

Recebido em 18 de Junho de 1993

A questão da acrotonia e da basitonia
nas relações com a dominância apical no ramo
do ano e no ramo de um ano de idade nas espécies
lenhosas caducifólias (exercício crítico)*

por

LUÍS O. MENDES DA COSTA E SOUSA

Prof. Catedrático Jubilado do Instituto Superior de Agronomia,
Bolseiro do ex-Instituto Nacional de Investigação Científica

RESUMO

Na sequência de aproximação anterior (SOUSA, 1988-1993), faz-se a revisão da bibliografia da especialidade com vista a responder à questão em epígrafe.

Colocado perante uma impressionante diversidade de conceitos do fenómeno da dominância apical, o autor adopta o seguinte esquema de discussão:

1. *Retrospectiva terminológica*

1.1. Dominância apical e inibição correlativa

1.2. Dominância apical, controlo apical e acrotonia

*Trabalho realizado no âmbito da actividade do Centro de Produção Agrícola da Universidade Técnica de Lisboa.

2. *Comportamento do ramo do ano*
 - 2.1. Reflexões preliminares
 - 2.2. O problema da influência do vigor na intensidade da dominância apical
 - 2.3. A basitonía e a mesotonía nas relações com a intensidade da dominância apical
3. *Comportamento do ramo de um ano de idade*
 - 3.1. Uma generalização factual e terminologicamente indevida
 - 3.2. O problema do relacionamento da acrotonía e da basitonía com a intensidade da dominância apical
 - 3.3. O papel estimulante do "vigor" na ramificação

SYNOPSIS

*The problem of acrotony and basitony in relation to apical dominance in annual and in one year old shoots in deciduous woody species
(A critical exercise in its assessment)*

Supplementing a previous paper (SOUSA, 1988-1993), literature is reviewed in an attempt to clarify the above problem.

Considering the great diversity of concepts on the phenomenon of apical dominance, the author suggests the following scheme for its discussion:

1. *Terminology in retrospect*
 - 1.1. Apical dominance and correlated inhibition
 - 1.2. Apical dominance, apical control and acrotony
2. *Behaviour of the current year's shoot*
 - 2.1. Preliminary considerations
 - 2.2. The problem of vigour on the intensity of apical dominance
 - 2.3. Relationships of basitony and mesotony on the intensity of apical dominance
3. *Behaviour of the one year old shoot*
 - 3.1. Unjustified generalizations as to facts and terminology
 - 3.2. The problem of relating acrotony and basitony with intensity of apical dominance
 - 3.3. The stimulatory rôle of "vigour" in branching

RÉSUMÉ

L'acrotonie et la basitonie et leurs rapports avec la dominance apicale sur le rameau de l'année et sur le rameau d'un an chez les espèces ligneuses à feuille caduque (Un exercice critique)

À la suite d'une approximation antérieure (SOUSA, 1988-1993) on fait la révision de la bibliographie spécialisée visant répondre à la question signalée.

Confronté avec une impressionnante diversité de concepts sur le phénomène de la dominance apicale, l'auteur adopte pour la discussion le schéma suivant:

1. *Rétrospective terminologique*
 - 1.1. Dominance apicale et inhibition corrélatrice
 - 1.2. Dominance apicale, contrôle apical et acrotonie
2. *Comportement du rameau de l'année*
 - 2.1. Réflexions préliminaires
 - 2.2. Le problème de l'influence de la vigueur sur l'intensité de la dominance apicale
 - 2.3. La basitonie et la mésotonie en ce qui concerne leurs rapports avec l'intensité de la dominance apicale
3. *Comportement du rameau d'un an*
 - 3.1. Une généralisation factuelle et terminologiquement incorrecte
 - 3.2. Le problème des relations de l'acrotonie et de la basitonie avec l'intensité de la dominance apicale
 - 3.3. L'effet stimulant de la "vigueur" sur la ramification

1. RETROSPECTIVA TERMINOLÓGICA

1.1. DOMINÂNCIA APICAL E INIBIÇÃO CORRELATIVA

De acordo com a generalidade da bibliografia, considerou-se o fenómeno da dominância apical como uma manifestação de inibição correlativa (SOUSA, 1988-1993).

O critério, exactamente oposto, que vê a inibição correlativa como um de vários aspectos do fenómeno da dominância apical com base no facto da zona apical poder exercer efeitos diferentes dos da inibição dos gomos laterais (HILLMAN, 1984; BRENNER *et al.*, 1987) em nada contribui para o esclarecimento da terminologia, uma vez que se conhecem outros aspectos de inibição correlativa cuja origem não pode ser atribuída à influência do vértice vegetativo apical (LEOPOLD, 1964; CHAMPANHAT, 1965 a, 1969 a; THIMANN, 1977).

Por outro lado, é de supor que aquele mencionado critério (ou mero inventário) resulte, em grande parte, da circunstância de a dominância apical nas plantas lenhosas ser frequentemente estudada no ramo de um ano de idade e em termos, não de *inibição correlativa* dos gomos laterais pela actividade da zona apical, mas sim de *desinibição* e crescimento dos gomos terminais. Mas esta interpretação vem sendo de há muito directa ou indirectamente contestada (CHAMPANHAT, 1954 b, 1965 a, 1969 b; MULLINS, 1965; BROWN *et al.*, 1967).

Nesta perspectiva, a dominância apical será sempre um tipo de inibição correlativa. Mas sendo assim, não tem sentido considerar distintos os fenómenos da dominância apical e da inibição correlativa nos termos em que o faz FREGONI (1987) quando, a propósito do pâmpano da videira, preceitua que as gemas “hibernantes” (leia-se “latentes”) são inibidas pela extremidade do lançamento (“dominância apical”) e pelas gemas prontas (“inibição correlativa”). Em termos conciliatórios, dir-se-á que a gema latente deve a sua latência a *dois tipos de inibição correlativa*: uma inibição pela extremidade do ramo (ou seja a dominância apical) e outra ao nível do nó, provocada pela gema pronta, antes da instalação da verdadeira dormência.

1.2. DOMINÂNCIA APICAL, CONTROLO APICAL E ACROTONIA

Perante as divergências encontradas na bibliografia da especialidade, defendeu-se a delimitação do conceito da “dominância apical” à unidade ramo (do ano e de um ano), reservando o de “controlo apical” para significar as condições que determinam a forma geral da planta (SOUSA, 1988-1993).

Parece ser também este o ponto de vista de MARTIN (1987), quando, ao pretender secundar o sistema terminológico de BROWN *et al.* (1967), limita a noção de dominância apical à “influência do ápice sobre os gomos laterais de um único ramo” e alarga o de “controlo apical” para significar a “influência do principal ponto de crescimento sobre todos os ramos de uma planta perene”.

O pressuposto alargamento do conceito de dominância apical ao ramo de um ano está, porém, em desacordo com o próprio critério de BROWN *et al.* (1967), o qual, limitando a acepção de dominância apical exclusivamente ao ramo do ano corrente, interpreta em termos de “controlo apical” o padrão de abrolhamento e de ramificação do ramo do segundo ano.

