

ISSN 1677-9274

Arquitetura, Gradientes Morfogenéticos e Idade Fisiológica de Vegetais





*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Informática Agropecuária
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

ISSN 1677-9274
Setembro, 2008

Documentos 74

Arquitetura, Gradientes Morfogenéticos e Idade Fisiológica de Vegetais

Miroslava Rakocevic (tradutora)

Embrapa Informática Agropecuária
Campinas, SP
2008

Embrapa Informática Agropecuária
Área de Comunicação e Negócios (ACN)

Av. André Tosello, 209
Cidade Universitária "Zeferino Vaz" – Barão Geraldo
Caixa Postal 6041
13083-970 – Campinas, SP
Telefone (19) 3211-5743 – Fax (19) 3289-9594
URL: <http://www.cnptia.embrapa.br>
e-mail: sac@cnptia.embrapa.br

Comitê de Publicações

Kleber Xavier Sampaio de Souza (presidente)
Marcia Izabel Fugisawa Souza
Martha Delphino Bambini
Silvia Maria Fonseca Silveira Massruhá
Stanley Robson de Medeiros Oliveira
Suzilei Almeida Carneiro (secretária)

Suplentes

Goran Neshich
Leandro Henrique Mendonça de Oliveira
Maria Goretti Gurgel Praxedes

Supervisão editorial: *Suzilei Almeida Carneiro*
Normalização bibliográfica: *Marcia Izabel Fugisawa Souza*
Editoração eletrônica: *Área de Comunicação e Negócios (ACN)*

Do livro original

Modélisation et simulation L'architecture dès végétaux de Bouchon J., Reffye de P., Barthélémy D., publicado em 1997 por INRA Editions

Tradução do Capítulo primeiro "Architecture, gradients morphogénétiques et age physiologique ches les végétaux" de Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E.

© INRA, Paris, 1997.



1ª edição on-line - 2008

Todos os direitos reservados.

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Barthélémy, Daniel.

Arquitetura, gradientes morfogénéticos e idade fisiológica de vegetais / Daniel Barthélémy, Yves Caraglio, Evelyn Costes; tradução de Miroslava Rakocevic.– Campinas : Embrapa Informática Agropecuária, 2008.

61 p. : il. – (Documentos / Embrapa Informática Agropecuária ; 74).

ISSN 1677-9274

Tradução de: Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: Modélisation et simulation de l'architecture dès végétaux / editado por J. Bouchon, Reffye de P. Daniel Barthélémy. – Paris : INRA, 1997. p. 89-136.

1. Arquitetura de planta. 2. Gradiente morfogénético. 3. Morfologia vegetal. 4. Morfogênese. 5. Idade fisiológica de planta. 6. Idade de planta. I. Caraglio, Yves. II. Costes, Evelyn. III. Rakocevic, Miroslava, trad. IV. Título. V. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. VI. Série.

CDD – 21st ed. 581.4

© Embrapa 2008

Autores

Daniel Barthélémy

Biólogo, Doutor, CIRAD
Montpellier, França
e-mail: daniel.barthélémy@cirad.fr

Yves Caraglio

Biólogo, Doutor, CIRAD
Montpellier, França
e-mail: yves.caraglio@cirad.fr

Evelyn Costes

Bióloga, Doutora, INRA
Montpellier, França
e-mail: costes@ensam.inra.fr

Tradutora

Miroslava Rakocevic

Doutora em Ecofisiologia,
Pesquisadora visitante na Embrapa
Informática Agropecuária
Av. André Tosello, 209 - Barão Geraldo,
Caixa Postal 6041 - 13083-886 Campinas, SP
Telefone: 19-3211-5820
e-mail: mima@cnptia.embrapa.br

Colaboradores

Eduardo Delgado Assad

Doutor em Agrometeorologia, Pesquisador da
Embrapa Informática Agropecuária
Av. André Tosello, 209 - Barão Geraldo,
Caixa Postal 6041 - 13083-886 Campinas, SP
Telefone: 19-3211-5753
e-mail: assad@cnptia.embrapa.br

Moacir José Sales Medrado

Doutor em Agricultura,
Pesquisador da Embrapa Florestas
Estrada da Ribeira, km 111
Caixa Postal 319 - 83411-000
Colombo/PR - Brasil
Telefone: 41-3675-5655
e-mail: medrado@cnpf.embrapa.br

Giampaolo Queiroz Pellegrino

Doutor em Agrometeorologia,
Pesquisador em Mudanças Climáticas Globais
Av. André Tosello, 209 - Barão Geraldo,
Caixa Postal 6041 - 13083-886 Campinas, SP
Telefone: 19-3211-5753
e-mail: giam@cnptia.embrapa.br

Apresentação

A Embrapa Informática Agropecuária vem desenvolvendo pesquisas relativas à modelagem de crescimento de plantas em dois laboratórios: “Laboratório de Modelagem Agroambiental” e “Laboratório de Novas Tecnologias”. Nelas se aninhou uma área de modelagem nova para a realidade Brasileira - Modelagem de Arquitetura de Plantas.

Estimamos que os novos conceitos sobre a arquitetura de plantas que discutem sobre evolução das características biológicas durante o desenvolvimento de organismo vegetal, idade fisiológica, unidade arquitetural, gradiente morfogenético e reiteraões podem apresentar uma boa base teórica na aquisição de conhecimento sobre a área no desenvolvimento de nosso centro de pesquisa. Apesar da importância destes temas no Brasil, são poucas as obras que os incorporam, ainda menos de maneira densa e didática. Julgamos que **“Arquitetura, gradientes morfogenéticos e idade fisiológica de vegetais”** elaborada por Daniel Barthélémy, Yves Caraglio e Evelyne Costes é um dos melhores trabalhos na área, uma vez que ordena o conhecimento atual. Após esta publicação, foi publicado um artigo de revisão, atualizando os conhecimentos de termos relativos ao crescimento e à ramificação de vegetais e da arquitetura e gradientes morfogenéticos: “Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny”, escrito por D. Barthélémy e Y. Caraglio e publicado em *Annals of Botany* 99: 375–407, 2007, porém, devido à publicação no periódico adquiriu uma forma mais científica e menos didática do que um capítulo de livro.

A Embrapa Informática Agropecuária, com a permissão do INRA e do CIRAD, coloca à disposição de pesquisadores, professores e alunos brasileiros a tradução de: **“Arquitetura, gradientes morfogenéticos e idade fisiológica de vegetais”**. Acreditamos que as definições e exemplos de variações dos caracteres morfológicos, durante a ontogenia, podem exercitar um papel importante nos estudos de organização e desenvolvimento de espécies brasileiras.

Eduardo Delgado Assad
Chefe-Geral

Sumário

Introdução	9
Evolução das características biológicas durante o desenvolvimento do organismo vegetal	9
Limites da noção de “idade cronológica”	11
Níveis de aplicação da noção de “idade fisiológica”	12
Desenvolvimento Arquitetural de Árvores	14
Introdução	14
Estabelecimento da arquitetura elementar	15
Exemplo de freixo comum (<i>Fraxinus exelsior</i> L., Oleaceae)	15
Conclusão	16
Desenvolvimento Subseqüente de árvore	20
Envelhecimento de estruturas laterais	21
Envelhecimento da árvores conforme a sua unidade arquitetural	23
Envelhecimento da árvore reiterada	27
Conclusão	29
Noção de Gradiente Morfogenético	30
Introdução	30
Gradientes morfogenéticos e os fenômenos que os induzem	31
Fenômeno de estabelecimento ou “efeito de base”	31
Influência da ordem de ramificação	34
Gradientes morfogenéticos ligados à estrutura ou à orientação no espaço de entidade suporte	35
Gradientes ligados à estrutura de entidade suporte: acrotonia, basitonia, mesotonia	35

Gradientes ligados à orientação de entidade suporte no espaço: hipotonia, epitonia, anfitonia	37
Derivada	38
Conclusão	38
Noção de Idade Fisiológica de Meristemas	42
Definição	42
Identificação e qualificação da idade de um meristema	43
Discussão	44
Conclusão geral	46
Referências	49
Glossário	58

Arquitetura, Gradientes Morfogenéticos e Idade Fisiológica de Vegetais

Miroslava Rakocevic

Introdução

Evolução das características biológicas durante o desenvolvimento do organismo vegetal

O desenvolvimento de um organismo vegetal do seu nascimento até a morte efetua-se por uma sucessão de fases caracterizadas por modificações morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas, que definem sua ontogenia.

Entre essas modificações, inclui-se a passagem de um estágio juvenil vegetativo, durante o qual a planta é incapaz de florescer, até um estágio adulto, que suscitou mais pesquisas, questionamentos e reflexões (Diels, 1906; Passecker, 1944, 1958; Rémy, 1951; Stokes & Verkerk, 1951; Schaffalitzky de Muckadell, 1954, 1959; Robins, 1957, 1961; Wareing, 1961; Zeevaart, 1962; Stoutemeyer, 1964; Visser, 1964; Doorenbos, 1965; Picard, 1965; Visser & De Vries, 1970; Zimmerman, 1972; Borchert, 1976; Schwabé, 1976). Ocorrendo ao fim de uma fase de maturação de organismo (Wareing, 1959), a aquisição de uma planta da “aptidão para florir” (Chouard, 1950) não apresenta um único marcador de passagem de uma fase juvenil a uma fase adulta.

Entre as diferentes espécies que pertencem às famílias tais como Araceae (Blanc, 1978, 1980, 1986), Marcgraviaceae (Watson, 1886; Troll, 1937; Etifier, 1981), Moraceae (Corner, 1976; Caraglio, 1985), ou ainda Piperaceae (Blanc & Andraos, 1983) nota-se, durante a ontogênese, a passagem de uma fase juvenil rasteira e não florescente a uma fase adulta, ereta e reprodutiva.

No caso mais conhecido de *Hedera helix* L. (Araliaceae) – Fig. 1, mostrou-se (Doorenbos, 1954; Brink, 1962; Poethig, 1990) que esse comportamento acompanha uma modificação de inúmeras características como capacidade de emissão de raízes adventícias e de brotações, ou forma e anatomia, ou teor de antocianinas, ou disposição das folhas nos eixos.

Tais variações das características morfológicas são comuns durante a ontogenia. Elas podem ser descritas pelos tipos biológicos muito variáveis e referentes a fenômenos também diversos como: o murchamento (ou retenção das folhas no inverno) de indivíduos jovens de múltiplas espécies como do carvalho ou da faia (Schaffalitzky de Muckadell, 1954, 1959), o desenvolvimento dos espinhos no estágio juvenil (Frost, 1938; Webber & Batchelor, 1948; Trippi, 1963), o porte juvenil divaricado de algumas espécies arbustivas da Nova Zelândia (Cockayne, 1912; Rattenbury, 1962; Wardle, 1963; Philipson, 1964; Went, 1971; Böcher, 1977; Greenwood & Atkinson, 1977; Tomlinson, 1978), a heterofilia de muitas coníferas (Koch, 1873; Carrière 1880; Hochtetter, 1880; Beissner, 1888) ou de diversas espécies originadas da Austrália (Barthélémy, 1983), das Ilhas Mascarenhas (Balfour, 1879; Vaughan & Weihe, 1939; Rivals, 1952; Freidmann & Cadet, 1976), da Nova Caledônia (Viro, 1956).

Particularmente espetacular é o desenvolvimento chamado “heteroblástico” (Goebel, 1900) das plantas, que pode ser mais gradual, de forma que a passagem ao estágio adulto é marcada pela modificação abrupta de diversos caracteres e pela evolução de características morfológicas de diversos elementos surgidos durante a organogênese. Também é caracterizado o desenvolvimento “homoblástico” (Goebel, 1900) com diversos exemplos apresentados na literatura sobre herbáceas (Fig. 2) e sobre lenhosas (Troll, 1937; Stephens, 1944; Ashby, 1949; Edelin, 1984; Poethig, 1990).

“Nestes casos, a noção de gradiente permite expressar as variações progressivas de caracteres morfológicos em função da idade da planta no momento em que se diferenciam partes consideradas (Prat, 1945)” (Baillaud & Courtot, 1955).

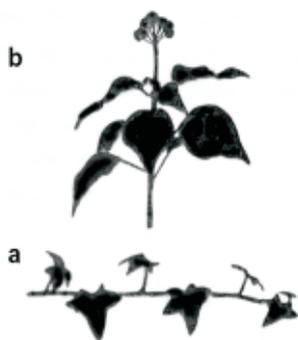


Fig. 1. Fase juvenil rasteira (a) e adulta erguida (b) de *Hedera helix* L., de Brink (1962).

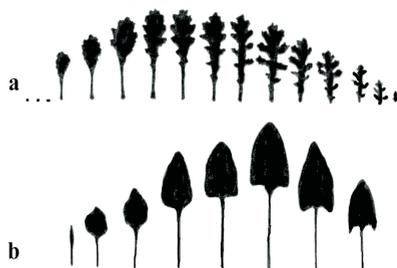


Fig. 2. Folhas sucessivas de *Senecio vulgaris* L. (a) (Baillaud & Courtot, 1955), e da beterraba de açúcar (b) (Ashby, 1949).

Limites da noção de “idade cronológica”

O desenvolvimento de um organismo passa pela sucessão de fases que podem estar identificadas por um conjunto de critérios biológicos. A duração média de cada fase é mais ou menos fixa para cada espécie (Zimmerman, 1972; Hackett, 1985) e assim pode-se, geralmente, determinar a idade média a partir da qual uma planta está apta a produzir suas primeiras flores (Tabela 1).

Tabela 1. Duração da fase juvenil em algumas árvores florestais, de Wareing (1959).

Espécie	Período Juvenil (em anos)
<i>Pinus silvestris</i>	5-10
<i>Larix decidua</i>	10-15
<i>Psuedotsuga taxifolia</i>	15-20
<i>Picea abies</i>	25-30
<i>Abies alba</i>	20-25
<i>Fraxinus excelsior</i>	15-20
<i>Acer pseudolatanus</i>	15-20
<i>Quercus robur</i>	25-30
<i>Fagus sylvatica</i>	30-40

Esta “idade cronológica” ou “idade física” (Ritterbusch, 1990) ou “*calendar age*” (Gatsuk et al., 1980), em alguns casos pode ser expressa em dias, meses ou anos após a germinação e não é suficiente para expressar as modificações ontogênicas observadas nos vegetais.

Não é raro que para uma mesma espécie, indivíduos de mesma idade cronológica, porém crescendo em diferentes condições, atinjam diferentes estágios ontogênicos. “Em uma floresta de pinheiro, por exemplo, podem-se encontrar árvores de 70 anos, as quais nunca produziram as sementes, enquanto as outras da mesma idade (*calendar age*) são reprodutoras ativas” (Gatsuk et al., 1980). Na natureza também se encontram as árvores idosas apresentando as características juvenis (Thiébaud, 1986; Sabatier & Barthélémy, 1995). De maneira geral, os numerosos trabalhos mostram que a

duração da fase juvenil é influenciada pelo ambiente (Doorenbos, 1955; Zimmerman, 1972; Barthélémy, 1986, 1988). Então, admite-se que a floração em uma espécie está mais relacionada com a formação de um número mínimo de nós (Purvis, 1934; Abbott, 1970, 1977; Raimbault, 1984), ou com a sua estatura (Wareing, 1959, 1961; Wareing & Robinson, 1963; Kozłowski, 1971), ou com um grau de diferenciação mínima (Barthélémy, 1988), do que com um número específico de dias, meses ou anos.

Em um dado momento, um organismo vegetal pode ser caracterizado não somente pela sua “idade cronológica”, mas igualmente por toda uma série de critérios biológicos que indicam seu estágio de desenvolvimento. Esta segunda caracterização é chamada de diversas maneiras, como:

- “Idade biológica” por Levin (1966);
- “idade fisiológica” por Robins (1957), Schaffalitzky de Muckadell (1959), Grubb (1977);
- “idade ontogênica” por Passecker (1977);
- “Age state” por Uranov (1975), Gatsuk et al. (1980).

