

# O corpo reprodutivo das plantas

Citação: Aguiar, C. (2025). *O corpo reprodutivo das plantas* [E-book em atualização contínua].

Instituto Politécnico de Bragança. <https://esa.ipb.pt/livros/books/iii-o-corpo-reprodutivo-das-plantas>

- I. A inflorescência
  - 1. Natureza e funções da inflorescência
  - 2. Tipos de inflorescência
  - 3. Sexualidade à escala da inflorescência
  - 4. Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses
  
- II. A flor
  - 1. Ciclos floral e reprodutivo das angiospérmicas
  - 2. Estrutura e função da flor
  - 3. Expressão sexual
  - 4. Filotaxia e simetria
  - 5. Recetáculo
  - 6. Perianto
  - 7. Hipanto
  - 8. Androceu
  - 9. Polén
  - 10. Gineceu
  - 11. Primórdio seminal
  - 12. Néctários florais e osmóforos
  - 13. A flor das gramíneas e das leguminosas
  - 14. Fórmulas florais
  
- III. Fruto

- 1. Natureza e funções do fruto
- 2. Estrutura do fruto
- 3. Classificação dos frutos
- 4. Partes edíveis dos frutos
  
- IV. Semente
  - 1. Estrutura da semente
  - 2. Estrutura da semente de gramíneas e leguminosas

# I. A inflorescência

# 1. Natureza e funções da inflorescência

## Definição e função da inflorescência

A **inflorescência** é um sistema de caules com uma ou mais flores (Classen-Bockhoff, 2001). Somente as angiospérmicas têm inflorescências. A sua diferenciação a nível meristemático foi abordada no ponto «Meristemas». A inflorescência é, historicamente, um dos tópicos mais difíceis e conflituosos da organografia vegetal (Classen-Bockhoff & Bull-Hereñu, 2013; Prenner et al., 2009). As dificuldades em torno da arquitetura das inflorescências vão muito para além da inconsistência terminológica: muitas inflorescências são, *per se*, difíceis de interpretar morfológica e evolutivamente, ou não estão ainda suficientemente compreendidas para serem enquadradas nos tipos estritos definidos na bibliografia clássica. Para escapar a estas armadilhas, as Floras e as monografias taxonómicas evitam, muitas vezes, qualificar rigorosamente as inflorescências, ficando-se por descrições vagas do tipo «inflorescência racemosa» (semelhante a um cacho) ou «inflorescência corimbiforme» (semelhante a um corimbo).

A aproximação à inflorescência adotada neste texto tem objetivos mais pedagógicos do que estritamente científicos. Tem como ponto de partida a leitura do livro clássico de Weberling (1992), o qual, por sua vez, se baseia na visão tipológica da inflorescência defendida pelo eminente morfologista alemão Wilhelm Troll (1897-1978). O estudo moderno da inflorescência valoriza mais a ontogenia das formas (e.g., tipos e posição dos meristemas reprodutivos) do que as abordagens tipológicas tradicionais (Classen-Bockhoff & Bull-Hereñu, 2013).

Em comparação com a estratégia de produzir flores isoladas e dispersas pela copa, o agrupamento das flores em inflorescências constitui uma forma muito mais eficiente de atrair e cativar os polinizadores (v. «Geitonogamia»), uma vez que o mesmo efeito de atração visual e olfativa (por flor ou por primórdio seminal) é obtido com um menor investimento em nutrientes e energia. Com as flores organizadas em inflorescências densas, as plantas podem desviar recursos metabólicos da construção de grandes corolas (e de outras estruturas dispendiosas na atração de polinizadores) e investir na produção de mais primórdios seminais, sem comprometer a **taxa de visitação de polinizadores** (*pollinator visitation rate*; número de polinizadores que visitam uma flor ou uma planta por unidade de tempo). Para aumentar a visibilidade, as inflorescências de algumas espécies encontram-se guarnecidas de brácteas vivamente coloridas e outros elementos de atração, chegando a simular, no seu conjunto, uma única grande flor (v. «Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses»). A concentração espacial das flores é uma estratégia particularmente vantajosa em territórios (ou nichos ecológicos) caracterizados por uma janela temporal muito curta de disponibilidade de polinizadores e de recursos essenciais à produção de

frutos e sementes. No ponto «Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores», explica-se em detalhe como a própria arquitetura de certas inflorescências promove a polinização cruzada.

Para além da atractividade para os polinizadores, as inflorescências densas de flores pequenas — como os capítulos das asteráceas ou as umbelas compostas das apiáceas — reduzem significativamente os riscos de consumo dos primórdios seminiais. Ao criarem uma superfície compacta de corolas e estames, mantêm os primórdios seminiais (frequentemente encerrados em ovários ínferos) fisicamente afastados de insetos fitófagos com armaduras bucais trituradoras (e.g., coleópteros) (Figuras 147-A, H, 152-A e 281-E, G) (Grant, 1950). Alguns visitantes florais especializados, como as abelhas solitárias dos géneros *Halictus* (Halictidae) ou *Panurgus* (Andrenidae), forrageiam e percorrem freneticamente a superfície destes capítulos à procura de pólen, um comportamento altamente proveitoso para o sucesso reprodutivo das plantas.

## Constituição da inflorescência

Nos tipos mais complexos de inflorescência reconhecem-se os seguintes componentes estruturais (Figura 144):

- **Eixo** – troço de caule onde se inserem as flores ou as ramificações de uma inflorescência;
- **Pedúnculo** – porção de caule que sustenta uma flor solitária (inflorescência solitária) ou uma inflorescência grupada (v.i.);
- **Bráctea** – hipsofilo que axila um eixo ou uma flor;
- **Bractéola** – hipsofilo que precede, mas não axila, uma flor ou um eixo de uma inflorescência;
- Flores e respetivos pedicelos.

## Eixo, pedúnculo e pedicelo

Nas inflorescências simples, as flores inserem-se diretamente num eixo primário. Quando o eixo primário de uma inflorescência é longo e bem definido, este pode ser designado por **ráquis**. Nas inflorescências ramificadas (inflorescências compostas, v.i.) identificam-se um ou mais eixos primários e secundários e, eventualmente, eixos de ordem superior.

Numa inflorescência grupada reserva-se o termo **pedicelo** para o pequeno caule que suporta cada uma das flores. Se as flores não têm pedicelo (flores sésseis), o mesmo ocorre com o fruto. Curiosamente, diz-se e escreve-se «o pedúnculo do fruto», e jamais «o pedicelo de um fruto», uma inconsistência terminológica sem solução (D. Espírito-Santo, com. pessoal). As inflorescências sésseis não têm pedúnculo.

# Brácteas e bractéolas

A morfologia das brácteas e bractéolas varia de espécie para espécie, de indivíduo para indivíduo, ou, no mesmo indivíduo, de inflorescência para inflorescência e ao longo do próprio eixo da inflorescência. Algumas brácteas podem ser semelhantes aos nomofilos (folhas normais); outras são muito grandes e vistosas; ou, pelo contrário, encontram-se reduzidas a pequenas escamas ou espinhos, sendo possíveis todos os tipos de morfologias intermédias. Alguns tipos de brácteas, ou de estruturas bracteolares, merecem uma designação botânica especial (Quadro 23, Figura 145). As glumas e glumelas que compõem as espiguetas das gramíneas são também, na sua essência anatômica, brácteas (v. «Inflorescências das gramíneas»).

Proteger os meristemas que dão origem às ramificações da inflorescência ou às flores é a função primordial das brácteas. A poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*, Euphorbiaceae), as *Bougainvillea* (Nyctaginaceae) e as *Mussaenda* (Rubiaceae) possuem brácteas de grande dimensão e cores berrantes, cuja função primária é atrair polinizadores (Figura 146). Na frutificação, as brácteas podem envolver e proteger os frutos (e.g., cúpula das Fagaceae e as brácteas que envolvem a maçaroca do milho), ou facilitar a sua dispersão (e.g., brácteas com ganchos de *Arctium minus* [Asteraceae]). As brácteas escamiformes minúsculas serão, muitas vezes, apenas vestígios evolutivos, sem função evidente atual.

As bractéolas são perfis. Por esse motivo, quando presentes, são solitárias nas monocotiledóneas e nas «dicotiledóneas» basais e, regra geral, ocorrem aos pares nas eudicotiledóneas (Prenner et al., 2009). As bractéolas axilam um meristema que pode, a qualquer momento do desenvolvimento, ser ativado; caso isso aconteça, as bractéolas convertem-se funcionalmente em brácteas. Nas inflorescências cimosas, uma bractéola de cuja axila emerge um eixo é, em simultâneo, uma bractéola (em relação ao eixo superior onde se insere) e uma bráctea (em relação ao novo eixo lateral que axilou) (Figura 147-J).

## QUADRO 23. Alguns tipos particulares de brácteas e estruturas bracteolares

<b>Categoria</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição</b>
<b>BRÁCTEAS</b>	<b>Brácteas florais</b>	Brácteas em cuja axila se insere uma flor, pedicelada ou não; tipo mais frequente de brácteas.
	<b>Brácteas involucrais</b>	Brácteas verticiladas que envolvem uma ou mais flores, ou uma ou mais ramificações da inflorescência, geralmente sem as axilarem de forma evidente. <i>E.g.</i> , brácteas que revestem exteriormente os capítulos das Asteraceae e as umbelas das Apiaceae.

Categoria	Tipo	Descrição
	<b>Espata</b>	Bráctea de grandes dimensões, frequentemente colorida e vistosa, que envolve certas inflorescências. Surgem solitárias (e.g., Araceae [Figura 147-E] e palmeiras [Arecaceae]), ou aos pares (e.g., muitas espécies de alhos [gen. <i>Allium</i> , Amaryllidaceae]).
<b>ESTRUTURAS BRACTEOLARES</b>	<b>Cúpula</b>	Estrutura bracteolar característica da família Fagaceae: em <i>Castanea</i> e <i>Fagus</i> , um ouriço com 4 valvas; em <i>Quercus</i> , com a forma de taça, rija e coberta por numerosas brácteas imbricadas e inferiormente concrecentes (Figura 145-C, D).
	<b>Epicálice</b>	Pequeno verticilo de bractéolas, livres ou concrecentes, localizado na base do cálice, diferenciando o que parece ser um segundo cálice exterior. Frequente em muitas Malvaceae e em várias Rosaceae (e.g., morangueiros [ <i>Fragaria</i> ]) (Figura 145-A).
	<b>Invólucro</b>	Conjunto de brácteas involucrais que nas asteráceas revestem exteriormente um capítulo. Nas umbelíferas, o conjunto de brácteas situado na base de uma umbela composta (Figura 145-B).

## 2. Tipos de inflorescência

### Critérios de classificação das inflorescências

Consoante o número total de flores, as inflorescências classificam-se em (i) **solitárias**, quando constituídas por uma única flor na extremidade de um eixo (e.g., magnólias, *Magnolia* spp., Magnoliaceae), ou (ii) **agrupadas**, se possuem duas ou mais flores. Ao longo deste texto, o termo genérico «inflorescência» refere-se, por omissão, apenas às inflorescências agrupadas.

As inflorescências agrupadas são classificadas de acordo com os critérios arquiteturais e morfológicos explicitados no Quadro 24. Nas secções seguintes, discuto detalhadamente as inflorescências simples e as inflorescências compostas *per se*, abordando também alguns tipos altamente especializados. A chave dicotómica 3 (abaixo) serve como um resumo esquemático para a identificação morfológica dos principais tipos abordados nos próximos pontos.

#### QUADRO 24. Tipologia de inflorescências grupadas

Critério	Tipo	Descrição
<b>DETERMINAÇÃO</b>	<b>Inflorescências determinadas</b>	Eixos culminados por uma flor; alongamento/ramificação simpodial.
	<b>Inflorescências indeterminadas</b>	Eixos de crescimento indeterminado; alongamento/ramificação monopodial.
<b>RAMIFICAÇÃO</b>	<b>Inflorescências simples</b>	Inflorescências com flores sésseis ou pediceladas, diretamente inseridas num eixo não ramificado.
	<b>Inflorescências compostas</b>	Inflorescências ramificadas, com ramos (eixos) secundários, frequentemente de ordem superior (terciários, quaternários, etc.).
<b>POSIÇÃO NOS CAULES</b>	<b>Inflorescências axilares</b>	Situadas numa posição lateral, na axila de uma folha.
	<b>Inflorescências terminais</b>	Situadas na extremidade de um caule.
<b>PRESENÇA DE BRÁCTEAS</b>	<b>Inflorescências bracteadas</b>	Inflorescências com brácteas; tipo mais frequente. Nas <i>inflorescências folhosas</i> , as brácteas assemelham-se aos nomófilos.

<b>Critério</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição</b>
	<b>Inflorescências ebracteadas</b>	Inflorescências sem brácteas.

### **CHAVE DICOTÔMICA 3. Inflorescências simples**

<b>Passo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Destino / Termo</b>
<b>1</b>	Inflorescências com eixos culminados por flores — ( <i>Inflorescências determinadas</i> ).	<b>2</b>
—	Inflorescências com eixos não culminados por flores — ( <i>Inflorescências indeterminadas</i> ).	<b>4</b>
<b>2</b>	Flores (ou pedicelos) diretamente inseridas num eixo primário — ( <i>Inflorescências determinadas simples</i> ).	<b>3</b>
—	Inflorescência ramificada, com eixos secundários.	<b>Inflorescências determinadas compostas</b>
<b>3</b>	Abaixo da flor terminal, desenvolve-se apenas 1 eixo lateral.	<b>Monocásio</b>
—	Abaixo da flor terminal, desenvolvem-se 2 ou mais eixos laterais.	<b>Dicásio</b> (2 eixos) e <b>pleiocásio</b> (3 ou mais eixos)
<b>4</b>	Flores diretamente inseridas num eixo — ( <i>Inflorescências indeterminadas simples</i> ).	<b>5</b>
—	Inflorescência com eixos secundários.	<b>Inflorescências indeterminadas compostas</b>
<b>5</b>	Flores sésseis.	<b>6</b>
—	Flores pediceladas.	<b>10</b>
<b>6</b>	Inflorescência não alongada.	<b>Capítulo</b>
—	Inflorescência alongada.	<b>7</b>
<b>7</b>	Flores delimitadas por glumelas.	<b>Espigueta</b>
—	Flores de outro modo.	<b>8</b>
<b>8</b>	Inflorescência laxa, de eixo visível e com flores com perianto.	<b>Espiga</b>
—	Inflorescência densa, com o eixo coberto de flores.	<b>9</b>
<b>9</b>	Inflorescência ereta, com flores dos dois sexos; eixo carnudo.	<b>Espádice</b>
—	Inflorescência pêndula, flores nuas e unissexuais; eixo não carnudo.	<b>Amento</b>

Passo	Descrição	Destino / Termo
10	Inflorescência alongada.	<b>Cacho</b>
—	Inflorescência não alongada, com flores dispostas num plano perpendicular ao eixo.	<b>11</b>
11	Pedicelos inseridos no mesmo ponto.	<b>Umbela</b>
—	Inserção dos pedicelos dispersa ao longo do eixo.	<b>Corimbo</b>

## Inflorescências simples

Tradicionalmente, as inflorescências agrupadas simples dividem-se de acordo com o modelo de alongamento/ramificação em dois grandes grupos: (i) inflorescências determinadas e (ii) indeterminadas (v. «Alongamento rameal»; Quadro 25, Figuras 147 e 148). A discriminação de inflorescências determinadas e indeterminadas é difícil sem a presença de brácteas e bractéolas, e em agregados densos e compactos de flores.

Nas **inflorescências determinadas** (= **definidas, simpodiais, centrífugas ou cimosas**), o meristema da inflorescência diferencia-se rapidamente numa flor, i.e., tem um crescimento determinado. Na axila da(s) bractéola(s) localizada abaixo dessa flor emerge um novo eixo com uma nova flor. Este processo repete-se duas ou mais vezes nas inflorescências determinadas compostas. Nas inflorescências determinadas, todos os eixos terminam numa flor; as primeiras flores a abrir situam-se no topo ou no centro da inflorescência; e o padrão de ramificação é simpodial.

Nas **inflorescências indeterminadas** (= **indefinidas, monopodiais, centrípetas ou racemosas**), o meristema apical do eixo principal origina periodicamente flores em posição lateral, ou, nas inflorescências compostas, ramificações com flores. Findo o período de crescimento, o meristema aborta, dando geralmente origem a um pedicelo sem flor na extremidade da inflorescência. Nas inflorescências indeterminadas, as flores abrem de baixo para cima (evidente nos cachos e espigas) ou de fora para dentro (nos capítulos, umbelas e corimbos); a primeiras flores a abrir situam-se na base ou na margem externa da inflorescência; o alongamento/ramificação é de tipo monopodial.

Nos cachos e corimbos fechados, a ontogenia do meristema da inflorescência é, de início, indeterminada, mas acaba por se extinguir e diferenciar numa flor terminal no final da formação da inflorescência (Figura 151). Trata-se de uma condição morfológica intermédia entre as inflorescências determinadas e indeterminadas. A macieira e a pereira produzem cachos fechados. Nestas inflorescências, a flor apical – a **flor-rei** (*king flower*) – tende a produzir frutos maiores e de melhor qualidade porque está no enfiamento direto dos feixes vasculares. Relevar, ainda, que a inflorescência da videira-europeia e a panícula de espiguetas da grande maioria das gramíneas são, na verdade, cachos fechados de cachos fechados (v.i.).

## QUADRO 25. Tipos de inflorescências agrupadas simples

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
<b>INDETERMINADAS</b>	<b>Cacho</b>	Flores pediceladas inseridas ao longo de um eixo principal. Os <i>amentos</i> (= amentilhos) são uma variante de cachos pêndulos e flexíveis, constituídos por flores unissexuais nuas (e.g., salgueiros [ <i>Salix</i> , Salicaceae]) ou de perianto muito reduzido (e.g., <i>Quercus</i> , Fagaceae), característicos de plantas polinizadas pelo vento (anemófilas).
	<b>Espiga</b>	Flores sésseis inseridas ao longo de um eixo principal; e.g., tanchagem ( <i>Plantago</i> spp., Plantaginaceae) e gladiolo ( <i>Gladiolus</i> spp., Iridaceae). O <i>espádice</i> é um subtipo de espiga com um eixo central carnudo e espessado, geralmente revestido por flores pequenas e pouco vistosas, e envolvido por uma grande bráctea (a espata); é o tipo característico da família Araceae. A <i>espigueta</i> (a inflorescência elementar das Poaceae) também é um subtipo especializado de espiga.
	<b>Corimbo</b>	Tipo particular de cacho no qual as flores se encontram dispostas de forma a atingirem quase todas o mesmo plano horizontal superior (perpendicular ao eixo), apesar de os seus pedicelos, de comprimentos desiguais, partirem de pontos diversos ao longo do eixo da inflorescência; e.g., <i>Crataegus monogyna</i> (Rosaceae).
	<b>Capítulo</b>	Inflorescência alargada e achatada, côncava ou convexa (e.g., Asteraceae), menos vezes globosa (e.g., <i>Mimosa</i> e várias <i>Acacia</i> , Fabaceae, Mimosoideae), com flores sésseis, inseridas num receptáculo capitular (que corresponde estruturalmente ao eixo primário comprimido da inflorescência). O receptáculo capitular é geralmente revestido exteriormente por um número variável de brácteas (brácteas involucrais).

<b>Categoria</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
	<b>Umbela</b>	Pedicelos das flores inseridos num mesmo ponto (vértice do eixo primário), frequentemente algo dilatado e guarnecido por um verticilo de brácteas (invólucro); e.g., <i>Allium</i> (Amaryllidaceae).
<b>DETERMINADAS</b>	<b>Unípara</b> (monocásio)	Apenas um eixo lateral (de segunda ordem) com flor se insere abaixo da flor terminal; muito comum nas Iridaceae (e.g., lírios, <i>Iris</i> spp.).
	<b>Bípara</b> (dicásio)	Dois eixos laterais (e respetivas flores) inserem-se de forma oposta logo abaixo da flor terminal; e.g., muito frequente na família Caryophyllaceae (cravos e morugens).
	<b>Múltipara</b> (pleiocásio)	Três ou mais eixos, encimados por flores, dispõem-se de forma verticilada sob a flor terminal (diferenciando uma falsa umbela, determinada).

## Inflorescências compostas

Para Troll (1964), as **inflorescências simples** têm apenas um eixo principal (de primeira ordem); as inflorescências compostas envolvem eixos de segunda ordem ou de ordem superior. Nas inflorescências compostas constituídas por **inflorescências parciais** evidentes, a inflorescência, no seu todo, designa-se tecnicamente por **sinflorescência**.

As inflorescências parciais podem ser do mesmo tipo da inflorescência de primeira ordem (e.g., umbela de umbelas, cachos de cachos e dicásio de dicásios) ou não (e.g., cacho de espigas e corimbo de capítulos) (Quadro 26, Figuras 149 e 152). A complexidade das inflorescências compostas é, por vezes, notável (Figura 150). Mais; as inflorescências compostas podem envolver tipos determinados com tipos indeterminados de inflorescência, como é o caso do tirso e da panícula de espiguetas. Nas inflorescências compostas, a inserção dos eixos de ordem superior reflete tendencialmente a filotaxia da planta, sendo alternos ou opostos nas plantas de folhas alternas ou opostas, respetivamente

### QUADRO 26. Tipos maiores de inflorescências compostas

<b>Categoria</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
<b>TIPOS FREQUENTES</b>	<b>Espiga de espigas</b>	Sinflorescência em que as inflorescências parciais são do tipo espiga; e.g., inflorescência masculina do milho-gráudo ( <i>Zea mays</i> ).