Como quer que seja, vários são os estudos que evidenciam a ocorrência do fenómeno da dominância apical no ramo de um ano (por ex. CHAMPANHAT, 1954b, 1969b; SMITH & WAREIGN, 1964 a; MULLINS, 1965). O que acontece, sobretudo na bibliografia inglesa e americana, é que – ao arrepio da correcta terminologia seguida por MULLINS (1965) na interpretação dos ricos resultados dos ensaios conduzidos em “varetas” (ingl. “maidens”) de cultivares de maceira – a manifestação da dominância apical no ramo de um ano é apreciada, geralmente, não no sentido de *inibição correlativa*, que caracteriza o fenómeno, mas sim no sentido de *abrolhamento e crescimento* dos gomos apicais, ou seja, no sentido de *acrotonia* (SCARAMUZZI, 1958; WAREIGN & NASR, 1961; CHAMPANHAT, 1965 a, 1969 a; SMITH & WAREIGN, 1964 a; WAREIGN, 1970; SAURE, 1985; MIKA, 1986). É o caso de se estabelecer correspondência entre “dominância apical” e “gradiente de vegetação” (SCARAMUZZI, 1958); é o caso de se falar em “dominância apical de gomo” e “dominância apical de ramo” (SMITH & WAREIGN, 1964 a); é o caso de se afirmar que, sob condições de limitado arrefecimento, a dominância apical é mais forte do que em climas mais frios (SAURE, 1985), ou que a maceira “Rome Beuty” manifesta excessiva dominância apical nos climas tropicais (ALEXANDER & MAGGS, 1974).

É nesta óptica que pode compreender-se a analogia frequentemente estabelecida entre a acrotonia e a dominância apical (BRANAS, 1974; HUGLIN, 1986; FREGONI, 1987). Mas esta analogia é obviamente errónea. Para além das complexas razões apresentadas por CHAMPANHOL (1984) para o caso da videira, é desde logo evidente que uma tal versão não contempla os casos em que a “dormência endógena”

não tenha sido completamente quebrada por falta de frio. (Utiliza-se aqui a terminologia de SAURE (1985) para as terminologias que consideram a dominância apical como forma de dormência (ver LANG, 1987)).

Um impressionante exemplo da falta de uniformidade de critério na interpretação do fenómeno da dominância apical está patente em MIKA (1986) quando trata do sugestivo tema "Correlações de crescimento e dominância apical", visando particularmente o caso das fruteiras caducifólias com ramos de fruto especializados:

"In growing shoots, terminal apices and young leaves inhibit the development of axillary buds. In second-year shoots, one or two topmost buds dominate and form long shoots, while the other buds develop in spurs or remain dormant. Pruning performed on growing or dormant shoots removes apical dominance, releases buds from correlative inhibition and changes tree form and construction".

De notar nesta transcrição três versões de dominância apical:

- Uma versão no ramo do ano em crescimento, no habitual sentido de inibição correlativa dos gomos axilares pelo vértice vegetativo.
- Outra versão no ramo de um ano, no sentido de "dominância" dos gomos e dos lançamentos apicais, ou seja acrotonia de abrolhamento e de crescimento, a qual, sendo um processo de desinibição, não pode ser vista à partida como manifestação de dominância apical, no correcto sentido de inibição correlativa.

Nenhuma referência é feita à influência da "dormência prolongada" (SAURE, 1985) no padrão de abrolhamento e de ramificação, mas a referência, inserida no contexto do mesmo tema, aos estudos de ALEXANDER & MAGGS (1974) sobre a "excessiva dominância apical na maceira 'Rome Beuty' nos climas tropicais" e às maneiras de a vencer ("desfolha, curvatura e atarraque"), evidencia que se aceita como manifestação de dominância apical o que é, essencialmente, consequência de elevado grau de dormência remanescente, característica da maceira e de todas as caducifólias cultivadas em climas cujo Inverno não é suficientemente frio para assegurar

a plena quebra da verdadeira dormência (SAURE, 1985). Em suma, apelida-se de forte dominância apical o que, na realidade, consiste numa forte acrotonia resultante do efeito da dormência prolongada. É sabido que a acrotonia nas espécies microtérmicas e mesotérmicas é mais acentuada nos climas de Inverno moderado do que nos climas de Inverno rigoroso (HUGLIN, 1958, 1986; CHAMPANHAT, 1969 a), o que significa que nos climas tropicais a dominância apical (no sentido de inibição correlativa) é menos intensa do que nos climas que asseguram a quebra de dormência endógena.

Só a imprecisão do conceito de dominância apical pode justificar que no mesmo Congresso em que foi apresentada a comunicação de ALEXANDER & MAGGS (1974), se tenha defendido o ponto de vista de que tanto a acrotonia como a basitonia se manifestam em condições de reduzida dominância apical (CHAMPANHAT & CRABBÉ, 1974).

- Por fim, sugere-se uma única versão de dominância apical (na acepção de “dominância” da zona terminal do ramo), quando se consideram idênticos os efeitos do atarraque no ramo do ano em crescimento e no ramo dormente (“remove a dominância apical e liberta os gomos da inibição correlativa”). Ora, se já custa a compreender uma distinção entre dominância apical e inibição correlativa no caso do ramo em crescimento activo (a chamada “remoção” da dominância apical pela despona é apenas temporária, como mostram os clássicos estudos de THIMANN & SKOOG (1933, 1934)), é de todo impossível imaginar a ocorrência de qualquer inibição correlativa num ramo verdadeiramente dormente. No estado de verdadeira dormência os gomos não exercem inibição. O que o atarraque pode promover é a libertação dos gomos da dormência prolongada (SAURE, 1985).

Por outro lado, MIKA (1986) não considera a influência da orientação do ramo no padrão de abrolhamento e de crescimento, hoje estudada no âmbito do fenómeno do *gravimorfismo* (WAREIGN & NASR, 1958, 1961; MULLINS, 1965; WAREIGN & PHILLIPS, 1973; HILLMAN, 1984).

As aproximações que acabam de ser feitas permitem teorizar os comportamentos do ramo do ano e do ramo de um ano, supostos orientados na vertical.

2. COMPORTAMENTO DO RAMO DO ANO

2.1. REFLEXÕES PRELIMINARES

A frequente inibição dos gomos laterais do ramo intacto nas espécies lenhosas caducifólias de ramificação decorrente deve-se, primeiro, à dominância apical (manifestada na fase de pré-dormência) e depois à verdadeira dormência (por ex. JANICK, 1963; HARRIS, 1983).

Embora o fenómeno da verdadeira dormência se possa iniciar muito antes de terminar o alongamento do ramo, de tal modo que na última fase do período de actividade vegetativa os gomos são inibidos pela dominância apical e pela dormência, não parece sustentável a ideia defendida por CHAMPANHAT (1954 a; 1955 a,b), segundo a qual, num ramo intacto, os gomos laterais que não venceram a inibição pela dominância apical são capazes de evoluir para dar origem a "verdadeiros ramos antecipados" ou "ramos silépticos", de vigor diferente consoante o estado de dormência.

De qualquer modo, é em termos de fraca dominância apical que costuma ser interpretada a emissão de ramos antecipados (por ex. SANSVINI & ZOCCA, 1965; BALDINI, 1973; LUCKWILL, 1981).

O que pode dizer-se é que esta versão, sugerindo correlação inversa entre o grau de desinibição dos gomos e o grau de actividade da zona apical, deixa a descoberto os inúmeros casos em que o intenso crescimento vegetativo, em vez de contrariar, promove a ramificação (CHAMPANHAT, 1952, 1954 a, 1965 a,b, 1969 a; HUGLIN, 1958, 1986; SACHS & THIMANN, 1967; BROWN *et al.*, 1967; BARLOW, 1970; HARRIS, 1983).

Dada a sua frequência, tais casos só podem ser apelidados de "casos especiais" ou "surpreendentes" quando se tem presente que o intenso vigor está associado a altos níveis de auxina e se aceita que a dominância apical é directa e exclusivamente controlada pela auxina (THIMANN & SKOOG, 1933, 1934). Ora, é contra esta teoria que devem ser vistos os resultados dos clássicos estudos de CHAMPANHAT

(1952, 1954 a), pois eles evidenciam que os levantamentos da inibição não são devidos a carência de auxina mas sim ao estímulo do vigor. Daqui a conclusão:

“Como na maioria dos vegetais herbáceos, o comportamento dos gomos de um ramo herbáceo dos vegetais lenhosos é determinado pela interação da influência inibidora (da zona apical), sem dúvida hormonal, e pelos múltiplos factores (hormonais e tróficos) que condicionam o vigor do ramo” (CHAMPANHAT, 1965 a).