Níveis de aplicação da noção de “idade fisiológica”

Estas noções que significam o estágio global de um vegetal durante diversas etapas de sua ontogenia, não explicam a diversidade de comportamentos e a estrutura de todas as partes de um mesmo indivíduo, em uma idade cronológica ou um estágio de desenvolvimento dado:

- na floração de uma planta, somente alguns meristemas são capazes de produzir uma inflorescência (Barthélémy, 1988);
- nas plantas de desenvolvimento heteroblástico, como as espécies de gênero *Eucaliptus* (Jacobs, 1955) ou *Acacia* com filódios¹ (Borchert, 1964), não é raro ver reaparição, no meio de uma copa “adulta”, dos ramos que apresentam as características juvenis. Estas “reversões” morfogênicas podem-se manifestar espontaneamente (Barthélémy et al., 1992) ou seguindo diversos tratamentos em algumas outras espécies (Doorenbos, 1954; Robbins, 1957; Schaffalitzky de Muckadell, 1959; Moorby & Wareing, 1963; Nozeran et al., 1982; Hackett, 1985);
- em alguns casos, um mesmo indivíduo, apresenta uma alternância regular (Fig. 3) ou uma coexistência (Fig. 4) de brotações juvenis e de brotações adultas, impossibilitando a distinção destas duas fases.

¹ Do gr. Phyllódes. Pecíolo dilatado e achatado, verde, característico do gênero *Acacia*, e que se parece com uma folha normal a ponto de dar margem a confusão. Nas plantas jovens ainda ocorrem folhas normais, as quais vêm a desaparecer, dando lugar aos filódios (Dicionário Aurélio XXI, Versão Eletrônica, nota dos tradutores).

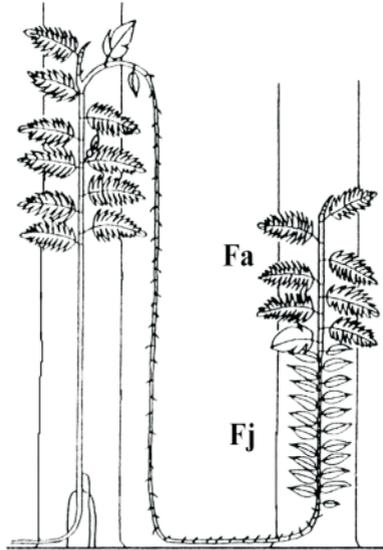


Fig. 3. Alternância de folhas do tipo juvenil (Fj) e de folhas do tipo adulto (Fa) de uma Araceae tropical - *Rhaphidophora korthalsii* Schoott. (Blanc, 1978).

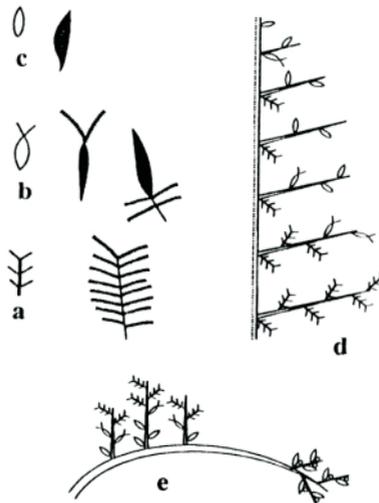


Fig. 4. Evolução de idade fisiológica de *Acacia metanoxyton* **d**: repartição das folhas juvenis **(a)** de transição e **(b)** adultas **(c)** em um eixo principal; **e**: reaparição de folhas juvenis da parte proximal e a floração na parte distal em um ramo arcado (Borchert, 1964).

De uma maneira geral, um organismo vegetal em qualquer momento, pode ser considerado como uma metapopulação (White, 1979) de seus elementos, os quais, mesmo homólogos, nem sempre apresentam características biológicas idênticas.

A intenção é mostrar que apesar da existência de estágios ontogênicos identificáveis pelas características biológicas, a noção de “idade fisiológica” pode ser aplicada não somente no nível da estrutura global característica para o estágio considerado, mas igualmente, no nível de subelementos que constituem a arquitetura de uma planta.

Desenvolvimento Arquitetural de Árvores

Introdução

A análise arquitetural de vegetais (Hallé & Oldman, 1970; Oldman, 1974; Hallé et al., 1978; Edelin, 1977, 1984; Barthélémy, 1988; 1991; Barthélémy et al., 1989, 1991; Sanoja, 1992) mostra que as diversas partes de uma planta se organizam de uma maneira precisa e ordenada durante a sua ontogênese. Os resultados obtidos neste campo são então preciosos para compreender a evolução da estrutura de ordenamento dos seus subelementos, os quais compõem a organização global de um indivíduo durante as fases sucessivas do seu desenvolvimento. Nestes estudos, os vegetais lenhosos em geral e as árvores em particular ocupam espaço importante. Pela lenta expressão da sua ontogenia e pela sua longa duração da vida, eles expressam, passo a passo, sua seqüência de desenvolvimento e assim apresentam um material ideal para compreender e analisar a sucessão de etapas que direcionam a vida de um organismo vegetal.

² **Freixo comum** é uma espécie freqüente em toda Europa, atingindo seu limite oriental na Rússia Central. Nas regiões mediterrâneas acha-se unicamente em altitudes. Esta árvore pode atingir 40m de altura, porém a sua altura habitual é de cerca de 20m (Wardle, 1961). Os resultados apresentados aqui foram obtidos a partir de observação de indivíduos crescendo em região nativa em zona montanhosa de Dauphiné Francesa, em Isère e Savoie. Neste trabalho estamos empenhados em destacar os processos comuns de crescimento para todos os indivíduos desta espécie e não analisamos as variações ligadas ao ambiente ou tratamentos silviculturais particulares. Os estudos de freixo comum, apresentados neste trabalho, foram financiados pelo Instituto de Desenvolvimento Florestal em convênio com a Unidade de Modelagem de CIRAD.

Estabelecimento da arquitetura elementar

O estabelecimento da arquitetura elementar de uma planta apresenta traços comuns nas plantas de diferentes espécies. Porém, para melhor compreender a evolução da estrutura dos subelementos e a sua organização progressiva desde os primeiros estágios de desenvolvimento, deve-se analisá-los a partir de um exemplo antes de buscar uma generalização.

Exemplo de freixo comum (*Fraxinus excelsior* L., *Oleaceae*)²

Em regeneração natural, a germinação do freixo efetua-se na sombra do sub-bosque. Próximo ao fim do mês de abril, do fruto alado nasce uma plântula cujo caule curto e não ramificado carrega dois cotilédones e um par de folhas simples dentadas (Fig. 5a). Nos anos seguintes, o eixo epicótilo ainda não ramificado, emite as brotações anuais curtas, mas de tamanho crescente. Essas brotações anuais são constituídas por um número pequeno de entrenós aos quais são associados um ou dois pares de catáfilos proximais, de forma que a parte distal carrega dois ou três pares de folhas assimiladoras, inicialmente de três (Fig. 5b), depois de cinco (Fig. 5c), e finalmente, de sete folíolos, de um ano para o seguinte. A partir de certo número de anos, variável em função das condições do ambiente, a ramificação aparece (Fig. 5d). As folhas são então de tipo adulto com nove a treze folíolos. Os primeiros galhos formam uma estrutura de ramos curtos, constituídas de uma série de brotações anuais curtas, não ramificadas, carregando um ou dois pares de catáfilos proximais e 1-2 pares de folhas distais compostas de 5 a 7 folíolos (Fig. 5c).

Nos indivíduos mais idosos, mas ainda em sub-bosque, observa-se que as brotações anuais, sucessivamente emitidas pelo tronco, da base ao topo da árvore, apresentam um tamanho e número de entrenós crescentes (Fig. 6).

Na parte baixa da árvore, os galhos não são ramificados e correspondem a uma sucessão de brotações anuais curtas carregando somente um a dois pares de folhas assimiladoras.

Na parte alta da árvore, as unidades de crescimento (UC) do tronco são maiores e carregam 6 a 9 pares de folhas assimiladoras; elas são, também, mais ramificadas que as precedentes e dão origem aos ramos cujo vigor

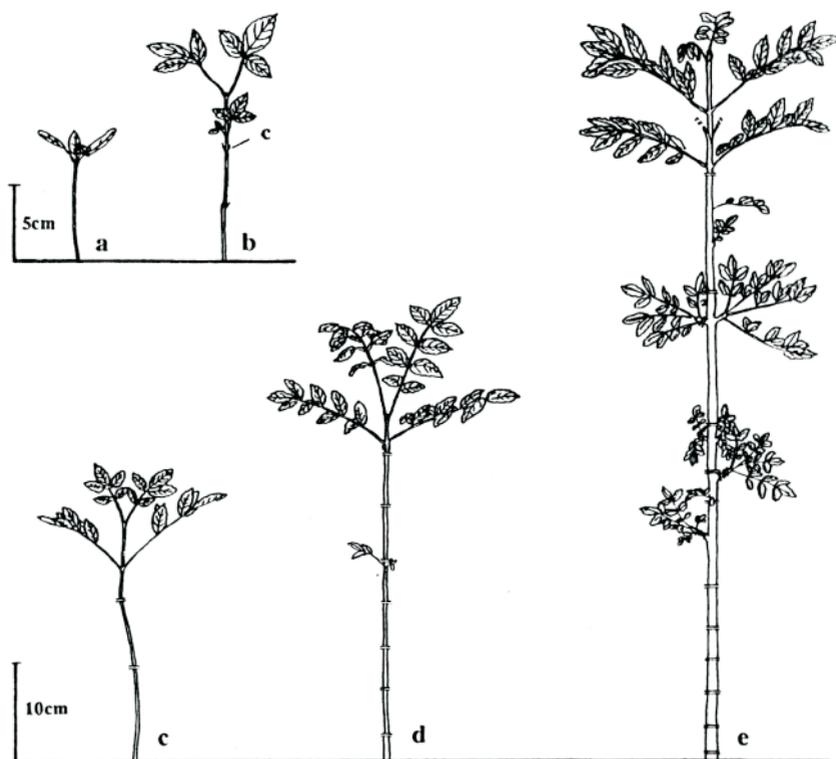


Fig. 5. Primeiros estágios de desenvolvimento de freixo comum, *Fraxinus excelsior* L. **a, b, c, d, e:** estágios sucessivos; (+) pausa de crescimento invernal; **c:** catáfilo (na Fig. 5b).

decrece em função de sua inserção mais proximal na UC. Conforme este gradiente acrótono, as brotações anuais do tronco aparecem na sua parte distal os ramos cujas brotações constitutivas são mais compridas e levam 5 a 7 pares de folhas assimiladoras e que podem se ramificar no ano que segue a sua formação. Os ramos suportados por estas brotações têm então uma estrutura totalmente idêntica aos primeiros eixos laterais formados pela árvore mais jovem, isso é, pelas primeiras brotações anuais desenvolvidas à base do tronco. Eles são também similares aos eixos laterais carregados na zona proximal das UC do tronco.

A árvore prossegue com seu desenvolvimento e todo ano o tronco forma brotações relativamente parecidas e compridas, que carregam 6 a 9 pares de folhas assimiladoras. Nestas brotações, os galhos vigorosos começam se

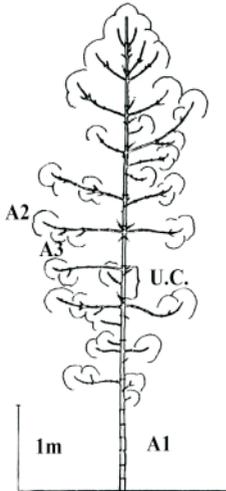


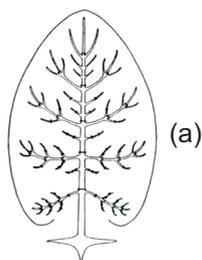
Fig. 6. Freixo comum jovem em sub-bosque. A1, A2, A3: as sucessivas ordens de ramificação; UC: unidade de crescimento; (+) : pausa de crescimento.

desenvolver na posição distal, enquanto que na posição proximal nascem os eixos laterais mais curtos, cuja estrutura é comparável à dos ramos inseridos nos galhos.

Progressivamente, os galhos baixos mais finos começam a morrer e se reduzir, enquanto as ramificações se tornam mais abundantes e regulares nos galhos vigorosos carregados no topo das UC do tronco.

A árvore adulta tem uma forma fina e apresenta uma estrutura simples inteiramente hierarquizada ao redor do tronco. Ela apresenta uma “unidade arquitetural” (Barthélémy et al., 1989, 1991) composta por três tipos de eixos (Fig. 7):

- o tronco, ortótropo, monopodial com crescimento e ramificação rítmicos que se constitui por uma sucessão de brotações anuais, compridas, levando cada uma cerca 8 a 10 pares de folhas assimiladoras e 3 a 5 pares de eixos laterais;
- os galhos, que são inseridos em nós da parte distal das brotações anuais do tronco; eles têm as mesmas características de crescimento e da ramificação que destes últimos, porém são constituídos pelas brotações anuais mais curtas, carregando somente 5 a 8 pares das folhas assimiladoras. Eles são menos ramificados que as brotações de tronco e carregam somente 1 a 2 pares de ramos;
- os ramos, que são suportados pelos galhos e na sua parte proximal das UC do tronco. Eles têm o desenvolvimento limitado e constroem-se por uma sucessão de brotações curtas, não ramificadas e munem-se de 2 a 4 pares das folhas assimiladoras.



(b)

Características de eixos

A1 (tronco)	A2 (galhos)	A3 (ramos)
<i>Ortótropo vertical</i>	<i>Ortótropos endireitados</i>	<i>Ortótropos endireitados a pendiculados</i>
<i>U.C. Compridos</i>	<i>U.C de tamanho médio</i>	<i>U.C. curtos</i>
<i>Filotaxia oposta</i>	<i>Filotaxia oposta</i>	<i>Filotaxia oposta</i>
<i>Abundância de ramificações</i>	<i>Medianamente ramificados</i>	<i>Sem ramificações</i>
<i>Não se reduz</i>	<i>Redução em longo prazo</i>	<i>Redução em médio prazo</i>
<i>Possui estruturas sexuais</i>	<i>Possui estruturas sexuais</i>	<i>Possui estruturas sexuais</i>

Fig. 7. Unidade arquitetural de freixo comum. (a): esquema de árvore vista de ângulo de elevação, (b): características de diferentes categorias de eixos.

A floração aparece geralmente neste estágio e as inflorescências masculinas ou femininas são suportadas lateralmente por todos os tipos de eixos.

Conclusão

A análise de desenvolvimento do freixo até o estágio adulto mostra que o estabelecimento da sua arquitetura elementar efetua-se de maneira progressiva e gradual em acordo com uma seqüência de diferenciação precisa e ordenada, durante a qual os diferentes tipos de eixos apresentam as características que evoluem durante o desenvolvimento. O tronco se instala e forma, no início, as pequenas brotações anuais não ramificadas. Progressivamente estas brotações anuais mostram outras características, tornando mais e mais vigorosas e adquirindo a capacidade de se ramificar. Os primeiros eixos laterais formados têm uma estrutura próxima desta que caracteriza o tronco nos primeiros anos da vida. Durante o desenvolvimento da árvore, a evolução da estrutura das brotações do tronco prossegue, enquanto os galhos começam a individualizar-se e, depois, a ramificar-se.

Durante a ontogenia, verifica-se a transferência progressiva de características apresentadas na base do tronco, no momento da sua formação, na direção dos galhos e depois dos ramos. Assim se configura o processo de “*intercalação*” evidenciado por Edelin (1984), a partir da análise de diversas árvores tropicais. Nelas tudo acontece como nas brotações de tronco porém, nos galhos essas se “*intercalam*” progressivamente e sucessivamente entre as estruturas periféricas, as mais diferenciadas, as quais são apresentadas pelas brotações curtas no caso de freixo, cuja sucessão constrói os ramos desta espécie.

A formação, pelo meristema apical do tronco e dos galhos, das brotações anuais mais e mais vigorosas durante as primeiras etapas de ontogenia, conduz às estruturas mais “diferenciadas” para “rebrotar” na periferia da árvore. Qualquer que seja o modo de crescimento específico, este fenômeno atinge um estágio arquitetural relativamente estável e fortemente hierarquizado havendo a possibilidade de distinguir um número finito de categorias de eixos, sua natureza e maneira na qual se ordenam entre si, definindo assim o “diagrama arquitetural” (Edelin, 1977) ou “unidade arquitetural” (Barthélémy et al., 1989, 1991) de uma dada espécie (Fig. 7)

Apesar de que a noção de categoria de eixo seja superposta à de ordem de ramificação, estas duas categorias não podem ser confundidas, porque outros fenômenos podem determinar a natureza da produção auxiliar. Assim, em um freixo jovem, mesmo que o tronco, os galhos e os ramos geralmente correspondam às ordens de ramificação crescentes, as estruturas mais diferenciadas (ramos) podem nascer diretamente no tronco, seja nas primeiras UC emitidas por ele (fenômeno de intercalação), seja na parte proximal de UC do tronco da árvore adulta (acrotonia).

