

BRAGANTIA

Boletim Técnico do Instituto Agrônomo do Estado de São Paulo

Vol. 16

Campinas, dezembro de 1957

N.º 27

ASPECTOS ANATÔMICOS DA VARIEGAÇÃO NA FÔLHA DO CAFEEIRO (*)

D. M. DEDECCA

Engenheiro-agrônomo, Seção de Botânica, Instituto Agrônomo

RESUMO

Dois casos de variação da fôlha do cafeeiro são estudados sob o ponto de vista anatômico, descrevendo-se, sobretudo, as diferenças histológicas que ocorrem em relação à constituição anatômica das fôlhas verdes, normais.

No primeiro caso, as fôlhas variegadas são regulares na forma e na textura e embora exibam os mais diversos tipos de variação, a sua constituição histológica é bastante idêntica à das fôlhas verdes das plantas normais. A variação parece ser, então, devida a certos distúrbios no mecanismo da formação da clorofila, resultando no aparecimento de cloroplastos grandes, verdes e normais e cloroplastos pequenos, amarelados e anormais. Os diferentes tipos de variação observados podem ser atribuídos à distribuição ao acaso de células contendo uma das duas categorias de cloroplastos citados.

No segundo exemplo, somente um tipo de variação ocorre em toda a planta, e o fenômeno mostra-se muito mais complexo, pois as fôlhas além de variação apresentam diversas irregularidades na forma e na textura da lâmina foliar.

Neste caso, o estudo anatômico revelou que os cloroplastos são sempre normais, podendo a variação ser atribuída à presença de uma hipoderme hialina, constituída de uma a três camadas de células, aparecendo logo abaixo da epiderme superior ou adaxial da fôlha. As anormalidades na forma e na textura do limbo foliar, por sua vez, seriam causadas pela ausência de um verdadeiro parênquima paliçádico, que nas diversas regiões da fôlha exibe todos os graus de desorganização, desde a sua completa ausência até à sua presença sob a forma de pequenos massiços de células paliçádicas.

Como explicação para o fenômeno sugere-se que distúrbios de qualquer espécie, ocorridos durante o desenvolvimento ontogenético da fôlha, determinaram a divisão das células do protoderma segundo planos periclinais, disso originando-se a hipoderme hialina já mencionada, ao mesmo tempo que foi impedida a formação de um verdadeiro parênquima paliçádico.

A grande atividade da gema apical dos cafeeiros que exibem este tipo de variação, tal como pode ser observada pelas freqüentes modificações na sua morfologia, conduziu essas plantas a um intenso desenvolvimento vegetativo, servindo de evidência em favor da hipótese de que distúrbios vários devem ter ocorrido durante o desenvolvimento daquelas fôlhas.

(*) Ao Sr. Theóphilo G. Cyrino e à Srta. Zorah de Mello apresentamos os nossos agradecimentos pela colaboração prestada, respectivamente no preparo de lâminas e na confecção dos desenhos.

1 — INTRODUÇÃO

O fenômeno da variegação das folhas de diversas espécies vegetais tem constituído o objeto das pesquisas de numerosos investigadores que, variando apenas na espécie vegetal considerada, têm chegado, de um modo geral, às mesmas conclusões. Dentre os diferentes aspectos que o fenômeno apresenta, a causa da variegação é o mais discutido, surgindo então as diversas explicações de ordem fisiológica, genética etc..

De um modo bastante rápido, a revisão do assunto pode ser feita pela citação dos seguintes trabalhos, alguns dos quais se tornaram clássicos na matéria, a saber: Correns (5), com *Mirabilis jalapa-albo-maculata*, Baur (3), com *Antirrhinum majus* L. f. *albo-maculatum*, Gregory (13), com *Primula sinensis* Lind., Anderson (1), Demerec (9), Graner e Accorsi (12), com *Zea mays* L., Robertson (19), com *Hordeum vulgare* L., e, mais recentemente e de um modo mais relacionado com as presentes investigações, os trabalhos de Krug e Carvalho (14), e Carvalho e Antunes (4), com *Coffea arabica* L. f. *variegata*.

Nestes diferentes trabalhos, embora não se tenha chegado a uma conclusão exata sobre a causa do fenômeno, constituindo êste fato um assunto altamente especulativo, alguns conhecimentos ficaram, porém, patenteados, podendo ser resumidos como segue.

a) As pesquisas conduzidas no campo da genética demonstraram que os característicos de folhas verde, variegada e amarela são transmitidos dos pais aos descendentes única e exclusivamente através da célula-ôvo, de tal modo que o gâmeta masculino não desempenha papel algum na determinação da natureza do zigoto, com referência a êsses característicos.

Isto quer dizer que plantas de folhas verdes, normais, quando autofecundadas dão origem a indivíduos de folhas verdes, os de folhas amarelas, a indivíduos de folhas amarelas, e plantas apresentando folhas variegadas, sendo autofecundadas, vão dar uma descendência onde se notará a segregação em indivíduos de folhas verdes, folhas amarelas e folhas variegadas.

Para explicar êsse fato é ainda aceita a hipótese de Correns (5), de que, no processo de fertilização das plantas superiores, o núcleo do gâmeta masculino passa para a célula-ôvo sem qualquer porção de citoplasma e assim sendo o citoplasma do zigoto é inteiramente feminino. Os plastídios normais (verdes) e os anormais (amarelos) sendo persistentes, tal como opina Schimper, a normalidade e a anormalidade dos mesmos são sucessivamente transmitidas.

b) Os característicos dos plastídios não são alterados pela presença ou ausência de pigmentos de antocianina dissolvidos no suco celular. Com relação a essa questão, sabe-se que o caracterís-

tico variegado nos caules e fôlhas é completamente diverso daquele encontrado nas flôres, pois a variegação das pétalas é parcialmente devida à presença de pigmentos de antocianina no suco celular, e ainda mais, os característicos de variegação nas flôres são transmitidos pelos dois gâmetas, o masculino e o feminino.

c) A variegação é devida à mistura de células verdes e células amarelas nas mais variadas proporções, o que dá ensêjo a que se formem os mais diversos tipos de variegação, desde o arranjo setorial, onde a disposição das células verdes e das amarelas é bem distinta, dando formação a zonas de coloração uniforme, até a variegação do tipo mosaico, que tem lugar quando as células verdes e amarelas acham-se indistintamente distribuídas (fig. 1, A-E).

d) Demerec (9) estabeleceu que certas doenças causadas por vírus produzem anormalidades na clorofila semelhantes aos característicos de variegação descritos como não mendelianos. Algumas doenças, às vezes, são transmitidas de tal modo que podem ser interpretadas como um característico hereditário. Por essa razão, e a fim de se reduzir a um mínimo a possibilidade de êrro, experimentos de inoculação são necessários antes que se conclua ser o característico mendeliano ou não.

No presente trabalho, que focaliza dois tipos de variegação nas fôlhas do cafeeiro, são evidenciados os aspectos anatômicos do problema, discutindo-se as modificações histológicas surgidas na fôlha variegada devida a anormalidades no mecanismo da formação da clorofila, e naquela cuja variegação parece ser devida a distúrbios ocorridos durante as diversas fases que marcam a histogênese foliar.

2 — MATERIAL E MÉTODO

A apreciação do aspecto anatômico da variegação nas fôlhas do cafeeiro é proporcionada pelo estudo e observação de seções transversais de fôlhas de coloração verde normal, fôlhas amarelas e fôlhas que exibem os diversos tipos de variegação.

O material utilizado nas presentes investigações foi obtido a partir das seguintes plantas da coleção de cafeeiros da Seção de Genética do Instituto Agrônomo: cafeeiro n. 233-21, pertencente à variedade *bourbon* e cafeeiro n. 965, pertencente a uma progênie de café Mundo Novo (também *bourbon*), respectivamente para os estudos da variegação não associada a irregularidades na forma e textura do limbo foliar e da variegação onde a diferença de coloração se encontra associada a irregularidades na forma e na textura do limbo foliar.

No primeiro caso, a ocorrência de fôlhas apresentando as duas metades do limbo foliar notadamente diferentes em coloração, isto é, uma bem verde e a outra amarela — variegação do tipo setorial

(fig. 1, A) — possibilita uma visão simultânea dos valores extremos apresentados pela variegação, sendo que os casos intermediários deverão ser estudados e interpretados à luz dos dados fornecidos pelas condições limites.

O exame de material fresco e recentemente cortado e montado, sem fixação, inclusão ou coloração, é mais satisfatório para a análise do problema, porque nessas seções será possível observar as diversas tonalidades de coloração nas diferentes porções das folhas. Certas dificuldades, entretanto, tornam essa observação menos vantajosa, como sejam, a obtenção de delgados cortes a mão livre e, sobretudo, o deslocamento de cloroplastos de células normais para células anormais, onde não existem cloroplastos ou estes são pouco numerosos. Por tais motivos torna-se também aconselhável o uso de lâminas permanentes, obtidas de material devidamente fixado e colorido. Nessas condições eliminam-se os inconvenientes encontrados no caso dos cortes a mão livre, porém desaparecem as diferenças em relação à cor dos plastídios, sendo possível somente as observações referentes às diferenças no tamanho dos cloroplastos.