Neste mesmo trabalho, considera-se necessário esclarecer se estão presentes cinetinas naturais e se a sua abundância varia na razão inversa da inibição. E retomando as suas iniciais observações sobre a gênese de ramos longos e ramos curtos no pessegueiro, CHAMPANHAT (1965 b) avança o ponto de vista de que a emissão de ramos antecipados é o resultado da interação de dois factores:

- 1º) Teor de auxina (ou de um inibidor específico);
- 2º) Vigor do lançamento herbáceo medido pela velocidade de crescimento e que caminha, provavelmente, a par de abundante síntese de um princípio capaz de se opor à acção inibidora da auxina.

CHAMPANHAT deixava assim a sugestão de que o vigor tinha um duplo efeito: um efeito inibitório pela auxina e um efeito desinibidor condicionado por outra hormona, porventura uma cinetina.

Esta sugestão viria a encontrar plena confirmação experimental nos estudos de SACHS & THIMANN (1967) sobre as bases fisiológicas da ramificação. Assim:

- Conclui-se que os ramos em crescimento são relativamente insensíveis à inibição correlativa por sintetizarem *dois* tipos de substâncias de crescimento: citocininas, que libertam os gomos laterais da inibição pelo ápice principal; e auxina cujo efeito primário consiste no alongamento dos entre-nós, depois da inibição ter sido removida pela citocinina.
- A propósito do resultado dos ensaios de CHAMPANHAT (1952, 1954 a), ou seja, a emissão das ramificações a partir de gomos situados imediatamente abaixo do ápice principal e durante

os períodos de mais rápido crescimento, considera-se que, embora à primeira vista surpreendente, este resultado pode ser explicado se “for admitido que o rápido crescimento tem maior efeito na diminuição da sensibilidade dos gomos laterais à inibição do que no aumento do poder inibitório pelo ápice principal. Se isto for verdadeiro, então pode esperar-se a evolução de gomos laterais em qualquer planta que esteja em crescimento bastante rápido, e que o grau de crescimento para que isto se dê varia com a espécie examinada”.

- Ao analisar outros dados bibliográficos sobre a influência do vigor, da nutrição e dos factores ambientais na dominância apical, SACHS & THIMANN (1967) postulam “que muitos casos que à primeira vista parecem não estar correlacionados podem ser compreendidos se for verdadeira a generalização de que a sensibilidade à inibição decresce à medida que aumenta o grau de crescimento”. E, tendo presente o antagonismo auxina-citocininas, os autores admitem o corolário segundo o qual “quanto mais auxina um gomo (ou um ramo) está produzindo mais citocinina ele contém”. É de notar que este corolário se ajusta a todas as espécies estudadas por CHAMPANHAT (1954 a) inclusive à *Betula papyrifera*, cujos lançamentos normalmente vigorosos e não ramificados (hábito decorrente) passaram a ramificar-se (hábito escorrente) quando se restringiu o seu número e, portanto, se estimulou o vigor e a produção de auxina em cada um deles.

Idêntico mecanismo de ramificação é apontado para o caso da videira (BOUARD, 1966) e para duas espécies caducifólias com hábito de crescimento escorrente — *Liquidambar styraciflua* e *Liriodendron tulipifera* (BROWN *et al.*, 1967).

O facto de nas suas investigações BROWN *et al.* (1967) terem verificado que a concentração de auxina aumentava gradualmente da extremidade para a base do ramo durante o período de intenso alongamento, ajuda a compreender a desinibição dos gomos situados na vizinhança da zona apical. Deixa, porém, a dúvida que resulta de na maior parte das espécies o teor de auxina diminuir no sentido da base do ramo (por ex. BONNER & GALSTON, 1952; LEOPOLD, 1964; THIMANN, 1977; ABBAS, 1978; LOCKARD & SCHNEIDER, 1981; BRENNER *et al.*, 1987). Será que a auxina tem comportamento

diferente nas espécies de crescimento escorrente e nas espécies de crescimento decorrente? Trata-se de uma questão para a qual não se encontra resposta.

Por outro lado, fornecendo embora boa prova de que a expressão da dominância apical é basicamente controlada por via hormonal, os estudos de SACHS & THIMANN (1967) e os de BROWN *et al.* (1967) suscitam aclaramento na parte em que se admite serem as citocininas sintetizadas nos próprios gomos dos lançamentos mais vigorosos. Com efeito é bem conhecido que a raiz é a principal fonte de citocininas e que o próprio caule pode afectar, hormonal e nutricionalmente, a dominância apical (ROGERS & BEARBANE, 1957; LUCKWILL, 1959; WAREING & NASR, 1961; SMITH & WAREING, 1964 b; KENDE, 1965; KENDE & SITON, 1967; MULLINS, 1967; WAREING, 1970; LOCKARD & SCHENEIDER, 1981; RICHARDS, 1983).

Contrariando a hipótese de as citocininas serem sintetizadas nos próprios gomos, BRUINSMA (1979) demonstrou que os gomos laterais de ervilheiras decapitadas não abrolhavam se as raízes fossem suprimidas mas abrolhavam se lhes fosse aplicada citocinina. Donde a conclusão de que a dominância apical fora regulada por citocinina vinda da raiz e auxina proveniente do caule.

A comprovada influência da raiz na expressão da dominância apical torna evidente que este fenómeno não pode ser interpretado em termos de mera "correlação entre gomos" (por ex. CHAMPANHAT, 1969 a), nem definido como "controlo total ou quase total dos gomos laterais pelo ápice" do ramo (por ex. MARTIN, 1987). Deste ponto de vista, parece também ultrapassado o conceito contido na afirmação de que, "na dominância apical, o ápice do ramo pode impedir o crescimento do gomo lateral e o ápice da raiz pode impedir a formação da raiz lateral" (MARTIN, 1987).

2.2. O PROBLEMA DA INFLUÊNCIA DO VIGOR NA INTENSIDADE DA DOMINÂNCIA APICAL

A bibliografia da especialidade dá origem ao seguinte exercício.

a) Muito sugestivamente, considera-se como exemplo da extrema dominância apical a ausência de ramificação dos chamados "ramos ladrões", caracterizados por vigoroso crescimento e altos níveis de auxina (JANICK, 1963, 1979). Nesta mesma óptica, a eventual ramificação de ramos ladrões de fraco vigor pode ser vista como

manifestação de fraca dominância do ápice.

b) A este respeito, merecem referência particular os resultados dos estudos conduzidos na linha de investigação que, na moderna arboricultura, visa o aproveitamento ou a promoção de ramificações antecipadas na "vareta", ou seja, a planta de um ano de enxertia. Os sistemáticos ensaios realizados em cultivares de maceira constroem a seguinte teoria:

A capacidade de emissão de ramificações antecipadas está relacionada com a diminuição da intensidade da dominância apical; a quantidade de substâncias do tipo auxínico na extremidade da vareta é mais elevada nas cultivares de difícil ramificação do que naquelas que se ramificam facilmente; a emissão de ramificações antecipadas está inversamente correlacionada com os níveis de auxina extraível da extremidade do lançamento mãe da vareta; a velocidade de transporte basípeto da auxina é maior nas cultivares de difícil ramificação do que nas cultivares de ramificação livre; os agentes químicos de ramificação reduzem a intensidade da dominância apical por contrariarem a síntese de auxina pela zona apical e o seu transporte basípeto (ABBAS, 1978; QUINLAN & PRESTON, 1979; DUCKWORTH *et al.*, 1979; LUCKWILL, 1981; AGUIRRE-RAMIREZ, 1982; RAMIREZ *et al.*, 1983).