De maneira mais clara, nas plantas de ramos curtos como é o cedro - *Cedrus atlantica* (Endl.) (Sabatier & Barthélémy, 1995) ou a cerejeira selvagem - *Prunus avium* (Fig. 8), estas estruturas particulares, que pode-se considerar como as mais diferenciadas, são sempre localizadas na periferia da árvore e se encontram, pelo jogo de diferentes gradientes, suportadas por todas as outras categorias de eixo.

Revelando a hierarquia que existe em um dado momento entre os diferentes constituintes de uma planta, a identificação de sua unidade arquitetural mostra igualmente que, para um estágio ontogênico determinado, todas as partes de vegetal não têm mesmas características biológicas. No caso da cerejeira selvagem, por exemplo, se considerarmos que os ramos curtos corresponderão a um dado estágio de diferenciação, pode-se concluir que somente certo número de meristemas dá origem às estruturas particulares.

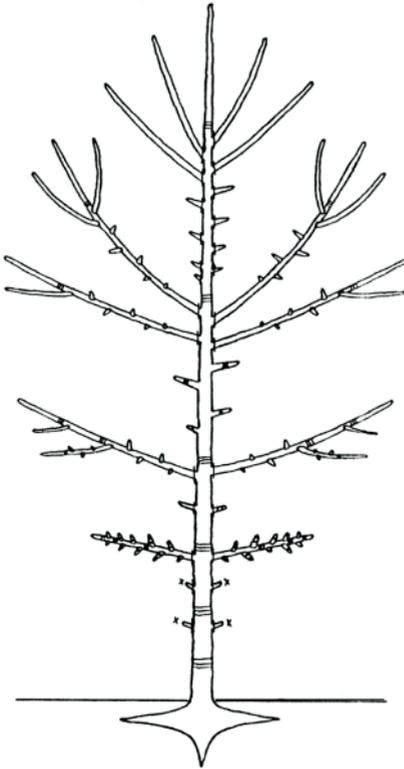


Fig. 8. Cerejeira selvagem jovem conforme a sua unidade arquitetural (Caraglio, 1996).

Traduzindo um nível de organização fundamental do organismo vegetal, a unidade arquitetural expressa uma fase chave do desenvolvimento de uma árvore. Neste estágio, a planta mostra todas as categorias de eixos qualitativamente diferentes, as quais serão “repetidas”. Perfeitamente expressas num dado momento, as características dessas categorias de eixos podem evoluir ao longo do seu envelhecimento e das fases futuras do desenvolvimento.

Desenvolvimento Subseqüente de Árvore

Os diferentes eventos citados anteriormente mostram o estabelecimento da arquitetura ou da hierarquia que existe em um dado momento entre as diversas partes que a constituem, mas não descrevem a sua evolução subseqüente. A análise de futuro das entidades estabelecidas é necessária

para compreender o seu envelhecimento durante a ontogênese. Para esclarecer, analisa-se sucessivamente analisar o envelhecimento de estruturas laterais de uma árvore jovem e depois o envelhecimento global da árvore. Este último pode se realizar durante toda a vida, conforme a sua unidade arquitetural, ou apresentar uma estrutura mais complexa, a reiteração. Essa separação arbitrária justifica-se conforme os diferentes níveis de organização que se consideram.

Envelhecimento de estruturas laterais

No freixo, conforme o processo de intercalação, observou-se que o estabelecimento da árvore exprime-se pelo aparecimento das brotações anuais no tronco, de tamanho crescente, que carregam as estruturas laterais cada vez mais vigorosas. A análise do futuro de todas essas estruturas laterais mostra que ele é diretamente ligado ao seu vigor inicial. Também, o aparecimento das UC sucessivas de ramos curtos, as quais conservam as mesmas características até a morte, as brotações anuais sucessivamente emitidas por todos outros eixos, qualquer que seja sua posição na árvore, apresenta uma evolução progressiva de suas características morfológicas durante a ontogenia. No freixo, o prazo desta evolução é marcado pelas brotações anuais curtas, monocíclicas e não ramificadas, compostas de um pequeno número de entrenós, o qual prenuncia a morte da brotação referente (Fig. 9). O número de anos a partir dos quais um eixo desenvolve tais estruturas e a sua duração da vida, estão diretamente ligados ao seu vigor inicial, ou seja, à sua posição na árvore no estágio ontogênico relativo. Na árvore jovem, conforme a sua unidade arquitetural, tanto o vigor das UC iniciais, como o número de UC sucessivas formadas antes do estabelecimento de UC curtas, terminais e não ramificadas, e a duração da vida de um eixo lateral serão tão mais elevados que foram considerados galhos e ramos, e estes últimos estavam suportados pelos galhos ou diretamente pelo tronco.

Em uma população homogênea de *Populus nigra* de nove anos da idade (Caraglio et al., 1990), ao se considerar a evolução da distribuição do número de entrenós das brotações anuais sucessivas de galhos e ramos, constatar-se-á que, mesmo se o número médio de entrenós for sempre mais elevado para as UC nos galhos do que nos ramos, este mesmo decrescerá regularmente de uma UC para a seguinte qualquer que seja a categoria de eixo referente (Fig. 10).

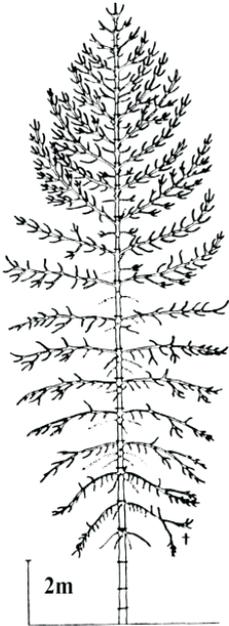


Fig. 9. Mortalidade (†) e início de redução (...) de ramos e de galhos baixos em um freixo.

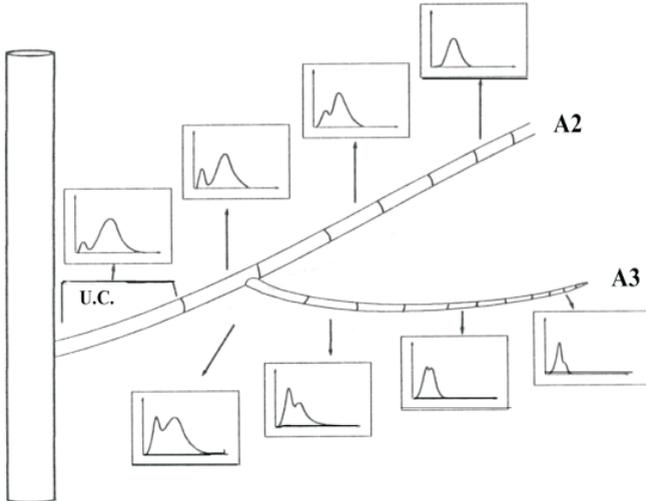


Fig. 10. Evolução da distribuição do número de entrenós (em abscissas) e diminuição do número médio de entrenós das UC sucessivas de galhos (A2) e de ramos (A3) de um lote homogêneo de *Populus nigra* de nove anos de idade (Caraglio et al., 1990). Em ordenadas: efetivo de cada classe de número de entrenós por UC.

Nas diversas espécies como cedro (Masotti, 1993; Masoti et al., 1995; Sabatier & Barthélémy, 1995) ou *Picea abies* (Ribeyrolles, 1993; Colin et al., 1995), nota-se que, mesmo se a acrotonia das brotações anuais do tronco conferir um vigor inicial forte aos galhos inseridos em posição distal, a partir de um certo número de anos as características de suas brotações constitutivas serão as mesmas que as das brotações que compõem os ramos mais finos, suportados pela parte proximal destas mesmas brotações.

No *Pinus sylvestris* (Moorby & Wareing, 1963) ou no *Pinus halepensis* (Martinez, 1993), observou-se que qualquer que seja seu vigor inicial, todos os galhos e ramos de uma árvore terminam por apresentar, ao término da sua seqüência de diferenciação, as mesmas características, como a formação de UC curtas, monocíclicas e suporte de cones masculinos. Este fenômeno não é próprio somente destas duas espécies, mas observa-se freqüentemente no gênero *Pinus* (dados não publicados).

Análise do futuro de estruturas laterais de uma árvore mostra que o seu envelhecimento exprime-se sempre por uma diminuição progressiva do vigor das brotações formadas durante a sua ontogenia. Esta evolução de características biológicas de uma entidade, durante sua ontogenia mostra assim uma “derivada”³ (Reffye de et al., 1991) que aparece como um componente do seu desenvolvimento. A expressão, mais ou menos rápida ou mais ou menos intensa, dessa derivada das características biológicas de brotações durante sua ontogenia dependerá apenas da natureza e do vigor inicial do ramo considerado. Embora lenta nos eixos mais vigorosos, a expressão desse gradiente é bastante mais rápida do que se havia considerado para os eixos mais finos. Nas categorias de eixos finais, como são os ramos curtos, a gradiente desta derivada não se exprime mais, porque as brotações constitutivas destas estruturas apresentam um estágio final de diferenciação, para o qual as outras categorias de eixo necessitam um número superior de anos para atingir.

Envelhecimento da árvore conforme a sua unidade arquitetural

Na árvore jovem que possui um tronco dominante, a derivada se exprime claramente somente no nível das estruturas laterais, onde todos os eixos têm a tendência de adquirir as mesmas características finais. Então, atinge-se o desenvolvimento de estruturas muito homogêneas na periferia de galhos idosos. Com o envelhecimento da árvore, este conjunto de estruturas estabelecidas, considerando também o tronco, progressivamente será

³ Anál. Mat. Limite do cociente do acréscimo de uma função pelo acréscimo da variável independente, quando esse acréscimo tende para zero (Dicionário Aurélio XXI, Versão Eletrônica, nota dos tradutores).

afetado, exprimindo o envelhecimento global do organismo.

No cedro jovem, o desenvolvimento de todas as categorias de eixos laterais suportados pelo tronco, na periferia dos galhos, leva à formação das pequenas UC curtas e não ramificadas (Masoti et al., 1995). Na árvore idosa, o próprio tronco perde a dominância e progressivamente adquire a estrutura de “mesa” que marca o fim de seu crescimento na altura (Sabatier & Barthélémy, 1995).

Para a *Sequoia sempervivens* (D. Don) Endl., Edelin (1977) mostra que qualquer que seja o eixo considerado, o seu desenvolvimento implica uma evolução em direção à plagiotropia das unidades de crescimento sucessivamente emitidas, porém a velocidade de evolução de eixos na direção deste caractere é tanto mais forte quanto maior a ordem da ramificação (Fig. 11).

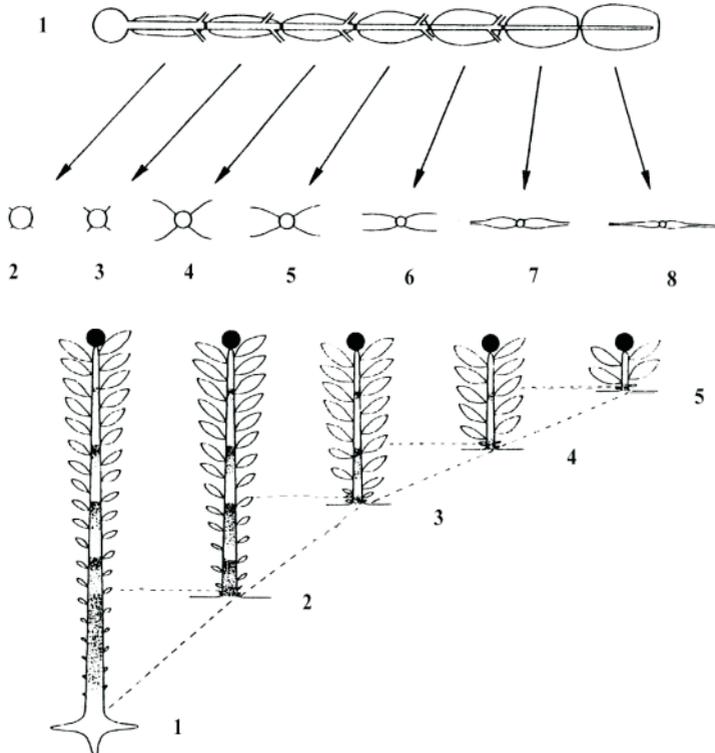


Fig. 11. Apresentação teórica da evolução na direção da plagiotropia das brotações sucessivas de um mesmo eixo (em cima) ou em função da ordem de ramificação (em baixo) na *Sequoia sempervivens* (D. Don) Endl. (Edelin, 1977).

Nos velhos exemplares de *Pinus pinaster*, observa-se que as últimas UC são curtas, não ramificadas, monocíclicas e possuem cones masculinos (Loup, comunicação pessoal), que também caracteriza o funcionamento dos galhos idosos desta espécie (dados não publicados).

Para a *Zelkova serrata* (Fig. 12) e para o damasqueiro, foi mostrado (Reffye de et al., 1991; Costes, 1993) que as diferenças morfológicas que permitem distinguir os ramos compridos dos ramos curtos na árvore jovem, tendem a se reduzir com a idade do vegetal. Os ramos compridos tendem progressivamente a adquirir as características muito próximas àquelas de ramos curtos durante o envelhecimento da árvore. Neste caso, mesmo que o desenvolvimento da árvore seja inteiramente simpodial, encontra-se a mesma derivada das características biológicas, as quais se transmitem de um relê ao seguinte, mostrando o envelhecimento coordenado dos meristemas sucessivamente implicados na construção de séries simpodiais, as quais formam a estrutura da árvore.

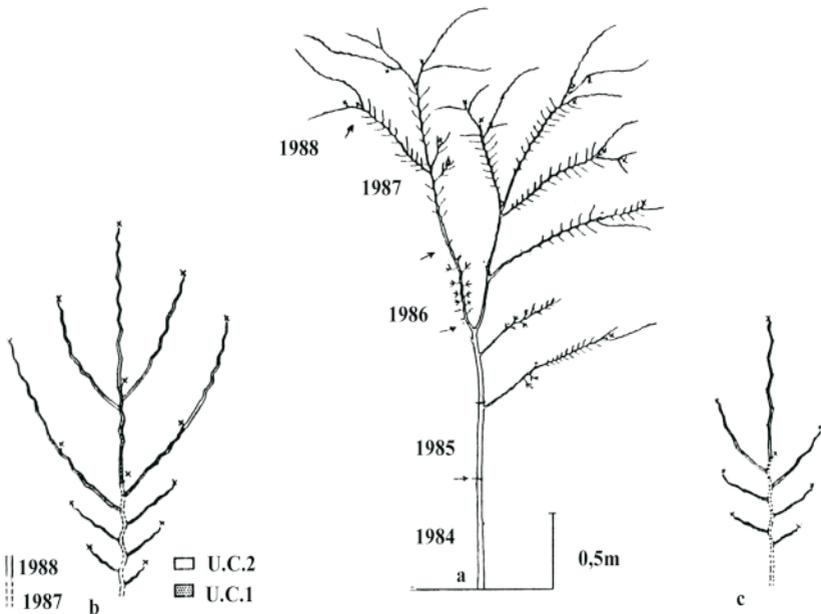


Fig. 12. *Zelkova serrata* (Thung.) Makino. **a:** ramos curtos e ramos compridos em uma árvore de seis anos. **b:** brotação anual bicíclica dos relês dominantes em uma árvore de seis anos. **c:** brotação monocíclica de relês dominantes em uma árvore de 100 anos (notar a similaridade com a árvore de seis anos).

Nas outras espécies simpodiais da arquitetura modular, pode-se mostrar que a influência da derivada se expressa de um módulo ao seguinte durante o desenvolvimento, afetando, deste modo, todos os meristemas sucessivamente emitidos dentro de uma mesma sucessão simpodial (Barthélémy, 1988). Na coraleira, *Isertia coccinea*, por exemplo, (Fig. 13), todos os eixos percorrem a mesma seqüência de diferenciação, sendo conduzidos para a transformação do seu meristema terminal em inflorescência. O número de entrenós formado por um eixo localizado abaixo de sua inflorescência terminal é sempre ligado à sua posição na árvore. Observa-se que isso diminui regularmente quando se passa de um módulo ao seguinte em uma mesma sucessão simpodial e do tronco aos galhos e depois aos ramos, em função da inserção distal de galhos no tronco.