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	<b>Cacho composto</b>	Cacho de cachos. A <i>panícula</i> é um tipo particular de cacho composto de contorno piramidal, mais ramificado na base; muito frequente nas Poaceae. Nas <i>panículas fechadas</i> , todos os eixos terminam numa flor.
	<b>Umbela composta</b>	Sinflorescência em que os eixos primários formam uma umbela e terminam numa umbela de ordem inferior (umbélula); arquitetura característica da família Apiaceae.
	<b>Umbela de espigas</b>	Inflorescências parciais tipo espiga organizadas numa umbela; e.g., grama ( <i>Cynodon dactylon</i> , Poaceae), com uma umbela de 3-4 espigas.
	<b>Dicásio composto</b>	Sinflorescência e inflorescências parciais tipo dicásio; frequente na família Caryophyllaceae.
	<b>Tirso</b>	Cacho cujas inflorescências laterais são determinadas (monocásios ou dicásios). Pode ser <i>fechado</i> (eixo principal termina numa flor) ou <i>aberto</i> . Exemplo: videira-europeia ( <i>Vitis vinifera</i> ).
<b>SUBTIPOS DE MONOCÁSIO COMPOSTO</b>	<b>Cimeiras helicoides</b>	Cimeiras uníparas com eixos consecutivos inseridos sempre na mesma posição relativa. Inclui:  i) <b>Drepânio</b> : eixos no mesmo plano (forma de foice); e.g., <i>Gladiolus</i> , <i>Crocsmia</i> (Iridaceae) e <i>Juncus bufonius</i> .  ii) <b>Bóstrix</b> : eixos formam uma espiral tridimensional; e.g., milfurada ( <i>Hypericum perforatum</i> ).
	<b>Cimeiras escorpioides</b>	Cimeiras uníparas com eixos consecutivos de inserção alterna. Inclui:  i) <b>Ripídio</b> : eixos inseridos alternadamente à esquerda e direita no mesmo plano (forma de leque); e.g., <i>Canna</i> e <i>Iris</i> spp.  ii) <b>Cíncino</b> : eixos inseridos alternadamente em ziguezague tridimensional; e.g., Boraginaceae como miosótis ( <i>Myosotis</i> ) e soagens ( <i>Echium</i> ).

# Tipos especializados de inflorescências

## Tipos mais relevantes

Na bibliografia botânica e florística estão descritos numerosos tipos de inflorescências especializadas. Três das mais frequentes e relevantes encontram-se descritas no Quadro 27 (Figura 153). Dada a sua tremenda importância ecológica e económica, as inflorescências das gramíneas (Poaceae) serão pormenorizadas num subtópico à parte, logo a seguir.

### QUADRO 27. Tipos especializados de inflorescências

Tipo	Descrição e Exemplos
<b>Glómérulo</b>	Inflorescência cimosa, multiflora e extremamente contraída (com os eixos de ordem superior e os pedicelos das flores curtíssimos ou quase nulos), frequentemente assumindo uma forma globosa ou subglobosa densa. Muito comum em famílias caracterizadas por flores pequenas e inconspícuas (e.g., amaranto e espinafre, família <i>Amaranthaceae</i> ).
<b>Verticilastro</b>	Inflorescência cimosa, multiflora, mais ou menos contraída, axilada por um par de brácteas opostas (frequentemente semelhantes a folhas). Devido a esta disposição oposta nos nós, as inflorescências parciais de ambos os lados fundem-se visualmente, assumindo um aspeto verticilado (assemelham-se a um anel de flores em torno do eixo caulinar). É a inflorescência característica e definidora da família <i>Lamiaceae</i> (hortelãs, alecrim, tomilho). Normalmente, estes verticilastros organizam-se ao longo do caule formando sinflorescências do tipo cacho (cacho de verticilastros).
<b>Ciatio</b>	O ciatio assemelha-se a uma flor hermafrodita; é constituído por um involúcro em forma de taça, de bordo normalmente guarnecido por 1 a 5 glândulas nectaríferas vistosas; no interior desta "taça" encontram-se uma flor ♀ nua na extremidade de um pedicelo, e 5 grupos de flores ♂ nuas com 1 estame, arrumados em torno da flor ♀. Característico de alguns géneros de <i>Euphorbiaceae</i> (e.g., <i>Euphorbia</i> e <i>Chamaesyce</i> ).

## Inflorescências das gramíneas

A inflorescência elementar das gramíneas chama-se **espiguetas** (Figura 154). As espiguetas podem ser sésseis (e.g., *Lolium*, azevéns) ou posicionarem-se na extremidade de um caule filiforme (e.g., *Festuca* e *Avena*), incorretamente apelidado por pedicelo (trata-se, na verdade, de um pedúnculo,

uma vez que sustenta uma inflorescência e não uma flor individual).

Cada espiguetta é delimitada inferiormente por duas **glumas** (*glumes*) de inserção alterna dística (uma para cada lado, em nós subsequentes muito próximos): a gluma inferior e a gluma superior. Secundariamente, em alguns géneros, pode existir apenas uma gluma visível (e.g., nos azevéns, *Lolium*). As glumas têm origem bracteolar e apresentam geralmente uma textura escariosa, i.e., são secas, membranáceas, algo firmes, de cores mortijas (palha) e ligeiramente translúcidas.

As glumas e as flores inserem-se alternadamente, e no mesmo plano, num pequeno eixo caulinar central, frequentemente em zigzague, chamado **ráquila**. O número de flores por espiguetta é uma característica taxonómica crucial, muito variável: e.g., 1 flor no género *Agrostis*, 2 em *Holcus*, 2 a 7 flores (das quais apenas 1 a 4 férteis) no trigo-mole (*Triticum aestivum*), e numerosas flores em *Bromus* e *Festuca*.

As flores das gramíneas não têm perianto visível (reduzido a escamas microscópicas chamadas **lodículas**), aparentando ser nuas. Cada flor é protegida e delimitada por duas peças escariosas: a **glumela inferior (lema)** e a **glumela superior (pálea)** (v. «A flor das gramíneas e das leguminosas»), como as glumas de filotaxia alterna. Nas espiguetas multifloras, a primeira flor localiza-se acima da gluma inferior, a segunda flor da gluma superior, a terceira flor, por sua vez, situa-se imediatamente acima da primeira flor, e assim por diante. As glumas e glumelas têm essencialmente uma função de proteção, primeiro das flores e depois dos frutos (**cariopses**).

As espiguetas agrupam-se em inflorescências de ordem superior de estrutura muito variada, por norma de posição terminal, i.e., situadas no ápice dos colmos (as espigas femininas do milho-graúdo são uma exceção). A panícula de espiguetas (e.g., aveias, *Avena*), a espiga de espiguetas (e.g., cevada, *Hordeum vulgare*, centeio, *Secale cereale*, trigos, *Triticum* e milho-graúdo, *Zea mays*) e o cacho de espigas de espiguetas (e.g., várias espécies dos géneros pratenses tropicais *Panicum* e *Brachiaria*) contam-se entre as sinflorescências mais frequentes na família das gramíneas.

As espiguetas raramente surgem isoladas; agrupam-se em inflorescências de ordem superior com arquiteturas muito variadas. Estas sinflorescências são, por norma, de posição terminal, situando-se no ápice dos colmos (as maçarocas ou espigas femininas axilares do milho-graúdo constituem uma notável exceção agronómica). A panícula de espiguetas (e.g., aveias, *Avena*), a espiga de espiguetas (e.g., cevada, *Hordeum vulgare*; centeio, *Secale cereale*; trigos, *Triticum* spp.; e a inflorescência masculina do milho-graúdo) e o cacho de espigas (e.g., várias espécies pratenses tropicais dos géneros *Panicum* e *Brachiaria*) contam-se entre as arquiteturas compostas mais frequentes na família.

Durante a transição do meristema vegetativo para reprodutivo, a rígida filotaxia dística (que caracteriza as folhas do corpo vegetativo das gramíneas) pode ou não manter-se no eixo da inflorescência, ocorrendo também variações pronunciadas no comprimento dos entrenós (Kellogg, 2015). A inserção em espiral das ramificações ou das espiguetas é comum nas linhagens tropicais; e.g., as cariopses do milho-graúdo surgem fortemente embebidas e dispostas em espiral num eixo central altamente engrossado — o carolo (ou sabugo).

Durante a transição do meristema vegetativo para reprodutivo, a rígida filotaxia dística (que caracteriza as folhas do corpo vegetativo das gramíneas) pode ou não manter-se no eixo da inflorescência, ocorrendo também variações pronunciadas no comprimento dos entrenós (Kellogg, 2015). A inserção em espiral das ramificações é comum nos grupos tropicais; e.g., as cariopses de *Z. mays* surgem embebedas alternas em espiral num eixo engrossado – o carolo. Nas Pooideae – a subfamília dominante nas latitudes extratropicais – repete-se a filotaxia alterna das folhas; e.g., nos trigos as espiguetas inserem-se alternadamente no mesmo plano ao longo do eixo.

Em contraste, nas Pooideae — a subfamília dominante nas latitudes extratropicais —, a inflorescência repete a filotaxia alterna dística das folhas. Por exemplo, nas espigas dos trigos, as espiguetas inserem-se alternadamente, escavando o seu lugar exatamente no mesmo plano ao longo do eixo. Contudo, nas panículas da aveia e de muitos outros géneros de Pooideae, o desenvolvimento é mais complexo: entrenós longos alternam com vários entrenós curtíssimos, o que leva à formação de **pseudoverticilos** de ramificações (Figura 154-A). Secundariamente, devido à torção de pequenos espessamentos motores (os pulvinos) localizados na base destes ramos, a panícula altera a sua geometria tridimensional, substituindo a aparência alterna dística inicial por outros modelos espaciais (e.g., orientando todas as ramificações para o mesmo lado, ou assumindo uma inserção aparentemente helicoidal).

# 3. Sexualidade à escala da inflorescência

As inflorescências podem apresentar diferentes combinações de flores hermafroditas, unissexuais e/ou estéreis, as quais, por sua vez, se encontram espacialmente agrupadas na base, no centro ou no topo da inflorescência. Existe uma vasta nomenclatura botânica para designar cada uma das possíveis combinações morfológicas, cuja descrição exaustiva extravasa o âmbito deste texto.

As panículas da mangueira (*Mangifera indica*, Anacardiaceae) e os amentos do castanheiro-europeu (*Castanea sativa*, Fagaceae) ilustram bem esta complexidade. Nas grandes panículas da mangueira, as flores situadas na base do eixo são predominantemente unissexuais ♂, enquanto as flores da extremidade são hermafroditas. No castanheiro-europeu, pouco depois do abrolhamento primaveril, formam-se amentos estritamente unissexuais ♂ a partir de gomos prontos, localizados na axila de algumas das folhas recém-diferenciadas. 10 a 15 dias depois, numa zona mais jovem do ramo do ano em alongamento e, portanto, numa região mais exterior da copa, surgem amentos androgínicos com numerosas flores ♂ acompanhadas por 1 a 6, raramente mais, glomérulos de flores ♀ na base (parte proximal do amento).

Em termos evolutivos e ecológicos, a diferenciação e a segregação espacial da sexualidade no interior de uma inflorescência ou entre inflorescências do mesmo indivíduo - frequentemente aliadas a uma desfasagem temporal na maturação - constituem um mecanismo fenológico relevante para a promoção da polinização cruzada (alogamia) e para a minimização da autopolinização.

## 4. Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses

A plasticidade evolutiva das plantas frequentemente origina arquiteturas que desafiam a classificação morfológica tradicional. Destacam-se três exemplos: pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses da inflorescência.

Os **pseudantos** são inflorescências que emulam flores. Geralmente, resultam da agregação de flores pequenas em inflorescências compactas, com a forma de uma única flor. O capítulo da família Asteraceae é o exemplo clássico. Na edelweiss ou flor-da-neve (*Leontopodium*, Asteraceae) ou em *Evax* (Asteraceae) diferenciou-se, inclusivamente, um pseudanto de capítulos (Figura 155-A). A completar a ilusão, algumas cenouras-bravas (*Daucus*, Apiaceae) têm, a simular um pistilo ou um inseto pousado, uma flor estéril saliente no centro de uma grande umbela composta plana, constituída por dezenas de pequenas flores brancas (Figura 155-B).

No abacateiro e nos géneros *Callistemon* (limpa-garrafas, Myrtaceae), *Ananas* (ananases, Bromeliaceae) e *Eucomis* (Asparagaceae, Scilloideae), o meristema apical cessa de produzir flores, ou ramos laterais com flores, e retorna à condição de meristema vegetativo (Figura 173). O mesmo ocorre em *Lavandula* (Lamiaceae), com a produção de um número escasso de folhas modificadas, coloridas e atrativas para os polinizadores (Figura 156). Designam-se estes casos por **proliferação tardia** (Weberling 1992).

As inflorescências transformadas em gavinhas dos maracujazeiros (*Passiflora*, Passifloraceae) e videiras (*Vitis*, Vitaceae) são dois belos exemplos de **metamorfose da inflorescência**.

## II. A flor

# 1. Ciclos floral e reprodutivo das angiospérmicas

Os meristemas e, em seguida, as flores cumprem, de forma sequencial, um conjunto de fases, parcialmente sobrepostas, que, em conjunto, constituem o chamado **ciclo floral** (*flower cycle*). Numa primeira etapa, os meristemas vegetativos voltam competentes para produzir flores (v. «Indução, iniciação e diferenciação florais»). A evidência de estruturas da inflorescência (e.g., brácteas) ou de flores a nível meristemático marca o início da diferenciação floral. Na fase de botão floral, são macroscopicamente visíveis flores por abrir, protegidas e involucradas pelo cálice.

Concluída a diferenciação anatômica da flor, acontece a **ântese** (= floração), i.e., a **abertura da flor** e a consequente exposição dos órgãos reprodutores ao exterior, geralmente através da deflexão de sépalas e pétalas. No decurso da ântese, sucedem-se a **deiscência das anteras**, a **polinização**, a **germinação estigmática dos grãos de pólen**, o **desenvolvimento do tubo polínico**, a **fecundação** e, finalmente, o início da **formação do fruto e da semente**. A deiscência das anteras pode anteceder, ser simultânea ou suceder a polinização; a ordem das restantes etapas da ântese é cronologicamente constante. Finda a ântese, dá-se a senescência da flor: o perianto e os estames escurecem, perdem turgidez, morrem e, geralmente, tombam no solo.

O **ciclo reprodutivo** (*reproductive cycle*) das espécies sexuadas é mais abrangente: compreende o ciclo floral acrescido de todos os processos que ocorrem desde a fecundação até à dispersão e germinação da semente. A fecundação é imediatamente sucedida pela diferenciação da semente e do fruto. A construção destas estruturas principia com um aumento expressivo do volume dos primórdios seminais fecundados e das paredes do ovário. Na fase de **maturação**, o fruto para de crescer e adquire o fenótipo (cor, forma, composição química, etc.) que lhe é característico. Em paralelo, a maior parte das sementes (designadas por **sementes ortodoxas**) perde água, adquire resistência à secura e entra num estado de quiescência ou dormência profunda (v. «Dormência e germinação da semente»).

Consoante a estratégia da espécie, os frutos acabam por libertar as sementes (**frutos deiscentes**) ou dispersam-se em conjunto com elas (**frutos indeiscentes**). Uma vez reunidas as condições internas (e.g., a quebra da dormência) e externas (condições ambientais de humidade e temperatura adequadas), a **semente germina** e dá origem a uma nova planta. As **plantas anuais** (e.g., cereais), as **bienais** (e.g., cebola) e as **perenes monocárpicas** (e.g., o sisal) completam um único ciclo reprodutivo durante o **ciclo de vida** (*life cycle*); pelo contrário, as **plantas perenes policárpicas** (e.g., árvores de fruto e espécies florestais) realizam este ciclo reiteradamente ao longo de vários anos.

A duração total do ciclo reprodutivo é imensamente variável. Em condições ótimas, a *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) — a espécie de referência e modelo nos estudos de genética vegetal —

produz flores 4 a 5 semanas após a germinação, e liberta sementes maduras apenas 3 a 4 semanas depois (Rivero et al., 2014). Em contrapartida, as cultivares mais tardias de laranja chegam a ser colhidas com mais de um ano de permanência na árvore (a contar da data da ântese), e a maturação dos frutos de algumas espécies de carvalhos (*Quercus* spp., Fagaceae) demora quase dois anos a completar-se

As estruturas envolvidas no ciclo reprodutivo das angiospérmicas são abordadas neste e no próximo capítulo (v. «Fruto»). Os processos implicados no ciclo reprodutivo das angiospérmicas são de tal modo complexos que a maioria da terceira parte deste livro – «III, Biologia da reprodução das plantas» – é-lhes dedicada. O estudo das estruturas reprodutivas gimnospérmicas fica relegado para o ponto «Ciclos de vida das plantas terrestres».

## 2. Estrutura e função da flor

### O que é uma flor?

A **flor** é um ramo curto de crescimento determinado (braquiblasto) com entrenós extremamente reduzidos e folhas profundamente modificadas (metamorfoseadas), onde se consuma a reprodução sexuada nas angiospérmicas. Uma definição botânica similar, embora um pouco mais complexa, considera a flor como um eixo condensado de crescimento determinado, portador de órgãos produtores de esporos (micro e/ou megasporângios), que podem, ou não, estar rodeados por órgãos laminares estéreis (o perianto) (Rudall & Bateman, 2011). Para generalizar estas definições ao registo fóssil, é preciso adicionar um outro critério à definição de flor: a presença de carpelos, i.e., de megasporofilos fechados.

A hipótese de que a flor é um ramo modificado e que todos os seus órgãos (exceto os primórdios seminiais e o recetáculo) são folhas modificadas foi postulada pelo polímata alemão Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), em 1790; um momento-chave da história da botânica (Classen-Bockhoff, 2001).

Desde Darwin, a diversidade morfológica das flores tem sido atribuída à pressão de seleção imposta por vetores polínicos. Estudos experimentais e filogenéticos frequentemente mostram que os caracteres florais são adaptativos (fixados por seleção) e que mudanças no vetor de polinização arrastam consigo alterações na estrutura da flor que, ao longo do tempo evolutivo, se podem traduzir em novas espécies e linhagens de plantas (van der Niet & Johnson, 2012). Dado que a interação contínua com os vetores polínicos foi absolutamente determinante para a evolução e a arquitetura floral, a flor pode, por conseguinte, ser entendida primariamente como uma gigantesca adaptação à polinização.

Neste e no próximo capítulo, mostra-se que duas outras causas deixaram marcas profundas na estrutura das flores atuais: a (i) pressão de seleção exercida pelos **fitófagos de flores** (*flower herbivores*) e parasitas traduzida, por exemplo, em várias soluções estruturais de proteção dos primórdios seminiais (e.g., hipanto, ovário ínfero e fruto); e a (ii) evolução de mecanismos especializados de dispersão das sementes, alguns dos quais já evidentes na ântese (e.g., ovário partido de labiadas e boragináceas).

### Constituição da flor

Compõem a **flor completa** quatro componentes estruturais:

- **Recetáculo** – eixo caulinar muito curto, frequentemente alargado, onde se inserem as peças florais;
- **Perianto duplo** – com cálice (conjunto das sépalas) e corola (conjunto das pétalas);
- **Androceu** – parte masculina (♂) da flor, formada pelo conjunto dos estames;
- **Gineceu** – parte feminina (♀) da flor constituída pelos carpelos.

O cálice situa-se na parte proximal da flor (na base), e o gineceu, no extremo distal, sempre por cima da inserção dos estames (Figura 158). As flores completas que têm ambos os sexos funcionais são, portanto, **hermafroditas** (= **bissexuais**, cossexuais). É importante sublinhar que o conceito de «flor completa», à semelhança do conceito de «folha completa», não envolve inferências evolutivas — a descrição das flores incompletas, tendo como referência a flor completa, é meramente um útil artifício pedagógico.

A partir do modelo de flor completa definem-se vários tipos de flor incompleta:

- **Flor nua** (flor aclamídea) – sem perianto;
- **Flor estéril** – flor reprodutivamente não funcional, quer pela ausência total de esporofilos (estames e carpelos), quer pelo facto de estes se encontrarem atrofiados e não serem funcionais;
- **Flor apétala** – flor desprovida de corola (sem pétalas), embora possa reter o cálice;
- **Flor unissexual** – flor onde apenas um dos sexos é funcional, estando as peças do sexo oposto ausentes ou morfologicamente muito reduzidas/atrofiadas (em estaminódios ou pistilódios); as flores unissexuais podem ser pistiladas (flores estritamente femininas, ♀) ou estaminadas (flores estritamente masculinas, ♂) (Figura 157);
- **Flor séssil** – não possui pedúnculo (ou pedicelo), i.e., que se insere diretamente num nó.

# 3. Expressão sexual

A **expressão sexual** (= sistemas sexuais) da planta como um todo é discutida em profundidade mais à frente, no ponto «Sistemas de reprodução». Contudo, neste momento ainda inicial da exploração da flor, apresentam-se os três sistemas sexuais mais simples e fundamentais (Quadro 43): (i) homoícia, (ii) monoícia e (iii) dioícia (Quadro 43).

As plantas com flores hermafroditas (com ambos os sexos funcionais) dizem-se **homoicas**. As **plantas monoicas** possuem flores exclusivamente unissexuadas, estando ambos os sexos presentes num mesmo indivíduo; e.g., Fagaceae e Betulaceae. As **plantas dioicas** têm também flores unissexuadas, porém, as flores  $\sigma$  e as  $\varphi$  ocorrem em indivíduos diferentes (coexistem plantas-macho e plantas-fêmea); e.g., salgueiros (*Salix*, Salicaceae), choupos (*Populus*, Salicaceae), amoreira-branca (*Morus alba*, Moraceae), azevinhos (*Ilex*, Aquifoliaceae) e quivi (Figura 160).

Importa notar que nas **flores funcionalmente unissexuais** – funcionalmente  $\sigma$  ou  $\varphi$  – observam-se estames e carpelos aparentemente funcionais, i.e., de morfologia «normal», porém, por mecanismos vários (e.g., pólen estéril ou ovários que abortam precocemente), apenas um dos sexos é funcional. Pela mesma ordem de razões, podem-se utilizar as designações planta funcionalmente monoica e planta funcionalmente dioica.

# 4. Filotaxia e simetria

## Filotaxia floral

Quanto à **filotaxia** (*phyllotaxy*), as flores podem ser (i) acíclicas, (ii) hemicíclicas ou (iii) cíclicas

Nas **flores acíclicas** (= filotaxia helicoidal), as peças florais dispõem-se de forma alternada (uma por nó) e helicoidal; e.g., nenúfar-branco (*Nymphaea alba*, Nymphaeaceae) e magnólias (*Magnolia*, Magnoliaceae) (Figura 159-A). Nestas plantas, o número de peças da flor (e.g., estames ou capelos) é instável: varia de flor para flor no mesmo indivíduo. Nas **flores hemicíclicas** (= filotaxia intermédia), parte das peças florais organiza-se em verticilos (com duas ou mais peças por nó); as restantes são alternas helicoidais; e.g., clematides (*Clematis*, Ranunculaceae). Esta condição ocorre com alguma frequência na natureza porque as primeiras sépalas do cálice (ou mesmo todo o cálice) tendem a seguir ontogeneticamente a filotaxia das folhas caulinares (Ronse De Craene, 2010). Por conseguinte, se os nomofilos forem alternos, o cálice é muitas vezes acíclico, enquanto a corola é verticilada. Nas **flores cíclicas** (= filotaxia verticilada), a condição mais frequente nas angiospérmicas, as peças florais surgem organizadas em verticilos bem definidos (com duas ou mais peças por nó), geralmente num número estável e constante para a espécie.