Estas correlações são, porém, postas em causa quando na mesma linha de investigação se mencionam os dois seguintes factos:

- i) Inibição da ramificação da vareta nas enxertias em cavalos ananicantes, a contrastar com a fácil ramificação nas enxertias em cavalos vigorosos (ABBAS, 1978; QUINLAN, 1980 a,b; JOHANN, 1983);
- ii) Maiores teores de auxina na zona apical do lançamento da "Cox's Oranje Pippin" enxertada num cavalo ananicante do que noutro mais vigoroso (ABBAS, 1978).

Em princípio, a ausência da ramificação da vareta da Cox na enxertia sobre um cavalo ananicante e a sua ramificação sobre um cavalo vigoroso (e geralmente vigorizante) podem ser encaradas como efeito do próprio cavalo (LOCKARD & SCHNEIDER, 1981). Deste ponto de vista, seria de esperar menor teor de auxina na enxertia sobre cavalos ananicantes do que em cavalos vigorizantes. A ob-

servação em contrário, sugerindo que a desinibição dos gomos está inversamente correlacionada com o teor de auxina, independentemente do vigor do ramo, constitui um facto inédito na bibliografia da especialidade e para o qual se não encontra justificação.

De qualquer maneira, é surpreendente que nesta linha de investigação não seja feita a mínima alusão aos estudos que associam a emissão de ramificações antecipadas a altos índices de vigor e a elevados níveis de auxina (CHAMPANHAT, 1954 a, 1965 a; BROWN *et al.*, 1967), nem àqueles que indicam um aumento de auxina no sentido da base do ramo (BROWN *et al.*, 1967).

c) É da observação corrente e experimental que o vigor do ramo estimula a sua ramificação (CHAMPANHAT, 1954 a, 1965 a,b; HUGLIN, 1958, 1986; BROWN *et al.*, 1967; HARRIS, 1983), chegando-se a atribuir a formação de ramificações antecipadas directamente ao vigor (por ex. CHAMPANHAT, 1969 a; BARLOW, 1970; BRANAS, 1974).

Para significar a influência do vigor na expressão da dominância apical é frequente postular-se que os ramos de *forte* vigor manifestam *fraca* dominância apical e que, inversamente, os de *fraco* vigor manifestam *forte* dominância apical (HUGLIN, 1958; WAREING, 1970; HARRIS, 1983). Neste sentido vai-se ao ponto de considerar como índice de forte dominância apical a completa inibição dos gomos laterais em ramos de árvores vegetando em condições de má nutrição mineral e de deficiente iluminação (WAREING, 1970; HARRIS, 1983).

Ora, parece evidente que, para determinada planta, o efeito inibitório pelo ápice é menos intenso num ramo de fraco vigor do que num ramo vigoroso.

Deste ponto de vista, a inibição dos gomos em ramos fracos não pode ser atribuída a forte dominância apical, mas sim a deficiência de factores desinibidores de origem radical (substâncias de natureza hormonal e trófica). Reciprocamente a desinibição dos gomos em ramos vigorosos não será uma manifestação de fraca dominância apical mas sim consequência da forte actividade do sistema radical que caracteriza as plantas vigorosas.

Assim se compreende que a bibliografia francesa, baseada na escola de CHAMPANHAT, continue a considerar a "inibição correlativa" (no sentido de dominância apical) como o "resultado do equilíbrio de dois factores: a inibição auxínica clássica pelo 'gomo terminal' (no sentido de ápice terminal) e a acção estimulante do vigor" (HUGLIN, 1986).

d) Ao tratar do tema "ageing of the tree", WAREING (1970) afirma logicamente que, no decurso da vida da árvore, se observa uma gradual redução do crescimento anual (ou seja do vigor) e uma perda da dominância apical em cada ramo e no conjunto da árvore. Mas se atendermos ao facto de a capacidade de ramificação do lançamento diminuir com a redução do vigor, conclui-se que o referido autor segue aqui um critério oposto ao partilhado em c), uma vez que a inibição e a desinibição são agora vistas, respectivamente, como consequência de fraca e intensa dominância apical.

O problema levantado não consiste numa simples opção de critérios conceituais. Com efeito, se não é lógico considerar como manifestação de forte dominância apical a inibição dos gomos em ramos de fraco vigor, menos lógico será ainda aceitar como expressão de fraca dominância apical a desinibição dos gomos em ramos de forte vigor.

O confronto conduz, portanto, à confirmação de que nem a inibição nem a desinibição dos gomos são controladas apenas pela zona apical do ramo, mas sim pela interacção do caule com a raiz (LOCKARD & SCHNEIDER, 1981; RICHARDS, 1983). Nesta ordem de ideias e na senda dos estudos de CHAMPANHAT (1954 a, 1965 a,b), de SACHS & THIMANN (1967) e de BROWN *et al.* (1967), pode dizer-se que a inibição dos gomos em ramos de débil vigor não significa forte dominância apical, mas sim fraca participação do sistema radical (em substâncias de crescimento, nomeadamente citocininas, e nutrientes). Da mesma maneira que a desinibição dos gomos em ramos vigorosos não pode ser atribuída a fraco poder inibitório do ápice caulinar, mas sim ao seu *enfraquecimento* por efeito da raiz. A conhecida influência da raiz na expressão da dominância apical permite compreender a aparente contradição que consiste, por um lado, considerar-se como resultado de "atenuada" ou "nula" dominância apical a faculdade de emissão de ramos antecipados nalgumas espécies fruteiras (ou apenas nalgumas das suas cultivares); e, por outro lado, afirmar-se que essa faculdade é tanto maior quanto mais nova for a árvore e mais vigorosos forem os seus ramos (BALDINI, 1973).

Fica porém por esclarecer a sugestão, aqui implícita, de que todas as espécies e cultivares que não emitem ramos antecipados são menos vigorosas do que as de fácil ramificação. Os comportamentos da *Betula verrucosa* e da *Betula papyrifera* nos estudos de

CHAMPANHAT (1954 a) apontam precisamente no sentido contrário. O que pode dizer-se, de acordo com os estudos de SACHS & THIMANN (1967) e de BROWN *et al.* (1967), é que o vigor não é causa directa da desinibição, uma vez que a ramificação ocorre nuns casos enquanto o ápice dominante continua a crescer e, noutros, em consequência do seu enfraquecimento.

A este respeito é de notar que, numa mesma árvore, a inibição dos gomos tanto se pode observar em ramos de fraco vigor, provenientes de gomos hibernantes, como em vigorosos "ramos ladrões", oriundos de gomos latentes na "madeira velha". Mas, sendo de observação corrente que o aumento do vigor estimula a ramificação daqueles ramos, nenhuma prova existe de que o mesmo aconteça com os chamados "ramos ladrões".

O "vigor", estimado umas vezes em função do alongamento do ramo (CHAMPANHAT, 1954 a) e outras em função do seu diâmetro (HUGLIN, 1958), é uma entidade demasiadamente complexa para ter significado fisiológico preciso. De salientar, a propósito, o seguinte ponto de vista:

"Mesmo adentro de uma mesma espécie, o mecanismo da dominância apical bem pode ser atribuível não a um único mas a diversos factores, cada um dos quais pode assumir maior importância relativa em diferentes estados da morfogênese do ramo lateral" (CUTTER, 1975; MARTIN, 1987).

2.3. A BASITONIA E A MESOTONIA NAS RELAÇÕES COM A INTENSIDADE DA DOMINÂNCIA APICAL

São muito numerosos os processos e os tratamentos pelos quais os gomos se podem libertar da inibição correlativa (SACHS & THIMANN, 1967; HILLMAN, 1984; MARTIN, 1987).

Pelo que respeita aos vegetais lenhosos caducifólios, como se deixou apontado, conhecem-se dois processos diferentes.

