que reduzem o uso de hidratos de carbono.

### **Terminologia.**

Nas estruturas morfológico-anatômicas dos vegetais consideradas de valor adaptativo ao ambiente, como, p. ex.: higromorfismo, mesomorfismo e xeromorfismo, relacionados aos vegetais, a saber, higrófitos, mesófitos e xerófitos, pode-se distinguir entre: 1) estrutura somática ou fenotípica adquirida durante o ciclo evolutivo dos indivíduos e não transmissível à geração seguinte e, 2) estrutura constitucional ou genotípica, que é geneticamente adquirida e fixada por seleção através dos tempos. Thoday (1933) distingue entre "xeroplasty", que é a adaptação estrutural fenotípica, devido à plasticidade formativa do indivíduo e "xeromorphy", como caráter constitucional adquirido em defesa à sêca (= xeromorfismo). Acha-mos que esta distinção não satisfaz aos fatos, pois é sabido que muitos xerófitos por constituição genética possuem até grande plasticidade, a qual se manifesta na transformação de suas

estruturas num ambiente úmido (Goebel, 1908). Küster (1916) criou mais acertadamente o termo de trofomorfose, de maior âmbito de aplicação, para assinalar modificações estruturais pelas diferenças da nutrição. Ele distingue ainda, nas trofomorfoses, a hipoplasia e a hiperplasia. Estruturas hiploplastas, de acordo com ele, são pouco desenvolvidas por nutrição insuficiente (folha de sombra, etc.) e hiperplastas representam as mais diferenciadas produzidas num estado de nutrição muito boa (folhas de luz, etc.). A folha xeromorfa, de acordo com esta terminologia, é hiperplasta, devido à hiperalimentação com hidratos de carbono.

Küster idealizou a sua terminologia para designar certos característicos da anatomia patológica, de sorte que o sentido dos seus termos é diferente daquele por nós atribuído, mas ele confere aos fatores nutricionais a maior importância. Emprega ele também o termo metaplasia para designar alterações celulares que não implicam em modificações de volume. Achamos, todavia, que a terminologia empregada no nosso sentido é muito indicada para denominar os estados estruturais causados pelo quociente  $C \text{ prod.}/C \text{ us}$ .

Muitas vezes fala-se em tecido não diferenciado (folha higrofitica ou de sombra, etc.) e diferenciado, quando este apresenta muito esclerênquima, diversas camadas de paliçadas, cutícula grossa, membranas espessas, etc., em suma, os caracteres que se encontram nas folhas escleróficas, xeromorfas ou nas folhas de luz, etc.

Pela hipótese acima desenvolvida não é necessário que a folha xeromorfa seja também a de um xerófito. Por essa razão propomos o termo mais neutro e já conhecido — escleromorfismo — (scleros = duro). A folha de estrutura hiploplasta, pouco diferenciada, p. ex. a dos higrófitos, poderia ser chamada de malacomorfa (malacos = mole). Aliás, o termo xerófito malacófilo já foi empregado por Walter (1951). Teríamos, então, malacomorfismo, mesomorfismo, escleromorfismo ou, com outras palavras, folhas moles de esqueleto membranáceo pouco desenvolvido com a cutícula fina, estômatos grandes, mesófila pouco diferenciada, etc., o tipo intermediário e, por fim, o escleromorfismo com os característicos que coincidem com os

do xeromorfismo atual. Também os termos de hipoplasia e hiperplasia e, intercalando-se ainda “mesoplasia”, poderiam ser usados para caracterizar as estruturas causadas pelo quociente metabólico. O esquema que se segue dá uma idéia da terminologia que prefereríamos empregar com o intuito de desarraigar a correlação direta e considerada quase como sendo absoluta, entre higrófito e higromorfismo e xerófito e xeromorfismo. Não negamos a existência desses tipos ecológicos, mas supomos que seja perfeitamente possível que haja higrófitos malacomorfos, mesomorfos e até escleromorfos, e xerófitos malacomorfos e escleromorfos, pelo efeito de vários fatores, além dos dependentes do balanço de água.

$\frac{C \text{ prod.}}{C \text{ us.}} = 1$	$\longrightarrow$	$\frac{C \text{ prod.}}{C \text{ us.}} = 1 + n$
(higromorfismo) hipoplasia pouca diferenciação <b>malacomorfismo</b>	mesomorfismo mesoplasia diferenciação média <b>mesomorfismo</b>	(xeromorfismo) hiperplasia muita diferenciação <b>escleromorfismo</b>

A folha malacomorfa, segundo a nossa interpretação, pode ser de higrófito ou de xerófito. A folha escleromorfa pode ser de xerófito real ou de higrófito. Montfort (1918) já criou os termos “higrófitos xeromorfos” e “xerófitos higromorfos”, nos seus estudos sobre as plantas das turfeiras européias, que vivem em substrato sempre úmido e que possuem, apesar disso, estruturas xeromorfas. Os xerófitos malacófilos são geralmente ricos em essências voláteis, possuindo na folha muitos estômatos e pequenas células epidérmicas, muitos pêlos, etc., indicando um balanço  $C \text{ prod.} / C \text{ us.} = 1 + n$ , enquanto os higrófitos malacófilos carecem desses caracteres, como indício de um quociente menor. O fator responsável destas estruturas é para nós o balanço  $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$ , que depende de um conjunto de causas e efeitos, ou provenientes de efeitos do ambiente ou de fatores genéticos de sua constituição interna. No escleromorfismo, poder-se-ia ainda distinguir 1) escleromorfismo fenotípico e 2) escleromorfismo genotípico. E nos dois ainda é possível diferenciar entre: a) escleromorfismo xérico, causado pelo balanço desfavorável de água e b) escleromorfismo oligo-

trófico, originado pela deficiência nutritiva de elementos minerais, como, p. ex., concentração insuficiente de N, P, K e outros macro- e micro-elementos.

E' curioso notar que em ecologia e anatomia vegetais tratamos apenas do esqueleto membranáceo. Assim é que uma folha apresenta hipoplasia e hiperplasia "membranáceas". De importância muito maior seria o conhecimento da hipo e da hiperplasia plasmáticas ou da nutrição normal e anormal do citoplasma, como base para as suas funções fisiológicas. E' de supor que a hiperplasia ou escleromorfia membranáceas, principalmente na folha pseudo-xeromorfa, poderia ser acompanhada por hipoplasia ou hipo-nutrição do citoplasma ou de certos defeitos funcionais (pequena capacidade de reter água, estado coloidal modificado, reatividade diminuta, etc.).

### **Escleromorfismo xérico.**

Um elevado número de trabalhos científicos provou que a falta de água pode induzir em mesófitos estruturas escleromorfas. Estas estruturas, de acôrdo com o nosso conceito, são o resultado da eliminação de um excesso de hidratos de carbono quando o quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.} = > 1$ . A fim de que possa haver um superavit de hidratos de carbono, devemos admitir que a fotossíntese se processe normalmente ou sem demasiada restrição imposta pela falta de água. De outro lado, a desidratação dos tecidos deve reduzir o crescimento e, conseqüentemente, o uso dos hidratos de carbono produzidos pela fotossíntese.