Do ponto de vista evolutivo, as flores hemicíclicas e cíclicas derivam claramente de flores acíclicas (a condição ancestral). As plantas de flores acíclicas encontram-se, por isso, concentradas nos grupos mais próximos da base da grande árvore filogenética das plantas com flor (ver volume II). Ainda assim, as 'angiospérmicas basais', as magnoliídeas e as 'eudicotiledóneas basais', três grandes grupos muito antigos de angiospérmicas, apresentam uma filotaxia muito variável, que vai desde flores puramente acíclicas até flores cíclicas. Infere-se, daqui, que a transição morfológica evolutiva «flor acíclica → flor cíclica» ocorreu de forma independente em múltiplas linhagens de angiospérmicas.

As monocotiledóneas são sempre cíclicas (Endress, 1987). As eudicotiledóneas são, genericamente, hemicíclicas ou cíclicas. Curiosamente, alguns grupos evoluídos de angiospérmicas com flores acíclicas descendem de ancestrais com flores cíclicas: são, portanto, secundariamente acíclicas; e.g., Theaceae e Paeoniaceae (Figura 159-B).

O desenvolvimento de **verticilos estáveis** nas flores foi uma aquisição evolutiva determinante na história evolutiva das angiospérmicas porque possibilitou, *a posteriori*, a condescência de peças (e.g., a formação de uma corola simpétala), a aderência complexa de órgãos (e.g., a fusão do gineceu e androceu no ginostémio das orquídeas) e profundas alterações na simetria da flor, com todas as vantagens que daí advieram (e.g., interação com insetos polinizadores e proteção do ovário) (Endress, 1987). O retumbante sucesso evolutivo deste modelo arquitetural é

testemunhado pelo esmagador número de espécies cíclicas atuais e pela sua dominância nos ecossistemas naturais atuais.

Contudo, convém fazer um alerta de ordem evolutiva: a evolução reiterada da flor cíclica — ou de qualquer outro carácter morfológico ou fisiológico — não se explica pelas consequências ecológicas vantajosas adquiridas *a posteriori* (a evolução não atua por antecipação). Supõe-se, sim, que a fixação da filotaxia verticilada esteve intimamente relacionada com vantagens (ainda imperfeitamente esclarecidas) do desenvolvimento ontogénico integrado (covariação) das próprias peças da flor a nível meristemático (W. S. Armbruster et al., 2014).

## Simetria floral

A **simetria floral** é um dos caracteres de maior importância taxonómica nas plantas com flor. Uma tipologia estrutural da simetria da flor encontra-se explicitada no Quadro 28 e na Figura 161. Os tipos de simetria são aplicados à flor no seu todo, ao perianto (em particular à corola) ou, por vezes, ao androceu. E não são necessariamente coincidentes; e.g., embora a corola seja actinomórfica, a flor da oliveira é bissimétrica porque só tem dois estames. A simetria do gineceu é geralmente analisada de forma independente das demais peças da flor (Citerne et al., 2010). As quatro categorias de simetria da flor não são totalmente discretas na natureza, falando-se, então, em flores quase actinomórficas ou ligeiramente zigomórficas, por exemplo.

A zigomorfia evoluiu, de forma independente, milhares de vezes a partir de flores actinomórficas – 38 famílias de angiospérmicas têm flores zigomórficas (Westerkamp & Classen-Bockhoff, 2007). O sucesso da zigomorfia tem três grandes causas aprofundadas noutras paragens deste livro: incremento da (i) eficiência e eficácia da polinização, da (ii) polinização cruzada, e das (iii) taxas de especiação e diversificação das linhagens portadoras (Koch et al., 2017; Sargent, 2004) (volume II).

A simetria da flor está relacionada com o sistema de polinização. As flores actinomórficas entomófilas são pouco seletivas, permitindo a abordagem por insetos a partir de qualquer ângulo. Em contraste, as flores zigomórficas tendem a ser visitadas por uma comunidade de polinizadores mais restrita. A sua arquitetura bilateral obriga o inseto polinizador a adotar uma via de aproximação e uma postura específicas, garantindo a deposição do pólen em locais precisos do corpo do animal — frequentemente zonas de difícil acesso aos seus próprios movimentos de limpeza —, o que resulta em ganhos inegáveis de eficiência na transferência de pólen e numa maior probabilidade de polinização cruzada (Koch et al., 2017). Linhagens muito diversas como as orquídeas (Orchidaceae), faboideas (Fabaceae), Lamiales ou as compostas (Asteraceae), possuem flores predominantemente zigomórficas, facto consistente com a hipótese de que a zigomorfia aumenta as taxas de diversificação e especiação. Porém, a especialização tem custos: ao ficarem estritamente dependentes de uma comunidade restrita de mutualistas polinizadores, as linhagens zigomórficas são, eventualmente, mais vulneráveis à extinção caso ocorram declínios abruptos dessas populações de polinizadores. Por oposição, as flores verdadeiramente assimétricas rareiam na natureza, uma constatação ecológica que estará diretamente relacionada com a preferência inata dos insetos polinizadores por formas simétricas (Neal et al., 1998).

**QUADRO 28. Simetria da flor** (Citerne et al., 2010)

Tipo	Descrição e Exemplos
<b>Flor actinomórfica*</b> , ** (= flor regular, flor polissimétrica)	Flor de simetria radial, <i>i.e.</i> , qualquer plano divide a flor em duas partes iguais. Nas flores actinomórficas, as peças de cada verticilo são iguais entre si e homogeneamente distribuídas em torno do receptáculo. Condição ancestral da qual derivam os outros tipos de simetria; <i>e.g.</i> , flor das rosáceas.
<b>Flor zigomórfica**</b> (= flor monossimétrica)	Flor de simetria bilateral, <i>i.e.</i> , com um único plano de simetria; <i>e.g.</i> , grande parte das Lamiaceae e flores liguladas das compostas (Asteraceae).
<b>Flor bissimétrica</b>	Flor com dois planos de simetria; <i>e.g.</i> , Brassicaceae pelo facto de ter estames tetradinâmicos, e a papoila-comum ( <i>Papaver rhoeas</i> , Papaveraceae) porque as pétalas externas são maiores do que as internas. São também bissimétricas as flores das oleáceas e begoniáceas.
<b>Flor assimétrica</b>	Flor sem planos de simetria; <i>e.g.</i> , canas ( <i>Canna</i> , Cannaceae), madressilvas ( <i>Lonicera</i> , Caprifoliaceae) e <i>Strelitzia reginae</i> (Strelitziaceae).

## 5. Recetáculo

O **recetáculo** (= eixo floral ou tálamo; *receptacle*) é um braquiblasto, i.e., um caule muito curto, mais largo do que o pedicelo, de entrenós muito curtos, no qual se inserem as peças que constituem a flor. Do recetáculo divergem traços (feixes vasculares) a abastecer cada uma das peças da flor. As sépalas geralmente têm tantos feixes quanto as folhas; as pétalas e os estames apenas 1; os carpelos 1, 3 ou 5 (Khan, 2002). A ramificação dos feixes varia com o órgão, sendo mais pronunciada nas peças do perianto.

Os entrenós do recetáculo podem alongar-se de forma diferenciada, dando origem a diferentes estruturas. Por exemplo, o entrenó que separa a corola do androceu está alargado (elevando as pétalas, os estames e os carpelos) em muitas Caryophyllaceae, o que constitui um **antóforo** (Figura 272). Se este alongamento ocorre entre o androceu e o gineceu, forma-se um ginóforo, como acontece na alcaparra (*Capparis spinosa*) e noutras Capparaceae, bem como nas Cleomaceae (Figura 163). O alongamento destes entrenós pode ser uma forma de afastar o ovário do local onde se acumula néctar e, assim, desagrar a exposição dos primórdios seminais à herbivoria (V. Grant, 1950).

No recetáculo podem ainda diferenciar-se gibas (pequenas bolsas) e esporões recetaculares (estruturas mais longas do que as gibas); e.g., *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae) (Weberling, 1992). Os esporões recetaculares desempenham uma função ecológica análoga à dos esporões corolinos e calicinais: armazenam e oferecem recompensas em néctar, contribuindo ativamente para atrair e selecionar a fauna polinizadora especializada.

# 6. Perianto

## Definição. Merismo e ciclicidade

Num sentido lato, o perianto é constituído pelo conjunto dos antofilos estéreis. Quando presente, o perianto corresponde ao verticilo (ou aos verticilos) anterior e mais externo da flor. Na grande maioria das angiospérmicas, as peças do perianto evoluíram a partir de brácteas (Ronse De Craene, 2010). As pétalas derivadas de estames são um carácter raro e secundário; e.g., cultivares de rosas (híbridos de *Rosa* spp., Rosaceae) ou camélias (*Camellia japonica*, Theaceae) com flor de pétalas dobradas (as roseiras selvagens têm sempre cinco pétalas, e as cameleiras tipicamente entre cinco a nove).

O **merismo** (*merosity*) refere-se ao número de peças por verticilo periantal (Simpson, 2019). As flores dímeras, trímeras, tetrâmeras, pentâmeras ou de merismo indeterminado (flores acíclicas) são os tipos mais frequentes. Nas magnoliídeas e nas 'eudicotiledóneas basais' ocorrem com frequência plantas dímeras (e.g., Lauraceae e Buxaceae); as monocotiledóneas são trímeras (Figuras 162 e 180-D). Já as flores das eudicotiledóneas são, genericamente, tetrâmeras (e.g., Brassicaceae) ou pentâmeras (condição dominante). A fixação ontogénica da pentameria (e a consequente evolução do imenso clado das pentapétalas) constitui um momento-chave da história evolutiva das angiospérmicas (Doyle, 2012) (Volume II).

A **ciclicidade** (*cycly*) refere-se ao número de verticilos independentes do perianto e à similaridade morfológica entre eles (Simpson, 2019) (Figura 164). As **flores aclamídeas** (= **flores nuas**) não têm perianto. As flores com perianto dizem-se clamídeas. Quanto à ciclicidade, reconhecem-se dois tipos de perianto cíclico: (i) **haploclamídeo**, com um verticilo periantal; (ii) **diploclamídeo**, com dois verticilos periantais. A ocorrência de mais de dois verticilos periantais é incomum nas flores cíclicas (e.g., Berberidaceae têm dois verticilos corolinos). O perianto diploclamídeo, por sua vez, pode ser: (i) **homoclamídeo**, de peças periantais iguais; (ii) **heteroclamídeo** (= diclamídeo, **perianto duplo**), com cálice e corola. Num sentido estrito, o termo perianto só deve ser aplicado às flores heteroclamídeas, reservando-se o termo perigónio para os periantos homoclamídeos.

O **perianto simples** (que abrange as flores haploclamídeas e homoclamídeas) pode ser **primário** ou resultar da perda evolutiva de sépalas ou pétalas (**perianto simples secundário**). A distinção entre estas duas condições não é imediata. O perianto simples primário tem uma grande expressão nas 'angiospérmicas basais', nas magnoliídeas e nas monocotiledóneas, estando geralmente associado à filotaxia helicoidal (flores acíclicas) ou a flores trímeras (Ronse De Craene, 2010). Este carácter surge ainda em algumas famílias de 'eudicotiledóneas basais'; e.g., vários géneros de Ranunculaceae. As pétalas e, implicitamente, o perianto duplo, evoluíram de forma independente em várias linhagens de angiospérmicas, a partir de flores haploclamídeas ou homoclamídeas - ou seja, a partir de tépalas. Muito mais raramente terão evoluído a partir de

estaminódios (estames estéreis) em grupos que previamente haviam perdido as pétalas originais (e.g., Caryophyllales e alguns taxa de Rosales) (Ronse De Craene, 2010).

A transição entre brácteas e sépalas nas flores heteroclamídeas nem sempre é clara; e.g., na cameleira (*Camellia japonica*, Theaceae) (Figura 159-B). A morfologia visual destas peças pode ser extremamente similar, mas, do ponto de vista histológico, as brácteas possuem meristemas axilares na sua base (os quais estão ausentes nas peças do perianto) (Ronse De Craene, 2010). A transição morfológica entre sépalas e pétalas pode igualmente ser gradual; e.g., no nenúfar-branco (*Nymphaea alba*, Nymphaeaceae), onde as pétalas mais internas assumem progressivamente a forma, a cor e a textura das sépalas.

## Orientação

A maioria das eudicotiledóneas pentâmeras exhibe duas sépalas inferiores, duas laterais e uma superior em relação ao eixo da inflorescência. Uma vez que as pétalas alternam com as sépalas, uma das pétalas é inferior (anterior ou abaxial), duas são laterais e as duas restantes superiores (posteriores ou adaxiais) (Ronse De Craene 2010).

Nas flores zigomórficas com lábio inferior, este pode resultar da modificação da pétala inferior (e.g., Caesalpinioideae [Fabaceae] e algumas Lamiaceae), ou da concrescência da pétala inferior com as duas pétalas laterais (e.g., muitas Lamiaceae e Plantaginaceae) (Figura 165). As Faboideae (Fabaceae) escapam a este padrão (a sua sépala ímpar é inferior): têm duas pétalas inferiores (unidas numa quilha), duas laterais (asas) e uma superior (estandarte) (Figura 192). Nas Orchidaceae e em certas Fabaceae tropicais (e.g., *Clitoria*), o pedicelo ou o ovário sofre uma rotação de 180°, fazendo com que a pétala estruturalmente superior passe a ocupar a posição funcional inferior (designada por labelo entre as orquídeas); as flores que evidenciam uma torção do ovário dizem-se **resupinadas**.

As flores tetrâmeras geralmente apresentam duas sépalas alinhadas com o eixo onde se inserem (posição mediana) e duas sépalas transversais. As pétalas, ao alternarem com as sépalas, tomam uma posição oblíqua (diagonal) frente ao eixo. A orientação das peças do perianto nas monocotiledóneas é mais variável do que nas eudicotiledóneas (Ronse De Craene, 2010).

## Concrescência

A concrescência das peças dos verticilos periantais – i.e., a fusão de tépalas, de sépalas ou de pétalas, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto – é um carácter de imenso interesse taxonómico. Admite-se que a concrescência das peças periantais confere um conjunto notável de vantagens adaptativas: (i) reduz as perdas de néctar por evaporação, (ii) dificulta o acesso de parasitas, ladrões de néctar ou fitófagos ao néctar e ao ovário, (iii) seleciona polinizadores (filtro mecânico), e, sobretudo, a sinsepalia de cálices persistentes, (iv) pode auxiliar na proteção do fruto e de sementes em desenvolvimento (v. «Conflitos polinizador-planta polinizada»).

A evolução da simpetalia teve, *a posteriori*, duas outras consequências tremendas na evolução das plantas com flor: (i) abriu caminho à zigomorfia acentuada e (ii) incrementou a probabilidade de se estabelecerem sistemas de coevolução planta-polinizador (Citerne et al., 2010). Um conjunto tão significativo de vantagens explica por que razão a concrecência das peças do perianto surgiu de forma independente (convergente) e se generalizou em tantos e tão diversos grupos de angiospérmicas.

Importa detalhar duas das principais pressões seletivas intrinsecamente associadas à evolução da concrecência periantal: a herbivoria e a polinização.

A parte reprodutiva da flor, rica em pólen e tecidos tenros, é um alimento potencial de insetos fitófagos com armadura bucal trituradora, entre os quais certos coleópteros são o melhor exemplo. Como é referido ao longo do texto, a exposição dos primórdios seminiais aos fitófagos é uma das forças seletivas por detrás da evolução de importantes caracteres florais como a simpetalia, o antóforo e o ginóforo, o hipanto, a concrecência dos filetes dos estames, o ovário ínfero e alguns tipos de inflorescência (V. Grant, 1950).

A seleção de polinizadores é outra das forças envolvidas na evolução da simpetalia. Por exemplo, como veremos no ponto sobre «Polinização», as corolas simpétalas de fauce estreita, com áreas de aterragem para os visitantes alados (e.g., lábios) e néctar armazenado no fundo da corola ou em esporões e gibas, selecionam positivamente abelhas boas polinizadoras de armadura bucal lambedora-sugadora comprida (e.g., abelhas das famílias Apidae e Megachilidae), excluindo insetos com peças bucais curtas ou inaptos para a polinização cruzada. O hipanto (e.g., muitas rosáceas e Thymelaeaceae; Figura 171), as flores de cálice sinsépalo tubuloso e corola simpétala ou dialipétala com pétalas de unha comprida (e.g., gén. *Silene*, Caryophyllaceae; Figura 272), e o perianto de peças livres estreitamente coniventes e fauce tubulosa (e.g., brassicáceas; Figura 164-B1,2) são soluções alternativas com o mesmo efeito. Em suma, a seleção morfológica rigorosa dos polinizadores traz enormes dividendos adaptativos para a planta (v. «Polinização»).

## Estrutura do perigónio

Designa-se por perigónio o conjunto das **tépalas**, i.e., dos antofilos estéreis das flores de perianto simples primário. Consoante o seu aspeto e textura, as tépalas podem ser classificadas como **sepaloides** (verdes e herbáceas) ou **petaloides** (coloridas e vistosas). A restante terminologia morfológica relativa ao perigónio é, em tudo, análoga à aplicada às flores de perianto duplo (descrita nos subcapítulos seguintes). Assim, existem perigónios dialitépalos (quando as tépalas são livres entre si) e sintépalos (quando as tépalas se encontram fundidas), distinção anatómica entre unha e limbo nas tépalas dos perigónios dialitépalos, e assim por diante.

Como se referiu anteriormente, algumas flores haploclamídeas perderam o verticilo das pétalas ou das sépalas no decurso da sua história evolutiva. O conceito de tépala não deve ser aplicado a estes casos; as peças florais das Amaranthaceae (que são sépalas) e as flores tubulosas e liguladas de *Anthemis* (Asteraceae) (que são pétalas, estando o cálice reduzido ou ausente).

# Estrutura do perianto duplo

## Cálice

O **cálice** é o conjunto das sépalas, as peças florais do verticilo mais externo de um perianto duplo. O cálice desempenha quatro importantes funções: (i) proteger os verticilos mais interiores da flor imatura (em botão floral) de pragas, parasitas e intempéries; (ii) produzir fotoassimilados para serem consumidos localmente na diferenciação e manutenção das peças da flor; (iii) Proteger o néctar da dessecação (evaporação) e da pilhagem por ladrões de néctar; (iv) o cálice persistente pode colaborar na proteção dos frutos maduros e imaturos, bem como na sua dispersão.

A concrecência do cálice é um carácter de grande interesse taxonómico. Reconhecem-se dois estados de carácter:

- **Cálice dialissépalo** – com sépalas livres; e.g., muitas rosídeas;
- **Cálice sinsépalo** (= gamossépalo) – com sépalas concrecentes, i.e., soldadas entre si; comum nas famílias de do grande clado das asterídeas.

Outros caracteres taxonómicos muito valorizados no estudo do cálice são a (i) consistência, a (ii) forma, (iii) indumento e a (iv) duração. Quanto à consistência, o cálice pode ser herbáceo, escarioso, membranoso, etc. As sépalas geralmente têm uma consistência herbácea, cor esverdeada e desempenham a função fotossintética. No cálice petaloide, as sépalas assemelham-se às pétalas. Quanto à forma: campanulado, tubuloso, bilabiado, etc. Com frequência encontram-se tricomas, glândulas e estomas a revestir a superfície exterior das sépalas.

Nas *Physalis* (Solanaceae) (Figura 166-C), na família tropical Dipterocarpaceae e em alguns *Trifolium* (Fabaceae), entre muitas outras angiospérmicas, além de persistente (permanece agarrado ao fruto maduro), o cálice é acrescentante porque continua a crescer após a fecundação. Nos trevos da secção Vesicaria (e.g., *T. fragiferum* e *T. tomentosum*), o cálice incha e toma a forma de um balão de modo a facilitar a dispersão das sementes pelo vento (Figura 166-B). O cálice acrescentante – assim como certas formas corolinas – pode melhorar o microclima do interior da flor (e.g. preservar o calor) e tornar a flor mais atraente para os polinizadores durante a ântese (Van Der Kooi et al., 2019).

Por vezes, a modificação evolutiva é extrema: apresentando-se o cálice reduzido a uma coroa de escamas, de sedas (pelos rígidos e fortes) ou de pelos flexíveis, que podem ser **simples** (não ramificados) ou **plumosos** (ramificados). O cálice metamorfoseado na forma de pelos (típico das Asteraceae, Dipsacaceae e Valerianaceae) leva o nome de papilho (*pappus*) — constituindo uma das mais bem-sucedidas adaptações estruturais para a dispersão das sementes e dos frutos pelo vento (anemocoria) (Figura 166-A).

## Corola

O conjunto das pétalas designa-se por **corola**. Morfolologicamente, as pétalas são antófilos estéreis que, em conjunto com o cálice, auxiliam na proteção dos órgãos reprodutivos durante a fase de botão floral. Na flor completa, a corola situa-se espacialmente entre os verticilos do cálice e do androceu, e as pétalas geralmente alternam com as sépalas. Normalmente, a superfície das pétalas não tem estomas e está coberta de papilas. A corola é, salvo raras exceções, caduca após a fecundação, e é geralmente nas pétalas que se localizam os osmóforos (glândulas produtoras de odores).

Nas plantas entomófilas (polinizadas por insetos), as pétalas são normalmente maiores, mais delicadas e mais vivamente coloridas do que as sépalas, assumindo a função primordial de atrair e guiar os animais polinizadores em direção aos órgãos reprodutivos. A cor destas peças periantais depende da concentração e tipo de pigmentos presentes nas células da epiderme ou do mesofilo, nomeadamente pigmentos hidrossolúveis que se acumulam nos vacúolos (e.g., antocianinas, betalaínas e outros flavonoides) e pigmentos lipossolúveis armazenados em plastídeos (e.g., carotenoides). A superfície pode ainda apresentar-se ornada com guias nectaríferas e/ou de pólen – e.g., linhas e manchas de cor ultravioleta e linhas de tricomas – a indicar a localização de recompensas aos insetos polinizadores. Adicionalmente, na corola podem diferenciar-se inúmeras estruturas corolinas acessórias envolvidas na atração (e.g., coroa), na seleção mecânica de polinizadores (e.g., palato), ou no armazenamento de néctar (e.g., gibas e esporões) (ver Quadro 29 e Figura 167). Outras adaptações da corola a polinizadores animais serão abordadas no capítulo dedicado à polinização.

Em contraste, nas plantas polinizadas pelo vento (anemófilas), as pétalas geralmente são diminutas ou estão totalmente ausentes. As pétalas vestigiais observadas nalguns destes *taxa* são interpretadas como meros resíduos evolutivos.

