

A natureza e a estrutura das plantas

Citação: Aguiar, C. (2025). *A natureza e a estrutura das plantas* [E-book em atualização contínua]. Instituto Politécnico de Bragança. <https://esa.ipb.pt/livros/books/i-a-natureza-e-a-estrutura-das-plantas>

- I. A natureza das plantas
 - 1. Conceito de planta
 - 2. Desenvolvimento, crescimento e senescência
 - 3. Organização do corpo das plantas com semente
 - 4. Interações ecológicas com plantas
 - 5. Mimetismo e camuflagem
- II. Conceitos fundamentais de organografia vegetal e evolução
 - 1. Glossário
 - 2. Acerto conceptual
- III. Temas introdutórios de histologia e anatomia vegetais
 - 1. A célula vegetal
 - 2. Tecidos vegetais I: introdução e meristemas
 - 3. Tecidos vegetais II: tecidos definitivos
 - 4. Emergências e indumento
 - 5. Galhas

I. A natureza das plantas

1. Conceito de planta

No século IV a.C., Aristóteles dividiu os seres vivos em dois grandes grupos, depois de Carl Linnaeus (1707-1778) categorizados ao nível do reino: os reinos Plantae e Animalia (= Metazoa). Em 1866, o zoólogo alemão Ernst H. Haeckel (1834-1919) reconheceu que nem todos os seres vivos são animais ou plantas e sugeriu, então sem grande sucesso no meio académico, a criação de um novo reino – o reino Protista – para absorver os atuais procariotas, os protozoários, as algas e os fungos, um imenso biota entretanto desvendado pelos progressos da microscopia. Durante boa parte do século XX, os livros-texto de botânica, além das plantas terrestres, incluíram no reino das Plantas todo o tipo de algas, os fungos e até alguns grupos de bactérias (Hagen, 2012). Somente em 1962, quase cem anos depois da proposta de E. Haeckel, os microbiologistas R. Y. Stanier e C. B. van Niel clarificaram a dicotomia fundamental da vida entre procariotas e eucariotas, identificada na década de 1920 pelo biólogo francês Édouard Chatton (1883-1947), eliminando, em definitivo, a clássica oposição planta-animal.

Robert Whittaker (1920-1980) propôs, com um enorme êxito, um sistema de classificação alternativo à aproximação lineana, com cinco reinos (Whittaker, 1969): Monera, Protista, Animalia, Fungi e Plantae. Este conhecido sistema tem uma índole funcional e ecológica – R. Whittaker era um ecólogo de vegetação.

O **sistema de classificação de Whittaker** baseia-se em três critérios (Hagen, 2012):

- Nível de organização – procariotas vs. eucariotas; unicelularidade vs. multicelularidade;
- Modo de nutrição – autotrofia, ingestão ou absorção;
- Nível trófico – produtores, consumidores ou decompositores.

As plantas, *sensu* Whittaker, são seres eucariotas, pluricelulares, autotróficos e produtores.

Este sistema não expressa qualquer tipo de **relação evolutiva** (= **relação filogenética**). Por exemplo, para Whittaker uma alface-do-mar (*Ulva lactuca*) é uma planta; outra alga verde fotossintética unicelular evolutivamente próxima da alface-do-mar, um protista. Os conhecimentos de bioquímica, fisiologia, genética e biologia evolutiva acumulados nas últimas décadas, a par da progressiva aceitação do **princípio da monofilia** (*principle of monophyly*) – os taxa têm de incluir todos, e apenas, os descendentes de um ancestral comum (volume II) –, implicaram uma redução significativa da circunscrição do conceito de planta e a substituição do sistema ecológico/funcional de R. Whittaker por sistemas de classificação filogenéticos. Afinal nem todas as plantas são pluricelulares e nem todos os seres multicelulares autotróficos são plantas.

As plantas são eucariotas (domínio Eukaryota), um dos três **domínios** (*domains*) da vida celular^[1] definidos por Woese et al. (1990). Embora a origem dos eucariotas permaneça um dos maiores desafios da biologia evolutiva atual (Lane, 2015), o conhecimento das relações filogenéticas entre os grandes grupos de eucariotas está a evoluir rapidamente e a ser incorporado nos modernos

sistemas de classificação.

Apesar das plantas, dos animais e dos fungos agruparem a vasta maioria das espécies de eucariotas conhecidas, representam uma pequena porção da diversidade eucariótica. O sistema de classificação de Adl et al. (2012) reconhece cinco supergrupos[2] de eucariotas: Opisthokonta, Amoebozoa, Excavata, SAR[3] e Archaeplastida. *Grosso modo*, os Opisthokonta incluem, entre outros seres, os fungos (Fungi) e os animais (Metazoa); as Amoebozoa e as Excavata reúnem essencialmente seres unicelulares; os oomicetas (Peronosporomycetes, = Oomycetes)[4], as algas castanhas (Phaeophyceae) e as diatomáceas (Diatomea, = Bacillariophyta) são os grupos de SAR mais conhecidos; as plantas são colocadas no supergrupo Archaeplastida. No esquema de Burki et al. (2020) admitem-se sete supergrupos e diversos clados de parentescos não resolvidos; as Archaeplastida são o único supergrupo considerado por Adl et al. (2012) de circunscrição conservada. Aguardam-se severas alterações nas Archaeplastida com a descoberta de dois pequenos grupos de protozoários não fotossintéticos aparentados com as algas vermelhas, Rhodelphida e Picozoa (Gawryluk et al., 2019; Schön et al., 2021).

Para K. Niklas todos os eucariotas fotossintéticos são plantas (Niklas, 2000). Outros autores restringem o conceito às plantas terrestres (Plantae s.str.); a maioria opta por uma solução intermédia. Por conseguinte, o nome Plantae é equívoco porque, desde a fundação da moderna nomenclatura biológica por Linnaeus, nos meados do século XVIII, foi usado com demasiados sentidos. Uma solução parcimoniosa corrente para este inconveniente passa pela substituição do nome por Archaeplastida, com a categoria não formal de supergrupo (Adl et al., 2012), agrupando todos os descendentes do evento de endossimbiose primária do cloroplasto.

A figura que se segue resume as relações filogenéticas e a nomenclatura dos grandes grupos de arqueoplastidas (plantas), por inerência os mais basais (antigos), com base na bibliografia mais recente (Figura I.1.1) [5],[6].

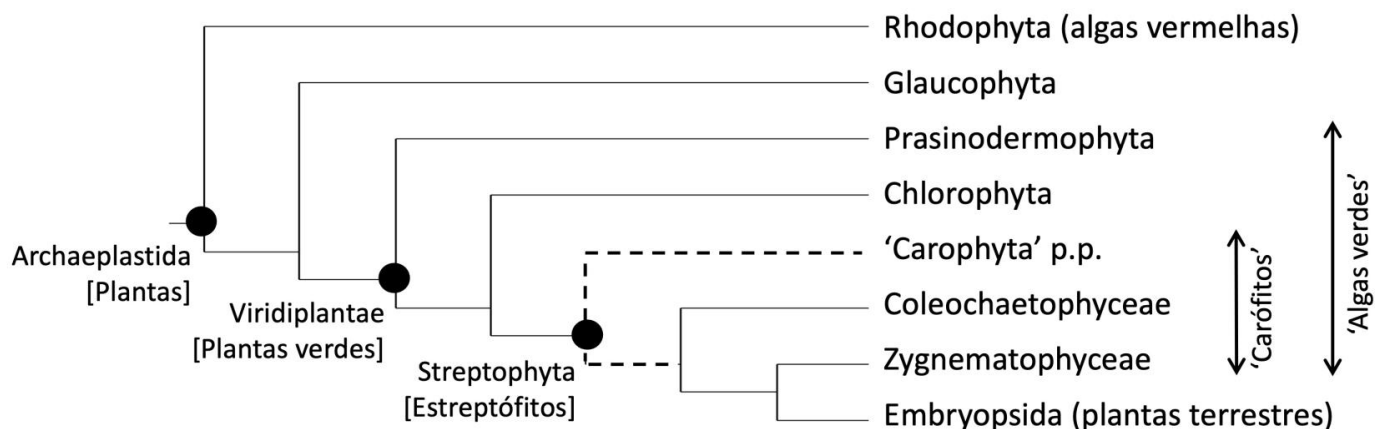


FIGURA I.1.1. Relações evolutivas entre os grupos basais de plantas. *N.b.:* as algas verdes são um **grupo parafilético** porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum (excluem as plantas terrestres) estando, por isso, grafados entre aspas simples. Os grupos de 'carófitos' estão parcialmente omitidos (omissão representada a tracejado). Depreende-se da figura que as plantas terrestres são estreptófitos terrestrealizados com um ancestral algal.

[Filogenia baseada em Bowles et al. (2023) e Bierenbroodspot et al. (2024).]

As arqueoplastidas incorporam os seguintes grupos monofiléticos (= **clado**, *monophyletic group*, clade), i.e., que incluem todos, e apenas, os descendentes de um ancestral comum:

- **Arqueoplastidas** = algas vermelhas + glaucófitos + plantas verdes.

Os três grupos que constituem as arqueoplastidas possuem cloroplastos cuja origem remonta a uma cianobactéria fagocitada por um eucariota ancestral heterotrófico (já portador de mitocôndrias) num evento único de endossimbiose (endossimbiose primária). Os plastídios fotossintéticos dos restantes grupos de seres autotróficos (e.g. algas castanhas) foram adquiridos pela endossimbiose de algas vermelhas ou verdes em diferentes hospedeiros eucarióticos (endossimbioses secundárias). Em raros casos ocorreram endossimbioses terciárias ou substituições secundárias de plastídios.

As plantas verdes, o maior dos grupos de arqueoplastidas, repartem-se por três grandes linhagens:

- **Plantas verdes** = prasinodermófitos + clorófitos + estreptófitos.

As chamadas 'algas verdes' englobam prasinodermófitos, clorófitos e parte dos estreptófitos. As **aspas simples** indicam que as 'algas verdes' são um **grupo parafilético** (= **grado**, *paraphyletic group*, *grade*), i.e., que não inclui todos os descendentes do ancestral comum das plantas verdes. Com efeito, os estreptófitos são constituídos por um grupo parafilético de 'algas verdes' longamente explorado no volume II - as 'Charophyta' (= 'carófitos' e 'algas carófitas') -, mais as plantas terrestres, seus descendentes diretos.

Então:

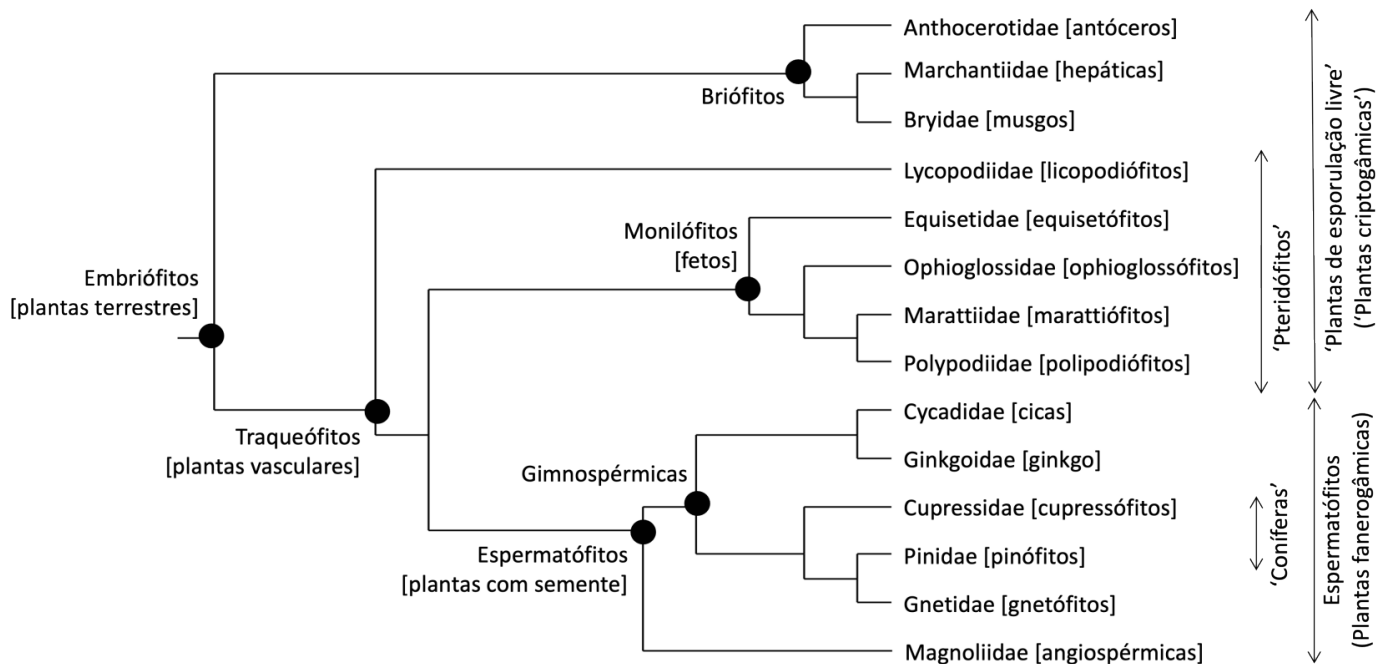
- **Estreptófitos** = 'carófitos' + plantas terrestres.

Por fim, as plantas terrestres abrangem quatro grandes grupos monofiléticos (Figura I.1.2) (Figura I.1.3) (Leebens-Mack et al., 2019):

- **Plantas terrestres** = briófitos + lycopodiófitos[7] + fetos + plantas com semente.

Sendo:

- **Plantas vasculares** = lycopodiófitos + fetos + plantas com semente;
- **Briófitos** = antóceros + hepáticas + musgos;
- **Fetos** = equisetófitos + ophioglossófitos + marattiófitos + polipodiófitos;
- **Plantas com semente** = gimnospérmicas + angiospérmicas;
- **Gimnospérmicas** = Ginkgoideae + Cycadidae + Cupressidae + Pinidae + Gnetidae;
- **Angiospérmicas** (= plantas com flor) - clados mais importantes discutidos no volume III.



A)

FIGURA I.1.2. Relações evolutivas entre os grandes grupos atuais de plantas terrestres.

A) Filogenia baseada em Bechteler et al. (2023) para os briófitos, Testo & Sundue (2016) e Schuettpelez et al. (2016) para os fetos, Ran et al. (2018) e Yang et al. (2022) para as gimnospérmicas e Zuntini et al. (2024) para as angiospérmicas; nomenclatura resumida no Quadro 1.1. **B)** *Conocephalum conicum* (Conocephalaceae, Marchantiidae). **C)** *Bryum dichotomum* (Bryaceae, Bryidae). **D)** *Phaeoceros* sp. (Notothyladaceae, Anthocerotidae). **E)** *Huperzia dentata* (Huperziaceae, Lycopodiidae). **F)** *Equisetum telmatea* (Equisetaceae, Equisetidae). **G)** *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae, Ophioglossidae). **H)** *Marattia laevis* (Marattiaceae, Marattiidae). **I)** *Culcita macrocarpa* (Culcitaceae, Polypodiidae). **J)** *Cycas revoluta* (Cycadaceae, Cycadidae). **K)** *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoidae). **L)** *Metasequoia glyptostroboides* (Cupressaceae, Cupressidae). **M)** *Larix decidua* (Pinaceae, Pinidae). **N)** *Ephedra fragilis* (Ephedraceae, Gnetidae). **O)** *Agapanthus africanus* (Amaryllidaceae, Magnoliidae). **P)** *Lophira lanceolata* (Ochnaceae, Magnoliidae). [A) original; B-F e H-P) fotografias do autor; G) Wikimedia Commons.]

Os briófitos são, muito provavelmente, monofiléticos (Bechteler et al., 2023; Harris et al., 2020). Como se verá no volume II, as primeiras plantas a colonizarem a terra firme, algures no final do Câmbrio (541-485 M.a.) ou no início do Ordovícico (485-458 M.a.), pertenciam a um grupo, hoje extinto, provavelmente taloso, com um corpo gametofítico semelhante ao dos atuais antóceros e de muitas hepáticas (Edwards et al., 2014; Morris et al., 2018). São igualmente monofiléticos três importantes grupos sem categoria formal: os traqueófitos, os fetos e as plantas com semente.

Os ‘pteridófitos’ agrupam lycopodiófitos e fetos propriamente ditos. Apesar de frequente na bibliografia, o uso do termo “pteridófito” deve ser descontinuado, como está a acontecer com os termos criptogâmico e fanerogâmico. Os briófitos, os lycopodiófitos e os fetos são **‘plantas de esporulação livre’** (*free sporing plants*), i.e., disseminam-se por esporos. Nas plantas com semente, os esporos ♀ estão retidos no interior do primórdio seminal e, por sua vez, dispersam-se

sementes.

As plantas com semente são o objeto deste conjunto de livros.

No Quadro I.1.1. faz-se um enquadramento taxonómico dos principais grupos de plantas terrestres (relações evolutivas explicitadas nas Figuras I.1.1 e I.1.2).

QUADRO I.1.1. Grandes grupos de plantas abordados neste texto. Baseado em Bowles et al. (2023), Chase & Reveal (2009), Christenhusz et al. (2011) e Schuettpelz et al. (2016).

Categoria taxonómica	Grupo taxonómico	Nome vulgar (português)	Nome vulgar (inglês)
Ordenação hierárquica dos grandes grupos de plantas terrestres			
Sem categoria formal	Archaeplastida (= Plantae s.l., Primoplantae)	Arqueoplastídeas, plantas	Plants
Sem categoria formal	Viridiplantae*	Plantas verdes	Green plants
Sem categoria formal	Streptophyta	Estreptófitos	Streptophytes
Classe	Embryopsida**	Plantas terrestres, embriófitos	Terrestrial plants, embryophytes
Sem categoria formal	Bryophyta	Briófitos	Bryophytes
Subclasse	Anthocerotidae	Antóceros	Hornworts
Subclasse	Marchantiidae	Hepáticas	Hepatics, liverworts
Subclasse	Bryidae	Musgos	Mosses
Sem categoria formal	Tracheophyta	Plantas vasculares, traqueófitos	Vascular plants
Subclasse	Lycopodiidae	Licófitos, licopodiófitos, licopódios	Lycophytes, lycopodiophytes, lycopods, clubmosses
Sem categoria formal	Monilophyta	Fetos, monilófitos	Ferns, monilophytes
Subclasse	Equisetidae	Equisetídeas, equisetófitos, equisetas, cavalinhas	Horsetails
Subclasse	Ophioglossidae***	Ofioglossídeas, ofioglossófitos, psilotófitos****	Ophioglossophytes
Subclasse	Marattiidae	Marattídeas, marattiófitos	Marattiophytes
Subclasse	Polypodiidae	Polipodídeas, polipodiófitos, fetos verdadeiros, fetos leptoesporangiados	True ferns, leptosporangiate ferns
Sem categoria formal	Spermatophyta	Plantas com semente, espermatófitos	Seed plants, spermatophytes

Categoria taxonómica	Grupo taxonómico	Nome vulgar (português)	Nome vulgar (inglês)
Subclasse	Ginkgoidae	Ginkgoídeas, ginkgófitos, ginkgos	Ginkgophytes, ginkgos
Subclasse	Cycadidae	Cicadídeas, cicadófitos, cicas	Cycadophytes, cycads
Subclasse	Cupressidae*****	Cupressídeas, cupressófitos	Cupressophytes
Subclasse	Pinidae	Pinídeas, pinófitos	Pinophytes, conifers
Subclasse	Gnetidae	Gnetídeas, gnetófitos	Gnetophytes
Subclasse	Magnoliidae (= Angiospermae)	Angiospérmicas, magnoliófitos, magnoliídeas, plantas com flor	Flowering plants, angiosperms
Outros grandes grupos de plantas usados neste texto (ordenação não hierárquica)			
Sem categoria formal	Rhodophyta	Algas vermelhas, rodófitos	Rhodophytes, red algae
Sem categoria formal	Prasinodermophyta	Prasinodermófitos	Prasinodermophytes
Sem categoria formal	Glaucophyta	Glaucófitos	Glaucophytes
Sem categoria formal	Chlorophyta	Clorófitos, algas verdes	Chlorophytes, green algae
Sem categoria formal	'Charophyta'	'Carófitos'	Charophytes
Sem categoria formal	Gymnospermae	Gimnospérmicas	Gymnosperms

* O nome Viridiplantae é mais antigo pelo que não deve ser rejeitado em favor de Chloroplastida. Outros nomes citados na bibliografia: Chlorobionta, Chlorobiota ou Chloroplastida.

** Nome correto para a classe que expressa a retenção do embrião diploide no arquegónio (Pirani & Prado, 2012). Outros nomes científicos disponíveis: Equisetopsida, Embryobionta, Embryophyta e Archegoniatae.

*** Psilotidae (psilotófitos) até há bem pouco tempo.

***** Designação mais corrente na bibliografia.

**** Pinidae s.l. (Pinales + Araucariales + Cupressales) é parafilética (Leebens-Mack et al., 2019; Ran et al., 2018) . A solução passa por recuperar a subclasse Cupressidae (Araucariales + Cupressales) não admitida por Christenhusz et al. (2011).

Uma vez que este texto versa as plantas com semente, e as 'plantas de esporulação livre' são ciclicamente recordadas, impõe-se, desde já, uma importante questão: o que é uma planta terrestre? As plantas terrestres são um taxon monofilético de plantas adaptadas a ambientes terrestres, secundariamente aquáticas, cujos elementos partilham um conjunto alargado de características funcionais e estruturais herdado do ancestral comum, resumidas no Quadro 1.2. No Quadro 1.3 comparam-se vários grupos de plantas, grupos algais incluídos.

QUADRO 1.2. Principais características estruturais e funcionais das plantas terrestres.

Baseado em Ingrouille & Eddie (2006) com adições.

Característica	Descrição
Estrutura celular eucariótica	Células com um núcleo e outras estruturas intracelulares complexas (organelos) delimitadas por membranas.
Multicelularidade	Indivíduos com mais de uma célula, sendo estas células especializadas em diferentes funções e interdependentes entre si.
Imobilidade	Organismos fixos ao substrato durante grande parte do seu ciclo biológico, com fases de dispersão breves sob a forma de propágulos (e.g., rizomas), esporos (nas 'plantas de esporulação livre'), ou pólen e sementes (nos espermatófitos).
Estrutura modular	Indivíduos constituídos pela repetição de unidades multicelulares discretas, i.e., por módulos, de grande autonomia funcional (semiautónomos) (v. «Estrutura modular. Totipotência celular. Plasticidade»).
Elevada plasticidade fenotípica	Capacidade de um determinado genótipo alterar a sua morfologia em função das condições ambientais (v. «Estrutura modular. Totipotência celular. Plasticidade»).
Crescimento indeterminado	Os indivíduos crescem continuamente até à senescência ou morte, ainda que este crescimento possa ser interrompido por períodos de quiescência/dormência mais ou menos prolongados (v. «Organização do corpo das plantas com semente»).
Paredes celulares celulósicas	Estrutura rígida que envolve o protoplasma, maioritariamente constituída por celulose, um polímero de β -glicose.
Cutícula	Camada externa não celular, cerosa, de proteção dos órgãos aéreos primários (v. «Epiderme»).
Revestimento de algumas estruturas reprodutivas com esporopolenina	Biopolímero complexo, de composição química mal conhecida e muito resistente à agressão química, empregado pelas plantas na proteção de esporos e grãos de pólen contra os raios UV e a dessecação (v. «Pólen»).
Fotoautotrofia	Produzem compostos orgânicos complexos e ricos em energia a partir de moléculas inorgânicas simples (e.g., H_2O , CO_2 , K^+ e NO_3^-), utilizando a energia química (sob a forma de ATP) e o poder redutor (sob a forma de $NADPH_2$) gerados pelas moléculas de clorofila excitadas pela luz solar.
Órgãos assimiladores* com uma elevada relação superfície/volume	Elevada relação superfície/volume conseguida através da redução da espessura das folhas e do diâmetro das raízes; uma consequência da fototrofia e do consumo de alimentos inorgânicos diluídos (v. «Volume e superfície nas plantas»).

Algas	> 21 000	Sem alternância de gerações e domínio do gametófito**	Não	Sem esporos	Não	Não	Não	Não	Não
Glaucófitos	15	Sem alternância...	Não	Sem esporos	Não	Não	Não	Não	Não
Algas vermelhas	7 000	Sem alternância...	Não	Sem esporos	Não	Não	Não	Não	Não
Algas verdes	14 000	Sem alternância...	Não	Sem esporos	Não	Não	Não	Não	Não
'Briófitos'	> 23 000	Gametófito (n)	Sim	Sim	<i>(ver subgrupos)</i>	Não	Não	Não	Não
Hepáticas	7 266	Gametófito (n)	Sim	Sim	Não	Não	Não	Não	Não
Musgos	16 000	Gametófito (n)	Sim	Sim	Sim**	Não	Não	Não	Não
Antóceros	220	Gametófito (n)	Sim	Sim	Sim**	Não	Não	Não	Não
Licopodiófitos	1 340	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não	Não
Fetos	10 892	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não
Ofioglossófitos	110	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não
Marattiófitos	120	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não
Polipodiófitos	10 662	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não
Gimnospérmicas	1 045	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Cicadófitos	317	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Ginkgófitos	1	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não

Cupressófitos	390	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Pinófitos	225	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Gnetófitos	112	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Angiospérmicas	246 366	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim

* Estimativa do número de espécies extraída de Roskov *et al.* (2019).

** Com exceções.

[1] Por definição, excluindo vírus e príões.

[2] Categoria não formal, i.e., não reconhecida pelo *Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants* (ICN) (Turland *et al.*, 2018).

[3] Acrônimo de Stramenopiles, Alveolata e Rhizaria.

[4] Os oomicetas, como os fungos, produzem micélio e esporos. Incluem os conhecidos míldios da videira-europeia (*Plasmopara viticola*) e da batateira (*Phytophthora infestans*). Foi demonstrado que não estão evolutivamente relacionados com os fungos e que a partilha de uma morfologia comum é um caso de convergência evolutiva.

[5] Reparar que não se categorizam formalmente Eukaryota, Arqueoplastida, Viridiplantae, Streptophyta e Chlorophyta.

[6] Os nomes comuns em inglês estão escritos em itálico e inscritos entre parêntesis.

[7] Mais correto licopodiófitos do que licófitos (Christenhusz *et al.*, 2018).

2. Desenvolvimento, crescimento e senescência

O termo **desenvolvimento** (**ontogénese, ontogenia**; *development, ontogenesis, ontogeny*) refere-se à história das transformações estruturais vividas por um indivíduo, ou por uma parte de um indivíduo (e.g., uma folha, um ramo ou uma flor), desde o embrião (ou de um meristema) até à senescência. Por exemplo, diz-se que os espinhos foliares e caulinares têm uma ontogénese distinta porque os primeiros são folhas modificadas e os segundos caules modificados (v. «Homologia e analogia. Princípio da homologia»).

O desenvolvimento das plantas envolve dois processos distintos: (i) crescimento e (ii) diferenciação.

O **crescimento** (*growth*) é o acréscimo da massa de células vivas, originado pela multiplicação (mitose) e pelo alongamento celular, geralmente associado a um aumento irreversível de tamanho e de matéria seca (massa fresca menos o conteúdo em água). O crescimento é um processo quantitativo, passível de ser medido diretamente (e.g., com fitas métricas ou balanças). Entende-se por velocidade ou taxa de crescimento o aumento de peso ou da dimensão por unidade de tempo.

Distinguem-se quatro fases no crescimento das plantas (sejam elas anuais ou perenes, e à escala do indivíduo ou da população monoespecífica): (i) um período inicial de crescimento lento (fase *lag*); (ii) crescimento rápido de tipo exponencial (fase *log*); (iii) redução progressiva da velocidade de crescimento; e (iv) a anulação da acumulação de biomassa e eventual declínio (fase estacionária). Estas quatro fases desenham uma sigmoide num gráfico que relacione o tempo com o crescimento acumulado (Figura 1.3). Contudo, estudos recentes indicam que as árvores individuais não seguem estritamente este padrão de declínio metabólico, uma vez que a taxa de acumulação de biomassa parece não decair com a idade, mas sim aumentar continuamente com o tamanho da árvore (Stephenson et al., 2014).

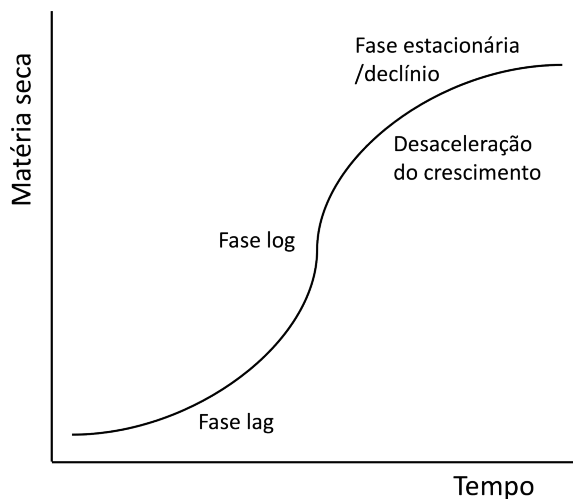


Figura I.1.3 . Curva de crescimento das plantas. [Original.]

Enquanto o crescimento refere-se a mudanças quantitativas, a diferenciação expressa alterações qualitativas. O número de tipos celulares, tecidos, órgãos e, em última instância, a fisionomia das plantas é uma consequência da **diferenciação celular** (*cellular differentiation*)^[1]. A diferenciação é uma especialização das células em determinadas funções, necessariamente precedida pela transição entre diferentes programas genéticos a nível meristemático – a passagem da fase vegetativa à fase reprodutiva é o melhor exemplo (v. «Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário»). O estudo da regulação molecular da diferenciação é um objeto clássico da fisiologia vegetal que ultrapassa os objetivos deste livro.