**Fotossíntese.** As folhas dos xerófitos esclerófilos parecem bem aparelhadas para efetuar uma fotossíntese intensa, pois possuem um elevado número de estômatos, um sistema extenso de espaços aéreos no mesófilo e muitos cloroplastos em várias camadas paliçádicas. Guttenberg (1927), Guttenberg & Buhr (1935) e Killian (1933) provaram que os xerófitos do Mediterrâneo e da Algéria têm intensa atividade fotossintética logo após as primeiras chuvas. Kostytshev (1930) e Kostytshev e Berg (1930) observaram fotossíntese muito elevada em xeró-

fitos da Transcaucásia e Ásia Central, mesmo durante a época sêca. Harder e Filzer (1931) acharam uma intensa absorção de  $\text{CO}_2$  em xerófitos do Sahara no período sêco.

Um deficit de água nas folhas, em vez de reduzir, até aumenta a intensidade da fotossíntese, como foi observado por vários autores (Tumanow, 1927; Dastur, 1935; Chrelaskvili, 1941). Em folhas de macieira Alekseev (1935) achou o máximo da fotossíntese quando havia um deficit de água da ordem de 10 a 20% e Heinicke e Schilders (1937) notaram que a falta de água no solo reduz a transpiração a 1/4 da normal, enquanto a fotossíntese diminui apenas pela metade.

Simonis (1947) verificou que a fotossíntese aumenta ao redor de 11 — 25% em plantas cultivadas em solo relativamente sêco, em que se desenvolveram também estruturas escleromorfias das folhas. Veihmeyer e Childers (1950) notaram em plantas cultivadas que a fotossíntese continua intensa, produzindo aumento do peso sêco quando a escassez de água já reduz sensivelmente o crescimento. Eckart (1953) concluiu de experiências realizadas com **Centaurea** que um grande deficit de água nos tecidos não tem praticamente influência sôbre a fotossíntese. Ried (195) observou em líquenes, que a fotossíntese continua praticamente normal até a perda de água atingir 99% do teor inicial.

Daí pode-se concluir que a fotossíntese, nos xerófitos, continua intensa quando se manifesta já um certo deficit d'água e que ela sofre menos redução que a transpiração. O fechamento total dos estômatos implica naturalmente em tôdas as plantas na cessação da fotossíntese. Podemos então admitir, perfeitamente, que os xerófitos, tendo a fotossíntese pouco reduzida, enquanto o crescimento já é limitado pela desidratação, poderiam fâcilmente produzir um quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.} = 1 + n$ , o que causaria o xeromorfismo pela eliminação do excesso de hidratos de carbono, da maneira acima explicada. E' fato conhecido que a fotossíntese intensa pode acarretar fâcilmente um excesso de hidratos de carbono quando a falta de água delimita o crescimento (Zalensky, 1904; Yin e Tung, 1948 citados por Iljin, 1957).

**Limitação do crescimento.** A outra grandeza do quociente metabólico é constituída pelo uso dos hidratos de carbono, e disso depende, por seu lado, o crescimento, etc. O deficit de água nas folhas e o alto valor da concentração do suco vacuolar (Walter, 1931) dificultam o crescimento. De fato, a vegetação xeromorfa revela, freqüentemente, um crescimento lento e limitado. A falta de água afeta a atividade de divisão celular nos meristemas e tem uma influência pronunciada sôbre a fase do crescimento por distensão (Meyer e Anderson, 1952). Assim se reduz o volume celular e, concomitantemente, o dos órgãos (Yapp, 1912). As causas dêste fato residem, provàvelmente, na alteração dos equilíbrios enzimáticos que, de acôrdo com vários autores, catalizam mais os processos de hidrólise que de síntese, quando o tecido se desidrata. Amido se transforma em açúcar (Tollenaar, 1925); Spoehr e Milner, 1939), de modo que a concentração dos açúcares aumenta. Parece que as concentrações elevadas de açúcares e que não são aproveitadas no metabolismo, favorecem a excreção de celulose, visto que membranas espessas de celulose se formam também na experiência artificial, no caso de uma plasmólise permanente com 10% de glucose ou 16-20% de sacarose (Klebs, 1888; Haberlandt, 1919). A eliminação de celulose pela formação de camadas sucessivas e excreção de cêras, essências, etc., aparentemente, não é prejudicada pelo estado de desidratação do citoplasma.

Pela desidratação se modifica também a atividade das proteases para o lado da proteólise (Petri e Wood, 1938; Kursanov, 1941). Parece que a síntese das proteínas é muito afetada durante a fase de alongamento celular, que é também caracterizada pelo maior aumento da hidratação da célula, pela maior atuação do hormônio de crescimento e pela maior intensidade respiratória (O'Kelley e Charr, 1933 e De La Pena, 1953). A desidratação citoplasmática reduz, portanto, o tamanho celular e o dos órgãos, o que se observa em tôdas as plantas. O número absoluto das células, aparentemente, é às vezes mantido durante a diminuição do tamanho da folha (Volk, 1937). A redução do tamanho das células epidérmicas e dos estômatos não progride na mesma proporção que a do mesófilo foliar.

Resumindo, podemos dizer que o crescimento diminuto gasta pouco dos hidratos de carbono sintetizados pela fotossíntese, acumulando-se desta forma, um superavit dos mesmos. Os caracteres típicos da folha escleromorfa acima citados podem se explicar através do quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.} = 1 + n$ , seja: 1) pela eliminação do excesso de produtos diretos e indiretos da fotossíntese, seja: 2) pela redução do volume celular em consequência da desidratação citoplasmática. Sob esse ponto de vista, a planta não adquire, como se pensou antigamente, os caracteres escleromorfos, a fim de se proteger contra a sêca, mas sim, pela modificação do conjunto de reações metabólicas impostas pelos fatores ambientes.

### **Escleromorfismo oligotrófico.**

O fator água não é o único que limita o crescimento e, assim, o uso dos hidratos de carbono. Cremos que nem sempre é a falta de água que seleciona os tipos mais pronunciados de plantas escleromorfas. Os fitoecólogos limitam-se demais ao estudo do fator água, deixando de lado o acervo de conhecimentos acumulados pela pesquisa experimental na agricultura, relativa à influência da nutrição mineral sobre a morfologia e a anatomia de vegetais cultivados. Molliard (1907, citado por Czapek, 1913), Dassonville (1897-1898, cit. por Czapek, 1913) e Kiessel (1906, cit. por Czapek, 1931) observaram que a falta de sais na alimentação pode produzir alterações anatômicas também no sentido do escleromorfismo. Muitos outros desses trabalhos mais antigos foram citados por Czapek (1913), Küster (1916) e Mothes (1932). Benecke-Jost (1923, p. 73 dizem que o desenvolvimento extraordinário do esclerênquima nos xerófitos talvez não seria causado pela falta de água, aludindo ao fato de que as estruturas xeromorfas aparecem também nas culturas em soluções nutritivas, deficientes em certos sais minerais. Mothes foi o primeiro que idealizou a hipótese de que as estruturas xeromorfas poderiam ser causadas pela falta de elementos minerais e, principalmente, do nitrogênio. Wood (1934) pensa que a deficiência de bases possa selecionar a vegetação xeromorfa e Beadle (1952) supõe que a causa da seleção