A linha de investigação mais recente, sem ter em conta os estudos de CHAMPANHAT (1954 a, 1965 a) e de BROWN *et al.* (1967), considera que o grau de desinibição dos gomos está inversamente relacionado com o teor de auxina sintetizada na zona apical e com a sua capacidade de transporte polar (ABBAS, 1978; QUINLAN & PRESTON, 1979; DUCKWORTH *et al.*, 1979; LUCKWILL, 1981; AGUIRRE-RAMIREZ,

1982; RAMIREZ *et al.*, 1983). Admitindo mecanismos idênticos, THIMANN (1977) sustenta que a decapitação do ramo provoca acrotonia numas espécies e basitonia noutras.

Mas um tal mecanismo, sugerindo, como resulta do texto e da fig. 5-3 de LUCKWILL (1981), que a desinibição dos gomos se faz a *partir da base do ramo* à medida que for diminuindo a actividade da zona apical, não corresponde ao processo de emissão dos chamados "verdadeiros ramos antecipados" ou "ramos silépticos" (CHAMPANHAT, 1954 a).

Com efeito, como se deixou apontado, estes ramos caracterizam-se por evoluírem *simultaneamente com o alongamento do ramo mãe, a partir de gomos situados imediatamente abaixo do ápice terminal e só nos períodos em que a taxa de crescimento atinge um limiar mínimo* dependente da espécie, da variedade e das condições ambientais (CHAMPANHAT, 1954 a, 1965 a,b; BOUARD, 1966; BROWN *et al.*, 1967).

Uma convincente prova neste sentido é dada por CHAMPANHAT (1954 a, 1965 a) ao referir o comportamento de duas espécies botanicamente próximas e vegetando em igualdade de condições: a *Betula papyrifera*, normalmente não ramificada (forte dominância apical), e a *Betula verrucosa*, de fácil ramificação (fraca dominância apical). O teor de auxina livre produzida pelas extremidades apicais foi na primeira 4 a 8 vezes a encontrada na segunda. A sugestão de que a forte dominância apical na *Betula papyrifera* e a fraca dominância apical na *Betula verrucosa* estariam efectivamente correlacionadas com os respectivos teores de auxina é contrariada pelo facto de, em ambas as espécies, o grau de ramificação ter aumentado *sempre* que aumentou a taxa de crescimento (e o teor de auxina, uma vez que o mais rápido crescimento é indicio de maior produção de auxina endógena) (JANICK, 1963, 1979; SACHS & THIMANN, 1967).

É portanto evidente que a emissão de "verdadeiros ramos antecipados" não pode ser vista em função do decréscimo do teor e/ou da capacidade de transporte da auxina, tanto mais que os estudos de BROWN *et al.* (1967) indicam um aumento de concentração de auxina da extremidade para a base do ramo.

Em resumo, a frequente afirmação de que os ramos antecipados se formam em consequência do decréscimo da intensidade da dominância apical (por ex. BALDINI, 1973) só é aceitável se admitirmos que quanto mais elevado for o nível de auxina sintetizada pela zona apical maior é o quantitativo de outras substâncias de cresci-

mento, nomeadamente de citocininas, capazes de contrabalançar o efeito inibitório da auxina (SACHS & THIMANN, 1967; BROWN *et al.*, 1967). À luz dos posteriores conhecimentos, essas substâncias são fornecidas pelo sistema radical (JANKIEWICS, 1972; LOCKARD & SCHNEIDER, 1981; RICHARDS, 1983).

Significa isto que o grau e o tipo de ramificação do próprio ramo do ano não podem ser interpretados em termos de mera intensidade da dominância apical.

Assim, a localização do(s) ramo(s) mais vigoroso(s) no final do período de actividade vegetativa depende dos seguintes factores:

- a) Número de meritalos pré-formados no gomo hibernante antes do abrolhamento, uma vez que o fenómeno da dominância apical se refere aos gomos dos meritalos neoformados (JANICK, 1963; BUGNON & BESSIS, 1968; HARRIS, 1983).
- b) Período(s) em que é mais intensa a actividade da zona apical (CHAMPANHAT, 1964 a, 1965 a,b).
- c) Localização dos gomos "privilegiados" pela sua maior capacidade de "escapar" à dominância apical (CHAMPANHAT, 1965 a; CALDEIRA, 1979).
- d) Possibilidade de no decurso do período da actividade vegetativa se estabelecerem novas correlações, resultando daí falta de correspondência entre o padrão de abrolhamento e o padrão de crescimento (CHAMPANHAT, 1965 a; FORD, 1985).

3. COMPORTAMENTO DO RAMO DE UM ANO DE IDADE

3.1. UMA GENERALIZAÇÃO FACTUAL E TERMINOLOGICAMENTE INDEVIDA

A partir do comportamento dos ramos enraizados de vimeiro francês (*Salix viminalis*), SMITH & WAREING (1964 a) fazem a seguinte generalização:

"In woody plants, the pattern of bud-break after winter dormancy shows apical dominance. In erect shoots of osier willow, the apical three to five buds begin to grow before the more basal buds, the growth of which is apparently inhib-

ited by activity of apical buds. Subsequent to bud-break, the pattern of lateral shoot elongation also shows apical dominance in that the morphologically uppermost shoot becomes dominant over the more basal shoots. The phenomena may be termed 'bud dominance', and 'branch dominance' respectively"

De notar neste contexto:

- Que as expressões "dominância apical de gomo" e "dominância apical de ramo" são utilizadas não no sentido de *inibição* correlativa mas sim no de *desinibição* e crescimento dos gomos apicais, ou seja, na acepção de *acrotonia* de abrolhamento e de crescimento.
- Que a localização da ramificação *dominante* na extremidade do ramo mãe nada tem a ver com a verdadeira dominância apical, no sentido de *inibição* correlativa. Esta acepção aparece a significar a *posterior* *inibição* dos gomos basilares pela actividade dos gomos da parte distal do ramo. Daqui que a *acrotonia* e a dominância apical devem ser considerados fenómenos distintos (CHAMPANHAT, 1954b, 1969 a; MULLINS, 1965; CHAMPANHOL, 1984).
- Que a observada correspondência entre o padrão de abrolhamento e o padrão de crescimento, sugerindo o chamado "gradiente de vegetação", não é susceptível de generalização (SOUSA, 1988-1993, 1988).
- Que a referência ao padrão de rebentação dos gomos depois da chamada "dormência de Inverno" não significa total quebra da verdadeira dormência (SAURE, 1985). A falta de plena quebra da dormência reduz a *inibição* correlativa e exalta a *acrotonia* (HUGLIN, 1958, 1986; CHAMPANHAT, 1965 a, 1969 a). O facto do abrolhamento não ser índice de plena quebra da dormência, torna praticamente impossível distinguir os efeitos da dormência e os da dominância apical. Esta impossibilidade justifica o critério de limitar o conceito de dominância apical ao ramo do ano corrente (BROWN *et al.*, 1967; BALDINI, 1973; HARRIS, 1983; FORD, 1985). Mas isto não significa que o fenómeno não ocorra no segundo período de actividade vegetativa (MULLINS, 1965; CHAMPANHAT, 1969 a; SAURE, 1985).

- Por outro lado, é factualmente absurda a sugestão de que são acrótonas todas as caducifólias vegetando em condições que assegurem a completa quebra da dormência endógena. É tanto mais absurda quando se tem presente a bibliografia que considera serem os arbustos (caso da *Salix viminalis*) caracterizados pela basitonia (CHAMPANHAT, 1954 b, 1965 a, 1983; CHAMPANHAT & CRABBÉ, 1974; CRABBÉ, 1981).