A **senescência** (senescence) pode ser definida como um processo de desenvolvimento altamente regulado que conduz à morte de células, de órgãos (e.g., folhas) ou de toda uma planta (Krupinska & Humbeck, 2008). Portanto, a senescência nem sempre é sinónimo de morte do indivíduo. Por exemplo, as folhas das plantas caducifólias temperadas senescem em resposta à diminuição do comprimento do dia (fotoperíodo) ou à interação entre a redução das horas de luz e a queda da temperatura. Parte do conteúdo foliar é, então, reabsorvida e realocada na planta (Evert et al., 2006). No final do processo, diferencia-se uma **zona de abscisão** (*abscission zone*) na base do pecíolo e as folhas tombam no solo (v. «Zona de abscisão»). Em contraste, as folhas de um ramo cortado de uma árvore secam e ficam castanhas (necrose), mas não se destacam, pois, o programa de senescência não foi ativado.

As **plantas anuais e bienais** entram em senescência global no final do ciclo de vida (**plantas monocárpicas**). Já as **plantas perenes (policárpicas)** geralmente morrem por causas externas (patógenos, distúrbios físicos) ou colapsam por limitações hidráulicas e mecânicas (**decrepitude**), mecanismos distintos da morte programada geneticamente controlada que define a senescência.

^[1] Alguns autores sinonimizam o desenvolvimento e a diferenciação.

3. Organização do corpo das plantas com semente

Órgãos fundamentais

A homogeneidade do ambiente aquático ancestral foi pouco propícia à especialização celular e morfológica das plantas (Niklas, 2016). Na terra firme, porém, os recursos encontram-se segregados em dois compartimentos distintos: o solo (água e nutrientes) e a atmosfera (luz e CO₂). Este facto forçou a evolução de estruturas especializadas e polarizadas no corpo das plantas terrestres de modo a poderem «habitar», simultaneamente, a terra e o ar.

O esporófito – a fase diploide do ciclo de vida das plantas terrestres – das plantas vasculares é constituído por três **órgãos fundamentais**: **raiz** (*root*), **caule** (*stem*) e **folha** (*leaf*) (Troll 1948 cit. Classen-Bockoff 2001; Figuras I.1.4 e I.1.5). Na planta vascular arquétipo, as raízes absorvem água e nutrientes e ancoram o corpo da planta ao solo; os caules providenciam suporte mecânico e o transporte de substâncias entre a raiz e a parte aérea, e vice-versa; as folhas sequestram carbono da atmosfera sob a forma de moléculas carbonadas complexas com a intervenção da luz solar. Todas as estruturas das plantas resultam de modificações durante o processo evolutivo (**mudanças evolutivas**; *evolutionary changes*) ou ao longo do ciclo de vida (**mudanças ontogénicas**; *ontogenetic changes*) de um destes três órgãos. A flor, por exemplo, é um ramo curto muito modificado, com folhas especializadas na reprodução sexuada.

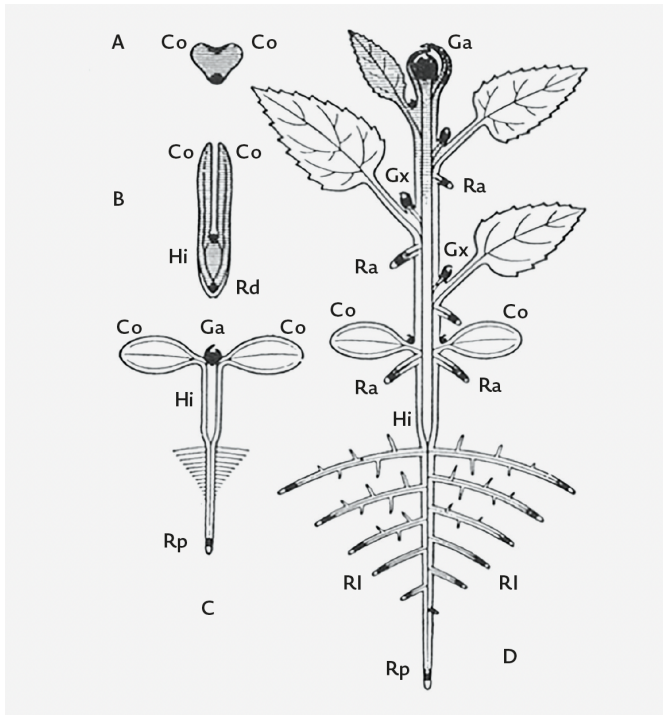


Figura I.1.4. Estrutura do embrião (corno embrionário) e do corno pós-embriônico de uma 'dicotiledónea'. **A)** Embrião jovem: Co - cotilédone. **B)** Embrião maduro de uma semente cotiledonar: Hi - hipocótilo; Ra - radícula. **C)** Plântula: Rd - raiz primária. **D)** Estrutura do corno de uma angiospérmica: Ga - gema apical; Rl - raízes laterais; Rd - raízes adventícias; Gx - gemas axilares. [Figura clássica de Sachs adaptada por Troll (1954).]

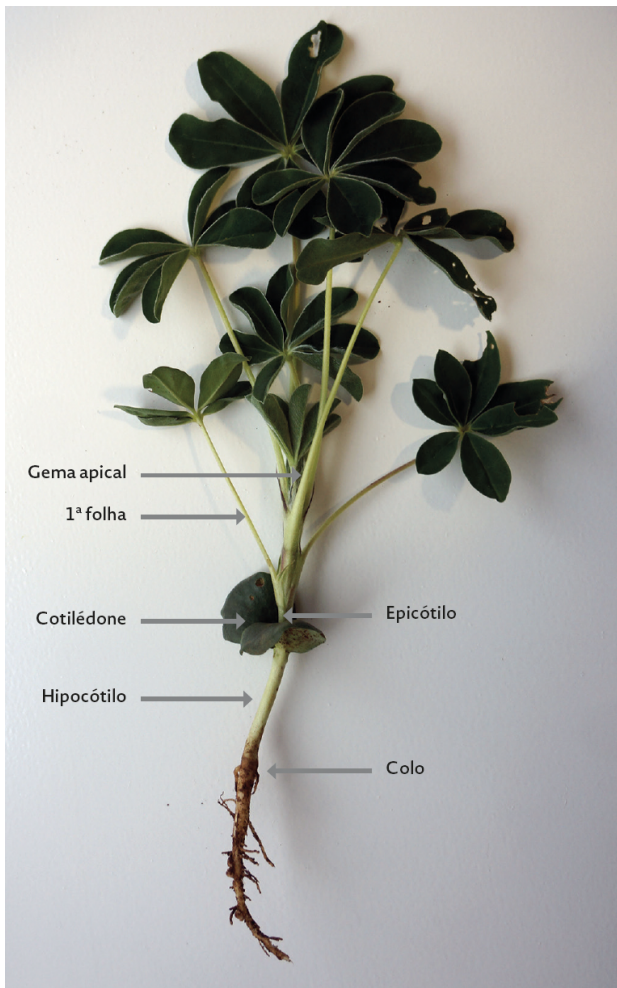


Figura I.1.5. Estrutura do cormo. Plântula de *Lupinus albus* (Fabaceae); comparar com a Figura I.1.4. [Fotografia do autor.]

O conjunto das raízes, caules e folhas constitui o **cormo** (*corm*) ou **corpo da planta** (*plant body*). As partes do cormo não envolvidas na reprodução sexuada compõem o sistema (ou corpo) vegetativo. O **sistema (ou corpo) reprodutivo** compreende as estruturas reprodutivas nas gimnospérmicas, ou as inflorescências e as flores nas angiospérmicas.

As raízes e os caules exibem a nível anatómico uma simetria radial e, geralmente, têm um **crescimento indeterminado** (*indeterminate growth*) — i.e., mantêm meristemas ativos capazes de produzir novos tecidos indefinidamente. As folhas, pelo contrário, são, salvo raras exceções, determinadas e de simetria bilateral (v. «Simetria»). Ao contrário dos órgãos determinados, nos órgãos de **crescimento determinado** (*determinate growth*; «v. Alongamento rameal»), como sejam as folhas e alguns tipos de caules (e.g., esporões), o crescimento e a diferenciação estão sujeitos a um estreito controlo genético, pouco sensível a fatores ambientais. As folhas representam um caso extremo de determinação porque, concluída a sua diferenciação, mantêm a mesma forma e estrutura interna até à senescência. Existem, contudo, raras exceções à determinação foliar: as folhas têm crescimento indeterminado (basal contínuo) na icónica *Welwitschia mirabilis* (Figura I.1.6) e em vários membros da família Gesneriaceae.



FIGURA I.1.6. Folhas de crescimento indeterminado. A *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae, Gnetidae) produz dois, eventualmente três, pares de folhas (von Willert 1993). O primeiro par – os cotilédones – é substituído por duas folhas opostas longas (até 4 m) persistentes durante toda a vida da planta (von Willert 1995). A produção de novas folhas cessa em seguida, ficando a planta truncada na extremidade distal. As duas folhas alongam-se continuamente pela base a partir de meristemas intercalares foliares situados na interface da folha com a coroa. A destruição dos meristemas intercalares pela herbivoria compromete irremediavelmente a sobrevivência da planta. [Angola, Deserto do Namibe; fotografia do autor.]



FIGURA I.1.7. Caules articulados de *Casuarina equisetifolia* (Casuarinaceae). N.b.: folhas verticiladas escamiformes, muito curtas. [Cortesia de Paulo Araújo.]

As raízes inserem-se, geralmente, no colo (região de encontro do caule com o sistema radicular) ou em outras raízes. As **raízes adventícias** (*adventitious roots*), por definição, são emitidas por raízes lenhosas ou inserem-se em qualquer ponto da parte aérea, sobretudo nos nós dos caules, imediatamente abaixo da inserção das folhas (v. «Tipos de raízes»). As raízes distinguem-se dos caules por possuírem uma **coifa** (ou caliptra) na extremidade e pela ausência de nós e entrenós. As raízes jamais possuem folhas, embora, por vezes, possam diferenciar gemas adventícias que, mais tarde, dão origem a novos caules e folhas. Os caules de origem radicular são designados nas plantas lenhosas por **pôlas**, **rebentões radiculares** ou **drageões**, e nas plantas herbáceas vivazes por **rebentos radiculares**

As folhas inserem-se, num padrão regular, obliquamente nos **nós** (= verticilos caulinares; *node*) (Figuras I.1.4-D e I.1.5). O **entrenó** (*internode*) corresponde à porção de caule entre dois nós sucessivos. Nas éfedras (Ephedraceae) e nas casuarinas (Casuarinaceae) os entrenós destacam-se com facilidade — são articulados (Figura I.1.7). Na axila de cada folha encontra-se, geralmente, pelo menos uma **gema** (v. «Gemas»; *bud*), i.e., um aglomerado de células indiferenciadas com capacidade de se multiplicarem indefinidamente (v. «Meristemas»), envolvido por esboços de folhas, complementado, ou não, por um revestimento externo de folhas de proteção escamiformes (catafilos; «v. Tipos de filomas»). A queda das folhas deixa uma **cicatriz folhear**^[1] (*leaf scar*) no nó, cuja forma tem valor diagnóstico em algumas famílias de plantas com flor (e.g., Moraceae e

Juglandaceae; **Figura 215-E**).

Na extremidade distal dos ramos, situam-se uma **gema apical** (*apical bud*) e, no seu interior, um **meristema apical caulinar**. As **gemas axilares** (*axillary buds*) e os respetivos **meristemas axilares** localizam-se, como se depreende do termo, na axila das folhas (Figuras I.1.4-D e I.1.5). Os meristemas apicais alongam os caules; os meristemas axilares ramificam-nos.

Nas plantas com semente, a formação do corno inicia-se com a germinação da semente e, implicitamente, com a retoma do crescimento do embrião. O corno embrionário consta de (Figuras I.1.4-B):

- **Radícula** (raiz embrionária; *radicle*) – esboço de raiz;
- **Cotilédones** (*cotyledon*) – filomas embrionários ricos em reservas ou com uma função haustorial (v. «Embrião»);
- **Plúmula ou gémula** (*plumule*) – esboço de caule com folhas embrionárias envolvendo o meristema apical embrionário.

Nas eudicotiledóneas, os entrenós situados abaixo e acima dos cotilédones são conhecidos, respetivamente, por **hipocótilo** (*hypocotyl*) e o **epicótilo** (*epicotyl*). Nas Poaceae, o primeiro entrenó do caule acima do escutelo^[2] (v. «Semente e germinação do milho-graúdo») merece uma designação especial: **mesocótilo** (*mesocotyl*). O colo corresponde à zona de transição entre a raiz e o caule. Na semente, como se verá, o embrião está acompanhado por tecidos de reserva, e o conjunto «embrião + tecidos de reserva» protegido por um tegumento.

O corpo de plantas e animais: estudo comparativo

A evolução das plantas (Archaeplastida) ocorreu numa etapa precoce da história evolutiva dos eucariotas. Os estudos filogenómicos suportam a hipótese da origem dulçaquícola da endossimbiose fundadora da linhagem dos eucariotas fotossintéticos e situam a sua evolução na primeira metade do Paleoproterozoico, há ~2100 Ma; o ancestral comum das plantas atuais, i.e., o grupo-coroa das arqueplastidas, terá ~1900 Ma (Sánchez-Baracaldo et al., 2017)^[3]. Por conseguinte, plantas e animais atuais evoluem independentemente há mais de 2000 Ma, consolidando a sua separação no momento em que a cianobactéria ancestral de todos os cloroplastos ficou retida e se reproduziu no interior da alga primordial. Enquanto os animais prosseguiram na senda da heterotrofia herdada do último ancestral comum aos dois clados, as plantas exploraram as oportunidades evolutivas abertas pela autotrofia. Estão em causa duas formas antitéticas de obter energia. Não surpreende, por isso, que a ontogénese e a estrutura do corpo dos animais e das plantas sejam tão diferentes.

Exploremos o que mais os distingue.

Fotoautotrofia vs. heterotrofia

As plantas, tal como todos os seres vivos que povoam o planeta Terra, são máquinas biológicas e, como tal, estão sujeitas à segunda lei da termodinâmica: para crescerem, reproduzirem-se ou, simplesmente, para permanecerem vivas, consomem e dissipam energia. Uma interrupção no abastecimento de energia traduz-se numa desorganização das células e na morte dos indivíduos. Os animais são heterotróficos: obtêm a energia de que necessitam e constroem o seu corpo a partir de compostos orgânicos complexos adquiridos por ingestão. As plantas têm um metabolismo energético distinto – são seres **fotoautotróficos**[\[4\]](#): pela intervenção da molécula verde, a clorofila, no processo da fotossíntese, sequestram a energia solar sob a forma de energia química (ATP) e poder redutor (NADPH). As plantas gastam menos energia por unidade de biomassa para se manterem vivas do que os animais.

As plantas têm um **anabolismo completo**: sintetizam 100% dos seus aminoácidos, proteínas, lípidos, ácidos nucleicos, vitaminas e outras biomoléculas a partir da energia química e do poder redutor disponibilizados pela fotossíntese, mais a água, CO₂ e 20 substâncias minerais simples (e.g., K⁺ e NO₃⁻) absorvidas pelas raízes (Wise & Hooper cit. Crang et al. 2018). Os animais dependem de um vasto número de substâncias extraídas do corpo dos vegetais ou animais que lhes servem de alimento, ou dos resíduos por eles produzidos. Por exemplo, o corpo humano sintetiza apenas 11 dos 20 aminoácidos proteínogénicos (que fazem parte das proteínas), estando todos eles disponíveis nas plantas.

Embora seja a fonte primária de toda a matéria orgânica e energia que percorre os ecossistemas terrestres, a fotossíntese é um processo de conversão energética pouco eficiente. O máximo teórico da eficiência de conversão da energia solar incidente total em energia armazenada sob a forma de biomassa é de 4,6% nas plantas C3 e 6% nas plantas C4 (Zhu et al., 2008). Este valor é substancialmente mais baixo no campo porque as plantas jamais crescem em condições ecológicas ótimas. Em contrapartida, a eficiência da conversão da energia solar total em energia elétrica em painéis solares fotovoltaicos experimentais atingiu os 47,6%, e ronda os 17-20% nos modelos comerciais (Schygulla et al., 2022). Os livros de bioquímica dizem-nos que a oxidação da glucose – o processo fundamental de produção catabólica de energia química da célula eucariota – é bem mais eficiente: cerca de 40%, um valor superior a um motor a combustão (ca. de 30%). As plantas necessitam de grandes superfícies de captação e conversão de energia luminosa expostas ao sol para satisfazerem as suas necessidades energéticas; os animais prosperam com concentrados de energia química.

Transporte de fluídos aquosos e mobilidade celular

A água é o constituinte maioritário de todos os seres vivos. Porém, o papel da água na fisiologia das plantas não tem equivalente animal. Por não terem tecidos musculares capazes de gerar força, as plantas evoluíram de modo a tirar partido das propriedades físicas da água para realizar trabalho. A transpiração resultante da diferença entre a energia da água do solo e da atmosfera é

suficiente para pôr em marcha um sistema circulatório, e elevar a água pelo xilema mais de 100 m acima do solo numa *Sequoia*. Mais de 95% da água transportada pelo xilema regressa à atmosfera pelos estomas; as plantas terrestres contribuem, anualmente, com cerca de 10% do vapor de água da atmosfera (Hanson, 1991). A força gerada pela concentração diferencial de solutos através de membranas semipermeáveis – força osmótica – propulsiona a seiva floémica. Quando combinada com o relaxamento diferencial por via enzimática da parede celular controla a expansão celular, o crescimento e várias formas de movimento (Cosgrove, 2016). Enquanto os animais usam os músculos para bombear, puxar e empurrar, as plantas servem-se da água para bombear, empurrar e expandir células vivas e órgãos (Crang et al., 2018).

A migração celular a longa distância no interior do corpo é uma característica animal. O sangue, por exemplo, transporta vários tipos celulares, enquanto a seiva das plantas é uma solução aquosa diluída acelular. Os anterozoides das ‘plantas de esporulação livre’, do ginkgo e das cicas, e as células constituintes do tubo polínico das restantes gimnospermas e das angiospermas são as únicas exceções vegetais conhecidas (v. «Fase progâmica»). A evolução da parede celular explica, pelo menos em parte, a imobilidade das células vegetais.

Esta imobilidade faz com que a orientação das divisões celulares a nível meristemático estabeleça a posição espacial das células-filhas no contexto dos órgãos em desenvolvimento. A posição das células, por sua vez, condiciona a sua diferenciação. As células vegetais são capazes de «percecionar» a sua posição relativa nos meristemas e, em face disso, modular o perfil de expressão genética e diferenciar-se num tipo celular adequado (Kwak et al., 2005; Singh & Bhalla, 2006).

Perceção das condições ambientais e comunicação

Os seres vivos estão expostos a inúmeros fatores de stresse ambiental como a presença de competidores, de parasitas, de herbívoros ou de predadores, a condições extremas de secura, calor e frio, ou a desequilíbrios nutricionais no solo ou nos alimentos ingeridos. A reação e a sobrevivência ao stresse ambiental dependem, necessariamente, da perceção do ambiente exterior e da comunicação interna entre as partes (e.g., entre órgãos).

Os sistemas de perceção ambiental das plantas são extraordinariamente diversos e sofisticados. As plantas são sensíveis a sinais físicos (e.g., às alterações da qualidade da luz, temperatura, ao toque e ao consumo de partes) e químicos (e.g., disponibilidade de nutrientes no solo, substâncias químicas libertadas por parasitas ou pelos caules e raízes das plantas vizinhas). A comunicação interna da leitura do ambiente exterior envolve, sobretudo, a emissão de sinais químicos que circulam pelo floema; e.g. aumento súbito da disponibilidade de fotoassimilados, fito-hormonas, mRNA e vários tipos de RNA não codificante (Kehr & Kragler, 2018). Certos mecanismos de comunicação têm características análogas aos impulsos nervosos animais; e.g., sinais de glutamato transmitidos ao longo do floema em resposta ao ataque de fitófagos (Toyota et al., 2018) ou os impulsos elétricos ao longo dos feixes vasculares nas folhas sujeitas a pressão mecânica (T. H. Yang et al., 2023). A evidência sugere até que a resposta das plantas a sinais

ambientais é condicionada por experiências passadas, um fenómeno designado por *priming* (preparação) (Calvo et al., 2020). Através de alterações epigenéticas (modificações na cromatina que não alteram a sequência de ADN), uma planta que sofreu um ataque prévio consegue reagir mais rápida e vigorosamente a um novo ataque, demonstrando uma forma de "memória" bioquímica sem necessidade de armazenamento neural (Lin et al., 2022). Pese embora a natureza descentralizada do corpo das plantas, só assim se explica que os estragos provocados por insetos desencadeiem respostas por antecipação em outras folhas, ou que o crescimento de uma árvore após a perda de partes se faça de forma equilibrada.

A comunicação entre indivíduos também é adaptativa. Foi provado que as plantas comunicam entre si, através de exsudados radiculares, reconhecendo o grau de parentesco genético da vizinhança, e que essa comunicação influencia o crescimento e a forma (Chen et al., 2012). As plantas emitem também compostos voláteis de aviso ao nível da canópis perante um ataque de parasitas e herbívoros (Ueda et al., 2012), e as raízes de indivíduos compatíveis enxertam-se umas nas outras, trocando todo o tipo de moléculas orgânicas (Lev-Yadun & Sprugel, 2011). Para além do contacto físico direto, a comunicação subterrânea é amplificada pelas **redes micorrízicas comuns** (*Common Mycorrhizal Networks*). Os fungos simbiontes, cujas hifas conectam as raízes de múltiplos indivíduos, funcionam como "autoestradas" biológicas, permitindo a transferência de carbono, azoto e sinais de alerta químicos entre árvores vizinhas, mesmo de espécies diferentes (Simard, 2018). A comunicação de sinais de alerta é popularmente conhecida como **Wood Wide Web**. Embora a interpretação destes fluxos de massa, energia e informação como atos de "altruísmo" seja contestada, a existência da rede física de partilha é um facto ecológico. Estudos recentes mostram que as plantas, além dos compostos voláteis, são capazes de emitir ultrassons relacionados com a hidratação celular ou o ataque de insetos fitófagos, específicos para cada espécie vegetal e tipo de stresse, sendo expectável que sejam detetados por indivíduos coespecíficos ou não (Khait et al., 2023). A comunicação entre as plantas é um tema de ponta da fisiologia vegetal.

A perceção, a comunicação e a resposta a sinais ambientais é um pressuposto para persistência da vida num planeta em constante mudança. Embora o propósito seja o mesmo, as variáveis ambientais percecionadas, e os mecanismos e órgãos envolvidos, a informação extraída e as respostas são distintos nos animais e nas plantas. As plantas não têm paladar nem audição e os animais não sentem a falta de nutrientes minerais no solo. O fitocromo das plantas e o olho dos vertebrados são sensíveis à luz mas evoluíram de forma independente: não geram a mesma informação e muito menos as mesmas respostas. As plantas não têm um sistema nervoso como os animais e um cérebro a centralizar o processamento da informação sensorial. A biologia «sensorial» de animais e plantas não é homóloga. O «mundo sensível» das plantas e dos animais têm pouco em comum.

Por falta de um vocabulário adequado, a descrição dos «sentidos» das plantas é frequentemente feita com termos e conceitos importados da zoologia ou da psicologia humana, um facto que tem dado origem a sérios equívocos. É mais correto dizer que as plantas percecionam e respondem a estímulos exteriores, alguns deles sentidos, mas de outra maneira, pelos animais; e.g., temperatura, humidade do ar, comprimento do dia, intensidade da luz. Defender que as plantas conversam com outros organismos e entre si usando os compostos orgânicos voláteis como o seu alfabeto, que são inteligentes ou que têm sentimentos (e.g., medo, compaixão) são abusos

grosseiros da metáfora (Calvo et al., 2020; Loreto & D'Auria, 2022; Wohlleben, 2017).

A inteligência vegetal – um tema na moda em alguns meios ligados à botânica – é definida do seguinte modo: «qualquer tipo de comportamento intencional e flexível que seja benéfico e permita ao organismo atingir o seu objetivo» (Calvo et al., 2020). Algumas bactérias detetam a iminência de um stresse ambiental pela intervenção de proteínas sensíveis à luz (Hatfield et al., 2023) – são também inteligentes? A inteligência é um atributo animal, conforme se depreende numa das definições mais citadas da psicologia – «a inteligência é uma capacidade mental muito geral que, entre outras coisas, envolve a capacidade de raciocinar, planear, resolver problemas, pensar abstratamente, compreender ideias complexas, aprender rapidamente e aprender com a experiência» (Gottfredson, 1997). Pela repetição arbitrária, a metáfora ganha novos significados inadequados para a descrição e compreensão da realidade.

Volume e superfície nas plantas

A química da vida é essencialmente uma química do carbono. O CO_2 , o nutriente carbonado das plantas, é absorvido do ar pelos caules primários e pelas folhas. O ar é uma solução gasosa à base de azoto, com uma concentração muito baixa de CO_2 : 0,042% em volume (420 ppm). Como se referiu antes, a fotossíntese é intrinsecamente ineficiente. A otimização evolutiva da absorção da luz e do CO_2 fez-se através do aumento da superfície em detrimento do volume da parte aérea (maximização da relação superfície/volume). Portanto, as folhas laminares são uma adaptação à captura de luz e à assimilação de CO_2 .

Os restantes nutrientes que compõem a massa das plantas são maioritariamente absorvidos pelas raízes de uma solução igualmente muito diluída – a água do solo –, ou extraídos da superfície dos minerais e da matéria orgânica do solo. O sistema radicular foi sujeito a pressões de seleção análogas. A captura de nutrientes, sobretudo de baixa mobilidade, como o fósforo, depende da exploração de um grande volume de solo por uma extensa rede de raízes cilíndricas. Neste caso, o aumento da relação superfície/volume fez-se à custa da minimização do diâmetro das raízes.

Num trabalho clássico de quase um século, com plantas de centeio (*Secale cereale*) cultivadas durante 4 meses numa caixa de solo de ca. $0,1 \text{ m}^3$, Dittmer (1937) calculou que o comprimento total das raízes atingia 622,8 km e o dos pelos radiculares 10.628 km, com uma superfície total de 639 m^2 , contribuindo os pelos radiculares com cerca de 400 m^2 . Hallé (2002) estimou que a superfície externa da parte aérea (caules + folhas) de uma árvore com 40 m de altura possa ultrapassar 1 ha. A superfície das raízes é ainda maior. A relação superfície da parte aérea/superfície da parte subterrânea é muito variável; Hallé (2002) refere um valor meramente indicativo de 1:130. Assim sendo, a superfície externa das raízes dessa árvore de 40 m pode atingir os 130 ha! Este valor é substancialmente maior se for contabilizada a superfície das hifas dos fungos micorrízicos (v. «Micorrizas»).

Os animais como seres unitários

Os animais (metazoários) são, genericamente, organismos unitários (= não modulares). Esta classificação fundamenta-se em três razões: (i) ao contrário das plantas, o corpo animal não

resulta da acumulação reiterada de unidades multicelulares discretas (módulos); (ii) as partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente e funcionalmente integradas; e (iii) os animais exibem um crescimento e uma estrutura determinados.

O produto da embriogénese animal é, em essência, uma versão em escala reduzida de um indivíduo adulto, com a organogénese já iniciada. As estruturas externa e interna dos animais unitários – e.g., o sistema vascular, o número de membros e a posição espacial do aparelho digestivo ou dos pulmões de um mamífero ou de uma ave – mantêm-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embrionário (Figura 1.8). Adicionalmente, o volume e a massa do corpo estabilizam ao atingir o estado adulto. Mesmo os **insetos holometábolos**[5], apesar de sofrerem modificações estruturais profundas durante o desenvolvimento, transitam de forma determinada entre os estádios de ovo, larva, pupa (ou crisálida) e adulto, sendo a morfologia final (o imago) definitiva. Nos animais adultos, as células estaminais têm a função primária de repor células especializadas de duração limitada (e.g., células sanguíneas ou epidérmicas) (Baürle & Laux, 2003). Em contraste, como se verá, as plantas possuem um corpo morfológicamente flexível onde as células estaminais geram continuamente novos órgãos.

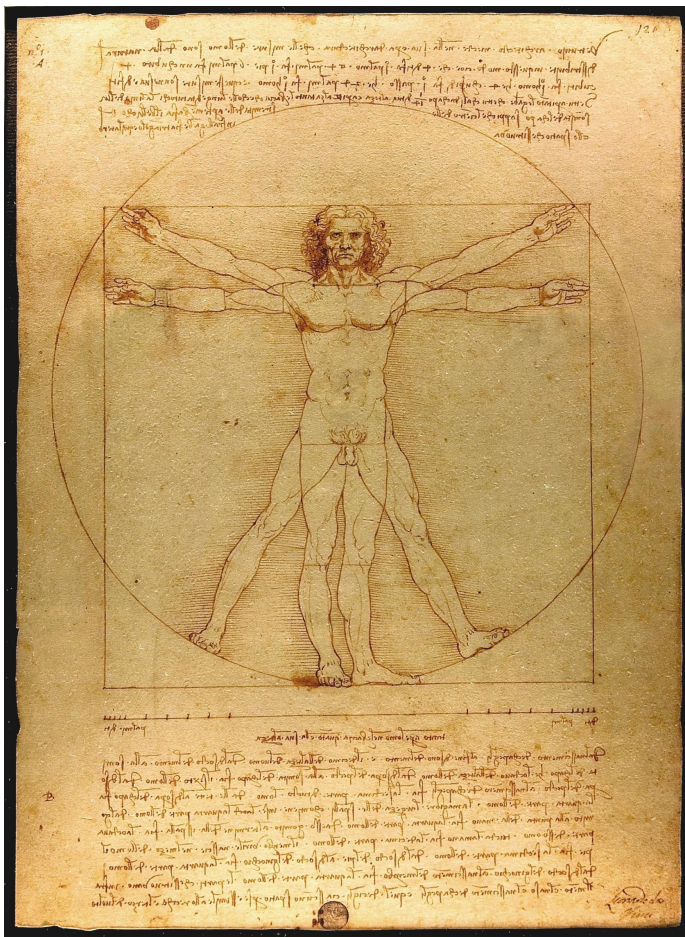


FIGURA I.1.8. O corpo animal. As partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e têm, aproximadamente, a mesma idade. As estruturas externa e interna encontram-se sob forte controlo genético, mantendo-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embrionário. Genericamente, os seres humanos adultos são mais semelhantes entre si do que duas plantas coespecíficas. O Homem Vitruviano de Leonardo da

Vinci (ca. 1490) é uma representação fidedigna das proporções da forma humana; uma tarefa difícil de replicar com o corpo variável de muitas plantas. [Wikimedia Commons.]

