

Experiencias sobre a symetria das folhas (Versuche über Blatt-Symmetrie)

por

Felix K. Rawitscher

(Departamento de Botanica da Universidade de São Paulo) (1)

com 9 figuras no texto

BIBLIOTECA 11/21/50
Departamento de Botânica
Instituto de Biociências
Universidade de São Paulo
Caixa Postal 11461
05421 São Paulo, SP
Brasil

A disposição das folhas nas cópas das arvores, sua distribuição nos ramos e a posição que tomam nestes, obedecem ás necessidades das funcções, á finalidade das folhas.

Trata-se especialmente, do *aproveitamento da luz*, porquanto importa em garantir ás folhas o maximo ou melhor um optimo de iluminação. Para isso, podem as plantas executar varias reacções com as quaes respondem a irritações exteriores, por meio de movimentos de crescimento, que se dão geralmente no peciolo, ou de turgescencia, nas articulações.

Convem mencionar, em primeiro lugar, as reacções phototropicas, em face de luz unilateral. Assim, se parte de uma lamina folhear fôr escurecida por uma folha sobreposta ou pela sombra de um outro corpo, o peciolo faz um movimento lateral, afastando a lamina da sombra, movimento esse que cessa sómente quando a lamina folhear recebe igual quantidade de luz dos dois lados (cf. Ball, Raydt, Laibach). Observando-se o bordo de uma floresta do lado em que incide a maior quantidade de luz, veremos que todas as folhas, na medida de suas possibilidades, exhibem suas laminas á luz de maneira que nenhuma dellas fique encoberta pela sombra de outra. O aproveitamento de luz se torna, assim, tão perfeito que quasi não ha lacunas, atravez das quaes a luz possa penetrar no interior das cópas. Esse phenomeno foi descripto muitas vezes sob o nome de formação de *mosaicos folheares*.

Ao lado da irritabilidade phototropica, tambem a *geotropica* não é sem importancia: permite ás folhas e caules uma orientação conforme a direcção da gravidade. De taes reacções não só resulta a direcção vertical do tronco principal, como tambem a posição obliqua dos ramos lateraes de primeira ordem, cujo angulo geralmente é um caracteristico pelo qual se distinguem as diversas especies de arvores. O mesmo é valido para a orientação, frequentemente bem horizontal, dos ramos lateraes de ultima ordem, como principalmente se observa nos ramos de sombra das faias (*Fagus* sp.), dos olmos (*Ulmus* sp.) e abetes (*Abies* sp.). Bons exemplos de arvores sul-ameri-

(1) Ao publicar o nosso primeiro Boletim não podemos deixar de agradecer ao Governo do Estado de São Paulo que poz á nossa disposição todos os meios necessarios para as nossas pesquisas.

canas são os Podocarpus, e entre as ervas, algumas especies de Sida que crescem na sombra das florestas. Neste caso, a posição das folhas é distica, como no ramo de olmo representado na fig. 8. Folhas ou agulhas apresentam a face superior á luz diffusa, que de preferencia vem de cima, depois de ter passado pela cópa. Se brotos novos, em crescimento, forem deslocados da posição normal, voltam novamente para sua posição primitiva, por meio de nutações e torções geotropicas. Tambem os peciolo das folhas são capazes de collocar os limbos em posição horizontal, por meio de taes reacções geo e phototropicas. Assim, nos ramos de sombra das arvores mencionadas, a fronde se dispõe em planos horizontaes de assimilação. E' o que se observa especialmente no interior das florestas.

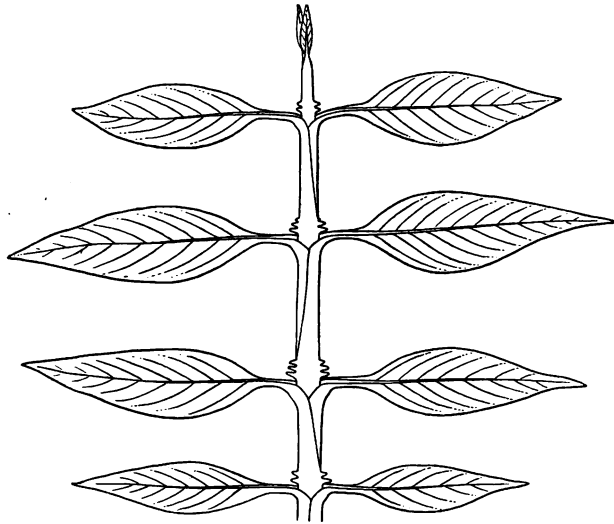


Fig. 1

Fig. 1 — *Lonicera xylosteum* — Ramo horizontal, visto de cima, mostrando torsões internodiaes. (Horizontaler Zweig von oben, Internodientorsionen zeigend.) Copia de A. Frank.

Para se conseguir tal orientação horizontal, ás vezes são necessarios movimentos bastante complicados, como por exemplo nas plantas com folhas oppostas: assim, num ramo horizontal de Coffea ou de Lonicera, um par de folhas inserido lateralmente, alterna com um outro em que uma folha sae do lado superior e outra do inferior. As folhas lateralmente inseridas facilmente se distendem num plano horizontal e voltam a face superior para cima, executando uma simples torsão dos peciolo, de 90°. As folhas do outro par, que saem, respectivamente, ao lado superior e inferior, attingem com mais difficuldade uma posição horizontal. Muitas vezes, o ramo que as forma, faz, por sua vez, uma torsão de 90°. Vemos na fig. 1 um tal ramo cujo ultimo par de folhas ainda está em posição vertical, mas, como

se pode ver, pelas torsões já executadas na parte adulta, iniciará logo uma torsão na extremidade do caule, para virar o par de folhas para os lados. Assim, taes ramos lateraes dão ao observador a impressão de ramos com folhagem distica. As torsões aqui esboçadas são provocadas por geotropismo e por phototropismo; foram descriptas e exactamente analysadas, especialmente, por *A. Frank*, botanico excellent, cujas obras merecem a maior attenção (cf. *Sierp*).

Além das irritações exteriores, a posição das folhas obedece tambem a *causas interiores* que provêm da constituição da planta. A posição das folhas dos ramos de Tilia, Olmo ou Faia, normalmente é espiralada; encontra-se em geral em todos os caules rectos. Ao inverso, um ramo de Tilia, Olmo ou Faia que, durante annos, foi obrigado a crescer como ramo lateral, na sombra, abandona essa posição formando sómente folhas e gomos lateraes, em disposição distica (vide Fig. 8). Dest'arte não ha necessidade de qualquer torsão internodial para exhibir as folhas horizontalmente. Essa adaptação dos ramos lateraes sem duvida é util; quaes as correlações que daí decorrem no interior da planta é o que ignoramos completamente.