Nas presentes investigações foram utilizados cortes feitos a mão livre, montados em glicerina, álcool e água destilada e, também, seções realizadas ao micrótomo, com material devidamente fixado, desidratado e colorido em hematoxilina, apresentando os referidos cortes uma espessura variável de 10 a 15 micros.

3 — TIPOS DE VARIEGAÇÃO

Tal como foi descrito por Carvalho e Antunes (4), em *Coffea arabica* L. f. *variegata*, a variegação das folhas pode assumir uma grande variabilidade de aspectos, porém todos eles subordinados a duas categorias principais, a saber: a) variegação das folhas onde a forma e a textura da lâmina foliar são normais (est. 1-A, fig. 1 A-D e fig. 2 A-B); b) variegação associada a irregularidades na forma e na textura da lâmina foliar (est. 1-B, fig. 3, 4, e 5-A).

3.1 — VARIEGAÇÃO DE FÓLHAS COM FORMA E TEXTURA NORMAIS

3.1.1. — GENERALIDADES — Tal como foi citado anteriormente, para o estudo deste tipo de variegação utilizou-se material fornecido pelo cafeeiro n. 233-21, da coleção da Seção de Genética, as suas folhas apresentando-se distintamente variegadas, notando-se, então, grandes áreas de coloração verde, amarelada e branco-amarelada (est. 1-A).

Trata-se de um cafeeiro da variedade bourbon e o estudo da constituição histológica das folhas normais dessa variedade revela que, de um modo geral, sua anatomia não difere em quase nada daquela de *Coffea arabica* L. var. *typica* Cramer, já anteriormente descrita por Dedecca (8).

A fim de que se possam compreender mais claramente as mudanças anatômicas decorrentes do fenômeno da variegação damos a seguir, de maneira resumida, a constituição histológica da fôlha do cafeeiro da variedade *bourbon*, no seu estado normal, isto é, quando não ocorre o fenômeno da variegação:

a) **Epidermes** — Epiderme superior ou adaxial constituída de uma única camada de células, que em seção transversal se mostram algo quadradas ou alongadas no sentido radial, grandes, incolores ou mais ou menos amareladas, exibindo um protoplasma denso e um núcleo volumoso e sem inclusões (ou com raros plastídios) ou tricomas de qualquer espécie. Tais células epidérmicas apresentam uma parede tangencial externa espessa, que mais se torna evidente devido à cutícula que as recobre. Por outro lado, as paredes radiais, que de um modo geral são delgadas, têm a sua espessura diminuindo para o interior.

A epiderme inferior, ou adaxial, também unisseriada, é constituída de células menores, retangulares, alongadas no sentido longitudinal, apresentando de espaço a espaço estomas com a sua constituição tipicamente rubiácea.

b) **Mesofilo foliar** — A região da fôlha situada entre as duas epidermes, isto é, o mesofilo foliar, constitui-se de: parênquima paliçádico, representado por uma só camada de células localizadas logo abaixo da epiderme adaxial, células que são colunares na forma e compactamente arranjadas entre si, de modo a não deixarem espaços intercelulares e que representam cêrca de $1/4$ a $1/5$ da espessura total do mesofilo. É no parênquima paliçádico que ocorre a maior quantidade de plastídios e grãos-de-amido, sendo esta a região verde, fotossintética da fôlha. Segue-se-lhe o parênquima esponjoso, muito mais espêsso, constituído de 5-6 camadas de células de forma e disposição irregulares, e que deixam enormes espaços intercelulares entre si. Entre o parênquima paliçádico e o esponjoso aparecem diversos feixes vasculares secundários, envoltos na sua bainha de tecido parenquimatoso.

Na região da nervura mediana o mesofilo foliar apresenta-se modificado, sendo constituído de tecido parenquimatoso hialino, de células arredondadas que se dispõem em camadas concêntricas ao redor do feixe vascular mediano, células estas que deixam grandes espaços entre si e cujo tamanho aumenta da periferia para o centro. Nas adjacências da epiderme inferior aparecem duas ou três camadas de células colenquimatosas pequenas, formando um colênquima do tipo angular.

c) **Sistema vascular** — O sistema vascular, que no caso presente não apresenta qualquer importância para o problema em foco, é constituído por diversos feixes vasculares pequenos, envolvidos por uma capa de tecido parenquimatoso e que têm o xilema orientado para cima e o floema voltado para a epiderme inferior, e de

um grande feixe central, correspondente à nervura mediana da folha. Este feixe vascular principal tem o xilema e o floema dispostos em arco fechado, arco êsse circundado pelo periciclo que se faz presente sob a forma de duas a três camadas de fibras.

Os diversos tipos de variegação são explicados através da disposição misturada de células contendo plastídios verdes, grandes e normais e células com plastídios amarelos, pequenos, anormais. Gregory (13), cita para *Primula sinensis* a ocorrência dos mesmos tipos de plastídios, atribuindo aos mesmos a variegação que ocorre nas folhas daquela espécie, sendo condição geral a existência de um só tipo de plastídios em cada célula. Verificou, contudo, em poucos casos, principalmente nas células de folhas muito jovens, a ocorrência simultânea dos dois tipos de plastídios em uma mesma célula, o que êle considerou como rara exceção.

No cafeeiro ora em estudos, a situação pode ser comparada àquela verificada em *Primula sinensis*, pois a existência de plastídios verdes, grandes e normais e plastídios amarelos, pequenos e anormais é revelada, sobretudo, pela ocorrência de grandes grãos-de-amido nas células verdes, normais (fig. 2-A), e de pequenos e numerosos grãos-de-amido nas células dos tecidos que se apresentam descoloridos (fig. 2-B).

A ocorrência de células ou camadas de células contendo plastídios normais determina a coloração verde da área considerada da folha (fig. 1-B), e, vice-versa, a predominância de células encerrando plastídios anormais responde pela coloração amarelada da região em foco (fig. 1-D). Dependendo da distribuição mais ou menos uniforme dessas células, isto é, se ocorrerem grandes grupos de células com plastídios normais ao lado de massiços de células com plastídios anormais, teremos uma folha assinalada por uma variegação setorial (fig. 1-A), onde grandes áreas verdes se alternam com grandes áreas amarelas; se, porém, houver uma perfeita mistura dos dois tipos de células, a variegação resultante será aquela que apresenta o aspecto de um mosaico (fig. 1-C).

O caso mais simples e adequado para estudos é aquêle em que as duas metades da lâmina foliar se apresentam homogêneas e diferentemente coloridas, ou seja, uma metade é verde, normal e a outra, amarelada e anormal. Cortes transversais de folhas nessas condições são extremamente úteis para a observação conjunta das alterações que devem ter ocorrido na folha variegada.

À primeira vista, o parênquima paliçádico de ambas as metades mostra-se colorido de verde (material fresco) e destaca-se das outras regiões de tecidos, apresentando-se como uma estreita faixa subepidérmica de coloração escura. De fato, é nesse parênquima paliçádico que se nota a maior quantidade de plastídios, seja na porção verde ou na região amarelada. As seções obtidas de mate-

rial fresco, cortado a mão livre, dão uma idéia muito imprecisa da diferença de coloração do parênquima paliçádico e portanto, da maior ou menor riqueza de plastídios em suas células. No estudo das lâminas permanentes, obtidas de material fixado e colorido, as diferenças que se notam não dizem respeito à intensidade da côr verde das células, mas sim, nessas preparações ficam evidenciados outros fatos que passaram despercebidos no estudo das lâminas recém-preparadas e que são, principalmente, diferenças no tamanho dos cloroplastos e dos grãos-de-amido presentes nas células do parênquima paliçádico e, também, a ocorrência de células quase totalmente desprovidas de cloroplastos. Assim, as células componentes do parênquima paliçádico da porção verde mostram encerrar predominantemente cloroplastos grandes e normais (fig. 2-A); realmente, nessa região da fôlha é mínimo o número de células que contêm cloroplastos pouco desenvolvidos e a abundância de grandes grãos-de-amido, nessas células, é outro atestado de que a clorofila se encontra perfeitamente constituída e a função fotossintética atinge aí o seu máximo em expressão.

Do outro lado, ou seja, na região amarela, o parênquima paliçádico mostra-se constituído de células quase que inteiramente desprovidas de cloroplastos, e que se apresentam vazias, ou apenas são visíveis o protoplasto e o núcleo. Das poucas células que exibem cloroplastos, a maioria contém apenas cloroplastos pequenos, anormais, mal individualizados e apenas um reduzido número de células encerra plastídios grandes e normais. Igualmente, os grãos-de-amido que aí têm formação apresentam-se reduzidos no tamanho (fig. 2-B).