3.2. O PROBLEMA DO RELACIONAMENTO DA ACROTONIA E DA BASITONIA COM A INTENSIDADE DA DOMINÂNCIA APICAL

É óbvio que o tema proposto não tem razão de ser perante o critério que, dada a impossibilidade de distinguir os efeitos da dormência endógena dos da dominância apical, restringe o conceito de dominância apical ao ramo do ano corrente, reservando a expressão "controlo apical" para significar a influência do principal ponto de crescimento sobre o conjunto dos ramos de uma planta perene (BROWN *et al.*, 1967).

No entanto, como se referiu no ponto 1.2, a defendida restrição não tem logrado consenso na bibliografia da especialidade (por ex. WAREING, 1970; MIKA, 1986). De resto, a maior dificuldade de relacionar o tipo de ramificação do ramo no segundo período de actividade vegetativa com a dominância apical resulta do facto de este fenómeno ser interpretado, frequentemente, não no sentido de *inibição* dos gomos basilares pela actividade dos gomos apicais mas, ao contrário, no sentido de *desinibição* e crescimento dos gomos apicais, o que leva a identificar a acrotonia com o próprio fenómeno da dominância apical e, por intuição, a considerar a acrotonia e a basitonia como manifestações de forte e de fraca dominância apical, respectivamente.

Mas quando interpretada no correcto sentido de inibição correlativa, torna-se evidente que a dominância apical é um factor secundário do tipo de ramificação.

Estudos efectuados em diversas espécies mostram que o padrão inicial de abrolhamento se define muito antes da retomada da actividade vegetativa e, por consequência, muito antes da ocorrência de quaisquer correlações entre os gomos e os lançamentos activos (CHAMPANHAT, 1954b, 1965 a; ANTCLIFF & MAY, 1961; MAGGS, 1963; MULLINS, 1965; CHAMPANHAT & CRABBÉ, 1974; GASPAR, 1978).

Na mesma ordem de ideias, CHAMPANHAT (1954 b, 1965 a) pôde concluir que o abrolhamento dos gomos num ramo lenhoso de ano é controlado pela interacção de, pelo menos, três influências morfológicas:

- a) "*Propriedades fixadas*" pelos gomos no decurso do período vegetativo anterior e, particularmente, durante a fase da dormência.
- b) *Inibições correlativas* entre os gomos e/ou entre os lançamentos durante o novo período de actividade vegetativa.
- c) O *vigor*, que aumentando o número de gomos abrolhados reduz o grau de acrotonia . Este efeito é particularmente bem conhecido nos domínios da Viticultura. O que pode dizer-se é que não é fácil compatibilizá-lo com o facto de, em idênticas condições de meio e de número de olhos deixados na poda, o abrolhamento se iniciar sistematicamente mais tarde nas varas de maior diâmetro (GASPAR, 1978).

Nesta óptica, o problema que se coloca é o de saber qual a importância relativa das propriedades fixadas e das correlações actuais na expressão da acrotonia e da basitonia.

A investigação a este respeito efectuada no âmbito da escola de Champanhat e colaboradores, preceituando que a distinção entre árvores e arbustos reside fundamentalmente no tipo de ramificação no ramo de um ano de idade (acrotonia nas árvores e basitonia nos arbustos), considera que tanto a acrotonia como a basitonia ocorrem em condições de reduzida dominância apical (CHAMPANHAT, 1954 b, 1965 a, 1983; CHAMPANHAT & CRABBÉ, 1981).

É de ver que esta pretensa forma de distinção entre árvores e arbustos omite os casos de árvores e de arbustos cujo tipo de ramificação se define no ramo do ano corrente, dando origem à *basitonia* como acontece em todas as árvores de hábito de ramificação escorrente (CHAMPANHAT, 1954 a; BROWN *et al.*, 1967) e alguns arbustos de hábito de ramificação decorrente (WAREING & NASR, 1961; WAREING, 1970).

Mesmo que circunscrita ao ramo de um ano, a considerada alternativa (acrotonia nas árvores x basitonia nos arbustos) não é pacífica porquanto a acrotonia e a basitonia podem ocorrer num mesmo ramo, quer em árvores (MULLINS, 1965) quer em arbustos (CHAMPANHAT & CRABBÉ, 1974). Acresce que a videira, sendo acrótona, é frequentemente vista como arbusto (VASCONCELLOS, 1949).

Por outro lado, não contempla os numerosos casos em que o padrão de abrolhamento no ramo de um ano não corresponde ao padrão de crescimento dos lançamentos (BESSIS, 1965, 1967 a,b; MULLINS, 1965; CHAMPANHAT, 1969 b; ZIMMERMAN & BROWN, 1971; JANKIEWICZ, 1972; GASPAR, 1978), os quais contrariam a ideia de que a ramificação acrotónica e a ramificação basitónica se definem, respectivamente, pela acrotonia e pela basitonia de abrolhamento.

Não restam, portanto, dúvidas sobre a possibilidade da ocorrência de correlações entre gomos e/ou lançamentos no decurso do período de actividade vegetativa no ramo de um ano de idade. O que se questiona é a validade da afirmação de que a acrotonia e basitonia pouco ou nada têm a ver com a intensidade da dominância apical (no sentido de inibição correlativa) (CHAMPANHAT, 1954 b; CHAMPANHAT & CRABBÉ, 1974; CRABBÉ, 1981). Com efeito, apesar de assentarem em conceitos divergentes de dominância apical, os resultados dos ensaios de SMITH & WAREING (1964 a) e de MULLINS (1965), bem como os referidos por CHAMPANHAT & CRABBÉ (1974), sugerem que a acrotonia de Primavera e a basitonia de Outono, num mesmo ramo, estão associadas, respectivamente, a intensa e a fraca actividade da zona apical.

Sucedem, porém, que esta interpretação, relacionando a inibição e a desinibição dos gomos basilares do ramo directamente com o grau de actividade da zona apical, deixou de ser aceitável quando, a partir dos estudos de WAREING & NASR (1961) e de SMITH & WAREING (1964 b), se confirmou que a expressão da dominância apical é condicionada hormonal e nutricionalmente pela interacção do caule com a raiz (WAREING, 1970; JANKIEWICZ, 1972; LOCKARD & SCHNEIDER, 1981; RICHARDS, 1983).

A complexidade do mecanismo desta interacção é particularmente posta em evidência por JANKIEWICZ (1972) no estudo das correlações de crescimento em "varetas" de cultivares de maceira vegetando embora em condições climáticas onde é de supor que tenha sido completamente quebrada a dormência endógena. Dado o número de factores envolvidos, não é de surpreender que o tipo de ramificação observado por este investigador seja muito diferente do encontrado por MULLINS (1965), também em "varetas" de duas cultivares de maceira vegetando igualmente em clima de Inverno bastante frio para quebrar a dormência.

Não podem, portanto, fazer-se generalizações no género da que é feita por CHAMPANHOL (1984) ao afirmar que a videira é uma liana

acrótona que entra *sempre* em vegetação pelos olhos mais elevados e ao postular que a acrotonia de crescimento se define em função do padrão do abrolhamento. Com efeito, o referido comportamento não está, por exemplo, patente nos ensaios de HUGLIN (1958, 1986) em videiras não podadas, nem nos de BESSI (1965) em videiras podadas. E, sobretudo, não está patente nos ensaios de GASPARI (1978), cujos resultados mostram que a acrotonia de ramificação em videiras podadas só se manifestou numa fase relativamente avançada do período vegetativo, independentemente dos padrões de intumescimento e de abrolhamento (SOUSA, 1988-1993).

3.3. O PAPEL ESTIMULANTE DO "VIGOR" NA RAMIFICAÇÃO

Ao contrário do que acontece no caso do ramo do ano corrente, todas as observações são unânimes em considerar que o grau de ramificação do ramo de um ano de idade é tanto maior quanto maior for o seu vigor.