As reacções mencionadas e outras que não referimos transformam um ramo com folhagem distica num órgão que, quanto ao aproveitamento da luz e ás funções photosyntheticas, se parece muito com uma folha composta, como por ex., da *Aralia* representada na fig. 2. Ambos nada mais são do que systemas de assimilação, collocados num plano horizontal. Em taes órgãos compostos, sejam folhas compostas, ou ramos com folhagem, observamos mais uma peculiaridade na disposição das partes, peculiaridade essa que vamos estudar a seguir. Sobresae a perfeita symetria de formação e coordenação dos órgãos, quer folhas, quer foliolos. Esta symetria não pode passar despercebida a qualquer observador e é demonstrada em pequena escala pelas nossas illustrações. Tal disposição symetrica, sem duvida é util ás plantas. Determina, primeiramente, o aproveitamento completo da superficie de que dispõe o órgão portador. Além disso, é de grande importancia pratica, porque fica, desse modo, garantido um equilibrio do peso dos ramos ou do eixo da folha composta, equilibrio esse que facilita a collocação da folhagem no plano horizontal (1). Se forem desviados do equilibrio por um pé de vento, os systemas assimiladores voltam facilmente á posição horizontal, porque o centro de gravidade coincide com o eixo por causa da symetria.

O que nos interessará é o facto que tal symetria, se fôr perturbada por qualquer influencia interior ou exterior, pode ser restabe-

(1) Talvez se possa indagar qual a vantagem em geral da formação de folhas compostas: por que razão não produz a natureza uma só folha grande, em vez de folhas muito subdivididas? A subdivisão, sem duvida, é vantajosa, se não necessaria, possibilitando ampla ventilação. Tal ventilação facilita o accesso do anhydrido de carbono. Nos climas tropicaes e sub-tropicaes protege as folhas contra o perigo de aquecimento excessivo por irradiação. Como o mostraram pesquisas novas, especialmente as de Harter, o resfriamento pelo vento é imprescindivel. É claro que uma subdivisão muito fina da superficie folhear facilita isso. Assim, a delicadeza das folhas pennadas das nossas Leguminosas, a subdivisão das folhas das palmeiras e de outras arvores tropicaes se comprehende bem nesse sentido.

lecida pela planta, supposto que os órgãos em questão ainda tenham capacidade de crescer e de reagir.

Foi *Nemeç*, como parece, o primeiro observador do phenomeno (1902); outros trabalhos se seguiram, especialmente os de *Goebel* (1916), *Haerdtl* (1927) e *Pringsheim* (1931). A obra de *Pringsheim* contém uma boa exposição da literatura e muitas figuras que illustram a grande frequencia dessas reacções em plantas diversissimas. Poderemos, pois, limitar-nos a alguns pontos, referindo-nos ás obras citadas.

O essencial da questão vê-se na fig. 2. Em *a*. mostramos uma folha composta, de uma *Aralia spinosa*. Essas folhas se desenvolvem num plano mais ou menos horizontal; na experiencia que representamos uma folha nova foi fixada com plastilina numa placa de vidro, em posição exactamente horizontal. Amputamos, em seguida, o foliolo terminal e um foliolo lateral, de maneira que o eixo principal fica com um só foliolo lateral, como mostra a fig. 2*b*. Logo, começa uma curvatura lateral da parte do eixo portadora deste foliolo (fig. 2*c*). Primeiro, esta curvatura abrange toda a secção do eixo. Mais tarde, localiza-se no proprio ponto da inserção do foliolo; a parte restante do eixo se indireita novamente. Finalmente, o foliolo lateral fica exactamente na continuação do eixo principal; a symetria é perfeitamente restabelecida e é preciso observar bem de perto para ver que o foliolo em questão é, morphologicamente, um foliolo lateral (fig. 2*d*).

Se tirarmos da folha apenas um foliolo lateral, deixando-se, portanto, o outro foliolo lateral e o terminal, este se desvia da mediana para o lado de onde se retirou o foliolo, restabelecendo-se, assim, a symetria. Afastado só o foliolo terminal, os dois foliolos lateraes se approximam. Illustrações do que acabamos de dizer, encontram-se na literatura mencionada que mostra que folhas lobadas e até folhas não subdivididas podem executar movimentos analogos que tendem a restabelecer a symetria perturbada.

Quaes as causas desses movimentos? De reacções geotropicas não se pode tratar, porque as folhas se encontram num plano horizontal que durante toda a experiencia não abandonam. Aliás, para garantir-lho, em todas as nossas experiencias foram fixadas, como na fig. 2, com plastilina, numa placa horizontal, de vidro.

Tambem não se pode tomar em consideração um phototropismo das reacções. Nenhum foliolo faz sombra ao outro. O afastamento de um membro não altera a illuminação dos restantes. Finalmente, os mesmos resultados podem ser obtidos, fazendo-se a experiencia numa camara escura.

Em terceiro lugar, poderíamos pensar numa irritação por ferimento. Com effeito, órgãos que crescem executam curvaturas nas quaes o lado ferido diminue o crescimento, tornando-se, assim, concavo. Taes reacções «traumatotropicas», estudadas especialmente por *Stark* são frequentes nas folhas. Uma reacção como na fig. 2, poderia ser explicada deste modo. Entretanto, não podemos explicar tudo por traumatotropismo. Primeiramente, como *Goebel* salienta, as reacções co-