#### QUADRO 29. Estruturas corolinas

Tipo	Descrição e Exemplos
<b>Coroa</b>	Apêndice circular, inteiro a fimbriado (dividido em muitos segmentos finos), resultante da concrecência total ou parcial de expansões da corola (e.g., <i>Passiflora</i> , Passifloraceae) ou do perigónio (e.g., <i>Narcissus</i> , Amaryllidaceae), ou da conivência (encosto) de expansões de pétalas (e.g., conivência de escamas das pétalas em algumas espécies de <i>Silene</i> [Caryophyllaceae]) ou tépalas livres.
<b>Palato</b>	Saliência na corola que fecha a fauce (= entrada do tubo da corola) ao exterior, comum nas corolas personadas; e.g., <i>Linaria</i> e <i>Antirrhinum</i> (Plantaginaceae).
<b>Giba</b>	Pequena bolsa localizada na base do tubo da corola ou do cálice, geralmente provida de uma recompensa nectarífera; e.g., <i>Antirrhinum</i> (Plantaginaceae).

Tipo	Descrição e Exemplos
<b>Esporão</b>	Estrutura cônica, cilíndrica ou em forma de saco, fechada no ápice distal, mais longa do que as gibas, situada na base de uma pétala (e.g., <i>Aquilegia</i> , Ranunculaceae) ou resultante da concrecência de mais de uma pétala (e.g., <i>Linaria</i> , Plantaginaceae), geralmente contendo uma recompensa em néctar. O esporão pode ainda ter origem no cálice (esporões calicinos) ou no recetáculo (esporões recetaculares).

Quanto à concrecência, admitem-se dois tipos de corola:

- **Corola dialipétala** – de pétalas livres (não soldadas entre si) (Figura 161-B);
- **Corola simpétala** (= gamopétala) – com todas as pétalas concrecentes formando um tubo, mais ou menos longo, a partir da base (Figura 161-A, C, D).

Nas pétalas livres das corolas dialipétalas reconhecem-se uma **unha** e um **limbo**. A unha corresponde à parte inferior, mais estreita e, por vezes, descorada, por onde se faz a inserção da pétala no recetáculo. Atinge uma dimensão assinalável nas Brassicaceae e nas Caesalpinioideae (Fabaceae) (Figura 168-2). A parte terminal, geralmente laminar, das pétalas, constitui o limbo. As corolas dialipétalas podem ter algumas pétalas soldadas entre si (e.g., corola papilionácea, com duas pétalas parcialmente unidas formando uma quilha), porém, nunca formam um tubo na base. A corola dialipétala de muitas Malvaceae e das Theaceae, entre outras famílias, confunde-se facilmente com uma corola simpétala porque as pétalas estão adnadas, na base, a um tubo formado pela concrecência dos filetes (Figura 176-A).

Nas corolas simpétalas, a porção livre de uma pétala é designada por **segmento**, e a entrada do tubo por **fauce** (garganta).

A forma das pétalas e da corola é muito variável. Alguns tipos de corola merecem designações particulares (Quadro 30, Figura 168). A corola é ainda classificada quanto ao recorte das pétalas, coloração, odor e duração (caduca ou persistente), entre outros caracteres.

### QUADRO 30. Tipos especiais de corola

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
<b>COROLA DIALIPÉTALA</b>	<b>Crucífera</b>	Corola actinomórfica, de 4 pétalas com unha mais ou menos longa e limbos dispostos em cruz. Característica das Brassicaceae.

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	<b>Papilionácea</b>	Corola zigomórfica, de 5 pétalas; a superior (estandarte) geralmente levantada, de maior dimensão e envolvendo as restantes 4 no botão; as 2 pétalas laterais (asas), por vezes, ligeiramente soldadas à quilha (e.g., em <i>Vicia</i> ); as 2 pétalas inferiores concrescentes numa peça com a forma da quilha de um barco (quilha ou carena). Corola característica da subfamília Faboideae (Fabaceae) (Figura 192).
	<b>Rosácea</b>	Corola actinomórfica, de 5 pétalas com unha curta e limbo largo. Característica da família das rosáceas.
<b>COROLA SIMPÉTALA</b>	<b>Afunilada</b>	Corola actinomórfica em forma de funil, com as pétalas concrescentes em todo o comprimento. E.g., coriolas ( <i>Convolvulus</i> , Convolvulaceae).
	<b>Assalveada</b> (= corola hipocrateriforme)	Corola actinomórfica, de tubo longo e estreito, e região distal de concrescência variável e mais ou menos patente (perpendicular ao tubo). E.g., <i>Nicotiana tabacum</i> (Solanaceae).
	<b>Campanulada</b>	Corola actinomórfica, de tubo mais ou menos longo, rapidamente alargado na base na forma de um sino. E.g., campânulas ( <i>Campanula</i> , Campanulaceae).
	<b>Bilabiada</b>	Corola zigomórfica, de fauce aberta e tubo mais ou menos longo, com as pétalas concrescentes em dois lábios (3 num lábio inferior e 2 num lábio superior). Característica da família Lamiaceae (com exceções).
	<b>Ligulada</b>	Corola zigomórfica, de tubo curto, com um lábio alongado, em forma de língua e dentado na extremidade (cada dente correspondendo a uma pétala). Frequente na família Asteraceae.
	<b>Personada</b>	Corola zigomórfica, bilabiada, de fauce fechada por uma saliência do lábio inferior (palato), frequentemente provida de gibas ou de esporões. E.g., bocas-de-lobo ( <i>Antirrhinum</i> , Plantaginaceae).

<b>Categoria</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
	<b>Rodada</b>	Corola actinomórfica, de tubo curto, e região distal de concrecência variável, mais ou menos longa e patente (perpendicular ao tubo). <i>E.g.</i> , batateira ( <i>Solanum tuberosum</i> , Solanaceae).
	<b>Tubulosa</b>	Corola actinomórfica, de tubo comprido, mais ou menos cilíndrico, e segmentos pequenos. <i>E.g.</i> , frequente, entre outras famílias, nas Asteraceae.
	<b>Unilabiada</b>	Corola zigomórfica, de fauce aberta e tubo mais ou menos longo, com um único lábio; <i>e.g.</i> , <i>Acanthus</i> (Acanthaceae) e género <i>Teucrium</i> (Lamiaceae).
	<b>Urceolada</b> (= corola gomilosa)	Corola actinomórfica, bruscamente alargada num tubo bojudo, estreitado na fauce, e com segmentos muito curtos. <i>E.g.</i> , medronheiro ( <i>Arbutus unedo</i> , Ericaceae).

## Ptixia e estivação

À medida que os primórdios das folhas ou dos antofilos estéreis (tépalas, sépalas ou pétalas) crescem no interior das gemas, as suas margens sobrepõem-se e comprimem-se. A **ptixia** (*ptyxis*) refere-se à forma como os primórdios se dobram, individualmente, nas gemas. Ao nível da flor, a noção de ptixia normalmente aplica-se apenas às pétalas ou tépalas. Os tipos mais frequentes de ptixia estão descritos no Quadro 31 e esquematizados com exemplos na Figura 169.

A **estivação** (= **prefloração**; *aestivation*) versa o estudo da disposição dos antofilos estéreis uns em relação aos outros (no mesmo verticilo) no interior das gemas. É um conceito análogo ao de venação (a terminologia é comum, embora mais vasta; «Ptixia e venação» da folha). Tem um grande interesse taxonómico porque *taxa* filogeneticamente próximos têm tendência a partilhar o mesmo tipo de estivação; *e.g.*, a estivação é distinta em cada uma das três subfamílias em que tradicionalmente se dividem as leguminosas. Reconhecem-se três tipos fundamentais: aberta, imbricativa e valvar (Quadro 32, Figura 170). A estivação imbricativa é muito diversa. Num perianto duplo, o cálice e a corola não partilham, obrigatoriamente, o mesmo tipo de estivação.

### QUADRO 31. Ptixia da folha e das peças periantais

<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
-------------	-----------------------------

<b>Conduplicada</b>	Folhas ou peças periantais dobradas pela nervura média com as duas abas encostadas; tipo mais frequente nas plantas com flor; e.g., folhas dos carvalhos ( <i>Quercus</i> , Fagaceae) e de cerejeira ( <i>Prunus avium</i> , Rosaceae).
<b>Convoluta</b> (ou convolutosa)	Folhas ou peças periantais enroladas longitudinalmente sobre si mesmas e de corte transversal em espiral; geralmente, encapsulam no seu interior as folhas que se lhes seguem; e.g., folhas de tulipas ( <i>Tulipa</i> , Liliaceae), tipo dominante nas folhas de Poaceae.
<b>Circinada</b>	Folhas ou peças periantais enroladas longitudinalmente em espiral em direção ao ápice; e.g., folhas dos 'pteridófitos'.
<b>Enrugada</b>	Folhas ou peças periantais amarfanhadas por pregas irregulares; e.g., corola das papoilas ( <i>Papaver</i> , Papaveraceae) e das Lythraceae.
<b>Involuta</b> (ou involutiva)	Abas das folhas ou peças periantais enroladas para a página superior; e.g., choupos ( <i>Populus</i> , Salicaceae) e violetas ( <i>Viola</i> , Violaceae).
<b>Revoluta</b> (ou revolutiva)	Abas das folhas ou peças periantais enroladas para a página inferior; e.g., folhas de alecrim ( <i>Rosmarinus officinalis</i> , Lamiaceae).
<b>Plicada</b>	Abas das folhas ou peças periantais dobradas ao longo de várias pregas longitudinais, de modo que o seu corte transversal seja em ziguezague; e.g., folhas das palmeiras (Arecaceae) e de muitas plantas com folhas de nervação palmada.

## QUADRO 32. Estivação

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
<b>TIPOS MAIORES</b>	<b>Aberta</b>	As folhas ou as peças periantais não se alcançam.
	<b>Imbricativa</b>	As folhas ou as peças periantais de margens mais ou menos sobrepostas.
	<b>Valvar</b>	As folhas ou as peças periantais tocam-se pelas margens, sem se sobreporem; e.g., corola das videiras ( <i>Vitis</i> , Vitaceae).
<b>SUBTIPOS RELEVANTES DE ESTIVAÇÃO IMBRICATIVA</b>	<b>Contorcida</b> (ou contorta)	Cada folha ou peça periantal cobre a margem da peça seguinte, sendo a outra margem coberta pela da peça anterior, encontrando-se o conjunto enrolado helicoidalmente, para a esquerda ou para a direita; e.g., corolas da erva-pata ( <i>Oxalis pes-caprae</i> , Oxalidaceae), Apocynaceae, Linaceae e Convolvulaceae.

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	<b>Quincuncial</b>	Perianto pentâmero com duas das peças completamente externas e outras duas completamente internas, a quinta cobre uma interior com uma das suas margens e tem a outra coberta pela margem de uma das peças exteriores; <i>e.g.</i> , corolas das dedaleiras ( <i>Digitalis</i> , Plantaginaceae) e das cravinas ( <i>Dianthus</i> , Caryophyllaceae).
	<b>Coclear</b>	Perianto pentâmero com uma peça totalmente externa, outra totalmente interna, e as três restantes com uma margem interna e outra externa; <i>e.g.</i> , corola das Fabaceae. Reconhecem-se dois tipos de estivação coclear: i) <b>Carenal</b> (= coclear ascendente) – prefloração da subfamília Caesalpinioideae (Fabaceae) em que a quilha (= carena) cobre as asas, e as asas se sobrepõem ao estandarte; ii) <b>Vexilar</b> (= coclear descendente) – própria da subfamília Faboideae (Fabaceae), onde a peça de maior dimensão – o estandarte – cobre as restantes peças, e a quilha está por dentro das asas.

## 7. Hipanto

O **hipanto** (= tubo floral; *hypanthium*) é uma estrutura contínua, em forma de disco, taça, cálice ou tubo, que rodeia e envolve o gineceu nas flores perigínicas de ovário súpero, ou que emerge na extremidade de muitas flores epigínicas de ovário ínfero (Figura 184). Nas flores com hipanto – flores perigínicas e flores epiperigínicas –, as peças do perianto e os estames inserem-se, geralmente, no bordo deste. O hipanto pode assemelhar-se, pela cor, ao cálice ou à corola concrecente, dificultando sua identificação (e.g., Grossulariaceae e Onagraceae).

O hipanto evoluiu de forma independente em vários grupos de plantas com semente, tendo origem numa expansão do recetáculo (recetáculo alargado, hipanto *s.str.*; e.g., Rosaceae), ou na adnação, pela base, das peças do perianto e dos filetes (e.g., Thymelaeaceae). Alguns autores preferem designar esta última estrutura por **pseudo-hipanto**. A distinção entre hipanto *s.str.* e pseudo-hipanto não é fácil. Para complicar ainda mais o tema, nas flores simpétalas de estames epipétalos, o tubo da corola inclui tecidos dos estames, o que o aproxima do conceito de hipanto. Para usar, de forma minimamente consistente, o conceito de hipanto, é conveniente, pelo menos, não o confundir com recetáculo.

A presença de hipanto é frequente em algumas famílias de plantas com flor (e.g., Rosaceae, Fabaceae, Grossulariaceae e Thymelaeaceae). À semelhança da concrecência do perianto, reduz as perdas de néctar por evaporação, dificulta o acesso de parasitas, ladrões de néctar e fitófagos ao interior da flor, e seleciona polinizadores. Em muitas espécies, aloja nectários na sua superfície interior, funcionando como uma cisterna de néctar (e.g., *Prunus*, Rosaceae). Em vários *Prunus*, tem cores vivas para marcar a localização de recompensas em néctar e atrair polinizadores (Figura 171). O hipanto também serve para separar os estames dos estigmas, promovendo a polinização cruzada (Grant, 1950).

# 8. Androceu

## Estrutura e função dos estames

O **estame** (*stamen*) é o órgão ♂ da flor – juntos constituem o **androceu** (*androecium*). Na flor completa, o androceu situa-se entre a corola e o gineceu. Os estames produzem pólen; secundariamente, podem atrair polinizadores pela cor ou pelo odor (Figura 173), proteger o ovário dos fitófagos (Figura 172), segregar néctar (Figura 175-7) ou servir de recompensa alimentar polinizadores pouco especializados (e.g., coleópteros).

O estame é uma folha modificada com duas partes:

- **Filete** (*filament*) – parte estéril dos estames, normalmente filamentosa, que sustém a antera;
- **Antera** (*anther*) – parte dos estames onde se forma e está contido o pólen.

O filete insere-se no dorso (**anteras dorsifixas**) ou na extremidade (**anteras basifixas**) da antera (Figura 175-5,6). O basculamento da antera na inserção do filete facilita a libertação e a dispersão do pólen. Nas anteras, geralmente reconhecem-se duas tecas aglutinadas pelo conectivo, um prolongamento do filete percorrido por um feixe vascular. Algumas famílias dispõem de uma única teca fértil (e.g., Cannaceae e malváceas Malvoideae e Bombacoideae); noutras, o conectivo prolonga-se para além das tecas numa espécie de bico (e.g., Violaceae). Por norma, compõem cada teca dois sacos polínicos (pollen sacs) separados por um septo, perfazendo 4 sacos polínicos por antera (Figura 174).

Em termos evolutivos, os sacos polínicos são interpretados como **microsporângios** (= esporângios ♂) e os estames **microsporofilos** (= esporofilos ♂), i.e., como folhas modificadas que suportam microsporângios. Atualmente, evita-se alargar o conceito de estames às estruturas reprodutivas ♂ das gimnospérmicas porque as suas relações evolutivas não estão clarificadas (v. «Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais»).

Os **estaminódios** (*staminodes*) são estames estéreis, geralmente com um papel importante na atração de polinizadores (e.g., pela cor, pela produção de néctar ou de odores). O exemplo do quivi foi mencionado anteriormente (Figura 160). Nas Lecythidaceae, uma família tropical de grande importância ecológica e económica na América do Sul, um grande número de estaminódios está fundido numa espécie de capuz que cobre os estames férteis, o estilete e o estigma (Figura 172). A presença de estaminódios está associada a funções alternativas à produção de pólen do androceu (vd. Ronse De Craene & Smets, 2001).

As paredes das anteras em desenvolvimento são constituídas por 4 camadas celulares (Figuras 174 e 336). Exteriormente, a antera é envolvida por uma epiderme especializada, o **exotécio** (*exothecium*). Por debaixo da epiderme encontra-se o **endotécio** (= camada mecânica, *endothecium*). Próximo da ântese, as paredes celulares do endotécio engrossam, rompendo-se em seguida de modo a permitir a deiscência da antera e a libertação do pólen. A **camada intermédia** (*middle layer*), localizada entre o endotécio e o *tapetum*, tem 1 ou 2 células de espessura. O **tapetum** (tapete), um tecido constituído por células secretoras metabolicamente muito ativas, alimenta os grãos de pólen e as células que lhe deram origem, e auxilia na formação da esporoderme (v. «Pólen»). Na antera madura, o *tapetum* e a camada intermédia geralmente encontram-se degenerados (Evert et al., 2006).

## Número, forma, inserção, arranjo e posição

Quanto ao número, os estames podem ser:

- **Definidos** – estames em número igual ou inferior ao dobro do número de pétalas; e.g., asterídeas;
- **Indefinidos** – estames em número superior ao dobro do número de pétalas; as flores com estames indefinidos dizem-se poliândricas; e.g., muitas magnoliídeas, rosáceas e as mirtáceas (Figura 173).

Os filetes, quanto à forma, podem ser alados (com asas), capilares (quando muito delgados), etc. As anteras, por sua vez, podem ser globosas, lineares, etc. Os estames dizem-se petaloides quando se assemelham às pétalas.

A inserção dos filetes no recetáculo pode ser verticilada ou alterna helicoidal. Nos grupos mais antigos de angiospérmicas (e.g., clado das magnoliídeas), os estames dispõem-se helicoidalmente, como é próprio das flores acíclicas, e o filete pouco se distingue da antera. Se verticilados, os estames apresentam-se organizados em um ou dois verticilos, raramente mais (e.g., algumas monocotiledóneas) (Ronse De Craene, 2010).

Os estames de uma flor, quando comparados entre si, podem ser (arranjo dos filetes): (i) **iguais** – na forma e no tamanho; (ii) **desiguais** – distintos na forma e no tamanho (Figura 175-2). Quando a desigualdade afeta o comprimento dos filetes, destacam-se dois casos de especial interesse taxonómico: (i) **estames didinâmicos** – 4 estames, 2 compridos e 2 mais curtos, tipo frequente na fam. Lamiaceae; (ii) **estames tetradinâmicos** – 6 estames, 4 compridos e 2 mais curtos, tipo característico da fam. Brassicaceae.

Por outro lado, quando a desigualdade afeta a morfologia das próprias anteras na mesma flor, ocorre **heteranteria**. Admite-se que a heteranteria reflete uma divisão de funções ao nível do androceu: algumas anteras têm a função de alimentar os polinizadores e outras de carregar o corpo do polinizador animal com pólen (Papaj et al., 2017).

Quanto à posição dos filetes nas flores de perianto duplo: caso o androceu seja constituído por um verticilo de estames em número igual às pétalas, estes podem alternar com as pétalas (**flores**

**haplostémonas**) ou, com menos frequência, opor-se às pétalas (**flores ob-haplostémonas**), qualificando-se os estames, respetivamente, de **alternipétalos** (= antisépalos) e de **oposipétalos** (= antipétalos). Quando ocorrem dois verticilos de estames, com número igual ao das pétalas, os estames do verticilo externo (mais próximo da corola) alternam com as pétalas nas flores **diplostémonas** e opõem-se às pétalas nas flores **obdiplostémonas**.

# Conivência, concrescência e adnação dos estames

As anteras dizem-se coniventes quando firmemente encostadas umas às outras, sem estarem soldadas. São coniventes as cinco anteras das solanáceas (Figura 193-B). Nas plantas com quatro estames didinâmicos, as anteras são geralmente coniventes ou concrescentes (em extensão variável) duas a duas; e.g., muitas Lamiaceae, Bignoniaceae e Orobanchaceae.

Reconhecem-se três grandes tipos de concrescência dos filetes (= adelfia):

- **Monadelfos** (*monadelphous*) – estames unidos pelo filete num único grupo; tipo frequente em muitas Fabaceae, Malvaceae (Figuras 12-A, 175-3 e 176-A) e em numerosas famílias de ótimo tropical (e.g., Meliaceae, Menispermaceae, Canellaceae e Salvadoraceae);
- **Diadelfos** (*diadelphous*) – estames unidos pelo filete em dois grupos; e.g., frequente em Fabaceae, como sejam as ervilhacas (*Vicia*);
- **Poliadelfos** (*polyadelphous*) – estames unidos pelo filete em mais de dois grupos; e.g., *Hypericum* (Hypericaceae) (Figura 176-B).

Nas espécies de **estames sinantéricos** (*syngenesious stamens*), as anteras estão todas soldadas entre si (concrescentes), formando um tubo oco, permanecendo os filetes livres (Figuras 175-4 e 177). Os estames são sinantéricos na maior família de plantas com flor – as Asteraceae. Algumas famílias de angiospérmicas, em particular no clado das asterídeas, têm **estames epipétalos** (*epipetalous stamens*), i.e., os estames inserem-se diretamente na corola, com os filetes total ou parcialmente adnados às pétalas; e.g., Asteraceae, Oleaceae e Rubiaceae. Nas Orchidaceae, e num pequeno número de famílias de 'dicotiledóneas', os estames e os carpelos surgem adnados numa pequena coluna – o **ginostémio** (Figura 292-B).

A conivência e a concrescência das anteras, a adelfia e a epipetalia são soluções evolutivas para aumentar a probabilidade de contacto dos polinizadores com as fontes de pólen, a duração da visita dos polinizadores ou a precisão como este é colocado no corpo dos polinizadores (Ren & Tang, 2010). Em muitas espécies, a adelfia cria uma camada protetora sobre o ovário, afastando os fitófagos de flores (Grant 1950). Os estames monadelfos das malváceas selam distalmente o ovário, de forma muito semelhante ao ovário ífero (Figura 176-A). A epipetalia também é um mecanismo de segurança reprodutiva, conforme explico em «Autogamia autónoma». O ginostémio tem por função dificultar a autopolinização (v. «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»).

# Deiscência das anteras

A desidratação das anteras maduras força a sua abertura por zonas de deiscência e a libertação do pólen. A substituição do tempo seco e quente por tempo frio, inublado e húmido pode, temporariamente, interromper a deiscência das anteras. Genericamente, as concentrações polínicas no ar (de plantas anemófilas) e a atividade da maioria dos polinizadores (plantas zoófilas) são máximas à tarde.