As partes constituintes do corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e possuem, aproximadamente, a mesma idade, ainda que coexistam células em diferentes estádios de renovação. Esta estrutura é hierarquizada por ser constituída por um elevado número de tipos celulares especializados – no Ser Humano, cerca de 400 grandes tipos celulares distribuídos por 60 tipos de tecidos (Hatton et al., 2023) –, os quais se organizam, por sua vez, em órgãos e sistemas com funções definidas e permanentes. A organização hierárquica e a interdependência funcional são tão profundas que os indivíduos necessitam da totalidade, ou da quase totalidade, das suas partes para a manutenção da vida. Um vertebrado não sobrevive sem coração e a falta de um membro locomotor, por exemplo, compromete seriamente o seu sucesso reprodutivo. Esta integração estende-se à morfologia e às relações forma-função, a tal ponto que os paleontólogos de vertebrados conseguem reconstruir esqueletos, corpos e ecologias a partir de fragmentos dispersos de poucos ossos e dentes – um privilégio raro em paleobotânica (Cronquist, 1988).

Existe uma correlação inversa universal entre a especialização funcional das células e a sua totipotência. Por conseguinte, em condições normais, os tipos celulares animais muito especializados são incapazes de reverter à condição de célula estaminal. Este facto ajuda a explicar por que razão a regeneração de partes perdidas por efeito da idade, doença, acidente ou predação (e.g., morte de células neuronais, necrose de tecido cardíaco, ou a perda de membros) é muito limitada nos grupos animais de simetria bilateral. Nas plantas, pelo contrário, a desdiferenciação – a reversão de células diferenciadas para a condição meristemática – é um evento comum (v. «Meristemas»).

A dimensão e as estruturas interna e externa dos seres unitários encontram-se sob um rigoroso controlo do genoma (o plano corporal ou *bauplan*), sendo, por isso, pouco plásticas face a fatores ambientais. O número e a forma dos órgãos reprodutivos nos animais são determinados numa fase embrionária. Independentemente da disponibilidade de recursos, o número de órgãos e a sua disposição espacial são constantes – nos mamíferos existem apenas um coração, dois rins e quatro membros (dois anteriores e dois posteriores). As plantas, por sua vez, produzem órgãos vegetativos (e.g., filídios, raízes, caules e folhas) e órgãos reprodutivos (e.g., anterídios, cones e flores) em número variável e, frequentemente, de forma escalonada ao longo do tempo. Consequentemente, o corpo dos animais, ao contrário do corpo das plantas, possui uma capacidade muito limitada de ajuste estrutural à disponibilidade de recursos. Este ajustamento ocorre, antes, ao nível da população através de variações na densidade populacional: os animais multiplicam-se com celeridade quando o alimento abunda; na escassez, migram ou sofrem mortalidade em massa.

O movimento nas plantas e animais

Quando o alimento escasseia, os animais não têm outra opção senão mover-se – mudar de lugar. A heterotrofia é indissociável da locomoção. A capacidade de deslocação é igualmente uma resposta-chave dos animais a outros tipos de stresse causados, por exemplo, pela sazonalidade ambiental,

pela predação ou pelo parasitismo. Alguns grupos de animais são secundariamente sésseis (evoluíram a partir de ancestrais móveis) durante grande parte do seu ciclo de vida. Para se alimentarem, dependem da deslocação do alimento na sua direção. Os corais (Cnidaria: Octocorallia) e as anémonas (Cnidaria: Hexacorallia) dispõem de tentáculos móveis arranjados em torno de uma abertura oral para capturar as presas que circulam na sua vizinhança.

À exceção de fases muito precisas e breves do seu ciclo de vida, sob a forma de semente ou de pólen (dispersão), a natureza sésstil das plantas impede-as de migrar em resposta a um ambiente em permanente mudança. As plantas não possuem membros ou apêndices de locomoção como os animais, nem conseguem desenraizar-se para se fixarem novamente noutra local do solo. Ainda assim movimentam-se, mas de um outro modo e sem mudar de lugar: crescendo.

Designa-se por tropismo o crescimento direcional de órgãos vegetais em resposta a um estímulo externo. Os tipos principais são o fototropismo, o gravitropismo, o tigmotropismo, o hidrotropismo, o oxitropismo e o eletrotropismo, respetivamente, o crescimento em resposta à luz, gravidade, contacto mecânico, humidade, oxigénio e campos elétricos. Os tropismos são mais exuberantes e diversos na raiz do que no caule. Charles Darwin foi pioneiro no estudo dos tropismos vegetais (Charles Darwin, 1880).

O azoto é absorvido pelas plantas em duas formas de grande mobilidade no solo: os iões nitrato e amónio. A maior parte do azoto mineral penetra na planta arrastado pela água absorvida pelas raízes, de forma passiva, através de um mecanismo designado por fluxo de massa. Portanto, as plantas também dependem do movimento de alguns tipos de nutrientes na sua direção, tal como os corais ou as anémonas dependem da passagem das presas. Por oposição, os nutrientes pouco móveis, como o fósforo, têm de ser ativamente procurados pela interceção das raízes em crescimento no interior do solo.

O crescimento é, então, a forma primordial que as plantas têm de se movimentar em busca de recursos. Este crescimento, embora sujeito a interrupções de vária ordem, persiste durante todo o ciclo de vida – é contínuo. As múltiplas funções do crescimento vegetal serão desenvolvidas adiante (v. «Crescimento indeterminado nas plantas»).

Características e consequências da estrutura modular

As plantas são **organismos modulares** de crescimento indeterminado. Modulares porque constituídos pela repetição de unidades multicelulares discretas, i.e., **módulos** (*modules*), de grande autonomia funcional. A semiautonomia dos módulos permite que o crescimento, ao nível do indivíduo, seja matematicamente modelado de forma análoga a uma comunidade de organismos similares e semi-independentes, em competição por recursos escassos, correspondendo cada «organismo» a um módulo individual. De crescimento indeterminado pelo facto de crescerem continuamente até à senescência/morte, ainda que este crescimento possa ser interrompido por períodos de quiescência ou dormência mais ou menos prolongados em condições ambientais desfavoráveis.

O fitómero

A estrutura modular é morfologicamente evidente na parte aérea do corpo das plantas. As raízes, embora cresçam de forma iterativa, não se decompõem em módulos exteriormente distintos (com nós e entrenós) e têm um crescimento oportunista, dirigido por gradientes de oxigénio, água e nutrientes no solo. Os caules, pelo contrário, são construídos por meio do «encaixe» sucessivo, como numa construção de Lego, de um módulo elementar – o **fitómero** (= metâmero; *metamer*, *phytomer*) – constituído por um entrenó, um nó e uma ou mais folhas com os respetivos meristemas axilares (Figura I.1.9)[7] [8]. O fitómero, por sua vez, organiza-se em módulos de complexidade crescente; e.g., pernaças, sistemas de ramos e ramos.

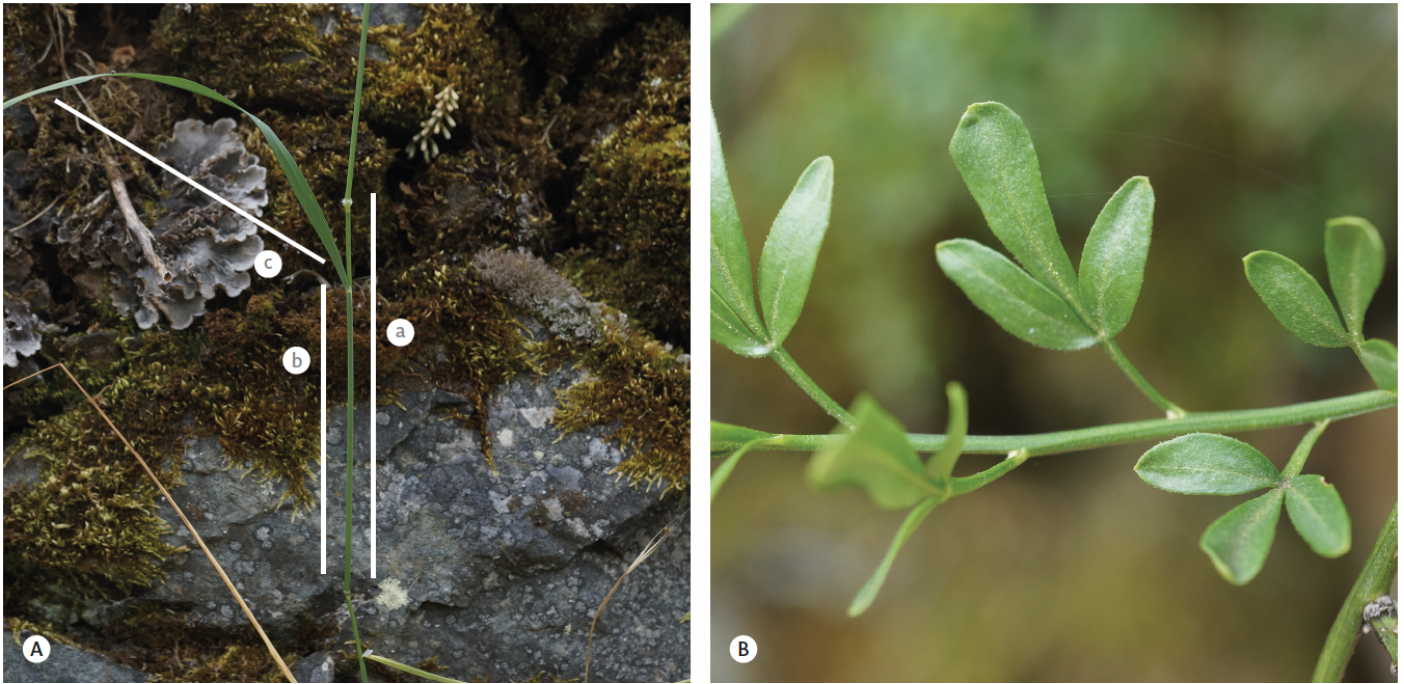


FIGURA I.1.9 Fitómero. A) Fitómero nas monocotiledóneas (numa gramínea): a – fitómero; b – bainha da folha; c – limbo da folha. **B)** Fitómero nas dicotiledóneas (*Jasminum fruticans*, Oleaceae). [Fotografias do autor.]

As plantas crescem por meio da adição de módulos construídos por meristemas apicais. Durante o ciclo de vida, dentro dos limites impostos a cada momento pela genética, ajustam o número, a disposição espacial, a forma dos módulos e, por vezes, a sua identidade, às condições ambientais (e.g., temperatura) e à disponibilidade de recursos (e.g., água, luz e nutrientes).

Uma planta de trevo-branco, intensamente desfoliada por mamíferos, adquire folhas pequenas, entrenós curtos e hábito prostrado (Figura I.1.10)[9]. Sob uma segura edáfica extrema, muitas plantas reduzem o número de partes aéreas, rejeitam ramos (v. «Cladoptose») e/ou folhas e, eventualmente, alteram a identidade dos módulos antecipando ou atrasando a produção de flores. O sistema radicular é igualmente deprimido e parcialmente descartável sob stresse (v. «Plasticidade fenotípica do sistema radicular»). Estima-se que 90% das plantas lenhosas são capazes de descartar partes do corpo em condições de stresse extremo, como se refere adiante, a «Setorização hidráulica» tem um papel-chave neste processo (Salguero-Gómez & Casper, 2011).

Por norma, quando as condições ambientais são propícias e os recursos abundantes, os meristemas caulinares ativos são mais numerosos, o número e o comprimento dos módulos aumentam, os caules são mais ramificados e longos, e, atingida a fase reprodutiva, as inflorescências são mais numerosas e com mais flores. Em condições de elevado stresse ambiental, são construídos menos módulos e estes são mais curtos, e as plantas têm um hábito mais congestionado e podem rejeitar partes do corpo. As alterações induzidas pelo ambiente na morfologia externa, mas também na fisiologia ou no programa ontogenético, ainda que mediadas pelo aparato genético, caem no conceito de **plasticidade fenotípica** (*phenotypic plasticity*) [10].



FIGURA I.1.10. Plasticidade fenotípica dos módulos. Plantas de trevo-branco (*Trifolium repens*, Fabaceae) não perturbadas (A) e intensamente perturbadas pela herbivoria (B). As plantas sujeitas a desfoliação intensa e contínua têm folíolos pequenos, pecíolos curtos frequentemente peludos e estolhos finos com entrenós curtos. Estas características regridem com a suspensão do pastoreio (Brougham 1958). *N.b.*: a dimensão das inflorescências e das flores é largamente independente da pressão de pastoreio – não são plásticas como o corpo vegetativo. [Fotografias do autor.]

Setorização hidráulica

Em muitas espécies de plantas, o sistema de transporte não funciona como uma rede de distribuição homogénea de água e solutos, mas sim como uma rede de unidades hidráulicas independentes, com conexões diretas e restritas entre raízes, tronco, pernas e ramos específicos. Esta segmentação do corpo da planta designa-se **setorização hidráulica** (*hydraulic sectoriality*). Este fenómeno explica, em boa parte, a semiautonomia funcional dos módulos vegetais a várias escalas (Salguero-Gómez & Casper, 2011).

Assim, um ramo maduro é interpretado como um setor da planta parcialmente autónomo na produção de fotoassimilados, exportando os excedentes (via floema) para os eixos desprovidos de folhas (troncos e pernas) e para as raízes. Importa notar que, devido ao transporte no floema ser fortemente axial (vertical) e a difusão lateral limitada, o ramo abastece, preferencialmente, o

sistema radicular que se encontra na sua linha vertical direta, bem como a porção do tronco e as pernas onde se insere.

Esta arquitetura tem implicações práticas: a poda de um ramo de grandes dimensões traduz-se, frequentemente, numa redução do crescimento secundário (em espessura) desse lado específico da árvore, fazendo com que o tronco ou as pernas adjacentes se tornem assimétricos em corte transversal (Sprugel et al., 1991). A distribuição de fotoassimilados também não é uniforme no sentido vertical. Durante a formação de árvores jovens, a eliminação precoce de ramos laterais baixos (na tentativa de definir demasiado cedo o fuste e a copa definitiva) gera troncos delgados e cilíndricos, frágeis e sensíveis ao vento. Manter estes ramos laterais temporários (ou mesmo "ramos ladrões" controlados) por um ou dois anos é uma boa opção técnica para estimular o espessamento da base e obter troncos precocemente sólidos.

A setorização hidráulica possui um elevado valor adaptativo em ambientes de disponibilidade hídrica limitada ou irregular. Ela circunscreve a propagação de embolias (falhas no xilema) a setores específicos da copa e otimiza o uso de recursos, permitindo à planta "rejeitar" módulos (ramos/raízes) que explorem áreas de solo demasiado secas, sem comprometer o resto do indivíduo. Consequentemente, a arquitetura vascular segmentada incrementa a probabilidade de sobrevivência e retarda a senescência do organismo como um todo, permitindo ainda confinar a entrada de um patógeno ou toxina numa parte restrita: sacrifica-se o módulo para salvar o indivíduo. A setorização hidráulica e propiorceção, claro, não têm um equivalente animal.

Identidade dos módulos

A identidade dos módulos depende do programa genético expresso a nível meristemático. Um meristema apical caulinar pode começar por produzir módulos com folhas juvenis, em seguida com folhas maduras, depois com brácteas e, finalmente, com as peças da flor. Os novos fitómeros de um caule podem surgir engrossados e diferenciar um tubérculo, ou serem muito curtos e organizarem-se numa roseta de folhas. Muitas plantas anfíbias, como os ranúnculos aquáticos (*Ranunculus* subgén. *Batrachium*, Ranunculaceae), transitam abruptamente de um programa ontogenético para outro, de acordo com a maior ou menor disponibilidade de água livre, exibindo fenótipos alternativos adaptados a habitats terrestres ou aquáticos (Kim et al., 2018). Geralmente, o câmbio de identidade dos módulos é gradual na conversão das folhas juvenis em adultas e abrupto na diferenciação da flor (v. «Juvenilidade. Indução e diferenciação florais»). A mudança de programa é controlada por uma combinação diversa de fatores endógenos (e.g., determinados pela idade ou pela direção dos ramos) ou exógenos (e.g., qualidade da luz, disponibilidade de água no solo, fotoperíodo ou temperatura) (Mathews & Kramer, 2012). A identidade, por sua vez, dita a sensibilidade dos módulos ao ambiente; por exemplo, os módulos vegetativos são mais plásticos do que os florais, portanto, o ambiente tem grande influência no desenho do corpo vegetativo, mas menor na estrutura da flor.

No âmbito da biologia do desenvolvimento, a sequência de instruções genéticas expressas a nível meristemático – mais ou menos integradas a diferentes escalas, do raminho até ao indivíduo como um todo –, que orquestra o desenvolvimento de um indivíduo ou de parte dele, constitui o **programa ontogenético**. O programa ontogenético responde ao ambiente, mostra alguma plasticidade ambiental – esta plasticidade ontogénica [\[11\]](#) [\[12\]](#), **plasticidade desenvolvimental**,

ontogenic plasticity) é uma componente da plasticidade fenotípica (Charles-Dominique et al., 2012).

Totipotência celular

A natureza sésil das plantas expõe-nas a todo o tipo de danos físicos. Embora a reposição dos módulos perdidos ocorra primariamente a partir de meristemas pré-existentes, estes nem sempre estão disponíveis no local da lesão. Reside aqui a importância da **totipotência celular** (*cellular totipotency*): a capacidade de uma única célula vegetal de se **desdiferenciar** (retornar a uma condição meristemática), proliferar e rediferenciar em todos os tipos de células necessários para reconstruir uma planta funcional (Sugimoto et al., 2011). Por conseguinte, a estratégia de construção modular das plantas está intrinsecamente ligada à totipotência celular (Hallé, 2002).

O corpo das plantas contém um vasto número de células somáticas totipotentes no tecido fundamental que enche os seus órgãos (v. «Tecidos definitivos simples»). Quando uma árvore, por qualquer motivo, perde uma fração significativa da sua copa, ativam-se gemas dormentes e/ou diferenciam-se gemas adventícias a partir de células totipotentes, que iniciam a reconstrução da região danificada. Em casos extremos, a copa de uma árvore pode ser totalmente eliminada e em seguida restaurada.

Um exemplo prático é a técnica da rolagem (poda drástica) aplicada aos castanheiros afetados pela doença da tinta (*Phytophthora cinnamomi*, Heterokontophyta). Ao eliminar a copa, estimula-se a emissão de novos rebentos vigorosos e, conseqüentemente, a formação de raízes sãs (v. «Setorialização hidráulica»), contendo o avanço da doença no sistema radicular; poucos anos depois, as árvores apresentam uma nova copa e um sistema radicular parcialmente renovado. De igual modo, muitas oliveiras e árvores seculares de parques históricos passaram por vários ciclos de eliminação e reposição da canópia por meio de ramos epicórmicos (v. «Ramos epicórmicos»). Conclui-se, assim, que a capacidade de reprogramação das células parenquimatosas para uma condição meristemática, aliada à estrutura modular, é o segredo da facilidade com que as plantas compensam a perda de órgãos.

Mecanismos análogos envolvendo a totipotência celular explicam a facilidade com que as plantas se propagam vegetativamente, em condições naturais ou pela ação do homem, através de fragmentos de caules, de raízes ou folhas, ou recorrendo a gemas isoladas e aglomerados celulares nas modernas técnicas de micropropagação. Como observou, no final do séc. XIX, o célebre naturalista francês Jean-Henri Fabre: «No que aos animais diz respeito, na imensa maioria dos casos, dividir significa destruir; nas plantas, dividir é multiplicar» (Mancuso, 2023). Graças a esta capacidade, algumas espécies lenhosas (que regeneram por rebentos de raiz ou de touça) e as plantas herbáceas com intensa propagação clonal (e.g., por afilhamento, rizomas ou bolbos) são virtualmente imortais, uma vez que as partes que colapsam são continuamente substituídas por módulos novos.

Genet e ramet

A arquitetura modular e a frequência da propagação vegetativa na natureza impõem uma distinção terminológica fundamental entre duas categorias de individualidade nas plantas: o *genet* (**indivíduo genético**) e o *ramet* (**unidade modular**) (Klimešová, 2025). O *genet* refere-se à

totalidade da biomassa com origem num único zigoto, independentemente das suas partes estarem, ou não, fisicamente conectadas; o *ramet* constitui a unidade modular potencialmente independente capaz de sobrevivência autónoma se separado da planta-mãe. Esta distinção é crucial em ecologia, uma vez que a contagem de *ramets* está correlacionada com a densidade e a biomassa, enquanto a contagem de *genets* avalia a diversidade genética da população.

A maior árvore do mundo em biomassa — e o organismo vivo mais pesado do planeta — é o Pando, um indivíduo clonal de choupo-tremedor (*Populus tremuloides*, Salicaceae) situado no Utah (EUA). Este gigante estende-se por cerca de 43 hectares e possui uma massa estimada de 6.000 toneladas (Grant et al., 1992). Trata-se de um único *genet* constituído por um emaranhado de milhares de *ramets* (neste caso de troncos) que partilham um sistema radicular comum. Fenómenos equivalentes, de muito menor dimensão, são frequentes em numerosos tipos de ecossistemas. Por exemplo, as manchas de *Brachypodium rupestre* (Poaceae) e de *Urtica dioica* (Urticaceae) numa pastagem de montanha, ou um bosquete de *Quercus pyrenaica* (Fagaceae) no NE de Portugal têm em comum serem, frequentemente, constituídos por um único *genet* que se espalha em *ramets* por via clonal.

Numa perspetiva arquitetural, qualquer árvore adulta pode ser entendida conceptualmente de forma análoga: um sistema de *ramets* — traduzidos nos seus ramos principais ou reiterados — elevados acima do solo por um tronco (Hallé, 2002). Deste modo, a canópis arbórea possui uma natureza intrinsecamente clonal, replicando acima do solo a estratégia de ocupação do espaço que o Pando ou uma gramínea rizomatosa aplicam à superfície do solo.

A enxertia é uma modalidade de propagação vegetativa, omnipresente na agricultura para multiplicar genótipos desejados. Contudo, este processo não é exclusivo da intervenção humana. Sabe-se hoje que a **enxertia natural** (*natural grafting*) entre raízes — e, mais raramente, entre ramos aéreos — é frequente em povoamentos de plantas lenhosas coespecíficas ou evolutivamente próximas (Mudge et al., 2009). A **enxertia radicular** cria uma rede subterrânea comum que permite a partilha de água, nutrientes e fotoassimilados, aumentando a estabilidade mecânica dos indivíduos. Nesta rede cooperativa indivíduos genéticos distintos (*genets*) funcionam como módulos de um sistema maior. Se no caso do Pando um indivíduo atua como uma floresta, aqui a floresta atua como um indivíduo, aumentando a sobrevivência e o sucesso reprodutivo da comunidade (Wohlleben, 2016). A enxertia de raízes, infelizmente, pode funcionar como via de transmissão de patógenos vasculares (e.g., grafiose do ulmeiro).

Em todos os exemplos apresentados, estamos perante um mecanismo de integração funcional sem verdadeiro equivalente nos animais superiores.

Modularidade e plasticidade fenotípica

Neste momento será claro para o leitor que a modularidade e a plasticidade fenotípica associada permitem um fino ajustamento da dimensão, da estrutura e da ontogénese (desenvolvimento) das plantas às condições e recursos ambientais – e uma maximização do sucesso reprodutivo (*fitness*). As plantas têm um corpo flexível em massa, volume e forma. Consoante a sua história de vida, indivíduos coespecíficos da mesma idade podem apresentar tamanhos e fisionomias muito distintos. A plasticidade do corpo das plantas não tem paralelo no reino animal. A genética

condiciona a plasticidade do fenótipo a dois níveis: i) a maior ou menor capacidade das plantas responderem na forma (e na fisiologia) ao ambiente tem determinantes genéticos: os indivíduos, ecótipos, espécies, etc. não são igualmente plásticos; ii) a resposta plástica varia com o estágio de desenvolvimento; num dado instante é supervisionada pela expressão do programa ontogenético codificado nos genes. O papel da epigenética e os custos da plasticidade fenotípica são discutidos no volume sobre evolução das plantas (v. «Adaptação vs. aclimatação»).

Em resumo, o crescimento por módulos e duas das suas consequências – a cladotose e a totipotência celular – são essenciais para as plantas ultrapassarem a heterogeneidade ambiental espacial e temporal e as limitações impostas à captura de recursos pela sua natureza sésil (imobilidade). Pela mesma razão, os animais sésseis geralmente também têm uma estrutura modular (e.g., corais). A dormência (v. «Quiescência e dormência dos gomos», «Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes») e outros mecanismos (e.g., o ciclo de vida anual) desempenham uma função semelhante. Em face da escassez, os animais movem-se em busca de alimento ou morrem; as plantas fazem-se pequenas, deprimem o metabolismo, aquietam-se e, eventualmente, contraem a biomassa viva.

Outras consequências da estrutura modular

A resistência/tolerância à herbivoria das gramíneas pratenses resulta também da sua estrutura modular: os animais herbívoros consomem biomassa aérea, que posteriormente é restituída por meristemas intercalares e/ou por meristemas axilares (v. «Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas»). Em alternativa ou em complemento à reposição, as partes perdidas podem ser compensadas por um crescimento mais vigoroso, mais ou menos descentralizado, de outras (Briske, 1996). Os frutos comerciais têm maior calibre e mais sementes se um número significativo de flores for eliminado com uma poda em verde, por métodos químicos ou por uma geada tardia.

A modularidade e a plasticidade fenotípica a ela associadas têm três consequências adicionais. (i) Ampliam o nicho ecológico ao permitirem a ocupação de novos habitats sem um período de ajustamento genético por evolução adaptativa – uma das razões por que certas espécies são invasoras bem-sucedidas em novos ambientes distintos dos originais (Levin, 2010). As plantas com flor são mais plásticas do que as restantes plantas vasculares ('pteridófitos' + gimnospermas), facto que ajuda a explicar o seu sucesso evolutivo (volume II). (ii) Os módulos evoluem quase de forma independente, sem alterar significativamente o funcionamento das demais partes. Por exemplo, as flores podem estar sujeitas a uma forte pressão de seleção por parte dos polinizadores, enquanto o corpo vegetativo permanece inalterado, em **estase evolutiva**. Nos animais não é assim. Deste modo, a modularidade acelera a adaptação das plantas a novas pressões de seleção, i.e., aumenta a sua capacidade de evoluir (Hansen, 2003). (iii) A competição entre linhagens celulares no interior da própria planta atua como um filtro, eliminando as mutações deletérias antes que cheguem às flores/sementes. Por exemplo, uma linhagem de células somáticas sofre uma mutação deletéria, o ramo da planta onde se encontra pode crescer menos vigorosamente e ser suprimido pelos ramos saudáveis. Por conseguinte, a arquitetura modular não é apenas estrutural, mas também uma estratégia evolutiva de "controlo de qualidade" genético, de **seleção intra-organismo** (ou **seleção diplôntica**) (Pineda-Krch & Fagerström, 1999).

A natureza modular das plantas torna a identificação delas bastante mais complexa do que a dos animais unitários. Esta será uma das razões por que o número de nomes vernáculos tradicionais (não trabalhados pelos taxonomistas como acontece no inglês), cujo conceito coincide com os *taxa* definidos pelos taxonomistas, é geralmente limitado no mundo das plantas. Muitos animais podem ser identificados positivamente com base na silhueta, no tamanho, na cor, na postura corporal ou até no movimento. Por isso, as aves ou os mamíferos são representados em corpo inteiro nos guias de campo. A fisionomia das plantas é francamente menos informativa. A identificação das plantas obriga a uma observação visual de proximidade, por vezes com recurso a lupas de bolso, da inserção e da forma das folhas, dos pelos das folhas e do cálice, da estrutura da flor, dos frutos, entre outros aspetos. Ainda assim, sobretudo em ambientes tropicais, a forma das árvores e dos arbustos pode ser de grande utilidade para determinar a identidade de indivíduos. Quando se observam povoamentos arbóreos em fotografia aérea, ou em contraluz, é relativamente fácil distinguir a silhueta de um castanheiro, de uma tília ou de um pinheiro-manso.

Simetria

A **simetria** (*simetry*), por definição, consiste na repetição regular, geneticamente determinada, de elementos estruturais iguais ou similares (Figura I.1.11). A maioria dos animais, mais concretamente os taxa do clado dos Bilateria (inc. artrópodes e vertebrados), tem uma simetria bilateral dorsiventral definida nas primeiras fases da embriogénese – que emerge diretamente da direcionalidade do seu movimento sob o efeito da força da gravidade (Westerkamp & Classen-Bockhoff, 2007). As patas dos insetos estão sempre dirigidas para a interface com o substrato numa posição ventral. As asas, necessariamente, estão inseridas por cima das patas. As simetrias externas das plantas são bem mais complexas (Quadro I.1.4).