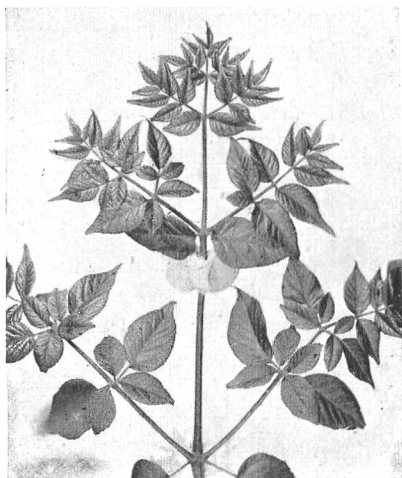


Fig. 2 a

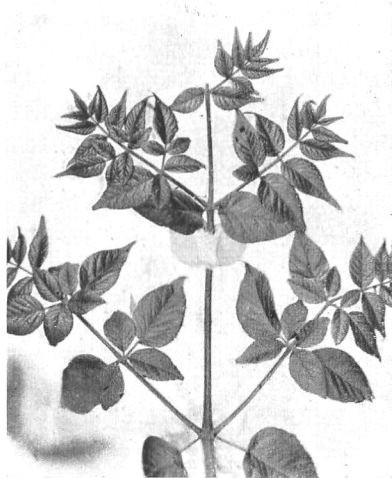


Fig. 2 b

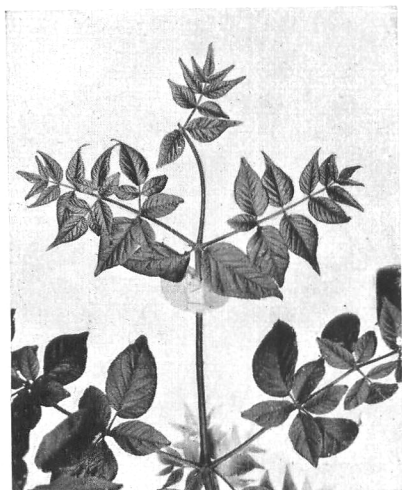


Fig. 2 c

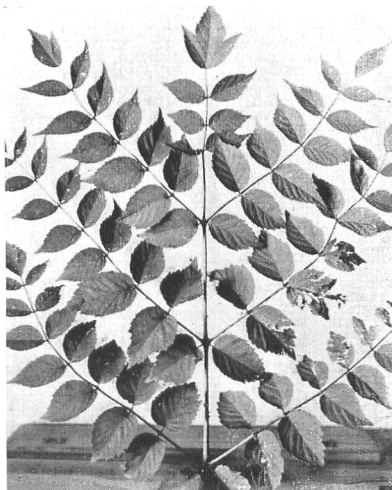


Fig. 2 d

Fig. 2 — *Aralia spinosa* — Folha composta, fixada horizontalmente, com plastilina, sobre uma placa de vidro; a) antes da amputação; b) imediatamente depois da amputação do foliolo terminal e um lateral; c) 22 horas depois da amputação; d) folha idêntica, 15 dias depois da amputação. (Fiederblatt, mit Plastilin auf Glasplatte horizontal befestigt; a) vor der Amputation; b) End- und eine Seitenfieder amputiert; c) 22 Stunden nach der Amputation; d) Ein gleiches Blatt, 14 Tage nach der Amputation.)

meçam, frequentemente, muito tempo depois do ferimento, quando uma irritação da ferida já deveria ter desaparecido; segundo, como mostra *Nemeç*, não se podem conseguir curvaturas analogas, lateraes, da mesma duração, em órgãos apenas feridos, sem amputação simultanea.

Finalmente, *Nemeç* chama a nossa atenção para os casos em que um órgão parcial, por razões interiores, deixa de ser formado pela planta, sem amputação ou outra perturbação exterior. Se, por taes razões interiores, um foliolo lateral não se desenvolve, o foliolo terminal desvia-se para o lado, exactamente como se tivessemos amputado o foliolo lateral. Esta constatação, que talvez não parece bastante convincente, pode ser reforçada por uma observação representada na fig. 3, que mostra o caso inverso: em vez de um foliolo terminal, po-

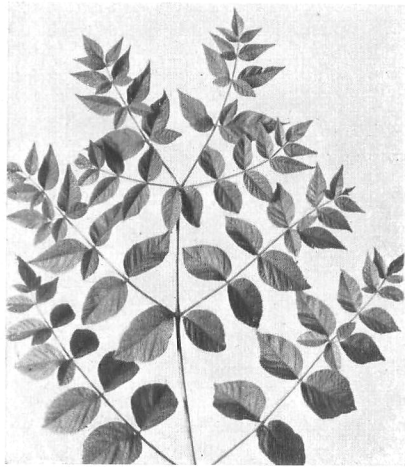


Fig. 3

Fig. 3 — *Aralia spinosa* — Folha anormal com dois foliolos terminaes; os dois últimos foliolos lateraes desviados. (Anormales Blatt, mit 2 Endfiedern, die letzten Seitenfiedern sind abgelenkt.)

dem ser formados dois. Ambos tomam uma posição symetrica, em relação ao eixo principal. O par seguinte de foliolos desvia-se da direcção normal, formando angulos maiores com o eixo principal. Taes movimentos lateraes indubitavelmente não são provocados por uma irritação qualquer de traumatotropismo.

Nessas condições, *Haerdtl* e *Pringsheim* procuram a explicação na perturbação do equilibrio. O afastamento de um foliolo significa disequilibrio; este pode provocar uma torsão do eixo principal ou dos peciolos, pela qual o systema folhear abandona sua posição horizontal. Tal mudança de posição e de equilibrio, segundo os autores exerceria uma irritação que provocaria as reacções de crescimento que estamos estudando. Tratar-se-ia, pois, de uma nova especie de irritabilidade, para a qual *Haerdtl* propõe o nome de « Isoclinotropismo ».

Haerdtl e *Pringsheim* demonstraram, com varias experiencias, que movimentos parecidos podem ser induzidos provocando-se um disequilibrio nas folhas. Suspendendo um peso numa das metades de uma folha intacta, puderam provocar tal disequilibrio e observaram movi-

mentos analogos aos que se dão nas folhas parcialmente amputadas. Fizeram, tambem, a experiencia inversa: perturbaram a symetria da folha por resecção de foliolos lateraes, etc.; restabeleceram o equilibrio, accrescentando um peso, do lado amputado, que substitue o peso do foliolo que falta. Nesse caso, muitas vezes, observaram a falta de reacção. Isso comprovaria que a perda do equilibrio poderia tornar-se uma causa de irritação para os movimentos aqui estudados. Entretanto, não é facil fazer uma idéa do mecanismo pelo qual um desequilibrio pode causar uma irritação.

Pringsheim (l. c. pag. 65) julga que a pequena torsão do eixo que se dá em consequencia do desequilibrio provoca uma reacção unilateral de crescimento. Mas, como a botanica não conhece casos em que torsões induzem por si só curvaturas de crescimento, seria preciso que tal explicação tivesse esclarecimentos ulteriores. Talvez possamos interpretar tal concepção, esclarecendo que, pela torsão, cada flanco abandona sua posição lateral: um desloca-se para cima, outro para baixo. A consequencia desse deslocamento pode ser uma reacção geotropica do peciolo ou do eixo, na qual o flanco deslocado para baixo augmenta o seu crescimento. A região de reacção soffrerá uma curvatura, na qual o flanco desviado para baixo torna-se convexo. Seria facilmente comprehensivel que tal curvatura deslocasse o centro de gravidade da folha, na direcção do lado amputado. Disso resultaria, finalmente, um augmento do momento estatico, deste lado, que restabelece o equilibrio inicial. Desta maneira, poderíamos comprehender que o desequilibrio pode produzir alguns dos movimentos citados.