Num fragmento de corte em que o parênquima paliçádico da metade amarela se constituia de aproximadamente 200 células colunares, compactamente reunidas entre si, 44 células apresentavam cloroplastos pequenos e apenas sete células exibiam cloroplastos

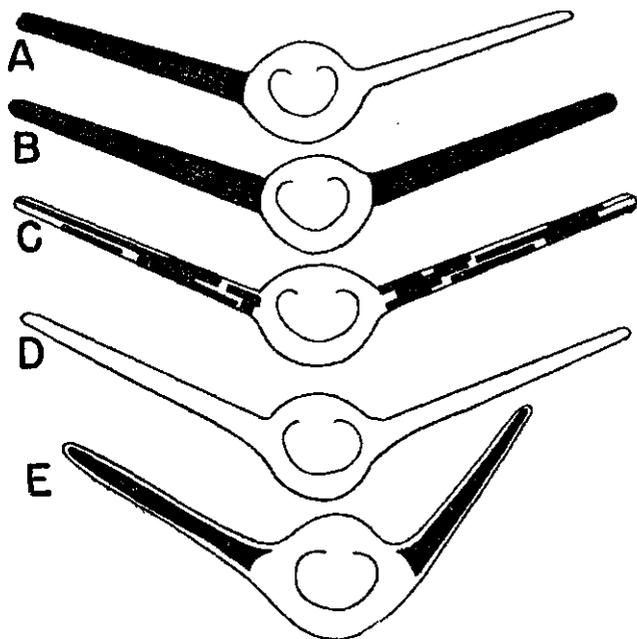


FIGURA 1 — Representação esquemática da variegação das fôlhas do cafeeiro, segundo cortes transversais. A — D — Variegação das fôlhas com forma e textura normais: A — variegação do tipo setorial; B — fôlha verde, normal; C — variegação do tipo mosaico; D — fôlha inteiramente amarelada; E — variegação associada a irregularidades na forma e na textura do limbo.

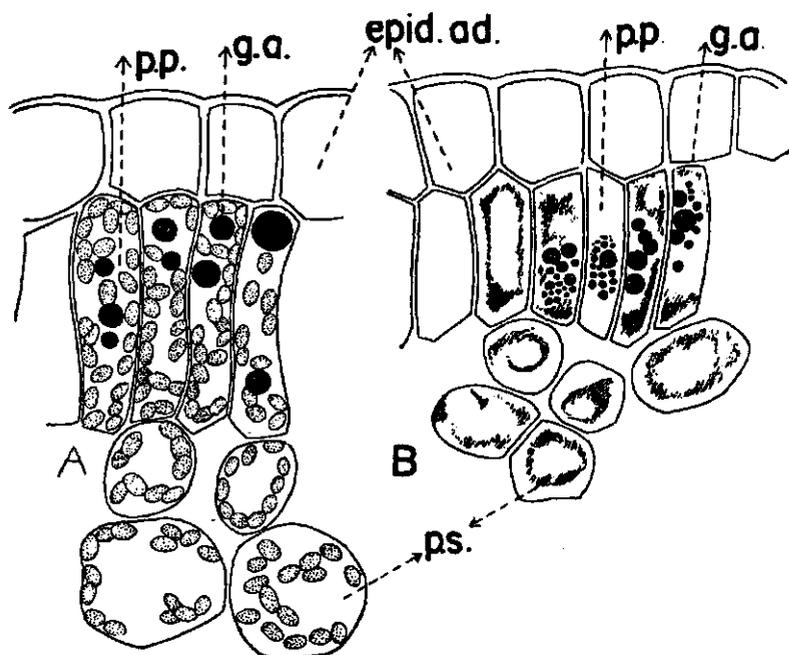


FIGURA 2 — A variegação das fôlhas com forma e textura normais. A — Porção do corte transversal de uma fôlha com variegão setorial, mostrando os detalhes histológicos da região verde, normal. B — Porção da mesma fôlha, na região amarelada. *p.p.* — parênquima paliçádico; *p.s.* — parênquima esponjoso; *epid. ad.* — epiderme superior ou adaxial; *g.a.* — grãos de amido. (Aumentado 400 X).

elas, comparativamente às do parênquima paliçádico, as que apresentam o menor número de cloroplastos. Na metade verde tôdas as células do parênquima esponjoso apresentam cloroplastos normais (embora em pequeno número por célula), ao passo que na porção amarela as células geralmente apresentam-se destituídas de qualquer tipo de cloroplastos, sendo muito raras as que encerram 2-3 cloroplastos pequenos, anormais.

As células epidérmicas de ambas as epidermes são desprovidas de qualquer tipo de cloroplastos; na região da nervura mediana, deixando de lado o grande feixe vascular, nota-se que o parênquima e o reduzido colênquima situados ao redor do feixe vascular não desempenham qualquer papel na coloração da lâmina foliar, sendo, mesmo nas fôlhas verdes, e normais, constituídos de células hialinas, não fotossintéticas. Ocasionalmente certas células podem apresentar alguns cloroplastos; é possível, no entanto, que sejam plastídios que se deslocaram das suas células originais, no preparo dos cortes.

Neste tipo de variegação não ocorrem irregularidades na forma ou na textura da fôlha, desde que a organização histológica da mesma não apresenta alterações de qualquer espécie, mas, indubitavelmente, a espessura da lâmina foliar não é a mesma nas porções verdes e amarelas.

grandes e normais, as células restantes, que nesse caso representam a grande maioria, apresentando-se praticamente destituídas de plastídios de qualquer espécie.

Na parte amarelada do limbo foliar a ocorrência de células dotadas de cloroplastos diminui no sentido da nervura mediana para os bordos, sendo que próximo às margens da fôlha as células do parênquima paliçádico são completamente vazias.

No que se refere às células do parênquima esponjoso, são

Normalmente as células, onde os cloroplastos são pouco desenvolvidos ou mesmo inexistentes, apresentam-se também menos desenvolvidas, o que em última análise conduz a uma menor espessura do limbo foliar nas regiões onde a variegação é mais acentuada. Os dados seguintes evidenciam perfeitamente a diferença de espessura das diversas zonas de tecidos e da lâmina foliar, quando medições são realizadas nas porções verde e amarela de uma fôlha que exhibe uma variegação do tipo setorial.

	<i>Porção verde</i> <i>mícos</i>	<i>Porção amarela</i> <i>mícos</i>
Epiderme superior	36,6	24,4
Parênquima paliçádico	61,0	36,6
Parênquima esponjoso	164,7	134,2
Epiderme inferior	18,3	12,2
Espessura total da lâmina foliar	280,6	207,4

Esta é, portanto, a situação nas lâminas foliares em que a variegação se apresenta tipicamente diferenciada nas duas metades do limbo, constituindo o que se convencionou chamar de arranjo setorial. Todos os demais e variados tipos de variegação que ocorrem nas fôlhas de *Coffea arabica* L. f. *variegata*, e que não se encontram associados à irregularidade na forma e na textura da lâmina foliar, podem ser interpretados nos termos do exemplo descrito, devendo-se, apenas, levar em consideração as múltiplas combinações de tipos de células que podem ocorrer.

Disso resulta que a variegação das fôlhas parece ser devida a certas anormalidades na constituição dos cloroplastos ou distúrbios no mecanismo da formação da clorofila, com a conseqüente ocorrência de células dotadas de cloroplastos anormais ao lado de células que contêm cloroplastos normais.

A dosagem quantitativa da clorofila nas regiões verdes e amarelas das fôlhas variegadas pode evidenciar êsse fato cabalmente, caso as provas obtidas no estudo anatômico sejam insuficientes para a demonstração do que realmente deve ocorrer. Utilizando 5 g de fôlhas verdes e 5 g de fôlhas amareladas, fêz-se a determinação da clorofila, carotina e xantofila, mediante o processo de extração de Willstätter ⁽¹⁾, avaliando-se, a seguir, os diversos componentes comparativamente pelo método colorimétrico. Considerando que na fôlha verde a clorofila, carotina e xantofila devem apresentar-se com o máximo dos seus teores, ou seja, 100, os resultados obtidos foram os seguintes:

(1) Agradecemos ao Dr. Coaracy M. Franco, chefe da Seção de Fisiologia, o obséquio dessa determinação.

	<i>Fôlhas verdes</i>	<i>Fôlhas amarelas</i>
Clorofila	100	5
Carotina	100	5
Xantofila	100	25

3.1.2. — DISCUSSÃO — A explicação do fenômeno da variação é, até os dias presentes, um assunto de natureza puramente especulativa, residindo no terreno das hipóteses as diversas teorias que procuram elucidar o fenômeno. A base dessas teorias é, porém, mais sólida que as próprias teorias, visto que tôdas elas se fundamentam na asserção de que os plastídios são estruturas permanentes nas células. Desde Schimper, há cerca de 30 anos, as diversas evidências que vêm sendo acumuladas são suficientemente fortes para atestar que os plastídios existentes em uma célula tiveram origem na divisão de plastídios já existentes. Dêste modo, é razoável que a anormalidade seja inerente aos plastídios, e que plastídios normais dêem origem a plastídios normais e que de plastídios anormais devam originar-se plastídios anormais.

Em conexão com êsses fatos, modernamente uma boa dose de atenção tem sido devotada às mitocôndrias, como sendo corpúsculos estreitamente relacionados aos plastídios, desempenhando importante papel na transmissão de muitos característicos. Assim, as mitocôndrias dos animais têm sido consideradas como estruturas homólogas aos plastídios, e segundo Weier e Stocking (20), hoje em dia prefere-se acreditar que, nas plantas, as células iniciais dos meristemas apicais contêm um só tipo de granulações citoplásmicas, que são originalmente idênticas do ponto de vista químico e que, posteriormente, se desenvolvem e se diferenciam em plastídios e mitocôndrias, dependendo da sua posição na célula e das exigências do metabolismo do organismo.