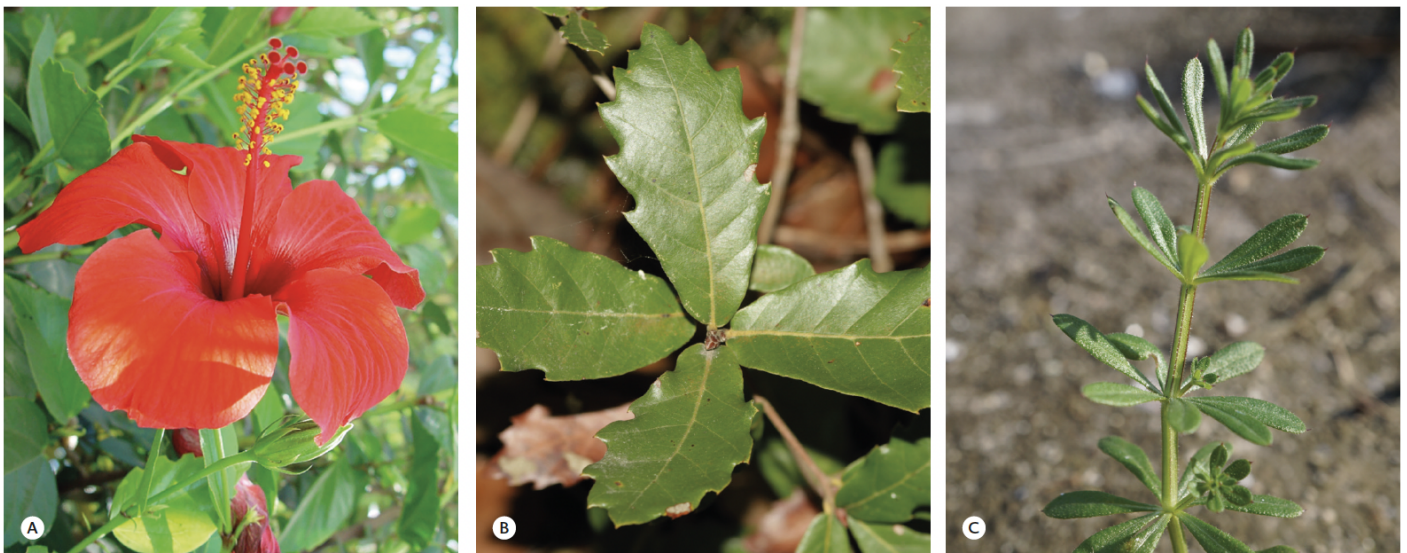


FIGURA I.1.11. Simetria. A) Simetria radial: flor de *Hibiscus rosa-sinensis* (Malvaceae); *n.b.*: estames monadelfos. **B) Simetria bilateral:** folhas dorsiventrais de *Quercus lusitanica* (Fagaceae). **C) Simetria por metameria:** caule de amor-de-hortelão (*Galium aparine*, Rubiaceae). [Fotografias do autor.]

QUADRO I.1.4. Tipos de simetria

Tipo de simetria	Descrição	Exemplo
Simetria por metameria	Repetição de elementos estruturais ao longo de um eixo.	Repetição do módulo elementar caulinar — o <i>fitómero</i> — constituído por um entrenó, um nó e uma ou mais folhas com os respetivos meristemas axilares.
Simetria radial	Repetição de um número variável de elementos estruturais, com um mesmo ângulo, em torno de um eixo.	Flores actinomórficas (e.g., disposição das pétalas em redor do eixo floral ou recetáculo) e a disposição radial dos tecidos no caule e na raiz.
Simetria bilateral	Repetição de elementos estruturais nos dois lados de um plano de simetria. É a simetria predominante no reino animal.	Flores zigomórficas (com apenas um plano de simetria) e folhas dorsiventrais. É muito comum nas flores polinizadas por insetos.

As regras das simetrias por metameria e radial codificadas no genoma controlam a disposição espacial dos módulos elementares que constituem o corpo das plantas (fitómeros). A forma dos indivíduos resulta da interação dessas regras com o ambiente – e.g., com a disponibilidade de luz, água e nutrientes no solo –, existindo, para tal, sensores especializados das características ambientais (e.g., fitocromo). Uma programação completa do corpo das plantas, além de incompatível com a volatilidade temporal intrínseca dos habitats das plantas e com os riscos criados pela imobilidade, exigiria muito mais informação genética do que a requerida na programação da metameria, das simetrias radial e bilateral, da estrutura dos fitómeros, dos sistemas fisiológicos de sensores e da integração da informação sensorial. As regras de simetria, conjugadas com a estrutura modular, são, então, uma solução evolutiva parcimoniosa (simple e que exige pouca informação) para gerar, em resposta ao ambiente, formas complexas e plásticas, mas, ao mesmo tempo, evolutivamente flexíveis, i.e., sensíveis a pressões de seleção de índole diversa. A prontidão para mudar a estrutura e a fisiologia do corpo é uma característica fundamental das plantas.

Crescimento indeterminado nas plantas

Numa fase precoce do desenvolvimento embrionário das plantas, a produção de novas células passa a estar concentrada em tecidos especializados designados por meristemas. Nos animais, pelo contrário, a divisão celular ocorre de forma difusa, com diferentes atividades mitóticas um pouco por todo o corpo, sendo mais intensas antes de atingida a fase adulta. As células meristemáticas das plantas são funcionalmente análogas às células estaminais animais, no sentido em que são histogénicas, i.e., diferenciam tecidos especializados. As plantas diferem ainda dos animais na capacidade adicional dos meristemas apicais gerarem órgãos vegetativos (e.g., raiz, caule e folhas) ou reprodutivos completos (e.g., anterídios, cones e flores).

As plantas estão «condenadas» a crescer, ainda que com interrupções cíclicas, até à senescência ou morte. Uma planta pode ter centenas de anos, mas é anualmente reabastecida de tecidos jovens provenientes dos meristemas. A sua imobilidade confere-lhes uma grande suscetibilidade a

pressões externas, destacando-se seis causas principais para a necessidade deste crescimento indeterminado: (i) a herbivoria (fitofagia), (ii) o parasitismo, (iii) a competição pela luz, (iv) a depleção dos nutrientes no solo, e a degradação dos sistemas (v) fotossintético e (vi) vascular.

A produção de esporos (nas 'plantas de esporulação livre'), sementes (nos espermatófitos) ou propágulos constituem os únicos momentos do ciclo de vida em que as plantas dispõem de oportunidade para se «desenraizarem» e escapar a ameaças existenciais externas. Contudo, estes são eventos demasiado raros e insuficientes, se se tiver em consideração o rácio entre a duração da dispersão e a extensão do ciclo fenológico.

A reposição pelo crescimento de partes perdidas é a grande resposta dos vegetais aos desafios criados pela herbivoria e pelo parasitismo. O movimento do fósforo e dos nutrientes catiónicos no solo é limitado; uma vez esgotada a reserva local, a solução é partir em busca de solo não explorado, construindo mais raiz. O acesso à luz depende da emissão de caules com folhas acima da canópia dos competidores diretos. A degradação dos sistemas fotossintético e vascular com o tempo é, igualmente, resolvida pela continuidade do crescimento, uma vez que a capacidade de reparação destas funções à escala celular é limitada. As folhas «danificadas» são substituídas por novas folhas e o câmbio vascular produz novo tecido condutor. Em resumo, nas plantas, o funcionamento do corpo é assegurado pela adição, reposição ou substituição de partes, ao nível do tecido ou do órgão. Nos animais, pelo contrário, a manutenção ocorre essencialmente a nível celular - a substituição e a reparação de tecidos e órgãos inteiros são, consoante os casos, limitadas ou inexistentes. Ao contrário dos animais, nas plantas, parar de crescer é morrer.

A produção de novas folhas implica, mais tarde ou mais cedo, a eliminação das folhas mais velhas disfuncionais. O *turnover* das raízes finas é também muito elevado (v. «Crescimento e Arquitetura do sistema radicular»). Parte dos caules é eliminada por cladoptose (v. «Cladoptose»). Ainda assim, as plantas retêm uma vasta massa de partes não vivas com função de suporte, concretamente xilema e tecidos associados, nas camadas mais profundas do seu corpo (v. «Xilema secundário»). Este mecanismo de acumulação, pelo menos com esta dimensão, não tem paralelo nos animais.

As estruturas reprodutivas das plantas, ao invés do corpo vegetativo, têm uma organização hierárquica e uma estrutura determinada. Na flor completa, as pétalas sucedem-se às sépalas, os estames às pétalas e o gineceu ao androceu. Esta sequência tem um controlo genético preciso. Com a formação da flor, extingue-se o meristema que lhe deu origem. A dimensão e a estrutura das partes dos órgãos reprodutivos das plantas são menos plásticas do que o corpo vegetativo. Este facto, somado à diversidade morfológica e funcional das estruturas reprodutivas, explica a importância da flor na identificação e classificação das plantas terrestres.

Mecanismos de degradação dos sistemas fotossintético e vascular

Tendo em consideração a sua importância funcional, sem nada que se lhe pareça entre os animais, convém explorar um pouco melhor os mecanismos de degradação dos sistemas fotossintético e vascular. Os sistemas vasculares e fotossintético das plantas são frágeis e temporariamente

eficientes. Os mecanismos envolvidos na sua degradação estão bem esclarecidos.

A água que preenche os vasos e traqueídeos do xilema encontra-se sob tensão. Nestas condições, os gases têm tendência a libertar-se da solução formando bolhas microscópicas que podem coalescer, formar bolhas maiores, e obstruir os elementos traqueais do xilema e romper as conexões xilémicas nos caules e raízes. Nos climas frios, os ciclos de congelação-descongelação têm o mesmo efeito. O processo de formação de bolhas gasosas designa-se cavitação (*cavitation*); a cavitação precede e causa a embolia (embolism) do xilema. As plantas têm mecanismos para conterem a propagação da embolia (e.g. formação de tiloses e sistema tórus-margo) que não evitam, porém, uma lenta perda de eficiência do sistema condutor (i.e., da condutância hidráulica). A embolia do xilema está relacionada com a lenta recuperação ou a morte parcial ou total das plantas sob stresse hídrico. A resistência do xilema à embolia é adaptativa e chave na estruturação das comunidades vegetais em função da disponibilidade de água no solo (Blackman et al., 2014).

A capacidade de conversão da energia da luz em cadeias carbonadas de alta densidade energética vai decaindo à medida que as folhas vão envelhecendo. Por quatro razões:

- Fotodegradação do sistema fotossintético – a incidência da luz nas folhas induz a formação de radicais livres que danificam as membranas cloroplásticas e os fotopigmentos; a eficiência fotossintética [\[13\]](#) começa a decrescer logo após a expansão das folhas, muito antes destas entrarem em senescência;
- Degradação mecânica, herbivoria e parasitismo das folhas – as folhas estão sujeitas a abrasão (e.g., danos causados por grãos de areia ou sais transportados a grande velocidade pelo vento) e rasgam-se, sendo consumidas ou parasitadas com alguma facilidade;
- Ensombramento das folhas por efeito do crescimento – uma vez que os ramos, enquanto funcionais, se alongam continuamente, as folhas mais velhas vão ficando relegadas para as camadas mais profundas da copa, cada vez mais ensombradas, até que os seus consumos respiratórios de energia ultrapassam os ganhos fotossintéticos;
- Acumulação de substâncias tóxicas – as folhas degradam-se naturalmente pela acumulação de substâncias tóxicas transportadas dissolvidas na corrente transpiratória a partir do solo, ou produzidas pelo metabolismo secundário..

Sexualidade e ciclo de vida

No estudo das plantas terrestres, considera-se que o ciclo de vida se estende da germinação do esporo (nas plantas de esporulação livre) ou da semente (nos espermatófitos) – eventualmente, desde o início da atividade de estruturas de multiplicação vegetativa (ex.: estolhos e rizomas) – até à dispersão ou senescência. No capítulo IV, «Ciclos floral e reprodutivo das angiospérmicas», será usado um conceito distinto: ciclo de vida não é o mesmo que ciclo floral nem que ciclo reprodutivo.

O ciclo de vida é diplonte nos animais, ao passo que nas plantas terrestres é estritamente haplodiplonte (sendo o ciclo haplonte o tipo ancestral característico de muitos grupos algais) (v. «Ciclos de vida das ‘plantas de esporulação livre’»). Os animais possuem um único tipo de célula reprodutiva: o gâmeta. O ciclo haplodiplonte característico das plantas terrestres envolve a

alternância de dois tipos, morfológicamente distintos, de corpo multicelular – o esporófito e o gametófito –, especializados na produção de distintas células reprodutivas unissexuais, respetivamente, esporos e gâmetas. O gametófito e o esporófito têm histórias evolutivas distintas.

Os animais movem-se e os sexos encontram-se; nos grupos mais avançados, a escolha dos melhores parceiros, e implicitamente dos melhores genes, envolve complexos rituais e uma avaliação pormenorizada do fenótipo (selecção sexual); por fim, realiza-se a transferência de gâmetas – o ato sexual. A imobilidade das plantas torna-as, em grande medida, dependentes de vetores (e.g., insetos, vento ou água) para o transporte de pólen. Como se verá, a flor é entendida como uma adaptação à polinização (v. «Polinização»). A selecção dos melhores genes faz-se através da competição do pólen ao nível do estigma ou do pistilo (v. «Competição do pólen. Selecção de gâmetas») (Skogsmyr & Lankinen, 2002).

A embriogénese das plantas terrestres (embriófitos) desemboca numa estrutura simples – o embrião –, um rudimento do esporófito que nas plantas com flor se resume a um meristema apical radicular, uma raiz embrionária, o hipocótilo, um ou dois cotilédones, o epicótilo e a plúmula que contém o meristema apical caulinar (Figura 1.4-B). Ao contrário da maioria dos animais, o embrião pode permanecer dormente um longo período de tempo. Todos os órgãos das plantas adultas são diferenciados durante a vida pós-embrionária por meristemas que produzem órgãos completos (raiz, caules, folhas e flores). As células, os tecidos e os órgãos das plantas adultas, ao contrário do ocorrido nos animais unitários, não têm a mesma idade. Nos caules com crescimento secundário, as células diminuem de idade do interior para a periferia (Figura 81); as folhas e os tecidos caulinares proximais são mais velhos do que os distais.

Envelhecimento genético

Num estágio inicial do ciclo de vida dos animais, diferencia-se um grupo especializado de células – as células germinais – do qual derivarão os gâmetas. Este mecanismo é designado por Barreira de Weismann. Por conseguinte, nos animais, as mutações somáticas (em células não reprodutivas) não são transmitidas à descendência. Nas plantas terrestres, as células precursoras dos gâmetas não estão predeterminadas no embrião – o destino das células produzidas nos meristemas é flexível (Hallé, 2002). Consequentemente, as plantas tendem a acumular mais mutações somáticas do que os animais, porque os gâmetas são produzidos a partir de linhagens de células somáticas que sofreram múltiplas divisões e acumularam erros de cópia – e nada impede que uma mutação ocorrida num meristema situado num determinado ponto da copa possa ser transmitida, por via assexuada ou sexuada, à descendência (Lanfear, 2018; Schoen & Schultz, 2019). A modularidade dos vegetais permite que a própria experiência somática do indivíduo contribua diretamente para a diversidade genética da população.

As células da copa das plantas com semente estão expostas a doses elevadas de radiação UV. As radiações mutagénicas incrementam a variação genética e aceleram as taxas de evolução, em particular nas espécies em que prepondera a reprodução assexuada. Em contrapartida, representam um risco de envelhecimento genético (acumulação de mutações somáticas deletérias) precoce, sobretudo nas plantas mais longevas, como as grandes árvores. Quanto mais tempo vive uma planta, mais prolongada é a exposição à radiação, maior o número de divisões

celulares (a maior parte das mutações ocorre durante a mitose), mais intervalados no tempos os mecanismos de correção do envelhecimento genético (v.i.) e maior a probabilidade de acumulação de mutações somáticas deletérias. Os catafilos ou os esboços foliares, que envolvem as células meristemáticas apicais e axilares caulinares, e a formação de um ritidoma por fora do câmbio protegem contra as radiações mutagénicas, mas de forma insuficiente.

O envelhecimento genético nas plantas é mitigado por três mecanismos: (i) meiose, (ii) células iniciais e (iii) ciclo haplodiploide. A meiose, o mais importante destes mecanismos, é comum a plantas e animais (v. discussão no volume II). A taxa mitótica das células meristemáticas não é constante: as células ditas iniciais dividem-se raramente, dando origem a outras células, essas sim que proliferam em grande número (v. «Tipos celulares meristemáticos»). Portanto, a existência de um grupo de células iniciais reduz a acumulação de mutações deletérias, efeito confirmado experimentalmente em grandes árvores seculares (Schmid-Siebert et al., 2017). As células iniciais nas plantas e as células germinais nos animais são duas soluções para um mesmo problema: o envelhecimento genético. Por último, note-se que, na fase gametofítica, há uma expressão massiva de genes (de outro modo mascarados pela dominância genética no esporófito) que permite uma seleção rigorosa contra mutações genéticas acumuladas no crescimento somático (Walbot & Evans, 2003). Os animais não possuem este extraordinário mecanismo de “limpeza genética”.

[1] Folhear ou foliar.

[2] Designação do cotilédone nas poáceas.

[3] A monofilia das arqueplastidas não é recuperada com elevados níveis de certeza em muitos estudos filogenéticos recentes (Burki et al., 2020). Esta incerteza desafia o dogma da endossimbiose primária única, sugerindo cenários alternativos complexos, como múltiplos eventos de endossimbiose ou a transferência lateral de plastídeos entre linhagens ancestrais.

[4] As plantas parasitas e as plantas saprófitas são secundariamente heterotróficas. Secundariamente porque os ancestrais das plantas heterotróficas eram clorofilados e fotoautotróficos.

[5] De metamorfoses completas (e.g, himenópteros, coleópteros e lepidópteros); opõe-se à hemimetabolia (e.g., homópteros).

[6] A **totipotência celular** é a capacidade de uma célula retomar a capacidade de se multiplicar (= capacidade meristemática) e dar origem a todos os tipos de células diferenciadas do organismo.

[7] Na bibliografia, discute-se se o entrenó do fitómero é anterior ou posterior ao nó. Na prática, esta decisão é irrelevante.

[8] As flores são o módulo reprodutivo das angiospérmicas, por sua vez decomponível em módulos elementares (fitómeros) constituídos pelo verticilo floral mais o curto entrenó de recetáculo que o

sucedem.

[9] As características mencionadas para o trevo-branco podem, porém, ser fixadas por seleção. Estão em causa dois processos distintos: plasticidade fenotípica vs. adaptação. Uma e outra são destrincháveis por meio da transplantação para ambientes controlados: a plasticidade fenotípica é reversível; a adaptação, não (embora os genótipos adaptados à herbivoria possam sofrer algumas modificações fruto da sua plasticidade fenotípica intrínseca).

[10] Um exemplo clássico de plasticidade fenotípica: a dimensão dos entrenós e das folhas é influenciada pela exposição à luz: os ramos mais expostos ao sol têm, frequentemente, folhas mais pequenas, enquanto os ramos estiolados exibem entrenós mais longos e folhas maiores e mais delgadas, de cutícula menos espessa, e ricas em clorofila.

[11] O conceito de plasticidade ontogénica pode ser aplicado a órgãos, módulos, partes das plantas, ao sistema radicular, à canópia ou à planta como um todo.

[12] Importante não confundir os dois tipos fundamentais de plasticidade referidos neste livro: evolutiva, fenotípica (inc. plasticidade ontogénica).

[13] Fração da energia radiante incidente que é convertida em energia química (fotoassimilados). Consoante os propósitos da investigação, a eficiência fotossintética pode: referir-se à radiação solar global ou apenas à radiação fotossinteticamente ativa (PAR); ser quantificada através do CO₂ fixado, do O₂ libertado ou da biomassa acumulada (e.g., por indivíduo ou por unidade de superfície); e reportar-se a uma medição instantânea ou integrada num determinado período de tempo.

4. Interações ecológicas com plantas

Os organismos interatuam uns com os outros no interior dos ecossistemas. Propriedades ecossistémicas tão importantes como a diversidade específica, a ciclagem dos nutrientes ou a produção de biomassa emergem diretamente da interação entre indivíduos pertencentes (interações intraespecíficas), ou não (interações interespecíficas), à mesma espécie. Veremos ao longo deste livro que a história evolutiva e a biologia das plantas estão profundamente marcadas por três interações ecológicas fundamentais: competição, herbivoria e simbiose.

Diz-se que há **competição** (*competition*) quando um indivíduo condiciona a aquisição de recursos por parte de outro indivíduo coespecífico (da mesma espécie) ou heteroespecífico (de uma espécie distinta). A competição interespecífica por recursos pode desembocar na extinção local de uma espécie (exclusão de competidores inferiores). Por exemplo, o fecho da canópia de uma floresta elimina as plantas heliófilas características da vegetação de orla e clareira florestal. O mesmo acontece quando através da aplicação de fertilizantes numa pastagem de solos nutricionalmente pobres, as espécies oligotróficas (de solos pobres) são substituídas por espécies eutróficas, mais competitivas sob as novas condições ecológicas. Sobretudo em ecossistemas estáveis, os indivíduos coespecíficos e ou de espécies com nichos ecológicos similares, por regra, competem ferozmente entre si (Connell, 1983). A competição favorece a inovação, o uso de novos recursos, ou um uso mais eficiente de outros. A luta por recursos é uma força determinante na evolução por seleção natural, mas não é a única (e.g., predação, parasitismo, herbivoria, e condições ambientais). Entre outros exemplos, veremos no volume II que a competição pela luz nos primeiros ecossistemas de plantas vasculares determinou a evolução das primeiras árvores e das primeiras florestas no Devónico (419-359 M.a.).

Ocorre **herbivoria** (fitofagia; *herbivory*) quando um organismo ingere um organismo fotossintético ou parte dele. A herbivoria é classificada em função das partes consumidas. Entre os grandes mamíferos herbívoros consideram-se os: os mamíferos **ramejadores** (*browsers*; e.g., girafas, corços e cabras) e os mamíferos **forrageadores ou pastadores** (*grazers*; e.g., búfalos, vacas e ovelhas) alimentam-se, respetivamente, de renovos e de erva. As espécies granívoras comem sementes, e as frugívoras frutos. Os insetos fitófagos (herbívoros) atacam raízes, caules, folhas, flores e frutos, podendo o seu consumo ser realizado de múltiplas formas (e.g. mastigação, ingestão de seiva floémica ou envolver a produção de «Galhas»). As espécies polínívoras e nectarívoras não são incluídas neste grupo ecológico. Os insectos fitófagos são extraordinariamente diversos, atingem as 500.000 espécies, 25% dos animais multicelulares conhecidos (Bernays, 2009). Os **fitófagos de flores** (antófagos, *flower herbivores*) foram importantes na história evolutiva da flor. Num sentido lato, a herbivoria inclui alguns tipos de parasitismo; e.g., consumo de seiva floémica por insetos com armadura bucal picadora-sugadora (e.g., afídeos), a formação de galhas («Galhas») ou a ingestão do mesofilo das folhas por lagartas

mineiras.

Nas florestas tropicais, 10-25% da superfície foliar é anualmente consumida por insetos (Janzen, 1981). Este valor é ainda superior nas pastagens (*grasslands*) naturais e seminaturais. Em média, 18% da biomassa produzida pelas plantas à escala global é consumida por herbívoros.

As plantas seguem duas estratégias de defesa contra a herbivoria: tolerância e resistência. Entende-se por tolerância à herbivoria a capacidade que certas plantas têm de atenuar os efeitos negativos do consumo pelos herbívoros no sucesso reprodutivo (*fitness*), i.e., na produção de sementes (descendência). A resposta rápida à desfoliação com novos crescimentos é um exemplo de tolerância. A resistência compreende as soluções evolutivas que evitam os estragos causados pela herbivoria. Para reduzir os seus efeitos as plantas desenvolveram diversos sistemas de defesa como sejam a acumulação de compostos secundários repelentes ou tóxicos, pelos glandulares, espinhos, cutículas espessas, ou, como se refere em seguida, mutualismos de proteção. Os compostos químicos para deter a herbivoria podem ser constitutivos ou produzidos, *ad novo* ou com mais intensidade após perturbação. Por exemplo, os canabinoides – compostos psicotrópicos da *Cannabis sativa* (Cannabaceae) – repelem e reduzem o sucesso reprodutivo de insetos fitófagos. À semelhança de outros químicos de similar função, acumulam-se preferencialmente nas flores femininas para proteger as sementes e os respetivos embriões (Stack et al., 2023).

O termo **simbiose** (*symbiosis*) tem origem na palavra grega *symbioun*, que significa «viver junto». Apropriadamente, em ecologia, designa as interações fisicamente próximas, por vezes de estreita dependência (absoluta ou não), entre indivíduos de duas espécies distintas (Lang & Benbow, 2013). Reconhecem-se três tipos maiores de relações simbióticas (Figura I.1.12): (i) comensalismo, (ii) parasitismo e (iii) mutualismo. O **comensalismo** implica vantagens para uma espécie, sem vantagens ou desvantagens para outra. Uma carraça vigilante na extremidade de uma folha a aguardar o contacto de um mamífero, um líquen incrustado no tronco de uma árvore, muitas espécies de bactérias que vivem das exsudações radiculares, e as bromélias e as orquídeas epífitas são exemplos de comensalismo. No **parasitismo**, uma espécie (o parasita) tem vantagens em detrimento de uma outra (o hospedeiro). Geralmente, os parasitas enfraquecem o seu hospedeiro, sem o matar, mas nem sempre. As plantas hemiparasitas complementam o parasitismo com fotossíntese – são verdes (e.g. *Pedicularis*, *Rhinanthus* e outras Orobanchaceae; Figura I.1.12-C-E).



FIGURA I.1.12. Simbiose. A) Mutualismo nutricional – cultura de centeio em Trás-os-Montes (Portugal). **B) Comensalismo** – bromélia epífita do género *Tillandsia* (Bromeliaceae) numa floresta tropical da Colômbia. **C) Hemiparasitismo** – *Buchnera* sp. (Orobanchaceae) na savana angolana. **D) Hemiparasitismo** – a *Striga hermonthica* (Orobanchaceae) parasita do milho (na figura), sorgo, milheto e arroz de sequeiro, quatro das mais importantes culturas agrícolas de África, com um impacto gravíssimo na agricultura familiar africana (perdas de produção que podem atingir os 100%) (Runo & Kuria 2018). **E) Parasitismo** – *Orobanche rapum-genistae* (Orobanchaceae) a parasitar giesta-branca (*Cytisus multiflorus*, Fabaceae) no Norte de Portugal; *n.b.*: ausência de clorofila. [A), B) e E) Fotografias do autor; C) Angola, cortesia de António Martins; D) Quênia, cortesia de Abdullahi Ibrahim.]

O mutualismo é uma interação ecológica com ganhos mútuos. No mutualismo obrigatório, a sobrevivência de uma ou de todas as espécies envolvidas depende da interação mutualista; no mutualismo facultativo, há ganhos sem dependência. Seguindo a mesma lógica, fala-se em mutualistas obrigatórios e em mutualistas facultativos. O conceito de mutualismo é hoje bastante lato, não implicando dependência ou uma história evolutiva comum (coevolução). O mutualismo evolui mais rapidamente se envolver organismos filogeneticamente distantes, com capacidades complementares que podem ser usadas em benefício mútuo.

As relações mutualistas são tão frequentes quanto diversas. De facto, modelos ecológicos demonstram que, mesmo em comunidades tradicionalmente vistas como estritamente competitivas, 19% a 50% das interações indiretas entre as espécies acabam por ser benéficas (de natureza mutualista ou comensal) (Stone & Roberts, 1991). J. Bronstein (2015) organiza as interações mutualistas nas três categorias seguintes: (i) mutualismos nutricionais; (ii) mutualismos de transporte; e (iii) mutualismos de proteção.

As micorrizas e as infeções de bactérias diazotróficas, dois tipos fundamentais de mutualismo nutricional no mundo das plantas, têm uma expressão morfológica evidente a nível da raiz, razão pela qual são detalhadas no capítulo «Raiz». A relação dos humanos com os cereais convergiu em pouco menos de 10.000 anos num mutualismo nutricional obrigatório – o trigo, o milho e o arroz, e outras espécies, são incapazes de se reproduzir sem a intervenção do homem, e sem cereais seria impossível alimentar a população humana atual (mais de 7 mil milhões de indivíduos). A atual diversidade e abundância de mamíferos ungulados (e.g., bóvidos e cervídeos) e de ecossistemas-pastagem é produto de um longo processo coevolutivo com ganhos mútuos entre gramíneas e mamíferos herbívoros, grosso modo iniciado na segunda metade do Cenozoico (volume II). Foi proposto, faz meio século, que a terrestrialização das plantas tenha sido facilitada pela interação com fungos micorrízicos (Nicolson, 1967) (volume II). Uma fagocitose malsucedida de uma proteobactéria por uma arqueobactéria há mais de 1600 Ma converteu-se no mais decisivo caso de mutualismo na história da vida terrestre: a origem da célula eucariota e, num evento endossimbiótico posterior com uma cianobactéria, a origem dos cloroplastos e do próprio reino vegetal (volume II) (Lane, 2015).

Na polinização entomófila (v. «Vetores e sistemas de polinização») e na dispersão zoocórica (v. «Sistemas e síndromes de dispersão»), são transportados por vetores animais, respetivamente, pólen e diásporos (mutualismo de transporte). As plantas têm ganhos de *fitness* através do aumento da polinização cruzada (v. «Polinização cruzada») e da dispersão a longa distância (v. «Vantagens e desvantagens da dispersão»); em troca, os vetores recebem uma recompensa alimentar na forma de néctar, pólen, sementes, excrescências de sementes ou polpa de frutos carnosos. A polinização das figueiras (*Ficus*, Moraceae) por vespas da família Agaonidae, adiante detalhada, é um caso extremo de mutualismo de transporte obrigatório. No volume II, mostra-se que a facilidade com que as plantas com flor desenvolvem mutualismos de transporte com insetos explica, pelo menos em parte, a extraordinária diversificação dos insetos e das angiospérmicas no Cretácico Inferior.

Como se referiu, para escapar aos efeitos deletérios da herbivoria e do parasitismo, as plantas adquiriram mecanismos diversos de defesa química (e.g., acumulação vacuolar de compostos secundários) e física (e.g., cutícula espessa, espinhos e indumento). Adicionalmente, algumas espécies desenvolveram mutualismos de proteção; os mais citados ocorrem com microrganismos endófitos ou com formigas (mirmecofilia).

Os endófitos (*endophytes*) são fungos ou bactérias que habitam os tecidos vegetais, intra ou intercelularmente, sem originarem estruturas macroscópicas nem causarem sintomas de doença no hospedeiro. Sabe-se que alguns fungos endófitos protegem as plantas hospedeiras contra vírus, fungos e bactérias patogénicos (Gond et al., 2010).