Entretanto, resulta das constatações de *Haerdll* e de *Pringsheim* que tudo não pode ser explicado desta maneira. Assim, em alguns casos foi necessario accrescentar pesos bem maiores do que o correspondente á differença produzida pela amputação de um lado, para provocar um movimento lateral. Em outros casos, um equilibrio estabelecido artificialmente não fez cessar os movimentos lateraes. Assim, *Pringsheim* chega á conclusão de que deve existir mais um factor que até agora não foi tomado em consideração e que a *Haerdll* passou despercebido (l. c. pg. 21).

Nossas observações que referimos aqui tratam deste factor desconhecido. Como acabamos de ver, as experiencias mencionadas, de desequilibrio, não conseguiram resultados nitidos. Outra cousa não se podia esperar, considerando-se as difficuldades de taes experiencias. E' verdade que podemos retirar um foliolo, podemos substituil-o por um fio de aluminio ou outro peso qualquer, que fixamos convenientemente no eixo folhear. Assim restabelecemos o equilibrio por algumas horas. Mas, trata-se de foliolos novos que, durante a experiencia, devem continuar o seu crescimento. Depois de um dia, o foliolo, que permaneceu, já terá augmentado de peso e já não haverá equilibrio. A outra maneira que consiste em apoiar o systema folhear por uma placa de vidro, tem a desvantagem de não impedir

ligeiras curvaturas do eixo para cima, geotropicas, que o afastam um pouco do suporte, possibilitando novos desvios provocados pelo desequilibrio.

Se o nosso exame não confirmou perfeitamente os resultados de *Haerdtl*, provavelmente devemos attribuir-o ás causas que acabamos de citar. Já na fig. 2, onde demonstramos uma folha de *Aralia*, fixada com plastilina e bem supportada, vimos um restabelecimento da symetria que, segundo *Haerdtl*, não seria de esperar. Mas, visto que, apesar da plastilina, pequenos desvios do plano horizontal, em taes experiencias, não podem ser absolutamente excluidos, empregamos outro methodo que já foi usado occasionalmente na physiologia vegetal do seculo passado, quando foi necessario eliminar os efeitos do peso de certos orgãos: mergulhamos os orgãos na agua. Folhas e caules sendo mais leves do que a agua soffrem um impulso para cima, cuja direcção é contraria ao effeito do proprio peso ao qual estão expostas no ar. Cada effeito directo do peso é invertido na agua quanto á sua direcção; um movimento que no ar se daria para baixo na agua se dará para cima, se fôr provocado pelo peso do orgão. O mesmo se dará com todos os movimentos obliquos, cujo componente lateral tambem será invertido, da esquerda para a direita e vice-versa. Ao contrario, uma reacção que fôr provocada não por consequencia directa do peso, mas por geotropismo ou phototropismo ou por uma irritação interior, na agua se dará na mesma direcção do que no ar. E' o que é valido no caso dos movimentos aqui estudados.

E' verdade que não podemos fazer as experiencias *sob* a agua, porque o impulso para cima é tão grande que deformaria os foliolos novos e delicados. E' preciso fazer fluctuar a folha na superficie da agua. Neste caso, os foliolos se estendem e desabrocham normalmente num plano horizontal ideal. Igualmente, encontram bastante ar e luz tornando-se capazes de reagir bem. Tudo o que precisamos é um aquario no jardim ou no laboratorio, collocado junto da nossa planta de experiencia. Enchemol-o com agua até o bordo e fixamos a folha de experiencia na margem do recipiente de maneira que possa desabrochar na posição normal, horizontal, fluctuando na agua. Depois de nos convenceremos que o desabrochamento se passa normalmente, amputamos, exactamente como na fig. 2 *b*, um foliolo terminal e um lateral. O resultado é identico ao que representamos nas figs. 2 *c*, e 2 *d*, como o mostra a fig. 4.

Assim, fica comprovado que sem qualquer modificação do equilibrio, os mesmos movimentos podem ser executados.

Portanto, o restabelecimento da symetria deve se basear, pelo menos, em mais um factor, que só podemos attribuir a causas internas. A symetria tambem se restabelece, se todas as irritações exteriores, como as da gravidade, de luz e de peso, forem excluidas. A planta deve perceber, na sua propria organização, a falta de certos orgãos e, por razões internas, deve ser levada a restabelecer a forma normal, na medida de suas possibilidades.

Em principio, isso não constitue nada de essencialmente novo, pois conhecemos bem o caso em que, na falta do eixo principal do pinheiro, os ramos lateraes se erigem até que um destes substitua o caule central, assumindo a direcção no desenvolvimento da cópa. Tal processo,

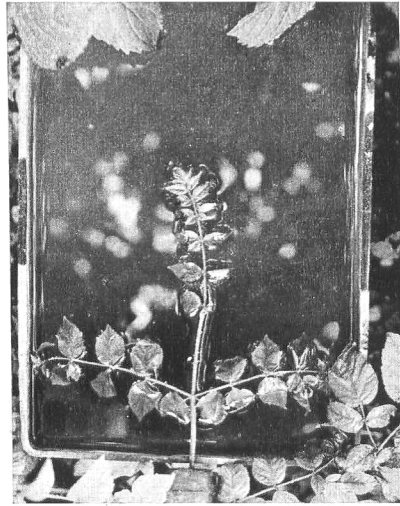


Fig. 4

Fig. 4 — *Aralia spinosa* — Tratada da mesma maneira que na fig. 2 b, flutuando numa superficie de agua. Photographada 4 dias depois da amputação; o foliolo lateral tomou posição terminal. (Behandelt wie fig. 2 b. Auf Wasseroberflaeche schwimmend. Photographiert 4 Tage nach der Amputation, die Seitenfieder in die Endstellung eingerueckt.)

até agora, sempre foi considerado um caso especial, ressaltando-se que na transformação de um ramo lateral, plagiogeotropico, para um ramo central orthogeotropico, o reaccionismo geotropico do broto é modificado. A concepção geral, neste caso é que, retirado o apice de um pinheiro, não é directamente a perturbação da forma que se torna efectiva, mas, sim, pela falta do apice são supprimidas as correlações entre o eixo principal e os lateraes, correlações essas que levam os ramos lateraes a crescer vagarosamente e a tomar uma direcção obliqua, plagiogeotropica. A falta do apice, causa, então, uma modificação no comportamento geotropico dos ramos e esta os leva a erigir-se.

No caso dos systemas folheares, horizontaes, a interpretação deve ser differente. Se um foliolo apical fôr substituido por um lateral, não podemos pensar numa modificação correlativa em resposta a irritações exteriores, como o ensinam as experiencias communicadas; as reacções lateraes não modificam a posição dos órgãos nem em relação á luz, nem á gravidade. E' a propria mudança da forma, como tal, que deve ser considerada como a causa immediata do movimento.