De um modo ou de outro, o ponto básico é que os plastídios são estruturas transmissíveis das células-mães às células-filhas, e nessas condições, tanto os plastídios normais como os anormais são passados de geração a geração de células. Fixado êsse ponto fundamental, as indagações passam a girar em torno das causas determinantes da formação de plastídios anormais, setor êste em que as hipóteses dominam o assunto, existindo os seguintes principais pontos de vista:

a) alguns autores atribuem os distúrbios no mecanismo da formação da clorofila a doenças nutricionais e fenômenos fisiológicos, como por exemplo um aumento na permeabilidade do citoplasma a certos elementos minerais ou a um decréscimo no poder absorvente dos pêlos capilares das raízes;

b) outros opinam que são muito mal conhecidos os estágios que marcam a transformação de um proplastídio, e que, naturalmente, essas fases devem ser muito complexas e durante as mesmas várias anormalidades podem afetar o mecanismo da formação da

clorofila. Sem dúvida alguma, as recentes pesquisas submicroscópicas que vêm sendo levadas a efeito com o fim de explicar a estrutura dos plastídios, tendo a valiosa ajuda do microscópio eletrônico, tal como aquelas realizadas por Coutinho, Ruskas, Edwards e Edwards (6), muito irão contribuir, num futuro próximo, para o melhor entendimento da formação dos plastídios e das suas funções no organismo vegetal;

c) como já foi mencionado anteriormente, diversas doenças de vírus produzem anormalidades na clorofila semelhantes aos característicos observados nas folhas variegadas, e que se transmitem de uma maneira não mendeliana; a hipótese em questão pode ser excluída no caso da variegação de *Coffea arabica* L. f. *variegata*, já que Carvalho e Antunes (4), nos seus trabalhos, citam os resultados negativos que obtiveram em tôdas as tentativas levadas a efeito visando transmitir a variegação de uma determinada planta (cafeeiro n. 180 da coleção da Seção de Genética), para plantas verdes normais, usando métodos de inoculação semelhantes aos usados para as doenças de vírus;

d) as hipóteses mais consistentes são aquelas levantadas pelos geneticistas e citologistas, que a um só tempo procuram explicar a causa dos distúrbios no mecanismo da clorofila, bem como o modo pelo qual as anormalidades são herdadas; Weier e Stocking (20), através de interessante e minuciosa revisão dêsse assunto, resumem as várias explicações hoje existentes, do seguinte modo:

d₁) os característicos da clorofila estão sob o contrôle de fatores genéticos de tal modo que uma mutação num gen ocasiona uma determinada anormalidade no plastídio, anormalidade essa que é, a seguir, transmitida de acôrdo com as leis de Mendel; o exemplo das plantas albescentes citado e estudado por Graner e Accorsi (12), parece enquadrar-se nesta explicação;

d₂) os característicos de plastídios acham-se sob o contrôle do núcleo, isto é, a modificação de um característico do plastídio é induzida por uma mutação gênica nuclear, porém, o plastídio assim modificado é, a seguir, herdado independentemente do núcleo; esta explicação é aplicável à maioria dos casos de variegação estudados, sendo clássicamente exemplificada pelo gen *iojap* assinalado e estudado no milho, por Rhoades (18);

d₃) os característicos da clorofila podem resultar de uma interação dos plastídios, do núcleo e de outros componentes citoplásmicos;

d₄) o plastídio é uma unidade genética autônoma, semelhante aos cromossomos, isto é, contém um gen autoduplicável, que pode mutar e que não é controlado pelo núcleo ou pelo citoplasma, podendo segregar ao acaso durante a embriogenia e a histogênese foliar; êsses gens autônomos do citoplasma foram designados plastogens ou plasmagens e a teoria da existência dos mesmos tem

recebido severa crítica, exigindo os seus adversários a resposta a diversas questões, como, por exemplo; se há apenas um plastogen por plastídio, ou muitos; se o plastogen perturba o mecanismo da clorofila apenas num determinado momento da transformação do proplastídio em plastídio, ou se essa ação se verifica em vários pontos; a impossibilidade de responder a essas perguntas tem contribuído grandemente para que a hipótese da autonomia dos plastídios venha sendo relegada a um plano menos importante; além disso, o modo pelo qual os plastídios normais e os anormais são segregados e distribuídos durante a embriogenia e histogênese foliar é o ponto capital dessa teoria, postulando Darlington e Mather (7) e Rhoades (18), que a natureza ao acaso dessa distribuição deve ser um fator básico em muitos problemas de variação foliar; outros autores não concordam com essa asserção, alegando que se a distribuição dos plastídios fôsse ao acaso, deveriam ser freqüentes os exemplos de células que encerram os dois tipos de plastídios, normais e anormais, o que, porém, foi assinalado em um pequeno número de casos nos trabalhos de Correns (5), que considerou o fato como uma exceção.

3.2 — VARIEGAÇÃO ASSOCIADA A IRREGULARIDADES NA FORMA E NA TEXTURA DO LIMBO FOLIAR

3.2.1 — GENERALIDADES — O tipo de variação exibida pelo cafeeiro n. 965, da coleção da Seção de Genética, que foi isolado dentre uma progênie de café Mundo Novo (var. *bourbon*), é particularmente interessante sobretudo porque, além da ausência da cor verde típica das folhas de cafeeiros normais, diversas alterações acham-se presentes e representadas, principalmente, por acentuadas modificações na forma e na textura da lâmina foliar (est. 1-B). No caso presente, as folhas apresentam-se extremamente irregulares na forma e com uma coloração predominantemente verde-acinzentada, apenas os bordos exibindo coloração verde-escura. O florescimento desse cafeeiro é também anormal, tal como constataram Carvalho e Antunes (4), pois ao invés de se formarem botões florais, desenvolvem-se inúmeras gemas vegetativas, do que resulta um intenso brotamento de folhas pequenas e quase albinas.

O estudo anatômico das folhas adultas do cafeeiro n. 965 revela consideráveis alterações na sua organização histológica, quando a sua constituição anatômica é confrontada com a de folhas verdes e normais da mesma variedade, indicando que não só a forma do limbo foliar se acha modificada, mas também a sua textura (figs. 1,D e 3-4).

O traço mais peculiar do tipo de variação em foco é a constatação de que a mesma não é devida a anormalidades na constituição dos cloroplastos, pois estas inclusões mostram-se perfeitamente normais e a partir delas formam-se grãos-de-amido grandes, normais, comparáveis àqueles encontrados nas folhas verdes, normais.

A variegação é, antes de mais nada, devida às alterações histológicas já mencionadas, modificações essas que podem ser responsabilizadas, ao mesmo tempo, pelas irregularidades na forma e na textura das folhas, e que em síntese são as seguintes:

a) existência de um tecido parenquimatoso hipodérmico, representado por 1-3 camadas de células completamente hialinas, portanto destituídas de cloroplastos de qualquer espécie, e que ocorrendo logo abaixo da epiderme superior ou adaxial, pode ser responsabilizada pela coloração verde-acinzentada da lâmina foliar; essa hipoderme, não existente nas folhas de cafeeiros normais, assume o aspecto do tecido parenquimatoso hialino que, normalmente, existe ao redor do feixe vascular central, correspondente à nervura mediana (figs. 3 e 4);