Nas interações mutualistas de proteção, as formigas expulsam insetos fitófagos (e.g., afídeos e larvas de borboletas) e ladrões de néctar (Nepi et al., 2009; Rudgers & Gardener, 2004). Para cativar as formigas, as plantas oferecem em troca locais adequados para a instalação de formigueiros (e.g., espinhos com perfurações) ou recompensas alimentares (e.g., néctar produzido em nectários extraflorais e corpos nutritivos). Por exemplo, as formigas sul-americanas do género *Pseudomyrmex* constroem formigueiros em espinhos ocos e consomem corpos nutritivos situados no ápice dos folíolos de algumas *Vachellia* (Fabaceae); em contrapartida, defendem a árvore do ataque de insetos e mamíferos herbívoros, eliminam folhas e caules de outras espécies de plantas que contactem com a árvore colonizada e suprimem as plantas que germinem na sua vizinhança (F. Rickson, 1975) (Figura 1.13). Caules ocos para alojar formigueiros são frequentes em espécies pioneiras das florestas tropicais; e.g., *Macaranga* (Euphorbiaceae) no Sudeste Asiático. Descobriu-se que certas formigas suprimem doenças infecciosas fúngicas ou bacterianas, supondo-se que o façam pela ação de substâncias antibióticas por elas segregadas (Offenberg & Damgaard, 2019). Como as formigas não são polinizadores eficientes e, muitas vezes, roubam néctar, especula-se que os nectários extraflorais envolvidos no mutualismo de proteção com formigas evoluíram inicialmente para desviar a sua atenção do néctar floral (Wagner & Kay, 2002). No ponto «Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos» oferecem-se mais exemplos de mutualismo de proteção.



FIGURA I.1.13. Mutualismo de proteção com formigas (mirmecofilia). Espinhos ocos de *Vachellia* (*Acacia*) *cornigera* (Fabaceae, Mimosoideae). As rainhas recém-fecundadas de formigas *Pseudomyrmex* voam ao encontro da *V. cornigera*. Seleccionam um espinho e escavam com as mandíbulas uma abertura ou usam uma abertura pré-existente, põem ovos e fundam um novo formigueiro. [Cortesia de M. J. Raupp.]

Para fechar este ponto sobre interações ecológicas nas plantas, é indispensável uma referência ao conceito de holobionte. Atualmente, a biologia tende a expandir a visão do indivíduo vegetal através desta perspectiva, que considera a planta não como uma entidade isolada, mas como uma unidade funcional integrada, constituída pelo hospedeiro (planta) e pelo seu microbioma associado (bactérias, fungos e vírus), tanto na canóvia como ao nível do sistema radicular. O fenótipo e a função da planta serão, afinal, uma propriedade emergente desta intrincada comunidade

multiespécie. Vandenkoornhuyse et al. (2015) defendem que a evolução e o sucesso reprodutivo (*fitness*) dos indivíduos (plantas) depende intrinsecamente dessa parceria, e que a evolução atua frequentemente sobre esta associação biológica (o holobionte) como um todo e não apenas sobre o genoma vegetal *per se*, agindo o genoma da planta e o microbioma como um único hologenoma. Subsiste, contudo, o debate sobre como esta aproximação holística deverá redefinir os vários domínios da investigação botânica.

Uma nota evolutiva final importante: os mutualismos não são atos de altruísmo, mas sim casos de «exploração recíproca», onde os benefícios para o outro são apenas subprodutos acidentais de uma procura egoísta por recursos (J. L. Bronstein, 2001). As relações mutualistas colapsam se um dos intervenientes faz batota, i.e., se beneficia da relação sem dar nada em troca (Leigh Jr., 2010). Veremos exemplos a respeito da polinização (v. «Polinização por engano»).

5. Mimetismo e camuflagem

O **mimetismo** (similaridade visual com outras espécies; *mimicry*) e a **camuflagem** (morfologia semelhante ao meio envolvente; *camouflage*) são menos frequentes nos vegetais do que entre os animais. A camuflagem não é uma interação ecológica porque não envolve a interação entre diferentes espécies. Desde Darwin que ambos são usados como evidências dos efeitos da seleção natural.

Em Angola, observei plantas parasitas do género *Tapinanthus* (Loranthaceae) a mimetizar as folhas das espécies parasitadas, provavelmente para escapar à herbivoria (os *Tapinanthus* são muito apetecidos pelos grandes herbívoros; observação pessoal). Estão descritas trepadeiras a mimetizar as plantas que lhe servem de suporte com o mesmo objetivo (Gianoli & Carrasco-Urra 2014). Refere-se mais adiante (v. «Polinização por engano») que, na polinização por engano alimentar, espécies sem recompensas alimentares produzem flores morfologicamente similares a espécies com néctar abundante. Muitas plantas usam a camuflagem para se confundirem com objetos irrelevantes do meio ambiente e dessa forma se esquivarem aos seus inimigos (Niu et al., 2018) (Figura I.1.14).



FIGURA I.1.14. Camuflagem nas plantas. Várias aizoáceas do Sul de África – e.g., géneros *Lithops*, *Argyroderma* ou *Pleiospilos* (*Pleiospilos nelii*, na figura) – passam despercebidas em solos pedregosos (Kellner et al. 2011). [Fotografia do autor.]

O **mimetismo vaviloviano** (*vavilovian mimicry*) tem um particular interesse para o agrônomo e para o arqueólogo. Este tipo peculiar de mimetismo, originalmente descrito pelo grande agrônomo russo Nikolai Vavilov (1887-1943), refere-se à convergência de características das plantas infestantes em direção às plantas cultivadas em resultado da pressão de seleção imposta pelas práticas agrícolas (McElroy, 2014). O mimetismo vaviloviano toma diferentes formas consoante o momento do ciclo de vida da infestante em que a seleção atua. As técnicas de limpeza de sementes (e.g., crivos ou volteio no ar) explicam a evolução de sementes similares, na forma ou na densidade, com as sementes de várias plantas cultivadas. Na cultura tradicional do linho ocorriam várias infestantes, hoje praticamente extintas, com sementes miméticas, categorizadas pelos taxonomistas clássicos, consoante os casos, desde a forma até à espécie (Castro & Sequeira, 1995). Em consequência de um processo milenar de seleção artificial através da monda manual – as plantas similares ao arroz não foram erroneamente mondadas e multiplicaram-se –, o corpo vegetativo da *Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola* (Poaceae) é praticamente idêntico ao do arroz cultivado, e muito distinto do corpo vegetativo dos ecótipos selvagens da espécie (Barrett, 1983). A resistência de uma infestante ao herbicida glifosato na cultura da soja transgénica com genes de resistência ao mesmo herbicida é um caso de mimetismo vaviloviano a nível fisiológico. Pese embora a divergência morfológica frente às populações selvagens, a maior parte dos exemplos conhecidos de mimetismo vaviloviano não estão isolados reprodutivamente – são atualmente entendidos como ecótipos, mais concretamente agroecótipos.

II. Conceitos fundamentais de organografia vegetal e evolução

1. Glossário

Os autores do «Prólogo» alertaram para a importância da precisão conceptual e terminológica para o avanço da ciência. Antes de prosseguir com a leitura de novos capítulos, propõe-se ao leitor o estudo de alguns termos e conceitos fundamentais de organografia vegetal e de biologia da evolução, vertidos no Quadro I.B.1.1. As noções de homologia, de analogia e de carácter taxonómico precisam de uma discussão adicional. Nos volumes II e III, debatem-se os fundamentos e os conceitos fundamentais de taxonomia, nomenclatura e evolução.

QUADRO I.B.1.1.

Glossário de termos fundamentais de organografia vegetal e biologia da evolução

Conceito	Definição
ORGANOGRAFIA VEGETAL	
Abaxial (ou dorsal)	Afastado do eixo; o inverso de adaxial; e.g., página abaxial (= inferior) da folha.
Adaxial (ou ventral)	Ao lado do eixo, de frente para o caule; o inverso de abaxial; e.g., página adaxial (= superior) da folha.
Adnação (ou aderência)	Partes de verticilos distintos unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto; e.g., no clado das asterídeas, os estames estão frequentemente adnados ao tubo da corola (estames epipétalos).
Adventício	Adjetivo usado para designar órgãos que se desenvolvem em posições atípicas (não embrionárias); e.g., raízes que nascem no caule ou folhas que nascem em raízes.
Concrescência (ou fusão, conação)	Partes semelhantes (do mesmo verticilo) unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto; e.g., as pétalas unidas lateralmente formam uma corola simpétala (= gamopétala).
Conivência	Partes que, embora não concrescentes (não fundidas tecidularmente), se mantêm juntas ou encostadas; e.g., anteras no androceu das solanáceas.
Crescimento determinado	Tipo de crescimento geneticamente programado para cessar assim que a estrutura atinge o tamanho ou forma final; e.g., folhas, flores e frutos.
Crescimento indeterminado	Tipo de crescimento eventualmente ilimitado, mantido pela atividade contínua dos meristemas apicais, cuja suspensão ou interrupção não se deve, primariamente, a causas genéticas; e.g., raízes e a maioria dos caules.

Deiscência	Processo ou mecanismo natural de abertura espontânea de um órgão (e.g., fruto, antera, esporângio) na maturidade para libertar o seu conteúdo (e.g., sementes, pólen, esporos).
Distal	O inverso de proximal; diz-se da parte de um órgão mais afastada do ponto de inserção; e.g., o estigma tem uma posição distal no pistilo.
Livre	Vocábulo usado para designar partes não concrecentes, nem aderentes; e.g., carpelos livres de um gineceu apocárpico.
Proximal (ou anterior)	Diz-se da parte de um órgão que está mais próxima do eixo ou do ponto de inserção (a base); e.g., o pecíolo corresponde à parte proximal da folha.
Segmento	Cada uma das divisões profundas de um órgão laminar; e.g., segmento de uma folha secta.
BIOLOGIA DA EVOLUÇÃO	
Adaptação	Dois significados distintos: i) carácter morfológico ou funcional, produzido por seleção natural, que incrementa o sucesso reprodutivo dos indivíduos portadores no seu ambiente natural; ii) processo de evolução por seleção natural. Por conseguinte, um indivíduo diz-se adaptado quando a sua forma, fisiologia e/ou comportamento (nos animais) lhe conferem uma elevada probabilidade de sobrevivência e de sucesso reprodutivo em condições naturais. É importante ter presente que as adaptações não são necessariamente perfeitas, apenas têm de funcionar o suficiente para permitir a sobrevivência e a reprodução (K. Niklas, 2016).
Estratégia evolutiva	Conjunto de adaptações (morfológicas, fisiológicas ou enológicas) moldadas pela seleção natural que asseguram a sobrevivência e o máximo sucesso reprodutivo de uma população a longo prazo.
<i>Fitness</i> (aptidão)	Capacidade de um indivíduo (ou, mais raramente, de grupos de indivíduos, populações ou até espécies) sobreviver e reproduzir-se num determinado ambiente (Orr, 2009).
Metamorfose	Modificação profunda da forma e função de um órgão fundamental (raiz, caule ou folha) no decurso da evolução, tornando-o por vezes irreconhecível face à estrutura original; e.g., os espinhos dos catos são folhas metamorfoseadas.
<i>Trade-off</i> evolutivo	Compromisso evolutivo que ocorre quando a evolução vantajosa de uma característica implica o prejuízo ou a perda de outra, devido a limitações de recursos ou constrangimentos genéticos (e.g., folhas grandes permitem mais fotossíntese, mas implicam maior risco de desidratação e menor número total de folhas).

Vantagem adaptativa

Qualquer característica anatómica, fisiológica ou fenológica que aumenta a aptidão (*fitness*) de uma planta, conferindo-lhe maior capacidade de sobrevivência e sucesso reprodutivo num determinado ambiente seletivo, em comparação com genótipos que não a possuem. A desvantagem adaptativa é o antónimo deste conceito.

2. Acerto conceptual

Homologia e analogia. Princípio da homologia

A homologia e a analogia – dois conceitos fundamentais na biologia comparada – são essenciais para uma interpretação correta da forma e para a construção de filogenias e dos modernos sistemas de classificação (volume II). Embora o termo homologia tenha sido cunhado por Richard Owen, foi Darwin quem lhe conferiu o seu significado evolutivo. «Em diferentes plantas as partes da flor são homólogas, e geralmente estas partes são homólogas às folhas», escreveu Darwin (1859).

Precisando um pouco mais: duas estruturas, qualquer que seja a sua forma ou função, são **homólogos** (*homologs*) se tiverem uma origem comum, i.e., se forem elaborações evolutivas de uma estrutura herdada de um ancestral comum. As peças da flor são homólogas às folhas porque têm uma origem comum: o megafilo (folha verdadeira) adquirido pelo eufilófito ancestral de todas as plantas com semente, algures no Devónico Superior (~370 Ma).

Willi Hennig [1913-1976] refinou a aplicação destes conceitos na sistemática, distinguindo entre características ancestrais e derivadas (Hennig, 1966):

- A **sinapomorfia** é uma característica homóloga derivada (novidade evolutiva) partilhada por um grupo de organismos e pelo seu ancestral comum exclusivo (e.g., a flor é uma sinapomorfia das angiospérmicas; todas as plantas com flor herdaram esta estrutura de um ancestral comum; nenhum outro grupo de plantas tem flor). As sinapomorfias são as únicas evidências válidas para definir grupos monofiléticos (clados).
- A **simplesiomorfia** é uma característica homóloga ancestral partilhada por dois ou mais táxones (e.g., a folha é uma simplesiomorfia das angiospérmicas, pois é um carácter que já existia em ancestrais muito mais antigos, partilhado com os fetos e gimnospérmicas). As simplesiomorfias não têm valor informativo no estabelecimento de grupos monofiléticos.

«... (A analogia é uma) semelhança de estrutura que depende da similaridade de funções, como as asas dos insetos e das aves» (Darwin, 1859). As estruturas **análogas** (*analogs*) desempenham a mesma função e exibem alguma similaridade, mas não foram herdadas de um ancestral comum. As analogias são criadas por evolução convergente, i.e., evoluem de forma independente pela ação de pressões de seleção similares (volume II), ou por reversão (regresso a um estado ancestral). O conceito clássico de analogia corresponde, na terminologia de Hennig, à **homoplasia**.

As asas dos insetos e das aves são análogas (homoplasias): têm a mesma função, mas origens independentes. Mas, atenção: se o objeto de análise forem os membros anteriores do esqueleto, então é correto afirmar que as asas das aves, os braços humanos e as barbatanas peitorais dos golfinhos são homólogos (homologias; sinapomorfias dos tetrápodes que foram posteriormente modificadas). Da mesma forma, as raízes de todas as plantas com semente são homólogas; porém, as raízes tuberosas da batateira-doce (*Ipomoea batatas*) e da cenoura (*Daucus carota*) são homoplasias (análogas enquanto órgãos de reserva), pois esta especialização evoluiu convergentemente e não num ancestral comum. As sementes das angiospérmicas e das gimnospérmicas são homólogas; já os frutos (angiospérmicas) e as pinhas ou estróbilos (gimnospérmicas) não o são. Os conceitos de homologia e analogia/homoplasia são igualmente aplicados a características fisiológicas ou a segmentos de DNA.

A morfologia externa e a posição espacial no corpo da planta facilitam a identificação de órgãos muito modificados com a mesma origem evolutiva (homólogos) (Figuras 47 e 100). Os espinhos situados na axila de uma folha têm, certamente, uma origem caulinar (são ramos modificados). Um par de espinhos inserido na proximidade do pecíolo de uma folha provavelmente corresponde a um par de estípulas modificadas (v. «Causas da forma da folha»). Já as emergências (v. «Emergências. Indumento») não são homologáveis a órgãos fundamentais; por exemplo, os acúleos de uma roseira são homoplasias em relação aos espinhos foliares dos catos – parecem iguais, mas têm origens ontogenéticas distintas.

Nos casos em que a morfologia externa é inconclusiva, a identidade dos órgãos investiga-se através de estudos ontogenéticos (de desenvolvimento). A adnação de órgãos, por exemplo de caules com folhas ou de estames com o cálice, dificulta este tipo de interpretação. Todos estes exemplos ilustram o clássico **princípio da homologia** (*principle of homology*), segundo o qual a função não define a estrutura; a identidade de uma estrutura nas plantas é antes determinada pela sua posição relativa, ontogénese e, em última instância, origem evolutiva comum.

Carácter taxonómico

Um **carácter taxonómico** (*taxonomic character*) – ou apenas carácter – é uma característica do organismo observável e hereditária (geneticamente determinada). Cada carácter manifesta-se através de dois ou mais estados de carácter (*character states*). Por exemplo, na família das labiadas (Lamiaceae), o carácter «simetria da corola» apresenta dois estados: (i) flor actinomórfica (e.g., género *Mentha*); e (ii) flor zigomórfica (a maioria das espécies da família, e.g., *Salvia* ou *Lamium*).

Por sua vez, os caracteres taxonómicos podem ser quantitativos e qualitativos.

Os **caracteres qualitativos** (ou discretos) apresentam uma variação descontínua. São geralmente codificados por um número reduzido de genes (**herança qualitativa** ou **oligogénica**) e os seus estados são distintos e não mensuráveis em escalas contínuas; e.g., a cor da flor na ervilha (*Pisum sativum*), que apresenta dois estados: corola branca ou corola púrpura.

Os **caracteres quantitativos** são avaliados com escalas numéricas. A sua expressão resulta, geralmente, da soma das ações de múltiplos genes (**herança quantitativa** ou **poligénica**) sob a influência de fatores ambientais. Podem ser merísticos (resultam de contagens; e.g., número de estames ou densidade de pelos) ou contínuos (resultam de medições; e.g., comprimento da folha ou peso das sementes). Na natureza, os caracteres quantitativos são muito mais frequentes do que os qualitativos.

III. Temas introdutórios de histologia e anatomia vegetais

1. A célula vegetal

Teoria celular

A célula foi descrita pela primeira vez pelo inglês Robert Hooke (1635-1703), em 1665, a partir de cortes finos de cortiça. Ao holandês Antonie van Leeuwenhoek (1632-1723) cabe a honra da primeira observação de células vivas e de microrganismos unicelulares. As evidências observacionais subsequentemente acumuladas, assistidas pelos progressos da microscopia ótica, culminaram século e meio depois na **teoria celular**. Esta teoria fundamental da biologia, originalmente proposta pelo botânico Matthias Schleiden (1804-1881) e pelo fisiologista Theodor Schwann (1810-1882), ambos de nacionalidade alemã, em 1839, postula que: (i) todos os seres vivos são constituídos por células; (ii) a célula é o elemento fundamental da organização da vida; (iii) todas as células descendem de outra célula (Mazzarello, 1999).

A vida, tal como a conhecemos, evoluiu uma única vez – todos os seres vivos têm, em última instância, um ancestral comum, cujas características quedam por clarificar (Lane, 2015). A natureza celular do primeiro ser vivo é, porém, inequívoca – a célula é uma **plesiomorfia**, i.e., um carácter ancestral, neste caso de toda a vida terrestre. A estrutura da célula vegetal foi razoavelmente conservada pela evolução, i.e., varia pouco de *taxon* para *taxon* e, por isso, o estudo aprofundado da citologia vegetal tem em muitas formações acadêmicas um interesse marginal.

Parede celular

O **LECA** (*Last Eukaryotic Common Ancestor*), o ancestral de todos os eucariotas atuais, era heterotrófico. Provavelmente, alimentava-se de procariotas ingeridos por fagocitose (Martin et al., 2017). Um evento incompleto de fagocitose de uma cianobactéria ocorrido há cerca de 2.100 M.a. marca o nascimento das arqueoplastidas. O endossimbionte cianobacteriano entretanto evoluiu num plastídeo fotossintético e os componentes orgânicos da célula vegetal passaram a ser produzidos no seu interior, a partir dos esqueletos carbonados fornecidos pela fotossíntese (Gibson et al., 2017; Sánchez-Baracaldo et al., 2017). A célula vegetal pôde, então, especializar-se no consumo de substâncias minerais simples, capazes de penetrar na célula por absorção – e a fagocitose tornou inútil^[1]. A absorção, ao contrário da fagocitose, é compatível com o desenvolvimento de uma parede celular. O agravamento dos riscos de ruptura das membranas celulares vegetais em ambientes hipotônicos resultante da concentração no citoplasma de compostos orgânicos solúveis provenientes da fotossíntese criou um ambiente seletivo propício para a evolução da parede celular (Sarkar et al., 2009). A parede celular é também uma óbvia estrutura de resistência contra predadores e parasitas. A autotrofia está, portanto, à cabeça da

longa cadeia causal que explica o aparecimento de uma parede rígida nas arqueoplastidas. Mais tarde, essa parede celular foi determinante na proteção contra a radiação UV, na rigidez estrutural e na contenção das perdas de água necessárias para a conquista da terra emersa (Volume II).

A parede celular primária das **células somáticas** (= não reprodutoras) das plantas vasculares diferencia-se ainda no interior do meristema. A **parede celular primária** é uma armadura resistente, e ao mesmo tempo flexível e porosa, de modo a permitir o alongamento celular e o movimento de água e outras substâncias nos espaços intercelulares. É constituída por três tipos de polissacarídeos (Refrégier et al., 2012): (i) microfibrilas de **celulose** (um polímero hidrófilo de β -D-glucose), (ii) entrelaçadas por **hemiceluloses** (polímeros de xiloglucano), (iii) numa matriz de **pectinas** (um polímero de ácido galacturónico). A celulose representa apenas cerca de 15% do peso seco da parede primária. As células alongam-se em consequência da pressão exercida pelo protoplasma na parede celular primária. Neste processo é determinante o aumento do volume do vacúolo.

No final da citocinese, forma-se uma delgada camada rica em pectinas – a **lamela média** (*middle lamella*) – com a função de aglutinar as células recém-diferenciadas. Nas células adultas, a lamela média posiciona-se por fora da parede primária. Tem um papel crucial na integridade dos tecidos e órgãos porque previne que as células escorreguem umas nas outras (Zamil & Geitmann, 2017).

A maioria das células parenquimatosas, incluindo as de clorênquima (parênquima com cloroplastos), mantém uma parede de natureza primária. O mesmo acontece com as células meristemáticas, os elementos crivosos e o colênquima. Os restantes tipos celulares têm parede primária enquanto jovens; concluído o período de alongamento celular, constroem uma parede secundária por dentro da parede primária. A **parede celular secundária** resulta da acumulação de compostos que a enrijecem, sobretudo de celulose (que pode atingir os 94% do seu peso seco), em geral combinada com lenhina, um polímero aromático complexo hidrófobo, que confere resistência estrutural, proteção contra os raios UV, melhora a condutividade hidráulica (do xilema) e participa nas defesas das plantas contra os seus inimigos. Como adiante se explica, as células da endoderme (v. «Estrutura primária da raiz») e do felema (v. «Periderme») acumulam suberina, uma outra substância hidrofóbica anti-UV, desta feita de natureza cerosa (Krizková et al., 1999).

Interrompem as paredes celulares, tanto primárias como secundárias, pequenas aberturas conhecidas por **pontuações** (*pits*). As pontuações podem ser simples, ou mostrar uma aréola (**pontuações areoladas**) (v. «Tecido vascular»). As pontuações de duas células vizinhas geralmente opõem-se. Nos tecidos vivos são percorridas por cordões microscópicos de protoplasma com origem no retículo endoplasmático – os **plasmodesmos**. A continuidade membranal e protoplasmática das células vegetais (**células cenocíticas**) não tem paralelo nos animais, embora não seja caso único entre os seres vivos (evoluiu de forma independente nas algas verdes e nos fungos). Os plasmodesmos permitem o transporte polar de grandes moléculas, o que facilita a nutrição de células especializadas (e.g., elementos crivosos) e o controlo fisiológico da diferenciação celular (e.g., através do transporte polar da auxina, um regulador de crescimento).

Porém, a parede celular celulósica característica das plantas verdes dificulta a excreção de subprodutos tóxicos do metabolismo. Uma das soluções evolutivas encontradas para este

problema consistiu na sua acumulação num **vacúolo**, que, nas células mais velhas, ocupa a quase totalidade do protoplasma (~80%), e comprime o citoplasma e o núcleo para a periferia da célula. Além da acumulação de resíduos, o vacúolo foi trabalhado pela evolução para conferir rigidez estrutural às células, acumular químicos tóxicos para os inimigos das plantas, ou armazenar substâncias de reserva ou certos pigmentos hidrossolúveis (e.g., antocianinas de pétalas e folhas). O vacúolo participa ainda no processo de alongamento celular e é determinante na proteção das células contra a desidratação nas plantas vasculares.

A parede celular e o vacúolo são duas das muitas características que diferenciam a célula vegetal da célula animal, descritas ao pormenor nos livros-texto de biologia.

Outras características da célula vegetal

Além do citoplasma, núcleo e organelos celulares (inc. vacúolo) (Figura I.2.1), as células vegetais contêm, frequentemente, inclusões de vária ordem; e.g., grânulos de amido e cristais de oxalato de cálcio. Dizem-se ergásticas as substâncias de reserva ou os subprodutos do metabolismo constituintes de acumulações intracelulares ou incluso na parede celular. As células com substâncias ergásticas caem, muitas vezes, no conceito de idioblasto (v.i.).

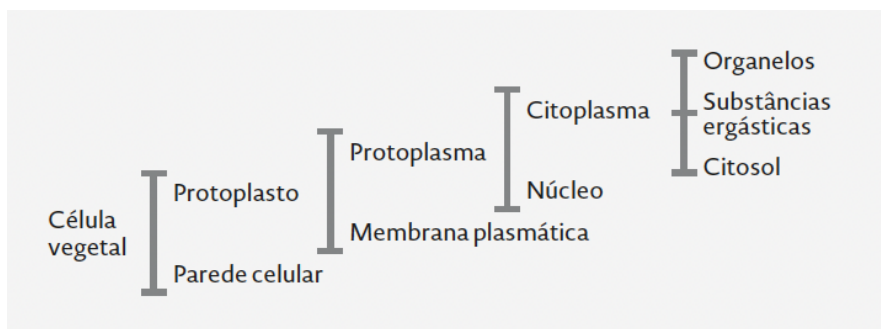


FIGURA I.2.1. Constituintes da

célula vegetal. [Original.]

As **ráfides** são inclusões cristalinas alongadas em forma de agulha de oxalato de cálcio ou de carbonato de cálcio, comuns e de fácil observação microscópica, que se admite terem algum efeito na contenção da herbivoria. Por exemplo, são abundantes na *Oxalis pes-caprae* (Oxalidaceae), no *Chlorophytum comosum* (Asparagaceae, Agavoideae) e nos inhames da família das aráceas (e.g.

Colocasia esculenta e *Xanthosoma sagittifolium*; Figura 1.2.2).



FIGURA 1.2.2. Ráfides. As folhas de *Xanthosoma sagittifolium* (Araceae) acumulam grandes quantidades de ráfides de oxalato de cálcio que se espetam facilmente na pele causando um intenso prurido. Deambular numa plantação de *Xanthosoma* não é uma boa ideia. As folhas e os rizomas são edíveis após cozedura. [Wikimedia Commons.]

Muitas gramíneas e cucurbitáceas, entre outras plantas, sobretudo nas células da epiderme, depositam grande quantidade de sílica, intra e/ou extracelularmente sob a forma de acumulações microscópicas conhecidas por **corpos de sílica** ou **fitólitos** (*phytoliths*). As células com estas propriedades são designadas por **células silicificadas** (*silicified cells*). Os fitólitos têm valor taxonómico e acumulam-se no solo – são uma valiosa fonte de informação na reconstrução paleoclimática e no estudo da domesticação das plantas (Piperno, 2006). Alguns investigadores admitem que as deposições de sílica sejam o resultado do transporte inadvertido de ácido silícico a partir do solo, uma vez que este tende a acumular-se nos tecidos vasculares e nas células epidérmicas localizadas no final da corrente respiratória (Motomura et al., 2000). Foi demonstrado em gramíneas tropicais que a formação de corpos de sílica nas folhas é maior nas plantas provenientes de pastagens sujeitas a uma herbivoria intensa e nas plantas intensamente desfoliadas. Aparentemente, a silicificação dos limbos das gramíneas é adaptativa e tem a função de deter a herbivoria (McNaughton & Tarrant, 1983). O silício tem um vasto papel de proteção das plantas contra o stresse e as radiações ionizantes (Luyckx et al., 2017).

Orientação da divisão celular

O desenvolvimento celular compreende três processos essenciais:

- Divisão e multiplicação celulares – incremento do número de células;
- Alongamento celular – aumento da dimensão das células;
- Diferenciação celular – especialização funcional das células.

As células vegetais dividem-se por **mitose**, outro tema abordado em detalhe nos livros de biologia geral. A meiose é um evento constante, mas raro no ciclo de vida das plantas terrestres, sempre associado com a produção de esporos (v. «Ciclos de vida das ‘plantas de esporulação livre’»). Nas plantas, a individualização das células filhas (**citocinese**) resultantes de mitose é de imediato sucedida pela formação de parede celular.

As células vegetais estão cingidas por uma parede celular rígida, portanto, a forma dos órgãos vegetais reflete os planos de orientação das mitoses e do crescimento celular durante o processo de desenvolvimento. As divisões celulares paralelas à superfície de um órgão – **divisões periclinais** (Figura I.2.3-A) – aumentam a sua espessura. As **divisões anticlinais** são perpendiculares à sua superfície. Nos **órgãos cilíndricos** (= axiais) – raiz e caule –, as divisões celulares anticlinais, por sua vez, podem ser **transversas** (perpendiculares ao eixo longitudinal) (Figura I.2.3-B) ou **radiais** (decorrem num plano longitudinal). As divisões anticlinais transversas alongam os órgãos. As divisões anticlinais radiais ocorrem, por exemplo, no câmbio vascular e na felogene (v. «Meristemas») em resposta às tensões resultantes do aumento do diâmetro de raízes ou caules causados pelo crescimento secundário.