de tipos de vegetação escleromorfa pudesse ser a falta de nitrogênio e de fósforo. Parece que a falta de P causa os mesmos característicos estruturais como a deficiência de N (Wallace, 1951). Shields (1951) admite que a falta de N acarreta xeromorfismo. Segundo Tumanov (1927), são vários os fatores que podem produzir escleromorfismo, a saber: falta de água, poda das raízes, noites frescas e nutrição mineral deficiente. Interessante é também notar que Laurent (1904) e Molliard (1906) conseguiram escleromorfismo pela nutrição artificial com soluções de açúcar. Convém ainda mencionar o efeito que exerce a nutrição mineral sobre a transpiração reduzindo-a (p. ex. pelo potássio) ou aumentando-a (p. ex. pelo cálcio), de modo que os elementos minerais podem afetar indiretamente a economia de água (Schmalfuss, 1936; Arland, 1952; Scheffer e Welte, 1955) e desta forma a estrutura anatômica.

Todos êstes efeitos sobre a estrutura escleromorfa podem ser explicados através do quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$  e a eliminação do excesso de hidratos de carbono ou derivados. Trataremos, a seguir, mais detalhadamente, do efeito do quociente metabólico sobre o escleromorfismo oligotrófico causado pela falta de nitrogênio.

### **Escleromorfismo somático por falta de nitrogênio.**

Klebs (1903) notou primeiro que a proporção entre o nitrogênio e os hidratos de carbono é da maior importância para o desenvolvimento em geral e para as estruturas morfológico-anatômicas. A íntima correlação entre o metabolismo do nitrogênio e dos hidratos de carbono é hoje um fato bem conhecido, pois a síntese das proteínas plasmáticas depende do nitrogênio assimilado e dos derivados de hidratos de carbono, de sorte que o nitrogênio do solo e os produtos da fotossíntese são indispensáveis à síntese do protoplasma e, assim, ao crescimento. Kraus e Kraybill (1918) estabeleceram quatro proporções diferentes de C : N e atribuem a elas as causas essenciais do crescimento vegetativo ou reprodutivo. Além do mais, reconheceram que pouco C em relação ao suprimento de N causa tecidos delgados com membranas celulósicas muito finas. Muitos hidratos



de carbono disponíveis e pouco N causam tecidos lenhosos, folhas pequenas e muito tecido mecânico. Welton (1928) observou em aveia e trigo, Schneider (1936) em **Pelargonium** e Mothes (1932) em várias plantas, que a falta de nitrogênio causa escleromorfismo. Nightingale (1937), em seu resumo sobre o metabolismo do nitrogênio das plantas, diz o seguinte: "Also the plants are typically stiff and woody when nitrate is low, owing to thick cell walls and the formation of mechanical fibers, sclerenchymatous tissue etc." "The leaves of such plants usually have a thick cuticle and epiderms; in short, the effect is to produce a relatively xeromorphic plant."

Os trabalhos de Turner (1922), Mothes (1932), Russel (1937), Dykyj-Sajfertová (1941), Müller-Stoll (1947), Simonis (1948), Nightingale (1948), Richter (1952) e Schwabe (1953) confirmaram as conclusões de Nightingale (1937) e acrescentaram ainda que a falta de N causa: nanismo, maior desenvolvimento das raízes em relação às partes aéreas, redução do número e tamanho das folhas, escleromorfismo, redução da superfície foliar, maior número de estômatos por superfície foliar, maior densidade e desenvolvimento das nervuras na folha, isto é, todos os caracteres tidos como característicos dos xerófitos escleromorfos.

A alteração do quociente  $C \text{ prod.}/C \text{ us.}$  pela falta de N, pode ter como consequência o escleromorfismo, quando a fotossíntese não sofre limitação. Neste caso temos que exigir que a fotossíntese não seja limitada, resultando um quociente do valor  $1 + n$  e, por conseguinte, um excesso de hidratos de carbono. Segundo Moore e outros (1921), a fotossíntese de algas marinhas já é normal com N assimilável na proporção de 1 : 120.000.000, na água do mar. Schulte (1942) verificou que o fator N tem pouca influência sobre a fotossíntese de **Chlorella**. Conforme Russel (1937), a adubação com N aumenta a superfície foliar, mas não a fotossíntese e Lundegardh (1932) verificou uma fotossíntese mais intensa em aveia quando se aplica reduzida adubação de N, do que com fornecimento mais abundante desse elemento. Schmid (1941) obteve o mesmo resultado na mesma planta. Parece, assim, que

certa deficiência de N não limita, necessariamente, a fotossíntese.

A concentração realmente pequena do nitrogênio assimilável no solo limita, freqüentemente, o crescimento, devido à impossibilidade da síntese das proteínas do protoplasma. De um modo geral, o vegetal é muito mais facilmente afetado no seu desenvolvimento por fatores que limitam o crescimento através da deficiência de elementos minerais do que pela fotossíntese deficiente. Assim, deve ser mais freqüente um excesso de hidratos de carbono nos tecidos, no habitat natural, que um de substâncias nitrogenadas. Kraus e Kraybill (1918), seguidos por muitos autores, principalmente na Botânica aplicada, atribuem, com razão, a maior importância ao quociente C/N. Este quociente é só um caso particular do nosso C prod./C us. e que enquadra os fatores limitantes do desenvolvimento como água, N, P, micronutrientes, etc., pois, na realidade o N afeta o balanço pelo desaparecimento dos hidratos de carbono usados após a transformação em cetoácidos para a síntese dos compostos protéicos. Por esta razão, um excesso de nitrogênio produz tecidos malacomorfos e a sua falta acarreta escleromorfose, da mesma forma como o excesso ou falta de água.

A falta de N pode ter ainda efeitos acessórios. Pleasants (1930) e Desai (1937) observaram que a falta de nitrogênio reduz a reatividade estomática, quer dizer a rapidez do fechamento dos estômatos, enquanto que a adubação com este elemento torna essa atividade mais eficiente. De acordo com isto, notaram vários autores (Schmid, 1941; Schmalz, 1953) que a adubação com sais nitrogenados reduz a transpiração. É de se concluir que, pela falta de N, os estômatos ficam abertos, sem reagir. No caso do balanço favorável de água, a planta pode também realizar fotossíntese mais intensa, o que conduz, como resultado final, a aumento do valor do quociente C prod./C us.

A deficiência de nitrogênio afeta principalmente o crescimento por distensão celular (Burstroem, 1947), de modo que as células crescem menos de volume na falta de nitrogênio,

da mesma forma que na falta de água. A fase do aumento do volume celular é acompanhada por intensa síntese de proteínas (De La Pena, 1953; O'Kelley e Karr, 1953). Plantas que sofrem falta de N aumentam logo a intensidade de respiração quando supridas de sais de nitrogênio, indicando síntese intensa de proteínas com gasto concomitante de hidratos de carbono (Moyses, 1948).