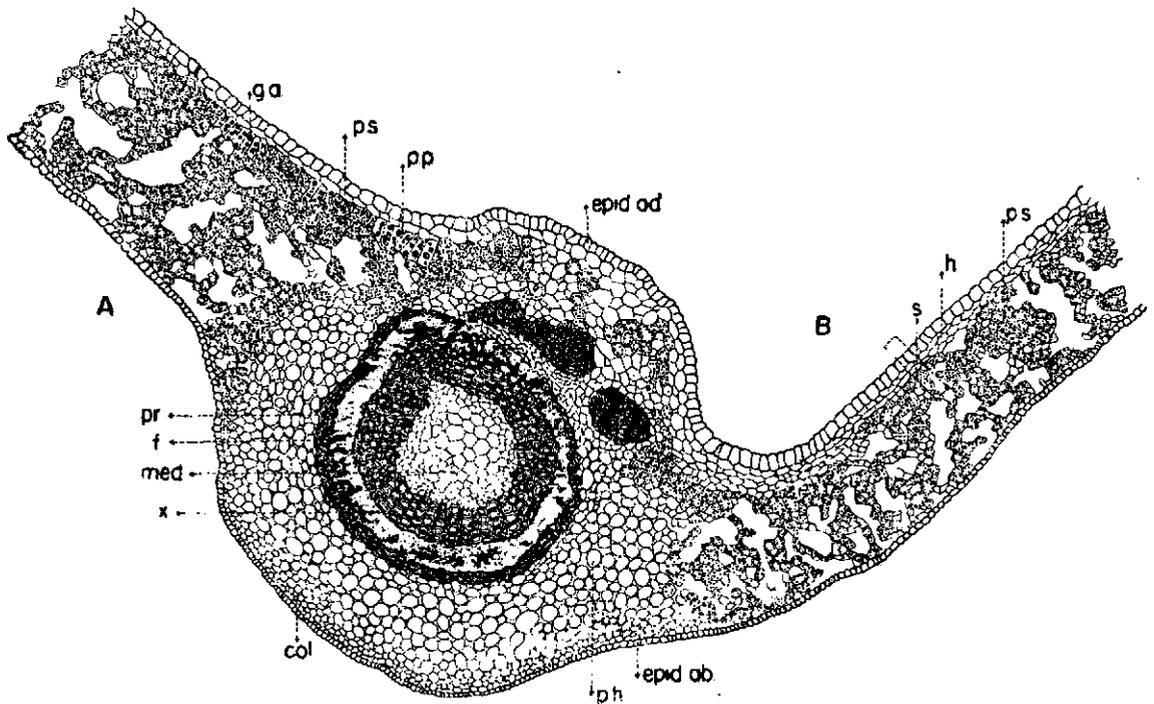


FIGURA 3 — Variegação das folhas associada a irregularidades na forma e na textura do limbo foliar. Corte transversal da folha exibindo as diversas anomalias histológicas ocorridas, desde a existência de uma hipoderme unisseriada e escassas porções de parênquima paliçádico, no lado A, até a presença de uma hipoderme 2-3-seriada e completa ausência de parênquima paliçádico, no lado B. *h* — Hipoderme, *p.p.* — parênquima paliçádico, *p.s.* — parênquima esponjoso, *epid.ad.* — epiderme superior ou adaxial, *g.a.* — grãos-de-amido, *epid.ab.* — epiderme inferior ou abaxial, *p.h.* — parênquima heliano, *col.* — colênquima, *x* — xilema, *med.* — medula, *f* — floema, *pr* — periciclo. (Aumentado 40 X).

b) a forma extremamente irregular da lâmina foliar é devida à inexistência de um parênquima paliçádico típico, tal como é encontrado nas folhas normais do cafeeiro; a desorganização desse parênquima paliçádico é um dos característicos mais evidentes da anatomia da folha do cafeeiro n. 965, sendo que essa desorganização se manifesta desde a completa ausência do referido tecido (fig. 3 lado B) até a sua presença sob a forma de pequenos massiços de

células colunares, distribuídas irregularmente no meio do parênquima esponjoso, que neste caso é encontrado até a altura do parênquima hipodérmico hialino (fig. 3, lado A).

A espessura da hipoderme acha-se intimamente associada à existência ou não de porções do parênquima paliçádico, tal como se pode ver na fig. 3, que representa um corte transversal de uma fôlha onde a variegação encontra-se associada a irregularidades na forma e na textura da lâmina foliar. Nesse caso, as duas metades do limbo foliar que exibem exteriormente a mesma coloração verde-acinzentada apresentam-se diferentemente alteradas na forma e na textura. Na metade do limbo localizada à esquerda da nervura mediana (lado A, na fig. 3), a hipoderme apresenta-se constituída de uma única camada de células e diversas porções do parênquima paliçádico são visíveis a intervalos regulares, sendo o restante do mesofilo foliar constituído exclusivamente pelo parênquima esponjoso. Cumpre notar que tanto as células do escasso parênquima paliçádico como as do abundante parênquima esponjoso são dotadas de cloroplastos e grãos-de-amido perfeitamente desenvolvidos, o que exclui, por completo, a possibilidade de se associar êste tipo de variegação a prováveis anormalidades no mecanismo da formação da clorofila. Na outra metade (lado B, da fig. 3), as alterações histológicas foram muito mais acentuadas, o que está perfeitamente de acôrdo com as profundas irregularidades constatadas na forma do limbo foliar, visíveis num exame de morfologia exterior. Nessa região a hipoderme apresenta-se mais espessa, sendo constituída de 2-3 camadas de células completamente hialinas.

Por outro lado, o parênquima paliçádico atingiu nessa região o máximo de desorganização, praticamente não existindo, de modo que, afóra o tecido hipodérmico, todo o restante do mesofilo foliar é constituído pelo parênquima esponjoso. Igualmente as células

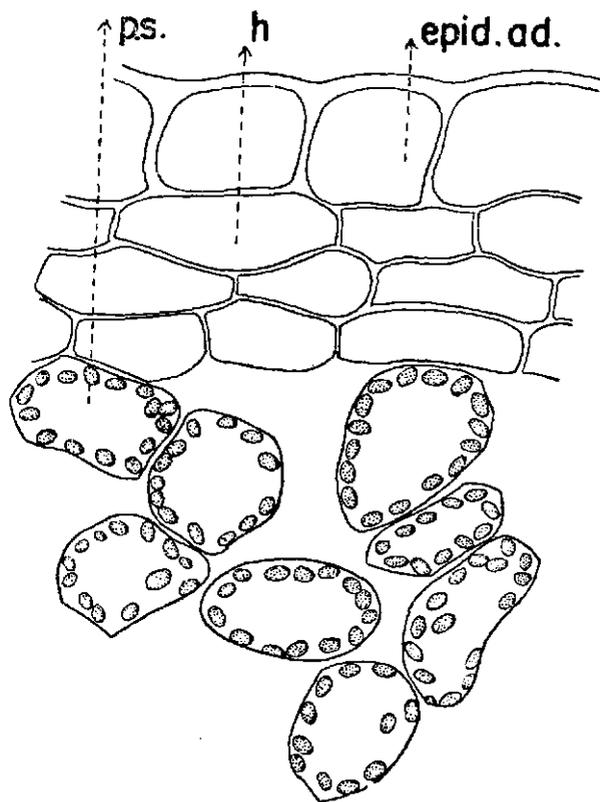


FIGURA 4. — Variegação das fôlhas, associada a irregularidades do limbo foliar. Detalhes histológicos do setor S, assinalado na figura anterior. *h* — hipoderme, *p.s.* — parênquima esponjoso, *epid.ad.* — epiderme adaxial. (Aumentado 410 X).

dêsse parênquima esponjoso exibem cloroplastos normais, não existindo evidência alguma de desorganização da clorofila nas células dêsse tecido.

Em conseqüência dessas modificações na textura ou composição histológica da fôlha, a espessura da lâmina foliar mostra-se diferente nas várias regiões, de acôrdo com o grau das alterações sofridas. As medições a seguir relacionadas revelam essas diferenças na espessura das duas regiões da fôlha discutida e ilustrada pela fig. 3.

	<i>Lado A</i> <i>micros</i>	<i>Lado B</i> <i>micros</i>
Epiderme adaxial	36,6	36,6
Hipoderme	12,2	24,4
Parênquima paliçádico	48,8
Parênquima esponjoso	317,2	268,4
Epiderme abaxial	18,8	18,8
Espessura total da lâmina foliar	433,6	348,2

3.2.2 — DISCUSSÃO — É evidente, do que foi exposto, que o tipo de variegação apresentado pelo cafeeiro n. 965, e que se faz acompanhar de profundas alterações na forma e na textura da lâmina foliar, deve ter uma causa bem diversa daquela assinalada para o primeiro tipo de variegação estudado, ou seja, anormalidades no mecanismo de formação da clorofila.

Sõmente demorados estudos sôbre as diferentes fases que marcam a origem e o desenvolvimento da fôlha do cafeeiro e, sobretudo, a verificação de possíveis alterações durante o estágio de histogênese do limbo foliar, poderão indicar a verdadeira causa das modificações presentes na fôlha adulta. Sendo ainda em número reduzido as evidências que se possuem sôbre a estrutura da gema apical do caule, a partir da qual se originam todos os tecidos do caule e das fôlhas, no momento só nos é permitido especular sôbre o que deveria ter acontecido no processo de formação da fôlha do cafeeiro em estudo.

Tendo como marco inicial os trabalhos de Foster (11), com *Ginkgo biloba* L., numerosos trabalhos vêm sendo conduzidos com a finalidade de explicar a estrutura da gema apical nas plantas superiores, todos êles conduzindo à admissão, mais ou menos generalizada, de que tal meristema apresenta uma estrutura tipicamente zonada. Êste novo conceito, que contraria radicalmente a antiga suposição de que os tecidos que constituem a gema apical representam um meristema primordial, caracterizado pela estrutura homogênea e não diferenciada de suas células, postula que na gema apical do caule diferentes zonas de tecidos podem ser distinguidas, zonas estas caracterizadas pelo tamanho da célula e do núcleo, modo de

reação aos reagentes específicos do citoplasma e do núcleo, a relativa frequência de mitoses, os planos de divisão celular, a espessura da parede das células etc.. Tais zonas são consideradas como tendo se originado de diferentes células iniciais da gema apical, e do desenvolvimento e diferenciação de suas células irão se formar os tecidos meristemáticos primários, a saber, protoderma, procâmbio e meristema fundamental.

Nos dicotiledôneos, a admissão da estrutura zonada da gema apical deu ensejo a que duas clássicas teorias sobre a composição desse meristema voltassem a ser novamente discutidas e defendidas por diferentes grupos de autores. São elas a teoria histogenética de Hanstein e a teoria "túnica-corpo" de Schmidt.