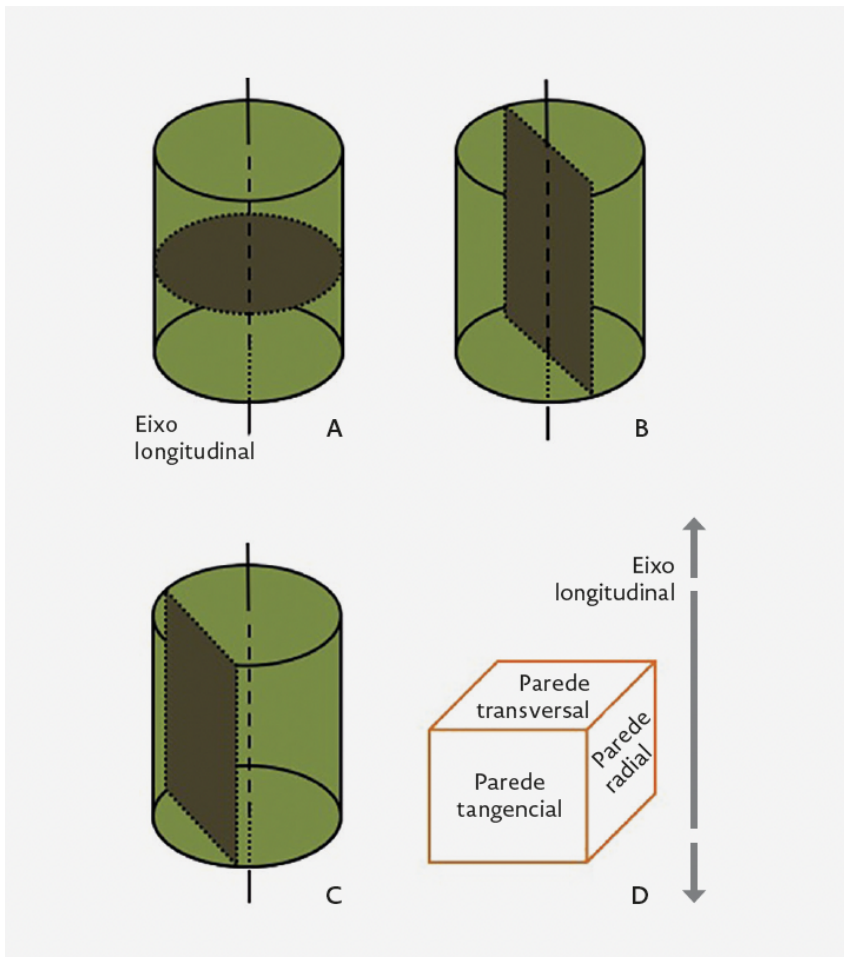


FIGURA I.2.3. Representação esquemática da orientação das divisões celulares em corte radial. A) Divisão periclinal. B) Divisão anticlinal transversa. [Original.]

[1] A fagocitose persiste na linhagem mais antiga de plantas verdes, os prasinodermófitos (Maruyama & Kim, 2013).

2. Tecidos vegetais I: introdução e meristemas

Definição de tecido vegetal. Planos de corte

Os tecidos são aglomerados de células com uma origem, estrutura e funções principais similares. São estudados no âmbito da **Histologia**; a sua organização espacial nos órgãos é o objeto da **Anatomia**.

Os cortes histológicos, corados com técnicas de coloração diferencial, permanecem como a base da microscopia para o estudo da histologia e anatomia vegetal. No estudo histoanatômico de órgãos cilíndricos, distinguem-se três planos de corte principais, consoante a sua orientação relativamente ao eixo longitudinal (= eixo maior) (Figura 2.4):

- **Plano transversal** – plano perpendicular ao eixo longitudinal;
- **Plano radial** (= longitudinal ou radial longitudinal) – plano axial que contém o eixo longitudinal, dividindo o órgão em duas metades simétricas (passa pelo centro do órgão);
- **Plano tangencial** (= tangencial longitudinal) – plano axial paralelo ao eixo longitudinal, mas que não o contém (não passa pelo centro).

Vocábulos similares são usados para descrever a topografia das paredes celulares: parede transversal, parede tangencial (= periclinal) e parede radial (Figura 2.4). As **paredes tangenciais** podem ser **internas** (voltadas para o centro do órgão) ou **externas** (voltadas para a periferia do órgão), e as **paredes transversais** podem ser **proximais** (= anteriores, mais próximas da base ou eixo da planta) ou **distais** (= posteriores, mais próximas do ápice).

Classificação dos tecidos vegetais

Os tecidos das plantas vasculares dividem-se em dois grandes grupos morfológicos e funcionais: (i) tecidos meristemáticos e (ii) tecidos definitivos (adultos) (Figura 2.5.). As células dos **tecidos meristemáticos** multiplicam-se ativamente por mitose e, por diferenciação, dão origem a tecidos definitivos. Os **tecidos definitivos** das plantas repartem-se por três grandes grupos: (i) tecidos simples; (ii) tecidos complexos; (iii) tecidos especiais (secretores).

Os **tecidos simples** são constituídos predominantemente por um único tipo celular, pontualmente interrompido por células com características distintas (**idioblastos**), muitas vezes de natureza secretora (**idioblastos secretores**). Pertencem a esta categoria o parênquima, o colênquima e o esclerênquima, os quais se subdividem em vários subtipos de acordo com a sua função específica. Os **tecidos complexos** envolvem mais de um tipo celular na sua constituição. A epiderme, a periderme, o xilema e o floema são tecidos complexos. No final do capítulo, faz-se uma introdução muito breve aos **tecidos secretores**.

Em corte transversal, na raiz, no caule e nas folhas das plantas vasculares reconhecem-se três sistemas de tecidos definitivos, contínuos entre órgãos (da raiz para o caule e do caule para as folhas), mas distintos na função, origem meristemática (ontogenia) e na combinação e disposição dos tecidos simples e complexos que os constituem. Para os designar, recupera-se, com pequenas adaptações, a terminologia proposta pelo grande botânico alemão Julius von Sachs (1832-1897) (Sachs, 1874):

- Sistema (tecido) tegumentar (= tecido tegumentar);
- Sistema (tecido) vascular;
- Sistema (tecido) fundamental.

O **sistema tegumentar** ou de proteção reveste exteriormente o corpo das plantas: medeia as trocas de nutrientes, água e gases com o exterior, e protege os restantes tecidos de agressões externas. Nas plantas vasculares ocorrem dois tipos de tecido tegumentar: a epiderme, característica do corpo primário, e a periderme, que forma o revestimento do corpo secundário.

O **sistema vascular** transporta água, solutos e nutrientes; secundariamente, acumula as funções de reserva e de suporte. É composto pelo xilema e pelo floema, frequentemente acompanhados por tecidos associados, incluindo tecidos secretores. Integram o sistema fundamental todos os tecidos que não se enquadram nos conceitos de tecido de proteção ou de tecido vascular. É constituído por uma diversidade de tecidos com funções de suporte (colênquima e esclerênquima), de reserva (vários tipos de parênquima), de preenchimento (parênquima indiferenciado), de elaboração (parênquima clorofilino), e de secreção. A Figura 2.5 integra e compatibiliza as duas classificações ora apresentadas.

Existem formas de classificar os tecidos definitivos das plantas, alternativas à proposta da Figura 2.5. Uma delas baseia-se na função dominante, categorizando-os em: tecidos de suporte (colênquima e esclerênquima), tecidos de transporte (xilema e floema), tecidos de proteção (epiderme e periderme), tecidos de reserva (vários tipos de parênquima), tecidos de elaboração (clorênquima), tecidos secretores, entre outros.

Antes de analisar detalhadamente os vários tipos de tecidos, é importante deixar uma nota introdutória sobre a anatomia topográfica das raízes e caules primários. Nas raízes e nos caules primários, constitui o **cilindro central (cilindro vascular ou estela)** o conjunto do tecido vascular, mais o tecido de suporte e fundamental a ele associado (Figuras 56 e 76; «Cilindro central»). Sobretudo nos caules primários das eudicotiledóneas, por dentro do anel definido pelos feixes vasculares, ocorre uma massa central de tecido fundamental denominada **medula**, que, pela sua posição topográfica, é parte integrante do cilindro central. O **córtex**, por sua vez,

corresponde à camada periférica de tecido fundamental que preenche o espaço compreendido entre o cilindro central e a epiderme.

Meristemas

Tipos celulares meristemáticos

Na semente em germinação, a divisão celular por mitose concentra-se ativamente no eixo embrionário. Contudo, a progressiva diferenciação celular que acompanha o desenvolvimento da planta compromete, paulatinamente, essa capacidade na maioria dos tecidos. Nas plântulas recém-germinadas, a produção de novas células fica prontamente restringida a um tipo particular de tecido indiferenciado: os **meristemas** (*meristems*). Estes são tecidos constituídos por células indiferenciadas, confinados a locais específicos, e responsáveis pela construção contínua do corpo vegetal.

As células com **capacidade meristemática** (de se dividirem) não são, contudo, exclusivas dos meristemas. Algumas células já diferenciadas – sobretudo em tecidos parenquimatosos – podem, pontualmente, desdiferenciar-se e voltar a dividir-se em órgãos não danificados, geralmente sem grande impacto na estrutura e ou no funcionamento da planta. Tal é o caso das células do parênquima floémico «v. Floema secundário». Este mecanismo é determinante para a sobrevivência das plantas em caso de acidente, parasitismo ou envelhecimento (v. «Reparação de feridas. Resposta ao corte») e nos processos de «Multiplicação vegetativa».

Entre as células em divisão nos meristemas sobressaem as chamadas **células estaminais**. Quatro propriedades caracterizam as células estaminais (*stem cells*), tanto vegetais como animais: (i) a lenta proliferação por divisão celular; ii) a capacidade de se autopropagarem (autorrenovação), produzindo novas células estaminais; iii) a capacidade de reporem a massa celular após dano; (iv) e a capacidade de se diferenciarem em múltiplos tipos especializados de células. A divisão celular nos meristemas tem, assim, a dupla função de manter o meristema repleto de células estaminais e de originar tecidos e órgãos diferenciados (Figura 2.6).

Todas as células meristemáticas procedem de um grupo restrito de células estaminais, conhecidas, em anatomia vegetal, por **células iniciais** (*initial cells*) (Veit, 2006). As iniciais dividem-se lentamente, constituindo uma reserva que alimenta de células as restantes regiões de proliferação do meristema. Os meristemas apicais das algas com crescimento apical, dos briófitos e de muitos fetos apresentam uma única célula inicial apical; nas plantas com semente, o meristema é multicelular e o número de iniciais é muito superior. As iniciais desempenham um papel crucial na percepção e integração de sinais externos (e.g., temperatura e luz) e internos provenientes de outras partes da planta (e.g., fito-hormonas e RNA), traduzindo-os em crescimento e diferenciação, implicitamente, na plasticidade fenotípica própria das plantas.

Nos meristemas apicais radiculares das plantas com semente ocorre um pequeno grupo de células que praticamente não se divide, organizado num **centro quiescente** (Eljebbawi et al., 2024). O centro quiescente atua como organizador do **nicho de células estaminais** (do aglomerado de

todas as células estaminais): são elas que mantêm a *pool* de iniciais vizinhas (mais ativas). Através do envio de sinais posicionais e fatores de transcrição via plasmodesmos, o centro quiescente impede a diferenciação das células iniciais adjacentes. Aparentemente, as células do centro quiescente sobre-expressam genes associados a mecanismos de reparação do DNA, o que poderá explicar a sua elevada resistência a agentes mutagénicos e o seu papel na mitigação do envelhecimento genético (Heyman et al., 2013). No meristema caulinar, embora menos notório histologicamente, existe um "centro organizador" análogo situado abaixo da chamada zona central.

Nas preparações histológicas, as células meristemáticas destacam-se pelo citoplasma denso, sem vacúolos ou com vacúolos muito pequenos, pelas paredes celulares primárias delgadas, geralmente angulosas, e por um núcleo de grande dimensão. Nos ápices da raiz e do caule, permanecem indiferenciadas em aglomerados compactos sem espaços intercelulares, sendo intensamente interligadas por plasmodesmos, canais essenciais para a sinalização que dita o seu destino celular (Verdeil et al., 2007). O câmbio e a felogene possuem uma única fiada de iniciais (Beck, 2010).

As células iniciais não envelhecem — são virtualmente imortais e a origem de todas as células diferenciadas. As **células progenitoras** (*progenitor cells*), produzidas pelas iniciais, evidenciam sinais de especialização celular e não se dividem indefinidamente: após um número limitado de mitoses (numa região conhecida por **zona de amplificação**), as suas descendentes convertem-se definitivamente em células diferenciadas (Figura 2.6). A fronteira exata entre as células estaminais e as progenitoras nos meristemas apicais é, morfológicamente, difícil de delimitar.

O conceito de meristema é hoje mais restrito do que a definição inicialmente proposta. Para muitos autores de biologia do desenvolvimento de plantas, os meristemas são tecidos com proliferação celular que mantêm células com capacidade de autoperpetuação, i.e., células estaminais. Ficam, assim, fora desta definição estrutural mais rígida os meristemas da folha e os meristemas intercalares do caule, por não possuírem células estaminais verdadeiras e permanentes (Ichihashi & Tsukaya, 2015). Contudo, para não romper com uma terminologia secular e transversal à literatura agronómica, continuar-se-á a usar neste texto o termo meristema *lato sensu* para designar os aglomerados confinados de células com capacidade de divisão celular, ainda que temporária.

Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário

A polaridade embrionária é definida num estágio inicial do desenvolvimento da semente e persiste durante todo o ciclo de vida da planta. Os **polos** (ápices) radicular e caulinar do embrião acolhem massas de células estaminais que, após a germinação da semente, dão origem aos meristemas primários apical radicular e apical caulinar (Quadro 2.1). O diâmetro do ápice radicular ronda 0,2 mm, sendo maior e mais variável nos caules.

O crescimento primário, liderado pelos meristemas apicais radicular e caulinar, gera o corpo primário das plantas. O desenvolvimento pós-embrionário é essencialmente controlado pelas

células estaminais destes meristemas apicais, o que permite às plantas sintonizar a diferenciação de órgãos e a arquitetura do corpo com as condições ambientais (v. «Organização do corpo das plantas com semente»).

A literatura de anatomia vegetal clássica define o **promeristema** (*promeristem*) como o bloco apical indiferenciado, compreendendo as células iniciais e as suas derivadas imediatas. Contudo, a bibliografia mais recente, sobretudo no âmbito da genética do desenvolvimento, tende a restringir o conceito de promeristema estritamente ao **nicho de células estaminais**, i.e., às células iniciais, concepção aqui adotada (Kean-Galeno et al., 2024). Além do promeristema, o meristema inclui **regiões tecidulares de transição**, constituídas por células progenitoras (Evert et al., 2006; Steeves & Sussex, 1989). As células progenitoras demonstram uma intensa atividade mitótica e, como se referiu anteriormente, estão geneticamente programadas para a especialização e diferenciação em tipos celulares e tecidulares específicos. O destino destas células é determinado pela sua posição espacial no meristema.

Nos meristemas apicais distinguem-se três regiões tecidulares de transição conhecidas por **histogenes** (ou histogéneos; *histogens*) (Beck, 2010) (Figura 2.7): (i) **protoderme** (*protoderm*), (ii) **meristema fundamental** (*ground meristem*) e (iii) **procâmbio** (*procambium*), que geram, respetivamente, a epiderme, o tecido fundamental (cortical e medular), e a vasculatura primária (incluindo o periciclo, na raiz). Na raiz, soma-se um quarto histogéneo, a **caliptogene** (v. «Estrutura primária da raiz»). Nos meristemas apicais caulinares, logo abaixo do promeristema, distinguem-se primórdios foliares em construção por meristemas foliares. Nas monocotiledóneas e em algumas dicotiledóneas, o meristema apical caulinar é coadjuvado por um meristema de espessamento primário (DeMason, 1983) (v. «Espessamento do caule nas monocotiledóneas»).

Os meristemas apicais caulinares, ao diferenciar o eixo do caule e as folhas, deixam, na axila das folhas, pequenos aglomerados de células meristemáticas, designados **meristemas axilares**, responsáveis pela ramificação da parte aérea das plantas (Figura 2.7). Depois de ativados, em nada se distinguem de um meristema apical caulinar principal. As raízes não possuem meristemas axilares; a sua ramificação segue um mecanismo endógeno evolutivamente mais antigo (v. «Morfologia da extremidade radicular e ramificação»).

Em algumas monocotiledóneas (como as Poaceae e Cyperaceae) (Fisher & French, 1978) e 'dicotiledóneas' (e.g., Caryophyllaceae e Polygonaceae) (Khan, 2002), persistem bandas de células meristemáticas na região do nó, encravadas entre tecidos diferenciados, que facultam um alongamento intercalar dos entrenós. Estes **meristemas intercalares** podem ser ativados mesmo em caules maduros. Nas gramíneas, situam-se na base dos entrenós – evidenciados por uma pequena constrição no colmo –, contribuindo muito mais para o crescimento dos caules e para a exposição das inflorescências do que os próprios meristemas caulinares apicais (Figura 1.9-A; «Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas»). As gramíneas possuem ainda **meristemas intercalares foliares**, um na base da bainha e outro na base do limbo (v. «Crescimento e desenvolvimento da folha»).

A grande maioria das monocotiledóneas e muitas 'dicotiledóneas' herbáceas anuais só têm **crescimento primário** — a forma e a espessura dos caules é exclusivamente atribuível à atividade dos meristemas apicais (Dickison, 2000). Nas gimnospermas e nas 'dicotiledóneas' com

crescimento secundário, o crescimento processa-se a dois tempos, governado por meristemas vegetativos distintos: (i) as raízes e os caules primeiro alongam-se pela extremidade, por intermédio de meristemas apicais (corpo primário); (ii) numa fase posterior, por regra, prontamente iniciada, aumentam de diâmetro (engrossamento sem a formação de novos órgãos apicalmente), com a produção do corpo secundário.

Na construção do corpo secundário estão envolvidos dois **meristemas secundários laterais**: o câmbio vascular e a felogene. A alusão à sua lateralidade denota que se dispõem paralelamente ao eixo longitudinal do caule ou da raiz em que estão alojados. Nas raras monocotiledóneas com crescimento secundário (**secundário anómalo**), entra em jogo o **meristema de espessamento secundário** — estas plantas não possuem nem câmbio vascular típico, nem felogene.

O **câmbio vascular** é uma delgada, sensível e contínua película cilíndrica de células meristemáticas, com uma a poucas células de espessura, que percorre todo o corpo secundário das plantas (raízes e caules secundários), situado entre o xilema e o floema. A presença de câmbio nas folhas é incomum. O câmbio produz, por divisão periclinal, xilema secundário centripetamente (para dentro) e floema secundário centrifugamente (para fora). Geralmente, diferencia-se a pouca distância dos meristemas apicais, com origem no procâmbio residual situado entre os feixes primários de floema e xilema.

A **felogene** tem uma estrutura de funcionamento semelhante ao câmbio: produz a periderme, um tecido complexo de proteção (constituído por súber, felogene e feloderme) que substitui a epiderme nos caules e raízes com crescimento secundário. Como se refere adiante (v. «Periderme e ritidoma»), a felogene, ao invés do câmbio vascular, é ciclicamente reiniciada. O estudo do câmbio e do felogénio é realizado com mais detalhe no capítulo dedicado ao caule (v. «Estrutura secundária do caule»).

A vida pós-embrionária das plantas com semente divide-se em **fase vegetativa** e **fase reprodutiva** (= generativa). A transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva implica a conversão de todos ou de parte dos **meristemas vegetativos** (*vegetative meristems*), concretamente de meristemas apicais ou axilares caulinares, em **meristemas reprodutivos** (*reproductive meristems*).

Nas **plantas anuais, bienais e monocárpicas perenes**, a senescência e morte da planta seguem-se inexoravelmente à frutificação (Figura 23). Nas **plantas perenes policárpicas**, a fase reprodutiva está relacionada com a capacidade de alternar ou somar a produção de gemas vegetativas com a diferenciação de gemas florais ou mistas (v. «Gemas»). Nas plantas com flor, os meristemas reprodutivos passam por duas fases: (i) **meristema da inflorescência** (*inflorescence meristem*), enquanto diferenciam a arquitetura e os eixos da inflorescência, e (ii) **meristema floral** (*floral meristem*), quando geram os verticilos e as peças da flor.

Uma outra classificação dos meristemas, não incluída no Quadro 2.1, refere-se à sua determinação temporal (Sablowski, 2007). Os **meristemas determinados** (*determinate meristems*) estão geneticamente programados para cessar a produção de novas células uma vez atingido um estágio de desenvolvimento específico (e.g., meristemas foliares e meristemas florais). Os **meristemas indeterminados** (*indeterminate meristems*) estão envolvidos no crescimento de órgãos

indeterminados, como a raiz e o caule.

Por fim, os meristemas podem diferenciar-se a partir de tecidos já definitivos, numa posição distinta e imprevisível em relação aos meristemas enumerados no Quadro 2.1. Estes meristemas «fora do lugar», designados por **meristemas adventícios**, dão origem a **órgãos adventícios** (e.g., raízes e caules adventícios).

Os meristemas adventícios têm origem em (i) células parenquimatosas que mantiveram a capacidade de se desdiferenciar, ou em (ii) células cambiais (Hartmann et al., 2014). As células parenquimatosas em causa geralmente estão situadas nos raios xilémicos e floémicos, no periciclo radicular/caulinar ou na vizinhança de zonas de abscisão (v. «Cilindro central»). A diferenciação de meristemas adventícios pode ser antecedida pela formação de um **calo** celular mais ou menos volumoso. Os calos são proliferações celulares irregulares que se formam rapidamente em feridas ou cortes, com origem na desdiferenciação de células parenquimatosas. Quando os órgãos se formam a partir de um calo, diz-se que ocorreu uma organogénese indireta; se os novos órgãos surgem diretamente da desdiferenciação do tecido original para meristema, a organogénese é direta.

Quadro 6. Tipologia dos meristemas vegetativos indeterminados

Critério / Tipo	Descrição	Subtipos
Quanto à origem		
Meristemas primários* (<i>primary meristems</i>)	A sua origem remonta às células embrionárias, sem que tenha ocorrido uma interrupção da atividade meristemática; o adjetivo «primário» explicita a continuidade meristemática entre as células embrionárias e as células iniciais dos meristemas primários. Constroem o corpo primário das plantas.	Meristema apical caulinar (<i>shoot apical meristem</i>) (inc. meristemas axilares (<i>axillary meristems</i>)**), meristema apical radicular (<i>root apical meristem</i>), meristema de espessamento*** primário (<i>primary thickening meristem</i>) e meristemas intercalares (<i>intercalary meristems</i>).
Meristemas secundários (<i>secondary meristems</i>)	Resultam da desdiferenciação celular (e.g., de células parenquimatosas) ou da reativação de células com capacidade meristemática temporariamente interrompida (e.g., células procambiais) que ocorrem em regiões do caule e da raiz primários dominadas por células diferenciadas. Constroem o corpo secundário das plantas.	Câmbio vascular (<i>vascular cambium</i>) (= câmbio libero-lenhoso ou, simplesmente, câmbio), felogene (<i>phellogen</i>) (= câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico; <i>cork cambium</i>) e meristema de espessamento secundário (<i>secondary thickening meristem</i>).
Quanto à posição		
Meristemas apicais (<i>apical meristems</i>)	Localizados nos ápices de caules ou raízes.	Meristema apical caulinar** (inc. meristema axilar) e meristema apical radicular.

Critério / Tipo	Descrição	Subtipos
Meristemas laterais <i>(lateral meristems)</i>	Revestem em extensão variável os órgãos axiais (caule e raiz) promovendo o aumento em diâmetro (câmbio) ou a sua proteção (felogénio).	Câmbio vascular, felogénio, meristema de espessamento primário e meristema de espessamento secundário.
Meristemas intercalares <i>(intercalary meristems)</i>	Meristemas primários próprios das monocotiledóneas, embutidos entre tecidos já diferenciados.	Meristemas intercalares foliares (<i>leaf intercalary meristems</i>); meristema intercalar caulinar (<i>stem intercalary meristem</i>).

* São também primários os meristemas das inflorescências e das flores que resultam da diferenciação dos meristemas apicais caulinares.

** Num sentido amplo, os meristemas apicais caulinares incluem os meristemas axilares do caule.

*** Ou «de engrossamento».

3. Tecidos vegetais II: tecidos definitivos

Tecidos definitivos simples

Parênquima

O conceito de **parênquima** (*parenchyma*) inclui todos os tecidos pouco especializados, tanto de formação primária como secundária, que enchem os órgãos das plantas. O parênquima foi o primeiro tecido vegetal a evoluir (volume II). As 'algas verdes' são inteiramente constituídas por um parênquima fotossintético não especializado. A impulsão da água torna desnecessários os tecidos de suporte nestas plantas. O número de tecidos e de tipos especializados de parênquima aumenta à medida que se avança na árvore filogenética das plantas. As angiospérmicas são o grupo de plantas terrestres com maior diversidade de tecidos, parenquimatosos e outros.

O parênquima é constituído por células com paredes delgadas, sem parede celular secundária, de forma poliédrica, com grandes vacúolos, organizadas em tecidos com abundantes espaços intercelulares. Muitos tecidos secretores enquadram-se no conceito de parênquima. O vacúolo das células parenquimatosas acumula todo tipo de secreções, como amido, cristais de substâncias diversas (sobretudo oxalato de cálcio, sílica e carbonato de cálcio), óleos, taninos e pigmentos hidrossolúveis. As células parenquimatosas são totipotentes e, em geral, mantêm a capacidade de regredirem a células meristemáticas, geralmente após traumatismo (e.g., rotura de um ramo), com a diferenciação de um calo. Embora a firmeza das plantas se deva, em grande parte, aos tecidos vasculares e aos tecidos de suporte (colênquima e esclerênquima), as células do parênquima, quando túrgidas, também têm aqui um papel relevante. As plantas herbáceas e as folhas murcham quando os tecidos parenquimatosos perdem turgidez.

O **parênquima fundamental**, ou de preenchimento, enche o córtex e a medula de caules e raízes. O **aerênquima** é um tipo de parênquima com abundantes espaços vazios entre as células, comum nas plantas aquáticas ou anfíbias (e.g., arroz), ou no pecíolo da bananeira e outras monocotiledóneas Zingiberales. Foi também detetado nas raízes finas de árvores ciclicamente ou permanentemente submersas pela toalha freática (David et al., 2013). O aerênquima facilita o transporte de gases de e para as partes das plantas que têm dificuldade de aceder ao oxigénio e de libertar-se do dióxido de carbono produzido pela respiração celular (Figura 24). O aerênquima deve ser entendido como um sistema de transporte, como o floema e o xilema (Colmer, 2003).

Designa-se por **clorênquima** (= **parênquima clorofilino**) o parênquima de células fotossintéticas próprio do mesófilo das folhas e do córtex dos caules primários. Reconhecem-se dois tipos de

clorênquima: (i) em **paliçada** (com células alongadas, compactadas) ou (ii) **lacunoso** (com grandes espaços intercelulares) (Figura 109). O **parênquima de reserva**, por exemplo, das raízes e caules tuberosos e das sementes, pode ser amiláceo, inulífero, oleaginoso ou sacarino consoante o tipo de substâncias que acumula. Muitas plantas suculentas armazenam água num **hidrênquima** (= **parênquima aquífero**) ao nível da raiz, do caule e/ou das folhas (Males, 2017). O parênquima é o tecido base das partes edíveis dos frutos.

Como se verá, o parênquima lenhoso desempenha um papel determinante na estrutura e no funcionamento do lenho (v. «Estrutura secundária do caule»). Sobretudo nas áreas de xilema não funcional e na vizinhança de infeções fúngicas, o protoplasma das células de parênquima lenhoso atravessa as pontuações e invade e sela o lúmen dos elementos traqueais vizinhos. As **tiloses** (*tylosis*) — nome por que são conhecidas estas penetrações em forma de balão impermeabilizadas com deposições de lenhina e suberina — são fundamentais na compartimentação das infeções por fungos lenhícolas e na selagem de elementos traqueais preenchidos com ar em consequência de feridas ou embolismo (v. «Reparação de feridas. Resposta ao corte») (Figura 25) (Rioux et al., 1995). Os tipos de parênquima agora apresentados desempenham funções precisas na planta. A discriminação de subtipos do parênquima continua pela sua localização no interior do corno; e.g., **parênquima cortical, medular, vascular**, etc.

No endosperma, no contacto entre tecidos esporofíticos e gametofíticos nos briófitos e 'pteridófitos', ou nas terminações dos feixes vasculares dos frutos em desenvolvimento, das folhas, nectários ou glândulas, observam-se células especializadas, geralmente de tipo parenquimatoso, caracterizadas pela presença de invaginações na parede celular forradas pela membrana plasmática, que aumentam a relação superfície/volume celular. Estas células, ditas de **transferência** (*transfer cells*), têm a função de facilitar o movimento de açúcares e aminoácidos entre os espaços extracelulares e o interior das células (Offler et al., 2003). As células de transferência foliares estão envolvidas na transferência dos açúcares produzidos nas células fotossintéticas do mesofilo para o floema, que depois os redistribui pelo corpo da planta.

Colênquima

O colênquima e o esclerênquima desempenham uma função de suporte mecânico. O colênquima confere elasticidade; o esclerênquima tem, por vezes, a função de isolar e proteger partes da planta do exterior (e.g., tegumento da semente). Ambos podem aumentar a resistência a insetos picadores-sugadores (Ammar et al., 2014).

As células do **colênquima** (*collenchyma*), ao invés do esclerênquima, são vivas. Distinguem-se das células parenquimatosas por serem mais alongadas e flexíveis, e por apresentarem uma parede primária refringente ao microscópio, assimetricamente espessada, sobretudo com celulose (Figuras 26 e 29). As células de colênquima não têm parede secundária, nem espessamentos com lenhina. Organizam-se em feixes longitudinais, frequentemente de posição subepidérmica. Distendem-se sob o efeito de forças de tração; suspendida a tração, não regressam à forma inicial; e dobram sem quebrar. Estas três características permitem-lhes acompanhar o crescimento dos órgãos jovens. A função de suporte depende, em grande parte, da turgidez conferida pela água porque as paredes das células colenquimatosas não contêm lenhina nem outras substâncias hidrofóbicas. O

colênquima não impede a murchidão.