### **Escleromorfismo constitucional por falta de nitrogênio.**

O escleromorfismo acima tratado é somático ou fenotípico, de acordo com a nossa terminologia. Os fatores limitantes do uso dos hidratos de carbono, seja a água, seja o nitrogênio ou qualquer outro, podem produzir o escleromorfismo durante o ciclo da vida do indivíduo, sem transmitir a estrutura escleromorfa às gerações seguintes, como nos casos de escleromorfismo xérico e oligotrófico acima referidos.

O escleromorfismo constitucional ou genotípico se fixou no genôma por seleção natural durante longas épocas passadas e foi transmitido às gerações seguintes. Mas mesmo no escleromorfismo geneticamente fixado é possível modificar as estruturas morfológico-anatômicas dentro dos limites da plasticidade do vegetal durante o seu ciclo de vida. Ninguém duvida da existência de tipos de vegetação que são adaptados estruturalmente às regiões secas por caracteres geneticamente fixados. Esse conceito é básico para a fitogeografia e a ecologia. Existe, portanto, o escleromorfismo xérico constitucional ou genotípico.

Surge a questão se há também exemplos de escleromorfismo oligotrófico causado por falta de nitrogênio e que seja genotipicamente fixado. Parece que um caso destes foi descoberto na vegetação das turfeiras do clima temperado. Na associação vegetal das turfeiras úmidas prevalecem representantes escleromorfos. Desde Schimper explica-se o "xeromorfismo" destas plantas pela seca fisiológica, mas Stocker (1923) e Firbas (1931) provaram que estes "xerófitos" transpiram muito sem reduzir a abertura estomática e que a seca fisiológica não existe. Mothes (1932) externou primeiro a opinião

de que o xeromorfismo pudesse ser causado nesta vegetação pela falta de N. porque **Drosera**, uma planta insetívora da mesma associação, carece do escleromorfismo, devido à nutrição adicional com nitrogênio. Müller-Stoll (1947) e principalmente Simonis (1948) provaram por meio de culturas com fornecimento variável de N. que o escleromorfismo da vegetação escleromorfa das turfeiras é causado pela pobreza do substrato em compostos nitrogenados assimiláveis. Quando se adicionava N diminuía o escleromorfismo. É deveras interessante que os caracteres escleromorfos se tornam menos pronunciados em turfa sêca que na saturada de água, mas isto se explica fãcilmente com o aumento da fotossíntese devido aos estômatos abertos na cultura úmida. Nêste caso, torna-se o quociente  $C \text{ prod.}/C \text{ us.}$  maior do que no ambiente sêco onde, provãvelmente, os estômatos fecham por movimento hidroativo. Surge então o paradoxo aparente da existência de higrófitos xeromorfos (Montfort, 1917), mas esta contradição desaparece aplicando-se o nosso conceito do quociente  $C \text{ prod.}/C \text{ us.}$  que explica também o aparecimento de escleromorfismo em higrófitos. E não é necessário que o fator que causa a estrutura escleromorfa seja a falta de água. Pode ser também a escassez de nitrogênio, como no caso dêste escleromorfismo da associação das turfeiras e, talvez, de P, de acôrdo com Tamm (citado por Walter e Ellenberg, 1956).

Cremos que se pode considerar esta vegetação como selecionada num longo período de tempo, originando-se um escleromorfismo oligotrófico genotipicamente fixado.

Recentemente apareceram vários trabalhos citados por Billings (1957) que advogam o efeito seletivo do teor mineral do solo sôbre a vegetação. Começa-se a pensar que ao lado do fator água pode também a falta de elementos minerais ter contribuído para selecionar as associações vegetais caracterizadas por estruturas morfológico-anatômicas típicas.

### **Considerações gerais.**

Se as estruturas morfológico-anatômicas dependem, de um lado do genôma, e de outro, em larga escala, de equilí-

brios metabólicos, como procuramos explicar acima, não é de admirar que um grande número de fatores seja capaz de interferir com elas. Não queremos discutir as explicações teleológicas que atribuem à estrutura xeromorfa um papel protetor.

Ferri (1955), de cujo trabalho partimos, explica as diferenças de estrutura e de comportamento fisiológico, nas vegetações do cerrado e da caatinga pela seleção de uma combinação de fatores anatômicos e fisiológicos. Seriam, na caatinga, os fatores de proteção fisiológica ligados a poucos elementos de defesa anatômica, dando-se o inverso no cerrado. Esta interpretação poderia também explicar a frequência de estômatos situados no fundo de pequenas covas, no cerrado e a sua relativa infreqüência na caatinga. Parece-nos que as covinhas são causadas pelo espessamento das membranas externas da epiderme, visto que já Schimper (1891) conseguiu em **Sonneratia acida** cultivada com NaCl, folhas com estômatos mergulhados pelo espessamento das membranas epidérmicas, e estômatos ao nível da epiderme das culturas sem NaCl, devido à falta deste espessamento. Pode-se também explicar o fenômeno aplicando nosso conceito do quociente metabólico, admitindo que o NaCl limite o crescimento de **Sonneratia acida** em relação à cultura sem esse sal.

Precisa-se ter também em mente o fato de que as folhas mais escleromorfas, quando adultas, não manifestam nenhuma dessas estruturas, quando novas. São desprovidas de espessamento de membranas, nem possuem esclerênquima nem estômatos mergulhados, mesmo quando estes são pronunciados na folha adulta. Justamente nesta fase do desenvolvimento ontogenético, influencia, provavelmente, o quociente metabólico a diferenciação dos tecidos, ou para o lado de uma hipoplasia, ou para o de uma hiperplasia. Inúmeros trabalhos provam que os fatores ambientes modificam a anatomia foliar nas folhas da mesma planta, e até em duas de posição oposta, quando recebem influência diferente do ambiente.

Walter (1931) admite que a causa final do aparecimento do escleromorfismo dos xerófitos é a elevada concentração do

suco vacuolar. Mothes (1932) atribuiu estas estruturas à falta de nitrogênio. Mas êle raciocina praticamente como Walter, pensando que a deficiência dêste elemento pudesse elevar a concentração do suco celular. De acôrdo com a nossa hipótese, o quociente do metabolismo  $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$  deve-se elevar nêsses casos, devido à concentração do suco vacuolar em açúcares não usados.

Os xerófitos escleromorfos acumulam, freqüentemente, mais sais, principalmente de potássio, no suco vacuolar, em comparação com a concentração dos açúcares (Walter, 1951). Além disso, há plantas esclerófilas sempre-verdes da flora européia e as das turfeiras, nas quais a concentração do suco vacuolar é da ordem de grandeza das concentrações nos mesófitos. E nós encontramos em folhas tipicamente escleromorfas, de plantas do cerrado de Emas, valores relativamente baixos da concentração de suco vacuolar. Parece que a correlação entre escleromorfismo e concentração dos sucos vacuolares não pode ser direta.