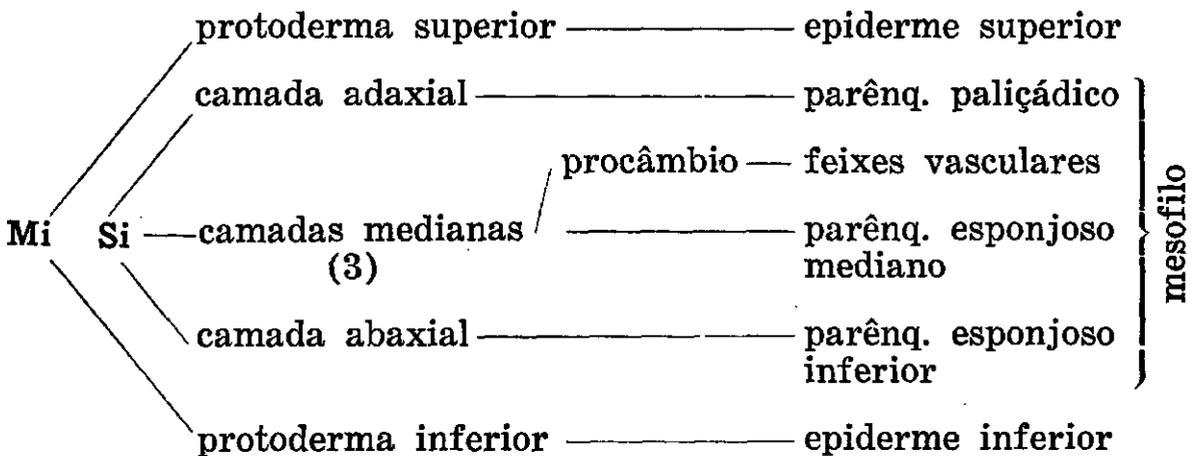
Esta última doutrina foi a que Dedecca (8) adotou na interpretação da estrutura da gema apical de *Coffea arabica* var. *typica*, tendo assinalado, naquele caso, a existência de uma túnica, composta de 2-3 camadas de células, nas quais predomina o plano de divisão anticlinal, e que envolve um massiço irregular de células — o corpo —, onde são indefinidos os planos de divisão celular. A partir da túnica e mediante sucessivas divisões celulares, agora segundo planos periclinais, aparecem nos flancos da gema apical saliências em forma de meia-lua, que constituem os primórdios foliares. A seguir, como resultado de um rápido processo de alongamento, êsses primórdios foliares vão gradualmente assumindo a forma de um cone que tem as suas faces adaxiais (as faces voltadas para o eixo da planta) achatadas e cuja extremidade aguçada funciona como um verdadeiro meristema apical. Dêsse modo tem origem o eixo foliar, cujas margens adaxiais mantêm-se com uma capacidade altamente meristemática, em comparação com as células das camadas mais internas. Essas margens adaxiais constituem o chamado meristema marginal, a partir do qual têm origem as expansões laterais que vão constituir as duas metades do limbo foliar. O meristema marginal, na maioria dos casos, compõe-se de uma fileira de células iniciais — iniciais marginais superficiais (Mi) — que vão estender o protoderma da jovem lâmina foliar, por meio de divisões anticlinais, e de uma fileira de iniciais sub-superficiais — as iniciais sub-marginais (Si), —, localizadas logo abaixo das iniciais marginais e que vão formar o tecido interno da fôlha. Em geral nos dicotiledôneos, as iniciais marginais somente se dividem segundo planos anticlinais, dando origem ao protoderma superior e ao protoderma inferior, e êstes tecidos meristemáticos primários após sofrerem um processo de diferenciação vão constituir, respectivamente, a epiderme superior e a epiderme inferior da fôlha adulta.

Por outro lado, a partir das iniciais sub-marginais e segundo os mais variados planos de divisão celular, formam-se as diversas camadas do meristema fundamental, que entrando em diferenciação irão constituir as diversas camadas de mesofilo da fôlha. Conforme

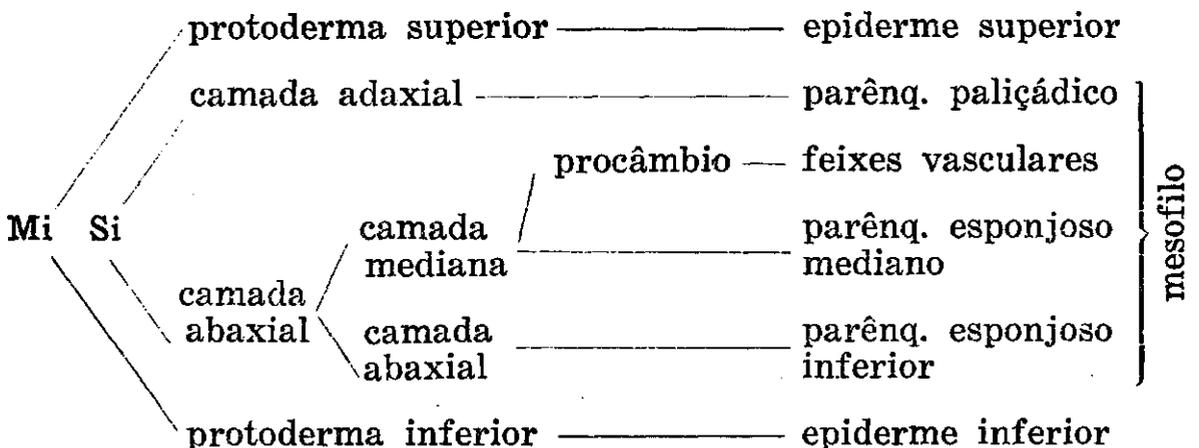
a espessura dêsse meristema fundamental poderão ou não ser distinguidas camadas adaxiais, localizadas logo abaixo do protoderma superior, camadas abaxiais, situadas acima do protoderma inferior e camadas medianas, localizadas por entre as duas citadas, e de onde se originam os tecidos da região mediana do mesofilo e também os tecidos do procâmbio.

Para nos guiarmos em nosso raciocínio especulativo, tendente a explicar a origem das diversas zonas de tecido da fôlha do cafeeiro n. 965, bem como das alterações que devem ter sucedido durante aquêlê processo, utilizaremos dois esquemas que resumem a ontogenia da fôlha de duas diferentes espécies vegetais.

O primeiro dêsses esquemas refere-se à espécie *Nicotiana tabacum* L., e representa os resultados obtidos por Avery (2), mostrando que as iniciais sub-marginais dividem-se periclinal e anticlinalmente, sendo que as porções mais internas do mesofilo têm origem a partir das células resultantes das divisões periclinais.



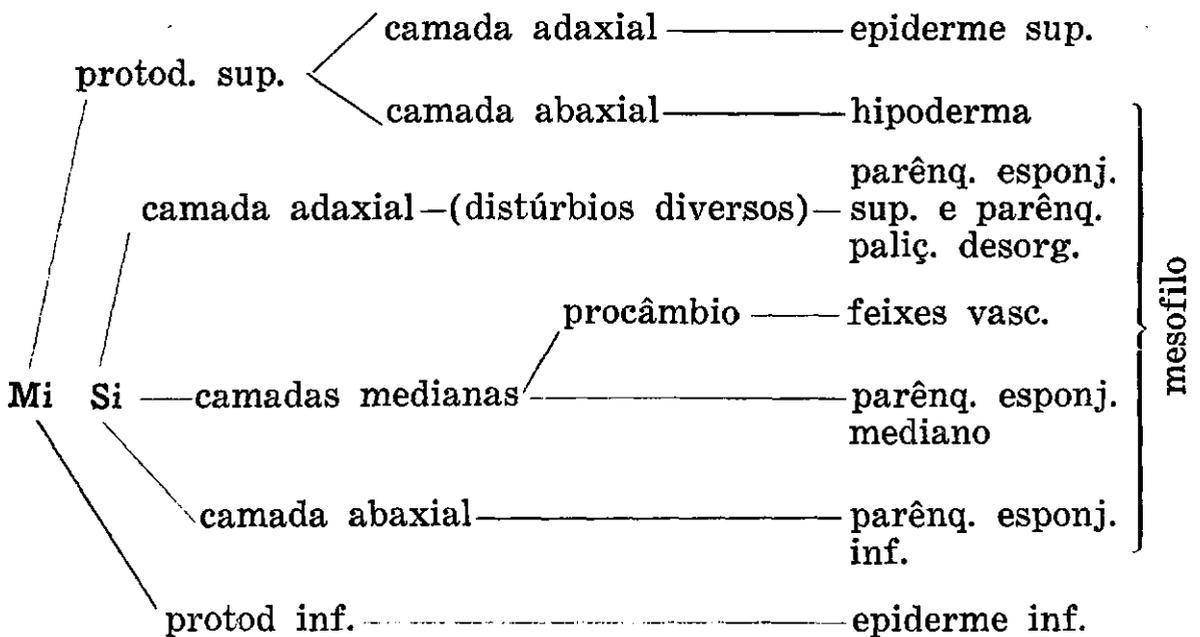
Em *Carya Buckleyi* var. *arkansana*, Foster (10) verificou que as iniciais sub-marginais dividem-se apenas anticlinalmente e o mesofilo mais interno tem origem nas divisões periclinais da camada mais interna dêsse mesofilo, segundo o esquema adiante:



Nestes dois casos e em muitos outros encontrados na literatura especializada, o protoderma, seja o superior ou o inferior, geralmente só se divide anticlinalmente, estendendo em superfície a futura epiderme da fôlha.