O colênquima está estreitamente associado aos órgãos primários, sendo determinante para a resistência mecânica e a elasticidade característica dos caules jovens, folhas e raízes aéreas das 'dicotiledóneas'. É raro nas raízes subterrâneas e profuso nos caules primários angulosos, por exemplo, nas famílias Lamiaceae e Verbenaceae (Figura 27). Nas monocotiledóneas, a mesma função é desempenhada pelo esclerênquima.

Esclerênquima

Todas as células vegetais têm, numa fase inicial, uma parede primária de celulose, hemicelulose e pectinas. A diferenciação do **esclerênquima** (*sclerenchyma*) passa pela deposição de uma parede secundária com uma elevada proporção de lenhina, e pela morte programada do protoplasto. As deposições são mais simétricas do que as do colênquima, quimicamente distintas, e, por vezes, obstruem o lúmen por completo (Figuras 29 e 30). O esclerênquima é um tecido afim dos elementos traqueais do xilema, mas sem função de transporte, energeticamente mais dispendioso do que o colênquima e ainda mais do que o parênquima.

O esclerênquima aparece tanto no corpo primário como no corpo secundário. Geralmente, está localizado na fronteira entre estruturas anatómicas ou entre estas e o exterior da planta, estando associado a órgãos maduros cujo crescimento já terminou e a partes particularmente rígidas das plantas; e.g., por debaixo da epiderme, a delimitar o córtex, a proteger feixes vasculares primários, no tegumento das sementes e a revestir os frutos secos.

Reconhecem-se dois tipos celulares esclerenquimatosos: os (i) escleritos e as (ii) fibras. Os **escleritos** (= células pétreas; sclereids) são células esclerenquimatosas de forma irregular, isodiamétricas ou, pelo menos, mais curtas do que as células das fibras, e com mais pontuações, do que estas. Os escleritos surgem isolados e distribuídos ao acaso noutros tipos de tecido (Figura 24), ou então em grupos ou em camadas (Figura 28). São relativamente raros nas monocotiledóneas. Os escleritos isolados conferem o granitado característico da polpa das peras e dos medronhos maduros (*Arbutus unedo*, Ericaceae). A acumulação de camadas organizadas de escleritos explica a rigidez do tegumento das sementes, do endocarpo das drupas e dos frutos secos. Os escleritos são classificados de acordo com a sua forma e dimensão; e.g., macroescleritos, braquiescleritos, osteoescleritos, etc.

Constituem as **fibras** (= **fibras esclerenquimatosas**) células de esclerênquima muito mais compridas do que largas, fusiformes, pontiagudas, e de lúmen muito reduzido. Atingem 20 cm ou mais de comprimento. Deformam-se sob tensão e tendem a retornar à forma inicial. Previnem a murchidão sob stresse hídrico. Surgem agrupadas em feixes numa grande variedade de tecidos; e.g., reforçam as folhas das gramíneas e das agaváceas, e endurecem os espinhos, qualquer que seja a sua origem. As fibras esclerenquimatosas classificam-se em **xilémicas** (*xylary fibers*, *wood fibers*) ou **extraxilémicas** (*extraxylary fibers*) consoante se encontrem, ou não, imersas no xilema, e como primárias ou secundárias se têm origem em meristemas primários ou secundários (Figura 29).

As fibras xilémicas são parte integrante do xilema secundário (infrequente no metaxilema), no qual surgem a acompanhar os elementos traqueais. Em função da espessura da parede celular e do tipo de pontuações, são divididas em dois grupos: (i) fibras libriformes e (ii) fibrotraqueídeos. As **fibras libriformes** (*libriform fibers*) apresentam paredes secundárias muito espessas com pontuações simples (v.i.), e os **fibrotraqueídeos** (*fiber-tracheids*) paredes comparativamente mais finas, geralmente com pontuações areoladas. As gimnospérmicas não têm fibras libriformes e raramente apresentam fibrotraqueídeos.

As **fibras extraxilémicas** situam-se no córtex, na vizinhança (por fora) do cilindro vascular ou no floema (com uma origem meristemática comum com os tubos crivosos), designando-se, respetivamente, por **fibras corticais**, **fibras perivasculares** (= fibras pericíclicas) ou **fibras liberianas** (= fibras floémicas) (Dickison, 2000; Skoss, 1955). Nas monocotiledóneas, mas também em várias 'dicotiledóneas' como em *Cucurbita* (Cucurbitaceae) e em *Aristolochia* (Aristolochiaceae), as fibras perivasculares envolvem firmemente os feixes vasculares, constituindo, no seu todo, feixes fibrovasculares. Além das fibras perivasculares, o colmo de muitas gramíneas e de outras monocotiledóneas é enrijecido por fibras corticais, situadas por baixo da epiderme. As fibras liberianas são muito frequentes nas 'dicotiledóneas'. A flexibilidade dos sarmentos da videira-europeia deve-se à presença de fibras liberianas primárias e secundárias.

As fibras extraxilémicas têm grande importância têxtil, sendo extraídas em mais de 40 famílias de plantas. As fibras têxteis de origem vegetal são divididas em três grandes grupos: (i) fibras macias, (ii) fibras duras, (iii) fibras de superfície. As **fibras macias ou moles** (*soft fibers, bast fibers*), pela sua flexibilidade e elasticidade, são obtidas a partir das fibras extraxilémicas caulinares, liberianas ou corticais de dicotiledóneas; e.g., juta (*Corchorus capsularis*, Malvaceae), linho (Figura 30) e cânhamo (Figura 68-B). As **fibras duras** (= fibras foliares, *hard fibers*) são mais ricas em lenhina e provêm das folhas de monocotiledóneas; e.g., sisal (Figura 23), abacá ou cânhamo-de-manila (*Musa textilis*, Musaceae) e ráfia (*Raffia taedigera*, Arecaceae). As fibras duras são constituídas por fibras corticais e por feixes fibrovasculares.

Fibra de superfície (*surface fibers*) é uma designação imprópria dos tricomas lenhificados - com origem no tecido epidérmico - que se desenvolvem na superfície de sementes, folhas ou frutos. O algodão é uma fibra de superfície, entendida por alguns autores como fibra macia, extraída da semente de várias espécies do género *Gossypium* (algodoeiros; Malvaceae) (Figura 197-D). As fibras do fruto da sumaumeira (*Ceiba pentandra*, Malvaceae, Bombacoideae) usavam-se para encher colchões e almofadas.

Tecidos complexos

Tecido de proteção

Epiderme

A **epiderme** (*epidermis*) é uma camada celular contínua e compacta (sem espaços intercelulares), por regra unisseriada (com uma assentada de células) e transparente, que cobre todo o exterior do corpo primário das plantas. Constitui uma interface entre a planta e o ambiente. A epiderme é **multisseriada** (= múltipla ou pluriestratificada), por exemplo, nas folhas das figueiras (*Ficus*, Moraceae) e nas raízes com velame. Geralmente, é substituída pela periderme nos órgãos com crescimento secundário (v. «Primeiras etapas do crescimento secundário»; Figura 78).

A epiderme de caules primários e folhas é constituída por vários tipos de células. Dominam este tecido complexo células pouco especializadas, transparentes, de grandes vacúolos, geralmente aclorofiladas (exceto nas células-guarda e em plantas aquáticas ou de sombra), alongadas no sentido do eixo longitudinal do órgão. Esta matriz celular é interrompida por tipos celulares particulares, como sejam as **células-guarda** e as **células anexas** (= subsidiárias) constituintes do complexo estomático (v. «Epiderme» da folha), as **células motoras ou buliformes**, células com paredes espessadas com sílica (**células silicificadas**, «Célula vegetal») ou suberina (**células suberosas**), nectários e um sem número de emergências e de tipos de indumento (e.g., pelos, papilas, tricomas glandulares; «Emergências. Indumento»). Na epiderme da raiz, diferenciam-se pelos radiculares.

Reveste externamente a epiderme da parte aérea uma camada cerosa protetora – a **cutícula** (*cuticle*) –, por vezes, complementada com expansões de ceras epicuticulares. O principal constituinte da cutícula – a **cutina** (*cutin*) – é um composto lipídico hidrófobo e transparente, análogo ao poliéster (Walton, 1990). A cutícula, além de conferir resistência a parasitas e a agentes físicos abrasivos (e.g., poeiras e cristais de cloreto de sódio), é largamente impermeável a gases e líquidos, oferece alguma proteção à radiação UV, e, consoante os casos, reflete, difunde ou concentra os raios solares. A transparência frequente da cutícula e da epiderme permite que a luz atinja as camadas celulares fotossintéticas do mesófilo. A cutícula e a compactação das células epidérmicas conferem, apesar de tudo, alguma sustentação mecânica aos órgãos primários.

A espessura da cutícula é determinante nas perdas de água por transpiração. Foi demonstrado que a cutícula é mais espessa nas folhas expostas ao sol e que muitas plantas aumentam a deposição de substâncias lipídicas em resposta a exposições prolongadas a défices de água no solo (Skoss, 1955). A cutícula da carnaúba (*Copernicia prunifera*, Arecaceae), uma palmeira endémica do Nordeste brasileiro, é suficientemente espessa para ser explorada comercialmente, obtendo-se a cera de carnaúba (Figura 31).

Como se explica nos pontos dedicados à anatomia da raiz, caule e folha, identifica-se, por vezes, por baixo da epiderme, uma camada celular, distinta das imediatamente vizinhas, já pertencente ao tecido fundamental – a **hipoderme** (*hypodermis*). Embora só discrimináveis através de estudos histológicos, as camadas internas da epiderme multisseriada e a hipoderme têm uma ontogénese distinta: a epiderme, uni ou multisseriada, é diferenciada na protoderme, a camada mais externa dos meristemas apicais radicular e caulinar; a hipoderme provém do meristema fundamental e, portanto, deve ser entendida como a camada celular mais externa do córtex.

Periderme e zona de abscisão

O aumento de diâmetro dos caules secundários, tanto nas 'dicotiledóneas' quanto nas gimnospérmicas, cria tensões mecânicas em todos os tecidos exteriores ao câmbio. Sem o apoio de um meristema especializado na produção de periderme - a **felogene**(= felogénio, **câmbio suberoso** ou **câmbio subero-felodérmico**; *phellogen, cork cambium*) -, os caules abririam fendas expondo as células vivas do floema e do câmbio ao exterior. Ao contrário do câmbio, a felogene normalmente tem duração limitada. Nas monocotiledóneas com crescimento secundário, a solução evolutiva foi outra: não têm nem câmbio nem felogene (v. «Espessamento do caule nas monocotiledóneas»).

A felogene produz felema para o exterior e feloderme para o interior (Figura 88) (Serra et al., 2022). O **felema** (= **suber**; *phellem, cork*) é um tecido de células mortas na maturação, espessadas com suberina, por vezes, complementada com lenhina. Tanto a suberina como a lenhina são substâncias hidrofóbicas. A suberina tem por função reduzir as perdas de água, melhorar o isolamento térmico e proteger as plantas contra parasitas, impactos de objetos e a radiação solar. Confere, como a lenhina, proteção contra os efeitos mutagénicos da radiação ultravioleta (Krizková et al., 1999). A **feloderme** (= córtex secundário; *phelloderm*) é um tecido parenquimatoso de reserva. O conjunto «feloderme + felogene + felema» constitui a **periderme**(*periderm*), mais concretamente a **periderme nativa** (*native periderm*). A periderme substitui, geralmente, a epiderme nos caules e nas raízes com crescimento secundário. A felogene (e a periderme) pode ainda diferenciar-se em feridas ou nas regiões de abscisão de folhas e de frutos, dando origem a uma **periderme de ferida** (*wound periderm*). No primeiro caso, contribui para a reparação de tecidos lesionados e, no segundo, ao formar uma zona de abscisão, impele a queda de folhas e frutos. O estudo da periderme é aprofundado no capítulo dedicado ao caule (v. «Periderme e ritidoma»).

Designa-se por **abscisão** o processo programado de rejeição de órgãos aéreos da planta, tais como nomofilos, caules, peças florais (e.g., pétalas e estames) e frutos. Este processo ocorre em locais específicos do corpo vegetal - as **zonas de abscisão**(*abscission zones*) - que controlam, com precisão, a separação dos órgãos da parte aérea da planta (Pautot et al., 2025).

É importante não confundir senescência com abscisão: a senescência é um processo regulado de deterioração de um dado órgão, que frequentemente despoleta e culmina numa abscisão (separação física) (v. «Desenvolvimento, crescimento e senescência»). A abscisão permite às plantas ajustar a sua estrutura ao stress ambiental (e.g., frio, défice hídrico ou falta de luz), eliminar estruturas que se tornaram inúteis e que podem até comprometer o sucesso reprodutivo (e.g., peças florais murchas ou ramos sombreados nas camadas profundas da copa), ou ainda promover a dispersão de propágulos e diásporos (e.g., certos frutos indeiscentes).

Por exemplo, as leguminosas de folhas compostas e as azedas (*Oxalis pes-caprae*, Oxalidaceae) possuem articulações foliares (**pulvinos**) suscetíveis de gerar zonas de abscisão que facilitam a separação dos folíolos (salvaguardando a planta-mãe), quando submetidas à herbivoria ou a um intenso défice de água no solo. A cladoptose (expulsão programada de ramos) ocorre igualmente através de zonas de abscisão, e a queda das folhas nas árvores caducifólias segue exatamente o mesmo mecanismo (v. «Cladoptose»).

Anatomicamente, a zona de abscisão consiste numa **camada de separação** (*separation layer*), onde ocorre a degradação enzimática das paredes celulares, e numa **camada protetora** (*protective layer*) suberizada, que isola os tecidos vasculares antes da queda do órgão, prevenindo a perda de seiva e a entrada de patógenos (Evert et al., 2006). Especificamente nos feixes vasculares, este isolamento é garantido pela formação de tiloses (ou deposição de gomas) que bloqueiam os elementos condutores do xilema, e pela deposição de calose, que oblitera os tubos crivosos do floema, assegurando que o sistema vascular fica selado em simultâneo com a formação da camada protetora e antes da fratura física (Evert et al., 2006). Toda esta proteção inicial culmina na formação de uma periderme de ferida. A estrutura anatômica da zona de abscisão é similar às **zonas de deiscência** (*dehiscence zones*) próprias de estruturas aéreas que sofrem abertura (e.g., anteras e frutos deiscentes).

Tecido fundamental

O tecido fundamental encontra-se nas partes do corpo primário das plantas não ocupadas pela epiderme, tecido vascular e cavidades (Rudall, 2007). Corresponde à maior parte da massa do corpo primário das plantas. Desempenha diversas funções – e.g., fotossíntese, reserva, secreção, preenchimento, suporte e reparação de tecidos – e é constituído por uma matriz de parênquima, variavelmente complementada por colênquima, esclerênquima e tecidos secretores. Em termos ontogenéticos, tem origem no meristema fundamental (parte dos meristemas apicais). Nas monocotiledóneas, o tecido fundamental é também produzido pelos meristemas intercalares e, nas espécies que os possuem, pelos meristemas de espessamento primário e secundário.

Tecido vascular

O transporte de água e nutrientes

Os fisiologistas designam a componente não viva das plantas por **apoplasto** e, por **simplasto**, o conjunto dos protoplastos interligados. Integram o apoplasto as paredes celulares, os espaços intercelulares e o lúmen (interior) dos elementos traqueais (por serem células mortas). Os plasmodesmos fazem do simplasto um sistema contínuo (o *continuum* citoplasmático) que se estende a toda a planta.

No corpo das plantas, o movimento da água e nutrientes a curta distância faz-se essencialmente por duas vias: por (i) difusão através do apoplasto (**via apoplástica**), ou (ii) pelo interior das células (**via simplástica**). Nas raízes, as **bandas de Caspary** (v. «Epiderme e córtex» da raiz) obrigam os solutos a penetrar nas células da endoderme, interrompendo a via apoplástica. A cutícula e a periderme também interrompem o apoplasto ao nível da superfície. As células de transferência desempenham um papel importante no movimento de nutrientes entre o simplasto e o apoplasto.

O transporte a longa distância nas plantas vasculares é assegurado pelos tecidos vasculares, *i.e.*, pelo xilema e pelo floema. O xilema transporta a água e os nutrientes inorgânicos absorvidos e processados na raiz para a parte aérea; o floema redistribui os produtos da fotossíntese e outros

metabolitos orgânicos a partir dos **centros de produção e exportação** (e.g., folhas maduras e órgãos de reserva em germinação; **fontes** ou *sources*) para os **centros de consumo ou armazenamento** (e.g., raiz, meristemas, flores, frutos ou tubérculos em formação; **sumidouros** ou *sinks*).

O movimento do **fluido (seiva) xilémico** faz-se no sentido longitudinal, da raiz para a copa, sob a ação de forças físicas, sobretudo do gradiente de potencial de água entre o solo e a atmosfera (teoria da tensão-coesão). No xilema secundário, ocorre algum movimento lateral no parênquima dos raios xilémicos.

Já o movimento do **fluido (seiva) floémico** é bidirecional (embora unidirecional no mesmo tubo crivoso), consome energia metabólica e é controlado pelo gradiente de pressão de turgescência gerado pelo carregamento de solutos nas fontes e pelo seu descarregamento nos sumidouros. Este mecanismo de transporte em massa envolve a entrada passiva de água proveniente do xilema para acompanhar os solutos nas fontes, razão pela qual floema e xilema, por regra, se desenvolvem na proximidade um do outro, anatomicamente organizados em feixes vasculares (Hardtke, 2023).

O xilema e o floema primários são diferenciados pelo procâmbio; o xilema e o floema secundários, pelo câmbio vascular (v. «Meristemas»). A maior parte da biomassa das plantas lenhosas é constituída por xilema secundário, também conhecido como lenho (madeira). Nas plantas sem crescimento secundário (como a maioria das monocotiledóneas), o floema e o xilema primários não são renovados e têm de permanecer funcionais durante toda a vida da planta.

Xilema

A deposição da parede secundária dos elementos traqueais no **protoxilema** – primeiro xilema a ser diferenciado nos caules e raízes primários próximo do ápice, pelo procâmbio – é descontínua. Os espessamentos secundários são primeiro anelares (em forma de anel) e depois **espiralados** (= helicoides; em forma de hélice), no protoxilema mais tardio (Figura 35). As deposições anelar e espiralada são soluções evolutivas eficientes, pois conferem rigidez às paredes celulares secundárias protoxilémicas (no caule, sujeitas a enormes pressões negativas geradas pela transpiração das folhas) e, ao mesmo tempo, facilitam o seu alongamento (o protoxilema está sujeito a forças de tração decorrentes do alongamento das células recém-diferenciadas). O xilema primário mais tardio e durável, o **metaxilema**, diferencia-se assim que termina o alongamento celular. O diâmetro dos elementos traqueais do metaxilema é maior; as paredes secundárias são contínuas com espessamentos **escalariformes** (em forma de escada), reticulados (desenham uma rede) ou pontuados por pontuações simples (Figura 35). Não são extensíveis como os elementos do protoxilema.

O xilema secundário é produzido pelo câmbio. O espessamento secundário do xilema secundário é mais vigoroso do que no equivalente primário, e os espessamentos, por regra, são contínuos com pontuações areoladas. Nas angiospérmicas, o xilema secundário é mais complexo, envolve diferentes combinações de (i) elementos traqueais, (ii) fibras (ausentes no protoxilema e raras no metaxilema) muito lenhificadas e parênquima lenhoso (infrequente no metaxilema) (Evert et al., 2006). Menos frequentes ainda são os escleritos e os laticíferos (estruturas celulares que produzem

látex). Além da função de transporte, o xilema secundário tem importantes funções de suporte e de reserva (Evert et al., 2006).

O protoxilema geralmente é composto por traqueídeos. Nas angiospérmicas, o metaxilema e o xilema secundário contêm traqueídeos e vasos lenhosos. Constituem os **traqueídeos** (= tracheids, *tracheids*) e os **vasos lenhosos** (= **traqueias**, *vessels*) maduros dois tipos celulares, respetivamente, os **traqueídeos** e os **elementos dos vasos**. Os traqueídeos e os elementos dos vasos são genericamente designados por **elementos traqueais** (*tracheary elements*). Têm em comum paredes secundárias espessas reforçadas com deposições de lenhina, e o facto de não reterem o protoplasma na maturidade – são células mortas. As células precursoras dos elementos traqueais estão, portanto, sujeitas a morte programada (*programmed cell death*). Os traqueídeos desempenham a dupla função de suporte e transporte; os elementos dos vasos, excetuando os tipos ancestrais, têm apenas uma função de transporte. As fibras xilémicas desempenham uma função de suporte. O parênquima lenhoso é o tipo celular vivo mais abundante nas angiospérmicas; tem um papel importante de reserva, de suporte metabólico do tecido xilémico e de proteção do lenho contra organismos fitopatogénicos (H. Morris et al., 2016). Será discutido com mais detalhe no ponto «Estrutura secundária do caule».

Os **traqueídeos** têm forma fusiforme, diâmetro pequeno (até 80 µm) e elevada relação comprimento/largura, além de uma parede secundária bastante homogénea. Nos feixes vasculares, os traqueídeos não se justapõem axialmente, antes lateralmente, comunicando entre si por intermédio das pontuações. O fluido xilémico circula entre traqueídeos através das pontuações porque a parede celular secundária, em consequência da deposição de lenhina, não é permeável a soluções aquosas (Figura 32).

Os **elementos dos vasos** são mais curtos e de maior diâmetro (até 0,5 mm, visíveis a olho nu, sobretudo no lenho de primavera) do que os traqueídeos. Dispõem de duas **placas de perfuração** (*perforation plate*), uma em cada extremidade, com uma ou mais interrupções amplas da parede celular designadas por **perfurações** (*perforations*). A placa de perfuração pode ser **simples** (vasada com uma única perfuração), ou **múltipla** e compreender várias perfurações alongadas (barras) dispostas em paralelo como uma escada (**placa de perfuração escalariforme**), ou perfurações mais pequenas formando um retículo (**placa de perfuração reticulada**) (Figura 34).

Os vasos lenhosos (xylem vessels) organizam-se pela justaposição axial de elementos dos vasos, sendo as paredes de contacto entre dois elementos de vaso sucessivos perpendiculares às paredes longitudinais, ou oblíquas (nos tipos mais ancestrais). A comunicação entre dois elementos de vaso contíguos faz-se pelas perfurações. Os vasos lenhosos podem atingir vários metros de comprimento sem interrupções. A resistência à circulação do fluido xilémico é substancialmente menor nos vasos lenhosos do que nos traqueídeos, por duas razões: (i) maior diâmetro dos vasos; (ii) maior parte do caudal de fluido passa pelas perfurações (Figura 32). Os vasos comunicam lateralmente uns com os outros e com o parênquima lenhoso pelas pontuações. O movimento lateral da seiva pelas pontuações e a redução da condutividade hidráulica são inevitáveis quando os vasos entopem.

Os traqueídeos são filogeneticamente mais antigos do que os elementos dos vasos – evoluíram no Silúrico (444-419 Ma) (volume II), muito antes dos elementos dos vasos, que provavelmente têm

idade jurássica (201-145 Ma) (Taylor et al., 2009; Willis & McElwain, 2014). Todas as plantas vasculares têm traqueídeos. Os vasos lenhosos são característicos das angiospérmicas. Evoluíram também, de forma independente, por convergência, em alguns licopodiófitos, nos fetos e nos gnetófitos (Schneider & Carlquist, 1998). Nas angiospérmicas, a folha geralmente só contém traqueídeos; no caule e na raiz coexistem vasos lenhosos e traqueídeos, sendo mais abundantes os primeiros.

Os elementos traqueais evoluíram de modo a minimizar a resistência à ascensão da seiva (aumento da condutância hidráulica) sem agravar perigosamente os riscos de embolia. O diâmetro (espessura) dos elementos traqueais varia de espécie para espécie. A enorme diversidade de formas e ecologias das plantas vasculares ajuda a explicar a grande variação do diâmetro dos elementos traqueais. Pelas razões de ordem física suprarreferidas, o diâmetro dos vasos lenhosos diminui da base para o ápice das plantas, sendo geralmente maior nas plantas grandes (árvores) de climas húmidos e quentes, do que nas plantas herbáceas ou nas plantas de ambientes secos e/ou frios (Olson et al., 2014). O lenho secundário produzido na estação húmida tem um diâmetro maior do que o da estação seca (v. «Estrutura secundária do caule»).

Uma **pontuação** não é um orifício, mas sim uma área de parede primária, mais ou menos intacta, não revestida por parede secundária, comum a duas células contíguas. As pontuações têm três partes: (i) orifício, (ii) cavidade e (iii) membrana (Figura 36). Nas células vivas somam-se os plasmodesmos. O que sobra da parede celular primária constitui a membrana. As pontuações, tanto nos traqueídeos como nos elementos dos vasos, podem ser **simples** (*simple pits*) ou **areoladas** (*bordered pits*; tipo mais comum). Nestas últimas forma-se um rebordo espessado na parede secundária que avança sobre o espaço preenchido pela membrana, sem a revestir (Figuras 3 e 36).

A membrana permite a passagem de fluido xilémico entre elementos traqueais vizinhos ao mesmo tempo que diminui o risco de disseminação de bolhas de ar (**embolia**) e de microrganismos patogénicos pelo sistema vascular (Choat et al., 2008). Este sistema de contenção está reforçado na maioria das gimnospérmicas (exceto Cycadidae), e em alguns géneros de angiospérmicas, por pontuações areoladas com um **sistema tórus-margo** (Figura 36). Nestas plantas, o centro da membrana – o **tórus** – é impermeável e mais espesso. A parede celular primária está parcialmente dissolvida em torno do tórus, constituindo o **margo**, uma zona percorrida por poros minúsculos (de poucos nanómetros) permeáveis à seiva. Na presença de bolhas de ar, o margo desloca-se, o tórus adere ao rebordo espessado e sela o elemento traqueal, reduzindo os riscos de embolia (formação e coalescência de bolhas de ar) do xilema. Este mecanismo e a ausência de vasos lenhosos explicam, supõe-se, por que razão as árvores mais altas do mundo são gimnospérmicas (Hacke et al., 2004) – o xilema das grandes árvores gimnospérmicas está submetido a pressões negativas muito elevadas; os consequentes riscos de embolia são contrabalançados pelo pequeno diâmetro dos traqueídeos e pelo sistema tórus-margo. O diâmetro dos poros do margo é o ideal para filtrar microrganismos patogénicos. Estão publicadas tentativas bem-sucedidas de utilizar o xilema, sobretudo em gimnospérmicas (por não disporem de placas de perfuração), na purificação de água para consumo humano (Boutilier et al., 2014).

Floema

Na constituição do floema das angiospérmicas sobressaem dois tipos celulares: (i) os elementos crivosos e (ii) as células companheiras. O floema pode ainda incluir fibras liberianas, esclereídeos, parênquima e laticíferos. O parênquima floémico tem, essencialmente, uma função de reserva. As células de parênquima, as células companheiras e os elementos crivosos não têm parede secundária (apenas primária, por vezes espessada), sendo, por isso, difíceis de distinguir entre si ao microscópio óptico.

As células especializadas no transporte do fluido floémico – os **elementos crivosos** (= elementos dos tubos crivosos; *sieve elements*) – são vivas na maturidade, embora profundamente modificadas. Apresentam uma parede primária espessa e não têm núcleo, ribossomas, nem vacúolo tónico, e o seu citoplasma confunde-se com o fluido floémico. Conectam-se pelo topo e dispõem-se em fiadas axiais, designadas por **tubos crivosos** (*sieve tube*).

No interior dos elementos crivosos abunda **calose** (*callose*), outro polímero de glucose. Esta substância, juntamente com a Proteína-P, acumula-se rapidamente nos poros das placas crivosas em caso de ferida (e.g., ataque de insetos), bloqueando o fluxo e impedindo a perda de seiva. A calose acumula-se também nas áreas crivosas no final da estação de crescimento (dormência), sendo removida enzimaticamente com a retoma do crescimento vegetativo (Evert et al., 2006).

As **células companheiras** (*companion cells*) têm uma estrutura parenquimatosa, um grande núcleo e um citoplasma denso. Rodeiam os elementos crivosos, com os quais comunicam por meio de abundantes plasmodesmos. As células companheiras estão envolvidas na manutenção dos elementos crivosos e controlam o **carregamento** (*loading*) do fluido floémico com os produtos da fotossíntese.

O fluido floémico é transferido entre elementos crivosos pelas **áreas crivosas** (*sieve areas*), i.e., por campos de poros situados na parede celular, percorridos por cordões microscópicos de protoplasma que conectam elementos crivosos axialmente ou lateralmente contíguos. Na maioria das angiospérmicas, as áreas crivosas estão concentradas nas extremidades dos elementos crivosos, formando **placas crivosas** (*sieve plates*).

Nas gimnospérmicas e em algumas angiospérmicas basais, as áreas crivosas estão distribuídas por toda a parede celular e não formam placas crivosas definidas. As células deste tipo, menos especializadas, são chamadas de **células crivosas** (*sieve cells*). Por norma, são mais longas, estreitas e com extremidades oblíquas. Nas gimnospérmicas, não existem células companheiras (ontogeneticamente ligadas ao elemento crivoso), mas sim células de parênquima especializadas com função análoga, denominadas **células de Strasburger** (ou **células albuminosas**) (Evert et al., 2006).

A estrutura do floema primário é variável, podendo resumir-se a uns quantos tubos crivosos ou incluir tecidos de suporte (fibras). A diferenciação do protofloema é muito precoce de modo a alimentar o meristema apical em atividade (Hardtke, 2023). O protofloema e o protoxilema rapidamente se desorganizam devido ao alongamento do órgão, sendo substituídos pelo metafloema e pelo metaxilema e, posteriormente, nos órgãos de crescimento secundário, pelo floema e pelo xilema secundários.