A concepção de que as plantas são capazes de perceber e de

reagir a perturbações da propria forma já, ha muito, foi externada pelo emerito physiologista e botanico *Noll* (1).

Ainda que um estudo cuidadoso das reacções vegetaes revele, não raramente, phenomenos que parecem pertencer a esse dominio, os physiologistas mostraram-se pouco inclinados a adoptar taes concepções morpheticas; não ficou bem claro de que modo natural a ausencia ou a presença de um órgão pode exercer uma influencia material sobre os órgãos visinhos. Hoje em dia, as cousas mudaram, desde que sabemos que de cada órgão partem effeitos chimicos, hormonaes, que irradiam para os órgãos visinhos, influenciando-os no seu comportamento physiologico. Conhecemos, hoje, no reino vegetal, os chamados hormonios de crescimento que, nas extremidades dos órgãos em crescimento, se formam sempre novamente; destes, passam para as zonas de distensão, controlando o desenvolvimento. Um broto, privado do ponto vegetativo, cessa o crescimento, por falta destes hormonios; provido, artificialmente, com taes substancias, um caule decapitado recomeça o seu crescimento. A esse respeito, foram accumuladas, nestes ultimos annos, vastas experiencias que são relatadas nos tratados mais recentes da physiologia vegetal (cf. *Boysen-Jensen*).

O effeito de taes hormonios não se limita sómente ao controle do crescimento: sob a influencia do eixo principal, os ramos secundarios crescem como ramos lateraes, plagiogeotropicos; o desabrochar de certos gomos impede o crescimento de outros que permanecem como olhos dormentes. Sempre se deve tratar de taes influencias hormonaes. O problema, se, nesse caso, trata-se sempre dos mesmos hormonios que entram em acção, provocando effeitos diferentes em diferentes tecidos da planta, ou se um ponto vegetativo secreta varios hormonios diferentes, forma hoje em dia objecto de muitos trabalhos.

As folhas tambem produzem taes hormonios; varias pesquisas recentes (*Avery, Laibach, Laibach e Fischnich, Pohl* e outros) demonstram como influenciam o crescimento dos proprios peciolos, dos caules nos quaes estão inseridos e dos gomos que protegem nas respectivas axillas (*Snow*). Logo, impõe-se a idéa que em todas as partes de uma folha composta circulam hormonios, provindo de todos os órgãos parciaes, e ainda, que a falta de um desses órgãos deve influenciar todo o cyclo hormonal.

Com effeito, podemos provocar, com doses de hormonios de crescimento, reacções lateraes nos systemas folheares, reacções essas que se parecem muito com as que são provocadas por amputações. Assim, folhas compostas da Bignoniacea *Jacaranda mimosifolia* foram munidas por nós, unilateralmente, com uma pasta de heteroauxina, posta sobre os foliolos do lado direito. Dentro de pouco tempo (algumas horas), o lado munido de heteroauxina, torna-se convexo, como mostra a fig. 5 b. A fig. 5 a mostra uma outra folha de controle, na qual foram amputadas 5 dos seus foliolos lateraes.

(1) *Noll* designou essa irritabilidade como «*Morphesthesia*», termo que significa uma sensibilidade para com a propria forma.



Fig. 5 a



Fig. 5 b

Fig. 5 — *Jacaranda mimosaefolia* — Duas folhas pennadas, horizontaes; a) 3 dias depois da amputação de 5 foliolos lateraes; b) folha intacta, cujos foliolos lateraes foram munidos de heteroauxina, photographada depois de 24 horas. (Zwei wagrechte Fiederblaetter; a) 3 Tage nach Amputation von 5 Seitenblaettchen; b) intaktes Blatt, die rechten Seitenblaettchen mit Heteroauxin, photographiert nach 24 Stunden.)

As curvaturas induzidas pelos hormonios accrescentados, depois de algum tempo retrogradam e terminam com um movimento contrario, caso não sejam accrescentadas sempre novas doses de hormonios. Como parece, os hormonios são decompostos pela planta viva (vide *Kornmann*). Outras substancias, contidas na pasta, ou a propria heteroauxina na dose em que foi empregada, deve ter effeito prejudicial sobre o desenvolvimento ulterior das folhas; os foliolos tratados permanecem pequenos, mostrando crescimento retardado. Assim, se explicam mais tarde as curvaturas contrarias que mencionamos aqui.

Passando pasta de hormonios nos cotos dos foliolos removidos, pudemos observar phenomenos identicos. Conforme a concentração dos hormonios na pasta, torna-se convexo o lado que contém os cotos empastados ou o que conservou os foliolos intactos. Eixos privados dos foliolos dos dois lados, fazem uma curvatura lateral, se forem munidos de hormonios unilateralmente, tornando-se este lado convexo. Esta reacção retrograda em 24 horas.

O maior effeito se consegue com concentrações relativamente altas, por exemplo, misturando-se uma solução aquosa saturada de heteroauxina com igual ou duplo volume de adeps lanae. Uma parte de heteroauxina com 8 partes de lanolina já não deu reacções nitidas.

Experiencias analogas foram feitas com *Polypodium Rainwardii*, *Solanum lycopersicum* e varias outras plantas, sempre com o mesmo resultado.

Resulta de taes experiencias que, por distribuição desigual de hormonios de crescimento, podem ser provocados phenomenos parecidos com os que se seguem a perturbações da symetria. Não sabemos, porém, se as reacções morpheticas são explicadas, de facto, na sua totalidade por distribuição dos hormonios.

Facilmente interpretaveis, nesse sentido, são as curvaturas lateraes que vemos nas figs. 2 *b* e 6. Aqui parece evidente que os foliolos do



Fig. 6

Fig. 6 — *Sanguisorba dodecandra* — Folha pennada, horizontal, dois dias depois do afastamento de 5 foliolos lateraes. (Ein Fiederblatt, 2 Tage nach Entfernung von 5 Seitenblaettchen.)

lado intacto da folha amputada enviam uma corrente de hormonios para o lado direito da rachis, corrente essa que produz um crescimento augmentado, uma convexidade desse lado. Mas, a explicação torna-se muito menos facil, se consideramos que a curvatura cessa e até involue, justamente quando a symetria foi restabelecida (fig. 2 *d*). O foliolo que substitue o foliolo apical continua sempre inserido lateralmente ao eixo principal; os hormonios que provêm d'elle, deveriam se espalhar sempre de preferencia no flanco de inserção. Talvez se poderia suppôr que os foliolos proximos, mais baixos, enviam, por sua vez, hormonios que passam pela rachis para cima, contrapondo-se aos effeitos dos hormonios do foliolo mais apical.