Contudo, em algumas plantas variegadas dos gêneros *Rubus*, *Pelargonium* e *Dracaena*, Renner e Voss (17) encontraram uma condição singular, isto é, o protoderma divide-se periclinalmente, dando origem a um tecido hipodérmico, responsável pela variação das fôlhas dessas espécies.

Tomando por base os exemplos anteriores, é admissível supor-se, até que evidências mais concretas provém o contrário, que a ontogenia da fôlha do cafeeiro n. 965 teria obedecido ao esquema seguinte:



Tal como se indicou no esquema proposto, a partir de divisões periclinais das células do protoderma superior têm origem a epiderme superior da fôlha e o tecido hipodérmico hialino. Por outro lado, distúrbios de várias ordens ocorridos na camada adaxial de células iniciais submarginais determinam a não formação de um parênquima paliçádico típico, ou então, apenas porções desse tecido se formam, segundo os diferentes graus de desorganização constatados nas várias regiões da lâmina foliar, o que conduz, em última análise, às irregularidades na forma e na textura do limbo foliar. Ao mesmo tempo, a presença da hipoderme hialina responderia pela coloração branco-acinzentada da fôlha em estudo.

A observação de Carvalho e Antunes (4) (que o cafeeiro n. 965 apresenta intenso brotamento, como resultado da existência de numerosas gemas vegetativas, e que é anormal o florescimento da

planta) é parcialmente comprovada pelo estudo da morfologia da gema apical desse cafeeiro quando em comparação com a gema do cafeeiro normal, tal como se vê na fig. 5, A e B. Para o exame desses fatos, cumpre lembrar que no cafeeiro a disposição das folhas obedece ao arranjo em filotaxia denominado decussado, isto é, tais folhas são opostas e os diversos pares de folhas se dispõem alternadamente em posição cruzada. Dessa maneira, um corte longitudinal na gema apical exibirá apenas os pares de primórdios foliares de mesma ordem (no caso da fig. 5 estão indicados os primórdios foliares ímpares). O estudo comparativo da morfologia da gema apical do cafeeiro n. 965 (fig. 5, A) e do cafeeiro normal (fig. 5, B) revela que no primeiro caso a iniciação das folhas tem

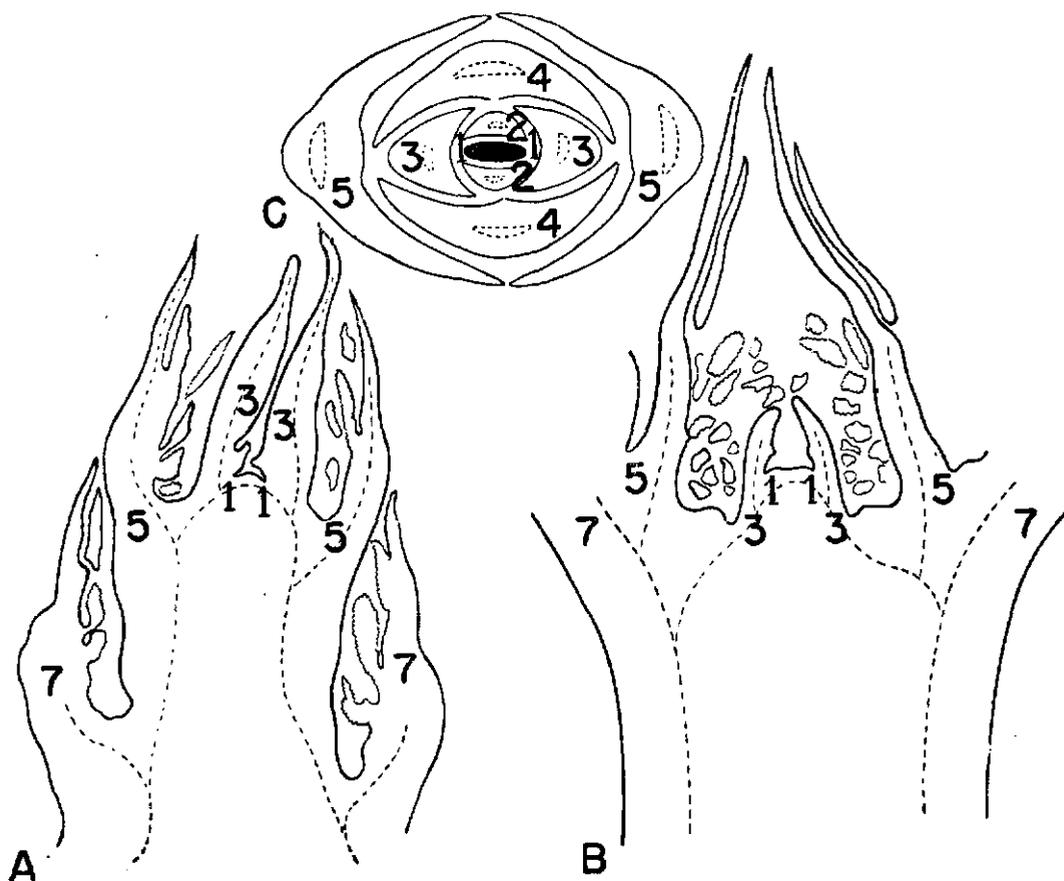


FIGURA 5. — Variegação das folhas, associada a irregularidades na forma e na textura do limbo foliar. A e B representam cortes longitudinais da gema apical de um cafeeiro com a variegação acima citada e de um cafeeiro normal. (Aumentados 25 X). C — Representação esquemática de um corte transversal da gema apical do cafeeiro, mostrando a disposição das folhas, segundo o arranjo decussado, que é o que ocorre nesta espécie.

lugar a intervalos mais curtos, havendo como que um adensamento de novas folhas. Utilizando-se da terminologia convencional em histologia, dir-se-ia que o plastocron (período decorrido entre a iniciação de dois primórdios foliares consecutivos ou de dois pares

de primórdios, no caso das folhas opostas) é mais curto na gema apical do cafeeiro n. 965, do mesmo modo que as modificações plastocrônicas (assim se denominam as mudanças ocorridas na morfologia da gema apical durante um plastocron) parecem se suceder com maior freqüência, resultando na iniciação de um maior número de folhas. Este fato acha-se perfeitamente de acôrdo com o intenso desenvolvimento vegetativo do cafeeiro n. 965, tal como assinalaram Carvalho e Antunes (4).

Na literatura especializada são relativamente freqüentes as referências a respeito de distúrbios diversos capazes de induzir as plantas a um desenvolvimento vegetativo anormal, em prejuízo do desenvolvimento floral. Reece, Furr e Cooper (16) relatam que a variedade Haden de manga (*Mangifera indica* L.) pode permanecer quase indefinidamente no estado vegetativo e que a produção de flôres pode ser conseguida mediante a decapitação dos brotos terminais. As suas experiências demonstraram, ainda, que em certas plantas os órgãos da reprodução não têm formação devido a uma acentuada predominância da atividade da gema apical, mas que a eliminação dêsse meristema conduz à formação de flôres nos ramos laterais.

Por outro lado, escreve Lang (15), existe modernamente apreciável soma de evidências que as auxinas têm a possibilidade de desempenhar importante papel na supressão e no aparecimento dos primórdios florais, e que a dominância de certas gemas vegetativas é devida a uma concentração dessas auxinas nessas gemas, de tal modo que a decapitação dos brotos terminais e a defoliação, reduzindo a intensidade do fluxo de auxinas, são práticas capazes de conduzir a planta ao florescimento.

4 — CONCLUSÕES

a) No caso do cafeeiro n. 233-21, onde a variegação não se encontra associada a irregularidades na forma e na textura da lâmina foliar, o fenômeno inclui-se na categoria da maioria dos exemplos de variegação citados na literatura especializada, a causa do fenômeno sendo atribuída a distúrbios no mecanismo de formação da clorofila, do que resultam cloroplastos normais e cloroplastos anormais. A normalidade e a anormalidade dêsses plastídios são transmitidas às novas gerações de células e, dependendo da ocorrência de células normais lado a lado com células anormais, têm lugar os diversos tipos de variegação, desde o tipo setorial até a variegação do tipo mosaico.

b) Já o cafeeiro n. 965 exhibe um tipo de variegação completamente diferente do anterior, pois o fenômeno acha-se associado a irregularidades na forma e na textura da lâmina foliar. O estudo

anatômico das folhas desse cafeeiro demonstrou que os cloroplastos são sempre normais e que a variegação é principalmente devida à existência de um tecido hipodérmico, representado por 1-3 camadas de células hialinas que ocorrem logo abaixo da epiderme superior ou adaxial da folha. A presença dessa hipoderme, que teria tido origem a partir de divisões periclinais das células do protoderma superior, é uma das muitas irregularidades que tiveram lugar durante o processo de ontogenia da folha do cafeeiro n. 965. Outras modificações ocorridas naquele mesmo período acham-se representadas pelos diversos graus de desorganização do parênquima paliçádico e que respondem pela forma e textura irregulares da lâmina foliar. O intenso desenvolvimento vegetativo assinalado neste cafeeiro e revelado também pelo estudo da sua gema apical, atesta que realmente vários distúrbios devem ter ocorrido durante a origem e a diferenciação dos diversos tecidos que constituem a folha.