Tecidos e estruturas secretoras

Entende-se por **secreção** o transporte e a acumulação de produtos do metabolismo de uma região para outra à escala da célula, ou do interior da célula secretora para qualquer outro local no corpo da planta (Beck, 2010). A secreção pode ficar confinada, intra- ou extracelularmente, à estrutura secretora ou extravasar para o exterior da planta.

A formação da parede celular e da cutícula, a suberização (acumulação de suberina) e a deposição de ceras nas folhas são exemplos de secreção. Uma parte importante do estudo da secreção vegetal está focada nos chamados metabolitos secundários, substâncias orgânicas que não estão diretamente envolvidas no metabolismo primário (e.g., crescimento, diferenciação celular e reprodução). Os metabolitos secundários incluem substâncias tão diversas como terpenoides, taninos, ceras ou alcaloides.

As secreções vegetais são sintetizadas ou acumuladas em **tecidos secretores**, reduzidos a uma única célula (e.g., idioblastos secretores e laticíferos unicelulares) ou como parte integrante de **estruturas secretoras pluricelulares** (Fahn, 1988). A estrutura e a localização das estruturas secretoras no corpo das plantas são muito variadas. Geralmente, são classificadas em função das substâncias produzidas; e.g., glândulas salinas, tricomas glandulares, corpos nutritivos, hidátodos, coléteres, nectários florais e extraflorais, osmóforos, ductos de resina e laticíferos (Fahn, 1988).

Referem-se, em seguida, de forma muito breve, as estruturas secretoras mais relevantes para os conteúdos abordados adiante neste livro. Algumas páginas atrás foram referidos os idioblastos secretores. Deixa-se um estudo mais aprofundado da secreção e das estruturas secretoras para textos mais especializados (Ascensão, 2007; Evert et al., 2006; Fahn, 1988).

Tricomas glandulares e glândulas

Genericamente, qualquer estrutura vegetal capaz de secreção designa-se por **glândula**. No entanto, a sua complexidade e a origem anatómica variam, o que, por vezes, gera alguma confusão terminológica; a literatura da especialidade é, infelizmente, inconsistente.

As estruturas secretoras mais simples, de origem estritamente epidérmica (protoderme), são classificadas como **tricomas glandulares** (Evert et al., 2006). Quando a estrutura é mais complexa e envolve a participação de tecidos subepidérmicos (parênquima e/ou tecidos vasculares), estamos perante **emergências ou glândulas complexas** (e.g., nectários, hidátodos, coléteres e algumas glândulas digestivas). Esta distinção, embora útil, exige, por vezes, estudos ontogenéticos detalhados.

Os tricomas glandulares são extremamente diversos em termos de forma, número de células e tipo de metabolitos segregados. São genericamente constituídos por uma **célula basal** (que liga o pé à epiderme), um **pedículo** (uni- ou pluricelular) e, no topo, uma **cabeça secretora** (ou glândula propriamente dita).

Reconhecem-se dois tipos principais de tricomas glandulares (Feng et al., 2021):

- Os **tricomas peltados** – são curtos, com pedículos unicelulares ou bicelulares e uma grande cabeça secretora multicelular; acumulam as secreções numa cavidade subcuticular formado pelo descolamento da cutícula; (e.g., tricomas peltados das Lamiaceae);
- Os **tricomas capitados** – consistem num pedículo de altura variável e numa cabeça secretora (geralmente mais pequena); nestes, as secreções acumulam-se frequentemente no interior das células ou são libertadas diretamente para o exterior, sem grande armazenamento subcuticular.

Os tricomas glandulares são descritos como biofábricas com a capacidade única de biossintetizar metabolitos especializados, que são essenciais para a capacidade das plantas de se adaptarem ao seu meio e superarem stresses bióticos e abióticos. Derramam o seu conteúdo, naturalmente, para a superfície da folha ou para a atmosfera (substâncias voláteis), ou somente se perturbados (e.g., pela passagem de um inseto), através da ruptura mecânica da cutícula ou das células glandulares. As substâncias secretadas são muito variáveis: e.g., enzimas proteolíticas, resinas, óleos essenciais, mucilagens e substâncias urticantes. A abundância dos tricomas glandulares nas plantas com flor indicia a sua importância na proteção contra a fitofagia, embora as suas funções sejam vastas (v. «Emergências. Indumento»).

Os tricomas glandulares têm um enorme interesse taxonómico em famílias como as Lamiaceae, em géneros como *Rosa* e *Rubus* (Rosaceae) e em muitos outros grupos de angiospérmicas. Muitos metabolitos produzidos em tricomas têm interesse económico (Schuurink & Tissier, 2020). Várias espécies da família Lamiaceae são cultivadas precisamente pelos óleos essenciais acumulados nestas estruturas; e.g., orégãos (*Origanum vulgare*), tomilhos (*Thymus* spp.) e hortelãs (*Mentha* spp.). A artemisina, extraída dos tricomas de *Artemisia annua* (Asteraceae), é um medicamento-chave no combate ao paludismo. Os canabinoides psicoativos da canábida (*Cannabis sativa*, Cannabaceae) têm origem anatómica semelhante.

Nas urtigas (*Urtica*, Urticaceae), os tricomas glandulares (**pelos urticantes**) funcionam como micro-seringas hipodérmicas (Figura 43-G). Trata-se de células gigantes, com paredes mineralizadas (impregnadas de sílica e de carbonato de cálcio), o que as torna rígidas, mas quebradiças. A extremidade esférica parte-se com facilidade ao mínimo contacto, criando um bisel cortante que penetra na pele e injeta um cocktail irritante de histamina, acetilcolina e ácidos.

As **glândulas digestivas** das plantas carnívoras (produtoras de enzimas proteolíticas) participam na digestão externa de presas (Figura 42-B). Já as **glândulas salinas** desenvolvem-se nas plantas adaptadas a solos ricos em cloreto de sódio (halófitas), podendo assumir duas formas morfológicas distintas: (i) nas Amaranthaceae dos sapais (e.g., *Atriplex*), o sal é sequestrado em tricomas vesiculares que acabam por colapsar e cair; (ii) nos mangais tropicais (e.g., *Avicennia* spp., Acanthaceae; Figura 41-C), existem glândulas complexas pluricelulares que excretam ativamente o sal para a superfície da folha. Mais tipos de glândulas complexas são discutidos no ponto que segue.

Hidátodos, coléteres, nectários extraflorais e corpos nutritivos

Os **hidátodos** (Figura 37-B) são pequenas estruturas com um poro (**poro aquífero**) por onde é excretada solução xilémica. Este fenómeno, designado por **gutação**, ocorre com frequência quando o ar está saturado de água e a pressão radicular é elevada. Por vezes, desempenham uma função inversa: a absorção de água e solutos da superfície das folhas. Os hidátodos são particularmente comuns nas plantas das florestas tropicais húmidas

Os **coléteres** são um tipo glandular de morfologia diversa, especializado na secreção de mucilagens ou resinas protetoras (Fahn, 1988). Estas secreções revestem os meristemas e as folhas em desenvolvimento, protegendo-os contra a dessecação e o ataque de patógenos. A atividade dos coléteres é perceptível, por exemplo, na viscosidade natural das folhas jovens e gomos das salicáceas (*Salix* e *Populus*) ou nas Rubiaceae.

Os nectários extraflorais, ao contrário dos hidátodos, excretam soluções açucaradas de proveniência floémica – **néctarextrafloral** – que servem de recompensa em relações mutualistas com insetos (v. «Interações ecológicas com plantas»). Na gíria da apicultura, esta excreção (juntamente com as excreções de insetos sugadores) é fonte do chamado "mel de melada" ou "mel de floresta", que tem um valor de mercado inferior ao mel de néctar. Enquanto os nectários florais recompensam sobretudo polinizadores, os nectários extraflorais servem recompensas a insetos mutualistas que defendem a planta contra a herbivoria, como certas espécies de formigas, vespas ou heterópteros predadores. Nesta estratégia de defesa indireta, a planta não prejudica diretamente o seu inimigo; antes, recruta «guarda-costas» para o fazer. O estudo dos nectários florais e dos osmóforos fica relegado para o capítulo sobre a flor (v. «Nectários florais e osmóforos»).

Os **nectários extraflorais** são estruturalmente tão diversos quanto frequentes. Ocorrem em mais de 8.000 espécies de plantas (Weber & Keeler, 2013) – uma evidência da importância biológica do mutualismo de proteção. Nas angiospérmicas, localizam-se, geralmente, no limbo ou nos extremos proximal ou distal do pecíolo das folhas, por vezes em bolsas especializadas (domácias); e.g., nectários extraflorais dos pecíolos das Passifloraceae (maracujazeiros) e da cerejeira (*Prunus avium*; Figura 37-A). Na ervilhaca (*Vicia sativa*) os nectários extraflorais situam-se nas estípulas.

O néctar extrafloral aparece também em certos fetos, como o cosmopolita *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae), com funções similares ao seu equivalente nas angiospérmicas (Lawton & Heads, 1984). Foi aventada a hipótese de que os nectários extraflorais precedem os nectários florais e que evoluíram numa etapa precoce da história evolutiva das plantas vasculares (Fahn, 1988). A coevolução e o estabelecimento de relações mutualistas entre plantas terrestres e insetos é de facto muito anterior à emergência das angiospérmicas, como veremos no volume II.

Os **corpos nutritivos** são pequenas estruturas multicelulares (emergências epidérmicas) ricas em proteínas, lípidos ou glúcidos, com função de recompensa em relações mutualistas de proteção. Diferem dos nectários pelo facto de serem integralmente consumidos (colhidos pelo animal), e não apenas os produtos por eles secretados. Localizam-se nas folhas, na base do pecíolo, nos caules ou mesmo na flor (Figura 39). Exemplos clássicos incluem os **Corpos de Belt** nas acácias (ricos em proteínas) e os **Corpos de Müller** nas *Cecropia* (ricos em glicogénio, uma substância normalmente associada aos animais) (F. Rickson, 1975; F. R. Rickson, 1971).

Produção de resinas e gomas

As **resinas** são misturas complexas de compostos secundários, voláteis ou não, maioritariamente terpenoides e/ou fenólicos. São caracteristicamente pegajosas e insolúveis em água (hidrofóbicas), mas solúveis em álcool ou éter, sendo produzidas em estruturas internas (**canais resiníferos, ductos**) ou externas (geralmente tricomas glandulares) (Dell & McComb, 1979; Langenheim, 2003).

Os canais resiníferos são tubos ocos (espaços intercelulares esquizógenos) revestidos internamente por um epitélio secretor especializado. As resinas são a matéria-prima do **própolis**, uma substância processada pela abelha-melífera (*Apis mellifera*) para calafetar a colmeia, protegê-la de infeções bacterianas e fúngicas e embalsamar invasores mortos. A resinagem (recolha de resinas de pinheiro-bravo, *Pinus pinaster*) é uma atividade económica historicamente relevante em Portugal (Figura 38). O **âmbar** é uma resina fóssil.

Cerca de sete famílias de gimnospérmicas produzem resinas, mas só as Pinaceae (e.g., *Pinus*, *Abies* e *Pseudotsuga*) e as Araucariaceae (gén. *Araucaria*) as acumulam em abundância (Langenheim, 2003). As resinas estão dispersas pelas angiospérmicas, sendo mais comuns em plantas lenhosas tropicais. São exemplos notáveis: os dragoeiros (*Dracaena* spp.; cuja «resina» vermelha é conhecida por sangue-de-dragão); a esteva (*Cistus ladanifer*; produtora de ládano, fixador de perfumes); os géneros *Liquidambar* e *Altingia* (Altingiaceae); várias Clusiaceae e Euphorbiaceae; e os gomos dos choupos (*Populus*, Salicaceae). Outros exemplos de valor económico incluem o lúpulo (*Humulus lupulus*; resinas amargas para a cerveja), a canábis (*Cannabis sativa*, Cannabaceae; resinas ricas em canabinoides) e os géneros *Bursera*, *Commiphora* (mirra) e *Boswellia* (incenso ou franquincenso) da família Burseraceae.

As resinas desempenham um papel vital na defesa química e física das plantas contra fungos, bactérias e animais herbívoros (formando uma barreira mecânica e tóxica). O revestimento resinoso de gomos (e.g., *Populus*) e de folhas jovens (e.g., *Cistus*) tem ainda uma ação protetora contra a dessecação e a radiação ultravioleta excessiva (Langenheim, 2003). Em alguns casos, as resinas atuam como recompensa para atrair polinizadores específicos (e.g., abelhas coletoras de resina) (Armbruster, 1984).

O género *Acacia* (Fabaceae), tal como as árvores do género *Prunus* (Rosaceae; e.g., cerejeira, pessegueiro), é conhecido por produzir **gomas** (polissacarídeos solúveis em água, como a goma-arábica). Estas substâncias desempenham uma função ecofisiológica semelhante à das resinas (selagem de feridas e defesa), mas apresentam uma composição química distinta.

Produção de látex

Algumas angiospérmicas exsudam, naturalmente ou quando feridas, líquidos de diferentes cor e viscosidade. Os exsudados leitosos, opacos, de cor branca, amarela, laranja ou avermelhada são designados por **látex**. O látex é uma suspensão ou emulsão complexa de metabolitos secundários (alcaloides, terpenoides, compostos fenólicos, cumarinas), proteínas (incluindo enzimas proteolíticas) e gomas. É frequentemente tóxico e coagula rapidamente quando exposto ao ar, selando feridas.

Ao contrário das resinas, que se acumulam em espaços intercelulares (**ductos**), o látex está contido no interior de células vivas especializadas – os **laticíferos** – que formam redes extensas pelos tecidos da planta. Estas estruturas podem classificar-se em dois tipos anatómicos: (i) **laticíferos não articulados**, que consistem numa única célula gigante (cenocítica) que cresce e se ramifica acompanhando o crescimento da planta; e (ii) **laticíferos articulados**, formados por fiadas de células que se fundem dissolvendo as paredes transversais (Ascensão, 2007). O látex é produzido nos caules, raízes, folhas e frutos, sendo sempre mais abundante nos caules. Geralmente, os laticíferos estão localizados na proximidade do floema.

O látex desempenha três funções maiores: (i) proteção contra fungos e bactérias (selagem de feridas); (ii) defesa química e física contra a herbivoria; e, possivelmente, (iii) sequestro de subprodutos do metabolismo. A proteção contra herbívoros é a mais valorizada na bibliografia. O látex, por ser viscoso, prende e imobiliza os insetos herbívoros; em alternativa, altera o sabor (atua como repelente) ou contém substâncias tóxicas (e.g., morfina e várias enzimas). A prova definitiva da importância do látex na defesa contra a herbivoria provém da descoberta de que alguns insetos, que consomem certas apocináceas laticíferas, cortam com as mandíbulas os canais laticíferos para drenar o látex (que se encontra sob pressão), antes de se alimentarem da parte distal das folhas (Dussourd & Eisner, 1987).

Mais de 20.000 espécies de 40 famílias de plantas com flor produzem látex, ca. 8% do total (Bell, 2008; Lewinsohn, 1991). A sua presença, cor e abundância têm grande interesse taxonómico, sobretudo entre a flora arbórea e lianoide tropical. A sua presença e cor têm grande valor taxonómico. Na flora ibérica, destacam-se a subfamília Cichorioideae das Asteraceae (e.g., serralhas, alfaces), as Convolvulaceae e o género *Euphorbia* (eufórbias, Euphorbiaceae). À família Euphorbiaceae pertence também a seringueira (*Hevea brasiliensis*), cujo látex é a fonte da borracha natural.

Outras famílias notáveis incluem: Moraceae (e.g., *Ficus* e *Morus*); Caricaceae (e.g., papaveira, cujo látex contém a enzima papaína); Apocynaceae (e.g., loendro e *Vinca*); e Sapotaceae (e.g., *Manilkara zapota*, fonte do chicle). Na família Papaveraceae, o látex é rico em alcaloides (e.g., o ópio da dormideira, *Papaver somniferum*) ou apresenta colorações vivas, como o látex laranja cáustico da celidónia (*Chelidonium majus*), usado popularmente para queimar verrugas (Figura 40-B)

4. Emergências e indumento

Qualquer excrescência epidérmica que interrompa a lisura da cutícula denomina-se **tricoma** (Font Quer, 1985). O coletivo dos tricomas constitui o indumento. Distintas dos tricomas, as emergências são estruturas localizadas na superfície dos órgãos vegetais compostas, simultaneamente, por células de origem epidérmica e subepidérmica (e.g., parênquima cortical), não sendo, contudo, homologáveis a raízes, caules ou folhas modificadas (não possuem vasculatura própria ligada ao sistema vascular de caule, folhas ou raízes).

As emergências espinhosas, mais ou menos endurecidas ou lenhosas, são muito frequentes nas plantas com flor; designam-se genericamente por acúleos, embora na bibliografia a sua nomenclatura seja inconsistente. Os acúleos são particularmente abundantes nas Rosaceae, surgindo nos caules (**acúleos caulinares**), no pecíolo (**acúleos peciolares**) ou ainda nas nervuras das folhas (**acúleos foliares**); e.g., silvas (*Rubus* spp.) e roseiras (*Rosa* spp.) (Figura 41-A,B).

As projeções (emergências) espinhosas localizadas na margem das folhas (e.g., azevinho, *Ilex aquifolium*) são, por vezes, designadas por dentes espinhosos ou espinhos foliares marginais. As folhas com margens armadas com estas estruturas dizem-se espinescentes. Algumas estruturas secretoras cabem também no conceito anatómico de emergência (Fahn, 1988); e.g., certas glândulas salinas ou os nectários extraflorais (Figura 41-C).

Constitui o indumento o revestimento de origem epidérmica formado por «pó» de natureza cerosa ou salina, placas cerosas (Figura 41-B), papilas, escamas, pelos ou tricomas glandulares, que recobre a superfície das folhas, caules herbáceos (sem crescimento secundário visível) ou peças da flor (Figuras 41, 42 e 43). O indumento desempenha uma ou mais das funções descritas no Quadro 7.

Existe uma forte evidência da importância do indumento na redução da fitofagia. Os sistemas de defesa são diversos. Uma elevada densidade de tricomas tectores impede o acesso físico dos herbívoros à epiderme (barreira mecânica). Já os tricomas glandulares produzem exsudados pegajosos que podem aprisionar fisicamente pequenos insetos ou dificultar a sua alimentação e movimento (defesa passiva). Muitos tricomas contêm substâncias repelentes ou tóxicas. Contudo, paradoxalmente, em alguns casos, as substâncias segregadas acabam por servir como pistas olfativas que atraem herbívoros especialistas adaptados a essa defesa.

Em algumas espécies, a herbivoria ou a desfoliação induz uma maior densidade de tricomas nas folhas recém-emergidas (plasticidade fenotípica). Noutras espécies, porém, o fenótipo do indumento é constitutivo e não induzível (Feng et al., 2021).

Estudos recentes revelaram que os tricomas não são apenas barreiras físicas ou químicas. Funcionam também como sofisticados mecanossensores. Quando certos tricomas são perturbados

ou quebrados por um inseto, gera-se instantaneamente um sinal (eletroquímico) que se propaga às células vizinhas da epiderme. Este sinal “alerta” as células da folha para a presença do inimigo, ativando preventivamente a expressão de genes de defesa e a síntese de metabolitos secundários nos tecidos ainda intactos (Peiffer et al., 2009).

QUADRO 7. Função do indumento (vários autores)

Função	Mecanismo
Proteção contra o excesso de radiação	Sombreamento da superfície foliar através da reflexão ou absorção da radiação solar.
Proteção contra a perturbação mecânica	O indumento, por exemplo, amortece a ação mecânica de grãos de areia ou da salsugem projetados pelo vento.
Incremento da captura de luz para a fotossíntese	Reflexão da radiação solar em direção às células fotossintéticas do mesofilo foliar.
Redução das perdas de água	Aumento da resistência à difusão do vapor de água, obtido por meio do aumento da espessura da camada limite e da formação de uma camada gasosa estável, rica em água, entre os pelos e a superfície foliar.
Absorção de água	Captura e retenção de água da chuva, do orvalho ou do nevoeiro. A absorção ocorre diretamente pelas células do tricoma (e.g., escamas das bromélias) ou por facilitação da molhabilidade da epiderme.
Isolamento térmico	Criação de uma camada de ar isolante que amortece as flutuações rápidas de temperatura na superfície foliar.
Retenção de nutrientes	Redução das perdas de íons por lixiviação da superfície foliar.
Tolerância à salinidade	Sequestro de sal em tricomas vesiculares que colapsam e caem; ou excreção ativa de sal para o exterior por glândulas especializadas.
Defesa contra a herbivoria	Afastamento de animais herbívoros (e.g., insetos e vertebrados) da superfície foliar (defesa passiva), ou a sua repulsão/intoxicação (defesa ativa) por tricomas glandulares ou urticantes.
Defesa contra microrganismos patogênicos	Afastamento do inóculo (e.g., esporos de fungos) da superfície foliar (Figura 42-A).
Proteção dos estomas	Redução dos riscos de bloqueio dos estomas com água ou partículas sólidas.
Digestão de insetos e outras «presas»	Produção de enzimas proteolíticas (Figura 42-B).

A terminologia associada ao indumento é muito especializada e diversa porque uma correta descrição das características da superfície dos órgãos aéreos das plantas é essencial em taxonomia, sobretudo na identificação das plantas ao nível da espécie. A publicação de Hewson (2019) oferece uma revisão atualizada do tema.

Os órgãos desprovidos de indumento dizem-se glabros; glabrescentes (ou subglabros) se este for raro e esparso ou se se perder com a idade. O crescimento secundário implica a eliminação do indumento dos caules (formação de ritidoma). As folhas e as peças da flor não têm crescimento secundário, mas podem perder parte do indumento com a maturação.

Os tricomas classificam-se funcionalmente em dois grandes grupos: **tricomas tectores** (ou não-glandulares) e **tricomas glandulares**. Os tricomas tectores são "pelos" mortos na maturidade, frequentemente preenchidos por ar (o que lhes confere uma cor branca ou prateada e aumenta a refletância). Os tricomas glandulares mantêm o protoplasto vivo e ativo, sendo responsáveis pela secreção de substâncias (v. «Tricomas glandulares»).

Morfologicamente, os tricomas (sobretudo os tectores) repartem-se em dois grandes tipos:

- **Simples** (não ramificados) – podendo ser unicelulares ou pluricelulares, lisos, gancheados ou urticantes.
- **Ramificados** – podendo ser bifurcados (em forma de T ou de Y), estrelados (em forma de estrela, sésseis ou pediculados; e.g., *Quercus* spp., *Hedera* spp.), dendríticos (em forma de árvore; e.g., *Verbascum* spp., *Lavandula* spp.) ou escamosos (peltados; e.g., *Olea europaea*).

Na bibliografia é frequente designar por pelos os tricomas tectores assim como muitos dos tricomas glandulares. Os tipos de indumento de pelos mais frequentes estão descritos no Quadro 8 (Figura 43).

As plantas podem combinar mais de um tipo de indumento. Por exemplo, muitas Lamiaceae possuem um ou mais tipos de tricomas glandulares, combinados com pelos não glandulares, simples ou ramificados. Além da presença de indumento, a superfície dos órgãos herbáceos pode ser: (i) **víscida** – superfície viscosa (e.g., folhas e caules de *Cistus ladanifer*, Cistaceae); (ii) **alveolada** – com pequenas depressões separadas por pequenas arestas; (iii) **perfurada** – com pequenas perfurações (pontuações translúcidas).

O exemplo economicamente mais relevante de um indumento é o algodão. Trata-se de tricomas unicelulares extremamente longos (podem atingir vários centímetros) que se desenvolvem na epiderme da semente (tegumento) das espécies do género *Gossypium* (Malvaceae). Estas células, compostas por cerca de 90% de celulose, representam a fibra natural mais importante da indústria têxtil mundial.

QUADRO 8. Tipos frequentes de indumento de pelos. Adaptado de (Vasconcellos, 1969).

Indumento	Descrição	Exemplos
INDUMENTO NÃO CONSTITUÍDO POR PELOS		
Escamoso	Com pequenas projeções aplanadas conectadas à epiderme por um pequeno «pé» (escamas).	Recetáculo de muitas Compostas (Asteraceae).
Pruinoso	Superfície com placas de cera.	Turiões da silva-comum (<i>Rubus ulmifolius</i> , Rosaceae).

Indumento	Descrição	Exemplos
Farinoso (= pulverulento)	Superfície coberta com um pó geralmente de natureza cerosa.	<i>Atriplex halimus</i> (Amaranthaceae) e página inferior das <i>Primula</i> (Primulaceae).
Papiloso	Com pequenas projeções epidérmicas unicelulares em forma de mamilo (papilas).	Folhas de muitos <i>Rumex</i> (Polygonaceae).
INDUMENTO DE PELOS COMPRIDOS A INTERMÉDIOS		
Acetinado (= seríceo)	Pelos aplicados e densos que atribuem um brilho de cetim/seda.	Folhas do salgueiro-branco (<i>Salix alba</i> , Salicaceae).
Ciliado (= celheado)	Pelos concentrados na margem das folhas.	<i>Erica tetralix</i> e <i>E. ciliata</i> (Ericaceae).
Flocoso	Pelos que se destacam em flocos irregulares.	<i>Verbascum pulverulentum</i> (Scrophulariaceae).
Hirsuto	Pelos densos, um pouco rígidos, mas flexíveis, patentes ou quase.	<i>Echium lusitanicum</i> (Boraginaceae).
Híspido	Pelos muito rígidos, quase picantes, patentes e não muito densos.	Muitas Boraginaceae.
Lanoso	Pelos crespos (ondulados) e macios, como a lã.	<i>Marrubium vulgare</i> (Lamiaceae).
Piloso	De pelos macios erguidos e não ondulados.	—
Setífero	Com sedas, i.e., pelos ásperos mais ou menos rígidos e fortes.	<i>Echium tuberculatum</i> e <i>E. vulgare</i> (Boraginaceae).
Tearâneo (= aracnoide)	Com pelos finos e macios, tenuemente entrelaçados, como uma teia de aranha.	<i>Carthamus lanatus</i> (Asteraceae).
Tomentoso	Com pelos moles enleados, formando um enfeltrado denso.	Folhas da borrazeira-preta (<i>Salix atrocinerea</i> , Salicaceae).
Urticante	De pelos urticantes.	Urtigas (<i>Urtica</i> , Urticaceae).
Viloso	Pelos longos, macios, direitos ou sinuosos, não muito densos, patentes ou subpatentes e não entrecruzados.	Folíolos do tremoceiro-branco (<i>Lupinus albus</i> , Fabaceae) e <i>Vicia villosa</i> (Fabaceae).
INDUMENTO DE PELOS CURTOS		
Aveludado	Pelos finos, densos e erguidos, de toque e aspeto semelhantes ao do veludo.	<i>Quercus pyrenaica</i> (Fagaceae).
Lanuginoso	De pelos crespos e macios.	Macela (<i>Chamaemelum nobile</i> , Asteraceae).
Puberulento	Pelos muito curtos e esparsos.	<i>Galium verum</i> (Rubiaceae).
Pubescente*	Pelos fracos e pouco densos.	<i>Agrimonia eupatoria</i> (Rosaceae).

* Termo por vezes usado para designar, de forma genérica, qualquer tipo de revestimento de pelos.

5. Galhas

As **galhas** (ou **cecídias**) são crescimentos anormais – hipertrofias e hiperplasias dos tecidos vegetais – induzidos por organismos parasitas, nomeadamente insetos, ácaros, fungos, bactérias ou vírus. Embora mais comuns nas folhas, ocorrem também nas raízes, nos caules e nas estruturas da flor. Muitas vezes, apresentam formas e cores tão características que permitem identificar, de forma indireta e inequívoca, o agente causal (o organismo galhícola). É importante não confundir as galhas com características morfológicas intrínsecas das plantas.

As galhas são extremamente comuns na natureza; só na Europa estão descritos mais de 10.000 tipos de etiologia animal ou fúngica (Roskam, 2019). Na bacia Mediterrânica, são particularmente frequentes e diversas nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) (Figura 44-A,C,D). São exemplos clássicos as grandes galhas de *Andricus quercustozae* (Hymenoptera, Cynipidae) em *Q. pyrenaica* ou *Q. faginea*, vulgarmente conhecidas por bugalhos ou "coroa-de-rei", ou as galhas de *Dryomyia lichtensteini* (Diptera, Cecidomyiidae) nas folhas do sobreiro e da azinheira (*Q. rotundifolia*). O nome vulgar da mediterrânica *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae) – cornalheira – deve-se às galhas foliares corniformes produzidas pela *Baizongia pistaciae* (Homoptera, Pemphigidae) (Figura 44-B).

Nos ramos das oliveiras, frequentemente na sequência de feridas causadas pelo varejamento, surgem tumores de origem bacteriana – a tuberculose da oliveira – causados por *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi* (Figura 45). Outra bactéria do solo, o *Agrobacterium tumefaciens*, é capaz de induzir galhas (tumores do colo) num leque alargado de hospedeiros, sobretudo em 'dicotiledóneas'. Esta espécie possui a capacidade única de transferir um segmento do seu próprio ADN (o T-DNA) para o genoma da célula vegetal, reprogramando-a geneticamente. Devido a este mecanismo natural, o *A. tumefaciens* tornou-se a ferramenta central da biotecnologia vegetal: ao substituírem os genes bacterianos causadores do tumor por genes de interesse agronómico, os cientistas utilizam esta bactéria como vetor para criar plantas transgênicas. Os nódulos das leguminosas são também galhas de etiologia bacteriana (v. «Mutualismos com bactérias diazotróficas»).

A introdução na Europa, a partir da América do Norte, da filoxera-da-videira (*Daktulosphaira vitifoliae*, Hemiptera, Phylloxeridae) – um inseto galhícola de raízes e folhas – teve um efeito devastador na economia das regiões vitícolas europeias no final do século XIX. O inseto ataca as raízes das videiras europeias (*Vitis vinifera*), causando a morte da planta. Crê-se que a praga chegou à região do Douro (Portugal) em 1868 (C. Martins, 1991). A crise foi debelada com a introdução da técnica da enxertia de garfo em porta-enxertos de espécies de *Vitis*, resistentes à filoxera, de origem norte-americana.