Estas observações estão em consonância com WAREING (1970) na parte do texto em que o autor expende o parecer segundo o qual, à medida que a árvore aumenta em tamanho e avança em idade, se manifesta uma redução de crescimento anual e uma perda de dominância apical no ramo e no conjunto da árvore.

O facto da razão raiz-caule diminuir com a idade (OLIVEIRA & PRIESTLEY, 1988) ajuda a compreender o paralelismo entre a redução do crescimento e a perda gradual da dominância apical, uma vez que a expressão da chamada dominância apical não depende directamente da zona apical, mas sim de uma estreita interacção entre o sistema radical e o sistema caulinar.

AGRADECIMENTOS

A estrutura e a redacção do presente escrito são da inteira responsabilidade do autor. No entanto, são devidos agradecimentos a todas as pessoas que prestaram colaboração em aspectos pontuais, nomeadamente aos Professores Rogério Neves de Castro, Sara Amâncio, João M. Santos Pereira, Cristina de Oliveira, João Amarel Franco e Raul Bruno de Sousa.

As versões inglesa e francesa do Resumo ficam-se devendo à colaboração, respectivamente, do Prof. Artur Vasco Garcia e do Prof. Luís Silva Campos.

BIBLIOGRAFIA

- ABBAS, M.F. (1978) — Association between branching in maiden apple trees and levels of endogenous auxins, *Acta Horticulturæ*, 80: 59–62.
- AGUIRRE-RAMIREZ, B. (1982) — *Un possible modo de acción de ramificadores químicos em manzano*, BSc. thesis, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo Coah, México, 85 p. (Cit. Ramirez, Rumayor & Martinez, 1983).
- ALEXANDER, M.E. & MAGGS, D.H. (1974) — Adaptability of fruit crops to tropical and temperate zones, *Proc. 19th Int. Hort. Congr.*, 3: 105–113 (Cit. Mika, 1986).
- ANTCLIFF, A.J. & MAY, P. (1961) — Dormancy and bud burst in Sultana vines, *Vitis*, 3(1): 1–14.
- BALDINI, E. (1973) — *Arboricultura*, Cooperativa Libreria Universitaria, Bologna.
- BARLOW, H.W.B. (1970) — *Some aspects of morphogenesis in fruit trees*. In "Physiology of tree crops" (ed. L.C. Lukwill and C.V. Cutting), p. 25–43, Academic Press, London and New York.
- BESSIS, R. (1965) — *Recherches sur la fertilité et les correlations de croissance entre bourgeons chez la vigne, (Vitis vinifera L.)*, Thèse, Dijon, 236 p.
- BESSIS, R. (1967 a) — Mise en evidence de caractères particuliers de la variabilité de la longueur des pousses portées par le rameau d'un an chez la vigne, *Vitis Vinifera L., C.R. Acad. Sci. Fr.*, 265: 326–328.
- BESSIS, R. (1967 b) — Analyse et interprétation de la variabilité de la longueur des pousses le long du rameau d'un an chez la vigne, *Rev. gén. Bot.*, 74: 579–584.
- BONNER, J. & GALSTON, A.W. (1952) — *Principles of Plant Physiology*, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- BOUARD, J. (1966) — *Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aouètement des sarments*, Thèse Sci. nat., Bordeaux.
- BRANAS, J. (1974) — *Viticulture*, Imprimeri Déhan, Montpellier.
- BRENNER, M.L.; WOLLEY, D.J.; SJUT, V. & SALERMO, D. (1987) — Analysis of apical dominance in relation to IAA transport, *HortScience*, 22(5): 833–835.

- BROWN, C.L.; McALPINE, R.G. & KORMANIK, P.P. (1967) — Apical dominance and form in woody plants: a reappraisal, *Amer. J. Bot.*, 54(2): 53-62.
- BRUINSMA, J. (1979) — *Root hormones and overground development*, p. 35-48. In T.K. Seat (ed.) "Plant regulation and world agriculture", Plenum Press, New York (Cit. Lockard & Schneider, 1981).
- BUGNON, F. & BESSIS, R. (1968) — *Biologie de la vigne. Acquisition récentes et problèmes actuels*, Masson et C^{ie}., Paris.
- CALDEIRA, G.C.N. (1979) — Auxins in apical dominance, *Agronomia Lusit.*, 39(2-3): 195-221.
- CASTRO, R. (1988) — *Condução de Fruteiras Lenhosas: 10 anos de estudos. Actualidades frutícolas*, Estação Nacional de Fruticultura Vieira Natividade/INIA, Alcobaça.
- CHAMPANHAT, P. (1952) — Les departs de bourgeons axillaires sur la partie moyenne des pousses. Étude d'une plant herbacée: *Cicer arietinum* L. Comparaison avec les "rameaux antécipés" des végétaux ligneux, *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 235: 389-391.
- CHAMPANHAT, P. (1954 a) — Recherches sur les "rameaux antécipés" des végétaux ligneux, *Revue de Cytologie et de Biologie Végétales*, 4(1): 1-51.
- CHAMPANHAT, P. (1954 b) — Les corrélations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux, *Phyton*, 4: 1-102.
- CHAMPANHAT, P. (1965 a) — Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apical et phénomènes analogues, *Encyclopedia of Plant Physiol.*, W. Ruthland ed., Springer, Berlin, XV(1): 1106-1164.
- CHAMPANHAT, P. (1965 b) — Rameaux courts et rameaux longs: problèmes physiologiques, *Encyclopedia of Plant Physiol.*, W. Ruthland ed., Springer, Berlin, XV(1): 1166-1171.
- CHAMPANHAT, P. (1969 a) — *Croissance, morphogenèse et développement*, pp. 2-302. In "Biologie vegetal", Tome III - Croissance, morphogenèse, reproduction (P. Champanhata, P. Ozenda & P. Baillaud), Masson et C^{ie}., Paris.
- CHAMPANHAT, P. (1969 b) — La notion de facteurs de préséances entre bourgeons, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 119: 323-348.
- CHAMPANHAT, P. (1983) — Bud dormancy, correlations between organs, and morphogenesis, *Fiziol. Rastenii*, 30: 587-601, (Cit. Powell, 1987).

- CHAMPANHAT, P. & CRABBÉ, J.J. (1974) — Morphogenetical constraints and training of fruit trees, *Proc. 19th Int. Hort. Congress*, 3: 125-136.
- CHAMPANHOL, F. (1984) — *Éléments de Physiologie de la vigne et de Viticulture generale*, Ed. auter, Montpellier.
- CRABBÉ, J.J. (1981) — The interference of bud dormancy in the morphogenesis of trees and shrubs, *Acta Hort.*, 120: 167-172.
- CRABBÉ, J.J. (1984) — Correlative effects modifying the course of bud dormancy in woody plants, *Z. Pflanzenphysiol.*, 113: 465-469.
- CUTTER, E.G. (1975) — A morphogeneticist's view of correlative inhibition in the shoot, *Adv. Expt. Med. Biol.*, 18: 51-72 (Cit. Martin, 1987).
- DUCKWORTH, S.J.; ABBAS, M.F. & QUINLAN, J.D. (1979) — Influence of endogenous growth regulators on branching, *Rep. E. Malling Res. Stn.*, for 1978: 39.
- DUCKWORTH, S.J.; ABBAS, M.F.; QUINLAN, J.D. & PAKENHAM, E.M. (1979) — Influence of endogenous growth regulators on branching, *Rep. E. Malling Res. Stn.*, for 1978: 39.
- FORD, E.D. (1985) — *Branching, crown structure and the control of timber production*. In "Attributes of trees as crop plants" (ed. M.G.R. Cannell & J.E. Jackson) p. 228-252, Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood, Huntingdon, U.K.
- FREGONI, M. (1987) — *Viticultura generale*, Compendi didattici e scientifici, 2^a. reed, Reda, Roma.
- GASPAR, J.A.P. (1978) — *Relatório de actividade de bolseiro do INIC*, I.S.A., Lisboa (ciclostilado).
- HARRIS, R.W. (1983) — *Arboriculture. Care of trees, shrubs, and vines in landscape*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- HILLMAN, J.R. (1984) — *Apical dominance*, In M.B. Wilkins (ed.), "Advanced plant physiology", p. 127-148, Pitman, London.
- HUGLIN, P. (1958) — Recherches sur les bourgeons de la vigne. Inicitation florale e developpment végétatif, *Ann. Amel. des Plants*, 8(2): 113-272.
- HUGLIN, P. (1986) — *Biologie et ecologie de la vigne*, Editions Payot Lausanne, Paris.
- JANICK, J. (1963) — *Horticulture Science*, W. Freeman and Company, San Francisco and London.