Parece-nos mais provável que haja uma relação entre os açúcares disponíveis não usados no crescimento, etc. e a acumulação ativa de sais, de modo que a energia derivada da respiração possa ser maior para realizar o trabalho da acumulação de sais nos tecidos foliares. De fato, é sabido que a acumulação de sais pelas raízes é favorecida pelo fornecimento de açúcares. Mas o fenômeno de acumulação ativa de sais é sem dúvida alguma um mecanismo comum a tôdas as células vivas, inclusive as das folhas, de sorte que a folha, com mais hidratos de carbono disponíveis, pode, talvez, também acumular e reter mais sais minerais.

Este fator energético de que depende, junto com outros, a faculdade de acumular e reter sais, dentre os quais se destaca o potássio, me parece o mais importante para a resistência do citoplasma ao dessecamento. Os vegetais de lugares sêcos contêm muitas vezes uma concentração elevada de potássio nos tecidos foliares (Iljin, 1932). A resistência contra a sêca foi relacionada, desde há muito tempo, ao ion potássico (Levitt, 1956).

A luz é um outro fator que tem servido para explicar o escleromorfismo, como p. ex. no caso do velho problema das diferenças anatômicas entre as folhas de luz e as de sombra. A hipótese do quociente metabólico, todavia, parece também aplicável a êste fenômeno, visto que maior intensidade de luz causa, sem dúvida, maior intensidade fotossintética. A folha de luz torna-se, assim, mais escleromorfa, devido à eliminação de um excesso de hidratos de carbono. Depõem, aparentemente, contra nossa suposição, as observações de Nordhausen (1903) e Smith (1934), segundo as quais a estrutura da folha já é determinada no botão. Esta "préformação", todavia, se dá sob a influência do estado de nutrição da planta. Mais ainda, foi demonstrado por Nordhausen, que mesmo um ramo cortado da árvore pode produzir folhas que formam a estrutura de acôrdo com a sua antiga posição na copa, quando se desenvolvem sob iluminação artificial. Mas, mesmo neste caso, prevalece para nós o efeito do quociente metabólico, porque é bem conhecido que um ramo de luz contém mais reservas acumuladas do que um de sombra.

A luz interfere também na formação de tecidos por intermédio de sua ação sôbre o hormônio de crescimento. Delisle (1938) admitiu que o desenvolvimento da folha seja relacionado ao hormônio de crescimento e à sua destruição parcial pela luz. Deste modo, nos xerófitos, geralmente muito expostos à luz solar, pode-se modificar o crescimento celular pela destruição do ácido indolil-3-acético. Mas, da mesma forma é admissível que a deficiência em nitrogênio possa reduzir a concentração do hormônio, por se originar êste do metabolismo protéico. A deficiência em micronutrientes, como, p. ex. a do zinco, afeta a síntese do hormônio, contribuindo à redução do crescimento (Reed e Dufrenoy, 1942; Tsui, 1948). Parece assim provável que as condições oligotróficas possam modificar ou reduzir o desenvolvimento foliar com redução do crescimento em geral, fenômeno êsse que deve ter como consequência um aumento do quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$

O hormônio de crescimento tem ação diferente sôbre as nervuras e o mesófilo foliar (Went e Thimann, 1937; Skog,

1951). O fato da folha escleromorfa possuir o retículo das nervuras mais desenvolvido, poder-se-ia relacionar à destruição menor sofrida, por causa da ação da luz no tecido denso da nervura, que no mesófilo menos compacto, situado por entre as nervuras.

Mesmo em circunstâncias muito peculiares, em que, p. ex., o pré-tratamento de sementes (Henkel, 1954) tem como consequência o aparecimento de caracteres escleromorfos das folhas, ou no caso da formação de elementos esclerenquimáticos após o choque mecânico (Bünning e Timmermann, 1948), cremos tratar-se de modificações metabólicas, com alteração do quociente metabólico.

Citamos acima observações de Tumanov (1927), sobre diversos fatores que conduzem ao escleromorfismo. Apreciamos suficientemente, a falta de água e o oligotrofismo mineral, dentre as causas por êle citadas. Menciona êle ainda o efeito das noites frescas e o da poda das raízes. Também êstes dois fatores enquadram-se em nosso esquema. A temperatura baixa da noite reduz ou impede a emigração dos açúcares da folha, mantendo dêste modo mais elevado o quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$  nos tecidos foliares. A perda das raízes reduz tanto o fornecimento de água quanto o de sais minerais, reduzindo, ainda, o uso dos hidratos de carbono pela diminuição do volume radicular. O conjunto dêstes efeitos devia aumentar o valor do quociente metabólico com a consequente formação de caracteres escleromorfos nas folhas, de acôrdo com a nossa hipótese.

Até o fator tempo pode influir no quociente metabólico, quando os fatores limitantes do crescimento estão presentes ou ausentes em apenas certa fase do desenvolvimento do vegetal. Na mesma planta podem, assim, se formar órgãos de estrutura diferente, de acôrdo com a ação dêstes fatores em fases diferentes do desenvolvimento.

Limitamo-nos, neste ensaio, propositalmente, ao escleromorfismo foliar. O quociente metabólico afeta, entretanto, a planta tôda. Por esta razão tanto a falta de água como a de N ou de P favorecem o desenvolvimento das raízes, relativamen-



te às partes aéreas, visto que o crescimento se realiza mais facilmente no lugar onde o elemento deficiente é logo acessível sem necessidade de ser transportado. O crescimento maior dos órgãos subterrâneos conduz a certa auto-regulação pelo aumento da própria capacidade absorptiva por intermédio da maior disponibilidade de açúcares para a respiração.

Parece que a admissão de um princípio mais geral e que inclui as causas mais variadas e não só a falta de água, fornece uma explicação mais adequada do escleromorfismo e também dos outros "morfismos". As controvérsias sobre a origem e a significação do escleromorfismo parecem tornar-se de solução mais fácil, pois a hipótese explica que o escleromorfismo de associações vegetais encontradas na natureza pode ter diversas causas. A nossa hipótese também não exclui que os caracteres morfológico-anatômicos, como as membranas espessas, cutícula, cêra, etc., uma vez formados, possam ter, secundariamente, certo papel no sentido de diminuir a perda de água.

### RESUMO

O autor tenta uma nova interpretação do escleromorfismo foliar, admitindo que as estruturas morfológico-anatômicas sejam causadas pela interferência do ambiente nos fenômenos metabólicos. Supõe que o quociente metabólico

$$\frac{\text{hidratos de carbono produzidos pela fotossíntese}}{\text{hidratos de carbono usados pelo crescimento, respiração, etc.}} = \frac{C \text{ prod.}}{C \text{ us}}$$

seja a causa principal tanto do xeromorfismo como do higromorfismo.