No que às anteras diz respeito, a deiscência pode ser:

- **Longitudinal** – cada teca rompe-se longitudinalmente; e.g., *Nicotiana* e *Datura*, entre outras solanáceas;
- **Transversal** – pólen libertado por aberturas transversais; e.g., *Verbascum* (Scrophulariaceae);
- **Valvar** – pólen libertado através de pequenas valvas (aberturas em forma de janela); e.g., loureiro (Figuras 175-7 e 279);
- **Poricida** – pólen libertado através de pequenos orifícios (poros); e.g., *Solanum* (Solanaceae) (Figura 175-6).

Reconhecem-se duas direções de deiscência nas anteras:

- **Introrsa** – pólen libertado para o interior da flor; e.g., *Nerium*, *Vinca* e outras apocináceas;
- **Extrorsa** – pólen libertado em direção ao exterior da flor; e.g., Annonaceae, Potamogetonaceae e *Lilium* (Liliaceae) (Figura 275-A);
- **Latrorsa** – pólen libertado lateralmente, através de fendas situadas nos flancos das anteras; e.g., muitas Ranunculaceae e Magnoliaceae.

A deiscência extrorsa favorece a polinização cruzada – é um tipo de hercogamia (v. «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»).

# 9. Polén

O pólen é exclusivo dos espermatófitos. Guarda, no seu interior, o microgametófito, servindo de veículo de transporte da informação genética masculina. Tem uma segunda função em algumas espécies: servir de recompensa alimentar para os polinizadores; e.g. cistáceas e as papoilas (*Papaver*, Papaveraceae).

No momento da dispersão do pólen, o microgametófito das angiospérmicas tem 2 ou 3 células (v. «Microsporogénese e microgametogénese»). O gametófito das gimnospérmicas é disperso com 1 a 5 células, exceto nas Podocarpaceae, onde este número atinge as 4 dezenas (Fernando et al., 2010).

O pólen varia de ca. 3 µm a ca. 250 µm, com uma média em torno dos 35 µm (Erdtman cit. Barth, 1991). A **parede do pólen** (= **esporoderme**) protege as células que constituem o microgametófito de impactos e da abrasão, da dessecação e da radiação solar, durante o percurso desde a antera até ao estigma. A esporoderme (e o grão de pólen) expande-se e contrai-se em resposta ao teor de humidade do ar. Tem duas camadas:

- **Intina** - camada celulósica;
- **Exina** - camada externa composta por esporopolenina, um biopolímero complexo, de composição química pouco conhecida, muito resistente à degradação por enzimas e agentes químicos reativos.

Na exina, por sua vez, reconhecem-se uma **camada interna** (endexina; *endexine*) e **outra externa** (ectexina; *ectexine*) (Figura 178-A). A endexina é laminada (composta por camadas sobrepostas) nas gimnospérmicas e homogénea nas angiospérmicas. Neste último grupo de plantas, a ectexina está diferenciada, de dentro para fora, numa **camada inferior** (*foot layer*), numa **camada columelar** (*columellar layer*) e num **tectum** onde se inserem elementos esculturais.

A camada columelar falta em alguns grupos muito antigos de angiospérmicas (e.g., Nymphaeaceae); é constituída por pequenas colunas (columelas) que conectam a camada inferior com o *tectum*. A ectexina das gimnospérmicas segue outros padrões, sem columelas. O pólen das plantas anemófilas tende a ser liso e o das plantas entomófilas rico em ornamentações.

Na superfície da exina observam-se pequenas aberturas circulares - **poros** - ou em forma de fenda - **colpos** (Figura 178-B, C). Os grãos de pólen são primariamente classificados em função do tipo de abertura (Teixeira & Branco, 2006). Assim, o pólen pode ser **colpado**, **porado**, **colporado** (com aberturas que combinam um colpo e um pequeno poro) ou **zonado** (aberturas aneladas ou em bandas). Estes termos podem ser precisados com base no número de aberturas; e.g., pólen monocolpado (com um colpo), tricolpado (com três colpos), monoporado e policolporado. Os pólenes monocolpados e tipos derivados são característicos das angiospérmicas basais,

magnoliídeas e monocotiledóneas. A presença de **pólen tricolpado** ou de tipos derivados (e.g., pólen triporado) é um carácter derivado (apomorfia) das eudicotiledóneas (Simpson, 2019).

As ornamentações da superfície da exina permitem, em muitos casos, a identificação dos grãos de pólen ao nível do género ou mesmo da espécie (Figura 178-D, E). Os palinólogos – os especialistas na identificação morfológica de grãos de pólen, atuais ou fósseis – usam estas e outras características para seguir a evolução das plantas com semente no registo fóssil e para estudar a dinâmica da paisagem vegetal e do clima a várias escalas temporais.

# 10. Gineceu

## Conceito, estrutura e função do carpelo e pistilo

A parte ♀ da flor, o **gineceu** (*gynoecium*), situa-se no ápice do receptáculo, na região mais interna da flor, imediatamente acima do androceu. Os órgãos ♀ da flor, os **carpelos**, são folhas muito modificadas onde se diferenciam os esporângios ♀, sendo, por isso, interpretáveis como megasporofilos.

Divergem do receptáculo 1, 3 ou 5 feixes bicolaterais para abastecer os carpelos – geralmente 3: uma **nervura/feixe vascular** dorsal (= médio) e duas **nervuras/feixes ventrais** (= marginais) (Khan, 2002). Os feixes ventrais progridem próximos da margem do carpelo e penetram a calaza dos primórdios seminiais. O feixe dorsal encaminha-se pelo estilete até ao estigma. A preparação das vagens imaturas de feijão-verde, favas ou ervilhas de quebrar para cozinhar envolve a extração de 3 «fios»: o feixe dorsal, mais os dois ventrais, junto da comissura carpelar.

Muitos autores admitem que o carpelo tem origem em folhas (megasporofilos) com primórdios seminiais inseridos livremente na margem (**hipótese filospórica**; Figura 179). Em algum momento, o megasporofilo ancestral dobrou-se pela nervura média e as margens soldaram-se (com a página inferior virada para o exterior), ficando os primórdios seminiais protegidos no interior de uma nova estrutura – o **pistilo** (*pistil*) (Taylor et al., 2009). Nos feixes vasculares, o xilema ficou virado para a cavidade ovarial, e o floema para fora, uma imperfeição evolutiva que deixou os carpelos expostos ao ataque de insetos picadores-sugadores. A evolução do carpelo é pelo menos jurássica (> 150 Ma) (Clark & Donoghue, 2025).

A natureza foliar do carpelo é evidenciada pela sua (i) estrutura dorsiventral, com uma página superior (interna) e inferior (exterior), e pela (ii) nervação similar à das folhas penínerves. Dadas as dificuldades em estabelecer homologias (relacionar evolutivamente) entre as estruturas reprodutivas das gimnospérmicas e das angiospérmicas, os termos carpelo e pistilo só se aplicam às plantas com flor.

O pistilo é constituído por uma ou mais folhas carpelares. Os primórdios seminiais inserem-se na face interna dos pistilos, por regra, na vizinhança da sutura carpelar. Os pistilos podem ser estéreis – **pistilódios** – e, como os estaminódios, desempenhar, ou não, outras funções (e.g., atração de polinizadores).

Reconhecem-se três partes num pistilo:

- **Ovário** (*ovary*) – parte proximal, dilatada, do pistilo que encerra os primórdios seminiais;
- **Estilete** (*stylus*) – estrutura geralmente delgada, nem sempre presente, intercalada entre o ovário e o estigma;
- **Estigma** (*stigma*) – parte distal do pistilo especializada na captura e triagem de grãos de pólen.

O ovário é a parte do pistilo incumbida da proteção dos primórdios seminiais. Depois de transformado em fruto, protege as sementes e, eventualmente, participa na sua dispersão. A evolução do estilete melhorou a exposição dos estigmas à chuva polínica. O estilete foi aproveitado por muitas plantas para favorecer a polinização cruzada, e reduzir os riscos de endogamia, por exemplo, através do afastamento dos estigmas das anteras (hercogamia, «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»). O estilete aumentou a distância percorrida pelos tubos polínicos e, por essa via, a competição entre os gametófitos ♂, transformando-se num sistema de seleção dos melhores gâmetas ♂ (Mulcahy, 1979) (v. «Competição do pólen. Seleção de gâmetas»). Através de mecanismos insuficientemente conhecidos, o estigma é capaz de reconhecer o pólen coespecífico e compatível (v. «Sistemas de autoincompatibilidade»). Geralmente, apenas uma pequena parte do pólen que aterra na superfície da epiderme do estigma germina.

# Número e concrecência dos carpelos

## Tipologia

O gineceu é constituído por um ou mais carpelos. Com um, dois ou mais carpelos, o gineceu é qualificado, respetivamente, como **monocarpelar**, **bicarpelar** ou **pluricarpelar**. As folhas carpelares, por sua vez, podem ser livres ou concrecentes. No estudo da **concrecência carpelar** do gineceu pluricarpelar aplicam-se os seguintes adjetivos (Figura 180):

- **Apocárpico** (= corocárpico; *apocarpous*) – gineceu com dois ou mais carpelos livres;
- **Sincárpico** s.l. (= cenocárpico; *syncarpous*) – gineceu de carpelos concrecentes pelo menos na região ovarial.

Estão descritos níveis de concrecência intermédios entre a apocarpia e a sincarpia, e a sincarpia pode não se estender ao estilete e ao estigma. Por exemplo, nas apocináceas é frequente os estiletes serem concrecentes e os ovários livres; as cariofiláceas têm os estiletes e os estigmas livres; e, nas liliáceas e na maioria das angiospérmicas, os carpelos são concrecentes até ao estigma.

No gineceu apocárpico, o número de pistilos é sempre igual ao de carpelos. O gineceu sincárpico, qualquer que seja o número de carpelos, tem apenas um pistilo. O número de carpelos é mais variável nas plantas de gineceu apocárpico do que nas plantas sincárpicas. Na maioria das espécies sincárpicas, o número de carpelos é constante, mas há muitas exceções. As liliáceas têm sempre três carpelos e as vitáceas e as asteráceas dois. No tomateiro, as cultivares tipo *cherry* têm dois carpelos, aumentando este número para três ou mais nas cultivares de frutos grandes. Na

laranjeira, o número de carpelos (basta contar os gomos) varia de fruto para fruto numa mesma árvore.

Em função da morfologia do interior do ovário, o gineceu sincárpico s.l. tipifica-se do seguinte modo (Figuras 180-A e 181):

- **Sincárpico** s.str. – gineceu de carpelos concrescentes pelas suas faces laterais, definindo mais de um compartimento no interior do ovário;
- **Paracárpico** – gineceu de carpelos concrescentes pelas margens, com um único compartimento ovarial.

Os compartimentos ovariais são designados por lóculos (Figuras 180-A e 181). No gineceu sincárpico s.str., os lóculos são separados por um ou mais septos e, geralmente, coincidem com o número de carpelos. Na família das brassicáceas, o ovário, embora originalmente paracárpico, apresenta dois lóculos. No pistilo das plantas desta família forma-se um **falso septo** (repl) com tecidos da placenta, ficando os primórdios seminiais retidos nas duas suturas carpelares. As Linaceae, as Lamiaceae e as Solanaceae, entre outras famílias, também têm falsos septos (Figura 186-B).

## Vantagens adaptativas da sincarpia

No gineceu sincárpico, os carpelos estão unidos, total ou parcialmente, no estilete. A arquitetura do gineceu sincárpico permite que os tubos polínicos passem de um carpelo a outro e fecundem primórdios que, de outra forma, abortariam. Esta partilha de vias é possível graças à formação do **compitum** – uma região anatómica interna (geralmente no estilete ou no topo do ovário) onde os tecidos de transmissão dos vários carpelos se fundem e comunicam. Mas, mais importante ainda, com a sincarpia ocorre uma competição centralizada do pólen: o compitum funciona como uma arena comum onde os tubos polínicos competem entre si de forma muito mais eficiente do que num gineceu apocárpico, em que cada carpelo atua *per se*. Por conseguinte, a evolução da sincarpia a partir da apocarpia aumentou a competição entre os tubos polínicos pelo acesso aos primórdios seminiais e a eficiência da seleção de gâmetas ♂ geneticamente superiores. Em certas espécies apocárpicas, porém, foi detetado um **compitum extraginecial** (*extragynoecial compitum*), que resolve parcialmente os óbices levantados pela apocarpia, uma descoberta que reforça a importância evolutiva da sincarpia e dos mecanismos de seleção de gâmetas nas plantas (Endress, 1982). Em resumo, a sincarpia aumenta a quantidade e a qualidade da descendência, reduzindo desperdícios de pólen (W. Armbruster et al., 2002; Endress, 1982).

A sincarpia teve uma importante consequência evolutiva: facilitou, *a posteriori*, a evolução de múltiplos tipos de fruto e de sistemas complexos de dispersão, porque abriu o caminho à evolução de frutos carnudos (a apocarpia com frutículos carnudos é rara) e de mecanismos especializados de deiscência (Endress, 1982).

As vantagens evolutivas da sincarpia explicam a sua emergência de forma independente em 17 linhagens de angiospérmicas (Armbruster et al., 2002). Mais de 80% das angiospérmicas atuais são sincárpicas s.l.; ~10% são apocárpicas e os outros 10% monocarpeladas (Endress, 1982). O

gineceu apocárpico é característico, mas não exclusivo, dos grupos mais antigos das plantas com flor; e.g., 'angiospérmicas basais' e magnoliídeas. Estes grupos geralmente também não possuem estiletos e estigmas bem diferenciados.

# Ovário

O número e a concrecência dos carpelos, a posição do ovário, a inserção das peças do perianto relativamente ao ovário e o tipo de placentação são os caracteres morfológicos de maior interesse taxonómico sediados no gineceu.

## Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário

A **posição do ovário** expressa a maior ou menor extensão da adnação do hipanto às paredes do ovário. Reconhecem-se três tipos de posição do ovário (Figuras 183, 184 e 185):

- **Ovário súpero** (= ovário livre; *superior ovary*) - ovário localizado acima da inserção do hipanto (flores perigínicas) ou das restantes peças da flor (flores hipogínicas); hipanto, quando presente, não aderente ao ovário; e.g., brassicáceas e leguminosas;
- **Ovário semi-ínfero** (*semi-inferior ovary*) - hipanto parcialmente aderente ao ovário; e.g., sabugueiro (*Sambucus nigra*, Viburnaceae).
- **Ovário ínfero** (*inferior ovary*) - hipanto aderente ao ovário em todo (ou quase todo) o seu comprimento; peças do perianto inseridas acima do ovário, podendo a flor ser perigínica ou epiperigínica; orquídeas e umbelíferas.

O ovário ínfero aumenta o número de camadas de tecido que isolam os primórdios seminiais do exterior. Simultaneamente, afasta os nectários, as peças do perianto e os estames do ovário, desviando a atenção dos visitantes do que realmente interessa para a planta: os primórdios seminiais. Admite-se, portanto, que o ovário ínfero exerça um efeito favorável na proteção dos primórdios seminiais contra a herbivoria (Grant, 1950). A posição do ovário é um carácter evolutivamente reversível, sendo o ovário súpero o estado de carácter ancestral (Soltis et al., 2003).

A interpretação da posição do ovário é particularmente complexa na noqueira-europeia (Figura 182). Nestas árvores, o perianto está reduzido a 4 pequenas sépalas - a flor é apétala. O pequeno dente assinalado por uma seta corresponde à extremidade livre de uma bráctea, intimamente soldada às paredes do ovário. Nas flores ♀ da noqueira-europeia identificam-se ainda os esboços de 2 bractéolas. O gineceu da noqueira-europeia é ínfero. O fruto é carnudo e, além das paredes do ovário, inclui tecidos de sépalas e brácteas. Assim como há vários tipos de hipanto, a ontogénese do ovário ínfero não é igual para todas as angiospérmicas.

Reconhecem-se quatro tipos de **inserção das peças do perianto relativamente ao ovário** (Figuras 184 e 185) (Stace, 1991):

- **Flor hipogínica** (*hypogynous flower*) – ovário súpero, flores sem hipanto – perianto inserido por debaixo do gineceu; e.g., brassicáceas e leguminosas;
- **Flor perigínica** (*perigynous flower*) – ovário súpero, flores com hipanto; e.g., rosáceas prunoideas como a cerejeiras ou o pessegueiro;
- **Flor epigínica** (*epigynous flower*) – ovário ínfero, sem hipanto – perianto inserido por cima do ovário; e.g., orquídeas e umbelíferas;
- **Flor epiperigínica** (*epiperigynous flower*) – ovário ínfero, flores com hipanto; muitas rosáceas maloideas como a macieira e a pereira.

Nas flores perigínicas e epiperigínicas, o perianto e o androceu inserem-se acima do ovário.

## Placentação

Designa-se *placenta* (**placenta**) o tecido que conecta os funículos dos primórdios seminiais à parede do ovário. A placenta tem uma natureza meristemática e, durante a construção da flor, dá início a um ou mais primórdios seminiais. Reconhecem-se cinco estados de carácter fundamentais de **placentação**, i.e., de disposição das placentas e, implicitamente, dos primórdios seminiais no interior do ovário (Figura 186):

- **Marginal** – primórdios localizados na proximidade da sutura carpelar num ovário monocarpelar;
- **Axilar** (= axial) – ovário di a pluricarpelar sincárpico com primórdios inseridos no ângulo interno definido pelos septos do ovário;
- **Central livre** – ovário unilocular com primórdios seminiais inseridos numa coluna central;
- **Parietal** – primórdios dispersos na parede interna do ovário;
- **Basal** – primórdios inseridos na base do ovário.

Imaginemos um gineceu sincárpico *s.str.* com muitos primórdios seminiais (pluriovulado). Se a placentação for axilar, os primórdios inserem-se na sutura carpelar, bem no centro do ovário (e.g., tomateiro); na placentação de tipo parietal, os primórdios estão suspensos na parede do ovário e, tendencialmente, concentram-se no lado oposto à sutura carpelar. Se, ao longo do processo evolutivo, os lóculos de um ovário de placentação axilar desaparecerem, os primórdios ficarão concentrados numa coluna (placentação central livre) que, posteriormente, pode colapsar numa placentação basal. Por exemplo, o pimento apresenta placentações axilar, central livre ou um tipo intermédio entre as placentações central livre e parietal, conforme as cultivares.

## Estilete

Na prática taxonómica, os estiletos, quando presentes, são avaliados em função de quatro critérios: (i) estrutura interna, (ii) concrecência e número, (iii) comprimento, e (iv) inserção.

O interior dos estiletos pode ser **fistuloso** ou **sólido**. A cavidade dos estiletos fistulosos (ocos) está, geralmente, preenchida com mucilagens. Os estiletos sólidos têm no seu interior um tecido especial – o **tecido de transmissão** – constituído por células alongadas conectadas por

plasmodesmos. Os estiletes fistulosos abundam entre as monocotiledóneas, e os sólidos nas dicotiledóneas.

Em muitos grupos de plantas identificam-se vários **estiletes livres** (e.g., Passifloraceae e Hypericaceae) ou **parcialmente concrecentes** (e.g., muitas Malvaceae); noutras plantas, os estiletes são concrecentes em todo o comprimento e culminam num único estigma (Figura 180-D, E). O comprimento do estilete varia de negligível (**estigma séssil**) até mais de 30 cm no milho-grúdo (Figura 187). Este carácter desempenha um importante papel na biologia da polinização em alguns géneros; e.g., *Ficus* (Moraceae) e *Primula* (Primulaceae) (v. «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»).

Quanto à inserção relativamente ao ovário, o estilete pode ser (Figura 189):

- **Terminal** - estilete inserido no topo (extremidade distal) do ovário; é a condição mais frequente;
- **Lateral** - estilete inserido lateralmente no ovário;
- **Ginobásico** - estilete inserido numa ranhura profunda no centro do ovário.

O estilete ginobásico é característico das Lamiaceae, das Boraginaceae e das Chrysobalanaceae (uma família tropical com grande expressão na floresta atlântica brasileira e no Centro-Oeste africano). Nestas plantas, o ovário está profundamente dividido em 2 ou 4 lobos, assemelhando-se a um gineceu apocárpico. Embora o estilete arranque da base do ovário (entre os lobos), parece estar inserido diretamente no receptáculo.

## Estigma

Os estigmas podem ser ou glandulares ou secos, caso exsudem ou não secreções viscosas ao tacto. O estigma é séssil quando assenta diretamente sobre o ovário, i.e., quando não existem estiletes. As angiospérmicas basais (e.g., Nymphaeaceae) e algumas magnoliídeas não têm estilete e exibem uma margem estigmática extensa ao longo de toda, ou de parte, da sutura carpelar. Um estilete pode terminar em um ou mais estigmas. Se mais do que um, então, por regra, em número igual ao número de carpelos. Quanto à forma, os estigmas podem ser globosos, aclavados (em forma de clava), plumosos (cobertos de pelos e tomando a forma de uma pluma), etc.

# 11. Primórdio seminal

Num primórdio seminal identificam-se as seguintes partes (Figura 190-A):

- **Funículo** (*funicle*) – cordão delgado e curto, atravessado por um feixe vascular, que conecta o primórdio seminal à placenta;
- **Tegumento** (= integumento; **integument**) – estrutura com a função de proteger o nucelo e o saco embrionário;
- **Nucelo** (*nucellus*) – tecido maternal diploide situado entre o tegumento e o saco embrionário;
- **Saco embrionário** (*embryo sac*) – gametófito ♀ (= megagametófito).

O primórdio seminal pode ter um (**primórdios unitegmentados** ou unitégmicos) ou dois (**primórdios bitegmentados** ou bitégmicos) tegumentos. As angiospérmicas são originalmente bitegmentadas (Friis et al., 2011) – o primórdio unitegmentado é um estado de carácter derivado. O **tegumento externo** apelida-se **primina** e o **interno secundina**. Estes termos não se aplicam aos primórdios com um tegumento. Os tegumentos arrancam da base do nucelo e prolongam-se até ao ápice do primórdio, deixando uma pequena abertura – o micrópilo (*micropyle*) – por onde entra o tubo polínico na fecundação.

Consoante a espessura do nucelo reconhecem-se dois tipos de primórdio seminal: (i) **primórdios crassinucelados** e (ii) **primórdios tenuinucelados** (Maheshwari, 1950). No primeiro tipo, uma várias camadas de células nucelares separam a epiderme do saco embrionário. No segundo tipo, o saco embrionário contacta diretamente com a epiderme. O primórdio crassinucelado é ancestral nas angiospérmicas. A parte do nucelo situado no lado oposto ao micrópilo, geralmente na vizinhança da inserção dos tegumentos, é conhecida por calaza.

Mais de 70 % das angiospérmicas têm um **saco embrionário tipo *Polygonum***, com origem num único megásporo e constituído por 8 núcleos haploides e 7 células (Figura 188): (i) a **oosfera** (*egg cell, oosphere*), (ii) 2 **sinérgidas** (*synergids*), (iii) 1 **célula central** (*central cell*) cenocítica com 2 núcleos (**núcleos polares**) e (iv) 3 **antípodas** (*antipods*).