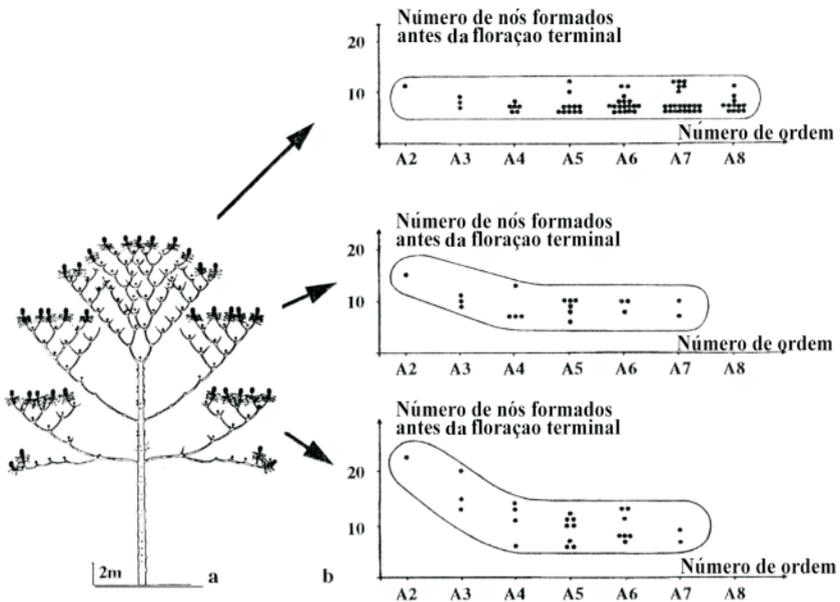


Fig. 13. Arquitetura e floração de *Isertia coccinea* (Barthélémy, 1988) - a: apresentação esquemática de uma árvore adulta; b: número de nós formados em baixo de inflorescência terminal de módulos sucessivos A2., A3... dos galhos seqüenciais em função do seu nível de inserção no tronco. (•): Inflorescência terminal caída.

Então, qualquer que seja a modalidade específica da sua expressão, o envelhecimento de uma estrutura sempre se mostra por uma evolução progressiva de características morfológicas de entidades sucessivamente elaboradas durante a sua ontogenia. Na árvore em estabelecimento,

conforme sua unidade arquitetural, esta evolução afeta igualmente o tronco, cujo funcionamento vai “recapturar” aquele de todas as outras categorias de eixos. Na árvore idosa, quando atinge o máximo do seu desenvolvimento, é expressado por uma homogeneidade muito grande de estruturas periféricas, o que foi notado por numerosos autores (Moorby & Wareing, 1963; Wilson 1966, 1989; Barthélémy, 1988; Cluzeau, 1992). A natureza destas estruturas finais, dependerá do modo de crescimento de cada espécie. Nas espécies com desenvolvimento essencialmente monopodial, como são o freixo, as espécies do gênero *Pinus*, a faia (*Fagus sylvatica*)... estas curtas estruturas, na maioria dos casos, correspondem às UC curtas, ao passo que, em diversas espécies simpodiais e modulares, como são a *Isertia* (Fig. 13b), as nogueiras, as castanheiras, os bordos..., essas estruturas são representadas pelos pequenos eixos da floração terminal (módulos).

Envelhecimento da árvore reiterada

Mesmo que algumas árvores permaneçam conforme a sua unidade arquitetural ao longo de toda sua vida, é fácil constatar que na natureza, na maioria das espécies, a árvore jovem piramidal e inteiramente hierarquizada ao redor de um único tronco dá lugar na idade mais avançada a uma árvore mais complexa, cuja copa se arredonda e se estrutura ao redor de numerosos e poderosos galhos matrizes. Esta transformação resulta, mais freqüentemente, de uma duplicação da unidade arquitetural durante a ontogenia.

Definido pela primeira vez por Oldeman (1972, 1974) sob o termo reiteração, este modo particular de duplicação poderia ser de diversas naturezas e alterando os aspectos dos vegetais (Hallé et al., 1978). Ele se apresenta como um processo essencial através do qual se edifica a copa (Fig. 14) da maioria de árvores (Edelin, 1977, 1984, 1986; Barthélémy et al., 1989, 1991; Sanoja, 1992) durante uma metamorfose arquitetural (Hallé & Ng, 1981; Edelin, 1984).

Mesmo que a árvore atinja um nível de organização mais complexo que estes anteriormente citados, a sua estrutura reiterada fica submetida aos mesmos gradientes morfogenéticos que estes evidenciados aos níveis de organização mais elementares. Deste modo, diversos trabalhos (Hallé et al., 1978; Barthélémy et al., 1992; Sanoja 1992) mostram que, qualquer que seja a natureza (siléptica ou proléptica) da reiteração, a estrutura de complexos reiterados nas quais resultam, é largamente dependente da sua posição na árvore (Fig. 14b e 15).

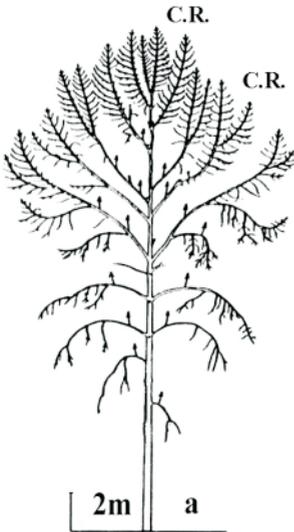


Fig. 14. Metamorfose arquitetural no freixo comum. **a:** Apresentação semi-esquemática de uma árvore estabelecendo a sua copa pela reiteração.

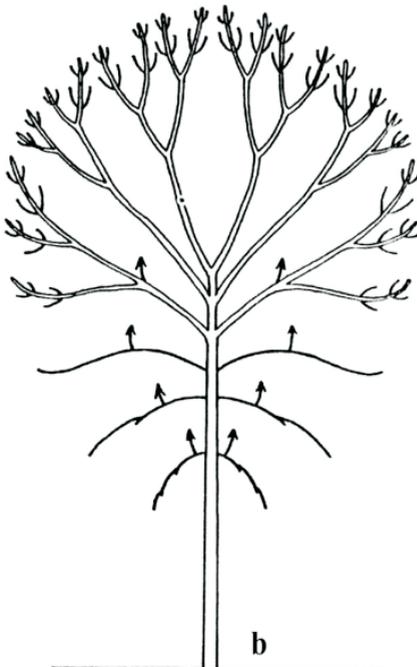


Figura 14. Metamorfose arquitetural no freixo comum. **b:** Apresentação esquemática da redução de tamanho de complexos reiterados (C.R.) sucessivos de uma árvore.

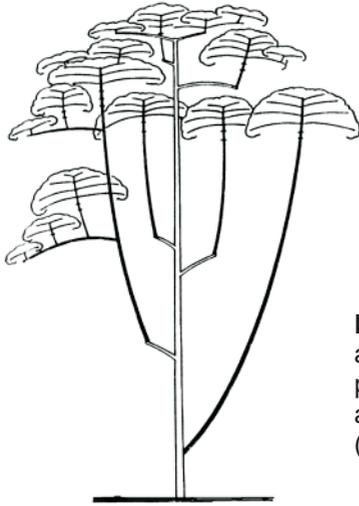


Fig. 15. Representação esquemática da arquitetura de complexos reiterados (em preto) em função da sua posição na árvore de *Symphonia globulifera* L. (Clusiaceae) (Barthélémy, 1988).

De maneira mais geral, os complexos reiterados que aparecem sucessivamente durante o desenvolvimento da planta mostram, de uma onda de reiteração a outra, ou em função da sua inserção da base em direção ao topo da árvore, uma estrutura cada vez mais reduzida e simples. Nas partes periféricas e do topo da planta idosa, tendo atingido o seu desenvolvimento máximo, a redução estrutural ou “*pauperização*” (Oldeman, 1974) destes conjuntos ramificados é extrema e os complexos reiterados, os que se desenvolvem, apresentam uma estrutura idêntica muito simplificada. Correspondendo à expressão mais reduzida da arquitetura elementar específica, estas estruturas foram qualificadas como “unidades arquiteturais mínimas” (Barthélémy, 1988, 1991). O seu desenvolvimento traduz um nível de organização mais elevado e os mesmos gradientes que foram evidenciados nos parágrafos precedentes.

Conclusão

A análise arquitetural de plantas mostra que, qualquer que seja a sua complexidade, um organismo vegetal pode ser descomposto, em qualquer momento, em estruturas elementares e homólogas (metâmeros⁴, unidades de crescimento, brotação anual, eixo, unidade arquitetural, complexo reiterado), as quais expressam o nível de organização (Barthélémy, 1988) embutido e derivam umas das outras por intermédio de três processos

⁴ O metâmero no sentido usado aqui é definido por White (1979) como um conjunto formado por um nó de órgão(s) foliar(es), zona(s) meristemática(s) axilar(es) e entrenó subjacente associados.

elementares de repetição que são: crescimento, ramificação e reiteração.

Essas entidades, repetitivas tantas quanto aquelas em desenvolvimento, não são autônomas e o aumento de seu número, acoplado ao seu desenvolvimento dentro de uma estrutura global mais e mais complexa, origina uma evolução das suas características morfológicas durante a ontogenia da planta.

A análise desta evolução durante o desenvolvimento revela que, por outro lado, essas modificações não se efetuam ao acaso, mas ao contrário, expressam a existência de gradientes morfogênicos próprios à organização arquitetural de um vegetal.

Se for possível decompor e discretizar o desenvolvimento de um organismo, só os conceitos arquiteturais serão insuficientes para descrever a evolução contínua e gradual das características biológicas de diversas entidades elementares na sua repetição durante a ontogenia.

Juntamente ao contexto conceitual e metodológico da análise arquitetural, a noção de gradiente morfogênico então permite expressar as modificações contínuas do funcionamento de cada meristema durante as fases arquiteturais sucessivas.

Noção de Gradiente Morfogênico

Introdução

A análise arquitetural de árvores (*cf.* parágrafos precedentes), mostra que é possível identificar os fatores ontogênicos, os quais estabelecem a estrutura de uma entidade em função de sua localização na seqüência de diferenciação própria para cada espécie.

A influência destes fatores é expressa pela existência de gradientes morfogênicos, os quais são moduláveis na sua expressão e manifestam-se em todos os vegetais. A análise de grande número de vegetais, mostra que é possível identificar alguns destes gradientes em função do estágio ontogênico considerado e do nível de organização o que afetam.

Gradientes morfogenéticos e os fenômenos que os induzem

Fenômeno de estabelecimento ou "efeito de base"

Os primeiros estágios de desenvolvimento de um indivíduo, a partir da germinação, mostram uma lenta maturação do organismo: a sua fase de estabelecimento. Este fenômeno de estabelecimento ou "efeito de base" (Barczi et al., 1996) exprime-se através de uma modificação progressiva das características das estruturas biológicas sucessivamente emitidas após a germinação e manifesta-se, geralmente, pelo aumento progressivo do vigor de estruturas referentes.

Nas muitas espécies herbáceas ou nas plantas monocaules, esta maturação lenta é freqüentemente marcada por uma modificação progressiva da forma de folhas (Fig. 2). Também, ela se manifesta freqüentemente por um aumento de tamanho de entrenós e/ou órgãos foliares, essas modificações podem igualmente afetar as estruturas axilares (Fig. 16). características das estruturas biológicas sucessivamente emitidas após a germinação e manifesta-se, geralmente, pelo aumento progressivo do vigor de estruturas referentes.

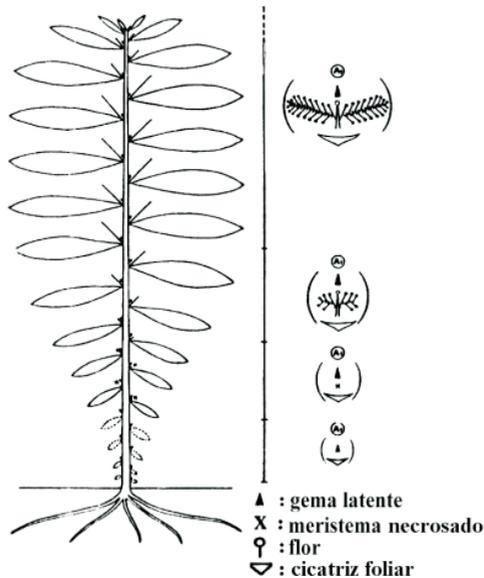


Fig. 16. Evolução do tamanho das folhas e dos entrenós e da constituição de axilas foliares (à direita) ao longo de eixo epicótilo (A1) de uma planta monocaule tropical: *Noisettia longifolia* HBK (Violaceae) (Barthélémy, 1988).

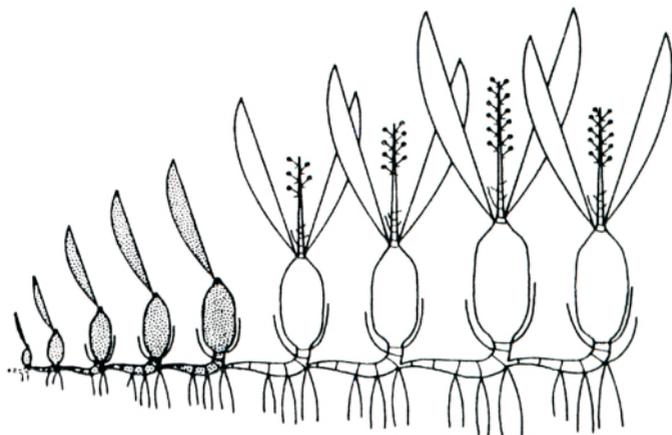


Fig. 17. Crescimento de estabelecimento em uma orquídea tropical simpodial, *Encyclia vespa* (Vell.) Dressler (Barthélémy, 1988). As brotações hachuradas representam os módulos estéreis.

No caso do freixo, anteriormente analisado, parece também que todas as primeiras fases de desenvolvimento de eixo epicótilo são marcadas por um aumento progressivo de tamanho e de complexidade de órgãos foliares (cf. Fig. 5). Mas, se a forma das folhas puder refletir a idade fisiológica de uma planta ou de um eixo em um momento quando elas são emitidas (Jackson, 1899; Ashby, 1948, 1949; Ferre de, 1952; Baillaud & Courtot, 1955), as outras características igualmente poderão mostrar a maturação lenta do organismo ramificado. Deste modo, no freixo, nota-se no tronco um aumento progressivo do comprimento e do tamanho das UC sucessivamente emitidas a partir da germinação. Em seguida, esta evolução compreende as brotações desde o seu surgimento. Nessa espécie, os primeiros eixos laterais que se desenvolvem têm uma estrutura de ramos curtos e duração da vida curta, enquanto que o vigor desses que nascem em seguida não param de aumentar em função da idade crescente das brotações anuais sucessivas no tronco (cf. Fig. 6 e 7).

De mesma maneira, nos freixos jovens em regeneração, se for considerada a média da distribuição do número de entrenós e do comprimento de UC sucessivamente emitidas pelo tronco ou na base de galhos que as sustentam, constatar-se-á que há uma evolução coordenada entre o tronco e os galhos para as características variáveis destas UC (Fig. 18).