Quando um fator limita o uso dos hidratos de carbono sem alterar a fotossíntese, o quociente torna-se maior que 1 e surge um excesso dos produtos da fotossíntese, que será eliminado sob a forma de membranas espessas, esclerênquima, cutícula, cêra, etc., podendo, também, acarretar uma diminuição do tamanho celular.

O uso dos hidratos de carbono pode ser reduzido pela falta de água ou de elementos minerais, etc. À base desta hipótese parece necessário modificar a terminologia até hoje usada. Propõe o autor os seguintes termos: malacomorfismo, mesomorfismo e escleromorfismo, no sentido do aumento progressivo do quociente metabólico. De acôrdo com esta nomenclatura desaparece a antiga correlação direta entre xeromorfismo e xerofitismo, pois admite-se que possam até existir higrófitos escleromorfos e xerófitos malacomorfos. Escleromorfismo pode ser causado tanto pela falta de água em ambientes xéricos (escleromorfismo xérico = xeromorfismo no antigo sentido), como pela falta de elementos minerais (escleromorfismo oligotrófico = pseudo-xeromorfismo). O escleromorfismo causado por diversos fatores limitantes do uso dos produtos da fotossíntese, pode ser fenotípico ou genotípico. Segundo a hipótese desenvolvida podem ocorrer associações vegetais escleromorfas na natureza, ou por falta de água ou por escassez de elementos minerais, ou, ainda, por outros fatores. O autor explica mais detalhadamente de que maneira o quociente  $C \text{ prod.} / C \text{ us.} = 1 + n$  produz o escleromorfismo xérico e o escleromorfismo oligotrófico, causado pela falta de nitrogênio assimilável.

Após algumas considerações gerais, chega à conclusão de que o escleromorfismo é conseqüência do quociente metabólico que, por sua vez, sofre a influência de vários fatores ambientes. Supõe que depende também dêste quociente o poder dos tecidos foliares de acumular sais, destacando-se dentre os ions concentrados, o do potássio, o qual determina, provavelmente, a resistência do citoplasma ao dessecação.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser versucht eine neue Loesung fuer das Problem der Xeromorphie des Blattes. Die morphologisch-anatomischen Strukturen des Blattes haengen wahrscheinlich von Stoffwechsel-Gleichgewichten ab, die durch Umwelts-Faktoren

wesentlich beeinflusst werden. Es wird die Annahme gemacht, dass der Quotient

$$\frac{\text{Menge der durch die Photosynthese produzierten Kohlehydrate}}{\text{Menge der durch Wachstum, Atmung, etc. verbrauchten Kohlehydrate}} = \frac{C \text{ prod.}}{C \text{ us}}$$

die Hauptursache ist fuer das Entstehen der Blattstrukturen. Wird sein Wert groesser als 1, dann bilden sich im Blatt xeromorphe Strukturen und umgekehrt hygromorphe, wenn er klein ausfaellt. Neben der Intensitaet der Photosynthese bestimmen die Faktoren die den Verbrauch der Kohlehydrate begrenzen die Groesse des Quotienten. Erreicht sein Wert  $1 \div n$ , dann kommt es zu einen Ueberschuss von Kohlehydraten, die nicht verbraucht werden und darum zur Ausscheidung gelangen als dicke Zellulosemembranen, Sklerenchym, Kutikula, Wachs, etc. Gleichzeitig kann eine Verminderung des Zellvolumens erfolgen, aus Gruenden die erklart werden.

Der Quotient  $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$  wird groesser als 1 bei ungehinderter Photosynthese, wenn der Verbrauch der Kohlehydrate gehemmt wird. Besonders wirksam in dieser Hinsicht scheinen die Faktoren zu sein, die das Wachstum begrenzen. Dazu gehoeren aber nicht nur Wassermangel, sondern auch Mineralstoffe und andere Faktoren. Nach dieser Betrachtung ergeben sich verschiedene Ursachen der Xeromorphie, sodass auch eine Aenderung der Nomenklatur angezeigt erscheint, um die alte Vorstellung von dem notwendigen Zusammenhang von Xeromorphie und Xerophytismus auszuschalten.

Es wird folgende Terminologie vorgeschlagen: Malakomorphie (Weichblaetter), Mesomorphie, Skleromorphie (Hartblaetter), entsprechend der Zunahme der Groesse des Quotienten von 1 zu  $1 + n$ . Danach kann es skleromorphe Hygrophymen geben, sowie malakomorphe Xerophymen. Die Skleromorphie kann ebensogut, durch Wassermangel erzeugt werden (xerische Skleromorphie = Xeromorphie), oder durch Mineralsalz-mangel (oligotrophe Skleromorphie = Pseudo-Xeromorphie). Ausserdem koennen natuerlich beide Arten von Skleromorphie als phenotypische oder als genotypische

Ausbildungen vorliegen, sodass in der Natur auch Hartlaubvegetationen vorkommen koennen, die dem oligotrophen Typ zugeordnet sind.

Im einzelnen werden naeher behandelt die xerische und die Stickstoff-oligotrophe Skleromorphie, die beide auf den Quotienten  $C \text{ prod./}C \text{ us.} = 1 \div n$  zurueckzufuehren, sind, wobei Wassermangel, bzw. Fehlen von Stickstoff, den Verbrauch der Kohlehydrate begrenzen, sodass der entstehende Ueberschuss ausgeschieden wird und so die skleromorphen Merkmale erzeugt.

Nach einer kurzen Diskussion der bisher angenommenen Ursachen der Skleromorphie wird geschlossen, dass sie alle sich auf den Stoffwechsel-Quotienten zurueckfuehren lassen. Von ihm duerfte auch indirekt die Faehigkeit der Blattzellen abhaengen, Salze, besonders Kalium, zu akkumulieren und festzuhalten und damit die Protoplasmaproteine gegen Entwaesserung widerstandsfaehig zu machen durch Kolloid-Stabilisation, die an einen Erregungsvorgang geknuepft zu sein scheint.

#### BIBLIOGRAFIA

- ADRIANI, M. J. — Der Wasserhaushalt der Halophyten. Em: Handb. d. Pflanzenphysiol., Berlin, III: 902-914. 1956.
- ALEKSEEV, A. M. — Influence of water content of leaves upon photosynthesis. Bot. Zhur. SSSR 20: 227-241. 1935.
- ARLAND, A. — Die Transpirationsintensitaet der Pflanzen als Grundlage bei der Ermittlung optimaler acker- und pflanzenbau-licher Kulturmassnahmen. Abh. sächs. Akad. Wiss., Math. naturwiss. Kl. 44: 1-80. 1952.
- BENECKE, W. u. L. JOST — Pflanzenphysiologie. Jena 1923. (Vol. II, p. 73 — de Jost).
- BENNET-CLARK, T. A. — Adaptation to drowght. Sci. Jour. Roy. Coll. Sci. 15: 99-102, 1945.
- BOON-LONG, T. S. — Transpiration as influenced by osmotic concentration and cell permeability. Am. Jour. Bot. 28: 333-373. 1941.
- BÜNNING, E., L. HAAG u. G. TIMMERMANN — Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. Planta, 36 (1-2): 178-187. 1948.