As sinérgidas e a oosfera situam-se no polo (ou extremidade) micropilar do saco embrionário, e as antípodas no polo calazal. A oosfera e a célula central atuam como gâmetas ♀; as sinérgidas têm um importante papel na atração e na libertação dos gâmetas ♂; a função das antípodas não é conhecida (v. «Reprodução sexuada nas angiospérmicas»).

Reconhecem-se três tipos maiores de primórdio seminal (Figura 190):

- **Ortotrópico** (*orthotropous*) – primórdio ereto com funículo, calaza e micrópilo dispostos ao longo do mesmo eixo; e.g., Platanaceae.

- **Campilotrópico** (*campylotropous*) – primórdio arqueado, com o micrópilo próximo da calaza; e.g., feijoeiro-comum e tomateiro;
- **Anatrópico** (= anátropo; *anatropous*) – primórdio com uma curvatura de 180 ° no ápice do funículo, de tal modo que o micrópilo fica mais próximo da placenta do que da calaza; tipo mais frequente de primórdio seminal.

O tipo de primórdio seminal vai condicionar a forma e a posição relativa do hilo (hilum, cicatriz na semente que marca o ponto de inserção do funículo no primórdio) e do micrópilo na semente.

Na perspetiva do processo de desenvolvimento das plantas, o primórdio seminal é um precursor não fecundado da semente. Em termos evolutivos e morfológicos, os primórdios seminais são interpretados como megasporângios envolvidos por um ou dois tegumentos porque a megasporogénese (diferenciação de esporos ♀) ocorre no seu interior (v. «Reprodução sexuada nas angiospérmicas»). Os carpelos sustentam os megasporângios, portanto, são megasporófilos.

# 12. Néctários florais e osmóforos

O **néctar** é uma solução açucarada, rica em compostos aromáticos, secretada pelos **néctares florais** para o exterior ou o interior da flor. O **néctar extrafloral** é produzido em **nectários extraflorais** (v. «Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos»). A gota de polinização das gimnospérmicas não cabe no conceito de néctar (v. «Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais»). O néctar atua, primariamente, como uma recompensa para os polinizadores (Nepi et al., 2009). Também distrai a atenção dos visitantes do pólen: enquanto o néctar é produzido de forma contínua, a oferta de pólen é finita e mais cara em termos energéticos (Westerkamp & Classen-Bockhoff, 2007). Em certas espécies, o néctar floral tem um duplo propósito de atrair de predadores de fitófagos e polinizadores – daí fazerem-se correntemente sementeiras de espécies como o trigo-sarraceno (*Fagopyrum esculentum*, Polygonaceae) ou de funcho (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) para atrair insetos auxiliares.

Os nectários florais têm uma localização muito variada na flor: no recetáculo (e.g., disco glandular de Rutaceae, Sapindaceae e Ericaceae, e **tubérculo glandular** de Brassicaceae), no epicálice (e.g., algodoeiros [*Gossypium*, Malvaceae]), na face interior do hipanto (e.g., *Prunus* e outras Rosaceae), nas sépalas (muitas Malvaceae e Malpighiaceae), nas pétalas (e.g., alguns *Ranunculus* [Ranunculaceae]), nos esporões com origem no recetáculo, no cálice ou na corola, nos estaminódios (e.g., muitas Lauraceae) e no gineceu (Figuras 185-B e 229). Este último caso inclui os nectários circunscritos à sutura carpelar, comuns nas monocotiledóneas e conhecidos como **nectários septais**.

Para atrair insetos polinizadores, muitas flores libertam odores de glândulas especializadas – os **osmóforos** – sediados nos mais diversos órgãos florais, com mais frequência no perianto; e.g., asas ou estandarte em muitas leguminosas e coroa dos *Narcissus*.

# 13. A flor das gramíneas e das leguminosas

## Gramíneas

As Poaceae têm flores nuas – o perianto está reduzido a 2 (com frequência 3 nas Bambusoideae e em alguns grupos de Ehrhartoideae) escamas muito pequenas (**lodículas**), situadas entre a glumela superior e o verticilo dos estames (Figura 191-C) (Kellogg, 2015). Na ântese, as lodículas incham e forçam a separação das glumelas, facilitando a extrusão das anteras e dos estigmas. As lodículas correspondem, possivelmente, às peças do verticilo superior de um perigónio arcaico.

Acima das lodículas encontram-se 3 estames, raramente 6 (e.g., bambus e *Oryza*), 2 (e.g., *Anthoxanthum*) ou 1 (e.g., *Festuca*), com anteras basifixas sagitadas. O ovário das gramíneas tem 3 carpelos (frequentemente parecendo 2) concrecentes (gineceu sincárpico), com 1 primórdio seminal e 2 estigmas sésseis, plumosos e secos (Figura 191-C).

As flores das gramíneas estão organizadas em **espiguetas**, pequenos cachos de flores alternas disticadas delimitados inferiormente por duas glumas (v. «Inflorescências das gramíneas»). Cada flor está, por sua vez, revestida exteriormente por duas glumelas (Figura 191-A, B). As **glumelas** são peças escariosas, de inserção alterna disticada no eixo da flor, dispostas no mesmo plano das glumas. Na maior parte das gramíneas (exceto bambus e Ehrhartoideae), a **glumela inferior** – a **lema** – é maior e envolve a **glumela superior** – a **pálea** –, formando-se uma cavidade fechada que encerra as restantes peças da flor. O **calo** é um tufo de pelos localizado na base das glumelas que funciona de forma análoga a um anzol, dificultando o arranque da semente do solo (Figura 191-A).

A origem evolutiva das glumelas é muito debatida. A lema é uma bráctea: da sua axila diverge um curto eixo onde se situam, de baixo para cima, a pálea, as lodículas, os estames e o pistilo. A pálea possivelmente resulta da modificação de uma peça do perianto, talvez uma sépala, sendo as lodículas pétalas modificadas (Kellogg, 2015). Em alternativa, a pálea será uma bractéola (um perfilo posicionado no pedicelo) (Ambrose et al., 2000).

Na extremidade ou no dorso, quer das glumas quer das glumelas, observa-se, frequentemente, uma estrutura delgada ou setiforme, mais ou menos longa e rígida, conhecida por **arista** (= pragana ou saruga). Enquanto verdes, as aristas aumentam a interceção da luz e fazem uma fotossíntese de proximidade, podendo contribuir para o enchimento das sementes, conforme foi provado com variedades de trigo e cevada (Patterson et al., 2025). As aristas podem ser um mecanismo passivo de absorção de água a partir de nevoeiros e orvalhos (Azad et al., 2015). A vibração induzida nas aristas das glumelas pelo vento auxilia o enterramento das sementes em

algumas espécies. Nas gramíneas com aristas geniculadas (com um pequeno «cotovelo») – e.g., aveias (*Avena*) no clima mediterrânico ou *Aristida* nos trópicos áridos – os movimentos rotacionais induzidos nas aristas pelos ciclos de humedecimento e secagem afastam as sementes (inclusas na espigueta ou nas glumelas) da planta-mãe; quando encontram pequenas irregularidades do solo, são empurradas solo adentro. As aristas dificultam a predação dos grãos por aves granívoras, auxiliam a dispersão (e.g., sementes suspensas no pelo dos mamíferos – dispersão ectozoocórica) e, já no solo, facilitam a queda das glumelas e a germinação da semente.

As aristas dificultam o corte, o arranque e a deglutição das plantas pelos mamíferos herbívoros. O papel das aristas na redução da herbivoria é claro na biologia das gramíneas pratenses. Nestas plantas, a exposição das inflorescências e das aristas coincide com uma brusca descida da palatabilidade e do valor nutritivo da biomassa, uma síndrome que se destina a proteger a fase reprodutiva. As populações de *Avena*, *Vulpia*, *Bromus* e de outras gramíneas anuais indesejáveis controlam-se deprimindo a produção de sementes com cargas animais elevadas antes da exposição das aristas, e com cortes mecânicos antes da maturação fisiológica da semente.

## Leguminosas fabóideas

As leguminosas são tradicionalmente divididas em três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae (Papilionoideae). A taxonomia moderna estabelecida pelo Legume Phylogeny Working Group, abordada no Volume III, reorganizou a família em seis subfamílias filogenéticas, integrando as antigas Mimosoideae num clado dentro das Caesalpinioideae (LPWG, 2017).

Em qualquer circunscrição, clássica ou do LPWG, a fabóideas são a subfamília mais diversa. Todas as leguminosas indígenas da Europa, excetuando a alfarrobeira e a olaia (*Cercis siliquastrum*), são faboideas. À semelhança das demais leguminosas, têm flores hermafroditas (com exceções), pentâmeras e com a sépala mediana abaxial. O cálice forma um tubo na base – cálice sinsépalo –, podendo ser actinomórfico ou zigomórfico. A **corola papilionácea** é característica das fabóideas (Figura 192). Trata-se de uma corola de estivação vexilar, zigomórfica, com 3 pétalas livres (1 **estandarte** e 2 **asas**) e 2 pétalas soldadas distalmente numa **quilha**. Os estames são 10, repartidos em dois verticilos, concrecentes num tubo pelo filete (estames monadelfos, condição mais frequente), ou 1 estame livre e os restantes 9 concrecentes (estames diadelfos). O gineceu é monocarpelar e súpero, geralmente plurióvulado. O estilete é longo e fistuloso.

# 14. Fórmulas florais

A flor pode ser resumida em vários níveis de detalhe por meio de diagramas e fórmulas florais. Os diagramas florais são figurações esquemáticas bidimensionais das flores, nas quais as estruturas florais são projetadas num plano, evitando perdas de informação sobre o tipo, número, posição espacial e dimensões relativas dos órgãos e peças da flor (Figura 154). Os diagramas florais realçam, ainda, alguns aspectos da estrutura da flor; e.g., estrutura do ovário, tipo de primórdios seminiais e forma, concrecência, adnação e simetria das peças da flor. Os diagramas florais não são apresentados neste texto.

As fórmulas florais veiculam menos informação do que os diagramas florais. Nestas fórmulas, a representação da flor reduz-se a um conjunto abreviado de símbolos referentes ao tipo, número, simetria, concrecência e adnação das peças da flor. As fórmulas florais são comumente usadas para representar taxa de categoria igual ou inferior à família; e.g., família, subfamília, género ou espécie. A simbologia varia de autor para autor. No Quadro 33 descrevem-se, com pequenas alterações, os símbolos propostos por Ronse De Craene (2010) de uso mais frequente.

Alguns exemplos:

- Orchidaceae (família das orquídeas):  $\uparrow P_{3+2}:1 [A_{1+2}^{\circ} \underline{G}(3)]$  – perigónio de dois verticilos « $P_{3+2}$ » de três tépalas, uma das tépalas do verticilo interno distinta das restantes «:1»; androceu e gineceu concrecentes «[...]» formando um ginostémio; androceu de três estames « $A_{1+2}^{\circ}$ », dois deles estéreis « $2^{\circ}$ »; gineceu ínfero « $G$ » sincárpico e tricarpelar «(3)»;
- *Triticum* spp. (trigos, Poaceae):  $\leftrightarrow P_2 A_3 \underline{G}(1,2^{\circ})$  – flores bissimétricas (« $\leftrightarrow$ », com dois planos de simetria porque ocorrem duas lodículas); perigónio reduzido a 2 lodículas « $P_2$ »; androceu com 3 estames; gineceu súpero, sincárpico, com 1 carpelo fértil e 2 estéreis « $\underline{G}(1, 2^{\circ})$ »;
- *Brassica napus* (nabo, Brassicaceae) (Figura 193-A):  $\leftrightarrow K_4 C_4 A_{2+4} \underline{G}(2)$  – flores bissimétricas; cálice de 4 sépalas livres; corola dialipétala de 4 pétalas; androceu com 6 estames, 2 no verticilo externo e 4 no interno « $A_{2+4}$ »; gineceu súpero, sincárpico de 2 carpelos;
- *Solanum nigrum* (erva-moira, Solanaceae) (Figura 193-B):  $* K(5) [C(5) A_5] \underline{G}(2)$  – flores actinomórficas; cálice sinsépalo de 5 sépalas; 5 pétalas soldadas num tubo; 5 estames epipétalos «[...]»; gineceu bicarpelar, sincárpico e súpero;
- *Salvia verbenaca* (sálvia, Lamiaceae) (Figura 193-C):  $\uparrow K(3:2) [C(3:2) A_2] \underline{G}(2)$  – flores zigomórficas; cálice pentâmero sinsépalo, com 2 grupos de sépalas, o inferior com 3 sépalas e o superior com 2 «(3:2)»; 5 pétalas soldadas num tubo com dois grupos de pétalas, o inferior com 3 pétalas e o superior com 2 «(3:2)»; androceu de 2 estames epipétalos; gineceu sincárpico, súpero, de 2 carpelos.
- *Lupinus angustifolius* (tremoço-de-folhas-estreitas, Fabaceae) (Figura 192-B):  $\uparrow K(2:3) C_{2:3} A_{(10)} \underline{G}1$ ;

- *Helianthus annuus* (girassol, Asteraceae) (Figura 145-B): flores de dois tipos:  $\uparrow K(0) [C(3) A(5)] G(2)$  (flores liguladas, localizadas na margem do capítulo) e  $* K(0) [C(5) A(5)] G(2)$  (flores tubulosas).

### QUADRO 33. Fórmulas florais: símbolos (Ronse De Craene 2010)

Categoria	Símbolo	Descrição e Aplicação
<b>SIMETRIA DA FLOR</b>	*	Flor actinomórfica (simetria radial).
	$\leftrightarrow$	Flor bissimétrica (com dois planos de simetria).
	$\uparrow$	Flor zigomórfica (simetria bilateral).
<b>ÓRGÃOS FLORAIS</b>	<b>P</b>	Perigónio.
	<b>K</b>	Cálice.
	<b>C</b>	Corola.
	<b>A</b>	Androceu.
	<b>A°</b>	Estaminódios (estames estéreis).
	<b>G</b>	Gineceu. A posição do traço indica a posição do ovário em relação à inserção das outras peças florais: <ul style="list-style-type: none"> <li>• <b><u>G</u></b> = Ovário súpero</li> <li>• <b>-G-</b> = Ovário semi-ífero</li> <li>• <b>G</b> = Ovário ífero</li> </ul>
	<b>G°</b>	Carpelos estéreis (pistilódios).
<b>SÍMBOLOS GRÁFICOS E DE RELAÇÃO</b>	<b>[ ]</b>	Fusão de peças de <i>diferentes</i> órgãos (adnação).
	<b>( )</b>	Fusão de peças pertencentes ao <i>mesmo</i> órgão (conação).
	<b>+</b>	Usado para evidenciar o número de verticilos (e.g., A 5+5).
	<b>/</b>	«Ou» (indica variabilidade num determinado clado ou espécie).
	<b>,</b>	«E».

<b>Categoria</b>	<b>Símbolo</b>	<b>Descrição e Aplicação</b>
	:	Quando se verificam diferenças morfológicas assinaláveis entre peças do mesmo órgão.
	∞	Número indefinido de peças do órgão (geralmente > 12).
	-	Utilizado para evidenciar uma variação do número de peças (e.g., 4-5).

# III. Fruto

# 1. Natureza e funções do fruto

O **fruto s.str.** (num sentido estrito) resulta do desenvolvimento do(s) ovário(s) de uma flor, regra geral, após e em consequência da fecundação. Num sentido lato – **fruto s.l.** –, o fruto pode incluir tecidos não provenientes do ovário, com origem no cálice, no recetáculo (pseudofrutos) ou nos caules da inflorescência (infrutescências) (Figura 194). O conceito de **infrutescência** é empregado neste texto em sentido lato: qualquer inflorescência cujas flores se convertam em fruto. São inflorescências uma espiga de milho-graúdo, um ouriço com castanhas, um cone ♀ de lúpulo, uma umbela de cerejas, um figo ou um ananás. A coesão das estruturas de origem ovarial e caulinar num figo ou numa umbela de cerejas não é, obviamente, a mesma.

O fruto tem um papel fundamental na sobrevivência, dormência e germinação das sementes, e no recrutamento de plântulas e/ou na promoção da variação genética. Para tal, desempenha uma ou mais das seguintes funções (aprofundadas nos pontos «Dormência e germinação da semente» e «Dispersão»):

- Proteção da semente contra parasitas e animais granívoros;
- Em certas espécies, colabora na dormência física da semente;
- Promoção da dispersão da semente;
- Facilitação do enterramento das sementes;
- Ajuda na germinação.

Os tipos mais comuns de frutos (e.g., carnudos, secos, deiscentes e indeiscentes) não estão correlacionados com os grandes clados (ao nível da ordem) de angiospérmicas (Lorts et al., 2008). A família da oliveira (Oleaceae), à semelhança de muitas outras, inclui géneros com frutos secos, deiscentes ou indeiscentes, barocóricos ou dispersos pelo vento, e géneros com frutos carnudos. Estas observações sugerem que os frutos são objeto de intensa seleção e que a evolução dos frutos é muito flexível, não estando sujeita a grandes restrições filogenéticas. Por exemplo, a conversão independente de drupas em cápsulas e vice-versa é comum em várias famílias de plantas (Pabón-Mora & Litt, 2011).

## 2. Estrutura do fruto

Durante a formação do fruto, a parede do ovário modifica-se e dá origem ao **pericarpo** (*pericarp*). O pericarpo é constituído por três camadas – epicarpo, mesocarpo e endocarpo –, definidas de forma inconsistente, consoante os autores e os tipos de fruto. Não é, inclusive, claro se lhes pode ser atribuído um significado biológico, evolutivo e funcional preciso (Pabón-Mora & Litt, 2011). Usando como critério fundamental a diferenciação tecidual, podem ser definidos do seguinte modo (Pabón-Mora et al., 2014; Pabón-Mora & Litt, 2011):

- **Epicarpo** (*exocarp*; *exocarp*) – camada mais externa geralmente unicelular, correspondente à epiderme exterior (da página inferior) da(s) folha(s) carpelar(es) que compõem o pistilo; inclui, em alguns casos, tecidos hipodérmicos bem diferenciados;
- **Mesocarpo** (*mesocarp*) – tecido formado a partir do parênquima e dos feixes vasculares das folhas carpelares;
- **Endocarpo** (*endocarp*) – camada com uma ou poucas células de espessura correspondente à epiderme interior (da página superior) da(s) folha(s) carpelar(es), mais os tecidos localizados entre a epiderme interior e os feixes vasculares, na eventualidade de se apresentarem diferenciados do mesocarpo.

Os mesmos termos são aplicados aos pseudofrutos; porém, neste caso, não são verdadeiras as correspondências com a anatomia do carpelo estabelecidas para os frutos verdadeiros.

O epicarpo e o endocarpo podem acumular camadas celulares durante o desenvolvimento do fruto. Nos frutos carnudos, o epicarpo está coberto por uma cutícula, que se torna mais espessa e exteriormente enriquecida em ceras na maturação. O mesocarpo tem uma grande expressão nos frutos carnudos, sendo, neste caso, maioritariamente constituído por tecidos parenquimatosos ricos em água.

Em contraste, o mesocarpo dos frutos secos é caracterizado pela presença de esclerênquima e de parênquima não suculento. As fibras de esclerênquima do mesocarpo do coco, por exemplo, atingem 1 mm de comprimento e têm múltiplos usos (e.g., restauração ecológica, substratos para plantas e tapetes).

O endocarpo é digno de referência nos frutos de caroço (drupas), onde aparece esclerificado (com escleritos) com a função de proteger a semente quando o fruto é deglutido por um animal dispersor. No tomate, de forma bastante distinta, o endocarpo é gelatinoso.

Em linguagem corrente, apelida-se de pedúnculo o «pé» dos frutos, mesmo que este, em termos botânicos rigorosos, seja frequentemente um pedicelo.

# 3. Classificação dos frutos

## Critérios de classificação dos frutos s.l.

Os critérios mais importantes na sistemática dos frutos s.l. são a (i) origem, a (ii) consistência, a (iii) deiscência, o (iv) número de carpelos e o (v) número de sementes. Com base nestes critérios, definem-se os termos referidos no Quadro 34. Na classificação dos frutos s.l., ainda se considera a presença de asas, a aderência do pericarpo à semente, a consistência do endocarpo e a organização das brácteas que envolvem os frutos.

Os frutos que libertam naturalmente as sementes dizem-se deiscentes. São serotinos os frutos deiscentes que libertam as sementes em resposta a um estímulo ambiental (como o fogo ou a humidade). As floras sul-africana e australiana são particularmente ricas em espécies serotinas. Os frutos de uma das mais temíveis invasoras de Portugal continental, a *Hakea sericea* (uma proteácea de origem australiana), expõem as sementes após o fogo (dos Santos et al., 2015).

### QUADRO 34. Critérios de classificação dos frutos s.l.

Critério	Tipo	Descrição e Exemplos
<b>QUANTO À ORIGEM</b>	<b>Frutos s.str.</b> (fruto autêntico)	Procedentes de uma só flor de ovário súpero. Subdivididos em dois grandes subtipos em função da concrescência do ovário:  i) <b>Frutos simples</b> - gineceu unipistilado, com qualquer número de carpelos; e.g., cereja e pêsego.  ii) <b>Frutos múltiplos</b> (= frutos agregados) - gineceu multipistilado, i.e., apocárpico; cada pistilo dá origem a um frutículo; o fruto múltiplo é constituído pelo conjunto dos frutículos; e.g., drupéolas na amora ( <i>Rubus</i> ) e aquenioides no morango.
	<b>Pseudofrutos</b> (frutos complexos ou falsos frutos)	Provenientes de uma só flor de gineceu ínfero; incorporam tecidos do hipanto; e.g., maçã, pera e marmelo.