Em geral, esta evolução progressiva das características morfológicas das brotações anuais sucessivas do tronco e dos galhos é típica da fase de instalação de lenhosas. Ela se traduz globalmente por um aumento

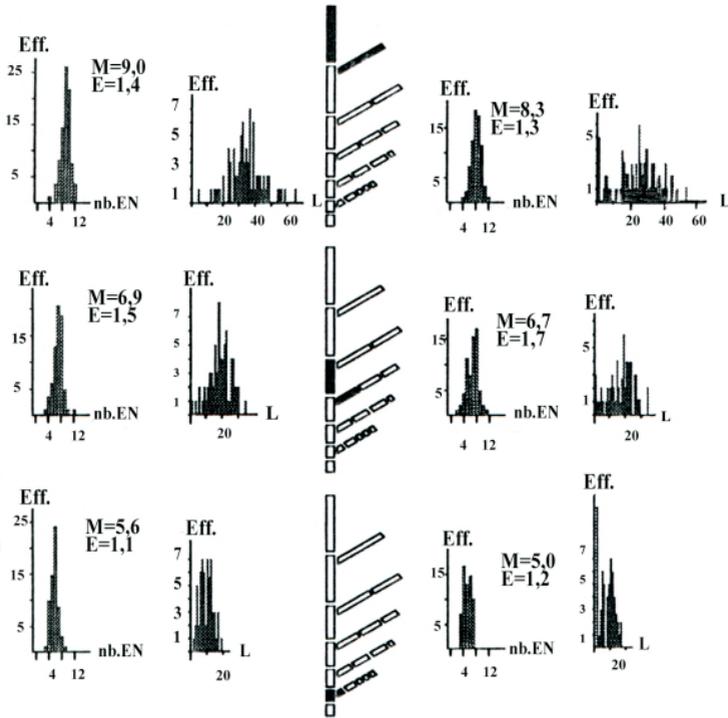


Fig. 18. Evolução do número de entrenós (**nb EN**) e do comprimento (**L**) em cm de brotações anuais sucessivas do tronco (à esquerda) e da primeira UC dos galhos (à direita) durante a fase de instalação de faias jovens em regeneração natural (de Nicolini, dados não publicados). **Eff.**: efetiva de cada classe; **M** (média) e **E** (desvio padrão) da cada distribuição.

coordenado de número de entrenós, do seu comprimento e do grau de ramificação das entidades referentes, independentemente do seu modo de crescimento (Fig. 19).

Comparando com a planta originada de germinação que estabelece a unidade arquitetural, este fenômeno de estabelecimento pode-se encontrar igualmente nas primeiras etapas de desenvolvimento de um galho (Colin et al., 1995) ou de um complexo reiterado, qualquer seja a sua origem (Fig. 21).

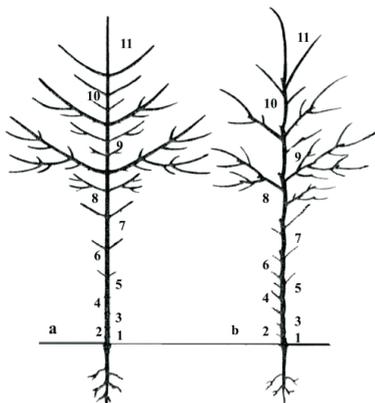


Fig. 19. Representação da fase de estabelecimento em *Acer sp.* (a) e *Ulmus sp.* (b) (Troll, 1937). Os números indicam os anos sucessivos.

Influência da ordem de ramificação

Independentemente do seu modo de construção, monopodial ou simpodial, todo o sistema ramificado pode ser descrito pela noção da ordem de ramificação. Por definição, o primeiro eixo suporte (por exemplo, o eixo epicotiledôneo para uma planta originada de semente) corresponde ao eixo de ordem 1, então os eixos que carregam são qualificados de ordem 2. Globalizando, os eixos suportados pelos eixos de ordem “n” serão qualificados de ordem “n+1”, e resultarão de “n” ramificações sucessivas.

Na maioria dos casos, o processo de ramificação é ligado a uma diferenciação morfológica entre a entidade suporte e a entidade suportada e um eixo de ordem “n” terá as características morfológicas diferentes de um eixo de ordem “n+1”.

Esta influência de ordem de ramificação ocorre em todos os estágios ontogênicos, mas é particularmente evidente na árvore jovem conforme a sua unidade arquitetural, a qual exprime uma fase estável do desenvolvimento marcada por uma forte hierarquia entre as categorias de eixos qualitativamente discerníveis:

- no freixo, exprimindo a sua unidade arquitetural, (Fig. 7) é possível identificar o tronco, os galhos e os ramos, cuja estrutura das respectivas brotações anuais constitutivas (em número de entrenós, em comprimento e em grau de ramificação) é claramente individualizada;
- da mesma forma, nas cerejeiras selvagens jovens, as diversas categorias de eixos (tronco, galhos, ramos e ramos curtos), as quais compõem sua unidade arquitetural, podem ser identificadas pela estrutura das suas brotações anuais constitutivas.

As características particulares de diferentes categorias de eixos de uma planta, relativas ao seu estágio arquitetural, expressam a hierarquia existente entre as diversas partes que constituem a sua arquitetura elementar, em um dado momento. A hierarquia traduz um estágio de diferenciação geralmente crescente com a ordem de ramificação. Isso não significa necessariamente que os ramos de mesma ordem estejam no mesmo estágio de diferenciação porque, na maioria dos casos, outros fatores perturbarão a hierarquia devido à ordem de ramificação.

Conforme o fenômeno de estabelecimento mencionado, os galhos inseridos no tronco têm a mesma ordem de ramificação, mas apresentam um vigor crescente comparado com as brotações sucessivamente emitidas pelo tronco durante a fase de estabelecimento da árvore (Fig. 5, 6, 8). Da mesma maneira, observou-se (Fig. 9-14) que independentemente da sua ordem de ramificação inicial, todos os eixos de um conjunto ramificado acabam por adquirir as características semelhantes ao longo do seu envelhecimento.

Localmente na árvore, a noção de ordem de ramificação parece exprimir melhor a hierarquia de um sistema ramificado. Mas, ainda assim a influência de fatores locais, ligados à estrutura de unidades suportes e à sua orientação no espaço, pode se sobrepor à hierarquia imposta pela ordem de ramificação.

Gradientes morfogenéticos ligados à estrutura ou à orientação no espaço de entidade suporte

Gradientes ligados à estrutura de entidade suporte: acrotonia, basitonia, mesotonia

Conforme a posição dos eixos laterais em uma entidade de suporte, proximal, mediana ou distal, falar-se-á em basitonia, mesotonia ou acrotonia, respectivamente (Troll, 1937). A influência destes fatores geralmente está relacionada ao desenvolvimento de estruturas inseridas na proximidade de uma mesma unidade de suporte, mas que apresente as características morfológicas bem diferentes.

Deste modo, no freixo, a expressão da acrotonia é o desenvolvimento de eixos muito vigorosos no topo de unidades suportes de crescimento, enquanto a parte proximal destas mesmas entidades carrega somente os eixos finos. Este fenômeno é ainda mais acentuado nas espécies de ramos curtos ou “braquioblásticos” (Fig. 8 e 20), nas quais essas estruturas particulares podem ser suportadas, pelo processo da acrotonia por todos os outros tipos de eixos (Fig. 7, 8 e 20).

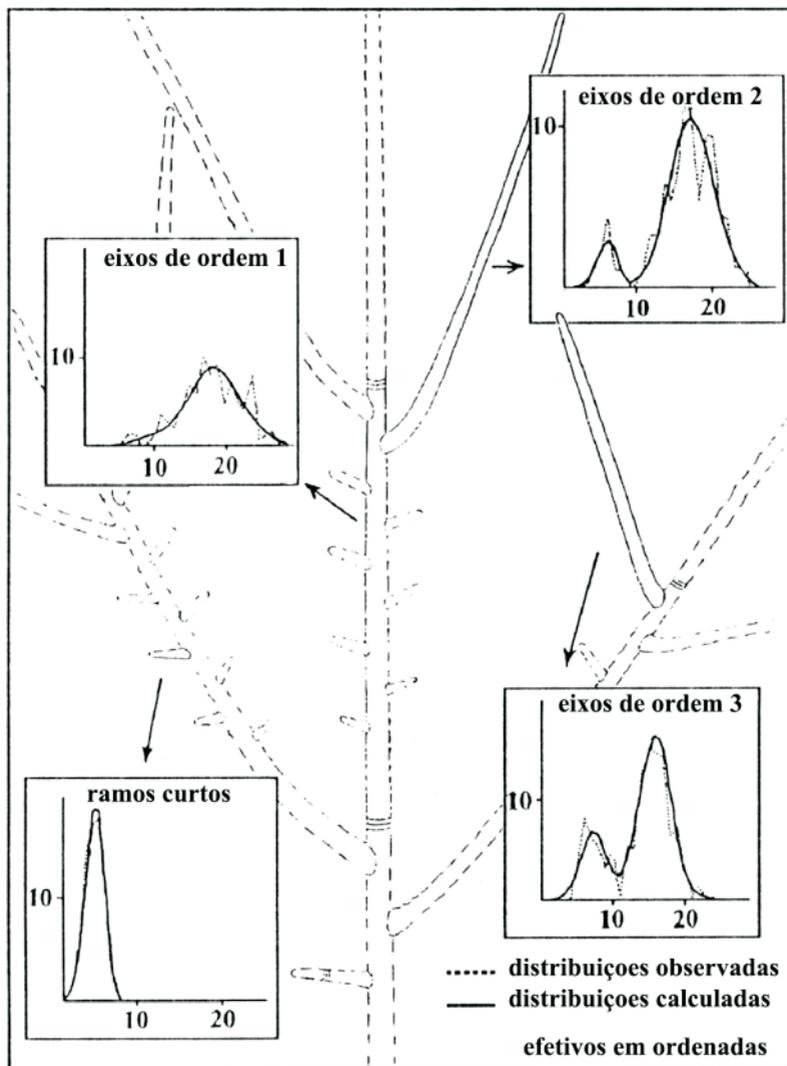


Fig. 20. Representação esquemática da evolução da distribuição do número de entrenós por brotação anual (abscissas) em função da sua posição na árvore, sobre um lote homogêneo de cerejeiras selvagens jovens, segundo Reffye de et al. (1991).

Embora esses fenômenos sejam menos freqüentes nas árvores, pode-se considerar que mesotonia e basitonia induzam à expressão de características muito diferentes das estruturas inseridas em proximidade. Considerando toda a ambigüidade que pode surgir do uso destes termos (Caraglio & Barthélémy, 1996), será útil precisar, em todos os casos, o nível de organização em que são aplicados (unidade de crescimento, brotação anual, eixo, planta inteira...).

Gradientes ligados à orientação de entidade suporte no espaço: hipotonia, epitonia, anfitonia

Em função de sua posição lateral, superior ou inferior de ramos mais vigorosos em uma entidade suporte horizontal, oblíqua ou inclinada, diferenciam-se diversos tipos de ramificações respectivamente denominadas de anfitonia, epitonia e hipotonia (Troll, 1937; Rauh, 1939). A influência destes fenômenos se sobrepõe com freqüência aos fenômenos precedentes e torna mais complexa a sua distinção e o seu estudo.

A anfitonia e a hipotonia constituem parâmetros importantes de edificação de um galho. Elas podem acarretar as modificações brutais nos eixos suportados pela mesma entidade: unidade de crescimento, brotação anual, eixo,...

Os mesmos níveis de organização podem ser afetados pela epitonia, mas este fenômeno pode igualmente afetar a arquitetura global da árvore uma vez que interfere na edificação de tronco das árvores, como é o caso de diversas espécies cujos indivíduos se desenvolvem conforme os modelos arquiteturais (Hallé & Oldeman, 1970) de TROLL (Fig. 19b), de CHAMPAGNAT ou mesmo de MANGENOT.

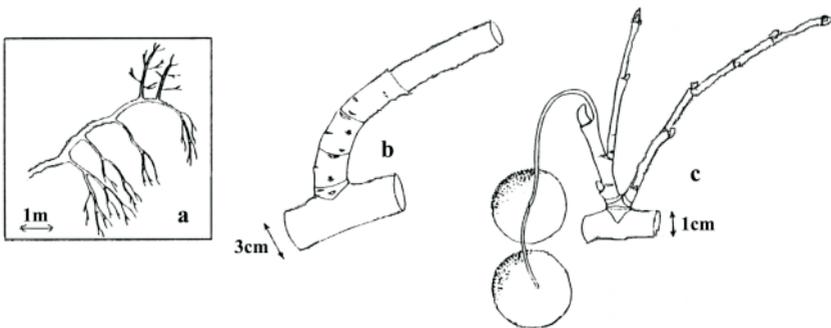


Fig. 21. Epitonia em periferia da copa senescente (a), e de diferenciação de ramos curtos em ramos compridos na *Castanea* (b) e *Platanus* (c) (Drenou, 1993).

A epitonia tem um papel igualmente fundamental durante as fases de senescência de uma árvore (Raimbault & Tanguy., 1993), onde ela acompanha com freqüência o desenvolvimento de "rebento de sobrevivência", apresentando assim um verdadeiro rejuvenescimento local (Fig. 21) em uma árvore idosa (Barthélémy et al., 1992). Nas plantas heteroblásticas, esse fenômeno apresenta-se de uma maneira espetacular pela reparição local de caracteres juvenis dentro de uma copa de árvore idosa (Fig. 4).

Derivada

A análise do futuro das estruturas estabelecidas por uma planta em um dado momento mostra que o seu envelhecimento exprime-se sempre por uma evolução progressiva das suas características morfológicas, durante a sua ontogenia (Fig. 9 a 15). Afetando todos os eixos ou sucessões simpodiais de diversos graus, esta derivada das características morfológicas de uma entidade durante a ontogenia, aparece assim como uma propriedade inerente ao desenvolvimento de um vegetal. Sua expressão, mais ou menos rápida ou mais ou menos intensa, só depende da natureza e do vigor inicial da entidade afetada, e a sua influência se sobrepõe à de diversos outros fatores e gradientes evidenciados anteriormente.

Evidenciando o envelhecimento de uma parte ou da integridade do organismo, a expressão final da derivada manifesta-se pelo desenvolvimento de estruturas homogêneas, semelhantes, e geralmente pouco vigor nas extremidades das entidades, as quais ela afeta (Fig. 9 a 15). Em função do modo de crescimento específico e do nível de organização atingido pela planta, essas estruturas periféricas podem corresponder aos tipos particulares de brotações anuais, de módulos ou ainda de complexos reiterados.

Conclusão

A estrutura particular de uma unidade, em um dado local de uma planta, pode ser vista como o resultado de influência concomitante de diversos fatores ontogênicos, entre os quais é possível distinguir os dois grandes grupos em função da maior ou menor generalidade da sua manifestação.

O primeiro grupo refere-se a fatores muito genéricos ou gerais cuja influência se manifesta a grande distância. Ele opera através de:

- o estabelecimento de uma estrutura (eixo, galho, complexo reiterado, planta inteira) que traduzirá seu estabelecimento ou ainda a fase de maturação. Sua expressão, visível em todos os vegetais, pode ser transmitida de uma entidade à seguinte ao longo de um eixo, de uma planta monocaule, ou de uma sucessão simpodial monocasial. Igualmente, ela pode se traduzir por uma evolução coordenada de meristemas de um mesmo conjunto ramificado;
- a derivada, que traduz o envelhecimento progressivo de uma estrutura e afeta o funcionamento de meristemas de todos os eixos ou entidades elementares sucessivas estabelecidos durante o desenvolvimento;
- a ordem de ramificação, que se refere às diferenças morfológicas entre uma entidade suportada e a sua entidade suporte, ou as modificações observadas ao longo de ramificações sucessivas de um conjunto ramificado.

Os outros fatores ontogênicos parecem ter uma manifestação mais local que os precedentes e traduzem-se, de maneira mais geral, pelas diferenças morfológicas importantes entre as entidades inseridas à proximidade de um mesmo suporte. Este grupo opera através de fenômenos relacionados à estrutura (acrotonia, mesotonia, basitonia), ou à orientação no espaço de entidades suportes (epitonia, anfitonia, hipotonia).

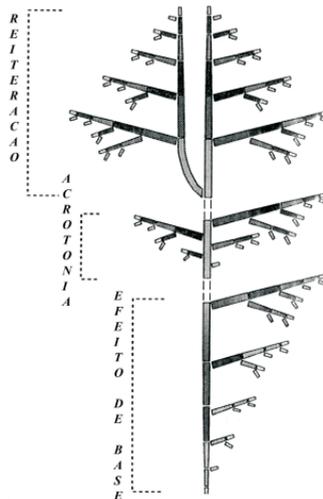


Fig. 22. Representação teórica da repartição de entidades elementares tendo as mesmas características morfológicas elementares (representadas pelo tamanho de figura e elementos) em função de alguns gradientes morfogenéticos.

Embora alguns desses fatores se expressem de maneira específica, a sua manifestação é muito comum no reino vegetal. Sua identificação e a sua análise permitem perceber a organização e a repetição de entidades elementares (metâmeros, UC, brotações anuais...), morfologicamente diferentes dentro das entidades mais complexas (eixo, unidade arquitetural, complexo reiterado, planta inteira...).