As mesmas ponderações são validas para o comportamento de folhas, como na fig. 7 (*Schizolobium*). Aqui, o movimento do ultimo foliolo apical está localizado na articulação. Todo o foliolo está intacto: se a reacção é produzida por distribuição desigual dos hormonios, estes não são os do proprio foliolo apical, mas devem provir dos foliolos mais baixos. Aliás, o mecanismo dos movimentos nas arti-

culações, sob a influencia de hormonios, ainda não está esclarecido. Em verdade, geralmente os hormonios seguem em direcção basal. Mas, novas pesquisas (cf. *Jost* u. *Reiss* e a literatura indicada por estes autores) mostraram que a migração dos hormonios se faz tambem no sentido apical.

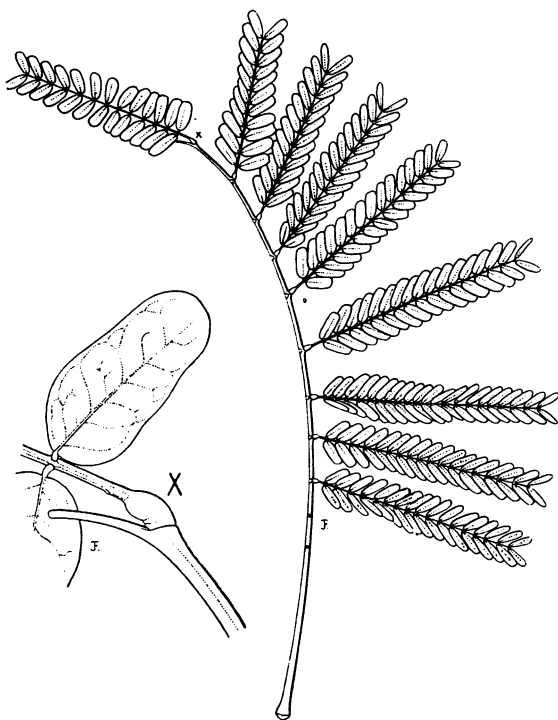


Fig. 7

Fig. 7 — *Schizolobium excelsum* — Folha pennada, horizontal, 6 dias depois do afastamento dos folíolos esquerdos; além do eixo da folha reagem os folíolos lateraes nas articulações. X — articulação da folha superior, augmentada. (Horizontales Fiederblatt, 6 Tage nach Entfernung der linken Seitenblaettchen. Ausser der Blattspindel Reaktion der Seitenblaettchen in den Gelenken. X — Oberstes Blattgelenk, vergroessert.)

O facto que folhas e folíolos podem influenciar o crescimento de órgãos inseridos mais para o apice, pode ser demonstrado em muitos casos, dos quaes citamos especialmente o do genero *Ulmus*. Os ramos horizontaes geralmente mostram curvatura em zig-zag (fig. 8). Desde a folha inserida á esquerda, o eixo se desvia para a direita, voltando novamente para a esquerda depois de passar pela inserção da folha que se segue á direita. E assim por diante. O desvio é mais accentuado na extremidade, onde as folhas ainda não attingiram o tamanho final, como se vê, no ramo normal, á esquerda da figura. Aqui, a ultima folha desabrochada desviou o broto numa curva accentuada para a direita. Taes phenomenos já foram observados por *Wiesner* (1878) e

são discutidos por *Goebel* (pg. 146) que falam em «Undulierende Nutation» e «Flanken-Nutation»; *Kisser* e *Zeisel* publicaram recentemente algumas experiencias que concordam com as nossas. E' bastante afas-

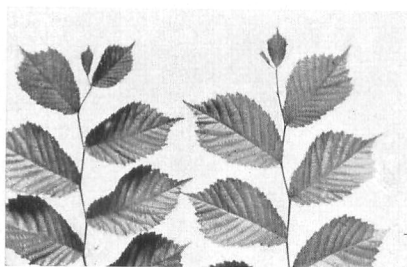


Fig. 8

Fig. 8 — *Ulmus montanus* — Ramo horizontal, de sombra; á esquerda intacto; á direita, dois dias depois da amputação de uma folha. (Horizontaler Schattenzweig. Links intakt; rechts, 2 Tage nach Amputation eines Blattes.)

tar uma folha nova, como foi feito no ramo direito da figura, para ver desaparecer o desvio lateral. A extremidade do broto com o gomme novo, colloca-se, então, exactamente na continuação do sistema de ramificação.

Mesmo que as folhas não sejam retiradas, em ramos normaes, o desvio diminue mais tarde, seja talvez por «autotropismo», seja porque o eixo já não soffre mais a influencia de uma só folha, mas, sim, do conjuncto de todas as folhas apicaes. O mesmo comportamento pode ser observado com iguaes resultados, em *Polygonum Sieboldi*. No caso representado na fig. 9 de dois brotos iguaes, retiramos do da

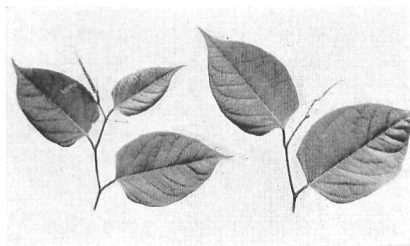


Fig. 9

Fig. 9 — *Polygonum Sieboldi* — Mostrando reacção analoga á da fig. 8. (Analoge Reaktion wie in Fig. 8.)

direita uma folha inserida do lado direito. O broto novo, que na testemunha (á esquerda) permanece desviado para a esquerda, na planta de experiencia collocou-se em 24 horas na direcção do eixo portador. Em todas essas experiencias trata-se de ramos bem horizontaes, mantidos durante toda a experiencia num plano horizontal perfeito.

Como pude observar, esses movimentos se fazem da mesma maneira em ramos horizontaes que tiverem como supporte uma placa de vidro ou uma superficie de agua.

Resumindo, não haverá possibilidade de duvida quanto ao seguinte: é somente a presença ou a ausencia de certas folhas ou partes folheares que pode influenciar, por causas internas, o crescimento de outros órgãos, em determinada direcção. Portanto, é justo falar com *Noll* em morphestesia. Provavelmente, essa morphestesia é determinada pela presença ou ausencia de certos hormonios. Entretanto, esta ultima hypothese presuppõe uma distribuição dos hormonios de crescimento muito perfeita e muito sensível, cujo mecanismo absolutamente ainda não foi esclarecido.

Provavelmente, como em outros casos onde são implicados hormonios de crescimento, a sua distribuição desigual não seria a primeira causa da reacção, mas somente um dos varios meios utilizados no mecanismo da reacção vegetal.