<b>Critério</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
	<b>Infrutescências</b>	Incorporam tecidos carnudos ou secos com origem nos eixos da inflorescência, nos pedicelos das flores e, por vezes, das brácteas; <i>e.g.</i> , ananás, figo e amoras de amoreira ( <i>Morus spp.</i> ). A maior parte das gramíneas dispersa-se na forma de infrutescência.
<b>QUANTO À CONSISTÊNCIA</b>	<b>Frutos <i>s.l.</i>secos</b>	Pericarpo delgado e mesocarpo com um baixo teor em água; <i>e.g.</i> , cápsula da papoila.
	<b>Frutos <i>s.l.</i>carnudos</b>	Pericarpo normalmente espesso, e mesocarpo rico em água e de consistência carnuda. Nos pseudofrutos carnudos, os tecidos carnudos geralmente têm origem no hipanto, e não nos tecidos carpelares. O endocarpo pode ser brando, coriáceo ou apresentar-se endurecido, <i>i.e.</i> , lenhoso. Exemplos: <b>endocarpo brando</b> - bago de uva; <b>endocarpo coriáceo</b> - maçã; <b>endocarpo lenhoso</b> - cereja.
<b>QUANTO À DEISCÊNCIA</b>	<b>Frutos <i>s.l.</i>deiscentes</b>	Abrem espontaneamente libertando as sementes; a unidade de dispersão (diásporo) é a semente; <i>e.g.</i> , vagem de feijão. Os frutos carnudos muito raramente são deiscentes.
	<b>Frutos <i>s.l.</i>indeiscentes</b>	As sementes dispersam-se inclusas no fruto; a unidade de dispersão (diásporo) é o fruto; <i>e.g.</i> , fruto do girassol. O <b>esquizocarpo</b> é um tipo particular de fruto indeiscente que se fragmenta na maturação em <b>mericarpos</b> , <i>i.e.</i> , o diásporo é constituído por um fragmento de fruto, correspondente ou não a um carpelo, com uma ou mais sementes inclusas; <i>e.g.</i> , fruto da malva.
<b>QUANTO AO NÚMERO DE CARPELOS</b>	<b>Unicarpelar</b>	Com origem num ovário monocarpelar; <i>e.g.</i> , cereja.
	<b>Bicarpelar</b>	Com origem num ovário bicarpelar; <i>e.g.</i> , fruto da couve.
	<b>Pluricarpelar</b>	Com origem num ovário com 3 ou mais carpelos; <i>e.g.</i> , maçã.

Nota: em alguma literatura botânica internacional e clássica, fruto múltiplo e infrutescência são sinonimizados; neste texto, usa-se a designação fruto múltiplo no sentido de fruto agregado, como

faz Font Quer (1985).

# Tipos de frutos s.l.

A terminologia carpológica é muito variada e inconsistente. Antes de usar uma *Flora* ou monografias taxonómicas, é importante consultar, a este respeito, as introduções metodológicas ou os glossários anexos. O sistema de classificação de frutos seguido neste texto inspira-se em Font Quer (1985), com atualizações. Em função dos critérios expostos anteriormente, admitem-se seis grandes grupos de frutos s.l.: (i) frutos múltiplos, (ii) simples esquizocárpicos, (iii) simples secos, (iv) simples carnudos, (v) pseudofrutos e (vi) infrutescências. No Quadro 35, na Chave dicotómica 4 e na Figura 195 referem-se os subtipos mais relevantes em ecossistemas naturais ou comuns nas plantas de interesse económico.

Na documentação taxonómica, é corrente não se diferenciar o aquénio do pseudoaquénio, a cápsula da pseudocápsula, a baya da pseudobaya e a drupa da pseudodrupa, por exemplo. Para evitar inconsistências terminológicas na concretização da natureza do fruto, usam-se os adjetivos aqueniforme, capsular, baciforme e drupáceo.

O fruto das roseiras é frequentemente interpretado como um pseudofruto. No entanto, quer na flor, quer no fruto, os carpelos não estão adnados ao hipanto, e a úrnula que os contém tem uma pequena abertura para o exterior; por conseguinte, é mais correto considerar o cinorrodo um fruto múltiplo de aquénios.

## QUADRO 35. Tipos mais frequentes de frutos s.l.

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
<b>FRUTOS MÚLTIPLOS</b>	<b>Múltiplo de aquénios</b>	Frutículos tipo aquénio (aquenioides); e.g., <i>Ranunculus</i> (Ranunculaceae) e <i>Clematis</i> (Ranunculaceae). No morango, pequenos aquenioides estão dispersos na superfície de um hipanto vermelho e carnudo. O <b>cinorrodo</b> é um fruto múltiplo de aquénios, no qual os aquenioides estão inclusos (= encerrados) num hipanto em forma de saco, carnudo e de cor vermelha ou amarelada quando maduro (= úrnula); fruto característico das roseiras ( <i>Rosa</i> , Rosaceae).
	<b>Múltiplo de drupas</b>	Frutículos tipo drupa (drupéolas); e.g., amoras das silvas ( <i>Rubus</i> , Rosaceae).

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	<b>Outros frutos múltiplos</b>	<b>Plurissâmara</b> ; e.g., ailanto ( <i>Ailanthus altissima</i> , Simaroubaceae). <b>Fruto múltiplo de folículos</b> ; e.g., grinaldas-de-noiva ( <i>Spiraea</i> , Rosaceae). <b>Bifolículo</b> , presente num grande número de Apocynaceae.
<b>FRUTOS SIMPLES ESQUIZOCÁRPICOS</b>	<b>Clusa</b>	Fruto seco, bicarpelar, ovário profundamente 4-partido, com quatro sementes (2 por lóculo); fragmenta-se em 4 mericarpos, cada um com uma semente inclusa; característico das Lamiaceae e das Boraginaceae.
	<b>Regma</b> (esquizocarpo rostrado)	Fruto seco, pluricarpelar, com estiletos muito longos, rígidos e persistentes no fruto; divide-se em 5 mericarpos aristados higroscópicos; característico das Geraniaceae.
	<b>Dissâmara</b> (samarídeo)	Fruto seco, bicarpelar, na maturação dividido em 2 mericarpos alados; característico do género <i>Acer</i> (Sapindaceae, áceres ou bordos).
	<b>Lomento</b>	Fruto seco, mono- ou bicarpelar e polispérmico; dividido na maturação num número variável de mericarpos. Dois subtipos frequentes: i) <b>vagem lomentácea</b> - característica de alguns géneros de Fabaceae, e.g., serradelas ( <i>Ornithopus</i> ); ii) <b>silíqua lomentácea</b> - tipo particular de silíqua característico de algumas Brassicaceae; e.g., saramago ( <i>Raphanus raphanistrum</i> , Brassicaceae).
<b>FRUTOS SIMPLES SECOS</b>	<b>Cariopse</b>	Fruto indeiscente, monospérmico, com a semente intimamente aderente ao fruto; característico das Poaceae.

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	<b>Aquénio</b>	<p>Fruto indeiscente, uni- a pluricarpelar, monospérmico, com uma semente mais ou menos livre (não aderente ao fruto, exceto no ponto de encontro do funículo com a parede interna do fruto). Fruto muito frequente; e.g., urtigas (<i>Urtica</i>, Urticaceae), <i>Fumaria</i> (Papaveraceae) e algumas Fabaceae como os trevos (<i>Trifolium</i>). Variantes:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>sâmara</b> – aquénio alado, e.g., ulmeiros (<i>Ulmus</i>, Ulmaceae);</li> <li>• <b>noz</b> – aquénio de grande dimensão de pericarpo endurecido, e.g., aveleira (<i>Corylus avellana</i>, Betulaceae);</li> <li>• <b>utrículo</b> – aquénio envolvido por brácteas concrecentes, e.g., Cyperaceae.</li> </ul>
	<b>Cápsula</b>	<p>Fruto deiscente, pluricarpelar, polispérmico, uni- ou plurilocular; consoante o tipo de deiscência, a cápsula pode ser:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>poricida</b> – por poros, e.g., papoilas (<i>Papaver</i>, Papaveraceae);</li> <li>• <b>loculicida</b> – pela nervura média do carpelo, e.g., <i>Lilium</i> (Liliaceae);</li> <li>• <b>septicida</b> – pelas suturas carpelares, e.g., <i>Aristolochia</i> (Aristolochiaceae);</li> <li>• <b>septifraga</b> – pela nervura média e pelas suturas carpelares, e.g., figueira-do-inferno (<i>Datura stramonium</i>, Solanaceae);</li> <li>• <b>transversal (pixídio)</b> – comum nas Amaranthaceae.</li> </ul>
	<b>Vagem</b>	<p>Fruto geralmente deiscente pela sutura carpelar e pela nervura média do carpelo (duas linhas de deiscência), monocarpelar, polispérmico, com as sementes dispostas numa única série (fiada) na proximidade da sutura carpelar; característica da grande maioria das Fabaceae; algumas faboideas (e.g., <i>Medicago</i>, luzernas) e a maioria das caesalpinioideas (e.g., alfarrobeira) produzem vagens indeiscentes.</p>

<b>Categoria</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
	<b>Silíqua</b>	Fruto deiscente pelas suturas carpelares (duas linhas de deiscência), bicarpelar, polispérmico, sementes dispostas em duas séries na vizinhança de cada uma das suturas carpelares. Característico da maioria das Brassicaceae.
	<b>Folículo</b>	Fruto deiscente pela sutura carpelar (uma linha de deiscência), monocarpelar, polispérmico; e.g., <i>Grevillea</i> e <i>Hakea</i> (Proteaceae).
<b>FRUTOS SIMPLES CARNUDOS</b>	<b>Baga</b>	Fruto indeiscente, polispérmico, de epicarpo delgado, mesocarpo carnudo e endocarpo membranáceo; muito frequente, e.g., tomateiro e pimenteiros na família das solanáceas e videira-europeia.
	<b>Hesperídio</b>	Semelhante a uma baga, proveniente de um gineceu pluricarpelar, plurilocular, de epicarpo rico em glândulas com óleos essenciais, mesocarpo esponjoso (geralmente branco) e endocarpo membranoso (película dos gomos), no qual se inserem pelos suculentos de grande tamanho. Fruto dos citrinos (várias espécies e híbridos de <i>Citrus</i> , Rutaceae).
	<b>Drupa</b>	Fruto indeiscente, mono- a pluricarpelar, endocarpo lenhoso (caroço), com uma (raramente mais) semente incluída num único caroço; muito frequente, e.g., oliveira, característico da subfamília Prunoideae (Rosaceae).
	<b>Nuculânio</b> (pirenário)	Fruto drupáceo derivado de um ovário bi- ou pluricarpelar com 2 ou mais caroços (núculas) individualizados; e.g., sanguinho-de-água ( <i>Frangula</i> , Rhamnaceae). Alguns pilriteiros ( <i>Crataegus</i> , Rosaceae) produzem um pomo com dois ou mais caroços, com pouca propriedade também designado por nuculânio.
<b>PSEUDOFRUTOS</b>	<b>Glande</b>	Pseudofruto seco, indeiscente, monospérmico, de pericarpo coriáceo e envolvido por uma cúpula; característico das Fagaceae.

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	<b>Balaústa</b>	Pseudofruto de pericarpo coriáceo, interior dividido em cavidades por lamelas delgadas e repleto de sementes de episperma carnudo (sarcotesta); e.g., romãzeira.
	<b>Pomo</b>	Pseudofruto carnudo, polispérmico, pluricarpelar (geralmente 5 carpelos), endocarpo não lenhoso. Muito frequente na subfamília Maloideae (Rosaceae); e.g., macieira, pereira e marmeleiro.
	<b>Pseudoaquénio</b>	Pseudofruto análogo a um aquénio proveniente de um gineceu ínfero. A <b>cipsela</b> é um pseudoaquénio rematado por um papilho, i.e., por uma coroa de escamas, sedas (pelos rígidos e fortes) ou pelos, simples (não ramificados) ou plumosos (ramificados); característico das Asteraceae; também frequente em Dipsacaceae e Valerianaceae.
	<b>Pseudobaga</b>	Semelhante a uma baga, mas com origem num ovário ínfero; e.g., bananeiras ( <i>Musa</i> , Musaceae). O <b>pepónio</b> é uma pseudobaga frequentemente de grande tamanho, derivada de um gineceu pluricarpelar, polispérmico, de epicarpo rijo, mesocarpo carnudo, endocarpo muito ténue e placentas muito desenvolvidas; característico das Cucurbitaceae.
	<b>Pseudocápsula</b>	Semelhante a uma cápsula, mas com origem num ovário ínfero; e.g., <i>Eucalyptus</i> (Myrtaceae).
	<b>Pseudodrupa</b> (trima)	Semelhante a uma drupa, mas com origem num ovário ínfero; e.g., noqueira-europeia.
	<b>Cremocarpo</b>	Pseudofruto esquizocárpico, seco, indeiscente e bicarpelar que se separa na maturação em dois mericarpos. Característico das Apiaceae.
<b>INFRUTESCÊNCIAS</b>	<b>Sorose</b>	Derivado de uma inflorescência do tipo espádice. São carnudos e participam na infrutescência o eixo da inflorescência, pedicelos, ovários e brácteas; e.g., ananás e amoreiras ( <i>Morus</i> , Moraceae).

<b>Categoria</b>	<b>Tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
	<b>Sícono</b>	Resulta de uma inflorescência de pedúnculo piriforme, carnudo na maturação, que envolve por completo as flores, tendo uma abertura para o exterior pela qual penetram os insetos polinizadores (Hymenoptera, Agaonidae); as flores ♀ dão origem a frutos verdadeiros carnudos. Característico das figueiras ( <i>Ficus</i> , Moraceae).
	<b>Ouriço</b>	Infrutescência com brácteas espinhosas que envolvem 2-3 pseudoaquénios (castanhas). Característico das fagáceas dos géneros <i>Castanea</i> (castanheiros) e <i>Fagus</i> (faias).

#### **CHAVE DICOTÓMICA 4. Tipos de frutos s.l.**

<b>Passo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Destino / Termo</b>
<b>Grupos</b>		
<b>1</b>	Estrutura complexa, derivada de uma inflorescência e em cuja constituição estão envolvidos tecidos com origem caulinar e/ou antofilos estéreis — ( <i>Infrutescência</i> ).	<b>Grupo 6</b>
—	Estrutura constituída por tecidos do ovário ou do ovário e de um hipanto, ainda que, por vezes, com sépalas e pétalas, carnudas ou secas, aderentes — ( <i>Fruto s.l.</i> ).	<b>2</b>
<b>2</b>	Gineceu pluricarpelar apocárpico.	<b>Grupo 1</b> (Frutos múltiplos)
—	Gineceu monocarpelar ou pluricarpelar sincárpico.	<b>3</b>
<b>3</b>	Ovário ínfero.	<b>Grupo 5</b> (Pseudofrutos)
—	Ovário súpero — ( <i>Fruto s.str.</i> ).	<b>4</b>
<b>4</b>	Fruto fragmentando-se na maturação, dispersando-se 1 ou mais sementes inclusas numa porção de ovário.	<b>Grupo 2</b> (Frutos simples esquizocárpicos)
—	Fruto não se fragmentando na maturação; fruto com sementes inclusas ou sementes <i>per se</i> como unidades de dispersão.	<b>5</b>
<b>5</b>	Fruto carnudo.	<b>Grupo 4</b> (Frutos simples carnudos)
—	Fruto seco.	<b>Grupo 3</b> (Frutos simples secos)

<b>Passo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Destino / Termo</b>
<b>GRUPO 1: Frutos Múltiplos</b>		
<b>1</b>	Frutículos alados.	<b>Plurisâmara</b>
—	Frutículos não alados.	<b>2</b>
<b>2</b>	Frutículos carnudos de endocarpo lenhoso (com caroço).	<b>Múltiplo de drupas</b>
—	Frutículos não carnudos.	<b>3</b>
<b>3</b>	Frutículos com uma semente.	<b>4</b>
—	Frutículos com duas ou mais sementes.	<b>5</b>
<b>4</b>	Com uma úrnula carnuda envolvendo os frutículos.	<b>Cinorrodo</b>
—	Sem úrnula.	<b>Múltiplo de aquênios <i>s.str.</i></b>
<b>5</b>	Dois frutículos.	<b>Bifolículo</b>
—	Mais de dois frutículos.	<b>Múltiplo de folículos</b>
<b>GRUPO 2: Frutos Simples Esquizocárpicos</b>		
<b>1</b>	Dois mericarpos com asa membranosa.	<b>Dissâmara</b>
—	Mericarpos não alados.	<b>2</b>
<b>2</b>	Gineceu monocarpelar.	<b>Vagem lomentácea</b>
—	Gineceu di- ou pluricarpelar.	<b>3</b>
<b>3</b>	Gineceu bicarpelar.	<b>4</b>
—	Gineceu pluricarpelar, com estiletos persistentes organizados numa coluna rígida.	<b>Regma</b>
<b>4</b>	Semelhante a uma silíqua, fragmentando-se em dois ou mais mericarpos.	<b>Silíqua lomentácea</b>
—	Derivado de um ovário profundamente 2-partido que se divide em 4 mericarpos monospermicos na maturação.	<b>Clusa</b>
<b>GRUPO 3: Frutos Simples Secos</b>		
<b>1</b>	Sementes inclusas no fruto na maturação (fruto como unidade de dispersão) — ( <i>Frutos indeiscentes</i> ).	<b>2</b>
—	Sementes libertas do fruto na maturação (semente como unidade de dispersão) — ( <i>Frutos deiscentes</i> ).	<b>6</b>

<b>Passo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Destino / Termo</b>
<b>2</b>	Semente intimamente soldada às paredes do ovário.	<b>Cariopse</b>
—	Semente livre, conectada à parede do ovário por um funículo — ( <i>Aquénio s.l.</i> ).	<b>3</b>
<b>3</b>	Frutos alados.	<b>Sâmara</b>
—	Frutos não alados.	<b>4</b>
<b>4</b>	Fruto de grande dimensão, de pericarpo lenhoso e endurecido.	<b>Noz</b>
—	Frutos de pequena dimensão.	<b>5</b>
<b>5</b>	Frutos envolvidos por duas brácteas concrecentes.	<b>Utrículo</b>
—	Frutos não envolvidos por brácteas.	<b>Aquénio s.str.</b>
<b>6</b>	Gineceu monocarpelar.	<b>7</b>
—	Gineceu pluricarpelar.	<b>8</b>
<b>7</b>	Deiscente por uma fenda longitudinal.	<b>Folículo</b>
—	Deiscente por duas fendas longitudinais.	<b>Vagem</b>
<b>8</b>	Gineceu bicarpelar com dois lóculos separados por um falso septo.	<b>Silíqua</b>
—	Gineceu pluricarpelar.	<b>Cápsula</b>
<b>GRUPO 4: Frutos Simples Carnudos</b>		
<b>1</b>	Endocarpo lenhoso, fruto monospérmico.	<b>2</b>
—	Endocarpo membranáceo.	<b>3</b>
<b>2</b>	Um caroço.	<b>Drupa</b>
—	Dois ou mais caroços.	<b>Nuculânio</b>
<b>3</b>	Interior do endocarpo revestido de pelos glandulares.	<b>Hesperídio</b>
—	Interior do endocarpo não glandular.	<b>Baga</b>
<b>GRUPO 5: Pseudofrutos</b>		
<b>1</b>	Pseudofruto seco.	<b>2</b>
—	Pseudofruto carnudo.	<b>7</b>
<b>2</b>	Pseudofruto monospérmico.	<b>3</b>
—	Pseudofruto polispérmico.	<b>5</b>

<b>Passo</b>	<b>Descrição</b>	<b>Destino / Termo</b>
<b>3</b>	Pseudofruto envolvido por uma cúpula.	<b>Glande</b>
—	Pseudofruto não envolvido por uma cúpula.	<b>4</b>
<b>4</b>	Pseudofruto alado.	<b>Pseudosâmara</b>
—	Pseudofruto não alado, rematado por um papilho (cálice reduzido a um conjunto de pelos).	<b>Cipsela</b>
<b>5</b>	Pseudofruto esquizocárpico com dois mericarpos.	<b>Cremoncarpo</b>
—	Pseudofruto não esquizocárpico e polispérmico.	<b>6</b>
<b>6</b>	Sementes de pericarpo carnudo.	<b>Balaústa</b>
—	Sementes de pericarpo não carnudo.	<b>Pseudocápsula</b>
<b>7</b>	Pseudofruto monospérmico de endocarpo lenhoso (com um caroço).	<b>Pseudodrupa</b>
—	Gineceu polispérmico.	<b>8</b>
<b>8</b>	Placenta muito desenvolvida.	<b>Pepónio</b>
—	Placenta pouco desenvolvida.	<b>9</b>
<b>9</b>	Endocarpo membranáceo.	<b>Pomo</b>
—	Endocarpo não membranáceo.	<b>Pseudobaga s.str.</b>
<b>GRUPO 6: Infrutescências</b>		
<b>1</b>	Infrutescências secas com 2-3 pseudoaquénios envolvidos por brácteas espinhosas.	<b>Ouriço</b>
—	Infrutescências carnudas.	<b>2</b>
<b>2</b>	Flores encerradas numa estrutura carnuda de origem caulinar.	<b>Sícono</b>
—	Flores livres ao longo do eixo (ráquis) da inflorescência.	<b>Sorose</b>

## 4. Partes edíveis dos frutos

As **partes edíveis dos frutos s.l.** adequadas à alimentação humana variam de espécie para espécie. Em diferentes combinações, podem envolver as estruturas descritas no Quadro 36 (Figura 196).

Em número de espécies, consomem-se mais frutos carnudos do que frutos secos. No entanto, a maior parte das calorias das dietas atuais provém das cariopses de gramíneas, um fruto seco soldado intimamente à semente, à qual cabe a maior parte da biomassa. À Figura 196 poder-se-iam adicionar as brácteas, tendo como exemplo o lúpulo. Das brácteas da infrutescência ♀ do lúpulo (cone ♀) extrai-se a lupulina, um complexo de substâncias resinosas usadas na conservação e aromatização da cerveja.

«**Fruto seco**» tem dois significados, um botânico, estudado nos pontos anteriores, e outro agronómico/alimentar. Em agronomia e nas ciências da nutrição, «frutos secos» é a designação genérica de um grupo concreto de plantas cultivadas e das respetivas sementes, que inclui o amendoim, a aveleira, a noqueira-europeia, o pistacheiro, o castanheiro-europeu e a castanha-decaju. As sementes destas plantas têm baixos teores de água, são ricas em lípidos e energia, sendo consumidas em fresco ou após um processamento simples (e.g., torrefação). Correspondem às *nuts* dos autores anglo-saxónicos.

### QUADRO 36

#### Partes edíveis dos frutos s.l. cultivados

Tipo	Descrição/exemplos
Tecidos do ovário	Em grande parte dos frutos s.l. temperados consome-se todo o pericarpo (e.g., uva) ou o mesocarpo (e.g., pêsego e demais prunoideas). No tomate, além do pericarpo, são muito importantes as placentas e os septos.
Tecidos de um hipanto	Nas pomoideas (Maloideae, Rosaceae), os tecidos carpelares são pouco relevantes no volume do fruto porque grande parte da polpa dos pomos tem origem nos tecidos do hipanto aderente ao ovário (ovário ínfero).
Tecidos do recetáculo	No morango, o recetáculo é vermelho e carnudo; na sua superfície encontram-se simetricamente distribuídos minúsculos aquenioides.
Placenta	Importante nas cucurbitáceas; as placentas são comestíveis na melancia e no pepino, o mesmo não acontecendo no melão ou na abóbora-menina.
Pelos glandulares	Cada carpelo (gomo) do hesperídio característico dos citrinos está preenchido com pelos glandulares ricos em água.