Como já foi visto, a influência destes fatores traduz-se com freqüência por uma evolução gradual das características morfológicas de entidades sucessivamente emitidas ao longo da ontogenia. A noção de gradiente permite compreender o encadeamento dessas estruturas (Fig. 22) ao longo do crescimento e do desenvolvimento da planta inteira.

Além de seu interesse para a compreensão da estrutura vegetal, o reconhecimento de gradientes morfogenéticos, que acompanham a organização intrínseca de uma planta, permite igualmente, pela simples observação morfológica, realizar um diagnóstico sobre os acontecimentos que perturbam ou perturbarão sua expressão.

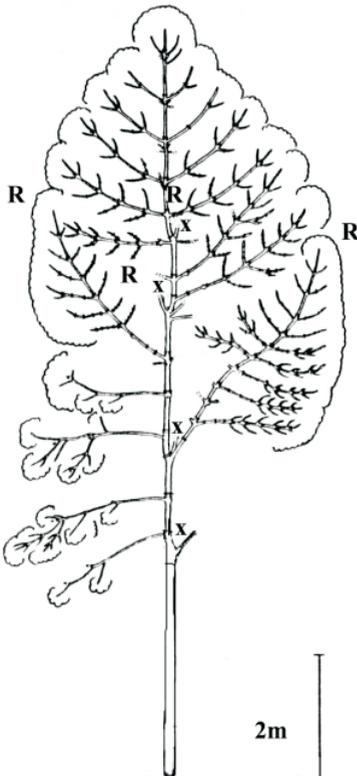


Fig. 23. Perturbações locais da seqüência de diferenciação endógena em um freixo comum jovem, com redirecionamento (R) de diversos galhos após a morte do ápice (x) do tronco (comparando com Fig. 9).

Deste modo, a influência de traumatismos, naturais ou provocados, manifestar-se-á na maioria dos casos por uma descontinuidade local dentro da seqüência de diferenciação endógena de uma planta e traduzir-se-á por uma ruptura mais ou menos importante nos gradientes observados. Nas árvores florestais, diversas falhas (Fig. 23), como as bifurcações ou ramicornos (Jarret, 1978) são uma boa ilustração dessas descontinuidades, as quais afetam freqüentemente os estágios jovens de desenvolvimento de diversas espécies. Nesse sentido, um efeito de enfraquecimento momentâneo, quaisquer que sejam as suas causas, poderia, por essas razões, marcar a estrutura de árvore, de uma maneira indelével (Barthélémy et al., 1992).

A arquitetura de uma planta é, em todo momento, o resultado de um equilíbrio entre os processos endógenos de crescimento e a influência de fatores externos. A finalidade da análise arquitetural é de por em evidência esses processos endógenos através da observação. Entretanto, pelo estudo de indivíduos crescendo em condições variadas, a análise arquitetural permite igualmente destacar a influência de fatores externos na seqüência ontológica de diferenciação própria a cada espécie. Esses fatores (clima, sol, manejo silvicultural) poderão intervir nos períodos de curta duração (ano favorável ou

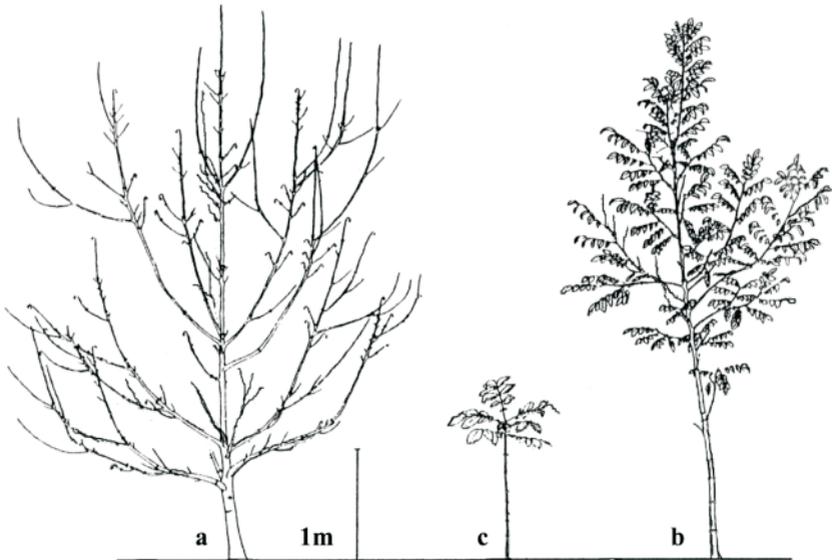


Fig. 24. Arquitetura de três indivíduos da idade comparável de *Juglans regia* L. em função de condições de crescimento. **a:** árvore de 7 anos crescendo em desenvolvimento livre em pleno sol; **b:** árvore de 9 anos crescendo em ambiente florestal; **c:** árvore de 9 anos crescendo em sub-bosque.

não a seu crescimento, efeito de um transplante...) e somente provocarão uma descontinuidade local na expressão dos gradientes ontogênicos. Enquanto a influência de fatores externos é mais durável (condições de crescimento, tipo de manejo silvicultural), ela pode afetar totalmente ou parcialmente a seqüência de diferenciação de uma planta. Neste caso, é sempre perceptível que, mesmo que a ação destes fatores possa conduzir a estruturas finais bastante diferentes (Fig. 24), ela somente modulará a expressão da seqüência de diferenciação de gradientes morfológicos específicos, os quais aparecem como um componente interno próprio ao desenvolvimento de uma planta (Barthélémy, 1986, 1988; Barthélémy et al., 1995; Masotti et al., 1995; Colin et al., 1995).

Noção de Idade Fisiológica de Meristemas

Definição

Uma planta, em qualquer momento, pode ser considerada como uma “colônia de meristemas” (Brink, 1962), onde cada uma edifica as entidades elementares simples (metâmeros, UC, brotações anuais, módulos, eixos) identificáveis por toda uma série de caracteres morfológicos e funcionais. Uma análise detalhada da arquitetura de um organismo vegetal mostra que o número de entidades qualitativamente diferentes produzidas ao longo da sua vida é sempre limitado e geralmente fraco.

Cada estágio ontogênico, estas entidades elementares se repartem dentro de entidades mais complexas (conjunto ramificado, unidade arquitetural, complexo reiterado, planta inteira) que as englobam segundo gradientes morfogenéticos precisos (Fig. 22).

Conforme estes gradientes, observa-se que as entidades apresentando essas características ou mesmo os estágios de diferenciação muito diferentes, podem coexistir na mesma planta em uma idade cronológica determinada, ou para um definido estágio ontogênico.

Inversamente, as entidades elementares qualitativamente equivalentes, podem ser encontradas para as idades e estadas ontogênicos variáveis, ao longo da vida do vegetal.

Embora ligada à sua posição no vegetal, a estrutura precisa dessas entidades aparece então, em grande parte, independente da sua idade cronológica ou mesmo do estágio ontogênico atingido pela planta que a desenvolve.

A estrutura de uma entidade elementar, sendo o resultado do funcionamento de um meristema, exprime o estágio de diferenciação ou mesmo o estágio fisiológico deste meristema, no momento em que ele se diferencia.

O conjunto de valores de características biológicas de uma entidade elementar (metâmero, unidade de crescimento, brotação anual, módulo, eixo), no momento da sua formação, permite definir, a posteriori, a idade fisiológica do meristema que a edificou.

Identificação e qualificação da idade de um meristema

Conforme definido anteriormente, a idade fisiológica de meristema pode ser qualificada por toda uma série de características morfológicas das entidades elementares que ele produz. A natureza das entidades analisadas dependerá do nível do preparo, mas também da organização e do grau de complexidade final que o vegetal estudado poderá atingir. Nos vegetais com arquitetura mais simples (Fig. 2 e 16), a entidade descrita será essencialmente o metâmero, enquanto as entidades mais complexas (unidade de crescimento, brotação anual...) poderão ser observadas nas plantas que atingem os mais altos níveis de organização, por exemplo, as árvores.

Os caracteres considerados deveriam permitir definir, o mais precisamente possível, o funcionamento dos meristemas. Entretanto, sua lista não é limitante e só depende dos métodos de análise e das especificidades do vegetal estudado. Além de características próprias de cada planta (foram apresentados alguns exemplos na introdução), alguns critérios são, porém, suficientemente gerais para serem analisados de uma maneira quase sistemática. Em um nível morfológico, considerar-se-á, por exemplo, a forma, o tamanho, ou a anatomia dos órgãos foliares produzidos e de seus entrenós associados.

O funcionamento de meristemas pode ser caracterizado, em todos os vegetais, por dois grandes grupos de processos, os quais se analisam em diferentes níveis, mas sempre se referem de um lado ao modo de crescimento e de outro à ramificação (Caraglio & Barthélémy, 1996). Mesmo não sendo uma lista exaustiva, pode-se citar diversas características a se considerar para cada um desses dois fenômenos, e cujo valor permitirá qualificar o funcionamento momentâneo de um meristema.

Quanto ao crescimento, pode-se considerar o seu modo de expressão (indefinido ou definido, rítmico ou contínuo, monocíclico ou policíclico...) ou ainda a estrutura de entidades produzidas (número de entrenós ou

comprimento... de uma unidade de crescimento, de uma brotação anual, de um eixo...). Os estudos mais detalhados permitem também analisar as relações entre as duas componentes de crescimento (ou seja, a organogênese e o alongamento), caracterizando de imediato a taxa de pré-formação ou de neoformação de uma estrutura produzida por um meristema.

A análise da ramificação pode referir-se ao seu tipo (simpodial ou monopodial, terminal ou lateral, imediato ou retardado), mas também, a quantidade, a repartição e a natureza das entidades suportadas (ramos, brotos, flores, espinhos...) em função da estrutura da entidade suporte.

A descrição dessas características morfológicas pode ser qualitativa ou quantitativa (Reffye de, 1981a, 1981b, 1982; Reffye de et al., 1988, 1989, 1991, 1993; Costes, 1988; Costes et al., 1992a, 1992b; Guédon, 1996; Guédon & Costes, 1996). Juntamente ao método de análise arquitetural, a análise quantitativa e a modelagem matemática do funcionamento de meristemas permitem entender a variabilidade observada em campo para as estruturas homólogas, de mesma natureza e suportadas em posição comparável nos indivíduos, formando um lote homogêneo. Por outro lado, elas permitem parametrizar o funcionamento desses meristemas em cada etapa do desenvolvimento. O valor desses parâmetros pode então ser utilizado para qualificar a idade fisiológica dos meristemas considerados.

Enfim, o estudo de relações morfoméricas entre os diversos constituintes de uma brotação (Lauri, 1988, 1991) ou mesmo a análise da sua estrutura anatômica, das suas características bioquímicas, tróficas ou hídricas (Kozlowski, 1971; Kazarjan, 1969), deveria permitir completar a caracterização do estágio fisiológico do meristema que a produz.

Discussão

A análise arquitetural das plantas mostra que o desenvolvimento de um organismo vegetal corresponde a uma seqüência precisa e ordenada de diferenciação, ao longo da qual, a repetição de entidades elementares homólogas é acompanhada por uma evolução coordenada de suas características morfológicas, exprimindo-se na forma de gradientes ao nível da planta inteira. Estas sucessões de estágio estão mais ligadas a um aumento de tamanho e de complexidade do vegetal que a uma idade cronológica particular, como se viu, permitindo a noção de idade fisiológica explica melhor os fatos observados. Ao nível macroscópico e morfológico, a natureza de entidades elementares (metâmero, UC, brotação anual) que permite a quantificação dessa idade fisiológica, é amplamente determinada pelo modo de crescimento próprio para cada espécie e do nível de análise do

observador. Por isso, optou-se aqui por aplicar esta noção muito geral ao meristema que, em todos os casos, edifica as entidades ao longo de seu funcionamento.

De qualquer forma isso não significa que o meristema, por si como uma estrutura multicelular identificável, seja modificado de maneira intrínseca, ou que ele seja o único responsável pelas modificações ontogênicas observadas.

Na definição (*cf.* definição), a idade fisiológica de um meristema é qualificada a partir das estruturas que ele edifica e o contexto que o engloba, que é portanto indissociável dessa definição.

A existência de gradientes morfológicos mostra que o funcionamento de um meristema ao longo da organogênese não é autônomo, mas ao contrário depende de uma rede, cada vez mais complexa de influências provenientes das diversas partes da planta inteira de acordo com seu o aumento de tamanho e de complexidade.

De maneira geral, mesmo que idade fisiológica de um meristema possa estar relacionado com essa estrutura própria (Monteuuis, 1988) ou ainda com a estrutura (Hackett, 1985) ou com o modo de expressão genética das células que o constituem (Poethig, 1990), é claro que um meristema não age de um modo autônomo dentro da planta inteira, mas que o seu funcionamento pode ser influenciado pelos outros tecidos, órgãos ou partes do vegetal (Mc Daniel & Hsu, 1976; Hackett, 1985; Nozeran, 1968, 1978, 1984; Nozeran & Rossignol-Bancilhon, 1977; Nozeran et al., 1982).

Para alguns autores, as modificações de características biológicas que marcam o desenvolvimento de uma planta não são todas de mesma natureza e deveriam se relacionar com dois diferentes tipos de fenômenos.

Assim, para Fortanier & Jonkers (1987), o envelhecimento (*“ageing”*) ontogênico corresponde ao “processo de passagem pelas diferentes fases de desenvolvimento da germinação à senescência”, enquanto o envelhecimento (*“ageing”*) fisiológico representaria melhor os “aspectos negativos de envelhecimento” como são a perda de vigor, ou “deterioração geral”.

Para Wareing (1959), a transição do estágio juvenil ao estágio adulto é mais ou menos fixada de maneira endógena e implica numa mudança relativamente estável e irreversível em direção à condição adulta. Ele designa este fenômeno pelo termo “maturação”, que ele distingue do envelhecimento (*“ageing”*), que corresponderia mais aos efeitos facilmente reversíveis como a perda do vigor associada ao desenvolvimento da árvore.

Nessa concepção, cada fase de desenvolvimento é vista como um todo, relativamente homogêneo ao nível da planta inteira, e a passagem de uma fase à outra é considerada um fenômeno irreversível, caracterizável por um pequeno número de critérios, sendo a aquisição da capacidade de floração pelo indivíduo, o mais amplamente reconhecido.

Entretanto se supõe que há uma fase juvenil florífera seguida de modo previsível por uma fase adulta florífera, tornando-se impossível explicar os numerosos casos de “floração neotênica” (Costerus & Smith, 1904; Furr et al., 1947; Clair-Maczulajtys, 1986) das plântulas que florescem algumas semanas depois da germinação, enquanto a floração da fase “adulta” não ocorre em seguida, como se pode prever, mas só aparece após alguns anos de desenvolvimento. Ao contrário, viu-se aqui (cf. Fig. 4 e 21) que as brotações apresentando as características juvenis podem aparecer na árvore adulta, marcando desta maneira a reaparição de entidades “fisiologicamente jovens” no interior de uma copa idosa. Outros autores (Gatsuk et al., 1980) mostraram que, em diversas espécies as últimas fases de senescência são marcadas pela reaparição de entidades elementares formando somente as folhas de tipo juvenil e incapazes de florescer.

De maneira geral, os caracteres biológicos não evoluem todos do mesmo modo ao longo da ontogênese (Borchert, 1976; Coudurier et al., 1995), o que obriga a quem assume o desenvolvimento por fases, a considerar que algumas entre elas são mais importantes que outras e que somente certo número delas são indicativas de modificações observadas.

Embora a noção de fases sucessivas e irreversíveis de desenvolvimento seja cômoda conceitualmente ou geralmente válida, enquanto um pequeno número de caracteres é considerado, ela não é capaz de exprimir todos os aspectos de desenvolvimento de um vegetal.

Como destacou Borchert (1976), as pesquisas sobre juvenilidade foram conduzidas com maior frequência com a finalidade de entender as implicações desta etapa na multiplicação vegetativa ou na indução da floração (cf. bibliografia da introdução), mas poucos trabalhos analisaram este fenômeno em relação ao aspecto mais geral do desenvolvimento, ou seja o aumento gradual de tamanho e de complexidade do vegetal ao longo da sua ontogênese.

Neste trabalho, tentou-se mostrar que, mesmo que a noção de idade fisiológica pudesse ser aplicada ao nível da planta inteira, considerando-se um caractere particular, a análise de um conjunto mais amplo de critérios e a consideração dos diversos níveis de organização do vegetal leva à aplicação desta noção ao nível de subelementos, que constituem a arquitetura global do vegetal e traduzem o funcionamento local do meristema.