- BURSTRÖM, H. — Fysiografisca Sällskapetets Förhandl. (Lund), 17: 1. 1947.
- CHRELASKVILI, M. N. — The influence of water content and carbohydrate accumulation on the energy of photosynthesis and respiration. J. Trudg. Botan. Inst. Acad. Sci. U. S. S. R. Ser. IV. 5: 101-137 (c/ resumo inglês) 1941.
- CZAPEK — Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl. Vol. 1, 211. 1913.
- DASTUR, R. H. — The relation between water content and photosynthesis. Ann. Bot. 39: 769-786. 1925
- DESAI, M. U. — Effect of certain nutrient deficiencies on stomatal behavior. Plant Physiol. 12: 253-283. 1937.
- DELISLE, A. L. — Morphogenetic studies in the development of successive leaves in Aster, with respect to relative growth, cellular differentiation and auxin relationship. Am. J. Bot. 25: 420-430. 1938.
- DYKYJ Sajfertová, D. and DYKYJ, J. — Angew. Bot. 23: 164. 1941.
- ECKART, F. — Transpiration et photosynthèse chez xérophyte mésomorphe. Physiol. Plantarum 6: 253-261. 1953.
- EVENARI, M. — Ecologia de las plantas de desierto. Rev. Argent. Agron. 16: 121-148. 1949.
- FERRI, M. G. — Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr., U. S. Paulo, 41, Botânica 4: 161-224. 1944.
- FERRI, M. G. — Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga — Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Botânica 12: 1-170. 1955.
- FIRBAS, F. — Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jahrb. wiss. Bot. 74: 475-696, 1931.
- FREY-WYSSLING, A. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin, 1935.
- GOEBEL, K. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Teubner, Leipzig, 1908.
- GRIE, B. J. — The physiology of sclerophyll plants. Jour. Roy. Soc. West-Australia, 39: 31-45, 1955.
- GUTTENBERG, H. von — Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta, 4: 726, 1927.
- GUTTENBERG, H. v. u. H. BUHR — Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchia-Pflanzen während der Regen- und Trockenzeit. Planta 24: 163-265, 1935.
- HABERLAND, G. — Zur Physiologie der Zellteilung. III. Mittel. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 20: 322-348, 1919.

- HARDER, R., P. FILZER u. A. LORENZ — Versuche zur Bestimmung der Kohlensaureassimilation immergrüner Wuestenpflanzen waehrend der Trockenzeit in Beni Unif. Jahrb. f. wiss. Bot. **75**: 45, 1931.
- HEINICKE, A. G. and N. F. CHILDERS — The daily rate of photosynthesis of a young apple tree on bearing age. Cornell Univ. Agric. Exper. Sta. Mem. 201, 1937.
- HENCKEL, P. A. — Sur la résistance des plantes à la sécheresse et les moyens de la diagnostiquer et de l'augmenter. Acad. Sci. U.R.S.S. Essais Bot. Vol. II: 436-456, 1954.
- HUBER, B. — Xerophyten. Handwoerterb. d. Naturwiss. **10**: 703, 1935.
- HYGEN, G. — Studies in plant transpiration, I and II. Physiol. Plantarum, **6**: 106-133, 1953.
- ILJIN, W. S. — Die Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten. Ber. Bot. Centralbl. **50**: 94, 1932.
- ILJIN, W. S. — Drought resistance in plants and physiological processes. Ann. Rev. Plant Physiol. **8**: 257-274, 1957.
- KAMERLING, Z. — Welche Pflanzen wollen wir Xerophyten nennen? Flora, 106: 433, 1914.
- KAMP, H. — Untersuchungen ueber Kutikularbau und Transpiration von Blaettern. Jahrb. f. wiss. Bot. **72**: 413-465, 1930.
- KILLIAN, Ch. — Recherces écologiques sur les fluctuations saisonnières de l'assimilation chlorophyllienne chez les plantes des macquis algeriens. Acad. Sci. Paris, 196, 1933.
- KILLIAN, Ch. — Les Xérophytes: leur économie d'eau. Handb. d. Pflanzenphysiol. **III**: 787-824, 1956.
- KLEBS, G. — Willkuerliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, 1903.
- KLEBS, G. — Untersuchungen aus dem Botanischen Institut Tübingen, II, 1888.
- KOSTYTSCHEW, S. e V. BERG — Untersuchungen ueber den Tagesverlauf der Photosynthese in Transkaukasien. Planta **11**: 144-159, 1930.
- KOSTYTSCHEW, S. und H. KARDO-SYSSOIEWA — Untersuchungen ueber den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien — Planta **11**: 117-143, 1930.
- KRAMER, P. J. — Water relations of plant cells and tissues. An. Rev. Plant Physiol. **6**: 253-272, 1955.
- KRAUS, E. J. and H. R. KRAYBILL — Vegetation and reproduction with special reference to the tomato. Oreg. Agr. Exper. Sta. Bull. **149**: 90. 1918.
- KURSANOV, A. L. — Untersuchung enzymatischer Prozesse in der lebenden Pflanze. Advanc. in Encymology, **1**: 329-370, 1941.

- KÜSTER, E. — Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Jena. 1916.
- LAURENT, J. — Recherches sur la nutrition carbonnée des plantes vertes. *Rev. gén. Bot.* **16**: 14-48, 66-80, 96-123, 155-166, 188-202, 231-241, 1904.
- LEWITT, J. — The hardiness of plants. Acad. Press, New York. 1956.
- LUNDEGARDH, H. Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. 1932.
- MAXIMOV, N. A. — Physiologisch-ökologische Untersuchungen ueber die Dürre-resistenz der Xerophyten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **62**: 128-144, 1923.
- MAXIMOV, N. A. — The plant in relation to water. Trad. R. Yapp, London, 1929.
- MAXIMOV, N. A. — The physiological significance of the xeromorphic structure of plants. *Jour. Ecol.* **19**: 272-282, 1931.
- MEYER, B. S. and D. B. ANDERSON — *Planta Physiology*. Van Nostrand, 1942.
- MOLIARD, H. — Action de quelques substances organiques sur la forme et la structure de la feuille. *Bull. Soc. Bot. France* **53**; Ser. 4: 61-65, 1906.
- MONTFORT, C. — Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der physiologischen Trockenheit der Hochmoore. *B.* **10**: 253-352, 1918.
- MOORE, B., E. WHITLEY and T. A. WEBSTER — Studies of photosynthesis in marine algae. I. Fixation of carbon and nitrogen from inorganic sources in sea water. II. *Proc. Royal Soc. B* **92**: 51-60, 1921.
- MOTHES, K. — Ernaehrung, Struktur und Transpiration. Ein Beitrag zur kausalen Analyse der Xeromorphosen. *Biol. Zentralbl.* **52**: 193-223, 1932.
- MOYSE, A. — N-Versorgung und Atmungsintensitaet von Blaettern. *C. R. Hebd. Seances. Acad. Sci.* **226**; 5/1: 103-105, 1948.
- MÜLLER-STOLL, W. R. — Der Einfluss der Ernaehrung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. *Planta* **35**: 225-251, 1947.
- NIGHTINGALE, G. T. — The nitrogen nutrition of the green plants. *Bot. Rev.* **3**: 85-174, 1937.
- NIGHTINGALE, G. T. — nitrogen nutrition of the green plants. II. *Bot. Rev.* **14**: 185-211, 1948.
- NORDHAUSEN, M. — Über Sonnen- und Schattenblätter. I. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **21**: 27-46, 1903.
- O'KELLEY, J. C. and P. H. CHARR — Elongation of the cotton fiber. Em LOOMIS — *Growth and Differentiation*. Ames, Iowa, 1953.
- FENA, G. B. De La — Growth of the root tip. Em LOOMIS, *Growth and Differentiation*. Ames, Iowa, 1953.