RESUMO

O trabalho trata das causas que regem a symetria de systemas folheares, quer folhas compostas, quer ramos folheados. A introduccção contém um apanhado geral das reacções geo e phototropicas que se dão na orientação de systemas assimiladores, especialmente dos que se estendem horizontalmente, reacções essas que foram principalmente esclarecidas por *A. Frank*.

A parte principal se occupa com as causas interiores que se exercem sobre o desenvolvimento symetrico de folhas compostas e ramos folheados. Se fôr perturbada a symetria de taes órgãos, removendo-se foliolos ou folhas, esta é novamente restabelecida na medida do possível, por movimentos lateraes do eixo principal ou dos órgãos secundarios. Esse phenomeno é conhecido desde *Nemeç* (1902).

Haerdtl e *Pringsheim* procuram as causas destas reacções principalmente na perturbação do equilibrio. Trataria-se de reacções pela sobrecarga de um lado. *Haerdtl* propõe o termo *Isoclinotropismo* para esse novo tropismo. Comtudo, como já resulta das pesquisas de *Pringsheim*, é difficil explicar todas as reacções observadas por isoclinotropismo.

Nossas pesquisas provam, antes de tudo, que os movimentos lateraes em questão se realisam tambem na ausencia de qualquer desequilibrio. Os autores precedentes, nas suas pesquisas, restabeleceram o equilibrio, substituindo as partes amputadas por pesos correspondentes. Taes experiencias sempre se prestam a duvidas, porque os órgãos de experiencia estão em crescimento, soffrendo constantes variações de peso; portanto, um equilibrio permanente não pode ser realiado. Um methodo simples e seguro é permittir aos systemas em

questão, que desabrochem horizontalmente, fluctuando numa superficie de agua (fig. 4). Neste regimen, os movimentos lateraes se realisam sem ser enfraquecidos: logo, são independentes de uma irritação por desigualdade de peso.

Sendo excluida tambem a contribuição do phototropismo (as reacções se realisam tambem no escuro), trata-se de uma dessas irritabilidades interiores que foram denominadas por *Noll* como *Morphesthesia*. A falta de qualquer parte deve produzir perturbações correlativas.

Hoje, taes reacções morphetheticas podem ser explicadas por distribuição desigual de *hormonios de crescimento*. Cada folha ou foliolo produz hormonios que entram no eixo de um orgão symetrico. Uma distribuição desigual dos hormonios deve provocar uma curvatura, com convexidade do lado que contém um *plus* em hormonios. Experiencias especiaes com *Jacaranda mimosifolia* mostram que é possível provocar curvaturas lateraes analogas, accrescentando-se heteroauxina unilateralmente a folhas pennadas intactas (fig. 5). Comtudo esta explicação aparentemente obvia, não pode explicar todos os phenomenos observados. Se, por exemplo, um foliolo lateral toma o lugar de um foliolo terminal, o movimento cessa quando o foliolo lateral tiver entrado exactamente no prolongamento do eixo principal. Ainda assim, os hormonios deste foliolo entram no eixo lateralmente. Porque cessa a convexidade deste, logo que seja restabelecida a symetria? Tambem o comportamento do foliolo representado na fig. 7 mostra a complicação existente. Aqui é a articulação de um foliolo intacto que reage pela falta de outros foliolos. Podemos concluir que na folha intacta, onde nada falta, circulam continuamente hormonios ou outras influencias que são transportadas de todas para todas as partes.

Tambem em ramos com folhagem distica, como em *Ulmus* e *Polygonum*, os desvios lateraes do apice, que produzem as figuras caracteristicas em zig-zag, são determinados por correlações partindo das folhas basaes.

De tudo isso, podemos deduzir que a symetria dos systemas folheares, acima esboçados, é restabelecida por reacções correlativas internas. E' provavel que haja participação de hormonios de crescimento nesses movimentos, pois por meio de distribuição desigual dos mesmos podemos provocar movimentos analogos. Entretanto, fica ainda por esclarecer como pode ser determinada uma distribuição tão minuciosamente organizada, como seria necessaria para explicar o restabelecimento tão perfeito da symetria.

Provavelmente, como em outros casos onde são implicados hormonios de crescimento, a sua distribuição desigual não seria a primeira causa da reacção, mas somente um dos varios meios utilizados no mecanismo da reacção vegetal.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Arbeit beschäftigt sich mit den Ursachen, welche die symmetrische Anordnung der Teile zusammengesetzter Blätter und beblätterter Zweigsysteme beherrschen. In der Einleitung wird ein Ueberblick ueber die Reaktionen geo- und phototropischer Natur gegeben, welche bei der Orientierung von Assimilationssystemen, besonders horizontal ausgebreiteten, in Frage kommen, und deren Kenntniss wir vor allem den Untersuchungen A. Franks verdanken.

Der Hauptteil beschäftigt sich mit den inneren Ursachen, welche bei der symmetrischen Entfaltung zusammengesetzter Blätter und beblätterter Sprosse wirksam sind. Wird die Symmetrie solcher Organe durch Entfernung einzelner Blatteile oder Blätter gestört, so wird durch seitliche Bewegungen der Achse oder einzelner Seitenorgane die Symmetrie moeglichst wieder hergestellt, wie besonders seit Nemeç (1902) bekannt ist.

Die Ursachen solcher seitlicher Bewegungen, die auch in unseren Figuren illustriert werden, suchen Haerdtl und Pringsheim besonders in Stoerungen des Gleichgewichts. Die Seitenkruemmungen waren eine Reaktion auf Ueberbelastung einer Seite. Haerdtl schlaegt fuer diese neue tropistische Reizbarkeit den Namen *Isoklinotropismus* vor.

Wie besonders schon aus Pringsheims Untersuchungen hervorgeht, ist es aber schwer, alle beobachteten Reaktionen mit Isoklinotropismus zu erklæaren.

Unsere eigenen Untersuchungen enthalten vor allem den Nachweis, dass die geschilderten Seitenbewegungen auch bei Ausschaltung ungleicher Belastung durchgefuehrt werden. Solche Versuche waren von den fruheren Untersuchern durch zusaetzliche Belastungen ausgefuehrt worden, wo bei intakten Blattsystemen kuenstlich ein Ungleichgewicht erzeugt, oder bei einseitig amputierten kuenstlich das Gleichgewicht wiederhergestellt wurde. Solche Versuche sind immer bedenklich, weil die Versuchspflanzenteile noch wachsen, daher stets Gewichtsveraenderungen unterworfen sind, sodass ein wirklicher Gewichtsausgleich auf die Dauer nicht vorgenommen werden kann. Eine einfache und sichere Methode besteht dagegen darin, die betreffenden Systeme sich horizontal auf einer Wasserflæache schwimmend entfalten zu lassen (Fig. 4). Bei dieser Versuchsanordnung treten die Seitenbewegungen in ungeminderter Intensitaet auf; sie sind also von einer Reizung durch ungleiche Belastung unabhaengig.