Enquanto se restringe ao nível morfológico e macroscópico, que foi a tônica deste trabalho, a idade fisiológica de um meristema apenas traduzirá o seu estágio em função de sua posição na planta e da sua situação ontogênica e ambiental. A arquitetura de uma planta aparece, portanto, como o resultado de interações múltiplas entre os diversos subelementos, que constituem o contexto geral no qual ela se desenvolve.

O aumento de tamanho e de complexidade de um vegetal traduz-se por um aumento dessas interações e pela criação de um contexto cada vez mais imbricado e complexo ao redor de cada nova entidade que se forma ao longo da ontogênese. Repondo o funcionamento de meristemas ao interior de diversas componentes da estrutura de uma planta e permitindo entender melhor suas relações ao longo da ontogenia, a noção de idade fisiológica, de forma como foi considerada e definida neste trabalho, parece permitir uma nova aproximação do funcionamento e do desenvolvimento de uma estrutura vegetal.

Segundo os autores, a noção de idade fisiológica pôde ser aplicada em diversos níveis de organização de um organismo. Porém, os diferentes níveis de aplicação dessa noção parecem resultar mais da nossa compreensão parcial da complexidade do organismo vegetal, do nosso desconhecimento das interações entre os diversos elementos e fenômenos de construção do corpo de uma planta e da escala de análise do observador, que de uma realidade vegetal particular.

A existência geral de um pequeno número de gradientes morfogenéticos sugere que a evolução de características morfogenéticas das estruturas produzidas pelos meristemas depende de fatores comuns, ligados de maneira intrínseca à organização do vegetal.

Um melhor conhecimento da evolução das características que permitem caracterizar o funcionamento dos meristemas em cada ponto da estrutura vegetal parece ser uma etapa descritiva indispensável, possibilitando passar a um esquema explicativo de fatos observados. Os conhecimentos atuais são, porém, muito fragmentados e deveriam ser completados, no futuro, por uma abordagem pluridisciplinar, incluindo os aspectos funcionais de diferentes partes de um vegetal e um melhor conhecimento das relações e interações entre os diversos níveis de organização que compõem a estrutura global de uma planta e se encadeiam ao longo da sua ontogenia.

Conclusão Geral

As pesquisas antigas (Goethe, 1790, Goebel, 1900; Troll, 1937; Rauh, 1939) sobre morfologia vegetal e aquelas mais recentes realizadas sobre arquitetura vegetal, mostram que a estrutura de uma planta pode ser decomposta, em qualquer momento, em certo número de entidades que traduzem diversos níveis de organização (metâmero, unidade de crescimento, brotação anual, eixo, unidade arquitetural, complexo reiterado, planta inteira), cujo reconhecimento e estudo são necessários para a compreensão da estrutura vegetal e da sua evolução no tempo. A passagem das entidades mais elementares às entidades mais complexas depende de processos fundamentais como o crescimento, a ramificação, ou ainda a reiteração e sempre origina uma diferenciação e uma complexidade crescente com a ontogênese do organismo.

As noções de idade fisiológica de meristemas e de gradientes morfogenéticos, permitem entender e descrever a evolução das características biológicas de todas as estruturas produzidas por estes meristemas, ao longo de desenvolvimento da planta. Em conjunto com uma análise quantitativa, a caracterização dessas noções permite, então, em uma certa medida, prever o funcionamento dos meristemas de uma planta em cada ponto e propor hipóteses sobre o determinismo dos fatos observados.

Deve-se considerar os diversos aspectos de funcionamento dos meristemas, o número elevado de características a estudar para qualificar a idade fisiológica de um meristema. Um melhor conhecimento das relações de causa e efeito entre essas características deveria permitir selecionar, no futuro, as mais representativas, que serviriam então como indicadores para qualificar de maneira mais eficaz a idade fisiológica de um meristema em um dado momento.

Mesmo que sejam observadas as relações entre os gradientes morfogenéticos e gradientes bioquímicos (Jay-Allemand et al., 1995), a idade fisiológica dos meristemas é hoje essencialmente identificada e caracterizada pelos critérios morfológicos. Uma caracterização anatômica (tamanho de medula, superfícies respectivas do xilema e floema, tamanho dos vasos condutores...) e fisiológica (funcionamento e restrições hídricas e tróficas) deveria permitir uma interpretação mais funcional e fisiológica da arquitetura de uma planta e os conceitos e noções descritas neste trabalho.

Referências

- ABBOTT D.L., 1970. The role of bud scales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. In: *Physiology of tree crops. Luckwill L.C. e Cutting C. V. eds*, Academic Press, Londres, 65-82.
- ABBOTT D.L., 1977. Fruit-bud formation in Cox's orange pippin. *Ann. Rep., 1976, Long Ashton Research Station*, 167-176.
- ASHBY E., 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. *The New Phyt.*, 47, 2, 153-176.
- ASHBY E. 1949. De la forme des feuilles et de leur rapport avec l'âge physiologique des plantes. *Endeavour*, T. 8, 29, 18-25.
- BAILLAUD L., COURTOT Y., 1955. Temps et rythmes chez les végétaux. *Annales Françaises de Chronométrie*, 9, 2, 87-102.
- BALFOUR I.B., 1879. Botany of Rodrigues. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, 168 (extra vol.), 302-419.
- BARCZI J.F., REFFYE de Ph., CARAGLIO Y., 1996. Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. (Ce Volume).
- BARTHELEMY D., 1983. *Convergences géographiques: l'hypothèse d'une transmission d'information génétique par des voies non sexuelles*. Rapport de D.E.A., Ecologie, Spécialité Ecologie Tropicale, Univ. Montpellier II; 84 p.
- BARTHELEMY D., 1986. Establishment of modular growth in a tropical tree: *Isertia coccinea* Vahl. (Rubiaceae). *Phil. Trans. R. Soc. London.*, B, 313: 89-94.
- BARTHELEMY D., 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique*. Thèse Doct., Physiol., Biol. des organismes et des population, U.S.T.L. Montpellier II; 262 p.
- BARTHELEMY D., 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica*, 39, 309-323.
- BARTHELEMY D., CARAGLIO Y., DRENOU Ch., FIGUREAU C., 1992. Architecture et sénescence des arbres. *Bulletin de Vulgarisation Forestière, Forêt Entreprise*, 83, 15-35.
- BARTHELEMY D., EDELIN C., HALLE F., 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: *Tropical Forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. L.B. Holm-Nielsen and H. Baslev (Eds.), Academic Press, London, 89-100.
- BARTHELEMY D., EDELIN C., HALLE F., 1991. Canopy architecture. In: *Physiology of trees, A.S. Raghavendra (Ed.)*, John Wiley and Sons Inc., 1-20.
- BARTHELEMY D., SABATIER S., PASCAL O., 1995. Le développement architectural du noyer commun, *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise*, 103, 61-68.
- BEISSNER L., 1888. Über Jugendform von Pflanzen speziell Coniferen. *Ber. d. deut. bot. Gesellsch.*, 6, 83-86.

- BELL A., 1991. *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press. Oxford, New York. Tokyo; 341 p.
- BLANC P., 1978. *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales*. Th. Doct. 3e cycle. Biologie végétale, Univ. Paris VI; 83 p., 30 pl. hors-t.
- BLANC P., 1980. Observations sur les flagelles des Araceae. *Adansonia*, 20, 325-338.
- BLANC P., 1986. Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae. Implications écologiques. *Bull. Mus. Natn. Hist. nat.* Paris, 132, 263-272.
- BLANC P., ANDRAOS K., 1983. Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Adansonia*, 3, 259-282.
- BOCHER T.W., 1977. Convergence as an evolutionary process. *Bot. J. Linn. Soc.*, 75, 1-19.
- BORCHERT R., 1964. Zur Heterophyllie von *Acacia melanoxylon*: Natürliche und künstlich hervorgerufene Rückschläge von der Folge-zur Jugendform. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 40, 265-285.
- BORCHERT R., 1976. The concept of juvenility in woody plants. *Acta Hortic.* 56, 21-33.
- BRINK R.A., 1962. Phase change in higher plants and somatic cell heredity. *The quarterly Review of Biology*, 37, 1, 1-22.
- CARAGLIO Y., 1985. *Architecture de quelques espèces du genre Ficus L.* Mém. D.E.A. Ecologie, Univ. Montpellier II; 73 p., 2 pl. hors-t.
- CARAGLIO Y., 1996. Le développement architectural du Merisier. *Forêt Entreprise*, 107, 72-80.
- CARAGLIO Y., BARTHELEMY D., 1996. Caractéristiques morphologiques de la croissance et de la ramification des végétaux. Définitions, descriptions, écueils terminologiques. (Ce volume).
- CARAGLIO Y., ELGUERO E., MIALET I, REY H., 1990. *Le Peuplier: modélisation et simulation de son architecture (Populus nigra L. et cultivars, exemple des clones 145/51 et 1214)*. Rapport de convention I.D.F./Unité de modélisation des plantes du C.I.R.A.D./G.E.R.D.A.T.
- CARRIERE E.A. 1880. *Revue du Genre Retinospora*.
- CASTRO dos SANTOS A. de, 1981. *L'appareil végétatif des monocotylédones: un essai de synthèse*. Th.Doct. 3ème Cycle, Ecologie Terrestre, Univ. Montpellier II; 249 p.
- CHOUARD P., 1950. Pourquoi fleurissent les plantes. *Conférence faite au Palais de la Découverte*, 29 Oct.1949. Univ. Paris; 61p.
- CLAIR-MACZULAJTYS, D., 1986. Structure and function of the cataphylls of *Ailanthus glandulosa* during heteroblastic development. *Phytomorphology*. July/Dec 1986. v.36 (3/4); 367-381.
- CLUZEAU C., 1992. *Analyse et modélisation de la croissance et du développement du système aérien du frêne (Fraxinus excelsior L.) en peuplement, en perspective d'applications à la sylviculture*. Th. Doct. Sciences du bois. Biol. Vég. et For. 142 p.
- COCKAYNE L., 1912. Observations concerning Evolution, derived from Ecological Studies in New Zealand. *Transactions and proceedings of the New Zealand Institute*, 44; 1-50.

- COLIN F., BARTHELEMY D., RIBEYROLLES L., 1995. Influence de la densité de plantation sur quelques caractéristiques dendrométriques, morphologiques et architecturales de provenance Istebna II (Pologne) de *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae). In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Montpellier (FRA). 23-25 Novembre 1993. Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74. I.N.R.A. Editions: 209-235.
- CORNER E.J.H., 1976. The climbing species of *Ficus*: derivation and evolution. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B, 273, 359-386.
- COSTERUS J. C.; SMITH J.J., 1904. Studies in tropical teratology. *Annales du Jardin botanique du Buitenzorg*, 19, 61-85.
- COSTES E., 1988. *Analyse architecturale et modélisation du Litchi (Litchi sinensis Sonn.)*. Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de La Réunion. Thèse Doct., U.S.T.L. Montpellier II; 210p.
- COSTES E., 1993. Architecture aérienne de l'Abricotier en développement libre. *Acta bot. Gallica*, 140(3), 249-261.
- COSTES E., GUEDON Y., LICHOU J., REFFYE de Ph., 1992a. Stochastic modelling of plant growth. Application of the renewal theory. In: *Rythmes Biologiques de la cellule à l'homme*. Actes du Congrès G.E.R.B. 92, 26 Mai 1992, Paris, 41-46.
- COSTES E., REFFYE de Ph., LICHOU J., GUEDON Y., AUDUBERT A., JAY M., 1992b. Stochastic modelling of apricot growth units and branching. In: *3rd Int. Symposium on Computer Modelling In Fruit Research and Orchard Management*, Palmerston North (NZL), Fév. 1992, 8 p.
- COUDURIER T., BARTHELEMY D., CHANSON B., COURDIER F., LOUP C., 1995. Modélisation de l'architecture du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae): premiers résultats. In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions: 305-321.
- DIELS L., 1906. *Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich*. Borntraeger.
- DOORENBOS J., 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in grafts combinations. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschaf.*, Amsterdam, Sér. C, 57, 99-102.
- DOORENBOS J., 1955. Shortening the breeding cycle of *Rhododendron. Euphytica*, 4, 141-146.
- DOORENBOS J., 1965. Juvenile and adult phases in woody plants. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Rühlend W. ed., vol. 15, N° 1, 1222-1235, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- DRENOU Ch., 1993. Dynamique d'apparition des axes non séquentiels à la périphérie des cimes sénescents. In: *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*. Colloque du Groupe d'étude de l'Arbre, Angers 25 et 26 Mars 1993, 41-46.
- EDELIN C., 1977. *Images de l'architecture des Conifères*. Th. Doct. 3° Cycle, Biol. vég. Université Montpellier II; 255 p.
- EDELIN C., 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II; 258 p.
- EDELIN C., 1986. Stratégies de réitération et édification de la cime chez les conifères. In: *Colloq. Int. sur l'Arbre*, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, *Naturalia Monspeliensa*, n° hors série, 139-158.

- ETIFIER E., 1981. *Données sur la stratégie de croissance de quelques lianes tropicales*. Mém. D.E.A., Ecologie tropicale, Univ. Montpellier II; 56 p.
- FERRE De Y., 1952. Les formes de jeunesse des Abietacées, Ontogénie, Phylogénie. *Trav. Labor. forestier Toulouse*, T. 2, vol. III, art. I; 284 p.
- FORTANIER E.J., JONKERS H., 1987. Juvenility and maturity of plants as influenced by their ontogenetical and physiological ageing. *Acta Hort.*, 56, 37-44.
- FRIEDMANN F., CADET T., 1976. Observations sur l'hétérophyllie dans les îles Mascareignes. *Adansonia, sér. 2*, 15 (4), 423-440.
- FROST H.B., 1938. Nucellar embryony and juvenile characters in clonal varieties of Citrus. *J. Heredity*, 29, 423-432.
- FURR J.R.; COOPER W.C.; REECE, P.C., 1947. An Investigation of Flower Formation in Adult and Juvenile Citrus Trees. , v. 34, n. 1, p. 1-8.
- GATSUK L.E., SMIRNOVA O.V., VORONTZOVA L.I., ZAUGOLNOVA L.B., ZHUKOVA L.A., 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.*, 68, 675-696.
- GOEBEL K., 1900. *Organography of plants*. Part I. General organography. (Trans. by I.B. Balfour). The Clarendon Press, Oxford; 270 p.
- GOETHE J.W., 1790. *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger, 1984 facsimile (Weinheim: Acta humaniora der Verlag Chemie GmbH).
- GREENWOOD R.M., ATKINSON I.A.E., 1977. Evolution of divaricating plants in New Zealand, in relation to moa browsing. *Proc. N. Z. Ecol. Soc.*, 24, 21-33.
- GRUBB P.J., 1977. Maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52, 107-145.
- GUEDON Y., 1996. Modélisation de séquences d'événements décrivant la mise en place d'éléments botaniques. (Ce volume).
- GUEDON Y., COSTES E., 1996. Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. (Ce volume).
- HACKETT W.P., 1985. Juvenility, Maturation, and Rejuvenation in Woody Plants. *Horticultural Reviews*, Vol. 7, 109-155.
- HALLE F., NG F.S.P., 1981. Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays. For.*, 44(2-3), 222-233.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique des arbres tropicaux*. Masson, Paris; 178 p.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B., 1978. *Tropical trees and forests*. Springer Verlag, Berlin, 441 p.
- HOCHTETTER W., 1880. Die sogenannten Retinospora-Arten der Gärten. *Regels Gartenflora*, 29, 362.
- JACKSON R.T., 1899. Localized Stages in Development in Plants and Animals. *Mém. Boston Society of Nat. Hist.*, 5, 89-153.