- PETRIE, A. H. K. and J. G. WOOD — Studies on the nitrogen metabolism of plants. I. The relation between the content of proteins, amino-acids and water in the leaves. *Ann. Bot. N. S.* 2: 33-60, 1938.
- PLEASANTS, A. L. — The effect of nitrate fertilizers on stomatal behavior. *Jour. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 46: 95-116, 1930.
- RACHID, M. — Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão nos campos cerrados de Emas. *Bol. Fac. Fil. Ciên. Letr.* 80, *Botânica* 5: 1-145, 1947.
- RAWITSCHER, F. — Problemas de Fitoecologia com considerações especiais sôbre o Brasil Meridional. I. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr.* 28, *Botânica* 3: 1-111, 1942.  
II — *Bol. Fac. Fil. Ciên. Letr.* 41: *Botânica* 4: 1-153, 1944.
- RAWITSCHER, F., M. G. FERRI e M. RACHID — Profundidade dos solos e vegetação em Campos Cerrados do Brasil Meridional. *An. Acad. Bras. Ciên.* (15) 4: 267-294 + 8 Fotos, 1943.
- REED, H. S. and J. DUFRENOY — Catechol aggregates in the vacuoles of zinc deficient plants. *Amer. J. Bot.* 29: 544-551, 1942.
- RIED, A. — Photosynthese und Atmung bei xerostabilen und Atmung bei xerostabilen und xerolabilen Krustenflechten in der Nachwirkung vorausgegangener Entquellung. *Planta* 41: 436-438, 1953.
- SCHEFFER, F. und E. WELTE — Lehrbuch der Agrikulturchemie u. Bodenkunde II. Teil. Pflanzenernaehrung. Stuttgart 1955.
- SCHIMPER, A. F. W. — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, Gustav Fischer, 1898, 3.<sup>a</sup> ed., 1935.
- SCHIMPER, A. F. W. — Die indo-malayische Strandflora, 1891.
- SCHMALFUSS, K. — Das Kalium. Freising-München, 1936.
- SCHMALZ, W. — Ueberwindung von Trockenperioden. *Mitteil. deutsch. landw. Gem. H.* 11: 254, 1935.
- SCHMID, K. — Bodenkunde und Pflanzenernaehrung, 25: 279, 1941.
- SCHNEIDER, K. — Beeinflussung von N-Stoffwechsel und Stengel-anatomie durch Ernährung. *Ztschr. f. Bot.* 29: 545-569, 1936.
- SCHULTE, E. — Bodenkunde und Pflanzenernaehrung 26: 246, 1942.
- SCHWABE, W. W. — Physiological studies in plant nutrition XVI. The mineral nutrition in Bracken. *Min. Bot. (London)*, 17: 225-262, 1953.
- SHIELDS, L. Mangum — Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16: 399-447, 1950.
- SHIELDS, L. Mangum — Leaf xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit. *Amer. J. Bot.* 38: 175-189, 1951.



- SIMONIS, W. — CO<sub>2</sub>-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. *Planta*, **35**: 188-224, 1947.
- SKOOG, F. — Relationship between zinc and auxin in the growth of higher plants. *Amer. Jour. Bot.* **27**: 939-951, 1940.
- SKOOG, F. — Plant growth substances. Madison, 1951.
- SMITH, G. H. — Anatomy of the embryonic leaf. *Am. Jour. Bot.* **21**: 194-209, 1934.
- SPOEHR, H. A. and H. W. MILNER — Starch solution and amyolytic activity in leaves. *Proc. Amer. Phil. Proc.* **81**: 37-78, 1937.
- STOCKER, O. — Die Transpiration und Wasseroekologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. *Ztschr. f. Bot.* **15**: 1-41, 1923.
- STOCKER, O. — Die Duerreresistenz. *Handb. d. Pflanzenphysiol.* **III**: 696-741, 1956.
- THODAY, D. — The Terminology of Xerophytism. *Jour. Ecol.* **21**: 1-6, 1933.
- TOLLENAAR, D. — Omgettingen van Koolhydraten in het Blad van *Nicotiana tabacum* L. Proefschrift, Wageningen, 1925.
- TROLL, C. — Das Wasser als pflanzengeographischer Faktor. *Handb. d. Pflanzenphysiol.* **III**: 750-786, 1956.
- TSUI, C. — The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Amer. Jour. Bot.* **35**: 172-179, 1948.
- TUMANOV, J. J. — Ungnügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung der Dürreresistenz. *Planta* **3**: 391-480, 1927.
- TURNER, T. W. — Studies of the mechanism of the physiological effects of certain mineral salts in altering the ratio of top growth to root growth in seed plants. *Amer. Jour. Bot.* **9**: 415-445, 1922.
- VEIHMEYER, F. J. and A. H. HENDRICKSON — Soil moisture in relation to plant growth. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **1**: 285-304, 1950.
- VOLK, O. H. — Untersuchungen ueber das Verhalten der osmotischen Werte von Pflanzen aus steppenartigen Gesellschaften und lichten Waeldern des mainfränkischen Trockengebietes. *Ztschr. f. Bot.* **32**: 65-149, 1937.
- WALLACE, T. — The diagnosis of mineral deficiencies in plants. London, 1951.
- WALTER, H. — Die Hydratur der Pflanze. Jena, 1931.
- WALTER, H. — Einfuehrung in die Phytologie III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung I. Teil: Standortslehre. Stuttgart 1951.
- WALTER, H. u. E. ELLENBERG — Oekologische Pflanzengeographie. *Fortschr. d. Bot.* **18**: 167-181, 1956.

- WELTON, F. A. — Lodging in oats and wheat. Bot. Gaz. **85**: 121-151, 1928.
- WOOD, J. G. — The physiology of xerophytism in Australian plants. II. Carbohydrate changes in the leaves of sclerophyll plants. Austral. J. Expe. Biol. & Med. Sci. **11**: 139-150, 1933.
- WOOD, J. G. — The stomatal frequencies, transpiration and osmotic pressures of sclerophyll and tomentose-succulent leaved plants. Jour. Ecol. **22**: 69-87, 1934.
- YAPP, R. H. — *Spiraea ulmaria* L. and its bearing on the problems of xeromorphy in marsh plants. Ann. Bot. **26**: 815-870, 1912.