- JANICK, J. (1979) — *Horticulture Science*, W. Freeman and Company, San Francisco and London, 3rd. ed..
- JANKIEWICZ, L.S. (1972) — A cybernetic model of growth correlation in young apple trees, *Biologia Plantarum*, 14(1): 52-61.
- JOHANN, G. (1983) — Effect of growth regulators on branching habit of some apple cultivars in nursery, *Acta Horticulture*, 137: 87-88.
- KENDE, H. (1965) — Kinetin-like factors in the root exudate of sunflowers, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 53: 1302-1307 (Cit. Lokckard & Schneider, 1981).
- KENDE, H.H. & SITTON, D. (1967) — The physiological significance of kinetin - and gibberellin - like root hormones, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 144: 235-243.
- LANG, G.A. (1987) — Dormancy: a new universal terminology, *HortScience*, 22(5): 817-820.
- LEOPOLD, A.C. (1964) — *Plant growth and development*, McGraw-Hill-Book Company, New York, San Francisco, Toronto, London.
- LOCKARD, R.G. & SCHNEIDER, G.W. (1981) — Stock and scion growth relationships and the dwarfing mechanism in apple, *Horticultural Reviews*, 3: 315-375.
- LUCKWILL, L.C. (1959) — The physiological relationships of root and shoot, *Scientia Hort.*, 14: 22-26 (Cit. Lockard & Schneider, 1981).
- LUCKWILL, L.C. (1981) — *Growth regulators in crop production*, Edward Arnold, Studies in Biology no. 129.
- MAGGS, D.H. (1963) — Some replanting factors in the establishment of young trees, *Annu. Rep. E. Malling Res. Stn.*, 1962, p.p. 81-88.
- MARTIN, G.C. (1987) — Apical dominance, *HortScience*, 22(5): 824-833.
- MIKA, A. (1986) — Physiological responses of fruits trees to pruning, *Horticultural Reviews*, 8: 337-378.
- MULLINS, M.G. (1965) — The gravitational responses of young apple trees, *J. Hort. Sci.*, 40(3): 238-247.
- MULLINS, M.G. (1967) — Morphogenetic effects of roots and some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L., *J. Expt. Bot.*, 18: 206-214.

- OLIVEIRA, C.M. & PRIESTLEY, C.A. (1988) — Carbohydrate reserves in deciduous fruit trees, *Horticultural Reviews*, 10: 409-430.
- POWELL, L.E. (1987) — Hormonal aspects of bud and seed dormancy in temperate-zone wood plants, *HortScience*, 22(5): 845-850.
- QUINLAN, J.D. (1978) — Chemical induction of lateral branches (feathers), *Acta Horticulturae*, 65: 129-138.
- QUINLAN, J.D. (1980 a) — Chemical induction of branching, *Rep. E. Malling Res. Stn.*, for 1979: 36.
- QUINLAN, J.D. (1980 b) — Translocation of M & B 25105, *Rep. E. Malling Res. Stn.*, for 1979: 36.
- QUINLAN, J.D. (1981) — New chemical approaches to the control of fruit tree form and size, *Acta Horticulturae*, 120: 95-105.
- QUINLAN, J.D. & PRESTON, A.P. (1979) — Control of branching in young orchard trees, *Rep. E. Malling Res. Stn.*, for 1978: 40.
- RAMIREZ, H.; RUMAYOR, A. & MARTINEZ, V. (1983) — Induction of feathers by growth substances in nursery apple trees, *Acta Horticulturae*, 137: 83-85.
- RICHARDS, D. (1983) — The grape root system, *Horticultural Reviews*, 5: 127-168.
- ROCKARD, R.G. & SCHENEIDER, G.W. (1981) — Stock and scion growth relationships and the dwarfing mechanism in apple, *Horticultural Reviews*, 3: 315-375.
- ROGERS, W.S. & BEAKBANE, A.B. (1957) — Stock and scion relations, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 8: 217-236.
- SACHS, T. & THIMANN, K.V. (1967) — The role of auxins and cytokinins in release of buds from dominance, *Amer. J. Bot.*, 54(1): 136-144.
- SANSAVINI, S. & ZOCCA, A. (1965) — La diversa atitudini nelle cultivar di pero ad emetere rami anticipati, *Frutticoltura*, 3: 233-241.
- SAURE, M.C. (1985) — Dormancy release in deciduous fruit trees, *Horticultural Reviews*, 7: 239-300.
- SCARAMUZZI, F. (1958) — Alcune indagini sui fattori che possono regolare la vigoria iniziale dei germogli del pesco, *Riv. Ortofrutt. Ital.*, 3: 378-389.
- SMITH, H. & WAREING, P.F. (1964 a) — Gravimorphism in trees, II. The effect of gravity on bud-break in osier willow, *Ann. Bot.*, 28(110): 283-295.

- SMITH, H. & WAREING, P.F. (1964 a) — Gravimorphism in trees, III. The possible implication of root factor in growth and dominance relationships of the shoots, *Ann. Bot.*, N.S., 28(110): 297-309.
- SOUSA, L.O.M. COSTA E (1988-1993) — Acerca dos conceitos de dominância (e controlo) apical, acrotonia, basitonía e mesotonía, *An. Inst. Sup. Agron.*, Vol. XLIII: 121-152.
- SOUSA, L.O.M. COSTA E (1988) — *O gravimorfismo em fruteiras lenhosas caducifólias, I - Crítica à doutrina da sistemática manifestação do "gradiente de vegetação"*, Resumo in Castro (1988).
- THIMANN, K.V. (1977) — *Hormone action in whole life and plants*, The University of Massachusetts Press, Amherst.
- THIMANN, K.V. & SKOOG, F. (1933) — Studies on the growth hormone of plants: III. The inhibiting action of the growth substance on bud development, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 19: 714-716.
- THIMANN, K.V. & SKOOG, F. (1934) — On the inhibition of bud development and other functions of the growth substance in *Vicia faba*, *Proc. R. Soc. London*, Ser. B, 114: 317-339.
- VASCONCELLOS, J.C. (1949) — *Botânica agrícola. II Parte - Fisiologia do crescimento e da reprodução. Sistemática. Fitogeografia*, Livraria Sá da Costa, Lisboa.
- WAREING, P.F. (1970) — *Growth and its co-ordination in trees*. In "Physiology of tree crops" (ed. L.C. Luckwill and C.V. Cutting), p.p. 1-21, Academic Press, London and New York.
- WAREING, P.F. & NASR, T.A.A. (1958) — *Gravimorphism in trees. Effects of gravity on growth, apical dominance and flowering in fruit trees*, *Nature*, London, 182: 379.
- WAREING, P.F. & NASR, T.A.A. (1961) — Gravimorphism, I. Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees, *Ann. Bot.*, 25(99): 321-340.
- WAREING, P.F. & PHILLIPS, D.J. (1973) — *Growth and differentiation in plants*, Pergamon, Oxford.
- ZIMMERMAN, M.H. & BROWN, C.L. (1971) — *Trees: structure and function*, New York, Springer-Verlag.