- JACOBS M.R., 1955. *Growth habits of the Eucalypts*. Forestry and Timber Bureau, Commonwealth of Australia, Departement of the Interior; 262 p.
- JARRET P., 1978. *Variabilité génétique des caractères de forme (tronc et branchaison) et de quelques caractères auxométriques et phénologiques chez le Douglas*. Mém. E.N.I.T.E.F. Nogent-sur-Vernisson; 77 p.
- JAY-ALLEMAND Ch., BARTHELEMY D., SABATIER S., BRUANT B., 1995. Gradientes morpphologiques et biochimiques chez un noyer hybride (*Juglans nigra* x *Juglans regia*). In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions: 125 - 138.
- KAZARJAN V.O., 1969. *Le vieillissement des plantes supérieures*. Editions NAVKA, Moscou; 194 p.
- KOCH K., 1873. *Dendrologie*. Erlangen.
- KOZLOWSKI T.T., 1971. *Growth and Development in Trees. Vol. 1: Seed Germination, Ontogeny and Shoot growth*; 443 p - Vol. 2: Cambial growth, Root Growth, and Reproductive Growth; 514 p. Accademic Press, Inc., New York et London.
- LAURI P.E., 1988. *Le mouvement morphogénétique, approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales*. Thèse Doct., U.S.T.L., Montpellier II; 282 p.
- LAURI P.E., 1991. Eléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison: le cas d'espèces tropicales du modèle de Leeuwenberg. *Can. J. Bot.*, 69, 2095-2112.
- LEVIN G.G., 1966. Age changes in plants. *Botanicheskij zhurnal S.S.S.R.*, 51, 1774-1795.
- Mac DANIEL C.N, HSU P.C., 1976. Position-dependent development of tobacco meristems. *Nature*, vol. 259, 564-565.
- MARTINEZ P., 1993. *Modélisation de la croissance et de l'architecture du pin d'Alep, jusqu'à l'âge de 35 ans*. Mém. D.E.A., Ecosystèmes continentaux, arides méditerranéens et montagnards. Université des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Marseille; 39 p.
- MASOTTI V., 1993. *Modélisation de l'architecture du Cèdre Cedrus atlantica (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) sous l'influence de différentes conditions de milieu*. Mém. D.E.A. Biologie forestière, Nancy I; 21 p.
- MASOTTI V., BARTHELEMY D., MIALET 1., SABATIER S., CARAGLIO Y., 1995. Etude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl), Manetti ex Carrière. In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, LN.RA. Editions: 175-189.
- MONTEUUIS O., 1988. Méristèmes, vieillissement et clonage des arbres forestiers. *Annales de Recherches Sylvicoles, A.F.O.C.E.L.*, 7-39.
- MOORBY J., WAREING P.P., 1963. Aging in wooding plants. *Annals of Botany, N. S.*, 27, 106, 291-308.
- NOZERAN R., 1968. Intérêt de la connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Rev. Hort. Suisse*, 41, 247-258.

- NOZERAN R., 1978. Polymorphisme des individus issus de la multiplication végétative des végétaux supérieurs avec conservation du potentiel génétique. *Phys. Vég.*, 16 (2), 117-194.
- NOZERAN R., 1984. Integration of organismal development. In: *Positional Controls in Plant Development*, P. B. Barlow e D. J. Carr. Cambridge Univ. Press., 375-401.
- NOZERAN R., ROSSIGNOL-BANCILHON L., 1977. La multiplication végétative chez les végétaux vasculaires. *Bull. Soc. Bot. France*, Colloque Multiplication Végétative, 124,59-96.
- NOZERAN R., DUCREUX G., ROSSIGNOL-BANCILHON L., 1982. Reflexions sur les problèmes de rajeunissement chez les végétaux. *Bull. Soc. bot. Fr., Lettres Bot.* 129(2), 107-130.
- OLDEMAN R.A.A., 1972. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II; 247 p.
- OLDEMAN R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. 73, O.R.S.T.O.M.*, Paris; 204 p.
- PASSECKER F., 1944. Jugend und Altersformen bei den Obstgehölzen. *Gartenbauwissenschaft*, 18(2), 219-230.
- PASSECKER F., 1958. Zur Prage des "primären" und "fertilen" Stadiums bei Apfelsämlingen. *Mitt. Klosterneuburg, Ser. B*, 8, 116-117.
- PASSECKER P., 1977. Theorie der ontogenetischen Evolution und Alterung holziger Gewächse. *Bodenkultur*, 28, 277-294.
- PHILIPSON W.R., 1964. Habit in relation to age in New Zealand trees. *J. Indian Bot. Soc.*, 42A, 167-179.
- PICARD C., 1965. Contribution à la connaissance de la vernalisation, de ses particularités et de sa signification chez *Oenothera biennis* var. *sulfura* De Vries. *Ann. Sci. nat. (Bot.)*, 12 (6), 197-314.
- POETHIG R.S., 1990. Phase Change and the Regulation of Shoot Morphogenesis in Plants. *Science*, 250, 923-930.
- PRAT H., 1945. Les gradients histo-physiologiques et l'organogenèse végétale. *Cont. Inst. Bot. Univ. Montréal*, 58; 151 p.
- PURVIS O.N., 1934. Analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. *Ann. Bot.*, 48, 919-955.
- RAIMBAULT P., 1984. *Localisation des premières fleurs sur des semis de pommier Malus pumila* Mil. Mém. D.E.A., Biol. et Physiol. vég., Univ. Clermont Ferrand II; 38 p.
- RAIMBAULT P., TANGUY M., 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1ère partie: Une méthode d'analyse' de diagnostic de la partie aérienne. *Rev. For. Fr.*, XLV, 2, 97-116.
- RATTENBURY J.A., 1962. Cyclic hybridization as a survival mechanism in the New Zealand forest Flora. *Evolution*, 16, 348-363.
- RAUH W., 1939. Über Gesetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitt. Deut. Dendr. Ges.*, 52, 86-111.

REFFYE de Ph., 1981a. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 1ère Partie. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé*, 25, 2, 83-104.

REFFYE de Ph., 1981b. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 2ème Partie. Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé*, 25, 2, 219-230.

REFFYE de Ph., 1982. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 3ème Partie. Etude de la ramification sylleptique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires. *Café Cacao Thé*, 26, 2, 77-96.

REFFYE de Ph., BLAISE F., 1993. Modélisation de l'architecture des arbres. Applications forestières et paysagères. *Revue Forestière Française*, suppl. 45, 128-136.

REFFYE de Ph., DINOUARD P., BARTHELEMY D., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence. *C.R. 2ème Colloq. Int. sur l'arbre*, Montpellier, 9-14 Sept. 1990, *Naturalia Monspeliensa*, n° hors série, 251-266.

REFFYE de Ph., EDELIN C., FRANÇON J., JAEGER M., PUECH C., 1988. Plant models faithful to botanical structure and development. *Computer Graphics*, 22, 4, 151-158.

REFFYE de Ph., EDELIN C., JAEGER M., 1989. Computer simuliert Pflanzenwachstum: Die grüne Zeitmaschine. *Bild der Wissenschaft*, 8, 46-52.

REMY P., 1951. L'étude de la période juvénile chez les arbres fruitiers. *Rev. hortic.*, 123, 543-547.

RIBEYROLLES L., 1993. *Effets de la densité de plantation sur la croissance, la ramification et l'architecture d'une provenance d'Epicéa commun (Picea abies L. Karsten)*. Mém. D.E.A. Biologie forestière, Nancy I; 18 p.

RITTERBUSCH A., 1990. The measure of biological age in plant modular systems. *Acta Biotheoretica*, 38, 113-124.

RIVALS P., 1952. *Etudes sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion*. Thèse Doct. et Science, Toulouse, 214 p.

ROBBINS W. J., 1957. Physiological aspects of aging in plants. *Am. J. Bot.*, 44, 289-294.

ROBBINS W.J., 1961. Juvenility and the induction of flowering. *Recent Adv. Bot.*, 2, 1647-1652.

SABATIER S., BARTHELEMY D., 1995. Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA) 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, LN.R.A. Editions: 157-173.

SANOJA E., 1992. *Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae*. Thèse Doct., Physiol. et Biol. des Organismes et des populations, U.S.T.L. Montpellier II; 404 p.

SCHAFFALITZKY de MUCKADELL M., 1954. Juvenile stages in woody plants. *Physiol. Plant.* 7, 782-796.

- SCHAFFALITZKY de MUCKADELL M., 1959. Investigations on ageing of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forstl. Forsogsvags, Dan.*, 25, 310-455.
- THIEBAUT B., 1986. Approche des Hêtres (*Fagus sylvatica* L.): diversité intraspécifique, approche qualitative et quantitative. In: *Colloq. Int. sur l'Arbre*, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, *Naturalia Monspeliensa, n° hors série*, 241-261.
- TOMLINSON P.B., 1978 Some qualitative and quantitative aspects of New Zealand divaricating shrubs. *New Zealand J. Bot.*, 16, 299-309.
- TOMLINSON P.B., ESLER A.E., 1973. Establishment growth in woody monocotyledonous native to New Zealand. *New Zealand J. Bot.*, 11, 627-644.
- TOMLINSON P.B., ZIMMERMANN M.H., 1966. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. III. Juvenile phase. *J. Arnold Arboretum*, 47, 301-312.
- TRIPPI V.S., 1963. Studies on ontogeny and senility in plants. III. Changes in proliferative capacity *in vitro* during ontogeny in *Robinia pseudoacacia* and *Castanea vulgaris* and in adult and juvenile clones of *R. pseudoacacia*. *Phyton*, 20, 153-159.
- TROLL W., 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin, Borntraeger, Band 1, Teil 1.
- URANOV A.A., 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskíe Nauki*, 2, 7-34.
- VAUGHAN R.E., WIEHE P.O., 1939. The effect of environment on certain features of leaf structure. *J. Ecol.*, 27 (2), 263-281.
- VIROT R., 1956. La végétation canaque. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, série B, 7.
- VISSER T., 1964. Juvenile phase and growth of apple and pear seedlings. *Euphytica*, 13, 119-129.
- VISSER T., DE VRIES D.P., 1970. Precocity and productivity of propagated apple and pear seedlings as dependent on the juvenile period. *Euphytica*, 19, 141-144.
- WARDLE P., 1961. *Fraxinus excelsior* L. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, 49, 739-751.
- WARDLE P., 1963. Evolution and distribution of the New Zealand flora as affected by quaternary climates. *N. Z. Journ. Bot.*, 1, 3-17.
- WAREING P.F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, 56, 282-289.
- WAREING P.F., 1961. Juvenility and induction of flowering. *Recent Adv. Bot.*, 2, 1652-1654.
- WAREING P.F., ROBINSON L.W., 1963. Juvenility problems in woody plants. *Forest. Comm. Rpt. Forest Res.*, London, 125-127.
- WATSON W., 1886. *Marcgravia paradoxa*. The garden, 29: p. 290.
- WEBBER H.J., BATCHELOR L.D., 1948. *The citrus industry*. Vol. I, History, botany and breeding. Berkeley, Los Angeles. Univ. of Calif. Press; 611p.

- WENT F.W., 1971. Parallel evolution. *Taxon*, 20 (2/3), 197-225.
- WHITE J., 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 109-145.
- WILSON B.F., 1966. Development of the shoot system of *Acer rubrum* L. *Harvard Forest Paper* n° 14, 21 p.
- WILSON B.F., 1989. Tree branches as populations of twigs. *Can. J. Bot.*, 67, 434-442.
- ZEEVAART J.A.D., 1962. The juvenile phase in *Bryophyllum daigremontianum*. *Planta*, 58, 543-547.
- ZIMMERMAN R.H., 1972. Juvenility and Flowering in Woody Plants: a Review. *Hortscience*, 7(5), 447-455.
- SCHWABE W.W., 1976. Applied aspects of juvenility and some theoretical considerations. *Acta Hort.*, 56, 45-56.
- STEPHENS S.G., 1944. The genetic organization of leaf shape development in the genus *Gossypium*. *J. Genet.*, 46, 28-51.
- STOUTEMEYER V.T., 1964. Juvenility and flowering potential in woody plants. *Am. Hort. Mag.*, 43, 161-161.
- STOKES P., VERKERK K., 1951. Flower formation in Brussels sprouts. *Meded Landbouwhoges.* Wageningen, 50, 143-160.

Glossário

(contribuição de tradutores)

Anfitonia: corresponde ao desenvolvimento preferencial dos ramos nos dois lados do eixo de hipotonia.

Catáfilos: estruturas foliares pequenas que aparecem nos ramos, freqüentemente escamiformes, membranosos ou oriáceos e, muitas vezes, aclorofilados.

Distal: anatomicamente e morfológicamente localizado longe de um ponto de referência, (por exemplo, de um ponto de inserção de caule ou de folha). Oposto de **proximal**.

Divaricado: divergente. As espécies divaricadas são arbustos ou árvores juvenis com as pequenas folhas e a sua característica principal é ter amplos ângulos de ramificação, o que resulta em formas de ramos entrelaçados e com relativamente poucas folhas no exterior da estrutura tridimensional. Essas espécies ocorrem somente na Nova Zelândia, com mais de 50 espécies nativas.

Eixo epicótilo: eixo do embrião acima do nó cotiledonar e abaixo dos eófilos da plântula.

Epitonia: caracteriza-se pelo desenvolvimento preferencial de ramos vigorosos na face superior de um caule. A ramificação é, então, qualificada como epítona. Sua manifestação é freqüente dentro do modo de desenvolvimento dos caules de algumas touceiras (parte da árvore que fica viva no solo depois de cortado o caule da árvore-Dicionário Aurélio XXI, Versão Eletrônica) ou dentro da formação do tronco de espécies que se desenvolvem conforme as modalidades arquiteturais de TROLL, de MAGNENOT ou de CHAMPAGNAT (Hallé et al. 1978).

Filódio: pecíolo dilatado e achatado, verde, característico do gênero *Acacia*, e que se parece com uma folha normal a ponto de dar margem à confusão. Nas plantas jovens ainda ocorrem folhas normais, as quais vêm a desaparecer, dando lugar aos filódios.

Heteroblástico: a) que tem a forma adulta muito diferente da forma juvenil; b) que tem um desenvolvimento embrionário indireto; c) órgão derivado de um outro tipo de células.

Heterofilia: determina o polimorfismo de folhas ou a presença de folhas com diferentes formatos no mesmo indivíduo.

Hipotonia: o desenvolvimento preferencial dos ramos laterais na face inferior do eixo portador. A portador e a ramificação é qualificada como anfítona. A expressão deste fenômeno se sobrepõe à ramificação é então qualificada como hipótona. Este fenômeno, que se observa freqüentemente durante o desenvolvimento dos galhos de árvores jovens de diversas espécies (freixo, plátano,...), pode ser a origem de formas marcantes, como galhos plagiotrópicos por aposição.

Homoblástico: órgão derivado da camada germinal, mesma como outro tipo de órgão.

Monopodial: na ramificação monopodial ou monopodiaca, os ramos laterais se desenvolvem sem que haja uma parada definitiva do funcionamento do meristema do caule principal. O conjunto ramificado que decorre é qualificado como monópodo.

Morfogênese: ações e funções que intervêm no crescimento, na determinação da forma do corpo; o mesmo que morfogenia.

Ontogenia: descreve a origem e o desenvolvimento de um organismo desde o início até a sua morte.

Plagiotropia: fenômeno botânico que define a forma de certos eixos vegetais, os quais se propagam na direção horizontal, ou têm o crescimento horizontal.

Proléptico: em prolepsia, um meristema lateral, antes de dar origem a um eixo visível, assume uma fase de repouso durante a qual ele é muitas vezes incluído num broto. Quando o broto desponta, dá origem ao ramo proléptico, reconhecível, a posteriori, pela presença de catáfilos e entrenós curtos em sua base.

Relê: do francês “relais”. Usa-se em eletrotécnica para expressar um dispositivo por meio do qual um circuito é controlado por variações das condições elétricas nele mesmo, ou no outro circuito.

Siléptico: em silepsia, um meristema lateral, imediatamente após à sua formação e sem estar submetido à fase de repouso, dá origem a um ramo siléptico. Este último é freqüentemente localizado, a posteriori, pela presença de um primeiro entrenó longo (hypopodium), de pré-folhas da lâmina assimilatória e pela ausência de catáfilos na parte proximal.

Simpodial: na ramificação simpodial, ou simpódica, o meristema terminal do eixo portador morre ou se transforma em uma estrutura que perde sua capacidade de crescer vegetativamente. O prosseguimento do crescimento é então assegurado pelo funcionamento de um ou mais meristemas laterais, que assim edificam eixos laterais, ou eixos relés, e o conjunto ramificado será qualificado como símpodo. Dependendo da produção de um, dois ou mais relés pela ramificação, falamos respectivamente de símpodo monocasial, dicasial ou policasial.



Informática Agropecuária

**Ministério da
Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