Pedúnculo do fruto	No cajueiro, o fruto é seco; o pedúnculo, em contrapartida, é carnudo, hipertrofiado e doce; a castanha-de-caju é a semente, que se consome torrada.
Eixo primário da inflorescência (= ráquis)	No figo e nas amoras de <i>Morus nigra</i> e <i>M. alba</i> (Moraceae) consomem-se o pedúnculo da infrutescência e o pericarpo dos frutos; a parte carnuda do ananás compreende tecidos do ráquis da infrutescência, dos pedicelos e das flores.
Toda ou partes da semente	Na noqueira consome-se a semente que tem de ser previamente extraída de um fruto carnudo drupáceo (pseudodrupa); algo semelhante acontece com a amendoeira. Na romã, o pericarpo é seco e as sementes têm uma sarcotesta muito apreciada. No mangostão ( <i>Garcinia mangostana</i> , Clusiaceae) e nos maracujás comestíveis ( <i>Passiflora</i> spp., Passifloraceae), o pericarpo é adstringente, mas os arilos das sementes são deliciosos. Em várias plantas cultivadas são edíveis os frutos e as sementes, como acontece com as vagens e as sementes imaturas do feijoeiro e da ervilheira.

# IV. Semente

# 1. Estrutura da semente

## Definição. Partes da semente

À semelhança da raiz e da folha, a semente evoluiu no período Devónico. Foi uma inovação decisiva na história evolutiva das plantas que justifica o formidável sucesso dos espermatófitos nos ecossistemas terrestres atuais. As funções da semente transcendem a sexualidade e a mera multiplicação botânica. Para além de proteger o embrião contra adversidades ambientais e de lhe assegurar o suporte nutricional imprescindível durante a germinação, a semente é uma eficiente unidade de dispersão. Acresce ainda que, graças aos mecanismos intrínsecos de dormência, a planta pode suspender o seu desenvolvimento e atravessar períodos desfavoráveis, garantindo que a germinação ocorra quando as condições ecológicas são ideais para o estabelecimento das plântulas (v. «Dispersão» e «Dormência e germinação da semente»).

Do ponto de vista botânico-formal, a **semente** é um primórdio seminal maduro, por norma, fecundado. Nas dicotiledóneas, as sementes sem expansões do tegumento tendem a apresentar um contorno de circular a ovoide. Varia em dimensões, desde «poeiras microscópicas» com menos de 1 mm até à icónica semente do coco-do-mar (*Lodoicea maldivica*, *Arecaceae*), com 30 cm de comprimento e 25 kg de peso, ou mais. Aspetos tão relevantes como a diferenciação da semente, a embriogénese, a oposição entre semente ortodoxa e semente recalcitrante ou a ecologia evolutiva da dimensão da semente serão abordados no subcapítulo dedicado ao «Desenvolvimento da semente e do fruto».

Na semente distinguem-se três estruturas maiores:

- **Episperma** (= **tegumento** ou **casca da semente**) – cobertura da semente, diploide de origem maternal, resultante do desenvolvimento dos tegumentos do primórdio seminal;
- **Tecidos especializados de reserva** (nem sempre presentes) (v.i.);
- **Embrião** – rudimento do esporófito, diploide, com origem no zigoto, i.e., na célula formada pela conjugação da oosfera com um núcleo espermático; os cotilédones são parte integrante do embrião.

Reconhecem-se dois tipos de tecidos de reserva:

- **Endosperma** – nas angiospérmicas, é um tecido de reserva triploide, geralmente constituído por células vivas (mortas nas gramíneas), com origem na fecundação da célula central por um núcleo espermático. Nas gimnospérmicas, o endosperma é haploide, correspondendo ao gametófito feminino;
- **Perisperma** – tecido diploide de origem maternal (células do nucelo), ausente das gimnospérmicas e pouco frequente nas angiospérmicas (presente em famílias como as

Caryophyllaceae e Amaranthaceae).

Desta breve descrição, conclui-se que a semente é uma estrutura de enorme complexidade anatômica e genética, sem paralelo no mundo animal. Ao reunir um mosaico de tecidos de diferentes proveniências, ploidias e genótipos, a semente é inerentemente heterogenômica e pode ser compreendida e estudada como uma quimera botânica (v. «Quimeras»).

Por fim, importa salientar que o **conceito agronômico de semente** é substancialmente mais amplo do que o seu equivalente botânico. Em agronomia e silvicultura, o termo abrange qualquer estrutura derivada do desenvolvimento da flor que seja utilizada para realizar sementeiras. Por exemplo, os grãos de cereais (e de todas as gramíneas) são "sementes" para o agrônomo, mas frutos secos (cariopses) para o botânico. Da mesma forma, a chamada «semente» de beterraba é, na realidade, uma fração de uma infrutescência (um glomérulo) que contém frutos e sementes independentes no seu interior.

## Episperma

Em linguagem corrente, o **episperma** é designado como casca da semente ou, simplesmente, como tegumento da semente (Figura 197). O episperma reduz os riscos de destruição da semente por dessecação ou por granivoria. Ao participar nos mecanismos de dormência e de quebra da dormência da semente, funciona como um sensor de condições ambientais adequadas à germinação (v. «Dormência e germinação da semente»). Da preservação da integridade do tegumento depende a sobrevivência das sementes ao armazenamento ou durante o período em que permanecem inativas no solo, bem como a sua qualidade germinativa. Como exceção rara na natureza, as plantas parasitas da família Loranthaceae produzem sementes muito pequenas, sem episperma, recobertas apenas por um material viscoso com origem na parede do fruto (Figura 304) (Stevens, 2001a).

Nas sementes derivadas de primórdios com dois tegumentos, a camada interna do episperma denomina-se **tégmen** e a externa, **testa**. Ambas as camadas têm uma ou mais células de espessura. O tégmen geralmente é delgado, transparente e membranoso; por vezes, é residual e difícil de discriminar (Figura 204). A testa é constituída por células mortas, enquanto o tégmen, se presente, é vivo (Linkies et al., 2010). A testa é mais espessa do que o tégmen, sendo, frequentemente, seca, negra ou castanha, e rígida. Se seca e muito rígida, denomina-se **esclerotesta** (*sclerotesta*); e.g., sementes duras de leguminosas (Figura 197-B). Se, pelo contrário, é carnuda e mole, toma o nome de **sarcotesta** (*sarcotesta*) (Figura 197-C); e.g., sementes de ginkgo e da romãzeira. Na testa, e menos no tégmen, é frequente a presença de uma **camada mecânica** (*mechanical layer*) que consiste em uma ou mais camadas de células mortas de esclerênquima em paliçada, com uma espessa parede secundária (Rudall, 2007).

Em muitas famílias, a testa está impregnada de substâncias hidrofóbicas (e.g., suberina) que a tornam impermeável à água. Geralmente, porém, são semipermeáveis aos gases (em particular ao CO<sub>2</sub>) (Radchuk & Borisjuk 2014). Certas espécies acumulam substâncias tóxicas para deter doenças e pragas, como os glicosinolatos das sementes de brassicáceas que estão na origem do

sabor pungente dos condimentos de mostarda (Bohinc et al., 2012). A testa pode também incluir células que libertam mucilagens em contacto com a água (e.g., linho), com a dupla função de reter água para a germinação e lubrificar a passagem da semente pelo aparelho digestivo de dispersores animais (Bewley et al., 2013).

A testa pode ser lisa ou apresentar ornamentos – e.g., espinhos, pelos, papilas e tubérculos, – de grande interesse taxonómico em muitos grupos de plantas com flor; e.g., *Linaria* (Plantaginaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) e *Montia* (Portulacaceae). A expansão laminar foliácea ou membranosa da testa, presente em muitas espécies de dispersão anemocórica, designa-se por asa; e.g., sementes de moringa (*Moringa oleifera*, Moringaceae) (Figura 197-A). Os pelos das sementes dos salgueiros (*Salix*, Salicaceae), choupos (*Populus*, Salicaceae) e algodoeiros (*Gossypium* spp., Malvaceae) têm a mesma função (Figura 197-D).

A inserção do funículo no primórdio seminal deixa uma pequena cicatriz na sua superfície, denominada **hilo** (Figura 204). Nas sementes de feijão-frade e de muitas outras leguminosas, o hilo é muito fácil de identificar porque está assinalado por uma mancha mais ou menos circular. O **micrópilo** (*micropyle*), por vezes, evidencia-se por um pequeno orifício na superfície do episperma. A forma e a posição relativa do hilo frente ao micrópilo está correlacionada com o tipo de primórdio seminal. Os primórdios ortotrópicos originam sementes ovais ou arredondadas, com o hilo e o micrópilo em polos opostos, nas extremidades proximal e distal da semente, respetivamente. As sementes derivadas de primórdios campilotrópicos ou anatópicos têm forma reniforme e o micrópilo localiza-se na vizinhança do hilo; e.g., feijão-comum. Geralmente, num dos lados destas sementes, observa-se um rebordo que termina no hilo, conhecido como **rafe**, resultante da fusão lateral do funículo com o tegumento do primórdio seminal (Figura 204).

## Reservas nutritivas da semente

As **reservas nutritivas** (não confundir com tecido de reserva) destinam-se a alimentar o embrião em crescimento durante a germinação da semente. Nas sementes angiospérmicas ocorrem três tipos de reservas nutritivas (Figura 198):

- Cotilédones – órgãos de reserva das **sementes cotiledonares** (Figuras 201 e 204);
- Endosperma – tecido de reserva das **sementes albuminosas** (= **sementes endospérmicas**); as sementes onde este tecido é consumido durante o desenvolvimento embrionário, chegando à maturação sem ele, dizem-se **exalbuminosas** (Figuras 201-A e 203);
- Perisperma – característico das **sementes perispérmicas**; pouco frequente na natureza (Figura 199).

As monocotiledóneas são geralmente albuminosas (e.g., todos os cereais). Entre outras características invulgares, as famílias monocotiledóneas da ordem Zingiberales têm sementes perispérmicas (e.g., *Canna indica*, Cannaceae). Por sua vez, as plantas não monocotiledóneas (magnoliídeas e eudicotiledóneas) geralmente acumulam as reservas finais nos cotilédones, estando o endosperma ausente (e.g., na maioria das leguminosas) ou reduzido a uma delgada

camada tecidular que envolve o embrião (e.g., macieira; Figura 201-B). O rícino é uma exceção clássica de uma eudicotiledónea de sementes endospermicas, assim como o feno-grego (*Trigonella foenum-graecum*, Fabaceae) e o tabaco.

As Piperaceae, uma família de magnoliídeas que inclui a pimenta (*Piper nigrum*, Piperaceae), e as eudicotiledóneas da ordem dos Caryophyllales (e.g., beterraba e as Cactaceae) acumulam perisperma nas sementes (Bewley et al., 2013) (Figura 199). Ao contrário das sementes cotiledonares e albuminosas, nas sementes perispérmicas o nucelo não se esgota com a diferenciação do saco embrionário e a formação do embrião, surgindo modificado num perisperma. Algumas sementes têm, simultaneamente, albúmen e perisperma; e.g., pimenteira.

Muito raramente o hipocótilo funciona como órgão de reserva; e.g., Alismatales (Tillich, 2007).

O endosperma é classificado em função da sua textura e composição. Entre outras, pode apresentar uma textura: (i) córnea – albúmen muito duro, como se fora marfim, e.g., algumas palmeiras (Arecaceae); (ii) gelatinosa – com a consistência da gelatina; ou (iii) líquida – e.g., água de coco (coqueiro, *Cocos nucifera*). No coqueiro, a proporção entre o **endosperma líquido** e o **endosperma sólido** depende da idade do fruto. Nos frutos maduros, de cor amarela ou castanha, com um ano, o endosperma está completamente solidificado; na produção comercial de cocos para água de coco, os frutos são colhidos juvenis e verdes, com 6 a 7 meses de idade (Figura 200).

As reservas das sementes, qualquer que seja a sua origem (endosperma, perisperma ou cotilédones), podem ser constituídas por lípidos (e.g., coqueiro e colza [*Brassica rapa*]), hidratos de carbono (sobretudo amido, e.g., cariopse das gramíneas) e/ou proteínas (muito importantes nas leguminosas). Consequentemente, quanto à composição dominante, o endosperma (ou a semente como um todo) pode ser classificado como **amiláceo**, **oleaginoso** ou **proteico**. As sementes de cereais (exceto o milho-graúdo) contêm, em média, 60-70% de amido na matéria seca (MS), enquanto as de leguminosas contêm menos de 50%. O teor em lípidos atinge os 50% da MS em sementes como as do milho-graúdo e do amendoim. Quase todas as sementes contêm proteínas sob a forma de pequenos grânulos proteicos (os **grânulos de aleurona**).

As sementes exalbuminosas investem energia a transferir nutrientes para os cotilédones antes da dormência. Porém, no momento da germinação, as reservas já se encontram dentro do tecido embrionário, permitindo um crescimento inicial muito mais rápido e vigoroso da plântula, o que é vital em ambientes muito competitivos. Esta vantagem é suficiente para explicar a evolução das sementes cotiledonares de forma independente em múltiplas linhagens de plantas. Nas angiospérmicas, há uma tendência evolutiva para sementes cotiledonares (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006).

## Embrião

As principais estruturas do embrião são a: (i) radícula, (ii) o(s) cotilédone(s) e (iii) a plúmula. O hipocótilo é um entrenó caulinar que conecta a radícula aos cotilédones. O epicótilo localiza-se entre os cotilédones e a plúmula. A radícula é um esboço embrionário de raiz, de natureza eminentemente meristemática. A plúmula ou gémula inclui um meristema apical caulinar

envolvido por esboços foliares.

Na semente, a radícula situa-se na proximidade do micrópilo e a plúmula orienta-se para a zona da calaza. Normalmente, as monocotiledóneas têm um cotilédone e as 'dicotiledóneas' dois, embora existam bastantes exceções entre as 'dicotiledóneas' (e.g., as Nymphaeaceae têm apenas um cotilédone). A dimensão dos cotilédones só é significativa em sementes cotiledonares. Nas sementes não cotiledonares, quer de mono quer de dicotiledóneas, os cotilédones têm uma função haustorial, i.e., de mobilização das reservas dos tecidos de reserva em direção ao embrião (Crang et al., 2018).

## Apêndices nutritivos

Na superfície das sementes podem desenvolver-se vários tipos de apêndices nutritivos de origem maternal que atuam como recompensa para os vetores de dispersão zoocórica (v. «Sistemas e síndromes de dispersão»). A nomenclatura destas estruturas é diversa e conflituosa. Em geral, podem ser designados como arilos (Figura 202).

O **arilo** (*aril*) é uma excrescência geralmente carnuda, muitas vezes colorida, que cobre, total ou parcialmente, a semente, inserida no hilo, no funículo, na placenta ou em qualquer outro ponto do episperma (Beentje & Williamson, 2010). A lichia (*Litchi chinensis*, Sapindaceae) e o rambutão (*Nephelium lappaceum*, Sapindaceae), por exemplo, possuem arilos comestíveis muito apreciados.

Dois tipos de arilo de pequena dimensão merecem uma designação especial (Font Quer, 1985). A **carúncula** (*caruncle*) insere-se na proximidade do micrópilo; e.g., sementes das eufórbias (*Euphorbia*, Euphorbiaceae) e das poligaláceas. O **estrofólo** (*strophiole*) tem, muitas vezes, a forma de asa e forma-se a partir da rafe ou do funículo, na proximidade do hilo; e.g., sementes das celidónias (*Chelidonium majus*, Papaveraceae) e de muitas leguminosas (Figura 202-B).

O termo **eleossoma** (*elaiosome*) tem um significado estritamente funcional: inclui todos os apêndices nutritivos (sejam eles carúnculas, estrofólos ou sarcotestas), ricos em lípidos e proteínas, que servem como recompensa alimentar em relações mutualistas de transporte com formigas (mirmecocoria) (Figura 202-B) (Lengyel et al., 2010).

## 2. Estrutura da semente de gramíneas e leguminosas

### Gramíneas

A cariopse é, em termos botânicos, um fruto seco, monospérmico e indeiscente, com o pericarpo intimamente soldado ao tegumento da semente, característico da família das gramíneas. A bibliografia agronómica é menos precisa e a cariopse é frequentemente confundida com uma semente. Consoante as espécies, a «semente» (num **sentido agronómico** do termo) apresenta-se (**sementes vestidas**, e.g., arroz, aveias e cevada) ou não (**sementes nuas**, e.g., trigo-mole, trigo-duro, triticale e centeio) revestida pelas glumelas (Figura 205). Voltar-se-á a este tema no ponto «Unidades e vetores de dispersão».

Em corte transversal, na cariopse, identificam-se as seguintes estruturas (Baskin et al., 2000) (Figura 203):

- **Pericarpo** - delgado e concrecente com o tegumento da semente;
- **Camada de aleurona** (*aleurone layer*) - camada mais externa do endosperma geralmente unicelular, constituída por células triploides vivas na maturação, ricas em proteína (e.g., aleurona);
- **Endosperma amiláceo** - massa celular rica em amido e proteína (e.g., glúten do trigo, centeio, triticale e cevada), muito volumosa, constituída por células triploides mortas na maturação da semente; consoante o brilho e a textura, pode ser farináceo ou vítreo (Figura 203-B);
- Embrião - bem diferenciado, de grande complexidade, situado numa posição lateral (v.i.).

Tendo como referência a semente do milho-graúdo, no embrião das gramíneas, por sua vez, identificam-se as seguintes estruturas (Baskin et al., 2000)(Figura 203):

- **Escutelo** (*scutellum*) - camada espessa (visível a olho nu), de cor mais escura do que o endosperma, posicionada entre o endosperma e as restantes partes do embrião;
- **Plúmula** - constituída pelo meristema caulinar e esboços foliares, encerrada no interior do coleóptilo;
- **Coleóptilo** (coleoptile) - folha especializada, tubulosa com um orifício na extremidade, sem clorofila, inserida imediatamente acima do escutelo, e que envolve a plúmula;
- **Radícula** - composta por um esboço de raiz primária mais o meristema apical radicular;
- **Coleoriza** - estrutura de origem radicular em forma de bolsa que cinge e protege a radícula.

Em algumas espécies de gramíneas observa-se uma pequena aba celular no lado oposto ao escutelo, na continuação da coleorriza, designada por **epiblasto**. O escutelo insere-se no nó do escutelo. O encontro entre o sistema radicular e o caulinar ocorre imediatamente abaixo do nó do escutelo; acima, situa-se o nó do coleóptilo. Estes dois nós são fundamentais na formação do sistema radicular das gramíneas (v. «Semente e germinação do milho-graúdo»).

As homologias entre as estruturas do embrião das Poaceae e as estruturas embrionares das restantes monocotiledóneas são objeto de acesas discussões entre especialistas, tamanha é a sua originalidade morfológica. Dahlgren et al. (1985), e outros autores defendem o antigo conceito de que o escutelo corresponde à primeira folha embrionária (cotilédone) e o coleóptilo à segunda. Estudos genéticos apontam, em alternativa, para que o escutelo seja a parte basal do cotilédone e o coleóptilo o limbo (Takacs et al., 2012). O significado evolutivo do epiblasto é ainda mais obscuro.

No endosperma das gramíneas coexistem três tipos celulares. As **células amiláceas** (*starch cells*) constituem a maior parte da massa: são células mortas, preenchidas com amido, por vezes, com inclusões proteicas. As proteínas de reserva concentram-se na **camada de aleurona** (*aleurone layer*), a camada mais externa do endosperma, que se desenvolve entre as células amiláceas e o tegumento (Figura 203-A). Esta camada, geralmente composta por células vivas na semente madura, desempenha um papel crucial na germinação: em resposta ao ácido giberélico libertado pelo embrião, sintetiza enzimas hidrolíticas (e.g.,  $\alpha$ -amilase) que mobilizam os nutrientes acumulados nas células amiláceas de modo a serem consumidos pelo embrião. A transferência de nutrientes da planta-mãe para a semente em desenvolvimento é mediada por uma camada de **células de transferência** situadas na base da semente (Bewley et al., 2013).

Quando a cariopse atinge o seu enchimento máximo e a maturidade fisiológica, as células de transferência entram em senescência, colapsam e são comprimidas, formando uma barreira impermeável visível a olho nu (óbvia no milho-graúdo), conhecida em agronomia como **camada negra** (*black layer*). A formação da camada negra bloqueia definitivamente o fluxo vascular, assinalando o momento em que o grão cessa de acumular matéria seca, ganha resistência à geada e atinge o seu máximo vigor e potencial germinativo. A perda de água (secagem do grão) prolonga-se por mais tempo, em função da genética e da meteorologia (Daynard & Duncan, 1969).

A semente do milho-graúdo, como as demais sementes de cereais, contém 12-14% de água (Nielsen, 2014). A proporção entre as várias estruturas da cariopse varia ligeiramente de espécie para espécie. Por exemplo, o sorgo ou massambala (*Sorghum bicolor*), uma cultura que só na África subsaariana ocupa mais de 20 milhões de hectares, o endosperma corresponde a 82-84% do peso do grão seco, o embrião a 9-10% e o perisperma + pericarpo a 6-8% (Balole & Legwaila, 2006). O **farelo**, um dos subprodutos das indústrias de moagem, é constituído pelo pericarpo e pelo tegumento da semente mais a camada de aleurona.

## Leguminosas

A semente de feijoeiro-comum serve de referência para a estrutura da maioria das leguminosas. A semente desta espécie apresenta uma morfologia mais simples do que a do milho-graúdo. Repete a estrutura característica das sementes cotiledonares: dois cotilédones, que constituem a maior parte da massa da semente; um embrião, no qual se identificam radícula, hipocótilo, epicótilo e plúmula; e um tegumento (Figura 204).

Na plúmula identificam-se os esboços das duas folhas primordiais opostas que encimam as plântulas dos feijoeiros (Figura 307-C). O tegumento tem duas camadas com origem nos dois tegumentos do primórdio seminal, sendo a camada mais externa (testa) aquela que imprime maior resistência mecânica à semente e protege o embrião. O hilo e o micrópilo são bem visíveis exteriormente. Na proximidade do hilo, identifica-se uma saliência na **rafe** – um estroffolo – que serve de porta de entrada para a água durante a germinação (Baskin et al., 2000).

Muitas leguminosas produzem **sementes duras**, *i.e.*, com um tegumento rijo (esclerotesta) e impermeável, que regula rigorosamente a germinação da semente e assegura a sua longevidade no banco de sementes do solo (v. «Dormência e germinação da semente») (Figura 197-B).