Da auch die Beteiligung von Lichtreizbarkeit nicht in Frage kommt (die gleichen Bewegungen treten auch im Dunkeln auf), handelt es sich um eine jener Reizbarkeiten, die von Noll als *Morphaestiesie* bezeichnet wurden. Das Fehlen einzelner Blatteile muss als korrelative Stoerung wirken.

Heute kann man sich das Zustandekommen solcher morphaestischer Reaktionen durch ungleiche Wuchsstoffverteilung erklaren: jedes Blatt und jeder Teil eines Blattes erzeugt Wuchsstoffe, die in die Achse eines symmetrischen Organes eintreten. Ungleiche Verteilung derselben wird eine Konvexkruemmung auf der Seite hervorrufen, wo ein Plus von Wuchsstoffen vorhanden ist. Dass durch Zufuegen von Heteroauxin derartige Seitenkruemmungen in intakten Fiederblaettern hervorgerufen werden kann, zeigten besondere Versuche an *Jacaranda mimosifolia* (Fig. 5) und anderen Pflanzen.

Immerhin koennen mit dieser naheliegenden Erkluerung nicht alle beobachteten Erscheinungen erfasst werden. Rueckt z. B. ein Seitenblaettchen an die Stelle einer Endfieder, so wird die Bewegung sistiert, wenn das Seitenblaettchen genau in die Verlaengerung der Hauptachse eingetreten ist. Auch jetzt treten die Wuchsstoffe aus dieser Fieder von der Seite in die Achse ein. Warum wird deren Konvexkruemmung sistiert wenn die symmetrische Stellung der Fieder erreicht ist?

Auch der (Fig. 7) abgebildete Fall, wo ein intactes Blaettchen von *Schizolobium* mit seinem Gelenk auf das Fehlen anderer Blaettchen desselben Blattsystems reagiert, zeigt, dass wenn die Erscheinung ueberhaupt durch Wuchsstoffverteilung hervorgerufen wird, die Verteilung dieser Wuchsstoffe im ganzen Assimilationssystem sehr fein abgestimmt sein muss. Das Gelenk reagiert auf das Fehlen von Wuchsstoffen oder anderen Einflussen, die in der Blattachse circulieren. Im unversehrten Blatt muessen also dauernd Wuchsstoffe oder andere Einflusse von allen Teilen zu allen Teilen transportiert werden.

Auch in zweizeilig beblaetterten Zweigen, wie bei *Ulmus* und *Polygonum* werden die seitlichen Abweichungen des Spitzensprosses, die zu den bezeichnenden Zickzackfiguren fuehren, durch Korrelationen von den basal stehenden Blaettern induziert (Figs. 8, 9).

Aus allem koennen wir folgern, dass die Symmetrie der geschilderten Blattsysteme durch innere, korrelative Reaktionen wieder hergestellt wird. Wuchsstumshormone, durch deren ungleiche Verteilung man identische Bewegungen hervorrufen kann, sind wahrscheinlich beim Zustandekommen der Bewegungen beteiligt. Dagegen bleibt es noch zu erforschen, wie eine so fein abgestimmte Verteilung der Wuchsstoffe herbeigefuehrt werden kann, dass tatsaechlich die so genaue Wiederherstellung der Symmetrie hierdurch erklarlich wird.

Wahrscheinlich wird es sich so verhalten, wie in anderen Faellen, wo Wuchsstoffe beteiligt sind. Diese stellen nicht die erste und nicht die einzige Ursache der Reaktion dar, sondern, sind nur eines der Mittel, deren sich der pflanzliche Reaktionsmechanismus bedient.

BIBLIOGRAPHIA

- AVERY jun. GEORGE S. Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana* and its relation to polarized growth. *Bull. Torr. Bot. Club.* 1935. 62, 313.
- BALL, N. G. Phototropic movements of leaves. *Scient. Proceed. Roy. Dubl. Soc.* N. S. 17.
- BOYSEN-JENSEN, P. Die Wuchsstofftheorie und ihre Bedeutung fuer die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen. Jena 1935.
- FRANK, A. B. Die natuerliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhaengigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig 1870.
- GOEBEL, K. Das Rumphius-Phaenomen. *Biolog. Zentralbl.* 1916. 36.
- GOEBEL, K. Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena, 1924.
- HAERDTL, H. Licht und Schwerkraft in ihrer Wirkung auf die Stellung des Laubblattes *Beitr. Biol. d. Pfl.* 1927, 15.
- HARDER, R. Beobachtungen ueber die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrueener Pflanzen der algerischen Wueste. *Zeitschr. f. Bot.* 1930, 23, 703.
- JOST, L. e REISS, E. Zur Physiologie der Wuchsstoffe. II, III. *Zeitschr. f. Bot.* 1936, 30, 335 — 1937, 31, 65.
- KISSER, J. und ZEISEL, FR. Physiologische Untersuchungen ueber die unterbrochene Nutation. *Akad. Anzeiger. Akad. d. Wiss. Wien.* 1932. Nr. 19.
- KORNMANN, P. Die Aufhebung der Wuchsstoffwirkung durch lebende Pflanzenteile. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 1935, 53, 523.
- LAIBACH, F. u. FISCHNICH, O. Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. *Planta*, 1936, 25, 648.
- NEMEÇ, B. Ueber die Folgen einer Symmetriestoerung bei zusammengesetzten Blaettern. *Bull. Ac. de Boheme*, 1902, 7.
- NOLL, F. Ueber die Koerperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. *Sitz. Ber. Niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilk. Bonn.* 1900.
- POHL, R. Die Abhaengigkeit des Wachstums der Avenakoleoptile und ihrer sogenannten Wuchsstoffproduktion vom Auxingehalt des Endosperms. *Planta*, 1936. 25, 720.
- PRINGSHEIM, E. Lageveraenderungen an Blaettern nach Symmetriestoerungen. *Flora* 1931. N. F. Bd. 26.
- LAIBACH, F. Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Reaktionsvermoegen der Pflanze gegenueber Wuchsstoff. *Jahrb. W. Bot.* 1936, 83, 324.

- RAYDT, G. Ueber die Bewegungen ephotometrischer Blätter. *Jahrb. wiss. Bot.* 1925. Bd. 64.
- SIERP, H. Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1915, 55, 343.
- SNOW, R. Experiments on growth and inhibition. Part. III. *Proc. Roy. Soc. London.* B. 1932. *III.* 86.
- STARK, P. Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. *Jahrb. wiss. Bot.* 1917. 57, 461.
- WIESNER, J. Die undulierende Nutation der Internodien. *Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1.* 1878, 77.
-