ANATOMICAL FEATURES OF LEAF VARIEGATION IN COFFEE PLANTS

SUMMARY

Two different types of leaf variegation in coffee plants are studied on the anatomical viewpoint, and their histological differences are described, when compared with normal, green leaves.

In the first case, variegated leaves are normal in shape and texture, and show different variegation patterns, being histologically identical with green leaves of normal plants. The variegation seems to be due to disturbances in the chlorophyll-producing mechanism, resulting in the formation of large, green and normal chloroplasts, and small, yellowish and abnormal chloroplasts. The distribution at random of cells having one of these two kinds of chloroplasts can be accounted for the different variegation patterns observed.

In the second example, the variegation pattern is uniform throughout the entire plant, and is a more complex phenomenon, since besides being variegated the leaves present several malformations.

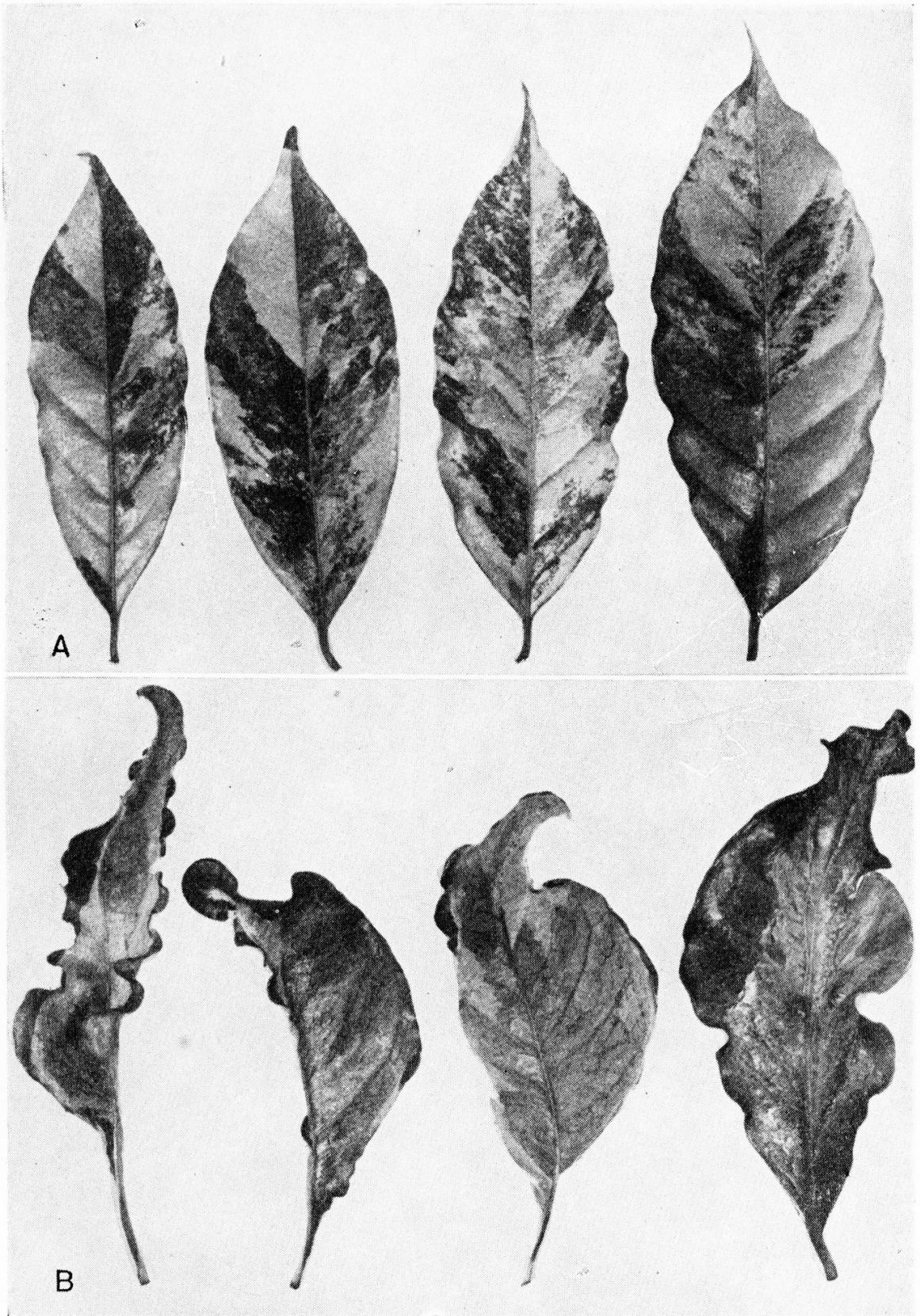
The anatomical study has revealed that, in this case, the chloroplasts are always normal, the variegation being rather due to the presence of an 1-3-layered hialine hypodermis, which occurs right beneath the upper epidermis. The malformations, represented by abnormalities in the shape and texture of the leaf blade, are mainly due to the lackness of a true palisade parenchyma. This tissue shows all grades of disorganization in the various portions of the leaf, being sometimes present as small patches or palisade cells or lacking completely in other instances.

It is suggested that disturbances of any kind should have occurred during the ontogenetical development of the leaf blade, leading the upper protoderm to divide periclinally, and thus giving origin to the 1-3-layered hypodermis, and preventing also the formation of a true palisade parenchyma.

The great activity of the shoot apex of this coffee plant, as revealed by its shorter plastochron and more frequent plastochronic changes, has led the plant to a more intensive vegetative growth, and is an evidence to support the hypothesis of the disturbance occurrence during leaf development.

LITERATURA CITADA

1. ANDERSON, E. C. Maternal inheritance of chlorophyll in maize. *Bot. Gaz.* 76:411-418. 1923.
2. AVERY, G. S. (junior). Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20:565-592. 1933.
3. BAUR, E. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. *Z. induk. Abstamm. — u. Vererb. Lehre* 4:81-99. 1910.
4. CARVALHO, A. & ANTUNES H. (filho). Genética de *Coffea*. XVIII. Variação no cafeeiro. *Bragantia* 13:[85]-93. 1954.
5. CORRENS, C. Vererbungsversuche mit blass (gelb), grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera*, und *Lunaria annua*. *Z. induk. Abstam. — u. Vererb. Lehre.* 1:291-329. 1909.
6. COUTINHO, L. M., RUSKA, H., EDWARDS, M. R. & EDWARDS, G. A. — The fine structure of chloroplasts of *Tetragonia expansa* Thunb. *Ann. Acad. bras. Sci.* 27:[505]-517. 1955.
7. DARLINGTON, C. D. & MATHER, K. The elements of genetics. London, George Allen, 1950. 446 p.
8. DEDECCA, D. M. Anatomia e desenvolvimento ontogenético de *Coffea arabica* L. var. *typica* Cramer. *Bragantia* 16:[315]-366. 1957.
9. DEMEREC, M. A second case of maternal inheritance of chlorophyll in maize. *Bot. Gaz.* 84:139-155. 1927.
10. FOSTER, A. S. A histogenetic study of foliar determination in *Carya buckleyi* var. *arkansana*. *Amer. J. Bot.* 22:88-147. 1935.
11. ——— Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* L. *Bull. Torr. bot. Club.* 65:531-556. 1938.
12. GRANER, E. A. & ACCORSI, W. R. Os gens Y3-al (plantas albescentes) e Y7 (plantas albinas) do milho e suas relações com os plastídios. *Sci. genet.* 3:160-171. 1949.
13. GREGORY, R. P. On variegation in *Primula sinensis*. *J. Genet.* 4:305-321. 1915.
14. KRUG, C. A. & CARVALHO, A. The genetics of *Coffea*. *Advanc. Genet.* 4:127-158. 1951.
15. LANG, A. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3:265-306. 1952.
16. REECE, P. C., FURR, J. R. & COOPER, W. C. Further studies of floral induction in the Haden mango (*Mangifera indica* L.). *Amer. J. Bot.* 36:734-740. 1949.
17. RENNER, O. & VOSS, M. Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von *Prunus*, *Pelargonium*, *Veronica*, *Dracaena*. *Flora* 35:356-376. 1942.
18. RHOADES, M. M. Plastid mutation. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 11:202-207. 1946.
19. ROBERTSON, D. W. Maternal inheritance in barley. *Genetics* 22:104-113. 1937.
20. WEIER, T. E. & STOCKING, C. R. The chloroplast: structure, inheritance and enzymology. II. *Bot. Rev.* 18:14-75. 1952.



Tipos de variação em *C. arabica*. A — Fôlhas da planta 233-21, onde a variação não é associada com a forma anormal da fôlha; B — Fôlhas da planta 965 que se apresentam variegadas e com forma irregular. (Estampa reproduzida de Carvalho e Antunes (4)).